



Seminario de Investigación para optar al título de Licenciatura en
Ciencias Básicas con orientación en Biología

Hábitos alimentarios de *Thylamys pallidior* (Marsupialia, Didelphidae) en el Desierto del Monte central

Alumna: Andrea Rosarito Sánchez Dómina

Directora: Dra. M. Soledad Albanese

Co-directora: Dra. M. Florencia Fernández Campón

Lugar de trabajo: Grupo de Investigaciones de la Biodiversidad,

IADIZA, CCT Mendoza-CONICET

Año: 2018

RESUMEN

Los estudios que involucran la oferta de recursos en el ambiente y el modo en que las especies los explotan, permiten mejorar el entendimiento de esta relación. El presente trabajo propone estudiar la estrategia alimentaria de *Thylamys pallidior*, especie marsupial que habita en el Desierto del Monte y cuya dieta presenta muy poca variabilidad estacional y está compuesta por 70% artrópodos y 30% material vegetal. Los objetivos planteados en esta tesina implican caracterizar y cuantificar la dieta de *T. pallidior*, describir la variación de recursos alimentarios (plantas y artrópodos) en relación al régimen de precipitaciones, evaluar la dieta en función de la disponibilidad y determinar si existen cambios estacionales en la selección de dieta y amplitud de nicho. El trabajo fue llevado a cabo en la Reserva de Biósfera Ñacuñan, Santa Rosa, Mendoza. Se tuvieron en cuenta muestreos realizados durante 2014 y 2016. La dieta fue analizada mediante el análisis microhistológico de heces (plantas) y bajo lupa (artrópodos). Se determinó el porcentaje de consumo de plantas y artrópodos. La disponibilidad de plantas fue medida mediante el método de Point Quadrat y la abundancia de artrópodos fue estimada con trampas de caída o pitfall. Para ambos casos y en todas las estaciones se determinó la abundancia o cobertura total, abundancia de cada orden de artrópodos y cobertura de cada forma de vida de plantas, riqueza e índice de diversidad de Shannon. Por último, se calculó el índice de selectividad de Manly y el índice de Levins para estimar la amplitud de nicho. Se identificaron ocho órdenes y una familia de artrópodos, siendo Lepidóptera el más importante. Las hojas comprenden el ítem vegetal de mayor importancia, representadas por 11 especies y/o géneros de árboles, arbustos, sub-arbustos, herbáceas y gramíneas. Durante la estación húmeda 2016, *T. pallidior* consumió más hojas de gramíneas y herbáceas en coincidencia con un aumento en la cobertura de estas plantas. Dado que en esa estación la abundancia total de artrópodos fue la más baja, *T. pallidior* incorporó en mayor proporción aquellos órdenes cuya disponibilidad aumentó en la estación húmeda 2016 (arañas y hormigas). *T. pallidior* mostró comportamiento selectivo en todas las estaciones. Para el consumo de artrópodos, la amplitud de nicho fue mayor en épocas de menor disponibilidad y menor cuando la abundancia fue mayor. Para plantas, este patrón fue inverso. Los patrones de selectividad y de amplitud de nicho observados en este trabajo no siempre fueron acordes a las

predicciones de las teorías de estrategias alimentarias y de nicho planteadas por Schoener (1971) y Pianka (1981) respectivamente. *Thylamys pallidior* es una especie omnívora con tendencia a la insectivoría y presenta una estrategia alimentaria generalista. Frente a los cambios estacionales en los recursos alimentarios, responde incorporando la mayoría de los ítems de acuerdo a la disponibilidad de los mismos y cambiando la composición de su dieta al aprovechar aquellos ítems de mayor abundancia. Sin embargo, independientemente de la estación, algunos de estos recursos siempre son seleccionados, posiblemente debido a requerimientos energéticos y nutricionales, capturabilidad y/o palatabilidad. Los resultados obtenidos en este trabajo ayudan a comprender cómo varía la estrategia alimentaria de *Thylamys pallidior* frente a cambios en la disponibilidad de artrópodos y plantas en el ambiente.

ÍNDICE

Introducción	4
Objetivos	10
Hipótesis y predicciones	10
Materiales y Métodos.....	11
Sitio de estudio	11
Obtención de muestras.....	12
Muestras de referencia de artrópodos.....	15
Descripción general de la dieta.....	15
Disponibilidad estacional de artrópodos y plantas en el ambiente	17
Composición estacional de la dieta en función de la disponibilidad.....	19
Selección de ítems alimentarios	20
Amplitud de nicho trófico	21
Resultados	22
Descripción general de la dieta.....	22
Disponibilidad estacional de plantas y artrópodos en el ambiente	24
Variación estacional de la dieta en función de la disponibilidad de alimento ...	32
Discusión	39
Agradecimientos	49
Bibliografía	50
Apéndice	59

INTRODUCCIÓN

Los estudios ecológicos proponen estudiar la relación entre los organismos y sus ambientes, y cómo estas relaciones determinan la distribución y abundancia de las especies. El ambiente donde habita un organismo consiste en todos los factores y fenómenos externos que influyen sobre él, los cuales pueden ser físicos y químicos (abióticos) u otros organismos (bióticos). Estos estudios pueden llevarse a cabo a nivel de especie, de poblaciones y de comunidades (Begon *et al.*, 2006). Aquellos que se realizan a nivel de especie, se encuentran en el área de la autoecología o historia natural, lo cual implica un análisis descriptivo con el objetivo de investigar sobre el uso de hábitat, la historia de vida, la estrategia alimentaria de la especie, entre otros.

Un concepto importante dentro de la ecología de una especie es el de nicho, el cual es definido como una recopilación de condiciones y requerimientos de un organismo que moldean su modo de vida (Hutchinson 1957; Chase & Leibold, 2003; Begon *et al.*, 2006; Jaksic & Marone, 2007). Las condiciones bajo las cuales una especie potencialmente puede existir determinan el nicho fundamental de la misma. Sin embargo, dado que ocurren interacciones con otras especies y con el ambiente, hay un conjunto real de condiciones bajo las cuales una población existe, denominado nicho realizado (Hutchinson 1957; Chase & Leibold, 2003; Jaksic & Marone, 2007). Por otro lado, el nicho de una especie contiene múltiples dimensiones o ejes que definen dónde puede vivir, crecer y reproducirse (Hutchinson 1957; Pianka, 1981; Chase & Leibold, 2003; Jaksic & Marone, 2007; Chase, 2011). Un ejemplo de estas dimensiones es el eje trófico, el cual incluye todos aquellos aspectos relacionados con la estrategia alimentaria y cómo el ambiente influye sobre la misma. De esta manera, se tiene en cuenta la disponibilidad de recursos alimentarios, cuáles de estos recursos son aprovechados y si son compartidos o no con especies coexistentes (Chase & Leibold, 2003; Jaksic & Marone, 2007).

La variedad de recursos utilizados por una población definen la amplitud del nicho (Pianka, 1981; Jaksic & Marone, 2007). Este concepto permite obtener un indicio del modo en que los individuos explotan los recursos que se encuentran disponibles en el ambiente y cómo este uso puede cambiar en distintas épocas del año o etapas de la vida de un animal, o en

relación a otras especies coexistentes (Chase & Leibold, 2003; Jaksic & Marone, 2007). La amplitud del nicho trófico de una especie puede verse afectada por la variación en la disponibilidad de alimento en el ambiente (Pianka, 1981; Jaksic & Marone, 2007). Las teorías de estrategias alimentarias y de forrajeo óptimo de Schoener (1971) y la Teoría de nicho de Pianka (1981) predicen que cuando los recursos alimentarios son escasos, el tiempo de búsqueda por ítem es mayor y la probabilidad de encontrar alimento de mejor calidad disminuye, por lo que el individuo debe incorporar ítems de menor calidad en su dieta. En consecuencia, la amplitud debería aumentar, dando lugar a un nicho trófico generalizado. Por otro lado, en situaciones de mayor abundancia, dado que la oferta de alimento es mayor, el nicho trófico sería más estrecho y especializado debido a que el animal puede elegir aquellos ítems de mejor calidad. En cualquiera de estas situaciones, el individuo tiende a lograr su dieta óptima al incorporar aquellos recursos con los que alcance o supere su requerimiento energético necesario para sobrevivir, crecer y, en última instancia, reproducirse (Schoener, 1971). Por lo tanto, en base a los conceptos mencionados anteriormente, el nicho trófico dependerá tanto de la especie como del ambiente que ésta habita (Chase & Leibold, 2003).

En estudios relacionados con el nicho trófico de una especie también es importante tener en cuenta el comportamiento de elección de alimento o de forrajeo, el cual se ve reflejado en las proporciones de los diferentes ítems alimentarios consumidos (Jaksic, 1989; Jaksic & Marone, 2007). Este enfoque permite estimar la relación del individuo con los recursos tróficos que explota. Un animal es considerado oportunista cuando consume todos los ítems en las mismas proporciones que aquellas observadas en los parches donde el individuo se alimenta. Por el contrario, un individuo selectivo consume algunos o todos los ítems en diferentes proporciones que aquellas presentes en los sitios de forrajeo (Jaksic & Marone, 2007). Las características del nicho trófico de un animal y su comportamiento de forrajeo están directamente afectadas por la variación en la disponibilidad de recursos alimentarios en el ambiente (Churchfield, 1982; Martins *et al.*, 2006; Puig *et al.*, 2007).

Debido a que cada ambiente posee un patrón de disponibilidad de recursos característico, es esperable que la dieta de un individuo esté directamente relacionada con su hábitat y con la manera en que son utilizados los recursos alimentarios (Johnson, 1980; Carvalho *et*

al., 2009). Diversos estudios muestran que la omnivoría es una estrategia alimentaria que representa una ventaja en ambientes como las zonas áridas, donde la disponibilidad de alimento es a veces muy cambiante. Los omnívoros consumen tanto ítems animales como vegetales, esta flexibilidad permite que los individuos puedan usar diferentes recursos alimentarios cuando éstos son escasos (Meserve, 1981; Polis, 1991; Campos *et al.*, 2001). Los desiertos de Sudamérica comprenden gran parte del territorio y albergan una gran diversidad de pequeños mamíferos, principalmente roedores hystricognatos y sigmodontinos, y algunas especies de marsupiales didélfidos. En estos ambientes, la herbivoría es la estrategia que se encuentra mayormente representada, seguida por la omnivoría (Fox, 2011). En particular, los pequeños mamíferos presentan una estrategia omnívora con diferentes tendencias alimentarias hacia la folivoría, granivoría e insectivoría; siendo esta última una estrategia frecuente entre varias especies de pequeños marsupiales (Mares, 1980; Ojeda *et al.*, 2000; Campos *et al.*, 2001; Wilson & Mittermeier, 2015).

En Sudamérica, los marsupiales están representados por solo tres familias: Didelphidae, Microbiotheriidae y Caenolestidae (Gardner, 2008; Wilson & Mittermeier, 2015). La evolución de estos mamíferos, en términos de estrategia alimentaria, ha sido extraordinariamente conservativa en este continente ya que tanto las especies ancestrales como las actuales, presentan muy pocas variantes adaptativas a una omnivoría generalizada dentro del grupo (Tyndale-Biscoe, 2005). Una posible explicación es la competencia con herbívoros placentarios durante el Oligoceno. Este patrón es opuesto al que se observa en marsupiales australianos, donde han surgido varias especializaciones tróficas a lo largo de la historia evolutiva, tales como especies que se alimentan de miel, de hojas, de insectos, especies carnívoras, entre otras (Wilson & Mittermeier, 2015). Esta menor diversificación de los marsupiales neotropicales, también se observa en un rango de tamaños corporales más reducido, comparados con aquellos que habitan en Australia (Tyndale-Biscoe, 2005). Entre los marsupiales americanos, la familia Didelphidae es la más diversa y la mayoría de sus especies habitan en la porción sur del continente. Dentro de esta familia se encuentran las comúnmente llamadas comadrejas y comadrejas enanas (Tyndale-Biscoe, 2005; Gardner, 2008). En cuanto a las estrategias alimentarias, la omnivoría está presente en todas las especies pero existen variaciones o tendencias

diferentes. Ciertas especies presentan un alto porcentaje de artrópodos en sus dietas (por ejemplo: *Monodelphis dimidiata*, *Gracilinanus microtarsus*, *Micoureus demerarae*, *Thylamys elegans*, *Thylamys pallidior*), siendo éstas clasificadas como omnívoras-insectívoras (Busch & Kravetz, 1991; Sabat *et al.*, 1993; Martins *et al.*, 2006; Carvalho *et al.*, 2009; Albanese *et al.*, 2012). Por otro lado, algunas especies presentan tendencias hacia la frugivoría, entre ellas: *Caluromys philander* (Carvalho *et al.*, 2009). En términos generales se ha observado que las comadrejas de mayor tamaño son omnívoras, mientras que las comadrejas enanas presentan una tendencia a la insectivoría (Santori *et al.*, 1995). En todos los casos, las diferentes tendencias pueden estar relacionadas a las necesidades energéticas de la especie, que le permiten hacer frente a las adversidades climáticas y de disponibilidad de alimento de cada ambiente (Schoener, 1971).

Dentro de la familia Didelphidae, el género *Thylamys* comprende a las comadrejas enanas o marmosas. Estos marsupiales son principalmente insectívoros, presentan un patrón tricolor de pelaje, no tienen marsupio y tienen capacidad de almacenar grasas en la cola, probablemente como respuesta a ambientes muy estacionales (Solari, 2003; Braun *et al.*, 2010). Las especies de este género están restringidas a Sudamérica y la mayoría habita en la porción sur de esta región. Se encuentran en una gran variedad de ambientes tales como desiertos costeros, estepas arbustivas, matorrales, valles andinos, bosques xerófilos, bosques y selvas subtropicales y pastizales (Solari, 2003; Giarla *et al.*, 2010; Palma *et al.*, 2014). Los representantes del género *Thylamys* son unos de los pocos marsupiales que habitan en las zonas áridas de Sudamérica y en el Desierto del Monte. Particularmente, *Thylamys pallidior* se encuentra dentro del reducido grupo de pequeños mamíferos insectívoros presentes en esta provincia fitogeográfica (Mares *et al.*, 1985).

El Desierto del Monte Central se ubica en el oeste de Argentina y se caracteriza por una marcada heterogeneidad en la estructura de su vegetación y un clima fuertemente estacional. En consecuencia, la disponibilidad de recursos varía a lo largo del año (Abraham *et al.*, 2009). Predominan las plantas xerófilas y fisonómicamente se presenta como una combinación de dos tipos de vegetación: las estepas arbustivas y los bosques abiertos, principalmente compuestos por especies del género *Prosopis* (Bisigato *et al.*, 2009). El ensamble de pequeños mamíferos que compone el Desierto del Monte, generalmente está

constituido por una a cinco especies coexistentes (Rodríguez & Ojeda, 2013). La mayoría de los pequeños mamíferos son roedores sigmodontinos de los géneros *Akodon*, *Graomys*, *Calomys*, *Eligmodontia*, entre otros. En coexistencia con estos roedores se encuentra la única especie marsupial del Desierto del Monte, *Thylamys pallidior* (Ojeda *et al.*, 2000; Ojeda *et al.*, 2011).

Thylamys pallidior o marmosa pálida es la especie con la mayor distribución tanto latitudinal como altitudinal del género. Se extiende desde el suroeste de Perú, el norte de Chile y el suroeste de Bolivia, hacia el sur a lo largo de las laderas orientales de los Andes hasta 42°S de Argentina. El rango altitudinal comprende desde el nivel del mar hasta los 4500 m de altura (Braun *et al.*, 2010). En Argentina se encuentra principalmente en el Desierto del Monte, la Puna y la estepa



Figura 1: individuo adulto de *Thylamys pallidior*.

patagónica, aunque también hay registros en la región pampeana (Braun *et al.*, 2010; Stellatelli & Baladrón, 2015). Esta especie tiene una masa corporal de 20 g aproximadamente y presenta hábitos nocturnos y escansoriales, es decir, se desplaza tanto por el suelo como por el estrato arbóreo (Braun *et al.*, 2010; Albanese *et al.*, 2011; Albanese & Ojeda, 2012). Estudios previos sobre la dieta muestran que en el Desierto del Monte, *T. pallidior* se alimenta principalmente de insectos, los cuales representan aproximadamente el 70% de su dieta, mientras que el 30% restante está compuesto por plantas, las cuales han sido identificadas hasta el nivel de género y, en algunos casos, de especie (Albanese, 2010; Albanese *et al.*, 2012). Se ha observado que *T. pallidior* mantiene estas cantidades prácticamente constantes durante todo el año, a pesar de la fuerte variabilidad y estacionalidad del hábitat que ocupa (Albanese *et al.*, 2012), y de los cambios en diversidad y abundancia en la comunidad de artrópodos durante la estación seca y húmeda (Lagos, 2003). Es decir que en esta población de *T. pallidior*, el principal recurso alimentario no es constante a lo largo del año.

La heterogeneidad espacial en los recursos y su variación estacional, sumado al modo en que esta especie seleccione los alimentos, pueden tener importantes consecuencias en la dinámica poblacional (Ostfeld & Keesing, 2000). Se ha encontrado que la variación en la disponibilidad de alimento puede ser un factor que regule la reproducción en algunas especies de pequeños mamíferos. Se espera que en épocas de mayor abundancia de recursos, el éxito reproductivo sea mayor que en épocas de escasez (Bronson, 1989). Los estudios donde se analiza la estrategia alimentaria de una especie son necesarios para entender los procesos ecológicos en los que está envuelta, tal como su dinámica poblacional y la interacción con otras especies dentro de las comunidades (Carvalho *et al.*, 2009). En base a esto, es esperable preguntarse qué estrategias utiliza *Thylamys pallidior* para mantener aproximadamente constante el consumo de artrópodos entre estaciones, siendo que la disponibilidad de los distintos órdenes varía a lo largo del año. Además, es importante lograr entender cómo se ve afectado el nicho trófico y el comportamiento de selección de alimento de la especie, frente a los cambios estacionales en los recursos alimentarios que ofrece el Desierto del Monte. Esta información permite también conocer cuáles son los mecanismos de coexistencia con especies ecológicamente similares, dando lugar a una mejor comprensión de la comunidad de pequeños mamíferos que habita este ambiente.

En el presente trabajo se postula que a modo de mantener el consumo constante de artrópodos durante el año, *T. pallidior* estaría consumiendo distintos grupos de acuerdo a la disponibilidad en el ambiente. Hasta la fecha no existe un estudio en esta especie que compare simultáneamente la disponibilidad de presas (artrópodos) y el consumo que hace de las mismas. Por otro lado, no se han identificado los grupos de artrópodos de los que esta especie se alimenta a lo largo del año, aunque sí se ha descrito en detalle la composición vegetal de la dieta (Albanese, 2010; Albanese *et al.*, 2012). Esta información será de gran relevancia para comprender cómo *T. pallidior* utiliza los recursos que ofrece el hábitat que ocupa, ampliando el conocimiento de la ecología de esta especie. Esta información puede ser útil para predecir cómo puede verse afectada la dinámica poblacional ante posibles cambios ambientales, sean estos antrópicos o naturales.

Objetivos

1. Caracterizar y cuantificar la dieta de *Thylamys pallidior* tanto la composición de artrópodos como la de materia vegetal.
2. Describir la variación de la disponibilidad de plantas y artrópodos en relación al régimen de precipitaciones en el sitio de estudio.
3. Evaluar la dieta de *Thylamys pallidior* en función de la disponibilidad de alimento.
4. Determinar la existencia y analizar estacionalmente la selección de dieta de la especie.
5. Estimar la amplitud del nicho trófico y determinar si existe una variación estacional.

Hipótesis y predicciones

1. La disponibilidad de plantas y artrópodos, en términos de abundancia, varía a lo largo del año en función de las precipitaciones.

P1.1: Cuando hay mayor precipitación, la abundancia de plantas y artrópodos aumenta. Mientras que en épocas de escasez de lluvias, la disponibilidad de ambas fuentes de alimento disminuye.

2. En función de la disponibilidad de alimento, *Thylamys pallidior* presenta diferentes comportamientos de forrajeo en cada estación.

P2.1: Durante la época de menor disponibilidad de recursos alimentarios, *T. pallidior* será oportunista. Por lo tanto, consumirá los ítems en proporciones similares a las que se observan en el ambiente.

P2.2: Durante la época de mayor disponibilidad de recursos alimentarios, *T. pallidior* será selectivo. Por lo tanto, consumirá ciertos ítems en proporciones diferentes a aquellas disponibles.

3. La amplitud del nicho trófico varía estacionalmente en función de la disponibilidad de recursos.

P3.1: La amplitud de nicho trófico será mayor cuando la disponibilidad de recursos sea baja.

P3.1: La amplitud de nicho trófico será menor en épocas donde la disponibilidad de recursos sea alta.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El sitio de estudio donde fue llevado a cabo el trabajo se encuentra en la Reserva de Biósfera Ñacuñán (34°03'S, 67°58'O), departamento de Santa Rosa, provincia de Mendoza. La reserva está localizada en la región central del Desierto del Monte y presenta una superficie de 12.300 hectáreas (Ojeda *et al.*, 1998). El clima es árido y fuertemente estacional. Las precipitaciones varían a lo largo del año, siendo máximas durante la estación húmeda (noviembre-abril) y mínimas en la estación seca (mayo-octubre). La temperatura media anual varía entre los 10°C y los 26°C (Figura 2). Durante el verano las temperaturas máximas pueden superar los 40°C, mientras que en invierno las mínimas llegan a valores menores a 0°C. (Ojeda *et al.*, 1998). Esta reserva constituye un sitio de referencia para desarrollar investigaciones en el área de ecología, ya que allí han sido realizados la mayoría de los estudios sobre mamíferos del Desierto del Monte (Ojeda *et al.*, 1998; Campos *et al.*, 2001; Taraborelli *et al.*, 2003; Corbalán & Ojeda, 2004; Tabeni *et al.*, 2005; Albanese *et al.*, 2011; Ojeda *et al.*, 2011; Cuevas *et al.*, 2012; Campos *et al.*, 2017).

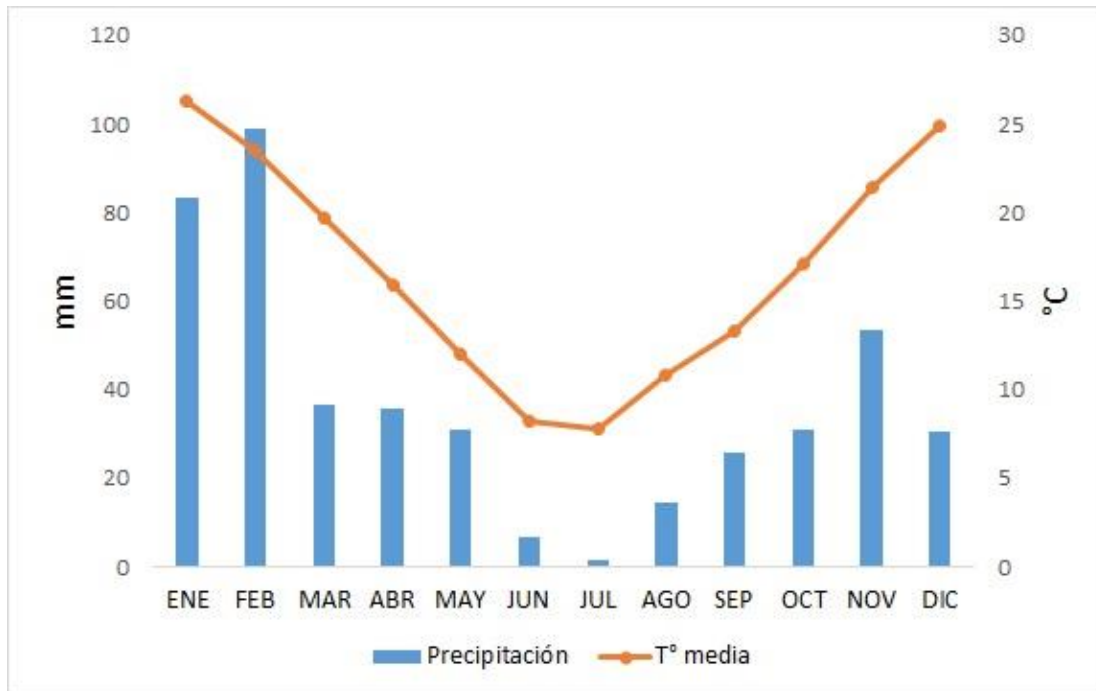


Figura 2: precipitación media mensual (mm) y temperatura media mensual (°C) del periodo 2012-2016, en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, departamento de Santa Rosa, provincia de Mendoza, Argentina.

En la reserva existen tres ambientes principales: el algarrobal formado por un bosque abierto de *Prosopis flexuosa*, el jarillal con arbustales de *Larrea cuneifolia*, y los médanos conformados por cordones de dunas de suelo blando y suelto (Estrella *et al.*, 2001; Rossi, 2004). En el ensamble de pequeños mamíferos, además de *T. pallidior*, coexisten cuatro especies de roedores sigmodontinos: *Calomys musculinus*, *Graomys griseoflavus*, *Eligmodontia typus* y *Akodon dolores* (Corbalán & Ojeda, 2004; Tabeni *et al.*, 2005; Ojeda *et al.*, 2011). Los muestreos de *T. pallidior* en este estudio fueron realizados en tres sitios ubicados en el algarrobal y tres en los médanos (Figura 3). Estos dos ambientes fueron elegidos en base a los estudios poblacionales de esta especie que se han realizado desde el año 2005 hasta la actualidad (Albanese, 2010).

Obtención de muestras

La dieta de *T. pallidior* fue estudiada mediante el análisis de heces de individuos capturados en el sitio de estudio. Durante el año 2016 se realizaron dos campañas en los meses de marzo (n=16) y julio (n=3). Para aumentar el tamaño muestral, se incorporaron

muestras de la estación húmeda: febrero-abril y diciembre de 2014 (n=16); y muestras de la estación seca: período mayo-septiembre de 2012 (n=8) y agosto de 2014 (n=6), dando un total de 49 muestras (Estación Húmeda n=32, Estación Seca n=17). Dada la gran estacionalidad de este ambiente, las muestras fueron tomadas en estos períodos de manera tal que la misma quede representada.

En cada campaña se colocaron durante tres noches consecutivas 25 trampas tipo Sherman a lo largo de una transecta en cada uno de los tres sitios en algarrobales y tres en los médanos, es decir, 75 trampas en cada ambiente. En el algarrobal las tres transectas estaban separadas entre sí por un mínimo de 500 m, mientras que en los médanos la distancia mínima entre transectas era de 150 m. Las trampas fueron cebadas con una mezcla de manzana, avena y manteca de maní, y revisadas todas las mañanas. Todos los individuos de *T. pallidior* capturados fueron pesados, medidos y marcados. Para cada ejemplar, se colectaron todas las heces frescas que se encontraron dentro de la trampa y aquellas defecadas por el animal durante la manipulación. Una vez finalizado el procedimiento, los animales fueron liberados en los respectivos puntos de captura. Las muestras obtenidas fueron extraídas del sitio de estudio con un permiso emitido por la Dirección de Recursos Naturales Renovables de la provincia de Mendoza (Resolución N° 1015/16).

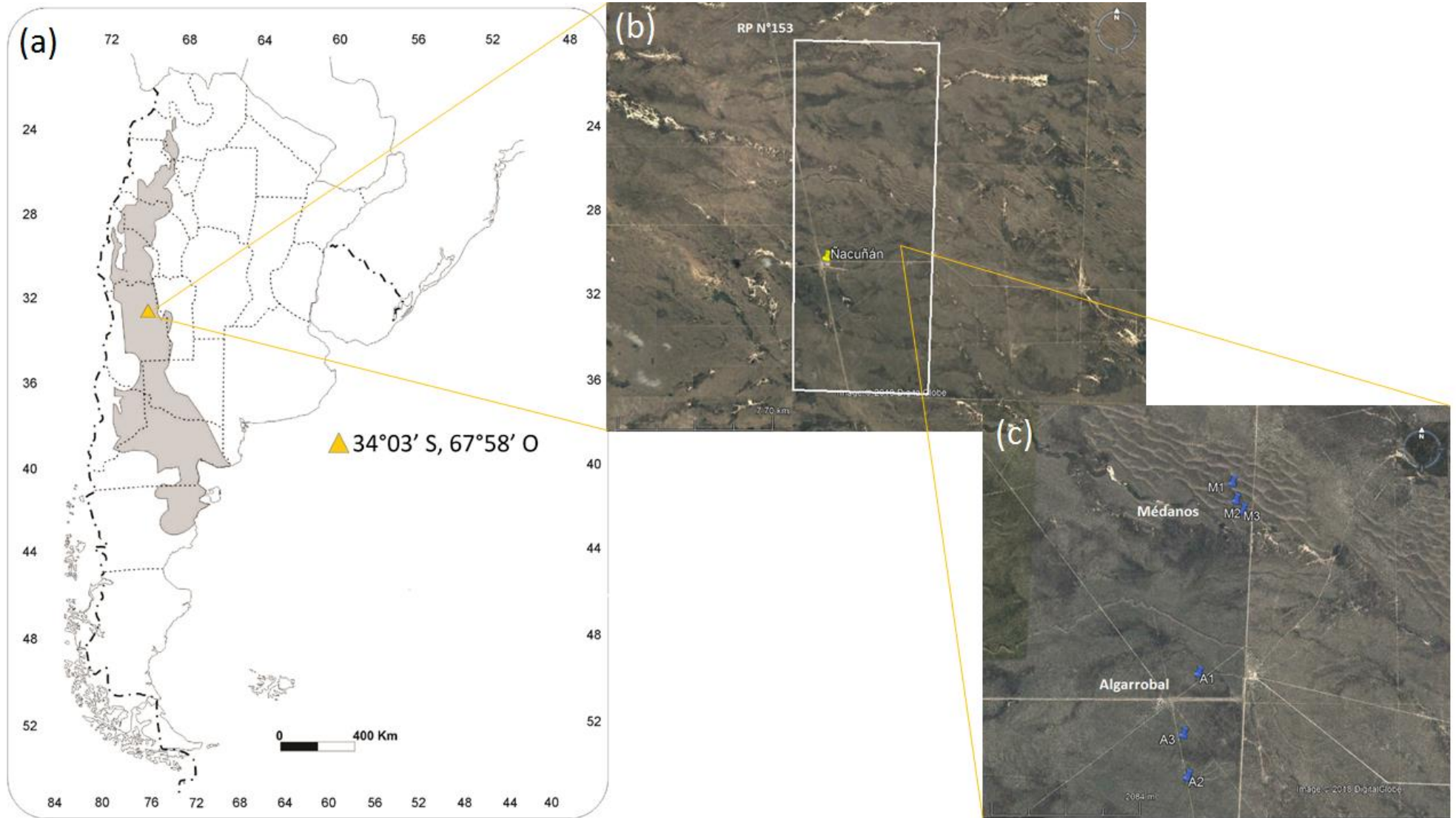


Figura 3: (a) ubicación de la Reserva de Biosfera Ñacuñán (triángulo naranja), departamento de Santa Rosa, provincia de Mendoza, Argentina, en el Desierto del Monte (región gris). (b) Límites de la Reserva y (c) sitios de muestreo dentro de la Reserva (marcas azules).

Muestras de referencia de artrópodos

Debido a que este trabajo incluye el primer análisis del contenido de artrópodos en la dieta de *Thylamys pallidior*, se realizaron muestras de referencias para facilitar la identificación de los diferentes órdenes a través de los fragmentos encontrados en las heces. Por esta razón, se realizó una campaña en diciembre de 2015 y otra en diciembre de 2016, con el fin de realizar ensayos con animales mantenidos en cautiverio para obtener dichas muestras de referencia.

Los animales capturados fueron alimentados durante al menos un día con alimento balanceado para gatos y manzana, con el objetivo de eliminar los restos de artrópodos consumidos antes del ensayo (periodo de purga). Dado que esta especie es nocturna, cada noche se colectaron diferentes órdenes de artrópodos en la Reserva y los mismos fueron ofrecidos a cada animal luego del periodo de purga. Cada mañana se colectaron las heces correspondientes a la noche anterior y fueron etiquetadas según correspondía. En el Laboratorio de Entomología del Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas (IADIZA-CONICET), se analizaron las muestras obtenidas mediante lupa (Leica S6D) y se tomaron fotografías de los fragmentos que servían de diagnóstico para identificar cada grupo de artrópodos. La identificación de los fragmentos se realizó consultando bibliografía (Borror *et al.*, 1976), con ayuda de entomólogos del laboratorio y observando ejemplares completos obtenidos con pitfall o trampas de caída colocadas en el sitio de estudio (ver Disponibilidad estacional de artrópodos y plantas en el ambiente). Mediante estos ensayos, se obtuvieron muestras de referencia de coleópteros, lepidópteros adultos y larvas, ortópteros y escorpiones, los cuales fueron observados frecuentemente en el sitio de estudio (Apéndice-Sección 1).

Descripción general de la dieta

Para llevar a cabo la descripción de la dieta de *T. pallidior* se realizó un análisis para la identificación de los ítems vegetales y otro para los artrópodos debido a que la metodología de identificación fue diferente. Las muestras del mismo individuo que contenían más de una hez fueron repartidas entre estos dos análisis, mientras que aquellas que contenían

sólo una fueron utilizadas para la descripción del contenido de artrópodos. Los análisis fueron realizados en el Laboratorio de Fauna del IADIZA.

El material vegetal fue identificado mediante la técnica microhistológica (Dacar & Giagnnoni, 2001), cuyo primer paso consistió en colocar las heces en una solución de macerado con bicarbonato de sodio disuelto en agua. Esto permitió que las heces se disgreguen sin afectar las estructuras que, a nivel histológico, permiten identificar el género y/o especie de la planta en cuestión. Las muestras permanecieron en la solución de macerado durante un mínimo de 36 horas, luego fueron enjuagadas con agua corriente, tamizadas mediante una tela metálica, y finalmente se montó un preparado microscópico por muestra. En cada uno de estos preparados se analizaron sistemáticamente 50 campos microscópicos con un aumento de 400x. Para cada muestra (o preparado) se registró el número de campos en los cuales se observó artrópodos y cada especie vegetal. La identificación de las especies vegetales se realizó a través de epidermis de hojas, tallos, tegumentos de semillas, frutos, tejidos de raíces y bulbos (Dacar & Giagnnoni, 2001). Todos los ítems fueron identificados con ayuda de preparados de referencia.

Para obtener las proporciones generales de artrópodos y material vegetal que componen la dieta se obtuvo la **frecuencia de ocurrencia relativa** de los diferentes ítems en cada muestra, calculada como el número de campos microscópicos en los cuales aparece cada categoría de ítem alimentario, dividido el número total de campos observados. Luego se calculó el **porcentaje de consumo medio** de cada categoría como el promedio de las frecuencias de ocurrencias relativas multiplicado por 100 (Albanese, 2010). Las especies vegetales identificadas fueron clasificadas según su forma de vida en herbáceas, gramíneas, sub-arbustos (altura menor a 1 m), arbustos y árboles. Para cada muestra, la frecuencia de ocurrencia relativa de cada categoría fue calculada como el número de campos en los cuales ocurre cada una sobre el número total de campos que contenían material vegetal. Por último, para cada forma de vida se calculó el porcentaje de consumo medio como se mencionó anteriormente.

Para conocer la composición de artrópodos en la dieta, las heces fueron almacenadas en alcohol 70% hasta su análisis (Dickman & Huang, 1988; Trites & Joy, 2005). Cada muestra

fue colocada en una caja de petri con agua para disgregarla y separar los fragmentos correspondientes a artrópodos. Mediante una lupa Nikon con aumento 10x-50x se identificaron los órdenes, teniendo en cuenta las muestras de referencia, ejemplares completos y bibliografía con esquemas de los fragmentos que son frecuentemente encontrados en heces (Shiel *et al.*, 1997). Debido a que los fragmentos eran pequeños, no fue posible contabilizar el número de individuos consumidos por grupo taxonómico. En consecuencia, se registró en cada muestra la ocurrencia de los distintos órdenes identificados, por lo que los datos corresponden a un análisis de presencia-ausencia (Aguar & Antonini, 2008; Zapata *et al.*, 2013). Para la descripción del contenido de artrópodos se calculó el **porcentaje de consumo** de cada grupo, esto es el número de ocurrencias de un orden en las muestras en relación al total de ocurrencias de todos los órdenes, multiplicado por 100 (Churchfield *et al.*, 1999).

Disponibilidad estacional de artrópodos y plantas en el ambiente

Debido a la existencia de una estacionalidad climática (estación húmeda y seca), se describió la relación entre la abundancia total de artrópodos y plantas y la precipitación acumulada en los períodos estudiados. Dado que los datos de disponibilidad corresponden a diferentes años y por lo tanto a diferentes estaciones, se consideraron registros de precipitación acumulada de la estación húmeda (noviembre-abril) 2013-2014 (EH 1), estación seca (mayo-octubre) 2014 (ES 1), estación húmeda 2015-2016 (EH 2) y estación seca 2016 (ES 2). Esta información fue obtenida a partir de la página web del Laboratorio de Desertificación y Ordenamiento Territorial del IADIZA (https://www.mendoza-conicet.gob.ar/ladyot/red_iadiza/index.htm), donde se encuentran los datos de la estación meteorológica ubicada en la Reserva de Biósfera Ñacuñán.

Para estimar la disponibilidad de alimento en el ambiente se analizaron los artrópodos epigeos y vegetación en cada una de las estaciones mencionadas. La disponibilidad de artrópodos fue estimada mediante trampas de caída (Millar *et al.*, 2000). En la campaña realizada en julio de 2016 (ES 2) se colocaron cuatro trampas en 12 sitios (6 dentro del algarrobal y 6 en los médanos), es decir, 48 pitfalls en cada muestreo. Por cuestiones de logística, durante la campaña realizada en marzo de 2016 (EH 2) se colocaron cuatro

trampas en ocho sitios dentro del algarrobal, es decir, 32 pitfall en total. Para lograr una mejor estimación de la abundancia de artrópodos en el ambiente, se incorporaron datos obtenidos de trampas de años previos al estudio, correspondientes a los meses de abril (EH 1) y agosto de 2014 (ES 1). Al igual que con las muestras de heces, los meses elegidos para medir disponibilidad representan la estacionalidad del sitio de estudio. Las trampas de caída consistieron en tarros plásticos de 250 ml que fueron llenados con agua y una gota de detergente para romper la tensión superficial y evitar que los artrópodos floten y escapen (Woodcock, 2005). Luego de tres noches consecutivas, las trampas fueron retiradas, limpiadas y conservadas en alcohol 70%. Las pitfall fueron extraídas del sitio de estudio con un permiso emitido por la Dirección de Recursos Naturales Renovables de la provincia de Mendoza (Resolución N° 1015/16).

El análisis de las pitfall consistió en la identificación de los distintos órdenes de artrópodos encontrados siguiendo a Borror *et al.*, 1976. Para cada una de las trampas se contabilizó el número de individuos por orden, se calculó un índice de abundancia total, la riqueza a nivel de orden y la diversidad mediante el índice de Shannon [$H' = -\sum p_i \ln p_i$], donde p_i es la proporción de individuos correspondientes al orden i . Por último, se estimó la abundancia relativa media de cada orden, el índice de abundancia total, riqueza y diversidad para todos los sitios en cada estación. En estos análisis sólo fueron tenidos en cuenta aquellos grupos que contenían individuos mayores a los 3 mm y por ser considerados presas potenciales para *Thylamys pallidior*. Las hormigas fueron excluidas del análisis general debido a que su comportamiento colonial podría generar un sesgo en la abundancia total de artrópodos (Turner & Foster, 2009; Sassi *et al.*, 2016).

La disponibilidad de plantas en el ambiente fue estimada mediante el método de Point Quadrat modificado (Passera *et al.*, 1983). Se aplicó el método con una transecta de 50 metros por sitio, es decir, seis transectas en total. Se tuvieron en cuenta 100 puntos en cada transecta y se identificaron las especies vegetales en cada uno de estos puntos. Fueron considerados muestreos realizados durante abril (EH 1) y agosto (ES 1) de 2014, diciembre 2015 (EH 2) y julio de 2016 (ES 2), coincidentes con las épocas donde se muestrearon los artrópodos epígeos. Al igual que para los análisis de dieta, las especies identificadas fueron clasificadas según su forma de vida en herbáceas, gramíneas, sub-arbustos, arbustos y

árboles. Se calculó la cobertura de cada forma de vida como el número de puntos en la transecta que las contenían, cobertura total, riqueza y diversidad para cada uno de los muestreos considerados. En este caso, el índice de Shannon fue calculado a partir de las proporciones de cobertura de cada especie identificada y la riqueza como número de especies identificadas.

Para analizar si existen diferencias en la abundancia, riqueza y diversidad de recursos entre las diferentes estaciones (húmeda y seca) y años (2014 y 2016, o bien años 1 y 2 respectivamente), se realizaron los análisis estadísticos con el programa InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2017) considerando la abundancia (órdenes de artrópodos) o cobertura (forma de vida en plantas) de cada categoría, abundancia o cobertura total, riqueza y diversidad como variables respuesta. En el caso de las plantas se realizó un ANOVA de dos factores (estación y período, interacción Estación*Periodo) con comparaciones mediante test de Tukey. La cobertura total, la riqueza y la diversidad cumplían con los supuestos de normalidad, mientras que las coberturas de cada forma de vida, consideradas como proporciones, fueron transformadas con el arcoseno de la raíz cuadrada para cumplirlos (Zar, 2005). En cuanto al análisis de disponibilidad de artrópodos, la riqueza y diversidad presentaron distribución normal. La abundancia total fue transformada a $\log_{10}(\text{Ab total})$, por lo que, junto con riqueza y diversidad, fueron analizadas mediante un ANOVA con comparación mediante test de Tukey (Zar, 2005). Debido a que la transformación \log_{10} no funcionó para que la abundancia de cada orden de artrópodos cumpla con los supuestos de normalidad, se realizó un análisis de la varianza no paramétrica Kruskal-Wallis con comparación de a pares según Conover (1999). En el caso de ortrópteros, los resultados del Kruskal-Wallis fueron incongruentes debido a que el análisis mostró una diferencia significativa entre las medias pero la comparación de a pares no detectó qué estaciones eran las diferentes. Dado que teniendo en cuenta los valores de las medias se puede visualizar la diferencia entre ellas, se realizó un análisis de Mann-Whitney para comparar todas las estaciones entre sí.

Composición estacional de la dieta en función de la disponibilidad de alimento

Se llevó a cabo un análisis detallado del consumo estacional de diferentes categorías de artrópodos y plantas según épocas con diferente disponibilidad de estos recursos en el

ambiente. En el caso de artrópodos, se realizó una prueba de Chi-cuadrado con las frecuencias de ocurrencias (número de ocurrencias observadas) de cada orden para buscar diferencias significativas en el consumo estacional. Debido a que la cantidad de muestras analizadas era distinta para cada estación, para calcular la frecuencia esperada se tuvo en cuenta la proporción de cada categoría de artrópodos para el periodo estudiado. Por otro lado, los datos de consumo de plantas no presentaron distribución normal, por lo que se realizó un análisis Mann-Whitney con el programa InfoStat para buscar diferencias significativas entre las proporciones medias de consumo observadas en la EH 1 y en la EH 2.

Selección de ítems alimentarios

Para evaluar si *T. pallidior* presenta un comportamiento de forrajeo selectivo u oportunista, se estimó el índice de selectividad (w_i) según Manly *et al.* 2002. El índice fue calculado para cada estación para plantas y artrópodos por separado, ya que los datos de consumo provienen de análisis diferentes. Debido a que se comparan las proporciones de consumo de cada categoría alimentaria con las proporciones de disponibilidad de las mismas en el ambiente, no se pudo calcular el índice para plantas en la estación seca, ya que las únicas muestras disponibles corresponden al año 2012 y no existen datos de disponibilidad para ese año. Para cada categoría alimentaria, las proporciones de consumo y de disponibilidad fueron calculadas como el número de ocurrencias de esa categoría dividido el número total de ocurrencias de todas las categorías. En el caso de la disponibilidad de artrópodos, se tuvieron en cuenta todas las categorías que se encuentran en el ambiente, incluso aquellas que no fueron registradas en la dieta. Por otro lado, cuando una categoría aparecía en la dieta pero no en el ambiente, se consideró una proporción de disponibilidad mínima de 0,01 a fin de poder realizar los cálculos (Evans *et al.*, 2006).

Para cada índice de selección se construyeron intervalos de confianza del 95% (IC) a partir del error estándar (SE) del índice. Se aplicó la corrección de Bonferroni teniendo en cuenta todas las categorías disponibles, incluidas las que no fueron encontradas en la dieta. Debido a que mientras más intervalos simultáneos sean construidos mayor es la probabilidad de que los mismos no incluyan valores reales de la población, la corrección de Bonferroni ajusta

el nivel de confianza para cada intervalo individual, de manera que el nivel de confianza simultáneo resultante sea igual al valor que se ha especificado (Manly *et al.*, 2002). Cuando el IC es mayor que 1, entonces *T. pallidior* selecciona ese ítem, es decir, consume esa categoría en mayor proporción que aquella presente en el ambiente. Si el IC es menor que 1, *T. pallidior* evita ese ítem, es decir que, lo consume en proporciones menores a las encontradas en el ambiente. Por último, si el IC contiene al 1, el ítem es consumido en las mismas proporciones que las disponibles en el ambiente (Manly *et al.*, 2002). Las fórmulas correspondientes al índice (w_i), error estándar (SE), intervalos de confianza (IC) y corrección de Bonferroni, se encuentran detalladas en el Apéndice-Sección 2.

Amplitud de nicho trófico

La amplitud del nicho trófico de *Thylamys pallidior* fue calculada mediante el índice de Levins estandarizado (B_A), el cual tiene en cuenta las proporciones de consumo de todas las categorías encontradas en la dieta. Este índice toma valores entre 0 y 1, lo que permite comparar varios índices entre sí (Krebs, 2014). La amplitud de nicho se calculó para cada estación para plantas y artrópodos por separado. La fórmula correspondiente del índice de Levins estandarizado se encuentra detallada en el Apéndice-Sección 3.

RESULTADOS

Descripción general de la dieta

En base a los resultados del análisis microhistológico de las muestras se pudo obtener una descripción general de la composición de la dieta de *Thylamys pallidior*. El 70% de la dieta corresponde a artrópodos y el 30% a material vegetal.

Composición vegetal

Se analizaron muestras de heces de 39 individuos mediante la técnica microhistológica y se determinó que, entre las diferentes estructuras vegetales, las hojas fueron predominantes en la composición vegetal de la dieta (porcentaje medio \pm D.E.= $89,9 \pm 0,19\%$), aunque también se encontraron frutos de *Lycium* sp. y *Descurainia* sp. ($9,3 \pm 0,19\%$), vainas de *Prosopis flexuosa* ($0,1 \pm 0,004\%$) y semillas de gramíneas ($0,6 \pm 0,03\%$). Las 10 muestras restantes sólo fueron utilizadas para el análisis del contenido de artrópodos, debido a que contenían muy poco material.

Dado que las hojas representan casi un 90% de la materia vegetal encontrada en las muestras, se realizó un análisis detallado de esta categoría. Los géneros y/o especies identificadas fueron clasificadas según su forma de vida: *Prosopis flexuosa* (58,9%) y *Geofroea decorticans* (0,4%) (árboles), *Larrea* sp. (11,6%) y *Capparis atamisquea* (8,3%) (arbustos), *Lycium* sp. (14,7%) y *Junelia* sp. (0,2%) (sub-arbustos), *Descurainia* sp. (0,3%), *Chenopodium* sp. (1%), y *Sphaeralcea* sp. (1,7%) (herbáceas), y *Setaria* sp. (1%) y *Chloris* sp. (1,7%) (gramíneas). El mayor porcentaje de hojas consumidas por *T. pallidior* correspondió a árboles, principalmente de *P. flexuosa* (Figura 4).

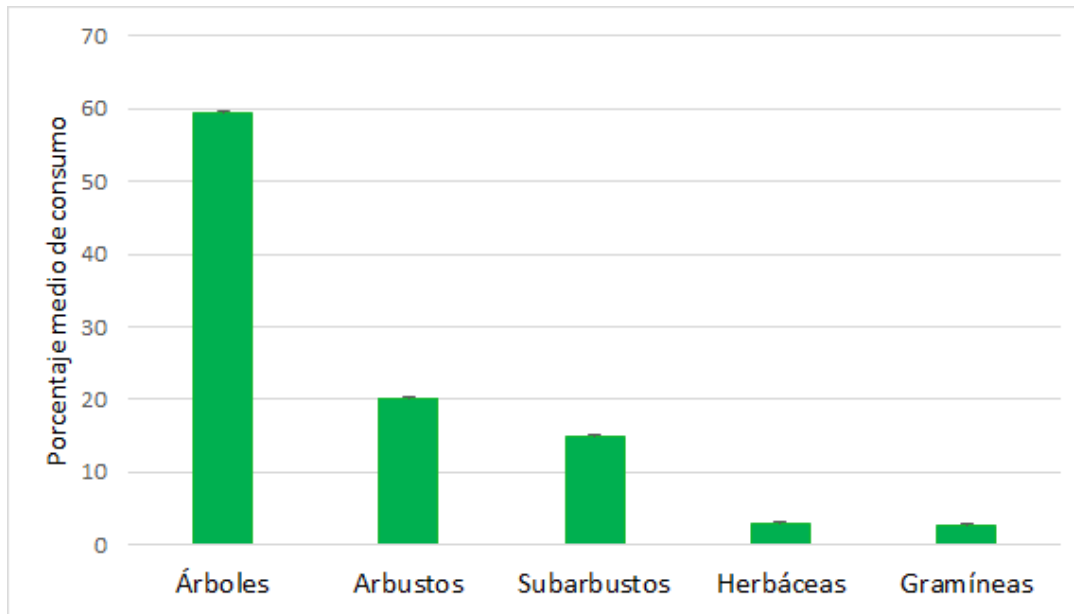


Figura 4: porcentaje medio de consumo (media + desvío estándar) de hojas en heces de *Thylamys pallidior* obtenidas en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina.

Composición de artrópodos

En total se analizaron muestras de heces de 49 individuos de *Thylamys pallidior*, en las cuales se lograron identificar ocho órdenes y una familia de artrópodos (Apéndice-Sección 4). Si bien en algunas muestras se encontraron fragmentos no identificados (N.I.), el porcentaje de la dieta que corresponde a los órdenes reconocidos en este estudio fue alto (88,4%). En el caso de los coleópteros y lepidópteros se encontraron fragmentos de individuos adultos y larvas. Las larvas de lepidópteros fue la categoría más consumida (18,9%). El orden Lepidoptera es el que se encuentra en mayor porcentaje, ya que teniendo en cuenta adultos y larvas en conjunto conforman un 28,4% de la dieta. Otras categorías consumidas en altos porcentajes fueron: coleópteros (13,6%), arañas (12,6%), ortópteros (12,1%) y formícidos (12,1%). Otros órdenes como los dípteros y los solífugos fueron consumidos en menor porcentaje (0,5% y 1%, respectivamente), probablemente como resultado de un consumo esporádico (Figura 5).

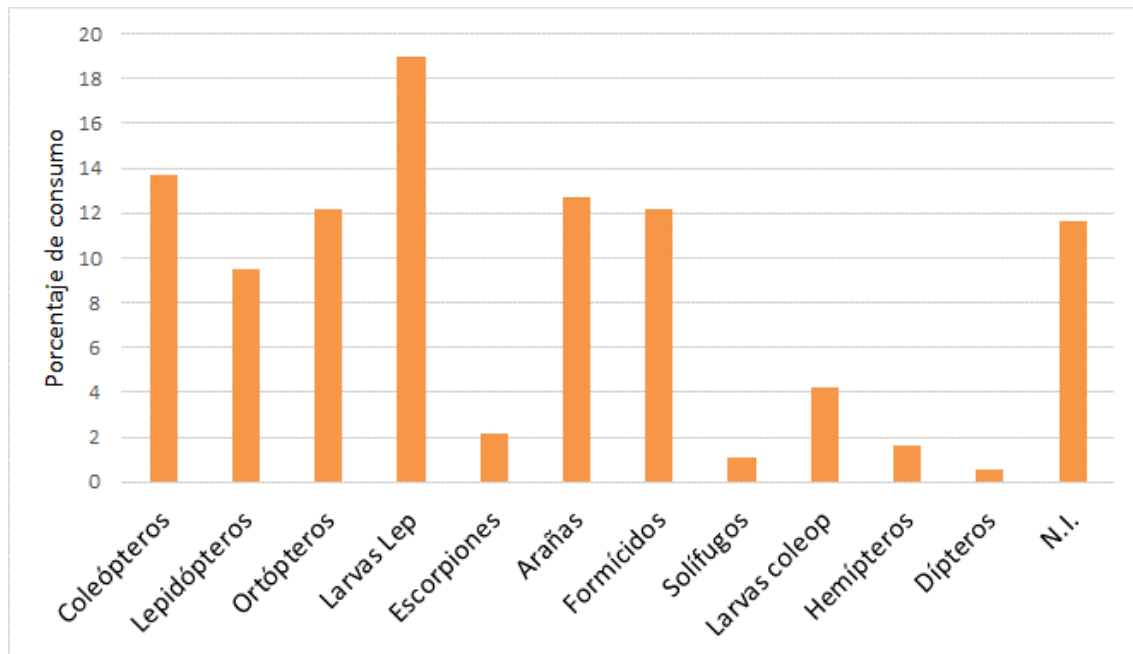


Figura 5: porcentaje de consumo de diferentes grupos de artrópodos en la dieta de *Thylamys pallidior*. “N.I.”: fragmentos no identificados.

Disponibilidad estacional de plantas y artrópodos en el ambiente

Los registros de precipitación acumulada de la estación meteorológica ubicada en la Reserva Ñacuñán, mostraron que en términos generales, el año 2016 (año 2) fue más húmedo que el 2014 (año 1), con precipitaciones acumuladas de 714,5 mm y 395,4 mm, respectivamente (Precipitación media anual 1973-2012: 328,77 mm). La precipitación acumulada de la EH 2 fue 1,5 veces mayor que la EH 1 (598 mm y 388,8 mm, respectivamente), mientras que en la ES 2 fue cuatro veces mayor que en la ES 1 (210,1 mm y 43,8 mm, respectivamente). Por otro lado, las lluvias registradas en la EH 2 y ES 2 fueron más del doble que la media histórica para cada estación (Período 1973-2012: 256,4 mm para la estación húmeda y 72,35 mm para la estación seca). Es decir que el año 2016 fue atípico con respecto a las precipitaciones en relación a los últimos 39 años (Figura 6).

En cuanto a la disponibilidad de plantas en el ambiente, la cobertura total presentó diferencias significativas entre el año 2014 (cobertura media total \pm error estándar= 162,67 \pm 16,38) y el año 2016, siendo mayor en este último (268,33 \pm 16,38; $F=20,81$; $gl=1$; $p<0,001$), mientras que entre estaciones (seca y húmeda) no hubieron diferencias significativas (EH= 214,83 \pm 16,38; ES= 216,17 \pm 16,38; $F=3,3 \times 10^{-3}$; $gl=1$; $p=0,95$). Sin

embargo, en cada uno de los años no hubo diferencia estacional en la cobertura total de plantas (Año*Estación: $F=1,87$; $gl=1$; $p=0,19$; Figura 6). En relación a las precipitaciones, en el año 1 se observó alta precipitación y cobertura total de plantas en la estación húmeda, mientras que en la estación seca hubo baja precipitación y cobertura de plantas. En el año 2, tanto en la estación húmeda como la seca se registraron altas precipitaciones y cobertura vegetal (Figura 6).

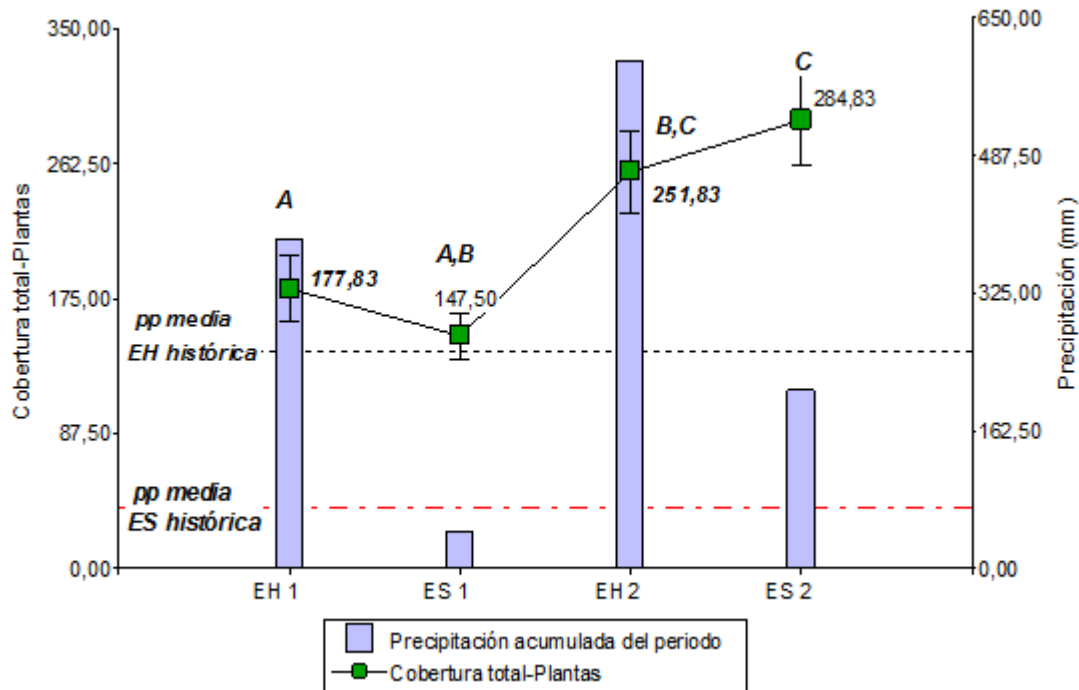


Figura 6: precipitación acumulada (barras) y cobertura total media de plantas \pm error estándar (cuadros verdes) en la estación húmeda 2013-2014 (EH 1), estación seca 2014 (ES 1), estación húmeda 2015-2016 (EH 2) y estación seca 2016 (ES 2), en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina. Las líneas punteadas representan la precipitación media histórica de la estación húmeda (EH-negro) y de la estación seca (ES-rojo) en el período 1973-2012. Las letras diferentes representan diferencias significativas en la cobertura total ($p<0,05$).

La cobertura de cada forma de vida de plantas no presentó diferencias significativas entre años ni entre estaciones, a excepción de las herbáceas cuya cobertura tuvo una diferencia significativa entre años, siendo mayor en el año 2 (cobertura \pm error estándar; Año 1= $0,16 \pm 0,03$; Año 2= $0,47 \pm 0,03$; $F=68,58$; $gl=1$; $p<0,001$). En la Figura 7 se muestra la variación de la cobertura de cada forma de vida entre las estaciones consideradas. En cuanto a la riqueza y diversidad, no se encontraron diferencias significativas entre años ni entre estaciones (Figura 8).

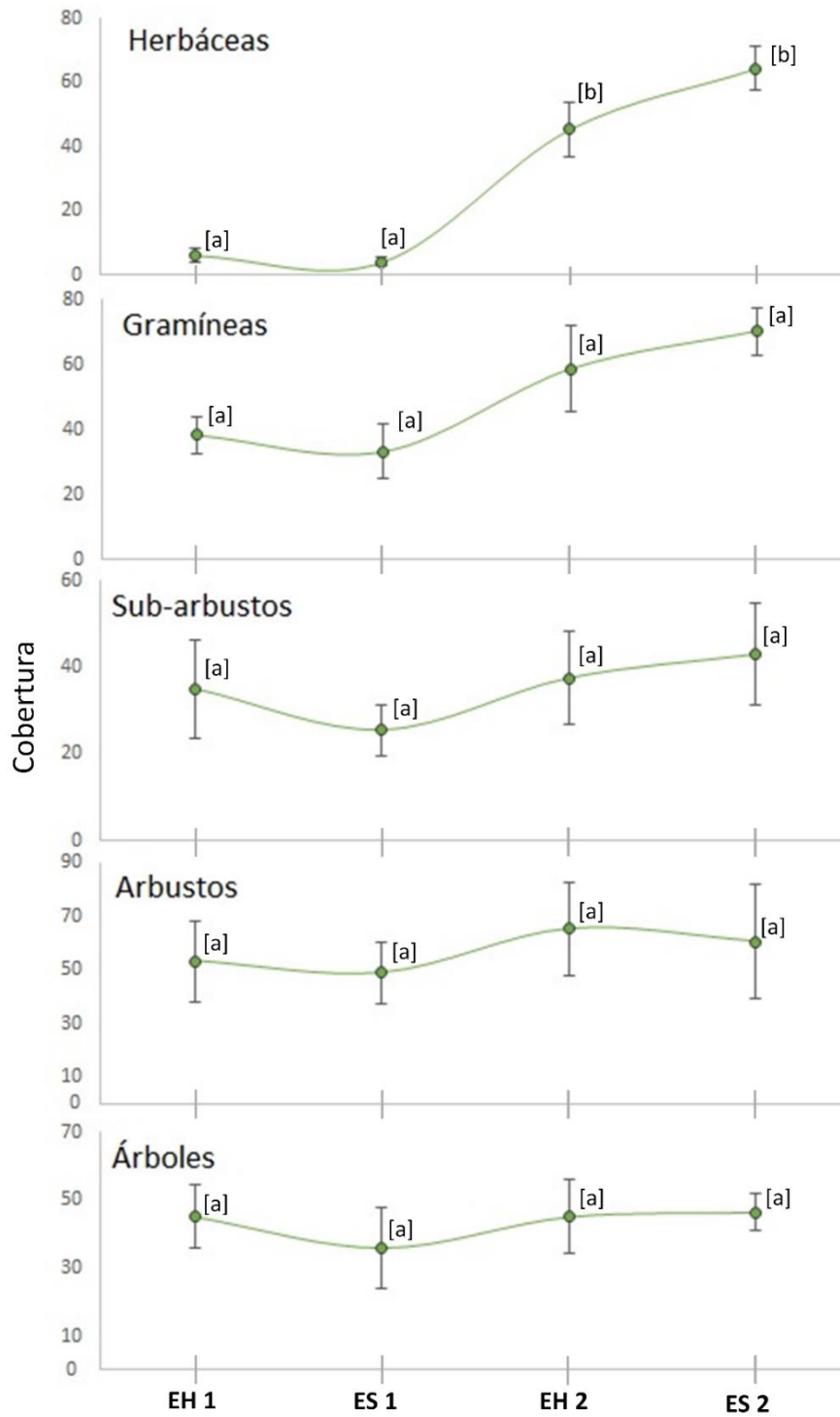


Figura 7: cobertura de cada forma de vida en la estación húmeda 2013-2014 (EH 1), estación seca 2014 (ES 1), estación húmeda 2015-2016 (EH 2) y estación seca 2016 (ES 2), en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina. Las letras diferentes representan diferencias significativas ($p < 0,05$).

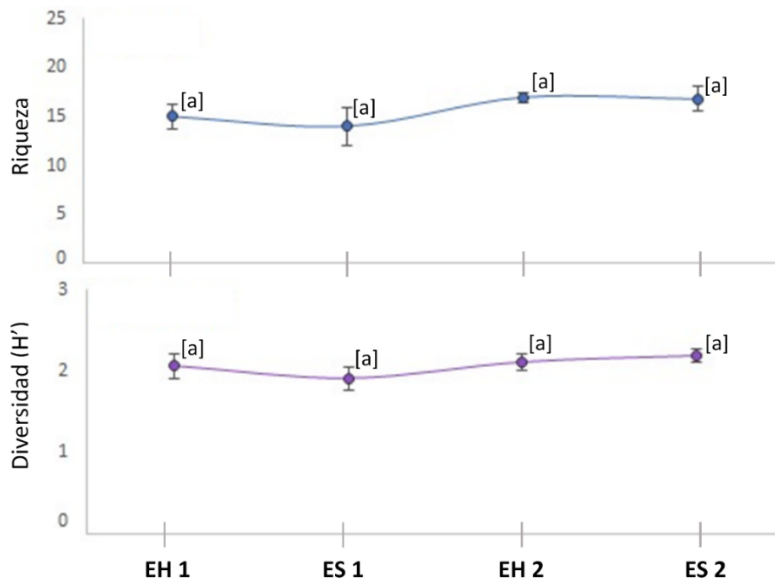


Figura 8: riqueza y diversidad de plantas en la estación húmeda 2013-2014 (EH 1), estación seca 2014 (ES 1), estación húmeda 2015-2016 (EH 2) y estación seca 2016 (ES 2), en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina. Las letras diferentes representan diferencias significativas ($p < 0,05$).

En cuanto a artrópodos, se analizaron en total 169 pitfalls: 43 de la EH 1, 31 de la EH 2, 48 de la ES 1 y 47 de la ES 2. Los órdenes considerados para el análisis fueron: coleópteros adultos y larvas, ortópteros, lepidópteros adultos y larvas, escorpiones, arañas, solífugos, hemípteros, homópteros e himenópteros (sin hormigas). Con respecto a la abundancia total de artrópodos, la misma fue significativamente mayor en el año 1 ($F=11,3$; $gl=1$; $p=0,002$) y, en particular, en la EH 1 con respecto al resto de las estaciones ($F=13,27$; $gl=1$; $p < 0,001$; Figura 9). En la EH 1 se registraron altas precipitaciones y abundancia total de artrópodos. En ambas estaciones secas hubo un descenso en las precipitaciones y en la cantidad de artrópodos en el ambiente, en relación a la estación húmeda previa. Por último, en la EH 2 (2015-2016) la abundancia de artrópodos fue la más baja del periodo estudiado, mientras que la precipitación acumulada fue la mayor observada (Figura 9).

La riqueza de artrópodos fue significativamente mayor en el año 1 (riqueza \pm error estándar; Año 1_[A] = $3,13 \pm 0,14$; Año 2_[B] = $2,56 \pm 0,16$; $F=7,34$; $gl=1$; $p=0,009$) y en la estación húmeda (ES_[b] = $2,53 \pm 0,14$; EH_[a] = $3,16 \pm 0,16$; $F=9,04$; $gl=1$; $p=0,004$). Si bien la riqueza de la EH 1 presentó un valor más alto que en las demás estaciones, la diferencia con las mismas fue marginalmente significativa (EH 1 = $3,63 \pm 0,2$; ES 1 = $2,63 \pm 0,2$; EH 2 = $2,69 \pm 0,24$; ES 2 =

2,43 ± 0,2; F=3,18; gl=1; p=0,08). La diversidad presentó diferencias significativas entre estaciones (diversidad ± error estándar; EH= 0,82 ± 0,06; ES= 0,65 ± 0,05; F=4,48; gl=1; p=0,04). La variación de riqueza y diversidad de artrópodos en las diferentes estaciones se muestra en la Figura 10.

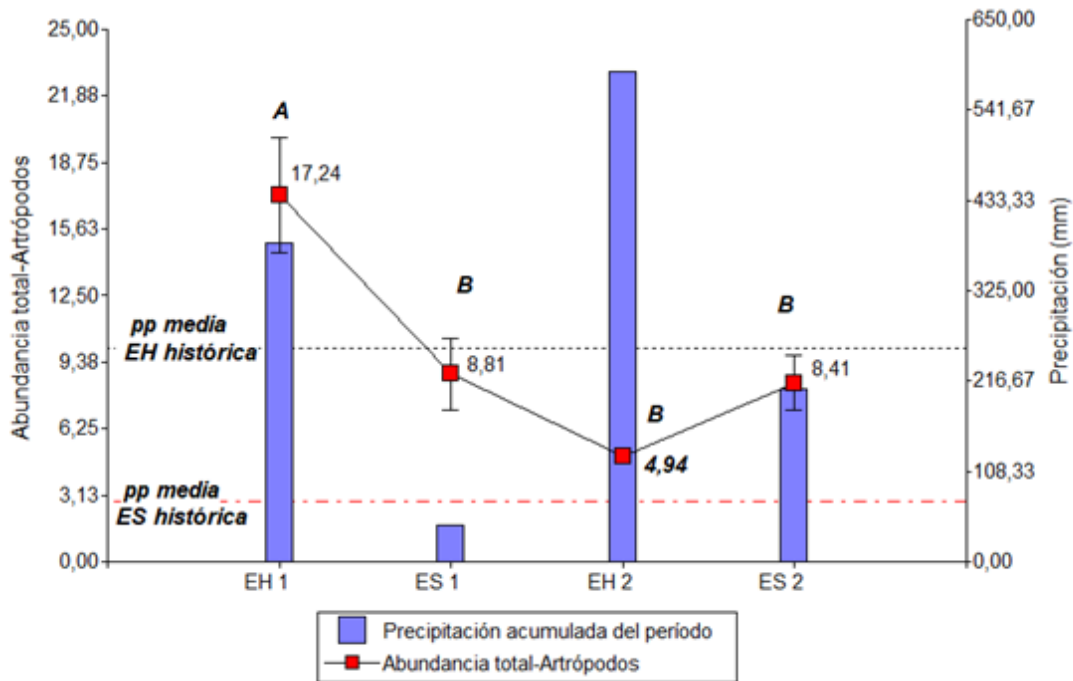


Figura 9: precipitación acumulada (barras) y abundancia total media de artrópodos ± error estándar (cuadros rojos) en la estación húmeda 2013-2014 (EH 1), estación seca 2014 (ES 1), estación húmeda 2015-2016 (EH 2) y estación seca 2016 (ES 2), en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina. Las líneas punteadas representan la precipitación media histórica de la estación húmeda (EH-negro) y de la estación seca (ES-rojo) en el período 1973-2012. Las letras diferentes representan diferencias significativas en la cobertura total ($p < 0,05$).

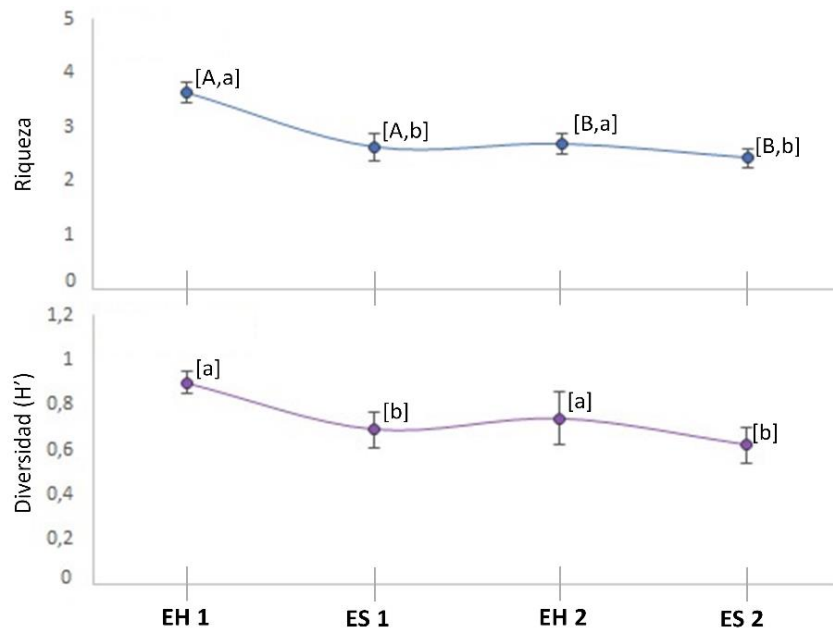


Figura 10: riqueza y diversidad de artrópodos en la estación húmeda 2013-2014 (EH 1), estación seca 2014 (ES 1), estación húmeda 2015-2016 (EH 2) y estación seca 2016 (ES 2), en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina. Las letras diferentes representan diferencias significativas ($p < 0,05$).

En relación a la abundancia de cada orden de artrópodos se encontró que la mayoría de los grupos mostraron una menor abundancia en el año 2 (Figura 11). Los valores de abundancia de cada grupo de artrópodos y los resultados de los análisis estadísticos se encuentran detallados en el Apéndice-Sección 5. Los patrones de disponibilidad fueron variables y dependen de cada orden. Casi todos los grupos fueron poco abundantes en la EH 2 (disponibilidad total de artrópodos más baja) y mostraron valores altos en la EH 1 (disponibilidad total más alta). Sólo las **arañas** y los **himenópteros** (sin hormigas) tuvieron un pico de abundancia en la EH 2. Los patrones de **lepidópteros**, **ortópteros**, **escorpiones**, **dípteros**, **larvas de lepidópteros** y **homópteros** fueron muy similares, ya que presentan un pico de abundancia en la EH 1 y una disminución gradual en el resto de las estaciones. Sin embargo, sólo en los últimos dos casos las diferencias fueron significativas. Las **larvas de coleóptero** mostraron el patrón inverso, con la mayor abundancia en la ES 2. Por otro lado, los **hemípteros** fueron más abundantes durante la estación seca independientemente del año. Por último, no se encontraron solífugos en ninguna de las estaciones.

En base a los resultados obtenidos y teniendo en cuenta que los artrópodos comprenden la mayor parte de la dieta de *Thylamys pallidior* independientemente de la estación, se decidió analizar la misma en tres situaciones: baja precipitación y baja disponibilidad (estación seca típica, ES), alta precipitación y alta disponibilidad (estación húmeda típica, EH 1) y alta precipitación y baja disponibilidad (estación húmeda atípica, EH 2).

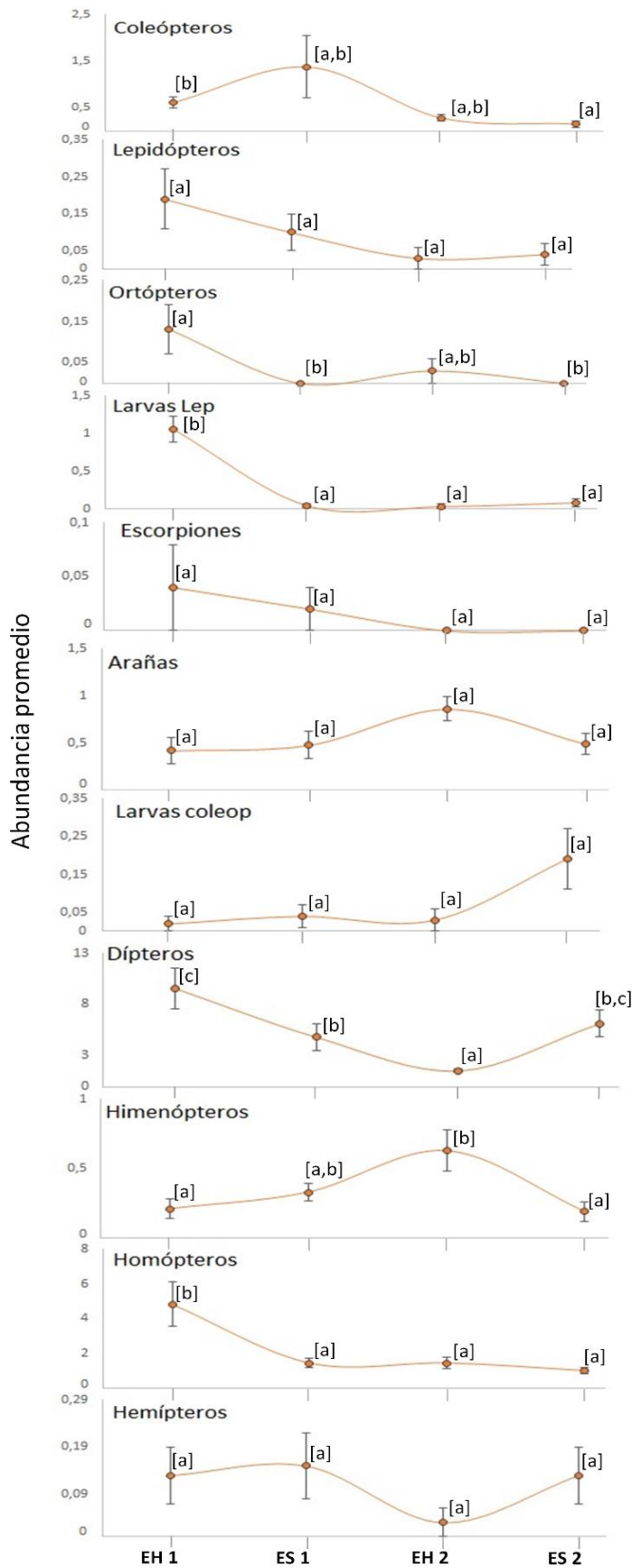


Figura 11: abundancia de artrópodos en la estación húmeda 2013-2014 (EH 1), estación seca 2014 (ES 1), estación húmeda 2015-2016 (EH 2) y estación seca 2016 (ES 2), en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina.

Variación estacional de la dieta en función de la disponibilidad de alimento

Teniendo en cuenta los datos sobre la dieta de *T. pallidior* y los resultados de disponibilidad de artrópodos y plantas en el ambiente, se compararon las frecuencias de ocurrencias en la dieta para cada orden de artrópodos en la EH 1, EH 2 y ES, y las proporciones de consumo de hojas (clasificadas según su forma de vida) en la EH 1 y EH 2. El consumo de plantas fue comparado sólo entre estaciones húmedas por no existir datos para ES (ver Materiales y Métodos).

Para evaluar el consumo estacional de artrópodos sólo fueron consideradas aquellas categorías cuyo porcentaje de consumo fuera superior al 5% en al menos una estación, por lo que no se incluyeron escorpiones, solífugos, dípteros y hemípteros en el análisis. El consumo de artrópodos en la EH 2 (época con menor disponibilidad) fue significativamente diferente a las demás estaciones (EH 1-EH 2: $\chi^2=40,13$; gl=6; $p<0,001$; ES-EH 2: $\chi^2=13,61$; gl=6; $p=0,03$). Mientras que las distribuciones de frecuencias de consumo no presentaron diferencias significativas entre la EH 1 y la ES ($\chi^2=4,03$; gl=6; $p=0,67$). Durante la EH 2, las proporciones de arañas, hormigas y larvas de coleóptero fueron mayores que en la EH 1. Mientras que los ortrópteros fueron más consumidos en la EH 1 y en la ES (Figura 12). Los análisis se muestran en detalle en el Apéndice-Sección 6.

Con respecto a las formas de vida de plantas, el consumo de hojas de árboles fue mayor en la EH 1 (proporción media \pm desvío estándar; EH1= 0,71 \pm 0,31; EH2= 0,46 \pm 0,34; W=238,5; $p=0,05$). Mientras que el resto de las formas de vida no presentaron diferencias significativas en el consumo estacional (Herbáceas: EH1= 0,01 \pm 0,03; EH2= 0,04 \pm 0,16; W=196; $p=0,9$. Gramíneas: EH1= 0,00 \pm 0,00; EH2= 0,06 \pm 0,16; W=175,5; $p=0,1$. Sub-arbustos: EH1= 0,14 \pm 0,23; EH2= 0,15 \pm 0,24; W=196; $p=0,9$. Arbustos: EH1= 0,15 \pm 0,3; EH2= 0,29 \pm 0,32; W=162; $p=0,1$) (Figura 13).

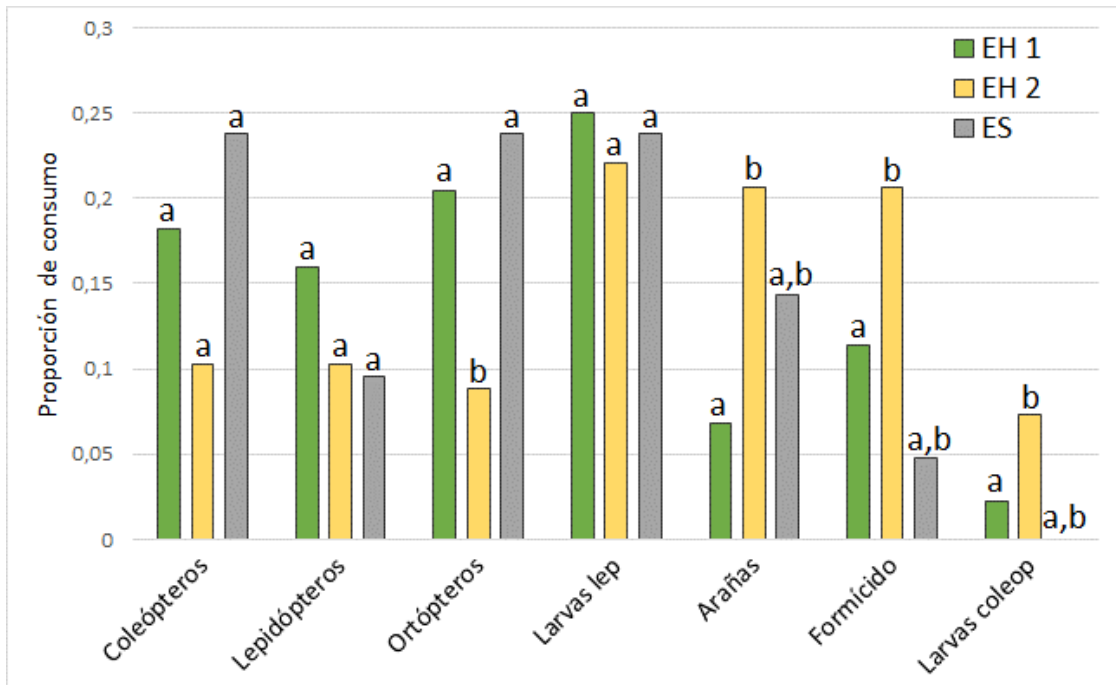


Figura 12: frecuencia de ocurrencia de artrópodos (n° de ocurrencias de orden X) en la dieta de *Thylamys pallidior* durante la estación húmeda 2013-2014 (EH 1), estación húmeda 2015-2016 (EH 2) y estación seca 2014 y 2016 (ES), en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina. Las letras representan las diferencias significativas ($p < 0,05$).

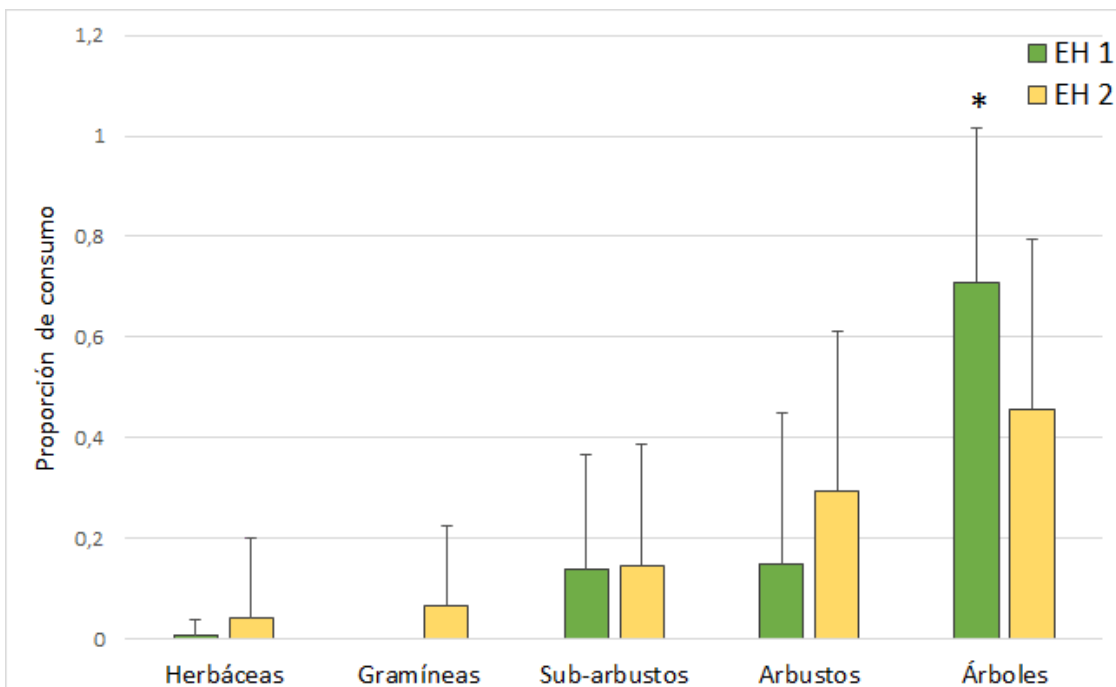


Figura 13: proporción media de consumo de hojas según su forma de vida, en la dieta de *Thylamys pallidior* durante la estación húmeda 2013-2014 (EH 1) y estación húmeda 2015-2016 (EH 2), en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina. Los asteriscos representan diferencias significativas entre estaciones ($p < 0,05$).

En cuanto al comportamiento de forrajeo, *Thylamys pallidior* mostró hábitos selectivos en las tres estaciones analizadas en el caso de artrópodos y en ambas estaciones húmedas con respecto a las plantas. En cuanto a estas últimas, el índice fue calculado a partir de las proporciones de consumo y disponibilidad de las hojas clasificadas según su forma de vida, ya que son el principal componente de la parte vegetal de la dieta (casi un 90%). Se encontró que las hojas de los árboles fueron seleccionadas en ambas estaciones húmedas (Tabla 1, Figura 14). Con respecto a los artrópodos, los **lepidópteros**, **ortópteros** y **larvas de lepidópteros** fueron seleccionados en las tres estaciones. *Thylamys pallidior* seleccionó además **larvas de coleópteros** en la EH 2, y **coleópteros adultos** y **escorpiones** en la ES (Tabla 1, Figura 15). El resto de las categorías (animales y vegetales) fueron consumidas de manera oportunista, es decir, en proporciones similares a las encontradas en el ambiente. Los homópteros e himenópteros (no Formicidae) estaban disponibles en el ambiente pero no fueron consumidos.

Tabla 1: índice de selectividad de Manly (w_i) con intervalo de confianza [IC] para artrópodos y plantas en la estación húmeda 2013-2014 (EH 1), estación húmeda 2015-2016 (EH 2) y estación seca 2014 y 2016 (ES) en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina. Los valores de w_i [IC] en negrita indican selección (cuando [IC]>1). Los guiones representan ausencia del ítem en la dieta y, para plantas en la ES, falta de datos de disponibilidad.

Índice de selección w_i [IC]			
Artrópodos	EH 1	EH 2	ES
Coleópteros	1,72 [0,6; 2,8]	1,65 [0,2; 3,1]	3,54 [2,2; 4,8]
Lepidópteros	5,02 [3,5; 6,5]	11,6 [8,5; 14,6]	3,84 [1,6; 6,1]
Ortópteros	7,75 [6,22; 9,3]	9,91 [6,8; 12,9]	20,8 [18,9; 22,8]
Larvas de lepidóptero	1,97 [1,04; 2,9]	24,8 [21,8; 27,7]	11,2 [9,6; 12,8]
Escorpiones	2,15 [-1,3; 5,6]	-	13,4 [9,4; 17,5]
Arañas	1,07 [-0,7; 2,9]	1,65 [0,6; 2,6]	1,18 [-0,4; 2,8]
Formicidae	0,53 [-0,7; 1,8]	0,77 [-0,05; 1,6]	0,16 [-2,7; 3]
Solífugos	-	1,45 [-2,4; 5,3]	4,16 [0,9; 7,4]
Larvas de coleóptero	4,3 [0,3; 8,3]	8,26 [5,1; 11,4]	-
Hemípteros	-	-	1,22 [-1,7; 4,2]
Dípteros	0,1 [-2,8; 2,9]	-	-
Plantas			
Herbáceas	0,23 [-2,8; 3,2]	0,22 [-1,1; 1,5]	-
Gramíneas	-	0,28 [-0,7; 1,3]	-
Sub-arbustos	0,69 [-0,06; 1,4]	0,9 [0,2; 1,7]	-
Arbustos	0,49 [-0,2; 1,2]	1,13 [0,6; 1,6]	-
Árboles	2,78 [2,4; 3,1]	2,54 [2,09; 2,9]	-

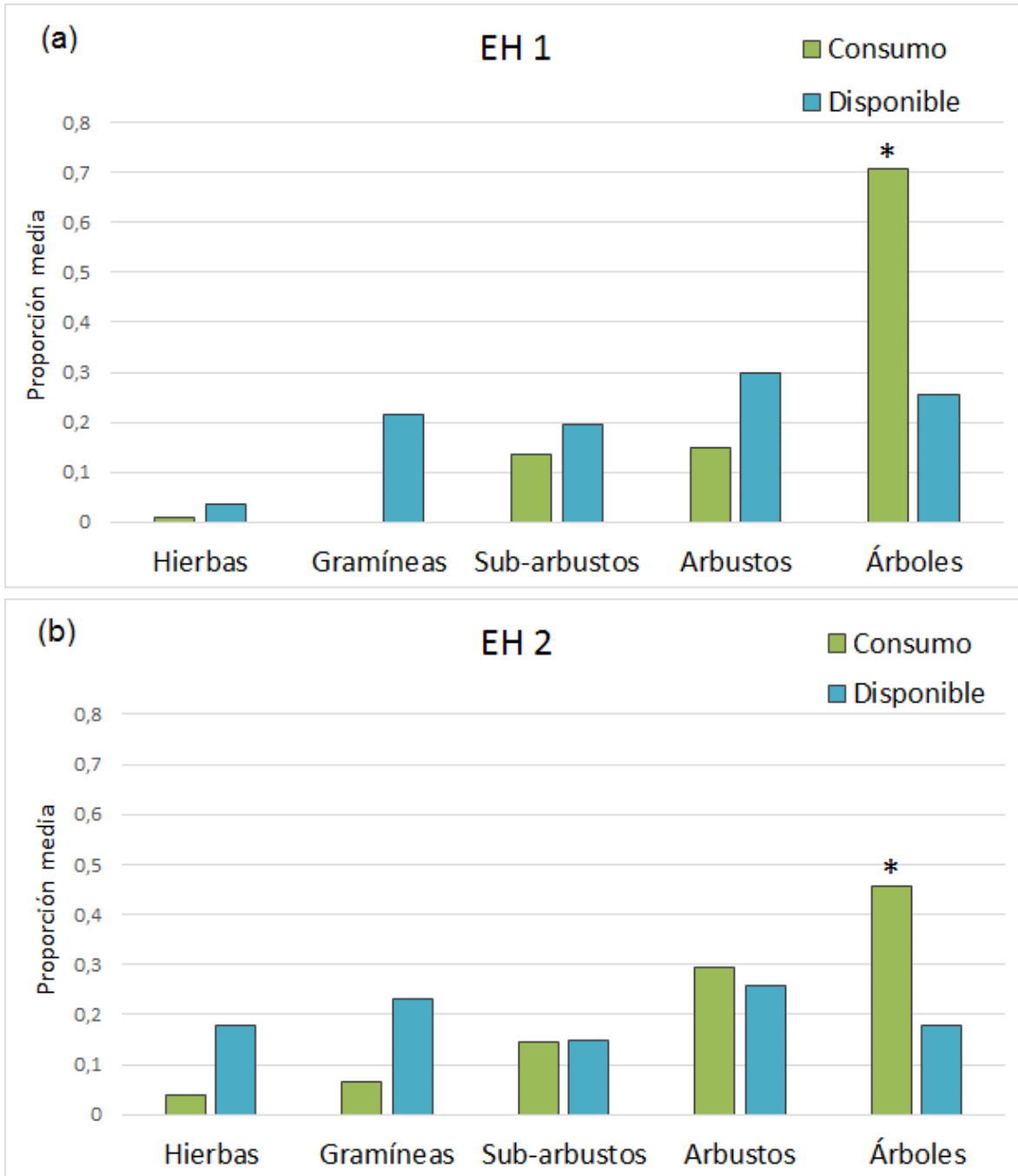


Figura 14: proporción media de consumo en la dieta de *Thylamys pallidior* y proporción media de disponibilidad de plantas para **(a)** la estación húmeda 2013-2014 (EH 1) y **(b)** estación húmeda 2015-2016 (EH 2), en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina. Los asteriscos representan las categorías que *T. pallidior* selecciona.

Hábitos alimentarios de *Thylamys pallidior*

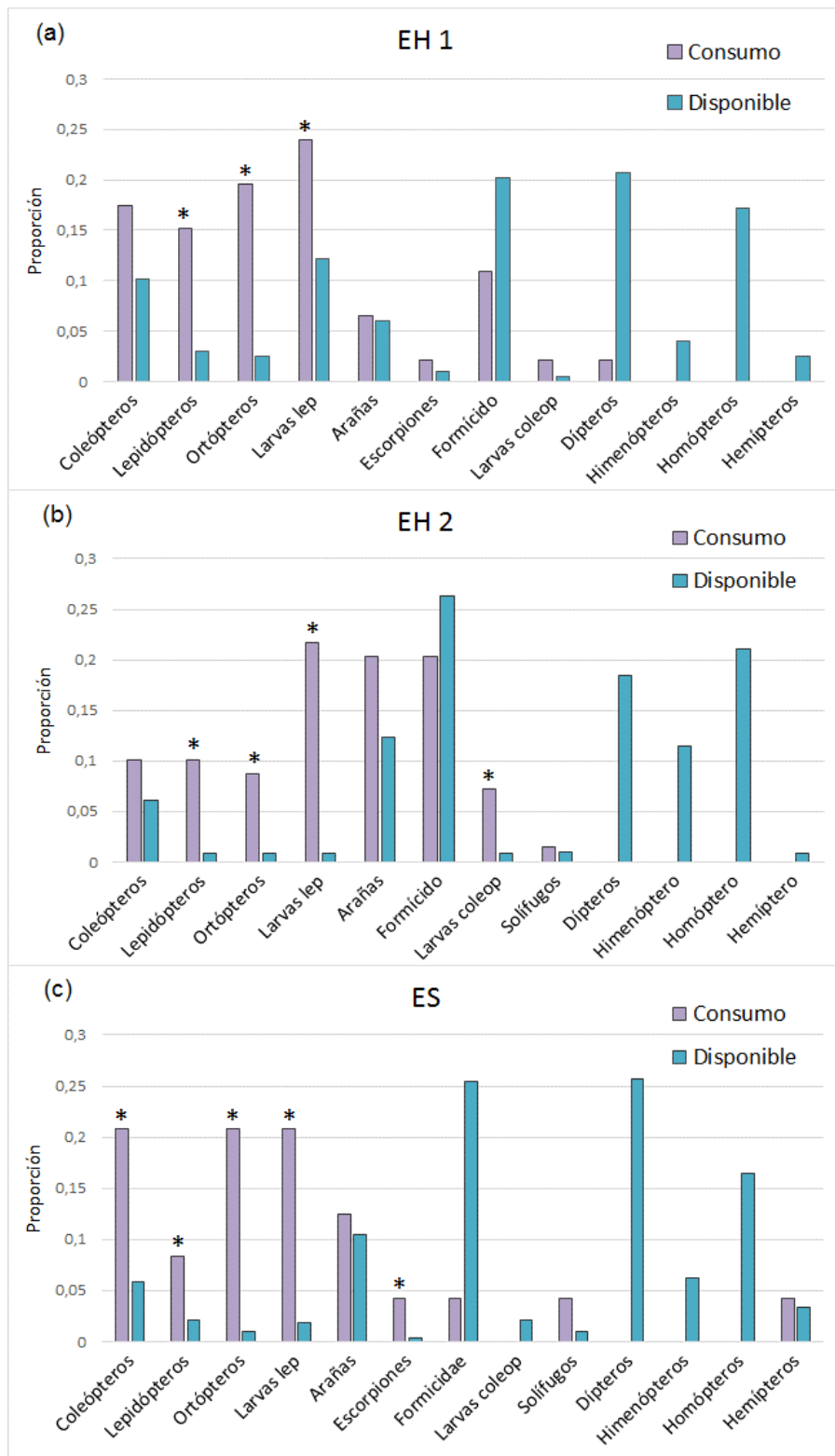


Figura 15: proporción de consumo en la dieta de *Thylamys pallidior* y proporción de disponibilidad de artrópodos para **(a)** estación húmeda 2013-2014 (EH 1), **(b)** estación húmeda 2015-2016 (EH 2) y **(c)** estación seca (2014 y 2016) en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina. Los asteriscos representan las categorías que *T. pallidior* selecciona. Proporción: n° ocurrencias orden X / n° total ocurrencias.

La amplitud del nicho trófico de *Thylamys pallidior* fue calculada para las tres estaciones (EH 1, EH 2 y ES) tanto para plantas como para artrópodos. En el caso de las plantas, el índice de la estación seca fue calculado con datos de consumo obtenidos de muestras de heces correspondientes al año 2012, es decir, fuera del periodo utilizado para artrópodos (2014 y 2016). En la Tabla 2 se muestran los resultados del Índice de Levins estandarizado. En el caso de las plantas la amplitud de nicho fue mayor en la EH 2 (alta disponibilidad) que en el resto de las estaciones. Mientras que para artrópodos, la amplitud de EH 1 (alta disponibilidad) fue menor a las observadas en EH 2 y ES.

Tabla 2: índice de Levins estandarizado (amplitud de nicho) para artrópodos en la estación húmeda 2013-2014 (EH 1), estación húmeda 2015-2016 (EH 2) y estación seca (ES 2014 y 2016), y para plantas en EH 1, EH2 y estación seca 2012 (en cursiva), en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina.

Categorías	Índice de Levins estandarizado (B_A)		
	EH 1	EH 2	ES
Artrópodos	0,63	0,73	0,7
Plantas	0,28	0,53	<i>0,33</i>

DISCUSIÓN

El alto porcentaje de artrópodos (70%) en la dieta de *Thylamys pallidior*, apoya la marcada tendencia hacia la insectivoría en esta especie. Dado que el consumo de material vegetal también es importante (30%), *T. pallidior* no debería ser considerada como una especie estrictamente insectívora sino como omnívora con tendencia a la insectivoría. La dieta de esta especie presenta muy poca variabilidad estacional; los resultados obtenidos a partir de muestras de distintas estaciones (húmeda y seca) y años (2012, 2014 y 2016) no mostraron diferencias. Además, este patrón también fue observado en los primeros estudios ecológicos sobre este pequeño marsupial (Albanese, 2010; Albanese *et al.*, 2012). Esta poca variabilidad incluso fue observada para los ítems animales y vegetales consumidos, ya que varios fueron registrados con elevados porcentajes de consumo (mayores a 10%) en todas las estaciones analizadas: hojas de árboles, coleópteros, lepidópteros adultos y larvas, ortópteros, arañas y hormigas. Sin embargo, el consumo de estos ítems varió según la disponibilidad de los mismos en el ambiente. Es decir que, la principal estrategia que da lugar a un porcentaje de consumo de artrópodos constante durante el año implica el consumo permanente de un conjunto de órdenes, con cierta variación en su proporción, incorporando ocasionalmente otros grupos como dípteros, hemípteros, solífugos y escorpiones. Debido que *T. pallidior* explota tanto recursos vegetales como animales a lo largo del año, se puede considerar como una especie de hábitos alimentarios generalistas.

Las hojas de árboles, en particular, son un componente importante en la dieta de esta especie, ya que representan la mayor parte del contenido vegetal de la misma. Estas hojas son principalmente de *Prosopis flexuosa*, comúnmente llamado algarrobo dulce. Esta especie se encuentra bien representada en la Reserva de Biósfera Ñacuñán (Estrella *et al.*, 2001; Rossi, 2004) y conforma gran parte de la dieta de pequeños mamíferos herbívoros que habitan el Desierto del Monte (Campos *et al.*, 2001; Fox *et al.*, 2011; Sassi *et al.*, 2016). A su vez, *T. pallidior* muestra un marcado patrón de selección por las hojas de árboles frente a otro tipo de vegetación; esto fue observado en ambas estaciones húmedas estudiadas y en trabajos previos para el mismo sitio de estudio (Albanese, 2010). Este consumo y selección permanente de hojas se vería favorecido por una disponibilidad estable en el año

(Roig, 1971; este trabajo). Teniendo en cuenta además que en algunas muestras se encontraron restos de vainas, *P. flexuosa* es una especie relevante en la dieta de esta especie.

Los frutos también comprenden una parte importante en la dieta de *T. pallidior*, ya que fueron el segundo ítem vegetal más consumido (9,3%). Los mismos sólo fueron encontrados en muestras correspondientes a la estación húmeda, que es la única estación en la que se encuentran disponibles en el sitio de estudio. Otras especies de la familia Didelphidae (*Caluromys philander*, *C. lanatus*, *Metachirus nudicaudatus*) incorporan un gran porcentaje de frutos en sus dietas (Carvalho *et al.*, 2009; Lessa & da Costa, 2010; Lessa & Geise, 2014). Sin embargo, estos marsupiales habitan regiones tropicales donde existe una mayor disponibilidad de frutos y la misma es más estable en el tiempo. En estas especies se ha observado el consumo de frutos de varias especies vegetales, tanto en la estación húmeda como en la seca. Los frutos encontrados en la dieta de *T. pallidior* corresponden sólo a dos géneros: *Descurainia* sp. y *Lycium* sp, los cuales fructifican durante la estación húmeda. Es por esto que, la incorporación de frutos es en base a la disponibilidad estacional de los mismos en este sitio de estudio.

Los resultados obtenidos reafirman que los artrópodos son componentes principales en la dieta de esta especie. La mayoría de los órdenes fueron consumidos en porcentajes superiores al 10%, siendo el orden Lepidoptera (adultos y larvas) el que se encontró mayormente representado en la dieta (28,4%). La tendencia a la insectivoría es común en otras especies del mismo género como *T. velutinus* y *T. macrurus* en Brasil y *T. elegans* en Chile, ésta última incorpora 90% artrópodos y 10% semillas o frutos (Palma, 1997; Silva, 2005; Melo *et al.*, 2018). Dentro de la Familia Didelphidae los géneros *Cryptonanus*, *Gracilinanus* y *Marmosops* también incluyen elevadas proporciones de artrópodos en sus dietas (Wilson & Mittermeier, 2015). Por otro lado, varios marsupiales australianos que habitan en desiertos son estrictamente insectívoros con una estrategia generalista (Fisher & Dickman, 1993; Gibson, 2001; Mason *et al.*, 2015; Gray *et al.*, 2016). Es decir que la insectivoría se observa en marsupiales que habitan en otras zonas áridas del mundo. Además, teniendo en cuenta que *Thylamys pallidior* no depende de la ingesta de agua libre y que posee mecanismos eficientes de concentración de orina y eliminación de nitrógeno

(Díaz *et al.*, 2001), los artrópodos que consume son de mucha importancia para satisfacer las necesidades hídricas y proteicas en esta especie.

Las especies *T. velutinus* y *T. elegans* ocasionalmente incorporan vertebrados en su dieta (Palma, 1997; Vieira & Palma, 1996). En trabajos previos realizados en Mendoza y otras regiones del país, también se han encontrado restos de pequeños vertebrados en el contenido estomacal de *T. pallidior* (Roig, 1962; Contreras & Alvarado, 1969; Birney *et al.*, 1996). La presencia de una filopluma en una de las muestras en este trabajo, podría indicar el consumo de vertebrados (Apéndice-Sección 4). Sin embargo, esto no necesariamente implica que *T. pallidior* haya incorporado aves a su dieta. Esta especie puede consumir huevos ocasionalmente (Albanese S., Com. Pers.) o bien alimentarse en nidos abandonados. Cualquiera de estas situaciones puede dar lugar a un consumo accidental de una filopluma. Para este sitio de estudio, no existen registros de consumo de vertebrados (Albanese, 2010; Albanese *et al.*, 2012; este trabajo).

Debido a que las especies se encuentran en estrecha relación con su hábitat, tener en cuenta la disponibilidad de alimento en el ambiente es un factor importante para entender las estrategias alimentarias y la selección de recursos (Schoener, 1971). Para los desiertos, en general, se asume que el aumento de precipitaciones en la estación húmeda implica una influencia positiva sobre los distintos niveles tróficos (Noy-Meir, 1973; Ostfeld & Keesing, 2000; Kelt, 2011). Sin embargo, los datos sobre cobertura de plantas y abundancia de artrópodos obtenidos en este trabajo muestran que no necesariamente la disponibilidad de recursos se encuentra en asociación positiva con las precipitaciones. Los años estudiados en este trabajo (2014 y 2016) fueron muy distintos en cuanto a las lluvias. El primero fue un año típico en cuanto a las precipitaciones ya que no fueron diferentes a la media histórica de los últimos 39 años, dando lugar a la estacionalidad esperada para este sistema. La estación húmeda presentó una alta disponibilidad de recursos (cobertura vegetal y artrópodos) comparado con la estación seca con una menor precipitación y abundancia de recursos. En cambio, el segundo año fue atípico debido a un aumento en la precipitación acumulada en ambas estaciones, cuyo efecto sobre los recursos vegetales y animales fue diferente para cada uno. Por un lado, se observó una mayor cobertura de plantas en la estación seca de ese año, pudiendo deberse a que, si bien las precipitaciones disminuyeron,

fueron el doble de la media histórica. Esta mayor cobertura fue representada principalmente por herbáceas y gramíneas. La respuesta positiva de las plantas a las lluvias es muy común en ambientes áridos (Ostfeld & Keesing, 2000). Particularmente en esta zona del Monte, la presencia de plantas efímeras en el invierno se encuentra estrechamente relacionada con el régimen de precipitación, si bien en años secos se encuentran ausentes pueden alcanzar una cobertura del 70% en épocas lluviosas (Cabrera, 1976; Bisigato *et al.*, 2009).

Por otro lado, la marcada disminución en la disponibilidad de artrópodos observada durante la estación húmeda atípica (2016), puede estar relacionada con los excesos de precipitación. Pinheiro y colaboradores (2002) encontraron un patrón similar en el Cerrado, Brasil, donde la abundancia total de artrópodos disminuyó en el mes de mayor precipitación durante la estación húmeda. Por otro lado, un estudio realizado en humedales de Mar Chiquita mostró que la disminución en la abundancia de artrópodos observada durante un año atípicamente lluvioso, pudo ser causada por la pérdida de hábitat por las inundaciones debidas a los cambios en los regímenes de precipitación (Canepuccia *et al.*, 2009). Muchos artrópodos, como los escorpiones o larvas de algunos coleópteros, tienen refugio en el suelo o parte de su ciclo de vida se desarrolla allí. Junto con la pérdida de hábitat, otro factor que afecta en forma negativa a algunos artrópodos es un posible aumento de hongos o agentes patógenos como consecuencia de las altas precipitaciones (Rohde *et al.*, 2010). Estudios previos realizados con artrópodos en Ñacuñán, apoyan la estrecha relación entre abundancia total, riqueza y diversidad de artrópodos y precipitaciones, con un aumento en la abundancia durante los meses correspondientes a la estación húmeda (Lagos, 2003). Sin embargo, este estudio se realizó en años típicos con veranos lluviosos e inviernos secos (300,45 mm y 84,1 mm, respectivamente). La menor oferta de artrópodos observada durante la estación húmeda atípica pudo haber implicado un desafío en la búsqueda de alimento para *T. pallidior*, lo cual puede corroborarse en el comportamiento de forrajeo observado durante esa estación.

En la estación húmeda atípica, además de consumir coleópteros, ortópteros y lepidópteros adultos y larvas, *T. pallidior* incorporó en mayor proporción otros grupos como las arañas, las cuales fueron más abundantes que en otros periodos estudiados, y las

hormigas. En el sitio de estudio, las hormigas son un recurso estable y siempre se encuentran en grandes cantidades por sus hábitos coloniales. Esto se vio reflejado en muestras que contenían muchos individuos juntos en una sola hez. Además, *T. pallidior* consumió más hojas de gramíneas y herbáceas en coincidencia con un aumento en la cobertura de estas plantas. Es decir que esta especie, ante un cambio en la oferta alimentaria, responde de manera flexible en relación a los patrones de consumo de las diferentes categorías.

Las teorías de estrategias alimentarias y de nicho predicen que cuando en el ambiente la disponibilidad de alimento es baja, mayor es el número de ítems que son incorporados en la dieta de cualquier especie. Esto daría lugar a un nicho trófico amplio y a una menor selectividad (Schoener, 1971; Pianka, 1981). Por otro lado, en situaciones donde la oferta alimentaria es alta el forrajeo es más selectivo y el nicho trófico más estrecho, debido a que las categorías de menor valor energético son evitadas siendo que la probabilidad de encontrar ítems de mejor calidad es mayor (Schoener, 1971; Pianka, 1981).

En el caso de *T. pallidior*, la variación estacional del nicho trófico fue diferente para el consumo de plantas y artrópodos. El mayor consumo de formas de vida distintas a los árboles (herbáceas, gramíneas, arbustos y sub-arbustos) observado en la estación húmeda atípica en comparación con la estación húmeda típica (año 2014), se vio reflejado en una amplitud de nicho mayor. Cabe destacar que en el año 2014, no hubo consumo de gramíneas. Este cambio en el consumo de plantas puede deberse a que, dado que el principal recurso alimentario de esta especie (artrópodos) mostró una marcada disminución durante la estación húmeda atípica, *T. pallidior* recurrió en mayor medida a los ítems vegetales para compensar esta falta. El nicho trófico para artrópodos, por otro lado, mostró una variación acorde a lo que propone la teoría. En épocas de menor disponibilidad, como la estación húmeda de 2016 y la estación seca, *T. pallidior* incorporó a su dieta junto con coleópteros, lepidópteros adultos y larvas, ortópteros, arañas y hormigas, otros órdenes como solífugos (estación húmeda 2016) y hemípteros (estación seca), dando lugar a nichos más amplios. Debido a que los artrópodos comprenden el mayor porcentaje de la dieta de la especie, posiblemente cuando la abundancia disminuye necesite recurrir a otros órdenes para compensar la menor disponibilidad de aquellos más importantes. Sin embargo, es

importante considerar en este caso, que una menor cantidad de muestras analizadas en la estación seca podría estar afectando los patrones encontrados para esta estación. Las bajas capturas en esta época han sido observadas reiteradamente en estudios poblacionales, lo que posiblemente tiene que ver con la dificultad de captura durante esa época debido a una disminución en la actividad de esta especie (Albanese, 2010).

Los patrones de selectividad observados en este trabajo no fueron acordes a las predicciones planteadas por las teorías de estrategias alimentarias mencionadas anteriormente. Las hojas de árboles, los lepidópteros, las larvas de lepidópteros y los ortópteros fueron seleccionados en todas las estaciones. Albanese (2010) también observó selección por hojas de árboles, por lo que este comportamiento es común para esta especie. En las estaciones con menor disponibilidad de artrópodos, *T. pallidior* seleccionó además las larvas de coleópteros, los coleópteros adultos y los escorpiones. Sin embargo, algunos valores del índice de selección podrían presentar un sesgo, indicando selección para ciertos órdenes cuando en realidad puede que no exista. Debido a que las pitfall estiman principalmente actividad de artrópodos epígeos, la disponibilidad de algunos órdenes puede estar siendo subestimada por esta metodología (Luff, 1975). Esto da lugar a proporciones de disponibilidad bajas y, en consecuencia, índices de selección elevados (ver fórmula en Apéndice-Sección 2). Por otro lado, algunas especies de escorpiones no se alejan mucho de sus refugios y pueden tener distribución en parche (dependiendo de las condiciones del suelo), por ello la ausencia de este grupo en las pitfall de algunas estaciones no necesariamente implica que no hayan estado activos en aquellos momentos (Sissom *et al.*, 1990). Dado que para los objetivos del presente trabajo era importante detectar cambios estacionales en la abundancia de los distintos órdenes, cualquier sesgo producido por las pitfall se mantendría en las diferentes estaciones, por lo que los patrones de variación serían igualmente registrados. Esta metodología es ampliamente utilizada en estudios que miden la abundancia de artrópodos en el ambiente y los que investigan la selección de dieta de diversas especies (Dickman, 1995; Pinheiro *et al.*, 2002; Canepuccia *et al.*, 2009; Pinotti *et al.*, 2011; de Camargo *et al.*, 2014; Gray *et al.*, 2016; entre otros). Por lo tanto, aunque esta metodología subestime la abundancia de ciertos grupos, permite obtener una buena estimación general de la disponibilidad de artrópodos en el ambiente.

El hecho de que algunos de los ítems sean seleccionados en todas las estaciones, implica que el modo en que los consume no es oportunista (Pinotti *et al.*, 2011). La selección en la dieta de una especie no sólo está determinada por la disponibilidad. Otros factores pueden influir como: el valor nutricional de cada ítem, la facilidad de captura y manipulación, la palatabilidad, las demandas energéticas de la época, o bien requerimientos de agua, aminoácidos esenciales, vitaminas y minerales (Sih & Christensen, 2001; Di Stefano & Newell, 2008; Pinotti *et al.*, 2011; de Camargo *et al.*, 2014; Kohl *et al.*, 2014; Sassi *et al.*, 2016). A pesar de que las larvas pueden ser subestimadas en los análisis de heces, debido a que no necesariamente quedan fragmentos de sus cutículas ya que poseen pocas partes esclerosadas (Dickman & Huang, 1988), en las muestras analizadas se observó que las larvas de lepidópteros fueron consumidas en elevadas proporciones durante todas las estaciones además de ser seleccionadas. Este grupo se caracteriza por un alto valor nutricional y altos contenidos de grasas. Además, tienen menor cantidad de quitina y menos mecanismos de defensa en comparación con los adultos, por lo que constituyen una presa fácil de capturar (Redford, 1984). La dieta óptima de una especie, entonces, contiene aquellos ítems cuyos contenidos energéticos y nutricionales alcanzan o superan las necesidades del animal (Schoener, 1971).

Es posible que los patrones de selección propuestos por las teorías de estrategias alimentarias no siempre se cumplan de manera dicotómica (selectivo u oportunista). Actualmente hay pocos trabajos realizados con pequeños mamíferos de desiertos en los que se compare simultáneamente la dieta y la disponibilidad de recursos en el ambiente, así como los cambios estacionales de los mismos. Algunos estudios realizados en marsupiales insectívoros australianos que habitan en desiertos (*Macrotis lagotis*), ambientes costeros y arbustivos (*Antechinus minimus maritimus*) y bosques abiertos (*Sminthopsis murina* y *Antechinus stuartii*), muestran que pueden darse variaciones en la estrategia de forrajeo cuando los individuos se comportan como “oportunistas cualitativos” (Fox & Archer, 1984), es decir que incorporan la mayoría de los ítems que se encuentran disponibles pero algunos o varios de ellos son consumidos en proporciones diferentes a las que se observan en el ambiente. En contraposición, los “oportunistas cuantitativos” son aquellos que consumen todas las categorías en las mismas proporciones que las disponibles

(Fox & Archer, 1984; Gibson, 2001; Allison *et al.*, 2006). Estas variaciones observadas en otros marsupiales son muy similares a las encontradas en este trabajo, ya que los patrones estacionales de disponibilidad de la mayoría de los artrópodos se reflejan en la dieta de *T. pallidior* pero algunos de ellos son seleccionados en algunas o todas las estaciones analizadas. Futuros estudios en los que se tenga en cuenta el comportamiento de forrajeo (tiempo de búsqueda y de manipulación) y el valor nutricional de las presas habituales de *T. pallidior*, probablemente permitirían un mejor entendimiento de los patrones de selección encontrados.

La estrategia alimentaria generalista encontrada en *T. pallidior*, ha sido observada generalmente en las comadrejas (Familia Didelphidae) (Wilson & Mittermeier, 2015). Esto también se observa en marsupiales australianos estrictamente insectívoros, los cuales incluyen varios órdenes de artrópodos en sus dietas (Fisher & Dickman, 1993; Gibson, 2001; Allison *et al.*, 2006; Mason *et al.*, 2015; Gray *et al.*, 2016). Este tipo de estrategia permite explotar diversos recursos alimentarios, lo cual es de mucha importancia en regiones donde la disponibilidad de los mismos es muy variable o presenta épocas de escasez a lo largo del año, como son los desiertos (Fisher & Dickman, 1993; Campos *et al.*, 2001; Gray *et al.*, 2016).

Las condiciones ambientales observadas en Ñacuñán durante el periodo estudiado, reflejan que la relación positiva esperada entre precipitaciones y disponibilidad de recursos para el Desierto del Monte y los desiertos en general no siempre se observa. El efecto de las precipitaciones sobre la disponibilidad de alimento puede variar de acuerdo al tipo de recurso considerados (plantas o artrópodos) y esto a su vez es afectado por la variación interanual en las condiciones climáticas. Frente a un panorama de cambio climático global y regional, se espera que en esta provincia fitogeográfica se produzcan aumentos en las precipitaciones y temperaturas, principalmente durante el verano (Labraga & Villalba, 2009; Villalba & Bonisegna, 2009). En términos generales, las especies que muestran estrategias alimentarias generalistas pueden tener un comportamiento más flexible frente a los cambios ambientales (Fisher & Dickman, 1993; Gray *et al.*, 2016). Esto se pudo observar en los patrones de consumo de *T. pallidior*, los cuales fueron similares a los patrones de disponibilidad. Cuando la abundancia de algunos grupos de artrópodos disminuyó y la de otros aumentó, esta especie incorporó en mayor proporción aquellos con mayor

disponibilidad. Por otro lado, las especies insectívoras consumen ítems alimentarios con mucha energía, lo que les permite sobrevivir en ambientes poco favorables (Vieira & Astúa de Moraes, 2003). Sin embargo, en los desiertos los excesos de precipitaciones pueden influenciar negativamente las funciones ecosistémicas al producir pérdidas en términos de recursos alimentarios y hábitat, lo cual implica un efecto perjudicial en las poblaciones de algunas especies de pequeños mamíferos (Kelt, 2011). Algunos marsupiales insectívoros que habitan los desiertos de Australia (Familia Dasyuridae), han mostrado una disminución en el tamaño poblacional luego de largos eventos de precipitación. Este tipo de respuesta a las lluvias puede estar relacionada con el ciclo reproductivo fijo (monoéstrico), la competencia con especies eruptivas (roedores) y a cambios en la disponibilidad o estabilidad de los invertebrados (Letnic & Dickman, 2010). Debido a que en el presente trabajo se observó una disminución en la abundancia total de artrópodos cuando las precipitaciones fueron excesivas y que *T. pallidior* presenta una estrategia reproductiva con evidencias de semelparidad y por lo tanto un ciclo reproductivo fijo y único (Albanese, 2010; Albanese *et al.*, 2013), es importante que estos factores sean tenidos en cuenta en futuras investigaciones sobre la ecología de esta especie para predecir posibles respuestas a los cambios ambientales, sus efectos en la dinámica poblacional y determinar estrategias de conservación en caso de ser necesario.

Como conclusión *Thylamys pallidior* es una especie omnívora con tendencia a la insectivoría y presenta una estrategia alimentaria generalista, cuya dieta presenta muy poca variabilidad estacional a pesar de los cambios en la disponibilidad de recursos típicos de ambientes áridos y semi-áridos. Frente a los cambios en los recursos alimentarios que ocurren entre estaciones y años, esta especie responde de manera flexible al cambiar la composición general de su dieta aprovechando aquellos ítems de mayor abundancia, y modificando la amplitud del nicho trófico. Por otro lado, en cada estación frente a la disponibilidad relativa de los diferentes ítems, algunos de ellos siempre son seleccionados, posiblemente debido a requerimientos energéticos y nutricionales, capturabilidad y/o palatabilidad. Este trabajo representa el primer estudio para esta especie que compara simultáneamente la disponibilidad del principal recurso alimentario (artrópodos) y el consumo que hace de los mismos. También es el primero en incluir un catálogo detallado

de las muestras de referencia obtenidas y de los fragmentos identificados durante el análisis (Apéndice-Sección 1 y 4), por lo que puede ser útil para futuras investigaciones sobre dieta de especies insectívoras del Monte que utilicen una metodología similar (análisis de heces). Los estudios que involucran la oferta de recursos en el ambiente y el modo en que las especies los explotan, permiten mejorar el entendimiento de esta relación. Los resultados obtenidos en este trabajo ayudan a comprender cómo varía la estrategia alimentaria de *Thylamys pallidior* frente a cambios en la disponibilidad de artrópodos y plantas en el ambiente. Futuras investigaciones sobre la dieta de esta especie que sean llevados a cabo en otros sitios, teniendo en cuenta también la dinámica poblacional, permitirán un análisis más global e integrado de la ecología de *Thylamys pallidior*.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primer lugar a mi familia ya que sin su apoyo incondicional, este logro no habría sido posible.

A Matías, por su compañía y paciencia durante la última etapa de mi carrera.

A mi directora, por la paciencia, dedicación y enseñanza brindadas durante este proceso.

A mi co-directora, por aportar siempre un punto de vista diferente y valioso a este trabajo.

A los integrantes del GIB y del Laboratorio de Entomología, por los aportes que han hecho para la realización de este trabajo, tanto en conocimientos como en insumos y equipamientos.

A los integrantes de la FCEN, por todos los conocimientos brindados, los cuales fueron de suma importancia para el comienzo de esta tesina.

Y por último, al Consejo Interuniversitario Nacional por las becas otorgadas, que fueron el puntapié para el comienzo de este trabajo y me permitieron conocer de cerca la investigación.

BIBLIOGRAFÍA

- Abraham E., del Valle H. F., Roig F., Torres L., Ares J. O., Coronato F., Godagnone R. (2009). Overview of the geography of the Monte Desert biome (Argentina). *Journal of Arid Environments*, 73, 144-153.
- Aguiar L. M. S., Antonini Y. (2008). Diet of two sympatric insectivores bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Cerrado of Central Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25, 28-31.
- Albanese M. S. (2010). Ecología de la marmosa pálida, *Thylamys pallidior* (Marsupialia, Didelphidae), en el desierto de Monte central. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales Universidad de Buenos Aires.
- Albanese M. S., Astié A. A., Ojeda R. A. (2013). Is the desert marsupial *Thylamys pallidior* another semelparous species?. 11th International Mammalogical Congress. Belfast, Northern Ireland, UK.
- Albanese M. S., Dacar M., Ojeda R. A. (2012). Unvarying diet of Neotropical desert marsupial inhabiting a variable environment: the case of *Thylamys pallidior*. *Acta Theriol*, 57, 185-188.
- Albanese S., Ojeda R. A. (2012). Habitat use by a Neotropical desert marsupial (*Thylamys pallidior*): a multi-scale approach. *Mammalian Biology*, 77, 237-243.
- Albanese S., Rodríguez D., Ojeda R. A. (2011). Differential use of vertical space by small mammals in the Monte Desert, Argentina. *Journal of Mammalogy*, 92, 1270-1277.
- Allison L. M., Gibson L. A., Aberton J. G. (2006). Dietary strategy of the swamp antechinus (*Antechinus minimus maritimus*) (Marsupialia: Dasyuridae) in coastal and inland heathland habitats. *Wildlife Research*, 33, 67-76.
- Begon M., Townsend C. R., Harper J. L. (2006). Ecology: from individuals to ecosystems. 4th edition. *Blackwell Publishing*.
- Birney E. C., Sikes R. S., Monjeau J. A., Guthmann N., Phillips C. J. (1996). Comments on Patagonian marsupials from Argentina (pp 149-154). En: Contributions in mammalogy: a memorial volume honoring Dr. J. Knox Jones, Jr. (Eds: H. H. Genoways and R. J. Baker). Museum of Texas Tech University, Lubbock.

- Bisigato, A.J., P.E. Villagra, J.O. Ares, B.E. Rossi. (2009). Vegetation heterogeneity in the Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environment*, 73, 182-191.
- Borror D. J., Delong D. M., Triplehorn C. A. (1976). An introduction to the study of insects, 4th edition. *Holt, Rinehart and Winston*, USA.
- Bronson F. H. (1989). Mammalian reproductive biology. *The University of Chicago Press*.
- Busch & Kravetz (1991). Diet composition of *Monodelphis dimidiata* (Marsupialia, Didelphidae). *Mammalia*, 55, 619-621.
- Cabrera A. L. (1976). Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería: regiones fitogeográficas Argentinas. *Acme*.
- Campos C. M., Campos V. E., Giannoni S. M., Rodríguez D., Albanese S., Cona M. I. (2017). Role of small rodents in the seed dispersal process: *Microcavia australis* consuming *Prosopis flexuosa* fruits. *Austral Ecology*, 42, 113-119.
- Campos C., Ojeda R., Monge S., Dacar M. (2001). Utilization of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte Desert biome, Argentina. *Austral Ecology*, 26, 142-149.
- Canepuccia A. D., Cicchino A., Escalante A., Novaro A., Isacch J. P. (2009). Differential responses of marsh arthropods to rainfall-induced habitat loss. *Zoological Studies*, 48, 174-183.
- Carvalho F. M. V., Pinheiro P. S., dos Santos Fernandez F. A., Nessimian J. L. (2009). Diet of small mammals in Atlantic Forest fragments in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoociências*, 1(1), 91-101.
- Chase & Leibold (2003). Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. *The University of Chicago Press*.
- Chase J. M. (2011). Chapter 5: Ecological niche theory. En: *The Theory of Ecology* (Eds: Scheiner S. M., Willig M. R.). *The University of Chicago Press*.
- Churchfield S. (1982). Food availability and the diet of the common shrew, *Sorex araneus*, in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 51, 15-28.

- Churchfield S., Nesterenko V. A., Shvarts E. A. (1999). Food niche overlap and ecological separation amongst six species of coexisting forest shrews (Insectivora: Soricidae) in the Russian Far East. *Journal of Zoology*, 248, 349-359.
- Conover, W.J. (1999). Practical Nonparametric Statistics. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Contreras J. R., Alvarado L. J. (1969). La comadreja enana *Marmosa pusilla bruchi* en la Provincia de Buenos Aires. Comunicaciones, Ministerio de Asuntos Agrarios, Dirección de Conservación de Fauna, 1, 66-73.
- Corbalán V., Ojeda R. A. (2004). Spatial and temporal organization of small mammal communities in Monte desert, Argentina. *Mammalia*, 68, 5-14.
- Cuevas M. F., Mastrantonio L., Ojeda R. A., Jaksic F. M. (2012). Effects of wild boar disturbance on vegetation and soil properties in the Monte Desert, Argentina. *Mammalian Biology*, 77, 299-306.
- Dacar M. A., Giannoni S. M. (2001). Technical note: a simple method for preparing reference slides of seed. *Journal of Range Management*, 54, 191-193.
- de Camargo N. F., Ribeiro J. F., de Camargo A. J., Vieira E. (2014). Diet of the gracile mouse opossum *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a neotropical savanna: intraspecific variation and resource selection. *Acta Theriologica*, 59, 183-191.
- Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat versión 2017. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL: <http://www.infostat.com.ar>.
- Di Stefano J., Newell G. R. (2008). Diet selection by the swamp wallaby (*Walabia bicolor*): feeding strategies under conditions of changed food availability. *Journal of Mammalogy*, 89, 1540-1549.
- Diaz G. B., Ojeda R. A., Dacar M. (2001). Water conservation in the South American desert mouse opossum, *Thylamys pusilla* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 130, 323-330.
- Dickman C. R. (1995). Diets and habitat preferences of the three species of crocidurine shrews in arid southern Africa. *Journal of Zoology*, 237, 499-514.

- Dickman C. R., Huang C. (1988). The reliability of fecal analysis as a method for determining the diet of insectivorous mammals. *Journal of Mammalogy*, 69, 108-113.
- Estrella H., Boshoven J., Tognelli M. (2001). Características del clima regional y de la Reserva de Ñacuñán. En: El Desierto del Monte: La Reserva de Biósfera de Ñacuñán (Eds: Claver S. y Roig-Juñet S.), 25-33.
- Evans M. C., Macgregor C., Jarman P. J. (2006). Diet and feeding selectivity of common wombats. *Wildlife Research*, 33, 321-330.
- Fisher D. O., Dickman C. R. (1993). Diets of insectivorous marsupials in arid Australia: selection for prey type, size or hardness? *Journal of Arid Environment*, 25, 397-410.
- Fox B. J. (2011). Review of small mammal trophic structure in drylands: resource availability, use, and disturbance. *Journal of Mammalogy*, 92, 1179-1192.
- Gardner A. L. (2008). Mammals of South America, Volume 1. *The University of Chicago Press*.
- Giarla T. C., Voss R. S., Jansa S. A. (2010). Species limits and phylogenetic relationships in the Didelphid marsupial genus *Thylamys* based on mitochondrial DNA sequences and morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 346, 1-67.
- Gibson L. A. (2001). Seasonal changes in the diet, food availability and food preference of the greater bilby (*Macrotis lagotis*) in south-western Queensland. *Wildlife Research*, 28, 121-134.
- Gray E. L., Burwell C. J., Baker A. M. (2016). Benefits of being a generalist carnivore when threatened by climate change: the comparative dietary ecology of two sympatric semelparous marsupials, including a new endangered species (*Antechinus arktos*). *Australian Journal of Zoology*, 64, 249-261.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Jaksic F. M. (1989). Opportunist, selective, and other often-confused terms in the predation literature. *Revista Chilena de Historia Natural*, 62, 7-8.
- Jaksic F. M., Marone L. (2007). Ecología de comunidades. *Ediciones UC*.
- Johnson D.H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource reference. *Ecology*, 61, 65-71.

- Kelt D. A. (2011). Comparative ecology of desert small mammals: a selective review of the past 30 years. *Journal of Mammalogy*, 92, 1158-1178.
- Kohl K. D., Coogan S. C., Raubenheimer D. (2015). Do wild carnivores forage for prey or for nutrients? *BioEssays*, 37, 701-709.
- Krebs, C.J. (2014). *Ecological Methodology*, 3rd edition, chapter 14 (en preparación).
- Labraga J. C., Villalba R. (2009). Climate in the Monte Desert: past trends, present conditions, and future projections. *Journal of Arid Environment*, 73, 154-16.
- Lagos S. J. (2003). Diversidad biológica de las comunidades de artrópodos epígeos en áreas pastoreadas y no pastoreadas del Monte (Argentina). Tesis Doctoral. Programa de Postgrado en Ciencias Biológicas (PROBIOL) Universidad Nacional de Cuyo.
- Lessa L. G., da Costa F. N. (2010). Diet and seed dispersal by five marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae) in Brazilian cerrado reserve. *Mammalian Biology*, 75, 10-16.
- Lessa L. G., Geise L. (2014). Food habits of *Metachirus nudicaudatus* (Didelphimorphia, Didelphidae) in a Brazilian Cerrado: diet composition and dietary seasonality. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 49, 75-78.
- Letnic M., Dickman C. R. (2010). Resource pulses and mammalian dynamics: conceptual models for hummock grasslands and other Australian desert habitats. *Biological Reviews*, 85, 501-521.
- Luff M. L. (1975). Some features influencing the efficiency of pitfall traps. *Oecologia*, 19, 345-357.
- Manly B. F. L., McDonald L., Thomas D., McDonald T. L., Erickson W. P. (2002). Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. Second Edition. *Springer Science & Business Media*.
- Mares, M. A., J. Morello y G. Goldstein (1985). Monte desert and other subtropical semi-arid biomes of Argentina, with comments on their relation to North American arid lands. En: Hot Deserts and Arid Shrublands (Eds: Evenari M., Noy-Mer I., Goodall D. W.). *Elsevier Publishers B.V. Amsterdam*, 203-237.
- Martins E. G., Bonato V., Pinheiro H. P., dos Reis S. F. (2006). Diet of the gracile mouse opossum (*Gracilinanus microtarsus*) (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado:

patterns of food consumption and intrapopulation variation. *Journal of Zoology*, 269, 21-28.

- Mason E. D., Burwell C. J., Baker A. M. (2015). Prey of the silver-head antechinus (*Antechinus argentus*), a new species of Australian dasyurid marsupial. *Australian Mammalogy*, 37, 164-169.
- Melo G. L., Santos S. A., Sponchiado J., Cáceres N. C., Lessa L. G. (2018). Feeding ecology of the marsupial *Thylamys macrurus* (Olfers 1818) (Mammalia, Didelphidae) in woodland patches of Cerrado, central-western Brazil. *Mammalia*.
- Meserve P. L. (1981). Trophic relationships among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy*, 62, 304-314.
- Millar, I. M., Uys, V. M., Urban, R. P. (2000). Collecting and preserving insects and arachnids. SAFRINET, the southern African.
- Noy-Meir I. (1973). Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 5, 195-214.
- Ojeda R. A., Blendinger P. G., Brandl R. (2000). Mammals in South American drylands: faunal similarity and trophic structure. *Global Ecology & Biogeography*, 9, 115-123.
- Ojeda R. A., Tabeni S., Corbalán V. (2011). Mammals of the Monte Desert: from regional to local assemblages. *Journal of Mammalogy*, 92, 1236-1244.
- Ostfeld R. S., Keesing F. (2000). Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *TREE*, 15, 232-237.
- Palma R. E. (1997). *Thylamys elegans*. *Mammalian Species*, 572, 1-4.
- Palma R. E., Boric-Bargetto D., Jayat J. P., Flores D. A., Zeballos H., Pacheco V., Cancino R. A., Alfaro F. D., Rodríguez-Serrano E., Pardiñas U. F. J. (2014). Molecular phylogenetics of mouse opossums: new findings on the phylogeny of *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae).
- Passera C. B., Dalmaso A. D., Borsetto, O. (1983). Método de point quadrat modificado. Taller de arbustos forrajeros para zonas áridas y semiáridas, 71-79.
- Pianka E. R. (1981). Competition and niche theory. *Ariel*, 128, 167-196.
- Pinheiro F., Diniz I. R., Coelho D., Bandeira M. P. S. (2002). Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology*, 27, 132-136.

- Pinotti B. T., Naxara L., Pardini R. (2011). Diet and food selection by small mammals in an old-growth Atlantic forest of south-eastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 46, 1-9.
- Polis G. A. (1991). Complex trophic interaction in deserts: an empirical critique of food-web theory. *The American Naturalist*, 138, 123-155.
- Puig S., Videla F., Cona M. I., Monge S. A. (2007). Diet of the brown hare (*Lepus europaeus*) and food availability in northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *Mammalian Biology*, 72, 240-250.
- Redford K. H. (1984). The nutritional value of invertebrates with emphasis on ants and termites as food for mammals. *Journal of Zoology*, 203, 385-395.
- Rodríguez D., Ojeda R. A. (2013). Scaling coexistence and assemblage patterns of desert small mammals. *Mammalian Biology*, 78, 313-321.
- Rohde C., Moino Jr A., Da Silva M. A. T., Carvahlo F. D., Ferreira C. S. (2010). Influence of soil temperature and moisture on the infectivity of entomopathogenic nematodes (Rhabditida: Heterorhabditidae, Steinernematidae) against larvae of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *Neotropical Entomology*, 39, 608-611.
- Roig F. A. (1971). Flora y vegetación de la Reserva Forestal de Ñacuñán. *Deserta*, 1, 21-239.
- Roig V. G. (1962). Aspectos biogeográficos y planteos ecológicos de la fauna de mamíferos de las zonas áridas y semiáridas de Mendoza. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo*, 9, 59-81.
- Rossi, B. E. (2004). Flora y vegetación en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán después de 25 años de clausura. Heterogeneidad espacial a distintas escalas. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Cuyo.
- Sabat P., Bozinovic F., Zembrano F. (1993). Insectivoría en *Marmosa elegans* ¿una restricción fisiológica-evolutiva?. *Revista Chilena de Historia Natural*, 66, 87-92.
- Santori R. T., Astúa De Moraes D., Cerqueira R. (1995). Diet composition of *Metachirus nudicaudatus* and *Didelphis aurita* (Marsupialia, Didelphoidea) in Southern Brazil. *Mammalia* 59, 511-516.

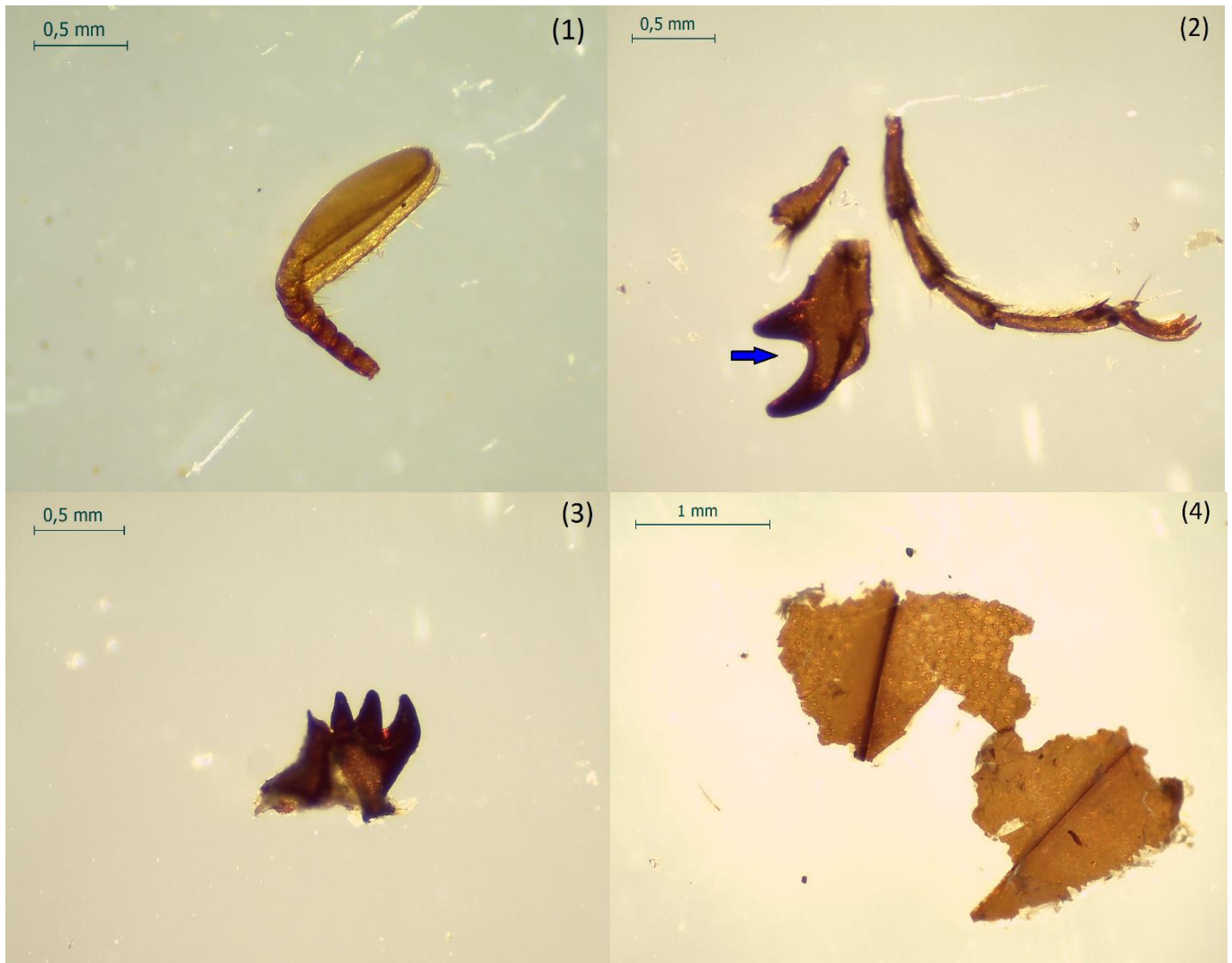
- Sassi P. L., Cuevas M. F., Menéndez J., Dacar M. A. (2016). Feeding strategies of a small mammal (*Phyllotis xanthophygyus*, Rodentia Cricetidae) at diverse altitudes in the Central Andes, Argentina. *Ethology Ecology & Evolution*, 29, 351-366.
- Schoener T. W. (1971). Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 369-404.
- Shiel C., McAney C., Sullivan C., Fairley J. (1997). Identification of arthropod fragments in bat droppings. *The Mammal Society*.
- Sih A., Christensen B. (2001). Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Animal Behaviour*, 61, 379-390.
- Sissom, W.D., Polis, G.A. & Watt, D.D., (1990) Field and laboratory methods. En: The biology of scorpions (Ed: Polis, G.A.). Stanford University Press, Stanford.
- Solari S. (2003). Diversity and distribution of *Thylamys* (Didelphidae) in South America, with emphasis on species from the western side of the Andes. En: Predator with pouches, the biology of carnivorous marsupials (Eds: Jones M., Dickman C., Archer M.). *CSIRO Publishing*.
- Stelatelli O. A., Baladrón A. V. (2015). Nuevo registro y ampliación de la distribución del género *Thylamys* (Didelphimorphia: Didelphidae) en la región pampeana de Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 553-555.
- Tabeni S., Ojeda R. A. (2005). Ecology of the Monte Desert small mammals in disturbed and undisturbed habitats. *Journal of Arid Environments*, 63, 244-255.
- Taraborelli P., Corbalán V., Giannoni S. (2003). Locomotion and escape modes in rodents of the Monte Desert (Argentina). *Ethology*, 109, 475-485.
- Trites A. W., Joy R. (2005). Dietary analysis from fecal samples: How many scats are enough? *Journal of Mammalogy*, 86, 704-712.
- Turner E. C., Foster W. A. (2009). The impact of forest conversion to oil palm on arthropod abundance and biomass in Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*, 25, 23–30.
- Vieira E. M., Astúa de Moraes D. (2003). Carnivory and insectivory in Neotropical marsupials. En: Predator with pouches, the biology of carnivorous marsupials (Eds: Jones M., Dickman C., Archer M.). *CSIRO Publishing*.

- Vieira E. M., Palma A. R. T. (1996). Natural history of *Thylamys velutinus* (Marsupialia, Didelphidae) in Central Brazil. *Mammalia*, 60, 481-484.
- Villalba R., Bonisegna. (2009). Cambios climáticos regionales en el contexto del calentamiento global. Anexo: implicancias del cambio climático en Mendoza. Pp:103-113 en Informe ambiental 2009, Gobierno de Mendoza.
- Wilson D. E., Mittermeier R. A. (2015). Handbook of the mammals of the world. Volumen 5: Monotremes and Marsupials. *Lynx Edicions*.
- Woodcock B. A. (2005). Pitfall trapping in ecological studies. En: Insect sampling in forest ecosystems (Ed: Leather Simon). *Blackwell Publishing*, 37-57.
- Zapata S. C., Procopio D., Travaini A., Rodríguez A. (2013). Summer food habits of the Patagonian opossum, *Lestodelphys halli* (Thomas, 1921), in southern arid Patagonian shrub-steppes. *Gayana*, 77, 64-67.
- Zar J. H. (2005). Biostatistical analysis, 5th edition. *Pearson Prentice Hall*, New Jersey.

APÉNDICE

Sección 1. Muestras de referencia

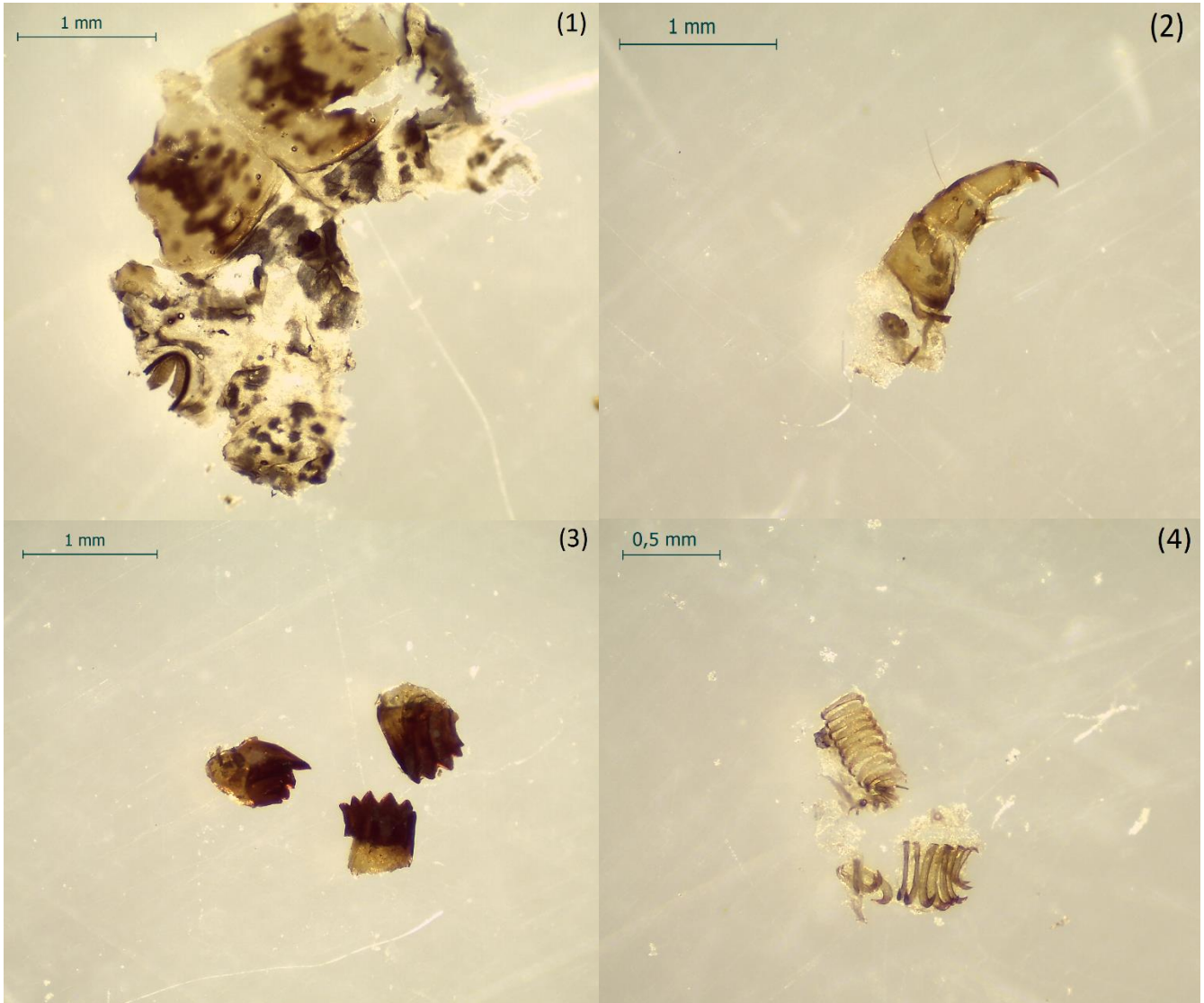
Coleópteros: antena (1), pata con fragmento de ornamentación señalado con flecha azul (2), mandíbula (3) y cutícula (4).



Lepidópteros: escamas que cubren alas y cuerpo (1), fragmentos de espiritrompa (2) y de antenas (3), y pata (4).



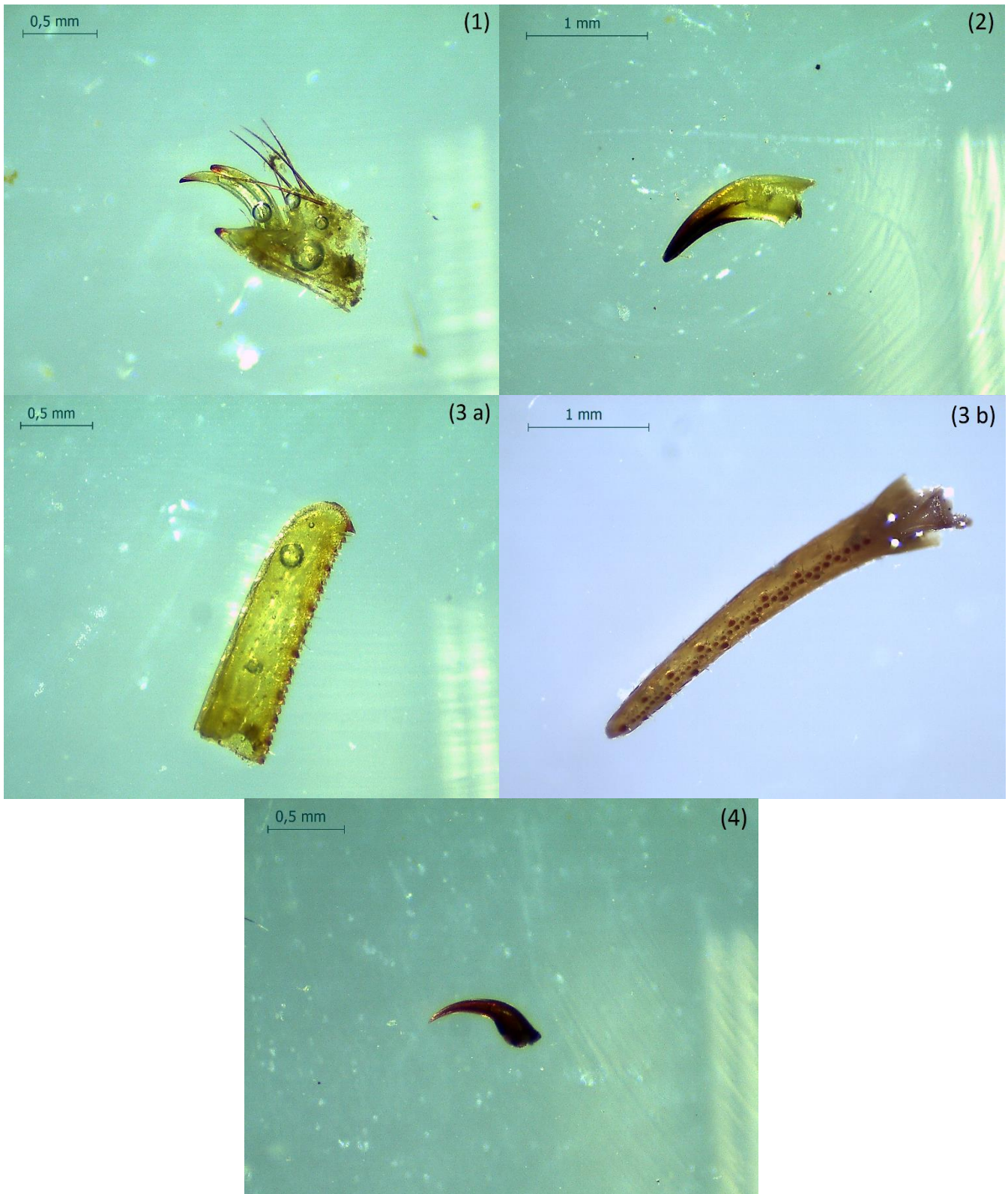
Larvas de lepidópteros: cutícula (1), pata (2), mandíbulas (3) y estructuras en forma de gancho que componen las pseudo-patas (4).



Ortópteros: cutícula (1a y 1b) y patas (2a y 2b).



Escorpiones: fragmento de pata (1), fragmento de quelícero (2), pedipalpos (3a y 3b), porción final de aguijón (4).



Sección 2. Índice de selectividad (w_i)

El índice de selectividad w_i según Manly *et al.* 2002, se calcula mediante la fórmula:

$$w_i = o_i/p_i$$

donde w_i es el índice de selección para el ítem alimentario i , o_i es la proporción de ítems consumidos que están en la categoría i , y p_i es la proporción de ítems disponibles que están en la categoría i .

El error estándar (SE) del índice de selectividad se calcula mediante la fórmula:

$$SE(w_i) = \sqrt{\frac{(1 - o_i)}{U o_i} + \frac{(1 - p_i)}{M p_i}}$$

donde U es el número total de observaciones de consumo y M es el número total de observaciones de disponibilidad.

La corrección de Bonferroni está dada por el cálculo del inverso de la distribución normal estándar acumulativa ($Z_{\alpha/2}$). Teniendo en cuenta que $\alpha=0,05$:

$$\alpha_B = \alpha/k$$

donde k es el número total de categorías disponibles en el ambiente, incluidas aquellas que no son consumidas. Por último, los límites inferior y superior del intervalo de confianza se obtienen mediante la fórmula:

$$IC = w_i \pm Z_{\alpha/2} se(w_i)$$

Sección 3. Índice de Levins estandarizado (B_A)

El índice de Levins (B) se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$B = \frac{1}{\sum p_j^2}$$

donde p_j es la proporción de ítems en la dieta que corresponden a la categoría j .

El índice de Levins estandarizado, se obtiene mediante:

$$B_A = \frac{B - 1}{n - 1}$$

donde B es el índice de Levins y n es el número total de categorías.

Sección 4. Fragmentos identificados en las muestras

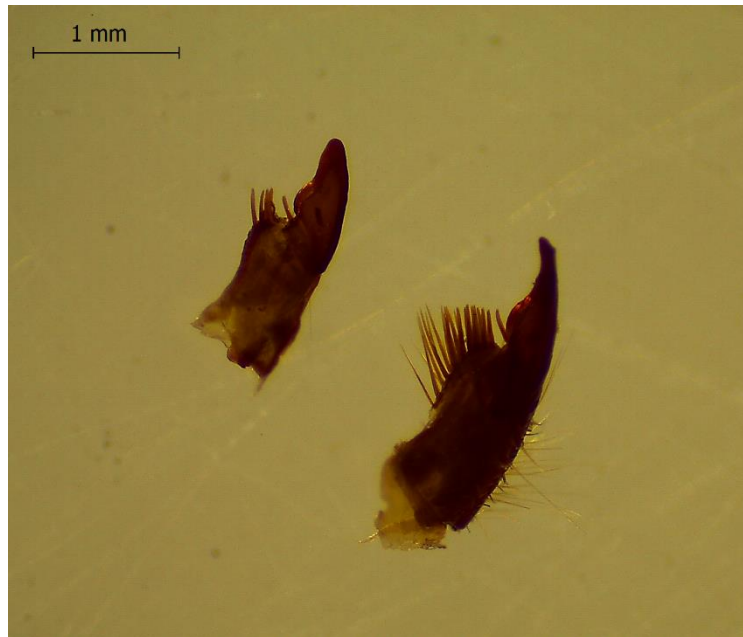
Dípteros: el fragmento corresponde a una pata, cuyo fémur aplanado es característico de este orden. La identificación fue realizada por la Dra. Cecilia Dominguez del Laboratorio de Entomología, IADIZA, CONICET.



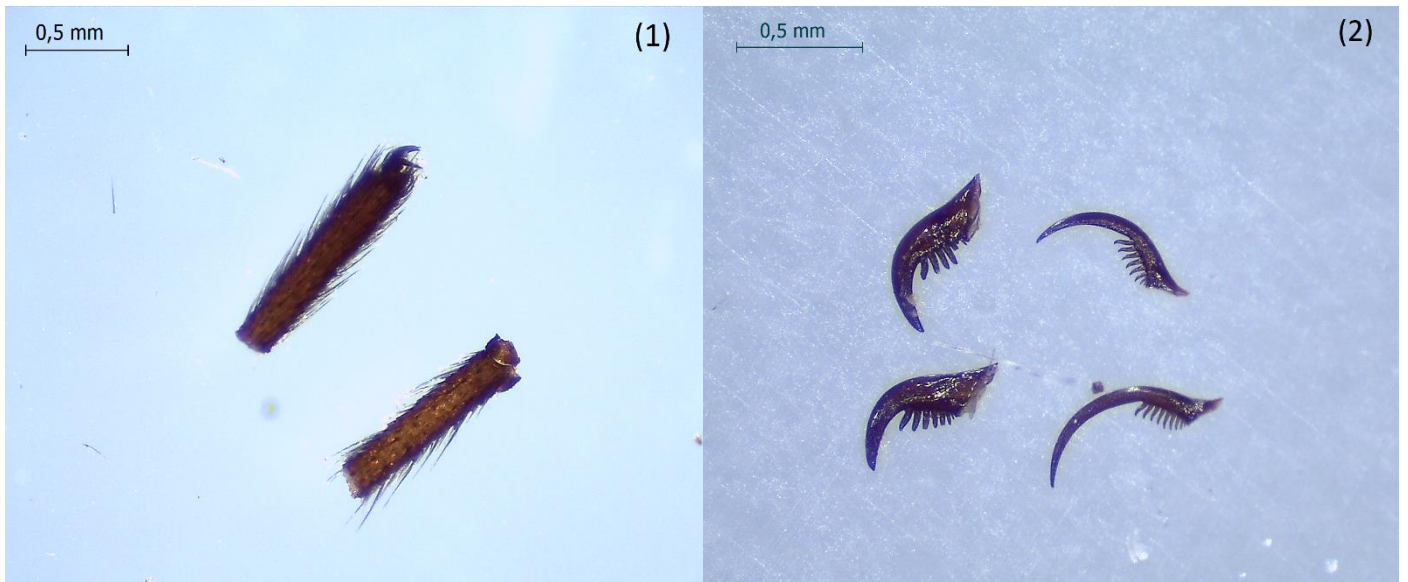
Hemípteros: fragmentos de cutícula. La identificación se logró mediante comparación con individuos completos encontrados en el sitio de estudio.



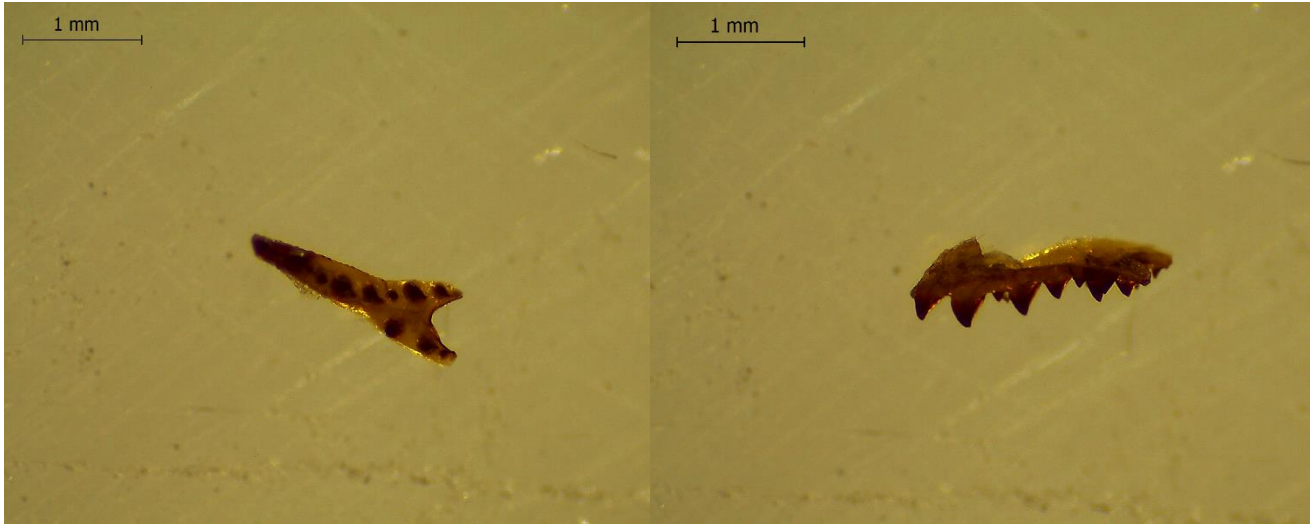
Larvas de coleóptero: patas (Familia Tenebrionidae). La identificación fue realizada por el Dr. Gustavo Flores del Laboratorio de Entomología, IADIZA, CONICET.



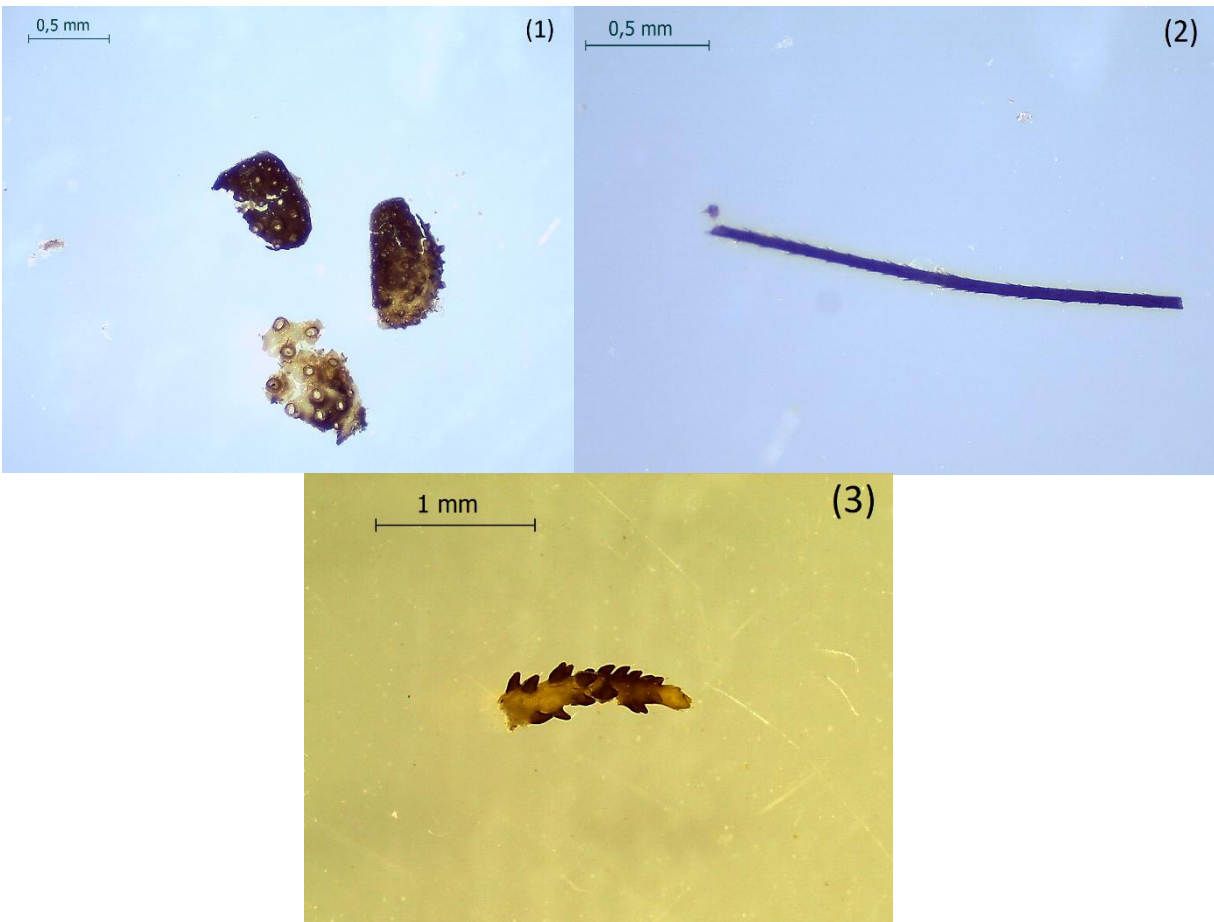
Arañas: fragmento de pata (1) y uñas (2). La identificación fue lograda mediante comparación con individuos completos.



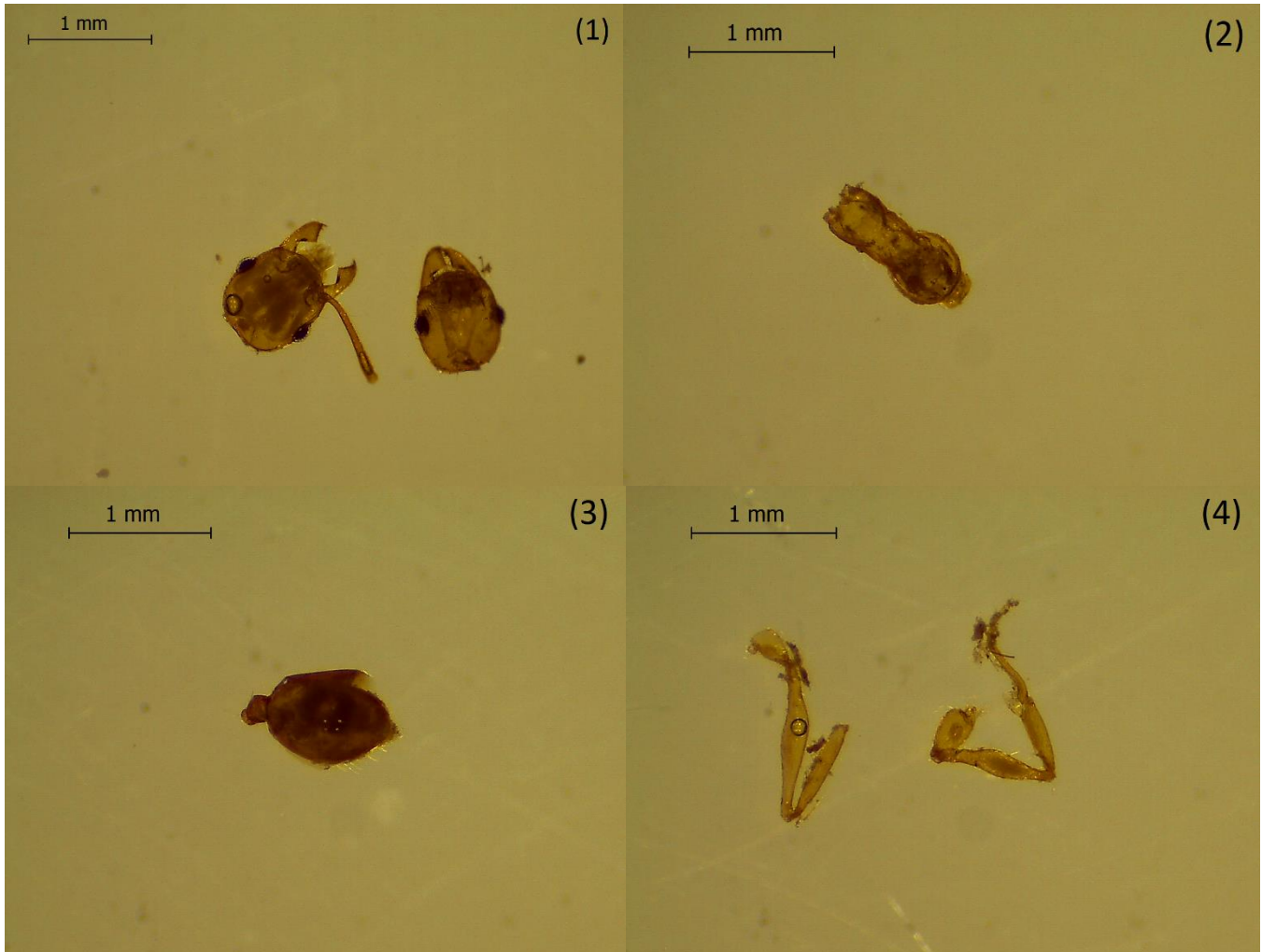
Solífugos: quelíceros. La identificación se logró por comparación con individuos completos encontrados en trampas de caída (pitfall).



Otras larvas de lepidópteros: cutícula con poros de inserción de espinas (1) y espina (2), de larvas comúnmente llamadas “gata peluda”. Ornamentación en forma de cuerno (3).



Formicidae: cabezas (1), tórax (2), abdomen (3) y fragmentos de patas (4). La identificación fue por comparación con individuos completos encontrados en trampas de caída (pitfall).



Filopluma: la identificación fue realizada por el Dr. Agustín Zarco y la Lic. Milagros Jefferies del grupo Biología de Aves, IADIZA, CONICET.



Sección 5. Abundancia de cada categoría de artrópodos

Resultados de análisis Kruskal-Wallis y Mann-Whitney (ortópteros) para la abundancia de cada categoría de artrópodos en la estación húmeda 2013-2014 (EH 1), estación seca 2014 (ES 1), estación húmeda 2015-2016 (EH 2) y estación seca 2016 (ES 2). La abundancia de ortópteros en las estaciones secas fue cero, por lo que sólo se compararon las estaciones húmedas. Las letras diferentes representan diferencias significativas con $p < 0,05$.

Categorías	Abundancia \pm desvío estándar				g.l.	H/W	p
	EH 1	ES 1	EH 2	ES 2			
Coleópteros	0,61 \pm 0,40 _[b]	1,38 \pm 2,30 _[a,b]	0,28 \pm 0,21 _[a,b]	0,15 \pm 0,25 _[a]	3	7,74	0,04
Lepidópteros	0,19 \pm 0,27 _[a]	0,10 \pm 0,17 _[a]	0,03 \pm 0,09 _[a]	0,04 \pm 0,10 _[a]	3	2,48	0,26
Larvas de lepidópteros	1,06 \pm 0,59 _[b]	0,04 \pm 0,10 _[a]	0,03 \pm 0,09 _[a]	0,08 \pm 0,16 _[a]	3	20,73	<0,01
Escorpiones	0,04 \pm 0,14 _[a]	0,02 \pm 0,07 _[a]	0,00 \pm 0,00 _[a]	0,00 \pm 0,00 _[a]	3	0,22	0,63
Arañas	0,42 \pm 0,49 _[a]	0,48 \pm 0,49 _[a]	0,86 \pm 0,36 _[a]	0,49 \pm 0,39 _[a]	3	6,72	0,07
Larvas de coleópteros	0,02 \pm 0,07 _[a]	0,04 \pm 0,10 _[a]	0,03 \pm 0,09 _[a]	0,19 \pm 0,28 _[a]	3	1,7	0,29
Dípteros	9,58 \pm 6,97 _[c]	4,83 \pm 4,50 _[b]	1,56 \pm 0,50 _[a]	6,15 \pm 4,42 _[b,c]	3	19,28	<0,01
Solífugos	0,00 \pm 0,00 _[a]	0,00 \pm 0,00 _[a]	0,00 \pm 0,00 _[a]	0,00 \pm 0,00 _[a]	3	0	sd
Himenópteros	0,21 \pm 0,26 _[a]	0,33 \pm 0,22 _[a,b]	0,63 \pm 0,42 _[b]	0,19 \pm 0,24 _[a]	3	9,45	0,02
Homópteros	4,84 \pm 4,41 _[b]	1,44 \pm 0,89 _[a]	1,45 \pm 0,89 _[a]	1,01 \pm 0,68 _[a]	3	13,73	<0,01
Hemípteros	0,13 \pm 0,21 _[a]	0,15 \pm 0,25 _[a]	0,03 \pm 0,09 _[a]	0,13 \pm 0,20 _[a]	3	1,04	0,65
Ortópteros	0,13 \pm 0,21 _[a]		0,03 \pm 0,09 _[a]			72,5	0,24

Sección 6. Resultados de Test Chi-cuadrado para consumo estacional de artrópodos

A partir de la comparación de a pares entre estaciones se determinó que existen diferencias significativas entre las distribuciones de frecuencias de EH 1 y EH 2, y de EH 2 y ES. En las siguientes tablas, se muestran los Test Chi-cuadrado consecutivos para encontrar aquellas categorías que aportaban en mayor medida a estas diferencias encontradas. Para ello, se fueron extrayendo del análisis los órdenes que presentaban el mayor valor de $|F.O - F.E|$ hasta llegar a un sub-conjunto de categorías que no presente diferencias significativas en sus distribuciones de frecuencia ($p > 0,05$). La frecuencia esperada (F.E.) fue calculada en relación a las proporciones de consumo de una de las estaciones.

EH 1 – EH 2			
Número de categorías (categoría extraída)	χ^2	Grados de libertad	p
6 (arañas)	23,2	5	0,0003
5 (hormigas)	16,3	4	0,002
4 (ortópteros)	12,5	3	0,006
3 (larvas de coleóptero)	1,1	2	0,6

EH 2 – ES			
Número de categorías (categoría extraída)	χ^2	Grados de libertad	p
6 (ortópteros)	9,3	5	0,09