



PREDICTORES DE VARIABILIDAD EN PATRONES DE DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS DEL NOROESTE ARGENTINO

Tesis para optar al título de Doctora en Ciencias Biológicas de la
Universidad Nacional de Tucumán

Sofía d' Hiriart

Director: Dr. J. Pablo Jayat

Co- director: Dr. Pablo E. Ortiz

**Facultad de Ciencias Naturales e Instituto
Miguel Lillo**

Tucumán- Argentina



Comisión de Seguimiento

Dr. J. Pablo Jayat, Instituto de Ambientes de Montañas y Regiones Áridas (IAMRA), Universidad Nacional de Chiliccito, La Rioja. CONICET.

Dr. Pablo E. Ortiz, Instituto Superior de Correlación Geológica (INSUGEO, UNT- CONICET).

Dr. Ulises F.J. Pardiñas, Centro Nacional Patagónico (CCT CONICET- CENPAT).

Dr. Ignacio Gasparri, Instituto de Ecología Regional (IER- CONICET).

Defensa Oral y Pública

Lugar y Fecha:

Calificación:

Tribunal

Firma: Aclaración:

Firma: Aclaración:

Firma: Aclaración:

AGRADECIMIENTOS

Me resulta muy difícil traer a la memoria la enorme cantidad de personas que me dieron una mano en estos 5 años.

A mis directores por el acercamiento que me ofrecieron al estudio de las egagrópilas, por esas largas mañanas cubiertas de pequeñas mandíbulas. Por haberme dado libertades para que mis movimientos por el ámbito académico sean aprendizajes propios. Por las correcciones, comentarios, sugerencias, hasta el final. Todas las campañas que hice en mi Tesis fueron organizadas, planificadas y solventadas por ellos, gracias al INSUGEo por aportar el vehículo que nos trasladó.

Gracias a la gente que me acompaña a los lugares cercanos a los que podía ir “sola”. Daniel García, Vane TC, Titi, Gopo, Ale, Cande, Rodrigo, Pablo, Nico, todos ellos me acompañaron y/o llevaron a diversos sitios.

A la comisión de seguimiento, Ulyses Pardiñas e Ignacio Gasparri, porque sus comentarios y aportes fueron cruciales para el desarrollo de este trabajo. Fue un honor para mí interactuar con dos grandes investigadores y referentes, cada uno en su disciplina. A Ignacio le agradezco las charlas aclaradoras que se dieron eventualmente entre becarios consultores. A Ulyses, que además de ser un enorme referente académico para mí y a pesar de la distancia sus mails siempre fueron estimulantes y motivadores. Muchas gracias.

A todo el grupo de Paleo: Ortiz, Dani, Matías, Vane, Claudia, Vir, Rodrigo, Carito, y Franck por haberme dado un espacio y por haber escuchado mis catarsis a lo largo de estos años. Al querido Jimmy Powell, que fue mi profesor y parte de este grupo del 119. Principalmente a mi amiga Carito, que desde el

sur siempre estuvo para aconsejarme durante largas horas acerca de esta etapa, armando planes para llegar a tiempo. A Franck con quien compartí largas charlas de molares y cervezas y que se convirtió en un amigo de los más cercanos en estos años. A la Vane, al Dani y Rodrigo por acompañarme en el día a día en Paleo. A Ortiz, por brindarme su ayuda todo este último tiempo.

A mis amigos del segundo piso, Titi querida, Jime y Salva, Jess, Marito, la Loló, y a mi grupo adoptivo, Vale, Lula y Ema, Leti, Turco, Nico Reyes, Ale, Santi y Mambro, por haberme brindado no solamente un espacio, sino un hermoso grupo de viaje a las jornadas de Masto, de almuerzos, de apoyo emocional, los quiero a todos. Gracias por esas fiestas geniales, de música cortada y bailes como se podía. Sumo a esto a la Negra Morales y a la Ro, con quienes además compartí carnavales y bailes en las JAM. Quiero agradecer principalmente al Turco Flores, Ale y Nico, por el lugar brindado en su oficina. El Turco no solamente es un excelente director de sus becarios (“La Ale está en Disney”) sino que además tiene alma de director putativo.

A Gerardo Cueto y Pablo Teta, dos referentes para mí, que desinteresadamente me dieron una mano con los análisis de datos, lecturas de capítulos, sugerencias, correcciones. Con ellos dos hice las pasantías en las que aprendí, primero lo que necesitaba para arrancar y luego lo que necesitaba para terminar. Gerardo es un brillante con los datos, y agradezco enormemente su ayuda con los análisis de mi Tesis. A Pablo, por darme un espacio en el Museo cuando necesitaba estar un largo mes en Bs. As.y por la disposición para enseñar constante. A Sergio Lucero, que con su ñoñez te motiva a todo, atento y dispuesto a full todo el tiempo.

A David Flores y Judith Babot, porque con ellos hice mi primer trabajo de investigación que culminó en mi título de Licenciada. Muchas gracias por

haberme guidado en esos primeros pasos y porque representan personas de influencia en mi vida académica.

Al IER, que fue mi casa durante dos años: Piter muchas gracias, Roxana y Andrea por haber compartido su gabinete conmigo, Só Marinaro, Lilí, Nachu, Gopo, Juli Carilla, Agustina, Rocío, Patito, Gabi Nuñez, Rominita, Sersh, Bicho, Cande, Juli Carrasco, Ori, Tobi, Gabi Názaro, Pri, Fini, Silvia Lomáscolo, el Negro, Chilo, Ezequiel, Charlie, José Tissone y espero no olvidarme de ninguno. Es un ámbito de excelencia académica, que me incluyó en sus actividades, siempre aportando lo mejor. Muchísimas gracias por haberme hecho sentir parte de ese grupo. A Ezequiel Aráoz un gracias aparte y particular porque sin ningún tipo de interés leyó el capítulo 3, hizo comentarios, sugerencias, etc., que mejoraron sustancialmente el trabajo. José Tissone me compartió unas fotos de las Yungas que se adjuntan al final del trabajo, muchas gracias.

Elvira Casagranda (Lili) me enseñó a clasificar las imágenes satelitales. Esto fue todo un proceso largo de desarrollo de mi tesis, que gracias a ella tampoco hubiera podido lograrlo. Muchas gracias Lilita querida por enseñarme y apoyarme siempre! Este proceso empezó gracias a la primera pasantía que hice de la mano de Silvia Pacheco, Luciana Cristóbal y Javier Foguet de Fundación ProYungas. Ellos me dieron las herramientas necesarias para arrancar con esto. Gracias por aportarme sus conocimientos de GIS y darme una mano cuando la necesité.

A mis amigos de Chileno, Mariana (gracias por el aguante), Lau Monteros, el Gonza, Paula, Mariana, Tito y Nati, por haber compartido conmigo mis días allá, charlas largas de mates, cervezas y pelis, los quiero mucho. A la Rebe! Mi amiga hermosa, que desde siempre me ofreció un espacio y lo compartió como comparte todo en su vida. A Susana y Julio, Norma, Livio, María Teresa, Albita.

A mis hermanas Candela y Gabi, Anita, Dani Gómez, Gopo, Mari Aráoz, Juli C., Alecita, May, Anita, Chechu, Iris, Titi, Marisol, Selva, Colo, Bichito, Lau, Vane, Sole, con quien compartí mis hermosos años de Facultad y son mis amigas hermosas, el mejor grupo humano, militante de causas justas como beber cervezas, hablar a los gritos y superpuestas y terminar con los ojos en espiral de no poder seguir un hilo de conversación. Todas somos partes del Drink Team, y del equipo oficial de bares como Pangea devenido en Sonora. Gracias por haberme alentado siempre, por confiar en mí y hacerme sentir capaz de poder lograrlo. Gracias a la Alecita, Bruno Vignoli (Pin) y Paulita Símula por esas tardes de enero, calor, mates, gatitos y largas jornadas de aperturas de bolos. Sin ustedes tampoco hubiese sido posible. La Titi me bancó y nos bancamos en todos estos meses de stress. Te quiero amiga. Gracias por todo. Jime y Salva me sacaron de los días de stress, compartiendo conmigo algunas noches divertidas. La Gopo me ayudó mucho en varios momentos de estos 5 años. Te quiero mucho amiga, sos una grossa. Gracias Mari por estar siempre que te consulté cosas burocráticas que no entendía (en el ámbito académico) y gracias por ser tan vos. Te adoro por eso.

Gracias a los jueves de Cerveza (Pido No!), Dani, Carito, Vane, César, Franck, Matias, Juli C., Pablo Alonso, Kiki, por haber hecho de esas tardes unos momentos divertidos de los que me llevo recuerdos hermosos.

Gracias a Anne Sophie por tironearme dos años con inglés, por enojarte junto conmigo cuando algunas cosas eran injustas y darme tus sabios consejos y alientos en tu tonada francesa. Leti, Franck, Ale, por nuestras cenas y por los asados divertidos en el quincho. Los amo amigos!

Gracias Nico por haberme alentado todos estos años con consejos y frases de canciones que solo vos entendías, a mi Oso y Atilio que los amo, y gracias por esos años maravilloso. Gracias a toda la familia Darmanin.

A mi amiga Maru por estar siempre arriba para un mate, un puchito o un sándwich en la esquina en esas jornadas enormes de todo el día sentada, que terminaba llorando porque no “me andaba” más el cerebro. A mis hermanas Cande y Gabi por todos estos años.

A mis primas locas, Gi, Ale, Lu y Pía, porque es lo más divertido del mundo compartir con ustedes. Gracias por estar a mi lado todo el tiempo.

Gracias a mis amigas que me alojaron en Bs. As. cuando tuve que viajar para analizar mis datos: Guada Mothe, Lu Danesi (te adoro), Juli Rajmil, Juli C y Pablo Alonso. Sin sus lugares mis gastos se hubiesen ido a la m....! gracias!

Gracias a todos los que gentilmente cedieron muestras de egagrópilas: Leandro Macchi, C. Jayat, el Cari, P. Blendinger, Rodrigo González, Jimmy Powell, Pepe Aguilar, Günther Ortiz y espero no olvidarme de ninguno! Malena Maroli y Matías Almeida, con ustedes conocí el hermoso Parque Nacional El Rey y me ayudaron a disponer de esos datos que de otra manera no hubiese sido posible acceder.

A mis amigos del amado Lillo, Leandro, Cari, Dani, Cande, Anita, Gabi, Ema, Chechu, Sofi, Juliana, Pepe, Mari, Vale Celi, Juli C. por haber compartido conmigo hermosos recuerdos de la vida estudiantil.

Finalmente, a mi amigo Pablo Posleman, que me ayudó incansablemente con todos los gráficos de la Tesis, y quedándose hasta altas horas de la noche. Sin tu ayuda nada de esto sería posible. Muchas gracias!

Quiero agradecer y dedicar todo esto a mi familia. Mis viejos, mi hermana, mi cuñado y mis amados Totitos (Joaquín y Justina), que son la luz de mi vida. Los amo a todos, gracias por haber entendido esas veces en las que no aparecí, gracias por estar siempre para mí, por alentarme, por haberme dado los medios para poder llegar. Por haber bancado mi carrera. Por ser mi familia.

Por último, gracias al querido CONICET, por haberme dado las herramientas para poder desarrollar mi Tesis. A la Universidad Nacional de Tucumán, que a pesar de los saqueos y maltratos, sigue siendo pública y para todos. Gracias a la Fundación Miguel Lillo por brindarme un espacio. Gracias a la gente de posgrado (Fernanda y Carlos) por guiarme siempre en cuestiones burocráticas.

Al IAMRA por facilitar herramientas para viajes, cursos, y todo lo que haya podido necesitar. Principalmente a Néstor Bárbaro por su atención y preocupación. Muchas gracias.

A mis amigos de los cursos, de los viajes, de la vida.

Gracias a todos los que aportaron, estuvieron, colaboraron, opinaron e hicieron que esto llegue a su fin.

RESUMEN	i
ABSTRACT	iii
CAPÍTULO 1: Introducción General	5
INTRODUCCION GENERAL	1
Organización de la tesis	5
OBJETIVO GENERAL	7
OBJETIVOS ESPECIFICOS	7
HIPÓTESIS	7
MODELO BIOLÓGICO	8
DESCRIPCIÓN GENERAL DEL ÁREA DE ESTUDIO	9
Breve descripción e historia de usos del suelo y disturbios en las ecorregiones del NOA ..	11
Chaco Seco	12
Yungas	14
Monte de Sierras y Bolsones	17
Puna	19
Altos Andes	20
CAPÍTULO 2: Composición y diversidad de pequeños mamíferos del NOA	22
INTRODUCCIÓN	23
OBJETIVO GENERAL DEL CAPÍTULO	24
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	25
MATERIALES Y MÉTODOS	25
Relevamiento de pequeños mamíferos	25
RESULTADOS	30
Caracterización de las comunidades de pequeños mamíferos terrestres	34
Ecorregión de las Yungas	34
Selva Pedemontana	35
Selva Montana	41
Bosque montano	45
Pastizales de Neblina	46
Ecorregión del Chaco Seco	51
Ecorregión del Monte de Sierras y Bolsones	56
Ecorregión de la Puna	64
Ecorregión de los Altos Andes	66
Análisis de Agrupamiento	70
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	72

CAPÍTULO 3: Variación espacial de las comunidades de pequeños mamíferos terrestres y su relación con variables ambientales	85
INTRODUCCIÓN.....	82
OBJETIVO GENERAL DEL CAPÍTULO	84
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	84
MATERIALES Y MÉTODOS.....	85
Clasificación y análisis de imágenes satelitales	86
Pre- procesamiento	87
Procesamiento.....	87
Clasificaciones	87
Validación de las clasificaciones	89
Análisis estadísticos	90
Paquetes estadísticos	93
RESULTADOS.....	94
Relación entre los vectores espaciales (MEMs) y las abundancias de pequeños mamíferos terrestres restringidos por su posición geográfica	95
Relaciones entre los ensambles de pequeños mamíferos terrestres y las características del paisaje y el clima a escala regional	97
Relación entre las variables ambientales.....	102
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	103
CAPÍTULO 4: Variación temporal de las comunidades de pequeños mamíferos	110
INTRODUCCIÓN.....	110
OBJETIVO GENERAL DEL CAPÍTULO	112
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	112
MATERIALES Y MÉTODOS.....	112
Análisis estadísticos	113
Paquetes estadísticos	114
RESULTADOS.....	115
Análisis Multivariado de la Varianza (MANOVA)	115
Análisis de Componentes Principales (PCA) para todos los sitios con repeticiones	115
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	120
CONSIDERACIONES FINALES	125
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	132
APÉNDICE	163

RESUMEN

Las actividades antrópicas han derivado en cambios profundos en los usos del suelo y en las condiciones climáticas, influyendo a distintas escalas espaciales y temporales en las comunidades de plantas y animales que se distribuyen heterogéneamente en el paisaje. Los pequeños mamíferos son sensibles a estos cambios y responden a los mismos modificando sus abundancias o disminuyendo la diversidad. La heterogeneidad ambiental del noroeste argentino (NOA) y la sensibilidad con la que los pequeños mamíferos responden a los cambios ambientales constituyen un escenario favorable para el estudio de los factores que influyen sobre los patrones de diversidad del grupo. El objetivo de este trabajo consiste en describir los patrones de diversidad de pequeños mamíferos terrestres en el NOA y evaluar la influencia de predictores ambientales en un contexto espacial y temporal. El estudio se realizó en 31 localidades distribuidas en las cinco ecorregiones representadas en la región. Para caracterizar los ensambles de especies se analizaron 57 muestras de egagrópilas pertenecientes a *Tyto furcata* y *Bubo magellanicus*. Se relevaron variables topográficas, climáticas y de coberturas del suelo a partir de la digitalización de imágenes satelitales. Se identificaron 52 especies de pequeños mamíferos, la mayoría roedores sigmodontinos. Las localidades, en general, mostraron ensambles característicos de cada ecorregión. Así, los sitios del Chaco Seco y la Selva Pedemontana presentaron ensambles dominados por *Calomys* sp. Mientras que las localidades de Selva Montana presentaron altas abundancias de *Oligoryzomys brendae* en codominancia con *Calomys* sp. Los sitios del Bosque Montano y Pastizales de Neblina mostraron un ensamble típico de estos ambientes, con altas frecuencias de *Akodon spegazzinii*. En seis de las siete localidades del Monte de Sierras y Bolsones la especie dominante fue *Phyllotis xanthopygus*, al igual que en los sitios de los Altos Andes (en

codominancia con *Eligmodontia puerulus*) y la Puna (en codominancia con *Calomys lepidus*). En el análisis espacial, los vectores que explicaron los cambios en los ensambles fueron los que representaron la macroescala. Las variaciones fueron explicadas en diferentes proporciones por la ubicación geográfica de los sitios de muestreo (57%), el paisaje (52%) y el clima (35%). Sin embargo, el efecto combinado de estos factores fue el principal determinante de los patrones de abundancias de especies. En el análisis temporal no se registraron cambios significativos, observándose que las variaciones en las abundancias de especies y en las coberturas del suelo se debieron a características ecorregionales. No obstante, algunas localidades del Chaco Seco y del Monte evidenciaron cambios simultáneos en estos dos componentes. Los resultados obtenidos constituyen una línea de base que permitirá el seguimiento a mediano y largo plazo de los patrones de diversidad de pequeños mamíferos en las localidades del NOA relevadas y su relación con predictores ambientales. A pesar del extenso muestreo, resulta necesario la incorporación de más localidades y un relevamiento sistemático que permita representar mejor el vacío de información existente en grandes áreas de la región así como para evaluar cambios en ventanas temporales más amplias que la aquí representada.

Palabras Clave: Pequeños mamíferos, Patrones de diversidad, Noroeste argentino, Análisis espacial, Egagrópilas, Coberturas del suelo, Sigmodontinae, Ecología del paisaje.

ABSTRACT

Anthropic activities have derived in deep changes in land use and in climatic conditions, at different spatial and temporal scales in the animal and plant communities with an heterogeneous distribution in the landscape. Small mammals are sensitive to these changes and respond to them modifying their abundances or exhibiting decreases in their diversity. The environmental heterogeneity of Northwest Argentina (NOA) and the sensitivity upon which small mammals respond to environmental changes give place to the study of the factors that affect the diversity patterns of this group. The aim of this study is describing the diversity patterns of terrestrial small mammals in the NOA and evaluating the influence of environmental predictors in a spatial and temporal context. The study was performed in 31 localities distributed in the 5 ecoregions of the region. To characterize species assemblages, 47 pellet samples belonging to *Tyto furcata* and *Bubo magellanicus* were analyzed. Topographic, climatic and land cover variables were extracted from satellite images. 52 species of small mammals, most of them sigmodontine rodents were identified. The localities, in general, showed the characteristic assemblages of the ecoregions. Thus, Chaco Seco and Selva Pedemontana exhibited assemblages dominated by *Calomys* sp., while the localities of Selva Montana exhibited high abundances of *Oligoryzomys brendae* and *Calomys* sp. In Bosque Montano and Pastizales de Neblina high frequencies of *Akodon spegazzinii* were found. In six of the seven localities of Monte de Sierras y Bolsones the dominant species was *Phyllotis xanthopygus*, and the same occurred in Altos Andes (with codominance of *Calomys lepidus*). In the spatial analysis, the vectors that explained changes in the assemblages were those representing the macroscale. Variations were explained in different proportions by the location of the sample sites (57%), the landscape (52%) and the climate (35%). However, the combined effect of these

factors was the main determinant of the patterns of abundance of the species. In the temporal analysis, no significative changes were registered, and the variations of species abundance and land covers were due to ecoregional features. However, certain localities in Chaco Seco and Monte showed simultaneous changes of these two components. The results obtained in this study constitute a baseline that will allow monitoring of the biodiversity patterns of small rodents of NOA in the short and long term, and their associations with environmental predictors. Despite the exhaustive sampling, it is necessary to add more localities and a sistematical sampling which will help fill the gap knowledge for vast areas of the region, and will allow evaluating changes through time.

Keywords: Small mammals, Diversity patterns, Northwestern Argentina, Spatial analysis, Owl pellets, Land cover, Sigmodontinae, Landscape ecology.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

INTRODUCCION GENERAL

El cambio climático y el cambio de uso del suelo interactúan de manera compleja generando procesos de retroalimentación cuyas consecuencias a escala regional no suelen ser fácilmente predecibles (McCarthy et al. 2001). Las actividades antrópicas constituyen uno de los principales factores modeladores del paisaje que han derivado en cambios profundos en los usos del suelo y en las condiciones climáticas, tanto a escala local como global. De esta manera, cuando las áreas de mayor actividad humana coinciden con zonas de alta diversidad y endemismos, las implicancias negativas para la biodiversidad aumentan notablemente (Millenium Ecosystem Assessment 2005). Esto se debe a que la expansión de la agricultura implica la pérdida de hábitats naturales y una presión de fragmentación sobre los hábitats remanentes (Cabido 2008).

En Argentina la transformación de ambientes naturales en tierras agrícolas está concentrada en seis ecorregiones. Las Yungas y el Chaco Seco presentan aproximadamente un 10% de su superficie original transformada, el Chaco Húmedo y el Espinal entre un 30 y un 40%, y la Selva Paranaense y La Pampa más del 50% (Brown y Pacheco 2006). Sin embargo, en países como Puerto Rico, República Dominicana, Costa Rica y El Salvador, al igual que en sectores de Brasil, Ecuador, Bolivia, Perú y México, se han observado procesos de transición forestal. Este proceso, que implica la expansión de los bosques sobre tierras agrícolas y pasturas, y que por lo tanto revierte la tendencia histórica de deforestación, ha sido bien documentado en algunos sectores del noroeste argentino (NOA) (Grau et al. 2007). Algunos ejemplos incluyen la expansión del ligusto en la Sierra de San Javier (Grau et al. 2007) y la del aliso en zonas de montañas (Brown et al. 2002). La variedad de ambientes en los que se ha observado la transición forestal sugiere que se trata de un fenómeno extenso y

con distintas características según el ecosistema de que se trate (Grau et al. 2007).

La cuantificación del impacto de las actividades antrópicas sobre el clima se ha centrado en su mayoría sobre los cambios producidos en la composición atmosférica. Sin embargo, varios estudios han demostrado que, a través de modificaciones de las propiedades físicas de la superficie terrestre, los cambios en el uso del suelo también producen alteraciones en el clima (Bonan et al. 1992; Pielke et al. 2002). Por ejemplo, las conversiones de las coberturas boscosas a cultivos o zonas de pasturas aumentan la homogeneidad del paisaje disminuyendo tanto la captura de la precipitación en el dosel como la extracción de humedad del suelo por las raíces. Estos cambios disminuyen la evaporación y aumentan los flujos de humedad y calor desde la superficie atmosférica, aumentando la temperatura cerca de la superficie e impactando de esta forma en el clima (Pielke et al. 1998, Betts 2001). A escala global se espera que el aumento de las temperaturas debido al calentamiento y a la disminución de las precipitaciones de lugar a una reducción de la humedad y a un aumento del estrés por sequía. Estos cambios tienen el potencial de alterar profundamente las comunidades biológicas, especialmente aquellas compuestas por especies con un pequeño rango de distribución (Bush et al. 2002). A escala regional, los datos demuestran que en el NOA las precipitaciones aumentaron en promedio un 25% durante el período 1914- 2000 (González et al. 2008). El análisis de series cronológicas obtenidas a partir del estudio de los anillos de crecimiento de distintas especies de árboles permitió confirmar este aumento en las precipitaciones en la región (Grau et al. 2007).

La acción de estos procesos y transformaciones influye a distintas escalas espaciales y temporales en las comunidades de plantas y animales que se distribuyen de manera heterogénea sobre la superficie terrestre (Gaston 2000,

Brown 1981, López de Casenave et al. 2007). Así, la incorporación del concepto de escala en estudios ecológicos produjo un avance en nuestro entendimiento acerca de los procesos que determinan los patrones observados ya que éstos pueden variar de una escala a otra (Dray et al. 2012). La escala se refiere a la resolución tanto espacial como temporal dentro de un determinado rango y suele definirse por dos componentes: el grano (tamaño de la unidad de observación) y la extensión (superficie total donde se realizan las observaciones) (López de Casenave et al. 2007). La ecología del paisaje incluye explícitamente la heterogeneidad espacial y la escala espacial como objeto de estudio. La heterogeneidad espacial ocurre cuando al menos una de las variables de interés está estructurada espacialmente. Los patrones espaciales son a la vez producto de factores ecológicos y un agente causal de nuevos procesos ecológicos emergentes. Es por esto que los estudios relacionados con el espacio buscan entender los procesos que rigen la variación espacial en la composición de la comunidad, llamada diversidad beta (Legendre y Gauthier 2014). La diversidad beta también se puede estudiar a través del tiempo para dilucidar procesos temporales.

Los ecólogos Clements (1916) y Gleason (1924) desarrollaron teorías contrapuestas acerca de las respuestas de las comunidades ante cualquier disturbio. Clements, al observar que diferentes especies siempre se encontraban asociadas, planteó que cada comunidad se comporta como un superorganismo en donde cada especie es íntimamente dependiente de las otras. En esta visión las asociaciones de especies en cada comunidad son fijas. Por su parte, Gleason postuló una teoría “individualista” en la que la comunidad es simplemente una agrupación temporal de especies que responden de manera individual a los disturbios en su ambiente de acuerdo a sus propios límites de tolerancia. De cualquier modo, un paradigma ampliamente aceptado entre los ecólogos es que

los ensambles de especies son la mejor variable respuesta disponible para estimar el impacto en los ecosistemas naturales o antrópicos. Las variaciones en las abundancias de las especies (o de otras variables dinámicas tales como la biomasa) y su relación con las condiciones ambientales informa acerca de la fuerza en la relación de las especies con el ecosistema (Legendre y Gauthier 2014). Este paradigma está basado en la teoría de nicho de Hutchinson la cual establece que las especies tienen preferencias ecológicas, lo que significa que tienen más probabilidades de encontrarse en lugares donde las condiciones de vida son adecuadas (Hutchinson 1957). Como señalan Legendre y Gauthier (2014), la dificultad de aplicar este paradigma en estudios reales reside en que las asociaciones de especies forman matrices de datos multivariados (sitios por especies) que son de grandes dimensiones y, a menudo, más difíciles de analizar que los datos univariados sintéticos tales como la riqueza de especies o LCBD (contribuciones locales a la diversidad beta).

Numerosos estudios han documentado cambios en los patrones de diversidad de pequeños mamíferos en respuesta al cambio climático y a las actividades humanas en diversas partes del mundo (Avery et al. 2002, Bilney et al. 2010, de la Sancha 2010). En Argentina varias contribuciones se han centrado en este tópico (Pardiñas et al. 2003, Gómez et al. 2012, González-Fischer 2011, Formoso 2013, De Tommaso et al. 2014, Massa 2015, Nanni 2015). Sin embargo, en el NOA no se han realizado estudios que tengan en cuenta de una manera explícita el componente espacial y temporal de los factores ambientales como predictores de los patrones de diversidad de los ensambles de este grupo. La elevada heterogeneidad ambiental del NOA y la sensibilidad con la que los pequeños mamíferos responden a los cambios en la configuración del paisaje (Gorman y Reynolds 1993, Delattre et al. 1998, Love et al. 2000, Heroldova et al. 2007, Jacob 2008, González-Fischer 2011) constituyen un escenario favorable

para el estudio de los factores que influyen sobre los patrones de diversidad del grupo en la región.

ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

En el capítulo I presento una introducción general que constituirá el marco teórico sobre el cuál se desarrolla la Tesis. Planteo además los objetivos, las hipótesis y la justificación del modelo biológico utilizado. Por último, realizo una descripción general del área geográfica dónde se desarrolla el trabajo y una breve síntesis de los factores de disturbios más importantes en cada una de las ecorregiones presentes en el área.

En el capítulo II describo en forma cuantitativa y cualitativa la composición y la diversidad de los pequeños mamíferos terrestres en localidades puntuales del NOA relevadas a partir del análisis de egagrópilas de aves estrigiformes. Los contenidos de este capítulo constituyen una línea de base sobre diversidad para el grupo. Algunos resultados o datos reportados en el presente capítulo fueron publicados recientemente (d'Hiriart et al. 2015, en prensa a y b).

En el capítulo III realizo un relevamiento de las variables ambientales (climáticas, topográficas y de coberturas del suelo) que serán tenidas en cuenta en el estudio. Además, llevo a cabo el análisis de los patrones de diversidad de las comunidades de pequeños mamíferos terrestres en un contexto espacial (espacio geográfico) y analizo la relación entre dichas comunidades y las variables ambientales.

En el capítulo IV desarrollo un análisis temporal de las variaciones en las comunidades de pequeños mamíferos terrestres en relación a los cambios en las coberturas del suelo. Finalmente incluyo las consideraciones finales de los resultados obtenidos y las conclusiones más importantes de este trabajo.

Enumero, además, algunas de las líneas de investigación que creo que deben

ser prioritariamente abordadas para complementar y mejorar mi investigación, así como también aquellas que pienso que constituyen las perspectivas más promisorias que se abren a partir del presente trabajo.

OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de este trabajo consiste en describir los patrones de diversidad de pequeños mamíferos terrestres del NOA y evaluar la influencia de las coberturas del suelo, el clima y la topografía sobre estas comunidades en un contexto espacial y temporal.

OBJETIVOS ESPECIFICOS

- Describir y analizar la composición y diversidad de las comunidades de pequeños mamíferos terrestres del NOA.
- Documentar las variaciones de estas comunidades en el espacio geográfico y estudiar su relación con variables ambientales.
- Evaluar los cambios temporales de las comunidades en función de los cambios de usos del suelo.

HIPÓTESIS

1. El espacio (ubicación geográfica), el clima, la topografía y las coberturas del suelo determinarán la composición y la abundancia de los ensambles de pequeños mamíferos terrestres.
2. Las localidades con un uso del suelo más intensivo se caracterizarán por comunidades de pequeños mamíferos terrestres pauperizadas.
3. Condiciones climáticas de mayor humedad y temperatura favorecerán a especies típicas de ambientes con mayor cobertura vegetal, mientras que condiciones frías y secas favorecerán a las especies propias de ambientes abiertos.

4. La composición y abundancia de especies de pequeños mamíferos terrestres en los sitios relevados en diferentes años se verán influenciadas por potenciales cambios en las coberturas del suelo.

MODELO BIOLÓGICO

Las variaciones en la estructura del paisaje afectan a todos los niveles de organización, desde los genes hasta los ecosistemas, pasando por los individuos, poblaciones y comunidades. Numerosos trabajos han señalado la sensibilidad de las comunidades de pequeños mamíferos (<500 g) a los cambios ambientales producidos y acelerados por el hombre, con respuestas tanto a escala de paisaje como de microhábitat (Delattre et al. 1998, Love et al. 2000, Jacob 2008, González Fischer 2011). Un cambio en la configuración del paisaje puede comprometer su integridad funcional al interferir sobre varios procesos ecológicos que son necesarios para la persistencia de las poblaciones silvestres y el mantenimiento de la biodiversidad y salud del ecosistema. En la última década el creciente interés por el estudio de la ecología de comunidades, abordada desde la perspectiva de la ecología del paisaje (Holyoak et al. 2005), favoreció la utilización de diferentes grupos de animales como modelo biológico, siendo los mamíferos el más frecuente en este tipo de estudios (Uuema et al. 2013, Massa 2015). Dentro de este diverso grupo taxonómico, los pequeños mamíferos han sido los más utilizados alrededor del mundo debido a la abundante información existente acerca de la biología e historia natural de algunas de sus especies, y a que en muchos casos se conocen los roles ecológicos y nichos que ocupan en agroecosistemas, pastizales y bosques (ej., Crespo et al. 1970, de Villafaña et al. 1977, Bonaventura et al. 1988, Mills et al. 1991, Busch y Kravetz 1992a y b, Bilenca 1993). Entre las especies de pequeños mamíferos, los roedores han demostrado ser herramientas eficaces y confiables para

monitorear los efectos de la configuración del paisaje sobre la comunidad local. Debido a que se mueven en áreas relativamente pequeñas, a que cuentan con un tiempo de vida comparativamente corto y a que exhiben cambios comportamentales en lapsos relativamente breves (cambios estacionales), los ecólogos tienen la oportunidad de poder estimar muchos de sus atributos poblacionales y comunitarios (Massa 2015). Barrett y Pelles (1999) señalaron que la información acerca del comportamiento y ecología de las especies de pequeños mamíferos es necesaria para poder entender cómo los patrones espaciales de la configuración del paisaje y los cambios temporales en el mismo afectan la dinámica de sus poblaciones y comunidades.

El NOA concentra una riqueza particularmente alta de los pequeños mamíferos terrestres de Argentina, con casi el 48% de las especies registradas. Entre las posibles causas de esta alta diversidad puede señalarse la elevada heterogeneidad ambiental y climática de la región (Mares et al. 1996, 1997), producto en parte de la exposición diferencial de los elementos del paisaje a los vientos húmedos provenientes del anticiclón del atlántico sur (Bianchi y Yáñez 1992, Minetti et al. 2005).

Aunque el contexto ambiental es propicio y el modelo biológico es adecuado, la influencia de la creciente homogeneización del paisaje debido a las actividades antrópicas y de diferentes predictores ambientales sobre los ensambles de pequeños mamíferos en la región no han sido bien estudiadas.

DESCRIPCIÓN GENERAL DEL ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en diferentes localidades del NOA. Esta región, que incluye las provincias de Jujuy, Salta, Tucumán, Santiago del Estero, Catamarca y La Rioja, limita con Chile hacia el oeste y con Bolivia al norte (Figura 1.1). Esta

área, cuya superficie alcanza los 562000 km², se caracteriza por una geomorfología compleja, con la presencia de importantes cordones montañosos de diferente altitud y posición geográfica, separados por valles, bolsones y numerosos cursos de agua (Bobba y Hernández 2005). La influencia de la geomorfología impone notables variaciones climático/ambientales dentro de espacios relativamente reducidos, desarrollándose numerosas áreas distintivas por sus características ambientales y fitogeográficas (Bobba y Hernández 2005). Como resultado, en el área podemos encontrar cinco ecorregiones ampliamente representadas (Chaco Seco, Yungas, Monte de Sierras y Bolsones, Puna y Altos Andes).

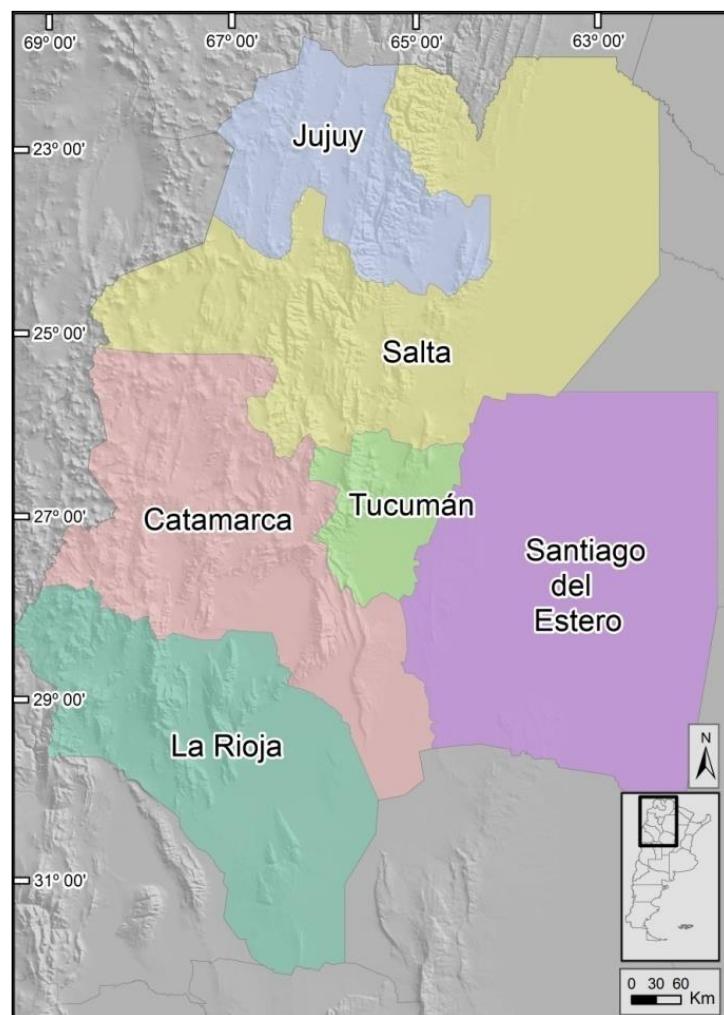


Figura 1.1: Área de estudio. Región del noroeste argentino.

BREVE DESCRIPCIÓN E HISTORIA DE USOS DEL SUELO Y DISTURBIOS EN LAS ECORREGIONES DEL NOA

En el NOA la principal causa de degradación ambiental está dada por la destrucción de los bosques de llanura. En general, las áreas más afectadas por este tipo de tareas son aquellas que poseen poca pendiente y suficientes precipitaciones, lo que las hace aptas para la agricultura. Estas condiciones se encuentran principalmente en el Chaco Seco y el pedemonte de las Yungas (Grau et al. 2005). La conversión de la cobertura vegetal original a agricultura y pasturas en estas áreas tiene consecuencias importantes en el ciclo del agua y el clima regional (Nobre et al. 2001). En las demás ecorregiones la agricultura está más localizada, restringida a bolsones de riego en la ecorregión del Monte de Sierras y Bolsones o a plantaciones de subsistencia en la ecorregión de la Puna, la cual se encuentra muy limitada por las condiciones climáticas y edáficas predominantes (Reboratti 2005). En el caso de las Yungas esta conversión afectó al 90% de los bosques y selvas pedemontanas, reduciendo así la zona de contacto de esta ecorregión con el Chaco Seco (Brown y Malizia 2004, Brown y Pacheco 2006). Inicialmente, esto se debió a la irrupción de la caña de azúcar, pero a partir de la década de 1980 este proceso se aceleró debido a la introducción de cultivos de soja. La expansión de la agricultura en el Chaco Seco se produjo a través de la conversión de grandes extensiones de bosques xerófilos, lo que provocó la desaparición de hábitats y su fragmentación (Cabido 2008). En el NOA esto provocó la pérdida de bosques maduros y secundarios en las provincias de Santiago del Estero (Boletta et al. 2006), Salta y Tucumán (Paruelo et al. 2005). Sin embargo, en aquellos lugares donde las prácticas agrícolas han sido abandonadas actualmente se observan procesos de recuperación de bosques (transición forestal) (Nanni 2015).

Independientemente de este patrón general, cada ecorregión, caracterizada por un tipo de vegetación predominante, un clima particular, y diferentes ensambles de animales y plantas, se ve afectada por diferentes tipos de disturbios. A continuación se caracterizan brevemente las ecorregiones presentes en el NOA desde el punto de vista de su vegetación característica, clima y diferentes tipos de disturbios.

CHACO SECO

Al igual que toda la llanura chaqueña, el Chaco Seco es el resultado del relleno sedimentario de la fossa tectónica chaco-pampeana (Burkart et al. 1999). Esta llanura está modelada por la acción de los ríos Juramento-Salado, Bermejo, Pilcomayo y, en menor medida, el Salí-Dulce, los que atraviesan la ecorregión en sentido noroeste-sudeste (Torrella y Adámoli 2005). Esta ecorregión ocupa en Argentina porciones de las provincias de Jujuy, Salta, Formosa, Chaco, Santiago del Estero, Tucumán, Catamarca, La Rioja, Córdoba y el extremo norte de Santa Fe. El clima es continental, cálido subtropical, y la temperatura media anual varía de norte a sur, desde los 23° C hasta alrededor de los 18° C. Las precipitaciones oscilan desde los 500 a los 700 mm anuales, distribuidas en veranos lluviosos (octubre a marzo) e inviernos secos (abril a septiembre) (Burkart et al. 1999, Scolari et al. 2002). Debido a los altos niveles de endemismos y a la alta riqueza de especies que alberga, esta región es considerada como de gran importancia para la conservación, tanto a escala local como regional, y debido a los altos niveles de intervención antrópica ha sido categorizada como una ecorregión vulnerable (Redford et al. 1990, Mares 1992, Olson et al. 2001, Ojeda et al. 2002, Torres y Jayat 2010, Sandoval y Barquez 2013). Dentro del Chaco Seco se distinguen, según sus condiciones climáticas, tres subregiones: el Chaco Semiárido, que ocupa el oeste de Chaco y Formosa, casi todo Santiago del Estero, el este de Salta y Tucumán y una parte del norte

de Córdoba; el Chaco Serrano, que forma la mayor parte del límite oeste de la región, limita con las Yungas y el Monte de Sierras y Bolsones, y ocupa sectores de las provincias de Jujuy, Salta, Tucumán, Catamarca, La Rioja, Córdoba y el norte de San Luis; y el Chaco Árido, el cual ocupa el este de Catamarca y La Rioja, el norte de San Luis, el noroeste de Córdoba y el sudoeste de Santiago del Estero (Torrella y Adámoli 2005).

El tipo de vegetación predominante del Chaco Seco es el bosque xerófilo, con árboles que se vuelven más bajos y ralos hacia el Chaco Árido (Burkart et al. 1999). Según las zonas y subregiones, la vegetación del Chaco Seco incluye bosques densos, matorrales abiertos y praderas sin árboles. Las zonas más altas dentro del relieve llano poseen bosques xerófilos compuestos por quebracho colorado santiagueño (*Schinopsis quebracho-colorado*) y quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*), entremezclados con mistol (*Ziziphus mistol*), itín (*Prosopis kuntzei*), yuchán (*Ceiba chodatii*), brea (género *Caesalpinia*), cactáceas varias, duraznillos y arbustos de los géneros *Acacia* y *Capparis* (Burkart et al. 1999). En zonas más bajas con poca salinidad hay comunidades compuestas por palo santo (*Bulnesia sarmientoi*), algarrobos (*Prosopis* spp.) y chañares (*Geoffroea decorticans*).

El Chaco Seco representa el mayor remanente de bosque seco continuo del mundo (Portillo Quintero y Sanchez Azofeifa 2010), constituyendo un área forestal de 176000 km² (Gasparri et al. 2013). Sin embargo, es una de las fronteras agrícolas de mayor expansión y una de las ecorregiones más desprotegidas de la Argentina (Izquierdo y Grau 2009). El impacto de la actividad humana en esta ecorregión está relacionada a la introducción del ganado doméstico y a la deforestación, lo que llevó a la eliminación de pastizales controlados por el fuego y a la alteración de la composición y estructura de los bosques (Periago et al. 2015). El régimen de precipitaciones se

incrementó en los últimos años y esto, sumado a la siembra directa, permitió la reconversión hacia la agricultura de las actividades ligadas a la ganadería y explotación forestal. La abundancia de especies de árboles de madera dura, de gran cotización en el mercado, determinaron que los bosques naturales sean objeto de una explotación indiscriminada, desde tiempos históricos hasta la actualidad (Scolari et al. 2002). Los ambientes más comprometidos por el avance de la frontera agrícola en esta ecorregión son los bosques que se encuentran en tierras altas, ubicados al este de la región, en el límite entre el Chaco Seco y el Chaco húmedo, que tienen mayores niveles de precipitación (Torrella y Adámoli 2005), como así también los quebrachales y los bosques de transición entre el Chaco Seco y las Yungas. Estos ambientes se encuentran actualmente muy fragmentados y no están bien representados dentro del sistema de áreas protegidas.

YUNGAS

Las Yungas se extienden ampliamente en América del Sur, desde Venezuela hasta el noroeste de Argentina. En esta región se encuentra el límite sur de la ecorregión, que en esta área también es conocida como selva Tucumano-Oranense (Burkart et al. 1999). En Argentina este bosque selvático se distribuye discontinuamente sobre cordones montañosos vinculados a la cordillera de los Andes en las provincias de Salta, Jujuy, Tucumán y Catamarca. El clima es cálido, húmedo a subhúmedo y las condiciones de temperatura y humedad varían en función de la altitud, latitud y exposición de las laderas. Las precipitaciones, concentradas en gran medida en los meses estivales (noviembre-marzo), en general varían entre los 900 mm y los 1300 mm, alcanzando más de 2000 mm anuales en muchas áreas (Burkart et al. 1999).

En el fuerte gradiente altitudinal de las Yungas se pueden reconocer cuatro pisos de vegetación diferenciados por su fisonomía y composición florística: (i)

la Selva Pedemontana, distribuida entre los 400 y los 900 msnm, está caracterizada por una temperatura media anual de 21.5 °C, una precipitación anual media de 820 mm, y por el predominio de especies arbóreas como tipa blanca (*Tipuana tipu*), cebil (*Anadenanthera colubrina*), pacará (*Enterolobium contortisiliquum*) y lapacho rosado (*Handroanthus impetiginosus*); (ii) la Selva Montana, que se extiende aproximadamente entre los 900 y los 1600 msnm, presenta precipitaciones anuales medias de 1800 mm, un clima templado a cálido y húmedo, y una vegetación compuesta mayormente de laurel (*Cinnamomum porphyrium*, *Nectandra pichurim* y *Ocotea puberula*), horco molle (*Blepharocalix salicifolius*), arrayán (*Eugenia uniflora*), nogal criollo (*Juglans australis*) y cedro (*Cedrela angustifolia*); (iii) el Bosque Montano, mayormente distribuido entre los 1600 y los 2500 msnm, presenta precipitaciones anuales medias que rondan los 1100 mm, un clima templado húmedo, y representantes arbóreos de la talla del pino del cerro (*Podocarpus parlatorei*), el nogal criollo y el aliso (*Alnus acuminata*); (iv) los Pastizales de neblina (PN) se extienden aproximadamente entre los 1500 y los 3000 metros de altitud dependiendo de las condiciones climáticas y de la topografía. En el límite inferior hacen contacto con los bosques montanos y en el superior se entremezclan con los pastizales altoandinos y de la estepa puneña (Cabrera y Willink 1976, Brown y Grau 1993). Las precipitaciones en este piso están concentradas en los meses de verano y principios del otoño. En las zonas de contacto con el bosque montano las precipitaciones pueden superar los 1500 mm anuales. La temperatura media anual varía entre estaciones pudiendo alcanzar los 20°C en algunos sectores, mientras que la temperatura mínima anual puede ser inferior a los 8°C (Minetti 1999, Jayat 2009). Entre las gramíneas más abundantes se encuentran *Festuca hieronymi*, *Deyeuxia* sp., *Paspalum lineispatha*, *Anthaenanthiopsis fiebrigii* y *Stipa tucumana*, entre otras. Además, destacan plantas de flores vistosas, entre ellas *Cosmos peucedanifolius*, *Stevia* spp., *Lippia turnerifolia*, *Spilanthes alpestris* y varias

especies de los géneros *Polygala*, *Baccharis*, *Verbena* y *Salvia* (Vervoorst 1982).

Según Mendoza y González (2011), los PN en el NOA se dividen en dos sectores climáticamente diferentes. Al norte predominan los pastizales húmedos y al sur los secos, aunque una pequeña porción de pastizales húmedos se encuentran al pie de la cadena del Aconquija en Tucumán.

Actualmente los Pastizales de Neblina son utilizados como áreas de pastoreo de ganado doméstico y para la agricultura (Brown y Grau 1993) lo que producen fuertes perturbaciones en el ambiente natural. El fuego es el principal tipo de disturbio actual en este piso lo cual, sumado a la creciente urbanización y cacería deportiva, alteran fuertemente el ambiente. Grau y Veblen (2000, *fide* Jayat 2009) documentaron que intensidades intermedias de fuego parecieran favorecer la expansión de los bosques de aliso sobre el pastizal, al reducir la competencia entre renovales y pastos.

Las Yungas albergan un número de especies animales y vegetales que llega a representar hasta un 40% de la riqueza total de nuestro país (Malizia et al. 2012). Esta diversidad presenta un patrón de recambio fuertemente influido por el gradiente altitudinal y latitudinal (Brown et al. 2005). Históricamente, el mayor esfuerzo de conservación en esta ecorregión se concentró en la Selva Montana, con escasa protección de los sectores que comprenden al Bosque Montano, los Pastizales de Neblina y la Selva Pedemontana. Sin embargo, en las últimas décadas esta tendencia se revirtió con la creación de varias reservas ecológicas, áreas protegidas y parques nacionales (Brown et al. 2005). En Argentina, las Yungas tienen una gran importancia en cuanto a la provisión de bienes y servicios ambientales (Brown et al. 2006). Por ejemplo, esta selva provee de agua para riego de cultivos y consumo humano (Balvanera 2012), además de otorgar productos forestales madereros y no madereros de importancia económica en el mercado regional (Malizia et al. 2009). La principal

amenaza para esta ecorregión es la transformación de los bosques a otros usos del suelo, principalmente en tierras bajas de selva pedemontana, lo que trae como resultado la degradación del bosque y por ende, la pérdida de la biodiversidad que alberga (Malizia et al. 2012). Además, entre otros disturbios se destacan la ganadería extensiva y la expansión urbana no planificada (Malizia et al. 2012). Como resultado de estos factores, el sector de las Yungas correspondiente a las selvas pedemontanas tiene más del 90% de su superficie original transformada en extensos cultivos, principalmente de caña de azúcar y de soja (Brown y Malizia 2004). Este disturbio, sumado a la fuerte extracción forestal para madera, ha generado en algunas regiones niveles de degradación muy importantes y la severa disminución de las zonas de contacto de esta ecorregión con el Chaco Seco.

MONTE DE SIERRAS Y BOLSONES

La ecorregión del Monte de Sierras y Bolsones se encuentra asociada al sistema cordillerano y serrano del extremo occidental del país, desde Jujuy hasta el norte de Mendoza. Esta zona presenta una gran variedad de estructuras geomorfológicas y de altitud (Pol et al. 2005). La aridez y la composición florística y faunística son comparativamente homogéneas en toda su extensión. A lo largo de su margen oeste, esta ecorregión presenta extensas laderas que, a determinadas altitudes, contactan con la Puna en el sector norte y con los Altos Andes en el sector sur (Burkart et al. 1999). Climáticamente, es una región árida a semiárida, con precipitaciones escasas que presentan un marcado gradiente este-oeste y que varían entre los 30 y los 350 mm anuales (Villagra et al. 2009). En el norte las lluvias se concentran en los meses de verano (la estación seca dura aproximadamente 9 meses) y en el sur las precipitaciones se distribuyen a lo largo de todo el año. La temperatura media anual es de 17.5°C, alcanzando máximas y mínimas absolutas de 43.8°C y -13°C, respectivamente. Los cambios

de temperatura suelen ser muy bruscos debido a la continentalidad y a la extrema aridez. La vegetación típica de esta ecorregión es la estepa arbustiva, caracterizada principalmente por la dominancia de jarillas (género *Larrea*) y por la presencia de cardones y bosques de algarrobos en algunos sectores (Burkart et al. 1999, Pol et al. 2005). La cobertura herbácea es muy variable, dependiendo de las precipitaciones y la ganadería. Vastos sectores de la región del Monte presentan un grado severo de desertificación, siendo las actividades humanas y sus disturbios asociados las principales causas de los procesos de degradación (Roig et al. 1991, del Valle et al. 1998). El sobrepastoreo por parte del ganado doméstico es el disturbio más importante, seguido por los incendios y la tala de árboles y arbustos (Pol et al. 2005). Estos procesos tuvieron sus inicios hace aproximadamente dos siglos, como consecuencia de la colonización y el desarrollo económico (Abraham y Prieto 1981, Defossé et al. 2003, Rostagno et al. 2006, Villagra et al. 2009). La cobertura vegetal disminuye en zonas donde aumenta la abundancia de ganado y donde no hay rotaciones periódicas (Guevara et al. 1996). El fuego disminuye la cobertura tanto de hierbas como de especies leñosas y la tala y recolección de especies leñosas afecta principalmente a los bosques de algarrobos (Pol et al. 2005). Estos cambios en la vegetación también pueden influir sobre la fauna autóctona, como por ejemplo la disminución de la cobertura vegetal puede favorecer al aumento de la abundancia de algunas especies de roedores (Pol et al. 2005). La expansión de la frontera agropecuaria ha conducido a la pérdida de biodiversidad y a la degradación y salinización de los suelos. Además, la redistribución del agua para riego, a través de la construcción de diques y embalses, generó la desertificación de amplias regiones y el secado de lagunas (Pol et al. 2005). La minería es una actividad tradicional en el Monte y es considerada una de las causas más importantes de degradación ambiental debido a la contaminación de la tierra y cursos de agua. Las explotaciones intensivas de metales preciosos

en el norte de esta ecorregión constituyen importantes focos de contaminación en la región (Pol et al. 2005). En esta ecorregión, menos del 4% de la superficie se encuentra actualmente dentro del sistema de áreas naturales protegidas.

PUNA

Es una planicie ubicada por encima de los 3000 metros de altitud que en Argentina se extiende desde las provincias de Salta y Jujuy pasando por Catamarca y La Rioja hasta el norte de San Juan. La ecorregión de la Puna, asociada a la Cordillera de los Andes, presenta caracteres geológicos, morfológicos y ecológicos muy particulares y característicos (Burkart et al. 1999). Cuando aumenta la altitud y los sistemas montañosos superan los 4300 a 4500 msnm comienzan a predominar las condiciones geológicas y bioclimáticas de la ecorregión de los Altos Andes. El relieve de la Puna se encuentra surcado por serranías que delimitan cuencas cerradas, que son características de este ambiente (Reboratti 2005). A pesar de su ubicación subtropical, la influencia de la altura determina que las temperaturas a lo largo del año sean relativamente bajas. El clima es frío y seco, con una amplitud térmica diaria que puede alcanzar los 30°C, medias anuales inferiores a los 8°C y mínimas invernales inferiores a los -20°C. Las precipitaciones son estivales y varían generalmente entre los 100 a los 200 mm anuales, aumentando hacia el norte (Burkart et al. 1999). Las bajas temperaturas y las escasas precipitaciones favorecen una fisonomía de la vegetación del tipo estepa, con predominio de especies de arbustos bajos y de gramíneas cuyos individuos se disponen de manera muy dispersa. Los arbustos, dominados por la tola (*Paraestrepia* sp.) y la añagua (*Adesmia horridiscula*) aparecen mezclados con diferente predominio, según condiciones locales y la especialización del ramoneo del ganado (Reboratti 2005). Las gramíneas dominan en las “vegas” que son depresiones locales donde se acumula el agua de vertiente y dan lugar a un microambiente

diferenciado (Reboratti 2005). Los árboles de altura son muy escasos y entre ellos pueden encontrarse a la queñoa (*Polylepis tomentella*), que forma pequeños bosques en algunos lugares apartados, y el churqui (*Prosopis ferox*).

En algunas zonas más húmedas se han registrado andenes de riego que denotan una actividad agrícola incipiente, fruto de condiciones climáticas menos rigurosas respecto de la actualidad. La ganadería se basa principalmente en el aprovechamiento de la llama, que es el animal mejor adaptado a estas condiciones (Reboratti 2005). Actualmente la Puna presenta algunas actividades mineras puntuales y no es objeto de actividades ganaderas a gran escala. Aunque en esta ecorregión el impacto antrópico fue comparativamente menor respecto de otras, la fragilidad del ambiente determinó que la poca actividad desarrollada haya sido suficiente para producir procesos de degradación, la mayor parte de los cuales no fueron todavía cuantificados (Reboratti 2005). A pesar de que la ganadería no tuvo un fuerte impacto para la ecorregión en general, sí fue determinante en algunos sectores, en particular por la incorporación del ganado ovino. El tendido de obras de infraestructura eléctrica implica otro impacto negativo para esta ecorregión, aunque más concentrado a escala local.

ALTOS ANDES

Los Altos Andes integran las altas cumbres por encima de los 3500 metros de altitud desde el límite con Bolivia hasta la alta cuenca del río Neuquén (Burkart et al. 1999). La altura es el factor modelador más importante del paisaje ya que controla las temperaturas y precipitaciones (Reboratti 2005). El clima es frío y las cumbres más altas presentan por lo general nieves permanentes. La temperatura media mensual está por debajo de los cero grados y la amplitud térmica es muy marcada, sobre todo en verano. Las precipitaciones varían entre los 100 y los 200 mm anuales. Las bajas temperaturas y las precipitaciones

escasas no permiten la formación de coberturas vegetales densas ni la formación de suelos completos (Reboratti 2005). La vegetación característica es la estepa graminosa o arbustiva, baja y adaptada a la extrema agresividad ambiental (aridez, frío y fuertes vientos) (Burkart et al. 1999). Predominan las especies vegetales de hojas pequeñas y con un gran sistema radicular. Las gramíneas más comunes son el iro (*Festuca ortophylia*) y el coirón (*Stipa chrysophylla*). Debido al aislamiento y a las agresivas condiciones climáticas, los Altos Andes constituyen un ambiente poco alterado. Sin embargo, esta ecorregión, junto con la Puna, contiene las reservas mineras más importantes del país y se ha mencionado la posibilidad del crecimiento de los impactos asociados a la explotación de estos recursos en los próximos años (Reboratti 2005). Este tipo de disturbios puede generar múltiples impactos en el ambiente, incluyendo la acumulación de residuos mineros, la modificación del relieve, y cambios de biodiversidad en las comunidades, por lo menos a nivel local.

CAPÍTULO 2

**COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE
PEQUEÑOS MAMÍFEROS DEL NOA**

INTRODUCCIÓN

La mayor parte de los estudios acerca de la diversidad y distribución de los pequeños mamíferos terrestres en el NOA se realizaron sobre la base de técnicas de captura viva o muerta así como por la revisión de colecciones mastozoológicas (ej., Díaz et al. 2009, Ferro y Barquez 2009, 2014, Jayat et al. 2008 a, b, 2009, Jayat 2009). Sin embargo, otra herramienta empleada habitualmente para conocer las poblaciones locales de pequeños mamíferos es el estudio de las egagrópilas producidas por algunas rapaces, entre ellas *Tyto furcata* Temminck 1827 y *Bubo magellanicus* (Gmelin 1788). Esta manera indirecta de estudiar a los pequeños mamíferos ha sido considerada como una herramienta muy valiosa por los mastozoólogos para realizar inventarios (Cueto et al. 2008, Teta et al. 2010) o estudiar distribuciones de especies de roedores y otros pequeños mamíferos (ej., Avery et al. 2002, 2005, Pardiñas et al. 2003, 2004, Pardiñas et al. 2005, Leveau et al. 2006, Jayat et al. 2011, d'Hiriart et al. 2015, en prensa). En Argentina estos estudios comenzaron con el trabajo de Massoia y Fornes (1964) sobre las presas consumidas por *Tyto alba* (hoy *Tyto furcata*), aunque existen menciones al respecto desde principios del siglo pasado (ej., Frenguelli 1928). Pardiñas y Cirignoli (2002) realizaron una síntesis comentada acerca de la bibliografía existente sobre el análisis de egagrópilas de rapaces en Argentina, con la inclusión de una gran cantidad de trabajos con fines mastozoológicos que fueron realizados con esta herramienta de muestreo. En el NOA son escasos los estudios que describen a las comunidades de pequeños mamíferos terrestres y sus propiedades emergentes (Riqueza, Diversidad, Abundancia, McGinley 2011) a partir del análisis de egagrópilas (Ortiz et al. 2010, 2012, Jayat et al. 2011, Gómez et al. 2012, Nanni et al. 2012, d'Hiriart et al. en prensa).

El NOA es una región muy heterogénea en cuanto a sus características topográficas, climáticas y ambientales, lo que ha determinado la coexistencia, en un área relativamente reducida, de una gran diversidad de ambientes naturales representados por cinco ecorregiones. Además, debido a que las localidades en las distintas ecorregiones son afectadas por diferentes tipos de disturbios antrópicos, los análisis comparativos de las comunidades de pequeños mamíferos que albergan resultan de gran interés. En particular, los ensambles de pequeños mamíferos terrestres han demostrado ser bastante sensibles a estos disturbios, aunque la respuesta a los mismos depende de cada especie y puede ser diferente tanto en sentido como en magnitud (Gorman y Reynolds 1993, Delattre et al. 1998, Love et al. 2000, Heroldova et al. 2007, Jacob 2008). A futuro, se estima que las poblaciones humanas irán en aumento, lo que generará una mayor demanda de tierras destinadas para agricultura y consumo humano, modificando aún más el ambiente y, por ende, afectando a las poblaciones de pequeños mamíferos que viven en ellos.

A partir del análisis del contenido de egagrópilas de dos especies de estrigiformes, se realiza una caracterización de la composición y diversidad de los ensambles de pequeños mamíferos de 31 localidades distribuidas entre las cinco ecorregiones presentes en el NOA. Se espera que este estudio constituya un punto de partida para monitorear, a futuro, cambios temporales y espaciales en estas comunidades.

OBJETIVO GENERAL DEL CAPÍTULO

Obtener una línea de base de diversidad que constituya un punto de partida para el monitoreo de las comunidades de pequeños mamíferos en el NOA.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Describir, caracterizar y cuantificar la composición, abundancia y diversidad de pequeños mamíferos terrestres en las localidades relevadas del NOA.
- Comparar de manera cuantitativa las localidades relevadas en función de su composición y diversidad de especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

La obtención de las muestras y el relevamiento de pequeños mamíferos siguieron métodos que se describen a continuación.

RELEVAMIENTO DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS

Los ensambles de pequeños mamíferos se estudiaron a partir del análisis de los restos óseos (cráneos y mandíbulas) contenidos en egagrópilas íntegras y disgregadas producidas por diferentes individuos de la lechuza del campanario (*Tyto furcata*) y el búho magallánico (*Bubo magellanicus*) (Aves, Strigiformes) (Figura 2.1 a y b). Las egagrópilas son conglomerados formados por restos de material no digerido y regurgitado por algunas aves rapaces (Figura 2.1c).



Figura 2.1: Fotografías de: **a**-*Tyto furcata*; **b**-*Bubo magellanicus*; **c**- acúmulo de egagrópilas pertenecientes a *B. magellanicus*.

El contenido de cada egagrópila depende de la dieta de la rapaz, pero normalmente contienen huesos, pelos, exoesqueletos de insectos, plumas, uñas, dientes y cualquier resto no digerido. Las egagrópilas son regurgitadas periódicamente y pueden ser colectadas en cantidades variables en los nidos durante la época de cría así como en los sitios de reposo o dormideros. En este trabajo se estudió, además, el material disperso de las egagrópilas, correspondiente a restos que fueron liberados a medida que las egagrópilas se desintegraban. Este material fue siempre tenido en cuenta para establecer la composición y diversidad de especies de pequeños mamíferos de una localidad, pero no fue utilizado en los análisis espaciales y temporales de los capítulos siguientes por no ser útiles para establecer una fecha determinada de acumulación.

Las egagrópilas fueron colectadas principalmente por los Dres. P. E. Ortiz y J. P. Jayat, aunque también han formado parte del estudio algunas muestras gentilmente cedidas por otros investigadores y colaboradores del grupo de trabajo. El 55% de los sitios de colecta fueron visitados una vez entre 2013 y 2016, revisándose potenciales áreas de acumulación tales como barrancos, túneles, edificios abandonados, tanques de agua, y otros posibles refugios que pudieron ser atribuidos sin duda alguna a *Tyto furcata* o a *Bubo magellanicus* (del Hoyo et al. 1999, Hercolini 2007). El resto de los sitios fueron visitados en dos o más eventos de colecta. Todos los restos recuperados se encuentran actualmente alojados en la Colección de Egagrópilas del Instituto Superior de Correlación Geológica (CEI, INSUGEO), San Miguel de Tucumán.

El conjunto de todas las egagrópilas colectadas en cada sitio y en un único evento fue considerado una muestra. De este modo, cada muestra estuvo constituida por una x cantidad de egagrópilas, conteniendo una n cantidad de individuos, colectadas en un lugar y en una fecha determinada. Las egagrópilas y el material disgregado fueron puestos en bolsas plásticas rotuladas por sitio, fecha y depredador, para su posterior análisis en el laboratorio. Las egagrópilas se diseccionaron en húmedo, separando con pinzas y agujas de disección los restos tegumentarios, óseos, dentarios y quitinosos. Los restos cráneo-dentarios recuperados fueron determinados al máximo nivel de resolución taxonómica posible. Para la determinación de las especies presentes se utilizaron colecciones de referencia, claves de identificación y bibliografía disponible (e.g., Hershkovitz 1962, Myers et al. 1990, Massoia y Fornes 1967, 1969, Ortiz y Pardiñas 2001, Ortiz y Jayat 2007, Jayat et al. 2008, 2009, 2016 a, b, Ferro et al. 2010, Fernández y Ballejo 2011, Ortiz et al. 2011b, Teta 2013, Patton et al. 2015). Las colecciones consultadas fueron: Colección de Egagrópilas del INSUGEO (Instituto Superior de Correlación Geológica, CONICET- Universidad Nacional

de Tucumán, Tucumán, Argentina), Colección de Mamíferos Lillo (Tucumán, Argentina), y Colección Nacional de Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Buenos Aires, Argentina). La taxonomía utilizada sigue principalmente a Patton et al. (2015) y para las especies del género *Phyllotis* se sigue a Jayat et al. (2016).

Para cada muestra se calculó el número mínimo de individuos (NMI) a partir del conteo de los elementos homólogos pertenecientes a un mismo lado (por ejemplo, mandíbulas y maxilares) (Grayson 1973). Además, se calculó la frecuencia relativa (NMI%) de cada especie dividiendo el número de individuos de cada especie por el número total de individuos en la muestra, expresado en porcentaje.

Para las descripciones de las comunidades de pequeños mamíferos terrestres relevadas en distintos años se seleccionó la muestra más reciente. Las localidades para las que se obtuvieron muestras mensuales en un mismo año tienen como muestra final anual la suma de los materiales recuperados durante los mismos.

Los atributos comunitarios tanto para la riqueza como para la abundancia de especies se estimaron mediante el cálculo de los siguientes parámetros:

- Riqueza específica (S): número total de especies registradas en una comunidad.
- Índice alpha de Fisher (α): índice derivado del modelo de la serie logarítmica de Fisher. Este índice prioriza la medición de la riqueza de especies, tiene buena capacidad de discriminación entre muestras y una baja sensibilidad a tamaños de muestras diferentes.

Capítulo 2

**COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA**

$$S = a * \ln (1+n/a)$$

Donde S es el número de especies, n es el número de individuos y a es el índice alpha de Fisher.

- Chao 1: es un estimador del número de especies en una comunidad basado en el número de especies raras en la muestra. Es un índice no paramétrico ya que no asume el tipo de distribución del conjunto de datos y no los ajustan a un modelo determinado.

$$\text{Chao1} = S + F_1 (F_1 - 1) / (2(F_2 + 1))$$

Donde F_1 son las especies representadas por un individuo en la muestra y F_2 las representadas por dos individuos.

- Índice de dominancia de Simpson (D): este parámetro permite medir la dominancia en una comunidad y debe interpretarse como la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra pertenezcan a la misma especie. Varía entre 0 (cuando todos los taxones están igualmente presentes) y 1 (cuando una especie domina la comunidad completamente).

$$D = \sum_i (n_i/n)^2$$

Donde n_i es el número de individuos del taxón i

- Índice de Shannon-Wiener (H'): este índice expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra y por lo tanto prioriza la medición de la equitatividad. Mide el grado promedio de la incertidumbre al predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una muestra. Sólo se ve moderadamente influido por tamaño de muestras distintas.

$$H' = -\sum n_i/n * \ln n_i/n$$

Adicionalmente, con el objeto de minimizar el efecto de los tamaños de muestras diferentes, se obtuvieron las curvas de rarefacción (Gotelli y Colwell 2001) para cada localidad. Con este método se estimaron los valores de riqueza de especies en función del tamaño de las muestras más pequeñas en cada localidad de colecta (Gotelli y Entsminger 2011).

Para caracterizar a las localidades relevadas en función de la similitud de los ensambles de pequeños mamíferos terrestres se realizó un análisis de agrupamiento (clúster). El análisis de clúster es un método estadístico multivariado que se utiliza principalmente para evaluar la formación de grupos de UBC (Unidad Básica de Caracterización). Los grupos se forman a partir de las similitudes, o disimilitudes, que se presentan entre pares de UBC sobre la base de n características evaluadas (Johnson 1998). Debido a la naturaleza de los datos, en esta tesis se realizó un análisis clúster basado en el índice de Bray-Curtis con el agrupamiento realizado con el método UPGMA. En este método, el cálculo de la matriz de distancias o de índices de similitud se hace promediando los valores de las distancias o índices de similitud de las UBC del grupo con el de las otras UBC (Sokal y Michener 1958). Para el cálculo de los índices de diversidad, los análisis de rarefacción y el análisis de agrupamiento, se utilizó el programa estadístico PAST versión 3.11 (Hammer et al. 2001).

RESULTADOS

Se analizaron un total de 73 muestras de egagrópilas correspondientes a 34 localidades del NOA. Debido a que el número de individuos por muestra fue variable de un sitio a otro, con muestras pequeñas en algunos casos, se decidió utilizar aquellas muestras con un NMI superior a 50 individuos. En este

Capítulo 2

COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS

EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA

contexto, las descripciones de las comunidades se basaron en un total de 57 muestras correspondientes a 31 localidades de colecta (Tabla 2.1, Figura 2.2)

Capítulo 2
COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA

ID	LOCALIDAD	PROVINCIA	ECORREGIÓN	LAT	LONG	ALTITUD	INICIAL
1	Residencia Universitaria	Tucumán	Yungas (SP)	-26.78	-65.33	786 msnm	RU
2	Ingenio San Pablo	Tucumán	Yungas (SP)	-26.87	-65.32	437 msnm	ISP
3	Escuela de Agricultura	Tucumán	Yungas (SP)	-26.78	-65.32	580 msnm	EAS
4	La Ramada	Tucumán	Yungas (SP)	-26.68	-64.93	548 msnm	LR
5	PNEI Rey- Secc. Güemes	Salta	Yungas (SP)	-24.79	-64.62	965 msnm	SG
6	PN El Rey- Hostería	Salta	Yungas (SP)	-24.72	-64.64	908 msnm	LH
7	Finca Buena Voluntad	Jujuy	Yungas (SM)	-24.38	-65.37	1423 msnm	FBV
8	Villa Padre Monti	Tucumán	Yungas (SM)	-26.51	-65.00	950 msnm	VPM
9	Quebrada Los Sosa	Tucumán	Yungas (BM)	-26.99	-65.66	1842 msnm	QLS
10	Tafí del Valle	Tucumán	Yungas (PN)	-26.86	-65.72	2061 msnm	TV
11	Valle Encantado*	Tucumán	Yungas (PN)	-25.20	-65.84	3144 msnm	VE
12	Las Chacritas	Tucumán	Yungas (PN)	-27.64	-65.96	2109 msnm	LCs
13	La Angostura	Tucumán	Yungas (PN)	-26.93	-65.70	1905 msnm	LA
14	La Mesada	Tucumán	Yungas (PN)	-26.95	-65.76	2293 msnm	LM
15	INTA La María	S. del Estero	Chaco Seco	-28.01	-64.23	161 msnm	ILM
16	Bajada del Cuervo	S. del Estero	Chaco Seco	-27.47	-64.80	248 msnm	BC
17	Rosario de la Frontera	Salta	Chaco Seco	-25.82	-64.93	779 msnm	RF
18	La Tusquita	Tucumán	Chaco Seco	-27.11	-64.93	335 msnm	LT
19	Las Cejas	Tucumán	Chaco Seco	-26.86	-64.77	333 msnm	LC
20	Gobernador Garmendia	Tucumán	Chaco Seco	-26.60	-64.57	351 msnm	GG
21	La Poma	Salta	M. de Sierras y Bols.	-24.69	-66.18	3629 msnm	LP
21	La Poma*	Salta	M. de Sierras y Bols.	-24.69	-66.18	3629 msnm	LP*
22	Cueva de las Máscaras	Catamarca	M. de Sierras y Bols.	-26.92	-66.83	3896 msnm	CM
23	Los Graneros	Salta	M. de Sierras y Bols.	-24.72	-66.17	3706 msnm	LG
24	PNLC	Salta	M. de Sierras y Bols.	-25.25	-66.00	3147 msnm	PNLC
25	Castillo de las Brujas	Tucumán	M. de Sierras y Bols.	-26.67	-65.85	2675 msnm	CB
26	El Túnel	La Rioja	M. de Sierras y Bols.	-29.06	-67.67	2809 msnm	ET
27	Guayrazul	Jujuy	Puna	-22.95	-66.27	4236 msnm	GYZ
28	Socompa- Las Cuevas*	Salta	Altos Andes	-24.47	-68.28	3920 msnm	LCvas
29	Socompa- Gendarmería	Salta	Altos Andes	-24.45	-68.28	4026 msnm	SGn
30	Estación Chuculaqui	Salta	Altos Andes	-24.76	-68.07	4238 msnm	CH
31	Quebrada del agua	Salta	Altos Andes	-24.51	-68.16	4120 msnm	QA

Tabla 2.1: Localidades de muestreo en las distintas ecorregiones del NOA. **[PNLC]:** Parque Nacional Los Cardones. Las localidades con asterisco (*) corresponden a muestras de *B. magellanicus*. Las coordenadas geográficas se muestran en grados decimales. **[SP]:** Selva Pedemontana, **[SM]:** Selva Montana, **[BM]:** Bosque Montano, **[PN]:** Pastizales de Neblina.

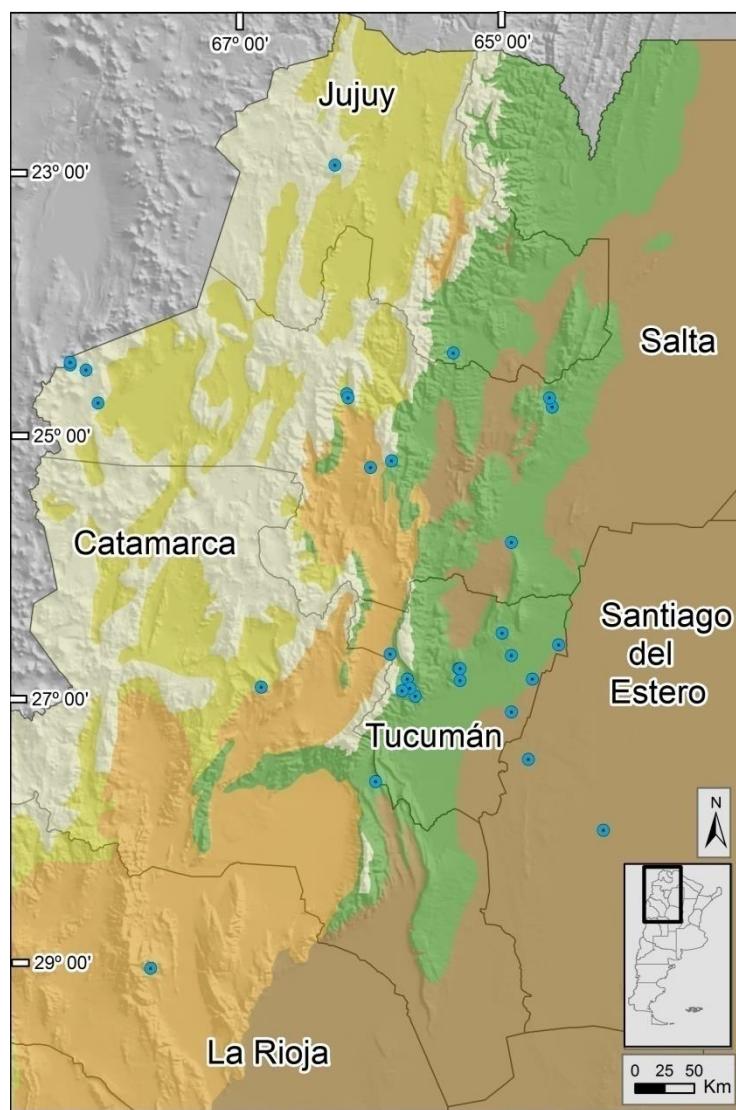


Figura 2.2: Ubicación geográfica de los sitios de colecta de egagrópilas incluidos en esta Tesis.

La descripción de los atributos comunitarios para cada localidad se hizo sobre un total de 11481 individuos. Se identificaron 52 especies de pequeños mamíferos terrestres, de los cuales 37 pertenecieron a ocho tribus de roedores sigmodontinos. Las restantes especies correspondieron a dos múridos, nueve caviomorfos (correspondientes a las familias Chinchillidae, Abrocomidae, Ctenomyidae y Octodontidae) y cuatro marsupiales didélfidos del género *Thylamys* (Ver Apéndice Tabla 2.2). Estas especies varían en tamaño corporal desde unos 12 g en *Calomys musculinus* hasta 1 kg en *Chinchilla chinchilla*. Del

Capítulo 2

**COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA**

total de las especies identificadas, sólo tres fueron exóticas (*Lepus europaeus*, *Mus musculus* y *Rattus* spp.).

CARACTERIZACIÓN DE LAS COMUNIDADES DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS TERRESTRES.

A continuación se describen los ensambles de pequeños mamíferos terrestres para todas las localidades relevadas en las cinco ecorregiones del NOA.

ECORREGIÓN DE LAS YUNGAS

La caracterización de las comunidades de pequeños mamíferos de esta ecorregión se realizó para 14 localidades separadas por cada piso altitudinal de vegetación (Figura 2.3). Se identificaron 32 especies, 25 de las cuales correspondieron a roedores sigmodontinos, tres a caviomorfos, dos a múridos y dos a marsupiales del género *Thylamys*. La descripción de estas comunidades se realizó sobre la base de un total de 5057 individuos.

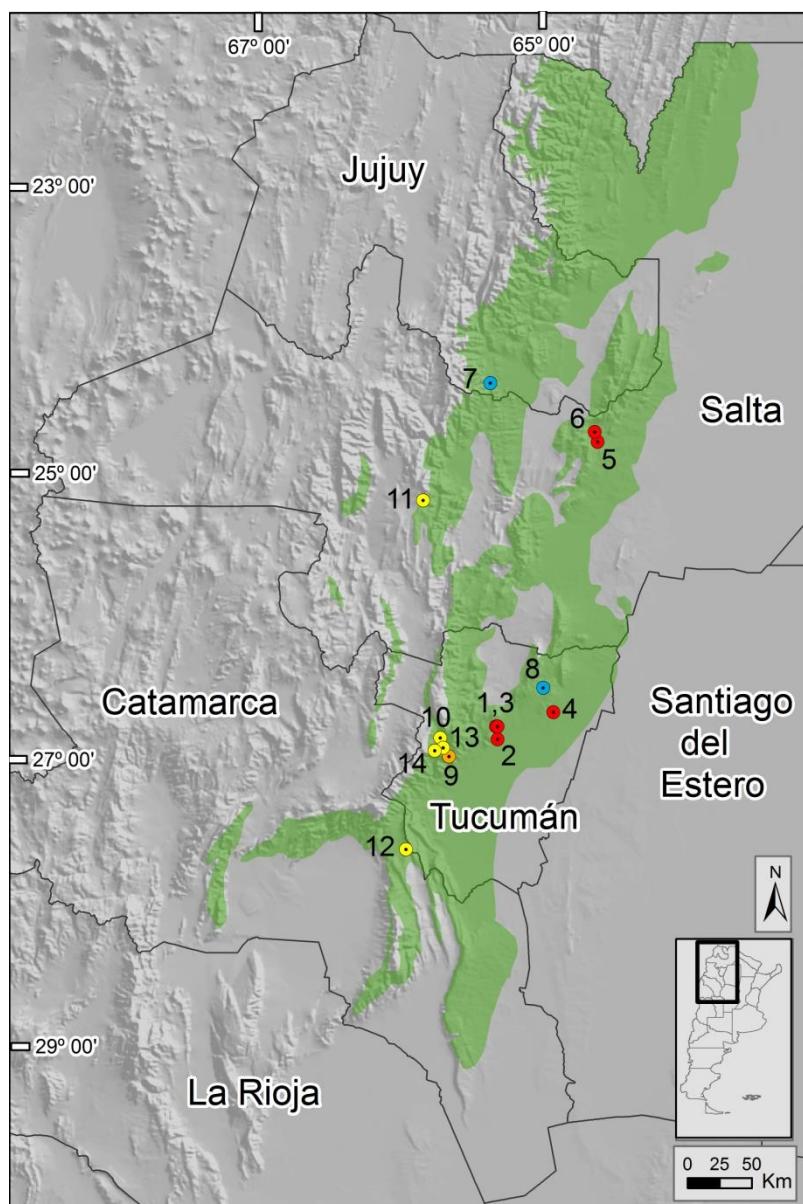


Figura 2.3: Localidades de la ecorregión de las Yungas. Se incluyen las localidades de todos los pisos altitudinales (rojo: Selva Pedemontana; celeste: Selva Montana; anaranjado: Bosque Montano; amarillo: Pastizales de Neblina). Los números de las localidades se corresponden con aquellos de la Tabla 2.1.

SELVA PEDEMONTANA

La descripción de las comunidades registradas en las localidades de este piso se basó en 2347 individuos correspondientes a 19 especies de roedores sigmodontinos, dos múridos, dos caviomorfos y el marsupial *Thylamys* (Figura 2.3, Tabla 2.3).

Capítulo 2

COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA

De los sigmodontinos registrados, cuatro especies se encontraron representadas en todas las localidades y cuatro estuvieron presentes en sólo una. Las localidades LH y RU fueron las únicas entre las estudiadas de este ambiente que registraron especies exclusivas (en LH *O. paramensis*, *E. legatus* y *Graomys domorum* y en RU *Andinomys sedax* y *Abrothrix illutea*).

Capítulo 2
COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA

Localidades	RU		ISP		EAS		LR		SG		LH	
	NMI	%NMI	NMI	%NMI	NMI	%NMI	NMI	%NMI	NMI	%NMI	NMI	%NMI
Species												
<i>Thylamys</i> cf. <i>T. sponsorius/venustus</i>	-	-	-	-	1	1.639	-	-	-	-	9	1.844
<i>Thylamys</i> sp.	-	-	-	-	-	-	3	0.319	1	1.333	-	-
<i>Abrothrix illutea</i>	6	0.977	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon caenosus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	4	5.333	94	19.26
<i>Akodon simulator</i>	5	0.814	10	5.952	3	4.918	16	1.700	7	9.333	67	13.73
<i>Akodon spegazzinii</i>	45	7.329	14	8.333	6	9.836	110	11.70	-	-	-	-
<i>Akodon sylvanus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2.667	7	1.434
<i>Necromys lasiurus</i>	2	0.326	8	4.762	-	-	28	2.976	-	-	-	-
<i>Oxymycterus paramensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	1.639
<i>Euryoryzomys legatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.205
<i>Andinomys edax</i>	2	0.327	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Holochilus chacarius</i>	-	-	5	2.976	-	-	2	0.213	-	-	1	0.205
<i>Oligoryzomys brendae</i>	92	14.99	16	9.524	6	9.836	33	3.507	14	18.67	131	28.84
<i>Oligoryzomys</i> cf. <i>O. flavescens</i>	66	10.75	38	22.62	10	16.39	36	3.826	11	14.67	53	10.86
<i>Calomys</i> cf. <i>C. boliviæ/venustus</i>	113	18.40	65	38.70	20	32.79	478	50.71	29	38.67	96	19.67
<i>Calomys</i> cf. <i>C. laucha/musculinus</i>	282	45.93	6	3.571	15	24.90	226	24.02	2	2.667	-	-
<i>Calomys musculinus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.205
<i>Graomys domorum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	0.615
<i>Rhipidomys austrinus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3	4.000	11	2.254
<i>Rattus</i> sp.	1	0.163	4	2.381	-	-	4	0.425	-	-	-	-
<i>Mus musculus</i>	-	-	2	1.190	-	-	5	0.531	-	-	-	-
<i>Cavia tschudii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1.333	4	0.820
<i>Ctenomys</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1.333	2	0.410
Total	614		168		61		941		75		488	
S	10		10		7		11		11		15	
D	0.28		0.23		0.22		0.33		0.22		0.18	
α	1.70		2.33		2.04		1.75		3.55		2.92	
H'	1.52		1.81		1.68		1.44		1.84		1.92	
Chao-1	10		10		7		11		12		16.5	
Rarefacción	6.34		9.23		7		7.15		10.37		9.09	

Tabla 2.3: NMI, %NMI e índices de diversidad para seis localidades de la Selva Pedemontana de las Yungas. **S**= Riqueza de especies, **D**= Índice de dominancia de Simpson, α = Índice alpha de Fisher, **H'**= Índice de Shannon- Wiener, **Chao-1**= estimador Chao 1. Las siglas de las localidades se encuentran en la Tabla 2.1.

La mayoría de los índices y estimadores de diversidad indicaron que las dos localidades del pedemonte de Yungas ubicadas en el Parque Nacional El Rey (LH y SG) fueron los sitios con mayor diversidad de pequeños mamíferos. En la situación opuesta se encuentran las localidades LR y RU, para las que se registraron los valores más altos de dominancia y más bajos de equitatividad. En estas dos últimas localidades, si bien la riqueza observada y el estimador Chao 1 les asignan un valor de riqueza de especies relativamente alto, cuando se corrige el efecto del tamaño de muestra mediante el índice alfa y la rarefacción, la riqueza en estas localidades pasa a ser de las más bajas (Figura 2.4).

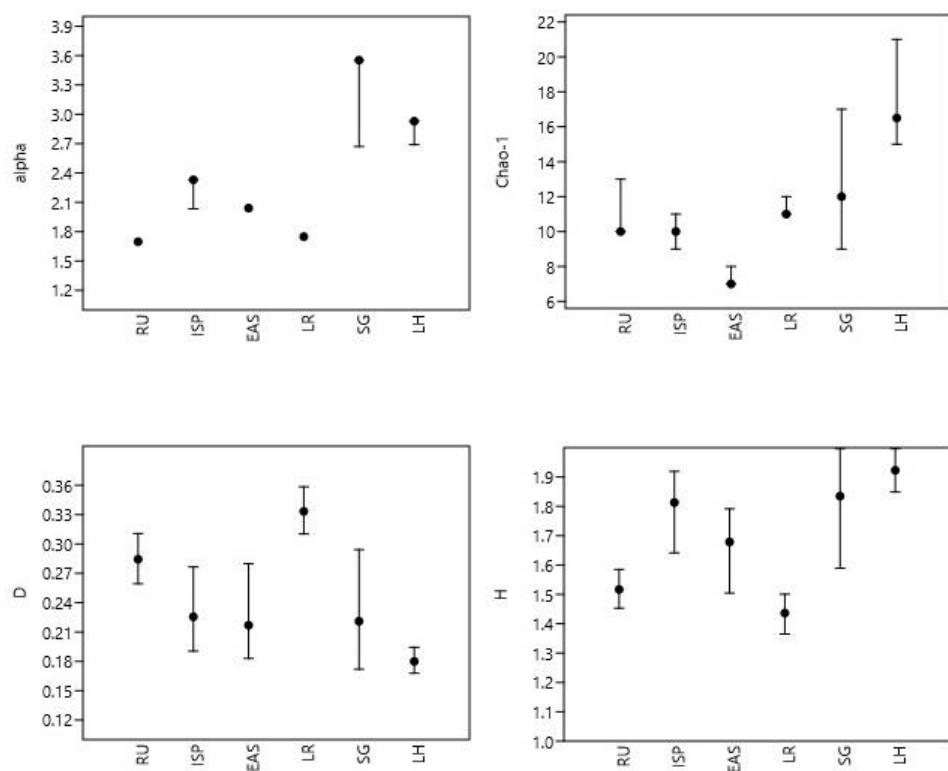


Figura 2.4: Variación de los diferentes índices de diversidad calculados para las localidades de la Selva Pedemontana de Yungas. **[Alpha]**= Índice alpha de Fisher, **[Chao-1]**= Índice no paramétrico Chao-1 **[D]**= Índice de dominancia de Simpson, **[H]**= Índice de Shannon-Wiener.

Capítulo 2

**COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA**

En cinco de las seis localidades de la Selva Pedemontana es que las comunidades estuvieron dominadas por especies del género *Calomys* seguidas de especies pertenecientes al género *Oligoryzomys* (Figura 2.5). El porcentaje de especímenes referibles a *Calomys* nunca fue inferior al 40% (excepto en LH, con un 20%) alcanzando un máximo de 75% en LR. En LH la comunidad estuvo dominada por *O. brendae* y *C. cf. C. boliviae/venustus* en proporciones similares. En esta localidad, situada en el interior de un área protegida, se registraron *Oxymycterus paramensis*, *Holochilus chacarius*, *Euryoryzomys legatus*, *Calomys musculinus*, *Graomys domorum* y *Thylamys cf. T. sponsorius/venustus*. En la categoría “otros” se incluyeron aquellas especies representadas por abundancias comparativamente bajas (Ver Tabla 2.3), tales como *Necromys lasiurus*, *Andinomys edax*, *Mus musculus*, *Rattus sp.*, *Holochilus chacarius*, *Euryoryzomys legatus*, *Graomys domorum*, *Oxymycterus paramensis*, *Akodon sylvanus*, *Cavia tschudii*, *Ctenomys sp.*, *Thylamys cf. T. sponsorius/ venustus* (Figura 2.5).

Capítulo 2
COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA

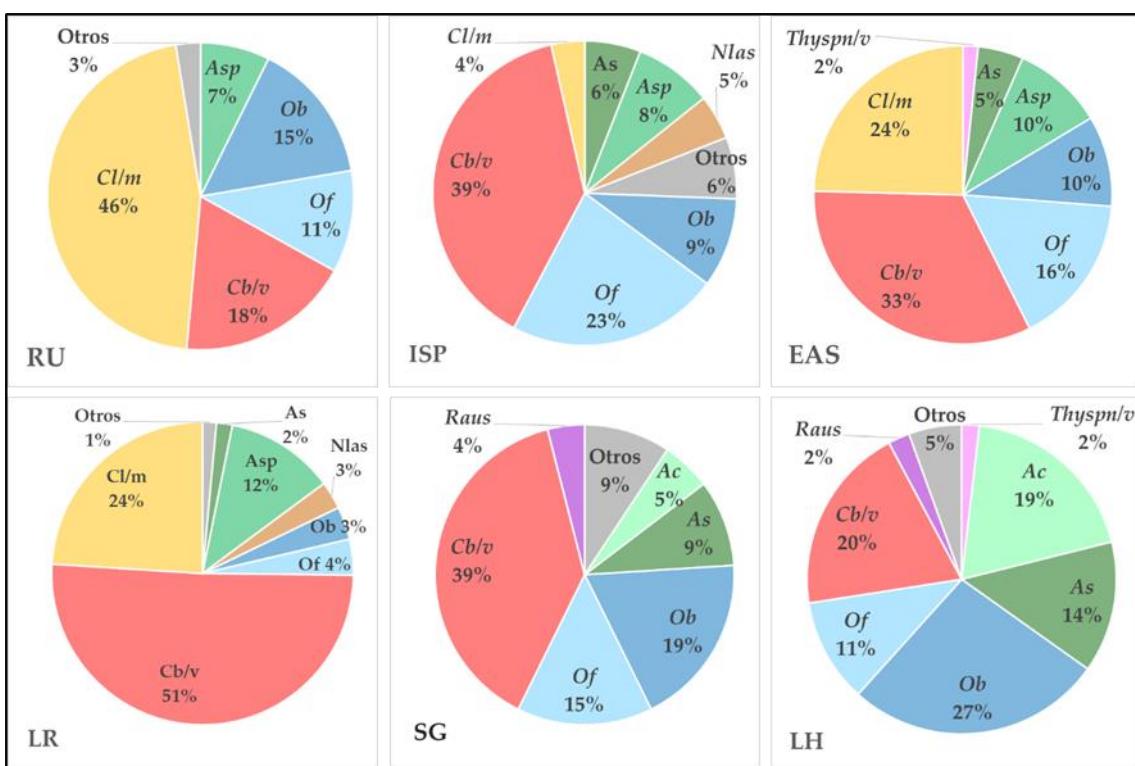


Figura 2.5: Representación de las especies más abundantes en las localidades de la Selva Pedemontana. **As:** *Akodon simulator*, **Ac:** *Akodon caenosus*, **Asp:** *Akodon spegazzinii*, **Cb/v:** *Calomys cf. C. boliviensis/venustus*, **Cm:** *Calomys musculinus*, **Cl/m:** *Calomys cf. C. laucha/musculinus*, **Of:** *Oligoryzomys cf. O. flavescens*, **Ob:** *Oligoryzomys brendae*, **Raus:** *Rhipidomys austrinus*, **Nlas:** *Necromys lasiurus*, **Thyspn/v:** *Thylamys sponsorius/venustus*.

Las localidades ISP y LH fueron las únicas en donde una o más especies del género *Oligoryzomys* (*Oligoryzomys cf. O. flavescens* y *O. brendae*, respectivamente) superaron el 20% de representación.

En EAS la comunidad alcanzó valores intermedios de equitatividad (similares a los obtenidos en SG e ISP) y estuvo dominada por las dos especies de *Calomys* y, en menor medida, por *O. cf. O. flavescens*, *A. spegazzinii* y *O. brendae* (Figura 2.6). En LR la dominancia de las especies de *Calomys* fue extrema (75%), con sólo una especie adicional con una representación que superó el 10% (*Akodon spegazzinii*).

Capítulo 2
COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA

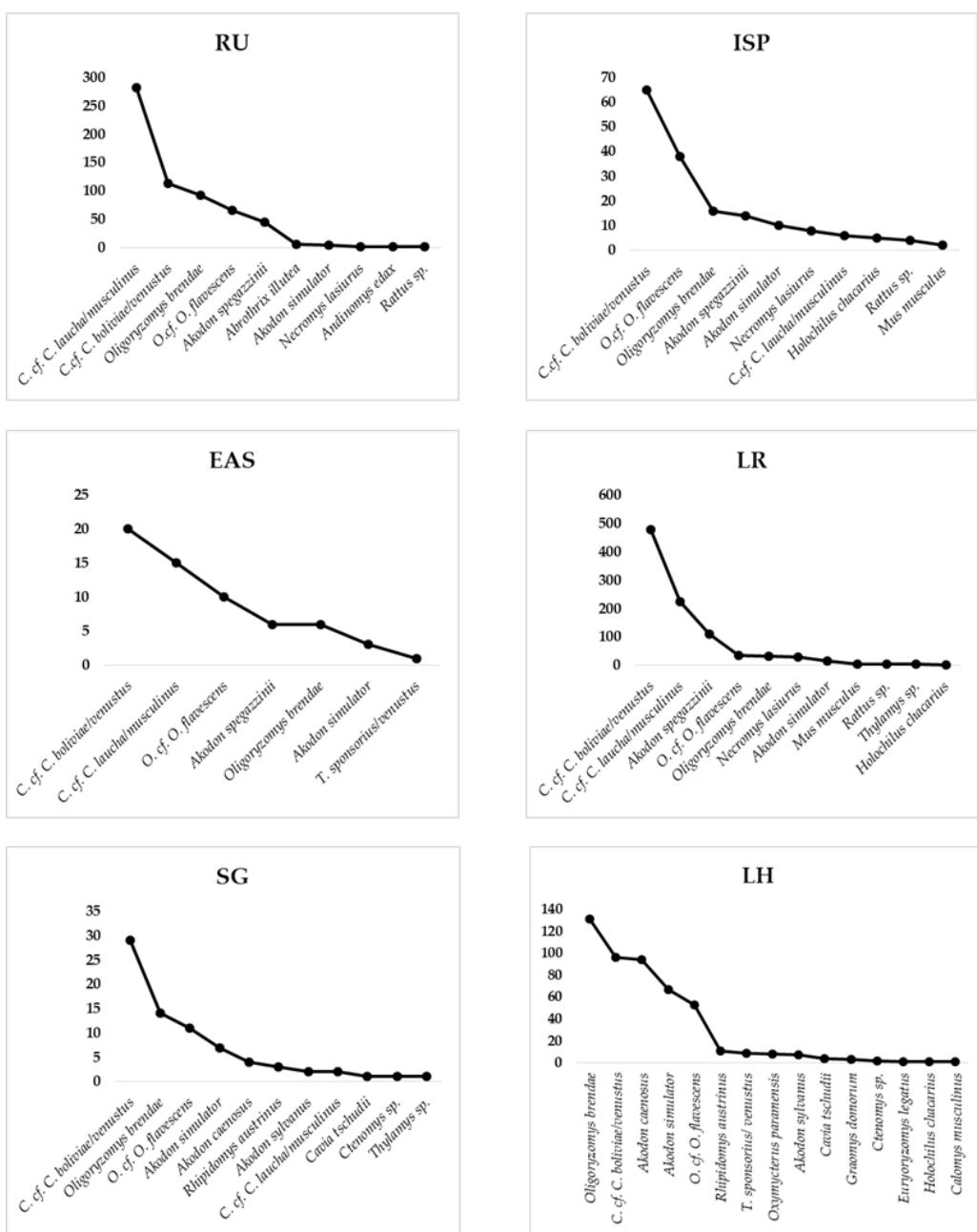


Figura 2.6: Comparación de las abundancias relativas de cada especie en las localidades de Selva Pedemontana estudiadas.

SELVA MONTANA

Las comunidades de pequeños mamíferos terrestres de este piso altitudinal de las Yungas se describieron a partir de dos localidades (Figura 2.3) y sobre un total de 1534 individuos correspondientes a 10 especies de sigmodontinos, un múrido, un caviomorfo y una especie del género *Thylamys* (Tabla 2.4).

Capítulo 2
**COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
 EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA**

De las 13 especies registradas, siete estuvieron presentes en los dos sitios y las restantes fueron exclusivas sólo de una u otra localidad (Tabla 2.4).

Localidades	FBV		VPM	
	NMI	%NMI	NMI	%NMI
Especies				
<i>Thylamys</i> cf. <i>T. sponsorius/venustus</i>	23	3.300	3	0.358
<i>Akodon caenosus</i>	148	21.23	-	-
<i>Akodon simulator</i>	34	4.79	134	16.01
<i>Akodon spegazzinii</i>	-	-	123	14.69
<i>Necromys lactens</i>	1	0.143	-	-
<i>Oxymycterus paramensis</i>	15	2.152	1	0.119
<i>Andinomys edax</i>	3	0.430	-	-
<i>Oligoryzomys brendae</i>	179	25.68	237	28.31
<i>Oligoryzomys</i> cf. <i>O. flavescens</i>	33	4.735	44	5.257
<i>Calomys</i> cf. <i>C. boliviiae/venustus</i>	133	19.08	290	34.65
<i>Calomys musculinus</i>	127	18.22	4	0.478
<i>Mus musculus</i>	1	0.143	-	-
<i>Cavia tschudii</i>	-	-	1	0.119
Total	697		837	
S	11		9	
α	1.85		1.40	
D	0.19		0.25	
H'	1.83		1.52	
Chao-1	12		10	
Rarefacción	11		8.66	

Tabla 2.4: NMI, %NMI e índices de diversidad para dos localidades de la Selva Montaña de Yungas. Las siglas de las localidades se indican en la Tabla 2.1.

La localidad FBV fue el sitio más diverso ya que todos los índices y estimadores (incluyendo la riqueza corregida mediante rarefacción) coincidieron en indicar valores de riqueza y equitatividad más elevados y de dominancia más bajos (Figura 2.7). La riqueza observada en VPM fue menor a pesar de que esta muestra presentó un mayor NMI.

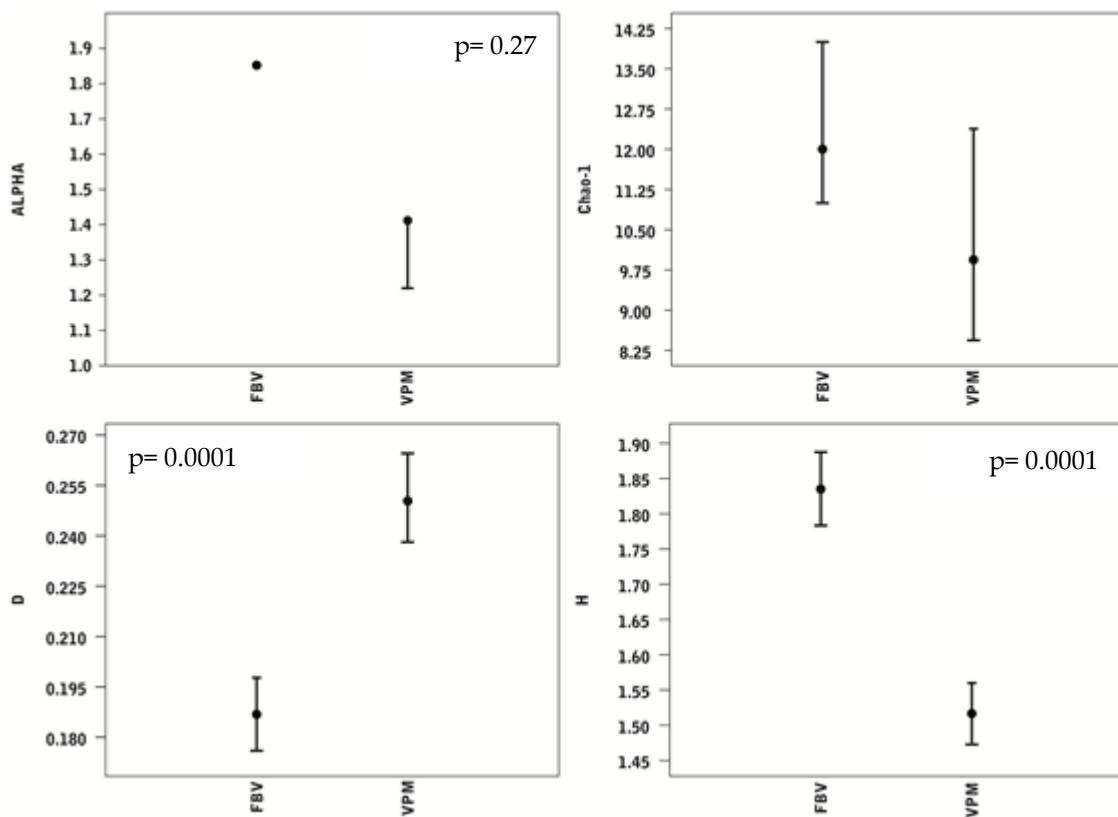


Figura 2.7: Variaciones de los diferentes índices de diversidad calculados para las dos localidades de la Selva Montaña. **[Alpha]**= Índice alpha de Fisher, **[Chao-1]**= Índice no paramétrico Chao-1 **[D]**= Índice de dominancia de Simpson, **[H]**= Índice de Shannon- Wiener.

En ambas localidades la especie más abundante fue *O. brendae* seguida de alguna de las especies de *Calomys*. En conjunto estas especies representaron más del 60% de la comunidad (Figura 2.8). Las restantes especies se encontraron en porcentajes menores al 10%. La categoría “otros” está constituida por especies con abundancias muy bajas como *N. lactens*, *A. edax*, *O. paramensis*, *C. cf. C. laucha/musculinus*, *Mus musculus*, entre otros (Tabla 2.4).

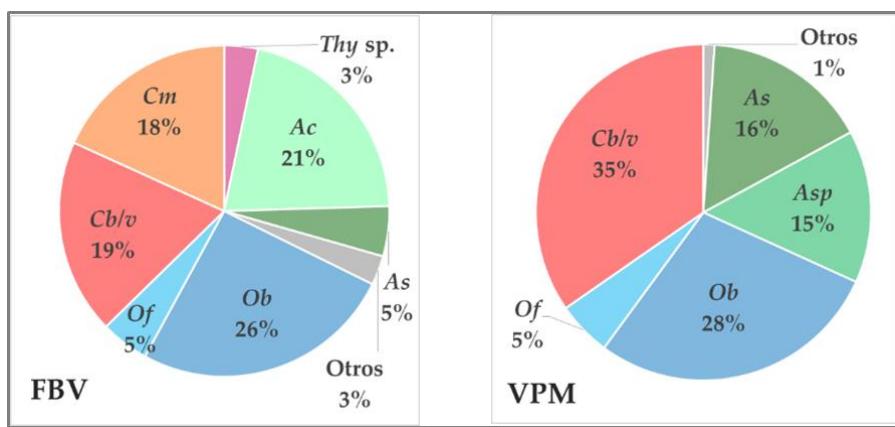


Figura 2.8: Porcentajes de las especies más abundantes en las localidades de la Selva Montaña de Yungas. **As:** *Akodon simulator*, **Ac:** *Akodon caenosus*, **Asp:** *Akodon spegazzinii*, **Cb/v:** *Calomys cf. C. boliviæ/venustus*, **Cm:** *Calomys musculinus*, **Ob:** *Oligoryzomys brendae*, **Of:** *Oligoryzomys cf. O. flavescens*, **Thy sp.:** *Thylamys sp.*

En contraste con lo documentado en las otras localidades de las Yungas, en los sitios de este piso no se observó la extrema dominancia de especies de *Calomys*. En FBV, la equitatividad fue mayor, debido a una codominancia de *Oligoryzomys brendae*, *Akodon caenosus*, *Calomys cf. C. boliviæ/venustus* y *C. musculinus*, en tanto que el resto de los taxones presentes no superó el 5%. En VPM la dominancia de *Calomys cf. C. boliviæ/venustus* y *O. brendae* fue clara, aunque dos especies (*Akodon simulator* y *A. spegazzinii*) mostraron una frecuencia relativamente alta (Figura 2.9).

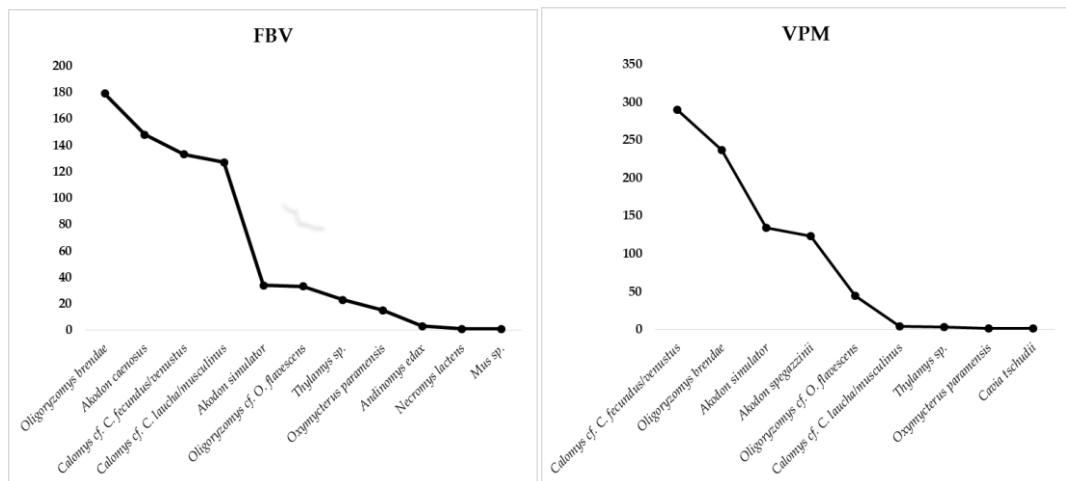


Figura 2.9: Comparación de las abundancias relativas de cada especie presente en las dos localidades de Selva Montaña de Yungas.

Capítulo 2

**COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA**

BOSQUE MONTANO

La única localidad de muestreo de este estrato altitudinal (Figura 2.3) se encuentra en un área protegida donde predominan ambientes nativos en buen estado de conservación. En el área de esta localidad pueden apreciarse pastizales de neblina y bosques casi monoespecíficos de aliso (*Alnus acuminata*).

La descripción de esta comunidad se hizo a partir de 96 individuos correspondientes a 10 especies de roedores sigmodontinos y uno al didélfido *Thylamys* (Tabla 2.5).

Localidades	QLS	
	NMI	%NMI
Especies		
<i>Thylamys</i> cf. <i>T. sponsorius/venustus</i>	1	1.042
<i>Abrothrix illutea</i>	5	5.208
<i>Akodon caenosus</i>	1	1.042
<i>Akodon simulator</i>	2	2.083
<i>Akodon spegazzinii</i>	59	61.46
<i>Oxymycterus wayku</i>	1	1.042
<i>Andinomys edax</i>	2	2.083
<i>Oligoryzomys brendae</i>	9	9.375
<i>Oligoryzomys</i> cf. <i>O. flavescens</i>	9	9.375
<i>Calomys musculinus</i>	1	1.042
<i>Phyllotis anitae</i>	6	6.250
Total	96	
S	11	
α	3.20	
D	0.40	
H'	1.42	
Chao-1	13	

Tabla 2.5: NMI, NMI% e índices de diversidad para QLS del Bosque Montano de Yungas. La sigla de la localidade se indica en la Tabla 2.1.

En esta localidad se registró una especie ampliamente dominante (*Akodon spegazzinii*), con una representación más de cinco veces superior respecto de las especies que le siguieron en abundancia (*Oligoryzomys brendae* y *Oligoryzomys* cf.

O. flavigescens) (Figura 2.10). En esta localidad las especies *C. musculinus*, *A. caenosus*, *O. wayku* y *Thylamys* cf. *T. sponsorius/venustus* tuvieron muy poca representatividad por lo que fueron incluidas en la categoría “otros”.

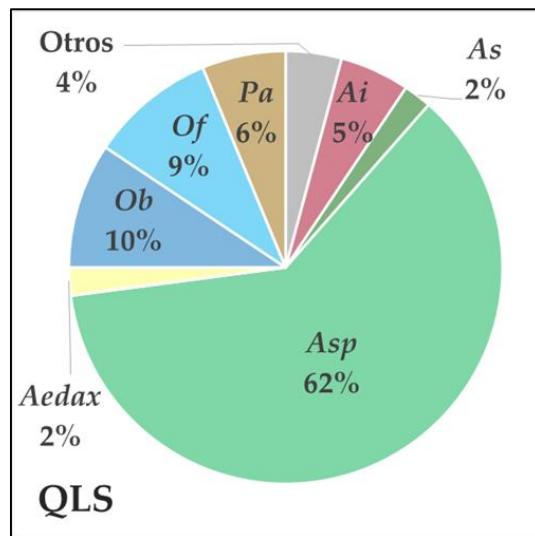


Figura 2.10: Porcentajes de abundancias de especies en la localidad QLS del Bosque Montano. **Ai:** *Abrothrix illutea*, **As:** *Akodon simulator*, **Asp:** *Akodon spegazzinii*, **Of:** *Oligoryzomys* cf. *O. flavigescens*, **Ob:** *Oligoryzomys brendae*, **Pa:** *Phyllotis anitae*, **Aedax:** *Andinomys edax*.

PASTIZALES DE NEBLINA

Los PN estuvieron representados por dos localidades pertenecientes a los pastizales secos del sur (LCs y VE) mientras que las restantes pertenecieron a los pastizales húmedos del valle de Tafí (Figura 2.3). Las descripciones de los ensambles de estas comunidades se hicieron a partir de 1643 individuos (Tabla 2.6) de los cuales 17 especies fueron roedores sigmodontinos, tres caviomorfos y un marsupial del género *Thylamys*.

Akodon spegazzinii, *Calomys musculinus*, *Andinomys edax* y *Phyllotis tucumanus* fueron las únicas especies que se encontraron en todas las localidades, mientras que al menos siete especies de sigmodontinos aparecieron en solo una localidad, con abundancias insignificantes (Tabla 2.6).

Capítulo 2
COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA

Localidades	TV		LA		LCs		VE*		LM	
	NMI	%NMI	NMI	%NMI	NMI	%NMI	NMI	%NMI	NMI	%NMI
Species										
<i>Thylamys</i> sp.	-	-	2	1.724	3	1.935	1	0.183	-	-
<i>Abrothrix illutea</i>	1	0.680	24	20.70	7	4.516	-	-	33	4.853
<i>Akodon caenosus</i>	-	-	-	-	4	2.581	-	-	-	-
<i>Akodon simulator</i>	-	-	-	-	2	1.290	-	-	-	-
<i>Akodon spegazzinii</i>	55	37.42	43	37.07	22	14.20	27	4.954	292	42.94
<i>Necromys lactens</i>	4	2.721	1	0.862	2	1.290	-	-	3	0.441
<i>Oxymycterus wayku</i>	-	-	5	4.310	1	0.645	-	-	8	1.176
<i>Andinomys edax</i>	6	4.082	1	0.862	18	11.61	30	5.505	11	1.618
<i>Neotomys ebriosus</i>	-	-	-	-	-	-	5	0.917	-	-
<i>Oligoryzomys brendae</i>	-	-	3	2.586	4	2.581	-	-	17	2.500
<i>Oligoryzomys</i> cf. <i>O. flavescens</i>	11	7.483	13	11.21	6	3.871	-	-	50	7.353
<i>C.cf. C. boliviiae/venustus</i>	-	-	1	0.862	-	-	-	-	-	-
<i>Calomys musculinus</i>	37	25.17	18	15.52	20	12.90	191	35.05	218	32.06
<i>Graomys griseoflavus</i>	-	-	-	-	1	0.645	-	-	-	-
<i>Phyllotis anitae</i>	-	-	4	3.448	-	-	-	-	10	1.471
<i>Phyllotis tucumanus</i>	28	19.05	1	0.862	22	14.20	68	12.48	34	5.000
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	-	-	-	-	-	-	8	1.468	-	-
<i>Phyllotis</i> sp.	-	-	-	-	-	-	148	27.16	-	-
<i>Reithrodon auritus</i>	1	0.680	-	-	8	5.161	-	-	3	0.441
<i>Cavia tschudii</i>	-	-	-	-	18	11.61	-	-	1	0.147
<i>Galea leucoblephara</i>	4	2.721	-	-	15	9.677	5	0.917	-	-
<i>Ctenomys</i> sp.	-	-	-	-	2	1.290	62	11.38	-	-
Total	147		116		155		545		680	
S	9		12		17		9		12	
α	1.88		3.36		4.87		1.74		2.07	
D	0.25		0.22		0.10		0.23		0.30	
H'	1.59		1.81		2.46		1.70		1.55	
Chao-1	9		15		17.25		10		12	
Rarefacción	8.57		12		16.28		8.46		9.48	

Tabla 2.6: NMI, NMI% e índices de diversidad de pequeños mamíferos en cinco localidades de Pastizales de Neblina. *Muestra de egagrópilas correspondientes a *B. magellanicus*. Las siglas de las localidades se indican en la Tabla 2.1.

Los tamaños de muestras obtenidos para las localidades fueron marcadamente desiguales, con dos sitios (LM y VE*) con un NMI más de tres veces mayor respecto de las restantes localidades. El sitio más diverso fue LCs, que presentó los valores más altos de equitatividad y riqueza y el más bajo de dominancia. Sin embargo, al comparar con localidades de esta misma ecorregión o de otras,

la mayoría de las localidades de este piso altitudinal presentaron riquezas relativamente altas (Figura 2.11).

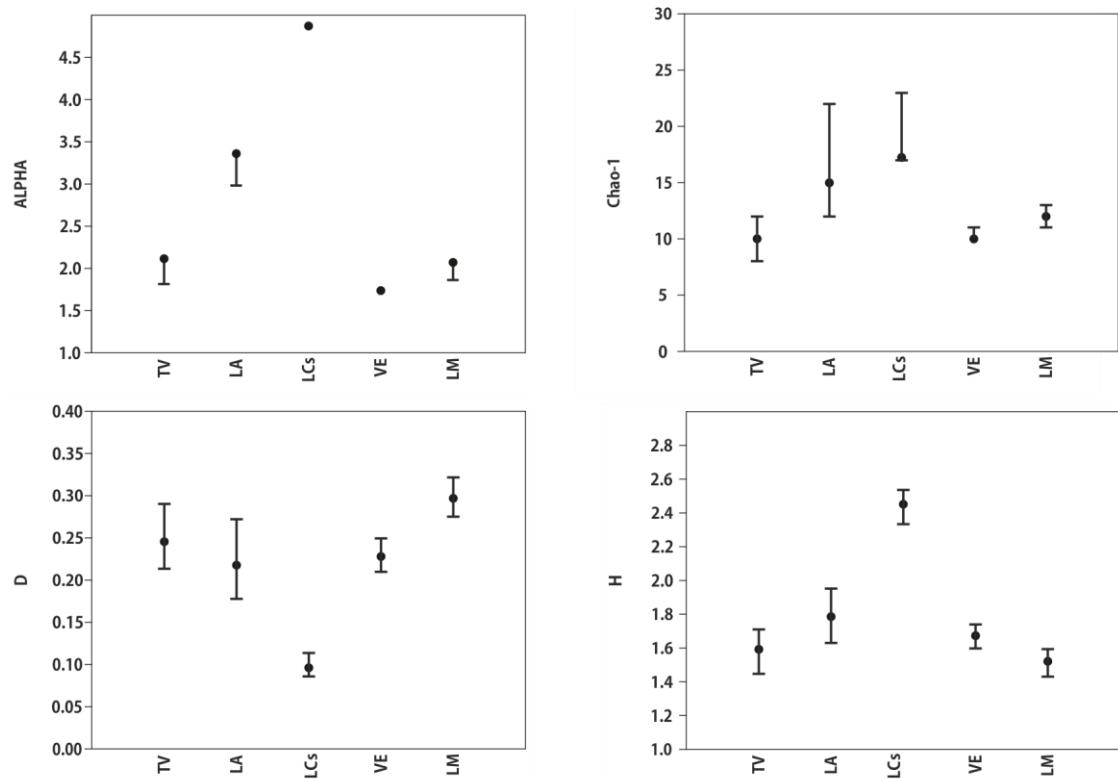


Figura 2.11: Variaciones de los diferentes índices de diversidad calculados para cada localidad de los PN. [Alpha]= Índice alpha de Fisher, [Chao- 1]= Índice no paramétrico Chao-1, [D]= Índice de dominancia de Simpson, [H]= Índice de Shannon- Wiener.

El resto de las localidades presentaron valores de riqueza, equitatividad y dominancia muy homogéneos (Tabla 2.6). Los sitios LA y LM presentaron la misma riqueza observada a pesar de que estas muestra tuvieron el menor y el mayor NMI registrados; sin embargo, el análisis de rarefacción mostró que la riqueza esperada se vio influida por el tamaño de la muestra en el caso de LM.

El patrón de abundancias en el cual la comunidad se encontró dominada por *Calomys musculinus* y *Akodon spegazzinii* se repitió en dos localidades (TV y LM). En LA, la comunidad estuvo dominada por *A. spegazzinii* (37%) y *Abrothrix illutea* (21%) que en conjunto representaron más del 50%. En la localidad más

austral estudiada (LCs) se observó una comunidad notablemente más diversa y con mayor equitatividad que las restantes, estando codominada por cuatro especies de sigmodontinos (*A. spegazzinii*, *Andinomys edax*, *Calomys cf. C. musculinus*, *Phyllotis tucumanus*) y dos caviomorfos (*Cavia tschudii*, *Galea leucoblephara*), que en conjunto constituyeron el 75% de la muestra. Finalmente, en VE*, la localidad de pastizales de neblina situada más al norte, el 70% de la comunidad estuvo representada por sólo dos especies, los sigmodontinos *Calomys musculinus* y *Phyllotis tucumanus* (Figura 2.12). Otras especies registradas en los PN estuvieron representadas por bajas frecuencias (e.g., *Necromys lactens*, *G. leucoblephara*, *Akodon simulator*, *Oxymycterus wayku*, entre otras) (Tabla 2.6).

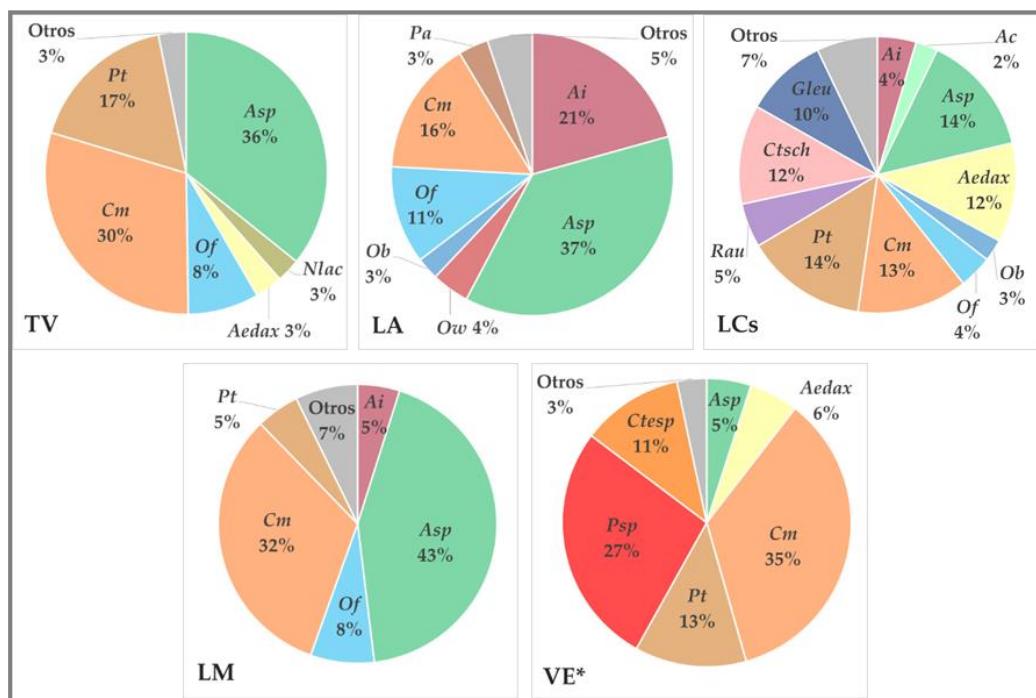


Figura 2.12: Porcentajes de las especies presentes en las cinco localidades de PN. **Ai:***Abrothrix illutea*, **Ac:***Akodon caenosus*, **Asp:***Akodon spegazzinii*, **Cm:***Calomys musculinus*, **Of:***Oligoryzomys cf. O. flavescens*, **Ob:***Oligoryzomys brendae*, **Pt:***Phyllotis tucumanus*, **Pa:***Phyllotis anitae*, **Nlac:***Necromys lactens*, **Aedax:***Andinomys edax*, **Rau:***Reithrodon auritus*, **Gleu:***Galea leucoblephara*; **Ctsch:***Cavia tschudii*, **Ctesp:***Ctenomys* sp.

Capítulo 2
COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA

Akodon spegazzinii fue la especie dominante en tres de las cinco localidades estudiadas (TV, LA y LM), todas ellas situadas en el valle de Tafí, al pie de la vertiente oriental de la sierra del Aconquija, siendo además codominante en LCs (Figura 2.13). Otra especie representada en los pastizales de neblina con frecuencias altas fue *Calomys musculinus*, dominante en VE*, codominante en LM y TV, y bien representada en LA y LCs. *Phyllotis tucumanus* fue codominante en LCs y la tercera especie en orden de frecuencia en TV y VE. Cabe destacar además a *Abrothrix illutea* en LA, a *Andinomys edax* y *Cavia tschudii* en LCs, y a *Oligoryzomys* cf. *O. flavescens* y *Ctenomys* sp. en LA y VE*, respectivamente, todas con más de un 10% de representación (Figura 2.12 y Figura 2.13).

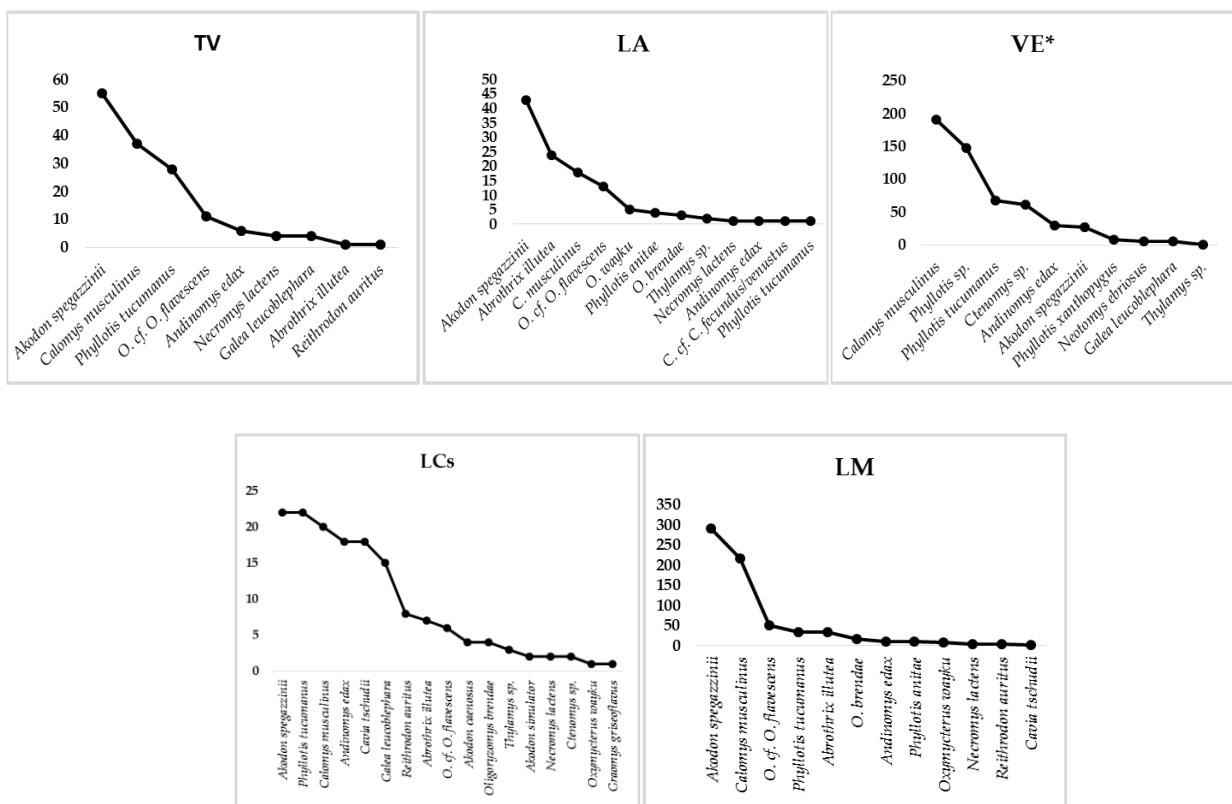


Figura 2.13: Abundancias relativas de especies de pequeños mamíferos en las localidades de PN. **Ow:** *Oxymycterus wayku*.

ECORREGIÓN DEL CHACO SECO

Esta ecorregión estuvo representada por seis localidades (Figura 2.14), las cuales ya fueron analizadas por Gómez et al. (2012). Sin embargo, en este trabajo, para las localidades ILM y GG se describen muestras obtenidas en fechas diferentes a las descriptas por Gómez et al. (2012).

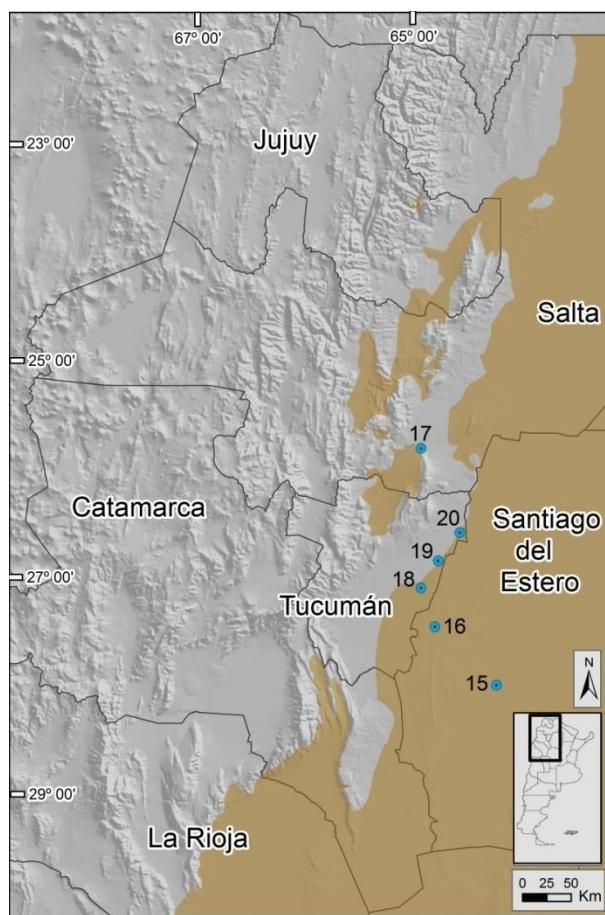


Figura 2.14: Localidades de colecta de egagrópilas de la ecorregión del Chaco Seco. Los números de las localidades se corresponden con aquellos de la Tabla 2.1.

Los ensambles de estas comunidades fueron descriptos a partir de 1833 individuos identificados los cuales representaron un total de 13 especies de roedores sigmodontinos, dos caviomorfos, un múrido y el didélfido *Thylamys pulchellus* (Tabla 2.7)

Capítulo 2
COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA

Localidades	ILM		BC		RF		LT		LC		GG	
	NMI	%NMI										
Species												
<i>Thylamys pulchellus</i>	1	0.193	2	2.410	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon caenosus</i>	-	-	-	-	20	18.87	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon dolores</i>	3	0.580	17	20.48	-	-	14	2.756	8	6.957	22	4.365
<i>Akodon simulator</i>	-	-	-	-	1	0.943	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon spegazzinii</i>	-	-	-	-	-	-	17	3.346	-	-	16	3.175
<i>Necromys lasiurus</i>	-	-	-	-	1	0.943	-	-	9	7.826	27	5.357
<i>Holochilus chacarius</i>	-	-	-	-	4	3.774	-	-	-	-	2	0.397
<i>Oligoryzomys brendae</i>	5	0.967	-	-	3	2.830	-	-	-	-	18	3.571
<i>O.cf. O. flavescens</i>	5	0.967	9	10.84	22	20.75	39	7.677	7	6.087	32	6.349
<i>Andalgalomys</i> sp.	3	0.580	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Andalgalomys roigi</i>	5	0.967	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calomys cf. C. boliviæ/venustus</i>	43	8.317	15	18.07	40	37.74	360	70.87	26	22.61	203	40.28
<i>C. cf. C. laucha/musculinus</i>	451	87.23	15	18.07	12	11.32	70	13.78	64	55.65	178	35.32
<i>Graomys chacoensis</i>	1	0.193	13	15.66	3	2.830	1	0.197	-	-	2	0.397
<i>Rattus</i> sp.	-	-	1	1.205	-	-	1	0.197	-	-	-	-
<i>Galea leucoblephara</i>	-	-	10	12.05	-	-	1	0.197	1	0.870	4	0.794
<i>Ctenomys</i> sp.	-	-	1	1.205	-	-	5	0.984	-	-	-	-
Total	517		83		106		508		115		504	
S	9		9		9		9		6		10	
α	1.55		2.56		2.35		1.55		1.34		1.77	
D	0.77		0.16		0.24		0.53		0.38		0.30	
H'	0.54		1.93		1.67		1.01		1.26		1.51	
Chao-1	9		9.5		10		12		6		10	
Rarefacción	4.90		9		8.54		5.95		5.72		8.00	

Tabla 2.7: NMI, %NMI e índices de diversidad para las seis localidades del Chaco Seco. Las siglas de las localidades se indican en la Tabla 2.1

De las 17 especies registradas sólo tres fueron comunes a todas las localidades (las dos formas de *Calomys* y *Oligoryzomys* cf. *O. flavescens*), mientras que cuatro taxones fueron exclusivos de una localidad particular.

Los estimadores de diversidad obtenidos indicaron, en general, que BC fue la localidad más diversa. Con la excepción de LC, en donde se registraron apenas seis especies, la riqueza fue muy similar entre las localidades relevadas para esta ecorregión, por lo que la equitatividad y la dominancia fueron los

estimadores que definieron la localidad de mayor diversidad. Todos los índices y estimadores coincidieron en que la localidad con menor diversidad fue ILM. Aunque en esta localidad la riqueza observada y el índice Chao 1 indicaron una riqueza de especies similar a las de otras localidades, mediante rarefacción y el índice de Fisher, se observó que la riqueza se vio afectada por el tamaño de las muestras (Figura 2.15).

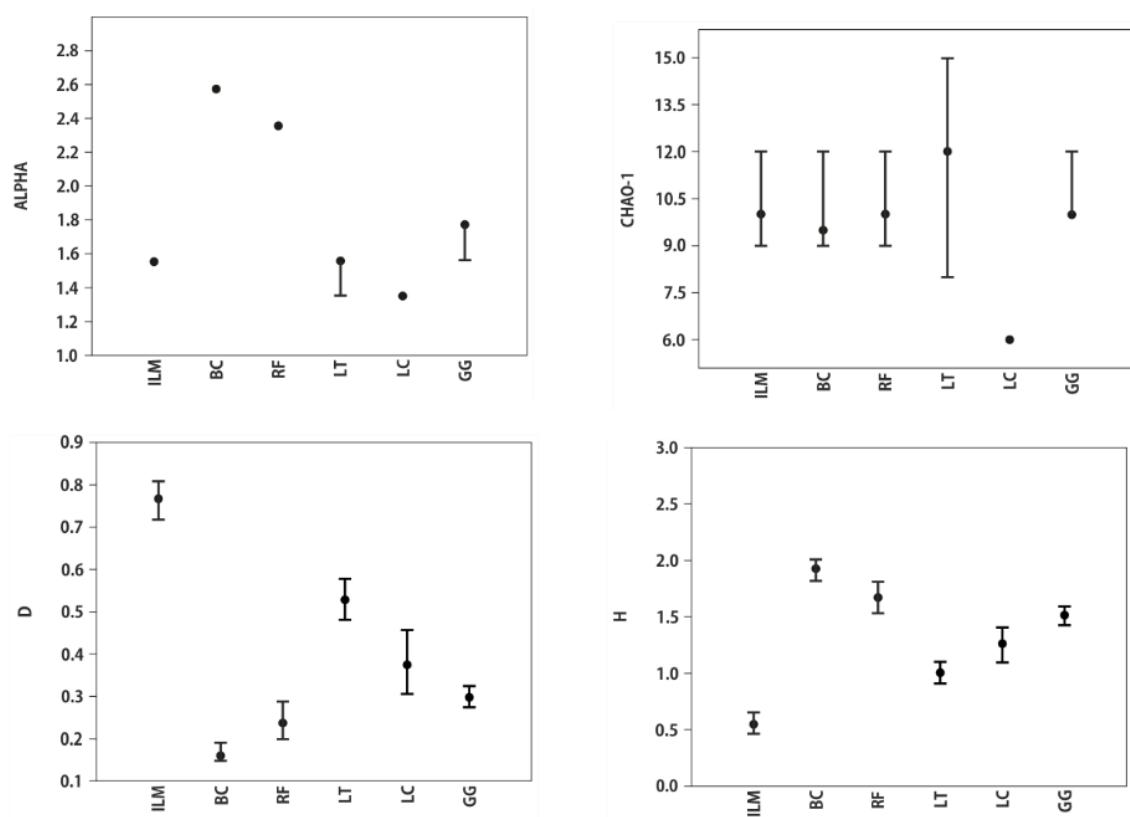


Figura 2.15: Variaciones de los diferentes índices de diversidad calculados para las seis localidades del Chaco Seco. **[Alpha]**= Índice alpha de Fisher, **[Chao- 1]**= Índice no paramétrico Chao-1, **[D]**= Índice de dominancia de Simpson, **[H]**= Índice de Shannon- Wiener.

La comunidad de las seis localidades del Chaco Seco relevadas estuvo caracterizada por una extrema dominancia de las especies de *Calomys*, que fluctuó entre 36% en BC y 95% en ILM (Figura 2.16). Este patrón fue el resultado tanto de la alta representación de una de las dos formas registradas (ej., *C. cf. C. laucha/musculinus* en ILM o *C. cf. C. boliviae/venustus* en LT) como de

la dominancia compartida de ambas especies (ej., en GG) (Figura 2.16). Sólo en BC se registró una especie diferente a las de *Calomys* como la más abundante (*Akodon dolores*), aunque en esta localidad se observó una notable equitatividad resultado de la codominancia de numerosas especies (Figura 2.16). El resto de las especies está representado por abundancias mínimas, como *Graomys chacoensis* (salvo BC donde alcanza el 16%), *Holochilus chacarius*, *Necromys lasiurus*, *Akodon simulator*, *Oligoryzomys brendae*, *Thylamys pulchellus*, *Galea leucoblephara* (salvo en BC que supera el 10%), *Rattus* sp., *Ctenomys* sp. (Tabla 2.7).

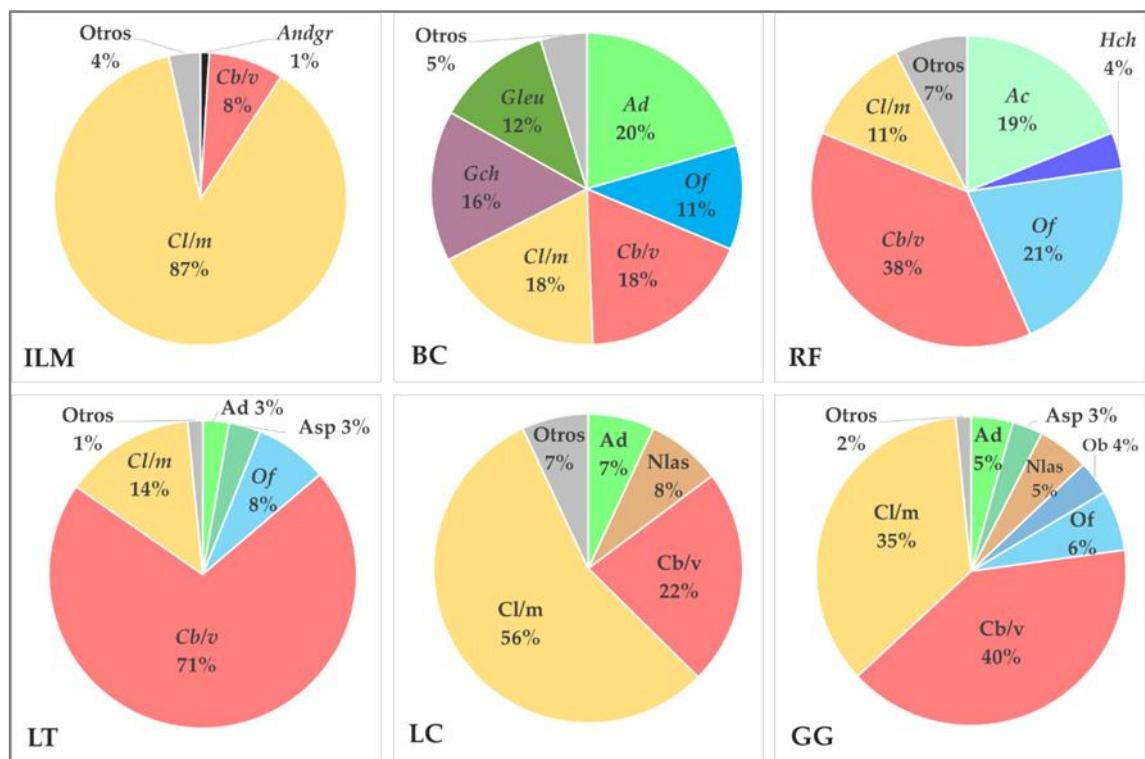


Figura 2.16: Porcentajes de especies más abundantes en las seis localidades del Chaco Seco. **Ad:** *Akodon dolores*, **Ac:** *Akodon caenosus*, **Asp:** *Akodon spegazzinii*, **Cb/v:** *Calomys cf. C. boliviensis/venustus*, **Cl/m:** *Calomys cf. C. laucha/musculinus*, **Of:** *Oligoryzomys cf. O. flavescens*, **Ob:** *Oligoryzomys brendae*, **Hch:** *Holochilus chacarius*, **Nlas:** *Necromys lasiurus*, **Andgr:** *Andalgalomys roigi*, **Gch:** *Graomys chacoensis*, **Gleu:** *Galea leucoblephara*.

En RF la comunidad estuvo constituida casi en su totalidad por *C. cf. C. boliviensis/venustus*, *O. cf. flavescens*, *A. caenosus* y *C. cf. C. laucha/musculinus* (Figura

2.17), mientras que en LC la comunidad estuvo dominada por las dos especies de *Calomys* registradas en estos ambientes y por proporciones exigüas de otras especies tales como *Necromys lasiurus* y *Akodon dolores*, entre otras.

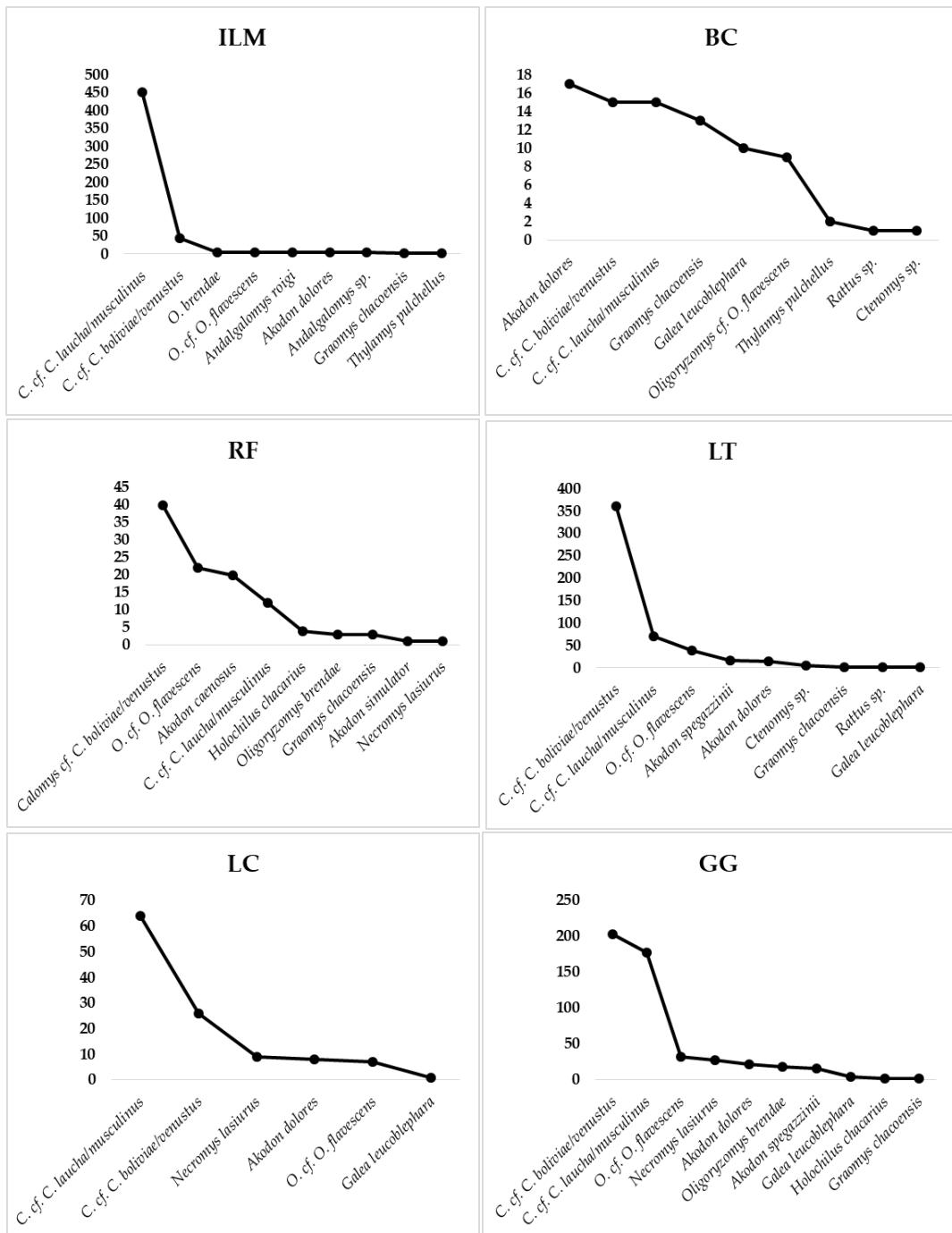


Figura 2.17: Variaciones de las abundancias relativas de especies en seis localidades del Chaco Seco.

ECORREGIÓN DEL MONTE DE SIERRAS Y BOLSONES

Esta ecorregión estuvo representada por seis localidades (Figura 2.18). La localidad LP está representada por muestras correspondientes a las dos especies de rapaces analizadas.

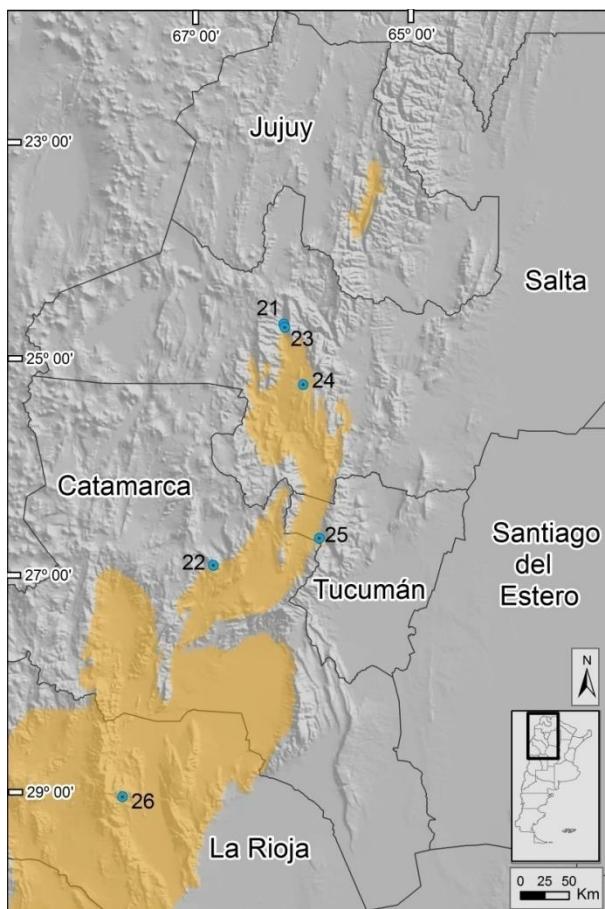


Figura 2.18: Localidades de colecta de egagrópilas en la ecorregión del Monte de Sierras y Bolsones. Los números de las localidades se corresponden con aquellos de la Tabla 2.1.

La descripción de las comunidades para estos sitios se hizo sobre la base de un total de 3180 individuos correspondientes a 24 especies (17 roedores sigmodontinos, cinco roedores caviomorfos, un marsupial del género *Thylamys* y un lagomorfo introducido; Tabla 2.8). De las 24 especies, sólo *Calomys musculinus* y *Phyllotis xanthopygus* estuvieron presentes en todas las localidades,

Capítulo 2

COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS

EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA

en tanto que ocho fueron exclusivas de una determinada localidad (aunque por lo general con abundancias muy bajas) (Tabla 2.8).

Capítulo 2
**COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
 EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA**

Localidades	LP		LP*		CM		LG		CB		ET		PNLC	
	NMI	%NMI	NMI	%NMI										
Especies														
<i>Thylamys pallidior</i>	5	1.305	-	-	23	1.674	4	2.424	-	-	5	2.392	5	0.776
<i>Abrothrix andina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	6.220	5	0.776
<i>Akodon dolores</i>	-	-	-	-	14	1.019	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Akodon simulator</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	5	3.049	20	9.569	-	-
<i>Akodon spegazzinii</i>	20	5.222	4	1.660	155	11.28	5	3.030	4	2.439	-	-	-	-
<i>Necromys lactens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.610	-	-	-	-
<i>Necromys lasiurus</i>	-	-	-	-	8	0.582	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Andinomys edax</i>	13	3.394	5	2.075	16	1.164	1	0.606	1	0.610	-	-	2	0.311
<i>Neotomys ebriosus</i>	-	-	-	-	2	0.146	-	-	-	-	2	0.957	-	-
<i>Oligoryzomys cf. O. flavescentis</i>	4	1.044	2	0.830	70	5.095	1	0.606	1	0.610	-	-	-	-
<i>Auliscomys sublimis</i>	-	-	-	-	-	-	3	1.818	-	-	-	-	-	-
<i>Calomys musculinus</i>	108	28.12	20	8.299	194	14.12	21	12.73	11	6.707	2	0.957	45	6.988
<i>Eligmodontia moreni</i>	79	20.63	43	17.84	400	29.11	31	18.79	9	5.488	-	-	491	76.24
<i>Eligmodontia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	0.776
<i>Graomys griseoflavus</i>	5	1.305	4	1.660	3	0.218	16	9.697	4	2.439	-	-	9	1.398
<i>Phyllotis tucumanus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	7	4.268	-	-	-	-
<i>Phyllotis</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	33	20.12	-	-	-	-
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	143	37.34	159	65.97	417	30.35	81	49.09	70	42.68	86	41.15	76	11.80

Capítulo 2
**COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
 EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA**

Continuación Tabla 2.8

Localidades	LP		LP*		CM		LG		CB		ET		PNLC	
	NMI	%NMI	NMI	%NMI	NMI	%NMI	NMI	%NMI	NMI	%NMI	NMI	%NMI	NMI	%NMI
Especies														
<i>Reithrodon auritus</i>	-	-	-	-	8	0.582	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Galea leucoblephara</i>	-	-	-	-	12	0.873	-	-	-	-	19	9.091	-	-
<i>Microcavia australis</i>	-	-	-	-	1	0.073	-	-	3	1.829	-	-	3	0.466
<i>Abrocoma cinerea</i>	4	1.044	1	0.415	9	0.655	2	1.212	1	0.610	62	29.665	-	-
<i>Ctenomys</i> sp.	-	-	-	-	42	3.057	-	-	14	8.537	-	-	3	0.466
<i>Octodontomys gliroides</i>	2	0.522	2	0.830	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lepus europaeus</i>	-	-	1	0.415	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total	383		241		1374		165		164		209		644	
S	10		11		16		10		14		8		10	
α	1.88		2.10		2.10		2.34		3.66		1.65		1.68	
D	0.27		0.37		0.21		0.30		0.24		0.28		0.60	
H'	1.56		1.26		1.83		1.54		1.86		1.52		0.89	
Chao-1	10		10.3		16		10.5		20		8		10	
Rarefacción	9.20		8.93		11.80		9.82		14		7.84		7.64	

Tabla 2.8: NMI, %NMI e índices de diversidad para seis localidades de la ecorregión del Monte de Sierras y Bolsones. LP*= muestra perteneciente a *B. magellanicus*. Este nido estaba separado del nido de *Tyto furcata* por aproximadamente 50 metros. Ambas lechuzas fueron vistas en el momento de colecta. Las siglas de las localidades se indican en la Tabla 2.1

En esta ecorregión la variación en el tamaño de las muestras fue muy amplia, con una localidad que presentó un tamaño de muestra casi 10 veces mayor con respecto a la de menor tamaño.

Las localidades más diversas fueron CB y CM; para estos sitios, todos los índices y estimadores indicaron una mayor riqueza de especies y equitatividad y una menor dominancia (Figura 2.19). En la situación contraria se encontró PNLC, con valores de diversidad consistentemente más bajos.

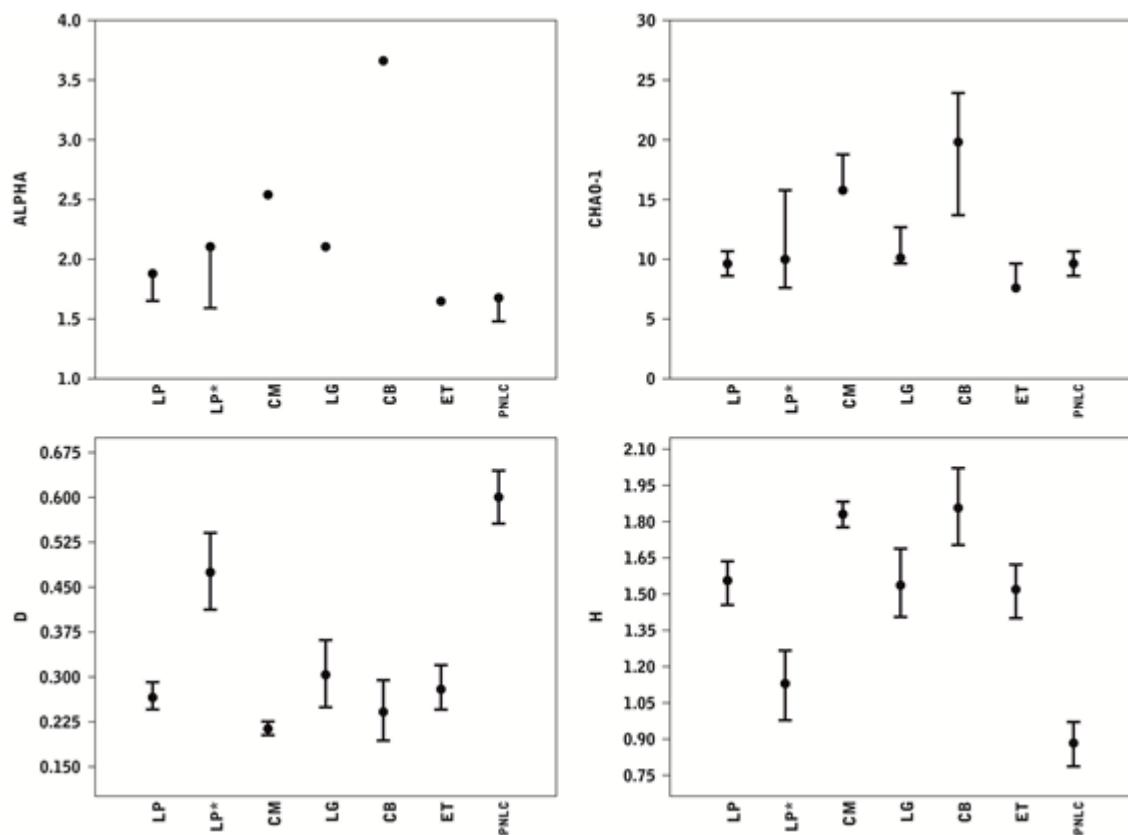


Figura 2.19: Variaciones de los diferentes índices de diversidad calculados para cada localidad del Monte de Sierras y Bolsones. [Alpha]= Índice alpha de Fisher, [Chao-1]= Índice no paramétrico Chao-1, [D]= Índice de dominancia de Simpson, [H]= Índice de Shannon- Wiener.

Uno de los rasgos que caracterizó a las comunidades de pequeños mamíferos en las localidades estudiadas fue la dominancia de *Phyllotis xanthopygus* (con la excepción de PNLC) y la alta frecuencia de *Eligmodontia moreni* (o *Eligmodontia*

sp.) y *Calomys musculinus* (Figura 2.20). Estas tres especies combinadas superaron el 70% de representación en cinco de las seis localidades relevadas, alcanzando valores superiores al 90% en PNLC y en LP* (Figura 2.20). La única excepción a este patrón se observó en ET, en donde la muestra estuvo dominada por *Phyllotis xanthopygus*, pero la especie codominante fue *Abrocoma cinerea* (*C. musculinus* tuvo una muy baja representación y no se registraron especies de *Eligmodontia*). Entre las restantes especies de este ambiente pocas superaron el 10% de representación en alguna localidad (Figura 2.20). La categoría “otros” incluye a especies que estuvieron presentes en las distintas localidades con valores de abundancia poco significativos, tales como, *Neotomys ebriosus*, *Auliscomys sublimis*, *Reithrodon auritus*, *Microcavia australis*, *Octodonotomys gliroides*, *Lepus europaeus*, *Thylamys pallidior*, entre otras (Tabla 2.8).

Capítulo 2
COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA

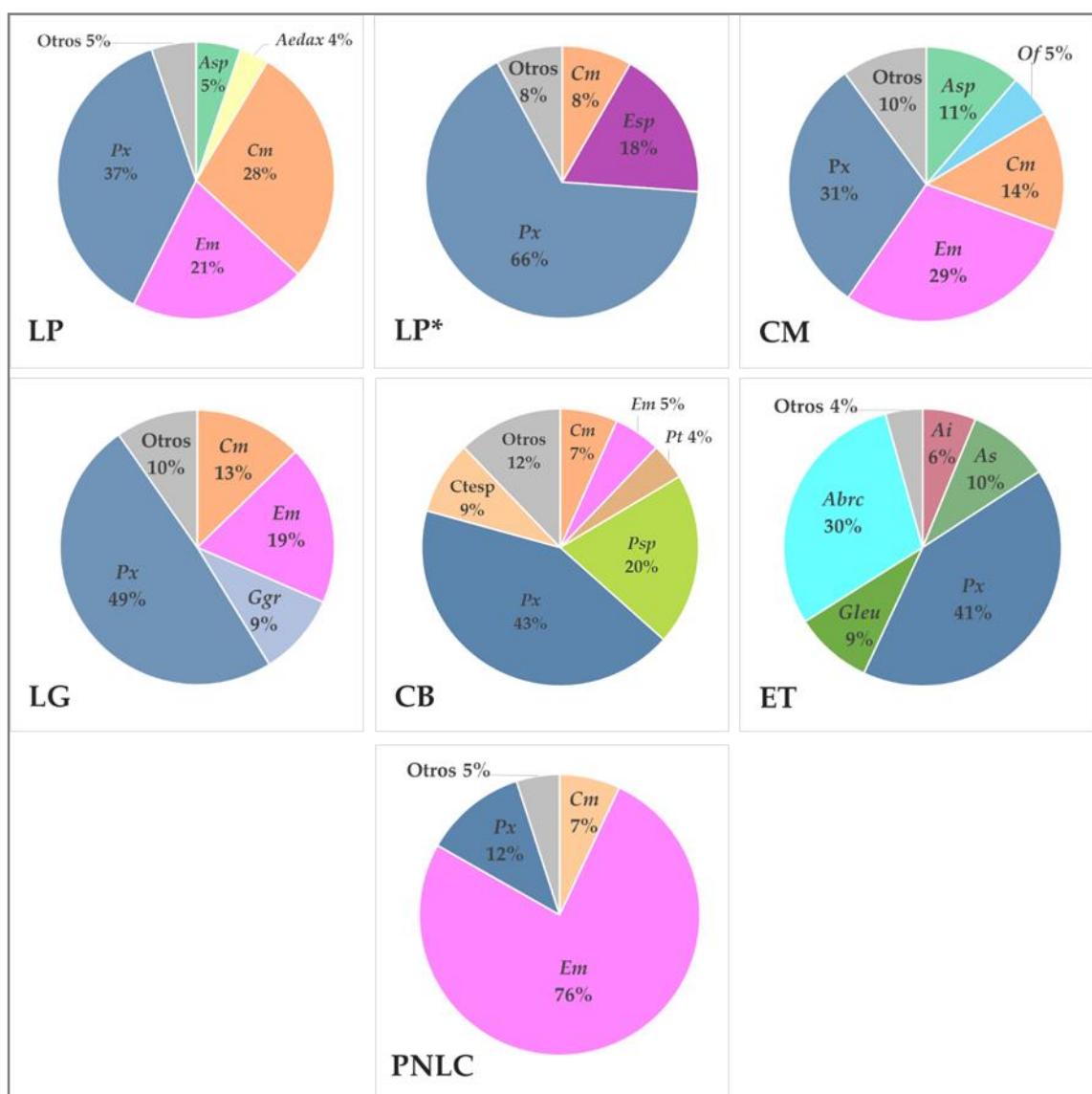


Figura 2.20: Porcentajes de especies más abundantes en las seis localidades del Monte de Sierras y Bolsones. **Aa:***Abrothrix andina*, **As:***Akodon simulator*, **Asp:***Akodon spegazzinii*, **Cm:***Calomys musculinus*, **Of:***Oligoryzomys cf. O. flavescens*, **Pt:***Phyllotis tucumanus*, **Px:***Phyllotis xanthopygus*, **Psp:***Phyllotis* sp., **Em:***Eligmodontia moreni*, **Esp:***Eligmodontia* sp., **Aedad:***Andinomys edax*, **Ggr:***Graomys griseoflavus*, **Gleu:***Galea leucoblephara*, **Ctesp:***Ctenomys* sp., **Abrc:***Abrocoma cinerea*.

En PNLC, *E. moreni* reemplazó a *Phyllotis xanthopygus* como la especie dominante, alcanzando la mayor frecuencia entre las localidades de Monte de Sierras y Bolsones estudiadas (Figura 2.21).

Capítulo 2
COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA

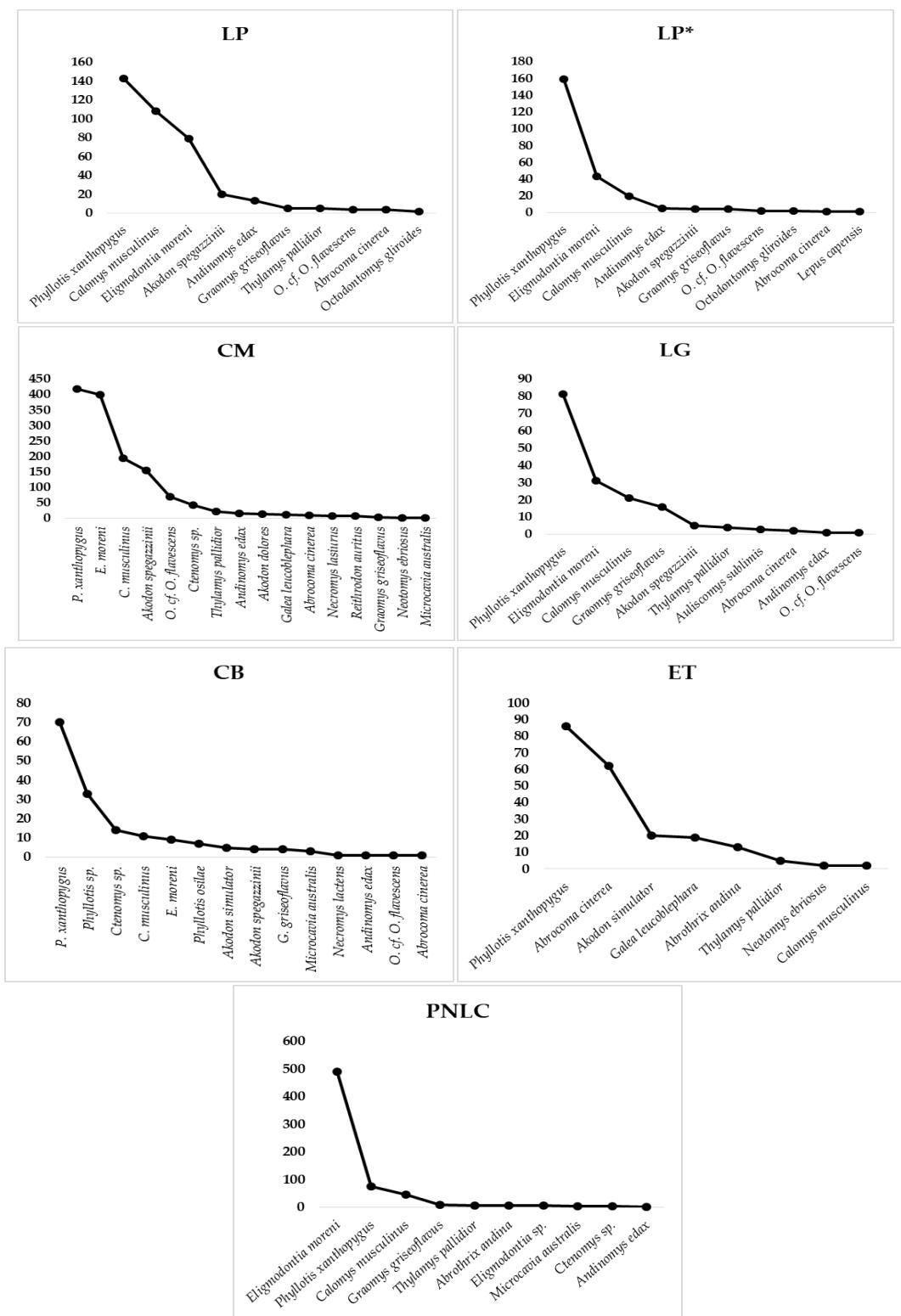


Figura 2.21: Variaciones de las abundancias relativas de especies en las seis localidades del Monte de Sierras y Bolsones.

ECORREGIÓN DE LA PUNA

La descripción de la comunidad de pequeños mamíferos terrestres de la única localidad relevada en esta ecorregión (Figura 2.22) se hizo a partir de un total de 401 individuos correspondientes a 14 especies. Entre éstas, ocho correspondieron a roedores sigmodontinos, cuatro a caviomorfos, una a un marsupial del género *Thylamys* y una a un lagomorfo introducido (Tabla 2.9).

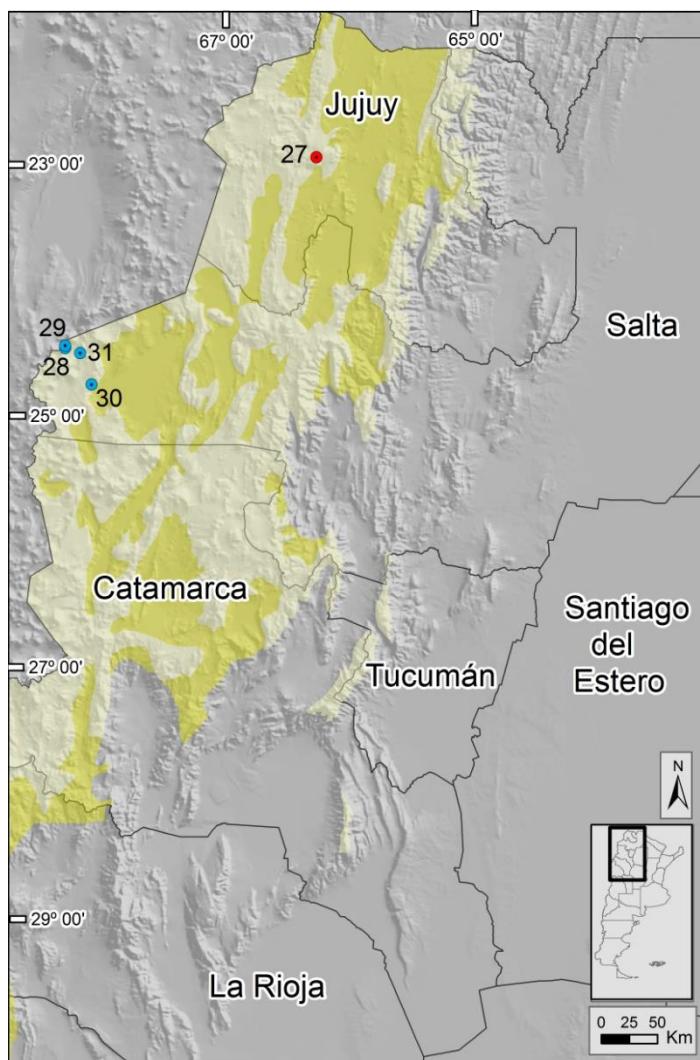


Figura 2.22: Localidades de colecta de egagrópilas de las ecorregiones de la Puna y los Altos Andes (rojo: Puna; celestes: Altos Andes). Los números de las localidades se corresponden con aquellos de la Tabla 2.1.

Capítulo 2
**COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
 EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA**

Localidades	GYZ	
	NMI	%NMI
Taxones		
<i>Thylamys pallidior</i>	18	4.489
<i>Abrothrix andina</i>	35	8.728
<i>Akodon albiventer</i>	12	2.993
<i>Andinomys edax</i>	5	1.247
<i>Neotomys ebriosus</i>	5	1.247
<i>Auliscomys sublimis</i>	23	5.736
<i>Calomys lepidus</i>	121	30.17
<i>Eligmodontia puerulus</i>	15	3.741
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	128	31.92
<i>Galea leucoblephara</i>	4	0.998
<i>Lagidium</i> sp.	5	1.247
<i>Abrocoma cinerea</i>	24	5.985
<i>Octodontomys gliroides</i>	5	1.247
<i>Lepus europaeus</i>	1	0.249
Total	401	
S	14	
α	2.82	
D	0.21	
H'	1.92	
Chao-1	14	

Tabla 2.9: NMI, %NMI e índices de diversidad para la localidad de la ecorregión de la Puna. Las siglas de las localidades se indican en la Tabla 2.1

La muestra estudiada estuvo codominada por *Phyllotis xanthopygus* y *Calomys lepidus*, con frecuencias relativamente bajas de las otras especies (ninguna alcanzó el 10% de representación) (Figura 2.23). La categoría “otros” está compuesta por *Andinomys edax*, *Neotomys ebriosus*, *Galea leucoblephara*, *Lagidium* sp., *Lepus europaeus* y *O. gliroides*, los cuales estuvieron escasamente representados (Tabla 2.9).

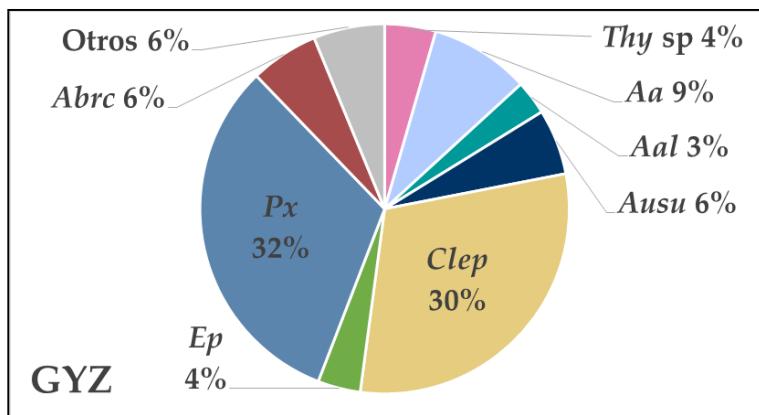


Figura 2.23: Porcentajes de especies más abundantes en la localidad perteneciente a la Puna. **Aa:** *Abrothrix andina*, **Aal:** *Akodon albiventer*, **Ausu:** *Auliscomys sublimis*, **Clep:** *Calomys lepidus*, **Px:** *Phyllotis xanthopygus*, **Ep:** *Eligmodontia puerulus*, **Abrc:** *Abrocoma cinerea*, **Thysp:** *Thylamys sp.*

ECORREGIÓN DE LOS ALTOS ANDES

La ecorregión de los Altos Andes estuvo representada por cuatro localidades (Figura 2.22). Debido a la relativa dificultad para realizar los relevamientos de las localidades altoandinas, lo que implica una logística y un esfuerzo mayor respecto de otras ecorregiones, se decidió incluir una muestra con NMI inferior a 50. La descripción de la comunidad de pequeños mamíferos de esta ecorregión se hizo a partir de 334 individuos correspondientes a seis especies entre las cuales se incluyeron tres roedores sigmodontinos y tres caviomorfos (Tabla 2.10).

Capítulo 2
**COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
 EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA**

Localidades	CH		QA		SGn		LCvas*	
	NMI	%NMI	NMI	%NMI	NMI	%NMI	NMI	%NMI
Taxones								
<i>Abrothrix andina</i>	1	2.778	6	11.11	5	4.630	7	5.147
<i>Eligmodontia puerulus</i>	20	55.56	16	29.63	28	25.93	7	5.147
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	15	41.67	32	59.26	74	68.52	117	86.03
<i>Chinchilla chinchilla</i>	-	-	-	-	-	-	1	0.735
<i>Abrocoma cinerea</i>	-	-	-	-	1	0.926	1	0.735
<i>Ctenomys</i> sp.	-	-	-	-	-	-	3	2.206
Total	36		54		108		136	
S	3		3		4		6	
α	0.78		0.68		0.82		1.29	
D	0.48		0.45		0.54		0.75	
H'	0.79		0.91		0.79		0.59	
Chao-1	3		3		4		7	
Rarefacción	3		3		3.19		3.91	

Tabla 2.10: NMI, %NMI e índices de diversidad para cuatro localidades de la ecorregión de los Altos Andes. La localidad con (*) corresponde a una muestra de *B. magellanicus*. Las siglas de las localidades se indican en la Tabla 2.1.

Los indicadores de diversidad no fueron consistentes en este caso. La localidad con una mayor riqueza de especies fue LCvas (incluso luego de corregir el efecto de tamaños de muestras diferentes mediante rarefacción y el índice alfa), pero al mismo tiempo esta fue la localidad menos equitativa y de mayor dominancia. Al mismo tiempo, QA presentó el mayor valor de equitatividad y el menor de dominancia pero tuvo una riqueza específica comparativamente baja (Figura 2.24).

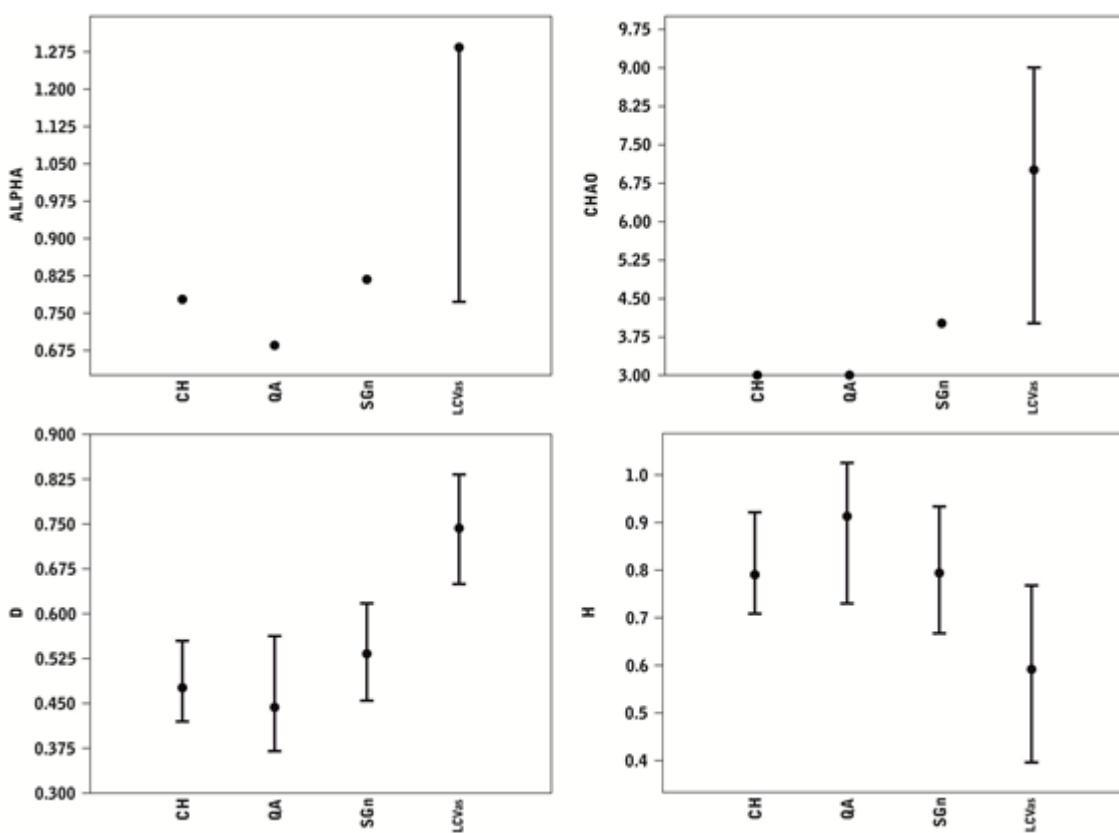


Figura 2.24: Variaciones de los diferentes índices de diversidad calculados para cada localidad de los Altos Andes. [Alpha]= Índice alpha de Fisher, [Chao-1]= Índice no paramétrico Chao-1 [D]= Índice de dominancia de Simpson, [H]= Índice de Shannon- Wiener.

En las cuatro localidades las muestras estuvieron dominadas ampliamente por *Phyllotis xanthopygus*, mientras que en tres de estos sitios, la segunda especie dominante fue *Eligmodontia puerulus*. Estas dos especies combinadas constituyeron el 90% de los individuos, o más, dentro de las comunidades analizadas (Figura 2.25). La categoría “otros” en LCvas está conformada por las especies *Chinchilla chinchilla*, *Abrocoma cinerea* y *Ctenomys* sp., escasamente representadas en las muestras.

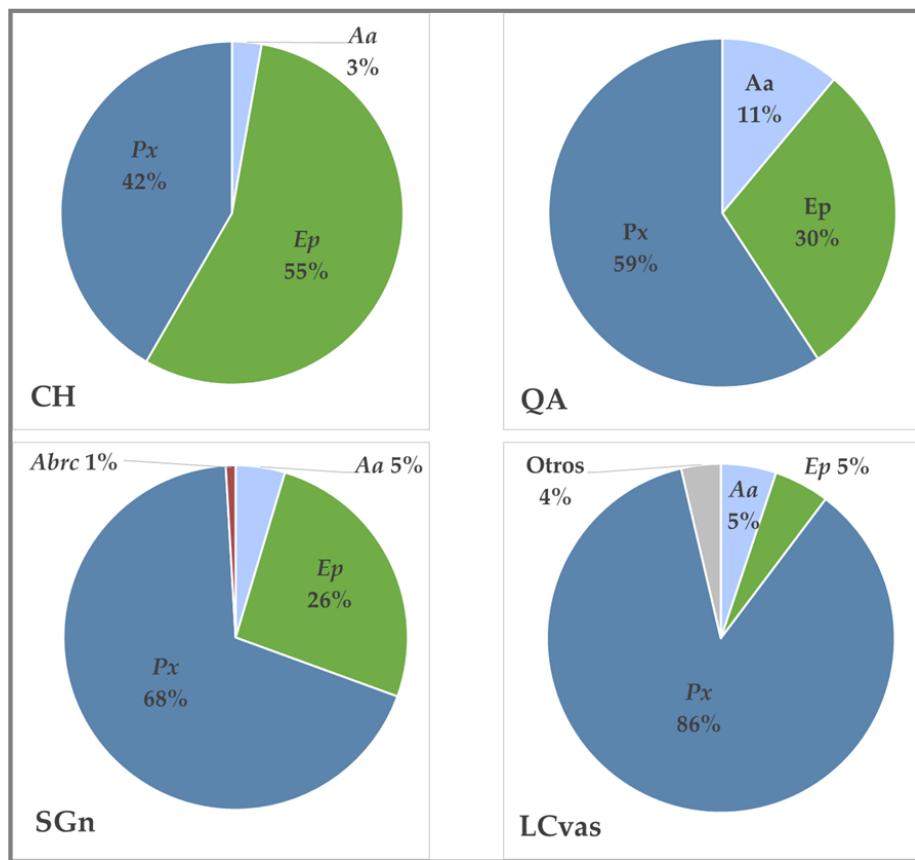


Figura 2.25: Porcentajes de especies más abundantes en las tres localidades de los Altos Andes.
Aa: *Abrothrix andina*, **Ep:** *Eligmodontia puerulus*, **Px:** *Phyllotis xanthopygus*, **Abrc:** *Abrocoma cinerea*.

La extrema dominancia de *P. xanthopygus* en LCvas determinó que, aunque esta fuera la localidad con mayor riqueza, la equitatividad fuera la más baja. La tercera especie en importancia en estas localidades fue *Abrothrix andina*, aunque siempre presente con frecuencias menores al 12% (Figura 2.25). Las restantes especies estuvieron presentes en proporciones minoritarias en algunas localidades y ausentes en otras (Figura 2.26).

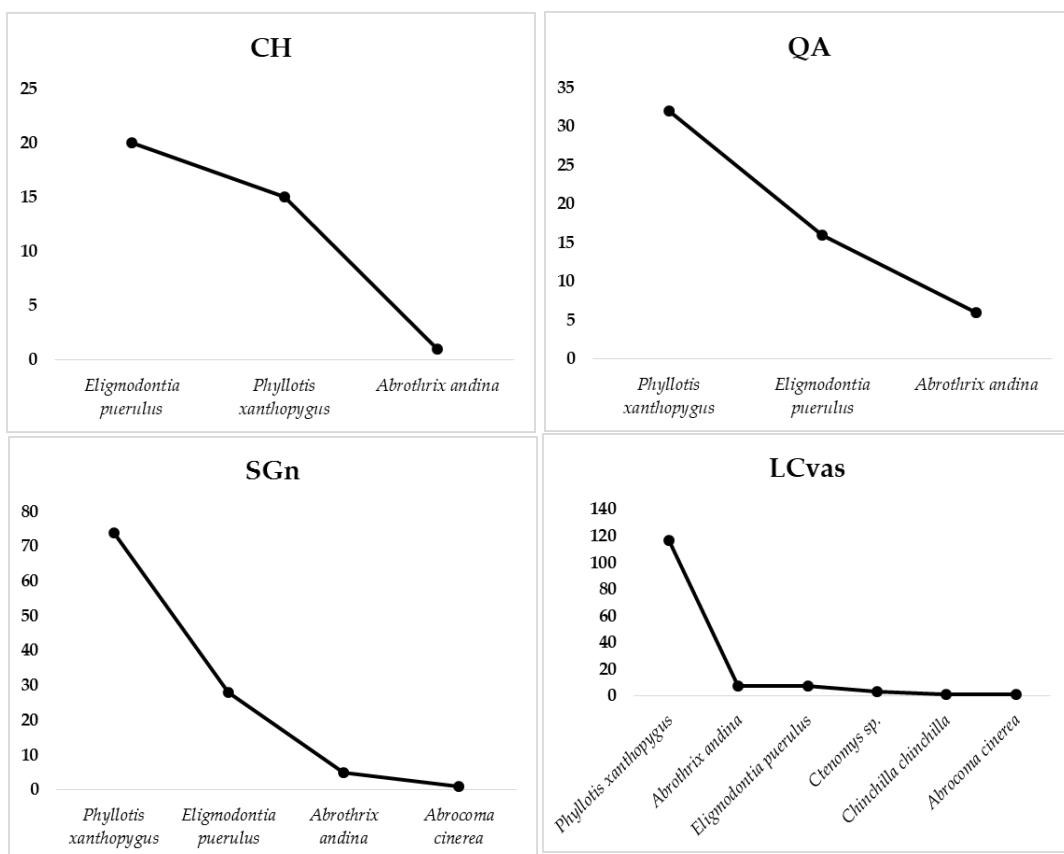


Figura 2.26: Variaciones de las abundancias relativas de especies en cuatro localidades de los Altos Andes.

ANÁLISIS DE AGRUPAMIENTO

El análisis de clúster permitió reconocer dos grandes grupos, con aproximadamente un 10% de similitud en cuanto a la composición de las comunidades. Por un lado, las localidades de la ecorregión de las Yungas y el Chaco Seco, y por otro las del Monte de Sierras y Bolsones, Puna y Altos Andes (Figura 2.27). En el clúster Yungas-Chaco Seco se separaron las localidades de los pisos superiores de Yungas (Pastizales de Neblina y Bosque Montano) de aquellas de los pisos inferiores (Selva Montana y Selva Pedemontana) y el Chaco Seco. En este último agrupamiento las localidades de Selva Pedemontana se entremezclaron con aquellas del Chaco Seco y la Selva Montana. Las localidades del pedemonte ISP, EAS y SGse vincularon con las chaqueñas RF, BC y LC. Por otro lado, la localidad LR, también de la Selva Pedemontana, se

agruparó con tres localidades del Chaco Seco (LT, GG e ILM). Estas cuatro comunidades tuvieron amplias dominancias de una o ambas formas de *Calomys* encontradas en estos ambientes. Por último, la localidad LH, de la Selva Pedemontana, se agrupó junto a las dos localidades que representaron a la Selva Montana. Estas comunidades estuvieron dominadas principalmente por *Oligoryzomys brendae*. Tres de las cinco localidades de los pastizales de neblina (LA, TV y LCs) se agruparon entre sí y con la única localidad del bosque montano (QLS) con casi un 60% de similitud en sus ensambles, dominados por *Akodon spegazzinii*. Las restantes comunidades de los pastizales de neblina (VE* y LM) se agruparon con la localidad RU de la Selva Pedemontana con poco más de un 35% de similitud y comunidades dominadas por *Akodon spegazzini* y especies del género *Calomys*. En el agrupamiento del Monte de Sierras y Bolsones, Puna y Altos Andes las localidades, en términos generales, no se ordenaron de acuerdo a la ecorregión de procedencia. Dos localidades del Monte (CM y PNLC), luego dos de los Altos Andes (CHA y QA) y por último la única localidad de la Puna (GYZ), se separaron del resto de las localidades (mayormente representadas por localidades del Monte pero asociadas a dos localidades altoandinas).

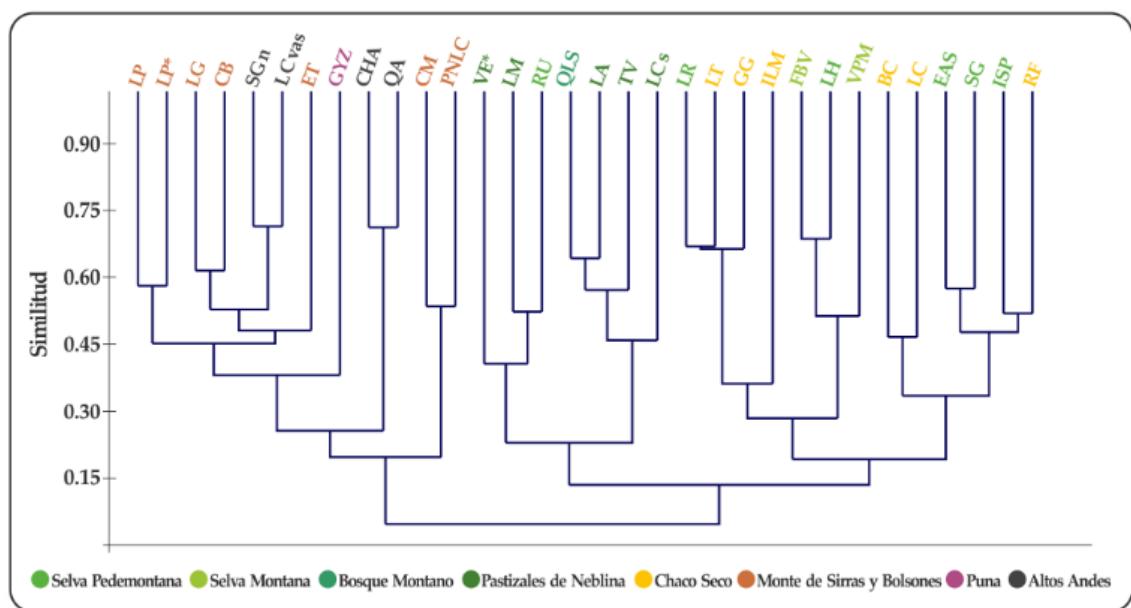


Figura 2.27: Dendrograma obtenido a partir del análisis de clúster utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis. Las siglas de las localidades se indican en la Tabla 2.1.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

De las 52 especies registradas en las localidades relevadas, 42 fueron clasificadas con certeza a nivel específico, cuatro representaron a taxones cuya identificación fue imprecisa pero assignable a dos posibles especies en tanto que seis fueron clasificadas solo a nivel de género (en este caso, el número de especies posibles para su asignación específica en las localidades fue mayor a dos). La ausencia de caracteres diagnósticos de algunas de las especies en los materiales recuperados, sumado al carácter fragmentario de los mismos, constituye una dificultad del trabajo con regurgitados de rapaces, y en muchos casos un impedimento para tomar una decisión inequívoca respecto de su asignación específica. El conocimiento sobre la distribución y las afinidades de hábitat puede en ocasiones constituir una ayuda en la asignación taxonómica, por lo menos en aquellos casos de especies con distribución alopátrica y/o con una afinidad bien establecida por ciertos ambientes. Sin embargo, en muchas situaciones, que incluyen el caso de áreas de contacto de distribución de dos

especies, en sectores de ecotono entre ambientes o en áreas ambientalmente modificadas (lo que en ocasiones implica la posibilidad de que algunos individuos invadan ambientes que no son los más característicos para la especie), la asignación específica puede ser muy especulativa. Ejemplos de estos casos son *Calomys* cf. *C. laucha/musculinus*, *Calomys* cf. *C. boliviæ/venustus*, *Phyllotis* sp., *Eligmodontia* sp., *Necromys* sp., entre otros.

La elevada riqueza de especies observada en las localidades relevadas no fue sorpresiva debido a la alta heterogeneidad ambiental de la región, que incluye localidades con distintos grados de conservación y con distintos tipos de disturbios. Los sitios analizados se encuentran ubicados en un fuerte gradiente altitudinal, característico en el NOA, con localidades que se sitúan en todas las ecorregiones presentes en el área, desde el Chaco Seco hasta las elevadas altitudes de los Altos Andes.

La riqueza de especies fue alta en muchas localidades pertenecientes a diferentes ecorregiones. Por ejemplo, se observaron riquezas elevadas en LH, correspondiente a la Selva Pedemontana de Yungas, en LA y LCs correspondientes a los pastizales de neblina, en CB y CM del Monte de Sierras y Bolsones, y en GYZ, correspondiente a la Puna. El esfuerzo de muestreo realizado en esta Tesis fue importante de modo tal que todas las ecorregiones y la mayoría de los ambientes del NOA estuvieron representados al menos por una localidad. Sin embargo, resulta evidente la necesidad de relevamientos adicionales para alcanzar una descripción de línea de base completa. La descripción lograda puede considerarse como muy buena para la región central del área de estudio, sobre todo para los ambientes de Yungas y sus áreas de ecotono, pero aún quedan vacíos importantes de información tanto en el gradiente latitudinal como altitudinal. Claramente, se carece hasta el momento

de información para extensas áreas en los extremos norte y sur del área de estudio así como en las zonas de mayor y menor altitud.

En este trabajo, la localidad con mayor riqueza de especies fue LCs correspondiente a los pastizales de neblina. Esta localidad está situada en el fondo de un pequeño valle alineado a lo largo del eje norte-sur, enmarcada por la Sierra de Narváez (2450 msnm) hacia el este y una sierra de menor altitud (2000 msnm) hacia el oeste (d' Hiriart et al. 2015). El ambiente que rodea a este sitio es el típico de este piso de las Yungas, caracterizado por pastizales densos y la presencia de pequeños parches de bosque monoespecífico de *Alnus acuminata*, localizados aproximadamente a 1.5 km del sitio de colecta. En partes de este sector, el pastoreo extensivo de ganado ha modificado la mayoría de los pastizales naturales, limitados actualmente a las laderas con mayor pendiente. La alta diversidad observada en este sitio, comparada con la de las otras localidades, es probablemente consecuencia de la complejidad ambiental del área y del fuerte gradiente altitudinal, con la presencia de ambientes de bosque montano, pastizales de neblina y sectores semiáridos coexistiendo en un área relativamente pequeña (aproximadamente 25 km²).

La influencia de los tamaños de muestra sobre la riqueza observada de especies ha sido largamente reconocida (Magurran 2004) y esto constituyó un problema en esta investigación, debido a los tamaños de muestras altamente variables entre sitios. Esta situación podría ser importante, sobre todo, al momento de percibir las diferencias entre localidades (Kraker y Cóbar 2011). Sin embargo, tanto la rarefacción (Frances y Rathbun 1981) como el cálculo del índice alfa (Magurran 2004) permitieron minimizar este problema. De las 31 localidades relevadas solo 11 presentaron una riqueza afectada por el tamaño de la muestra. Estas localidades se registraron en las ecorregiones de Yungas (tres en

Selva Pedemontana y una en Pastizales de Neblina), el Chaco Seco (tres localidades), el Monte de Sierras y Bolsones (tres) y una en los Altos Andes.

Como un rasgo notable de los resultados de este trabajo cabe mencionar el reconocimiento de la dominancia de especies del género *Calomys* en las localidades del Chaco Seco y de la Selva Pedemontana de Yungas (véase también Gómez et al. 2012 y Nanni et al. 2012). Algunos autores (Pardiñas et al. 2003, 2010, De Tommaso et al. 2014) han sugerido que la extrema dominancia de algunas especies de este género, en particular *C. musculinus*, es esperable en ambientes que han experimentado intensas trasformaciones de la cobertura vegetal original y que se tornaron en ambientes más homogéneos, con una estructura vegetal simplificada (González Fischer 2010, Gómez et al. 2012, Nanni et al. 2012). Las transformaciones de la cobertura vegetal es lo que podría haber favorecido la expansión de especies oportunistas como *Calomys*, proceso descripto ya para otras regiones de Argentina (Pardiñas et al. 2000, De Tommaso et al. 2014). Pardiñas et al. (2000) sugirieron que el establecimiento de emprendimientos agrícolas en los valles del norte patagónico durante la segunda mitad del siglo XIX provocaron el incremento de las poblaciones de *C. musculinus* en la región. Del mismo modo, varios estudios reportaron la dominancia de especies de este género en campos de cultivos en la región pampeana argentina (Bilanca y Kravetz 1995, Busch et al. 1997, Courtalon 2003, González Fischer 2010).

Las localidades incluidas en esta Tesis forman parte de un amplio gradiente de situaciones ambientales, entre las cuales se incluyen localidades que se encuentran dentro del sistema de áreas protegidas. A esta situación corresponden las localidades RU, SG y LH de la Selva Pedemontana, QLS del Bosque Montano, VE en los Pastizales de Neblina y PNLC del Monte de Sierras

y Bolsones. La comunidad en RU estuvo ampliamente dominada por *Calomys* cf. *C. boliviæ/venustus* (especie oportunista y dominante en áreas abiertas sometidas a disturbios). A pesar de que esta localidad se encuentra en el interior del Parque Biológico Sierra de San Javier (creado en 1974 y perteneciente a la Universidad Nacional de Tucumán), con bosques secundarios bien conservados y laderas montañosas con selvas en muy buen estado de conservación, una parte importante del ambiente que rodea a este nido (aprox. 40%) se caracteriza por la predominancia de áreas con cultivos de cítricos y un sector ocupado con viviendas. Esta situación explicaría, al menos parcialmente, la dominancia de especies oportunistas propias de áreas abiertas. En QLS, situada en el bosque montano, la riqueza fue comparativamente alta con respecto a localidades situadas en otros pisos de Yungas. Este sector se encuentra dominado parcialmente por bosques nativos en buen estado de conservación pero existen en las proximidades numerosos parches de pastizales de neblina. Estas condiciones de ecotono podrían dar cuenta de su mayor riqueza relativa con respecto a los otros sitios de Yungas.

Hasta la fecha, no se habían realizado estudios acerca de la diversidad de pequeños mamíferos terrestres en el Parque Nacional El Rey. El único antecedente era la contribución de Beldoménico et al. (2003), con orientación parasitológica. En el mencionado trabajo, los autores determinaron la presencia de seis géneros de pequeños mamíferos terrestres: *Akodon*, *Calomys*, *Oligoryzomys*, *Euryoryzomys*, *Oxymycterus*, y *Cavia* además de los marsupiales *Lutreolina massoia* y *Thylamys* sp. En esta Tesis, se adicionan cuatro géneros (*Holochilus*, *Graomys*, *Rhipidomys* y *Ctenomys*) a los descriptos por Beldoménico et al. (2003) para este Parque Nacional (Maroli et al. 2017). Por otro lado, el Parque Nacional Los Cardones alberga ambientes de las ecorregiones de la Puna, los Altos Andes, Monte de Sierras y los pastizales de neblina

de las Yungas. En esta área protegida, la localidad de VE se sitúa en un área de pastizales de neblina. Se ha propuesto que la alta representatividad de *Calomys musculinus* en este sitio estaría vinculada a la intensa presión del pastoreo que ejercen los rebaños de ganado doméstico, lo que llevó a la pérdida del pastizal original y su reemplazo por vegetación cespitosa de escasa altura (Ortiz et al. 2010). Por el contrario, la baja diversidad observada en PNLC probablemente no se deba a causas antrópicas sino más bien podría ser una consecuencia de la baja productividad del ambiente en este sector, con predominancia de arenales y suelo desnudo, la casi ausencia de áreas cubiertas de pastizales y una distancia considerable a afloramientos rocosos.

El análisis de agrupamiento separó las comunidades de las vertientes orientales húmedas de aquellas correspondientes a sitios ubicados en la vertiente occidental más seca y de los cordones montañosos pre-andinos. Aunque el agrupamiento entre las localidades de la Selva Pedemontana con el Chaco Seco no resultó sorpresiva debido a la dominancia de especies del género *Calomys*, y a que ambos ambientes presentan un alto grado de transformación de la cobertura vegetal, estos resultados contrastan con los obtenidos por Ojeda y Mares (1989). Como señalan estos autores, el NOA es la zona de contacto entre las subregiones brasiliiana (tropical) y patagónica (templada) (Hershkovitz 1958; Koopman 1981). En el dendrograma realizado en este trabajo a nivel específico se observan dos grandes agrupamientos faunísticos, por un lado el de “tierras áridas” que se caracterizan por ser elementos zoogeográficamente patagónicos y por otro el de “selvas” que representan a los elementos brasilianos y son las formas tropicales que se dispersan a través del corredor selvático de las Yungas. Este último se asemeja a la ecorregión de las Selvas de Yungas (Provincia de las Yungas, Cabrera y Willink, 1976) mientras que las “tierras áridas” agrupan al Chaco y a los desiertos de altura o Puna, Monte, y pastizales de altura, siendo

las zonas transicionales el contacto entre ambos grupos. En los resultados obtenidos por Ojeda y Mares (1989) el Chaco Seco se agrupa con las tierras áridas y de altura (Monte de Sierras y Bolsones y Puna) en claro contraste con el agrupamiento del Chaco Seco con las Yungas obtenido en esta Tesis. Estos resultados contrapuestos podrían deberse a la metodología empleada por estos autores en el análisis, junto a los diferentes ensambles de mamíferos considerados en cada estudio, que en el caso de Ojeda y Mares (1989) corresponden a todas las especies de mamíferos de la provincia de Salta. Por otro lado, la escala de análisis considerada en ambos trabajos también difiere, ya que los mencionados autores se centran en una escala menor a la considerada en esta Tesis.

Con respecto a la ecorregión de las Yungas, el análisis separó los sitios ubicados en los pastizales de neblina de aquellos situados a menores altitudes, como la Selva Montana, Selva Pedemontana y el Chaco Seco. Se observó que varias localidades de una misma ecorregión se agruparon junto a localidades de otras ecorregiones según la composición de sus ensambles. Este es el caso de la mayor parte de las localidades de la Selva Pedemontana, las cuales se encuentran más asociadas con aquellas del Chaco Seco que con las de otros pisos de las Yungas. Una probable respuesta a esto es que los sitios han atravesado por similares procesos de conversión de la cobertura vegetal natural hacia cultivos. El conjunto de estas localidades se caracteriza por una matriz ambiental profundamente alterada, producto de la actividad agrícola y de la presencia de asentamientos urbanos. Un rasgo común a todas ellas es que las comunidades de pequeños mamíferos se encuentran fuertemente dominadas por alguna de las especies de *Calomys*. La única localidad del pedemonte asociada al resto de las localidades de Yungas fue LH. Esta localidad se encuentra en el interior del Parque Nacional El Rey, rodeada de un ambiente

característico de Yungas, con la cobertura vegetal en buen estado de conservación. Asimismo, LH fue la única localidad de la Selva Pedemontana que presentó una comunidad dominada por una especie diferente a *Calomys* cf. *C. boliviæ/venustus* (junto a las localidades de la Selva Montana mostraron una comunidad dominada por *O. brendae*). Por otro lado, el agrupamiento entre ISP de la Selva Pedemontana y RF del Chaco Seco se deba posiblemente a que estas localidades fueron las únicas de sus respectivas ecorregiones con registros del sigmodontino *Holochilus chacarius*, aunque en proporciones mínimas. La localidad LR fue la de mayor abundancia de *Calomys* respecto de las otras localidades del mismo estrato. Esta localidad se encuentra en una zona de transición entre la Selva Pedemontana y el Chaco Seco aunque completamente rodeada de un ambiente que presenta gran parte de su cobertura vegetal original transformada en cultivos. Muestra este mismo rasgo que la localidad LT, con quien se agrupó en el dendrograma. Por otra parte, la localidad RU se agrupó junto a localidades de los PN mostrando ensambles dominados por *C. cf. C. musculinus*. Es preciso tener en cuenta aquí los hábitos tróficos de *Tyto furcata*, especie que prefiere depredar en áreas abiertas más que en sectores boscosos. Precisamente, el nido en RU se encuentra en el límite entre un sector de selva en muy buen estado de conservación y una sección periurbana con edificaciones y cultivos en donde no quedan restos de bosques. Este último sector es, con alta probabilidad, la fuente de los pequeños mamíferos detectados en las egagrópilas. Por su parte, la única localidad de Bosque Montano (QLS), que en este estudio se asoció con algunas localidades de Pastizales de Neblina, se encuentra lindera al límite altitudinal inferior de los pastizales. El agrupamiento entre estas localidades es esperable ya que presentaron comunidades parecidas en cuanto a composición de especies, con amplia dominancia de *Akodon spegazzinii*.

El clúster que agrupa a las localidades del Monte de Sierras y Bolsones, Puna y Altos Andes no fue muy claro en cuanto al agrupamiento de las localidades por sus ensambles. De las localidades del Monte de Sierras y Bolsones, CM y PNLC fueron las únicas que mostraron dominancia de *Eligmodontia moreni* o dominancia compartida de esta con otra especie, mientras que en las otras comunidades la forma ampliamente dominante fue *Phyllotis xanthopygus*. Al igual que en la mayoría de las localidades del Monte de Sierras y Bolsones, la localidad de la Puna (GYZ) presentó una comunidad dominada por *Phyllotis xanthopygus* aunque en este caso la dominancia es compartida entre esta especie y *Calomys lepidus*. Sin embargo, esta muestra presentó, en proporciones menores, especies no registradas en localidades de otras ecorregiones o que se encontraron pero con abundancias insignificantes (este es el caso de *Akodon albiventer*, *Auliscomys sublimis*, *Abrothrix andina*, entre otras). En los Altos Andes, QA y CH presentaron una comunidad dominada por *Phyllotis xanthopygus* y *Eligmodontia puerulus* y, con una frecuencia significativamente menor, *Abrothrix andina*. Estas tres especies fueron las únicas presentes en estas dos localidades, mientras que en SGn y LCvas se adiciona *Abrocoma cinerea* aunque en porcentajes mínimos. La presencia de este último taxón probablemente explica que estas dos localidades de los Altos Andes se hayan relacionado antes con las del Monte que con las de su misma ecorregión.

El análisis de egagrópilas de aves rapaces ha sido reconocido desde hace tiempo como una fuente de información importante y confiable acerca de las especies de pequeños mamíferos que habitan en una región (e.g., Langguth 1965, Massoia y Fornes 1964, Massoia 1983, Bonvicino et al. 2003, Lyman 2012, Nanni et al. 2012). Por sus hábitos oportunistas y generalistas, algunas especies de rapaces (e.g., especies de los géneros *Tyto* y *Bubo*) han sido particularmente útiles para caracterizar y comparar las comunidades y las tendencias

poblacionales de pequeños mamíferos en diversas regiones del mundo, así como para evaluar la influencia de factores climáticos y antrópicos y establecer comparaciones entre diferentes áreas y estaciones del año. Además, entre otras ventajas, permite obtener información más exhaustiva acerca de estas comunidades, debido a la gran cantidad de especímenes colectados. Por otro lado, estas rapaces tienen la capacidad de sobrevolar todos los tipos de hábitats presentes en su radio de acción (aproximadamente 19km²), por lo que sus capturas representarían, en principio, una muestra confiable de los pequeños mamíferos presentes en todos estos ambientes (Massa 2015). El uso de egagrópilas como estimador de las proporciones de las especies presas en una comunidad se basa en dos supuestos: que las rapaces cazan al azar y que las egagrópilas son una muestra aleatoria de sus capturas (Yom-Tov y Wool 1997, Andrade et al. 2015). En la mayoría de los trabajos que estudiaron la dieta de estas rapaces suele concluirse que tanto las especies de *Tyto* como las de *Bubo* se alimentan de manera oportunista y que el número de individuos de cada especie depredada y representada en la dieta refleja la abundancia real de la especie en el campo (Hanney 1962, Glue 1971). Sin embargo, Bernard et al. (2010) demostraron que la frecuencia de una determinada especie en la dieta de una rapaz no depende solamente de su abundancia en el campo sino también de las abundancias de las otras especies presentes en la comunidad. Debido a que tanto *Tyto furcata* como *Bubo magellanicus* son rapaces de hábitos crepusculares a nocturnos, se espera que los pequeños mamíferos terrestres de hábitos diurnos y subterráneos estén subestimados en las muestras. También estarían subestimadas aquellas especies de tamaños corporales comparativamente grandes (>250 gr). Entre las especies de gran tamaño y diurnas encontradas en las muestras se destacan *Ctenomys* sp., *Microcavia australis*, *Cavia tschudii*, *Lagidium* sp., *Galea leucoblephara*, y *Rattus* sp. Mientras

que entre las especies de mayor tamaño corporal pero de hábitos crepusculares a nocturnos se encuentran *Chinchilla chinchilla*, *Lepus europaeus*, *Octodontomys gliroides* y *Abrocoma cinerea*. La mayoría de estas especies estarían subestimadas en las muestras no solo por sus hábitos diarios sino también por el gran tamaño corporal. Por ejemplo, tanto *Lepus europaeus* como *Lagidium* sp. superan en tamaño a lo considerado como pequeños mamíferos (<500 gr). Sin embargo, los restos encontrados en las egagrópilas correspondieron a individuos en extremo juveniles. Todas estas especies se recuperaron en abundancias muy bajas en las muestras, excepto *Abrocoma cinerea*, *Galea leucoblephara* o *Ctenomys* sp. en algunas localidades puntuales, en donde llegaron a superar los 50 individuos (n= 62, ET).

Es esperable, además, que de acuerdo al comportamiento trófico de estas rapaces las muestras provenientes de sus egagrópilas constituyan una mejor herramienta para la evaluación de parámetros comunitarios en los ambientes abiertos (Andrews 1990; Pardiñas et al. 2003). Este es un sesgo inherente a esta herramienta de muestreo, en la que hay una sobreestimación de pequeños mamíferos de hábitos estrictamente nocturnos, una baja proporción de aquellos de gran tamaño (>250 g), preferencia por las especies que ocupan espacios abiertos y sobrerrepresentación de aquellos taxones con elevado índice de exposición (Andrews 1990, Pardiñas 1999, 2000, 2013).

A pesar de este componente no geográfico de variabilidad y pese a las limitaciones en cuanto a la ecología trófica de estas rapaces, la utilización de egagrópilas constituye una herramienta útil y efectiva, de bajo costo logístico y elevado potencial informativo (Pardiñas et al. 2003). Además, como señala Martin (2003), el análisis de las egagrópilas permite la detección de mamíferos con hábitos crípticos tanto en áreas de difícil acceso como restringidas para las

técnicas de trámpero tradicional (e. g., Massoia y Pardiñas, 1988a, 1988b, 1988c; Teta et al. 2002, Pardiñas et al. 2003). Otra ventaja comparativa del estudio de las comunidades de pequeños mamíferos a partir del análisis de egagrópilas es que esta técnica permite abarcar grandes extensiones geográficas y colectar una gran cantidad de ejemplares por muestra (Massa 2015). Así, se ha observado que especies no registradas mediante capturas con trampas pueden aparecer en altas proporciones en las egagrópilas (Ortiz et al. 2000; Jayat et al., 2011a, b). Los ejemplos de especies raras que sólo han sido detectadas, y con abundancias relativamente altas en determinados ambientes, a partir del contenido de egagrópilas de rapaces son numerosos (Ortiz et al. 2000, Teta et al. 2002, Teta y Contreras 2003, Pardiñas et al. 2003, Jayat et al. 2011a, b, Martin 2003). Varias contribuciones han documentado la presencia de especies, o ampliado la extensión de sus rangos de distribución, a partir de los análisis de egagrópilas antes de que hubieran podido ser trámperadas por primera vez (Ortiz et al. 2000, Pardiñas et al. 2005a, b, Jayat et al. 2011a, b, d' Hiriart et al. 2013, en prensa, entre otros). Sin embargo, la caracterización de la composición y diversidad de las comunidades de pequeños mamíferos en las distintas localidades del NOA se ha estudiado típicamente mediante capturas, a través de distintos tipos de trámites (e.g., Jayat et al. 2008, 2009, Díaz y Barquez 2009, Sandoval 2012, Ferro y Barquez 2008, 2009). Debido a que la región del NOA es un área muy heterogénea y a que la distribución de los pequeños mamíferos en el paisaje no es homogénea, resultaría en extremo difícil trámitar en todos los tipos de hábitats de la región debido al costo logístico que requiere.

Las crecientes transformaciones de los ambientes naturales en el NOA hacen necesario el desarrollo de inventarios de diversidad orientados al establecimiento de líneas de base del estado actual de las comunidades y su relación con el ambiente. Este es un requisito ineludible tanto para el monitoreo

Capítulo 2

COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS

EN LOCALIDADES PUNTUALES DEL NOA

de los cambios producidos al mediano y largo plazo en estas comunidades, como para la toma de decisiones en conservación y manejo de la biodiversidad. En este sentido, aunque los vacíos de información aún son evidentes, este trabajo representa un aporte importante, no solo por el número de localidades relevadas y por la diversidad de ambientes representados, sino porque representa el primer intento realizado para este grupo de mamíferos en la región.

CAPÍTULO 3

**VARIACIÓN ESPACIAL DE LAS
COMUNIDADES DE PEQUEÑOS
MAMÍFEROS TERRESTRES Y SU
RELACIÓN CON VARIABLES
AMBIENTALES**

INTRODUCCIÓN

Uno de los principales objetivos de la ecología consiste en identificar y explicar la variabilidad espacial de las estructuras ecológicas tales como la distribución de especies, la composición o la diversidad (Legendre 1993, *fide* Dray et al. 2012). La presencia y la abundancia de las especies varían en el espacio de una manera no aleatoria, es decir, mostrando patrones espaciales, por lo que la diversidad beta, definida como las variaciones en la composición de las comunidades, muestra una estructura espacial (Dray et al. 2012). De hecho, los patrones observados en las comunidades a una determinada escala son consecuencia de una compleja interacción entre varios procesos que ocurren a múltiples escalas (Menge y Olson 1990).

En este contexto, las técnicas estadísticas multivariadas no están diseñadas específicamente para identificar las relaciones y las estructuras espaciales, aunque en los últimos años se han desarrollado varias herramientas metodológicas diseñadas para hacer que los análisis multivariados sean más espacialmente explícitos (Legendre 1993, Legendre y Anderson 1999, Dray et al. 2006, 2008, 2012). Debido al avance en cuanto a la adquisición, manejo y almacenamiento de grandes cantidades de datos georreferenciados (por ejemplo, los obtenidos a través de sensores remotos, sistemas de información geográfica, etc.) y a los recientes desarrollos metodológicos, es posible poner a prueba hipótesis sobre la organización espacial de estructuras ecológicas a diferentes escalas espaciales (Dray et al. 2012).

Varios trabajos han realizado inferencias en ecología utilizando al espacio como un predictor adicional de la variable respuesta (Cottenie 2005, McIntire y Fajardo 2009, Dray et al. 2006, 2012, Mehner 2013, Novillo y Ojeda 2014, Massa

2015, Henry et al. 2016). Dependiendo de la naturaleza de los datos considerados, se pueden responder diferentes tipos de preguntas, entre ellas, 1- ¿se puede detectar y caracterizar patrones espaciales? (¿es una comunidad homogénea o está distribuida en gradientes?); 2- ¿se puede explicar la variación de la comunidad por las variables ambientales medidas o consideradas?; 3- ¿a qué escala espacial la composición de la comunidad está bien explicada por factores ambientales? y 4- ¿en qué otras escalas observamos estructuras espaciales que no se explican por variables ambientales? (Dray et al. 2012). Para responder estas preguntas se han desarrollado una gran variedad de métodos (Borcard y Legendre 2002; Dray et al. 2006, 2012; Blanchet et al. 2008a). Entre ellos, Dray et al. (2012) sostienen que la presencia de cualquier estructura espacial no aleatoria en los datos de especies (abundancia, composición), tiene una causa biológica, histórica o ambiental. De esta manera, las estructuras espaciales observadas en las comunidades ecológicas pueden surgir de dos procesos independientes conocidos como dependencia espacial inducida. Por un lado, los factores ambientales que influyen en la distribución de las especies tienen usualmente una estructura espacial, y por otro, las comunidades de especies están espacialmente estructuradas debido a procesos indirectos (dinámica poblacional de los ensambles de especies) (Peres-Neto y Legendre 2010). En muchas situaciones, la heterogeneidad espacial de las comunidades se debe a la acción simultánea de estos dos procesos. Así, la autocorrelación espacial también puede originarse a nivel comunitario como resultado de procesos bióticos como por ejemplo, el crecimiento, la mortalidad diferencial, la dispersión de semillas o la dinámica de competencia (Dray et al. 2006).

Por otro lado, el clima, la topografía y las coberturas del suelo son los principales agentes causantes de la ocurrencia y dispersión de las especies (Pianka 1966, fide Nanni 2015). Idealmente, en un ambiente heterogéneo las

especies se distribuyen entre los diferentes hábitats en función de sus requerimientos y preferencias (Fretwell y Lucas 1970). Así, las diferentes transformaciones introducidas por el hombre en el uso de la tierra, afectan desde el comportamiento de los individuos y la dinámica de las poblaciones hasta la composición y estructura de las comunidades y los flujos de materia y energía (González- Fischer 2011). Todas las alteraciones en estos procesos constituyen en la actualidad una de las principales fuentes de cambio global (Dale et al. 2000). Una de las acciones humanas más importantes que modifican el ambiente, es la implantación de agroecosistemas y sin dudas, es el proceso que abarca mayores superficies (Foley et al. 2005). Así, los atributos comunitarios son controlados por los usos del suelo (Ellis y Ramankutty 2008), que a su vez está condicionado por el ambiente físico, y mediado por agentes forzantes económicos y sociales (Mather y Needle 1998).

OBJETIVO GENERAL DEL CAPÍTULO

Estudiar las variaciones de los ensambles de pequeños mamíferos terrestres en el espacio geográfico y su relación con variables ambientales.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Caracterizar el paisaje habitado por cada comunidad a partir del relevamiento de variables topográficas, climáticas y de coberturas del suelo.
- Estudiar las relaciones entre las variables ambientales considerando la ubicación geográfica de cada sitio de muestreo.
- Establecer las relaciones entre la abundancia relativa de las especies y las características del paisaje (P), clima (C) y espacio (E) a escala regional.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para estos análisis se utilizaron las localidades con muestras de egagrópilas correspondientes al período 2013- 2016 (descriptas y comparadas en el Capítulo 2). Además se incluyeron cuatro localidades con muestras de años anteriores (2008- 2010) de manera de representar mejor el gradiente altitudinal y las ecorregiones (Tabla 3.1, ver Apéndice).

Para caracterizar el área de estudio se utilizaron variables topográficas, climáticas y de coberturas del suelo (Tabla 3.2). Las mismas fueron extraídas de un buffer circular de 3 km de radio (trazado sobre la capa temática correspondiente) cuyo centro fue la posición geográfica de cada sitio de muestreo. Este radio representa el área de caza de *Tyto furcata* y *Bubo magellanicus* y por lo tanto el área de donde provienen los pequeños mamíferos capturados (Massa 2015).

Las variables topográficas fueron obtenidas a partir del modelo de elevación digital GTOPO30 (<http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/gtopo30.asp>). Este modelo provee una representación global digital del relieve de la Tierra, y permite extraer información topográfica de un determinado sitio. En este trabajo las variables seleccionadas fueron altitud y desvío estándar de la altitud.

Las variables climáticas (temperatura media anual [Bio1], precipitación anual [Bio12], rango anual en temperatura [Bio 4] y rango anual en precipitación [Bio15]) se obtuvieron a partir de la página de Worldclim (Hijmans et al. 2005). Tanto para las variables climáticas como topográficas, se obtuvo un único valor por sitio ya que las variables climáticas son modelos promedios de los últimos 50 años (Hijmans et al. 2005) y la topografía no varió en los años de estudio.

Para evaluar los diferentes porcentajes de coberturas del suelo se digitalizaron imágenes satelitales LandSat correspondientes al mes y año de colecta de las egagrópilas (Tabla 3.2).

	Capa Temática	Fuente	Sistema de clasificación	Resolución
Variables Climáticas	Temperatura media anual (Bio1) Temperatura estacional (DS) (Bio4) Precipitación anual (Bio12) Precipitación estacional (CV) (Bio15)	Worldclim www.worldclim.org	Interpolación a partir de datos globales	30 segundos de arco 1km aprox.
Variables Topográficas	Altura del terreno Desvío estándar de la altura del terreno	GTOPO 30 (USGS 1996)		30 segundos de arco 1km aprox.
Variables de cobertura	Vegetación Natural Pastizales Bosque Cultivo Suelo desnudo con vegetación natural escasa/ dispersa Urbano Suelo desnudo Agua	Imágenes satelitales LandSat 5TM y LandSat8	Clasificación Supervisada (SVM)	30x30 mt

Tabla 3.2: Capas temáticas, fuente de los datos, sistema de clasificación, y resolución espacial, utilizadas para caracterizar las localidades con los tres tipos de variables. **DS:** Desvío estándar. **CV:** Coeficiente de variación.

CLASIFICACIÓN Y ANÁLISIS DE IMÁGENES SATELITALES

A causa de una anomalía detectada en marzo de 2003 en LandSat 7, las imágenes a partir de esa fecha no han sido procesadas para su distribución por lo que en esta Tesis se utilizaron las imágenes de los satélites LandSat 5 y 8. Las imágenes fueron obtenidas de manera gratuita a partir del servidor del Servicio Geológico de Estados Unidos (USGS, <http://earthexplorer.usgs.gov/>). Debido a que las imágenes a veces no son útiles para llevar a cabo una clasificación de coberturas del suelo (por ejemplo, aquellas imágenes con presencia de nubes) se seleccionó los archivos correspondientes, en lo posible, al mes y año de colecta de las egagrópilas.

El sistema de coordenadas geográficas utilizado fue UTM (Universal Transverse Mercator) con base en el modelo del elipsoide WGS84 (World Geodetic System 1984).

PRE- PROCESAMIENTO

Para hacer comparables espectralmente las imágenes satelitales de una misma área pero de fechas diferentes (Brizuela et al. 2007) se llevaron a cabo las correcciones radiométricas correspondientes. Estas etapas se llevaron a cabo con la ayuda de los softwares ENVI 4.2 (Research Systems Inc., Boulder Co., USA) y QGIS 2.14.3 (<http://www.qgis.org/>).

PROCESAMIENTO

Como se mencionó anteriormente, sobre las imágenes georreferenciadas, se caracterizó cada sitio de muestreo trazando un círculo (buffer) de 3 km de radio. Se utilizó este tamaño de buffer debido a que coincide con el radio de caza que más se menciona en la literatura para *Tyto alba* y *Bubo magellanicus* (Andrews 1990, Taylor 1994, Bellocq 2000).

CLASIFICACIONES

Una vez definidos los buffers de cada localidad se obtuvieron las regiones de interés (ROIs) con la ayuda del programa Google Earth, el cual permite visualizar múltiples cartografías a partir de fotografías satelitales. Una región de interés es un subconjunto seleccionado de muestras (en este caso un subconjunto de píxeles de una determinada categoría seleccionados de la imagen) dentro de un conjunto de datos que se identifican para un propósito particular. Las clases seleccionadas fueron: Vegetación natural (cobertura vegetal continua de tipo boscosa), Pastizales (vegetación natural de altura distingible de la categoría “vegetación natural” por la reflectancia), Cultivos,

Suelo desnudo con vegetación natural escasa o dispersa, Urbano, Suelo desnudo y Agua. Las categorías fueron definidas por sus patrones de forma, textura y reflectancia características. Se realizó una clasificación supervisada (categorías definidas por el usuario) utilizando el clasificador Support Vector Machine (SVM) de ENVI 4.2. Esta técnica de aprendizaje estadística no paramétrica, no asume ninguna distribución de los datos subyacentes (Casagranda et al. 2014). Sobre la base del conjunto de muestras etiquetadas correspondientes a las diferentes clases, se entrenó al SVM para que construya un modelo de predicción de las clases de la muestra. En función de su proximidad espectral, las nuevas muestras que se ponen en correspondencia con el modelo de SVM pudieron ser clasificadas. De este modo, con el SVM se encontró un hiperplano que separó al conjunto de datos en un número discreto predefinido de clases de manera coherente con los ejemplos de entrenamiento (Vapnik 1979, Casagranda 2014). Los SVM minimizan los errores de clasificación en los datos, sin realizar suposiciones acerca de la distribución de probabilidad de los mismos (Mountrakis et al. 2011). Como resultado de este proceso, se obtuvieron las imágenes clasificadas en donde cada cobertura se representó con un color diferente (Figura 3.3 y Apéndice Figura 3.3a).

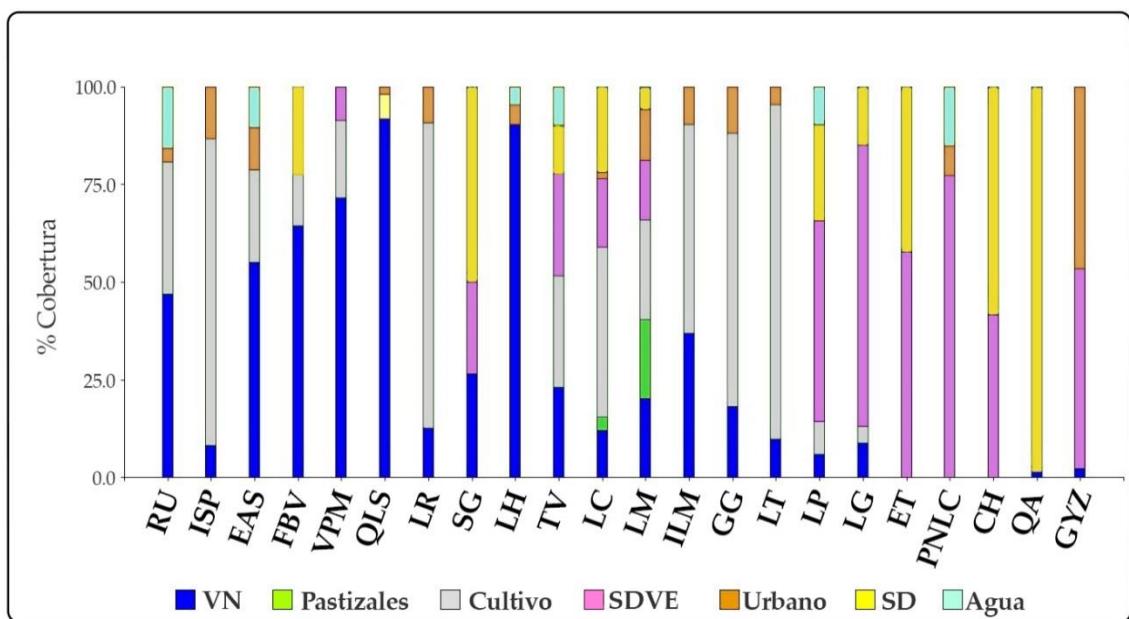


Figura 3.3: Porcentajes de coberturas en las localidades estudiadas obtenidos a partir de las clasificaciones de las imágenes satelitales. VN: Vegetación Natural, SDVE: Suelo desnudo con vegetación natural escasa, SD: Suelo desnudo. Las siglas de las localidades se indican en la Tabla 2.1 del Capítulo 2.

VALIDACIÓN DE LAS CLASIFICACIONES

Las clasificaciones fueron evaluadas en cuanto a su precisión mediante la comparación de muestras de píxeles en la imagen original con los correspondientes en la imagen clasificada. Las muestras de validación (50 píxeles de tamaño mínimo) de las clasificaciones fueron seleccionadas con la ayuda de Google Earth (Chuvieco 2010). Para todas las clasificaciones se calcularon matrices de confusión que permitieron calcular los errores de omisión (elementos que pertenecen a una clase y no aparecen en ellas por estar incorrectamente clasificados en otra) y de comisión (elementos que no pertenecen a una clase pero aparecen en ella). Además, se calculó el índice Kappa para las 31 clasificaciones obtenidas. Este estadístico varía entre 0 (el arreglo observado es debido al azar) y 1 (indica un acuerdo pleno entre la realidad y el mapa). Se consideraron todas las clasificaciones con un índice Kappa mayor o igual a 0.7. Para cuantificar el porcentaje que cada clase de

cobertura ocupa en las imágenes se utilizó la herramienta “Class Distribution” de ENVI 4.2 (Apéndice Figura 3.3 a).

Los datos obtenidos a partir del relevamiento de las variables de coberturas del suelo, topografía y clima se encuentran en la Tabla 3.3 del Apéndice.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para evaluar cómo varía la composición de los ensambles de pequeños mamíferos terrestres en función de las variables ambientales y espaciales se realizaron tres Análisis de Redundancia Canónicos (RDA). La variable respuesta fue la matriz de comunidades de pequeños mamíferos terrestres y las matrices explicatorias fueron el paisaje (P), el clima (C) y el espacio (E). El paisaje (P) estuvo representado por las variables topográficas y de coberturas del suelo de cada sitio de muestreo y el clima (C) estuvo representado por las cuatro variables climáticas mencionadas anteriormente (Tabla 3.3 del apéndice). Por último, el espacio (E) estuvo representado por una serie de vectores espaciales que expresan la estructura espacial a distintas escalas. Esto permite representar los efectos a escalas espaciales grandes al mismo tiempo que se tienen en cuenta las autocorrelaciones a distancias cortas (Diniz- Filho y Bini 2005). En cada caso se seleccionaron solo aquellas variables que tuvieron un aporte significativo a la varianza explicada.

La matriz espacial se construyó con autovectores generados por el método “Mapas de autovectores de Moran” (Moran eigenvectors Maps, Legendre y Legendre 2012, Mehner et al. 2013). El principio de este método es el de extraer autovectores que son utilizados como una variable explicatoria adicional de la variable respuesta (Borcard y Legendre 2002, Griffith 2003). Estos autovectores se pueden extraer de una matriz de conectividad o distancia entre unidades espaciales (sitios) o a partir de una matriz de peso espacial. En esta Tesis, los

autovectores o predictores espaciales se extrajeron a partir de una matriz de peso espacial. Para construir dicha matriz se define, primero, una matriz de conectividad, y segundo, una función de peso que define la relación entre dos sitios (peso espacial) a partir de la distancia entre ellos. Para obtener la matriz de conectividad se pusieron a prueba varios métodos tales como Delaunay Triangulation, Gabriel Graph, Relative Neighbor Graph, Sphere of Influence Graph y Distance Criterion (Dnn), siguiendo la metodología propuesta por Dray (2008). Brevemente, en una triangulación de Delaunay todos los puntos de un conjunto P de puntos discretos en un plano euclídeo están conectados entre sí y forman el mayor número de triángulos posibles sin que sus aristas se crucen. Estos triángulos se definen de manera que los puntos más próximos entre sí estén conectados sólo por una arista, lo que implica que los triángulos formados son regulares, se maximicen sus ángulos menores y se minimice la longitud de sus lados. El método de Gabriel (Gabriel Graph) de un conjunto S de puntos en el plano euclídeo expresa una noción de proximidad de esos puntos. Así, dos puntos se conectan cuando el círculo asociado con el diámetro que tiene los dos puntos como extremos, no incluye otro punto dentro de su circunferencia. Relative Neighbor Graph indica las relaciones entre vecinos y es un grafo no directo definido sobre un conjunto de puntos en el plano euclídeo que conecta dos puntos p y q por un borde cuando no existe un tercer punto r que esté cerca de p y q que son los puntos más cercanos entre sí. Sphere of Influence Graph es otro método de proximidad donde a cada punto en el plano euclídeo se le asigna una esfera abierta centrada en ese punto y de radio igual a la menor distancia de ese punto a cualquier otro en el plano. Tiene un conjunto de vértices x con un borde que une dos vértices distintos siempre y cuando las esferas de influencia correspondientes se intersecten. Por último, Distance Criterion propone que dos puntos van a estar conectados entre sí si su distancia

es menor a una distancia umbral definida a partir de la mínima distancia que asegure que todos los puntos en el plano tengan al menos un vecino, es decir, alguna conexión. Es un método basado en la distancia, en el cual van a ser vecinos todos los puntos con menor distancia umbral. La distancia umbral es la distancia que conecta al punto (sitio) más aislado. Cada uno de estos métodos propone una matriz de conectividad propia y la selección de la mejor matriz se basó en el Criterio de Información de Akaike (AICc) (Dray et al. 2006). Este criterio mide la bondad de ajuste de un modelo, siendo el mejor aquel que presente el menor valor de AICc. La matriz de peso espacial se definió usando la función de peso $f2 = 1 - (x\alpha) / d_{max}\alpha$ (Dray 2008), donde d_{max} es la máxima distancia entre sitios de la matriz de conectividad utilizada, x es la distancia entre dos sitios y α es una potencia que modula la relación entre la distancia y el peso espacial (por ej., un valor de $\alpha=1$ implica una relación lineal, es decir que a medida que aumenta la distancia entre los sitios de muestreo el peso espacial disminuye). Finalmente, los autovectores asociados a autovalores significativos representan las correlaciones espaciales a diferentes escalas. Los primeros autovectores representan la macroescala, los intermedios la mesoescala y los últimos la microescala (Griffith y Peres- Neto 2006). Estos vectores son ortogonales y simbolizan a las variables que representaron al espacio.

Para determinar la importancia de cada uno de los conjuntos de variables explicatorias (Paisaje, Espacio y Clima) se realizaron Análisis de Redundancia Canónica con Partición de la Varianza (RD Apart) (Borcard et al. 1992, 2004, Borcard y Legendre 1994, 2002, Legendre y Legendre 1998, Méot et al. 1998, Peres- Neto y Legendre 2010). Este análisis permite descomponer la variación de las abundancias relativas de las especies que integran las comunidades en función de más de un conjunto de variables explicatorias (Mehner et al. 2013). De esta manera, permite calcular qué porcentaje de la variación en las

abundancias de las comunidades de pequeños mamíferos es explicada por variables ambientales, cuánto de la comunidad está espacialmente estructurada, cuánto de la variación ambiental está espacialmente estructurada y cuánto de esa varianza queda sin explicar (Legendre et al 2005). Esta función usa el R2 ajustado para evaluar las fracciones explicadas por las matrices explicatorias y sus distintas combinaciones. La matriz respuesta es la matriz conformada por las abundancias relativas de las especies de pequeños mamíferos terrestres, la cual fue transformada por Hellinger para normalizar las abundancias, otorgando más peso a las especies más abundantes. Los diferentes componentes de la varianza fueron: la variación total explicada [E \cup P \cup C], la variación del paisaje [P], la variación del espacio [E], la variación de las variables climáticas [C], el paisaje puro sin estructura espacial ni climática [P \cap E \cap C], las variables climáticas puras sin estructura espacial ni correlacionado con el paisaje [C \cap E \cap P], el espacio puro, es decir, sin componentes del paisaje ni climáticos [E \cap C \cap P], el clima espacialmente estructurado [C \cap E \cap P], el paisaje espacialmente estructurado [P \cap E \cap C] y, finalmente, el paisaje y las variables climáticas estructurados espacialmente y correlacionados entre sí [E \cap P \cap C] (Peres- Neto et al. 2006). Además se realizó una prueba de bondad del ajuste de las especies a las características del paisaje, clima y espacio (prueba de goodness, Oksanen et al. 2014).

PAQUETES ESTADÍSTICOS

Todos los análisis se realizaron en el Software R (R Development Core Team 2013) y se utilizaron los siguientes paquetes estadísticos: ade4 (Chessel et al. 2013) y mapproj (McIlroy 2004) para proyectar las coordenadas geográficas; spdep (Bivand et al. 2017) para construir las matrices de conectividad, spacemakeR (Dray 2013) para extraer los autovectores (MEMs), vegan (Oksanen et al. 2014), para transformar por Hellinger la matriz de la metacomunidad,

realizar los RDA, los RDA con partición de la varianza, y hacer las pruebas de goodness, packfor (Dray et al. 2009) para la selección de variables de los RDA y el paquete corrplot (Wei y Simko 2016) para estudiar la correlación entre las variables ambientales (topografía, clima y coberturas del suelo).

La descripción de la metacomunidad de pequeños mamíferos terrestres y sus relaciones con el espacio y el ambiente se realizó a partir del análisis de 24 comunidades locales, de las cuales nueve pertenecieron a las Yungas, cuatro al Chaco Seco, cuatro al Monte de Sierras y Bolsones, tres a Pastizales de Neblina, una a la Puna y tres a los Altos Andes. Las comunidades fueron descriptas a partir de un total de 8599 individuos identificados correspondientes a 49 especies de pequeños mamíferos terrestres (Tabla 3.2, ver Apéndice).

RESULTADOS

La mejor matriz espacial fue la obtenida con la función de peso espacial f_2 y la matriz de conectividad definida por el método Distance Criterion (Dnn) (Figura 3.4). Con este método se definió una distancia umbral máxima entre los vecinos más cercanos que a escala regional fue de 229 km. Los resultados de los otros modelos puestos a prueba, con los valores de la potencia α y AICc se muestran en el Apéndice (Figura 3.5).

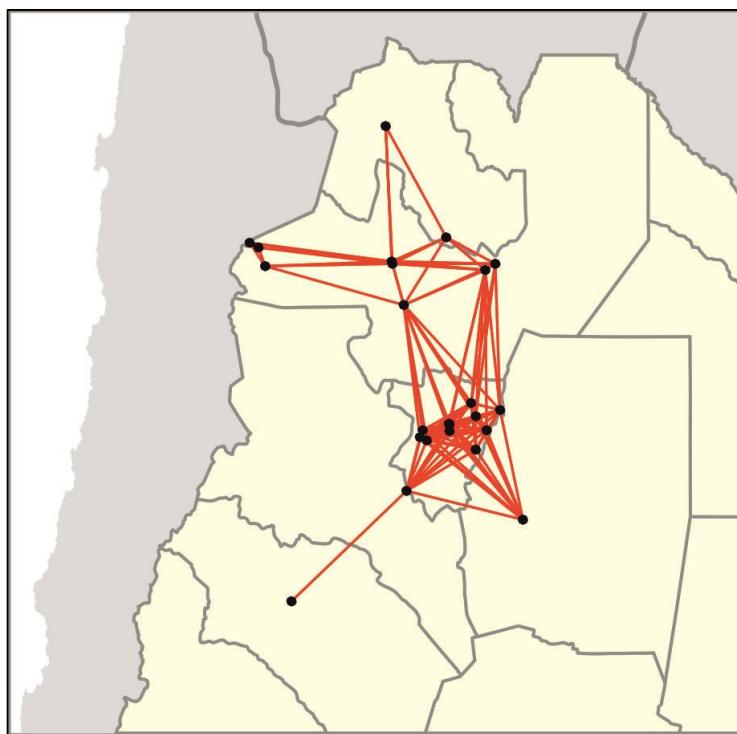


Figura 3.4: Diagrama del mejor vecindario para las 24 localidades estudiadas obtenido a partir del método Distance Criterion. Las líneas representan las conexiones entre los sitios vecinos. Los valores obtenidos para el modelo con la función f2 son: potencia $\alpha=0.35$ y $AICc=-23.98057$.

RELACIÓN ENTRE LOS VECTORES ESPACIALES (MEMs) Y LAS ABUNDANCIAS DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS TERRESTRES RESTRINGIDOS POR SU POSICIÓN GEOGRÁFICA

A partir de la matriz de peso espacial se generaron 23 autovectores (MEMs) que representaron el componente espacial (E) de los sitios de muestreo (Figura 3.6a). Utilizando el índice de Moran, se registró que 13 de estos MEMs presentaron autocorrelación espacial significativa (potencia $\alpha= 0.35$). Finalmente, cuatro de estos últimos vectores permitieron explicar una fracción significativa de los cambios en las abundancias de las especies de pequeños mamíferos terrestres a escala regional (Figura 3.6b).

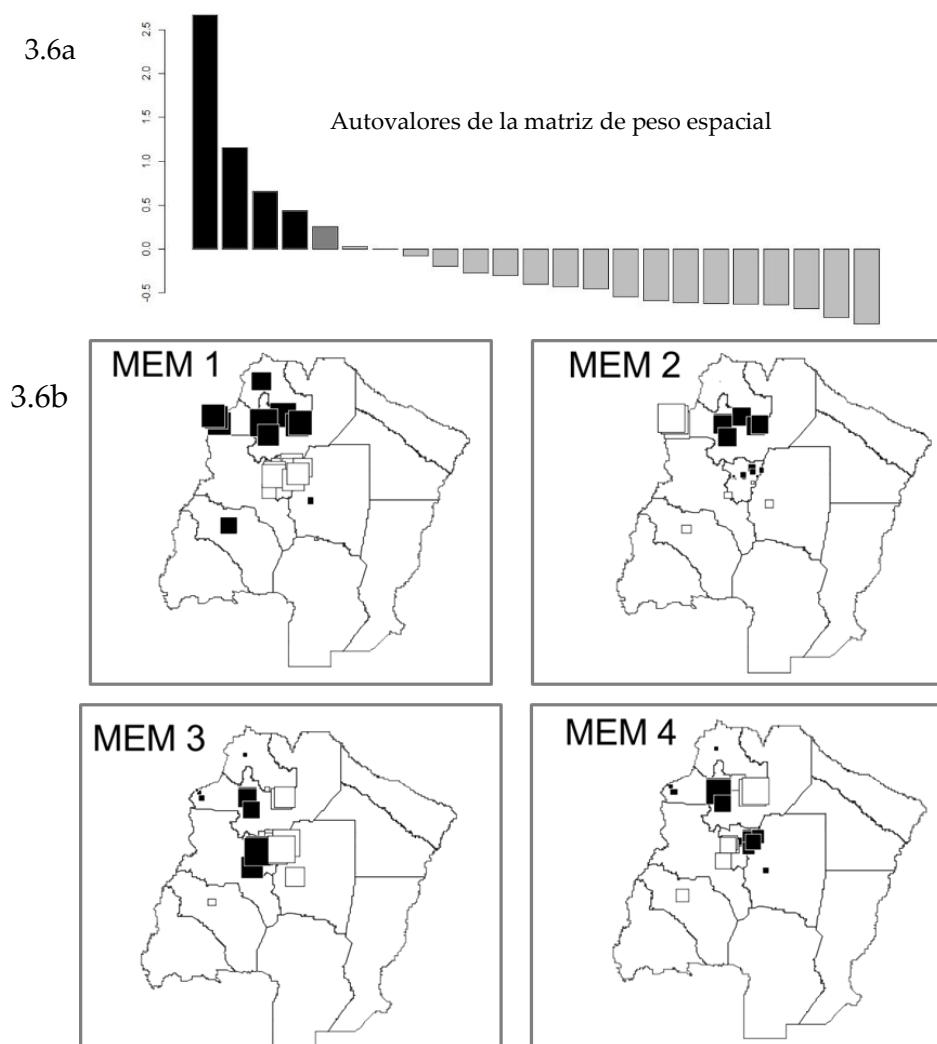


Figura 3.6 a y b: Mapeo de los vectores espaciales significativos obtenidos a partir de la matriz de conectividad espacial definida con Distance Criterion f2. Los cuatro MEMs (Moran Eigenvectors Maps) constituyen vectores que representan la macroescala. El tamaño de los cuadrados representa el valor de correlación (en negro la correlación positiva y en blanco la negativa).

El primer RDA realizado a partir de la ubicación geográfica de los sitios (espacio, MEMs) permitió explicar un 57% de los cambios en la composición y abundancia de pequeños mamíferos terrestres a escala regional. Las especies que mostraron una fuerte estructura espacial (prueba de goodness), con valores superiores al 50%, fueron: *Abrothrix andina*, *A. illutea*, *Akodon caenosus*, *A. spegazzinii*, *A. sylvanus*, *Calomys cf. C. boliviæ/venustus*, *C. musculinus*, *C. cf. C. laucha/musculinus*, *Oligoryzomys cf. O. flavesiensis*, *O. brendae*, *Phyllotis*

xanthopygus, *Eligmodontia puerulus*, *E. moreni*, *Rhipidomys austrinus*, *Andinomys edax*, *Graomys griseoflavus* y *Thylamys pallidior*.

RELACIONES ENTRE LOS ENSAMBLES DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS TERRESTRES Y LAS CARACTERÍSTICAS DEL PAISAJE Y EL CLIMA A ESCALA REGIONAL

Tanto el espacio como el paisaje y el clima resultaron predictores significativos de la composición de la metacomunidad regional de pequeños mamíferos terrestres.

El segundo RDA, correspondiente al paisaje, que estuvo representado por los porcentajes de las coberturas del suelo y la topografía, explicó el 52% de la variación en la composición de la metacomunidad regional de pequeños mamíferos terrestres. Las variables significativas que ingresaron al modelo fueron altitud y coberturas de pastizales, agua, vegetación natural boscosa continua y cultivos (Figura 3.7).

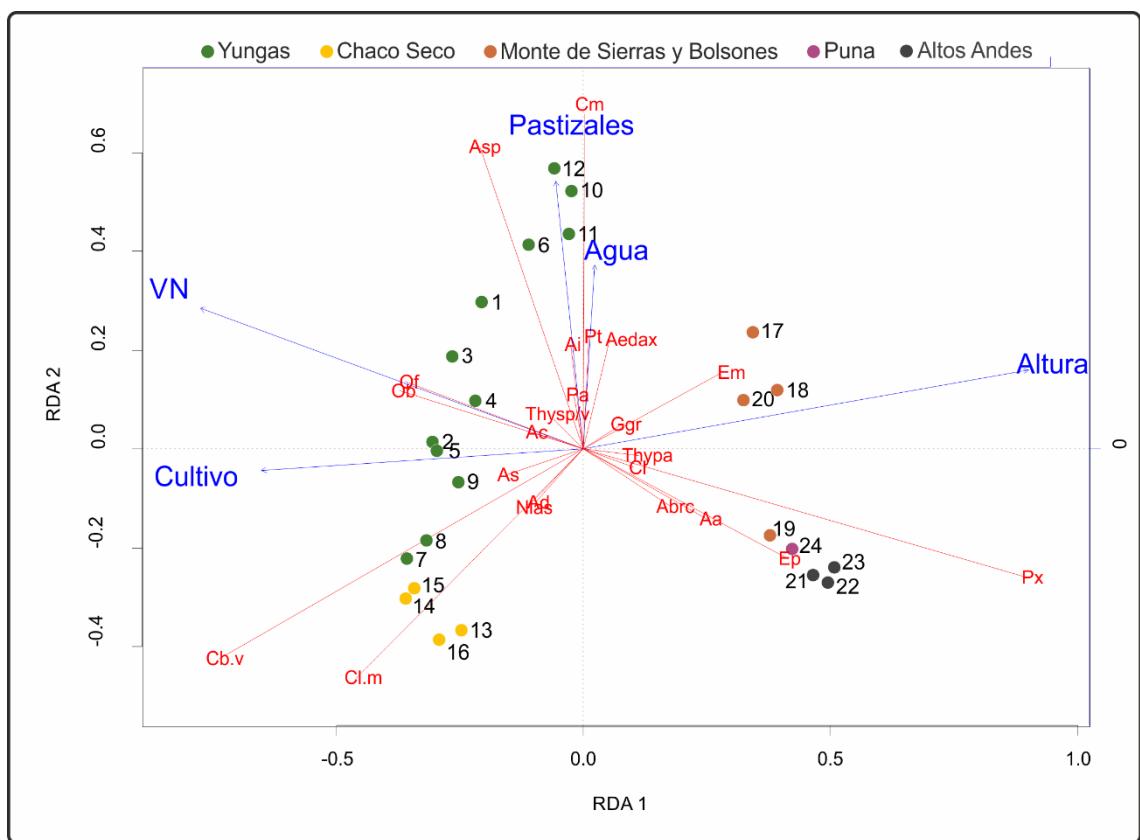


Figura 3.7: Ordenamiento de las localidades de muestreo sobre la base de la composición y abundancia de las especies de pequeños mamíferos y su relación con las variables del paisaje. La longitud y dirección de cada vector es proporcional a la fuerza de asociación entre las variables y los ejes. Las especies que no aportaron al ordenamiento fueron removidas para una mejor comprensión del mismo. **Aa:**Abrothrix andina, **Ai:**Abrothrix illutea, **Ad:**Akodon dolores, **Ac:**Akodon caenosus, **As:**Akodon simulator, **Asp:**Akodon spegazzinii, **Cb.v:**Calomys cf. C. boliviensis/venustus, **Cm:**Calomys musculinus, **Cl.m:**Calomys cf. C. laucha/musculinus, **Cl:**Calomys lepidus, **Of:**Oligoryzomys cf. O. flavescens, **Ob:**Oligoryzomys brendae, **Pt:**Phyllotis tucumanus, **Px:**Phyllotis xanthopygus, **Nlas:**Necromys lasiurus, **Ep:**Eligmodontia puerulus, **Em:**Eligmodontia moreni, **Aedax:**Andinomys edax, **Ggr:**Graomys griseoflavus, **Abrc:**Abrothrix cinerea, **Thysp/v:**Thylamys sponsorius/venustus, **Thypa:**Thylamys pallidior.

El RDA 1 separó hacia el lado positivo las comunidades con altas abundancias de *Phyllotis xanthopygus*, *Eligmodontia puerulus*, *E. moreni*, *Abrothrix andina* y *Abrothrix cinerea*. Hacia el lado negativo de este eje se encontraron las localidades de tierras bajas o de altitudes medias, con elevados porcentajes de suelo cubiertos de vegetación natural boscosa continua y/o cultivos como son las localidades del Chaco Seco y de las Yungas. Muchos de estos sitios se caracterizaron por altas abundancias de especies de los géneros *Calomys*,

Oligoryzomys y *Akodon*. El RDA 2 se asoció positivamente a altas coberturas de pastizales y ambientes con lagunas o ríos como son los sitios de las Yungas, incluyendo los Pastizales de Neblina, en donde se registraron altas abundancias de *Calomys musculinus*, *A. spegazzinii*, *A. illutea*, *P. tucumanus*, *A. edax*, entre otras. Negativamente, el RDA 2 se asoció a sitios del Chaco Seco con altas abundancias de cultivos y especies como *Calomys* cf. *C. boliviæ/venustus* y *Calomys* cf. *C. laucha/musculinus*. La prueba de goodness demostró que las especies que tuvieron una fuerte asociación a estas características del paisaje, fueron *A. andina*, *A. illutea*, *A. caenosus*, *A. spegazzinii*, *A. sylvanus*, *C. cf. C. boliviæ/venustus*, *C. cf. C. laucha/musculinus*, *C. musculinus*, *Oligoryzomys* cf. *O. flavesiens*, *O. brendae*, *Phyllotis anitae*, *P. xanthopygus*, *Necromys lasiurus*, *Rhipidomys austrinus* y *Oxymycterus wayku*.

El tercer RDA, correspondiente al clima, explicó un 35% de la variación regional de la metacomunidad. Las variables significativas que ingresaron al modelo fueron la estacionalidad en la temperatura (Bio4) y la precipitación anual (Bio12). El RDA 1 se asoció positivamente con sitios del Monte de Sierras y Bolsones, Puna y Altos Andes, con escasas precipitaciones anuales y baja estacionalidad en la temperatura, separando las especies de *Phyllotis xanthopygus*, *Eligmodontia puerulus*, *Abrothrix andina*, *E. moreni*, y *Abrocoma cinerea*. Negativamente, se asoció con sitios con marcadas temperaturas estacionales y precipitaciones anuales comparativamente altas, como son los sitios del Chaco Seco y las Yungas, con elevadas abundancias de *Calomys* cf. *C. laucha/musculinus*, *C. cf. C. boliviæ/venustus*, *O. brendae*, *Oligoryzomys flavesiens*, *Akodon simulator*, *Akodon spegazzinii* y, en menor medida, *Akodon caenosus*. El RDA2 separó las localidades del Chaco Seco, con una marcada temperatura estacional, de aquellas localidades de las Yungas (excepto el bosque montano y los pastizales de neblina) caracterizadas por una precipitación anual más

elevada y separa a las localidades del Monte de Sierras y Bolsones y Puna de las localidades de los Altos Andes. (Figura 3.8).

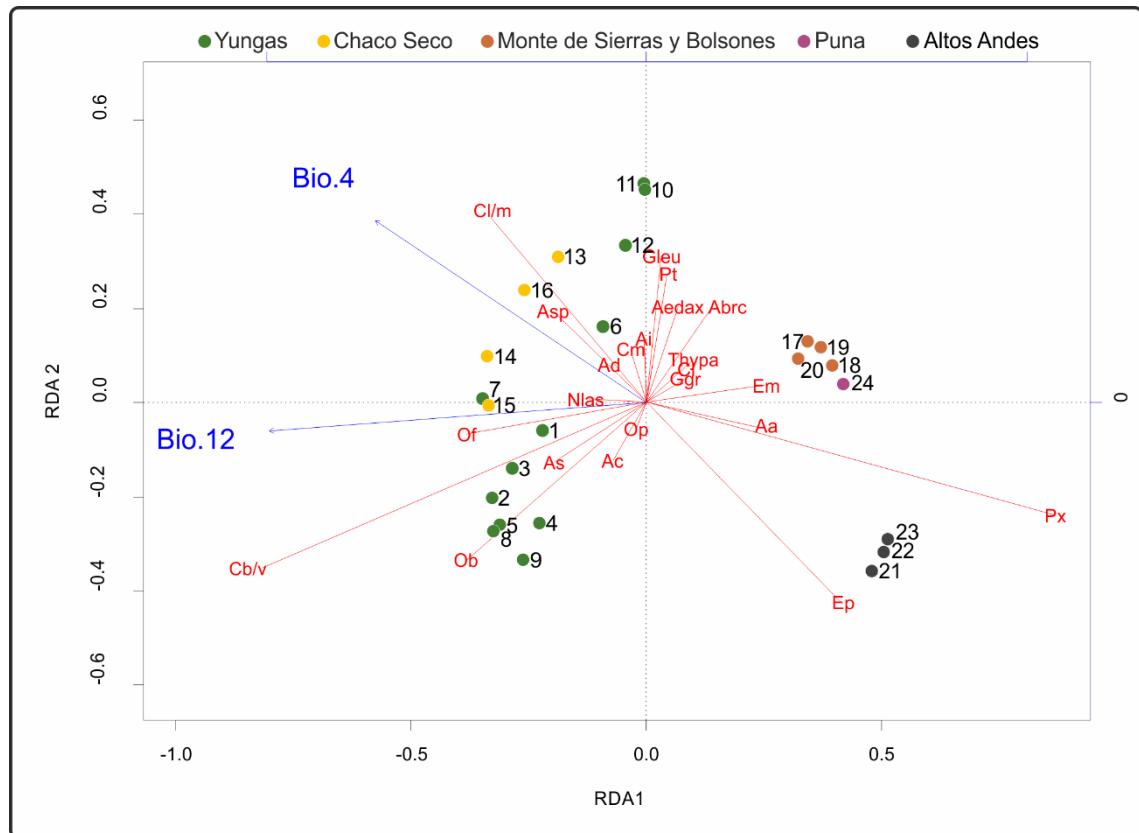


Figura 3.8: Ordenamiento de las localidades de muestreo sobre la base de la composición y abundancia de las especies de pequeños mamíferos y su relación con las variables climáticas. La longitud y dirección de cada vector es proporcional a la fuerza de asociación entre las variables y los ejes. Las especies que no aportaron al ordenamiento fueron removidas para una mejor comprensión del mismo. **Aa:***Abrothrix andina*, **Ad:***Akodon dolores*, **As:***Akodon simulator*, **Ac:***Akodon caenosus*, **Asp:***Akodon spegazzinii*, **Cb/v:***Calomys cf. C. boliviensis venustus*, **Cm:***Calomys musculinus*, **Cl/m:***Calomys cf. C. laucha/ musculinus*, **Of:***Oligoryzomys cf. O. flavescens*, **Ob:***Oligoryzomys brendae*, **Pt:***Phyllotis tucumanus*, **Px:***Phyllotis xanthopygus*, **Nlac:***Necromys lactens*, **Nlas:***Necromys lasiurus*, **Ep:***Eligmodontia puerulus*, **Em:***Eligmodontia moreni*, **Aedax:***Andinomys edax*, **Gleu:***Galea leucoblephara*; **Abrc:***Abrocoma cinerea*, **Thypa:***Thylamys pallidior*.

El modelo completo que incluyó al espacio, clima y paisaje, [EUCUP], permitió explicar un 77% de la variación en la composición de la comunidad de pequeños mamíferos terrestres (Figura 3.9). La mayor parte de los cambios en la comunidad se asociaron a cambios en las características del paisaje que variaron

en forma conjunta con el clima y que están ubicadas en sitios específicos dentro del área de estudio.

El paisaje, sin estructura espacial ni climática [P|E|C], explicó un 9% y el espacio sin componentes paisajísticos ni climáticos [E|C|P], explicó un 12%. El clima, sin la interacción con las otras dos variables [C|P|E], explicó un 12% de la estructura de la comunidad mientras que el 26% de la estructura de la misma estuvo explicada por la interacción a gran escala de estos tres factores [E \cap C \cap P].

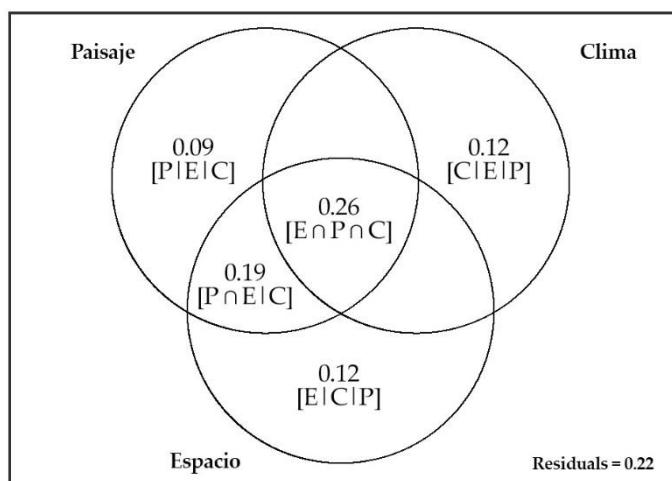


Figura 3.9: Diagrama de Venn realizado a partir de los resultados de los RDA con partición de la varianza. Los valores indican la proporción de la varianza explicada en las comunidades de pequeños mamíferos por el paisaje, el clima y el espacio a escala regional (los círculos no están dibujados a escala).

Una parte de la varianza de la metacomunidad de pequeños mamíferos terrestres fue explicada por al menos dos conjuntos de variables. Se observó que no hubo una fracción del clima que no se haya explicado por el espacio [C \cap E|P], y el paisaje [C \cap P|E], mientras que un 19% de los cambios en este último tuvieron una estructura espacial pero no se asociaron a cambios en el clima [P \cap E] (Figura 3.9).

RELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES AMBIENTALES

Por último, para evaluar el efecto de las variables ambientales sobre las comunidades de pequeños mamíferos resulta necesario conocer las relaciones entre dichas variables. La precipitación anual se correlacionó positivamente con la temperatura media anual y negativamente con la altitud. Las restantes variables ambientales se correlacionaron en menor medida, mientras que las variables que no mostraron correlación alguna fueron Agua con Bio 4 (Temperatura estacional), altitud y cultivos (Figura 3.10).

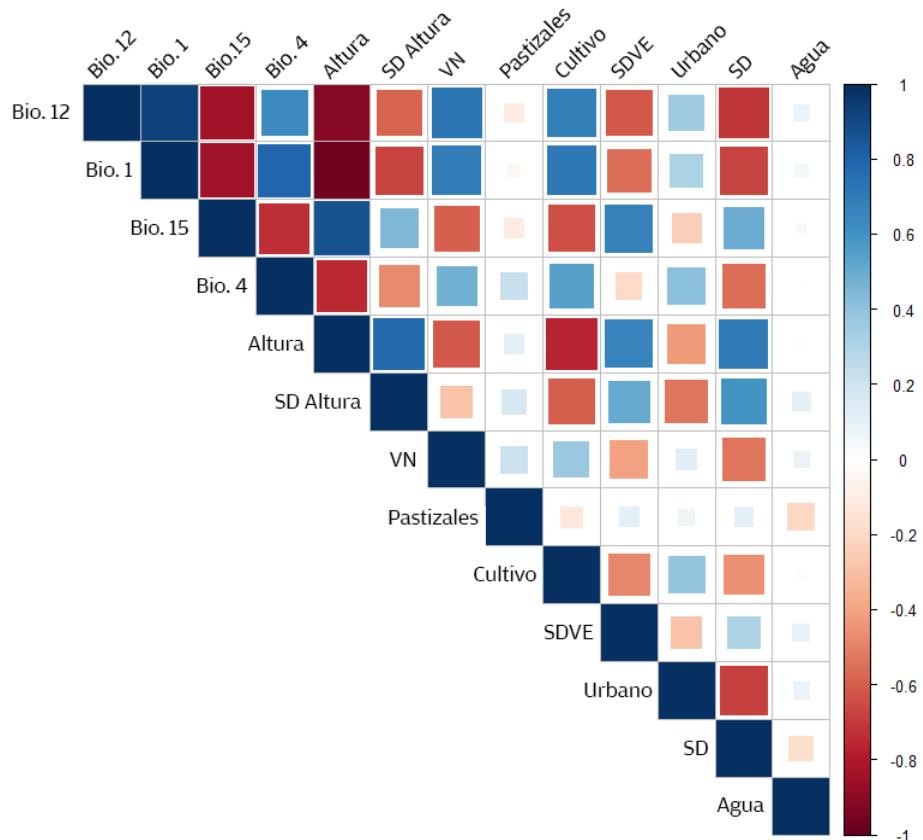


Figura 3.10: Representación gráfica de la matriz de correlación entre las variables ambientales. El color azul indica correlación positiva y en rojo se indica correlación negativa.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En este trabajo, los cuatro primeros vectores que fueron significativos permitieron explicar los cambios en las comunidades de pequeños mamíferos terrestres a macroescala o escala regional. De acuerdo con varios autores (Brown 1984, 1995, Brown et al. 1986, Brown y Maurer 1989), para el estudio de comunidades es de vital importancia una aproximación a gran escala, ya que de esta manera se obtienen explicaciones generales y simples para los patrones observados. Por otro lado, los patrones percibidos a gran escala son el resultado de la simple acumulación de procesos que ocurren a microescala, y la expresión de los patrones a escala local está a su vez condicionada por factores macroecológicos (Maestre et al. 2008). Sin embargo, en este trabajo, los vectores espaciales de meso y microescala no permitieron explicar los cambios en las comunidades. Para esto resulta necesaria la incorporación de más localidades de colecta en cada ecorregión, para así obtener vectores que representen la microescala y permitan realizar inferencias acerca de los patrones que estructuran las comunidades a escala local.

Al evaluar la metacomunidad regional de pequeños mamíferos terrestres se observó una fuerte estructura espacial. Estas variaciones espaciales pudieron ser explicadas en diferentes proporciones por el clima (35%), el paisaje (52%) y la ubicación geográfica de los sitios de muestreo, el espacio (57%). En los tres RDA los sitios se ubicaron de manera similar demostrando que los conjuntos de variables no son independientes entre sí (Massa 2015). Por un lado, los sitios de las ecorregiones del Chaco Seco y de las Yungas, se ubicaron a lo largo de un gradiente norte- sur en la región, con menores altitudes medias y con altos porcentajes de cultivos, pastizales y cobertura natural boscosa continua. En estos sitios, que además tienen mayores precipitaciones anuales y son más

cálidos, las comunidades presentaron mayores abundancias relativas de especies como *Calomys* cf. *C. laucha/musculinus*, *Calomys* cf. *C. boliviae/venustus*, *Oligoryzomys brendae*, *O.* cf. *O. flavesiensis*, *Akodon spegazzinii*, *A. simulator*, *A. caenosus* y *Necromys lasiurus*, entre otros. Por otro lado, los sitios del Monte de Sierras y Bolsones, Puna y Altos Andes, presentaron ensambles característicos de zonas de altura, con menores precipitaciones y temperaturas y mayores porcentajes de suelo desnudo o de vegetación natural escasa o dispersa. Estas comunidades estuvieron compuestas por especies como *Phyllotis xanthopygus*, *Eligmodontia moreni*, *E. puerulus*, y *Abrothrix andina*, entre las más abundantes. En estos ordenamientos puede observarse que los ensambles de especies respondieron a un fuerte componente geográfico, en el que cada ecorregión presentó una comunidad característica en función de su topografía, clima y coberturas del suelo.

Numerosos trabajos analizaron variaciones en las comunidades de pequeños mamíferos y su relación con predictores ambientales. Entre ellos, Millán de la Peña et al. (2003a) estudiaron la relación entre las comunidades de pequeños mamíferos y variables descriptoras del paisaje utilizando los pequeños mamíferos presentes en egagrópilas de *Tyto alba* en diferentes sitios en Francia. Estos autores demostraron que la variación en las frecuencias de las especies puede ser una respuesta a la intensificación agrícola y la presencia de algunas especies en determinados sitios les permitió distinguir diferentes ensambles con características particulares del paisaje circundante. En este trabajo, las comunidades con elevadas frecuencias de especies del género *Calomys* se encontraron en sitios de ambientes con altos porcentajes de cultivos y parches de vegetación natural del tipo boscosa como son los sitios del Chaco Seco y del pedemonte de las Yungas. Como ya se mencionó anteriormente, estas especies son frecuentemente encontradas en ensambles de agroecosistemas ya que son

especies oportunistas y tolerantes a diferentes tipos de disturbios (Pardiñas 2003, González Fischer 2010, De Tommaso 2014).

La fuerte estructura espacial del clima y el paisaje se registra de manera frecuente en la naturaleza lo que pone en evidencia la necesidad de trabajar con modelos que tengan en cuenta la partición de la varianza (Massa 2015). Como se mencionó anteriormente, este modelo permite descomponer la variación de las abundancias relativas de las especies de pequeños mamíferos en función de más de un conjunto de variables explicatorias. En este trabajo se registró que el efecto de cada predictor por separado explicó variaciones moderadas de las abundancias en las comunidades de pequeños mamíferos terrestres. De este modo, el paisaje, sin estructura espacial ni climática [P|E|C], explicó un 9% de los cambios en la composición y abundancia de las especies de pequeños mamíferos que conforman las comunidades locales. Mientras que el clima, sin estructura espacial ni relacionado con el paisaje [C|E|P] explicó un 12% de las abundancias de especies de las comunidades. Novillo y Ojeda (2014) caracterizaron las comunidades de roedores a lo largo de gradientes altitudinales en la Cordillera de los Andes y evaluaron cómo diferentes predictores ambientales (climáticos y topográficos) explicaron los patrones de riqueza y abundancia de las mismas. Estos autores encontraron que, cuando se considera el efecto espacial como variable explicatoria adicional, el efecto conjunto del clima y la topografía era el mejor predictor de los patrones de abundancias de las especies. En esta Tesis, cuando se consideró al componente espacial como predictor de los cambios en las comunidades, el efecto conjunto del paisaje y el espacio explicó un 19% de los cambios en las abundancias de las especies [P \cap E|C]. La importante contribución del espacio a la varianza explicada por el paisaje, sugiere la influencia de otras variables históricas o de dinámica de comunidades no incluidas en el análisis. Además, como señalan

Novillo y Ojeda (2014), los efectos espaciales altos sugieren que la variación ambiental se autocorrelaciona, es decir, que los sitios próximos presentan altas probabilidades de tener combinaciones similares de variables ambientales y por ende, similares abundancias (Brown 1984). Con respecto al clima, la variación del mismo está asociada con la heterogeneidad ambiental y como demuestra la matriz de correlación, las variables climáticas y topográficas estuvieron altamente correlacionadas entre sí. Por otro lado, la heterogeneidad espacial en el paisaje promueve una elevada diversidad de especies debido a que se crean una gran variedad de hábitats que permiten la coexistencia de diferentes grupos de taxones y con distintos requerimientos del mismo. Esto se debe a que los recursos son accesibles para diferentes grupos de especies en hábitats complejos, además de que puede promover una mayor especialización (Pianka 1966, Rohde 1992, Kerr y Packer 1997, Brown y Lomolino 1998, *fide* Novillo y Ojeda 2014). En este trabajo, la interacción del clima y del paisaje se asoció a una estructura espacial. Sin embargo, un 12% del componente espacial no fue explicado considerando las variables de paisaje y climáticas que ingresaron al modelo. Esto implica, como se mencionó anteriormente, que eventos históricos o factores ambientales no considerados pueden ser responsables de las variaciones observadas en las comunidades de pequeños mamíferos terrestres. Una posibilidad es que ese porcentaje de espacio no estructurado con el clima y el paisaje, se deba a la capacidad de dispersión de las especies. Esto podría suceder en el caso de que a pesar de que un sitio reúna las condiciones físicas necesarias para que una especie esté presente, la misma no se encuentra debido a barreras geográficas o a causas históricas. Por ejemplo, todos los registros de *Andinomys edax* provienen de los pastizales de altura de Jujuy, Salta, Tucumán y Catamarca, lo que demuestra que la especie tiene una alta plasticidad ecológica debido a la gran variedad de ambientes en los que habita. Sin embargo, Jayat et

al. (2009) elaboraron un mapa de distribución potencial para esta especie que indica su presencia en áreas montañosas de La Rioja (Sierras de Velasco y Famatina) y Córdoba (Sierras Grandes y Sierras Chicas), los cuáles son sitios con altas similitudes ambientales con áreas cercanas del norte de Catamarca. Estos autores discuten que la ausencia de *A. edax* en la Sierra de Velasco y Famatina podría ser debida al escaso muestreo realizado en esos sitios. Con respecto a Sierras Grandes, la ausencia de la misma podría deberse a las grandes extensiones de ambientes secos y cálidos que le impiden colonizar el área (Jayat et al. 2009). Sin embargo, esta especie no fue capturada en trabajos posteriores realizados a partir del análisis de egagrópilas (incluidas en esta Tesis) y técnicas de trámpeo en sitios de La Rioja (Jayat et al. 2011b).

En este trabajo el efecto combinado del espacio, el clima y el paisaje fue el principal determinante de los patrones de abundancias de especies de pequeños mamíferos [E \cap C \cap P]. Esto no es sorpresivo ya que tanto el paisaje como el clima se encuentran en mayor o menor medida espacialmente estructurados y por lo tanto no son factores independientes (Legendre 1993). Además, por lo general, tanto las abundancias de especies como la diversidad y los datos climáticos están casi siempre espacialmente autocorrelacionados y esto debe tenerse en cuenta para prevenir el sesgo estadístico en los resultados (Diniz- Filho et al. 2003).

Los porcentajes de la varianza explicados por los tres factores y por las interacciones entre las variables fueron similares a los obtenidos por Massa 2015 para las metacomunidades de roedores de la provincia de Entre Ríos a escala regional. En la presente Tesis, el modelo completo [E \cup C \cup P] logró explicar un 77% de las variaciones en las comunidades de pequeños mamíferos y este porcentaje es mayor al obtenido por otros investigadores (Bowman et al. 2001,

Michel et al. 2007). Esto se debe probablemente al elevado contraste de las comunidades modeladas, que abarcan el fuerte gradiente altitudinal desde el Chaco Seco y el pedemonte de las Yungas, a las comunidades de la Puna y los Altos Andes.

En ecología se han propuesto varios métodos que permiten considerar al espacio en los análisis multivariados. Algunos de ellos consisten en la elaboración de una matriz con algunas estructuras espaciales. Luego, esta matriz es utilizada como un predictor o co-variable en un ordenamiento canónico, por ejemplo, un RDA (Rao 1964, Dray et al. 2008). Como señalan Dray y colaboradores (2008), se han propuesto diferentes herramientas para la elaboración de la matriz espacial (Borcard et al. 1992, Borcard y Legendre 2002, Dray et al. 2006) y varios trabajos las han utilizado (Cottet 2005, Dray et al. 2006, 2008, Mehner et al. 2013, Novillo y Ojeda 2014, Massa 2015, Henry et al. 2016, entre otros). En este trabajo, el espacio fue definido con uno de los métodos MEMs desarrollados por Dray y colaboradores (2006, 2008, 2012). Una de las ventajas de esta herramienta estadística es que permite modelar al predictor espacial en múltiples escalas.

Los MEMs proveen un conjunto de predictores ortogonales los cuales maximizan la autocorrelación espacial (ej., Índice de Moran). Este método, al igual que el llamado MULTISPATI, usan una matriz de peso espacial y una medida de autocorrelación espacial basada en el índice de Moran. Sin embargo, mientras que la primera técnica busca combinaciones lineales de variables que maximicen el producto de la autocorrelación espacial por la varianza, los RDA con MEM, maximizan la varianza explicada por los predictores espaciales (los cuales maximizan la autocorrelación espacial) (Dray et al. 2008).

Capítulo 3

**VARIACIÓN ESPACIAL DE LAS COMUNIDADES DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS
TERRESTRES Y SU RELACIÓN CON VARIABLES AMBIENTALES**

Los resultados de este trabajo constituyen un primer aporte en cuanto al modelado de comunidades de pequeños mamíferos terrestres en el NOA. La utilización del componente espacial en la interpretación de los patrones de diversidad de las comunidades permitió analizar el papel del paisaje y el clima a escala regional y estimar el efecto de los predictores sobre estas comunidades.

CAPÍTULO 4

**VARIACIÓN TEMPORAL DE LAS
COMUNIDADES DE PEQUEÑOS
MAMÍFEROS**

INTRODUCCIÓN

La ecología de comunidades tiene entre sus objetivos estudiar la variación espacial, temporal y experimental de las especies. Las variaciones temporales pueden ser particularmente notables en determinadas circunstancias, sobre todo cuando existen cambios ambientales o disturbios de gran intensidad. Los cambios debidos a las variaciones climáticas o a las alteraciones humanas, así como su impacto sobre la biodiversidad, varían de acuerdo al sistema y al organismo involucrado (Fraschina 2011). En este sentido, los ensambles de especies son la mejor variable respuesta disponible para evaluar los impactos en los ecosistemas (Legendre y Gauthier 2014). Los pequeños mamíferos son particularmente sensibles a las transformaciones introducidas por el hombre y responden a las mismas a distintas escalas, desde el nivel de paisaje hasta el de microhábitat (Grant et al. 1982, Bilenca y Kravetz 1995, Cole et al. 1988).

En la actualidad, los cambios en el uso de la tierra, en gran parte debidos a la expansión de la frontera agrícola, representan la alteración humana más importante sobre los ecosistemas terrestres (Paruelo et al. 2005). En el NOA, las ecorregiones más afectadas por este tipo de disturbios son el Chaco Seco y la Selva Pedemontana de las Yungas. La actividad agroindustrial en la región estuvo históricamente asentada en estos ambientes y, para el año 2005, casi la totalidad de la selva pedemontana en tierras bajas y un 80% del bosque chaqueño de llanura habían sido reemplazados por agricultura (Grau et al. 2005). En este contexto, es esperable que las prácticas agrícolas afecten tanto a la distribución como al uso de hábitat de los pequeños mamíferos, pero la respuesta de los mismos a estos cambios o alteraciones difiere de acuerdo al tipo e intensidad del disturbio (MacDonald et al. 2000, Todd et al. 2000, Jacob

2003, Jacob y Hempel 2003, Millán de la Peña et al. 2003, Michel et al. 2006). En un trabajo realizado en ILM del Chaco Seco, Nanni et al. (2012) registraron una correlación entre la variabilidad climática estacional (la cual afecta la disponibilidad de recursos [Andreо et al. 2009]) y los cambios en las abundancias de las comunidades de pequeños mamíferos a lo largo de tres años. Sin embargo, como ya fue mencionado, además de las variaciones en las condiciones climáticas, el NOA presenta extensas áreas históricamente sometidas a transformaciones, principalmente de origen antrópico y relacionadas con los cambios de usos de la tierra. Estos disturbios, fueron sugeridos como agentes causales de los cambios en las comunidades de pequeños mamíferos. Por ejemplo, Kravetz et al. (1986) describieron un aumento de la abundancia de roedores del género *Calomys* y una disminución de *Akodon azarae* asociadas a la expansión de la agricultura en la primera mitad del siglo XX. En otras contribuciones (Busch 1984, Mills et al. 1991) se encontró una mayor abundancia de *Calomys* en campos de maíz respecto a campos de soja, mientras que Bilenca et al. (2007) encontraron que el cultivo no tuvo un efecto sobre las abundancias de roedores mientras que la presencia o ausencia de malezas tuvo una marcada influencia sobre las mismas. De igual modo, Pardiñas et al. (2000, 2012) han documentado en el norte de la región patagónica la pérdida de diversidad en las comunidades de pequeños mamíferos y la expansión de *Calomys musculinus*, como consecuencia de la introducción de ganado ovino y el aumento de áreas cultivadas.

Los trabajos que documenten la influencia de este tipo de impactos antrópicos sobre los ensambles de pequeños mamíferos terrestres en el NOA son escasos y limitados a unas pocas áreas del Chaco Seco y las Yungas (Gómez et al. 2012, Nanni et al. 2012, d'Hiriart et al. en prensa). Este capítulo constituye un estudio

de la variación temporal en la composición y abundancia de los ensambles de pequeños mamíferos terrestres y su relación con cambios en el uso del suelo

OBJETIVO GENERAL DEL CAPÍTULO

Caracterizar los cambios temporales en las comunidades de pequeños mamíferos terrestres en localidades del NOA y su relación con los cambios en los usos de la tierra.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Verificar la existencia de cambios temporales en las coberturas del suelo para cada uno de los sitios considerados y cuantificarlos.
- Analizar si las comunidades de pequeños mamíferos de las localidades pertenecientes a las distintas ecorregiones son diferentes en los distintos años de muestreo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para evaluar los cambios en las coberturas del suelo y en los ensambles de pequeños mamíferos terrestres se seleccionaron aquellos sitios que fueron visitados al menos dos veces (Apéndice, Tabla 4.1). Para aquellos sitios con tres muestras o más se seleccionaron para el análisis aquellas correspondientes al intervalo temporal más extenso.

Para cuantificar los cambios en las coberturas del suelo se utilizaron imágenes satelitales LandSat clasificadas siguiendo el procedimiento detallado en el capítulo 3. Para los análisis de este capítulo se utilizaron algunas de las

clasificaciones obtenidas en el capítulo anterior junto a nuevas clasificaciones específicamente incorporadas para la evaluación temporal. Como se mencionó en el capítulo 3, las coberturas del suelo fueron: Vegetación Natural (VN), Pastizales, Cultivo, Suelo desnudo con vegetación natural escasa o dispersa (SDVE), Urbano, Suelo desnudo (SD) y Agua, agregándose en este análisis la categoría Vegas (correspondiente a vegetación natural de algunos sitios de altura) que fueron detectadas en algunas de las imágenes. Para cada sitio y cada fecha de visita se cuenta entonces con datos de abundancia de las especies de pequeños mamíferos (Apéndice, Tabla 4.1) y con datos de coberturas obtenidos a partir de la clasificación satelital correspondiente (Apéndice, Tabla 4.2).

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para evaluar si los factores año y ecorregión explican una fracción significativa de los cambios en las coberturas del suelo y en las comunidades de pequeños mamíferos terrestres se realizaron dos Análisis Multivariados de la Varianza (MANOVA) con permutaciones computadas por RDA (Legendre y Gauthier 2014).

Para representar los años se designó 0 a la muestra más antigua y 1 a la muestra más reciente debido a que las fechas de los muestreos fueron variables en las diferentes localidades. Las ecorregiones estuvieron representadas por ocho sitios con dos repeticiones en cada uno. El factor 1 fueron los años, con los niveles 0 y 1, y el factor 2 fueron las ecorregiones con los niveles Yungas, Chaco Seco y Monte de Sierras y Bolsones. Para contrastar las diferencias en los niveles de un factor y su interacción, se utilizaron los contrastes de Helmert, los cuales comparan la media de cada nivel (menos el primero) con la media de los niveles siguientes. Antes de realizar los MANOVA se llevó a cabo el test de homogeneidad de varianzas de las matrices de covarianza dentro del grupo,

tanto para las especies de pequeños mamíferos terrestres como para las coberturas del suelo y de esta manera corroborar que se cumplen los supuestos propuestos por este análisis.

Las abundancias de las especies de pequeños mamíferos terrestres fueron transformadas por Hellinguer que representa mejor las distancias entre sitios cuando hay ceros y especies raras, otorgando más peso a las especies más abundantes (Legendre y Gallagher 2001). Estos análisis se llevaron a cabo siguiendo la metodología descripta en Legendre y Gauthier (2014).

Debido a que los sitios y las repeticiones de muestreos temporales no fueron suficientes, no se incluyeron en este análisis las ecorregiones de la Puna (un solo sitio con repetición) y los Altos Andes (sin repeticiones para las localidades). Las localidades utilizadas en los MANOVA se incluyen en el Apéndice (Tablas 4.1 y 4.2).

Para evaluar los cambios temporales de los sitios en función de las abundancias de especies y de las coberturas del suelo se realizaron dos Análisis de Componentes Principales (PCA), uno teniendo en cuenta los años y las abundancias transformadas por Hellinguer (PCA de especies) y otro teniendo en cuenta los años y las coberturas del suelo (PCA de ambientes). Este análisis incluyó las 11 localidades con repeticiones temporales, las que representan a cuatro de las cinco ecorregiones presentes en el NOA (no ingresando al análisis las localidades de los Altos Andes) (Apéndice Tabla 4.1 y Tabla 4.2).

PAQUETES ESTADÍSTICOS

Los análisis fueron realizados con el software R (R Development Core Team 2013), utilizando el paquete estadístico vegan (Oksanen et al. 2014).

RESULTADOS

ANÁLISIS MULTIVARIADO DE LA VARIANZA (MANOVA)

La descripción de las comunidades de pequeños mamíferos terrestres se hizo sobre la base de un total de 4744 individuos identificados. El análisis demostró que tanto las abundancias de pequeños mamíferos como las coberturas del suelo no cambiaron de manera significativa en las localidades de las distintas ecorregiones durante los años de muestreo (interacción de factores, $p=0.9$, $R^2 = -0.05$). Considerando los factores por separado, el 72% de la variación en las abundancias de las especies se debió a una variación a nivel ecorregional ($p=0.001$, $R^2=0.72$), pero no a nivel temporal ($p=0.9$, $R^2= -0.03$). En cuanto a las coberturas del suelo, el 80% de la variación en las mismas estuvo dada también por las ecorregiones ($p=0.002$, $R^2=0.80$) pero no por las fechas de la muestra ($p=0.8$, $R^2= -0.02$).

Debido a que los cambios en las coberturas del suelo no fueron significativos en los años relevados se procedió a realizar los PCA teniendo en cuenta todas las localidades que fueron muestreadas al menos dos veces. De esta manera, mientras el MANOVA permite visualizar los cambios a nivel regional, el PCA permite ordenar y observar gráficamente los cambios a nivel local.

ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (PCA) PARA TODOS LOS SITIOS CON REPETICIONES

El PCA de especies se hizo a partir de un total de 6865 individuos identificados (Apéndice, Tabla 4.1). Los dos primeros componentes del PCA de especies explicaron un 56% de la variación. En el ordenamiento se observa que no hubo una separación temporal importante de los relevamientos de fechas diferentes para un mismo sitio, sino que el ordenamiento estuvo dado principalmente por las ecorregiones (Figura 4.1).

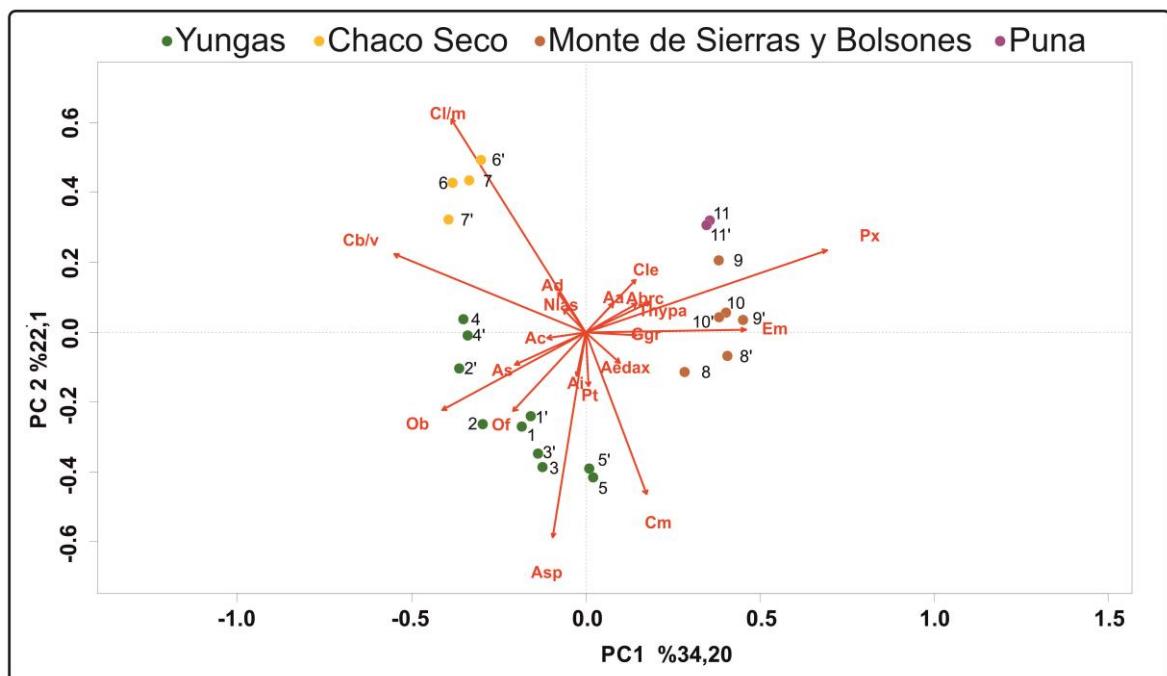


Figura 4.1: Ordenamiento de los sitios de colecta (y sus repeticiones temporales) sobre la base de la composición y abundancia de las especies de pequeños mamíferos. [RU]: 1 y 1', [VPM]: 2 y 2', [QLS]: 3 y 3', [LH]: 4 y 4', [TV]: 5 y 5', [ILM]: 6 y 6', [GG]: 7 y 7', [LP]: 8 y 8', [LG]: 9 y 9', [PNLC]: 10 y 10', [GYZ]: 11 y 11'. **Ad:** *Akodon dolores*, **As:** *Akodon simulator*, **Ac:** *Akodon caenosus*, **Asp:** *Akodon spegazzinii*, **Cb/v:** *Calomys cf. C. boliviensis/venustus*, **Cm:** *Calomys musculinus*, **Cl/m:** *Calomys cf. C. laucha/musculinus*, **Cle:** *Calomys lepidus*, **Nlas:** *Necromys lasiurus*, **Of:** *Oligoryzomys cf. O. flavescentes*, **Ob:** *Oligoryzomys brendae*, **Pt:** *Phyllotis tucumanus*, **Px:** *Phyllotis xanthopygus*, **Em:** *Eligmodontia moreni*, **Aedax:** *Andinomys edax*, **Ggr:** *Graomys griseoflavus*, **Abrc:** *Abrocoma cinerea*, **Thypa:** *Thylamys pallidior*. Las especies que no aportaron de manera significativa al ordenamiento fueron removidas del gráfico para una mejor comprensión del mismo. Los ID se encuentran en la Tabla 4 del Apéndice.

Hacia el lado positivo del PC1 se encontraron principalmente los sitios de ambientes abiertos de altura (Monte de Sierras y Bolsones y Puna), con comunidades mayormente dominadas por *Phyllotis xanthopygus* y *Eligmodontia moreni*. La única localidad perteneciente a la Puna se ubicó en el cuadrante superior derecho (lado positivo del PC1 y del PC2), con un aporte relativamente importante de *Calomys lepidus*. Hacia el lado negativo del PC1 se encontraron los sitios de la vertiente oriental de los macizos montañosos pre-andinos, caracterizados por ambientes boscosos del Chaco Seco y las Yungas. En el cuadrante superior izquierdo (lado negativo del PC1 y positivo del PC2) se

ubicaron los sitios del Chaco Seco, dominados por *Calomys* cf. *C. laucha/musculinus* y *C. cf. C. boliviæ/venustus*. Los sitios de Yungas se agruparon mayormente en el cuadrante inferior izquierdo (lado negativo de ambos componentes principales) y se caracterizaron por la dominancia de las especies del género *Oligoryzomys*, *Akodon spegazzinii* y *A. simulator*. Sin embargo, se observaron algunas variaciones en localidades puntuales dentro de cada ecorregión. En VPM, perteneciente a la Selva Montana de Yungas, las especies más abundantes en el primer año de muestreo (año 2010; sitio 2) fueron *Akodon spegazzinii* y *Oligoryzomys* cf. *O. flavesiensis*, mientras que en la segunda visita (año 2013; sitio 2') las abundancias de *A. spegazzinii* disminuyeron y aumentaron las de *A. simulator*. En ILM, mientras que en el primero año de muestreo (año 2007; sitio 6) dominó *Calomys* cf. *C. boliviæ/venustus*, en el segundo año (año 2014; sitio 6') esta especie disminuyó pasando a ser más abundante *Calomys* cf. *C. laucha/musculinus*. GG, también del Chaco Seco y representado en el PCA como los sitios 7 y 7' mostró un patrón inverso al presentado por ILM. Mientras que en el primer año (1997; sitio 7) fue dominante *Calomys* cf. *C. laucha/musculinus*, en el segundo (2015; sitio 7') dominó *C. cf. C. boliviæ/venustus*. En la localidad LP, del Monte de Sierras y Bolsones, la muestra más antigua (año 2004; sitio 8) estuvo dominada por *Calomys musculinus* en tanto que en la más reciente (año 2013; sitio 8') las especies dominantes fueron *Eligmodontia moreni* y *Phyllotis xanthopygus*. En LG, también correspondiente a esta ecorregión, presentó el ensamble del primer año (2005; sitio 9) con altas abundancias de *Phyllotis xanthopygus*, asemejándose más al sitio de Puna, mientras que en el segundo año (2013; sitio 9'), disminuyeron las abundancias de esta especie y aumentaron las de *Eligmodontia moreni*.

Los dos primeros componentes del PCA de ambientes explicaron el 81% de la variabilidad total (Figura 4.3). La mayoría de los pares de sitios

correspondientes a los distintos momentos de muestreo no se separaron temporalmente en el análisis, por lo que el ordenamiento estuvo dado principalmente por una variabilidad ecorregional de las coberturas del suelo.

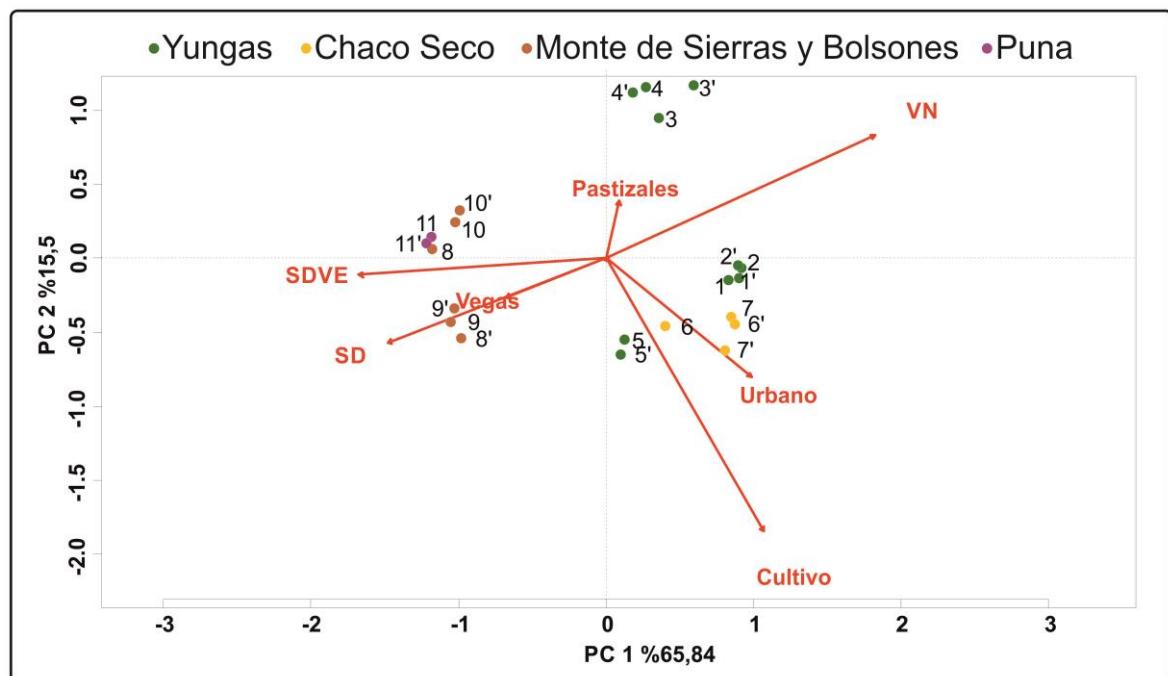


Figura 4.3: Ordenamiento de los sitios de colecta (y sus repeticiones temporales) sobre la base de las coberturas del suelo. [RU]: 1 y 1', [VPM]: 2 y 2', [QLS]: 3 y 3', [LH]: 4 y 4', [TV]: 5 y 5', [ILM]: 6 y 6', [GG]: 7 y 7', [LP]: 8 y 8', [LG]: 9 y 9', [PNLC]: 10 y 10', [GYZ]: 11 y 11'. Coberturas: VN: Vegetación Natural, SD: Suelo desnudo, SDVE: Suelo desnudo con vegetación natural escasa o dispersa.

Los sitios del Monte de Sierras y Bolsones y la Puna se ubicaron hacia el lado negativo del PC1 mientras que del lado positivo se encontraron los sitios del Chaco Seco y de las Yungas.

Cabe destacar, sin embargo, que algunos sitios mostraron algún grado de variación. En el cuadrante inferior izquierdo (lado negativo de ambos ejes) se encontraron los sitios LP (8') y LG (9 y 9'), ambos correspondientes al Monte de Sierras y Bolsones. Si bien esta última localidad no mostró cambios en cuanto a los porcentajes de coberturas del suelo en los años relevados (Figura 4.4), en LP (8 y 8') se observó que el ambiente presentó una mayor proporción de suelo

desnudo y de cultivo en el segundo año de muestreo (sitio 8') con respecto al primero (sitio 8). Así, LP se asemejó más a la localidad de La Puna (sitio 11 y 11') o a PNLC (10 y 10'), en las cuales no se detectaron cambios significativos en cuanto a la proporción de suelo desnudo en los años relevados (cuadrante superior izquierdo). En el cuadrante superior derecho se encontraron los sitios bien conservados de las Yungas, caracterizados por mayores porcentajes de vegetación natural boscosa. Aquí se observó que la localidad QLS, del bosque montano (sitio 3 y 3'), presentó mayores porcentajes de SD al momento del primer relevamiento (3), mientras que en el segundo (3') aumentó la proporción de pastizales y de cobertura boscosa (Figuras 4.3 y 4.4). En el cuadrante inferior derecho (positivo del PC1 y negativo del PC2) se ubicaron el resto de los sitios de Yungas (Selva Pedemontana) y aquellos del Chaco Seco, caracterizados por presentar un ambiente circundante más transformado y con un alto porcentaje de zonas urbanas y cultivos (Figura 4.4). Estos sitios no mostraron separación temporal significativa o notoria, con excepción de las localidades ILM y GG. En la primera visita a ILM (sitio 6) se observó una mayor proporción de SD que luego fue reemplazado por un incremento de cobertura por cultivos y vegetación natural, mientras que GG (sitio 7) mostró mayor porcentaje de cultivos en el último relevamiento, con pérdida de cobertura vegetal natural (Figuras 4.3 y 4.4).

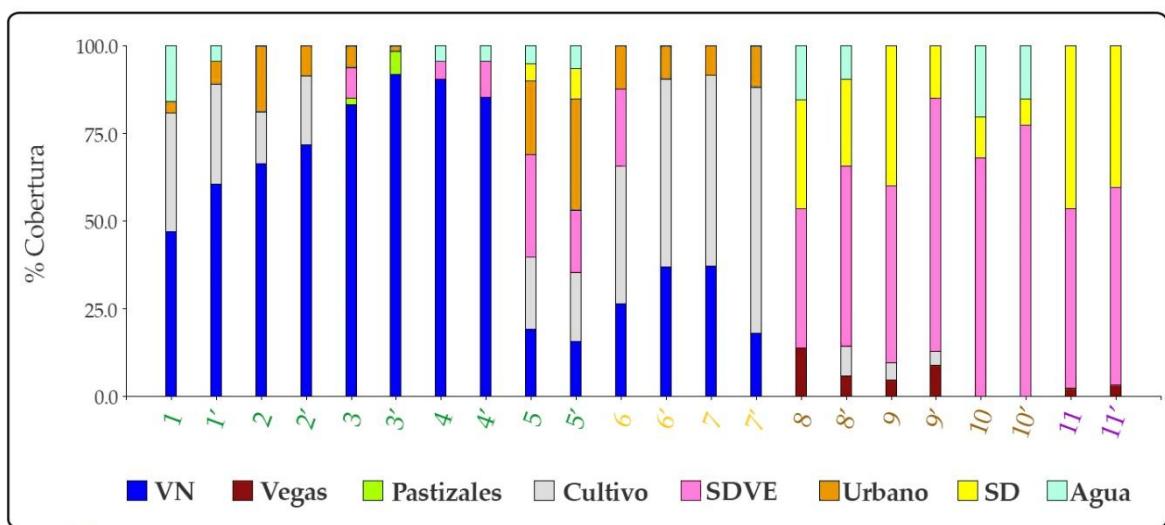


Figura 4.4: Porcentajes de coberturas obtenidos a partir de la clasificación de imágenes satelitales para las diferentes localidades y años de muestreo.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los análisis multivariados de la varianza (MANOVA) mostraron que los cambios registrados en las coberturas del suelo y en las abundancias de pequeños mamíferos se explicaron mejor a escala regional. Es decir, que los fuertes contrastes climático-ambientales entre las distintas ecorregiones constituyen claramente un factor más determinante que los cambios temporales de cobertura del suelo en relación a la composición y distribución de abundancias de especies de pequeños mamíferos. Los análisis de ordenamiento corroboraron en gran parte estos resultados ya que, en términos generales, los sitios relevados en fechas diferentes mantuvieron su ordenamiento ecorregional, tanto desde el punto de vista de los pequeños mamíferos como de las coberturas del suelo. Se observó incluso que los cambios en cobertura verificados en una de las localidades de Yungas (QLS) no parecieron tener consecuencias apreciables en la comunidad de pequeños mamíferos. Sin embargo, en unas pocas localidades estos ordenamientos evidenciaron cambios simultáneos en las coberturas de la tierra y en las comunidades de pequeños

mamíferos terrestres. Este fue el caso de ILM y GG en el Chaco Seco, y de LP en el Monte de Sierras y Bolsones. El establecimiento de una relación causa- efecto de estos cambios simultáneos deberá, no obstante, esperar estudios basados en un mayor número de sitios y ventanas temporales más amplias. En principio, los cambios de cobertura de la vegetación deberían ser un factor importante en las localidades del Chaco Seco y de la Selva Pedemontana de Yungas, ambientes en donde se están desarrollando las transformaciones más importantes. Sin embargo, es preciso tener en cuenta la posibilidad de que la respuesta de los pequeños mamíferos a cambios relacionados con los usos del suelo, no sea observable a una escala temporal pequeña debido a la resiliencia de sus comunidades. La resistencia de las comunidades ante los disturbios depende del tipo y de la frecuencia de los mismos (Klinger 2006), del área afectada (Dunstan y Fox 1996) y de las características del ambiente (Zhang et al. 2007). En el caso de las localidades del Monte de Sierras y Bolsones, en donde los cambios de uso del suelo son menos marcados, se esperaría una mayor influencia de factores climáticos. Existe variada evidencia de que los pequeños mamíferos terrestres responden rápidamente a las variaciones en el clima, incluso a cambios estacionales (Meserve et al. 1995, Fraschina 2011, Gómez et al. 2012, Nanni et al. 2012, d' Hiriart et al. en prensa). Por ejemplo, las temperaturas invernales son causa de una gran mortalidad de roedores, que sumado a la interrupción de la reproducción (debido al incremento de los costos de termorregulación), causan un abrupto descenso de la densidad que llega a valores mínimos en primavera antes de que comiencen a reclutarse las nuevas camadas (Busch 2010, Fraschina 2011).

En un estudio realizado en agroecosistemas pampeanos, con una ventana temporal de 24 años, se observó que las fluctuaciones en las abundancias de roedores estuvieron relacionadas con la variación en las precipitaciones

(Fraschina 2011). Sin embargo, la tendencia a la disminución de las abundancias de *Calomys laucha* y *Calomys musculinus* reportadas en ese estudio fueron mejor explicadas por cambios en el uso de la tierra que por variables climáticas. Este podría ser el caso de ILM y GG, en donde se observaron cambios simultáneos en las coberturas del suelo y la abundancia de las especies de *Calomys*. Para estas dos localidades, los datos de temperatura y precipitación anual obtenidos a partir de la base de datos realizada por el IANIGLA indican que en ILM la muestra de 2007 fue tomada después de una estación húmeda (verano 2006-2007) con escasas precipitaciones. En esta muestra las dos especies de *Calomys* presentes en el área fueron co-dominantes. La muestra correspondiente al año 2014 fue colectada después de una estación húmeda particularmente lluviosa (verano 2013- 2014), observándose una alta dominancia de *C. cf. C. laucha/musculinus* (87%) respecto de la frecuencia de *C. cf. C. boliviæ/venustus* (8%). En GG, la muestra del año 1997 que mostró una amplia dominancia de *C. cf. C. laucha/musculinus* (65%), fue tomada después de un período estival particularmente húmedo, mientras que en el año 2015, cuya muestra representó lo colectado posteriormente a una estación húmeda con relativamente escasas precipitaciones, se registró una co-dominancia entre *C. cf. C. laucha/musculinus* (35%) y *C. cf. C. boliviæ/venustus* (40%). De esta manera, aún con las limitaciones del caso, se podría sugerir que condiciones de mayor humedad generarían un incremento en la abundancia de *Calomys cf. C. laucha/musculinus*, en tanto que condiciones relativamente más secas en cada área propician un ascenso en la abundancia de *C. cf. C. boliviæ/venustus* alcanzando la co-dominancia junto a *C. cf. C. laucha/musculinus*. Nanni et al. (2012) registraron fluctuaciones estacionales en la abundancia de estas especies de *Calomys* en ILM a lo largo de una sucesión de estaciones secas y húmedas, aunque siempre con *C. cf. C. laucha/musculinus* como la especie dominante de la comunidad. En la región

pampeana también se observaron cambios interanuales y estacionales en la abundancia de *Calomys musculinus* (Busch 1997, Fraschina 2011) aunque estos autores han atribuido parcialmente este patrón al régimen de temperaturas del área. Además de los cambios temporales en las coberturas del suelo, estas observaciones resaltan la necesidad de considerar la variabilidad climática en los estudios de los patrones temporales de las comunidades de pequeños mamíferos. Sin embargo, el acceso a estos datos climáticos no fue posible para la mayoría de las localidades relevadas en este trabajo, ya que las estaciones meteorológicas presentan, por lo general, registros cortos, fragmentarios y poco homogéneos (Ferrero y Villalba 2007). De acuerdo a Dray et al. (2012), la omisión de variables temporalmente estructuradas puede llevar a la interpretación errónea de los patrones en las comunidades. Por ejemplo, varios trabajos han demostrado que fenómenos como “El Niño” o “La Niña” tienen efectos heterogéneos tanto en el espacio como en el tiempo sobre la precipitación y la temperatura en el NOA (Fernández Long et al. 2008). La omisión de estas variables en este trabajo limita la interpretación de los patrones temporales observados.

Más allá de estas restricciones, los resultados de este capítulo, y los de capítulos anteriores, sugieren que los cambios observados en las coberturas del suelo en los sitios que presentaron mayor proporción de áreas cultivadas (pedemonte de Yungas y el Chaco Seco) están acompañados de cambios en las abundancias de algunas especies, particularmente de los géneros *Calomys*, *Oligoryzomys* y *Akodon*. Varios trabajos han mencionado a las especies del género *Calomys* como vectores de la Fiebre Hemorrágica Argentina (FHA) (e.g., Salazar Bravo et al. 2002, Pini et al. 2003, Porcasi et al. 2005, Puerta et al. 2006, Polop et al. 2008) mientras que *Akodon simulator* y algunas especies de *Oligoryzomys* son vectores reconocidos del síndrome cardiopulmonar por hantavirus (SCPH) (Puerta et al.

2006, Montellano et al. 2010). El incremento de la abundancia de estos reservorios, asociados a cambios en la vegetación y a la reducción de hábitats silvestres, podría favorecer la invasión de ambientes periurbanos por parte de estos roedores (Fraschina 2011). Los resultados obtenidos representan una línea de base en cuanto a los patrones temporales en las abundancias de especies de pequeños mamíferos en las localidades estudiadas. A partir de los datos obtenidos, y con el seguimiento sistematizado de los sitios relevados, se espera poder construir una matriz de abundancias de especies de un tamaño suficiente como para poder representar una ventana temporal más amplia. Si bien este trabajo representa un estudio a corto plazo, puede servir como punto de partida para abordar problemas vinculados con la biología ambiental y para el avance de una disciplina que estudia respuestas a procesos que ocurren durante largos períodos de tiempo (Callahan 1984). Con respecto a esto, las investigaciones ecológicas de largo plazo (LTER, por sus siglas en inglés) requieren de una mayor ventana temporal (décadas a siglos) para estudiar procesos tales como los cambios de usos del suelo, el cambio climático y la respuesta de las especies a los mismos (Magnuson 1990).

Estudios sostenidos en el tiempo seguramente resultarán en una evaluación más completa del efecto de las actividades antrópicas y del cambio climático sobre los patrones de composición y abundancia de las especies de pequeños mamíferos, lo que en definitiva permitirá mejores decisiones en conservación y manejo de sus poblaciones y del uso responsable del ambiente natural.

CONSIDERACIONES FINALES

En función de los resultados obtenidos y de las discusiones realizadas en los capítulos anteriores, se presenta a continuación una síntesis de los patrones de diversidad de pequeños mamíferos terrestres en el NOA. Los objetivos principales de este trabajo fueron describir y analizar la composición, riqueza y diversidad de los ensambles de pequeños mamíferos terrestres, analizar las variaciones espaciales, temporales y los determinantes ambientales que estructuran a las comunidades.

El NOA es una región heterogénea, con un fuerte gradiente altitudinal y fuertes contrastes físicos, bióticos y humanos. En esta región convergen dos tipos de climas extremos: el hiper húmedo y el árido, que generan fuertes gradientes responsables de una gran diversidad biológica que sus habitantes aprovechan desde el punto de vista económico y cultural. Estas diferencias climáticas, el gradiente altitudinal y el arreglo espacial de los elementos que conforman el paisaje, le confieren a cada una de las ecorregiones una heterogeneidad característica. Esta heterogeneidad ambiental está representada por cinco ecorregiones que muestran diferentes tipos de disturbios, con distintos grados de intensidad y algunas de ellas alcanzan sus límites de distribución en la región (Cabrera 1961). Por otro lado, el NOA representa un buen escenario para evaluar los patrones de diversidad de pequeños mamíferos ya que constituye una de las regiones de mayor riqueza de especies de mamíferos del cono sur de Sudamérica (Ojeda 1999). En este contexto, los ensambles de pequeños mamíferos terrestres resultaron una buena oportunidad para explorar la influencia de los predictores ambientales sobre las comunidades. Además, la descripción de la composición, abundancia y riqueza de especies en 31 localidades del NOA permitió constituir una línea de base en cuanto al registro

de los ensambles que habitan actualmente las diferentes localidades relevadas. En toda el área de estudio se identificaron un total de 52 especies de pequeños mamíferos. Esta riqueza probablemente se deba a múltiples factores como la topografía, la heterogeneidad de climas y comunidades vegetales, y ecosistemas entre varios elementos biológicos de linajes tropicales y templados (Ojeda 1999). Además, varias especies que se extienden desde el norte (especies tropicales) y desde el sur (especies templadas) convergen en la región y muchas alcanzan aquí sus límites de distribución (Ojeda y Mares 1989).

Un resultado interesante de esta Tesis fue la semejanza en la composición de los ensambles que hay entre algunas localidades de la selva pedemontana de Yungas con respecto a sitios del Chaco Seco. Teniendo en cuenta las marcadas diferencias entre las dos áreas en cuanto a sus condiciones ambientales y climáticas, se sugiere para este patrón el hecho de que la mayor parte de estos sitios presentan ambientes disturbados debidos al avance de la frontera agrícola. Como se ha demostrado en otras áreas de Argentina, estas condiciones han favorecido la dominancia de especies de *Calomys*, roedores oportunistas que colonizan ambientes disturbados por tareas agrícolas y por ende, con buena tolerancia a este tipo de actividades. De acuerdo con Millán de la Peña y colaboradores (2003) los cambios en las abundancias de determinadas especies pueden ser en respuesta a la intensificación agrícola así como la frecuencia de determinadas especies en sitios específicos permite distinguir distintos ensambles con características particulares del espacio circundante. De esta manera, la homogeneización de los ambientes desde el norte patagónico hasta el NOA habría favorecido la expansión de las especies de este género.

Con la excepción de la semejanza del pedemonte de Yungas y el Chaco Seco, las localidades pertenecientes a las distintas ecorregiones mostraron ensambles característicos de especies. En términos generales, las comunidades de

pequeños mamíferos terrestres en Yungas estuvieron dominadas por *Calomys* cf. *C. laucha/musculinus*, *Calomys* cf. *C. boliviae/venustus*, *Oligoryzomys brendae*, *Akodon spegazzinii*, entre otras., y aquellas del Chaco Seco mostraron una marcada dominancia de una o ambas especies de *Calomys*. En los sitios relevados en ambientes del Monte de Sierras y Bolsones las localidades estuvieron dominadas por *Eligmodontia moreni* y *Phyllotis xanthopygus*, esta última dominante también en la localidad de la Puna y en las de los Altos Andes, que presentaron además altas abundancias de *Calomys lepidus* y *Eligmodontia puerulus*, respectivamente. Como predice la primera hipótesis de este trabajo, las especies encontradas en esta región no se distribuyeron al azar en el paisaje, sino que estuvieron condicionadas principalmente por la ubicación geográfica, las coberturas del suelo, la topografía y el clima, que les brindarían los recursos y las condiciones necesarias para vivir además de las posibilidades o limitaciones para dispersarse.

Las variaciones espaciales en las comunidades de pequeños mamíferos terrestres pudieron ser explicadas en diferentes proporciones por el clima, la ubicación geográfica de los sitios de colecta y el paisaje. Los patrones de diversidad de las comunidades pudieron ser explicados por los vectores espaciales que representaron la macroescala o escala regional. Se observó que los sitios del Chaco Seco y de las Yungas se ubicaron a lo largo de un gradiente y asociados a altas coberturas vegetales con parches de cultivos, altas precipitaciones anuales (con respecto a localidades de altura) y marcadas diferencias de temperatura entre las estaciones. La mayor proporción de cultivos se observó en el Chaco Seco y en el pedemonte de Yungas que son las dos ecorregiones más vulnerables debido a los avances de la frontera agrícola. La segunda hipótesis de este trabajo predice que las localidades con un uso del suelo más intensivo se caracterizarán por comunidades de pequeños mamíferos

terrestres pauperizadas y dominadas por una o unas pocas especies. Sin embargo, si bien la riqueza y diversidad en el Chaco Seco no fue alta en comparación con localidades de otras ecorregiones, se observó que en algunas localidades del pedemonte de Yungas los valores de riqueza fueron uno de los más elevados dentro del área de estudio. Esto probablemente se deba a la proximidad o transición entre estas zonas del pedemonte y áreas de Chaco Seco, con la consiguiente convergencia y suma de especies características de estas dos grandes unidades ambientales.

Las características del paisaje y clima modelaron las abundancias de especies de pequeños mamíferos terrestres que conforman las comunidades locales.

Asimismo, la tercera hipótesis de este trabajo que predice que condiciones climáticas de mayor humedad y temperatura favorecerán a especies típicas de ambientes con mayor cobertura vegetal, mientras que condiciones frías y secas favorecerán a las especies propias de ambientes abiertos, quedó verificada al observar el ordenamiento de las especies en función de variables de coberturas del suelo y variables climáticas. De esta manera pudo observarse en los ordenamientos que los sitios de las Yungas y el Chaco Seco se asociaron a variables como la temperatura estacional y la precipitación anual, presentando elevadas abundancias de especies de los géneros *Calomys*, *Oligoryzomys* y *Akodon*. Mientras que las localidades de altura, más frías y secas, con menos variaciones estacionales y menos temperaturas medias anuales estuvieron dominadas por especies de los géneros *Phyllotis* y *Eligmodontia*, como se mencionó anteriormente. En este trabajo se documentó que la mayor parte de las variaciones observadas en estas comunidades a escala regional fueron explicadas por la interacción de los tres factores considerados: clima, espacio y paisaje. Un porcentaje de la estructura espacial no fue explicada considerando las variables de paisaje y climáticas seleccionadas por el modelo. Esto se debe a

que no se tuvieron en cuenta en este análisis a los eventos históricos o a otros factores ambientales que podrían ser responsables de las variaciones observadas. Cabe considerar entre los primeros a los ciclos glacial- interglacial ocurridos durante el Pleistoceno y Holoceno temprano. Estos eventos habrían producido complejos patrones de expansión y contracción de las distribuciones de las especies de pequeños mamíferos asociados al recurrente descenso y ascenso de los pisos de vegetación en áreas montañosas. Por ejemplo, para explicar la dominancia de *Reithrodon auritus* durante el Pleistoceno tardío y el Holoceno temprano, Ortiz y Jayat (2012) postularon que durante los intervalos fríos y secos las poblaciones de esta especie en las Sierras del Aconquija y Ambato descendieron y ampliaron su distribución en tanto que durante los períodos interglaciales más cálidos y húmedos las mismas quedaban aisladas en las áreas cumbrales.

Con respecto a la cuarta hipótesis planteada, que predice que la composición y abundancia de especies en los sitios relevados en diferentes años se verán afectados por cambios en las coberturas del suelo, ha quedado en evidencia que estas tendencias no pudieron ser demostradas debido a la corta escala temporal de análisis, que varió entre los 4 años en QLS y los 17 en GG. Los análisis temporales mostraron que los cambios observados en las comunidades de pequeños mamíferos terrestres y en las coberturas del suelo no se debieron a la escala temporal considerada sino que estuvieron relacionados a cambios debidos a las ecorregiones. Esto probablemente sea una consecuencia de la escala de análisis en la que se observaron los cambios, es decir, que a escala regional, las variaciones en las comunidades de pequeños mamíferos terrestres y en las coberturas del suelo fueron muy notorios, producto de los fuertes contrastes ambientales entre las ecorregiones. El ordenamiento realizado con todos los sitios con repeticiones de muestreos reveló una separación regional

con apreciaciones poco notorias de temporalidad con respecto a los cambios en las abundancias de las especies y a las coberturas del suelo. Se sugirió que esto podría deberse a la corta ventana temporal considerada o a la omisión de otras variables explicatorias tales como variables climáticas o meteorológicas.

La tendencia al aumento de la población mundial indica que las demandas de alimentos serán cada vez mayores y, por consiguiente habrá una mayor demanda de superficie para tierras agrícolas, produciendo mayores transformaciones de la cobertura vegetal original. Como en todo agroecosistema, la evolución de los patrones de uso de la tierra depende tanto de las condiciones climáticas como de decisiones culturales y económicas, en donde los cambios en la demanda de los productos pueden modificar los patrones actuales de usos de la tierra y con esto, a los ensambles de pequeños mamíferos terrestres de la región (González-Fischer 2011).

Dada la ausencia de análisis de este tipo en el NOA, este trabajo representa una línea de base de diversidad a partir de la cual se incorporen al análisis nuevas muestras de localidades novedosas y ya relevadas, variables climáticas o meteorológicas adicionales así como los procesos históricos que determinaron los patrones de diversidad. Si bien la escala temporal no estuvo bien representada, la obtención de nuevas muestras a lo largo del tiempo en las localidades relevadas permitirá detectar con mayor claridad cambios en las comunidades de pequeños mamíferos terrestres y su relación con las actividades antrópicas y variables climáticas. Los nuevos datos permitirán una mejor interpretación y mejorar sustancialmente los resultados logrados en esta Tesis.

Con todo lo expuesto, se destaca la importancia de realizar monitoreos sostenidos en el tiempo de los ensambles de pequeños mamíferos terrestres y la

continuación de las investigaciones acerca de las respuestas de las mismas a diferentes predictores ambientales, tanto paisajísticos (respuestas a la deforestación, fragmentación, entre otros) como climáticos, particularmente en aquellas ecorregiones que representan límites de distribución de especies como es el caso de las Yungas. Esto hará posible contrastar con un mayor cuerpo de datos las hipótesis propuestas en este trabajo, plantear nuevas hipótesis al respecto y eventualmente proponer medidas de conservación para estas especies tan sensibles a los impactos antrópicos y climáticos, en un mundo donde el calentamiento global supera al tiempo de adaptación de su biodiversidad.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abraham, E.M. & Prieto, R. (1991). Aportes de la geografía histórica para el estudio de los procesos de cambios en los paisajes. El caso de Guanacache, Mendoza, Argentina. Bamberger Geographische Schriften Bd. Bamberg, 11: 309-336.
- Andreo, V., Provensal, C., Scavuzzo, M., Lamfri, M. & Polop, J. (2009). Environmental factors and population fluctuations of *Akodon azarae* (Muridae: Sigmodontinae) in central Argentina. *Austral Ecology*, 34: 132-142.
- Andrews, P. (1990). Owls, caves, and fossils: predation, preservation, and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub- Mendip, Somerset, UK. University of Chicago Press (Eds.), Chicago.
- Avery, D.M., Avery, D. & Roberts, A. (2002). A contribution from barn owl pellets to known micromammalian distributions in KwaZulu-Natal, South Africa. *African Zoology*, 37: 131-140.
- Avery, D.M., Avery, G. & Palmer, N.G. (2005). Micromammalian distribution and abundance in the Western Cape Province, south Africa, as evidenced by Barn Owls *Tyto alba* (Scopoli). *Journal of Natural History*, 39: 2047-2071.
- Balvanera, P. (2012). Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Ecosistemas*, 21: 136-147.
- Barrett, G.W. & Pelles, J.D. (1999). *Landscape ecology of small mammals*. Springer (Eds.), New York.
- Bellocq, M.I. (2000). A review of the trophic ecology of the Barn Owl in Argentina. *Journal Raptor Research*, 34: 108-119.

- Bernard, N., Michelat, D., Raoul, F., Quéré, J.P., Delattre, P. & Giraudoux, P. (2010). Dietary response of Barn Owls (*Tyto alba*) to large variations in populations of common voles (*Microtus arvalis*) and European water voles (*Arvicola terrestris*). *Canadian Journal of Zoology*, 88: 416-426.
- Betts, R.A. (2001). Biogeophysical impacts of land use on present-day climate: near-surface temperature and radiative forcing. *Atmospheric Science Letters*, 2: 39-51.
- Bianchi, A. & Yañez, C. (1992). Las precipitaciones en el Noroeste Argentino. Segunda Edición. INTA. Estación Experimental Agropecuaria Salta.
- Bilenca, D.N. (1993). Caracterización de los nichos ecológicos y organización de las comunidades de roedores cricétidos de la Región Pampeana. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires.
- Bilenca, D.N. & Kravetz, F.O. (1995). Patrones de abundancia relativa en ensambles de pequeños roedores de la región pampeana. *Ecología Austral*, 5: 21-30.
- Bilenca, D. N., González-Fisher, C. M., Teta, P. & Zamero, M. (2007). Agricultural intensification and small mammal assemblages in agroecosystems of the Rolling Pampas, central Argentina. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 121: 371-375.
- Bilney, R., Cooke, R. & White, J. (2010). Underestimated and severe: small mammal decline from the forests of south-eastern Australia since European settlement, as revealed by a top-order predator. *Biological Conservation*, 143: 52-59.

- Bivand, R., Altman, M., Anselin, L., Assunção, R. & Berke, O. (2017). Package 'spdep'.
- Blanchet, F.G., Legendre, P. & Borcard, D. (2008a). Modelling directional spatial processes in ecological data. *Ecological Modelling*, 215: 325-336.
- Bobba, M.E. & Hernández, C.M. (2005). Aspectos geológicos del NOA. Página 141. En: El clima del Noroeste Argentino, En: J.L. Minetti (ed.). Editorial Magna, Tucumán, Argentina.
- Boletta, P.E. Ravelo, A.C., Planchuelo, A.M. & Grilli, M. (2006). Assessing deforestation in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management*, 228: 108-114.
- Bonan, G.B. & Pollard, D. (1992). Vegetation on global climate. *Nature*, 359: 716-718.
- Bonaventura, S.M., Tecchi, R., Cueto, V.R. & López, M.S. (1998). Patrón de uso de hábitat en roedores cricétidos en la Reserva de la Biosfera Laguna de Pozuelos. Bases para la conservación y manejo de la Puna y Cordillera Frontal de Argentina. Páginas 127- 137. En: Cajal, J.L., J. García Fernández (Eds.). El rol de las Reservas de la Biosfera.
- Bonvicino, C.R. & Bezerra, A.M.R. (2003). Use of regurgitated pellets of Barn Owl (*Tyto alba*) for inventorying small mammals in the Cerrado of Central Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38: 1-5.
- Borcard, D. & Legendre, P. (1994). Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites (Acari, Oribatei). *Environmental and Ecological Statistics*, 1: 37-61.

- Borcard, D. & Legendre, P. (2002). All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153: 51-68.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73: 1045-1055.
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C. & Tuomisto, H. (2004). Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*, 85: 1826-1832.
- Bowman, J., Forbes, G.J. & Dilworth, T.G. (2001). The spatial component of variation in small-mammal abundance measured at three scales. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 137-144.
- Brizuela, A.B, Aguirre, C.A. & Velasco, I. (2007). Aplicación de métodos de corrección atmosférica de datos Landsat 5 para análisis multitemporal. *Revista Selper*, 1: 20-27.
- Brown, J.H. (1981). Two decades of homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *American Zoologist*, 21: 877-888.
- Brown, J.H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124: 255-279.
- Brown, J.H. (1995). *Macroecology*. University of Chicago Press (Eds.), Chicago.
- Brown, A.D. & Grau, H.R. (1993). La Naturaleza y el Hombre en las Selvas de Montaña. Proyecto GTZ- Desarrollo Agroforestal en Comunidades Rurales del Noroeste Argentino.

- Brown, J.H. & Lomolino, M.V. (1998). *Biogeography*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Brown, A.D. & Malizia, L.R. (2004). Las selvas pedemontanas de las Yungas: en el umbral de la extinción. *Revista Ciencia Hoy*, 14: 53-63.
- Brown, J.H. & Maurer, B.A. (1989). Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, 243: 1145-1150.
- Brown, A. & Pacheco, S. (2006). Propuesta de actualización del mapa ecorregional de la Argentina. Páginas 28- 31. En: A. Brown, U. Martínez Ortíz, M. Acerbi, J. Corcuera (Eds.). *La situación ambiental argentina 2005*, Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.
- Brown, J.H., Davidson, D.W., Munger, J.C. & Inouye, R.S. (1986). Experimental community ecology: the desert granivore system. Páginas 41- 62. En: *Community ecology*. Harper & Row (Eds.), New York, USA.
- Brown, A.D., Grau, A., Lomáscolo, T. & Gasparri, I. (2002). Una estrategia de conservación para las selvas subtropicales de montaña (Yungas) de Argentina. *Ecotrópicos. Sociedad Venezolana de Ecología*, 15:147-159.
- Brown, A., Martínez Ortiz, U., Acerbi, M. & Corcuera, J.F. (2006). La situación ambiental argentina 2005.
- Brown, A.D., Pacheco, S., Lomáscolo, T. & Malizia, L.R. (2005). Situación ambiental de los Bosques Andinos Yungueños. Páginas 53- 72. En: A. Brown, U. Martínez Ortiz, M. Acerbi, J. Corcuera (Eds.). *La situación ambiental argentina 2005*, Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.

- Burkart, R., Bárbaro, N., Sánchez, R. & Gómez, D. (1999). Eco-regiones de la Argentina. Administración de Parques Nacionales, Programa de Desarrollo Institucional Ambiental, Buenos Aires, Argentina.
- Bush, M.B. (2002). Distributional change and conservation on the Andean flank: a palaeoecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, 11: 463-473.
- Busch, M. & Kravetz, F.O. (1992 a). Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *C. musculinus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two-habitat system. I. Spatial and numerical relationships. *Mammalia*, 56: 45-56.
- Busch, M. & Kravetz, F.O. (1992 b). Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *C. musculinus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two-habitat system. II. Effect of species removal. *Mammalia*, 56: 541-554.
- Busch, M., Alvarez, M.R., Cittadino, E.A. & Kravetz, F.O. (1997). Habitat selection and interspecific competition in rodents in pampean agroecosystems. *Mammalia*, 61: 167-184.
- Busch, M., Kravetz, F.O., Percich, R.E. & Zuleta, G.A. (1984). Propuestas para un control ecológico de la fiebre hemorrágica argentina a través del manejo del hábitat. *Medicina* (Buenos Aires), 44: 34-40.
- Burton, J.A. (1973). *Owls of the world*. EP Dutton. Inc. New York, New York.
- Cabido, M. (2008). Impacto de la agricultura sobre la extensión, distribución y biodiversidad de ecosistemas naturales. Páginas 1-38. En: O.T. Solbrig & J. Adámoli (Eds.). *Agro y Ambiente: una agenda compartida para el*

- desarrollo sustentable. Foro de la Cadena Agroindustrial Argentina. Buenos Aires, Argentina.
- Cabrera, A. (1961). Catálogo de los mamíferos de América del Sur II (Sirenia-Perissodactyla- Artiodactyla- Lagomorpha- Rodentia- Cetacea). Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, 4: 309- 732.
- Cabrera, A. L. & Willink, A. (1976). Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la organización de los Estados Americanos. Serie de Biología. Monografías N°13.
- Callahan, J.T. (1984). Long-term ecological research. BioScience, 34: 363-367.
- Casagranda, M.E. (2014). Análisis retrospectivo: Relación entre cambios de uso de la tierra y cobertura y brote de leishmaniasis cutánea en Vinalito, provincia de Jujuy. Magister en Aplicaciones Espaciales de Alerta y Respuesta Temprana a Emergencias. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba. Argentina.
- Chessel, D., Dufour, A., Dray, S., Jombart, T., Lobry, J., Ollier, S. & Thioulouse, J. (2013). The ADE4 R package version 1.5-2: Analysis of ecological data: Exploratory and Euclidean methods in environmental sciences. R project.* cran. R project.org/package= ade4.
- Chuvieco, E. (2010). Teledetección Ambiental. Editorial Ariel 2010. Barcelona.
- Cole, E.C., Mc Comb, W.C., Newton, M., Leeming, J.P. & Chambers, C.L. (1998). Response of small mammals to clear cutting, burning and glyphosate application in the Oregon Coast range. Journal of Wildlife Management, 62: 1207-1216.

- Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology letters*, 8: 1175-1182.
- Couvreux, F. & Morales, M.S. (2013). Manual de uso y mantenimiento de la base de datos meteorológicos. Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Cs. Ambientales (IANIGLA), CONICET. Mendoza, Argentina.
- Crespo, J.A., Sabattini, M.S., Piantanida, M.J. & de Villafañe, G. (1970). Estudios ecológicos sobre roedores silvestres. Publicación especial de la Secretaría de Estado de Salud Pública (Argentina).
- Cueto, G.R., Teta, P. & De Carli, P. (2008). Rodents from southern Patagonian semi-arid steppes (Santa Cruz Province, Argentina). *Journal of Arid Environments*, 72: 56-61.
- Dale, V.H., Brown, S., Haeuber, R.A., Hobbs, N.T., Huntly, N., Naiman R.J., Riebsame, W.E., Turner, M.G. & Valone, T.J. (2000). Ecological principles and guidelines for managing the use of land. *Ecological Applications*, 10: 639-670.
- Defossé, G., Rostagno, C.M., Del Valle, H.F. & Dentoni, M.C. (2003). El fuego en la porción austral de la región del Monte. Páginas 167- 179. En: R. Kunst, S. Bravo, J.L. Panigatti (Eds.). *Fuego en los ecosistemas argentinos*. Ediciones Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA).
- de la Sancha, N. (2010). Effects of habitat fragmentation on non-volant small mammals of the interior atlantic forest of eastern Paraguay. Tesis doctoral. Facultad de Texas.

- Delattre P., Duplantier, J.M. & Giradoux, P. (1998). Pullulation de rongeurs, agriculture et santé publique. *Cahiers Agricultures*, 7: 285-298.
- del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. (1999). Barn-owls to hummingbirds. Volumen 5. En: *Handbook of the birds of the world*. Lynx Ediciones, Barcelona.
- del Valle, H.F., Elissalde, N.O., Gagliardini, D.A. & Milovich, J. (1998). Status of desertification in the Patagonian region: assessment and mapping from satellite imagery. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 12: 95-122.
- de Villafaña, G., Kravitz, F.O., Donadío, O., Percich, R.E., Knecher, L., Torres M. & Fernandez, N. (1977). Dinámica de las comunidades de roedores en agroecosistemas pampásicos. *Medicina*, 37: 128-140.
- De Tommaso, D., Formoso, A.E., Teta, P., Udrizar Sauthier, D.E. & Pardiñas, U.F.J. (2014). Distribución geográfica de *Calomys musculinus* (Rodentia, Sigmodontinae) en Patagonia. *Mastozoología Neotropical*, 21: 121-127.
- Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2005). Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 177-185.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. & Hawkins, B.A. (2003). Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global ecology and Biogeography*, 12: 53-64.
- d'Hiriart, S., Barbiére, F., Ortiz, P.E. & Jayat, J.P. En Prensa. Primer registro del género *Andalgalomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) para la provincia de Santiago del Estero, Argentina. *Mastozoología Neotropical*.

- d'Hiriart, S., Ortiz, P.E., Russo, C. & Jayat, J.P. (2015). Range extension of *Oxymycterus wayku* (Mammalia: Rodentia: Cricetidae), an endemic species from austral Yungas, and first record for Catamarca province, northwestern Argentina. Check List, 11-1738.
- d'Hiriart, S., Ortiz, P.E., González, R. & Jayat, J.P. En Prensa. Ecología trófica de la lechuza del campanario (*Tyto furcata*) en las Yungas del noroeste argentino. Ecología Austral.
- Díaz, M.M., Barquez, R.M. & Carrizo, L.V. (2009). Mammalia, Rodentia, Cricetidae, *Tapecomys primus* Anderson and Yates, 2000: New locality record. Check List, 5: 439-441.
- Dray, S. (2008). Moran's eigenvectors of spatial weighting matrices in R. Tutorial. En: <https://rdrr.io/rforge/spacemakeR/f/inst/doc/tutorial.pdf>.
- Dray, S. (2013). spacemakeR: spatial modelling. R package version 0.0-5/r113.
- Dray, S., Legendre, P. & Blanchet, G. (2009). packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p. 46). R package version 0.0-7/r58.
- Dray, S., Legendre, P. & Peres-Neto, P.R. (2006). Spatial modeling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbor matrices (PCNM). Ecological Modelling, 196: 483-493.
- Dray, S., Saïd, S. & Débias, F. (2008). Spatial ordination of vegetation data using a generalization of Wartenberg's multivariate spatial correlation. Journal of Vegetation Science, 19: 45-56.
- Dray, S., Pélassier, R., Couturon, P., Fortin, M.J., Legendre, P., Peres-Neto, P.R., Bellier, E., Bivand, R., Blanchet, F.G., De Cáceres, M., Dufour, A.B., Heegaard, E., Jombart, T., Munoz, F., Oksanen, J., Thioulouse, J. &

- Wagner, H.H. (2012). Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs*, 82: 257-275.
- Dunstan, C. & Fox, B. (1996). The effects of fragmentation and disturbance of rainforest on ground-dwelling small mammals on the Robertson Plateau, New South Wales, Australia. *Journal of biogeography*, 23: 187-201.
- Ellis, E.C. & Ramankutty, N. (2008). Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6: 439-447.
- Fernández, F.J., Ballejo, F., Moreira, G.J., Tonni, E. & De Santis, L.J.M. (2011). Roedores cricétidos de la provincia de Mendoza. Guía cráneo-dentaria orientada para su aplicación en estudios zooarqueológicos. *Universitas*, Córdoba.
- Fernández Long, M.E., Spescha, L., Hurtado, R. & Murphy, G.M. (2011). Impacto del ENOS sobre los rendimientos de maíz en la región pampeana argentina. *Agriscientia*, 28: 31-38.
- Ferrero, M.E. & Villalba, R. (2007). Cambios climáticos en el Noroeste argentino: una perspectiva dendrocronológica. En: *Regeneración ambiental en el noroeste argentino*. Grau et al. (2007). *Ciencia hoy: Asociación Ciencia Hoy*, 17: 46-60.
- Ferro, I.L. & Barquez, R.M. (2009). Species richness of nonvolant small mammals along elevational gradients in Northwestern Argentina. *Biotropica*, 41: 759-767.
- Ferro, I.L. & Barquez, R.M. (2014). Patrones de distribución de micromamíferos en gradientes altitudinales del noroeste Argentino. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85: 472-490.

- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, C.G., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., T. Holloway, E.A. Howard, Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A.I., Prentice, C., Ramankutty, N. & Snyder, P.K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309:570-574.
- Formoso, A. (2013). Ensambles de micromamíferos y variables ambientales en Patagonia continental extra-andina argentina. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de la Plata. Buenos Aires, Argentina.
- Formoso, A.E., Teta, P. & Cheli, G. (2012). Food habits of the Magellanic horned owl (*Bubo virginianus magellanicus*) at Southernmost Patagonia, Argentina. *Journal of Raptor Research*, 46: 401-406.
- Frances, C.J. & Rathbun, S. (1981). Rarefaction, relative abundance, and diversity of avian communities. *The Auk*, 98: 785-800.
- Fraschina, J. (2011). Efectos de cambios en el uso de la tierra sobre ensambles de roedores en agroecosistemas pampeanos. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Frenguelli, J. (1928). Observaciones geológicas en la región costanera sur de la Provincia de Buenos Aires. Universidad Nacional del Litoral, Facultad de Ciencias de la Educación, 2: 1-145.
- Fretwell, S.D. & Lucas Jr, H.J. (1970). On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheriologica*, 19: 16-36.
- Gasparri, N.I., Grau, H.R. & Angonese, J.G. (2013). Linkages between soybean and neotropical deforestation: coupling and transient decoupling

- dynamics in a multi-decadal analysis. *Global Environmental Change*, 23: 1605-1614.
- Gaston, K.J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220-227.
- Gil, G. & Fortabat, S.H. (2003). Lista comentada de los mamíferos del Parque Nacional Baritú (Salta, Argentina). *Acta Zoológica Lilloana*, 47: 117-135.
- Glue, D.E. (1971). Avian predator pellet analysis and the mammalogist. *Mammal Review*, 21: 200-210.
- Gómez, M.D., Fontanarrosa, G., Ortiz, P.E. & Jayat, J.P. (2012). Pequeños mamíferos predados por la Lechuza de Campanario (*Tyto alba*) en la ecorregión del Chaco Seco en el noroeste argentino. *El Hornero*, 27: 127-135.
- González Fischer, G. (2011). Ensambles de roedores en agroecosistemas de la provincia de Buenos Aires: su asociación con el uso de la tierra a distintas escalas espaciales. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Buenos Aires.
- González, J., Sarmiento A.F. & Minetti, J.L. (2008). Cambios globales en el noroeste argentino (21°-32° S) con referencias a la provincia más pequeña de Argentina: Tucumán. *Pirineos*, 163: 51-62.
- Guevara, J. C., Stasi, C.R. & Estevez, O.R. (1996). Effect of cattle grazing on range perennial grasses in the Mendoza plain, Argentina. *Journal of Arid Environment*, 34: 205-213.
- Gorman, M.L. & Reynolds, P. (1993). The impact of land-use change on voles and raptors. *Mammal Review*, 23: 121-126.

- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379-391.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2011). EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear: Jericho, USA.
- Grant, W.E., Birney, E.C., French, N.E. & Swift, D.M. (1982). Structure and productivity of grassland small mammal communities related to grazing-induced changes in vegetative cover. *Journal of Mammalogy*, 63: 248-260.
- Grau, H.R. & Veblen, T.T. (2000). Rainfall variability, fire and vegetation dynamics in neotropical montane ecosystem in north-western Argentina. *Journal of Biogeography*, 27: 1107-1121.
- Grau, H.R., Gasparri, N.I. & Aide, T.M. (2005). Agriculture expansion and deforestation in seasonally dry forests of northwest Argentina. *Environmental Conservation*, 32: 140-148.
- Grau, H.R., Gasparri, N.I., Morales, M., Grau, A., Araoz, E., Carilla, J. & Gutiérrez, J. (2007). Regeneración ambiental en el noroeste argentino. *Ciencia hoy: Asociación Ciencia Hoy*, 17: 46-60.
- Grayson H.G. (1973). On the methodology of faunal analysis. *Am. Antiq.* 39: 432-439.
- Griffith, D.A. (2003). Salient Properties of Geographic Connectivity Underlying Spatial Autocorrelation. Páginas 33-64. En: *Spatial Autocorrelation and Spatial Filtering*. Springer (Eds.), Berlin Heidelberg.

- Griffith, D.A. & Peres-Neto, P.R. (2006). Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology*, 87: 2603-2613.
- Hammer, Ø, Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Paleontologia Electronica*, 4: 1-9.
- Hanney, P. (1962). Observation on the food of the Barn Owl in southern Nyasaland and a method of ascertaining population dynamics of rodent prey. *Annual Magazine Natural History*, 6: 705-713.
- Henry, D.A. & Cumming, G.S. (2016). Spatial and environmental processes show temporal variation in the structuring of waterbird metacommunities. *Ecosphere*, 7(10).
- Hercolini, C. (2007). Efectos de la urbanización sobre las comunidades de pequeños roedores del Área Metropolitana de Buenos Aires, Argentina. Tesis de Licenciatura. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Hershkovitz, P. (1958). A geographic classification of neotropical mammals. *Fieldiana Zoology*, 36: 581-620.
- Heroldová M., Bryja, J., Zejda, J. & Tkadlec, E. (2007). Structure and diversity of small mammal communities in agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 120: 206-210.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005). Very high Resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.

- Holyoak, M., Leibold, M.A. & Holt, R.D. (2005). Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities. University of Chicago Press (Eds.), Chicago.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22: 415- 427.
- Izquierdo, A.E. & Grau, H.R. (2009). Agriculture adjustment, land-use transition and protected areas in Northwestern Argentina. *Journal of environmental management*, 90: 858-865.
- Jacob, J. (2003). Short-term effects of farming practices on populations of common voles. *Agriculture. Ecosystems and Environment*, 95: 321-325.
- Jacob J. (2008). Response of small rodents to manipulations of vegetation height in agroecosystems. *Integrative Zoology*, 3: 3-10.
- Jacob, J. & Hempel, N. (2003). Effects of farming practices on spatial behaviour of common voles. *Journal of Ethology*, 21: 45-50.
- Jayat, J.P. (2009). Roedores sigmodontinos de los Pastizales de Neblina de las Yungas de Argentina. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Tucumán.
- Jayat, J.P., Ortiz, P.E. & Miotti, M.D. (2008a). Distribución de roedores sigmodontinos (Rodentia: Cricetidae) en pastizales de neblina del noroeste de Argentina. *Acta Zoológica Mexicana*, 24: 137-178.
- Jayat, P., Pacheco, S. & Ortiz, E. (2009). Un modelo predictivo de distribución para *Andinomys edax* (Rodentia: Cricetidae) en Argentina. *Mastozoología neotropical*, 16: 321-332.

- Jayat, J.P., Ortiz, P.E., González, R. & D'Elía, G. (2016). Taxonomy of the *Phyllotis osilae* species group in Argentina; the status of the "Rata de los nogales" (*Phyllotis nogalaris* Thomas, 1921; Rodentia: Cricetidae). *Zootaxa*, 4083: 397-417.
- Jayat, J.P., Ortiz, P.E., Pacheco, S. & González, R. (2011a). Distribution of sigmodontine rodents in Northwestern Argentina: main gaps in information and new records. *Mammalia*, 75: 53-68.
- Jayat, J.P., D'Elía, G., Pardiñas, U.F., Miotti, M.D. & Ortiz, P.E. (2008b). A new species of the genus *Oxymycterus* (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) from the vanishing Yungas of Argentina. *Zootaxa*, 1911: 31-51.
- Jayat, J.P., Ortiz, P.E., González, R., Allende, R.L. & Jaén, M.C.M. (2011b). Mammalia, Rodentia, Sigmodontinae Wagner, 1843: New Locality records, filling gaps and geographic distribution maps from La Rioja province, northwestern Argentina. *Check List*, 7: 614-618.
- Johnson, D.E. (1998). *Métodos multivariados aplicados al análisis de datos*. Traducido por H. Pérez Castellanos. International Thomson (Eds), Ciudad de México, México.
- Kerr, J.T. & Packer, L. (1997). Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high energy regions. *Nature*, 385: 252-254.
- Klinger, R. (2006). The interaction of disturbances and small mammal community dynamics in a lowland forest in Belize. *Journal of Animal Ecology*, 75: 1227-1238.
- Koopman, K.K. (1981). The distributional patterns of New World nectar-feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68: 352-369.

- Kraker, C. & Cobar, A.J. (2011). Uso de rarefacción para comparación de la riqueza de especies: el caso de las aves de sotobosque en la zona de influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, Guatemala. *Naturaleza y Desarrollo*, 9:62-70.
- Kravetz, F.O., Percich, R.E., Zuleta, G.A., Calello, M.A. & Weissenbacher, M.C. (1986). Distribution of Junin virus and its reservoirs. A tool for Argentine hemorrhagic fever risk evaluation in non endemic areas. *Interciencia*, 11: 185-188.
- Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74: 1659-1673.
- Legendre, P. & Anderson, M.J. (1999). Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological monographs*, 69: 1-24.
- Legendre, P. & Gallagher, E.D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecología*, 129: 271-280.
- Legendre, P. & Gauthier, O. (2014). Statistical methods for temporal and space-time analysis of community composition data. *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences*, 281: 20132728.
- Legendre, L. & Legendre, P. (1998). *Numerical ecology*. Editorial Elsevier.
- Legendre, P. & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology*. Amsterdam. The Netherlands: Elsevier Science BV.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. (2005). Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75: 435-450.

- Leveau, L.M., Teta, P., Bogdaschewsky, R. & Pardiñas, U.F.J. (2006). Feeding habits of the Barn Owl (*Tyto alba*) along a longitudinal-latitudinal gradient in Central Argentina. *Ornitología Neotropical*, 17: 353-362.
- López de Casenave, J., Marone, L., Jaksic, F. & Camus, P. (2007). Escalas. Páginas 193-213. En F. Jaksic & L. Marone (Eds.) *Ecología de Comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- Love, R.A., Webon, C., Glue, D.E. & Harris, S. (2000). Changes in the food of British Barn Owls (*Tyto alba*) between 1974 and 1997. *Mammal Review*, 30: 107-129.
- Lyman, R.L. (2012). Rodent prey content in long-term samples of Barn Owl (*Tyto alba*) pellets from the Northwestern United States reflects local agricultural change. *The American Midland Naturalist*, 167: 150-163.
- Macdonald, D.W., Tew, T.E., Todd, I.A., Garner, J.P. & Jonson, P.J. (2000). Arable habitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*). A farm-scale experiment on the effects of crop rotation. *Journal of Zoology*, 250: 313-320.
- Magnuson, J.J. (1990). Long-term ecological research and the invisible present. *BioScience*, 40: 495-501.
- McIlroy, D. (2004). Packaged for R by Browning R. and Minka T.P. *Mapproj: Map Projections*. R package version 1.1.7. Available at <http://www.r-project.org>.
- Maestre, F.T., Escudero, A. & Bonet, A. (Eds.). (2008). *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: Métodos y aplicaciones*. Dykinson.

Magurran, A.E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing: Oxford, UK.

Malizia, L.R., Pacheco, S. & Loiselle, B.A. (2009). Árboles de valor forestal en las Yungas de la Alta Cuenca del Río Bermejo. Páginas 105-120. En: A.D. Brown, P.G. Blendinger, T. Lomáscolo, P. García Bes (Eds.). *Selva Pedemontana de las Yungas: historia natural, ecología y manejo de un ecosistema en peligro*, Ediciones del Subtrópico, Fundación ProYungas. Tucumán, Argentina.

Malizia, L., Pacheco, S., Blundo, C. & Brown, A.D. (2012). Caracterización altitudinal, uso y conservación de las Yungas Subtropicales de Argentina. *Revista Ecosistemas*, 21: 1-2.

Mares, M.A. (1992). Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity. *Science*, 255: 976-979.

Mares, M.A., Barquez, R.M., Braun, J.K. & Ojeda, R.A. (1996). Observations on the mammals of the Tucumán province, Argentina. I. Systematics, distribution, and ecology of the Didelphimorphia, Xenarthra, Chiroptera, Primates, Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla, and Lagomorpha. *Annals of Carnegie Museum*, 65: 89-152.

Mares, M.A., Ojeda, R.A., Braun, J.K. & Barquez, R.M. (1997). Systematics, distribution and ecology of the mammals of Catamarca province, Argentina. En: T. Yates, W. Gannon & D. Wilson (Eds.), *Life among the Muses: Papers in Honor of James S. Findley*, Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico, Albuquerque.

- Massa, C. (2015). Ecología del Paisaje: comunidades de pequeños roedores de la Provincia de Entre Ríos. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Mather, A.S. & Needle, C.L. (1998). The forest transition: a theoretical basis. *Area*, 117-124.
- Martin, G. (2003). Nuevas localidades para marsupiales patagónicos (Didelphimorphia y Microbiotheria) en el noroeste de la provincia del Chubut, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 10: 148-153.
- Massoia, E. (1983). La alimentación de algunas aves del orden Strigiformes en la Argentina. *El Hornero*, 12: 125-148.
- Massoia, E. & Fornes, A. (1964a). Pequeños mamíferos (Marsupialia, Chiroptera y Rodentia) y aves obtenidas en regurgitaciones de lechuzas (Strigiformes) del Delta bonaerense. Delta del Paraná. *Investigaciones Agrícolas*, 4: 35-47.
- Massoia, E. & Fornes, A. (1967). Roedores recolectados en la Capital Federal (Caviidae, Cricetidae y Muridae). *INTA IDIA*, 47-53.
- Massoia, E. & Fornes, A. (1969). Claves para el reconocimiento de los roedores del delta del Paraná (Mammalia). *INTA IDIA*, 253: 11-18.
- Massoia, E. & Pardiñas, U.F.J. (1988a). Pequeños mamíferos depredados por *Bubo virginianus* en Pampa de Nestares, Departamento Pilcaniyeu, Río Negro. *Boletín Científico, Asociación para la Protección de la Naturaleza*, 3: 23-27.
- Massoia, E. & Pardiñas. U.F.J. (1988b). Presas de *Bubo virginianus* en Cañadón las Coloradas, Departamento Pilcaniyeu, Río Negro. *Boletín Científico, Asociación para la Protección de la Naturaleza*, 4: 14-19.

- Massoia, E. & Pardiñas, U.F.J. (1988c). Presas de *Bubo virginianus* en Cueva Epullán, Departamento Collón Cura, Prov. de Neuquén – I. Boletín Científico, Asociación para la Protección de la Naturaleza, 7: 17-27.
- McCarthy, J.J., Canziani, O.S., Leary, N.A., Dokken, D.J. & White, K.S. (2001). Climate change 2001: impacts, adaptation, and vulnerability. Cambridge University Press, Cambridge.
- McGinley, M. (2011). Community ecology. Extraído de:
<http://www.eoearth.org/view/article/51cbed4f7896bb431f6914e0>
- McIntire, E.J.B. & Fajardo, A. (2009). Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecology*, 90: 46-56.
- Mehner, T., Emmrich, M. & Hartwig, S. (2013). Spatial predictors of fish species composition in European lowland lakes. *Ecography*, 36: 1-7.
- Mendoza, E.A. & J.A. González. (2011). Las ecorregiones del Noroeste Argentino basadas en la clasificación climática de Köppen. Serie Conservación de la Naturaleza, 19: 3-41.
- Menge, B.A. & Olson, A.M. (1990). Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends Ecology & Evolution*, 5: 52-57.
- Méot, A., Legendre, P. & Borcard, D. (1998). Partialling out the spatial component of ecological variation: questions and propositions in the linear modelling framework. *Environmental and Ecological Statistics*, 5: 1-27.
- Michel, N., Burel, F., Legendre, P. & Butet, A. (2006). Role of habitat and landscape in structuring small mammal assemblages in hedgerow networks of contrasted farming landscapes in Brittany, France. *Landscape Ecology*, 22: 1241-1253.

- Millán de la Peña, N., Butet, A., Delettrey, Y., Paillat, G., Morant, P., Le Du, L. & Burel, F. (2003). Response of the small mammal community to changes in western French agricultural landscapes. *Landscape ecology*, 18: 265-278.
- Mills, J.N., Ellis, B.A., McKee, K.T., Maiztegui, J.I. & Childs, J.E., (1991). Habitat associations and relative densities of rodent populations in cultivated areas of Central Argentina. *Journal of Mammalogy*, 72: 470-479.
- Minetti, J.L., Albarracín, S.A., Bobba, M.E., Hernández, C.M., López, E.R., Acuña, L.A. & Mendoza, E. (1999). *Atlas climático del noroeste argentino*. Fundación Zon Caldenius, Tucumán, Argentina.
- Minetti, J.L., Vargas, W.M., Hernández, C.M. & López, C.R. (2005). La circulación regional estacional en Sud América. Su incidencia en el clima del noroeste argentino. En: J.L. Minetti (ed.), *El clima del noroeste argentino*, Editorial Magna, Laboratorio Climatológico Sudamericano, Tucumán.
- Montellano, M.G., Guerra, C. & Jayat, J.P. (2010). *Vertebrados terrestres de la Sierra de San Javier (Tucumán, Argentina) y su área de influencia. Ecología de una interfase natural-urbana. La sierra de San Javier y el Gran San Miguel de Tucumán*. Editorial Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.
- Mountrakis, G., Im, J. & Ogole, C. (2011). Support vector machines in remote sensing: A review. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*.
- Nanni, S. (2015). Cambios en el uso de suelo y provisión de servicios ecosistémicos en la cuenca de Tapia- Trancas. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.

- Nanni, A.S., Ortiz, P.E., Jayat, J.P. & Martín, E. (2012). Variación estacional de la dieta de la Lechuza de Campanario (*Tyto alba*) en un ambiente perturbado del Chaco Seco argentino. *El Hornero*, 27: 149-157.
- Nobre, C.A., Sellers, P.J. & Shukla, J. (1991). Amazonia deforestation and regional climate change. *Journal of Climate*, 4: 957-988.
- Novillo, A. & Ojeda, R.A. (2014). Elevation patterns in rodent diversity in the dry Andes: disentangling the role of environmental factors. *Journal of Mammalogy*, 95: 99-107.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V., Underwood, E. C., D' Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. & Kassem, K.R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51: 933-938.
- Ojeda, R.A. (1999). Biodiversidad y conservación de mamíferos de la interfase tropical-templada de la Argentina. *Biodiversidad y uso de la tierra: conceptos y ejemplos de Latinoamérica*. Páginas 443-462. EUDEBA-UNESCO Colección CEA. Buenos Aires.
- Ojeda, R.A. & Mares, M.A. (1989). A biogeographic analysis of the mammals of Salta Province, Argentina: patterns of species assemblage in the Neotropics (No. 27). *Special Publications*.
- Ojeda, R.A, Borghi, C.E. & Roig, V.G. (2002). Mamíferos de Argentina. Páginas 23-63. En: G. Ceballos, G. & J.A. Simonetti (Eds.). *Diversidad y*

Conservación de los Mamíferos Neotropicales. CONABIO-UNAM, México, DF.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2014). The vegan package. Community ecology package. version 2.15.0.

Ortiz, P.E. & Jayat, J.P. (2012). The quaternary record of *Reithrodon auritus* (Rodentia: Cricetidae) in northwestern Argentina and its paleoenvironmental meaning. *Mammalia*, 76: 455-460.

Ortiz, P.E. & Jayat, J.P. (2007). Sigmodontinos (Rodentia: Cricetidae) del límite Pleistoceno-Holoceno en el Valle de Taffí (Tucumán, Argentina): taxonomía, tafonomía y significación paleoambiental. *Ameghiniana*, 44: 641-660.

Ortiz, P.E. & Pardiñas, U.F. (2001). Sigmodontinos (Mammalia: Rodentia) del Pleistoceno tardío del valle de Taffí (Tucumán, Argentina): taxonomía, tafonomía y reconstrucción paleoambiental. *Ameghiniana*, 38: 3-26.

Ortiz, P.E., Madozzo Jaén, M.C. & Jayat, J.P. (2012). Micromammals and paleoenvironments: Climatic oscillations in the Monte desert of Catamarca (Argentina) during the last two millennia. *Journal of Arid Environments*, 77: 103-109.

Ortiz, P.E., Jayat, J.P. & Pardiñas, U.F.J. (2011). Fossil sigmodontine rodents of Northwestern Argentina: taxonomy and paleoenvironmental meaning. *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*. SCS Publishers, Salta, Argentina, 301-316.

- Ortiz, P.E., Cirignoli, S., Podesta, D.H. & Pardinas, U.F. (2000). New records of sigmodontine rodents (Mammalia: Muridae) from high-Andean localities of northwestern Argentina. *Biogeographica*, 76: 133-140.
- Ortiz, P.E., González, F.R., Jayat, J.P., Pardiñas, U.F., Cirignoli, S. & Teta, P. (2010). Dieta del Búho Magallánico (*Bubo magellanicus*) en los Andes del noroeste argentino. *Ornitología Neotropical*, 21: 591-598.
- Pardiñas, U.F.J. (1999). Los roedores muroideos del Pleistoceno tardío-Holoceno en la región pampeana (sector este) y Patagonia (República Argentina): aspectos taxonómicos, importancia bioestratigráfica y significación paleoambiental. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata, La Plata.
- Pardiñas, U.F.J. (2000). Tafonomía de microvertebrados en yacimientos arqueológicos de Patagonia (Argentina). *Arqueología*, 9: 265-340.
- Pardiñas, U.F. & Cirignoli, S. (2002). Bibliografía comentada sobre los análisis de egagrópilas de aves rapaces en Argentina. *Ornitología Neotropical*, 13: 31-59.
- Pardiñas, U.F.J., Abba, A.M. & Merino, M.L. (2004). Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) del sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina): taxonomía y distribución. *Mastozoología Neotropical*, 11: 211-231.
- Pardiñas, U.F.J., Teta, P. & Fortabat, S.H. (2005b). Vertebrate prey of the barn owl (*Tyto alba*) in subtropical wetlands of northeastern Argentina and eastern Paraguay. *Journal of raptor research*, 39: 65-69.

- Pardiñas, U.F.J., Udrizar Sauthier, D.E. & Teta, P. (2012). Micromammal diversity loss in central-eastern Patagonia over the last 400 years. *Journal of Arid Environments*, 85: 71-75.
- Pardiñas, U.F., D' Elia, G., Cirignoli, S. & Suarez, P. (2005a). A new species of *Akodon* (Rodentia, Cricetidae) from the Northern Campos grasslands of Argentina. *Journal of Mammalogy*, 86: 462-474.
- Pardiñas, U.F.J., Moreira, G., García- Esponda, C. & De Santis, L.J.M. (2000). Deterioro ambiental y micromamíferos durante el Holoceno en el nordeste de la estepa patagónica (Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural*, 72: 541-556.
- Pardiñas, U.F., Teta, P., Cirignoli, S. & Podestá, D.H. (2003). Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) de norpatagonia extra andina, Argentina: taxonomía alfa y biogeografía. *Mastozoología Neotropical*, 10: 1.
- Paruelo, J.M., Guerschman, J.P. & Verón, S.R. (2005). Expansión agrícola y cambios en el uso del suelo. *Ciencia hoy*, 15: 14-23.
- Patton, J., Pardiñas, U.F.J. & D'Elia, G. (2015). *Mammals of South America*. Volume 2- Rodentia. Eds. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Peres-Neto, P.R. & Legendre, P. (2010). Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 174-184.
- Peres-Neto, P. R., Legendre, P., Dray, S. & Borcard, D. (2006). Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87: 2614-2625.

- Periago, M.E., Chillo, V. & Ojeda, R.A. (2015). Loss of mammalian species from the South American Gran Chaco: empty savanna syndrome? *Mammal review*, 45: 41-53.
- Pianka, E.R. (1966). Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist*, 100: 33-46.
- Pielke, R.A., Avissar, R., Raupach, M., Dolman, A.J., Zeng, X. & Denning, A.S. (1998). Interactions between the atmosphere and terrestrial ecosystems: influence on weather and climate. *Global change biology*, 4: 461-475.
- Pielke, R.A., Marland, G., Betts, R.A., Chase, T.N., Eastman, J.L., Niles, J.O. & Running, S.W. (2002). The influence of land-use change and landscape dynamics on the climate system: relevance to climate-change policy beyond the radiative effect of greenhouse gases. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 360: 1705-1719.
- Pini, N., Levis, S., Calderón, G., Ramirez, J., Bravo, D., Lozano, E., Ripoll, C., Jeor, S.S.T., Ksiazek, T.G., Barquez, R.M. & Enria, D. (2003). Hantavirus infection in humans and rodents, northwestern Argentina. *Emerging Infectious Diseases*, 9: 1070-1076.
- Pol, R.G., Camín, S.R. & Astié, A.A. (2005). Situación ambiental en la ecorregión del Monte. *La situación ambiental Argentina*, 227-233.
- Polop, F., Provencal, C., Scavuzzo, M., Lamfri, M., Calderón, G.E. & Polop, J.J. (2008). On the relationship between the environmental history and the epidemiological situation of Argentine hemorrhagic fever. *Ecological Research*, 23: 217-225.

- Porcasi, X., Calderón, G.E., Lamfri, M., Scavuzzo, M., Sabattini, M.S. & Polop, J.J. (2005). Predictive distribution maps of rodent reservoir species of zoonosis in southern America. *Mastozoología Neotropical*, 12: 199-216.
- Portillo-Quintero, C.A. & Sanchez-Azofeifa, G.A. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, 143: 144-155.
- Puerta, H., Castillo, C., Mills, J., Hjelle, B., Salazar-Bravo, J. & Mattar, S. (2006). Hantavirus del nuevo mundo, ecología y epidemiología de un virus emergente en Latinoamérica. Artículo Especial, *Medicina (Buenos Aires)*, 66: 343-356.
- R Development Core Team. (2011). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: the R Foundation for Statistical Computing.
- Rao, C.R. (1964). The use and interpretation of principal component analysis in applied research. *Sankhya A*, 26: 329-359.
- Reboratti, C. (2005). Situación ambiental en las ecorregiones Puna y Altos Andes. Páginas 28-31. En: A. Brown, U. Martínez Ortíz, M. Acerbi, J. Corcuera (Eds.). *La situación ambiental argentina 2005*, Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.
- Redford, K., Taber, A.B. & Simonetti J.A. (1990). There is more to biodiversity than the tropical rain forests. *Conservation Biology*, 3: 328-330.
- Rohde, K. (1992). Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, 65: 514-527.

- Roig, F.A., González Loyarte, M.M., Abraham, E.M., Mendez, E., Roig, V.G. & Martínez Carretero, E., (1991). Maps of desertification hazard of Central Western Argentina (Mendoza Province) study case. En: Middleton, N., Thomas, D.S.G. (Eds.), *World Atlas of Thematic Indicators of Desertification*. UNEP, London.
- Rostagno, C.M., Defossé, G. & del Valle, H.F. (2006). Post fire vegetation dynamics in three rangelands of Northeastern Patagonia, Argentina. *Rangeland Ecology and Management*, 59: 163-170.
- Salazar-Bravo, J., Dragoo, J.W., Bowen, M.D., Peters, C.J., Ksiazek, T.G. & Yates, T.L. (2002). Natural nidality in Bolivian Hemorrhagic Fever and the systematics of the reservoir species. *Infection, Genetics and Evolution*, 1: 191-199.
- Sandoval, M.L. (2012). Diversidad y distribución de micromamíferos en las Yungas de Argentina. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Tucumán.
- Sandoval, M.L. & Barquez, R.M. (2013). La identidad de la fauna de murciélagos del Chaco: Patrones de congruencia distribucional e implicancias en su conservación. *Revista chilena de historia natural*, 86: 75-94.
- Scolari, R., Romero, M., Curto, E., Romero, A. & Vivas, J. (2002). Utilización prácticas de las imágenes satelitales LandSat. Manejo sitio específico en zona de montes en la Eco Región Chaco Seco. Taller Internacional de Agricultura de Precisión Cono Sur de América. Carlos Paz, Córdoba, Argentina.

- Sokal, R.R. & Michener, C.D. (1958). A statistical method for evaluating systematic relationships. *University of Kansas Science Bulletin*, 38:1409-1438.
- Taylor, I. (1994). Barn owls: Predator-prey relationships and conservation. Cambridge University Press (Eds.).
- Teta, P. & Contreras, J.R. (2003). Primeros antecedentes de la dieta de la Lechuza de Campanario (*Tyto alba*) en el departamento Ñeembucú (Paraguay). *El Hornero*, 18: 57-59.
- Teta, P., Andrade, A. & Pardiñas, U.F.J. (2002). Novedosos registros de roedores sigmodontinos (Rodentia: Muridae) en la Patagonia central Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 9: 79-84.
- Teta P., González-Fischer, C.M., Codesido, M. & Bilenca, D. (2010). A contribution from Barn Owl pellets analysis to known micromammalian distributions in Buenos Aires province, Argentina. *Mammalia*, 74:97-103.
- Todd, I.A., Tew, T.E. & Macdonald, D.W. (2000). Arable habitat use by wood mice (*Apodemus sylvaticus*). Macrohabitat. *Journal of Zoology*, 250: 299-303.
- Torrella, S.A. & Adámoli, J. (2005). Situación ambiental de la ecorregión del Chaco Seco. Páginas 73-75. La situación ambiental Argentina 2005. En A. Brown, U. Martínez Ortiz, M. Acerbi & J. Corcuera (eds.). Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Torres, R. & Jayat, J.P. (2010). Modelos predictivos de distribución para cuatro especies de mamíferos (Cingulata, Artiodactyla y Rodentia) típicas del Chaco en Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 17: 335-352.

- Uuemaa, E., Mander, Ü. & Marja, R. (2013). Trends in the use of landscape spatial metrics as landscape indicators: a review. *Ecological Indicators*, 28: 100-106.
- Vapnik, V. (1979). *Estimation of Dependences Based on Empirical Data*. Nauka, Moscow, 27: 5165.
- Vervoort, F. (1982). Noroeste. Conservación de la vegetación natural de laRepública Argentina. Serie Conservación de la Naturaleza. Simposio XVIIIJornadas Argentinas de Botánica, 2: 9-24.
- Villagra, P.E., Defossé, G.E., Del Valle, H.F., Tabeni, S., Rostagno, M., Cesca, E. & Abraham, E. (2009). Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert: implications for their management. *Journal of Arid Environments*, 73: 202-211.
- Wei, T. & Simko, V. (2016). *corrplot: Visualization of a Correlation Matrix*. R package version 0.77. CRAN, Vienna, Austria.
- Yom-Tov & Wool, D. (1997). Do the contents of Barn Owl pellets accurately represent the proportion of prey species in the field? *Condor*, 972-976.
- Zhang, M., Wang, K., Wang, Y., Guo, C., Li, B. & Huang, H. (2007). Recovery of a rodent community in an agro-ecosystem after flooding. *Journal of Zoology*, 272: 138-147.

APÉNDICE

Tipos de ambientes en las cinco ecorregiones del NOA donde se muestrearon egagrópilas de *Tyto furcata* y *Bubo Magellanicus*.

CHACO SECO



YUNGAS (Cortesía J. Tissone)



MONTE DE SIERRAS Y BOLSONES



PUNA



ALTOS ANDES



Tabla 2.2: Lista de especies de pequeños mamíferos registradas en las 31 localidades de muestreo, n= número de localidades en cada ecorregión.

	Yungas (n=15)				Chaco Seco (n=6)	Monte de Sierras y Bolsones (n=6)	Puna (n=1)	Altos Andes (n=4)
	SP	SM	BM	PN				
Familia Didelphidae								
<i>Thylamys</i> cf. <i>T. sponsorius/venustus</i>	+	+	+	+				
<i>Thylamys pallidior</i>							+	+
<i>Thylamys pulchellus</i>						+		
<i>Thylamys</i> sp.*	+			+				
Familia Cricetidae								
Tribu Abrotrichini								
<i>Abrothrix andina</i>							+	+
<i>Abrothrix illutea</i>	+		+	+				
Tribu Akodontini								
<i>Akodon albiventer</i>								+
<i>Akodon caenosus</i>	+	+	+	+	+			
<i>Akodon dolores</i>						+	+	
<i>Akodon simulator</i>	+	+	+	+	+		+	
<i>Akodon spegazzinii</i>	+	+	+	+	+		+	
<i>Akodon sylvanus</i>	+							
<i>Necromys lactens</i>					+		+	
<i>Necromys lasiurus</i>	+	+			+		+	
<i>Andinomys edax</i>	+	+	+	+			+	+
<i>Neotomys ebriosus</i>					+		+	+
<i>Oxymycterus paramensis</i>	+	+						
<i>Oxymycterus wayku</i>			+	+				
Tribu Oryzomyini								
<i>Euryoryzomys legatus</i>	+							
<i>Holochilus chacarius</i>	+					+		
<i>Oligoryzomys</i> cf. <i>flavescens</i>	+	+	+	+	+		+	
<i>Oligoryzomys brendae</i>	+	+	+	+	+			
Tribu Phyllotini								
<i>Andalgalomys</i> sp.*						+		
<i>Andalgalomys roigi</i>						+		
<i>Auliscomys sublimis</i>							+	+
<i>Calomys</i> cf. <i>C. boliviæ/venustus</i>	+	+		+	+			
<i>Calomys</i> cf. <i>C. laucha/musculinus</i>	+				+		+	
<i>Calomys lepidus</i>								+
<i>Calomys musculinus</i>	+	+	+				+	
<i>Eligmodontia moreni</i>							+	
<i>Eligmodontia puerulus</i>							+	+
<i>Eligmodontia</i> sp.*							+	
<i>Graomys chacoensis</i>					+			

Continuación Tabla 2.2

	Yungas (n=15)			Chaco Seco (n=6)	Monte de Sierras y Bolsones (n=6)	Puna (n=1)	Altos Andes (n=4)
	SP	SM	BM	PN			
<i>Graomys domorum</i>	+						
<i>Graomys griseoflavus</i>				+		+	
<i>Phyllotis anitae</i>		+	+				
<i>Phyllotis</i> sp.*				+		+	
<i>Phyllotis tucumanus</i>				+		+	
<i>Phyllotis xanthopygus</i>				+		+	+
Tribu Reithrodontini							
<i>Reithrodon auritus</i>					+	+	
Tribu Thomasomyini							
<i>Rhipidomys austrinus</i>	+						
Familia Muridae							
<i>Rattus</i> sp.*	+				+		
<i>Mus musculus</i>	+	+					
Familia Caviidae							
<i>Cavia tschudii</i>	+	+		+			
<i>Galea leucoblephara</i>	+	+		+	+	+	+
<i>Microcavia australis</i>						+	
Familia Chinchillidae							
<i>Chinchilla chinchilla</i>							+
<i>Lagidium</i> sp.*							+
Familia Abrocomidae							
<i>Abrocoma cinerea</i>					+	+	+
Familia Ctenomyidae							
<i>Ctenomys</i> sp.*	+			+	+	+	+
Familia Octodontidae							
<i>Octodontomys gliroides</i>					+	+	
<i>Lepus europaeus</i>						+	

*Estos géneros están representados por dos o más especies o por especies con registros inciertos en la región del noroeste argentino, indistinguibles a partir de la morfometría de los restos óseos encontrados en las egagrópilas.

Tabla 3.1: Pequeños mamíferos colectados en las localidades incluidas en el análisis espacial. Las siglas de las localidades se indican en la Tabla 2.1.

Siglas de las especies

Aa: *Abrothrix andina*, **Ai:** *Abrothrix illutea*, **Ad:** *Akodon dolores*, **As:** *Akodon simulator*, **Ac:** *Akodon caenosus*, **Asp:** *Akodon spegazzinii*, **Asy:** *Akodon sylvanus*, **Aal:** *Akodon albiventer*, **Ausu:** *Auliscomys sublimis*, **Cb/v:** *Calomys cf. C. boliviensis/venustus*, **Cm:** *Calomys musculinus*, **Cl/m:** *Calomys cf. C. laucha/musculinus*, **Cl:** *Calomys lepidus*, **Of:** *Oligoryzomys cf. O. flavescens*, **Ob:** *Oligoryzomys brendae*, **Pt:** *Phyllotis tucumanus*, **Pa:** *Phyllotis anitae*, **Px:** *Phyllotis xanthopygus*, **Hch:** *Holochilus chacarius*, **Nlas:** *Necromys lasiurus*, **Nlac:** *Necromys lactens*, **Ep:** *Eligmodontia puerulus*, **Em:** *Eligmodontia moreni*, **Esp:** *Eligmodontia* sp., **Raus:** *Rhipidomys austrinus*, **Euryl:** *Euryoryzomys legatus*, **Op:** *Oxymycterus paramensis*, **Ow:** *Oxymycterus wayku*, **Aedax:** *Andinomys edax*, **Andgr:** *Andalgalomys roigi*, **Gd:** *Graomys domorum*, **Gch:** *Graomys chacoensis*, **Ggr:** *Graomys griseoflavus*, **Neb:** *Neotomys ebriosus*, **Rau:** *Reithrodon auritus*, **Ratsp:** *Rattus* sp., **Mm:** *Mus musculus*, **Gleu:** *Galea leucoblephara*; **Ctsch:** *Cavia tschudii*, **Ctesp:** *Ctenomys* sp., **Micrau:** *Microcavia australis*, **Octg:** *Octodonomys gliroides*, **Abrc:** *Abrocoma cinerea*, **Leeu:** *Lepus europaeus*, **Lagsp:** *Lagidium* sp., **Thysp/v:** *Thylamys sponsorius/ venustus*, **Thypu:** *Thylamys pulchellus*, **Thypa:** *Thylamys pallidior*, **Thysp:** *Thylamys* sp.

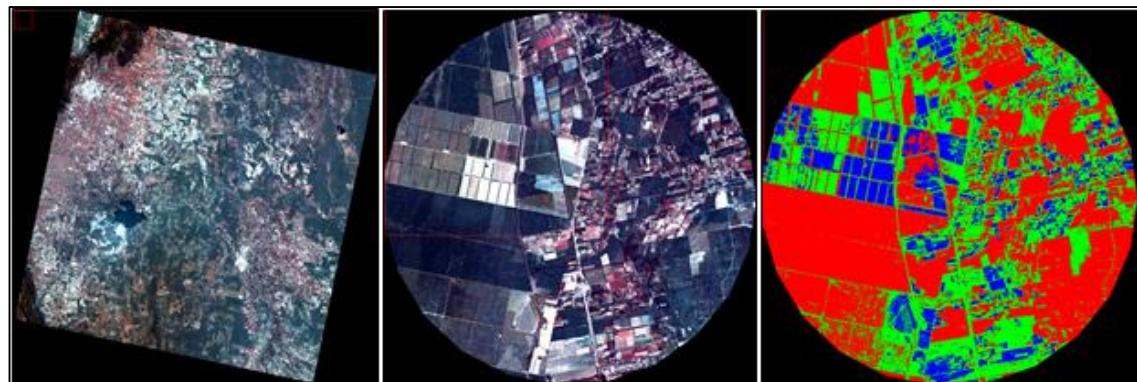
Tabla 3.1

	Año	Aa.	Ai.	Ad.	As.	Ac.	Asp.	Asy.	Aal.	Ausu.	Cb/v.	Cm.	Cl/m.	Cl.	Of.	Ob.	Pt	Pa.	Px.	Hch.	Nlas.	Nlac.	Ep.	Em.	Esp.	Rau.								
RU	2013	-	0.010	-	0.008	-	0.073	-	-	-	0.184	0.459	-	-	0.107	0.150	-	-	-	-	0.003	-	-	-	-	-								
ISP	2013	-	-	-	0.060	-	0.083	-	-	-	0.387	0.036	-	-	0.226	0.095	-	-	-	0.030	0.048	-	-	-	-	-	-							
EAS	2013	-	-	-	0.049	-	0.098	-	-	-	0.328	0.246	-	-	0.164	0.098	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-							
FBV	2012	-	-	-	0.049	0.212	-	-	-	-	0.191	0.182	-	-	0.047	0.257	-	-	-	-	-	-	0.001	-	-	-	-	-						
VPM	2013	-	-	-	0.161	-	0.148	-	-	-	0.348	-	-	-	0.053	0.285	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
QLS	2014	-	0.052	-	0.021	0.010	0.615	-	-	-	-	0.010	-	-	0.094	0.094	-	0.063	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
LR	2015	-	-	-	0.017	-	0.117	-	-	-	0.508	-	0.240	-	0.038	0.035	-	-	-	0.002	0.030	-	-	-	-	-	-	-	-					
SG	2015	-	-	-	0.093	0.053	-	0.027	-	-	0.387	-	0.027	-	0.147	0.187	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.040	-					
LH	2015	-	-	-	0.137	0.193	-	0.014	-	-	0.197	0.002	-	-	0.109	0.268	-	-	-	0.002	-	-	-	-	-	-	-	0.023	-					
TV	2013	-	0.007	-	-	-	0.374	-	-	-	-	0.252	-	-	0.075	-	0.190	-	-	-	-	0.027	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
LCs	2013	-	0.045	-	0.013	0.026	0.142	-	-	-	-	0.129	-	-	0.039	0.026	0.142	-	-	-	-	0.013	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
LM	2016	-	0.049	-	-	-	-	0.429	-	-	-	-	0.321	-	-	0.074	0.025	0.050	0.015	-	-	-	0.004	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
ILM	2014	-	-	0.006	-	-	-	-	-	-	0.083	-	0.872	-	0.010	0.010	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
GG	2015	-	-	0.044	-	-	0.032	-	-	-	0.403	-	0.353	-	0.063	0.036	-	-	-	0.004	0.054	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
LT	2008	-	-	0.028	-	-	0.033	-	-	-	0.709	-	0.138	-	0.077	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
LC	2008	-	-	0.070	-	-	-	-	-	-	0.226	-	0.557	-	0.061	-	-	-	-	-	0.078	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
LP	2013	-	-	-	-	-	0.052	-	-	-	-	0.282	-	-	0.010	-	-	-	0.373	-	-	-	0.206	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
LG	2013	-	-	-	-	-	-	0.030	-	-	0.018	-	0.127	-	-	0.006	-	-	-	0.491	-	-	-	0.188	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
ET	2010	0.062	-	-	0.096	-	-	-	-	-	0.010	-	-	-	-	-	-	-	0.411	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PNLC	2013	0.008	-	-	-	-	-	-	-	-	0.070	-	-	-	-	-	-	-	0.118	-	-	-	-	0.762	0.008	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SGn	2014	0.046	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.417	-	-	-	0.556	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
CH	2014	0.028	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.593	-	-	-	0.296	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
QA	2014	0.111	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.685	-	-	-	0.259	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
GYZ	2014	0.087	-	-	-	-	-	-	0.030	0.057	-	-	0.302	-	-	-	-	0.319	-	-	-	0.037	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		

Continuación Tabla 3.1

	<i>Euryl.</i>	<i>Op.</i>	<i>Ow.</i>	<i>Aedax.</i>	<i>Andgr</i>	<i>Gd.</i>	<i>Gch.</i>	<i>Ggr.</i>	<i>Neb.</i>	<i>Rea.</i>	<i>Ratsp.</i>	<i>Mm</i>	<i>Gleu.</i>	<i>Ctsch</i>	<i>Ctesp.</i>	<i>Micrau.</i>	<i>Octg.</i>	<i>Abrc.</i>	<i>Leeu</i>	<i>Lagsp.</i>	<i>Thysp/v.</i>	<i>Thypu.</i>	<i>Thypa.</i>	<i>Thysp.</i>
RU	-	-	-	0.003	-	-	-	-	-	-	0.002	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
ISP	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.024	0.012	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
EAS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.016	-	-	
FBV	-	0.022	-	0.004	-	-	-	-	-	-	-	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	0.033	-	-	
VPM	-	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.001	-	-	-	-	-	-	0.004	-	-	
QLS	-	-	0.010	0.021	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.010	-	-	
LR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.004	0.005	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.003	
SG	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.013	0.013	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.013
LH	0.002	0.016	-	-	0.006	-	-	-	-	-	-	-	0.008	0.004	-	-	-	-	-	-	0.018	-	-	
TV	-	-	-	0.041	-	-	-	-	-	0.007	-	-	0.027	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
LCs	-	-	0.006	0.116	-	-	-	0.006	-	0.052	-	-	0.097	0.116	0.013	-	-	-	-	-	0.019	-	-	
LM	-	-	0.012	0.016	-	-	-	-	-	0.004	-	-	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
ILM	-	-	-	-	0.015	-	0.002	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.002	-	
GG	-	-	-	-	-	-	0.004	-	-	-	-	0.008	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
LT	-	-	-	-	-	-	0.002	-	-	-	0.002	-	0.002	-	0.010	-	-	-	-	-	-	-	-	
LC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.009	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
LP	-	-	-	0.034	-	-	-	0.013	-	-	-	-	-	-	-	-	0.005	0.010	-	-	-	0.013	-	
LG	-	-	-	0.006	-	-	-	0.097	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.012	-	-	-	0.024	-	
ET	-	-	-	-	-	-	-	-	0.010	-	-	0.091	-	-	-	-	-	0.297	-	-	-	0.024	-	
PNLC	-	-	-	0.003	-	-	-	0.014	-	-	-	-	-	-	0.005	0.005	-	-	-	-	-	0.008	-	
SGn	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
CH	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
QA	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.009	-	-	-	-	-	
GYZ	-	-	-	0.012	-	-	-	-	0.012	-	-	-	0.010	-	-	-	0.012	0.060	0.002	0.012	-	-	0.045	-

Figura 3.3 a: Ejemplo de un mapa de coberturas y un archivo de salida ENVI obtenidos a partir de la clasificación de imágenes satelitales.



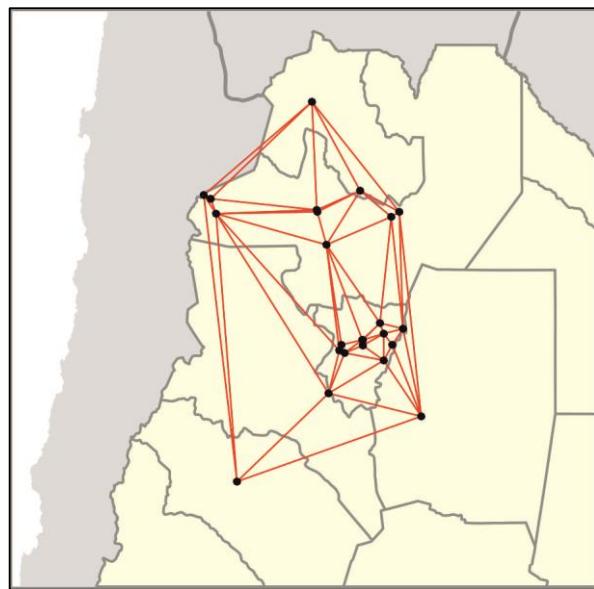
Confusion Matrix: D:\TESIS\Imagenes satelitales glovis\INTA LA MARIA\Septiembre					
Overall Accuracy = (335/413) 81.1138%					
Kappa Coefficient = 0.7140					
Class	Veg.	Nat.	Valid	Urb.	-SD.
				Valid	Cultivo
Unclassified			0	0	0
Vegetación Na	142		49		0
Urbano-Suelo			0	65	29
Cultivo			0	0	128
Total	142		114		157
Ground Truth (Pixels)					
Class	Veg.	Nat.	Valid	Urb.	-SD.
				Valid	Cultivo
Unclassified			0	0	0
Vegetación Na	142		49		0
Urbano-Suelo			0	65	29
Cultivo			0	0	128
Total	142		114		157
Ground Truth (Percent)					
Class	Veg.	Nat.	Valid	Urb.	-SD.
				Valid	Cultivo
Unclassified	0.00		0.00		0.00
Vegetación Na	100.00		42.98		0.00
Urbano-Suelo			0.00	57.02	18.47
Cultivo			0.00	0.00	81.53
Total	100.00		100.00		100.00
Commission (Percent)					
Class	Commission	Omission	Commission	Omission	
	(Percent)	(Percent)	(Pixels)	(Pixels)	
Vegetación Na	25.65	0.00	49/191	0/142	
Urbano-Suelo	30.85	42.98	29/94	49/114	
Cultivo	0.00	18.47	0/128	29/157	
Omission (Percent)					
Class	Commission	Omission	Commission	Omission	
	(Percent)	(Percent)	(Pixels)	(Pixels)	
Vegetación Na	74.35	100.00	142/142	142/191	
Urbano-Suelo	69.15	57.02	65/114	65/94	
Cultivo	100.00	81.53	128/157	128/128	
User Accuracy (Percent)					
Class	Prod. Acc.	User Acc.	Prod. Acc.	User Acc.	
	(Percent)	(Percent)	(Pixels)	(Pixels)	
Vegetación Na	100.00	74.35	142/142	142/191	
Urbano-Suelo	57.02	69.15	65/114	65/94	
Cultivo	81.53	100.00	128/157	128/128	

Tabla 3.3: Variables ambientales relevadas y utilizadas en los análisis. [Sd.Alt]: desvío estándar de la altura, [VN]: Vegetación natural, [P]: pastizales, [C]: cultivos, [SDVE]: suelo desnudo con vegetación natural escasa o dispersa, [URB]: urbano, [SD]: suelo desnudo. [K]: Índice Kappa. Las siglas de las localidades se indican en la Tabla 2.1 del Capítulo 2.

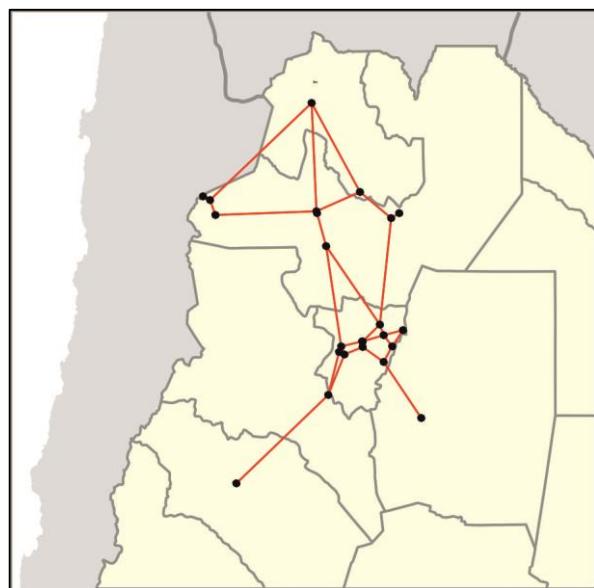
	Topografía				Variables climáticas				Coberturas del Suelo					
	Altura	Sd. Alt	Bio 12	Bio1	Bio15	Bio4	VN	P	C	SDVE	URB	SD	Aqua	K
RU	786.71	197.61	927.0	19.20	80.0	4382.0	46.89	-	34.02	-	3.31	-	15.78	0.73
ISP	436.71	53.51	968.0	19.60	76.0	4512.0	8.26	-	78.54	-	13.20	-	-	0.81
EAS	580.00	55.91	927.0	19.20	80.0	4382.0	55.00	-	23.85	-	10.74	-	10.41	0.80
FBV	1423.11	60.77	699.0	15.80	100.0	3670.0	60.58	-	12.26	-	-	21.02	-	0.93
VPM	950.74	71.77	791.0	18.00	90.0	3965.0	71.67	-	19.67	8.67	-	-	-	0.76
QLS	1842.26	234.20	617.0	15.10	85.0	4197.0	91.80	6.45	-	-	1.75	-	-	0.96
LR	547.97	26.76	843.0	19.40	88.0	4363.0	12.61	-	78.26	-	9.13	-	-	0.84
SG	1728.61	143.39	642.0	15.30	100.0	3866.0	53.08	-	-	46.92	-	-	-	0.96
LH	907.73	42.32	658.0	18.50	97.0	4067.0	90.31	-	-	-	5.20	-	4.49	0.80
TV	2060.75	98.13	382.0	14.30	96.0	4209.0	15.71	-	19.52	17.91	-	8.47	6.65	0.70
LCs	2108.69	131.38	357.0	15.30	92.0	5050.0	14.17	7.04	-	35.16	-	43.63	-	0.78
LM	2293.03	118.56	289.0	11.70	97.0	4157.0	20.22	20.22	25.55	15.16	13.04	5.81	-	0.72
ILM	161.14	6.49	575.0	20.70	82.0	4982.0	36.95	-	53.39	-	9.66	-	-	0.93
GG	350.97	10.37	721.0	20.40	89.0	4560.0	18.11	-	70.06	-	11.83	-	-	0.83
LT	334.69	3.39	836.0	20.10	79.0	4709.0	9.86	-	85.62	-	4.52	-	-	0.80
LC	332.69	9.01	727.0	20.20	88.0	4635.0	10.01	-	86.65	-	3.35	-	-	0.97
LP	3628.86	271.34	145.0	9.60	112.0	3598.0	5.88	-	8.47	51.35	-	24.81	9.49	0.83
LG	3706.04	375.68	145.0	9.60	112.0	3598.0	8.77	-	4.19	72.19	-	14.85	-	0.71
ET	2809.03	310.38	207.0	12.00	95.0	4532.0	-	-	-	57.77	-	42.23	-	0.72
PNLC	3147.50	88.31	167.0	9.70	118.0	3643.0	-	-	-	77.38	7.46	-	15.17	0.73
CH	4238.17	107.48	35.0	7.40	123.0	2808.0	-	-	-	41.58	-	58.42	-	0.71
QA	4120.75	267.41	38.0	4.90	101.0	2762.0	1.73	-	-	-	-	98.27	-	0.90
SGn	4026.00	173.47	32.0	5.70	111.0	2730.0	-	-	-	-	-	100.0	-	0.87
GYZ	4235.89	108.72	123.0	5.20	121.0	3838.0	2.27	-	-	51.21	46.51	-	-	0.75

Figura 3.5: Diagramas de vecindarios obtenidos con otros métodos para definir matrices de conectividad. Estos diagramas obtuvieron valores mayores de AICc con respecto al vecindario obtenido con el método Distance Criterion.

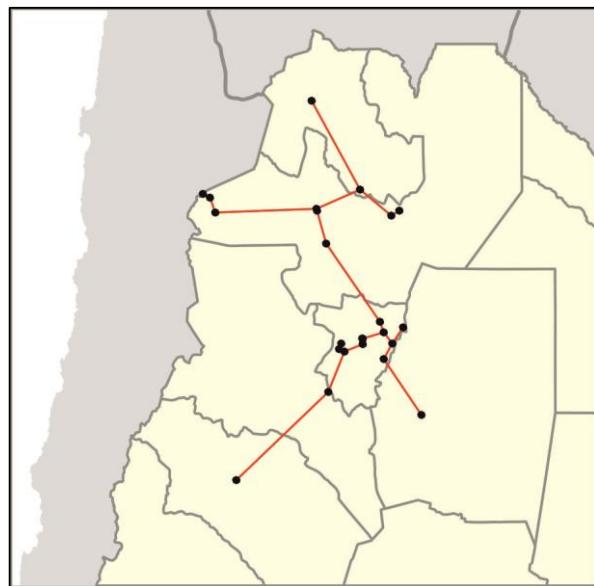
Delaunay Graph, AICc= -18.46



Gabriel Graph, AICc= -20.17



Relative Neighbor Graph, AICc= -17.12



Sphere of Influence Graph, AICc= -22.79

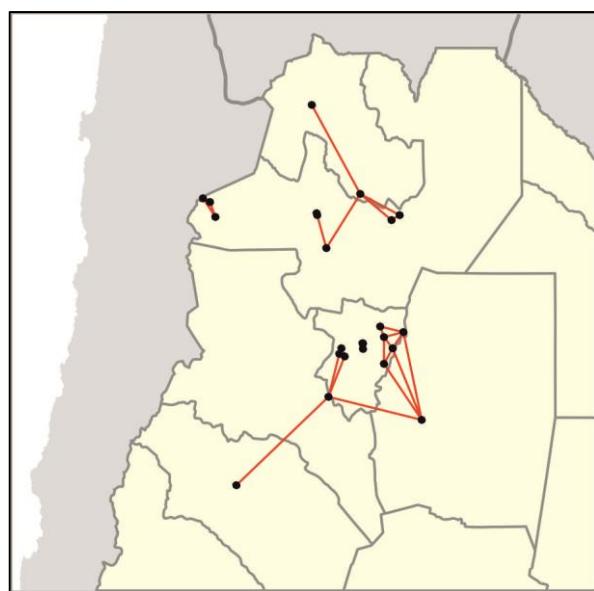


Tabla 4.1: Frecuencia de especies incluidas en el ordenamiento temporal de las especies. Con asterisco (*) se indican las localidades utilizadas en los Análisis de la Varianza Multivariados (MANOVA).

ID	Sitios	Años	Visitas	<i>Aa</i>	<i>Ai</i>	<i>Ad</i>	<i>As</i>	<i>Ac</i>	<i>Asp</i>	<i>Asu</i>	<i>Aal</i>	<i>Auls</i>	<i>Cb/v</i>	<i>Cm</i>	<i>Cl/m</i>	<i>Cl</i>	<i>Of</i>	<i>Ob</i>	<i>Pt</i>	<i>Pa</i>	<i>Px</i>	<i>Hch</i>	<i>Nlas</i>	<i>Nlac</i>	<i>Ep</i>	<i>Em</i>	<i>Esp</i>	
1	RU	2013	0	-	1	-	0.8	-	7.3	-	-	-	18.4	45.9	-	-	10.7	15	-	-	-	-	0.3	-	-	-	-	
1'	RU	2014	1	-	-	-	-	-	2.4	-	-	-	11.9	54.8	-	-	4.8	26.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	VPM*	2010	0	-	-	-	6.9	-	30.7	-	-	-	15.8	4	-	-	6.9	31.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2'	VPM*	2013	1	-	-	-	16.1	-	14.8	-	-	-	34.8	-	-	-	5.3	28.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	QLS*	2010	0	-	3.8	-	-	-	57.7	-	-	-	-	3.8	-	-	7.7	15.4	-	11.5	-	-	-	-	-	-	-	-
3'	QLS*	2014	1	-	10.7	-	7.1	3.6	62.85	-	-	-	-	-	-	-	20.2	11.9	-	7.1	-	-	-	-	-	-	-	-
4	LH	2015	0	-	-	-	9.7	21.7	0	1.9	-	-	20.6	-	0.3	-	10.2	27.3	-	-	-	-	0.3	-	-	-	-	-
4'	LH	2016	1	-	-	-	27	11.3	0	-	-	-	16.5	-	-	-	13	25.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	TV*	2004	0	-	1.3	-	-	-	32	-	-	-	38.7	-	-	9.3	-	13.3	-	-	-	-	-	2.7	-	-	-	-
5'	TV*	2013	1	-	0.7	-	-	-	37.4	-	-	-	25.2	-	-	7.5	-	19	-	-	-	-	-	2.7	-	-	-	-
6	ILM*	2007	0	-	-	3.4	-	-	0	-	-	-	35.1	-	45.9	-	4.4	3.6	-	-	-	-	3.4	-	-	-	-	-
6'	ILM*	2014	1	-	-	0.6	-	-	0	-	-	-	8.3	-	87.2	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	GG*	1997	0	-	-	1.6	-	-	2.6	-	-	-	28.6	-	64.6	-	1.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7'	GG*	2015	1	-	-	4.4	-	-	3.2	-	-	-	40.3	-	35.3	-	6.3	3.6	-	-	-	-	0.4	5.4	-	-	-	-
8	LP*	2004	0	-	-	-	-	-	13.4	-	-	-	6.9	-	-	20.6	-	-	-	-	20.9	-	-	-	-	14.1	-	
8'	LP*	2013	1	-	-	-	-	-	5.2	-	-	-	28.2	-	-	1	-	-	-	-	37.3	-	-	-	-	-	20.6	-
9	LG*	2005	0	-	-	-	-	-	-	3	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	87.9	-	-	-	-	-	-
9'	LG*	2013	1	-	-	-	-	-	-	3	-	-	1.8	-	12.7	-	6	-	-	-	49.1	-	-	-	-	18.8	-	
10	PNLC*	2005	0	-	-	-	-	-	0	-	-	-	14.8	-	-	-	-	-	-	-	-	15.4	-	-	-	-	67.1	-
10'	PNLC*	2013	1	-	-	-	-	-	0.8	-	-	-	7	-	-	-	-	-	-	-	11.8	-	-	-	-	76.2	0.8	
11	GYZ	2010	0	7.5	-	-	-	-	0	-	1.9	10.2	-	-	-	23.4	-	-	-	-	30.5	-	-	-	3.1	-	-	
11'	GYZ	2014	1	8.7	-	-	-	-	0	-	3	5.7	-	-	-	30.2	-	-	-	-	31.9	-	-	-	3.7	-	-	

Tabla 4.1 (continuación)

ID	Sitios	Años	Rau	Euryl	Op	Ow	Aedax	Andgr	Gd	Gch	Ggr	Neb	Rau	Ratsp	Gleu	Ctsch	Ctesp	Micrau	Octg.	Abrc	Leeu	Lagsp	Thysp/v	Thypu	Thypa
1	RU	2013	-	-	-	-	0.3	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
1'	RU	2014	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
2	VPM*	2010	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	
2'	VPM*	2013	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-	0.4	-	
3	QLS*	2010	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
3'	QLS*	2014	-	-	-	3.6	7.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.6	-	
4	LH	2015	2.4	0.3	1.3	-	-	0.5	-	-	-	-	-	-	0.8	0.5	-	-	-	-	-	-	2.1	-	
4'	LH	2016	1.7	-	2.6	-	-	0.9	-	-	-	-	-	-	0.9	-	-	-	-	-	-	-	0.9	-	
5	TV*	2004	-	-	-	-	1.3	-	-	-	-	-	-	1.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
5'	TV*	2013	-	-	-	-	4.1	-	-	-	-	-	0.7	-	2.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
6	ILM*	2007	-	-	-	-	-	-	1.5	-	-	-	-	0.6	-	1.6	-	-	-	-	-	-	0.5	-	
6'	ILM*	2014	-	-	-	-	-	1.5	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-	
7	GG*	1997	-	-	-	-	-	-	-	1.1	-	-	-	-	-	-	0.5	-	-	-	-	-	-	-	
7'	GG*	2015	-	-	-	-	-	-	-	0.4	-	-	-	-	0.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
8	LP*	2004	-	-	-	-	5.6	-	-	7.5	-	-	-	-	-	-	-	7.8	1.6	-	-	-	-	1.6	
8'	LP*	2013	-	-	-	-	3.4	-	-	1.3	-	-	-	-	-	-	-	0.5	1	-	-	-	-	1.3	
9	LG**	2005	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	3	
9'	LG*	2013	-	-	-	-	0.6	-	-	9.7	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	-	-	-	-	2.4	
10	PNLC*	2005	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.7	
10'	PNLC*	2013	-	-	-	-	0.3	-	-	1.4	-	-	-	-	-	0.5	0.5	-	-	-	-	-	-	0.8	
11	GYZ	2010	-	-	-	-	0.8	-	-	0.8	-	-	2	-	-	-	4.2	6.3	-	0.2	-	-	-	9.2	
11'	GYZ	2014	-	-	-	-	1.2	-	-	1.2	-	-	1	-	-	-	1.2	6	0.2	1.2	-	-	-	4.5	

Tabla 4.2: Localidades y coberturas del suelo utilizadas en el ordenamiento temporal. VN: Vegetación Natural, SDVE: Suelo desnudo con vegetación natural escasa o dispersa, SD: Suelo desnudo. * Localidades utilizadas en los Análisis de la Varianza Multivariados (MANOVA).

ID	Localidad	Años	Visitas	VN	Vegas	Pastizales	Cultivo	SDVE	Urbano	SD	Aqua	Kappa
1	RU	2013	0	46.89	-	-	34.02	-	3.31	-	15.78	0.73
1'	RU	2014	1	60.58	-	-	28.49	-	6.50	-	4.43	0.77
2	VPM*	2010	0	66.26	-	-	14.82	-	18.92	-	-	0.73
2'	VPM*	2013	1	71.67	-	-	19.67	-	8.67	-	-	0.76
3	QLS*	2010	0	83.09	-	2.07	-	8.59	6.25	-	-	0.72
3'	QLS*	2014	1	91.80	-	6.45	-	-	1.75	-	-	0.90
4	LH	2015	0	90.31	-	-	-	5.20	-	-	4.49	0.80
4'	LH	2016	1	85.31	-	-	-	10.20	-	-	4.49	0.86
5	TV*	2004	0	19.10	-	-	20.54	29.19	21.14	4.93	5.10	0.77
5'	TV*	2013	1	15.71	-	-	19.52	17.91	31.74	8.47	6.65	0.70
6	ILM*	2007	0	26.44	-	-	39.21	22.04	12.32	-	-	0.77
6'	ILM*	2014	1	36.95	-	-	53.39	-	9.66	-	-	0.93
7	GG*	1997	0	37.06	-	-	54.49	-	8.45	-	--	0.84
7'	GG*	2015	1	18.11	-	-	70.06	-	11.83	-	-	0.83
8	LP*	2004	0	-	13.73	-	-	39.79	-	30.99	15.49	0.76
8'	LP*	2013	1	-	5.88	-	8.47	51.35	-	24.81	9.49	0.83
9	LG*	2005	0	-	4.74	-	4.82	50.56	-	39.88	-	0.93
9'	LG*	2013	1	-	8.77	-	4.19	72.19	-	14.85	-	0.71
10	PNLC*	2005	0	-	-	-	-	67.99	-	11.63	20.38	0.72
10'	PNLC*	2013	1	-	-	-	-	77.38	-	7.46	15.17	0.73
11	GYZ	2010	0	-	2.27	-	-	51.21	-	46.51	-	0.77
11'	GYZ	2014	1	-	3.27	-	-	56.21	-	40.51	-	0.75