



SELECCIÓN DE PRESAS DE *Thylamys bruchi* (MARSUPIALIA, DIDELPHIDAE) EN EL DESIERTO DEL MONTE CENTRAL, ARGENTINA.

Rosarito Sánchez Dómina¹, María A. Dacar²,
Florencia Fernández Campón^{1,3} y M. Soledad Albanese²

¹Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina.

[Correspondencia: Rosarito Sánchez Dómina <rosarito.sd@gmail.com>]

²Grupo de Investigaciones de la Biodiversidad (GiB), IADIZA, CCT Mendoza CONICET, Mendoza, Argentina.

³Laboratorio de Entomología, IADIZA, CCT Mendoza CONICET, Mendoza, Argentina.

RESUMEN. *Thylamys bruchi* es un pequeño marsupial endémico de Argentina que habita el Desierto del Monte, es una especie nocturna y escansorial (i.e. utiliza estrato terrestre y arbóreo). Su dieta es omnívora con tendencia a la insectivoría, independientemente de las fluctuaciones en la disponibilidad de alimento. Este estudio tiene por objetivo evaluar la estrategia alimentaria de *T. bruchi* analizando estacionalmente la selección de presas y la amplitud de nicho trófico. El trabajo se realizó en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Mendoza durante las estaciones húmeda y seca de 2014 y 2016. Este estudio se centró en conocer la composición de artrópodos de la dieta y para ello se analizó su consumo y su disponibilidad en el ambiente en las distintas estaciones. La dieta de esta especie presentó poca variabilidad estacional con una composición de 70% artrópodos y 30% material vegetal. Se identificaron ocho órdenes y una familia de artrópodos, siendo Lepidoptera el más consumido. *T. bruchi* seleccionó lepidópteros (adultos y larvas) y ortópteros en todas las estaciones. La amplitud de nicho fue mayor en épocas de menor disponibilidad de presas y menor cuando la abundancia fue mayor. Si bien *T. bruchi* presenta una estrategia alimentaria generalista, frente a los cambios estacionales en las presas, incorpora la mayoría de los ítems disponibles y modifica parcialmente la composición de su dieta al aprovechar ítems más abundantes. Esta flexibilidad y el consumo de ítems alimentarios con mucha energía como los artrópodos permitiría que *T. bruchi* sobreviva en ambientes poco favorables como los desiertos.

ABSTRACT. *Prey selection of Thylamys bruchi (Marsupialia, Didelphidae) in Central Monte Desert, Argentina.* *Thylamys bruchi* is a small and endemic marsupial from Argentina which inhabits the Monte Desert. It presents nocturnal and scansorial habits (i.e. uses terrestrial and arboreal strata) and its diet is omnivorous with a tendency to insectivory, regardless of the fluctuations in food's availability. The aim of this study was to evaluate the feeding strategy of *T. bruchi* seasonally, analyzing the selection of prey and the trophic niche breadth. Fieldwork was carried out at the Ñacuñan Man and Biosphere Reserve, Mendoza, during the wet and dry season of 2014 and 2016. This study focused on assessing the composition of arthropods in the diet. For this purpose, we measured prey consumption and their availability in the environment in the different seasons. *T. bruchi*'s diet presented little seasonal variability, with 70% arthropods and 30% plant material. Eight orders and one family of arthropods were identified, with Lepidoptera being the most consumed item. *T. bruchi* selected Lepidoptera (adults and larvae) and Orthoptera in all seasons. Trophic niche breadth was greater in seasons with less prey availability and narrower when their abundance was greater. Although *T. bruchi* presents a generalist feeding strategy, in face of seasonal changes in prey abundance, it incorporates most of the available items and partially modifies the composition of its diet by exploiting more abundant items. This flexibility and the consumption of high energy food items such as arthropods may allow *T. bruchi* to survive in unfavorable and changing environments like deserts.

Palabras clave: desierto, nicho trófico, selección de presas, *Thylamys bruchi*.

Key words: desert, prey selection, trophic niche, *Thylamys bruchi*.

INTRODUCCIÓN

La dieta es uno de los aspectos más importantes al estudiar la ecología de una especie animal, ya que refleja su relación con el ambiente y la manera en que son utilizados los recursos alimentarios (Johnson 1980; Carvalho et al. 2009). Estos estudios son necesarios para entender los procesos ecológicos en los que la especie está involucrada, tal como su dinámica poblacional y la interacción con otras especies dentro de las comunidades, así como su rol en el ecosistema (Carvalho et al. 2009). En el caso de los marsupiales de la familia Didelphidae, se han realizado numerosos estudios sobre la estrategia alimentaria de especies que habitan ambientes tropicales de Sudamérica (Cáceres et al. 2002; Leiner & Silva 2007; Martins et al. 2006; Carvalho et al. 2009; Lessa & Geisse 2014; Melo et al. 2018; entre otros). Sin embargo, son pocos los realizados en ambientes áridos para este grupo de mamíferos (Albanese et al. 2012; Zapata et al. 2013).

A diferencia de los ambientes tropicales, en las zonas áridas la disponibilidad de recursos alimentarios es muy cambiante, esto puede implicar un gran desafío energético para los marsupiales que las habitan. La omnivoría es una estrategia alimentaria que resulta ventajosa para las especies que habitan estas regiones ya que los individuos pueden utilizar diferentes recursos, tanto animales como vegetales, cuando éstos son escasos en el ambiente (Meserve 1981; Polis 1991; Campos et al. 2001). Esta flexibilidad también puede verse reflejada en la amplitud del nicho trófico y en el comportamiento de forrajeo de una especie, es decir, en la selección o no de determinadas presas. Las zonas áridas se caracterizan por presentar estaciones con mayor y menor disponibilidad de recursos, las que se encuentran determinadas principalmente por las precipitaciones (Ojeda et al. 1998). Por lo tanto, se esperaría que en épocas favorables con mayor abundancia de recursos, los individuos tengan un nicho más estrecho y un comportamiento selectivo al incorporar ciertos ítems (de mayor calidad) en mayores proporciones que aquellos disponibles. Por otro lado, en épocas desfavorables con pocos recursos, se esperaría que la amplitud del nicho aumente al incorporar más ítems en la dieta, y que los individuos se comporten como oportunistas al consumir los ítems de acuerdo

a la disponibilidad en el ambiente (Schoener 1971; Pianka 1981; Jaksic 1989; Jaksic & Marone 2007).

Los representantes del género *Thylamys* son unos de los pocos marsupiales que habitan las zonas áridas de Sudamérica (Mares et al. 1985). *Thylamys bruchi* o marmosa del Chaco Seco (Teta 2018; Albanese & Martin 2019) es una especie endémica de Argentina que habita en la región centro-oeste de este país, a lo largo de las provincias de Tucumán, Catamarca, San Luis, San Juan y Mendoza, en las ecorregiones de Chaco Seco y Monte de llanuras y Meseta (Albanese & Martin 2019).

Thylamys bruchi presenta hábitos nocturnos, es una especie escansorial (i.e. utiliza estrato terrestre y arbóreo) y se la encuentra en diversos hábitats como jarillales (principalmente de *Larrea cuneifolia*), bosques abiertos de *Prosopis flexuosa* y en zonas más abiertas como médanos (Albanese 2010; Albanese et al. 2011; Albanese & Ojeda 2012). Esta especie ha sido caracterizada como semélpara, es decir que presenta un único evento reproductivo en su vida (Albanese et al. [en prensa](#)). Por otro lado, al igual que otras especies del género *Thylamys* puede almacenar grasa en su cola; además, no depende del agua libre y tiene una alta capacidad de concentrar la orina. Estas características son de suma importancia para la supervivencia en zonas áridas (Diaz et al. 2001). En particular, la población de *Thylamys bruchi* de la Reserva de Biósfera Ñacuñán en Mendoza ha sido estudiada por más de 10 años investigando su ecología poblacional, selección de hábitat (Albanese 2010; Albanese & Ojeda 2012; Albanese et al. [en prensa](#)) y su estrategia alimentaria (Albanese et al. 2012).

En relación a su dieta, se encontró que esta especie se alimenta principalmente de artrópodos, representando aproximadamente el 70%, el 30% restante está compuesto por plantas (Albanese 2010; Albanese et al. 2012). Se ha observado que *T. bruchi* posee una dieta conservada manteniendo estas proporciones constantes a lo largo del año, a pesar de la variabilidad y estacionalidad del hábitat que ocupa (Albanese et al. 2012). En cuanto al contenido vegetal de la dieta, *T. bruchi* es una de las pocas especies de marsupiales sudamericanos que incorpora principalmente hojas de *Prosopis flexuosa* y que, además, las selecciona. (Albanese 2010; Albanese et al. 2012; Sánchez Dómina 2018). Sin embargo, dado que el principal

recurso alimentario de *T. bruchi* son los artrópodos (70% de su dieta) y que la diversidad y abundancia de los mismos presenta cambios estacionales (Roig-Juñent et al. 2001; Lagos 2003), la disponibilidad de presas no sería constante a lo largo del año. En base a esto, es interesante examinar las estrategias que *T. bruchi* utiliza para mantener el porcentaje de artrópodos en su dieta, a pesar de estas fluctuaciones.

Hasta la fecha no existe un estudio en esta especie que compare simultáneamente la disponibilidad de presas (artrópodos) y el consumo que hace de las mismas. Por otro lado, a pesar de que se ha descrito en detalle la composición vegetal de la dieta (Albanese 2010; Albanese et al. 2012), aún no se han identificado los grupos de artrópodos de los que esta especie se alimenta a lo largo del año. Por ello, este estudio se centra en conocer la composición de presas de la dieta y tiene por objetivo evaluar la estrategia alimentaria de *Thylamys bruchi* analizando estacionalmente la selección de dieta y la amplitud de nicho trófico. Para esta especie, se espera que el consumo constante de artrópodos durante el año sea logrado mediante el consumo de distintos grupos en función de la disponibilidad en el ambiente y modificando tanto su amplitud de nicho trófico como su comportamiento de forrajeo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Reserva de Biósfera Ñacuñán (34°03'S, 67°58'O), departamento de Santa Rosa, provincia de Mendoza, Argentina. Esta reserva está localizada en la región central del desierto del Monte y presenta una superficie de 12 300 hectáreas (Ojeda et al. 1998). El clima es semi-árido y fuertemente estacional. Las precipitaciones varían a lo largo del año, siendo máximas de noviembre a abril (media de la estación húmeda: 266.5 mm) y mínimas de mayo a octubre (media de la estación seca: 77.8 mm). La temperatura media anual varía entre los 10°C y los 26°C. Durante el verano las temperaturas máximas pueden superar los 40°C, mientras que en invierno las mínimas llegan a valores menores a 0°C. (Ojeda et al. 1998).

Los últimos registros de precipitación acumulada (2006-2017) de la estación meteorológica ubicada en la Reserva de Biosfera Ñacuñán, mostraron que el año 2016 podría considerarse atípico con respecto a las precipitaciones en relación a los últimos 39 años, con una precipitación anual acumulada de 714.5 mm (Precipitación media anual 1973-2017: 344.27 mm). Además, la precipitación acumulada de la estación húmeda (598 mm) y de la estación seca (210.1 mm) fueron más del doble que la media histórica para cada estación (Período 1973-2017: 266.5 mm para la estación húmeda y 77.8 mm para la estación seca) (https://www.mendoza-conicet.gob.ar/ladyot/red_iadiza/index.htm; Fig. 1).

Obtención de muestras

Para la captura de individuos se realizaron campañas en los años 2014 (febrero, marzo, abril, agosto y diciembre) y 2016 (marzo y julio). Para aumentar el tamaño muestral en el análisis de la composición general de la dieta, se incorporaron muestras obtenidas en campañas previas a este estudio realizadas durante el año 2012 (mayo, junio, agosto y septiembre). Es importante aclarar que durante ese año no se realizaron muestreos de presas. En el año 2014 los trapeos de individuos de *T. bruchi* y de presas coincidieron en los meses de abril y agosto, mientras que en 2016 dichos trapeos coincidieron en tanto en marzo como en julio. En cada campaña, se colocaron 25 trampas tipo Sherman a lo largo de una transecta en seis sitios dentro de la Reserva, es decir, 150 trampas en total. Las trampas permanecieron activas por tres noches consecutivas y fueron cebadas con una mezcla de manzana, avena y manteca de maní, y revisadas todas las mañanas. Todos los individuos de *T. bruchi* capturados fueron pesados, medidos y marcados. Para cada ejemplar, se colectaron todas las heces frescas que se encontraron dentro de la trampa y aquellas defecadas por el animal durante la manipulación. Una vez finalizado el procedimiento, los animales fueron liberados en los respectivos puntos de captura. Las muestras obtenidas fueron extraídas del sitio de estudio con permisos emitidos por la Dirección de Recursos Naturales Renovables de la provincia de Mendoza (Resoluciones N° 465/14 y 1015/16).

Análisis de la dieta

Las heces colectadas fueron almacenadas en alcohol 70% hasta su procesamiento (Dickman & Huang 1988; Trites & Joy 2005). Cada muestra fue colocada en una caja de Petri con agua para disgregarla y separar los fragmentos correspondientes a artrópodos. Mediante una lupa Nikon con aumento 10x-50x se identificaron los órdenes utilizando muestras de referencia (Sánchez Dómina 2018), ejemplares completos y bibliografía (Shiel et al. 1997). Se registró en cada muestra la ocurrencia de los distintos órdenes identificados, por lo que los datos corresponden a un análisis de presencia-ausencia (Aguar & Antonini 2008; Zapata et al. 2013). Por último, se calculó el porcentaje de consumo de cada grupo, esto es el número de ocurrencias de un orden en las muestras en relación al total de ocurrencias de todos los órdenes, multiplicado por 100 (Churchfield et al. 1999).

El bajo número de muestras de heces obtenido para las estaciones secas ($N_{ES\ 2014} = 6$ y $N_{ES\ 2016} = 3$) no permitió realizar inferencias estadísticas, por lo cual se decidió agrupar las muestras de ambas estaciones secas para realizar los análisis posteriores (Disponibilidad de artrópodos, Selección y variación de la dieta y Amplitud de nicho trófico). Esto se sustenta además en que ambas estaciones no presentaron diferencias significativas en relación a las abundancias (disponibilidad) de artrópodos (Test t de Student: $\bar{X}_{ES\ 2014} = 8.81 \pm 5.84$; $\bar{X}_{ES\ 2016} = 8.41 \pm 4.43$; $T = -0.19$; $gl = 22$; $p = 0.85$). Por lo tanto, todos los análisis posteriores fueron realizados comparando estación húmeda 2016 (EH 2016), estación húmeda 2014 (EH 2014) y estación seca (ES = ES 2014+ES 2016).

Disponibilidad de artrópodos

La disponibilidad de artrópodos fue estimada mediante trampas de caída (pitfall) colocadas en cada uno de los seis

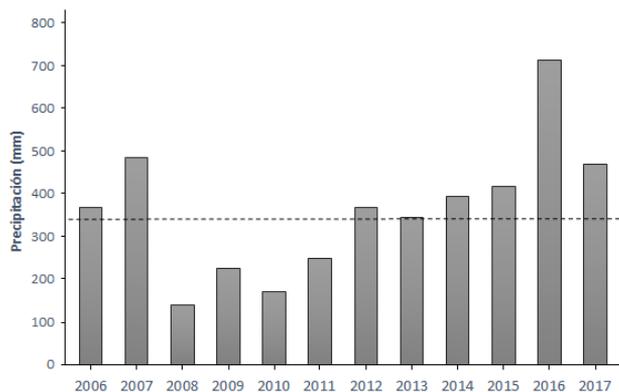


Fig. 1. Precipitación anual acumulada (mm) en la Reserva de Biósfera de Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina. La línea punteada representa la precipitación media acumulada en el periodo 1973-2017 (344.27 mm). Los datos fueron extraídos de la estación meteorológica de la Reserva.

sitios (Millar et al. 2000). Las trampas de caída consistieron en frascos plásticos de 250 ml con agua y una gota de detergente para romper la tensión superficial (Woodcock 2005). Se colocaron ocho trampas por sitio en el año 2014 durante abril (estación húmeda; n = 48) y agosto (estación seca; n = 48) y en el año 2016 se colocaron ocho trampas en cuatro sitios debido a complicaciones logísticas durante marzo (estación húmeda; n = 32) y ocho trampas en los seis sitios durante julio (estación seca; n = 48). Luego de tres noches consecutivas, fueron retiradas, limpiadas y conservadas en alcohol 70%. Las pitfall fueron extraídas del sitio de estudio con permisos emitidos por la Dirección de Recursos Naturales Renovables de la provincia de Mendoza (Resoluciones N° 465/14 y 1015/16).

Los distintos órdenes de artrópodos encontrados fueron identificados siguiendo a Borror et al. (1976). Para cada trampa se contabilizó el número de individuos por orden, se calculó un índice de abundancia total de artrópodos mediante un promedio de las abundancias totales de cada trampa y se estimó el índice de abundancia media de cada orden para cada estación. Sólo fueron tenidos en cuenta aquellos grupos que contenían individuos mayores a los 3 mm por ser considerados presas potenciales para *Thylamys bruchi* (Gray et al. 2016). Si bien fue registrada la presencia de hormigas, su abundancia no fue contabilizada debido a que su comportamiento colonial podría generar un sesgo en la abundancia total de artrópodos (Turner & Foster 2009; Sassi et al. 2016).

Para evaluar diferencias en la disponibilidad total de artrópodos entre estaciones (húmeda y seca) y años (2014 y 2016), con el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2017) se realizó un ANOVA de dos factores (estación y año, interacción estación × año) con comparaciones mediante test de Tukey (Zar 2005). La abundancia total fue previamente transformada a \log_{10} para cumplir con los supuestos de normalidad (Zar 2005).

Selección y variación estacional de la dieta

Para cada estación se estimó el índice de selectividad $w_i = o_i/p_i$ según Manly et al. (2002), donde w_i es el índice de selección para el ítem alimentario i , o_i es la proporción de ítems consumidos que están en la categoría i , y p_i es la proporción de ítems disponibles que están en la categoría i . Para cada categoría de artrópodos, las proporciones de

consumo y de disponibilidad fueron calculadas como el número de ocurrencias de esa categoría dividido el número total de ocurrencias de todas las categorías. Se tuvieron en cuenta todas las categorías consideradas para el análisis de disponibilidad, incluso aquellas que no fueron registradas en la dieta. Cuando una categoría aparecía en la dieta, pero no en el ambiente, se consideró una proporción de disponibilidad mínima de 0.01 a fin de poder realizar los cálculos (Evans et al. 2006).

Para cada índice de selección se construyeron intervalos de confianza del 95% (IC) a partir del error estándar (SE) del índice como:

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

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

Se aplicó la corrección de Bonferroni teniendo en cuenta todas las categorías disponibles, incluidas las que no fueron encontradas en la dieta. Debido a que mientras más intervalos simultáneos sean construidos mayor es la probabilidad de que los mismos no incluyan valores reales de la población, la corrección de Bonferroni ajusta el nivel de confianza para cada intervalo individual, de manera que el nivel de confianza simultáneo resultante sea igual al valor que se ha especificado (Manly et al. 2002). Cuando el IC es mayor que 1, entonces *T. bruchi* selecciona ese ítem. Si el IC es menor que 1, *T. bruchi* evita ese ítem. Por último, si el IC contiene al 1, el ítem es consumido en las mismas proporciones que las disponibles en el ambiente (Manly et al. 2002).

Las diferencias estacionales en el consumo de cada categoría de artrópodos, se analizó mediante una prueba de Chi-cuadrado utilizando las frecuencias de ocurrencias (número de ocurrencias observadas) de cada orden. Para las comparaciones múltiples se aplicó la corrección de Bonferroni con $\alpha/3 = 0.017$. Sólo fueron consideradas aquellas categorías cuyo porcentaje de consumo fuera superior al 5% en al menos una estación, por lo que no se incluyeron escorpiones, solifugos, dípteros y hemípteros únicamente en este análisis.

Amplitud del nicho trófico

Para cada estación, la amplitud del nicho trófico de *Thylamys bruchi* fue calculada mediante el índice de Levins

Tabla 1

Composición de presas en la dieta de *Thylamys bruchi* en la Reserva de Biosfera de Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina.

Ítem alimentario	Porcentaje
Artrópodos (n=49)	
Insecta	
Lepidoptera (adultos)	9.5
Lepidoptera (larvas)	18.9
Coleoptera (adultos)	13.7
Coleoptera (larvas)	4.2
Orthoptera	12.1
Hymenoptera	
Formicidae	12.1
Hemiptera	1.6
Diptera	0.5
Arachnida	
Araneae	12.6
Scorpionida	2.1
Solifugae	1
No identificados	11.6

estandarizado (BA), el cual tiene en cuenta las proporciones de consumo de todas las categorías encontradas en la dieta. Este índice toma valores entre 0 y 1, lo que permite comparar varios índices entre sí (Krebs 2014).

RESULTADOS

Se analizaron muestras de heces de 49 individuos de *Thylamys bruchi* (año 2014 n = 22; año 2016 n = 19; año 2012 n = 8), se encontró que la dieta estaba compuesta por un 70% de artrópodos y un 30% de plantas. Se identificaron ocho órdenes y una familia de artrópodos (Tabla 1). El porcentaje de la dieta con órdenes reconocidos en este estudio fue alto (88.4%). En el caso de los coleópteros y lepidópteros se encontraron fragmentos de individuos adultos y larvas. Las larvas de lepidópteros fueron los ítems más consumidos (18.9%). Otros órdenes importantes fueron los coleópteros adultos (13.7%), los ortópteros (12.1%) y las arañas (12.6%).

Selección y variación estacional de la dieta

En relación a la disponibilidad de artrópodos, se analizaron en total 169 pitfall: 43 de la EH 2014, 31 de la EH 2016, 48 de la ES 2014 y 47 de la ES 2016. La abundancia total de artrópodos en el año 2014 ($F = 11.3$; $gl = 1$; $p = 0.002$) fue significativamente mayor que en el 2016 y, en particular, fue mayor en EH 2014 con respecto al resto de las estaciones ($F = 13.27$; $gl = 1$; $p < 0.001$; Fig. 2). Los órdenes mayores a 3 mm, considerados para evaluar su abundancia y consumo en las distintas estaciones, fueron: coleópteros

(adultos y larvas), ortópteros, lepidópteros (adultos y larvas), escorpiones, arañas, solífugos, hemípteros, homópteros e himenópteros (no Formicidae).

En las tres estaciones analizadas (EH 2014, EH 2016 y ES) se observó selección de al menos una categoría de artrópodos por *T. bruchi*. Los lepidópteros tanto larvas como adultos y los ortópteros fueron seleccionados en las tres estaciones. *Thylamys bruchi* seleccionó además larvas de coleópteros en EH 2016, y coleópteros adultos y escorpiones en ES (Tabla 2; Fig. 3). El resto de las categorías fueron consumidas en función de su disponibilidad en el ambiente. Ni los homópteros ni los himenópteros (no Formicidae) fueron consumidos por *T. bruchi*.

En la Fig. 4 se pueden observar las proporciones de consumo de las categorías de presas consideradas. Cuatro de las siete categorías presentaron una menor proporción de consumo durante la EH 2016 (estación con menor abundancia total de artrópodos). Sólo las arañas (EH 2014-EH 2016: $\chi^2 = 7.12$; $gl = 1$; $p < 0.01$; EH 2016-ES: $\chi^2 = 7.12$; $gl = 1$; $p < 0.01$) y hormigas (EH 2016-ES: $\chi^2 = 11.3$; $gl = 1$; $p < 0.001$) durante la EH 2016, presentaron proporciones de consumo significativamente mayores que en la EH 2014 y/o la ES (Fig. 4). El resto de las categorías no presentaron diferencias significativas entre las estaciones.

Con respecto a la amplitud del nicho trófico de *T. bruchi* se observó que para EH 2014 ($B_A = 0.63$) fue menor a las observadas en EH 2016 ($B_A = 0.73$) y ES ($B_A = 0.7$), ambas estaciones con menor disponibilidad (abundancia) de artrópodos que la observada en la EH 2014 (Fig. 2).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El alto porcentaje de artrópodos (70%) en la dieta de *Thylamys bruchi*, apoya la marcada tendencia hacia la insectivoría en esta especie. Dado que el consumo de material vegetal también es importante (30%), *T. bruchi* no debería ser considerada como una especie estrictamente insectívora sino como omnívora con tendencia a la insectivoría. La dieta de esta especie presenta muy poca variabilidad estacional ya que su composición de contenido vegetal y artrópodos en distintas estaciones (húmeda y seca) y años (2012, 2014 y 2016) no mostró diferencias (Sánchez Dómina 2018; este trabajo). Un patrón similar también fue observado en los primeros estudios ecológicos sobre esta especie (Albanese 2010; Albanese et al. 2012). Esta poca variabilidad también fue observada para los ítems animales consumidos, ya que varios fueron registrados en porcentajes mayores a 10% en todas las estaciones analizadas: coleópteros, lepidópteros adultos y larvas, ortópteros, arañas y hormi-

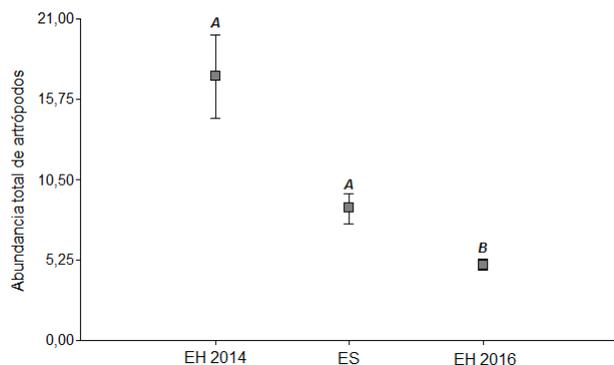


Fig. 2. Abundancia total media de artrópodos \pm error estándar en la estación húmeda 2014 (EH 2014), estación húmeda 2016 (EH 2016) y estación seca 2014 y 2016 (ES), en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina. Las letras diferentes representan diferencias significativas en la abundancia total de artrópodos ($p < 0,05$).

gas. A pesar de la escasa variabilidad en la dieta, la misma refleja la disponibilidad de presas en el ambiente en las distintas estaciones. Es decir que, la principal estrategia que da lugar a un consumo de artrópodos constante durante el año implica el consumo permanente de un conjunto de órdenes, incorporando ocasionalmente otros grupos como dípteros, hemípteros, solífugos y escorpiones según la disponibilidad. Debido que *T. bruchi* explota tanto recursos vegetales como animales a lo largo del año, se puede considerar como una especie omnívora y de hábitos alimentarios generalistas. Esta estrategia resulta favorable en regiones donde la disponibilidad de recursos es muy variable o presenta épocas de escasez a lo largo del año como los desiertos. Esta estrategia se ha observado en marsupiales de la familia Dasyuridae y Peramelidae en desiertos de Australia, en pequeños mamíferos del Desierto del Monte y en *Lestodelphys halli* en la Patagonia argentina (Fisher & Dickman 1993; Campos et al. 2001; Gibson 2001; Zapata et al. 2013; Mason et al. 2015).

El alto grado de insectivoría es común en especies de comadrejas sudamericanas de pequeño tamaño, como otras especies del género *Thylamys*: *T. velutinus* y *T. macrurus* en Brasil y *T. elegans* en Chile (Palma 1997; Silva 2005; Melo et al. 2018). Dentro de la Familia Didelphidae los géneros *Cryptonanus*, *Gracilinanus* y *Marmosops* también incluyen elevadas proporciones de artrópodos en sus dietas, además de presentar una estrategia generalista y variaciones estacionales en sus hábitos alimentarios (Martins et al. 2006; Leiner & Silva 2007; Wilson & Mittermeier 2015). Los pequeños marsupiales australianos que habitan en desiertos son insectívoros y también presentan estrategias generalistas (Fisher & Dickman 1993; Gibson 2001; Mason et al. 2015; Gray et al. 2016). En el caso de *Thylamys bruchi* los artrópodos que consume permitirían satisfacer las necesidades hídricas y nutricionales, ya que esta es-

pecie no depende de la ingesta de agua libre y posee mecanismos eficientes de concentración de orina y eliminación de nitrógeno (Díaz et al. 2001). Es decir que la insectivoría en marsupiales que habitan las zonas áridas del mundo, podría implicar una ventaja en términos energéticos dada la elevada composición de artrópodos que dichas especies consumen (Vieira & Astúa De Moraes 2003).

En general, en las zonas áridas, el aumento de las precipitaciones en la estación húmeda influiría positivamente sobre los distintos niveles tróficos (Noy-Meir 1973; Ostfeld & Keesing 2000; Kelt 2011). Sin embargo, las condiciones ambientales observadas en este estudio, reflejan que esta relación positiva no siempre ocurriría. La marcada disminución en la disponibilidad de artrópodos observada durante la EH 2016, pudo estar relacionada con el notorio aumento de precipitación observado en esta estación, pudiendo provocar la pérdida de hábitat por las inundaciones y/o un posible aumento de microorganismos como hongos o agentes patógenos (Pinheiro et al. 2002; Canepuccia et al. 2009). Estas influencias negativas sobre los recursos alimentarios podrían producir un efecto perjudicial en las poblaciones de algunas especies de pequeños mamíferos. Por ejemplo, esto ha sucedido con poblaciones del género *Dipodomys* en las cuales se observó una disminución en el número de individuos luego de eventos extremos de precipitación (Kelt 2011). Por lo tanto, esta menor abundancia de presas pudo haber implicado un mayor desafío en la búsqueda de alimento para *T. bruchi*. En dicha estación, además de consumir coleópteros, ortópteros y lepidópteros adultos y larvas, como el resto del año, *T. bruchi* incorporó en mayor proporción otros grupos más abundantes como las arañas y las hormigas (Fig. 3 y 4). Estos últimos son un recurso estable y generalmente se encuentran en grandes cantidades por sus hábitos coloniales (Claver & Fowler 1993). Es decir que esta especie,

Tabla 2

Índice de selectividad de Manly (wi) con intervalo de confianza [IC] para presas en la estación húmeda 2014 (EH 2014), estación húmeda 2016 (EH 2016) y estación seca 2014 y 2016 (ES) en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina. Los valores de wi [IC] con asterisco (*) indican selección (cuando [IC]>1). Los guiones representan ausencia del ítem en la dieta.

Artrópodos	Índice de selección wi [IC]		
	EH 2014	EH 2016	ES
Coleptera (adultos)	1.72 [0.6; 2.8]	1.65 [0.2; 3.1]	3.54 [2.2; 4.8]*
Lepidoptera (adultos)	5.02 [3.5; 6.5]*	11.6 [8.5; 14.6]*	3.84 [1.6; 6.1]*
Orthoptera	7.75 [6.22; 9.3]*	9.91 [6.8; 12.9]*	20.8 [18.9; 22.8]*
Lepidoptera (larvas)	1.97 [1.04; 2.9]*	24.8 [21.8; 27.7]*	11.2 [9.6; 12.8]*
Scorpionida	2.15 [-1.3; 5.6]	-	13.4 [9.4; 17.5]*
Araneae	1.07 [-0.7; 2.9]	1.65 [0.6; 2.6]	1.18 [-0.4; 2.8]
Formicidae	0.53 [-0.7; 1.8]	0.77 [-0.05; 1.6]	0.16 [-2.7; 3]
Solífugos	-	1.45 [-2.4; 5.3]	4.16 [0.9; 7.4]
Coleoptera (larvas)	4.3 [0.3; 8.3]	8.26 [5.1; 11.4]*	-
Hemiptera	-	-	1.22 [-1.7; 4.2]
Diptera	0.1 [-2.8; 2.9]	-	-

ante un cambio en la oferta alimentaria, respondería de manera flexible variando los patrones de consumo de las diferentes categorías lo cual se ve reflejado en la amplitud del nicho trófico.

Las teorías de estrategias alimentarias, como la de forrajeo óptimo y la de competencia y nicho, predicen que cuando en el ambiente la disponibilidad de alimento es baja, mayor es el número de ítems que son incorporados en la dieta de cualquier especie. Esto daría lugar a un nicho trófico amplio y a una menor selectividad (Schoener 1971; Pianka 1981). Por otro lado, en situaciones donde la oferta alimentaria es alta el forrajeo es más selectivo y el nicho trófico más estrecho, debido a que las categorías de menor valor energético son evitadas siendo que la probabilidad de encontrar ítems de mejor calidad es mayor (Schoener 1971; Pianka 1981). En coincidencia con lo predicho, en épocas de menor disponibilidad, como la EH 2016 y la ES, el nicho trófico de *T. bruchi* fue más amplio que en la EH 2014 (mayor disponibilidad). Debido a que los artrópodos comprenden el mayor porcentaje de la dieta de la especie, posiblemente cuando la abundancia disminuye necesite recurrir a otros órdenes para compensar la menor disponibilidad de aquellos más importantes. La incorporación de otros órdenes cuando la abundancia de presas en el ambiente disminuye se ha observado en otros marsupiales sudamericanos como *Marmosops paulensis* y *Metachirus nudicatus* (Leiner & Silva 2007; Lessa & Geisse 2014).

Por otro lado, a diferencia de lo que predicen las teorías de estrategias alimentarias de forrajeo

óptimo y nicho, *T. bruchi* seleccionó ítems tanto en estaciones de baja como de alta disponibilidad de recursos. Los lepidópteros, larvas y adultos, y los ortópteros fueron seleccionados en todas las estaciones. En las estaciones con menor disponibilidad de artrópodos, *T. bruchi* seleccionó además las larvas de coleópteros, los coleópteros adultos y los escorpiones. Sin embargo, aunque el consumo de lepidópteros es importante, la selección observada en este estudio podría presentar un sesgo, ya que la técnica utilizada para medir disponibilidad (trampas de caída) no es el mejor método de muestreo para este grupo de artrópodos por ser voladores. Futuros estudios focalizados en grupos de artrópodos voladores permitirían confirmar o esclarecer los patrones de selección encontrados.

La selección en la dieta de una especie no está únicamente determinada por la disponibilidad, sino que otros factores pueden influir como: el valor nutricional de cada ítem, la facilidad de captura y manipulación, la palatabilidad, las demandas energéticas de la época, o bien requerimientos de agua, aminoácidos esenciales, vitaminas y minerales. Esto se ha reflejado por ejemplo, en la poca variación altitudinal de la calidad de la dieta en el roedor *Phyllotis xanthopygus*, a pesar de la diferencia altitudinal en la oferta alimentaria; también en los cambios en la selección de dieta del marsupial *Gracilinanus agilis* según el sexo y el estado reproductivo de hembras, lo cual influye en los requerimientos energéticos; o bien en el caso de walabíes (*Wallabia bicolor*) que seleccionan plantas tanto por su disponibilidad como

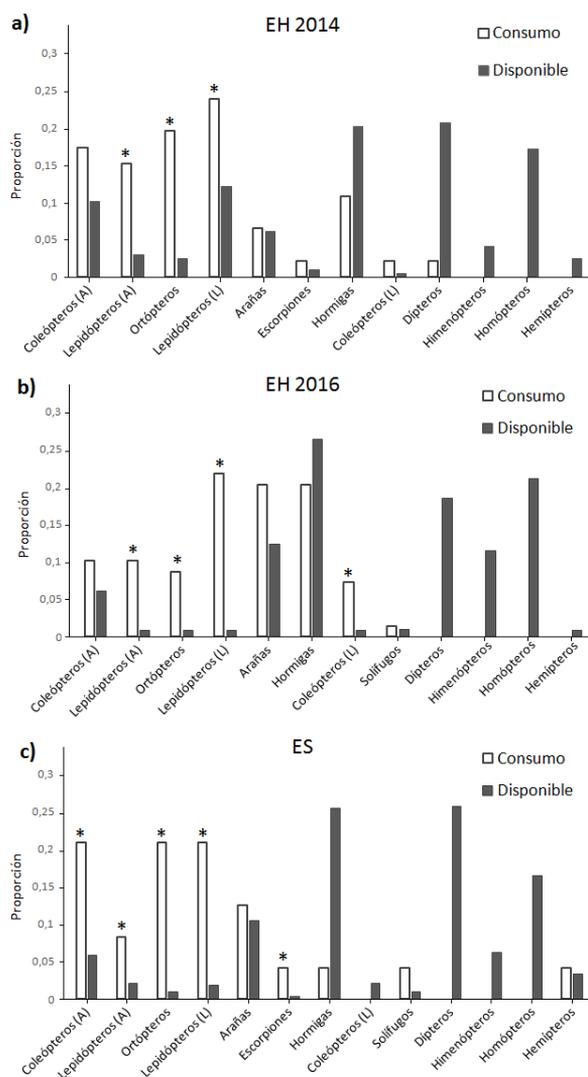
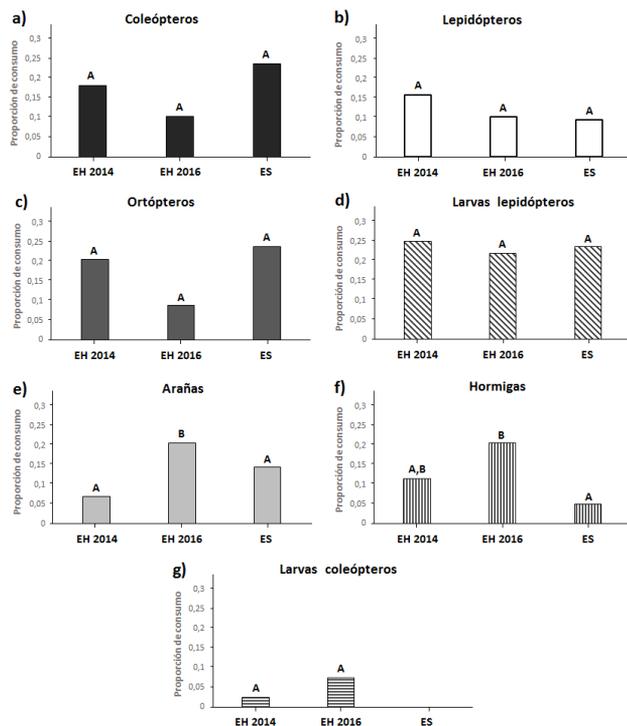


Fig. 3. Proporción de consumo en la dieta de *Thylamys bruchi* y proporción de disponibilidad de artrópodos para (a) estación húmeda 2014 (EH 2014), (b) estación húmeda 2016 (EH 2016) y (c) estación seca 2014 y 2016 (ES) en la Reserva de Biósfera Nacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina. Los coleópteros y lepidópteros se encontraron en forma adulta (A) y larva (L). Los asteriscos representan las categorías que *T. bruchi* selecciona. Proporción: núm. ocurrencias orden X / núm. total ocurrencias.

por su contenido de nitrógeno y agua; así como en los marsupiales *Sminthopsis youngsoni* y *Ningau ridei* que incluso seleccionan la región de la presa según su contenido energético (Chen et al. 2004; Di Stefano & Newell 2008; Pinotti et al. 2011; de Camargo et al. 2014; Kohl et al. 2015; Sassi et al. 2016). El hecho de que *T. bruchi* seleccione ciertos ítems en todas las estaciones podría implicar que dichas presas son importantes para satisfacer las altas demandas energéticas del invierno (estación seca) y de la época reproductiva (estación húmeda). La dieta óptima de una especie, entonces, se compone de aquellos ítems cuyos contenidos energéticos y nutricionales alcanzan o superan las necesidades del animal (Schoener 1971). Además, el comportamiento de escape de la presa también puede influir en la dieta del depredador. Por ejemplo, las larvas, consumidas en gran medida por *T. bruchi*, se caracterizan no solo por un alto valor nutricional y altos contenidos de grasas, sino que tienen menor cantidad de quitina y menos mecanismos de defensa en comparación con los adultos, por lo que constituyen una presa fácil de capturar (Redford 1984; Sih & Christensen 2001).

Es posible que los patrones de selección no siempre se cumplan de manera dicotómica (selectivo u oportunista). Algunos estudios realizados en marsupiales insectívoros australianos que habitan en desiertos (*Macrotis lagotis*), ambientes costeros y arbustivos (*Antechinus minimus maritimus*) y bosques abiertos (*Sminthopsis murina* y *Antechinus stuartii*), muestran que pueden darse variaciones en la estrategia de forrajeo cuando los individuos de estas especies se comportan como “oportunistas cualitativos” (Fox & Archer 1984; Gibson 2001; Allison et al. 2006), es decir que incorporan la mayoría de los ítems disponibles pero algunos o varios de ellos son consumidos en proporciones diferentes a las que se observan en el ambiente. En contraposición, los “oportunistas cuantitativos” son aquellos que consumen todas las categorías en las mismas proporciones que las disponibles (Fox & Archer 1984; Gibson 2001; Allison et al. 2006). Actualmente hay pocos trabajos realizados con pequeños mamíferos insectívoros de desiertos sudamericanos en los que se compare simultáneamente la dieta y la disponibilidad de recursos en el ambien-

Fig. 4. Proporción de consumo en la dieta de *Thylamys bruchi* durante la estación húmeda 2014 (EH 2014), estación húmeda 2016 (EH 2016) y estación seca 2014 y 2016 (ES), en la Reserva de Biósfera Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza, Argentina. Las letras representan las diferencias significativas ($p < 0.05$).



te, así como los cambios estacionales de los mismos. En el caso de *T. bruchi* la dieta refleja los patrones estacionales de disponibilidad de la mayoría de los artrópodos, pero algunos de ellos son seleccionados en algunas o todas las estaciones analizadas. Es decir que, al igual que las especies antes mencionadas, *T. bruchi* se comportaría como un “oportunistas cualitativo”.

En términos generales, las especies que muestran estrategias alimentarias generalistas pueden tener un comportamiento más flexible frente a los cambios ambientales (Fisher & Dickman 1993; Gray et al. 2016). Si bien *T. bruchi* mostró selectividad frente a algunos grupos de artrópodos, cuando la abundancia disminuyó, esta especie incorporó en mayor proporción aquellos con mayor disponibilidad. Además esta especie también incorpora a su dieta ítems vegetales que son abundantes en el sitio de estudio, como las hojas de *Prosopis flexuosa*, este es un recurso ampliamente consumido por otras especies de pequeños mamíferos de la zona (Roig 1971; Campos et al. 2001; Albanese 2010; Sánchez Dómina 2018). Incluso *T. bruchi* aprovecha otros recursos abundantes en las diferentes estaciones como los frutos y las hojas de herbáceas y gramíneas en la estación húmeda (Sánchez Dómina 2018), pudiendo ser complemen-

tos nutricionales para satisfacer los requerimientos energéticos de la especie.

Como conclusión *Thylamys bruchi* es una especie omnívora con tendencia a la insectivoría con una estrategia alimentaria generalista, cuya dieta presenta muy poca variabilidad estacional en el consumo relativo de plantas y artrópodos a pesar de los cambios en la disponibilidad de recursos típicos de ambientes áridos y semi-áridos. Sin embargo, frente a los cambios en la disponibilidad de presas, esta especie responde de manera flexible aprovechando aquellos ítems de mayor abundancia, y modificando, en consecuencia, la amplitud del nicho trófico. Por otro lado, algunos grupos de artrópodos siempre son seleccionados, posiblemente debido a requerimientos energéticos y nutricionales, capturabilidad y/o palatabilidad. Sería interesante, además, explorar en el futuro si los cambios observados tanto en las precipitaciones como en la disponibilidad de presas generan consecuencias en la dinámica poblacional de la especie. Este trabajo representa el primer estudio para esta especie que compara simultáneamente la disponibilidad del principal recurso alimentario (artrópodos) y el consumo que hace de los mismos. Futuras investigaciones en otros sitios, teniendo en cuenta también la dinámica poblacional, permitirán

un análisis más global e integrado de la ecología de *Thylamys bruchi*.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Rocío Fernández, Gabriela Miranda y Daniela Rodríguez por colaborar en el trabajo de campo realizado para la elaboración de este artículo. Al Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas (IADIZA) por aportar los insumos, infraestructura y logística necesarios y Guardaparques de la Reserva de Biósfera Ñacuñán por su colaboración en las tareas de campo. Al Consejo Interuniversitario Nacional (CIN) por las becas otorgadas. Esta investigación fue financiada por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Técnica (PICT 2013-2113) y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET, PIP 0147 y PUE 0042).

LITERATURA CITADA

- AGUIAR, L. M. S., & Y. ANTONINI. 2008. Diet of two sympatric insectivorous bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Cerrado of Central Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 25:28-31. <https://doi.org/10.1590/s0101-81752008000100005>
- ALBANESE, M. S. 2010. Ecología de la marmosa pálida, *Thylamys pallidior* (Marsupialia, Didelphidae), en el desierto del Monte central. Tesis de Doctorado. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. <https://doi.org/10.25145/j.pasos.2017.4.009>
- ALBANESE, M. S., & G. M. MARTIN. 2019. *Thylamys bruchi*. Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar> <https://doi.org/10.31687/saremlr.19.026>
- ALBANESE, M. S., & R. A. OJEDA. 2012. Habitat use by a Neotropical desert marsupial (*Thylamys pallidior*): a multi-scale approach. *Mammalian Biology* 77:237-243. <https://doi.org/10.1016/j.mambi.2011.12.005>
- ALBANESE, M. S., D. RODRÍGUEZ, & R. A. OJEDA. 2011. Differential use of vertical space by small mammals in the Monte Desert, Argentina. *Journal of Mammalogy* 92:1270-1277. <https://doi.org/10.1644/10-mamm-a-353.1>
- ALBANESE, M. S., M. DACAR, & R. A. OJEDA. 2012. Unvarying diet of the Neotropical desert marsupial inhabiting a variable environment: the case of *Thylamys pallidior*. *Acta Theriologica* 57:185-188. <https://doi.org/10.1007/s13364-011-0057-6>
- ALBANESE, M. S., R. A. OJEDA & A. A. ASTIÉ. En prensa. Delayed mortality of males in *Thylamys bruchi*, a semelparous marsupial from Monte Desert, Argentina. *Journal of Mammalogy*.
- ALLISON, L. M., L. A. GIBSON, & J. G. ABERTON. 2006. Dietary strategy of the swamp antechinus (*Antechinus minimus maritimus*) (Marsupialia: Dasyiuridae) in coastal and inland heathland habitats. *Wildlife Research* 33:67-76. <https://doi.org/10.1071/wr05038>
- BORROR, D. J., D. M. DELONG, & C. A. TRIPLEHORN. 1976. An introduction to the study of insects. 4th edition. Holt, Rinehart and Winston, United States.
- CÁCERES, N. C., I. R. GHIZONI-JR, & M. E. GRAIPEL. 2002. Diet of two marsupials, *Lutreolina crassicaudata* and *Micoureus demerarae*, in a coastal Atlantic Forest island of Brazil. *Mammalia* 66:331-340. <https://doi.org/10.1515/mamm.2002.66.3.331>
- CAMPOS, C., R. OJEDA, S. MONGE, & M. DACAR. 2001. Utilization of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte Desert biome, Argentina. *Austral Ecology* 26:142-149. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2001.01098.x>
- CANEPUCCIA, A. D., A. CICCHINO, A. ESCALANTE, A. NOVARO, & J. P. ISACCH. 2009. Differential responses of marsh arthropods to rainfall-induced habitat loss. *Zoological Studies* 48:174-183.
- CARVALHO, F. M. V., P. S. PINHEIRO, F. A. DOS SANTOS FERNÁNDEZ, & J. L. NESSIMIAN. 2009. Diet of small mammals in Atlantic Forest fragments in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zootecias* 1:91-101.
- CHEN, X., C. R. DICKMAN, & M. B. THOMPSON. 2004. Selective consumption by predators of different body regions of prey: is rate of energy intake important? *Journal of Zoology* 264:189-196. <https://doi.org/10.1017/s0952836904005692>
- CHURCHFIELD, S., V. A. NESTERENKO, & E. A. SHVARTS. 1999. Food niche overlap and ecological separation amongst six species of coexisting forest shrews (Insectivora: Soricidae) in the Russian Far East. *Journal of Zoology* 248:349-359. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb01034.x>
- CLAVER, S., & H. G. FOWLER. 1993. The ant fauna (Hymenoptera, Formicidae) of the Ñacuñán Biosphere Reserve. *Naturalia* (São José do Rio Preto) 18:189-193.
- DE CAMARGO, N. F., J. F. RIBEIRO, DE CAMARGO, A. J., & E. VIEIRA. 2014. Diet of the gracile mouse opossum *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a neotropical savanna: intraspecific variation and resource selection. *Acta Theriologica* 59:183-191. <https://doi.org/10.1007/s13364-013-0152-y>
- DI RIENZO, J. A., F. CASANOVES, M. G. BALZARINI, L. GONZALEZ, M. TABLADA, & C. W. ROBLEDO. INFOSTAT VERSIÓN 2017. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL: <http://www.infostat.com.ar>
- DI STEFANO, J., & G. R. NEWELL. 2008. Diet selection by the swamp wallaby (*Wallabia bicolor*): feeding strategies under conditions of changed food availability. *Journal of Mammalogy* 89:1540-1549. <https://doi.org/10.1644/07-mamm-a-193.1>
- DIAZ, G. B., R. A. OJEDA, & M. DACAR. 2001. Water conservation in the South American desert mouse opossum, *Thymalys pusilla* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 130:323-330. [https://doi.org/10.1016/s1095-6433\(01\)00397-x](https://doi.org/10.1016/s1095-6433(01)00397-x)
- DICKMAN, C. R., & C. HUANG. 1988. The reliability of fecal analysis as a method for determining the diet of insectivorous mammals. *Journal of Mammalogy* 69: 108-113. <https://doi.org/10.2307/1381753>
- EVANS, M. C., C. MACGREGOR, & P. J. JARMAN. 2006. Diet and feeding selectivity of common wombats. *Wildlife Research* 33:321-330. <https://doi.org/10.1071/wr05047>
- FISHER, D. O., & C. R. DICKMAN. 1993. Diets of insectivorous marsupials in arid Australia: selection of prey type, size or hardness? *Journal of Arid Environment* 25:397-410. <https://doi.org/10.1006/jare.1993.1072>
- FOX, B. J., & E. ARCHER. 1984. The diets of *Simonthopsis murina* and *Antechinus stuartii* (Marsupialia: Dasyiuridae) in sympatry. *Wildlife Research* 11:235-248. <https://doi.org/10.1071/wr9840235>
- GIBSON, L. A. 2001. Seasonal changes in the diet, food availability and food preference of the greater bilby (*Macrotis lagotis*) in south-western Queensland. *Wildlife Research* 28:121-134. <https://doi.org/10.1071/wr00003>
- GRAY, E. L., C. J. BURWELL, & A. M. BAKER. 2016. Benefits of being a generalist carnivore when threatened by climate change: the comparative dietary ecology of two sympatric semelparous marsupials, including a new endangered species (*Antechinus arktos*). *Australian Journal of Zoology* 64:249-261. <https://doi.org/10.1071/zo16044>
- JAKSIC, F. M. 1989. Opportunist, selective, and other often-confused terms in the predation literature. *Revista Chilena de Historia Natural* 62:7-8.
- JAKSIC, F. M., & L. MARONE. 2007. *Ecología de comunidades*. Ediciones UC, Chile.
- JOHNSON, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource reference. *Ecology* 61:65-71. <https://doi.org/10.2307/1937156>
- KELT, D. A. 2011. Comparative ecology of desert small mammals: a selective review of the past 30 years. *Journal of Mammalogy* 92:1158-1178. <https://doi.org/10.1644/10-mamm-s-238.1>

- KOHL, K. D., S. C. COOGAN, & D. RAUBENHEIMER. 2015. Do wild carnivores forage for prey or for nutrients? *BioEssays* 37:701-709. <https://doi.org/10.1002/bies.201400171>
- KREBS, C. J. 2014. *Ecological methodology*. 3th edition, chapter 14.
- LAGOS, S. J. 2003. Diversidad biológica de las comunidades de artrópodos epigeos en áreas pastoreadas y no pastoreadas del Monte (Argentina). Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina. <https://doi.org/10.19137/huellas-2019-2308>
- LEINER, N. O., & W. R. SILVA. 2007. Seasonal variation in the diet of the Brazilian slender opossum (*Marmosops paulensis*) in a montane atlantic forest area, Southeastern Brazil. <https://doi.org/10.1644/06-mamm-a-088r2.1>
- LESSA, L. G., & L. GEISSE. 2014. Food habits of *Metachirus nudicaudatus* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian Cerrado: diet composition and dietary seasonality. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 49:75-78. <https://doi.org/10.1080/01650521.2014.924805>
- MANLY, B. F. L., L. MCDONALD, D. THOMAS, T. L. MCDONALD, & W. P. ERICKSON. 2002. Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. 2nd edition. Springer Science & Business Media.
- MARES, M. A., J. MORELLO, & G. GOLDSTEIN. 1985. Monte desert and other subtropical semi-arid biomes of Argentina, with comments on their relation to North American arid lands. *Hot Deserts and Arid Shrublands* (M. Evenari, I. Noy-Mer, & D. W. Goodall, eds.). Elsevier Publishers B. V., Amsterdam. <https://doi.org/10.2307/2260247>
- MARTINS, E. G., V. BONATO, H. P. PINHEIRO, & S. F. DOS REIS. 2006. Diet of the gracile mouse opossum (*Gracilinanus microtarsus*) (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado: patterns of food consumption and intrapopulation variation. *Journal of Zoology* 269:21-28. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00052.x>
- MASON, G.L., C. J. BURWELL, & A. M. BAKER. 2015. Prey of the silver-head antechinus (*Antechinus argentus*), a new species of Australian dasyurid marsupial. *Australian Mammalogy* 37:164-169. <https://doi.org/10.1071/am14036>
- MELO, G. L., S. A. SANTOS, J. SPONCHIADO, N. C. CÁCERES, & L. G. LESSA. 2018. Feeding ecology of the marsupial *Thylamys macrurus* (Olfers 1818) (Mammalia, Didelphidae) in woodland patches of Cerrado, central-western Brazil. *Mammalia* 83:41-48. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2017-0068>
- MESERVE, P. L. 1981. Trophic relationships among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy* 62:304-314. <https://doi.org/10.2307/1380707>
- MILLAR, I. M., V. M. UYS, & R. P. URBAN. 2000. Collecting and preserving insects and arachnids. SAFRINET, the southern African.
- NOY-MEIR, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:195-214.
- OJEDA, R. A., C. M. CAMPOS, J. M. GONNET, C. E. BORGHI, & V. G. ROIG. 1998. The MaB Reserve of Ñacuñán, Argentina: its role in understanding the Monte Desert biome. *Journal of Arid Environments* 39:299-313. <https://doi.org/10.1006/jare.1998.0398>
- OSTFELD, R. S., & F. KEESING. 2000. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *TREE* 15:232-237. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(00\)01862-0](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(00)01862-0)
- PALMA, R. E. 1997. *Thylamys elegans*. *Mammalian Species* 572:1-4. <https://doi.org/10.2307/3504445>
- PIANKA, E. R. 1981. Competition and niche theory. *Theoretical ecology: principles and applications*. 2nd. Ed. (R. M. May et al., eds.), Sinauer Associates- Blackwell Science.
- PINHEIRO, F., I. R. DINIZ, D. COELHO, & M. P. S. BANDEIRA. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology* 27:132-136. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2002.01165.x>
- PINOTTI, B. T., L. NAXARA, & R. PARDINI. 2011. Diet and food selection by small mammals in an old-growth Atlantic forest of southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 46:1-9. <https://doi.org/10.1080/01650521.2010.535250>
- POLIS, G. A. 1991. Complex trophic interaction in deserts: an empirical critique of food-web theory. *The American Naturalist* 138:123-155. <https://doi.org/10.1086/285208>
- REDFORD, K. H. 1984. The nutritional value of invertebrates with emphasis on ants and termites as food for mammals. *Journal of Zoology* 203:385-395. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1984.tb02339.x>
- ROIG, F. A. 1971. Flora y vegetación de la Reserva Forestal de Ñacuñán. *Deserta* 1:21-239.
- ROIG-JUÑENT, S., G. FLORES, S. CLAVER, G. DEBANDI, & A. MARVALDI. 2001. Monte Desert (Argentina): insect biodiversity and natural areas. *Journal of Arid Environments* 47:77-94. <https://doi.org/10.1006/jare.2000.0688>
- SÁNCHEZ DÓMINA, R. 2018. Hábitos alimentarios de *Thylamys pallidior* (Marsupialia, Didelphidae) en el Desierto del Monte Central. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina. Disponible en URL: <https://bdigital.uncu.edu.ar/14019>.
- SASSI, P. L., M. F. CUEVAS, J. MENÉNDEZ, & M. A. DACAR. 2016. Feeding strategies of a small mammal (*Phyllotis xanthophygus*, Rodentia Cricetidae) at diverse altitudes in the Central Andes, Argentina. *Ethology Ecology & Evolution* 29:351-366. <https://doi.org/10.1080/03949370.2016.1188158>
- SCHOENER, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:369-404. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101>
- SHIEL, C., C. MCANEY, C. SULLIVAN, & J. FAIRLEY. 1997. Identification of arthropod fragments in bat droppings. *The Mammal Society*.
- SIH, A., & B. CHRISTENSEN. 2001. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Animal Behaviour* 61:379-390. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1592>
- SILVA, S. I. 2005. Posiciones tróficas de pequeños mamíferos en Chile: una revisión. *Revista Chilena de Historia Natural* 78:589-599. <https://doi.org/10.4067/s0716-078x2005000300013>
- TETA, P. ET AL. 2018. Lista revisada de los mamíferos de Argentina. *Mastozoología Neotropical* 25:163-198. <https://doi.org/10.31687/saremnn.18.25.1.0.15>
- TRITES, A. W., & R. JOY. 2005. Dietary analysis from fecal samples: How many scats are enough? *Journal of Mammalogy* 86:704-712. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2005\)086\[0704:daffsh\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2005)086[0704:daffsh]2.0.co;2)
- TURNER, E. C., & W. A. FOSTER. 2009. The impact of forest conversion to oil palm on arthropod abundance and biomass in Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 25:23-30. <https://doi.org/10.1017/s0266467408005658>
- VIEIRA, E. M., & D. ASTÚA DE MORAES. 2003. Carnivory and insectivory in Neotropical marsupials. *Predator with pouches, the biology of carnivorous marsupials* (M. Jones, C. Dickman & M. Archer, eds.). CSIRO Publishing. <https://doi.org/10.1071/9780643069862>
- WILSON, D. E., & R. A. MITTERMEIER. 2015. *Handbook of the mammals of the world. Volumen 5: Monotremes and Marsupials*. Lynx Edicions, Barcelona.
- WOODCOCK, B. A. 2005. Pitfall trapping in ecological studies. *Insect sampling in forest ecosystems* (S. Leather, ed.). Blackwell Publishing. <https://doi.org/10.1002/9780470750513.ch3>
- ZAPATA, S. C., D. PROCOPIO, A. TRAVAINI, & A. RODRÍGUEZ. 2013. Summer food habits of the Patagonian opossum, *Lestodelphys halli* (Thomas, 1921), in southern arid Patagonian shrub-steppes. *Gayana* 77:64-67. <https://doi.org/10.4067/s0717-65382013000100009>
- ZAR, J. H. 2005. *Biostatistical analysis*. 5th edition. Pearson Prentice Hall, New Jersey.