

*Universidad Nacional de Mar del Plata  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales  
Tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias*

**“EFECTO DEL INCREMENTO DE LAS  
PRECIPITACIONES SOBRE LA ESTRUCTURA  
COMUNITARIA DE UN PASTIZAL DEL SUDESTE  
DE LA REGIÓN PAMPEANA, ARGENTINA”**

*Doctorando  
Alejandro D. Canepuccia*

*Director  
Dr. Andres Novaro*

*Codirector  
Dr. Alicia H. Escalante*

*Marzo del 2005*

## ÍNDICE TEMÁTICO

<b>Resumen .....</b>	<b>3</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>5</b>
<b>Introducción general.....</b>	<b>7</b>
<b>Área de estudio.....</b>	<b>10</b>
<b>CAPITULO 1</b>	
<b><i>Respuestas de los artrópodos a la pérdida de hábitats por precipitaciones en la Reserva Parque Atlántico Mar Chiquita.....</i></b>	<b>12</b>
Introducción.....	13
Materiales y Métodos.....	15
Resultados.....	17
Discusión.....	19
Tablas y Figuras.....	23
<b>CAPITULO 2</b>	
<b><i>Respuestas de las aves acuáticas a la pérdida de hábitats por precipitaciones en la Reserva Parque Atlántico Mar Chiquita.....</i></b>	<b>35</b>
Introducción.....	36
Materiales y Métodos.....	37
Resultados.....	39
Discusión.....	41
Tablas y Figuras.....	45
<b>CAPITULO 3</b>	
<b><i>Respuestas de los pequeños roedores a la pérdida de hábitats por precipitaciones en la Reserva Parque Atlántico Mar Chiquita.....</i></b>	<b>51</b>
Introducción.....	52
Consideraciones sobre el área de estudio.....	53
Materiales y Métodos.....	54
Resultados.....	57
Discusión.....	59
Tablas y Figuras.....	63
<b>CAPITULO 4</b>	
<b><i>Respuesta de los predadores a la pérdida de hábitats por precipitaciones en la Reserva Parque Atlántico Mar Chiquita.....</i></b>	<b>70</b>
Introducción.....	71
Materiales y Métodos.....	73
Resultados.....	78
Discusión.....	81
Tablas y Figuras.....	86
<b>Conclusiones generales.....</b>	<b>102</b>
<b>Agradecimientos.....</b>	<b>104</b>
<b>Bibliografía.....</b>	<b>105</b>

## RESUMEN

Durante las últimas décadas las precipitaciones han incrementado por encima de su promedio histórico en la región Pampeana, lo que conlleva a frecuentes inundaciones. Dichas inundaciones pueden provocar pérdida de hábitats y tener fuertes consecuencias sobre la dinámica de comunidades. Sin embargo, estos fenómenos han sido escasamente evaluados. El objetivo de la presente tesis doctoral fue evaluar los efectos del incremento en las precipitaciones sobre diferentes niveles comunitarios y sus interacciones en un pastizal del Sudeste de la región Pampeana (Reserva Parque Atlántico Mar Chiquita, 37° 32' a 37° 45' S, 57° 19' a 57° 26' O). Para esto, se analizaron las respuestas de los ensambles de los principales grupos animales del área en relación a los cambios en la disponibilidad de hábitats producidos por precipitaciones durante el período 2001 – 2003. Los muestreos fueron realizados mediante trampeos con trampas pitfall para artrópodos, censos de punto para aves acuáticas y censos de captura, marcado y recaptura para pequeños roedores. Además, se analizó la respuesta a dichos cambios en las interacciones verticales de la comunidad. Para ello se analizaron los cambios en la abundancia de los predadores tope del área (*Oncifelis geoffroyi* y *Pseudalopex gymnocercus*) mediante índices indirectos de sus abundancias y sus respuestas tróficas mediante el análisis de heces.

El incremento en las precipitaciones durante 2001 y 2002 resultó en un aumento en la profundidad de la laguna, la reducción temporaria de los hábitats terrestres más bajos y, en consecuencia, la disminución de la heterogeneidad ambiental a escala local. La reducción y heterogeneidad del hábitat tuvieron claro efecto sobre los ensambles analizados. En términos generales, los artrópodos respondieron disminuyendo su abundancia y diversidad. Las especies más afectadas fueron aquéllas con mecanismos limitados de dispersión, hábitat especialistas y de niveles tróficos superiores. Por otro lado, las aves acuáticas también fueron afectadas por el incremento en las precipitaciones. Los cambios en la profundidad de la laguna y pérdida de heterogeneidad del hábitat modificaron la abundancia y diversidad de la mayoría de los grupos morfofuncionales de aves acuáticas, disminuyendo su abundancia y diversidad durante las inundaciones. Los pequeños roedores del área por su parte también disminuyeron su abundancia en relación a la pérdida del hábitat y variaron sus preferencias de hábitat y la intensidad de sus relaciones interespecíficas. Por último, ambos predadores estudiados respondieron numéricamente a la pérdida del hábitat

disminuyendo su abundancia. Además, los predadores fueron afectados en forma indirecta por la disminución en la abundancia de los recursos presa, mostrando respuestas funcionales y alternancia de presas en su dieta, en relación a los cambios en la abundancia del recurso. La dinámica trófica de los predadores estuvo determinada por el perfil de recursos disponibles, con bajo o nulo efecto directo de la competencia.

De acuerdo a los resultados obtenidos, se puede concluir que, a diferencia de lo reportado para áreas desérticas y semidesérticas, en el área de estudio el incremento en las precipitaciones constituye un elemento de disturbio inmediato sobre la estructura del paisaje. Su principal efecto se manifiesta en la reducción temporaria de los hábitats terrestres más bajos y, en consecuencia, en la disminución de la heterogeneidad ambiental a escala local. Dicha pérdida de hábitat y heterogeneidad ambiental tienen fuertes efectos sobre la abundancia y diversidad biológicas. En términos generales, las especies con mecanismos limitados de dispersión, así como hábitat especialistas, son las más afectadas por la pérdida del hábitat. A su vez, estos resultados apoyan la hipótesis que la pérdida del hábitat tiene fuertes efectos sobre los niveles tróficos superiores. Esto es debido a que los predadores son afectados tanto en forma directa por la pérdida del hábitat, así como indirectamente por disminución en la abundancia de los recursos presa. Además, entre aquellas especies de la comunidad que evidenciaron interacciones denso-dependientes intra e interespecíficas, la disminución del hábitat tiene efectos sobre su segregación en el eje espacial, modificando su selectividad de hábitat e incrementando la intensidad de las interacciones agonísticas.

Estos resultados reforzarían la hipótesis de que en pastizales, la heterogeneidad espacial horizontal determina en gran proporción la diversidad de la comunidad. Y que en comunidades sujetas a alto grado de estrés y variabilidad, como son los humedales del Este de la región Pampeana Argentina, los factores físicos (diversidad de hábitats y regímenes de precipitaciones) representan importantes fuerzas en el modelado de la estructura comunitaria. Además, apoyan la hipótesis que en comunidades sujetas a alto grado de estrés y variabilidad, las interacciones mediadas por competencia poseen baja o nula importancia.

**ABSTRACT**

During last decades rainfalls have been increased over the historic average in the Pampean region, producing frequent floods. These floods may result in habitat loss, with important consequences on community dynamics. In spite of their impact, such phenomenon has remained unstudied. The aim of the present doctoral thesis was to evaluate the effects of rainfall increase upon different community levels and their interactions in a grassland of the Southeast of the “Pampas”, Argentina (Reserva Parque Atlántico Mar Chiquita, 37° 32’ to 37° 45’ S, 57° 19’ to 57° 26’ W). To achieve the major animal assemblages of this area, different responses were analyzed in relation to changes in habitat availability by rainfalls during 2001 – 2003. Samplings were carried out by means of pitfall traps for arthropods, point counts for waterbirds and live traps of capture, marked and recapture for small rodents. Vertical interactions through the community were also analyzed. For these purposes, changes in predator’s abundance in the area (*Oncifelis geoffroyi* and *Pseudalopex gymnocercus*) were assessed by means of indirect indices of abundance. On the other hand, trophic responses were analyzed by means of feces analyses.

Rainfall increases during 2001 and 2002 results in an increase of lagoon depth, in a temporary reduction of lower terrestrial habitats, and consequently in a decrease of the environmental heterogeneity to local scale. The reduction and heterogeneity of the habitat had a clear effect on the studied assemblages. Arthropods responded to by reducing their abundance and diversity. The most affected species were those habitat specialists, with limited dispersal mechanisms, and sited at the upper trophic levels. Waterbirds were also affected by the rainfall increase. Changes in water body depth and the habitat heterogeneity loss modified the abundance and diversity of most waterbird morphofunctional groups, decreasing their abundance and diversity during floods. Small rodents also decreased their abundance in relation to habitat loss, and changed their habitat preferences and the intensity of their interspecific relationships. Finally, both predators exhibited numerical responses to habitat reduction. Furthermore, both predators were indirectly affected by the decrease in prey resources, showing functional responses and prey switching behavior associated to prey profile changes. Trophic dynamics of predators was determined by the profile of available resources, with virtually no direct effect of the competence.

With regard to the findings reported for desert and semi desert areas, the rainfall increase was a short-time factor of disturbance in the landscape structure of the Reserva

Parque Atlántico Mar Chiquita. Its main effect is shown by a temporary reduction of lower habitats, and consequently by a decrease of the environmental heterogeneity to local scale. The loss of habitat and environmental heterogeneity had strong effects on biological abundance and diversity. In general terms, the species with limited dispersal mechanisms, as well as those habitat specialists, were the most affected. These results support the hypothesis that habitat loss has strong effects on the upper trophic levels. This could be arisen since predators were affected both in direct way by habitat loss, as well as indirectly by the decrease in prey abundance. Besides, among those species that showed dense-dependent intra and interspecific interactions, the habitat loss has effects on their spatial axis segregation, modifying their habitat selectivity and increasing the agonistic interaction intensity.

These results would reinforce the hypothesis that in grasslands, the horizontal spatial heterogeneity mostly determines the community diversity. Moreover, in communities undergoing high stress and extreme changes, such as wetlands of the East of the “Pampas”, physical factors (habitat diversity and rainfall regime) represent important forces in modeling the community shape and structure. Besides, these results would support the hypothesis that in stressed communities the interactions mediated by competence have less or null importance.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Uno de los principales propósitos del estudio de las interacciones entre las especies que componen una comunidad consiste en identificar y comprender los factores que determinan sus relaciones de abundancia, variaciones temporales y distribución (Andrewartha & Birch 1954). En este sentido, las interacciones mediadas por predación y competencia constituyen los mecanismos más reconocidos en la estructuración de comunidades (Hutchinson 1959, MacArthur & Pianka 1966, Schoener 1974).

Por otra parte, recientemente se ha reconocido la importancia de factores climáticos sobre la estructuración de comunidades terrestres, por ejemplo los cambios en el régimen de precipitaciones (Lima *et al.* 1999a, 1999b, Ayres & Lombardero 2000, Jaksic 2001, Stenseth *et al.* 2002, Williams & Liebhold 2002, Gan 2004). Las escasas evidencias empíricas y teóricas existentes sugieren que el incremento en las precipitaciones puede tener fuertes efectos sobre la distribución de las especies, modificando directa e indirectamente las tramas verticales y horizontales de las comunidades (Lima *et al.* 2002a). No obstante ello, son escasos y geográficamente puntuales los estudios acerca de la importancia de las variaciones climáticas sobre comunidades terrestres (Hanson & Weltzin 2000).

Durante las últimas décadas se han observado cambios significativos en las variables climáticas globales (IPCC 2003). Entre ellos, se han reportado incrementos significativos en las precipitaciones en muchas regiones del mundo (Argentina, Viglizzo *et al.* 1995, Australia y Nueva Zelanda, Suppiah & Hennessy 1998, Plummer *et al.* 1999). Estos cambios pueden tener fuertes efectos sobre la dinámica y distribución de las poblaciones silvestres (Lima *et al.* 1999a, Jaksic 2001, Gan 2004). En regiones semiáridas de Chile se ha observado que el incremento en las precipitaciones ocasionado por EL NIÑO (Southern Oscillation, ENSO) tiene fuertes efectos sobre los patrones de distribución y abundancia de las comunidades vegetales (Crawford 2000, Holmgren *et al.* 2001, Lima *et al.* 2001). Estas variaciones en la producción primaria tienen, a su vez, efectos denso-dependientes con un retraso de dos años sobre la abundancia de micromamíferos que dependen de la vegetación como alimento y refugio (Meserve & Le Boulengé 1987, Jaksic *et al.* 1997, Lima *et al.* 1999b) y efectos indirectos sobre la abundancia de predadores que dependen de los micromamíferos como recurso trófico (Jaksic *et al.* 1997, Lima *et al.* 2002a, Murúa *et al.* 2003).

Relaciones similares fueron observadas en los bosques boreales de Canadá en relación a los cambios climáticos producidos por la Oscilación del Atlántico Norte (NAO, Hurrell 1995). Existen reportes de cambios en la fenología reproductiva de la comunidad vegetal (Post & Stenseth 1999), de aves (Walther *et al.* 2002) y en la dinámica predador-presa (Stenseth *et al.* 1999).

Como consecuencia del cambio climático global, durante las últimas cinco décadas las precipitaciones de la región Pampeana de Argentina han incrementado por encima de su promedio histórico (Carballo & Hartmann 1996, Viglizzo *et al.* 1997). También se ha incrementado la frecuencia de eventos de precipitaciones extremas (Lucero & Rozas 2002). Asimismo, el incremento en la periodicidad de los eventos EL NIÑO/a- Southern Oscillation (ENSO) aumenta las diferencias interanuales en las precipitaciones (Kiladiz & Diaz 1989, Ropelewski & Halpert 1996). Para el Este de la región Pampeana de Argentina, las precipitaciones han incrementado durante el último siglo ( $R^2 = 0,2$ ;  $F = 23,7$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 102$ ) con valores de precipitaciones anuales promedio de 751 mm entre 1900 a 1950 (rango 396- 1231 mm) a valores promedio de 934 mm desde 1950 a 2004 (rango 588-1826 mm; The Global Historical Climatology Network at <http://lwf.ncdc.noaa.gov/oa/climate/climatedata.html> estación Mar del Plata).

Al Este de la región Pampeana, el paisaje predominante es plano y bajo, caracterizándose por grandes extensiones y diversidad de humedales. Esta estructura del paisaje conlleva a frecuentes inundaciones durante los períodos de intensas precipitaciones (Soriano *et al.* 1991). Dichas inundaciones pueden tener efectos inmediatos sobre la disponibilidad de hábitats terrestres, ocasionando la pérdida de los hábitats más bajos. A su vez, la pérdida de hábitats puede tener fuertes efectos sobre la diversidad biológica y la dinámica de comunidades (Andren 1994, Didham *et al.* 1996, Doherty & Grub 2002). Dichos efectos estarían relacionados con la disminución del número de individuos en las poblaciones, ya sea por emigración o menor supervivencia y/o reproducción, y con las consecuentes repercusiones de éstos hacia otros niveles de la comunidad (Holt *et al.* 1999, Komonen *et al.* 2000). Es por ello que, a diferencia de lo reportado para áreas desérticas de Chile (Jaksic *et al.* 1997, Lima *et al.* 1999a, Jaksic 2001), los efectos del incremento de las precipitaciones en el Este de la región Pampeana serían inmediatos al disturbio, afectando directamente la disponibilidad de hábitats por la anegación de los más bajos.

Hacia el Este de esta región, uno de los humedales más importantes es la Laguna Costera Mar Chiquita ( $37^{\circ} 32'$  a  $37^{\circ} 45'$  S,  $57^{\circ} 19'$  a  $57^{\circ} 26'$  W). Este humedal presenta una alta heterogeneidad ambiental y es hábitat de numerosas especies de aves acuáticas (Blanco *et al.* 1995, Botto *et al.* 1998, Ferrero 2001), micromamíferos (Malizia *et al.* 2001) e insectos (Cicchino 2003). Entre los predadores, el gato montés, *Oncifelis geoffroyi* y el zorro gris pampeano, *Pseudalopex gymnocercus*, son actualmente las especies autóctonas de mayor porte (Farias & Canepuccia 2001). Entre los principales grupos de potenciales presas de estos predadores se han citado a los micromamíferos, aves y artrópodos (Farias & Canepuccia 2001).

La elevada heterogeneidad ambiental y biológica y la configuración topográfica de esta región generan el escenario ideal para evaluar posibles respuestas a corto plazo en la abundancia, diversidad y relaciones entre las especies ante el incremento de las precipitaciones. Desde una perspectiva de conservación, resulta prioritario entender las respuestas a los cambios en las precipitaciones, especialmente si se toma en cuenta el incremento de las mismas durante las últimas décadas (Viglizzo *et al.* 1997).

El objetivo del presente trabajo de tesis doctoral es evaluar los efectos de la pérdida del hábitat mediada por el incremento en las precipitaciones sobre los diferentes niveles comunitarios y sus interacciones, en un pastizal del Sudeste de la región Pampeana. Se espera que el incremento en las precipitaciones tenga por resultado la pérdida de los hábitats más bajos y disminuya la heterogeneidad de hábitats a escala local. Bajo este supuesto, se hipotetiza que la pérdida del hábitat y heterogeneidad ambiental están relacionadas con la abundancia y diversidad de organismos a escala local. Además, se hipotetiza que la pérdida del hábitat y consecuente disminución de la abundancia y diversidad biológicas tendrán efectos sobre los niveles tróficos superiores, modificando las relaciones verticales de la comunidad (Noss & Csuti 1997, Holt *et al.* 1999, Jaksic 2001). Por lo tanto, se hipotetiza que en comunidades sujetas a alto grado de estrés y variabilidad, como son los humedales del Este de la región Pampeana Argentina, los factores físicos (diversidad de hábitats y regímenes de precipitaciones) representan importantes fuerzas en el modelado de la estructura comunitaria (Capone & Kushlan 1991, Ross *et al.* 1995).

La presente tesis doctoral incluye dos secciones principales correspondientes a dos marcos teóricos diferentes. En la primera sección se hace énfasis en las respuestas de los ensambles de organismos animales más abundantes en el área (insectos, aves acuáticas y micromamíferos) a los cambios en la disponibilidad de hábitats mediados

por precipitaciones. En la segunda sección se enfatiza sobre las respuestas a las variaciones en la disponibilidad de hábitats mediados por precipitaciones de las interacciones verticales directas e indirectas entre los predadores (*Oncifelis geoffroyi* y *Pseudalopex gymnocercus*) y con los ensambles de sus presas.

### ÁREA DE ESTUDIO

El presente trabajo de tesis doctoral fue llevado a cabo en la Reserva de Mar Chiquita ubicada al Este de la región Pampeana (37° 32' a 37° 45' S, 57° 19' a 57° 26' W; Fig. 1). El área presenta un clima húmedo subhúmedo con escasa o nula deficiencia de agua (Burgos & Vidal 1951, Fasano 1980, Reta *et al.* 2001). En el sector más bajo del área se encuentra la laguna costera Mar Chiquita, la cual constituye una de las lagunas costeras más importantes de América del Sur (Iribarne 2001).

La estación de lluvias en la región comprende los meses de octubre a marzo y la estación seca entre abril y septiembre (Reta *et al.* 2001). Debido a que las costas que rodean la laguna son bajas, cualquier fluctuación del nivel de las aguas se traduce en variaciones considerables del área de la laguna. La profundidad máxima es de 1,5 m, siendo la media de 0,8 m (Fasano 1980).

En la zona supratidal (llanura marginal) se distingue una comunidad dominada por *Spartina densiflora*, especie pionera en los planos de marea (Olivier *et al.* 1972). A medida que el nivel del terreno se eleva, *S. densiflora* es reemplazada por pastizales salados dominados por *Salicornia ambigua*. Las áreas más elevadas, contiguas a los pastizales salados, se encuentran dominadas por hunquillares de *Juncus acutus* (Vervoost 1967). En las zonas más elevadas predominan los hábitats transformados por las intensas actividades agrícola-ganaderas, encontrándose amplias áreas de pastoreo, originalmente dominadas por flechillares de *Stipa* spp. y actualmente por pastos cortos y/o pasturas (Isacch 2001, Stutz 2001). Los muestreos fueron realizados en dos áreas de la Reserva Mar Chiquita, extremo Norte de la laguna y alrededores del Arroyo Sotelo, al Este de la laguna (Fig. 1).



## **CAPITULO 1**

*Respuestas de los artrópodos a la pérdida de hábitats por precipitaciones en la Reserva Parque Atlántico Mar Chiquita*

*Este capítulo será enviado para su publicación en co-autoría con AC Cicchino, AH Escalante y A Novaro*

## INTRODUCCIÓN

La reducción del hábitat es causa frecuente de cambios en la estructura espacial del paisaje y, en consecuencia, de la estructura comunitaria de los organismos asociados (Connor & McCoy 1979, Kareiva 1987, Fahrig & Grez 1996). Generalmente, junto a la disminución del hábitat, las poblaciones merman, ya sea debido a un incremento de la emigración o a la disminución de la supervivencia y/o reproducción (Burkey 1995, Didham *et al.* 1996, Harrison & Bruna 1999, Doherty & Grub 2002).

Sin embargo, de acuerdo con sus historias de vida, las respuestas de las especies a la reducción del hábitat son variables. Mientras que algunas especies se ven favorecidas, otras son perjudicadas por su pérdida (Collinge & Forman 1998, Didham *et al.* 1998, Bolger *et al.* 2000). De acuerdo a esto, las especies con mecanismos limitados de dispersión son las más afectadas por la pérdida del hábitat (Davies *et al.* 2000, Thomas 2000). No obstante, los resultados existentes en la literatura son frecuentemente contradictorios o no concluyentes (Lawton 1994). Muchos estudios han restado importancia a la capacidad de dispersión (Harrison & Bruna 1999, MacNally *et al.* 2000) argumentando que las preferencias de hábitat de las especies (especificidad de hábitat) pueden determinar los diferentes grados de vulnerabilidad a la pérdida de hábitat (Webb & Hopkins 1984, Yahner 1988, Kruess & Tschardtke 1994). Otros autores han postulado la importancia de los niveles tróficos, siendo las especies de niveles tróficos superiores las más afectadas (Holt *et al.* 1999, Komonen *et al.* 2000). Así, el estudio de las respuestas de especies con distintas características ecológicas es fundamental para predecir la disminución de la diversidad biológica ante la pérdida del hábitat (MacNally *et al.* 2000).

Por su alta sensibilidad a los cambios en la comunidad (Burel *et al.* 1998), muchos taxones de artrópodos son empleados como indicadores de distintos niveles de disturbio, ya sea por pérdida o fragmentación del hábitat y/o por cambios en factores físicos y biológicos de las comunidades (Brown 1991, Daily & Ehrlich 1995, Ribera & Foster 1997). Esto se debe a la vasta diversidad de formas de vida desarrolladas por los artrópodos, que los ha llevado a colonizar una extensa variedad de nichos ecológicos en ecosistemas continentales (Hammond 1992). Entre los insectos, la familia Carabidae (Coleoptera) es una de las más utilizadas para estimar variaciones a nivel comunitario y ecosistémico, debido a su alta sensibilidad a los cambios en el paisaje y variedad de nichos ecológicos (Turin *et al.* 1991, Ribera & Foster 1997, Noss 1999, Brose 2003).

Por otra parte, los carábidos constituyen también un importante recurso alimentario para numerosas especies de vertebrados (Van Home & Bader 1990, Anon 1994), funcionando como indicadores de la diversidad de grupos superiores de la comunidad (Ribera & Foster 1997). Todas estas características los transforman en elementos clave de ecosistemas terrestres (Didham *et al.* 1996) y los colocan en la base de muchas tramas tróficas.

En la región Pampeana, los regímenes de precipitaciones muestran un comportamiento cíclico a largo plazo (Walter 1967). Sin embargo, durante las últimas décadas las precipitaciones se han incrementado por encima de su media histórica anual (Viglizzo *et al.* 1995, 1997, Lucero & Rozas 2002). En el Este de esta región, el paisaje predominante es plano y bajo, favoreciendo frecuentes inundaciones durante los períodos de intensas precipitaciones (Frenguelli 1950, Soriano *et al.* 1991). El Parque Atlántico Mar Chiquita (al Este de la región Pampeana, 37° 32' a 37° 45' S, 57° 19' a 57° 26' W), presenta una alta heterogeneidad ambiental (Ferrero 2001), que puede modificarse durante los períodos de inundaciones por anegación de los hábitats más bajos. Esas inundaciones pueden provocar pérdida de hábitats y tener fuertes consecuencias sobre la dinámica de la comunidad, ya sea debido a un incremento de la emigración o a la disminución de la supervivencia y/o reproducción (Burkey 1995, Didham *et al.* 1996, Harrison & Bruna 1999, Doherty & Grub 2002). Sin embargo, existe muy poca información acerca de cómo el incremento en las precipitaciones afecta los ecosistemas terrestres Sudamericanos (Vilina & Cofre 2000, Jaksic 2001) y pocos estudios han examinado la respuesta de las comunidades de artrópodos a estos cambios (Warren *et al.* 2001, Scott & Anderson 2003).

El objetivo en este capítulo fue evaluar las respuestas de las poblaciones locales de artrópodos, particularmente de insectos carábidos, a la pérdida de hábitats mediada por precipitaciones. Para cumplir con este objetivo se evaluó: 1- la pérdida de hábitats y cambios en la heterogeneidad ambiental mediados por el incremento de las precipitaciones en un pastizal del Este de la región Pampeana Argentina; 2- la respuesta en el número y diversidad de artrópodos, particularmente insectos carábidos, a la pérdida y cambios en la heterogeneidad de hábitats 3- la sensibilidad diferencial de los artrópodos a la pérdida de hábitats, de acuerdo a sus capacidades de dispersión y, dentro de los carábidos, según sea su nivel trófico y de especialización en el hábitat.

Bajo el supuesto que el incremento en las precipitaciones tenga por resultado la pérdida de los hábitats más bajos y disminuya la heterogeneidad de hábitats a escala

local, se hipotetiza que la pérdida y disminución en la heterogeneidad de hábitats afecta negativamente la abundancia y diversidad de artrópodos. Las especies más afectadas por la pérdida de hábitats serán las que posean menor capacidad de dispersión (Thomas 2000). Dentro de los carábidos las especies más afectadas serán las especialistas y de niveles tróficos superiores (Kruess & Tschamtko 1994).

### METODOLOGÍA

Los muestreos se realizaron en los alrededores del Arroyo Sotelo (38 ha, Fig. 1), desde diciembre de 2001 a noviembre de 2002 y entre julio de 2003 y junio de 2004. Se distinguieron 4 hábitats predominantes en base a su composición florística y particularidades edáficas, que describen un gradiente altitudinal: 1- llanura marginal (espartillar) dominada por *Spartina densiflora*, 2- pastizales halófilos, caracterizados por *Salicornia ambigua*, 3- pastizales halófilos (hunquillares) caracterizados por *Juncus acutus* y 4- hábitats transformados por actividades agropecuarias y dominados por pastos cortos y/o pasturas (Isacch 2001, Stutz 2001).

#### ***Variaciones en la heterogeneidad del hábitat.***

El área ocupada por cada hábitat fue determinada mediante el uso de imágenes satelitales (Landsat 7). Los porcentajes anegados de cada hábitat fueron estimados visualmente en cada muestreo. Estos valores se utilizaron para estimar los cambios en la superficie de cada hábitat por inundaciones y la diversidad de hábitats mediante el índice de Shannon ( $H' = -\sum p_i \times \log p_i$ , donde  $p_i$  es la proporción en que el hábitat  $i$  contribuye al total de hábitats; Shannon 1948, Usher 1986). Los valores diarios de precipitaciones fueron obtenidos de The Global Historical Climatology Network at <http://lwf.ncdc.noaa.gov/oa/climate/climatedata.html> para la estación Mar del Plata, situada a 25 km del área de estudio, calculando las precipitaciones acumuladas de 30 días anteriores a la fecha de cada muestreo.

#### ***Abundancias relativas de artrópodos.***

Se realizaron muestreos bimensuales durante el primer período y mensuales durante el segundo de las poblaciones de artrópodos en cada hábitat, mediante la operación de 5 trampas pitfall por hábitat dispuestas con una separación de 5 m lineales. Las trampas consistían en potes plásticos circulares (12 x 15 cm) con perforaciones

laterales rectangulares (2 x 3 cm) a 1 cm por debajo de la parte superior (Lemieux & Lindgren 1999). El método de captura mediante trampas Pitfall, si bien presenta ciertas limitaciones y resulta más eficiente para los artrópodos de hábitos rastreros (Obrtel 1971, Luff 1982, Niemelä *et al.* 1990, Lemieux & Lindgren 1999), se encuentra entre los más utilizados por su gran simplicidad y bajo costo (Cicchino 2003). Una vez colocadas las trampas dentro del sustrato hasta el nivel inferior de las perforaciones laterales, se llenaron con solución saturada de ClNa y detergente como agente tensioactivo. Las trampas fueron cubiertas con tapas plásticas a fin de prevenir la entrada de restos de vegetación y micromamíferos y disminuir el impacto de las precipitaciones.

Se colectó el contenido de cada trampa una vez transcurridos 30 días desde su colocación. En el laboratorio, se separaron los artrópodos y se determinaron al menor nivel taxonómico posible mediante bibliografía pertinente. Colembolos y ácaros de suelo no fueron contabilizados debido a que, por su tamaño menor a 1 mm, no representan un recurso alimentario para niveles tróficos superiores. Sobre el total de artrópodos capturados en cada hábitat se estimó: 1- riqueza (número promedio de taxones capturados por hábitat) y 2- abundancia relativa (número promedio de individuos capturados por hábitat). Debido a que se llegó al nivel de especies sólo para los artrópodos de la familia Carabidae (ver Apéndice 1.1), el análisis fue realizado a nivel de familia para todos los artrópodos capturados y, dentro de los carábidos, a nivel específico. Por otro lado, se estimó la abundancia promedio por hábitat de los grupos de artrópodos más abundantes en el área, clasificándolos de acuerdo a su capacidad relativa de dispersión (Parker & Mac Nally 2002). Los artrópodos caminadores himenópteros y arácnidos fueron considerados malos dispersantes; los voladores dípteros, como buenos dispersantes y hemípteros y carábidos, que utilizan ambos métodos de dispersión, se consideraron dispersantes intermedios.

A fin de evaluar la respuesta de los carábidos a la pérdida del hábitat según sus niveles tróficos, se estimó la abundancia promedio por hábitat de individuos depredadores, omnívoros y herbívoros. Para ello se utilizó la caracterización de la carabidofauna del Partido de General Pueyrredón de Cicchino (2003). De la misma manera, se estimó la respuesta de los carábidos especialistas y generalistas a la pérdida del hábitat, considerando especialistas a aquellas especies que viven en uno o pocos biótopos y generalistas a aquellas que lo hacen en una gran variedad de biótopos (Cicchino 2003).

### **Análisis de los datos.**

Se realizaron regresiones lineales simples con el fin de analizar las respuestas a las variaciones en las precipitaciones, de la superficie ocupada por cada hábitat y de la heterogeneidad de hábitats del área en general. Las variables fueron transformadas para cumplir con los supuestos de normalidad, linealidad y homogeneidad de varianza de los residuales (Neter *et al.* 1990).

También se realizaron regresiones lineales simples para analizar la respuesta de la abundancia y riqueza de los distintos grupos de artrópodos y en carábidos a nivel específico, a las variaciones en la superficie de cada hábitat en particular y del área de estudio en general. Sin embargo, en el caso del hábitat más elevado (campos de pastoreo), que raramente se ve afectado por inundaciones, se realizaron regresiones simples entre los parámetros poblacionales descriptos y la pérdida de hábitats del área de estudio en general. El mismo análisis fue realizado para analizar las respuestas de los carábidos según sus niveles tróficos (depredadores, omnívoros y herbívoros) y según su especialidad de hábitat (especialistas y generalistas). Cabe aclarar que la estación invernal fue excluida del análisis, debido a que las poblaciones de artrópodos sufren una marcada disminución de su abundancia durante este período.

## **RESULTADOS**

Los regímenes estacionales de precipitaciones fueron diferentes en los distintos ciclos anuales estudiados. Durante el año 2002, las precipitaciones fueron superiores al promedio de los últimos 50 años. Posteriormente disminuyeron, llegando a valores similares al promedio histórico y alcanzaron sus valores más bajos durante 2004 (Fig. 1.1).

El incremento en los valores de precipitaciones acumuladas (30 días) explicó significativamente la varianza observada en las variables áreas del hunquillar (Fig. 1.2b), de pastizales de *Salicornia ambigua* (Fig. 1.2c) y del espartillar (Fig. 1.2d). Por el contrario, no se observaron efectos sobre el pastizal de pastoreo ( $R^2 = 0,187$ ,  $p = 0,1$ ,  $n = 16$ ). Los hábitats topográficamente más bajos sufrieron mayor pérdida de área con el incremento de las precipitaciones, mostrando mayores pendientes (espartillar  $b = -0,004$ , *S. ambigua*  $b = -0,002$ , hunquillar  $b = -0,0005$ ;  $F = 37,98$ ;  $p < 0,05$ ;  $df = 3$ ; Tukey  $p < 0,05$  para todas las comparaciones). Esta reducción del área de cada hábitat estuvo asociada a una disminución en la heterogeneidad de hábitats del área en general (Fig. 1.2a).

**Respuestas de la abundancia y diversidad de artrópodos a la pérdida de hábitats.**

Se capturó un total de 14700 artrópodos incluidos en 44 familias, dominadas en número por hormigas (Formicidae: 36%), arañas (Arachnida: 19%), dípteros muscoideos (Diptera 16%) y carábidos (Carabidae: 7%). Las variaciones en la disponibilidad de hábitats explicaron el 60 % de la varianza en la disminución de la abundancia de artrópodos en el área total ( $R^2 = 0.60$ ,  $F = 16.75$ ,  $p = 0.002$ ,  $n = 12$ , Fig. 1.3). Sin embargo, este comportamiento no fue el mismo para cada hábitat particular. La reducción de hábitats explicó significativamente las variaciones registradas en la variable abundancia de artrópodos en el espartillar y en pastizales de *S. ambigua*; mientras que en el hunquillar y en el pastizal de pastoreo no se encontró asociación entre estas variables (Fig. 1.4). Un comportamiento similar fue observado en cada hábitat entre reducción de hábitats y riqueza de familias de artrópodos (Fig. 1.5).

Tanto los artrópodos considerados malos dispersantes (himenópteros no voladores y arácnidos) como aquéllos intermedios (hemípteros y carábidos) y buenos dispersantes (dípteros) disminuyeron su abundancia en relación con la reducción del hábitat en el espartillar y en pastizales de *S. ambigua*. En ambos hábitats las pendientes variaron en el sentido esperado, mostrando que el efecto de las inundaciones es mayor sobre los malos dispersantes (mayor pendiente) y menor sobre los intermedios y buenos dispersantes ( $F = 16,10$  en salicornia;  $F = 8,1$  en espartillar;  $p < 0,001$ ;  $df = 2$ ) con diferencias significativas entre malos dispersantes respecto de los intermedios y buenos dispersantes (Tukey  $p < 0,05$ ; Fig. 1.6). En el hunquillar, la abundancia de buenos dispersantes incrementó con la reducción del hábitat, mientras que en el hábitat de pastoreo no se registraron asociaciones entre la capacidad de dispersión de los artrópodos y la reducción de hábitats del área en general (Fig. 1.6).

Los carábidos se encontraron distribuidos en forma diferencial en los distintos hábitats. Especies tales como *Argutoridius chilensis*, *Brachinus marginellus* y *Feroniola montevideana* resultaron afines a los espartillares, mientras que *Aspidoglossa intermedia*, *Brachinus paliipes*, *B. intermedius*, *Notonepha palidegutula* y *Scarites antracinus* no mostraron afinidades por ningún hábitat. *Argutoridius bonariensis*, *Anisostichus posticus* y *Loxandrus planicollis* se registraron exclusivamente en los hábitats de pastoreo (Tabla 1.1). Relacionado con la reducción del hábitat, los carábidos respondieron disminuyendo su riqueza (Fig. 1.7) y su abundancia (Fig. 1.8) en el espartillar y en los pastizales de *S. ambigua*. En el hunquillar y en el pastizal de pastoreo no se encontró asociación entre estas variables.

Tanto los carábidos de hábitos generalistas como los especialistas disminuyeron su abundancia con la reducción del área de pastizales de *S. ambigua* y del espartillar. El efecto de las inundaciones fue mayor sobre los especialistas ( $T = 28,56$  en salicornia;  $T = 13,60$  en espartillar;  $p < 0,001$ ;  $df = 1$ ; Fig. 1.9). Por su parte, los carábidos generalistas incrementaron su abundancia a medida que el área total del pastizal pastoreado disminuía, mientras que la abundancia de los especialistas se mantuvo baja (Fig. 1.9). En el hunquillar no se registraron asociaciones entre abundancias de carábidos generalistas y especialistas y pérdida del hábitat (Fig. 1.9). Por último, los carábidos de hábitos predadores y omnívoros disminuyeron su abundancia en relación a la pérdida del hábitat en el espartillar y en pastizales de *S. ambigua*. El efecto de las inundaciones fue mayor sobre los predadores ( $F = 22,71$  en salicornia;  $F = 2,88$  en espartillar;  $p < 0,001$ ;  $df = 2$ ) con diferencias significativas entre predadores y omnívoros (Tukey  $p < 0,05$ ; Fig. 1.10). Por otro lado, la abundancia de predadores se incrementó en el pastizal de pastoreo en relación a las inundaciones (Fig. 1.10). No se observaron relaciones entre estas variables en el hunquillar. La abundancia de los carábidos omnívoros y herbívoros no mostró relación con la pérdida del hábitat, aunque en el espartillar y en los pastizales de *S. ambigua* fue demasiado baja como para realizar inferencias (Fig. 1.10).

## DISCUSIÓN

El incremento y la variabilidad interanual de las precipitaciones en la región Pampeana (Viglizzo *et al.* 1997, Lucero & Rozas 2002) representan un elemento de disturbio importante sobre la estructura del paisaje en el área de estudio. Este incremento en las precipitaciones tiene como resultado la reducción temporaria de hábitats y, en consecuencia, la disminución de la heterogeneidad ambiental a escala local. A su vez, dicho disturbio afecta, en mayor medida, a los hábitats de menor altura (espartillar y pastizales de *Salicornia ambigua*) y, en menor grado, a los más elevados (hunquillar). Estos tres hábitats constituyen relictos de vegetación autóctona con bajo impacto de actividad agroganadera (Stutz 2001). Por su parte, el pastizal corto es el hábitat de mayor altura, ubicado por encima de los 5 m s.n.m. (Stutz 2001), que sólo es afectado durante los meses de precipitaciones extremas (ej., marzo y mayo de 2002), mostrando una reducción del área del 10 %. Este hábitat se encuentra muy impactado

por la actividad agroganadera y está constituido, casi en su totalidad, por campos de pastoreo.

Esta reducción del hábitat tiene un claro efecto sobre la comunidad de artrópodos, alterando su riqueza específica y su abundancia. Los efectos negativos de la reducción del hábitat sobre las poblaciones de artrópodos han sido extensamente reportados (Klein 1989, Andren 1994, Harrison & Bruna 1999, Rosenblatt *et al.* 1999, Niemelä 2000). Sin embargo, las respuestas no son las mismas para todos los grupos ecológicos y hábitats analizados. En este sentido, las características de las especies existentes en cada hábitat particular parecen jugar diferentes roles, en relación a sus capacidades de supervivencia al disturbio y su posterior recolonización (Bender *et al.* 1998, Parker & Mac Nally 2002).

Una de las características ecológicas más estudiadas y reportadas en relación con la respuesta de las especies a la reducción del hábitat ha sido la capacidad de dispersión de las mismas (de Vries *et al.* 1996, Davies *et al.* 2000). Así, para especies con alta movilidad se espera un efecto menor sobre su abundancia (Andrén 1994, Hanski & Gilpin 1997, Söderström & Pärt 2000), debido a que ellas son capaces de ampliar su área de acción (Tjernberg *et al.* 1993) y adquirir sus recursos en otros parches cercanos (compensación de paisaje, Dunning *et al.* 1992, Redpath 1995). Esto determina que parches pequeños se encuentren dominados por especies con alta tasa de dispersión (den Boer 1990, de Vries *et al.* 1996) y bajo número de especies malas dispersantes. Esto resulta deductivamente en considerar que la dispersión representa una característica positiva para la supervivencia de las especies ante la reducción o pérdida del hábitat. En el presente estudio, los malos dispersantes fueron los más afectados por la reducción del área de los hábitats más bajos (espartillar y pastizales de *S. ambigua*).

Por otro lado, debido a las características topográficas y florísticas del Parque Atlántico Mar Chiquita, la reducción de cada hábitat particular ocurrió de manera homogénea en el área de estudio. Razón por la cual, durante las inundaciones, los dispersantes sólo pueden desplazarse hacia otro tipo de hábitat afectado en menor grado por el disturbio, como es el caso del hunquillar (disturbio medio), o hacia otro no afectado, como es el pastizal de pastoreo. Sin embargo, la abundancia de buenos dispersantes sólo se vio incrementada en el hunquillar, posiblemente debido a que el hábitat de pastoreo presenta baja cobertura vegetal y escaso refugio disponible. Estos resultados apoyarían la idea de que las probabilidades de colonización no sólo dependen de las características de las especies en consideración, sino también de la calidad de los

hábitats remanentes (Fahrig 1997). En este sentido, la afinidad de las especies por el hábitat tendría un rol de gran importancia. La relación especies - hábitat puede generar respuestas diferentes en la vulnerabilidad a la pérdida del hábitat (Henein *et al.* 1998). Aquellas especies capaces de desarrollarse en una gran variedad de hábitats (generalistas) son menos afectadas por la pérdida del mismo, mientras que las especialistas tienen mayores probabilidades de extinción (Henein *et al.* 1998).

En el caso de los carábidos, tanto los generalistas como los especialistas fueron afectados por la reducción del hábitat, aunque con mayor intensidad lo fueron los especialistas como *Brachinus marginelus* y *Triammatus* sp nov. b, típicos de pastizales halófilos (Cicchino 2003). Para las especies ápteras, micrópteras y braquípteras, todas especialistas y dotadas de muy baja capacidad de dispersión, el efecto ha sido predominantemente negativo (*ej.*, *Carbonellia platenses*: áptera y *Pelmatellus* sp. b: dimorfa 50%/50%, Cicchino 2003). En el hábitat de pastoreo se incrementó la abundancia de carábidos generalistas (*Triammatus chalceus*, *T. striatulus* y *Argutoridius bonaeriensis*) a medida que la disponibilidad de hábitats disminuía. Las especies generalistas podrían verse beneficiadas por la pérdida del hábitat (Webb & Hopkins 1984, Yahner 1988, Kruess & Tschardtke 1994), debido a su capacidad de utilizar los hábitats remanentes como un continuo (Dewenter & Tschardtke 2000, Tschardtke *et al.* 2002, Cicchino 2003). Posiblemente las especies generalistas del área de estudio puedan ocupar hábitats de baja cobertura y elevado impacto antrópico.

Del mismo modo, el comportamiento trófico de las especies ha sido reportado como una característica importante en la capacidad de respuesta a la reducción del hábitat. Las poblaciones de predadores topes serían más propensas a la extinción que las de los niveles inferiores (Pimm 1991, Lawton 1995, Holt *et al.* 1999). En nuestro caso, y como ha sido reportado para otras áreas (Brown 1971, Patterson 1984, Hanski & Gilpin 1997), el ensamble de carábidos predadores fue afectado en los hábitats con mayor pérdida de área. Entre ellos, carábidos predadores tales como *Aspidoglossa intermedia*, *Brachinus pallipes* y *Incagonum lineatopuntatus*, disminuyeron durante el disturbio. Por el contrario, otras especies predatoras, como *Paranortes cordicollis* y *Triammatus striatulus*, no disminuyeron. Esto posiblemente se deba a su comportamiento hábitat generalista, pudiendo desplazarse a los hábitats no inundados debido a su capacidad de utilizar una amplia gama de biotopos. Por otro lado, los carábidos omnívoros parecieron no mostrar efecto alguno ante la pérdida del hábitat y la

escasa abundancia de carábidos herbívoros no permitió evaluar efecto alguno sobre este grupo.

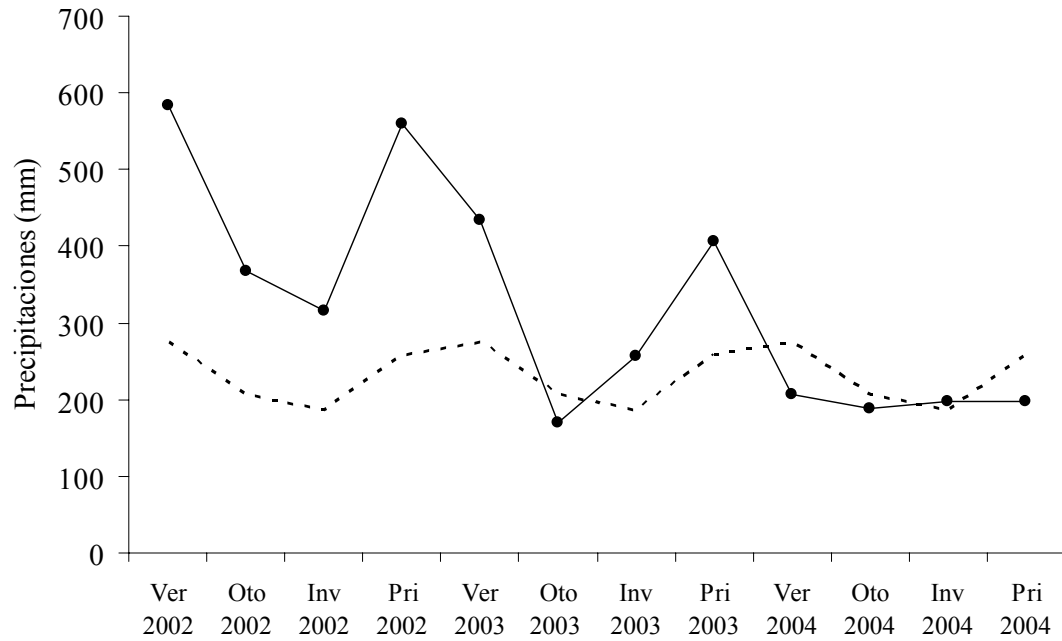
En conclusión, estos resultados muestran que, a diferencia de lo reportado para regiones semiáridas, en las cuales el incremento de las precipitaciones tiene efectos a largo plazo (Leirs *et al.* 1996, Jaksic *et al.* 1997, Lima *et al.* 1999a), en el área de estudio, el efecto es inmediato, afectando tanto la disponibilidad del hábitat como la heterogeneidad del área. A su vez, la reducción del hábitat afecta: la presencia y/o abundancia del ensamble de artrópodos, el número de especies, la composición y estructura de la comunidad de cada hábitat particular y del área en general. Sin embargo, no todas las especies son afectadas de la misma manera. El efecto de la pérdida del hábitat en este caso, parece tener impacto negativo sobre determinadas especies estenótomas (Henein *et al.* 1998). Por el contrario, para las especies generalistas, la pérdida del hábitat influye positivamente (aunque de forma indirecta), resultando en un incremento notorio de sus poblaciones (Webb & Hopkins 1984, Yahner 1988, Kruess & Tschardtke 1994, Dewenter & Tschardtke 2000). Por otro lado, se confirman los modelos teóricos recientemente publicados por Holt *et al.* (1999), que predicen que aquellas especies especializadas en el uso del hábitat y las de niveles tróficos superiores son más afectadas por la pérdida del hábitat que aquéllas de niveles tróficos inferiores y generalistas. Los mecanismos de dispersión parecen jugar un rol importante en determinar las respuestas de las especies a la pérdida del hábitat (Thomas 2000). De esta forma, dichas respuestas parecen estar relacionadas con una combinación de sus diferentes características ecológicas. Por lo tanto, la búsqueda y empleo de un solo atributo ecológico como indicador de la magnitud del disturbio parece de poco valor predictivo para el entendimiento de las respuestas específicas a diferentes disturbios (Didham *et al.* 1996). Además, estas respuestas se encuentran vinculadas no solamente a las características ecológicas de las especies particulares, sino también a la vulnerabilidad de cada hábitat a la pérdida de área (Didham *et al.* 1996, Fahrig 1997) y a las características de los hábitats remanentes.

## TABLAS Y FIGURAS

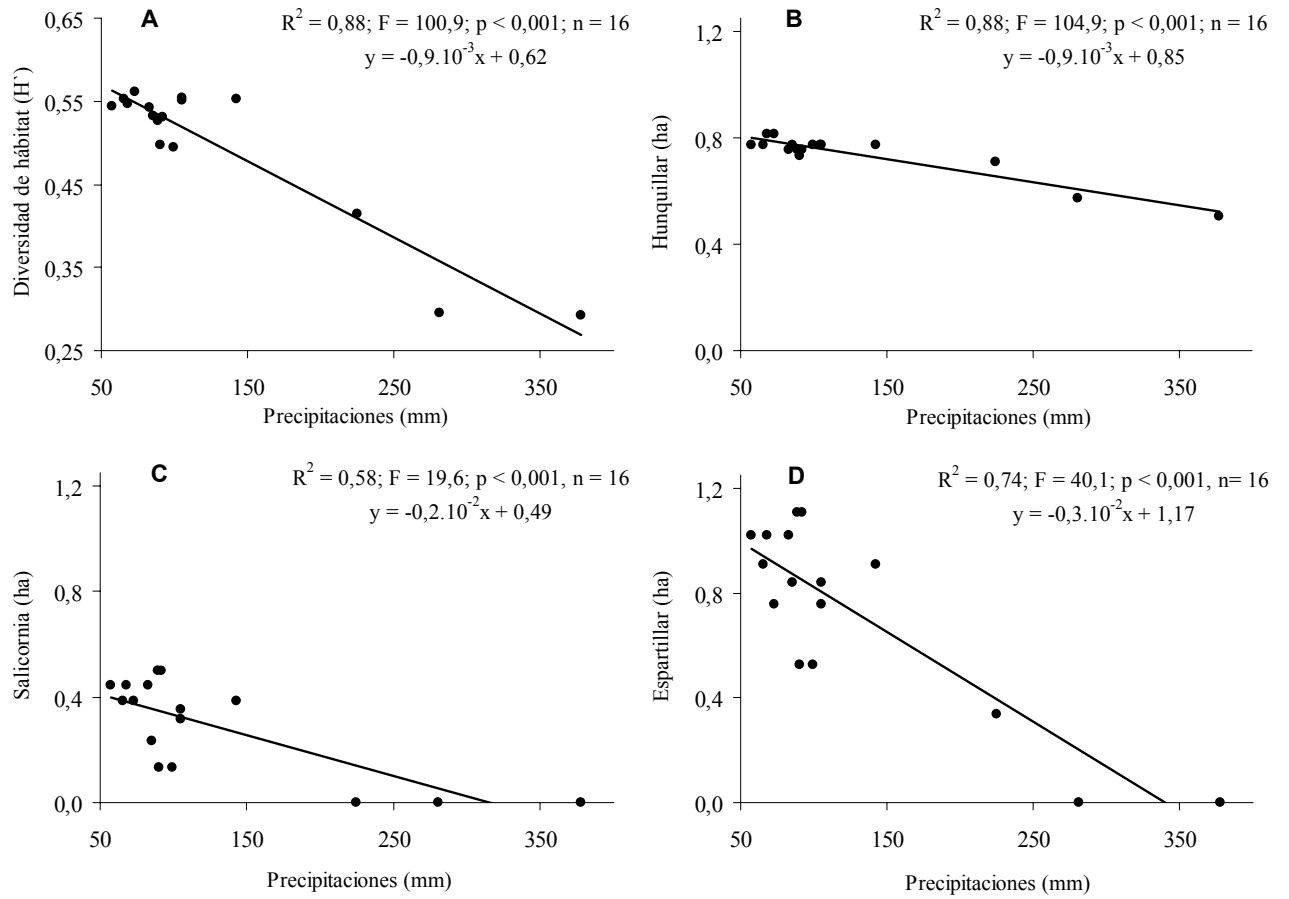
**Tabla 1.1.** Presencia (x) de las especies de Carábidos en los hábitats del área de estudio. Entre paréntesis se indica: o: omnívoro, h: herbívoro, p: predador, -: desconocido; g: generalista y e: especialista.

CARABIDAE / Hábitat	Pastoreado	Hunquillar	Salicornia	Espartillar
<i>Anisostichus posticus</i> (h, g)	x			
<i>Argutoridius bonaerensis</i> (o, g)	x	x		
<i>Argutoridius chilensis ardens</i> (o, e)				x
<i>Argutoridius</i> sp. nov. a (o, g)	x			
<i>Aspidoglossa intermedia</i> (p, g)		x	x	x
<i>Brachinus gemicularis</i> (p, g)		x	x	x
<i>Brachinus imanarginatus</i> (p, e)			x	
<i>Brachinus intermedius</i> (p, g)		x	x	x
<i>Brachinus marginelus</i> (-, e)				x
<i>Brachinus pallipes</i> (p, e)	x	x	x	x
<i>Brachinus vicinus</i> (p, e)				x
<i>Bradycellus</i> sp. nov. a (h, g)	x			
<i>Bradycellus</i> sp. nov. b (h, e)		x		
<i>Bradycellus</i> sp. nov. c (-, e)		x		
<i>Bradycellus viduus</i> (h, g)	x			
<i>Calosoma retusum</i> (-, g)	x			
<i>Carbonellia platensis</i> (p, g)	x			
<i>Ega montevidensis</i> (p, e)			x	
<i>Feroniola montevideana</i> (p, e)				x
<i>Galerita collaris</i> (p, g)			x	
<i>Galerita lacordairei</i> (p, g)		x		
<i>Incagonum brasiliense</i> (p, g)		x		x
<i>Incagonum discosulcatum</i> (p, e)			x	
<i>Incagonum lineatopuntatus</i> (p, g)	x	x		x
<i>Incagonun fuscoaneum</i> (p, e)			x	x
<i>Incagonun</i> sp. nov. a (p, e)			x	x
<i>Incagonun</i> sp. nov. b (p, e)		x		
<i>Loxandrus planicollis</i> (p, g)	x			
<i>Metius circumfusus</i> (o, g)		x	x	x
<i>Notaphielus solieri</i> (-, g)	x			x
<i>Notaphus brullei</i> (p, e)				x
<i>Notaphus fisheri</i> (p, g)	x	x		
<i>Notaphus laticollis</i> (p, g)	x			
<i>Nothonepha pallideguttula</i> (p, g)	x	x	x	x
<i>Notiobia cupripennis</i> (o, g)	x			
<i>Paraclivina breviscula</i> (o, g)	x	x		x
<i>Paranortes cordicollis</i> (p, g)	x	x	x	
<i>Paratachys bonariensis</i> (p, e)				x
<i>Pelmatellus</i> sp. nov. b (h, e)		x		
<i>Polpochila flavipes</i> (h, e)		x		x
<i>Scarites anthracinus</i> (p, g)		x	x	x
<i>Selenophorus anceps</i> (o, g)	x	x		
<i>Selenophorus punctulatus</i> (o, g)	x			
<i>Semiclivina parvula</i> (p, e)		x		
<i>Semiclivina platensis</i> (p, e)				x
<i>Tachys argentinicus</i> (p, e)		x		
<i>Tetragonoderus aeneus</i> (p, e)	x			
<i>Thalpius brunneus</i> (-, e)		x		
<i>Triammatus chaldeus</i> (o, g)		x	x	x
<i>Triammatus</i> sp. nov. a (o, e)		x	x	x
<i>Triammatus</i> sp. nov. b (o, e)				x
<i>Triammatus striatulus</i> (o, g)	x		x	

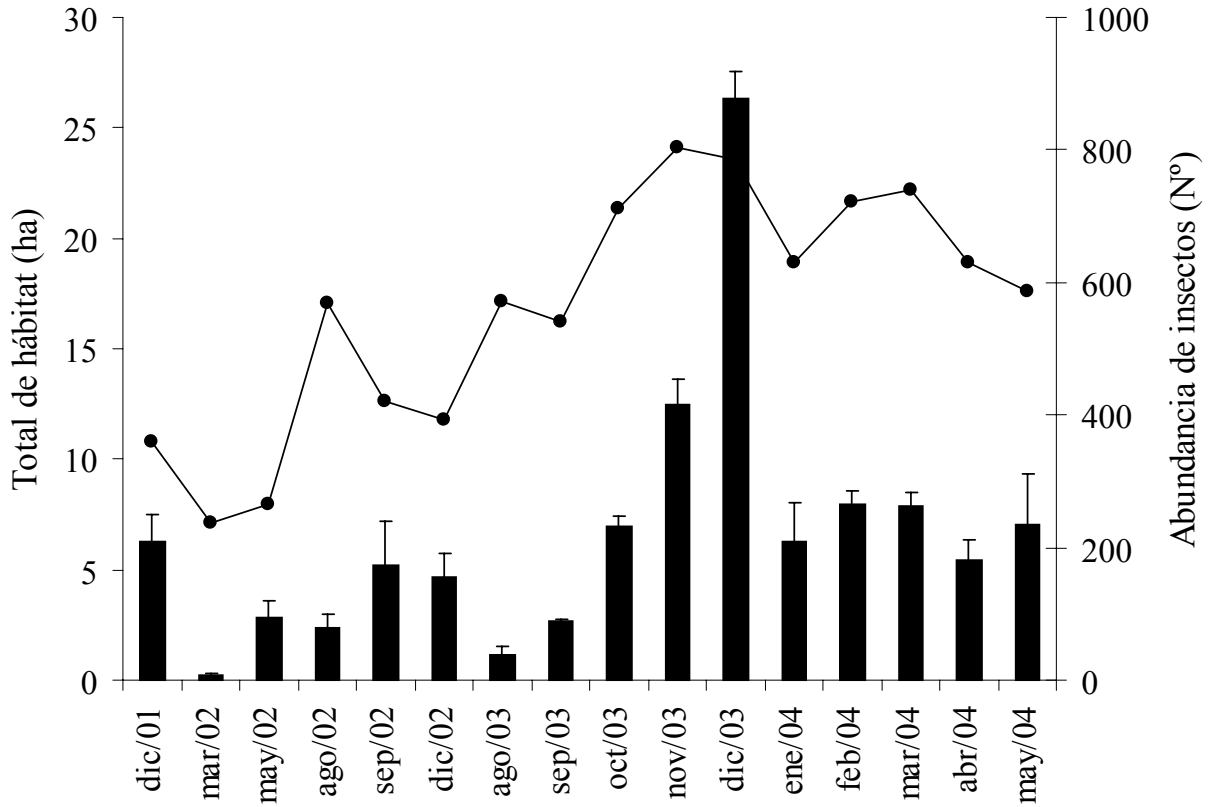
**Figura 1.1.** Precipitaciones (línea continua) por estación climática durante los años 2002, 2003 y 2004, en la laguna Mar Chiquita, Argentina. La línea punteada muestra el promedio de las precipitaciones estacionales desde 1950 al 2004. Oto: Otoño, Inv: Invierno; Pri: Primavera; Ver: Verano.



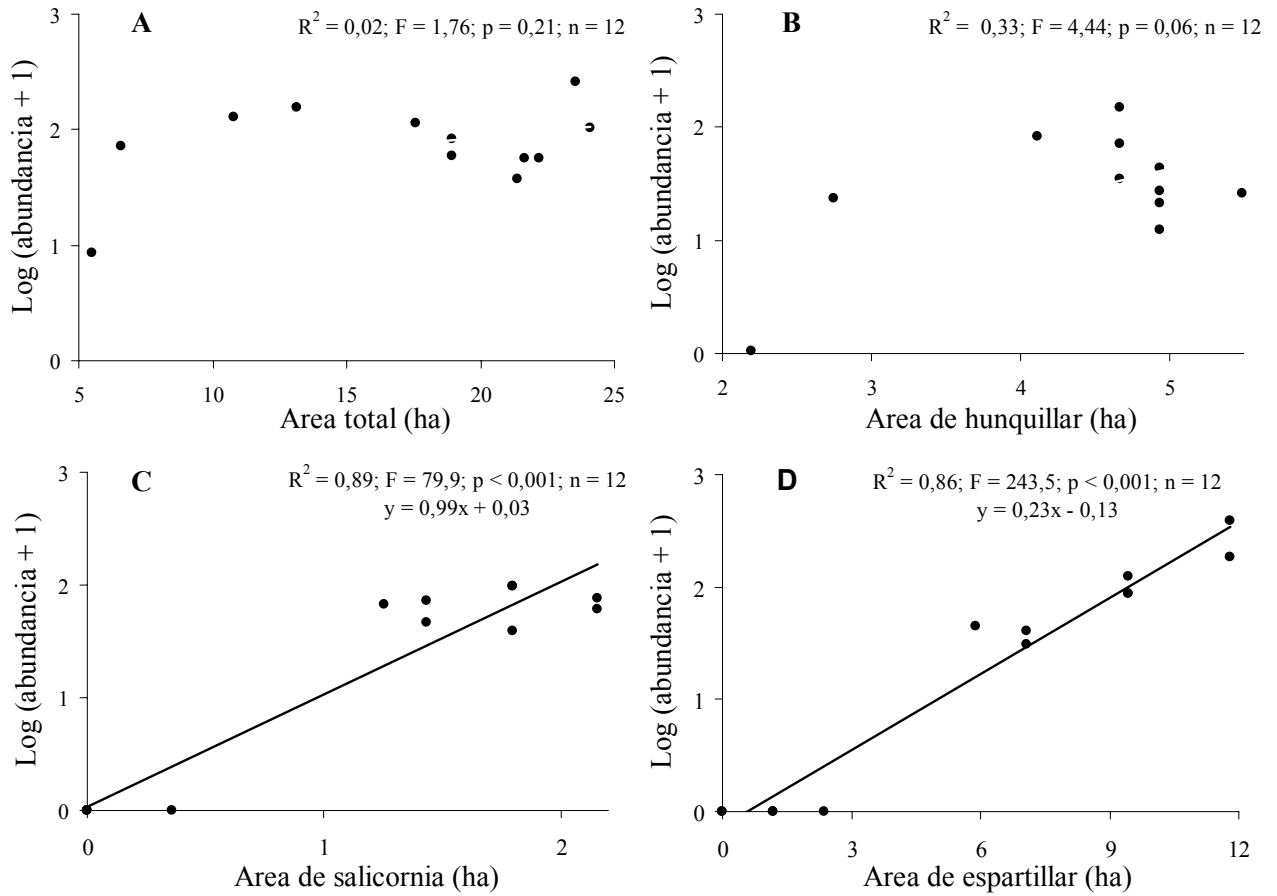
**Figura 1.2.** Relaciones lineales entre las precipitaciones acumuladas de 30 días previos al muestreo y A- diversidad de hábitat (índice de Shannon), B- superficie del hunquillar, C- superficie de la salicornia y D- superficie del espartillar en la laguna Mar Chiquita, Argentina. Se presentan las funciones de regresión para cada relación.



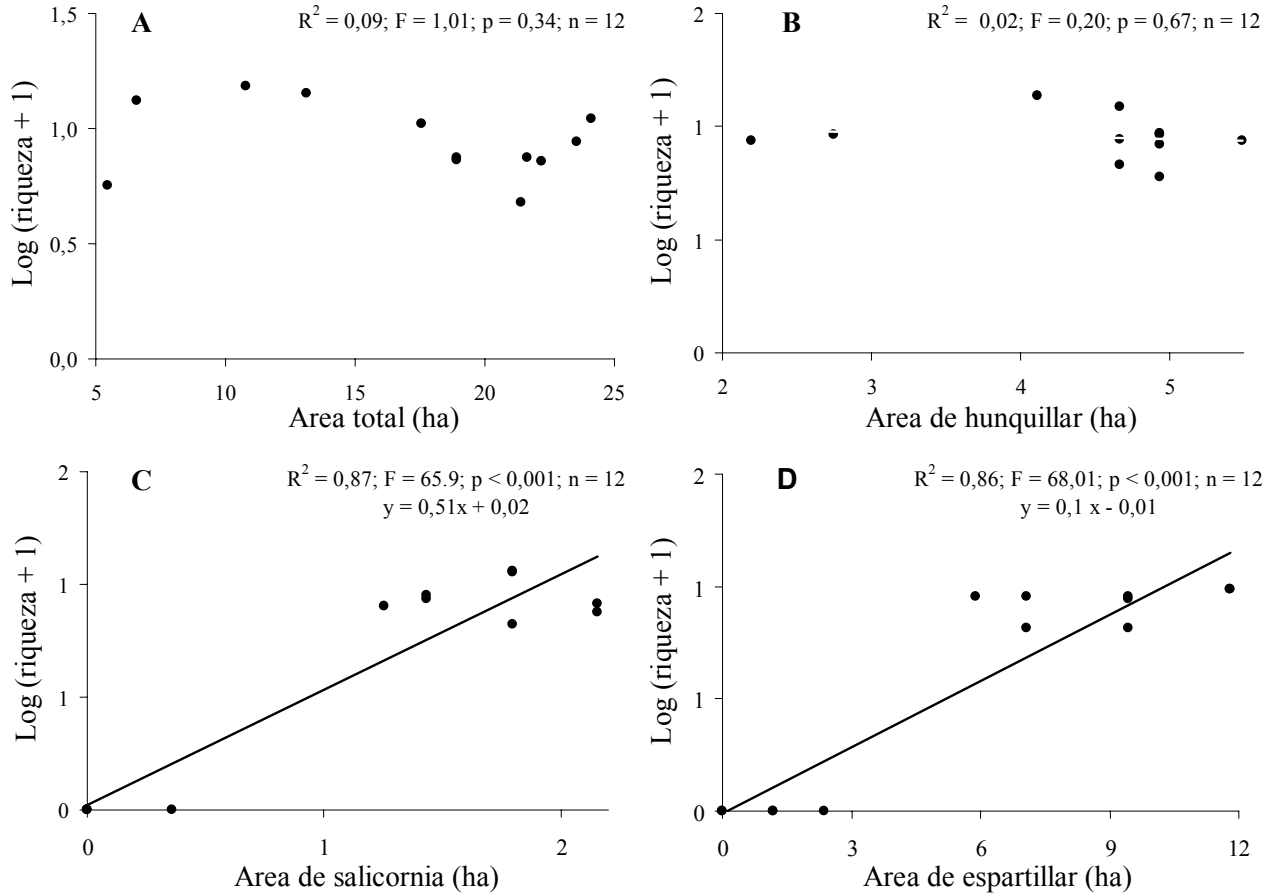
**Figura 1.3.** Abundancia promedio de artrópodos (barras) y área disponible (líneas) en cada mes de muestreo en la laguna Mar Chiquita, Argentina durante el período de estudio.



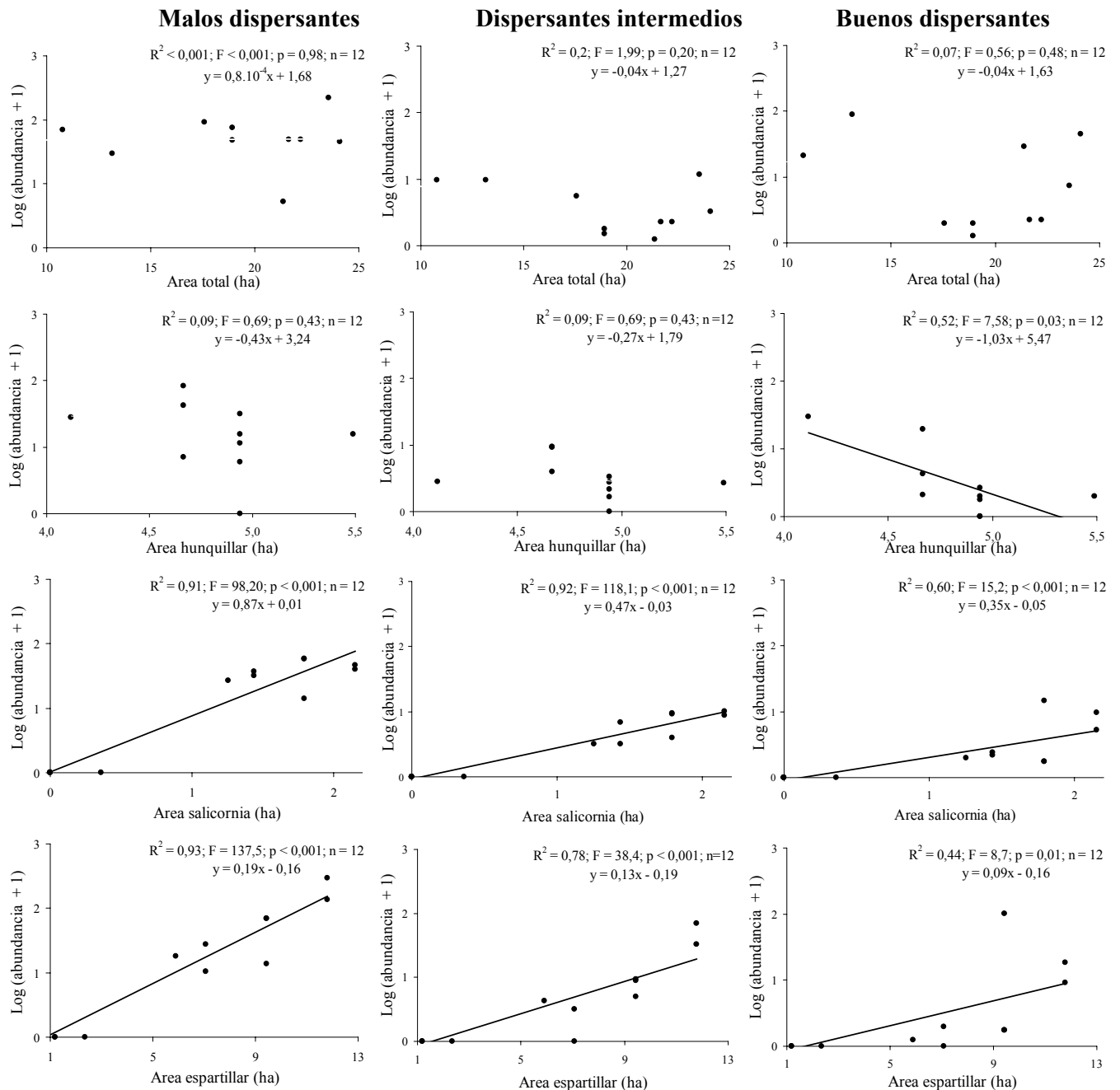
**Figura 1.4.** Relaciones lineales entre el área de cada hábitat y la abundancia de artrópodos en A- pastizales de pastoreo (en este caso la variable área es la superficie total del área), B- hunquillar, C- salicornia, D: espartillar. Se presentan las funciones de regresión para cada relación.



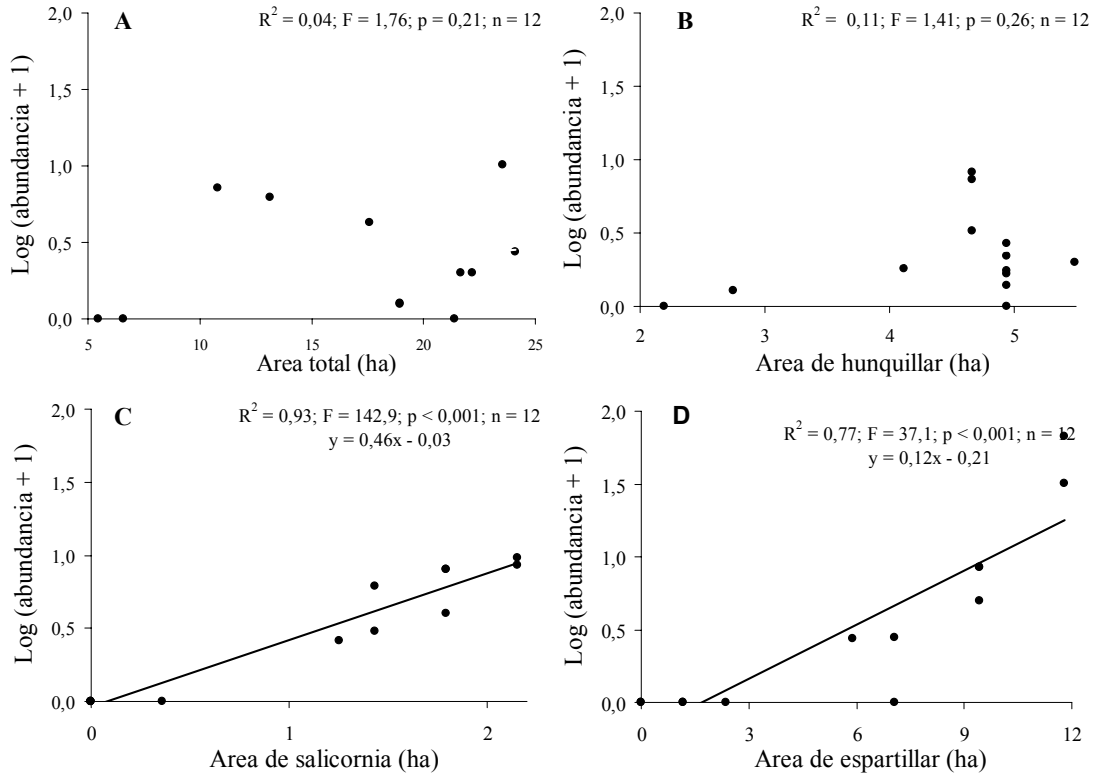
**Figura 1.5.** Relaciones lineales entre el área de cada hábitat y la riqueza de familias de artrópodos en A- pastizales de pastoreo (en este caso la variable área es la superficie total del área), B- hunquillar, C- salicornia, D: espartillar. Se presentan las funciones de regresión para cada relación.



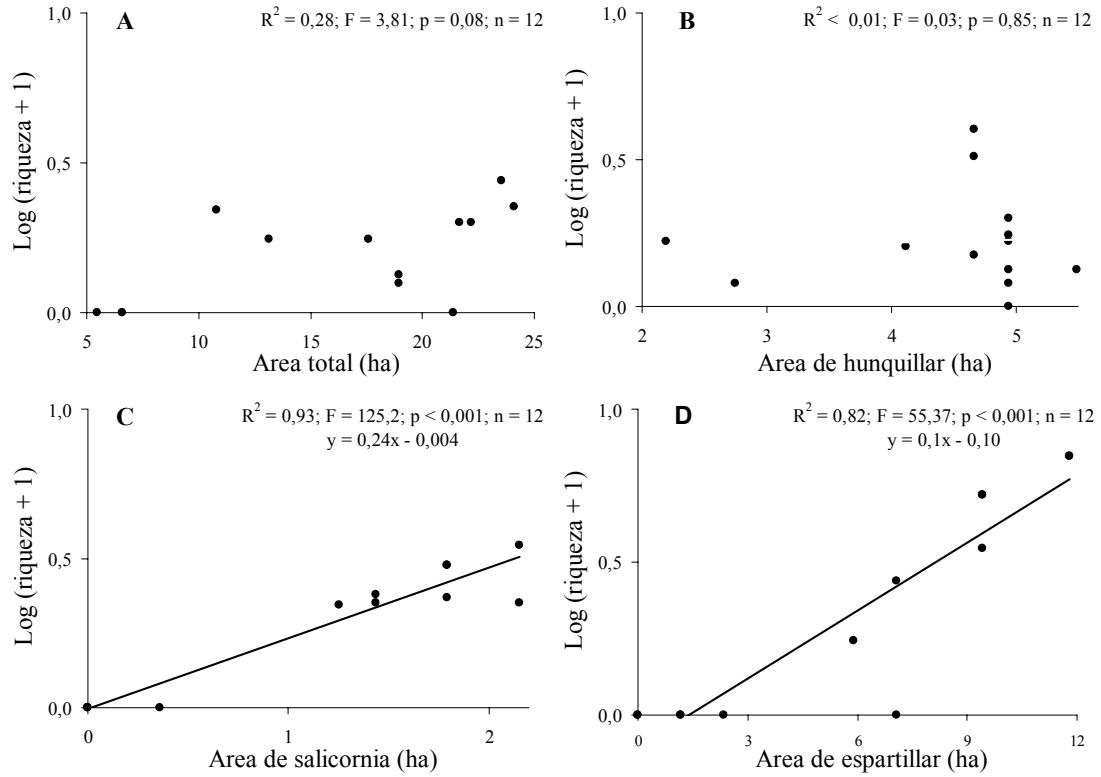
**Figura 1.6.** Relaciones lineales entre el área de cada hábitat y la abundancia de artrópodos dispersantes buenos (dípteros), intermedios (carábidos y hemípteros) y malos (himenópteros y arácnidos) en A- pastizales de pastoreo (en este caso la variable área es la superficie total del área), B- hunquillar, C- salicornia, D: espartillar. Se presentan las funciones de regresión para cada relación.



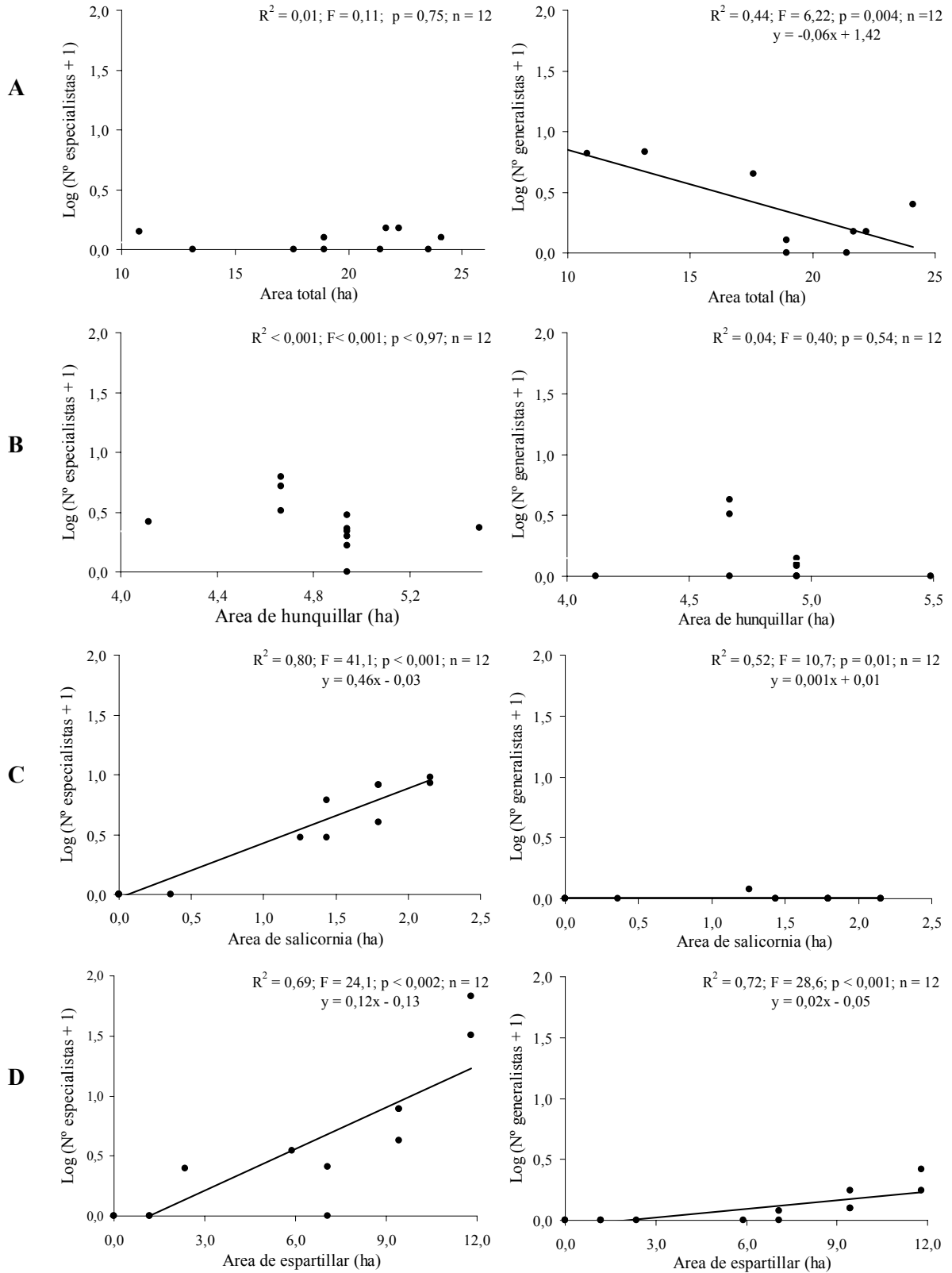
**Figura 1.7.** Relaciones lineales entre el área de cada hábitat y la abundancia de carábidos en: A- pastizales de pastoreo (en este caso la variable área es la superficie total del área), B- hunquillar, C- salicornia, D: espartillar. Se presentan las funciones de regresión para cada relación.



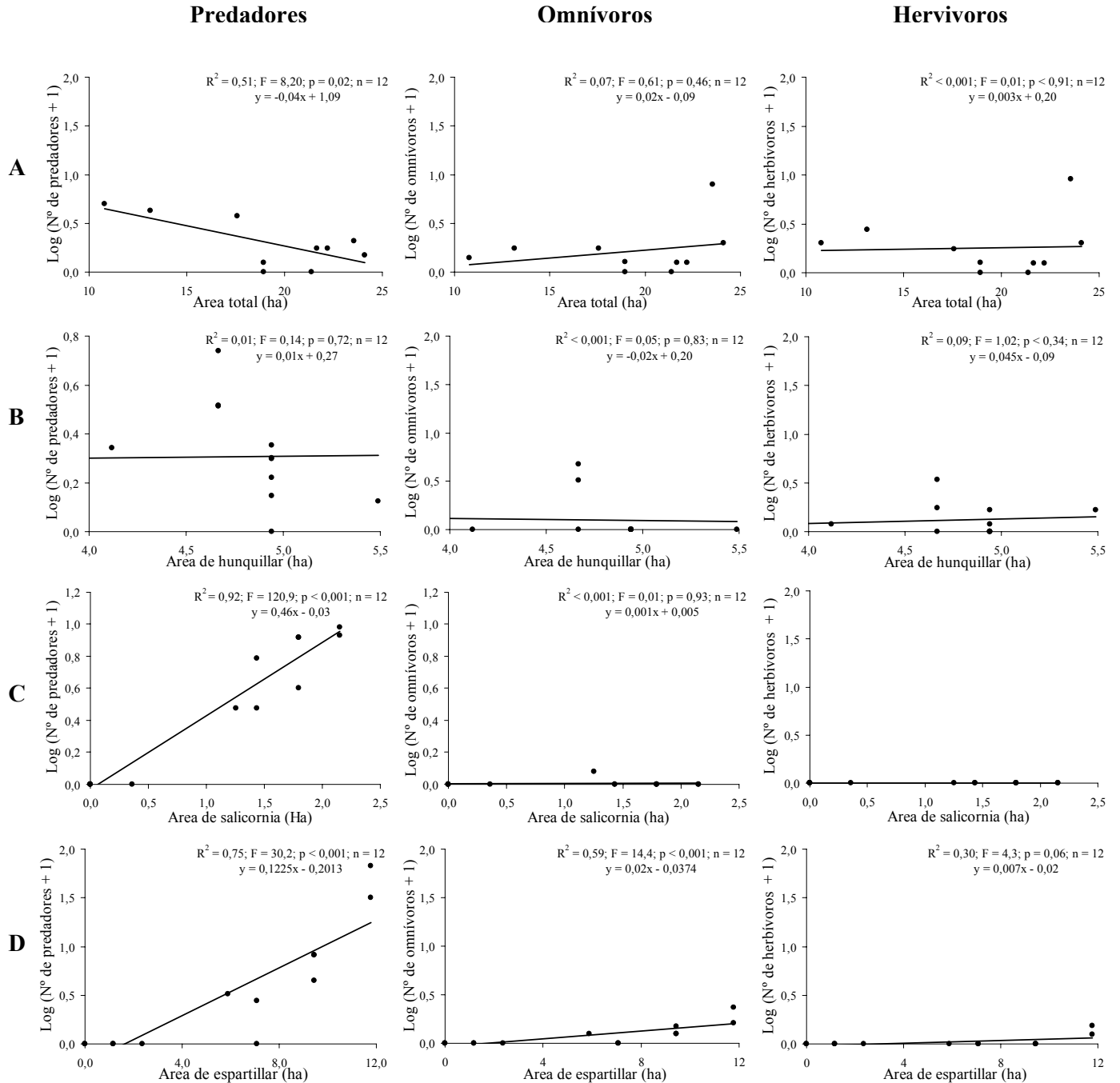
**Figura 1.8.** Relaciones lineales entre el área de cada hábitat y la riqueza de carábidos a nivel específico en A- pastizales de pastoreo (en este caso la variable área es la superficie total del área), B- hunquillar, C- salicornia, D: espartillar. Se presentan las funciones de regresión para cada relación.



**Figura 1.9.** Relaciones lineales entre el área de cada hábitat y la abundancia de carábidos generalistas y especialistas en: A- pastizales de pastoreo (en este caso la variable área es la superficie total del área), B- hunquillar, C- salicornia, D: espartillar. Se presentan las funciones de regresión para cada relación.



**Figura 1.10.** Relaciones lineales entre el área de cada hábitat y la abundancia de carábidos predadores, omnívoros y herbívoros en: A- pastizales de pastoreo (en este caso la variable área es la superficie total del área), B- hunquillar, C- salicornia, D: espartillar. Se presentan las funciones de regresión para cada relación.



**Apéndice 1.1.** Detalle del nivel taxonómico alcanzado en la clasificación de artrópodos capturados durante el período de estudio.

<b>ARTROPODOS</b>	<i>Pelmatellus</i> sp. nov. B	Oedemeridae	Nematocera
<b>Insecta</b>	<i>Polpochila flavipes</i>	Chrysomelidae	Stratyomyidae
<b>Coleoptera</b>	<i>Scarites anthracinus</i>	Eumolpinae	Muscoideo
Carabidae	<i>Selenophorus anceps</i>	Criptocephalinae	No muscoideo
<i>Anisostichus posticus</i>	<i>Selenophorus punctulatus</i>	Alticinae	Calliphoridae
<i>Argutoridius Bonaeriensis</i>	<i>Semiclivina parvula</i>	Coccinellidae	Bibionidae
<i>Argutoridius Chilensis</i>	<i>Semiclivina platenses</i>	<i>Eryopsis conexa</i>	<b>Thysanoptera</b>
<i>Argutoridius</i> sp. nov. a	<i>Tachys argentinicus</i>	Hydrophilidae	<b>Hemiptera</b>
<i>Aspidoglossa intermedia</i>	<i>Tetragonoderus aeneus</i>	<i>Berosus</i> sp.	Lygaeidae
<i>Brachinus gemicularis</i>	<i>Thalpius brunneus</i>	<i>Tropisternus</i> sp.	Corixidae
<i>Brachinus imanarginatus</i>	<i>Triammatus chalceus</i>	Mordelidae	Tingidae
<i>Brachinus intermedius</i>	<i>Triammatus</i> sp nov. a	Trogidae	Pentatomidae
<i>Brachinus marginelus</i>	<i>Triammatus</i> sp. nov. b	<i>Polynoncus gemmingeri</i>	Cydnidae
<i>Brachinus pallipes</i>	<i>Triammatus striatulus</i>	Scarabaeidae	Reduviidae
<i>Brachinus vicinus</i>	Carabidae Larvas	<i>Archophileurus vervex</i>	<i>Zelurus femoralis</i>
<i>Bradycellus</i> sp. nov. a	Lycetidae	<i>Dyscinetus gagates</i>	Saldidae
<i>Bradycellus</i> sp. nov. b	Dytiscidae	<i>Dyscinetus rugifrons</i>	Nertridae
<i>Bradycellus</i> sp. nov. c	Haliplidae	<i>Diloboderus abderus</i>	Miridae
<i>Bradycellus vides</i>	Tenebrionidae	<i>Lygirus burmeisteri</i>	Auchenorrhyncha
<i>Calosoma retusum</i>	<i>Allecula</i> sp.	Mycetophagidae	Cicadelloidae
<i>Carbonellia platenses</i>	<i>Cardiogenius laticollis</i>	Cicindelidae	Fulgoroidea
<i>Ega montevidensis</i>	<i>Scotobius miliaris</i>	<i>Megacephala distinguenda</i>	<b>Orthoptera</b>
<i>Feroniola montevideana</i>	<i>Scotobius muricatus</i>	Aphodiidae	Acridoidea
<i>Galerita collares</i>	Staphylinidae	Curculionidae	Tettigonoidea
<i>Galerita lacordairei</i>	<i>Staphylinus</i> sp	<i>Calendra</i> sp.	Grilloidea
<i>Incagonum brasiliense</i>	Otros	Otros	Gryllotalpidae
<i>Incagonum discosulcatum</i>	Pselaphidae	Leiodidae	Proscopidae
<i>Incagonum lineatopuntatus</i>	Scydmaenidae	<b>Hymenoptera</b>	<b>Dictyoptera</b>
<i>Incagonun fuscoaneum</i>	Phalacriidae	Ichneumonoidea	Blattodea
<i>Incagonun</i> sp. nov. a	Histeridae	Braconidae	<b>Lepidoptera</b>
<i>Incagonun</i> sp. nov. b	Anthicidae	Cynipoidea	Hesperiidae
<i>Loxandrus planicollis</i>	Cleridae	Chalcidoidea	Noctuidae
<i>Metius circumfusius</i>	Elateridae	Andrenidae	Noctuidae (larva)
<i>Notaphielus solieri</i>	<i>Conoderus niger</i>	Halictidae	Arctiidae
<i>Notaphus brullei</i>	Nitidulidae	Formicidae	<b>Quelicerata</b>
<i>Notaphus fisheri</i>	Heteroceridae	Solenopsis	Araneida
<i>Notaphus laticollis</i>	Cantharidae	<i>Acromyrmex</i> sp.	Escorpiones
<i>Nothonepha pallideguttula</i>	Lampyridae	Scoliidae	Opiliones
<i>Notiobia cupripennis</i>	Cryptophagidae	Vespidae	Laniatores
<i>Paraclivina breviscula</i>	Cucujidae	Pompilidae	<i>Acanthopachylus aculeatus</i>
<i>Paranortes cordicollis</i>	Sylvanidae	Evanidae	<i>Holmbergiana weyenberghi</i>
<i>Paratachys bonariensis</i>	Cerambycidae	<b>Diptera</b>	<b>Myriapoda</b>
			Diplopoda

## CAPITULO 2

### *Respuestas de las aves acuáticas a la pérdida de hábitats por precipitaciones en la Reserva Parque Atlántico Mar Chiquita*

*Este capítulo fue enviado para su publicación a Wetlands en co-autoría con JP Isacch, D. Gagliardini, A. Escalante y OO. Iribarne*

## INTRODUCCIÓN

Las aves acuáticas representan uno de los componentes más importantes de los humedales, modificando directa e indirectamente el funcionamiento de estos ecosistemas (Hulbert & Chang 1983, Martínez 1993, Palomo *et al.* 1999, Comin *et al.* 2000). Entre los humedales, aquéllos topográficamente más diversos pueden sostener un mayor número y diversidad de aves acuáticas (Colwell & Taft 2000). Las variaciones en la profundidad del agua de estos ambientes constituyen un importante factor de disturbio, que modifica la heterogeneidad del paisaje. Las aves acuáticas responden de diversas formas a estas variaciones. Su capacidad de respuesta se relaciona con características morfológicas de cada especie, como el largo del pico y patas (Baker 1979, Poysa 1983).

En la región Pampeana, los regímenes de precipitaciones muestran un comportamiento cíclico a largo plazo (Walter 1967). Sin embargo, durante las últimas décadas las precipitaciones se han incrementado por encima de su media histórica anual (Viglizzo *et al.* 1995, 1997, Lucero & Rozas 2002). Los cambios en el régimen de precipitaciones pueden modificar la profundidad de los humedales y, en consecuencia, su heterogeneidad espacial. Estos cambios pueden afectar la distribución y abundancia de las aves acuáticas (Vilina & Cofre 2000).

Existe muy poca información acerca de cómo el cambio climático afecta los ecosistemas terrestres Sudamericanos (Vilina & Cofre 2000, Jaksic 2001) y pocos estudios han analizado la predicción de que los humedales poco profundos pueden albergar mayor diversidad y número de aves acuáticas (Colwell & Taft 2000). En el Este de la región Pampeana el paisaje predominante es plano y bajo, caracterizándose por grandes extensiones y diversidad de humedales. Estos humedales se encuentran habitados por una gran diversidad de especies de aves acuáticas (ver Narosky & Di Giacomo 1993, Gómez & Toresani 1998). Esta estructura paisajística favorece frecuentes inundaciones durante los períodos de intensas precipitaciones (Frenquelli 1950, Soriano *et al.* 1991).

Como se ha mencionado en el primer capítulo, uno de los humedales más importantes en esta región es la Laguna Costera Mar Chiquita (37° 32' a 37° 45' S, 57° 19' a 57° 26' W). Este humedal presenta una alta heterogeneidad ambiental y es hábitat de numerosas especies de aves acuáticas, particularmente chorlos migratorios (Blanco *et al.* 1995, Botto *et al.* 1998, Favero *et al.* 2001, Martínez 2001). Entre los hábitats más

utilizados por las aves acuáticas se encuentran las aguas someras, las playas y los bancos de limo. Estos hábitats son principalmente utilizados como áreas de descanso y alimentación, concentrando grandes bandadas de diversas especies (Ferrero 2001).

El entendimiento de la respuesta de las aves acuáticas a los cambios en las precipitaciones es una prioridad desde una perspectiva de conservación, especialmente considerando el incremento de las precipitaciones durante las últimas décadas (Viglizzo *et al.* 1995, 1997, Lucero & Rozas 2002).

El propósito de este capítulo fue entender y predecir las respuestas de las poblaciones de aves acuáticas y del hábitat a los cambios en las precipitaciones. Los objetivos particulares fueron 1- evaluar la relación entre la heterogeneidad del hábitat y el régimen de lluvias y 2- determinar si las variaciones en la intensidad de las precipitaciones se encuentran relacionadas con el número y diversidad de aves acuáticas en la laguna. Bajo el supuesto que los cambios en las lluvias afectan la heterogeneidad del hábitat; se hipotetiza que la abundancia y diversidad de aves acuáticas se encuentra relacionada con la heterogeneidad del hábitat.

## **METODOLOGÍA**

### ***Consideraciones sobre el área de estudio.***

Cerca de la boca de la laguna hay un puente que perturba el movimiento de agua dulce y salada. El reflujos de agua dulce al océano se retrasa y la entrada de agua de mar a gran parte de la laguna se encuentra restringida por dicho puente. Por tal motivo, se descartó esta zona y se concentró el muestreo de aves en más del 90% de la superficie del cuerpo de agua, a partir del puente hacia el Norte, donde las precipitaciones regulan los grandes cambios del nivel de agua (Fig. 1).

### ***Censos de aves.***

Se registró el número de especies e individuos cada dos meses en dos áreas de la laguna Mar Chiquita (extremo Norte de la laguna y el Arroyo Sotelo, al Este de la laguna, Fig. 1). Se censaron todas las aves acuáticas en las áreas establecidas desde puntos estratégicos, maximizando la unidad a observar y minimizando los disturbios. La unidad muestral comprendió una franja paralela a la vegetación costera, de 600 m de longitud y 200 m de ancho hacia dentro de la laguna. El período de muestreo comprendió desde mayo de 2001 a febrero de 2004. Las dos unidades de muestreo fueron seleccionadas de acuerdo a su similitud estructural y alta diversidad de aves

acuáticas, considerándolas réplicas. Por otro lado, con el objeto de lograr un mayor número muestral, se utilizaron datos de abundancia de aves obtenidos por Isacch (1994) durante el período diciembre de 1993 a marzo de 1994 y los obtenidos por Canepuccia (1999) durante mayo de 1997 a febrero de 1998 en los mismos sitios de muestreo.

### ***Evaluación de la heterogeneidad ambiental.***

Se evaluó la heterogeneidad ambiental mediante el uso de imágenes satelitales (Landsat 5 y 7). Los satélites Landsat utilizados registran radiación con una resolución espacial de 30 m para las bandas 1 a 5 y 7, que fueron utilizadas para los análisis posteriores. Todas las imágenes fueron provistas por la Comisión Nacional de Actividades Espaciales de la Argentina (CONAE) al Dr. D. Gagliardini. Dos de las imágenes analizadas provinieron del censor ETM+ (path-row 223-86: 19-agosto-2001, 9-diciembre-2001) y seis del censor TM (path-row 223-86: 25-marzo-1997, 6-octubre-1998, 11-enero-2000, 16-febrero-2001, 3-febrero-2002; path-row 224-86: 24-marzo-2000). Las imágenes fueron sujetas a diferentes procedimientos con el objeto de corregir las distorsiones geométricas. Para ello, las imágenes Landsat fueron georeferenciadas al sistema de coordenadas UTM Gauss Kruger, empleando una transformación de primer orden y un re-muestreo de vecino más cercano. Una de las imágenes fue georeferenciada mediante puntos almacenados en el campo con GPS con un error menor a 1 píxel. Las otras imágenes fueron co-registradas con la anterior, siempre con un error de re-muestreo menor a 0.6 píxeles.

Para determinar la heterogeneidad ambiental mediante imágenes satelitales, primero se enmascaró la porción de la imagen que no era de interés (tierras altas y el centro de la laguna). Luego se seleccionó una franja angosta de vegetación costera (entre 100-200 m) y otra desde el borde de la vegetación hacia dentro de la laguna (aproximadamente 500 m). El procesamiento de la imagen sólo fue aplicado a la franja costera entre la vegetación y el agua profunda. Se aplicó una clasificación supervisada a cada una de las imágenes, seleccionando tres clases de hábitats: agua, planicies fangosas y vegetación (dominada por *Spartina densiflora*). Para realizar el proceso de clasificación se empleó el algoritmo MAXLIKE, disponible en el software IDRISI 32. La clasificación de Máxima Probabilidad se encuentra basada en una función de probabilidad asociada con la firma espectral particular del sitio de entrenamiento. Los píxeles son asignados a la clase más probable en base a la comparación de las probabilidades siguientes a la que pertenece cada una de las firmas en consideración. Se

empleó el módulo ÁREA de IDRISI 32 para determinar la superficie de cada una de las tres clases.

### ***Análisis estadísticos.***

Para cada censo de aves acuáticas se estimó la abundancia total, el número de individuos en 4 grupos morfofuncionales (ver Apéndice 2.1) y la riqueza de especies a través del índice de diversidad de Shannon,  $H' = -\sum p_i \times \log p_i$ , donde  $p_i$  es la proporción con que las  $i$ th especies contribuyen al número total de aves (Usher 1986). Los datos de superficie de las tres clases de hábitats, obtenidos del análisis de las imágenes satelitales, fueron empleados para calcular la diversidad de hábitat como estimador de la heterogeneidad del área (número relativo de diferentes tipos de hábitat en una determinada superficie), mediante el índice de diversidad de Shannon (Usher 1986).

Se realizaron regresiones simples para analizar el comportamiento de las variables respuesta área ocupada por cada hábitat y heterogeneidad de hábitat a la variable independiente regímenes de precipitaciones mensuales. Las variables fueron transformadas para cumplir con los supuestos de normalidad, linealidad y homogeneidad de varianza de los residuales (Neter *et al.* 1990). Los datos mensuales de precipitaciones fueron obtenidos de <http://lwf.ncdc.noaa.gov/oa/climate/climatedata.html> para la estación Mar del Plata, situada a 25 km del área de estudio. El mismo análisis fue realizado para evaluar la respuesta de: 1- número, 2- riqueza y 3- diversidad de aves acuáticas a las variaciones en las precipitaciones. Sin embargo, debido a que las poblaciones de aves acuáticas exhiben variaciones estacionales en su densidad (Raitt & Pimm 1976, Amat 1981, Filipello & López de Casenave 1993), la relación entre las variables poblacionales y las precipitaciones fue realizada para cada estación climática.

## **RESULTADOS**

### ***Respuesta del paisaje al incremento en las precipitaciones.***

Los regímenes estacionales de precipitaciones fueron diferentes en los distintos períodos de estudio (Fig. 2.1). Durante 1993 y 1997, las precipitaciones fueron similares al promedio de los últimos 50 años. Posteriormente las precipitaciones se incrementaron, llegando a sus mayores valores durante 2001 al 2003 y disminuyendo a fines de 2003 (Fig. 2.1). El incremento en los valores de la variable precipitaciones mensuales explicaron significativamente la varianza observada en el área del espejo de agua de la laguna ( $R^2 = 0,83$ ;  $F = 29,17$ ;  $p = 0,002$ ;  $n = 8$ ; Fig. 2.2a), área de pastizales

de *Spartina densiflora* ( $R^2 = 0,83$ ;  $F = 29,14$ ;  $p = 0,02$ ;  $n = 8$ ; Fig. 2.2a), área de playas ( $R^2 = 0,64$ ;  $F = 10,7$ ;  $p = 0,02$ ;  $n = 8$ ; Fig. 2.2a) y heterogeneidad del hábitat (diversidad,  $R^2 = 0,66$ ;  $F = 11,97$ ;  $p = 0,01$ ;  $n = 8$ ; Fig. 2.2b).

### **Respuesta de las aves acuáticas al incremento en las precipitaciones.**

Se observó un total de 8810 aves acuáticas pertenecientes a 49 especies, dominadas en número por los chorlos (27%, principalmente *Tringa melanoleuca*, *T. flavipes*, *Himantopus melanurus*, *Limosa haemastica* y *Pluvialis dominica*), cisnes (13%, *Cygnus melanocoryphus* y *Coscoroba coscoroba*) y gallaretas (10%, *Fulica armillata*, *F. leucopterra* y *F. rufifrons*). El patrón estacional de abundancia de aves mostró que los chorlos son más abundantes en el verano y primavera, los cisnes en otoño y las gallaretas en verano y otoño (Tabla 2.1).

Cuando las precipitaciones fueron semejantes al promedio de los últimos 50 años (1993 y 1997), se encontró mayor abundancia estacional de aves acuáticas ( $180 \pm 120$  individuos por estación). Por el contrario, cuando las precipitaciones se incrementaron, se encontró menor abundancia estacional (2001-2003;  $68 \pm 38$  individuos por estación), aumentando nuevamente cuando las lluvias disminuyeron hacia fines de 2003 (Fig. 2.1). De esta manera, el incremento en los valores de las precipitaciones mensuales explicó al menos el 70% de la varianza observada en la abundancia y riqueza de aves acuáticas durante la primavera, otoño y verano (Fig. 2.3).

Este mismo comportamiento fue detectado en la diversidad de aves acuáticas (índice de Shannon, otoño:  $R^2 = 0,87$ ;  $F = 46,97$ ;  $p = 0,001$ ;  $n = 9$ ; invierno:  $R^2 = 0,01$ ;  $F = 0,001$ ;  $p = 0,02$ ;  $n = 16$ ; primavera:  $R^2 = 0,50$ ;  $F = 15,19$ ;  $p = 0,0011$ ;  $n = 17$ ; verano:  $R^2 = 0,58$ ;  $F = 24,83$ ;  $p = 0,001$ ;  $n = 20$ ) y dentro de la mayoría de los grupos morfofuncionales de aves acuáticas. Las aves veadoras (*Egretta thula*, *Ardea alba* y *A. cocoi*) y los chorlos mostraron relaciones negativas con las precipitaciones durante el otoño, primavera y verano. Los cisnes y patos (*Anas platalea*, *A. cyanoptera*, *A. versicolor*, *A. sibilatrix*, *A. flavirostris* y *A. georgica*) se encontraron negativamente relacionados con las precipitaciones sólo en verano y otoño y las gaviotas (*Larus dominicanus* y *Chroicocephalus maculipennis*) y el biguá (*Phalacrocorax brasilianus*) durante el verano. El grupo de los macáes (*Podiceps major*, *Rollandia rolland* y *Podylimbus podiceps*) y gallaretas no mostraron relación con las precipitaciones en ninguna estación climática (Tabla 2.2).

## DISCUSIÓN

Los cambios en la intensidad de las precipitaciones tuvieron efectos directos sobre la profundidad y heterogeneidad ambiental de la laguna Mar Chiquita. Cuando las precipitaciones se incrementaron, disminuyeron la diversidad y abundancia de aves acuáticas. Los chorlos y las vadeadoras grandes fueron las aves más afectadas por el incremento en la profundidad de la laguna. Al tiempo que las gallaretas y los macáes no fueron afectados por estos cambios. Estos resultados sugieren que los cambios en la profundidad de la laguna, generados por el aumento de las precipitaciones y la magnitud de dichos cambios son factores importantes que reducen la heterogeneidad del hábitat y, en consecuencia, modifican la abundancia y diversidad de la mayoría de los grupos morfofuncionales de aves acuáticas en este humedal de la región Pampeana (Argentina).

El incremento en las precipitaciones provocó un incremento en la profundidad de la laguna. Posiblemente se deba a que la laguna Mar Chiquita tiene una cuenca tributaria de 10.000 km<sup>2</sup> (Fasano *et al.* 1982) y una estrecha boca (aprox. 50 m) que la conecta al mar, retrasando su descarga (Isla 1997). Cuando la laguna presentó baja profundidad, se observó un mosaico de hábitats, tales como playas, bancos de limo, arrecifes de poliquetos (ver Schwindt *et al.* 2004), áreas dominadas por *Spartina densiflora* y áreas con aguas poco profundas. Sin embargo, este paisaje fue homogeneizado luego de períodos de intensas precipitaciones, observándose sólo aguas profundas y espartillares.

El análisis de imágenes satelitales mostró claramente la disminución de la heterogeneidad del hábitat durante los períodos de incremento de precipitaciones. Al no poder obtener imágenes satelitales de los mismos períodos en que se realizaron los censos de aves acuáticas no fue posible evaluar la relación entre la heterogeneidad del hábitat y las poblaciones de aves acuáticas. Sin embargo, la fuerte relación de las precipitaciones con la heterogeneidad del hábitat y la comunidad de aves acuáticas sugiere claramente que las respuestas de las aves (número, riqueza y diversidad) son mediadas por cambios en la heterogeneidad del hábitat.

Los cambios en la heterogeneidad ambiental modifican la estructura de las comunidades en muchos hábitats, tales como bosques, pastizales y humedales (Wiens 1974, Roth 1976, Colwell & Taft 2000). En humedales, la mayor diversidad y densidad de aves acuáticas ocurre cuando la diversidad de hábitats es mayor, incrementando las posibles estrategias de forrajeo (Colwell & Taft 2000). Por otra parte, la mayoría de las especies forrajean en hábitats con una profundidad menor a 10 cm y sólo algunas pocas

en hábitats más profundos, de hasta 25 cm (Fredrickson & Reid 1986, Colwell & Taft 2000).

Este parece ser el caso del sistema en estudio, donde se registraron la mayor abundancia y diversidad de aves acuáticas cuando la laguna presentó los menores valores de profundidad. Es interesante notar que durante los años analizados, la estructura de la comunidad de aves acuáticas parecía estar regulada por factores físicos, como el régimen de precipitaciones. Esto apoya la idea de que en hábitats con alto grado de estrés, como son los ambientes estuariales, los factores físicos (diversidad de hábitats y regímenes de precipitaciones) son importantes fuerzas en el modelado de la estructura de comunidades (Capone & Kushlan 1991, Ross *et al.* 1995).

Las precipitaciones afectaron negativamente la riqueza, abundancia y diversidad de las aves acuáticas de la laguna Mar Chiquita. La relación entre los cambios en la profundidad del agua y el uso del hábitat por parte de las aves acuáticas ha sido documentada en otros continentes (Poysa 1983, Colwell & Taft 2000) y correlacionada con las adaptaciones morfológicas de las especies involucradas, como son el largo del pico y cuello (Poysa 1983) y el largo de las patas (Baker 1979).

En el área de estudio, los chorlos (Recuvirostridae, Charadriidae y Scolopacidae) son las aves más afectadas por el incremento en la profundidad del agua. Este grupo incluye a especies caminadoras, de patas cortas (4 a 20 cm) que se alimentan de invertebrados bentónicos en playas y aguas someras (Hayman *et al.* 1987). Por tal motivo, el incremento del nivel del agua por encima de la longitud de sus patas tiene una clara influencia en sus comportamientos de forrajeo y descanso. Esta relación ha sido reportada también en otras áreas con respecto al nivel de mareas (Burger *et al.* 1977, Connors *et al.* 1981), aunque en estos casos los efectos son predecibles y a corto plazo. Sin embargo, cuando los hábitats se inundan a causa de las lluvias, los efectos son a largo plazo e impredecibles.

Por otro lado, la mayoría de las especies de chorlos en la laguna Mar Chiquita son migratorias (migrantes neárticos y patagónicos), utilizando el área durante la estación no reproductiva. Este comportamiento determina una secuencia cíclica de explotación de los recursos, transformándolos en dependientes de una secuencia específica de sitios esenciales para completar sus ciclos anuales (Myers *et al.* 1987, Helmers 1992). Es por ello que el incremento en las precipitaciones puede tener fuertes efectos sobre sus sitios de asentamiento y rutas migratorias.

Los restantes grupos de aves acuáticas no muestran limitantes morfológicas que les impidan utilizar los hábitats durante las inundaciones, ya que la mayor parte de ellas son nadadoras y/o tienen extremidades largas. No obstante, niveles altos de agua en la laguna impiden que muchas aves puedan acceder a los recursos del bentos (Kushlan 1976) y disminuyen las áreas de descanso como los bancos limoarenosos (Ferrero 2001). En el área de estudio, la vegetación del bentos (*Ruppia maritima* y algas) representa el principal recurso alimentario para un gran número de especies de patos, cisnes y gallaretas (Martínez 1993, Bortolus *et al.* 1998), por lo que el aumento de las precipitaciones puede afectar negativamente el acceso de aquéllas a este recurso.

Si bien las gallaretas también se alimentan del bentos (Bortolus *et al.* 1998), no se observó efecto de las lluvias en la abundancia de las mismas. No obstante, Colwell & Taft (2000) reportaron que las abundancias de patos y gallaretas se correlacionan positivamente con la profundidad del agua en humedales. El desacuerdo entre este registro y los resultados aquí presentados podría deberse a que el rango de profundidades del trabajo de Colwell & Taft (2000) es de 4 a 68 cm, mientras que la profundidad de la laguna Mar Chiquita fue siempre mayor a 68 cm, aún con aguas bajas.

Por otro lado, las especies predatoras, tales como *L. dominicanus*, *C. maculipennis*, *P. brasiliensis* y *P. major* podrían ser afectadas por los altos niveles de profundidad, debido a que las aguas someras concentran recursos alimentarios en pequeños parches, facilitando así la captura (Kushlan 1976). Además, dado que muchas especies de aves acuáticas utilizan los bancos limo-arenosos como áreas de descanso durante la noche (*L. dominicanus*, *C. maculipennis*, *P. brasiliensis*, *Filica* spp. y *Anas* spp; Ferrero 2001), la disminución del recurso bentónico durante los períodos de inundaciones afecta negativamente el asentamiento de las mismas.

En conclusión, estos resultados muestran claramente que la variabilidad interanual en el régimen de precipitaciones afecta: 1- la presencia y/o abundancia de la mayoría de las especies de aves acuáticas y 2- la composición de especies y la estructura comunitaria. Estos resultados confirman que, para las aves acuáticas, las lagunas y humedales con aguas poco profundas ofrecen mayor heterogeneidad de hábitats que los profundos (Colwell & Taft 2000) y que la heterogeneidad espacial horizontal determina, en gran proporción, la diversidad de la comunidad (Wiens 1989). También apoyan la predicción de que, en hábitats dinámicos y estresantes, los factores físicos (ej., clima)

tienen un fuerte efecto sobre la estructuración de comunidades (Capone & Kushlan 1991, Ross *et al.* 1995).

## TABLAS Y FIGURAS

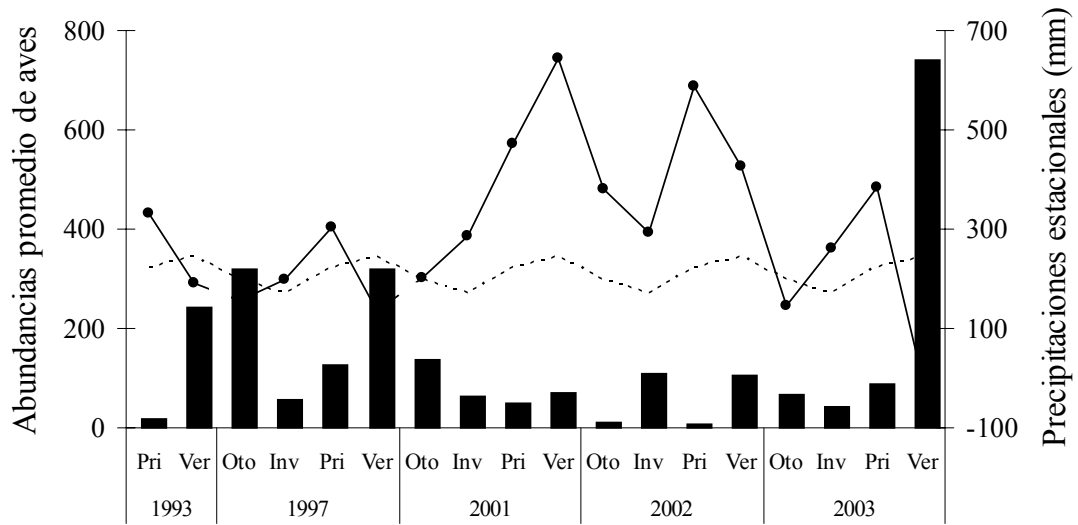
**Tabla 2.1.-** Abundancia estacional promedio de aves acuáticas en los períodos de muestreo. Entre paréntesis se señala el número de especies consideradas.

Estaciones	1993			1997			2001				2002				2003			
	Pri	Ver	Oto	Inv	Pri	Ver	Oto	Inv	Pri	Ver	Oto	Inv	Pri	Ver	Ot	Inv	Pri	Ver
Patos (9)	1,52	25,31	4,67	3,25	-	1,00	16,50	3,60	13,00	5,00	5,00	22,00	1,00	5,60	-	9,75	3,33	75,33
Cisnes (2)	-	27,7	174,0	2,5	0,7	19,0	6,0	28,4	-	-	-	0,7	-	0,2	-	1,8	39,0	23,3
Garzas (9)	0,5	10,4	23,3	23,3	25,7	23,0	80,5	7,2	8,7	21,5	1,0	16,7	1,5	12,0	2,0	1,5	2,0	37,3
Gallaretas (3)	3,2	9,3	93,7	2,5	-	32,0	-	-	1,3	3,0	2,0	-	-	13,4	8,3	12,3	27,0	127,7
Gaviotas (4)	-	28,0	8,0	9,5	-	9,0	5,5	2,2	-	-	-	39,0	2,8	19,0	-	3,3	0,7	105,7
Cormoranes (1)	0,4	1,5	-	2,8	2,0	0,5	-	19,0	6,0	-	-	19,7	2,0	8,4	1,7	-	2,0	8,0
Macáes (3)	0,4	0,3	-	-	-	1,5	-	-	0,7	-	3,0	2,3	0,5	1,8	2,7	0,8	0,7	-
Chorlos (11)	11,1	85,4	15,0	8,0	89,7	161,5	17,0	0,8	15,7	-	-	4,3	-	29,8	4,0	12,5	13,3	217,0
Número de individuos	17	241	319	56	125	319	136	62	48	70	11	108	8	106	66	43	89	740
Número de especies	18	30	15	15	15	18	14	10	10	9	6	17	8	31	10	18	15	36

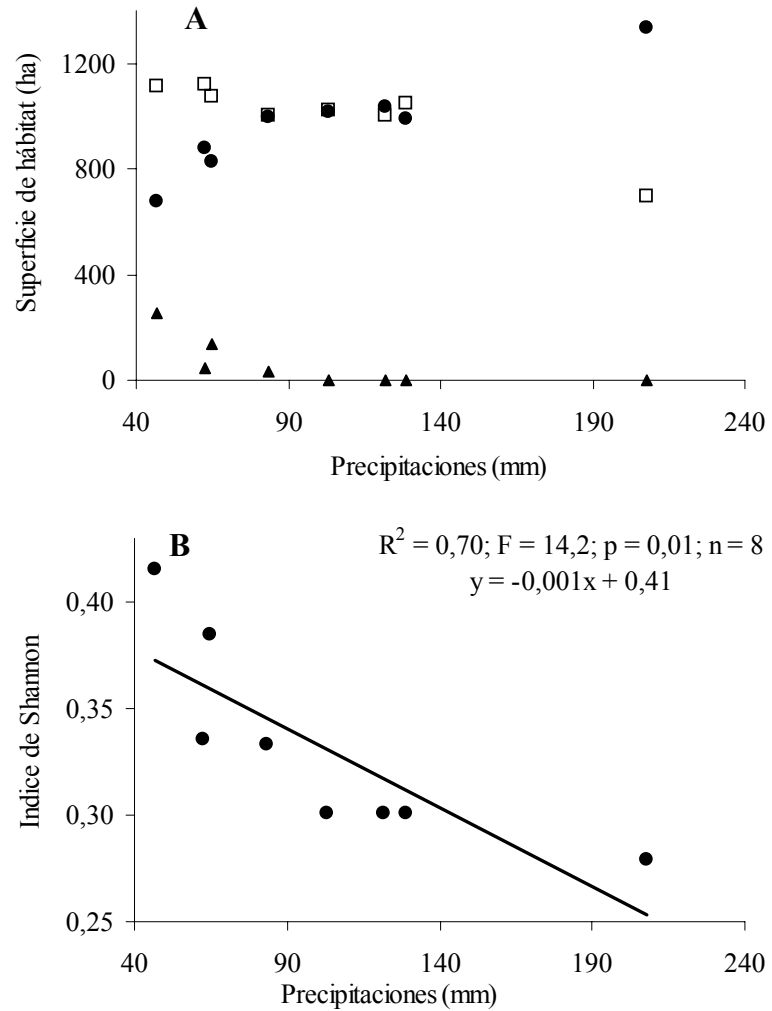
**Tabla 2.2.-** Valores de  $R^2$  para las regresiones simples entre las precipitaciones mensuales y el número estacional de aves acuáticas dentro de cada grupo morfofuncional. \* indica diferencias significativas para  $p < 0.05$ .

Estación /grupo	Patos	Garzas	Chorlos	Macáes	Gaviotas	Cisnes	Cormoranes	Gallaretas
Otoño	0,59*	0,98*	0,86*	0,03	0,04	0,50*	0,04	0,05
Invierno	0,07	0,00	0,14	0,03	0,09	0,01	0,14	0,02
Primavera	0,05	0,40*	0,58*	0,13	0,001	0,01	0,07	0,05
Verano	0,57*	0,50*	0,51*	0,01	0,50*	0,50*	0,50*	0,15

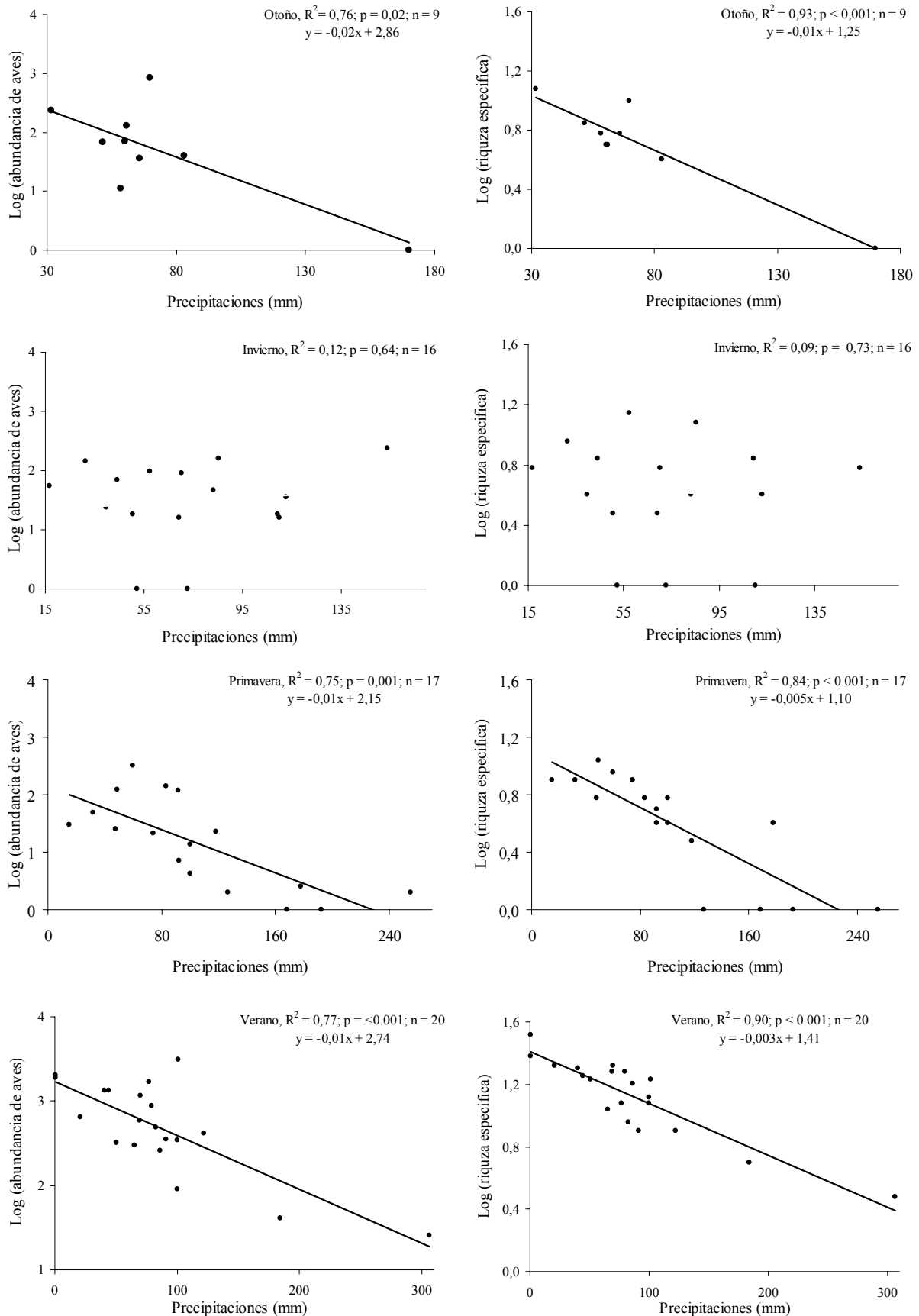
**Figura 2.1.** Abundancia promedio de aves (barras) y de precipitaciones (líneas) por estación climática durante 1993, 1997 y 2001-2003, en la laguna Mar Chiquita, Argentina. La línea punteada muestra el promedio de las precipitaciones estacionales desde 1900 al 2003. Oto: Otoño, Inv: Invierno; Pri: Primavera; Ver: Verano.



**Figura 2.2.** Relación entre las precipitaciones estacionales y el área de los hábitats, A; círculos: superficie del espejo de agua,  $R^2 = 0,89$ ;  $F = 47,8$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 8$ ; cuadrados: superficie de los bancos de limo  $R^2 = 0,64$ ;  $F = 10,7$ ;  $p = 0,05$ ;  $n = 8$ , y triángulos: superficie de pastizales  $R^2 = 0,85$ ;  $F = 32,3$ ;  $p = 0,001$ ;  $n = 8$  y B: diversidad de hábitat (índice de Shannon), en la laguna Mar Chiquita, Argentina.



**Figure 2.3.** Relación entre el número de individuos y riqueza (número de especies) de aves acuáticas y las precipitaciones mensuales por estación climática en la laguna Mar Chiquita. Se presentan las funciones de regresión para cada relación.



**Apéndice 2.1.** Detalle de las especies de aves acuáticas registradas durante los censos dentro de cada grupo morfo-funcional considerado durante los años de estudio.

<b>Patos</b>	<b>Biguá</b>
<i>Anas cyanoptera</i>	<i>Phalacrocorax brasilianus</i>
<i>A. flavirostris</i>	<b>Gallaretas</b>
<i>A. georgica</i>	<i>Fulica armillata</i>
<i>A. platalea</i>	<i>F. leucopterra</i>
<i>A. sibilatrix</i>	<i>F. rufifrons</i>
<i>A. versicolor</i>	<b>Gaviotas</b>
<i>Dendrocygna viduata</i>	<i>Chroicocephalus maculipennis</i>
<i>Netta peposaca</i>	<i>Larus dominicanus</i>
<i>Oxyura vittata</i>	<i>L. belcheri</i>
<b>Cisnes</b>	<i>L. cirrocephalus</i>
<i>Coscoroba coscoroba</i>	<b>Chorlos</b>
<i>Cygnus melanocoryphus</i>	<i>Calidris canutus</i>
<b>Vadeadoras</b>	<i>C. fuscicollis</i>
<i>Ardea alba</i>	<i>C. melanotos</i>
<i>A. cocoi</i>	<i>Calidris sp.</i>
<i>Bubulcus ibis</i>	<i>Charadrius semipalmatus</i>
<i>Ciconia maguari</i>	<i>Himantopus melanurus</i>
<i>Egretta thula</i>	<i>Limosa haemastica</i>
<i>Ncticorax ncticorax</i>	<i>Micropalama himantopus</i>
<i>Phoenicopterus chilensis</i>	<i>Pluvialis dominica</i>
<i>Platalea ajaja</i>	<i>Tringa flavipes</i>
<i>Plegadis chihi</i>	<i>T. melanoleuca</i>
<i>Syrigma sibilatrix</i>	<i>Tringa sp.</i>
<b>Macáes</b>	<i>Vanellus chilensis</i>
<i>Podiceps major</i>	<b>Otras aves acuáticas</b>
<i>Podylimbus podiceps</i>	<i>Haematopus ostralegus</i>
<i>Rollandia rolland</i>	<i>Rynchops nigra</i>
	<i>Sterna trudeaui</i>

## CAPITULO 3

*Respuestas de los pequeños roedores a la pérdida de hábitats  
por precipitaciones en la Reserva Parque Atlántico Mar  
Chiquita*

## INTRODUCCIÓN

De acuerdo con la teoría de selección de hábitat denso-dependiente, los organismos seleccionarán aquellos hábitats en los cuales su adecuación es máxima. Sin embargo, la adecuación disminuirá en relación al incremento en la densidad de los organismos, impulsándolos a desplazarse hacia hábitats sub-óptimos (Fretwell & Lucas 1970, Fretwell 1972). La selección de hábitat denso-dependiente ha sido descrita como uno de los principales procesos que determina la distribución espacial de los ensambles de pequeños roedores (Rosenzweig 1981, Morris 1987a, Abramsky *et al.* 1990, 1994). Dicho comportamiento resulta de las variaciones en la intensidad de las interacciones intra e interespecíficas en relación a la calidad del hábitat (Hodara *et al.* 2000).

Por otro lado, las densidades poblacionales de pequeños roedores sufren variaciones temporales cíclicas en relación a la estacionalidad climática (Reig 1964, 1965, Dalby 1975). En términos generales, la estacionalidad determina dos grandes ciclos de abundancia de pequeños roedores: uno reproductivo (primavera a otoño), con patrones de densidad creciente y uno no reproductivo (invierno) con bajas densidades. Esta variación se encuentra determinada por la elevada mortalidad ocasionada por la disminución de la productividad primaria y las heladas invernales (Reig 1964, 1965). De esta manera, las variaciones climáticas interanuales pueden tener un fuerte efecto sobre la dinámica del ciclo anual de las poblaciones de micromamíferos y la intensidad de las interacciones denso-dependientes (Hansen *et al.* 1999, Stenseth 1999, Merritt *et al.* 2001, Lima *et al.* 2002b, Stenseth *et al.* 2002).

A pesar de la información existente sobre el efecto de las variaciones climáticas interanuales sobre la dinámica y estructura de los ensambles de pequeños roedores, la mayoría de los estudios al respecto se hallan restringidos a regiones áridas y semiáridas (Jaksic *et al.* 1997, Lima *et al.* 1999a). En regiones semiáridas del centro de Chile, el incremento en las precipitaciones causado por procesos hemisféricos, como “El Niño Southern Oscillation” (ENSO), resulta en un aumento de la productividad primaria. Dicho aumento tiene efecto directo a largo plazo sobre los micromamíferos, que exhiben explosiones poblacionales después de dos años (Leirs *et al.* 1996, Jaksic *et al.* 1997, Lima *et al.* 1999a). En el Este de la región Pampeana, donde el déficit de agua es escaso o nulo, el incremento en las precipitaciones tiene efectos inmediatos sobre el paisaje, modificando la disponibilidad de hábitats por anegación (ver Capítulos 1 y 2), efectos sustancialmente diferentes a los observados para las áreas semiáridas y áridas

mencionadas. En consecuencia, esta reducción del hábitat podría producir variaciones en las densidades del ensamble de pequeños roedores en los hábitats anegados, debido a migraciones hacia los hábitats no anegados. Esto podría provocar efectos negativos sobre la abundancia de micromamíferos a escala local.

En el presente capítulo se brinda un acercamiento a los posibles efectos de los cambios en las precipitaciones sobre la abundancia e interacciones del ensamble de pequeños roedores en un pastizal del Este de la región Pampeana. Para ello se definieron los siguientes objetivos 1- analizar las posibles estrategias de selección de hábitat de las especies más abundantes en el Parque Atlántico Mar Chiquita y 2- evaluar si la pérdida de hábitats por anegación tiene efecto sobre la abundancia, selectividad de hábitat e interacciones inter e intraespecíficas del ensamble de pequeños roedores.

Bajo el supuesto que, como ha sido descrito para otras áreas de la región Pampeana Argentina (Reig 1964, 1965, Hodara *et al.* 2000), los pequeños roedores del área en estudio sean hábitat selectivos denso-dependientes y que el incremento en las precipitaciones tenga efectos negativos inmediatos sobre su abundancia, a razón de la disminución en la disponibilidad de hábitats, se hipotetiza que, la reducción de hábitats producirá un incremento en la intensidad de las interacciones inter e intraespecíficas del ensamble de micromamíferos en los hábitats más elevados por migraciones desde las áreas inundadas. Se hipotetiza también que, debido a que los ensambles de pequeños roedores exhiben una estructura de jerarquías de dominancia (Busch & Kravetz 1992b, Cueto *et al.* 1995), las especies dominantes son capaces de monopolizar el hábitat con menor probabilidad de anegación.

### ***Consideraciones sobre el área de estudio***

En el Parque Atlántico Mar Chiquita, la especie numéricamente dominante se encuentra representada por el “ratón de campo” *Akodon azarae*, seguido del “ratón hocicudo” *Oxymycterus rufus* y con porcentajes menores el “ratón colilargo” *Oligoryzomys flavescens* (Reig 1964, 1965, Malizia 1984, Malizia *et al.* 2001). Se ha descrito que *A. azarae* es competitivamente dominante, pudiendo restringir la distribución de las demás especies (Busch & Kravetz 1992a, 1992b, Cittadino *et al.* 1994, de Villafañe *et al.* 1994, Cueto *et al.* 1995). De acuerdo a los antecedentes registrados en otras áreas geográficas, tanto *A. azarae* como *O. rufus* seleccionan los hábitats con mayor cobertura vegetal, bajo disturbio y pasturas estables; mientras que *O.*

*flavescens* queda restringido a la vegetación más abierta (Dalby 1975, Kravetz & Polop 1983) y vinculada a cursos de agua y vegetación hidrófila (Reig 1965).

### METODOLOGÍA

Los datos de abundancia de las tres especies de roedores más abundantes en el área de estudio fueron obtenidos mediante trapeo estacional desde agosto de 2003 a febrero de 2005 en dos hábitats diferentes: el hunquillar y el espartillar que, mediante muestreos preliminares, se comprobó sostienen poblaciones estables de micromamíferos. Los dos hábitats restantes de baja cobertura vegetal (pastizales de *Salicornia ambigua* y pastizales de pastoreo) no fueron muestreados debido a la ausencia de pequeños roedores.

En cada hábitat se dispusieron 2 grillas (total: 120 trampas). Los muestreos se llevaron a cabo mediante grillas de 6 x 5 trampas Sherman de captura viva. La separación entre trampas fue de 10 m. Cada trampa fue cebada con una mezcla de grasa y avena; activada durante 3 noches consecutivas y controladas durante la mañana. Cada individuo capturado fue identificado a nivel específico, pesado mediante una balanza de resorte y marcado mediante el corte de la última falange.

El tamaño poblacional fue estimado mediante la historia de captura y re-captura de la secuencia de tres ocasiones de capturas mediante el modelo nulo para probabilidad de capturas (Mo) con el empleo del software Capture (Otis *et al.* 1978, White *et al.* 1982). La densidad poblacional promedio para cada especie se obtuvo realizando el cociente entre las abundancias registradas y el tamaño de la grilla más un ancho de banda adicional, igual al promedio de las distancias de desplazamientos de los individuos registrados durante las ocasiones de captura sucesivas para cada muestreo (Seber 1982, Pearson *et al.* 1984, Corley *et al.* 1995).

Los datos diarios de precipitaciones fueron obtenidos de The Global Historical Climatology Network at <http://lwf.ncdc.noaa.gov/oa/climate/climatedata.html>. A fin de evaluar la preferencia de hábitat y selección de hábitat denso-dependiente intra e interespecíficas, la serie temporal obtenida de densidades de roedores fue separada en dos grupos. El primer grupo (seco) corresponde a los muestreos realizados durante el invierno de 2003, verano y otoño del 2004. Durante los meses mencionados las precipitaciones fueron semejantes al promedio histórico de los últimos 50 años y el hábitat más bajo (espartillar) se encontró disponible en un rango del 70 al 90 %. El segundo grupo (lluvioso) correspondió a los muestreos realizados durante la primavera

del 2003 y el invierno y primavera del 2004. Durante este período el espartillar se encontró reducido por las intensas precipitaciones, encontrándose disponible en un rango del 50 al 20 % con respecto a su área total.

### **Análisis estadístico.**

#### **Detección de preferencia de hábitat y selección denso-dependiente de hábitat.**

Para cada período se estimó la preferencia de hábitat de cada especie mediante la proporción de hábitat usado como: preferencia ( $P_i$ ) = densidad en el hunquillar / densidad en los dos hábitats, considerando esta última como la suma de densidades de ambos hábitats (Hodara *et al.* 2000). Con el fin de estimar los efectos de la selección de hábitat inter e intraespecíficos, se realizaron regresiones lineales simples entre el índice de preferencia  $P_i$  para cada especie y las densidades inter e intraespecíficas de los dos hábitats (Hodara *et al.* 2000).

Dado que la verdadera selectividad es esperada cuando los competidores son escasos o nulos (Rosenzweig & Abramsky 1986, Abramsky *et al.* 1990, Hodara *et al.* 2000), se analizó el intercepto “y” de la regresión entre las densidades interespecíficas para evaluar las preferencias por el hábitat. Para testear la significancia del intercepto, se calculó el intervalo de confianza (CI) como  $CI = \text{Intercepto} \pm SE \times t_{1-\alpha, N-2}$ , donde SE es el error estándar estimado y  $t_{1-\alpha, N-2}$  es el valor crítico de Student para un alfa de 0,05. Cuando no existe preferencia por ninguno de los dos hábitats en particular, el CI incluye el valor 0,5. Dado que este análisis fue realizado para el hábitat supuesto como preferido por las especies (hunquillar), cuando el límite inferior del CI es superior a 0,5, implica preferencia por este hábitat, mientras que cuando su límite superior es menor a 0,5, implica preferencia por el espartillar (Hodara *et al.* 2000).

Se confirma el comportamiento de selección de hábitat denso-dependiente intraespecífico cuando el coeficiente de regresión entre el índice de preferencia y la densidad intraespecífica es significativamente negativo, mientras que los efectos interespecíficos pueden ser positivos, denotando diferentes preferencias de hábitat por las especies o negativos, igual preferencia de hábitat (Abramsky *et al.* 1990). Sin embargo, muchos índices de selectividad disminuyen con el incremento de la densidad, no siendo apropiado para analizar la selección de hábitat denso-dependiente. Para solucionar esto, se utilizó la transformación del índice de preferencia de Simpson propuesta por Rosenzweig & Abramsky (1985)  $Y' = (N - 1) (m \sum P_i^2 - 1)$ , donde  $N$  es

la densidad intraespecífica para el área de estudio multiplicada por 100;  $m$  representa el número de hábitats usados. Cuando se realiza la regresión de  $Y'$  con la densidad poblacional menos 1, todas las estrategias de selectividad ( $\sum P_i^2$ ) aparecen como una línea que intercepta el origen con una pendiente ( $m \sum P_i^2 - 1$ ) que representa el verdadero índice de selectividad (Hodara *et al.* 2000).

Si la selección de hábitat es denso-dependiente, la regresión de  $Y'$  con la densidad poblacional menos 1 es representada por una relación curvilínea. Si el término cuadrático de la regresión es significativamente negativo, se confirma la selección de hábitat denso-dependiente (Rosenzweig & Abramsky 1985, Hodara *et al.* 2000). De igual manera, si la ecuación es lineal, la selección del hábitat no es denso-dependiente. Para determinar la relación con mayor ajuste, lineal o cuadrático, se utilizó el criterio de información de Akaike para muestras reducidas ( $AIC_c$ ), seleccionando el modelo con menor valor de  $AIC_c$  (Hilborn & Mangel 1997, Burnham & Anderson 1998).

### ***Construcción de las Isodaras.***

Las isodaras (líneas que describen igual adecuación de una población entre dos hábitats, Morris 1988, 1990, 1996) fueron construidas para cada combinación de pares de especies registradas en el área como:

$$NA_1 = b_0 + b_1 (NA_2 + \beta_2 NB_2 + \delta_2 NA_2 NB_2) - \beta_1 NB_1 + \delta_1 NA_1 NB_1$$

donde  $NA_1$  y  $NA_2$  representan las densidades de la especie A en los hábitats 1 y 2, y  $NB_1$  y  $NB_2$  las densidades de la especie B en los hábitats 1 y 2,  $b_0$  es el intercepto que indica las diferencias cuantitativas en la adecuación entre los dos hábitats y la pendiente  $b_1$  representa las diferencias cualitativas entre los dos hábitats.  $\beta_1$  es el coeficiente de competencia promedio de la especie B sobre A en el hábitat 1 y  $\beta_2$  es el mismo coeficiente en el hábitat 2.  $\delta_1$  y  $\delta_2$  representan los coeficientes de competencia por interferencias entre las especies A y B en el hábitat 1 y 2, respectivamente (Morris 1990). No fue posible evaluar interacciones competitivas por interferencias, debido a tamaños de muestra pequeños para incluir dos variables independientes adicionales ( $\delta_1$  y  $\delta_2$ ).

Las isodaras fueron estimadas mediante regresiones múltiples lineales paso a paso según el siguiente protocolo. Las variables fueron transformadas según  $(\log(x+1))$  para no tener errores sobre los valores nulos de densidades. Para la variable dependiente  $NA_1$ , se ingresó  $NA_2$  como la primera variable independiente, a fin de evaluar la

selección de hábitat denso-dependiente intraespecífica. Luego se ingresó la variable dependiente  $NB_1$ , seguida de  $NB_2$ , con el fin de evaluar si daban cuenta o no de una porción significativa de los residuales remanentes después de la inclusión de los efectos denso-dependientes interespecíficos.

Las diferencias cuantitativas entre hábitats son reflejadas en el intercepto de la isodara, que representa la densidad en el hábitat preferido cuando el alternativo empieza a ser ocupado y está relacionado con la productividad del hábitat. La pendiente de la isodara representa una medida cualitativa de las diferencias entre hábitats y refleja la eficiencia relativa de los individuos para extraer recursos y convertirlos en descendientes (Morris 1988, 1989). Así, si el intercepto de la isodara ( $b_0$ ) es significativamente diferente de cero, se confirma la selección de hábitat denso-dependiente. Los efectos intraespecíficos son observados en coeficientes  $b_1$  positivos entre la densidad de una especie en un hábitat respecto al alternativo. Los efectos interespecíficos son detectados con coeficientes de regresión negativos con respecto al competidor potencial en el mismo hábitat ( $\beta_1$ ) o positivos en el hábitat alternativo ( $\beta_2$ ; Morris 1990, Hodara *et al.* 2000).

## RESULTADOS

Se realizaron 609 capturas, en las cuales la especie dominante fue *Akodon azarae* (84 %), seguida de *Oxymycterus rufus* (9 %) y *Oligoryzomys flavescens* (6 %) con capturas ocasionales de *Bolomys obscurus* (0,33 %) y *Reithrodon auritus* (0,16 %). Los patrones de abundancia registrados indican que el ensamble exhibe un incremento de su abundancia desde invierno a otoño, alcanzando su valor máximo durante el otoño (Fig. 3.1 y 3.2). Durante los períodos en los que se redujo el área del espartillar a raíz de las intensas precipitaciones, la población disminuyó su abundancia tanto en el espartillar, como en el hunquillar (Fig. 3.1 y 3.2).

### ***Preferencia de hábitat y diferencias entre hábitats.***

La especie numéricamente dominante, *Akodon azarae*, prefirió utilizar el hunquillar sobre el espartillar durante ambos períodos. El intercepto de  $y$  estimado de la regresión entre el índice de preferencia ( $P_i$ ) y las densidades intraespecíficas estuvieron en un rango significativamente mayor a 0,5 en ambos períodos ( $p < 0,05$ ; Tablas 3.1 y 3.2). El análisis de isodaras muestra que los patrones de preferencia de *Oxymycterus rufus* difirieron de los estimados para *A. azarae*, no mostrando preferencia de hábitat

durante el período seco. Esto se estimó a través del intervalo de confianza para el intercepto ( $y$ ) de la regresión entre  $P_i$  de *O. rufus* y la densidad intraespecífica global, el cual incluye el valor 0,5 ( $p = 0,68$ ; Tabla 3.1). Por otro lado, cuando aumentaron las precipitaciones, *O. rufus* prefirió el hunquillar, mostrando un intercepto significativamente mayor a 0,5 ( $p < 0,001$ ; Tabla 3.2). Por su parte, *Oligoryzomys flavescens* no mostró preferencia de hábitat durante el período seco, con intervalos de confianza del intercepto de  $y$  que incluyen el valor 0,5 (Tabla 3.1). Por otro lado, durante el período lluvioso la densidad de *O. flavescens* fue muy baja como para realizar inferencias acerca de sus preferencias.

### ***Selección de hábitat denso-dependiente intra e interespecíficas.***

Selección de hábitat denso-dependiente intraespecífica fue detectada para *A. azarae* mediante la regresión entre el índice de preferencia y la densidad global durante el período seco ( $b_1 = -0,004$ ;  $p = 0,01$ ; Tabla 3.1) y lluvioso ( $b_1 = -0,01$ ;  $p = 0,04$ ; Tabla 3.2). Se observaron resultados similares mediante la regresión entre el índice de preferencia transformado de Simpson ( $Y'$ ) y la densidad poblacional menos 1. Este análisis mostró valores positivos del coeficiente de regresión polinomial y valor negativo del término cuadrático, mostrando la regresión polinómica un mejor ajuste, según el  $AIC_c$  para ambos períodos (Fig. 3.3a y 3.4a).

La regresión entre el índice de preferencia y la densidad global reveló efectos denso-dependientes interespecíficos entre *A. azarae* y *O. rufus* durante el período lluvioso ( $b_2 = -0,032$ ;  $p < 0,05$ ; Tabla 3.2) y con *O. flavescens* durante el período seco ( $b_3 = -0,003$ ;  $p < 0,001$ ; Tabla 3.1). Efectos similares fueron detectados mediante el análisis de isodaras, en el cual, *A. azarae* mostró efectos competitivos denso-dependientes interespecíficos con *O. flavescens* durante el período seco ( $\beta_1 = -4,15 \pm 1,6$ ;  $p = 0,05$ ; Tabla 3) y con *O. rufus* durante el período lluvioso ( $\beta_1 = -0,26 \pm 0,04$ ;  $p = 0,001$ ; Tabla 3.3).

Por su parte, *O. rufus* no mostró selección de hábitat denso-dependiente intraespecífica, mostrando valores del coeficiente de regresión positivos entre el índice de preferencia y la densidad global intraespecífica durante el período seco ( $b_1 = 0,11$ ;  $p = 0,01$ ; Tabla 3.1) y lluvioso ( $b_1 = 0,01$ ;  $p = 0,56$ ; Tabla 3.2). Los resultados obtenidos de la regresión entre el índice de preferencia transformado de Simpson ( $Y'$ ) y la densidad poblacional menos 1, también sustentan la hipótesis que *O. rufus* no es selector de hábitat denso-dependiente intraespecífico durante ambos períodos. Este

análisis mostró que el coeficiente de regresión polinomial no es significativamente diferente de cero y, de acuerdo con el AIC<sub>c</sub>, el mejor modelo es el lineal (Fig. 3.3b y 3.4b). Este resultado es apoyado por el análisis de isodaras. En él, *O. rufus* no fue selector de hábitat denso-dependiente intraespecífico en ninguno de los períodos, con valores de coeficiente  $b_1$  no significativos (Tabla 3.3). Además, el coeficiente de regresión entre el índice de preferencia y la densidad global interespecífica reveló efectos denso-dependientes interespecíficos durante el período lluvioso entre *O. rufus* y *A. azarae* ( $b_2 = -0,030$ ;  $p = 0,02$ ; Tabla 3.2), efecto similar al detectado por el análisis de isodaras entre estas especies ( $\beta_1 = -0,26 \pm 0,04$ ; Tabla 3.3).

*Oligoryzomys flavescens* no mostró selección de hábitat denso-dependiente intraespecífica, mostrando valores del coeficiente de regresión positivos entre el índice de preferencia y la densidad global intraespecífica durante el período seco ( $b_1 = 0,05$ ;  $p = 0,01$ ; Tabla 3.1). La disminución de la densidad de *O. flavescens* durante el período lluvioso hizo imposible determinar su comportamiento en dicho período. Los resultados obtenidos de la regresión entre el índice de preferencia transformado de Simpson ( $Y'$ ) y la densidad poblacional menos 1, sustentan la hipótesis que *O. flavescens* no es selector de hábitat denso-dependiente, dado que el término cuadrático es positivo y, de acuerdo al criterio de Información de Akaike, la ecuación cuadrática no presenta mejor ajuste que la lineal (Fig. 3.3a y 3.4a). Este resultado es apoyado también por el análisis de isodaras con valores de  $b_1$  no significativos, en el cual además, el valor de  $\beta_1$  evidenció competencia interespecífica con *A. azarae* durante dicho período (Tabla 3.3).

## DISCUSIÓN

La composición del ensamble de micromamíferos de la Reserva Mar Chiquita exhibe variaciones estacionales en su abundancia, mostrando un máximo poblacional durante el otoño y una marcada disminución en el invierno, de forma coincidente con lo descripto para la región Pampeana (Crespo 1966, Kravets *et al.* 1981, Zuleta *et al.* 1988, Hodara *et al.* 2000). Por otro lado, a diferencia de los efectos positivos del incremento de las precipitaciones sobre la abundancia de roedores reportados para áreas áridas y semiáridas (Jaksic *et al.* 1997, Lima *et al.* 1999a) y sugeridos para la región Pampeana (Crespo 1966), los resultados aquí obtenidos sugieren efectos negativos. Dicho efecto estuvo mediado por la pérdida del hábitat por anegación, la cual conduce a una

disminución de la abundancia de pequeños roedores, incrementando las interacciones interespecíficas.

Los resultados obtenidos sugieren que existe segregación espacial entre las especies más abundantes del área de estudio. Mientras *A. azarae* prefiere utilizar el hunquillar, *O. flavescens* y *O. rufus* no muestran preferencia de hábitats. Sin embargo, la disminución del área del espartillar por anegación durante el período lluvioso tuvo un importante efecto sobre la abundancia y el comportamiento de selectividad de hábitat de dichas especies. Así, *O. flavescens* fue la especie que se mostró más afectada, sufriendo una fuerte disminución en su abundancia durante el período lluvioso. Contrariamente a lo esperado, esta especie no se encontró en el hunquillar durante la anegación del espartillar, posiblemente debido a competencia interespecífica con *A. azarae*. Por su parte, *O. rufus* pasó de comportarse como no selectivo a selectivo del hábitat no afectado por las inundaciones (hunquillar), evidenciando una mayor capacidad de adaptación a la pérdida del espartillar. Esto determinó un incremento en su abundancia en el hunquillar durante las inundaciones del espartillar. Por último, *A. azarae* no mostró variaciones en su comportamiento de selección de hábitat, manteniendo su preferencia por el hunquillar. Al mismo tiempo, el análisis de isodaras señaló interacciones competitivas denso-dependientes entre *A. azarae* y *O. flavescens* durante el período seco. Si bien estos resultados no son suficientes para determinar un desplazamiento competitivo de *O. flavescens* por *A. azarae*, existen aproximaciones manipulativas que apoyan esta idea (Busch & Kravetz 1992a, b, Cueto *et al.* 1995). Dichas aproximaciones e información de campo sugieren una menor capacidad de *O. flavescens* de colonizar exitosamente los hábitats ocupados por *A. azarae* (de Villafañe *et al.* 1973, Kravetz *et al.* 1975, Busch & Kravetz, 1992a, de Villafañe *et al.* 1994). Esta inferioridad competitiva de *O. flavescens* podría explicar su menor capacidad de colonizar el hunquillar durante las inundaciones del espartillar. Además, este mecanismo agonístico interespecífico es apoyado por las observaciones realizadas durante las capturas, en las que *O. flavescens* fue más frecuente en los bordes de los parches de hunquillar y *A. azarae* más frecuente en el centro. Por otro lado, sólo se detectó comportamiento de selección de hábitat denso-dependiente intraespecífico para la especie numéricamente dominante, *A. azarae*, en el hábitat de su preferencia (hunquillar). Este comportamiento apoya la hipótesis que existe un umbral de densidades por encima del cual las interacciones competitivas intraespecíficas fuerzan a

los individuos a desplazarse hacia hábitats sub-óptimos (Fretwell 1972, para esta especie Hodara *et al.* 2000).

Por su parte, la carencia de interacciones interespecíficas entre *O. rufus* y *O. flavescens* durante el período seco podría deberse a sus diferentes requerimientos de nicho trófico. *O. rufus* ha sido caracterizado por una dieta conformada principalmente por insectos y un patrón de actividad diurno, mientras que *O. flavescens* es granívoro / folívoro y de hábitos estrictamente nocturnos (Dalby 1975). Esta misma explicación podría aplicarse también al incremento de las interacciones interespecíficas detectadas, mediante el análisis de isodaras entre *O. rufus* y *A. azarae* durante el período lluvioso. En este caso, ambas especies tienen un alto porcentaje de insectos en su dieta y alto solapamiento en el uso del tiempo y espacio (Steinmann *et al.* 1997). Tal explicación es consistente con el hecho que el hunquillar no mostró una disminución marcada en el recurso alimentario “insectos” durante las inundaciones, como lo hizo el espartillar (ver Capítulo 1). Las variaciones en la disponibilidad de recursos tróficos podría ser causa de los cambios de preferencia de *O. rufus* y del incremento de las interacciones interespecíficas entre éste y *A. azarae* durante las inundaciones. Sin embargo esto debería ser corroborado con futuros estudios acerca de las estructuras tróficas de estas especies.

Estos resultados podrían estar indicando un efecto de compensación de nicho entre estas especies en respuesta a los cambios temporales en las condiciones del hábitat (Bilenca *et al.* 1992, Bilenca 1993). Si bien las tres especies estudiadas son omnívoras, *O. flavescens*, con una mayor tendencia hacia la herbivoría (Dalby 1975), mostró interacciones competitivas con *A. azarae*, de hábitos herbívoros / insectívoros (Steinmann *et al.* 1997) y no con *O. rufus*, de tendencia insectívora. Esta última, por su parte, presenta interacciones competitivas con *A. azarae*, siendo ambas consumidoras de insectos.

De esta manera, variaciones en factores extrínsecos a la comunidad, como son la intensidad de las precipitaciones, podrían ser causa de cambio en los ciclos anuales de abundancia e interacciones entre estos roedores. La información existente acerca de las interacciones entre el clima y los ecosistemas terrestres es fragmentaria (Lima *et al.* 2002a) y focalizada hacia regiones áridas y semiáridas. En este sentido, se ha detallado para regiones semiáridas de Chile, que el incremento de las precipitaciones causado por procesos hemisféricos como “El Niño Southern Oscillation” (ENSO) produce un incremento de la productividad primaria, particularmente del banco de semillas. Dicho

incremento tiene efecto directo a largo plazo sobre el ensamble de pequeños roedores, que exhiben explosiones poblacionales luego de dos años (Leirs *et al.* 1996, Jaksic *et al.* 1997, Lima *et al.* 1999a). Efectos similares a corto plazo han sido propuestos para la explosión de roedores ocurrida en 1944 en la región Pampeana (Prov. de Buenos Aires, Crespo 1944). En este caso, el incremento de las precipitaciones daría como resultado un mayor desarrollo de la estructura herbácea, generando condiciones óptimas para la reproducción de roedores (Crespo 1944). A pesar que en el presente capítulo no se evaluaron posibles efectos a largo plazo, se evidencian efectos contrarios a los reportados en áreas áridas (Jaksic *et al.* 1997, Lima *et al.* 1999a) y a los sugeridos para la región Pampeana (Crespo 1966). A diferencia de las áreas áridas y semiáridas, el área de estudio no muestra déficit de agua (Fasano 1980). Por otro lado, dado que la topografía es predominantemente baja, el incremento en las precipitaciones tiene efectos directos sobre su estructura, provocando una disminución en la disponibilidad de los hábitats más bajos (espartillar; Capítulos 1 y 2), con efectos sobre la abundancia e interacciones del ensamble de pequeños roedores.

En conclusión, estos resultados sugieren que, a diferencia de lo reportado para regiones áridas y lo sugerido para otras áreas de la región Pampeana, el incremento en las precipitaciones en el área de estudio tiene efectos negativos sobre la abundancia de los pequeños roedores. Este efecto se encontraría determinado principalmente por la pérdida del hábitat, que tendría mayores efectos sobre aquellas especies que utilizan los hábitats más bajos y competitivamente inferiores. Además, estos resultados aportan evidencias sobre cómo la relación entre el clima y la calidad del hábitat causan cambios en la selectividad de hábitat, así como en las interacciones denso-dependientes intra e interespecíficas del ensamble. Finalmente, estos resultados apoyan la hipótesis de que el ensamble de pequeños roedores de la región Pampeana presenta una estructura jerarquizada (Bilenca & Kravetz 1995a) y un patrón de segregación espacial a nivel de hábitats (Dalby 1975, Bonaventura *et al.* 1991, Mills *et al.* 1991, Ellis *et al.* 1997, Lozada *et al.* 2000), determinado en parte por interacciones interespecíficas (Grant 1972, M'Closkey 1976, Brown 1989, Meserve *et al.* 1996, 1999). Esto hace que las especies competitivamente dominantes sean capaces de monopolizar los recursos (Crespo 1966, de Villafañe *et al.* 1973, Kravetz *et al.* 1975, Cittadino *et al.* 1994) y se asocien a los mejores hábitats (Busch *et al.* 1997, Hodara *et al.* 2000).

## TABLAS Y FIGURAS

**Tabla 3.1.** Relación entre la preferencia de hábitat de los pequeños roedores y las densidades globales intra e interespecíficas en el hunquillar durante el período de precipitaciones similar al promedio histórico para la región (período seco). CI = intervalo de confianza del intercepto de  $y$ , SE = error estándar de la estimación,  $p$  = valor de probabilidad,  $t$  = valor de Student para cada coeficiente,  $F$  valor de Fisher de la ecuación y  $n$  = tamaño de la muestra.

Hunquillar	Coefficiente	CI	SE	P	t	F	n
<b><i>Akodon azarae</i></b>							
Densidad intraespecífica							
R <sup>2</sup>	0,82			0,01		23,30	6
Intercepto (b <sub>0</sub> )	0,77	0,63 a 0,90	0,05	<0,001	14,60		
<i>A. azarae</i> (b <sub>1</sub> )	-0,004		<0,001	0,01	-4,83		
Densidad interespecífica							
R <sup>2</sup>	0,94			0,09		9,95	6
Intercepto	0,89		0,07	0,01	11,67		
<i>A. azarae</i> (b <sub>1</sub> )	-0,003		< 0,001	0,04	-4,56		
<i>O. rufus</i> (b <sub>2</sub> )	0,0015		0,001	0,62	0,58		
<i>O. flavescens</i> (b <sub>3</sub> )	-0,003		< 0,001	0,61	-0,61		
<b><i>Oxymycterus rufus</i></b>							
Densidad interespecífica							
R <sup>2</sup>	0,89			0,01		30,78	6
Intercepto (b <sub>0</sub> )	0,05	-0,24 a 0,54	0,11	0,68	0,44		
<i>O. rufus</i> (b <sub>1</sub> )	0,11		0,02	0,01	5,55		
Densidad intraespecífica							
R <sup>2</sup>	0,96			0,06		15,55	6
Intercepto (b <sub>0</sub> )	-0,44		0,302	0,28	-1,45		
<i>O. rufus</i> (b <sub>1</sub> )	0,097		0,036	0,11	2,72		
<i>A. azarae</i> (b <sub>2</sub> )	0,005		<0,001	0,24	1,66		
<i>O. flavescens</i> (b <sub>3</sub> )	0,012		0,02	0,62	0,58		
<b><i>Oligoryzomys flavescens</i></b>							
Densidad intraespecífica							
R <sup>2</sup>	0,62			0,06		6,51	6
Intercepto (b <sub>0</sub> )	0,22	-0,20 a 0,64	0,164	0,24	1,31		
<i>O. flavescens</i> (b <sub>1</sub> )	0,05		0,019	0,06	2,55		
Densidad interespecífica							
R <sup>2</sup>	0,98			0,03		34,13	6
Intercepto (b <sub>0</sub> )	0,43		0,157	0,11	2,77		
<i>O. flavescens</i> (b <sub>1</sub> )	0,08		0,011	0,02	7,67		
<i>A. azarae</i> (b <sub>2</sub> )	-0,009		<0,00	0,03	-5,69		
<i>O. rufus</i> (b <sub>3</sub> )	0,1		0,02	0,03	5,30		

**Tabla 3.2.** Relación entre la preferencia de hábitat de los pequeños roedores y las densidades globales intra e interespecíficas en el hunquillar durante el período de precipitaciones superiores al promedio histórico para la región (período lluvioso). CI = intervalo de confianza del intercepto de  $y$ , SE = error estándar de la estimación,  $p$  = valor de probabilidad,  $t$  = valor de Student para cada coeficiente,  $F$  = valor de Fisher de la ecuación,  $n$  = tamaño de la muestra.

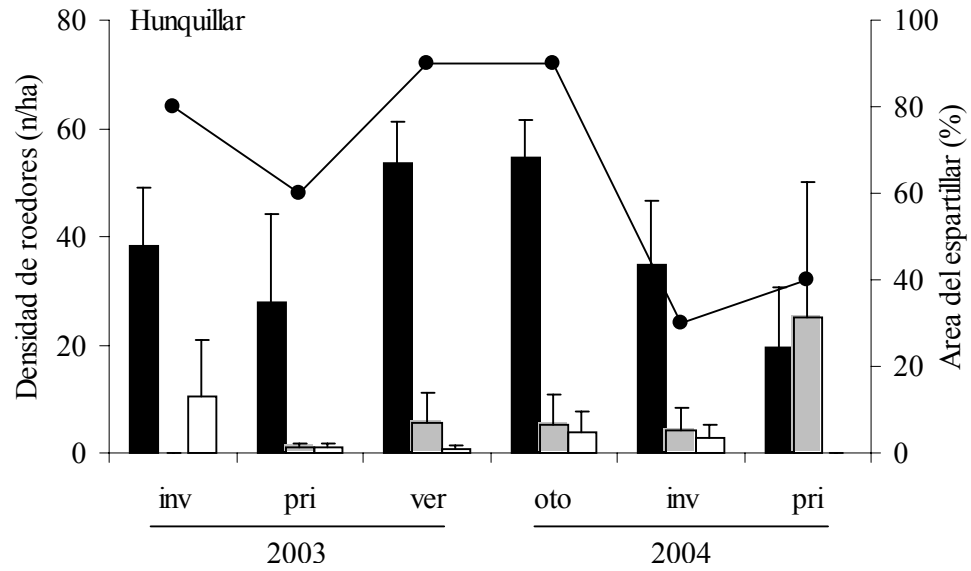
	Coefficiente	CI	SE	P	T	F	n
<b><i>Akodon azarae</i></b>							
Densidad intraespecífica							
$R^2$	0,67			0,05		7,95	6
Intercepto ( $b_0$ )	1,11	0,81 a 1,40	0,11	< 0,001	9,64		
<i>A. azarae</i> ( $b_1$ )	-0,01		0,003	0,04	-2,82		
Densidad interespecífica							
$R^2$	0,97			0,04		20,19	6
Intercepto	1,50		0,14	0,008	332,9		
<i>A. azarae</i> ( $b_1$ )	-0,02		0,003	0,02	-6,14		
<i>O. rufus</i> ( $b_2$ )	-0,032		0,009	0,05	-3,24		
<i>O. flavescens</i> ( $b_3$ )	0,012		0,01	0,43	0,99		
<b><i>Oxymycterus rufus</i></b>							
Densidad interespecífica							
$R^2$	0,31			0,25		1,79	6
Intercepto ( $b_0$ )	1,03	0,81 a 1,25	0,08	<0,001	12,15		
<i>O. rufus</i> ( $b_1$ )	-0,01		0,013	0,25	-1,34		
Densidad intraespecífica							
$R^2$	0,35			0,07		19,93	6
Intercepto ( $b_0$ )	1,13		0,51	0,15	2,24		
<i>O. rufus</i> ( $b_1$ )	-0,24		0,03	0,57	-0,67		
<i>A. azarae</i> ( $b_2$ )	-0,003		0,013	0,05	-0,25		
<i>O. flavescens</i> ( $b_3$ )	0,005		0,04	0,92	0,12		

**Tabla 3.3.** Parámetros de regresiones paso a paso entre las densidades de los pequeños roedores y las densidades intra e interespecíficas para cada hábitat y período. Se indican los coeficientes con su error estándar para la ecuación de isodara (ver a pie de la tabla). *Ak*: *A. azarae*, *Or*: *O. rufus* y *Of*: *O. flavescens*.  $R^2$  = coeficiente de la regresión paso a paso, F = valor de Fisher y p = valor de probabilidad. ns = relaciones no significativas.

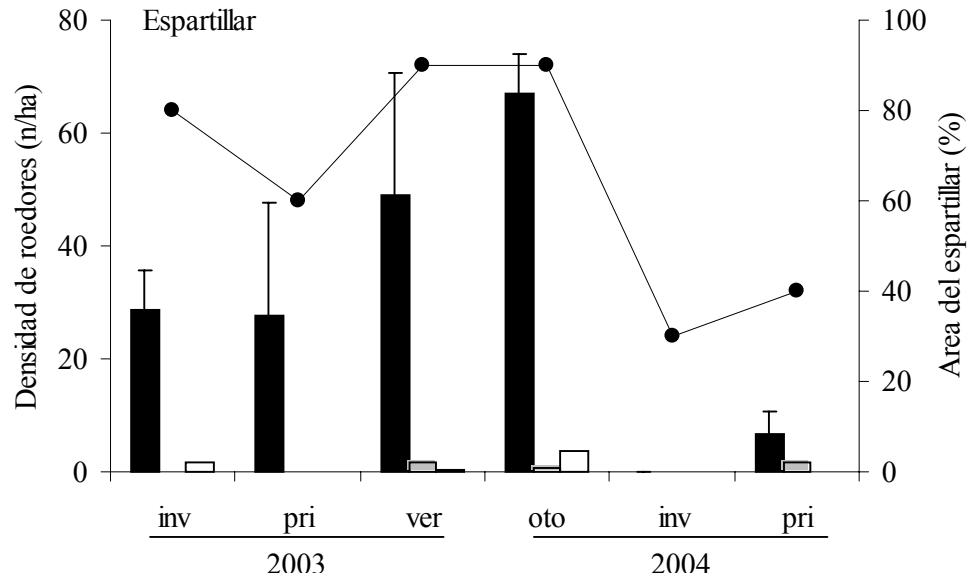
Período	Intercepto ( $b_0$ )	Intra- ( $b_1$ )	Interacciones		$R^2$	F	P
			Hunquillar Inter- ( $\beta_1$ )	Espartillar Inter- ( $\beta_2$ )			
<b>Período Seco</b>							
<b>Hunquillar</b>							
<i>Ak</i> vr. <i>Or</i>	1,46 ± 0,2	0,01 ± 0,14	0,13 ± 0,06	ns	0,84	7,98	0,05
<i>Ak</i> vr. <i>Of</i>	1,41 ± 0,14	0,21 ± 0,1	-0,15 ± 0,05	ns	0,83	7,3	0,05
<i>Or</i> vs. <i>Ak</i>	-7,8 ± 1,98	Ns	4,92 ± 1,17	ns	0,81	17,64	
<i>Or</i> vs. <i>Of</i>	ns	Ns	ns	ns			
<i>Of</i> vs. <i>Ak</i>	7,67 ± 2,73	Ns	-4,15 ± 1,6	ns	0,63	6,64	0,05
<i>Of</i> vs. <i>Or</i>	ns	Ns	ns	ns			
<b>Espartillar</b>							
<i>Ak</i> vr. <i>Or</i>	-1,69 ± 1,31	1,98 ± 0,77	ns	ns	0,61	6,52	0,05
<i>Ak</i> vr. <i>Of</i>	-1,69 ± 1,31	1,98 ± 0,77	ns	ns	0,69	6,52	0,05
<i>Or</i> vs. <i>Ak</i>	ns	Ns	ns	ns			
<i>Or</i> vs. <i>Of</i>	ns	Ns	ns	ns			
<i>Of</i> vs. <i>Ak</i>	ns	Ns	ns	ns			
<i>Of</i> vs. <i>Or</i>	ns	Ns	ns	ns			
<b>Período Lluvioso</b>							
<b>Hunquillar</b>							
<i>Ak</i> vr. <i>Or</i>	1,52 ± 0,02	0,37 ± 0,02	-0,26 ± 0,04	ns	0,94	27,41	0,01
<i>Ak</i> vr. <i>Of</i>	ns	Ns	ns	ns			
<i>Or</i> vs. <i>Ak</i>	4,5 ± 0,8	Ns	-2,88 ± 0,59	ns	0,85	23,68	0,008
<i>Or</i> vs. <i>Of</i>	ns	Ns	ns	ns			
<i>Of</i> vs. <i>Ak</i>	ns	Ns	ns	ns			
<i>Of</i> vs. <i>Or</i>	ns	Ns	ns	ns			
<b>Espartillar</b>							
<i>Ak</i> vr. <i>Or</i>	ns	Ns	ns	ns			
<i>Ak</i> vr. <i>Of</i>	ns	Ns	ns	ns			
<i>Or</i> vs. <i>Ak</i>	ns	Ns	ns	ns			
<i>Or</i> vs. <i>Of</i>	ns	Ns	ns	ns			
<i>Of</i> vs. <i>Ak</i>	ns	Ns	ns	ns			
<i>Of</i> vs. <i>Or</i>	ns	Ns	ns	ns			

Ej. isodara de *Akodon azarae* y *O. rufus* en el hunquillar:  $y_{(Ak \text{ hunquillar})} = b_0 + b_1 y_{(Ak \text{ espartillar})} + \beta_1 y_{(Or \text{ hunquillar})} + \beta_2 y_{(Of \text{ hunquillar})}$

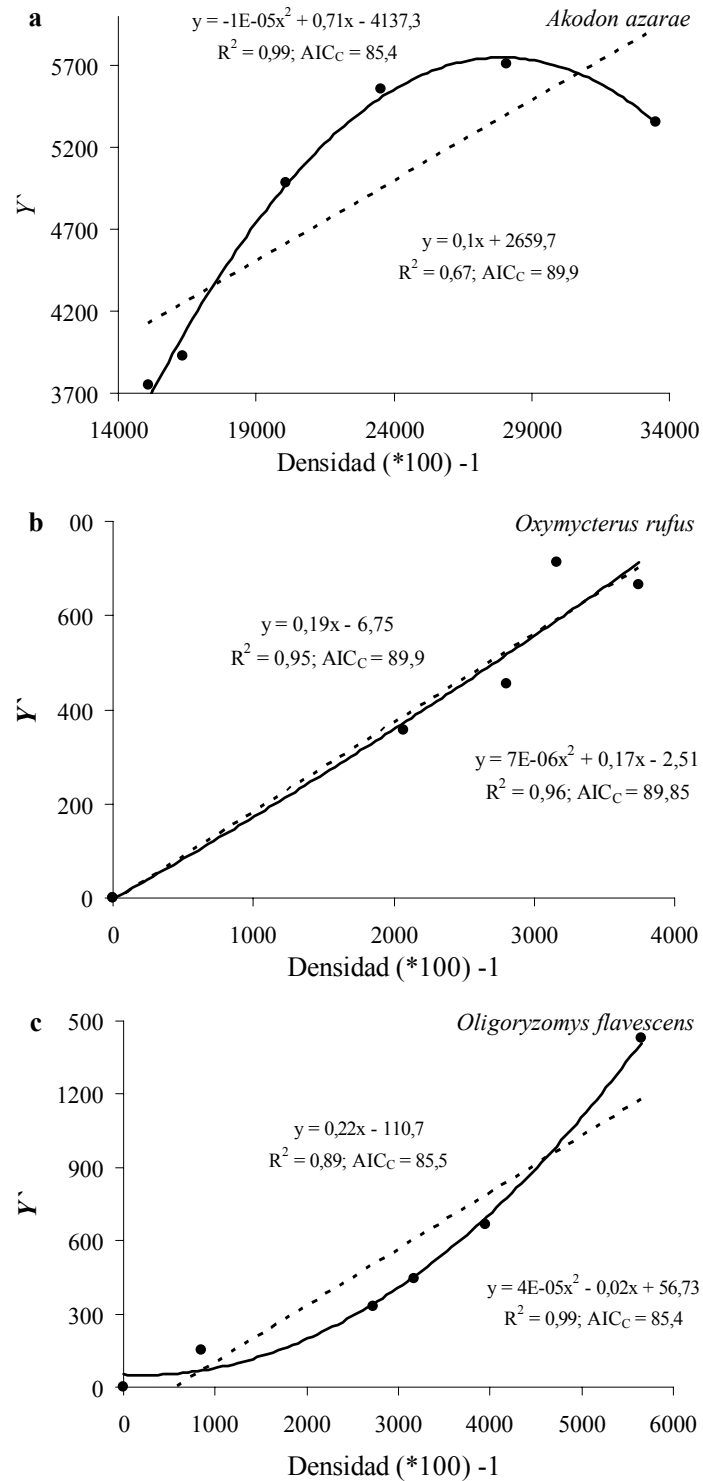
**Figura 3.1.** Variación estacional de las densidades de pequeños roedores en el hunquillar y su error estándar. *A. azarae*: barras negras, *O. rufus*: barras rayadas y *O. flavescens*: barras blancas. inv = invierno, pri = primavera, ver = verano y oto = otoño. La línea horizontal indica la disponibilidad del espartillar en porcentaje.



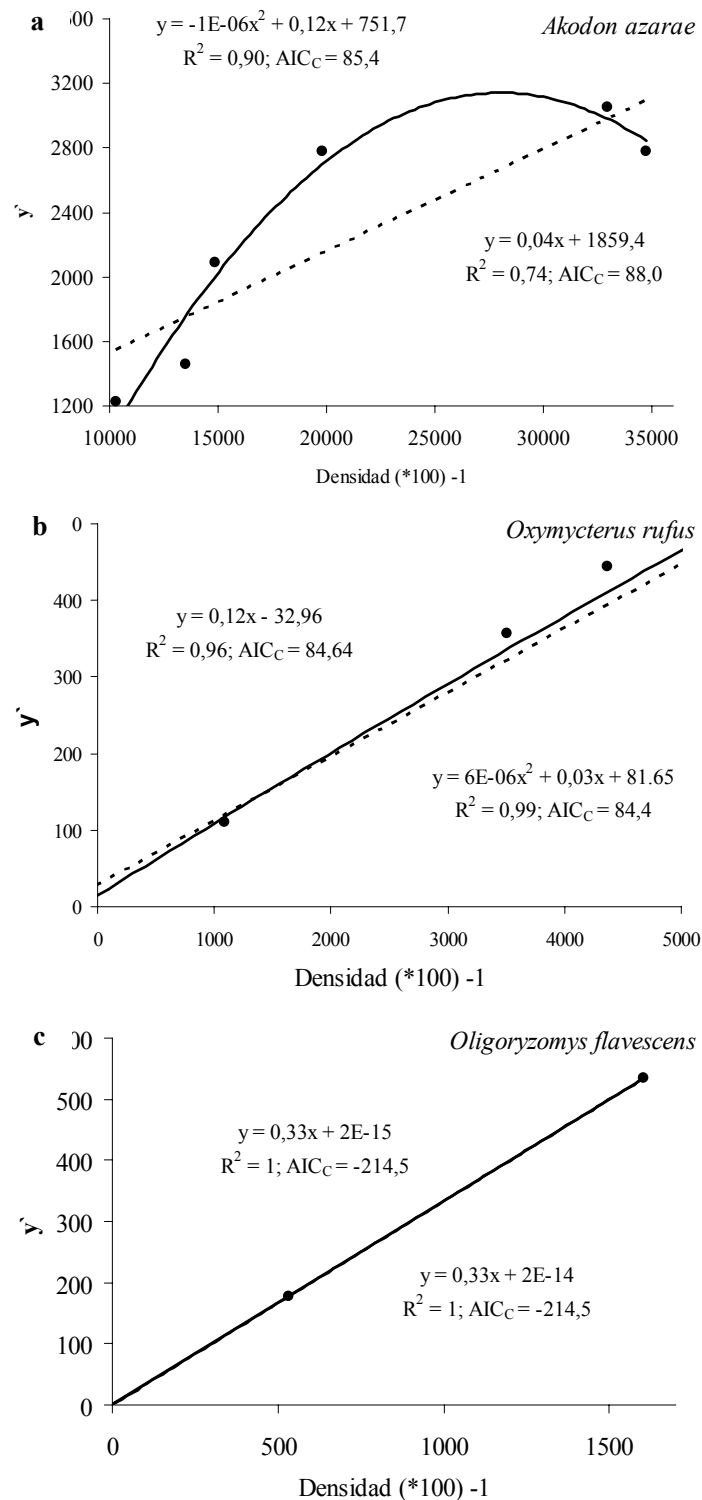
**Figura 3.2.** Variación estacional de las densidades de pequeños roedores en el espartillar y su error estándar. *A. azarae*: barras negras, *O. rufus*: barras rayadas y *O. flavescens*: barras blancas. inv = invierno, pri = primavera, ver = verano y oto = otoño. La línea horizontal indica la disponibilidad del espartillar en porcentaje.



**Figura 3.3.** Relación entre el índice transformado de Simpson ( $Y'$ ) y la densidad de a- *Akodon azarae*, b- *Oxymycterus rufus* y c- *Oligoryzomys flavescens*, durante el período seco. La línea entera indica la relación cuadrática y la línea punteada la relación lineal. Se indican las correspondientes ecuaciones, con sus valores de  $R^2$  y el valor según el criterio de información de Akaike para muestras reducidas AICc.



**Figura 3.4.** Relación entre el índice transformado de Simpson ( $Y'$ ) y la densidad de a- *Akodon azarae*, b- *Oxymycterus rufus* y c- *Oligoryzomys flavescens*, durante el período lluvioso. La línea entera indica la relación cuadrática y la línea punteada la relación lineal. Se indican las correspondientes ecuaciones, con sus valores de  $R^2$  y el valor según el criterio de información de Akaike para muestras reducidas  $AIC_C$ .



## CAPITULO 4

*Respuesta de los predadores a la pérdida de hábitat por precipitaciones en la Reserva Parque Atlántico Mar Chiquita*

## INTRODUCCIÓN

Como fue mencionado en los capítulos anteriores, el incremento de las precipitaciones tiene importantes efectos sobre la estructura del paisaje, disminuyendo la disponibilidad de los hábitats más bajos y su diversidad a escala local por anegación (ver Capítulos 1 y 2). Como resultado, muchos grupos de organismos disminuyen su abundancia y diversidad (artrópodos: Cap. 1, aves: Cap. 2 y pequeños roedores: Cap. 3). Estos cambios, a su vez, pueden tener efectos sobre las relaciones verticales de la comunidad (Lima *et al.* 1999b, Ayres & Lombardero 2000, Jaksic 2001, Williams & Liebhold 2002), afectando la dinámica de los niveles superiores de la trama trófica (Noss & Csuti 1997, Holt *et al.* 1999, Lima *et al.* 1999b, Komonen *et al.* 2000) y modificando la estructura de la comunidad (Lima *et al.* 1999b, Jaksic 2001). Los predadores, por lo tanto, pueden verse afectados tanto en forma directa por la pérdida de hábitat, como indirecta por la disminución de los recursos presa.

Por otra parte, debido a sus diferentes tácticas de caza y grado de especialización (Andersson & Erlinge 1977), los predadores difieren en su capacidad de respuesta a la disminución en la abundancia de presas (Wiens 1981, 1993). Los predadores pueden responder en forma funcional, cambiando sus dietas y consumiendo presas alternativas (Solomon 1949, Holling 1959, Ricklefs 1990, Berryman 1992) o numéricamente, variando sus tasas de natalidad y/o mortalidad o migrando a otras áreas (Solomon 1949, Jedrzejewski & Jedrzejewska 1993, Martínez *et al.* 1993a, O'Donoghue *et al.* 1997).

Sin embargo, no existe consenso en relación a si las respuestas funcionales se deben a un comportamiento generalista, en el que el predador responde consumiendo las presas en relación a su abundancia (Jaksic *et al.* 1981, Jaksic 1986, Korpimaki & Norrdahl 1989), o selectivo, en el cual seleccionan las presas energéticamente más ventajosas (Bozinovic & Madel 1988, Jaksic 1989). Dichas diferencias son particularmente relevantes para la ecología de las comunidades, debido a que la proporción relativa de oportunistas y selectivos modifican de distinta forma la organización y estructura de la comunidad (Jaksic & Simonetti 1987, Norrdahl 1995).

Asimismo, la disminución de presas puede tener efecto sobre las interacciones interespecíficas de los predadores. En términos generales, cuando la abundancia de sus presas principales disminuye, los potenciales competidores disminuyen el solapamiento en el uso de este recurso (Lack 1946, Wiens 1977, Schoener 1982, Jaksic *et al.* 1993a). En este sentido, los estudios no siempre son coincidentes (Grant & Grant 1980,

Winemiller & Pianka 1990, Jaksic 1993), probablemente debido a la complejidad de los sistemas comunitarios (Grant & Grant 1980, Nudds 1983, Winemiller & Pianka 1990). Por ejemplo, si la abundancia de presas disminuye y los competidores presentan respuestas numéricas, el solapamiento trófico puede permanecer constante (Nudds 1983, Wiens 1993). Este comportamiento favorece la segregación en el uso del hábitat (Schoener 1974). De esta manera, la diferenciación de nicho puede ser complementaria, por lo cual cuando las especies son similares en una dimensión de nicho, se segregan más en otra dimensión (Schoener 1986).

De esta forma, los cambios en la abundancia de presas pueden tener distintos efectos sobre los predadores, tanto afectando su estructura de dieta (respuesta funcional, alternancia de presas y forrajeo óptimo; Holling 1959, Murdoch 1969, Schoener 1971), como determinando su diversidad y abundancia (respuesta numérica, Solomon 1949, Jaksic 1989, Jedrzejewski & Jedrzejewska 1993, Martínez *et al.* 1993a, O'Donoghue *et al.* 1997) y modificando el eje de recursos en el cual los predadores puedan segregarse o agregarse (estructura del ensamble y segregación de nicho; Schoener 1982, Nudds 1983, Jaksic & Simonetti 1987, Wiens 1993).

En el Parque Atlántico Mar Chiquita, el gato montés *Oncifelis geoffroyi* (Felidae) y el zorro gris pampeano *Pseudalopex gymnocercus* (Canidae) son los predadores autóctonos actuales de mayor tamaño. *Pseudalopex gymnocercus* ha sido descrito como un predador típicamente omnívoro, de tácticas de caza por persecuciones más o menos prolongadas (Feldhamer *et al.* 1999), generalista y de gran plasticidad trófica (Crespo 1971). En su dieta se han registrado principalmente roedores, lagomorfos, paseriformes, artrópodos, vegetales y carroña (Crespo 1971, Varela & Bucher 1996, Vuillermoz *et al.* 1999, Farias 2000). Por otro lado, *O. geoffroyi* presenta menor plasticidad trófica (Manfredi *et al.* 2005), registrándose en su dieta principalmente roedores, lagomorfos y aves (Johnson & Franklin 1991, Canepuccia 1999, Novaro *et al.* 2000, Manfredi *et al.* 2005). Además como muchos félidos, este predador caza mediante tácticas del tipo acecho emboscada (Branch 1995, Canepuccia *et al.* aceptado). Ambos poseen un peso corporal promedio similar (4-5 k, Crespo 1971, Johnson & Franklin 1991) y consecuentemente, requerimientos energéticos similares (McNab 1986), por lo cual podrían presentar fuertes interacciones interespecíficas (Dayan & Simberloff 1994, Van Valkenburgh & Wayne 1994). Además, ambos presentan una amplia distribución geográfica, encontrándose en una gran variedad de hábitats (Crespo 1971, Ginsberg & Macdonald 1990), por lo cual deberían mostrar

plasticidad trófica y estar adaptados a un amplio perfil de presa. Sin embargo, no existen estudios simultáneos de los cambios en los componentes numéricos y dietarios de estos predadores pampeanos como respuesta a los cambios en la abundancia de sus presas.

En el presente capítulo se analizan las respuestas de los predadores de mayor tamaño de la Reserva Mar Chiquita a los cambios en la disponibilidad de hábitat y en la disponibilidad de presas. Para esto, se plantearon los siguientes objetivos 1- estimar si la pérdida del hábitat producida por el incremento en las precipitaciones tiene efecto sobre las abundancias de *O. geoffroyi* y *P. gymnocercus*, 2- analizar si estos predadores responden de manera funcional o numérica a los cambios en las abundancias locales de sus principales grupos presa; 3- de existir respuesta funcional por parte de los predadores, determinar si ésta se debe a un comportamiento selectivo o generalista; 4- analizar si la disminución en la disponibilidad de hábitat y/o de presas incrementa la segregación de nicho en el eje trófico o espacial entre los predadores.

Se espera que la pérdida de hábitat tenga fuertes efectos sobre la abundancia de los predadores topos del área de estudio (Holt *et al.* 1999). Debido a que ambos predadores presentan una amplia distribución geográfica y se encuentran en una gran variedad de hábitats, se espera que muestren respuestas funcionales frente a los cambios en la abundancia de sus presas, consumiendo presas alternativas (“prey-switching”, Murdoch 1969). Se hipotetiza que dichas respuestas son consecuencia de un comportamiento selectivo, en el que los predadores seleccionan la presa más beneficiosa desde una perspectiva energética, consumiendo las presas accesibles más grandes (Griffiths 1975, Stephens & Krebs 1987). Además, se espera que durante el período de escasez de presas, las interacciones interespecíficas determinen una mayor segregación en los ejes de nicho trófico y espacial. Por último, debido a la fuerte relación en el área de estudio entre las precipitaciones y la disponibilidad de recursos (alimentarios y/o hábitat), ésta debería ser indicadora de la estructura trófica del ensamble de predadores y sus interacciones agonísticas.

## METODOLOGÍA

### ***Abundancia de predadores.***

Debido al comportamiento esquivo, nocturno y/o crepuscular que muestran estos predadores, se emplearon índices indirectos basados en signos para determinar sus abundancias en el área de estudio (Lancia *et al.* 1994, Litvaitis *et al.* 1994). El supuesto que conlleva el empleo de estos índices es que la frecuencia de signos incrementa junto

con la densidad del predador (Lancia *et al.* 1994, Litvaitis *et al.* 1994). Sin embargo, la frecuencia de signos puede variar según el comportamiento del predador (Collins & Urness 1981, Litvaitis *et al.* 1994). Con el objeto de minimizar dicho sesgo se emplearon tres índices diferentes (Litvaitis *et al.* 1994): 1- número de heces (Collins & Urness 1981, Orr & Dodds 1982, Jaksic *et al.* 1992), 2- número de trazos de huellas (Litvaitis *et al.* 1985, Thompson *et al.* 1989), y 3- número de avistamientos para cada predador (Biggins & Pitcher 1978, Martínez *et al.* 1993a).

El número de huellas de cada predador fue contabilizado con una frecuencia mensual o bimensual desde mayo de 2001 a marzo de 2004 a lo largo de 7 transectas de 3 km en las dos áreas de estudio seleccionadas (Fig. 1). Las huellas fueron asignadas a cada predador mediante sus características morfológicas. Las huellas de ambas especies son claramente discernibles a campo debido a su diferente morfología. Las huellas de los zorros son más angostas y alargadas (Martínez *et al.* 1993) y los dedos 3 y 4 se unen en el frente formando un triángulo cuyo vértice es la marca de sus uñas. Por otro lado, las huellas de *O. geoffroyi* son más cuadradas y, debido a sus uñas retráctiles, rara vez se hallan sus marcas. A causa del sustrato limo arenoso propio del área de estudio, las huellas persisten aún después de intensas precipitaciones, por lo cual, cada trazo de huellas contabilizado fue marcado para evitar su recuento en campañas posteriores. Este índice fue expresado como el número promedio de huellas por transecta de cada predador registrado durante cada estación climática.

El índice de abundancia en base al número de heces se construyó contabilizando las heces de cada predador con la misma frecuencia y en las mismas transectas descritas para el conteo de huellas. Este índice fue expresado como el número promedio de heces por transecta de cada predador registrado durante cada estación climática. Las heces fueron asignadas a cada predador según se detalla más abajo en esta sección. Por último, el número de avistamientos fue construido mediante el número de dichos eventos realizados durante cada estación climática más los eventos registrados por colegas, guardaparques y habitantes del área para los mismos períodos. Todos los índices empleados fueron obtenidos empleando el mismo esfuerzo de muestreo a lo largo del período de estudio.

***Hábitos alimentarios de los predadores.***

La dieta de los predadores fue evaluada mediante el análisis de heces. Las mismas fueron colectadas a lo largo de 7 transectas de 2 km en la Reserva de Mar Chiquita desde mayo de 2001 a marzo de 2004. Las heces fueron asignadas a cada predador mediante una combinación de sus características: tamaño, forma, asociación con huellas del predador y la presencia de pelos ingeridos durante el acicalamiento (Emmons 1987).

Las heces que no pudieron ser adjudicadas a alguno de los predadores fueron descartadas. El análisis de las mismas fue realizado mediante el procedimiento estándar (Reynolds & Aesbischer 1991). Los restos diagnósticos (pelos, huesos, plumas y dientes) fueron identificados mediante las claves diagnósticas de Busch (1986) y Chehébar y Martín (1989) y colecciones de referencia.

Los ítems presa fueron identificados a nivel de género y/o especie y categorizados en 7 grupos de presas: mamíferos medianos (Lagomorpha y Dasypodidae), pequeños mamíferos (Caviidae y Muridae), carroña de ungulados, aves passeriformes, no passeriformes (principalmente aves acuáticas), insectos, vegetales y otros, agrupando los taxa menos frecuentes (anfibios, reptiles y peces).

***Abundancia de presas.***

Para estimar la disponibilidad de presas se utilizaron los valores de abundancia obtenidos en el Cap. 1 para insectos, Cap. 2 para aves y Cap. 3 para pequeños roedores. Sin embargo, sólo se consideraron aquellas especies que fueron capturadas al menos una vez por el predador, considerándolas parte de su nicho fundamental (Joern & Lawlor 1980). Además, en el caso de las aves acuáticas, sólo se consideraron las especies registradas durante los censos en los bancos limo arenosos emergentes de la laguna, debido a que son las presas accesibles para los predadores (*Oncifelis geoffroyi*, Canepuccia *et al.* aceptado). Los valores de biomasa de cada especie presa fueron obtenidos de la bibliografía (Bellocq 1988, Salvador 1988, 1990; Redford & Eisenberg 1992, Fiora 1993, Del Hoyo *et al.* 1994) y de las capturas realizadas durante los muestreos.

**Análisis estadístico.****Variaciones en la abundancia y estructura de la dieta ante la pérdida del hábitat.**

Con el fin de analizar las respuestas en la abundancia de los predadores a la pérdida del hábitat, se realizaron regresiones simples entre la intensidad de las precipitaciones estacionales (aproximación a la disponibilidad de hábitat, ver Cap. 1 y 2) y los índices de abundancia obtenidos para cada predador. La variable independiente fue transformada apropiadamente para cumplir con los supuestos estadísticos de normalidad y homoscedasticidad (Neter *et al.* 1990).

El mismo análisis fue realizado entre la intensidad de las precipitaciones y la estructura trófica de los predadores (importancia de cada grupo presa y amplitud de dieta). Sin embargo, como la estructura trófica de los predadores puede variar estacionalmente debido a las fluctuaciones en la disponibilidad de sus presas (ver Cap. 1, 2 y 3), este análisis fue realizado con los valores anuales para excluir la estacionalidad.

La importancia de cada categoría presa en la dieta de los predadores fue cuantificada anualmente a través de su porcentaje de ocurrencia (número de ocurrencia del ítem presa  $i$  / número de ocurrencia de los ítems presa totales por 100). Para ampliar la serie temporal analizada, además de los datos obtenidos durante este estudio (2001, 2002, 2003) se incorporaron los datos disponibles del año 1997 para *O. geoffroyi* (Canepuccia *et al.* 2005) y del año 1998 para *P. gymnocercus* (Farias 2000) en las mismas áreas de estudio. La variable independiente fue transformada apropiadamente para cumplir con los supuestos estadísticos de normalidad y homoscedasticidad (Neter *et al.* 1990).

**Respuesta funcional de los predadores a la variación en la abundancia de presas.**

Se analizó la relación entre la abundancia y el peso de presas en el área con su frecuencia en la dieta de cada predador para determinar si éstos responden de manera funcional debido a un comportamiento selectivo o generalista. Este análisis fue realizado a nivel de especies presa para cada grupo por separado (aves, pequeños roedores e insectos) debido a que los datos de abundancia de cada grupo presa corresponden a diferentes períodos.

Se realizaron análisis de regresiones múltiples paso a paso (Sokal & Rohlf 1995) para determinar cuál de las variables independientes abundancia y/o biomasa de especies presa explica la mayor parte de la varianza en la dieta del predador. Las

variables independientes fueron transformadas apropiadamente para cumplir con las propiedades estadísticas de normalidad y homoscedasticidad (Neter *et al.* 1990). La significancia estadística fue testeada mediante un test de t para coeficientes de correlación parcial (Sokal & Rohlf 1995).

En los casos en los cuales la regresión múltiple paso a paso incluyó más de una variable independiente en el modelo, se calculó qué proporción de la varianza observada era explicada por cada variable independiente mediante el coeficiente  $C_i = b'_i R_{ij}$ ; donde  $b'_i$  es el coeficiente de regresión parcial estandarizado de la variable independiente  $i$  y  $R_{ij}$  es el coeficiente de correlación entre esta variable y la variable respuesta  $j$  (Fox & Fox 2000).

### ***Respuestas numéricas de los predadores a la variación en la abundancia de presas.***

Se analizó la relación entre cada índice de abundancia obtenido para cada predador y las variaciones en abundancia y biomasa de presas en el área a fin de determinar si los predadores responden en forma numérica a estos cambios. Dado que la respuesta numérica de los predadores puede ser debida tanto a la variación en la disponibilidad de presas como a la pérdida de hábitat y/o a la intensidad de interacciones interespecíficas, se introdujeron estas últimas variables en el modelo.

De manera similar a lo descripto para la respuesta funcional, se realizaron análisis de regresiones múltiple paso a paso (Sokal & Rohlf 1995) para determinar cuál de las variables independientes (disponibilidad de hábitat, densidad de potenciales competidores interespecíficos y abundancia y/o biomasa de presas) explica la mayor parte de la varianza en la abundancia de los predadores. En los casos en los cuales este análisis incluyó más de una variable independiente en el modelo, se calculó qué proporción de la varianza observada era explicada por cada variable independiente mediante el coeficiente descripto por Fox & Fox (2000).

### ***Respuesta de segregación de nicho trófico o espacial entre los predadores a la disminución de presas.***

La similitud en la composición de la dieta entre predadores fue estimada estacionalmente en relación a su solapamiento mediante el índice de Pianka (O, Pianka 1973)  $O = \sum p_{ij} p_{ik} / (\sum p_{ij}^2 + \sum p_{ik}^2)^{1/2}$  donde  $p_{ij}$  (o  $p_{ik}$ ) es la frecuencia del ítem presa  $i$  en el predador  $j$  ó  $k$ . La amplitud del nicho trófico fue estimada para cada estación climática

mediante el índice de amplitud de nicho (B, Levins 1968), modificado y estandarizado por Colwell y Futuyma (1971)  $B_{sta} = (B - B_{min}) / (B_{max} - B_{min})$ , donde  $B_{min}$  es el mínimo nicho posible (= 1), y  $B_{max}$  es el máximo nicho posible representado por el número de categorías presa consumidas por el predador. Ambos índices fueron realizados al mayor nivel de resolución posible de presa (ver más detalle en Apéndice 4.1).

Para analizar las diferencias estadísticas entre los valores estacionales de estos índices se empleó la simulación de Monte Carlo con reposición sobre la unidad de presas contenidas en cada feca para cada estación. Para cada interacción en este remuestreo se calcularon las restas para cada combinación de pares de valores estacionales de B u O. El procedimiento fue repetido 1000 veces y estos 1000 ensayos de Monte Carlo fueron utilizados para estimar intervalos de confianza del 95 % de la distribución resultante. En aquellos casos en los cuales el cero se encontró incluido en el 95 % de la distribución generada, se consideró que los índices comparados no eran significativamente diferentes para un  $p < 0.05$  (Manly 1998).

Para poner a prueba la hipótesis que la disminución en la abundancia y/o biomasa de presas incrementa la segregación de nicho en el eje trófico de cada predador y/o espacial entre ambos predadores, se realizaron análisis de regresiones múltiples paso a paso (Sokal & Rohlf 1995) entre estas variables independientes y la amplitud de nicho para cada predador y el solapamiento entre ambos predadores. Para analizar posibles respuestas de segregación espacial de ambos predadores debidas a respuestas poblacionales (disponibilidad de presas) y comunitaria (interacción interespecífica), se analizó la respuesta numérica de cada predador (índices de abundancia) a las variables independientes disponibilidad de hábitat, presas y abundancia de potenciales competidores interespecíficos.

## RESULTADOS

El incremento en la intensidad de las precipitaciones explicó significativamente las variaciones en la abundancia de ambos predadores estimadas mediante índices indirectos. Este resultado muestra que al incrementar las precipitaciones, el número de huellas y avistamientos de ambos predadores y el número de heces de *O. geoffroyi* disminuyen en el área (Fig 4.1).

**Respuesta trófica de los predadores a la pérdida de hábitat por anegación.**

Durante el período de estudio se colectaron 326 heces (655 presas) de *O. geoffroyi* y 317 heces (1854 presas) de *P. gymnocercus*. La composición de la dieta de ambos predadores mostró diferencias significativas en la ocurrencia de presas entre ciclos anuales. Durante 1997, *O. geoffroyi* consumió principalmente aves acuáticas (42 %), seguidas por micromamíferos (40 %) y durante los años más lluviosos (2001 y 2002) la importancia de estas aves en la dieta disminuyó (10 %), mientras que los pequeños roedores alcanzaron el 71 % de la dieta. A medida que las lluvias disminuyeron durante 2003, la importancia de las aves nuevamente se incrementó a un 20 % y los pequeños roedores disminuyeron a un 60 % (Tabla 4.1).

Por su parte, *P. gymnocercus* consumió principalmente insectos, seguidos por pequeños roedores y aves durante los 4 años de estudio. El consumo de insectos se incrementó durante los años más lluviosos (2001: 78 % y 2002: 67 %), con respecto a los valores registrados en el año más seco (1987: 48 %). Por otro lado, el consumo de pequeños roedores disminuyó de un 35 % durante 1978 a un 10 % durante 2001 y el de aves desde un 4 % a valores nulos 0% durante el mismo período (Tabla 4.1). Estas variaciones en el consumo de presas llevaron a variaciones en la amplitud del nicho trófico de cada predador (índice de Levins, ver más abajo en esta sección), el cual disminuyó significativamente cuando las precipitaciones se incrementaron (Fig 4.2).

Los cambios en la estructura trófica exhibidos por ambos predadores determinaron asociaciones significativas entre las precipitaciones anuales y la importancia de cada categoría de presa en sus dietas. El incremento en las precipitaciones explicó significativamente la disminución del consumo de aves por ambos predadores (*O. geoffroyi*  $R^2 = 0,99$ ;  $n = 4$ ; *P. gymnocercus*  $R^2 = 0,95$ ;  $p = 0,01$ ;  $n = 4$ ; Fig. 4.3), el incremento en el consumo de pequeños roedores por *O. geoffroyi* ( $R^2 = 0,99$ ;  $n = 4$  Fig. 4.3), la disminución en el consumo de estas presas por *P. gymnocercus* ( $R^2 = 0,97$ ;  $n = 4$ ; Fig. 4.3) y el incremento en el consumo de insectos por este último ( $R^2 = 0,92$ ;  $n = 4$ ; Fig. 4.3).

**Respuesta funcional en el consumo de presas por parte de los predadores.**

Ambos predadores mostraron respuesta funcional en su estructura trófica frente a las variaciones en la abundancia de presas en el área. El análisis de regresión paso a paso mostró que la mayor parte de esta variación se encuentra determinada por los

cambios en la abundancia de aves acuáticas (*O. geoffroyi*  $R^2 = 0,70$ ;  $C = 0,99$ ;  $n = 57$ ; Fig. 4.3; *P. gymnocercus*  $R^2 = 0,79$ ,  $C = 0,94$ ;  $n = 21$ ; Fig. 4.4) y no por su biomasa ( $R^2 < 0,1$ ;  $C < 0,06$ ; para ambos predadores; Fig. 4.4 y 4.5).

La abundancia y/o biomasa de pequeños roedores no mostró asociación significativa con el consumo de estas presas por parte de los predadores, aunque este resultado puede deberse al bajo número muestral obtenido ( $p > 0,6$ ;  $n = 6$ ; para ambos predadores; Fig. 4.6 y 4.7). Por último, la abundancia y/o biomasa de insectos no estuvo relacionada significativamente con su consumo por parte de *P. gymnocercus* ( $p > 0,1$ ;  $n = 66$ ; Fig. 4.8).

### ***Respuesta numérica y de segregación a las variaciones en la disponibilidad de hábitats y presas.***

El análisis de regresión paso a paso entre la disponibilidad de hábitat, abundancia de presas y potenciales competidores interespecíficos en relación a los índices indirectos de abundancia de predadores mostró que la disponibilidad de hábitat es la única variable que explica una porción significativa de la respuesta numérica de los predadores (*O. geoffroyi*  $R^2 = 0,73$ ;  $p = 0,04$ ; *P. gymnocercus*  $R^2 = 0,79$ ;  $p = 0,01$ ; Fig. 4.9 y 4.10). El mismo análisis en relación a la amplitud trófica de los predadores sugiere que la variación en la abundancia de aves es la única variable que explica la variación registrada en la amplitud trófica de *O. geoffroyi*. Cuando la abundancia de aves acuáticas disminuyó, este predador respondió ampliando su espectro trófico ( $R^2 = 0,62$ ;  $p = 0,004$ ; Fig. 4.11). Un comportamiento similar fue observado entre la abundancia de aves y la amplitud trófica de *P. gymnocercus* ( $R^2 = 0,58$ ;  $p = 0,02$ ;  $C = 0,63$ ), aunque para este predador, la variable abundancia de insectos explicó una fracción significativa de la varianza en su amplitud de nicho trófico ( $R^2 = 0,52$ ;  $p = 0,04$ ;  $C = 0,37$ ; Fig. 4.12). La variable independiente abundancia de pequeños roedores no pudo ser incluida en los modelos de ambos predadores debido al bajo número muestral que se obtuvo para la disponibilidad de estas presas. Este análisis reveló además que, para ambos predadores, la densidad de potenciales competidores no explica una fracción significativa de las varianzas observadas en sus amplitudes de nicho trófico ( $R^2 = 0,002$ ;  $p = 0,88$  para *P. gymnocercus*;  $R^2 = 0,001$ ;  $p = 0,57$  para *O. geoffroyi*).

El mismo análisis en relación a la variable dependiente solapamiento trófico entre predadores mostró que la disponibilidad de hábitat ( $R^2 = 0,87$ ;  $p = 0,01$ ;  $C = 0,53$ ;

Fig. 4.13) y la abundancia de aves ( $R^2 = 0,57$ ;  $p = 0,03$ ;  $C = 0,46$ ; Fig. 4.13) explican la mayor parte de la varianza del solapamiento para *O. geoffroyi*. En el caso de *P. gymnocercus*, sólo la disponibilidad de hábitat explicó una fracción significativa de su solapamiento con *O. geoffroyi* ( $R^2 = 0,87$ ;  $p = 0,01$ ;  $C = 0,80$ ; Fig. 4.13). De manera similar a lo observado para el análisis de amplitud de nicho, la densidad de potenciales competidores interespecíficos no incluyó un aporte significativo a la varianza observada en el solapamiento trófico entre predadores ( $R^2 = 0,001$ ;  $p = 0,72$  para *P. gymnocercus*;  $R^2 = 0,12$ ;  $p = 0,28$  para *O. geoffroyi*). Además, ambos predadores variaron conjuntamente sus densidades durante el período de estudio (Fig. 4.14).

## DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos sugieren que el incremento en las precipitaciones tiene fuertes efectos sobre la estructura del ensamble de predadores del área, afectando su abundancia y su estructura trófica. Estas variaciones en abundancia y estructura trófica son causadas tanto por efectos directos de la pérdida de hábitat, como por efectos indirectos producidos por la disminución en la abundancia de recursos presa. Por otro lado, la dinámica entre ambos predadores parece estar determinada por abundancia de presas disponibles, con efectos competitivos bajos o nulos, como ha sido descrito para ambientes altamente variables (Wiens 1977, 1993, Nudds 1983).

### ***Respuestas numéricas de los predadores a la pérdida de hábitats.***

A escala local, los predadores fueron sensibles a los cambios en la disponibilidad de hábitats, mostrando cambios en su abundancia. La reducción del hábitat explicó las variaciones en la abundancia de los predadores cuando se excluyó el efecto de la disponibilidad de presas. De esta manera, y a diferencia de lo reportado para predadores del centro de Chile (Jaksic *et al.* 1997, Lima *et al.* 2002a, Murúa *et al.* 2003), los predadores del área de estudio no mostraron respuestas numéricas ante las variaciones en la abundancia de presas, pero sí de hábitat. Estos predadores podrían migrar del área de estudio cuando éste se vuelve inadecuado, desplazándose a otros hábitats de acuerdo a la disponibilidad de recursos y requerimientos básicos (Fretwell 1972, Wiens 1989, Livaitis *et al.* 1994, Gehring y Swihart 2003). En los alrededores de la reserva existen numerosos campos de cultivo de mayor altitud que sufren menor impacto por anegación. El alto porcentaje de especies asociadas a cultivos (*Calomys* spp., Crespo

1966, Bilenca & Kravets 1995), presente en la dieta de ambos predadores durante las estaciones lluviosas, podría ser un claro indicador de los desplazamientos a estas áreas.

### ***Respuesta de los predadores a los cambios en la abundancia de presas.***

De manera similar a lo descripto para otros predadores de amplia distribución geográfica (ej. Felinos, Johnson *et al.* 1993; Iriarte *et al.* 1990, Emmons 1987, Karanth & Sunquist 1995; cánidos Crespo 1971, Martínez *et al.* 1993b, Iriarte *et al.* 1989), estos resultados apoyan la predicción que ambos predadores responden funcionalmente (Holling 1959) mostrando alternancia de presas (Murdock 1969) en función de los cambios en la abundancia de sus presas. Los escasos antecedentes existentes sobre estos predadores para otras regiones apoyan la idea de un comportamiento de alternancia de presas, de acuerdo a la abundancia de las mismas (Crespo 1971, Johnson & Franklin 1991, Novaro *et al.* 2000, Manfredi *et al.* 2005). Contrariamente al oportunismo reportado para *P. gymnocercus* (Crespo 1971) y sugerido para los predadores sudamericanos (*P. griseus*; Martínez *et al.* 1993b, *P. culpaeus*: Iriarte *et al.* 1989, *P. fulvipes*: Jiménez *et al.* 1991), los resultados aquí señalados parecen apoyar la idea de un comportamiento selectivo, como ha sido recientemente reportado para otras especies del mismo género (*P. griseus* y *P. culpaeus*, Novaro *et al.* 2000).

El análisis de las respuestas tróficas de los predadores a los cambios en la abundancia de presas dentro de la categoría aves muestra que ambos responden funcionalmente (Holling 1959) y que estas respuestas se encuentran relacionadas con la abundancia de aves y no con su biomasa. En primera instancia podría interpretarse que dichas respuestas se deben a un comportamiento generalista (Jaksic *et al.* 1981, Jaksic 1989). Sin embargo, un análisis a mayor escala sugiere que cuando las aves disminuyen su abundancia, ambos predadores modifican su dieta, consumiendo presas alternativas de menor tamaño como roedores y artrópodos (alternancia de presas, Holling 1959, Murdock 1969, Berryman 1992).

De esta manera, las presas de mayor tamaño disponibles en el área (aves acuáticas 4,2 a 0,5 k) explicaron la mayor proporción de las variaciones en la dieta de ambos predadores. Pero cuando dicho recurso disminuye, *O. geoffroyi* responde consumiendo mayor cantidad de roedores (34 a 12 g), los cuales también disminuyen su abundancia con la pérdida del hábitat (ver Cap. 3); mientras que *P. gymnocercus* responde consumiendo presas más pequeñas, como los artrópodos (aprox. 1 g). Asimismo, cuando la disponibilidad de aves acuáticas es mayor, ambos predadores muestran menor

amplitud de nicho trófico y mayor solapamiento, implicando cierta preferencia por este recurso (Lack 1946, Wiens 1977, Schoener 1982). De esta manera, las respuestas funcionales de ambos predadores parecen responder a comportamientos selectivos, involucrados con los beneficios energéticos de consumir la presa de mayor tamaño disponible (Emlen 1966, Griffiths 1975, Stephens & Krebs 1987, Bozinovic & Medel 1988).

Tanto la abundancia de presas como su biomasa han sido descritas como atributos importantes en las decisiones de forrajeo de los predadores sobre una determinada presa (Emlen 1966, Jaksic *et al.* 1981, Bozinovic & Medel 1988, Jaksic 1989). La importancia relativa de ambas variables sobre las decisiones de forrajeo de los predadores sudamericanos ha sido tema de controversia (Jaksic 1989), encontrándose tanto evidencias a favor de la primera (Jaksic *et al.* 1981, Jaksic 1986, Jiménez *et al.* 1991, Martínez *et al.* 1993b), implicando un comportamiento generalista, como de la segunda (Bozinovic & Madel 1988, Jaksic 1989), implicando un comportamiento selectivo en relación a las ventajas energéticas de las presas. Diferentes estudios han obtenido conclusiones acerca de dichos atributos de las presas, involucrando sólo a uno o pocos grupos de presas (Jaksic *et al.* 1981, Jaksic 1989, Korpimaki & Norrdahl 1989). Un análisis basado solamente en un grupo de presas puede sesgar los resultados obtenidos sobre el comportamiento de los predadores. Cada grupo morfo-ecológico de presas posiblemente involucre diferentes estrategias de caza y cambios en la imagen de búsqueda del predador (Taylor 1984). Es probable que los predadores seleccionen la categoría de presa más beneficiosa desde el punto de vista energético (Bozinovic & Madel 1988) y utilicen dicho recurso en función de su abundancia (Jaksic *et al.* 1981). Sin embargo, según los resultados mostrados en este capítulo, las decisiones sobre qué categoría de recurso utilizar responden a un comportamiento selectivo (Bozinovic & Madel 1988), predando sobre la categoría presa de mayor tamaño y maximizando la entrada de energía (Schoener 1971).

### ***Respuestas interespecíficas de los predadores a la variación en la disponibilidad de hábitats y presas.***

De acuerdo con la teoría de competencia (Schoener 1982, Connell 1980), el solapamiento de nicho trófico disminuye y la amplitud de dieta del predador se incrementa cuando las presas son más escasas. En el presente estudio sin embargo, el solapamiento trófico se encontró asociado en mayor grado a la pérdida del hábitat y sólo

una pequeña fracción de éste fue explicado por la disponibilidad de presas, y sólo para *O. geoffroyi*. Así, cuando las presas más grandes (aves acuáticas) disminuyen su abundancia, *O. geoffroyi* cambia a presas más pequeñas, concentrando su consumo sobre los roedores, los cuales son más abundantes en hábitats de alta cobertura vegetal (ver Cap. 3). *Pseudalopex gymnocercus* mostró un patrón inverso, disminuyendo el uso del recurso roedores y concentrándose en los insectos típicos de pastizales de pastoreo de baja cobertura vegetal (*Triammatus striatulus*, *Paranortes cordicollis*, *Diloboderus obderus*, ver Cap.1). De esta manera, los predadores podrían mostrar diferenciación de nicho complementaria, segregándose en el eje espacial para compensar las similitudes en el eje trófico (Schoener 1986).

Dicha evidencia, además de ser la única registrada en este trabajo, es débil para sustentar la existencia de interacciones competitivas en función de la disponibilidad de presas como fuera planteado en las hipótesis. De existir tales interacciones, se esperaría encontrar evidencias que demuestren que la densidad de uno de los predadores afecta la estructura de dieta o la abundancia del otro (Schoener 1974, Nudds 1983, Wiens 1993). Por el contrario, ambos predadores aquí estudiados variaron su abundancia conjuntamente, y sólo una pequeña fracción de su solapamiento trófico fue explicado por la disponibilidad de presas. De esta manera, el escenario resultante se correspondería con la hipótesis más parsimoniosa que plantea que la dinámica de los predadores estaría determinada por la abundancia de presas disponibles, sin efecto competitivo directo (Jaksic 1981). Sin embargo, de existir competencia, estaría dada por la disponibilidad del recurso hábitat, más que por el recurso presa. De esta manera, cuando la disponibilidad de hábitat es menor, ambos predadores parecen segregarse en el uso del recurso hábitat más que del recurso presas. Si bien el bajo número muestral de densidad de roedores no permite realizar afirmaciones acerca de sus efectos sobre las interacciones de estos predadores, y dado que ambos predadores exhiben en su dieta elevados porcentajes de estas presas, no es posible descartar que los roedores puedan afectar sus interacciones. Por otro lado, es posible que la competencia intraespecífica juegue un papel más importante que la interespecífica en el modelado del patrón de uso de los recursos por los predadores (Lima *et al.* 2002a).

Puede concluirse que la pérdida de hábitats por anegación tiene fuertes efectos negativos sobre los predadores del área, afectando 1- en forma directa su abundancia; 2- e indirecta por disminución en la abundancia de los recursos presa. 3 – ambos predadores, al igual que otros predadores de amplia distribución geográfica, responden

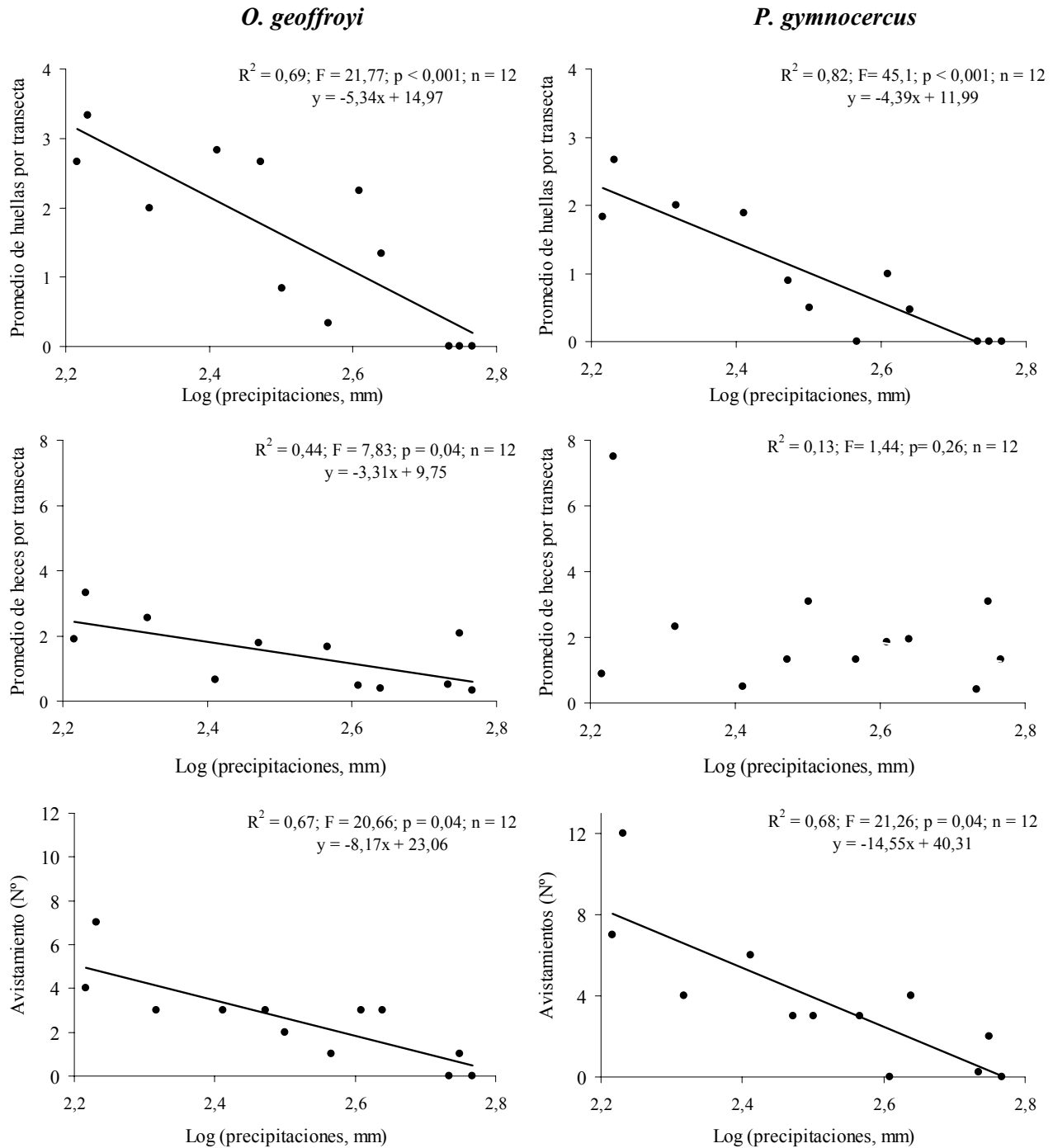
funcionalmente (Holling 1959), mostrando alternancia de presas (Murdoch 1969) en función de los cambios en la abundancia de presas. 4- dichas respuestas responden a comportamientos selectivos, relacionados con los beneficios energéticos de consumir la presa disponible de mayor tamaño (Bozinovic & Madel 1988). 5- los predadores no presentan respuestas numéricas (Solomon 1949) ante cambios en la abundancia de presas, pero sí ante la pérdida del hábitat; 6- la dinámica trófica de los predadores parece estar determinada por el perfil de recursos disponibles, con bajo o nulo efecto competitivo por el recurso presas (Jaksic 1981) pero con efectos de segregación en su uso del hábitat ante las variaciones en el recurso hábitat; 7 -de existir competencia entre estas especies, su importancia es baja, tal como ha sido descripto para ambientes altamente variables (Nudds1983, Wiens 1977, 1993).

## TABLAS Y FIGURAS

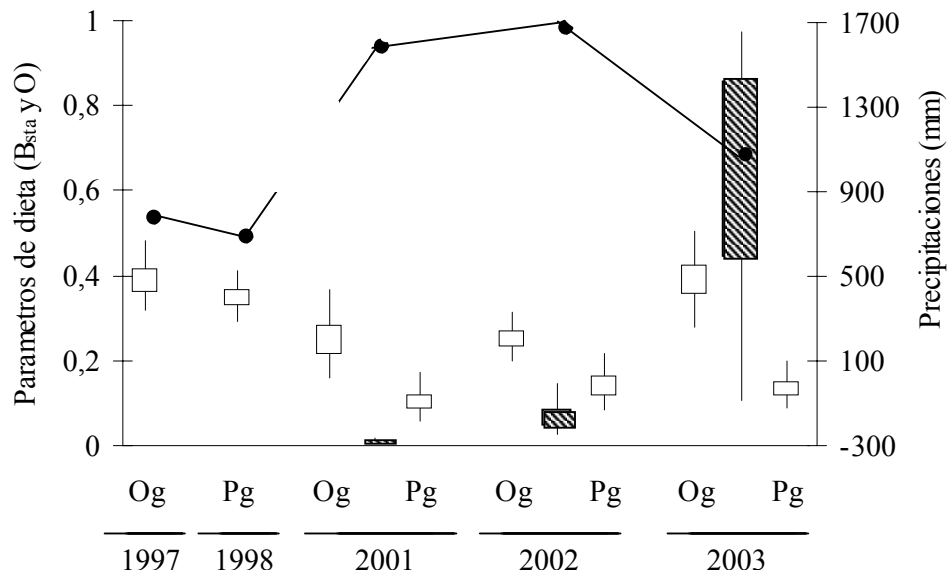
**Tabla 4.1:** Composición dietaria anual de *Oncifelis geoffroyi* y *Pseudalopex gymnocercus*. Porcentaje de presas consumidas, amplitud de nicho trófico obtenido mediante el índice estandarizado de Levins ( $B_{est}$ ), durante los años 2001, 2002 y 2003 para ambos predadores. Se muestran los datos obtenidos por Canepuccia 1999 para *O. geoffroyi* durante el año 1997 y por Farias 2000 para *P. gymnocercus* durante 1998 en las mismas áreas de estudio. Para  $B_{est}$  letras similares muestran diferencias no significativas ( $p > 0.05$ ) obtenidas mediante simulaciones de Monte Carlo (1000 repeticiones). Para  $\chi^2$ , letras similares muestran diferencias no significativas ( $p > 0.05$ ).

	<i>O. geoffroyi</i>				<i>P. gymnocercus</i>			
	1997	2001	2002	2003	1998	2001	2002	2003
Pequeños roedores	40,38	74,29	70,95	59,38	34,79	10,49	16,25	14,29
Mamíferos medianos	6,25	2,14	2,23	9,38	1,45	1,56	2,65	1,43
Carroña de ungulados	0	0	0,56	0	6,33	1,79	1,06	2,02
Aves acuáticas	42,31	10	9,5	20,31	3,22	0,89	0	1,79
Paseriformes	10,58	4,29	13,41	5,47	3,95	2,46	3,36	4,05
Otros vertebrados	0,48	2,14	0,56	2,34	1,87	2,68	5,12	1,9
Insectos	0	7,14	2,79	3,13	48,39	78,13	68,55	69,17
Vegetales	0	0	0	0	0	2,01	3	5,36
Levins ( $B_{est}$ )	0,35 <sup>a</sup>	0,21 <sup>bcdefg</sup>	0,21 <sup>c</sup>	0,33 <sup>ac</sup>	0,35 <sup>ab</sup>	0,08 <sup>g</sup>	0,12 <sup>cd</sup>	0,12 <sup>fg</sup>
Nº heces	117	42	101	66	177	48	120	149
Nº presas	208	140	179	128	963	448	566	840
$\chi^2$						a	a	a

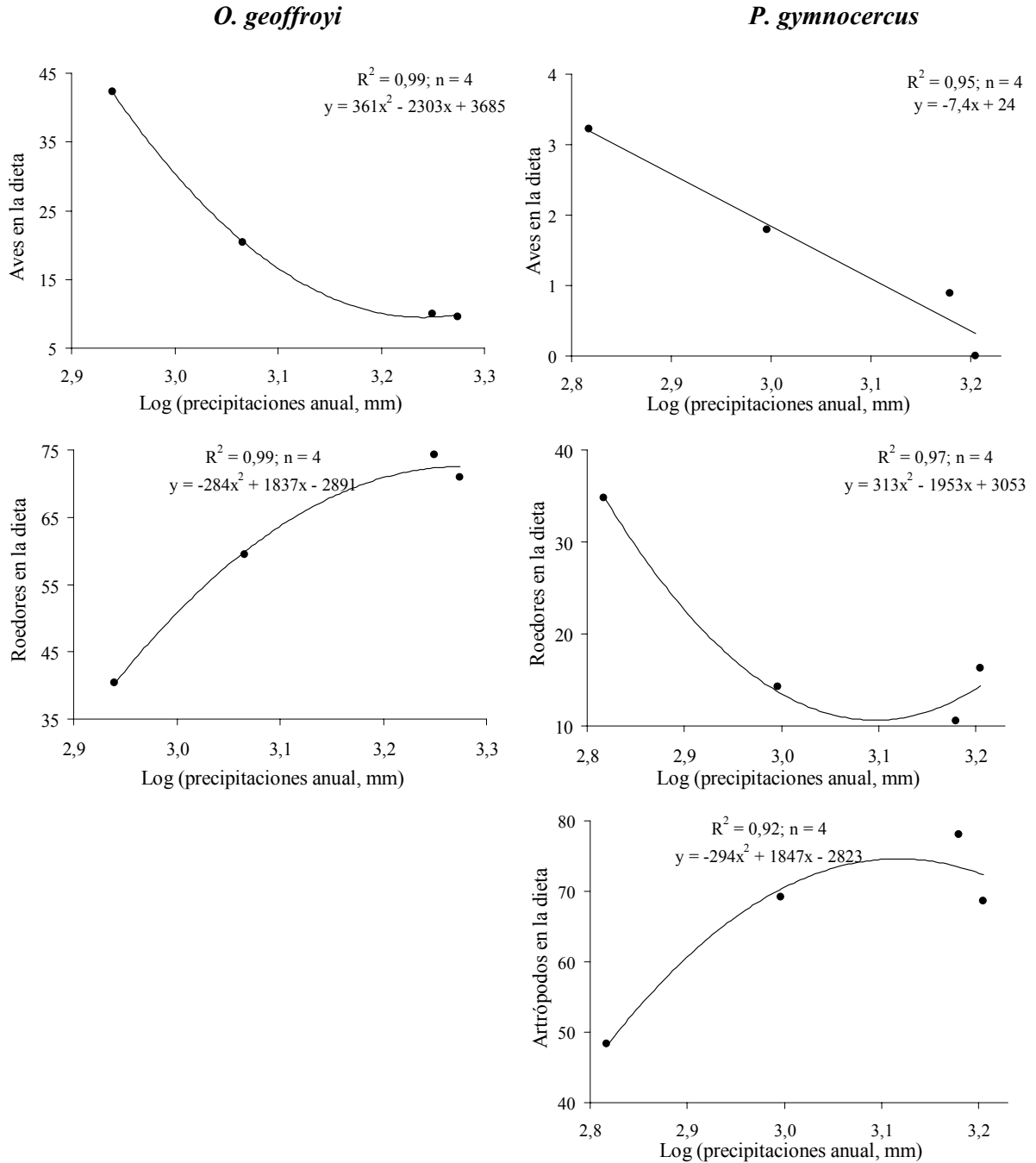
**Figura 4.1.** Relación entre los índices de abundancia estacionales de *O. geoffroyi* (izquierda) y *P. gymnocercus* (derecha) con la intensidad de las precipitaciones estacionales durante 2001, 2002 y 2003 en el área de estudio. La ecuación con sus respectivos valores de coeficiente de regresión ( $R^2$ ), valor de Fisher (F), probabilidad (p) y tamaño de la muestra (n) se indican en cada gráfico.



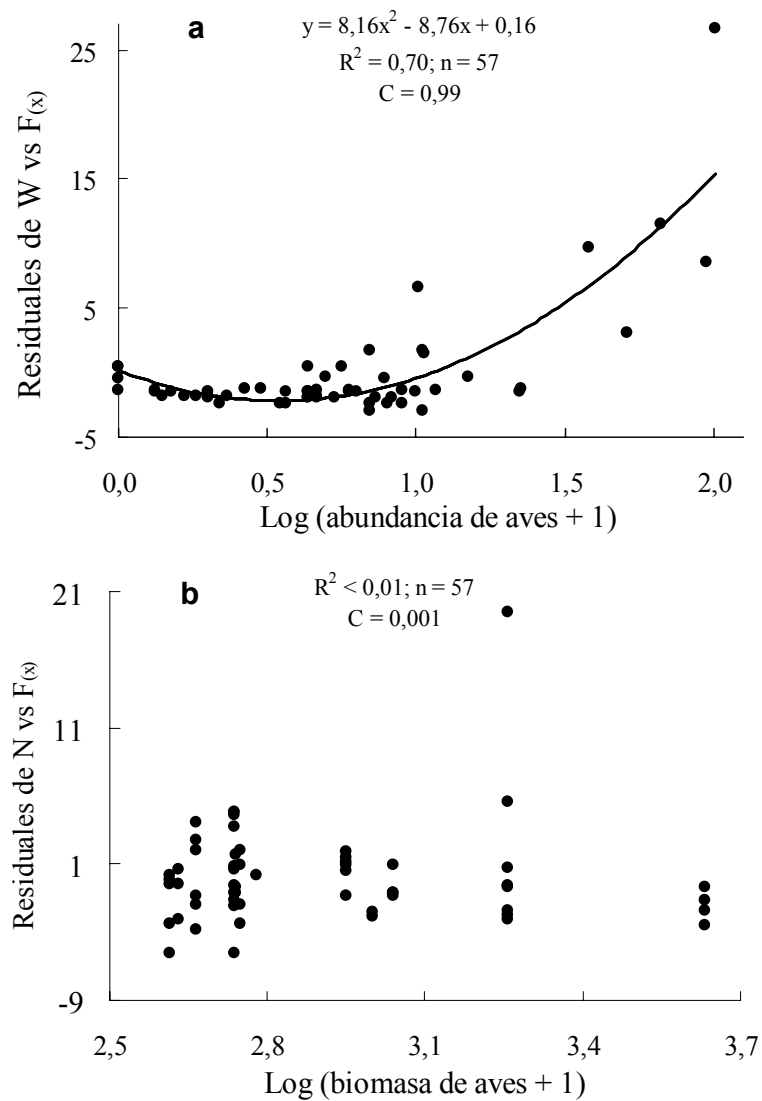
**Figura 4.2.** Amplitud y solapamiento dietario entre *Oncifelis geoffroyi* y *Pseudalopex gymnocecus*, en relación a la intensidad de precipitaciones anuales. Las cajas blancas muestran la distribución del 75% generada mediante 1000 simulaciones de Monte Carlo sobre los valores anuales del índice de Levins estandarizado ( $B_{sta}$ ), las líneas verticales muestran el 95% de dicha distribución. Además se indican los valores de  $B_{sta}$  obtenidos de los datos crudos de Canepuccia 1999 para *O. geoffroyi* durante el año 1997 y por Farias 2000 para *P. gymnocercus* durante 1998 en las mismas áreas de estudio. Los mismos valores son mostrados para el solapamiento obtenido mediante el índice de Pianka (O) anual entre ambos predadores en las cajas rayadas, obtenidos durante 2001, 2002 y 2003. La línea horizontal muestra las precipitaciones anuales para los años estudiados.



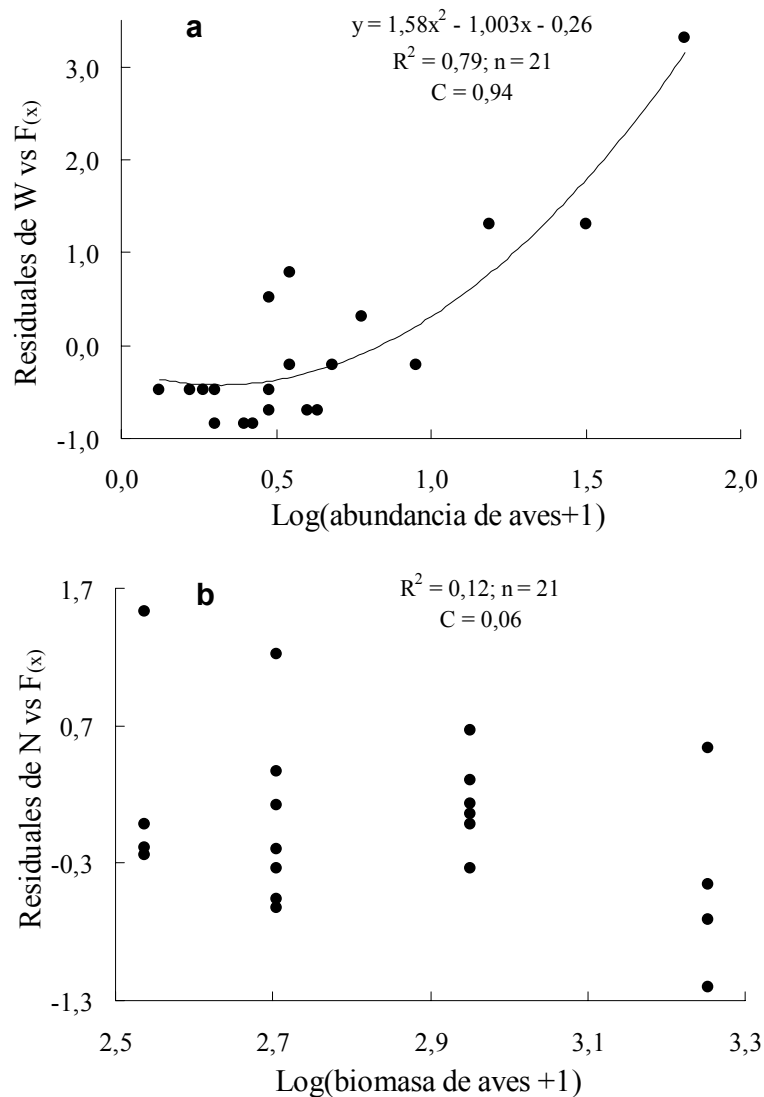
**Figura 4.3.** Relación entre la intensidad de precipitaciones anuales y los porcentajes anuales de importancia numérica de presas en las dietas de los predadores durante 1997, 2001, 2002 y 2003 para *O. geoffroyi* (izquierda) y 1998, 2001, 2002 y 2003 para *P. gymnocercus* (derecha). El análisis fue realizado (de arriba hacia abajo): aves, roedores e insectos. La ecuación con sus respectivos valores de coeficiente de regresión ( $R^2$ ) y tamaño de la muestra (n) se indican en cada gráfico.



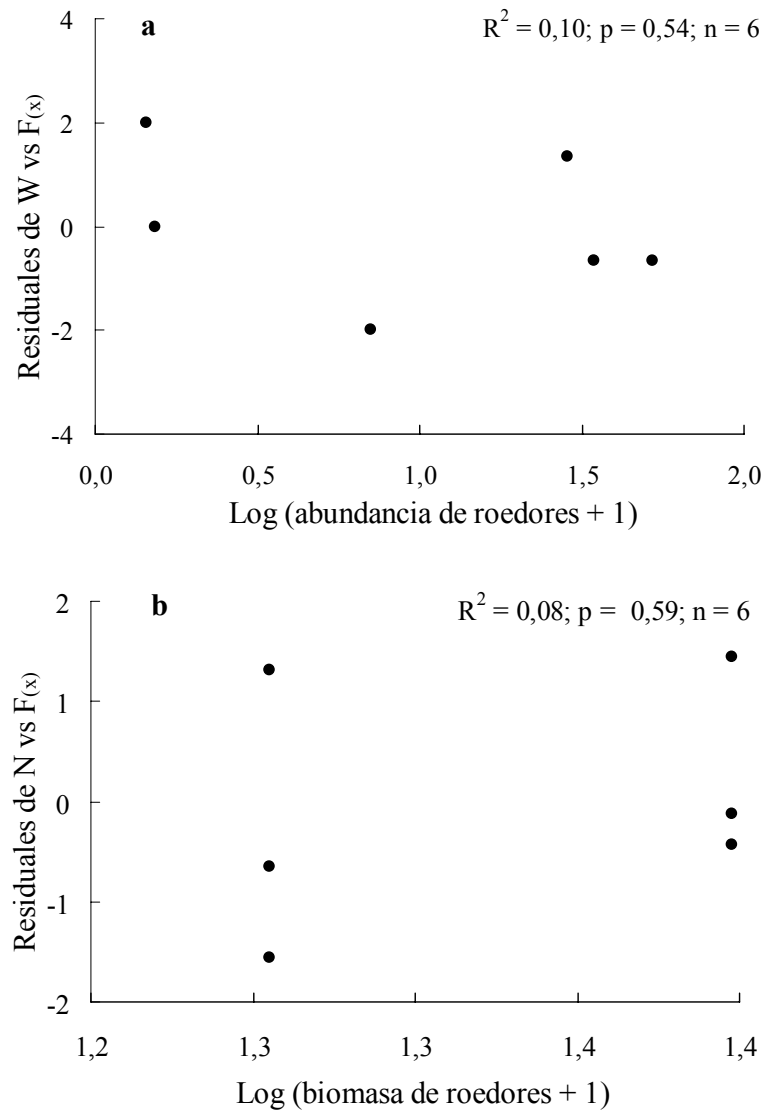
**Figura 4.4.** Relación parcial entre la importancia de las aves acuáticas en la dieta de *O. geoffoyi* y la abundancia y biomasa de aves en el área de estudio. a- Relación entre la abundancia estacional específica de aves acuáticas en el área de estudio y los residuales de la relación entre su biomasa (W) en el área de estudio con su importancia en la dieta de *O. geoffoyi* ( $F_{(x)}$ ). b- Relación entre la biomasa estacional específica de aves acuáticas en el área de estudio y los residuales de la relación entre su abundancia (N) en el área de estudio con su importancia en la dieta de *O. geoffoyi* ( $F_{(x)}$ ). Período 1997, 2001, 2002 y 2003. La ecuación con sus respectivos valores de coeficiente de regresión parcial ( $R^2$ ), tamaño de la muestra (n) y la proporción explicada por cada variable independiente (abundancia o biomasa de presas, C) se indican en cada gráfico.



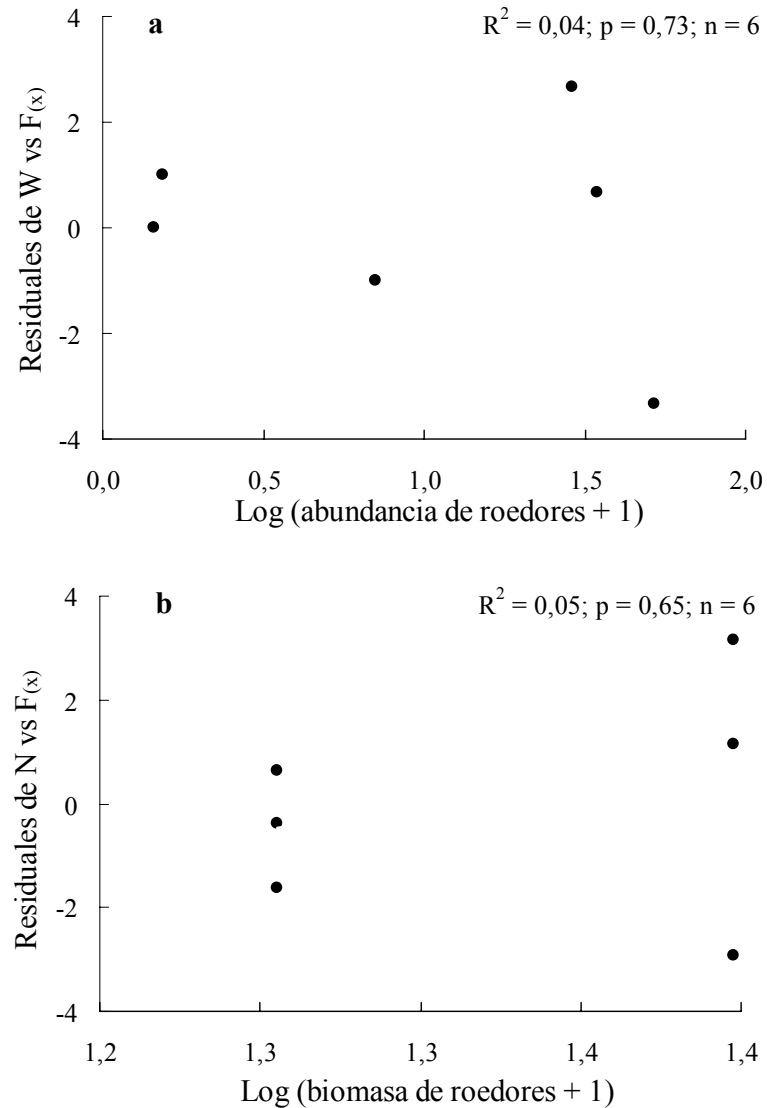
**Figura 4.5.** Relación parcial entre la importancia de las aves acuáticas en la dieta de *P. gymnocercus* y la abundancia y biomasa de aves en el área de estudio. a- Relación entre la abundancia estacional específica de aves acuáticas en el área de estudio y los residuales de la relación entre su biomasa (W) en el área de estudio con su importancia en la dieta de *P. gymnocercus* ( $F_{(x)}$ ). b- Relación entre la biomasa estacional específica de aves acuáticas en el área de estudio y los residuales de la relación entre sus abundancia (N) en el área de estudio con su importancia en la dieta de *P. gymnocercus* ( $F_{(x)}$ ). Período 2001, 2002 y 2003. La ecuación con sus respectivos valores de coeficiente de regresión parcial ( $R^2$ ), tamaño de la muestra (n) y la proporción explicada por cada variable independiente (abundancia o biomasa de presas, C) se indican en cada gráfico.



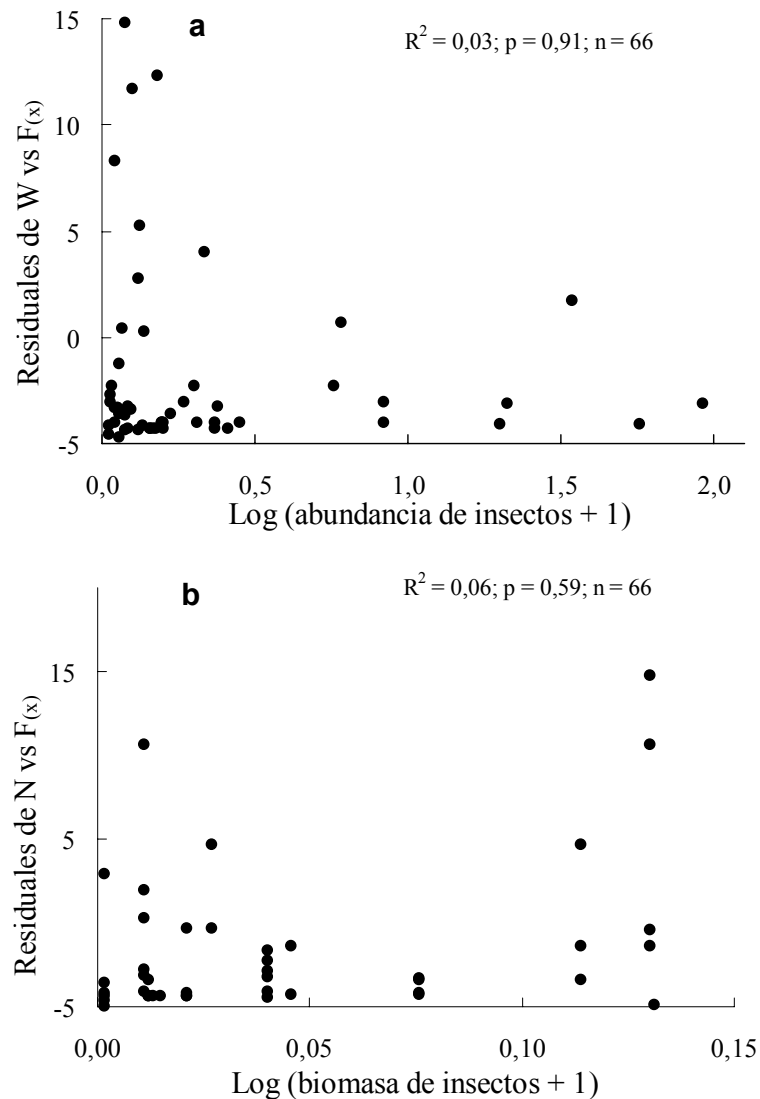
**Figura 4.6.** Relación parcial entre la importancia de los roedores en la dieta de *O. geoffoyi* y la abundancia y biomasa de roedores en el área de estudio. a- Relación entre la abundancia estacional específica de roedores en el área de estudio y los residuales de la relación entre su biomasa (W) en el área de estudio con su importancia en la dieta de *O. geoffoyi* ( $F_{(x)}$ ). b- Relación entre la biomasa estacional específica de roedores en el área de estudio y los residuales de la relación entre su abundancia (N) en el área de estudio con su importancia en la dieta de *O. geoffoyi* ( $F_{(x)}$ ). Período 2003. Los valores de coeficiente de regresión parcial ( $R^2$ ), tamaño de la muestra (n) y la proporción explicada por cada variable independiente (abundancia o biomasa de presas, C) se indican en cada gráfico.



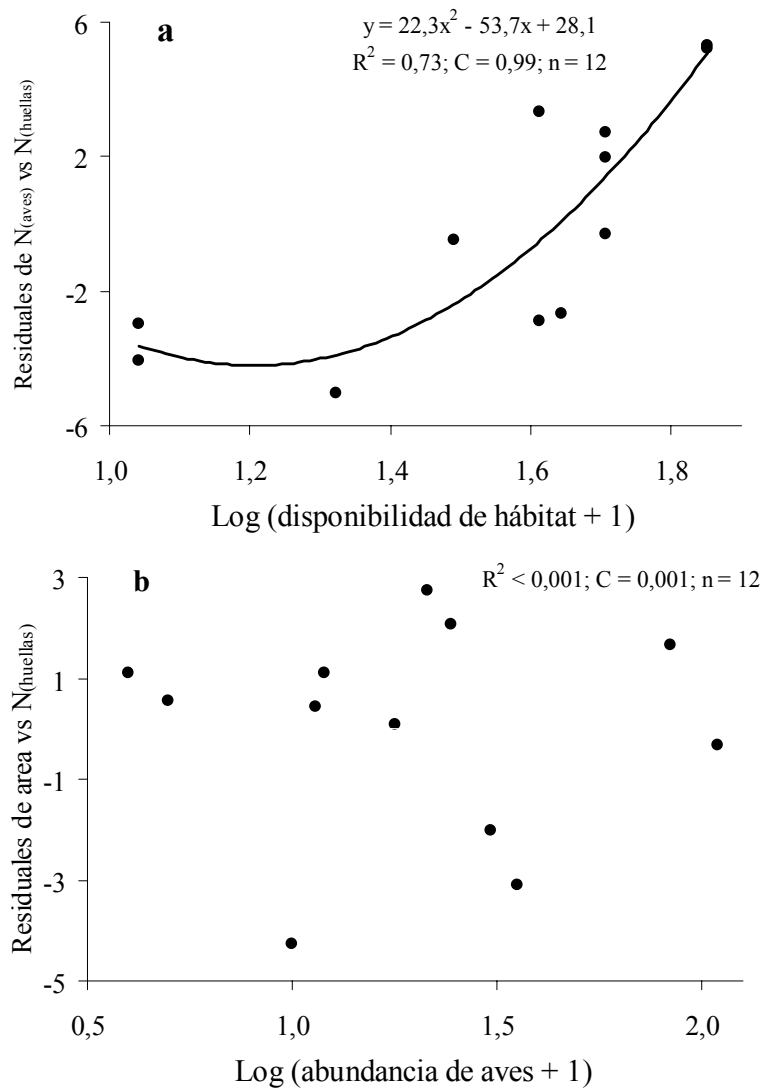
**Figura 4.7.** Relación parcial entre la importancia de los roedores en la dieta de *P. gymnocercus* y la abundancia y biomasa de roedores en el área de estudio. a- Relación entre la abundancia estacional específica de roedores en el área de estudio y los residuales de la relación entre su biomasa (W) en el área de estudio con su importancia en la dieta de *P. gymnocercus* ( $F_{(x)}$ ). b- Relación entre la biomasa estacional específica de roedores en el área de estudio y los residuales de la relación entre su abundancia (N) en el área de estudio con su importancia en la dieta de *P. gymnocercus* ( $F_{(x)}$ ). Período 2003. Los valores de coeficiente de regresión parcial ( $R^2$ ), tamaño de la muestra (n) y la proporción explicada por cada variable independiente (abundancia o biomasa de presas, C) se indican en cada gráfico.



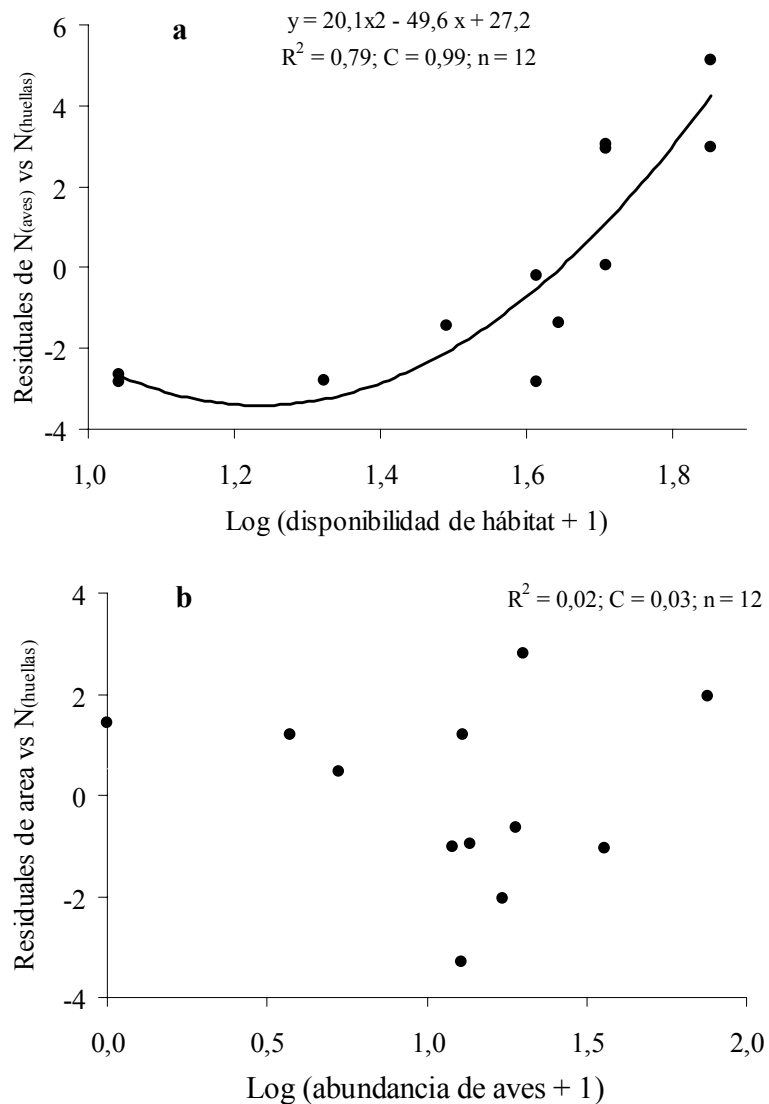
**Figura 4.8.** Relación parcial entre la importancia de los artrópodos en la dieta de *P. gymnocercus* y la abundancia y biomasa de artrópodos en el área de estudio. a- Relación entre la abundancia estacional específica de artrópodos en el área de estudio y los residuales de la relación entre su biomasa (W) en el área de estudio con su importancia en la dieta de *P. gymnocercus* ( $F_{(x)}$ ). b- Relación entre la biomasa estacional específica de artrópodos en el área de estudio y los residuales de la relación entre su abundancia (N) en el área de estudio con su importancia en la dieta de *P. gymnocercus* ( $F_{(x)}$ ). Período 2002 y 2003. Los valores de coeficiente de regresión parcial ( $R^2$ ), tamaño de la muestra (n) y la proporción explicada por cada variable independiente (abundancia o biomasa de presas, C) se indican en cada gráfico.



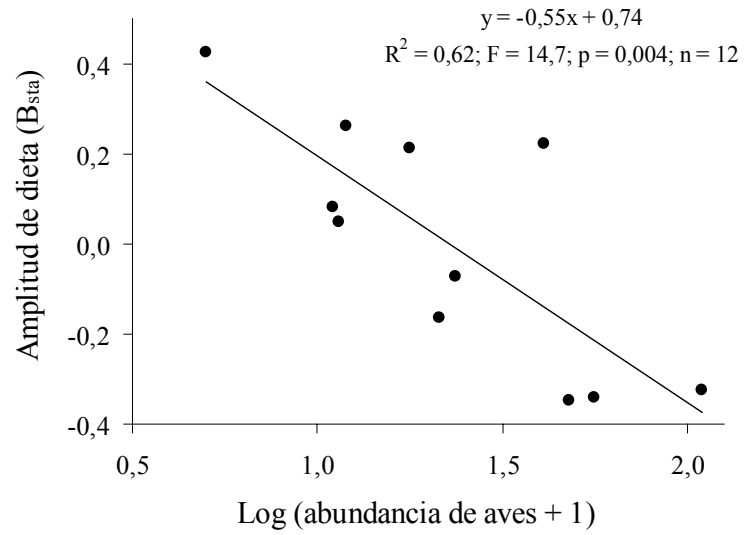
**Figura 4.9.** Relación parcial entre el promedio estacional por transecta de huellas de *O. geoffoyi* en relación a la abundancia de aves y disponibilidad de hábitat en el área de estudio. a- Relación entre la disponibilidad de hábitat y los residuales de la relación entre la abundancia de presas aves acuáticas ( $N_{(aves)}$ ) y el promedio estacional de huellas de *O. geoffoyi* ( $N_{(huellas)}$ ). b- Relación entre la abundancia de presas aves acuáticas y los residuales de la relación entre la disponibilidad de hábitat (área) y el promedio estacional de huellas de *O. geoffoyi* ( $N_{(huellas)}$ ). Período 1997, 2001, 2002 y 2003. La ecuación con sus respectivos valores de coeficiente de regresión parcial ( $R^2$ ), tamaño de la muestra (n) y la proporción explicada por cada variable independiente (disponibilidad de hábitat o aves presa, C) se indican en cada gráfico.



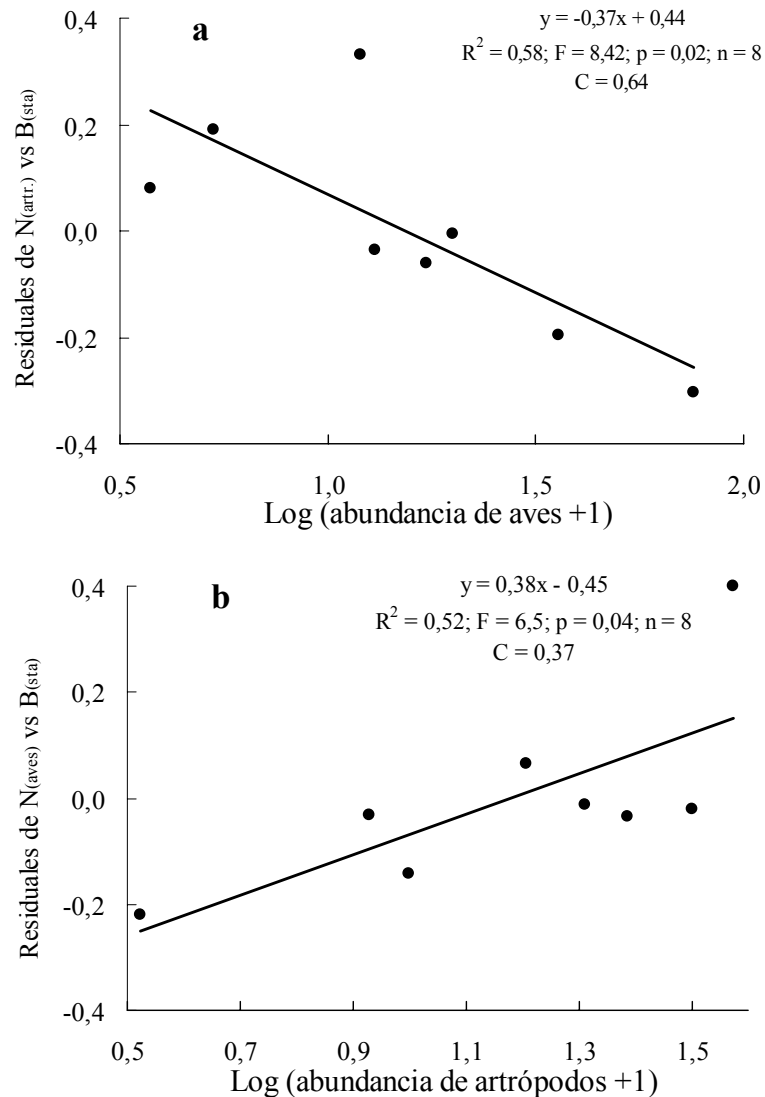
**Figura 4.10.** Relación parcial entre el promedio estacional por transecta de huellas de *P. gymnocercus* en relación a la abundancia de aves y disponibilidad de hábitat en el área de estudio. a- Relación entre la disponibilidad de hábitat y los residuales de la relación entre la abundancia de presas aves acuáticas ( $N_{(aves)}$ ) y el promedio estacional de huellas de *P. gymnocercus* ( $N_{(huellas)}$ ). b- Relación entre la abundancia de presas aves acuáticas y los residuales de la relación entre la disponibilidad de hábitat (área) y el promedio estacional de huellas de *P. gymnocercus* ( $N_{(huellas)}$ ). Período 1997, 2001, 2002 y 2003. La ecuación con sus respectivos valores de coeficiente de regresión parcial ( $R^2$ ), tamaño de la muestra (n) y la proporción explicada por cada variable independiente (disponibilidad de hábitat o aves presa, C) se indican en cada gráfico.



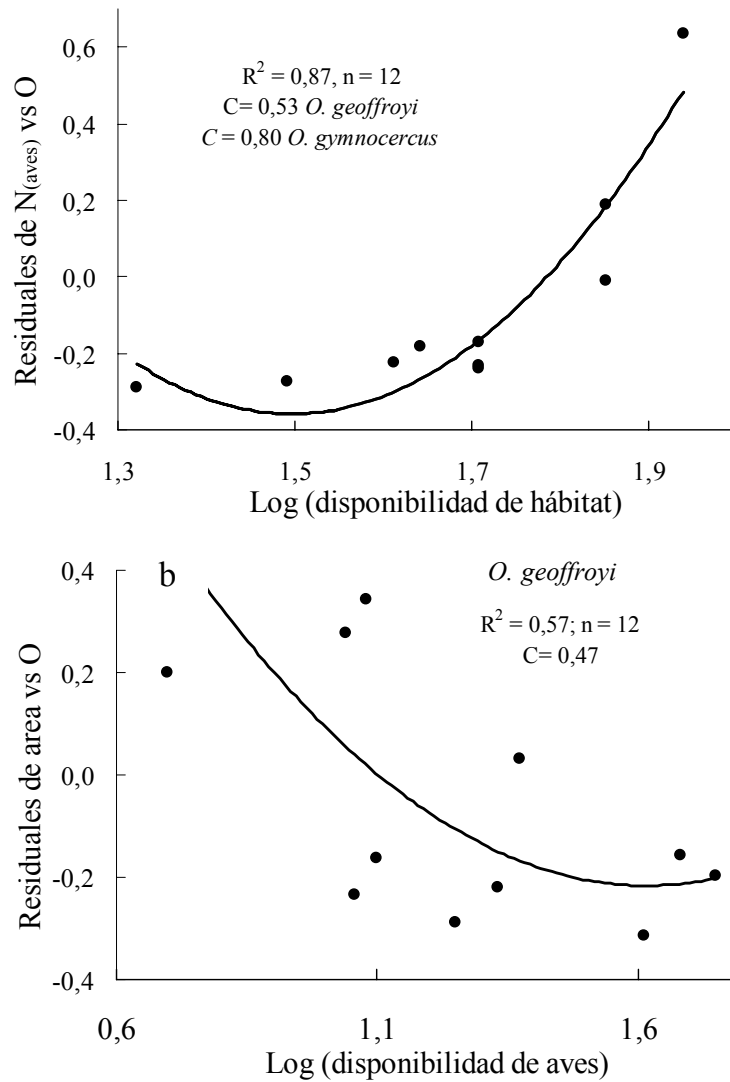
**Figura 4.11.** Relación entre la amplitud de nicho trófico estacional de *O. geoffroyi* ( $B_{sta}$ ) y la disponibilidad de aves. Período 1997, 2001, 2002 y 2003. La ecuación con sus respectivos valores de coeficiente de regresión ( $R^2$ ), valor de Fisher (F), probabilidad (p) y tamaño de la muestra (n) se indican en cada gráfico.



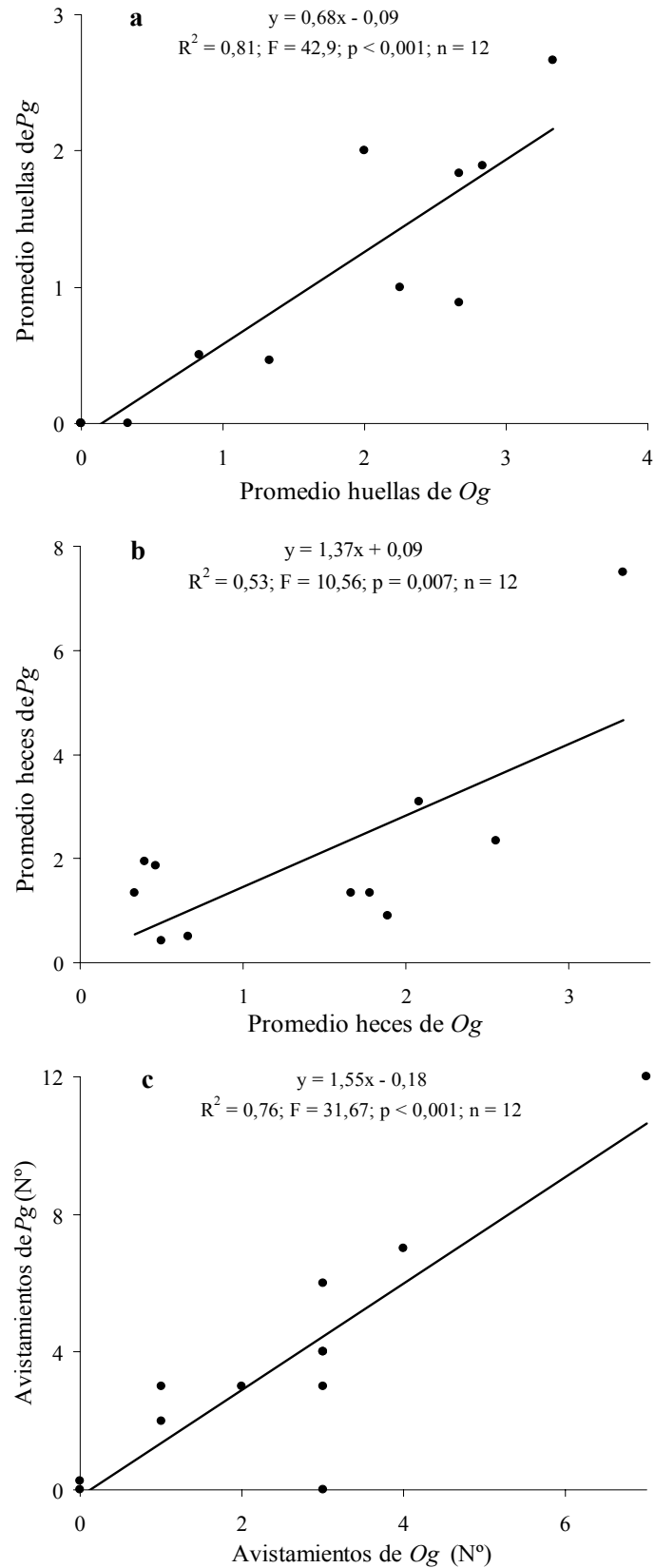
**Figura 4.12.** Relación parcial entre la amplitud de nicho trófico estacional de *P. gymnocercus* y la disponibilidad de artrópodos y aves acuáticas. a- Relación entre la abundancia de aves acuáticas y los residuales de la relación entre la amplitud de nicho ( $B_{sta}$ ) trófico de *P. gymnocercus* y la abundancia de artrópodos ( $N_{(art)}$ ); b- Relación entre la abundancia de artrópodos y los residuales de la relación entre la amplitud de nicho trófico ( $B_{sta}$ ) de *P. gymnocercus* y la abundancia de aves acuáticas ( $N_{(aves)}$ ). Período 2001, 2002 y 2003. La ecuación con sus respectivos valores de coeficiente de regresión ( $R^2$ ), valor de Fisher (F), probabilidad (p), tamaño de la muestra (n) y la proporción explicada por cada variable independiente (abundancia de aves o artrópodos, C) se indican en cada gráfico.



**Figura 4.13.** Relación parcial entre el solapamiento trófico de *O. geoffroyi* y *P. gymnocercus* con la disponibilidad de hábitat, abundancia de aves y de competidores interespecíficos. a- relación entre la disponibilidad de hábitat y los residuales de la relación entre el solapamiento trófico (O) con la disponibilidad de aves ( $N_{(aves)}$ ). B- relación entre la abundancia de aves para *P. gymnocercus* y los residuales de la relación entre el solapamiento trófico (O) con la disponibilidad de hábitat (área). Período 2001, 2002 y 2003. Los valores de coeficiente de regresión parcial ( $R^2$ ), tamaño de la muestra (n) y la proporción explicada por cada variable independiente (abundancia o biomasa de presas, C) se indican en cada gráfico.



**Figura 4.14.** Relación entre los índices de abundancia de *O. geoffroyi* (*Og*) y *P. gymnocercus* (*Pg*). Período 2001, 2002 y 2003. a: huellas, b: heces y c: avistamientos. La ecuación con sus respectivos valores de coeficiente de regresión ( $R^2$ ), valor de Fisher (F), probabilidad (p) y tamaño de la muestra (n) se indican en cada gráfico.



**Apéndice 4.1:** Detalle de las presas registradas en las dietas de *O. geoffroyi* (Og) y *P. gymnocercus* (Pg) durante el período de estudio.

	Og	Pg		Og	Pg		Og	Pg
<b>Aves acuáticas</b>			<i>Lepus europaeus</i>	x	x	<i>Aemymone cariosa</i>		x
<i>Anas flavirostris</i>	x		<i>Myocastor coypus</i>	x	x	Staphylinidae	x	
<i>A. platalea</i>	x		<b>Carroña de ungulados</b>			<i>Stenodontes spinibarbis</i>		x
<i>A. sibilatrix</i>	x		<i>Equus caballus</i>		x	Casidae		x
<i>A. versicolor</i>	x		<i>Sus scrofa</i>		x	Hydrophilidae		x
<i>Chroicocephalus maculipennis</i>	x		<i>Ovis aries</i>		x	<i>Tropisternus</i> sp.		x
<i>Coscoroba coscoroba</i>	x		<i>Bos taurus</i>		x	<i>Polynoncus patriciae</i>		x
<i>Egretta thula</i>	x	x	<b>Reptiles</b>			Scarabaeidae		
<i>Fulica spp.</i>	x	x	<i>Liophis sp</i>	x	x	<i>Philocloenia</i> sp.		x
<i>Larus dominicanus</i>	x		<i>Liophis poecilogyrus</i>		x	Scarabaeidae (larva)		x
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	x	x	<i>Ophiodes vertebralis</i>	x	x	<i>Megadites</i> sp.		x
<i>Phoenicopterus chilensis</i>	x		<i>Thamnodynastes hypoconia</i>		x	<i>Cyclocephala signoticollis</i>		x
<i>Platalea ajaja</i>	x		<b>Anfibios</b>			<i>Cyclocephala</i> (larva)		x
<i>Plegadis chihi</i>	x		Bufo sp.		x	<i>Diloboderus abderus</i>		x
<i>Podiceps major</i>	x	x	<i>Hyla pulchella</i>		x	<i>Phylocloenia bonariensis</i>		x
<b>Otras aves no paseriformes</b>	x		<i>Leptodactylus ocellatus</i>		x	<i>Heterogomphus pauson</i>		x
<i>Columba picazuro</i>	x		<b>Peces</b>		x	<i>Heterogomphus</i> (larva)		x
<i>Gallus gallus</i>		x	Siluriformes	x	x	<i>Archophileurus vervex</i>		x
<i>Rhea americana</i>	x		Otros	x	x	<i>Dyscinetus gagotes</i>		x
<b>Paseriformes</b>			<b>Artrópodos</b>			<i>D. rugifrons</i>		x
<i>Anthus correndera</i>	x	x	<b>Hemiptera</b>			<i>Lygirus</i> sp.		x
<i>Carduelis magellanica</i>	x		<i>Belostoma elegans</i>		x	Aphodiidae		x
Emberizidae	x		<b>Odonata</b>			Mycetophagidae		x
<i>Embernagra platensis</i>		x	<i>Aeshna</i> sp.		x	Coleoptero (larva)	x	x
<i>Furnarius rufus</i>	x		<b>Orthoptera</b>			Curculionidae		
<i>Hymenops perspicillata</i>	x	x	Acridiidae		x	<i>Scotobius miliaris</i>	x	x
<i>Molothrus bonariensis</i>		x	Tettigoniidae		x	Brachyderinae		x
<i>Pyrocephalus rubinus</i>		x	Gryllidae		x	<i>Calendra</i> sp.		x
<i>Sicalis luteola</i>	x	x	Gryllotalpidae		x	<i>Rhitognatus ovalis</i>		x
<i>Sicalis</i> sp.	x		Proscopidae		x	<b>Diptera</b>		
<i>Spartonoica maluroides</i>	x		<b>Coleoptera</b>		x	Chironomidae (larva)		x
<i>Sturnela loica</i>		x	<i>Bradycellus</i> sp.		x	Pompilidae		x
<i>Sturnela supergilizris</i>		x	<i>Bothinus</i> sp.		x	<b>Lepidoptera</b>		x
<i>Tachuris rubrigastra</i>	x		<i>Calosoma retusum</i>		x	Noctuidae (larvas)		x
<b>Mamíferos pequeños</b>			<i>Galerita collaris</i>		x	<b>Heterocera</b>		x
<i>Akodon azarae</i>	x	x	<i>Notiobia cupripennis</i>		x	<b>Chaelicerata</b>		
<i>Bolomys obscurus</i>	x	x	<i>Polpochila flavipes</i>		x	Araneidae	x	x
<i>Calomys</i> spp.	x	x	<i>Trirammatus chalceus</i>		x	Bothriuridae		x
<i>Cavia aperea</i>	x	x	<i>T. striatulus</i>	x	x	<b>Myriapoda</b>		
<i>Ctenomys talarum</i>	x	x	<i>T. nov. sp. a</i>		x	Chilopoda		x
<i>Holochilus brasiliensis</i>	x	x	<i>Paranortes cordicollis</i>		x	Diplopoda		x
<i>Monodelphis dimidiata</i>	x	x	<i>Scarites anthracinus</i>		x	<b>Decapoda</b>		
<i>Mus musculus</i>		x	<i>S. melanarius</i>		x	<i>Chasmagnatus granulatus</i>		x
<i>Oligoryzomys flavescens</i>	x	x	<i>Loxandrus</i> sp.		x	<b>Vegetales</b>		x
<i>Rattus rattus</i>	x	x	<i>Coelus palipes</i>		x	Semillas <i>Helianthus annuus</i>		x
<i>Reithrodon auritus</i>	x	x	<i>Notaphus brullei</i>		x	Semillas <i>Zea maiz</i>		x
<b>Mamíferos medianos</b>			<i>Metius circumfusus</i>		x	Semillas sp. 1		x
<i>Chaetophractus villosus</i>	x	x	Dytiscidae n.i.		x	Semillas sp. 2		x
<i>Didelphis albiventris</i>		x						

## CONCLUSIONES GENERALES

En la Reserva Parque Atlántico Mar Chiquita, el incremento de las precipitaciones constituye un elemento de disturbio inmediato sobre la estructura del paisaje. Su principal efecto se manifiesta en el aumento en la profundidad de la laguna, la reducción temporaria de hábitats terrestres más bajos y, en consecuencia, la disminución de la heterogeneidad ambiental a escala local. Estos cambios en la configuración del paisaje tienen fuertes efectos sobre la abundancia y diversidad biológicas a nivel comunitario.

En términos generales, los organismos respondieron a la pérdida del hábitat disminuyendo su abundancia, posiblemente por emigración o menor supervivencia y/o reproducción (Holt *et al.* 1999, Komonen *et al.* 2000). Dichas respuestas estuvieron relacionadas a una serie de características morfológicas y ecológicas de las especies involucradas (Didham *et al.* 1996). De esta manera, las especies con mecanismos limitados de dispersión, así como aquellas especies hábitat especialistas y de niveles tróficos superiores son las más afectadas por la pérdida del hábitat (Henein *et al.* 1998, Davies *et al.* 2000, Thomas 2000). Además, ciertas características morfológicas, como largo del pico o de las patas para las aves, tienen fuerte efecto sobre su capacidad de utilizar el hábitat durante la anegación (Baker 1979, Poysa 1983).

La pérdida de hábitats y heterogeneidad espacial a escala local se tradujo en una disminución de la abundancia y diversidad biológicas de los principales ensamblajes de organismos animales del área (artrópodos, aves y pequeños roedores). Dichos cambios a su vez, afectaron los niveles tróficos superiores, modificando las relaciones verticales de la comunidad. De esta manera los predadores tope son afectados tanto en forma directa por la reducción del hábitat (Noss & Csuti 1997, Holt *et al.* 1999), mostrando respuestas numéricas (Solomon 1949); como indirectamente a través de los cambios en la disponibilidad del recurso presa, mostrando respuestas funcionales en su estructura trófica (Holling 1959).

Aunque la competencia interespecífica ha sido hasta hoy el punto de vista predominante en los estudios comunitarios (Pianka 1974, 1980, Jones & Barmuta 1998, Fedriani *et al.* 1999, Kunkel *et al.* 1999), los resultados obtenidos en este trabajo indican que no existen indicios firmes que la competencia (Pianka 1974, 1980) actúe como

mecanismo importante en la dinámica entre ambos predadores tope. Por el contrario, parecen apoyar la hipótesis que la comunidad se forma a partir de la agregación de especies sobre discontinuidades o recursos sobre los ejes de nicho (Pianka 1980, Jaksic 1981). Sin embargo, entre las especies que evidenciaron interacciones intra e interespecíficas, como los pequeños roedores, la disminución del hábitat tiene efectos sobre su segregación en el eje espacial, modificando su selectividad de hábitat e incrementando la intensidad de las interacciones agonísticas. Esto determina que las especies competitivamente dominantes monopolicen los hábitats menos afectados, relegando a las menos dominantes a hábitats más propensos a la anegación.

Estos resultados reforzarían la hipótesis de que en pastizales, la heterogeneidad espacial horizontal determina en gran proporción la diversidad de la comunidad (Wiens 1989). Y que en comunidades sujetas a alto grado de estrés y variabilidad, como son los humedales del Este de la región Pampeana Argentina, los factores físicos (diversidad de hábitats y regímenes de precipitaciones) representan importantes fuerzas en el modelado de la estructura comunitaria (Capone & Kushlan 1991, Ross *et al.* 1995). En este caso, las precipitaciones modifican la dinámica de la comunidad y apoyan la hipótesis que en comunidades sujetas a alto grado de estrés y variabilidad, las interacciones mediadas por competencia poseen baja o nula importancia (Nudds 1983, Wiens 1993). Se precisarían estudios a nivel comunitario para poder predecir los diferentes escenarios posibles ante el incremento de las precipitaciones en diferentes ecosistemas.

## **Agradecimientos**

*A la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC) y a la Universidad de Mar del Plata (UNMdP) por haberme brindado la posibilidad de desarrollar mi trabajo durante estos cuatro años a través del otorgamiento de una beca de estudio (CIC) y posterior beca de perfeccionamiento (UNMdP).*

*Muchos investigadores me acompañaron tanto en lo profesional como en lo personal. Sin lugar a duda mi interacción con todos ellos fue lo más enriquecedor de mi formación durante estos cuatro años. Por esto quisiera agradecerles a todos ellos por haber estado a mi lado, por su buena predisposición y por mostrarme lo valioso de estar rodeado no sólo de buenos profesionales, si no también de amigos:*

- A mis directores Alicia Escalante y Andrés Novaro por facilitarme los medios para llevar a cabo el proyecto y aconsejarme durante el transcurso del mismo.*
- A los Jurados de la presente tesis LJM De Santis, M Loiacono y CD Antinuchi por sus valiosas sugerencias acerca de la presente tesis.*
- A Marco Favero por estar siempre dispuesto a ayudarme.*
- A Juan P. Isacch por su ayuda y colaboración en esta tesis, habiendo realizado el análisis de las imágenes satelitales utilizadas en los capítulos uno y dos.*
- Especialmente a M. Susana Bo, quien siempre estuvo a mi lado, compartiendo tanto campañas como proyectos. Además, los datos obtenidos durante el primer año de muestreo de artrópodos y durante el 2004 para pequeños roedores, fueron realizados en el marco de un proyecto mayor del Laboratorio de Vertebrados en conjunto con MS Bo.*
- A Armando Cicchino, quien realizó las determinaciones de los insectos muestreados y colaboró en el armado del capítulo uno.*
- A Oscar Iribarne por su colaboración en el capítulo dos de esta tesis.*
- Al laboratorio de Ecofisiología (Aldo, Roxana, Facu, Cristian, Ana Paula, Marcelo, Dani, Sol y Mati) por su ayuda y apoyo.*
- A Marcelo Kittlein y Daniel Antinuchi por haberme aconsejado en cuanto a la estadística utilizada en esta tesis.*
- A Marcelo Kittlein por haberme prestado las trampas Sherman que fueron utilizadas para los muestreos de pequeños roedores.*
- A Ariel Farias por su ayuda y compartir inquietudes sobre ecología de comunidades.*
- Al grupo del Laboratorio de Limnología (Adri, Sole y Paula) por apoyarme y acompañarme durante estos cuatro años.*
- A Angela Zamora por estar siempre dispuesta a ayudarme.*
- A Pedro Urrutia por haberme permitido pasar tantas noches de muestreo en el talar y estar siempre dispuesto a colaborar con éste y otros proyectos.*
- A Juan Gaudio por permitirme muestrear en su Recreo, su confianza y apoyo.*
- A Laura, Susana, Ale, Karina, Guillermo, Fito, Claudio, Leo, Julieta, Sol, José y Armando, por toda su ayuda durante las campañas a Mar Chiquita y noches en Nahuel Rucá. Pero sobre todo por los momentos compartidos durante tantas noches de campaña entre mosquitos y el cansancio, mate por medio y alrededor del fuego.*
- A mi familia por acompañarme siempre y especialmente a María Sol por ayudarme en todas las etapas de este proyecto. Sin su ayuda y contención difícilmente hubiera podido llegar a esta instancia de mi vida y le estoy profundamente agradecido por estar a mi lado.*

**MUCHAS GRACIAS !!!!**

**Alejandro**

**BIBLIOGRAFIA**

- Abramsky Z, ML Rosenzweig, B Pinshow, JS Brpwn, B Kolter & WA Mitchell, 1990. Habitat selection: an experimental field test with two gerbil species. *Ecology* 71: 2358 - 2369.
- Abramsky Z, O Ovadia & ML Rosenzweig, 1994. The shape of *Gerbillus pyramidum* (Rodentia, Gerbilinae) isocline: an experimental field study. *Oikos* 69: 318 - 326.
- Amat J, 1981. Descripción de la comunidad de patos del Parque Nacional de Doñana. *Acta Vertebrata* 8: 125 - 158.
- Andersson M & S Erlinge, 1977. Influence of predation on rodent population. *Oikos* 29: 591 - 597.
- Andren H, 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355 - 366.
- Andrewartha HG & LC Birch, 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Anon, 1994. Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research, Version 4.0. Plymouth Marine Laboratory, UK.
- Ayres M & M Lombardero, 2000. Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *The Science of The Total Environment* 262 (2): 263 - 286.
- Baker MC, 1979. Morphological correlates of habitat selection in a community of shorebirds (Charadriiformes). *Oikos* 33: 121 - 126.
- Belloq MI, 1988. Dieta de *Athene cunicularia* (Aves, Strigidae) y sus variaciones estacionales en ecosistemas agrarios de La Pampa, Argentina. *Physis*. 46: 17 - 22.
- Bender DJ, TA Contreras & L Fahrig, 1998. Habitat loss and population decline-a meta-analysis o the patch size efect. *Ecology* 79: 517 - 533.
- Berryman AA, 1992. The origins and evolution of predator-prey theory. *Ecology* 73: 1530 - 1535.
- Biggins DE & EJ Pitcher, 1978. Comparative efficiencies of telemetry and visual techniques for studding ungulates, grouse and raptor energy development lands in Southern Montana. *Percola* 4: 188 - 193.
- Bilenca N, 1993. Caracterización de los nichos ecológicos y organización de las comunidades de roedores cricétidos en la Región Pampeana. Tesis de Doctorado, Universidad de Buenos Aires, 179 pp.

- Bilenca N & FO Kravetz, 1995. Patrones de abundancia relativa en ensambles de pequeños roedores de la región pampeana. *Ecología Austral* 5: 21 - 30.
- Bilenca N, FO Kravetz & GA Zuleta, 1992. Food habits of *Akodon azarae* and *Calomys laucha* (Cricetidae, Rodentia) in agroecosystems of central Argentina. *Mammalia* 56: 371 - 383.
- Blanco DE, González P & MM Martínez, 1995. Migración de la Becasa de Mar, *Limosa haemastica* (Charadriiformes: Scolopacidae), en el Sur de América del Sur. *Vida Silvestre Neotropical* 4: 119 - 124.
- Bolger DT, AV Suarez, KR Crooks, SA Morrison & TJ Case, 2000. Arthropods in urban habitat fragments in southern California: Area, age, and edge effects. *Ecological Applications* 10: 1230 - 1248.
- Bonaventura SM, MJ Piantanida, L Gurini & MI Sánchez López, 1991. Habitat selection in population of cricetine rodent in the region Delta (Argentina). *Mammalia* 55: 339 - 354.
- Bortolus A, Iribarne O & MM Martínez, 1998. Relationship between waterfowl and the seagrass *Ruppia maritima* in Southwestern Atlantic coastal lagoon. *Estuaries* 21: 710 - 717.
- Botto F, O Iribarne, MM Martínez, K Delhey & M Carrete, 1998. The effect of migratory shorebirds on the benthic fauna of three SW Atlantic estuaries. *Estuaries* 21: 700 - 709.
- Bozinovic F & RG Medel, 1988. Body size, energetic and foraging mode of raptors in central Chile: an inference. *Oecologia* 75: 456 - 458.
- Branch LC, 1995. Observations of predation by pumas and Geoffroy's cats on the plains vizcacha in semi-arid scrub of central Argentina. *Mammalia* 59: 152 - 156.
- Branch LC, M Pessino & D Villarreal, 1996. Response of pumas to a population decline of the plains vizcacha. *Journal of Mammology* 77 (4): 1132 - 1140.
- Brose U, 2003. Regional diversity of temporary wetland carabid beetle communities: a matter of landscape features or cultivation intensity? *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98: 163 - 167.
- Brown JH, 1971. Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. *American Naturalist* 105: 467 - 478.
- Brown JS, 1989. Desert rodent community structure: a test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs* 59: 1 - 20.

- Brown KS, Jr, 1991. Conservation of Neotropical environments: insects as indicators. En: Collins NM y JA Thomas (eds), *The conservation of insects and their habitats*. Academic Press, London, pp. 350 - 404.
- Burel F, J Baudry, A Butet, P Clergeau, Y Delettre, D Le Coeur, F Dubs, N Morvan, G Paillat, S Petit, C Thenail & JC Lefeuvre, 1998. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica* 19: 47 - 60.
- Burger J, MA Howe, DC Hahn & J Chase, 1977. Effects of tide cycles on habitat selection and habitat partitioning by migrant shorebirds. *Auk* 94: 743 - 758.
- Burgos JJ & AL Vidal, 1951. Los climas de la Republica Argentina, según la nueva clasificación de Thornthwaite. *Meteoros* 1: 3 - 32.
- Burkey TV, 1995. Extinction rates in archipelagoes: implications for populations in fragmented habitats. *Conservation Biology* 9: 527 - 541.
- Burnham KP & DR Anderson, 1998. Model selection and inference: a practical information theoretic approach. Springer, New York
- Busch M, 1986. Identificación de algunas especies de pequeños mamíferos de la provincia de Buenos Aires mediante características de sus pelos. *Physis* 44: 113 - 118.
- Busch M & FO Kravetz, 1992a. Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *C. musculus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two-habitat system. I Spatial and numerical relationships. *Mammalia* 56: 45 - 56.
- Busch M & FO Kravetz, 1992b. Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *C. musculus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two-habitat system. II Effect of species removal. *Mammalia* 56: 541 - 554.
- Busch M, MR Alvarez, EA Cittadino & FO Kravetz, 1997. Habitat selection and interspecific competition in rodents in pampean agroecosystems. *Mammalia* 61: 167 - 184.
- Canepuccia AD, 1999. Dieta y uso del hábitat por el gato montés (*Oncifelis geoffroyi*) en la albufera de Mar Chiquita, pcia. de Buenos Aires. Tesis de grado Licenciatura en Ciencias Biológicas. UNMdP, 60 pp.
- Capone TA & JA Kushlan, 1991. Fish community structure in dry-season stream pools. *Ecology* 72: 983 - 992.
- Carballo SM & T Hartmann, 1996. La evolución del clima y la actual campaña agrícola. *Agro Mercado* 10: 2 - 26.
- Chehébar C & S Martín, 1989. Guía para el reconocimiento microscópico de los pelos de los mamíferos de la Patagonia. Doñana. *Acta Vertebrata* 16: 247 - 291.

- Cicchino AC, 2003. La carabidofauna edáfica de los espacios verdes del ejido urbano y suburbano marplatense. Su importancia como herramienta de manejo de estos espacios. *Revista de Ciencia y Tecnología* 8: 145 - 164.
- Cittadino EA, P De Carli, M Busch & FO Kravetz, 1994. Effect of food supplementation on rodents in winter. *Journal of Mammalogy* 75: 446 - 453.
- Collinge SK & RTT Forman, 1998. A conceptual model of land conservation processes: predictions and evidence from a micro-landscape experiment with grassland insects. *Oikos* 82: 66 - 84.
- Collins WB & PJ Urness, 1981. Habitat preferences of mule deer as rated by pellet- group distribution. *Journal of Wildlife Management* 45: 969 - 972.
- Colwell RR & DJ Futuyma, 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567 - 572.
- Colwell MA & OW Taft, 2000. Waterbird communities in managed wetlands of varying water depth. *Waterbirds* 23: 45 - 55.
- Comín F, JA Herrera-Silvera & J Ramirez-Ramirez (eds.), 2000. Proc. Limnology and Aquatic Birds. Monitoring, Modelling and Management. Working Group, Society International of Limnology, Mérida, México, Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, México.
- Connell JH, 1980. Diversity and the coevolution of competitors or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131 - 138.
- Connor EF & ED McCoy, 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist* 113: 791 - 833.
- Connors PG, JP Myers, C.S.W Connors & FA Pitelka, 1981. Interhabitat movements by Sanderlings in relation to foraging profitability and tidal cycle. *Auk* 98: 49 - 64.
- Corley JC, GJ Fernández, AF Capurro, AJ Novaro, MC Funes & A Travaini, 1995. Selection of cricetine prey by the culpeo fox in Patagonia: a differential prey vulnerability hypothesis. *Mammalia* 59: 315 - 325.
- Crawford RMM, 2000. Ecological hazards of oceanic environments. *New Phytologist* 147: 257 - 281.
- Crespo JA, 1944. Relaciones entre estados climáticos y la ecología de algunos roedores de campo (Cricetidae). *Revista Argentina de Zoogeografía* 4: 137 - 144.
- Crespo JA, 1966. Ecología de una comunidad de roedores silvestres en el Partido de Rojas, Provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*

- "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales 1: 79 - 139.
- Crespo JA, 1971. Ecología del zorro gris *Dusicion gymnocercus anticus* (Ameghino) en la provincia de la Pampa. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales (Argentina) 5(1): 147 - 205.
- Cueto GR, DN Bilenca & FO Kravetz, 1995. Interspecific social relationships in three murid rodent species of central Argentina, after fasting and unlimited food. Behaviour 132: 811 - 820.
- Daily GC & PR Ehrlich, 1995. Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluations using butterfly trapping. Biodiversity and Conservation 4: 35 - 55.
- Dalby PL, 1975. Biology of Pampa rodents. Balcarce Area, Argentina. Publications of the Museum, Michigan State University, Biological Series 5: 149 - 272.
- Davies KF, CR Margules & JF Lawrence, 2000. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? Ecology 81: 1450 - 1461.
- de Villafañe G, FO Kravetz, MJ Piantanida & JA Crespo, 1973. Dominancia, densidad e invasión en una comunidad de roedores de la localidad de Pergamino (Provincia de Buenos Aires). Physis 32: 47 - 59.
- de Villafañe G, RD Quintana, JA Merler & SM Bonaventura, 1994. Selección de hábitat en *Akodon azarae* y *Calomys laucha* en semicautividad. I Efecto de la densidad de *Calomys laucha* sobre *Akodon azarae*. Mastozoología Neotropical 1: 123 - 133.
- Del Hoyo J, A Elliott & J Sargatal, 1994. Handbook of the Bird of the World, New World Vultures to Guinea fowl. Lynx (Vol 2). Ed. Barcelona, Barcelona.
- den Boer PJ, 1990. The survival value of dispersal in terrestrial arthropods. Biological Conservation 54: 175 - 192.
- deVries HH, denBoer PJ & TS vanDijk, 1996. Ground beetle species in heathland fragments in relation to survival, dispersal, and habitat preference. Oecologia 107: 332 - 342.
- Dewenter I & T Tschardtke, 2000. Butterfly community structure in fragmented habitats. Ecology Letters 3: 449 - 456.
- Didham RK, J Ghazoul, NE Stork & AJ Davis, 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. Trends in Ecology and Evolution 11: 255 - 260.
- Didham RK, PM Hammond, JH Lawton, P Eggleton & NE Stork, 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. Ecological Monographs 68: 295 - 323.

- Doherty PF & TC Grubb, 2002. Survivorship of permanent-resident birds in a fragmented forested landscape. *Ecology* 83: 844 - 857.
- Dunning JB, BJ Danielson & HR Pulliam, 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65: 169 - 175.
- Ellis BA, JN Mills, JE Childs, MC Muzzini, KT McKee, DA Entría & GE Glass, 1997. Structure and floristics of habitat associated with five rodent species in an agroecosystem in Central Argentina. *Journal of Zoology of London* 243: 437 - 460.
- Emlen JM. 1966. The Role of Time and Energy in Food preference. *American Naturalist* 100: 611 - 617.
- Emmons LH, 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20: 271 - 283.
- Emmons LH, 1988. A field study of ocelots (*Felis pardalis*) in Peru. *Revue d'Ecologie (la Terre et la Vie)* 43: 133 - 157.
- Fahrig L, 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management* 61: 603 - 610.
- Fahrig L & AA Grez, 1996. Population structure, habitat fragmentation and biodiversity. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 5 - 13.
- Farias AA, 2000. Composición y variación estacional de la dieta del zorro gris pampeano (*Pseudalopex gymnocercus*) en la laguna Mar Chiquita (Provincia de Buenos Aires, Argentina). Tesis de Grado Licenciatura en Ciencias Biológicas Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Mar del Plata, 44 pp.
- Farías A & AD Canepuccia, 2001. Los carnívoros del pastizal. En: OO Iribarne (ed.), *Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina, pp. 305 - 309.
- Fasano JL, 1980. Geohidrología de la laguna Mar Chiquita y alrededores, provincia de Buenos Aires. *Proc. Simposio Bonaerense: Mar del Plata*, 59 - 71.
- Fasano JL, MA Hernández, FI Isla & EJ Schnack, 1982. Aspectos evolutivos y ambientales de la laguna Mar Chiquita (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Acta Oceanológica SP*: 285 - 292.
- Favero M, S Bachmann, S Copello, R Mariano, M Silva, M Ghys, C Khatchikian & L Mauco, 2001. Aves marinas del sudeste bonaerense. En: OO Iribarne (ed.), *Reserva de Biósfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina, pp. 251 - 260.

- Fedriani JM, F Palomares & M Delives, 1999. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. *Oecol.* 121: 1338 - 148.
- Feldhamer GA., LE Drickamer, SH Vessey & JF Merritt, 1999. *Mammalogy: adaptation, diversity, and ecology.* Mc.Graw-Hill. U.S.A, 563 pp.
- Ferrero L, 2001. Avifauna de Mar Chiquita. Síntesis del trabajo realizado por Martínez MM En: O.O. Iribarne (ed.), *Reserva de Biósfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas.* Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina, pp. 227 - 250.
- Filipello AM & J López de Casenave, 1993. Variación estacional de la comunidad de aves acuáticas de la reserva Costanera Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 4: 1 - 15.
- Fiora A, 1993. El peso de aves. *Hornero* 5: 174 - 188.
- Fox BJ & MD Fox, 2000. Factors determining mammal species richness on habitat islands and isolates: habitat diversity, disturbance, species interactions and guild assembly rules. *Global Ecol Biogeography* 9: 19 - 37.
- Fredrickson LH & FA Reid, 1986. Wetland and riparian habitats: A nongame management overview. En: JB Hale, LB Best & RL Clawson (eds.), *Management of nongame wildlife in the Midwest: A developing art.* North Central Section, The Wildlife Society, Grand Rapids, MI, pp. 59 - 96.
- Frenguelli J, 1950. Rasgos generales de la morfología y la geología de la provincia de Buenos Aires. *LEMIT* 2: 1 - 33.
- Fretwell SD, 1972. *Population in a Seasonal Environment.* Princeton University Press. Princeton, NJ, USA.
- Fretwell SD & HL Lucas Jr., 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheor.* 19: 16 - 36.
- Gan J, 2004. Risk and damage of southern pine beetle outbreaks under global climate change. *Forest Ecology and Management* 191: 61 - 71.
- Gehring TM & RK Swihart, 2003. Body size, niche breadth, and ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predators in an agricultural landscape. *Biological Conservation* 109: 283 - 295.
- Ginsberg JR. & DW Macdonald, 1990. Foxes, wolves, jackals and dogs. An action plan for de conservation of canids. I.U.C.N. Publications, Gland, Switzerland, 116 pp.
- Gómez SE & NI Toresani, 1998. Región 3: Pampa. En: P Canevari (eds.), *Los Humedales de Argentina: Clasificación, situación actual, conservación y legislación.* Wetlands International, Publ. 46, Buenos Aires, Argentina, pp. 97 - 114.

- Grant PR, 1972. Interspecific competition among rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 79 - 106.
- Grant PR & Grant BR, 1980. Annual variation in finch numbers, foraging and food supply on Isla Daphne Major, Galapagos. *Oecologia* 46: 55 – 62.
- Griffiths D, 1975. Prey availability and the food of predators. *Ecology* 56: 1209 - 1214.
- Hammond PM, 1992. Species inventory. En: Groombridge B (Ed.), *Global Biodiversity, Status of the Earth's Living Resources*. Chapman & Hall, London, pp. 17 - 39.
- Hansen TF, NC Stenseth & H Henttonen, 1999. Multi-annual vole cycles and population regulation during long winters: an analysis of seasonal density-dependence. *American Naturalist* 154: 129 - 139.
- Hanski I & ME Gilpin, 1997. *Metapopulation biology. Ecology, genetics and evolution*. Academic Press, San Diego California.
- Hanson PJ & JF Weltzin, 2000. Drought disturbance from climate change: response of United States forests. *The Science of The Total Environment* 262: 205 - 220.
- Harrison S & E Bruna, 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography* 22: 225 - 232.
- Hayman P, J Marchant & T Prater, 1987. *Shorebirds: An identification guide to the waders of the world*. Helm, London.
- Helmers DL, 1992. *Shorebird management manual*. Western Hemisphere Shorebird Reserve Network, Manomet, MA.
- Henein K, J Wegner & G Merriam, 1998. Population effects of landscape model manipulation on two behaviorally different woodland small mammals. *Oikos* 81: 168 - 186.
- Hilborn R & M Mangel, 1997. *The ecological Detective: Confronting Models with Data*. Princeton University Press, Princeton NJ, USA, pp 156 - 160.
- Hodara K, M Busch, MJ Kittlein & FO Kravetz, 2000. Density-dependent habitat selection between maize cropfields and their borders in two rodent species (*Akodon azarae* and *Calomys laucha*) of Pampean agroecosystems. *Evolutionary Ecology* 14: 571 - 593.
- Holling CS, 1959. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation on the European pine sawfly. *Canadian Entomologist* 91: 293 – 320.
- Holmgren M, M Scheffer, E Ezcurra, JR Gutiérrez & GMJ Mohren, 2001. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 89 - 94.
- Holt RD, JH Lawton, GA Polis & ND Martinez, 1999. Trophic rank and the species area relationship. *Ecology* 80: 1495 - 1504.

- Hulbert SH & CC Chang, 1983. Ornitholimnology: Effects of grazing by the andean flamingo (*Phoenicoparrus andinus*). Proceedings of the National Academy of Sciences 80: 4766 - 4769.
- Hurrell JW, 1995. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: Regional temperatures and precipitation. Science 269: 676 - 679.
- Hutchinson GE, 1959. Homage to Santa Rosalia, or Why are there so many kinds of animals? American Naturalist 93: 145 - 159.
- IPCC, 2003. Climate Change 2001. Third Assessment Report of IPCC. Accessed on May 20, 2003.  
[http://www.sciencedirect.com/science?\\_ob=RedirectURL&\\_method=externObjLink&\\_locator=url&\\_cdi=5042&\\_plusSign=%2B&\\_targetURL=http%253A%252F%252Fwww.ipcc.ch%252Fpub%252Freports.htm](http://www.sciencedirect.com/science?_ob=RedirectURL&_method=externObjLink&_locator=url&_cdi=5042&_plusSign=%2B&_targetURL=http%253A%252F%252Fwww.ipcc.ch%252Fpub%252Freports.htm).
- Iriarte JA, JE Jiménez, LC Contreras & FM Jaksic, 1989. Small-mammal availability and consumption by the fox, *Dusicyon culpaesus*, in central chilean scrubland. Journal of Mammalogy. 70(3): 641 - 645.
- Iriarte JA, WL Franklin, WE Johnson & KH Redford, 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the American puma. Oecologia 85: 185 - 190.
- Iribarne OO (ed), 2001. *Reserva de Biósfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martin. Mar del Plata, Argentina, 320 pp.
- Isacch JP, 1994. Relación entre variables ambientales y diversidad, distribución y abundancia de aves acuáticas en la Albufera Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina). Tesis de grado, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina
- Isacch JP, 2001. Mapa de vegetación de la Reserva Mar Chiquita y áreas circundantes. En: OO Iribarne (ed.), *Reserva de Biósfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina, pp. 79 - 81.
- Isla FI, 1997. Seasonal behavior of Mar Chiquita tidal inlet in relation to adjacent beaches, Argentina. Journal of Coastal Research 13: 1221 - 1232.
- Jaksic FM, 1981. Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. Oikos 37: 397 - 400.
- Jaksic FM, 1986. Predation upon small mammals in shrublands and grasslands of southern South America: ecological correlates and presumable consequences. Revista Chilena de Historia Natural 59: 209 - 221.
- Jaksic FM, 1989. What do carnivorous predators cue in on: size or abundance of mammalian prey? A crucial test in California, Chile, and Spain. Revista Chilena de Historia

- Natural. 62: 237 - 249.
- Jaksic FM, 2001. Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of Western South America. *Ecography* 24: 241 - 250.
- Jaksic FM & JA Simonetti, 1987. Predator / prey relationships among terrestrial vertebrates: an exhaustive review of studies conducted in southern South America. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 221 - 244.
- Jaksic FM, HW Greene & JL Jañez, 1981. The guild structure of community of predatory vertebrates in central Chile. *Oecologia* 49: 21 – 28.
- Jaksic FM, JE Jiménez, SA Castro & P Feinsinger, 1992. Numerical and functional response of predators to a long-term decline in mammalian prey at a semiarid Neotropical site. *Oecologia* 89: 90 - 101.
- Jaksic FM, P Feinsinger & JE Jiménez, 1993. A long-term study on the dynamics of guild structure among predatory vertebrates at a semi-arid Neotropical site. *Oikos* 67: 87 - 96.
- Jaksic FM, SI Silva, PL Meserve & JR Gutiérrez, 1997. A long-term study of vertebrate predator responses to an El niño (ENSO) disturbance in western South America. *Oikos* 78: 341 - 354.
- Jedrzejewski W & B Jedrzejewska, 1993. Predation on rodents in Bialowieza primeval forest, Poland. *Ecography* 16: 47 - 64.
- Jiménez JE, PA Marquet, RG Medel & FM Jaksic, 1991. Comparative ecology of Darwin's fox (*Pseudalopex fulvipes*) in mainland and island settings of southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 63: 177 - 186.
- Jiménez JE, P Feinsinger & FM Jaksic, 1992. Spatiotemporal pattern of an irruption and decline of small mammals in northcentral Chile. *Journal of Mammalogy* 73: 356 - 364.
- Joern A & LR Lawlor, 1980. Food and microhabitat utilization by grasshoppers from arid grasslands: comparisons with neutral models. *Ecology* 61: 591 - 599.
- Johnson WE & WL Franklin, 1991. Feeding and spatial ecology of *Felis geoffroyi* in Southern Patagonia. *Journal of Mammalogy* 72: 815 - 820.
- Johnson KG, W Wei, DG Reid & H Jinchu, 1993. Food Habits of leopards (*Panthera pardus fusea*) in Wolong Reserve, Sichuan, China. *Journal of Mammalogy* 74: 446 - 449.
- Jones ME & LA Barmuta, 1998. Diet overlap and abundance of sympatric dasyurid carnivores: a hypothesis of competition?. *The Journal of Animal Ecology* 67: 410 – 421.

- Karanth KU & ME Sunkist, 1995. Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 64: 439 - 450.
- Kareiva P, 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator prey interactions. *Nature* 326: 38 - 41.
- Kiladiz G & H Diaz, 1989. Global climate anomalies associated with extremes in the Southern-Oscillation. *Journal of Climate* 2: 1069 - 1090.
- Klein BC, 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70: 1715 - 1725.
- Komonen A, R Penttila, M Lindgren & I Hanski. 2000. Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. *Oikos* 90: 119 - 126.
- Korpimäki E & K Norrdahl, 1989. Predation of Tengmalm's owls: numerical responses, functional responses and dampening impact on population fluctuations of microtines. *Oikos* 54: 154 - 164.
- Kravetz F & J Polop, 1983. Comunidades de roedores en agoecosistemas del departamento de Río Cuarto, Córdoba. *Ecosur* 10: 1 - 18.
- Kravetz, FO, G de Villafañe, MP Torres & MJ Piantanida, 1975. Poblaciones de roedores en un campo de trigo. *Physis* 34: 187 - 197.
- Kravetz FO, MC Manjon, M Busch, RE Perchich, P Marconi & MP Torres, 1981. Ecología de *Calomys laucha* (Rodentia, Cricetidae) en el Departamento de Río Cuarto (Córdoba). I. Dinámica de poblaciones. *Ecología Austral* 6: 15 - 22.
- Kruess A & T Tschardtke, 1994. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science* 264: 1581 - 1584.
- Kunkel KE, TK Ruth, DH Pletscher & MG Hornocker, 1999. Winter prey selection by wolves and cougar in and near glacier National park, Montana. *Journal of Wildlife Management* 63 (3): 901 - 910.
- Kushlan JA, 1976. Wading bird predation in a seasonally fluctuating pond. *The Auk* 93: 464 - 476.
- Lack D, 1946. Competition for food by birds of prey. *Journal of Animal Ecology* 15: 123 - 129.
- Lancia RA, JD Nichols & KH Pollock, 1994. Estimating the number of animals in wildlife populations. Pp. 215-253. En: *Research and Management Techniques for Wildlife and Habitats* (Bookhout, T.A., ed.). The Wildlife Society, Bethesda, MD, 740 pp.
- Lawton JH, 1994. Population dynamic principles. *Philosophic Transactions of the Royal Society of London Series B* 344: 61 - 68.

- Lawton JH, 1995. Population dynamic principles. En: Lawton JH & May RM (eds.), *Extinction rates*. Oxford University Press. Oxford, pp 147 - 163.
- Leirs H, R Verhagen, W Verheyen, P Mwanjabe, & T Mbise, 1996. Forecasting rodent outbreaks in Africa: an ecological basis for *Mastomys* control in Tanzania. *Journal of Applied Ecology* 33: 937 - 943.
- Lemieux JP & S Lindgren, 1999. A pitfall trap for large-scale trapping of Carabidae: Comparison against conventional design, using two different preservatives. *Pedobiologia* 43: 245 - 253.
- Levins R, 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Lima M, PA Marquet & FM Jaksic, 1999a. El Niño events, precipitation patterns, and rodent outbreaks are statistically associated in semi-arid Chile. *Ecography* 22: 213 - 218.
- Lima M, JE Keymer & FM Jaksic, 1999b. ENSO-driven rainfall variability and delayed density dependence cause rodent outbreaks in western South America: linking demography and population dynamics. *American Naturalist* 153: 476 - 491.
- Lima M, R Julliard, NC Stenseth & FM Jaksic, 2001. Demographic dynamics of a neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): feedback structure, predation and climate. *Journal of Animal Ecology* 70: 761 - 775.
- Lima M, C Nils, NC Stenseth & FM Jaksic, 2002a. Food web structure and climate effects on the dynamics of small mammals and owls in semi-arid Chile. *Ecology Letters* 5: 273 - 284.
- Lima M, NC Stenseth & FM Jaksic, 2002b. Population dynamics of a South American rodent: seasonal structure interacting with climate, density dependence and predator effects. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 2579 - 2586.
- Litvaitis JA, JA Sherburne & JA Bissonette, 1985. A comparison of methods used to examine snowshoe hare habitat use. *Journal of Wildlife Management* 49: 693 - 695.
- Litvaitis JA, K Titus & EM Anderson, 1994. Measuring vertebrate use of terrestrial habitat and foods. En: Th. A. Bookhout (ed.) *Research and Management techniques for wildlife and habitats*. The wildlife society, Bethesda Maryland, 740 pp.
- Lozada M, N Guthmann & N Baccala, 2000. Microhabitat selection of five sigmodontine rodents in a forest steppe transition zone in Northwestern Patagonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 35: 85 - 90.

- Lucero OA & D Rozas, 2002. Characteristics of aggregation of daily rainfall in a middle-latitudes region during a climate variability in annual rainfall amount. *Atmospheric Research* 61: 35 - 48.
- Luff M, 1982. Population dynamics of Carabidae. *Annals of applied Biology* 191: 164 - 170.
- MacArthur RH & ER Pianka, 1966. On Optimal use of a Patchy Environment. *American Naturalist* 100: 603 - 609.
- MacNally R, AF Bennett & G Horrocks, 2000. Forecasting the impacts of habitat fragmentation. Evaluation of species-specific predictions of the impact of habitat fragmentation on birds in the box-ironbark forests of central Victoria, Australia. *Biological Conservation* 95: 7 - 29.
- Malizia AI, 1984. Dinámica de población, selección de hábitat y otros aspectos bioecológicos en una comunidad de micromamíferos, en el Partido de Mar Chiquita, Pcia. de Buenos Aires. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de Mar del Plata, 65 pp.
- Malizia AI, D Antinuchi & AI Vasallo, 2001. Aspectos ecológicos de la comunidad de roedores de la reserva de Mar Chiquita con énfasis en el roedor subterráneo *Ctenomys talarum*. En: OO Iribarne (ed.), *Reserva de Biósfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina, pp. 287 - 301.
- Manfredi C, M Lucherini, AD Canepuccia & EB Casanave 2004. Geographical Variation in the diet of Geoffroy's Cat (*Oncifelis Geoffroyi*) in Pampas Grassland of Argentina. *Journal of Mammalogy*, 85: 1111 – 1115.
- Manly BFJ, 1998. Randomization, Bootstrap and Monte Carlo methods in biology. Second Edition. Chapman and Hall, Boundary Row, London, UK.
- Martínez DR, JR Rau & FM Jaksic, 1993a. Respuesta numérica y selectividad dietaria de zorros (*Pseudalopex spp.*) ante una reducción de sus presas en el norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 195 - 202.
- Martínez DR, JR Rau, RE Murua & MS Tilleria, 1993b. Depredación selectiva de roedores por zorros chillas (*Pseudalopex griseus*) en la pluviselva valdiviana, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 419 - 426.
- Martínez MM, 1993. Las aves y la limnología. En: A. Boltovskoy and H. López (eds.). *Conferencias de Limnología*. Instituto de Limnología "Dr. R.A. Ringuelet". La Plata, Argentina, pp. 127 - 142.
- M'Closkey RT, 1976. Community structure in sympatric rodents. *Ecology* 57: 728 - 739.

- McNab BK, 1986. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecological Monographs* 56: 1 - 19.
- Merritt JF, M Lima & F Bozinovic, 2001 Seasonal regulation in fluctuating small mammal populations: feedback structure and climate. *Oikos* 94: 505 - 514.
- Meserve PL & E Le Boulengé, 1987. Population dynamics and ecology of small mammals in the northern Chilean semi-arid region. *Fieldiana Zool.* NS 39: 413 - 431.
- Meserve PL, JR Gutiérrez, JA Yunger, LC Contreras & FM Jaksic, 1996. Role of biotic interactions in a small mammal assemblage in semiarid Chile. *Ecology* 77: 133 - 148.
- Meserve PL, WB Milstead, JR Gutiérrez & FM Jaksic, 1999. The interplay of biotic and abiotic factors in a semiarid Chilean mammal assemblage: results of a long-term experiment. *Oikos* 85: 364 - 372.
- Mills JN, BA Ellis, KT McKee, JI Maiztegui & JE Childs, 1991. Habitat associations and relative densities of rodent populations in cultivated areas of Central Argentina. *Journal of Mammalogy* 72: 470 - 479.
- Morris DW, 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68: 362 - 369.
- Morris DW, 1988. Habitat-dependent population and community structure. *Evolutionary Ecology* 2: 253 - 269.
- Morris DW, 1990. Temporal variation, habitat selection and community structure. *Oikos* 59: 303 - 312.
- Morris DW, 1996. Temporal and spatial population dynamics among patches connected by habitat selection. *Oikos* 75: 207 - 219.
- Murdoch WW, 1969. Switching in generalist predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs* 39: 335 - 354.
- Murúa R, LA González & M Lima, 2003. Second-order feedback and climatic effects determine the dynamics of a small rodent population in a temperate forest of South America. *Population Ecology* 45: 19 - 24.
- Myers JP, RIG Morrison, PZ Antas, BA Harrington, TE Lovejoy, M Salaberry, SE Senner & A Tarak, 1987. Conservation strategy for migratory species. *American Scientist* 75: 18 - 26.
- Narosky T & Di A Giacomo, 1993. *Las aves de la provincia de Buenos Aires: Distribución y Estatus*. Asociación Ornitológica del Plata. Vázquez Mazzini (eds.), Buenos Aires.
- Neter J, W Wassermann & MH Kutner, 1990. *Applied Linear Statistical Models: Regression, Analysis of Variance, and Experimental Designs (Third Edition)*. Homewood, Illinois Irwin.

- Niemela J, 2000. The search for common anthropogenic impacts on biodiversity: a global network. *Journal of Insect Conservation* 4: 3 - 9.
- Niemela J, Halme, E., Haila, Y. 1990. Balancing sampling effort in pitfall trapping of carabid beetles. *Entomologica Fennica* 1: 233 - 238.
- Norrdahl K, 1995. Population cycles in northern small mammals. *Biological Reviews* 70 : 621 - 637.
- Noss RF, 1999. Assessing and monitoring forest biodiversity: a suggested framework and indicators. *For. Ecol. Manag.* 115: 135 - 146.
- Noss RF & B Csuti, 1997. Habitat fragmentation. En: Meffe, GK, Carroll CR (eds.), *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associated, Sunderland, pp. 269-304.
- Novaro AJ, MC Funes & RS Walker, 2000. Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biological Conservation* 92: 25 - 33.
- Nudds TD, 1983. Niche dynamics and organization of waterfowl guilds in variable environments. *Ecology* 64: 319 - 330.
- O'Donoghue M, S Boutin, CJ Krebs & EJ Hofer, 1997. Numerical responses of coyotes and link to the snowshoe hare cycle. *Oikos* 80: 150 - 162.
- Obrtel R, 1971. Number of pitfall traps in relation to the structure of the catch of soil surface Coleoptera. *Acta entomologica Bohemoslovaca* 68: 300 - 309.
- Olivier S, AM Escofet, P Penchaszadeh & J Orensanz, 1972. Estudios ecológicos de la región estuarial de Mar Chiquita (Bs. As., Argentina). Las comunidades bentónicas. *Anales Sociedad Científica Argentina* 193: 237 - 262.
- Orr CD & DG Dodds, 1982 Snowshoe here habitat preferences in Nova Scotia Spruce..... fprests. *Wildlife Society Bulletin* 10: 147 - 150.
- Otis D, KP Burnham, GC White & DR Anderson, 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographies* 62: 1 - 135.
- Palomo G, O Iribarne & MM Martínez, 1999. The effect of migratory seabird guano on soft-bottom community of a SW Atlantic coastal lagoon. *Bulletin of Marine Sciences* 65: 119 - 128.
- Parker M & R Mac Nally, 2002. Habitat loss and the habitat fragmentation threshold: an experimental evaluation of impacts on richness and total abundances using grassland invertebrates. *Biological Conservation* 105: 217 - 229.
- Patterson BD, 1984. Mammalian extinction and biogeography in the southern Rocky Mountains. En: MH Nitecki (ed.) *Extinctions*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 247 - 293.

- Pearson O, S Martin & J Bellati, 1984. Demography and reproduction of the silky desert mouse (*Eligmodontia*) in Argentina. *Fieldiana Zoology* ns 39: 433 - 446.
- Pianka ER, 1973. The structure of lizards communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53 - 74.
- Pianka ER, 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceeding of the National Academy of Science* 71: 2141 - 2145.
- Pianka ER, 1980. Guild structure in desert lizards. *Oikos* 35: 194 - 201.
- Pimm SL, 1991. *The Balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Plummer N, MJ Salinger, N Nicholls, R Suppiah, KJ Hennessy, RM Leighton, B Trewin, CM Page & JM Lough, 1999. Changes in climate extremes over the Australian region and New Zealand during the twentieth century. *Climatic Change* 42: 183 - 202.
- Post E & NC Stenseth, 1999. Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology* 80: 1322 - 1339.
- Poysa J, 1983. Resource utilization pattern and guild structure in a waterfowl community. *Oikos* 40: 295 - 307.
- Raitt R & S Pimm, 1976. Dynamics of birds communities in the Chihuahuan Desert, New Mexico. *Condor* 78: 427 - 442.
- Redford KH & JF Eisenberg, 1992. *Mammals of the Neotropics: The Southern cone (vol. 2)*. University of Chicago Press, Chicago, USA, 430 pp.
- Redpath SM, 1995. Habitat fragmentation and the individual: tawny owls *Strix aluco* in woodland patches. *Journal of Animal Ecology* 64: 652 - 661.
- Reig O A, 1964. Roedores y marsupiales del partido de General Pueyrredón y regiones adyacentes (provincia de Buenos Aires, Argentina). *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata* 6: 203 - 224.
- Reig OA, 1965. Datos sobre la comunidad de pequeños mamíferos de la región costera del partido de General Pueyrredón y de los partidos limítrofes (prov. de Buenos Aires, Argentina). *Physis* 69: 205 - 211.
- Reta R, P Martos, GME Perillo, MC Piccolo & A Ferrante, 2001. Características hidrográficas del estuario de la laguna Mar Chiquita. En: OO Iribarne (ed.), *Reserva de Biósfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina, pp. 31 - 52.

- Reynolds JC & NJ Aebischer, 1991. Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis: a critique, with recommendations, based on a study of the Fox *Vulpes vulpes*. *Mammal Review* 21: 97 - 122.
- Ribera I & G Foster, 1997. El uso de artrópodos como indicadores biológicos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 20: 265 - 276.
- Ropelewski CF & MS Halpert, 1996. Quantifying Southern Oscillation-precipitation relationships. *Journal of Climate* 9: 1043 - 1059.
- Rosenblatt DL, EJ Heske, SL Nelson, DH Barber, MA Miller & B MacAllister, 1999. Forest fragments in east-central Illinois: Islands or habitat patches for mammals? *American Midland Naturalist* 141: 115 - 123.
- Rosenzweig ML & Z Abramsky, 1985. Detecting density- dependent habitat selection. *American Naturalist* 126: 405 - 417.
- Rosenzweig ML & Z Abramsky, 1986. Centrifugal community organization. *Oikos* 46: 339 - 348.
- Rosenzweig ML, 1981. A theory of habitat selection. *Ecology* 62: 327 - 335.
- Ross ST, WJ Matthews & AA Echelle, 1985. Persistence of stream fish assemblages: effects of environmental change. *American Naturalist*: 126: 24 - 40.
- Roth RR, 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57: 773 - 782.
- Salvador AS, 1988. Datos de peso de aves Argentinas. *Hornero* 13: 78 - 83.
- Salvador AS, 1990. Datos de peso de aves Argentinas. 2. *Hornero* 13: 169 - 171.
- Schoener TW, 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 369 - 404.
- Schoener TW, 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27 - 39.
- Schoener TW, 1977. Competition and the niche. En: Gans C & DW Tinkle (eds.). *Biology of the reptilian*. Volume 7. Academic Press, London, pp. 35 - 136.
- Schoener TW, 1982. The controversy over interspecific competition. *American Scientist* 70: 586 - 595.
- Schwindt E, OO Iribarne & FI Isla, 2004. Physical effects of an invading reef-building polychaete on an Argentinean estuarine environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 59: 109 - 120.
- Scott WA & R Anderson, 2003. Temporal and spatial variation in carabid assemblages from the United Kingdom Environmental Change Network. *Biological Conservation* 110: 197 - 210.

- Seber GAF, 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters*. Macmillan Publishing Co., New York.
- Shannon CE, 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal* 27: 379 - 423 y 623 - 653.
- Söderström B & T Pärt, 2000. Influence of landscape scale on farmland birds breeding in semi-natural pastures. *Conservation Biology* 14: 522 - 533.
- Sokal RR & FJ Rohlf, 1995. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*, 3rd eds. WH Freeman & Co, New York, USA.
- Solomon ME, 1949. The natural control of animal population. *Journal of Animal Ecology* 18: 1 - 35.
- Soriano A, RJC León, OE Sala, RS Lavado, VA Deregibus, MA Cauhepé, OA Scaglia, CA Velázquez & JH Lemcoff, 1991. Río de La Plata grasslands. En: RT Coupland (ed.), *Natural grasslands: Introduction and Western Hemisphere*. Ecosystems of the world. Elsevier, Amsterdam, London, New York & Tokio, pp. 367 - 407.
- Steinmann AR, JW Priotto, MC Provensal & JJ Polop, 1997. Odor incidence in the capture of wild rodents in Argentina. *Mastozoología Neotropical* 4: 17 - 24.
- Stenseth NC, 1999. Population cycles in voles and lemmings: density-dependence and phase dependence in a stochastic word. *Oikos* 87: 427 - 461.
- Stenseth NC, A Mysterud, G Ottersen, JW Hurrell, KS Chan & M Lima, 2002. Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science* 297: 1292 - 1296.
- Stenseth NC, KS Chan, H Tong, R Boonstra, S Boutin, C Krebs, E Post, M O'Donoghue, NG Yoccoz, MC Forchhammer & JW Hurrell, 1999. Common dynamic structure of Canada lynx populations within three climatic regions. *Science*, 285: 1071 - 1073.
- Stephens DW & JR Krebs, 1987. *Foraging theory*. Princeton University. Press. Princeton, New Jersey.
- Stutz S, 2001. Vegetación del área de la Laguna Mar Chiquita. En: OO Iribarne (ed.), *Reserva de Biósfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín. Mar del Plata, Argentina, pp. 75 - 78.
- Suppiah R & K Hennessy, 1998. Trends in total rainfall, heavy rain events and number of dry days in Australia, 1910–1990. *International Journal of Climatology* 10: 1141 - 1164.
- Taylor RJ, 1984. *Predation*. New York: Chapman & Hall
- Thomas CD, 2000. Dispersal and extinction in fragment landscape. *Proceedings of Royal Society London B* 267: 139 - 146.

- Thompsons ID, IJ Davidson, S O'Donnell & F Brazeau, 1989. Use of track transects to measure the relative occurrence of some boreal mammals in Uncut and regenerating stands. *Canadian Journal of Zoology* 67: 1816 – 1823.
- Tjernberg M, K Johnsson & SG Nilsson, 1993. Density variation and breeding success of the black woodpecker *Dryocopus martius* in relation to forest fragmentation. *Ornis Fennica* 70: 155 - 162.
- Tscharntke T, I Steffan-Dewenter, A Kruess, & C Thies, 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research* 17: 229 - 239.
- Turin H, K Alders, PJ denBoer, S vanEssen, TH Heijerman, W Laane & E Peterman, 1991. Ecological characterization of carabid species (Coleoptera, Carabidae). En: *The Netherlands from thirty years of pitfall sampling*. Tijdschrift vor Entomologie 134: 279 - 304.
- Usher MB, 1986. Wildlife conservation evaluation: attributes, criteria and values. En: *Wildlife conservation evaluation*, MB Usher (ed.). Chapman & Hall, London.
- Van Home B & A Bader, 1990. Diet of nestling winter wrens in relationship to food availability. *Condor* 92: 413 - 420.
- Van Valkenburgh B & RK Wayne, 1994. Shape divergence associated with size convergence in sympatric East African jackals. *Ecology* 75: 1567 - 1581.
- Varela C & E Bucher, 1996. Frugivoría y dispersión de semillas por el "zorro pampa" (*Pseudalopex gymnocercus*) en el Chaco Semiárido de Argentina. XI Jornadas Argentinas de Mastozoología, San Luis, 13 al 15 de noviembre de 1996.
- Vervoorst F, 1967. La vegetación de la República Argentina VII. Las comunidades vegetales de la depresión del Salado. *Serie fitogeográfica* 7. INTA. Bs.As, Argentina.
- Viglizzo EF, ZE Roberto, MC Filippin & AJ Pordomingo, 1995. Climate variability and agroecological change in the Central Pampas of Argentina Agriculture. *Ecosystems and Environment* 55: 7 - 16.
- Viglizzo EF, ZE Roberto, F Lortora, E Lopez Gay & J Bernardos, 1997. Climate and land-use change in field-crop ecosystems of Argentina Agriculture. *Ecosystems and Environment* 66: 61 - 70.
- Vilina YA & H Cofre, 2000. "El Niño" effects on the abundance and habitat association patterns of four grebes species in Chilean wetlands. *Waterbirds* 23: 95 - 101.
- Vuillermoz P, A Sapoznikow, A Vila, A Novaro, 1999. Dieta Estacional del Gato Montés y Zorro Pampeano en la Reserva de Vida Silvestre "Campos del Tuyú". XIX Reunión Argentina de Ecología. Tucumán, Rep. Argentina.

- Walter H, 1967. Das Pampa Problem in vergleichend ökologischer Betrachtung und seine Lösung. *Erdkunde* 21: 181 - 203.
- Walther GR, E Post, P Convey, A Menzel, C Parmesan, TJC Beebee, JM Fromentin, O Hoegh-Guldberg & F Bairlein, 2002. Ecological Responses to Recent Climate Change. *Nature* 416: 389 - 395.
- Warren MS, JK Hill, JA Thomas, J Asher, R Fox, B Huntley, DB Roy, MG Telfer, S Jeffcoate, P Harding, G Jeffcoate, SG Willis, JN Greatorex-Davies, D Moss & CD Thomas, 2001. Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* 414: 65 - 69.
- Webb NR & PJ Hopkins, 1984. Invertebrate diversity on fragmented Calluna heathland. *Journal of Applied Ecology* 21: 921 - 933.
- White GC, DR Anderson, KP Burnham, & DL Otis, 1982. *Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations*. Report. Los Alamos: Los Alamos National Laboratory, 235 pp.
- Wiens JA, 1974. Habitat heterogeneity and avian community structure In North America grasslands. *The American Midland Naturalist* 91: 195 - 213.
- Wiens JA, 1977. On competition and variable environments. *American Scientist*, 65: 590-597.
- Wiens JA, 1981. Single-sample of communities: are the revealed patterns real? *American Naturalist* 117: 90 - 98
- Wiens JA, 1989. *The ecology of bird communities. I. Foundations and patterns*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wiens JA, 1993. Fat times, lean times and competition among predators. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 348 - 349.
- Williams D & A Liebhold, 2002. Climate change and the outbreak range of two North American bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology* 4: 87 - 89.
- Winemiller KO & ER Pianka, 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60: 27 - 55.
- Yahner RH, 1988. Changes in wildlife communities near edges. *Conservation Biology* 2: 333 - 339.
- Zuleta GA, FO Kravetz, M Busch & RE Percich, 1988. Dinámica poblacional del ratón de pastizal pampeano (*Akodon azarae*), en ecosistemas agrarios de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 231 - 244.