

Dispersión invernal de *Oligoryzomys flavescens* (Rodentia: Muridae) en bordes de campos de cultivos de agroecosistemas pampeanos

Emilio A. Cittadino, Karina Hodara y Fernando O. Kravetz

Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón 11, 4° Piso, 1428 Buenos Aires, Argentina

Resumen. *Se estudió el patrón de dispersión invernal de *Oligoryzomys flavescens* en bordes de campos de cultivos mediante la técnica de remoción. Las áreas en las cuales se efectuaron las remociones exhibieron, tras 15 días de haber finalizado las mismas, abundancias de *O. flavescens* que no difirieron de las abundancias observadas en las áreas de captura, marcado y recaptura. La recuperación de las áreas removidas se debió a la dispersión de ejemplares hacia las mismas. Los dispersores colonizadores no parecen presentar características en cuanto al peso, el largo del cuerpo y la proporción de sexos que los diferencien claramente de los residentes de esta especie. Las tasas de recuperación de *O. flavescens* fueron superiores a las previamente encontradas en *A. azarae*, especie competitivamente dominante, aunque estas diferencias fueron significativas en uno solo de los inviernos estudiados. Los movimientos dispersivos en *O. flavescens* serían fundamentales para el mantenimiento de la abundancia local en los bordes de campos de cultivo en la estación invernal.*

Abstract. *We studied winter dispersal pattern of *Oligoryzomys flavescens* in cropfield borders using the removal technique. Fifteen days after removal, *O. flavescens* abundance in removal areas did not differ from that observed in capture-mark-recapture areas. The recovery in removal areas was due to the dispersal of individuals. Colonizing dispersers do not seem to present differential body mass, body length, and sex proportion compared to resident individuals. Recovery rates were higher than the observed in a previous work in *A. azarae*, a competitively dominant species, although there were significant differences just in one of the studied winters. Dispersal movements in *O. flavescens* would play a main role to maintain local abundances in cropfield borders in winter.*

Introducción

Diversos estudios realizados en pequeños mamíferos revelaron que la dispersión es uno de los principales mecanismos de regulación poblacional (Gaines y McClenaghan 1980, Tamarin 1980, Stenseth 1983, Lidicker 1985). Observaciones realizadas en islas (Lidicker 1973, Tamarin 1977) y en experiencias con clausuras (Krebs et al. 1969, Boonstra y Krebs 1977) demostraron que roedores privados de dispersión exhiben demografías aberrantes.

Se define como dispersión a cualquier desplazamiento en el cual un individuo abandona su área de acción sin retornar (Lidicker y Stenseth 1992). Este proceso depende de múltiples factores. Se lo ha relacionado con la densidad, con la estructura y calidad del hábitat, con factores sociales, comportamentales y genéticos (Gaines y McClenaghan 1980, Hestbeck 1982, Stenseth 1983, Lidicker 1985, Anderson 1989).

Oligoryzomys flavescens y *Akodon azarae* son las especies de roedores más abundantes en los bordes de los campos de cultivo en los agroecosistemas pampeanos (Mills et al. 1991, Busch y Kravetz 1992 a). Las mayores abundancias de ambas especies se registran a fines del otoño y principios del invierno (Busch y Kravetz 1992a, Zuleta et al. 1988). En esta época del año la competencia interespecífica sería responsable de la segregación espacial observada entre *O. flavescens* y *A. azarae* en los bordes (Busch y Kravetz 1992a). Busch y Kravetz (1992b) realizaron una experiencia de remoción de *A. azarae* en bordes

de campos de cultivo observando un incremento de las capturas de *O. flavescens* en las áreas removidas respecto de las áreas controles en el período invernal. Estudios comportamentales en laboratorio reafirmaron que *A. azarae* es competitivamente dominante sobre *O. flavescens* bajo situaciones de escasez de alimento (Cueto et al. 1995). Los objetivos de este trabajo son estudiar el patrón de dispersión invernal de *O. flavescens* en bordes de campos de cultivo y comparar las tasas de recuperación de esta especie con las obtenidas por Cittadino (1995) para *A. azarae* en las mismas épocas y lugares de muestreo.

Materiales y Métodos

Area de estudio

El trabajo se llevó a cabo en la localidad de Diego Gaynor (34° 8' S, 59° 14' W), Partido de Exaltación de la Cruz, provincia de Buenos Aires, Argentina. Esta localidad se encuentra ubicada en la región pampeana y posee un clima templado caracterizado por un invierno con más de 5 días por mes de heladas que resultan críticas para la supervivencia de los roedores (Crespo 1966).

La vegetación característica del lugar ha sufrido una marcada alteración como resultado de actividades agrícola-ganaderas. Actualmente el paisaje está compuesto principalmente por campos de cultivo individuales delimitados por alambrados debajo de los cuales se desarrollan malezas. Estas zonas se denominan bordes y constituyen hábitats marginales que sufren, en menor grado que los campos, las perturbaciones provocadas por las labores agropecuarias. Los bordes miden generalmente entre 1.5 y 2 m de ancho y tienen las mismas longitudes que los perímetros de los campos adyacentes.

La comunidad de pequeños roedores está compuesta por el ratón del pastizal pampeano (*A. azarae*), la rata arrocera (*O. flavescens*), dos especies de ratones vespertinos (*Calomys laucha* y *Calomys musculinus*) y el ratón doméstico (*Mus musculus*). Estas especies presentan un ciclo anual de abundancia, siendo mínima en primavera y máxima a fines del otoño y principios del invierno, y un período reproductivo que se extiende desde la primavera hasta el otoño (Crespo 1966, Kravetz et al. 1981, Zuleta et al. 1988).

Métodos

La experiencia consistió en la remoción y posterior observación de la recolonización de roedores en bordes de campos de cultivo durante los inviernos de 1991 y 1992. En cada borde muestreado se removieron todos los individuos capturados en un área central y se evaluó periódicamente la abundancia y la estructura de la población en dicha área y a ambos lados de la misma.

En ambos inviernos se realizaron tres muestreos: 1)M1: junio 1991 y julio 1992, 2)M2: julio 1991 y agosto 1992 y 3)M3: agosto 1991 y septiembre 1992. En 1991 se estudiaron cinco bordes y en 1992 cuatro. En todos los bordes se instalaron líneas de muestreos de 450 m de longitud con 90 trampas Sherman de captura viva distanciadas 5 m una de otra. Cada línea de muestreo fue dividida para su análisis en tres sectores de 150 m de longitud, definiendo un sector central denominado CENTRO y dos laterales adyacentes denominados LATERALES.

En el muestreo M1 se removieron a todos los roedores capturados en los CENTROS, en tanto que en los LATERALES, se realizaron simultáneamente muestreos de captura, marcado y recaptura de roedores. Este muestreo duró siete días, dividido en: tres días de trampeo - dos días de descanso (a fin de evitar la mortalidad de los roedores por exceso de permanencia en trampas) - dos días de trampeo.

Para prevenir la colonización de individuos durante la remoción, los CENTROS de cada borde permanecieron parcialmente clausurados mediante la colocación de chapas metálicas (1 m de alto, enterradas 30 cm) ubicadas a lo ancho de los bordes. A ambos lados de cada chapa se desmalezó una franja de 1.5 m. Finalizados los muestreos M1 se retiraron las chapas metálicas, y aproximadamente entre 15 y 20 días después se realizaron en LATERALES y CENTROS muestreos de captura, marcado y recaptura de roedores de tres días consecutivos de duración (muestreos M2). Muestreos de iguales características a los M2 se repitieron entre 30 y 40 días después de haber finalizado los mismos (muestreos M3).

En todos los muestreos se registró para cada animal su estación de captura, especie, sexo, peso, longitud cabeza-cuerpo y estado reproductivo, distinguiendo en este aspecto machos y hembras activos (hembras preñadas, con vaginas abiertas y evidencias de lactancia en los pezones, y machos con testículos en posición escrotal) e inactivos reproductivamente (machos con testículos en posición abdominal, hembras

con vaginas cerradas o cerradas perforadas).

Las trampas fueron provistas con algodón y envueltas en bolsas de papel y nylon para proteger a los animales de las bajas temperaturas, las mismas fueron cebadas con una mezcla de grasa vacuna, avena arrollada y pasta de maní. Cada animal fue individualizado mediante cortes de las últimas falanges.

Los ejemplares de *O. flavescens* rotulados en los muestreos M1 en los LATERALES que fueron recapturados en los muestreos M2 en los CENTROS, fueron considerados dispersores colonizadores si recorrieron una distancia mayor o igual a 100 m, el mismo criterio se utilizó entre los muestreos M2 y M3. Adoptamos este criterio dado que no se conoce el tamaño del área de acción de los individuos de esta especie y en este período sus desplazamientos entre capturas generalmente son mayores que los de *A. azarae*, cuyos promedios de área de acción más un desvío estándar no superan los 50 m (Cittadino 1995). Los ejemplares no rotulados capturados en los CENTROS en los muestreos posteriores a las remociones también fueron considerados dispersores colonizadores.

Los roedores capturados en más de un muestreo en los LATERALES fueron considerados residentes de estos sectores de los bordes. Los individuos capturados en los CENTROS en los muestreos M2, recapturados en ellos en los muestreos M3 (residentes de los CENTROS) no fueron considerados en los análisis estadísticos referentes a la comparación de pesos, largos de cuerpo y proporciones de sexos, debido a los pequeños tamaños de muestra que representaron. Los ejemplares capturados una sola vez en los LATERALES tampoco fueron considerados en estos análisis ya que no pudieron ser caracterizados como residentes o como dispersores.

Las estimaciones de abundancia en cada muestreo fueron obtenidas mediante el conteo directo de los animales originales capturados. Para comparar dichas abundancias entre LATERALES y CENTROS, se utilizó la prueba de G de bondad de ajuste, bajo la hipótesis nula de igual abundancia de roedores en los LATERALES y CENTROS considerando la proporción 2:1, dado que hubo dos LATERALES por cada CENTRO.

En los muestreos M2 se consideraron como medidas de dispersión a las tasas de recuperación (Krebs et al. 1976) de *O. flavescens* en los CENTROS. Dichas tasas fueron calculadas en cada borde como: TR= número de dispersores colonizadores capturados en el CENTRO / número medio de ejemplares originales capturados en los LATERALES. Las tasas de recuperación de *O. flavescens* fueron comparadas con las obtenidas por Cittadino (1995) para *A. azarae* en los mismos meses y lugares de muestreos mediante la prueba de "t" de Student para dos muestras independientes.

Para comparar los pesos y largos de cuerpo medios de los dispersores colonizadores de los CENTROS y los residentes de los LATERALES, se utilizó la prueba de "t" de Student para dos muestras independientes y en caso de no cumplir con los supuestos de la misma se utilizó la prueba de "U" de Mann-Whitney.

Para evaluar las posibles diferencias entre las proporciones de sexos de los residentes de los LATERALES y los dispersores colonizadores de los CENTROS se compararon los números de machos y de hembras de ambas fracciones poblacionales con la prueba exacta de Fisher. Las proporciones de sexos se expresaron como: número de machos / (número de machos + número de hembras).

Resultados

La cantidad de ejemplares de *O. flavescens* removidos de los CENTROS en los muestreos M1, no difirió significativamente de la cantidad de ejemplares de esta especie capturados y rotulados en los LATERALES (Tabla 1). Las capturas acumuladas en los CENTROS al cuarto día de los muestreos de remoción representaron el 90.2 % (N=41) en 1991 y el 73.9% (N=23) en 1992. Cabe señalar que en 1991 la mitad de los ejemplares removidos el último día de muestreo fueron previamente capturados y rotulados

Tabla 1. Comparación de las abundancias (número de animales originales capturados) de *O. flavescens* entre LATERALES y CENTROS en los tres muestreos (M1, M2 y M3) llevados a cabo en los inviernos de 1991 y 1992 utilizando la prueba de G de bondad de ajuste. Entre paréntesis figuran las frecuencias esperadas bajo la proporción 2:1 - LATERALES: CENTROS.

Table 1. Comparisons of *O. flavescens* abundances (number of original captured animals) between LATERAL and CENTRAL areas in the three samples (M1, M2 and M3) in 1991 and 1992 winters using goodness of fit G test. Expected frequencies under the proportion 2:1 - LATERAL areas: CENTRAL areas are in parentheses.

	Muestreos M1		Muestreos M2		Muestreos M3	
	Laterales	Centros	Laterales	Centros	Laterales	Centros
1991	56 (64.7)	41 (32.3)	42 (40.7)	19 (20.3)	44 (51.3)	33 (25.7)
	G=3.36 P=0.07		G=0.13 P=0.72		G=3.02 P=0.08	
1992	56 (52.7)	23 (26.3)	34 (30.7)	12 (15.3)	17 (19.3)	12 (9.7)
	G=0.65 P=0.42		G=1.13 P=0.29		G=0.81 P=0.37	

Tabla 2. Comparación del peso y largo del cuerpo medio ± 1 desvío estándar de machos y hembras de *O. flavescens* residentes de los LATERALES (Res.) y dispersores colonizadores de los CENTROS (Disp. Col.) en los muestreos M2 y M3 en los inviernos de 1991 y 1992. Las comparaciones se realizaron con la prueba de "t" de Student para dos muestras independientes, en caso de no cumplir con los supuestos de la misma, se realizaron con la prueba de "U" de Mann-Whitney. Entre paréntesis figura el tamaño de muestra.

Table 2. Comparisons of mean body mass and length of body ± 1 SD of resident males and females of *O. flavescens* from LATERAL areas (Res.) and colonizing dispersers of CENTRAL areas (Disp. Col.) in M2 and M3 samples in 1991 and 1992 winters. Comparisons were made by Student "t" tests for two independent samples or Mann-Whitney "U" tests. Sample sizes are in parentheses.

	Muestreo M2			Muestreo M3		
	Res.	Disp.Col.	Prueba ¹	Res.	Disp.Col.	Prueba ¹
1991						
Peso (σ)	16 \pm 2 (3)	18.4 \pm 4.1	t=1	23.2 \pm 3.3 (6)	21.4 \pm 4.9 (15)	t=0.8
Long. (σ)	88.3 \pm 5.8 (3)	88.3 \pm 7.1(14)	U=20	89.2 \pm 6.7 (6)	86.5 \pm 9.3 (15)	t=0.6
Peso (φ)	13.5 \pm 2.1 (2)	15.8 \pm 3.1 (4)	t=0.9	15.3 \pm 3.5 (3)	16.7 \pm 3.1 (13)	t=0.7
Long. (φ)	82.5 \pm 9	84.8 \pm 8.7 (4)	t=0.3	83 \pm 8 (3)	81.9 \pm 7.8 (13)	t=0.2
1992						
Peso (σ)	20.7 \pm 3.7 (6)	16.1 \pm 1.8 (8)	t=3**	19.9 \pm 3.1 (7)	24 \pm 8.5 (2)	t=1.2
Largo (σ)	87.5 \pm 7.6 (6)	85.1 \pm 4 (8)	t=0.8	87.6 \pm 5 (7)	93.5 \pm 12 (2)	U=6
Peso (φ)	16.3 \pm 4 (4)	14.3 \pm 3.3 (4)	t=0.8	18 \pm 4.1 (5)	14.3 \pm 1.5 (6)	U=5*
Largo (φ)	87.3 \pm 7.4 (4)	80.3 \pm 4.8 (4)	t=1.6	87 \pm 3.8 (5)	82.8 \pm 2.6 (6)	t=2.1*

1: *=P<0.10, **=P<0.05

en los LATERALES, es decir estos ejemplares invadieron los CENTROS cuando aún promediaban las remociones. Los mayores porcentajes de capturas registrados en los CENTROS en ambos muestreos M1, a pesar de tratarse de meses y años diferentes, se produjeron en el tercer día (31.7% N=41 en 1991, y 34.8% N=23 en 1992). En los muestreos M2 y M3 las abundancias de *O. flavescens* registradas en los CENTROS y en los LATERALES tampoco difirieron significativamente, Tabla 1.

Las tasas de recuperación (TR) de *O. flavescens* superaron el 80 % en seis de los nueve CENTROS

estudiados en ambos inviernos (1991: media=0.86, rango=0.33-1.17, n=5; 1992: media=0.82, rango=0.22-1.6, n=4). Dichas tasas fueron superiores a las reportadas por Cittadino (1995) para *A. azarae* en las mismas épocas y lugares de muestreos. Estas diferencias resultaron significativas en el muestreo M2 de 1991 ($P < 0.016$) pero no lo fueron en el muestreo M2 de 1992 ($P=0.58$).

En los muestreos posteriores a las remociones solamente se registraron diferencias significativas de tamaño corporal en el muestreo M2 de 1992, en el que los machos residentes de los LATERALES mostraron un mayor peso medio respecto de los machos dispersores colonizadores de los CENTROS (Tabla 2). En ninguno de los muestreos posteriores a las remociones se observaron diferencias significativas entre la proporción de sexos de los residentes de los LATERALES y la de los dispersores colonizadores de los CENTROS. Salvo en un caso, dichas proporciones siempre fueron superiores o iguales a 0.5 e inferiores a 0.79. Ninguno de los ejemplares capturados en esta experiencia presentó indicios de actividad reproductiva.

Discusión

En los bordes de campos de cultivos de los agroecosistemas pampeanos existen relaciones jerárquicas entre las especies de pequeños roedores, siendo *A. azarae* competitivamente dominante sobre *O. flavescens* (Busch y Kravetz 1992a y 1992b). Calhoun (1963), señala que en un sistema donde existen relaciones jerárquicas entre especies, la captura de las especies subordinadas debe ir aumentando concomitantemente con la extracción de aquellas dominantes. Los mayores porcentajes de ejemplares de *O. flavescens* removidos en los CENTROS en los muestreos M1 se produjeron en el tercer día, coincidentemente con una reducción significativa en las capturas de *A. azarae* (Cittadino 1995). Por lo que, en los últimos dos días de muestreo se completaría la remoción de *O. flavescens* e inclusive podría estar removiéndose en ellos a los primeros dispersores, como se detectó en 1991 con la invasión de individuos rotulados hacia el CENTRO cuando aún promediaba la remoción. Podríamos decir entonces, que pasados aproximadamente 15 días de finalizadas las remociones, la recuperación de la abundancia de *O. flavescens* en las áreas removidas (CENTROS) respecto de las zonas de captura, marcado y recaptura (LATERALES) se debe principalmente a la dispersión de ejemplares.

En esta experiencia no sólo pudimos detectar los movimientos dispersivos en los muestreos M2 (15 días después de las remociones), sino también en los muestreos M3 (45 días después de las remociones), dado que la captura de ejemplares nuevos en las zonas de remoción en estos últimos muestreos no puede explicarse por reproducción in situ debido al receso reproductivo existente en esta época del año.

Tanto en julio de 1991 como en agosto de 1992 (muestreos M2) *O. flavescens* mostró tasas de recuperación que en promedio superaron el 80 %. *A. azarae*, por otra parte, presenta en el invierno dos fases dispersivas, una fase de baja dispersión en julio y una de alta dispersión a fines de agosto (Cittadino 1995). El aumento de los movimientos dispersivos que registra *A. azarae* hacia fines del invierno redujo las diferencias observadas entre las tasas de recuperación de ambas especies calculadas en agosto.

Las densidades de *O. flavescens* son muy bajas o nulas en los bordes de campos de cultivo durante todo el año excepto hacia fines del otoño y en el invierno, aunque no llegan a alcanzar los niveles de densidad exhibidos por *A. azarae* (Busch y Kravetz 1992 b). *O. flavescens* parecería migrar hacia los bordes en esta época y parece exhibir, al menos en ciertos períodos, una mayor habilidad dispersiva que *A. azarae*. Por otro lado, hay que tener en cuenta que la dispersión es un fenómeno heterogéneo que puede estar influenciado por más de un factor con pesos diferentes en distintos momentos (Cittadino 1995, Lidicker 1985). Por ejemplo, existen evidencias que en julio el efecto competitivo de *A. azarae* genera un incremento en los desplazamientos de *O. flavescens* (Busch y Kravetz 1992 b) y que el deterioro del hábitat que se produce hacia fines del invierno está asociado con un aumento de los desplazamientos de los individuos (Dalby 1975, Bonaventura y Kravetz 1989). Si bien en los meses de julio y agosto las tasas de recuperación de *O. flavescens* se mantuvieron por encima del 80 %, siguiendo el razonamiento anterior, podría ser en respuesta a diferentes factores o a una combinación de factores.

En este trabajo no surgen evidencias claras que indiquen alguna característica diferencial de los dispersores respecto de los residentes. Sin embargo, hay que tener en cuenta los bajos tamaños de muestras, en especial los referidos a la fracción residente. Los residentes representaron menos del 30 %

del total de las capturas registradas en cada muestreo (11.9 %, N=42 en julio de 1991, 20.5 %, N=44 en agosto de 1991 y 29.4 % N=34 en agosto de 1992), salvo en septiembre de 1992 (70.6 %, N=17). Estos hechos indican que existe una gran renovación de individuos entre muestreos, desaparición de ejemplares marcados e incorporación de no marcados, lo que recalca la importancia de los desplazamientos en este período de receso reproductivo.

Los movimientos dispersivos en *O. flavescens* parecerían afectar a los distintos sectores de la población y jugarían un rol fundamental en el mantenimiento de las abundancias locales en los bordes de campos de cultivo en la estación invernal.

Agradecimientos. Agradecemos a María Busch y a Gerardo R. Cueto por su colaboración y asistencia durante el transcurso de la experiencia. A David N. Bilenca por su colaboración en los trabajos de campo y por la revisión y corrección del manuscrito. También agradecemos a la cátedra de Biometría por el asesoramiento estadístico. Este trabajo fue financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y por la Universidad de Buenos Aires.

Bibliografía

- Anderson, P.K. 1989. Dispersal in rodents: A resident fitness hypothesis. Special Publication Nro. 9, The American Society of Mammalogist. 139 pgs.
- Bonaventura, S.M. y F.O. Kravetz. 1989. Relación roedor-vegetación: Importancia de la cobertura verde para *A. azarae*. *PHYSIS 1CJ* 47:1-5.
- Boonstra, R. y C.J. Krebs. 1977. A fencing experiment on a high-density population of *Microtus townsendii*. *Canadian Journal of Zoology* 55: 1166-1175.
- Busch, M. y F.O. Kravetz. 1992a. Competitive interactions among rodents (*Akodon a. arae*, *Calomys laucha*, *Calomys musculinus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two habitat system. I. Spatial and numerical relationships. *Mammalia* 56:45-56.
- Busch, M. y F.O. Kravetz. 1992b. Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *Calomys musculinus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two habitat system. 11. Effects of species removal. *Mammalia* 56:541-554.
- Calhoun, J.B. 1963. The social use of the space. pp. 1-187. In: *Physiological Mammalogy*. Eds. W. Mayer and R. Van Gelder. Vol. 1. Academic Press, New York.
- Cittadino, E.A. 1995. Movimientos y dispersión en el ratón del pastizal pampeano *Akodon azarae*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Crespo, J.A. 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"*. Serie Ecología, 1:79-134.
- Cueto, G.R., D.N. Bilenca y F.O. Kravetz. 1995. Interspecific social relationships in three murid rodent species of Central Argentina, after fasting and unlimited food. *Behaviour* 132:811-820.
- Dalby, P. 1975. Biology of Pampa rodents. Publications of the Museum, Michigan State University, Biological Series 5: 149-272.
- Gaines, M.S. y L.R. Jr. McClenaghan. 1980. Dispersal in small mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:163-196.
- Hestbeck, J.B. 1982. Population regulation of cyclic mammals: The social fence hypothesis. *Oikos* 39:157-163.
- Kravetz, F.O., M.C. Manjón, M. Busch, R.E. Percich, P.N. Marconi y M.P. Torres. 1981. Ecología de *Calomys laucha* (Rodentia, Cricetidae) en el departamento de Río Cuarto (Córdoba). 1. Dinámica de población. *Ecología* 6:15-22.
- Krebs, C.J., B.L. Keller y R.H. Tamarin. 1969. Microtus population biology: demographic change in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. *Ecology* 50:587-607.
- Krebs, C.J., I. Wingate, J. Leduc, J. Redfield, M. Taitt y R. Hilborn. 1976. *Microtus* populations Biology: Dispersal in fluctuating populations of *M. townsendii*. *Canadian Journal of Zoology* 54:79-95.
- Lidicker, W. Z. Jr. 1973. Regulation of numbers in an island population of the California vole, a problem in community dynamics. *Ecological Monographs* 43: 271-302.
- Lidicker, W. Z. Jr. 1985. Dispersal. In: *Biology of New World Microtus*. Ed. R. H. Tamarin. Special Publication of The American Society of Mammalogists. 8:420-454.
- Lidicker, W. Z. Jr. y N. C. Stenseth. 1992. To disperse or no disperse: who does it and why?. Pgs. 21-36. In: *Animal Dispersal, Small mammals as a model*. Eds. N. C. Stenseth and W. Z. Lidicker. Chapman y Hall, London. 365 págs.
- Mills, J.N., B.A. Ellis, K.T. Jr. McKee, J.I. Maiztegui y J.E. Childs. 1991. Habitat associations and relative

- densities of rodent populations in cultivated areas of central Argentina. *Journal of Mammalogy* 72:470-479.
- Stenseth, N. 1983. Causes and consequences of dispersal in small mammals. Págs. 63-101. In: *The Ecology of animal movement*. Eds. I. R. Swingland y P. J. Greenwood. Oxford University Press, Oxford. 311 págs.
- Tamarin, R.H. 1977. Dispersal in island and mainland voles. *Ecology* 58:1044-1054.
- Tamarin, R. H. 1980. Dispersal and population regulation in rodents. Págs. 117-133. In: *Biosocial Mechanisms of population regulation*. Eds. M. N. Cohen, R. S. Malpass y H. G. Klein. Yale University Press. New Haven, Connecticut. 406 págs.
- Zuleta, G.A., F.O. Kravetz, M. Busch y R.E. Percich. 1988. Dinámica poblacional del ratón del pastizal pampeano (*Akodon azarae*) en ecosistemas agrarios de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 61:231-244.

Recibido: Octubre 2, 1996

Aceptado: Agosto 9, 1997