Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis de Posgrado

Competencia interespecífica en roedores silvestres

Busch, María

1987

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias BIológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:
Busch, María. (1987). Competencia interespecífica en roedores silvestres. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2063_Busch.pdf

Cita tipo Chicago:
Busch, María. "Competencia interespecífica en roedores silvestres". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1987.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2063_Busch.pdf

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Tema de tesis

COMPETENCIA INTERESPECIFICA EN ROEDORES SILVESTRES

Autor: María BUSCH

Director: Fernando O. KRAVETZ

Lugar de trabajo: Cátedra de Microbiología, Parasitología e Inmunología, Facultad de Ciencias Médicas, Universidad de Buenos Aires.

Tesis presentada para optar al titulo de
Doctora en Ciencias Biológicas

1987

- 2063 -

a la memoria de mi padre

a la memoria de Inés Ollero

AGRADECIMIENTOS

Al Dr F.O. Kravetz, con quien compartimos varios años de trabajo, por su apoyo tanto en cuanto a dirección científica como en el aspecto humano.

A mis compañeros Malé, quién me ayudó en todas las etapas de realización de este trabajo, desde trabajo de campo hasta lecturas críticas y compaginación final del manuscrito. A Gustavo y David por su colaboración y lectura crítica de este trabajo.

A los pobladores de D. Gaynor, sin cuya colaboración hubiera sido imposible la realización de este trabajo, ya que cedieron parcelas para la realización de la experiencia y nos brindaron una gran hospitalidad.

A la Dra G. de Villafañe, por la lectura crítica del manuscrito.

Al Dr A.O. Bachmann por el apoyo que me brindó a lo largo de toda mi carrera.

Al Lic. J.M. Marcenaro por su contribución en el procesamiento de datos.

A la Catedra de Microbiología, Parasitologia e Inmunología de la Facultad de Medicina. Univ de Buenos Aires, en cuyas instalaciones se efectuó este trabajo.

A la Fundación E. Ocampo con cuyos subsidios se financió parte de esta investigación.

Al CONICET, por haber financiado parte de las investigaciones realizadas.

A mi madre, por su apoyo actual y durante mi carrera.

A Ale, Cris y Manu, por ser la fuente de alegría que me permite realizar mi trabajo.

A Esteban, Adrián, Gabriel, Marisa y Carina por la colaboración en el procesamiento de datos.

INDICE

Introducción 1

Antecedentes 1

Hipótesis 7

Objetivos 7

Descripción del área de estudio 7

Parte I

Introducción 13

Materiales y Métodos 15

1. Métodos de captura, composición específica y estimación de abundancias relativas 15

2. Diversidad específica y amplitud de hábitat 16

3. Relaciones espaciales y numéricas 16

Resultados 18

1. Composición específica, abundancias relativas y diversidad en campos y bordes 18

2. Relaciones espaciales y numéricas 19

2.1. Distribución en campos y bordes 19

2.2. Distribución de capturas entre los bordes 19

2.2.1. Amplitud de hábitat 19

2.2.2. Relaciones entre las capturas de las distintas especies 20

2.3. Distribución de capturas dentro de los bordes y campos. 22

Discusión 23

Tablas y figuras 33

Parte II

Introducción 69

Materiales y Métodos 69

Estimación de abundancias 70

Relaciones espaciales 70

Invasión 71

Resultados 73

1. Variaciones en las características de los campos de cultivo y bordes a lo largo del período de estudio 73

2. Características generales de las comunidades de roedores 70

3. Efecto de la extracción de A. azarae 74

3.1. Sobre C. laucha y O. flavescens 74

3.2. Sobre A. azarae 79

4. Efecto de la extracción de C. laucha 80

Discusión 82

Tablas y figuras 89

Conclusiones 117

Bibliografía 119

INTRODUCCION.

Antecedentes

El conocimiento de los mecanismos y factores intervinientes en la determinación de la distribución y abundancia de las distintas especies ha preocupado a los ecólogos desde tiempo atrás, siendo una de las definiciones de la ecología (Andrewartha, 1961) el estudio científico de la distribución y abundancia de los organismos. Se postularon distintas teorías, unas que consideran que los factores más importantes para explicar la distribución y abundancia de las especies son las características del ambiente, ante las que cada especie responde en forma independiente de las restantes (escuela individualista, Gleason, 1926) y otras que atribuyen importancia a las interacciones bióticas, como la depredación y la competencia. Esta última recibió particular atención entre las décadas de 1930 y 1970, a partir de cuando se comienzan a plantear otras alternativas con mayor fuerza, como la importancias de la depredación (Paine, 1966) o de los factores ambientales (Connell, 1961; 1975).

El papel de la competencia en la determinación de la abundancia y la distribución de las especies fue destacado ya por Darwin, quién en "El Origen de las especies" plantea la severidad de la competencia entre especies semejantes o, según sus palabras "que ocupan el mismo lugar en la economía de la naturaleza", lo que conduce al reemplazo de unas por otras y condiciona su morfología (Darwin, 1869). El desarrollo moderno de la teoría de la competencia se da a partir del enunciado del principio de exclusión competitiva, anticipado en cierta forma por Darwin, luego por Grinnell (1904,1917), y formalmente desarrollado por Lotka (1932) y Volterra (1926), quienes formularon un modelo de crecimiento para poblaciones interactuantes, base teórica utilizada por Gause (1934) para la realización de sus experiencias, que demostraron que dos especies no pueden coexistir indefinidamente utilizando un mismo recurso. Por otra parte, la teoría de la competencia recibió el aporte de los datos y la metodología de la "Nueva Sistemática", que sintetizaba una serie de principios evolutivos, con Mayr y Huxley como sus principales representantes.

Los primeros desarrollos importantes tuvieron lugar en Inglaterra durante la década del 40, contribuyendo principalmente Lack (1942) (con su enunciado del principio de segregación del nicho) y Huxley. Continúan en Norte América los trabajos de Hutchinson y su discípulo Mac Arthur. El primero de estos dos autores liga el concepto de nicho, hasta ese momento relacionado con el aspecto trófico, con la competencia, definiendo un nicho pre y post interactivo, mientras que el segundo somete a prueba el principio de exclusión competitiva, comparando la distribución de abundancias de las especies con lo esperado de acuerdo con dicho principio y de acuerdo a una hipótesis de independencia (Modelo de la vara partida), obteniendo un ajuste de los datos empíricos a la primer hipótesis. Posteriormente el principio de

exclusión competitiva fue generalizado, aplicándose al caso de n especies compartiendo n-1 recursos (Mac Arthur y Levins, 1964; Mac Arthur y Wilson, 1967; Levins, 1968; Levin, 1970). Las dificultades metodológicas asociadas a la puesta a prueba de este principio generaron que en muchos casos se lo utilizara en forma tautológica, construyendo un andamiaje de razonamientos lógicos, sin que se generaran hipótesis comprobables empíricamente, sino que a partir de un postulado inicial se derivaban consecuencias, que a su vez validaban, circularmente, este postulado inicial. El reemplazo de las teorias por tautologias en ecología y biología evolutiva fue criticado por Peters (1976), entre otros autores.

A la primer etapa de formulación de la teoría y planteo del modelo de Lotka y Volterra sigue un período durante el cual se acumulan una serie de evidencias que confirmarian la teoría, así como sus consecuencias cuantitativas en cuanto a patrones de distribución y similitud límite entre especies que coexisten (Mac Arthur, 1969).

Entre la numerosa bibliografía existente podemos citar a Brown, 1979; Connell, 1961; 1975; Grant, 1972; Grant y Abbott, 1980; Pianka, 1981; Pulliam, 1975; Schoener, 1982; 1983; Werner, 1977, entre otros. Hasta la década del 70 se habían realizado pocas pruebas experimentales de la teoría de competencia, destacándose los estudios en laboratorio de Park (1948) acerca de la coexistencia de dos especies de coleópteros: Tribolium confusum y Tribolium castaneum, así como en un trabajo posterior (1954) mostró la importancia de las condiciones experimentales sobre el resultado. Crombie (1946), estudió también experimentalmente las condiciones de interacción de dos especies de coleóptero:T. confusum y Oryzaephilus surinamensis, obteniendo que la primera excluía a la segunda en ciertas condiciones, pero que en otras coexistían. Posteriormente Ayala (1969,1970) demostró que en ciertas condiciones de temperaturas en laboratorio especies de Drosophila que compiten por un recurso pueden coexistir, coincidiendo con lo observado en el campo acerca de la coexistencia de especies estrechamente emparentadas.

El auge del punto de vista competicionista fue hacia mediados de la década del 70, a partir de cuando comienzan a surgir críticas de distinto tipo, refiriéndose principalmente a las características de los modelos empleados, el análisis estadístico de datos originalmente usados para sostener la teoría de la competencia, comparándolos con hipótesis nulas, la consideración de la heterogeneidad ambiental y la importancia de la depredación. En síntesis,se conmueve algo que hasta ese momento aparecía como un paradigma intocable: la competencia como principal factor en la estructura de las comunidades. Si no se podía demostrar su acción presente, se apelaba al pasado, debido a su papel como fuerza interviniente en el proceso de la selección natural, modelando los números y/o las características de las especies presentes en determinado lugar. Esto dio lugar a lo que algunos autores llamaron "el fantasma de la competencia en el pasado" (Strong, 1984), siendo su acción en este nivel bastante difícil de demostrar.

Se formularon modelos alternativos al de Lotka-Volterra, cuyas predicciones no coincidían con los resultados experimentales de Ayala en Drosophila (Ayala, 1969, 1970). Estos nuevos modelos,

que no asumen isoclinas de equilibrio rectas (por lo tanto, los coeficientes de competencia no son constantes), conducen con mayor frecuencia a la coexistencia como resultado de la competencia que el de Lotka-Volterra. En el caso de aquellos que asumen isoclinas cóncavas, su principal característica es que a medida que una especie se va haciendo escasa, hace falta agregar un mayor número de individuos de la competidora para hacerla disminuir en una cantidad fija, mientras que en el modelo de Lotka-Volterra, la introducción de un dado número de individuos de una especie produce siempre la misma disminución en los de la otra, independientemente de su abundancia.

Más recientemente, modelos que incluyen la heterogeneidad ambiental (en tiempo y espacio) o que no asumen condiciones de equilibrio (Chesson y Warner, 1981; Chesson, 1986; Vance, 1985), conducen también a una mayor coexistencia.

Hubo asimismo una reevaluación estadística de los datos utilizados originalmente para sostener la teoría de la competencia, incluyendo aquellos de la distribución y características morfológicas de los pinzones de las Galápagos (Abbott et al, 1977). Se reanalizaron los datos utilizados por Huxley, Lack y Hutchinson para postular la segregación morfológica de especies similares cuando coexistían, y se comparó la distribución geográfica de especies en islas, con lo esperado de acuerdo a una distribución al azar (independiente de sus características morfológicas). Esto se efectuó mediante la elaboración de modelos nulos, como el de Strong, Szyska y Simberloff (1979) que compararon las combinaciones de tamaños de especies de aves en las islas Galápagos con aquellas generadas como muestras al azar de un pool armado incluyendo los tamaños de todas las especies existentes. Como conclusión obtuvieron que la distribución de tamaños no difería de aquella generada al azar a partir del pool original.

La formulación de modelos nulos fue también criticada, especialmente la forma de construirlos, ya que se argumentó que no existe un pool original preinteractivo del cual extraer muestras al azar, por lo que el ajuste de las distribuciones a la esperada según muestras al azar tomadas de un pool general, no demuestra la ausencia de efectos de la interacción, sino que ésta también influyó sobre las características de este pool (Colwell y Winkler, 1984). Sin embargo, en general fue aceptada la necesidad de contrastar los datos empíricos con las predicciones derivadas de varias hipótesis alternativas.

Los principales trabajos que resultaron de la polémica suscitada alrededor de este tema fueron editados por Salt (1983), donde se discute no solo el papel de la competencia en la estructura de las comunidades, sino también el papel de la teoría en la investigación, y las formas del trabajo científico. Mientras que algunos autores propician la aplicación en ecología del método hipotético deductivo, con la eliminación sucesiva de alternativas posibles para la explicación de un fenómeno (Strong et al, 1979) otros consideran (Quinn y Dunham, 1983) que en ecología, así como en biología evolutiva, es difícil formular hipótesis excluyentes, trabajándose en forma semejante a la inferencia estadística, mas que con un método estrictamente hipotético deductivo, evaluando la importancia relativa de

distintos procesos en la determinación de ciertos patrones observados.

Así como la necesidad de verificar el ajuste de los datos a varias hipótesis alternativas,surge la de realizar estudios experimentales para descartar o comprobar si se verifican las predicciones derivadas de las distintas hipótesis, habiéndose publicado en los últimos años una serie de experiencias de las que se encuentra una revisión en Connell (1983) y Schoener (1983). Ambas revisiones difieren en sus conclusiones acerca del porcentaje de trabajos donde se encuentra evidencias de competencia interespecífica, dando Connell un valor inferior (55 %) que Schoener (71 %). Al margen de estas cifras, de los trabajos realizados hasta el momento, parece surgir que la competencia interespecífica juega un papel importante en la naturaleza, si bien no en todos los sistemas, y que hay otros factores, tales como las características ambientales y la depredación que contribuyen a determinar la estructura de las comunidades, siendo en algunos casos los factores determinantes de ésta.

En cuanto al papel de la competencia interespecífica en la determinación de la abundancia y distribución de pequeños mamíferos, ha sido estudiado mediante una serie de observaciones y experiencias (Abramsky et al 1979; Abramsky y Sellah, 1982; Barry et al 1984; Brown,1970; Cameron, 1977; Cameron y Kincaid, 1982; Conley 1976; Chappell, 1978; de Long, 1966, Gliwicz, 1981; Grant, 1969; 1970; 1971; 1972; Heller, 1971; Heske et al,1984; Holbrook,1979; Joule y Jameson, 1972; Kincaid y Cameron, 1982; Koplin y Hoffman,1968; Montgomery, 1981; Morris y Grant, 1972; Brown y Munger, 1985; Price, 1978; Redfield et al 1977; Schroeder and Rosenzweig 1975; Sheppe, 1967; Sheppard, 1970; Stoecker, 1972, entre otros).

Consideramos que existe competencia interespecífica cuando individuos de distintas especies se ejercen un efecto adverso, ya sea a través de un daño directo (interferencia) o por la disminución de los recursos disponibles (explotación), lo cual produce una relación negativa entre la abundancia de sus poblaciones. Las consecuencias de la competencia interespecífica pueden manifestarse de distintas maneras: en relaciones numéricas inversas (es decir, cuando hay muchos individuos de una especie, hay pocos de la otra,y a la inversa), relaciones espaciales inversas (preferencias de hábitat distintas, territorialidad interespecífica). La variación en los números de una especie debido a la presencia de individuos de una competidora puede darse a través de cambios en la reproducción, en la tasa de mortalidad, o en la dispersión. Es así que para conocer el efecto de la competencia en determinadas poblaciones analicemos los cambios en la abundancia asociados a las variaciones en las abundancias de las especies competidoras, mediados por los mecanismos anteriormente citados. Debido a que una respuesta a la disminución de la presión de competencia puede darse sin cambios en la abundancia, a través de un aumento en el uso de recursos por parte de cada individuo (lo cual implicaría un aumento en el fitness, y podría traducirse más a largo plazo en un incremento poblacional), también resulta de importancia la información acerca de los cambios en el uso de recursos asociados a cambios

en el nivel de competencia. Uno de los aspectos más estudiados en este sentido fueron los corrimientos en los ejes tróficos y ambiental del nicho, asociados a distintos niveles de competencia.

Entre los trabajos citados anteriormente, se ha observado la existencia de corrimientos de nicho asociados a la ausencia de especies competidoras en comunidades de roedores de desierto. Brown (1970) estudió la composición de dichas comunidades, comparando las características morfológicas de las distintas especies, asociadas a la dieta. Halló un distanciamiento regular (gradiente) entre los tamaños de roedores presentes en determinado habitat, con patrones semejantes en habitats distintos,donde las especies presentes variaban,pero el gradiente morfológico era similar.

En especies del género Eutamias (Heller, 1971) se observó una zonación en un gradiente altitudinal, así como la separación en dos tipos de ambiente, con corrimientos de las especies remanentes cuando se efectuaba la remoción de alguna de ellas. Grant (1969; 1970; 1971) realizó una serie de experiencias para analizar el efecto de la competencia sobre la distribución de pares de especies en ambientes de pastizal y bosque. Utilizaba clausuras donde colocaba individuos de una especie en presencia y ausencia de su competidora, en un ambiente subdividido en dos habitats principales, estudiando el crecimiento poblacional en ambos casos. En ambas experiencias la especie más frecuente en pastizal era Microtus californicus, de donde aparentemente excluía a Peromyscus en un caso y a Clethrionomys en otro, quienes incrementaban su uso de dicho habitat en ausencia de Microtus.

Otros trabajos analizan el efecto de la competencia sobre las abundancias de las poblaciones, y los mecanismos a través de los cuales se dan las respuestas (Brown y Munger, 1985; Joule y Jameson, 1972; Grant, 1969; 1970; 1971).

El caso de las especies de roedores que habitan los agroecosistemas pampeanos, en Argentina, será el tratado en este estudio, a saber: Akodon azarae, Calomys laucha, Calomys musculinus, Oligoryzomys flavescens y Mus musculus. Se han observado diferencias en su distribución entre dos tipos de ambiente: los campos de cultivo y la zona marginal de estos, junto a las alambradas, donde se desarrollan comunidades de malezas y que tienen características distintas a las de los campos vecinos, siendo menos afectados por las perturbaciones. A estas zonas marginales nos referiremos en el trabajo como 'bordes de campos' o simplemente 'bordes'. Mientras que A. azarae y O.flavescens son más frecuentes en estos ultimos, C. laucha predomina en los campos, C. musculinus varía según el ambiente y M.musculus es poco frecuente en ambos (Crespo, 1966; Kravetz, 1978).

Las especies numéricamente más importantes son A. azarae y C. laucha o C.musculinus, según los sitios. La separación espacial entre C. laucha y A. azarae, ha sido citada por Kravetz et al (1975), de Villafañe (1977), Kravetz et al (1981), siendo relacionadas las variaciones de sus abundancias con las características del ambiente: en aquéllos menos perturbados habría predominio de A. azarae, mientras que en los campos de

cultivo (sujetos a una mayor alteración antrópica), habría un predominio de C. laucha. Asimismo se ha observado la existencia de variaciones numéricas inversas, con un mayor número de A. azarae en los campos de soja donde se observa menor abundancia de C. laucha respecto al maíz, llevaron a postular que podrían existir relaciones de competencia entre ellas; o que ambas especies muestran preferencias de habitat distintas (Busch et al, 1984).

Otro antecedente del análisis de relaciones interespecíficas para estas especies es el realizado por de Villafañe et al (1977), donde analizan el ritmo de captura de las distintas especies en un muestreo de extracción. Se ha considerado (Calhoun,1964) que las especies de captura temprana son aquéllas que dominan jerárquicamente sobre las otras,mientras que aquéllas subordinadas recién son capturadas luego de la extracción de las dominantes. De acuerdo con estos los autores establecen el orden de dominancia siguiente: Bolomys obscurus> A. azarae> C.musculinus> C. laucha. Asimismo se estudiaron (de Villafañe et al, enviado a prensa), las relaciones interespecíficas y la selección de habitat en C. musculinus y A. azarae en condiciones de semicautividad.

Pese a que las especies nombradas muestran una mayor frecuencia en un tipo de ambiente, también utilizan el otro, y debido a que cada ambiente ofrece distintas condiciones para el desarrollo de las poblaciones de roedores, resulta de interés el estudiar cuál es la importancia del ambiente alternativo para las distintas poblaciones.

De acuerdo con lo expuesto, me he planteado preguntas de distinto nivel acerca de las relaciones entre las especies nombradas:

1) La distribución y la abundancia de de las distintas especies de roedores en campos y bordes, y dentro de esos ambientes, es distinta a la esperada al azar. O necesitamos explicarla mediante algún mecanismo distinto de este?

2) Si es distinta al azar, que es lo que la está determinando?

En el presente trabajo se pretende responder la primer pregunta,y evaluar el papel de la competencia interespecífica en la determinación de las desviaciones halladas, en caso de haberlas.

En una primer parte analizaremos las relaciones interespecíficas en base a los resultados de capturas efectuados en un gran número de líneas entre los años 1979-1982 (primer parte), enfoque observacional. En una segunda parte se decribe una experiencia efectuada a fin de evaluar el efecto de la remoción de C. laucha o A. azarae sobre las restantes especies, y sobre sí mismas. Al final de esta segunda parte se discuten en conjunto los resultados obtenidos en ambas.

HIPOTESIS de TRABAJO Y PREDICCIONES DERIVADAS

Hipótesis:

De acuerdo a los antecedentes mencionados en la introducción, nos planteamos las siguientes hipótesis:

1) La disposición de las especies de roedores en campos de cultivo y bordes es distinta a la esperada al azar.

2) La competencia interespecífica contribuye a determinar la organización de la comunidad de roedores, y las relaciones espaciales y numéricas entre las distintas especies.

Predicciones derivadas:

1) La distribución de las capturas de las distintas especies será distinta de la esperada al azar.

2) Las especies mostrarán relaciones espaciales y numéricas inversas.

3) Las variaciones numéricas de una o más especies competidoras producirán cambios en los números y o microdistribución de alguna o varias de las restantes, a través de cambios en la tasa de natalidad, mortalidad o migración.

OBJETIVOS

1) Determinar si el patrón de microdistribución (en campos de cultivo y bordes) y las abundancias relativas de las especies estudiadas responden a una distribución al azar, o es necesario explicarla mediante la acción de algún mecanismo.

2) En caso de existir desviaciones del azar, evaluar el efecto de la competencia en su determinación.

3) Estimar el efecto de la competencia sobre las características demográficas de las especies estudiadas (especialmente en cuanto a abundancia, reproducción y supervivencia), así como en su disposición espacial.

4) Aportar al conocimiento de las relaciones interespecíficas que pueden contribuir al diseño y predicción de efectos de medidas de control de roedores.

DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO.

Ubicación geográfica, rasgos fisiográficos principales y tipo de suelo.

El estudio se realizó en la localidad de D. Gaynor (34° 18' S y 59° 14' W), Partido de Exaltación de la Cruz, Pcia de Buenos Aires. El área estudiada pertenece a la subregión Pampa Ondulada, caracterizada por un relieve predominantemente ondulado, con pendientes en general no mayores del 2 %, y recortado por cañadas, arroyos y ríos. Debido al relieve característico la zona

no posee grandes problemas de drenaje.

El material a partir del cual se formaron los suelos de la mayor parte de las lomas de la Pampa ondulada es un sedimento fino de carácter loessoide, de textura franco-limosa rica en minerales, al cual se ha denominado loess pampeano (Frenguelli, 1925). Los bajos, cañadas y arroyos presentan materiales de tipo aluvional redepositados por las aguas. Son comunes los suelos con engrosamiento superficial debido al arrastre proveniente de las partes más altas del relieve, por lo que su material originario es de composición más variable y por lo general corresponden a depósitos aluviales o coluviales.

El tipo de suelo más frecuente es el brunizem, existiendo distintos tipos según condiciones locales.

Condiciones climáticas.

En la tabla 1 se muestran los datos climáticos de mayor interés, agrupados de acuerdo al período del año (según datos de la Estación Meteorológica del INTA Pergamino).

Se observa que durante el período invernal el promedio de días con heladas es mayor de 5, lo cual lo torna crítico para la supervivencia de los roedores (Crespo, 1944).

El balance hídrico muestra que el área se caracteriza por un exceso de las precipitaciones sobre la evapotranspiración, durante los meses de invierno y por un leve déficit de los mismos durante los meses de verano. Este déficit, relativamente pequeño en el promedio de los años, suele manifestarse con mayor intensidad en algunos. El autor antes mencionado (Crespo, 1966) postula que las condiciones de humedad óptimas para los roedores son inviernos secos y veranos húmedos.

Vegetación.

El área estudiada pertenece a una zona desprovista de árboles autóctonos, denominada de los 'pastizales pampeanos'. La vegetación prístina ha sufrido una intensa transformación como resultado de la explotación agrícola-ganadera. Originariamente, la comunidad predominante la constituían gramíneas cespitosas de 0.5 a 1 m de altura. Las lomadas se hallaban ocupadas por un manto graminoso de 'pastos fuertes' formados por una asociación de Bothriocloa laguroides y las flechillas: Stipa neesiana, Stipa papposa, Piptochaetium montevidense y Piptochaetium bicolor. Estas comunidades, hoy prácticamente inexistentes, han sido sustituídas por sembradíos y campos de pastoreo, en los que se ha favorecido la propagación de 'pastos tiernos' . Además, se han naturalizado diversas especies exóticas, como Bromus mollis, Briza minor, Lophocloa phleoides, etc, y numerosas malezas.

El manto vegetal es casi seco en invierno, se hace verde en primavera y pajizo a fines del verano. A grandes rasgos se pueden considerar en él tres estratos:en el inferior, que alcanza apenas 6 cm de altura,la mayoría de las plantas son anuales, tales como Ranunculus platensis, Micropsis dasycarpa, Soliva stolonifera, Soliva authenifolia, Plantago myusurus, Plantago heterophylla, Veronica peregrina, etc. Entre las especies perennes podemos citar Cheveulia sarmentosa, Dichondra microcalyx, Oxalis

mallobolba, Phyla canescens, etc. En el estrato intermedio, hasta 30 cm de altura, pueden citarse Spergularia platensis, Oxalis articulata, Geranium albicans, Hybanthus parviflorus, Glandularia peruviana, Carex bonariensis, etc. En el 3er estrato, de más de 40 cm de altura, se hallan gramíneas xerófilas designadas de modo general 'pastos fuertes', como S. neesiana, S. papposa, P. bicolor, P. montevidense, y Briza subaristata, Bothriocloa laguroides, etc. Se asocian diversas forrajeras, como Paspalum dilatatum, Paspalum notatum, Paspalum distichum, Bromus unioloides, Bromus auleticus, Sporobolus indicus, Setaria geniculata, etc.

A la comunidad se han agregado especies naturalizadas, como Avena ludoviciana, Avena fatua, Briza minor, Bromus mollis, Lolium multiflorum, Cerastium glomeratum, Silene gallica, Medicago polimorpha, Medicago arabica, Melilotus indica, así como los cardos Cynara cardunculus, Cirsium vulgare, Centaurea calcitrapa, etc.

En los bajos la vegetación natural ha sido menos alterada, viéndose entre la loma y la hondonada matas de Paspalum quadrifarium y Eryngium eburneum, y en las zonas anegadas: Xanthium cavanillesii, P. distichum, Paspalum vaginalis y varias halófitas. Donde hay agua estancada hay Scirpus californicus, Senecio bonariensis, Sagitaria montevidensis y otras palustres. En terrenos bajos sin desagüe, inundables durante la estación lluviosa, predomina el duraznillo, Solanum malacoxylon, al que acompañan Glyceria fluitans, Polygonum elongatus, Phalaris augusta, Juncus microcephalus, etc, así como totorales de Typha dominguensis, etc.

A lo largo de caminos y huellas, a la orilla de los alambrados, alrededor de las viviendas, se ha desarrollado una flora de composición particular como resultado de las modificaciones del medio. Una descripción más detallada de la vegetación característica del área estudiada, así como de los ambientes denominados por Crespo (1966) de tipo B, se encuentra en Bonaventura y León (en prensa).

Para finalizar, el cambio más manifiesto producido por el hombre a la vegetación natural, fue la introducción de árboles, generalmente a la vera de arroyos y caminos de acceso a establecimientos, como Salyx babilonica, Melia azedararle, Eucalyptus globulus, etc, que pudo influir sobre la distribución de fauna asociada a zonas boscosas, o a montes.

Fauna característica.

La zona estudiada está ubicada en el distrito zoogeográfico pampásico, que abarca casi toda la Pcia de Buenos Aires, partes de Santa Fé, Córdoba y La Pampa, y se ubica en el borde austral de la Subregión zoogeográfica Guayano-Brasileña.

La acción del hombre ha modificado el ambiente natural, afectando tanto a la fauna como a la flora, pero su efecto ha sido desparejo para los distintos taxones. Muchos vertebrados terrestres, especialmente depredadores de tamaño mediano , han sido muy afectados, como los zorros, gatos, hurones, zorrinos, etc, en cambio otros, ya sea por tener hábitos omnívoros, su menor tamaño o mayor capacidad de recuperación, han sobrevivido,

aunque en números poblacionales inferiores a los de antaño.

De acuerdo con Crespo (1966), una estimación de los número poblacionales por nivel trófico llevaría al esbozo de ur pirámide Eltoniana totalmente desproporcionada, con una ampli base de herbívoros y subsiguientes niveles tróficos c consumidores insignificantes, incluso aunque incluyéramos aves reptiles depredadores.

Los roedores, considerados en conjunto, han sido favorecid por los cambios acaecidos, que han generando fuentes de aliment y disminuido los predadores naturales, asimismo, su características demográficas les permitieron adaptarse mejor qu otros grupos a las condiciones de los campos de cultivo.

En la tabla 2 se adjunta la lista no exhaustiva (Crespo, 196 de mamíferos presentes en la zona.

Entre las aves predadoras debemos citar las lechuzas (Asio flammeus, Tyto alba y Athene cunicularia), chimangos (Milvag chimango), caranchos (Polyborus plancus) y halcón blanco (Elanu leucurus).

Uso actual de la tierra.

La zona está dedicada a la explotación agrícola y agrícola ganadera, predominado en este último caso los tambos. Lo principales cultivos son el maíz, trigo, lino, girasol, sorgo en los últimos años ha aumentado el cultivo de soja. L explotación se realiza en unidades relativamente pequeñas, sien de caracter semiintensivo y con predominio del cultivo de maíz trigo.

Características del sistema estudiado.

En el presente estudio nos circunscribimos al sistema formad por el campo de cultivo y su borde, que presentan condicione contrastantes en cuanto a su habitabilidad por los roedores especialmente en cuanto al rango y los momentos en que s producen las variaciones en las condiciones del ambiente, con cobertura vegetal, disponibilidad de alimento y acción de lo factores de mortalidad. En los bordes estos son principalment estacionales y debidos a causas naturales, mientras que en lo campos, sujetos a labores culturales, los cambios son má intensos y no siempre en la misma época del año. En cuanto a lo factores de mortalidad, a las causas naturales (baja temperaturas, depredación, enfermedades, etc) se agregan en lo campos el efecto de las labores agrícolas, ya sea causand mortalidad directa o aumentando la producida por otras causa (de Villafañe, enviado a prensa; Manjón et al, 1983).

En la tabla 3 se sintetizan las principales características d campos y bordes reseñadas, así como las especies más importante de roedores; que han sido descriptos anteriormente en mayo detalle por Kravetz (1978).

Principales características de las especies de roedores consideradas.

a) Calomys laucha. Datos acerca de la dinámica de población de esta especie se encuentran en Crespo 1966, Kravetz 1978, Kravetz et al 1981.Sintetizaremos aquí los rasgos más importantes que nos ayudaran a interpretar las relaciones interespecíficas. C. laucha es la especie más abundante en los ambientes estudiados, variando sus densidades a lo largo del año en forma similar a la descripta por otros autores (Crespo, 1966; 1970; Dalby, 1975; de Villafañe et al, 1977; Kravetz et al, 1981; 1983; Zuleta, 1982) para esta especie y los pequeños roedores en general en ambientes semejantes: a partir del momento de menor densidad (en primavera), con el inicio de la reprducción se van incrementando los números hasta alcanzar un pico entre junio y julio, cuando se produce un brusco descenso, que ha sido atribuido a factores climáticos, así como al stress causado por la alta densidad. Ha sido descripta como una especie r-estratega , ocupando ambientes perturbados (campos de cultivo) en mayor proporción que las restantes especies de la comunidad de roedores. La estación reproductiva se extiende entre aproximadamente septiembre y junio, siendo más larga que en A.azarae, y mostrando mayores valores de prevalencia de preñez (varios meses con el 100 de prevalencia de preñez neta). Las distintas camadas muestran diferentes estrategias demográficas y diferencias morfométricas, variando la edad del comienzo de la reproducción según sean animales nacidos al comienzo o al final de la estación reproductiva (cerca o lejos de la temporada invernal). Esto ha sido atribuido a restricciones bioenergéticas que imponen la canalización de la energía hacia termorregulación a expensas de la reproducción en época invernal (Kravetz et al, 1981). Asimismo, se ha registrado un retraso en el crecimiento de los individuos nacidos hacia el final de la estación reproductiva, lo que ha sido relacionado con la posibilidad de la entrada en torpor durante la época invernal.

C. laucha es la especie más abundante en los campos de cultivo, donde muestra un ciclo anual que corresponde, como se describió anteriormente, a las características reproductivas y a las condiciones del ambiente. En los bordes presenta mayores variaciones, habiendo algunos en que es abundante mientras que en otros está prácticamente ausente. Su presencia en este caso puede deberse a la existencia de individuos residentes en el borde, o a la presencia ocasional de individuos de campo, y estaría determinada por las condiciones del ambiente en campos y bordes, y la densidad de las otras especies y de sí misma en ambos ambientes.

b) Akodon azarae. Una descripción de la dinámica poblacional de esta especie en la misma localidad de estudio se encuentra en Zuleta et al (1982). Sus rasgos mas característicos son: ciclo anual de la abundancia semejante a la de C. laucha pero con mayor abundancia en los bordes que en los campos. En otras localidades las características demográficas y reproductivas son similares a las descriptas para D. Gaynor, habiendo sido descriptas por Pearson (1967), Contreras (1973), Dalby (1975), Marconi(1982) . Ha sido descripta como mas k-estratega que C. laucha, y más

sensible a perturbaciones del ambiente (de Villafañe et al, 1977). Su estación reproductiva es más breve, presentando valores de prevalencia de preñez neta menores que dicha especie. También presenta camadas con distintas características según la fecha de nacimiento, siendo las primaverales y estivales de mayor tamaño y con una mayor actividad reproductiva que las otoñales. A. azarae es una especie que muestra una marcada territorialidad intraespecífica, siendo las hembras dominantes (Zuleta, 1985a y b). Se postula un mecanismo de regulación social basado en la variabilidad cariotípica de las hembras (Zuleta, 1987).

c) Oligoryzomys flavescens. Son escasos los datos acerca de la dinámica de población de esta especie. De acuerdo a trabajos de Crespo (1966) y los datos obtenidos durante este estudio, O. flavescens es una especie característica de borde, como A. azarae, pero está presente en menores números. Muestra, como C. laucha, variaciones según el ambiente, estando irregularmente distribuida. Crespo (1966) describe la presencia de grupos bastante numerosos conviviendo en cuevas. La escasez de esta especie, y su aparición en determinados momentos del año con mayor densidad, la hace aparecer como sensible tanto a los cambios ambientales como a la competencia interespecífica.

d) C.musculinus. Datos acerca de la dinámica de población de esta especie se encuentran en de Villafañe, 1970; Kravetz y de Villafañe, 1981. En el presente trabajo fueron capturados en bajos números. De Villafañe (com. pers.), en campos de maíz cercanos a la localidad estudiada, obtuvo capturas en proporción semejante a las de C. laucha en los campos de cultivo, mientras que nosotros obtuvimos valores semejantes para campo y borde, con leve predominio del segundo (tabla 5). Las características reproductivas han sido descriptas por de Villafañe (1970).

PARTE I: CARACTERISTICAS DE LAS COMUNIDADES DE ROEDORES, CON REFERENCIA A LAS RELACIONES INTERESPECIFICAS.

INTRODUCCION

En esta sección se describirán las principales características de la comunidad de roedores estudiada (utilizando el término comunidad, sensu latu), en cuanto a su composición específica, abundancias relativas y distribución de las distintas especies, relaciones espaciales y características demográficas. Dicha descripción constituye la base sobre la cual se fundamentan las hipótesis de trabajo, e incluye el análisis de material original obtenido en colaboración con los integrantes del laboratorio de Ecología de roedores de la Cátedra de Microbiología, Parasitología e Inmunología, Fac. de Medicina, UBA, y datos de la bibliografía.

En primer término se analizaron las abundancias relativas de las distintas especies en los dos tipos de ambiente y su variación estacional. Se estimaron los índices de diversidad específica en las distintas estaciones del año a fin de tener una evaluación de la magnitud de la superposición entre especies, y poder relacionarlo con la competencia. Se efectuó con mayor detalle un análisis de las relaciones espaciales. Tal como se dijo anteriormente, el estudio de las relaciones espaciales entre individuos de distintas especies contribuye a determinar el tipo de interacción que existe entre sus poblaciones. Según el principio de exclusión competitiva, y de acuerdo a la teoría de nicho derivada, dos especies que compartan su nicho no pueden coexistir indefinidamente, de manera que especies muy emparentadas sean alopátridas, o en simpatría muestren corrimientos en su nicho que tiendan a diferenciarlas, dando lugar a una "segregación de nicho" (Lack, 1942).

Esta segregación puede darse a distintas escalas espaciales, como geográfica,interhabitat, intrahabitat; y en distintas dimensiones del nicho, como la diferenciación por habitat o dieta. Como alternativa a la segregación en el uso de recursos se presenta el comportamiento territorial interespecífico, donde distintas especies utilizan los mismos recursos, pero espacialmente separadas.

En la naturaleza no vemos situaciones tan claramente definidas como acostumbramos exponerlas, sino que se dan combinaciones de distintos mecanismos. Por ej, en el caso de la segregación por habitat, si bien se observa que poblaciones de distintas especies usan con mayor frecuencia un distinto tipo de habitat, también estan presentes en el otro. Esto lleva a que asociado al análisis espacial vaya el de las relaciones numéricas, considerándose que tanto la existencia de relaciones espaciales como numéricas inversas constituyen evidencias de la existencia de competencia.(Grant, 1972).

Las relaciones numéricas inversas pueden ser tanto una simple consecuencia de la relación espacial, o presentarse en ambientes semejantes que han sufrido un desarrollo distinto, donde por azar o causas ajenas a las relaciones interespecíficas (por diferencias al ser colonizados, o desaparición local de alguna de las poblaciones), la composición específica inicial de la

comunidad no era idéntica. Esto puede dar lugar a que poblaciones de una misma especie interactúen con combinaciones distintas, o con distintas abundancias de poblaciones de otras especies en cada sitio, en presencia o ausencia de competidores fuertes, etc.

Esta situación ha sido ampliamente estudiada para la distribución de aves en islas, como en el caso de las aves del archipiélago de Nueva Guinea (Diamond, 1975), donde se observó la existencia de combinaciones "prohibidas" o "posibles" de especies en una isla, de manera que el establecimiento de una especie en una isla estaría condicionada por quiénes se encuentran habitándola previamente.

En el caso de los roedores que estamos estudiando existen antecedentes acerca de su distribución diferencial en los dos tipos principales de ambiente: campos y bordes. Restaba hasta el momento determinar, mediante un análisis cuantitativo de los datos, la significación de esta distribución, así como conocer sus causas, si se debe exclusivamente a la distinta preferencia de habitat o está determinada también por la competencia interespecífica.

Existen también antecedentes acerca de una diferenciación en el uso del espacio en una escala espacial más pequeña, observandose que en los bordes de campos de cultivo, A. azarae utiliza los sitios de mayor cobertura, sobre todo de gramíneas, mientras que C.laucha, C.musculinus y O. flavescens son capturados en los lugares con mayor porcentaje de suelo desnudo (Bonaventura y Kravetz, 1984).

En los agroecosistemas pampeanos podemos describir un sistema campo-borde discontinuo, constituido por subunidades formadas por cada campo y su borde, con características propias a los efectos de las comunidades de roedores, producto de su desarrollo in situ, relativamente independiente de las otras subunidades. Esto permite analizar las relaciones numéricas entre las especies en estas subunidades en forma semejante a la utilizada para analizar la distribución de aves en islas, citada anteriormente, o en los ambientes que Brown (1972) describe en sus "experimentos naturales", que son áreas semejantes aisladas geográficamente. Desde luego en nuestro caso las diferencias entre las distintas porciones no serán tan marcadas, ya que hay una interconexión entre los distintos campos y bordes, sirviendo estos últimos de conexión entre los primeros. Sin embargo, en trabajos anteriores se ha hipotetizado que el paso de individuos de un campo a otro, (Kravetz et al, 1977; Manjón et al, 1983) si bien encuentra una vía en el borde, se ve frenada por la presencia en éste de individuos de otras especies. Los movimientos entre distintas porciones del borde se ven limitados por las características longitudinales de éste, habiéndose registrado en un año de muestreos de captura, marcado y recaptura, un sólo individuo (sobre un total de 849) que fue capturado a 200 m de su lugar original.

De esta forma, así como consideramos que la distribución entre borde y campo nos reflejaría una segregación por habitat, las diferencias existentes entre los distintos bordes nos mostrarían las consecuencias del desarrollo de las poblaciones en interacción con distintas abundancias de poblaciones de otras

especies. No se descarta tampoco la existencia de una segregación espacial a un nivel intermedio, prefiriendo algunas especies bordes con algunas características, y las restantes con otras.

Finalmente, se analizaron las relaciones entre las capturas de las distintas especies en cada trampa (distanciadas por 20 m), lo cual permite estudiar las relaciones espaciales en una menor escala, reflejando la interacción a nivel individuo, y contribuyendo a estimar el grado de territorialidad interespecífica.

MATERIALES Y METODOS

1. Métodos de captura , composición específica y estimación de abundancias relativas.

El estudio de la composición específica y abundancias relativas de las distintas especies de roedores se basa en los resultados de muestreos realizados entre septiembre de 1979 y agosto de 1982. Se estudiaron distintos habitats: campos de cultivo y sus bordes, en distintas épocas del año. Se utilizaron trampas de captura continua muerta (Percich, 1981) ubicadas en líneas de 8 trampas separadas por una distancia de 20 m. Funcionaron continuamente durante 7 días posteriores a su instalación. En algunos casos fueron reinstaladas luego de la primer revisación, no siendo considerada la captura correspondiente en la mayoría de los análisis efectuados, a fin de no introducir heterogeneidad en las muestras.

En la tabla 4 se muestra el número de líneas colocadas en bordes y campos en los distintos meses del año.

Los roedores capturados fueron determinados específicamente, medidos (medidas de longitud total, largo de cola, tarso y oreja), sexados y se determinó el estado reproductivo (estado de la vagina:abierta o cerrada y preñez para las hembras y testículos abdominales o escrotales para los machos). Fueron registradas asimismo las fechas y localizaciones de las distintas capturas.

La abundancia relativa de las distintas especies se estimó mediante el Indice de Densidad Relativa (IDR)= número de roedores capturados/ número de trampas x número de noches . Se consideró este índice, que mide el éxito de captura, adecuado para los fines perseguidos, ya que se desea comparar valores de abundancia en distintos habitats y de distintas especies, no siendo necesaria una medida de abundancia absoluta o de densidad. Las características del trampeo con captura contínua permitieron asimismo detectar diferencias de abundancia en momentos en que ésta era alta, ya que el sistema no se saturaba. Debido a que el esfuerzo de captura (número de trampas x número de noches) fue siempre el mismo, en algunos casos nos referiremos directamente al número de animales capturados.

2. Diversidad específica y amplitud de habitat.

Se estimó la diversidad específica en campos y bordes en lo distintos meses del año, mediante el índice de Shanon-Weaver. S calculó la diversidad (H') y el componente de equitatividad (E de acuerdo a las siguientes fórmulas:

$$H' = -\sum_{i=1}^{s} pi \cdot \log pi = -\sum (ni/n) \log (ni/n)$$

donde s= número de especies presentes
pi= ni/n ($\sum pi=1$)
ni= número de individuos de la especie i
n= número total de individuos ($\sum ni$)

E= H'/ Hmáx donde Hmáx= -log s

Estos índices fueron utilizados con el fin de estimar l magnitud de la superposición de especies en campos y bordes, as como en los distintos meses del año.

Fueron utilizados asimismo para estimar las amplitudes d nicho de las distintas especies, en cuanto a su uso de lo distintos bordes, siendo en este caso:

ni= número de individuos de la especie i
n= número total de individuos
s= número de bordes estudiados.

En este caso, el índice de diversidad da una idea de l homogeneidad de la distribución de las capturas de una especi en las líneas de borde estudiadas. El componente (equitatividad), al estar relativizado por el número de borde posibles, resulta más informativo que el de diversidad (H') siendo un estimador del tamaño del nicho.

Una especie con amplia distribución en los bordes tendrá u alto valor de amplitud de habitat, mientras que aquella que se más estricta en sus requerimientos mostrará por el contrari bajos valores de amplitud de habitat.

3. Relaciones espaciales y numéricas.

Se compararon las capturas de las distintas especies en campo y bordes mediante un test de X^2 de heterogeneidad (Lison,1976).

Se analizó si existía una relación entre los números d capturas de las distintas especies a nivel de línea y de trampa.

En el primer caso (distribución por línea) se calcularo índices de asociación, coeficientes de correlación y gráficos d distribución de capturas de cada una de las especies respecto las de las otras.

Para el análisis por trampa se utilizaron también índices d asociación y coeficientes de correlación, efectuándose u análisis de componentes principales a fin de discriminar el pape de los distintos componentes de la población en la determinació de las relaciones interespecíficas.

Los índices de asociación usados fueron el de Cole, el de similitud de Jaccard y el X2.

Indice de asociación de Cole (CMA) (según Chelkowska et al, 1985)

CMA= ad-bc/(a+b)(b+d) si ad>bc
CMA= ad-bc/(a+b)(d+c) si bc>ad y d>a
CMA= ad-bc/(b+d)(c+d) si bc>ad y a>d

Indice de Similitud de Jaccard= a/(a+b+c) (segun Southwood,1978)

donde a= número de líneas (o trampas) donde ambas especies están presentes.
b= número de líneas (o trampas) donde está sólo la primera especie.
c= número de líneas (o trampas) donde está presente sólo la segunda especie.
d= número de líneas (o trampas) donde están ausentes ambas especies.

Para estos cálculos no se tuvieron en cuenta las líneas que no obtuvieron ninguna captura.

Se testeó la significación de la asociación mediante un test de X2 (con la corrección para continuidad, de Yates), teniendo y no teniendo en cuenta las dobles ausencias.

$$X^2 = (ad-bc)^2 n/(a+b)(a+c)(b+c)(b+d)$$

donde a,b,c y d son los ya descriptos y n es el número total de individuos (de ambas especies consideradas).

A fin de tener una estimación de los coeficientes de competencia entre los distintos pares de especies se calcularon las ecuaciones de regresión, tanto a nivel de línea como de trampa. El uso de las ecuaciones de regresión de los números de distintas especies como estimación de su influencia recíproca fue utilizado por Grant (1970), y Hallett y Pimm (1979),quienes encontraron que las estimaciones de los coeficientes de competencia (como las pendientes de dichas ecuaciones) no resultan demasiado afectadas por las desviaciones del equilibrio de las densidades de las distintas especies. No se pudo efectuar un análisis de regresiones múltiples debido a la existencia de numerosas dobles ausencias, que sesgan los resultados de la regresión. Al calcular las ecuaciones de regresión de a pares las dobles ausencias no fueron tenidas en cuenta. Se calcularon los coeficientes de correlación correspondientes a las ecuaciones de regresión, así como el de correlación por rangos de Spearman, a fin de verificar la significación de las relaciones encontradas. El último fue utilizado debido a las limitaciones del análisis de regresión en el caso de que los datos no tengan una distribución normal.

La distribución de las capturas de cada especie en función de los números de cada una de las otras se representó graficando el porcentaje de la captura total de una especie que es aportado por las líneas que capturaron 0,1,2...n individuos de la otra especie.

Para esto se agrupó las líneas de acuerdo al número capturado

de una especie x, calculándose en cada una de ellas la representacion relativa (en porcentaje) de la especie y (número de capturas de esta especie en esta línea, respecto a su total). Estos valores fueron promediados de acuerdo al número de líneas pertenecientes a cada clase. De esta manera, se graficó en el eje de las ordenadas el % de la captura total de una especie que es aportado por líneas con 0,1,2..n individuos de la otra especie (en el eje de las abcisas). Una recta paralela a este último eje representaría una independencia entre las dos variables consideradas, mientras que una pendiente positiva o negativa indican una interrelación.

A fin de discriminar el papel de los distintos sectores de las poblaciones en la determinación de las capturas por trampa se efectuó un análisis de componentes principales, con el objetivo de obtener la distribución de las trampas en grupos de acuerdo a la composición de sus capturas. Las variables fueron definidas de acuerdo a la especie, sexo y clase de edad, esta última de acuerdo a longitud total. Los intervalos utilizados para definir cada clase para cada especie se muestran en la tabla 5. Para el análisis efectuado fueron agrupadas en tres clases: uniendo la II y la III, y la IV y la V en el caso de O. flavescens y A. azarae y la II y la III en el caso de C.laucha.

Se construyó una matriz en la cual las entidades (individuos) son las unidades de muestreo (trampas en determinada fecha) y los atributos los individuos de cada clase capturados (grupos de captura). Se hizo un análisis Q, utilizando una matriz de covarianzas.

RESULTADOS

1. Composición específica, abundancias relativas y diversidad en campos y bordes.

Las especies de roedores capturadas fueron: Akodon azarae, Calomys musculinus, Calomys laucha, Oligoryzomys flavescens, Mus musculus y Cavia aperea. En la tabla 6 se muestran los números de cada especie capturados en campos y bordes.

No se tendrá en cuenta en los análisis posteriores a M. musculus,poco frecuente en el ambiente estudiado, ni a C. aperea, cuyos adultos son hipocapturados por el sistema de trampeo empleado. Como se observa en la figura 1, hay una marcada variación estacional de la abundancia de roedores a lo largo del año, con un máximo en invierno (junio-julio) y un mínimo primaveral (septiembre-octubre).Este patrón se repite en distintos años, con ligeros corrimientos originados por variaciones ambientales (retraso en la producción de heladas,por ej). Dicho patrón estacional estaría determinado por distintos factores, algunos de ellos interrelacionados, como la estacionalidad de la reproducción de los roedores, el clima y las labores culturales. A partir de los meses de septiembre- octubre, en los que se observa la menor abundancia, hay un aumento de los números debido al inicio de la reproducción y un mejoramiento

paulatino de las condiciones del habitat, con aumento d cobertura vegetal. Se alcanza un máximo entre los meses de j julio, luego del que se registra un descenso que ha atribuido a la mortalidad causada por las heladas y interrupción de la reproducción, así como a otros factores, el stress producido por la alta densidad (Chitty, 1967; K 1978a y Krebs, 1978b).

Al patrón general de variación de la abundancia se agrega efectos de las labores culturales, que producen morta adicional (en los momentos de cosecha en los campos, señalad la Figura 1) y generan movimientos borde-campo que p producir un aumento en la abundancia en los bordes determinados momentos. Asimismo, en los momentos de alta den en los bordes se producen corrimientos hacia los campos (Zu 1982).

En la tabla 7 se muestran los valores del índice de diver para campos y bordes,obteniéndose tanto para la diversidad como para la equitatividad (E) mayores valores en los bo atribuible a la mayor presencia en estos de O. flavescens musculinus y A. azarae, en tanto que en los campos es dominante C. laucha.

2. Relaciones espaciales y numéricas.

2.1. Distribución en campos y bordes.

En la tabla 8 se muestra la distribución de las captura cada especie según campo o borde, donde funcionaron práctica el mismo número de líneas. Se observa que A. azarae flavescens muestran el 86 y el 90% del total de sus captur los bordes , respectivamente, mientras que la distribución d Calomys entre campo y borde es más semejante, si bien la ca de C.laucha en el campo fue prácticamente el doble que l borde. El valor de X^2 obtenido (X= 53.87, P<0.05) muestra que distribución se aleja significativamente del azar.

2.2. Distribución de capturas entre los bordes.

Se analizaron las distribuciones de capturas de las dist especies en los distintos bordes (mediante índices de diver de habitat, que estiman la amplitud de habitat, así com interrelación (índices de asociación, correlaciones, etc).

2.2.1. Amplitud de habitat.

Los valores de amplitud de habitat (tabla 9) muestran varia estacional, así como marcadas diferencias entre las dist especies. A. azarae, coincidente con ser la más abundante e bordes, es la especie que muestra en general mayores valore amplitud, tanto para H', como para E. Esto revela distribución relativamente homogénea en las líneas de b

siendo capturada en la mayoría de ellas, especialmente en primavera, verano e invierno, mientras que en otoño la amplitud es menor. O. flavescens muestra altos valores en verano y otoño, pero bajos en invierno (pese a ser la época en que se captura el mayor número de ejemplares) . En primavera los bajos números de capturas no permiten un cálculo de amplitud de habitat. C. laucha muestra los mayores valores de amplitud de habitat en los bordes en otoño e invierno, momentos de alta densidad en los campos, y son en general valores altos. C. musculinus es la especie que muestra los menores valores de amplitud de habitat (tabla 9).

2.2.2. Relaciones entre las capturas de las distintas especies.

Medidas de asociación entre las distintas especies.

En la tabla 10 se muestran los valores de asociación usados, pudiendo observarse que los de A. azarae con las restantes especies indican interacción negativa (CMA<0 , Jaccard<0.5), mientras que para las restantes especies se obtuvo asociación positiva, siendo el par CM-Of el único que da valores estadísticamente significativos (P<0.05), marcados con un asterisco en la tabla. Si embargo, en este caso se incluyeron para el cálculo del X^2 las dobles ausencias, lo cual puede contribuir a determinar una asociación positiva fuerte en el caso de estas dos últimas especies, ambas poco frecuentes. El coeficiente de Jaccard muestra un problema inverso,al no tener en cuenta las dobles ausencias, puede dar un resultado de interacción negativo cuando analizamos la relación entre dos especies desigualmente abundantes, en la que la más escasa se encuentre presente siempre junto con la otra, lo cual sería una asociación positiva.

Coeficientes de competencia.

Los valores de los coeficientes de competencia, estimados mediante las pendientes de las ecuaciones de regresión que relacionan los números de capturas de las distintas especies en las distintas líneas se muestran en la tabla 11. Se observa que son pocas las relaciones significativas (señaladas con asteriscos en la tabla), y que son negativas en primavera para todos los pares de especies, mientras que en las restantes estaciones del año son variables según el par considerado.

Los valores de correlación entre los numeros de las distintas especies en las distintas líneas se ven afectados por la dependencia de estos de variables externas, como la favorabilidad del ambiente, y las diferencias de magnitud de los números de las distintas especies. Asimismo, de acuerdo a los resultados obtenidos para las distribuciones de capturas de las distintas especies (punto siguiente), existirían relaciones no lineales entre los números de las distintas especies,con cambios de pendiente superado un cierto número de individuos que harían que los coeficientes de correlación, aún cuando pudieran ser significativos en cierta regiones de la curva, dieran un valor global cercano a 0.

Distribución de capturas de las distintas especies en función del número de individuos capturados de otras especies.

En la figura 2 se muestran las distintas distribuciones obtenidas (para el total de las líneas estudiadas). Se observa que las curvas no corresponden estrictamente a ninguna de las esperadas: de acuerdo a una hipótesis de interacción positiva esperaríamos una curva en forma de J, con acumulación de capturas en los valores altos de la otra especie, en tanto que una interacción negativa conduciría a una curva en forma de ʃ , con acumulación de capturas en los valores bajos. De acuerdo a la hipótesis de independencia esperaríamos una recta constante, paralela al eje de las abcisas. En la fig 2a se muestran las distribuciones obtenidas. Se observa que la distribución de las restantes especies respecto a A. azarae muestra un cambio de comportamiento al alcanzarse un cierto número de individuos de este. En una primer parte, a un mayor número de individuos de esta última especie, corresponde un aumento en el porcentaje de capturas de las restantes especies que aportan esas líneas, aunque ese incremento es pequeño. Esta zona correspondería a aquellas líneas ubicadas en ambientes desfavorables para los roedores en general, donde todas las especies están en baja densidad, y muestran la misma tendencia a aumentar en lugares más favorables. También se puede interpretar en forma temporal (ya que en este análisis se incluyeron líneas colocadas en distintas epocas del año), correspondiendo a la época de baja densidad, de inicio de la estación reproductiva, en la que todas las especies aumentan sus números lentamente. En una segunda parte hay un incremento rápido, que representaría el aumento de la densidad en aquellas líneas ubicadas en mejores ambientes (o en la época del año de mayor densidad), donde también presentan la misma tendencia todas las especies. La tercera parte (caída del % de captura de las restantes especies con el aumento del número de A. azarae) correspondería a una zona de saturación del sistema, donde si bien el ambiente es favorable la alta densidad de A. azarae inhibe el desarrollo de las poblaciones de otras especies. De acuerdo con esto, existiría un valor umbral del número de A. azarae por encima del cual la coexistencia con las otras especies se hace difícil.

Las distribuciones de A. azarae y C. musculinus respecto a C. laucha (fig 2b) se ajustan más a la hipótesis de independencia, mientras que O. flavescens muestra cierta acumulación de sus capturas hacia los valores altos del número de C. laucha. Las distribuciones de capturas respecto a C. musculinus y O. flavescens son más difíciles de interpretar debido a los menores valores de capturas de estas especies, que hace que tengamos curvas con un menor número de puntos (fig 2c y 2d).

Las diferencias de comportamiento de las distintas curvas se observan más claramente al graficar el porcentaje acumulado de las capturas de una especie en función de los números de la otra (fig 3). Se aprecia que las distribuciones de capturas de C. laucha, C.musculinus y O. flavescens en función del número de A. azarae llegan rápidamente a una asíntota (fig 3a), mientras que las distribuciones de A. azarae y C. musculinus muestran un incremento constante para distintos números de C. laucha. (fig 3b).

2.2.3. Distribución de capturas dentro de los campos y bordes.

Relación entre las capturas totales de cada especie.

En forma coincidente con lo observado para la distribución entre los bordes, A. azarae muestra coeficientes de competencia (de acuerdo al número de capturas por trampa, tabla 12) negativos con las restantes especies en primavera, verano y otoño, siendo significativas en la primavera y verano, no así en otoño e invierno. C. laucha y C. musculinus muestran correlación negativa en primavera y verano, pero no en otoño e invierno. C. laucha y O. flavescens muestran interacción negativa en primavera y verano, mientras que en las restantes estaciones es positiva, siendo en el invierno estadísticamente significativa (valores significativos al 5% senalados en la tabla con un asterisco). C. musculinus y O. flavescens muestran una correlación negativa estadísticamente significativa en el verano, mientras que en otoño e invierno es positiva y no significativa. El tipo de relaciones entre las especies obtenido mediante el cálculo de índices de asociación es semejante al descripto para los coeficientes de correlación (tablas 14 y 15).

De acuerdo con estos resultados, observamos diferencias en las relaciones interespecíficas en las distintas estaciones del año, siendo la primavera y el verano los momentos en que se dan las interacciones negativas más fuertes. La especie que muestra mayores valores de interacción es A. azarae, lo cual coincide con lo observado a nivel de línea, donde la distribución de las restantes especies muestra una dependencia de los números de éste.

Mediante el análisis de componentes principales se observó que las variables que más contribuyen, en los bordes, a la diferenciación de las trampas de acuerdo a sus grupos de captura son los números de C. laucha juveniles y los de A. azarae hembras (ubicados en los extremos del primer eje de variación), tanto en otoño como en invierno (fig 4) . De acuerdo al valor del autovector la contribución de los C. laucha juveniles es la más importante para definir dicho eje. En los campos las variables que definen los extremos del primer eje son, en otoño, los C. laucha por un lado y los C. musculinus y A. azarae por el otro, en tanto que en invierno este primer eje podría estar relacionado con una discriminación por edad .

De acuerdo a los resultados obtenidos mediante componentes principales, se calcularon coeficientes de correlación entre distintos componentes poblacionales de C. laucha y A. azarae (tabla 16). Se observó que en tanto que los valores de correlación para los números totales de ambas poblaciones no eran significativos, sí lo eran entre los C. laucha juveniles y los A. azarae hembras , así como la relación entre los C. laucha juveniles y los A. azarae totales (tabla 16).

Esto muestra, por un lado, que los que manifiestan un mayor efecto de la competencia interespecífica son los C. laucha juveniles, y que dentro de los A. azarae son más importantes para la interacción las hembras que los machos cuyos valores de

correlación, tanto con los C. laucha totales como los juveniles no son significativos)(tabla 16).

En los campos los valores de correlación son menores que los bordes, habiendo una interacción negativa significativa e A. azarae - C. musculinus, y C. laucha- C. musculinus en verano (tabla 13).

DISCUSION.

Hasta ahora se han presentado una serie de elementos permiten evaluar algunos aspectos acerca de las relaciones e las especies estudiadas.

1) Existe una distribución diferencial de las disti especies en los dos tipos de ambiente: A.azarae y O. flaves son más frecuentes en los bordes y C. laucha en los campos, bien también está presente en los primeros.

2) C. musculinus es la especie que muestra menores valore amplitud de habitat en los bordes considerados, esto puede consecuencia de su escasa abundancia, o a que requiere cie tipos de ambiente, así como que su distribución se encue restringida por la presencia de otras especies.

O. flavescens usa el campo en escasa proporción, y en bordes muestra una amplitud global inferior a la de C. lauch A. azarae, pero tiene una alta variación segun la época del (valores altos en primavera y verano y bajos en otoñ invierno). Esta situación puede deberse, como en el caso d musculinus, a la existencia de requerimientos de hab estrictos, que se manifiestan especialmente en otoño e invi (pese a que esa es la época de mayor abundancia), o a características sociales, ya que en trabajos anteriores (Cre 1966) se ha observado la presencia de varios individuos (que autor postula como integrantes de grupos familiares), habit cuevas en conjunto. La formación de grupos familiares numer en determinados lugares daría lugar a una disposición contagi con una alta variabilidad en cuanto al número de indivi presentes en distintos sitios, y que explicaría el tipo errá de distribución de capturas entre los bordes.

3) Existencia de interacciones. De acuerdo a las relaci espaciales y numéricas halladas existirían interacci negativas entre las especies en algunos momentos del año. E relaciones son más fuertes entre A. azarae y las resta especies que entre ellas entre sí, lo que surge tanto análisis de las relaciones a nivel de línea como de tr (tablas 10,11,12,13,14,15).

Encontraríamos distintos niveles en los cuales las espe interactúan: uno a nivel poblacional, que se manifestaría e segregación de habitat (tanto entre campo y borde, como dentr los bordes), reflejada en la distribución de capturas a nive línea. En las zonas de superposición encontramos una segrega a un nivel espacial mas pequeño, reflejo de las relaciones e los individuos, y que se traduce en las relaciones inversas las capturas por trampa.

En el primer nivel observamos que la distribución de las capturas de C. laucha, C. musculinus y O. flavescens respecto al número de A. azarae presentes muestra la presencia de un valor a partir del cual cambia la importancia de las interacciones con esta última especie y por lo tanto disminuye el número de capturas de las restantes (figs 2 y 3). La distribución de A. azarae parece ser independiente de los números de las restantes (fig 2b). Esto indicaría por un lado, que la competencia es marcadamente asimétrica, no siendo afectadas de igual forma ambas especies (en el caso de A. azarae- C. laucha, o A. azarae-O. flavescens).Por otra parte los coeficientes de competencia de A. azarae sobre las demás especies no serían constantes para todos los valores de abundancia de las distintas poblaciones, lo cual implicaría un ajuste a un modelo de competencia con isoclinas no lineales, más que al de Lotka Volterra. Si supusiéramos la existencia de distintas densidades de equilibrio para las especies interactuantes, correspondientes a distintos ambientes en una misma época del año, o una fecha determinada en distintos años, de manera que no influyera la variación estacional, los valores para C.laucha u O. flavescens mostrarían una variación con cambio de pendiente a partir de cierto número de A. azarae (fig 5). En una primer parte, correspondiente a la zona de bajas densidades de esta última especie, no podemos determinar de acuerdo al gráfico observado de distribución de capturas el signo de la pendiente de las isoclinas de equilibrio, pudiendo ser tanto positivo, como negativo o nulo. Sin embargo, el ascenso conjunto de los números de las distintas especies correspondería, como se ha señalado anteriormente, al efecto del mejoramiento del ambiente, que sería mayor que el de las relaciones interespecíficas. Los valores de asociación y correlación negativos hallados en la época del año de menor densidad de roedores (Tablas 10,11,12,13,14) indicarían que la pendiente en este caso es negativa. A partir del valor umbral de A. azarae la pendiente seguiría siendo negativa y mayor, y el efecto de las relaciones interespecíficas alcanzaría a contrarrestar el del mejoramiento de las condiciones del ambiente, de manera que este último se traduciría en el aumento numérico de una sola especie, A. azarae. La curva que representaría los valores de equilibrio de esta última especie en función de los números de las restantes, sería una recta paralela al eje que representa los valores de densidad de éstas, de las que sería independiente (fig 6), su ubicación sobre el eje de las abcisas dependerá del ambiente. Este tipo de curvas se asemejan a las descriptas por Vance (1985) en un modelo de competencia por interferencia, donde una especie es dominante, pero la otra es más eficiente en el uso del recurso. En este caso la isoclina de la especie dominante es una recta (independiente de los valores de la otra especie) y la de la otra es una curva convexa, con una pequena región cóncava. En el caso de A. azarae y O. flavescens, quizá podría considerarse que un uso más eficiente del recurso, en este caso espacio, podría relacionarse con el aprovechamiento vertical de éste por parte de O. flavescens.

La existencia de jerarquías de acuerdo a la competencia, siendo A. azarae dominante en los bordes, coincide con los datos acerca de los ritmos de captura en muestreos de extracción (de

Villafañe et al,1973; Kravetz et al,1975; 1982) donde recién de remover un cierto número de A. azarae y/o Bolomys obscurus, aumenta la capturabilidad de los individuos de otras especies (C. laucha, C.musculinus). De acuerdo con Calhoun (1964) los ritmos de captura en estos tipos de muestreo reflejan la existencia de jerarquías intra e interespecíficas, donde los individuos de las clases o especies dominantes son los primeros en ser capturados.

De acuerdo a las relaciones de capturas por trampas, encontramos un cierto grado de territorialidad interespecífica (CMA< 0), reflejada en el evitamiento de trampas donde se capturan individuos de otras especies, lo que revelaría la existencia de mecanismos de interferencia.

4) Mecanismos por los que persisten las distintas especies. Diversos autores han relacionado la posibilidad de la persistencia de distintas especies en un sistema a la existencia de un punto de equilibrio común para las densidades de sus poblaciones (Volterra, 1926; Gause,1934; Mac Arthur y Levins,1964). Este punto de vista ha sido criticado, dada la existencia de numerosos casos en la naturaleza de persistencia de especies en sistemas que difícilmente pueden considerarse en equilibrio. En nuestro caso resulta difícil determinar si la comunidad de roedores estudiada se encuentra en equilibrio. La primer dificultad aparece al intentar definir los límites del sistema, es decir si las densidades de las distintas especies se encuentran en equilibrio en el sistema global, integrado por campos de cultivo, bordes de caminos, de cultivos, y ambientes naturales, o si existen condiciones de equilibrio local, o la ausencia absoluta de situaciones de equilibrio . De esta manera tendríamos que analizar tres condiciones: si existe una estabilidad global de los roedores en agroecosistemas, la existencia de estabilidades locales, o la ausencia total de situaciones de equilibrio.

La variabilidad estacional del ambiente, que es acompañada por los cambios en las abundancias de las distintas especies de roedores, nos llevaría a descartar la existencia de un punto de equilibrio común para las densidades de las distintas especies (Levins, 1979). Si estos cambios en las abundancias repitieran un patrón anual, podríamos describir un ciclo estable, sin embargo las variaciones climáticas y de otros factores ambientales en los sistemas agrícolas, asociados al uso de la tierra, hacen que las variaciones no se repitan en idéntica forma, y para determinar si existe un ciclo estable serían necesarios datos de una serie temporal más larga.

La situación discutida precedentemente considera el sistema que incluye la heterogeneidad espacial existente. Si abstrayéramos de esta heterogeneidad, y pensáramos en un sistema homogéneo en cuanto a la variación espacial, es decir un ambiente que tuviera exclusivamente las características de los campos de cultivo o las de los bordes,la situación esperada cambiaría. Los dos ambientes mencionados difieren en cuanto a las condiciones que ofrecen a las distintas especies, y estas presentan a su vez distintas adaptaciones, lo cual hace que las relaciones de competencia no sean las mismas en ambos. En los bordes, con una mayor densidad (debido a su forma casi unidimensional) y diversidad específica (Kravetz,1978), la competencia

interespecífica puede jugar un papel más importante que en los campos, donde domina casi exclusivamente C. laucha, y donde la capacidad de soportar las perturbaciones debe ser de primordial importancia para la persistencia. La presencia dominante de A. azarae en los bordes, donde sería más importante la habilidad competitiva,puede relacionarse a la estrategia de esta especie, que ha sido considerada por diversos autores (Kravetz,1978) como mas K que los Calomys,para quienes sería más importante la capacidad reproductiva (estrategia más r).

De acuerdo a los datos existentes en la bibliografía acerca de la composición de las comunidades de roedores en agroecosistemas, em ambientes con distinto grado de perturbación (Crespo,1966; Kravetz,1978), podríamos hacer una secuencia desde aquéllos menos perturbados (pastizales naturales, pasturas),pasando por los intermedios como terraplenes de ferrocarril, bordes de caminos y de campos de cultivo, y por último dichos campos, donde se observa una disminución progresiva de la dominancia de A. azarae y un aumento en el predominio de C. laucha. El cambio en la composición de especies hacia un dominio de A. azarae en ambientes menos perturbados (que no son influidos por campos de cultivo, donde predomina C.laucha) indicaría que los bordes no se encuentran en una situación de equilibrio per se, sino que su actual composición se mantendría por el aporte de dispersantes de C. laucha del campo.

La persistencia de las distintas especies en los bordes se debería entonces a la migración desde el campo (sobre todo para el caso de C. laucha) y a la variabilidad estacional que produciría un alejamiento periódico de las condiciones de equilibrio. Si volvemos a la figura 5, donde se representan las isoclinas de equilibrio de A. azarae, y C. laucha u O. flavescens, se observa que he ubicado la primera a la derecha del punto de intersección en el eje de las abcisas de la curva correspondiente a las densidades de C. laucha y O. flavescens. Esto se debe a que de acuerdo a los datos observados (figs 2 y 3), el valor umbral de A. azarae por encima del cual no se obtienen capturas de las otras especies en la misma línea es inferior al observado en un cierto número de estas, y por lo tanto sería inferior al valor de K (capacidad de carga del ambiente) de A. azarae. Si la recta de A. azarae se ubicara más a la izquierda, o sea que las capturas de las otras especies se hicieran nulas para valores del número de A. azarae superiores al K de esta especie, podría existir un punto de equilibrio de las distintas especies (como en el caso descripto por el modelo de Vance)(alternativa 1), lo que podría suceder en el caso de O. flavescens, ya que se observa una mayor coexistencia en los bordes y esta especie no puede reinvadir desde los campos.

Otra alternativa es la ya descripta, con la recta de A. azarae a la derecha de la curva de C. laucha y O. flavescens, lo cual conduciría a una extinción de estos en el equilibrio, y coincidiría con los datos citados anteriormente acerca de la composición especifica en sistemas no perturbados (con desaparición de los Calomys). La variabilidad estacional del ambiente, que lleva a un descenso periódico de las densidades de todas las especies, alejaría al sistema del equilibrio impidiendo la desaparición de alguna de ellas (alternativa 2) (fig 5b).El

mismo efecto tendría el aporte periódico de individuos desde e campo, haciendo subir las densidades de C. laucha, y alejando e sistema de los valores tendientes a la extinción (alternativ 3)(fig 5c).

Esta situación coincide con la hipótesis de que la variació espacial del ambiente, o en la abundancia de las distinta especies, puede promover la coexistencia, aún cuándo ésta utilicen recursos semejantes. Dicha hipótesis fue anticipada po Hutchinson (1961) y desarrollada en detalle por numerosos autore (Levin, 1974; 1979; Yodzis, 1978; Levins, 1979; Goh, 1980; Dale 1978; Hastings, 1980; Anderson, 1981; Chesson y Warner, 1981 Chesson, 1986). Diversos autores han criticado, desde distinto puntos de vista, las limitaciones de la vieja formulación de principio de exclusión competitiva, de que n especies no puede subsistir utilizando k< n recursos, ya que existen numeroso casos en la naturaleza en que se observa la persistencia en un misma comunidad de especies similares utilizando aparentement los mismos recursos. Asimismo se ha objetado la necesidad d restringir el problema de la coexistencia a la existencia d soluciones en el equilibrio del sistema formado por la ecuaciones que describen el crecimiento poblacional de la especies competidoras, existiendo sistemas que difícilment pueden considerarse en equilibrio, donde se observa l persistencia de especies. Levins (1979) presenta un modelo d competencia donde n especies compiten por un número menor d recursos, donde es posible la coexistencia debido a la existenci de no linealidades en las ecuaciones que relacionan e crecimiento poblacional con el nivel de recursos (como en el cas del aprendizaje, o la caza cooperativa) y a la existencia de un fuente de variabilidad (heterogeneidad ambiental, u otra). En u ejemplo de dos especies compitiendo por un recurso, la varianz de éste funcionaría como un nuevo recurso, de manera que un formulación generalizada del principio de exclusión competitiv sería que n especies no pueden coexistir con k<n recursos, dond k incluye el número de recursos más el numero de no linealidade independientes que introducen varianza. Por lo tanto, la condiciones para la coexistencia en este modelo son la existenci de no linealidades en las ecuaciones que describen el crecimient poblacional de las especies competidoras, y la presencia de un fuente de variabilidad. Considera que una comunidad que n alcance un equilibrio estable puede persistir si hay variació temporal y una dinámica no lineal, y que es inapropiado e análisis de soluciones de equilibrio en ambientes que varía estacionalmente o cuando hay varias generaciones por año.

Armstrong y Gehee (1980), en una revisión de distinto trabajos relacionados con el principio de exclusión competitiva su extensión para mas de dos especies, discuten la aplicación d dicho principio como una tautología, y las suposicione necesarias en el modelo de Lotka y Volterra de una linealida entre las tasas de incremento de las poblaciones y la densida del recurso, utilizada simplemente por conveniencia matemática e dicho modelo, es considerada crítica en los casos en que está involucrados más de un recurso. Asimismo consideran que habrí que cambiar la formulación del principio, donde se establece l persistencia de las distintas especies en densidades fijas

considerando que esta última condición no es necesaria.

Por otro lado Chesson y Warner (1981) y Chesson (1 analizan el modelo de Sale de sistemas competitivos lot (lottery competitive systems), donde existe competencia por espacio, retomando las ideas de Hutchison (1961), q consideraba que la variabilidad ambiental podía promover coexistencia de especies, invirtiendo las relaciones competencia y evitando que el sistema tendiera a un equili donde una de las especies sería eliminada. Chesson incorp como Levins, la idea de la importancia tanto de la variabil como de la existencia de no linealidades, en su caso actuand través de que el efecto del ambiente sea densodependiente.

Un tercer enfoque acerca de los mecanismos de la coexiste es el que presenta Vance (1985), donde atribuye importancia tipo de competencia que se considere, y confirma la afirmació Schoener (1976, 1979) de que la interferencia directa entre especies que compiten puede hacer posible su coexistencia gl aún cuando utilicen un mismo recurso. En su modelo, donde ana distintas situaciones, concluye que no es posible la coexiste cuando la competencia es puramente por explotación, mientras sí lo es cuando hay competencia por interferencia. Dicho a considera que este mecanismo de coexistencia debe ser el extendido en la naturaleza, ya que requiere menos condici para su ocurrencia (como la existencia de no linealidade variabilidad ambiental, que requieren otros modelos); y a qu coexistencia de especies similares es un hecho frecuente condiciones naturales.

5) Cambios estacionales de los coeficientes de competenci importancia de la heterogeneidad interna de las poblaciones. ha visto que existe variabilidad en cuanto a las relaci interespecíficas en distintos momentos del año, reflejada e variación de los coeficientes de competencia.

Los momentos donde se detectaron interacciones negativas fuertes fueron la primavera y el verano, mientras que al comp los números totales capturados por trampa de las disti especies en otoño e invierno no se encontraron correlaci significativas. El análisis de componentes principales de capturas por trampa, donde fueron incorporados como variables distintos componentes de la población, de acuerdo al sexo y e mostró como variables que contribuyen a discriminar las tra de acuerdo a sus grupos de captura a los juveniles de C. lauc las hembras de A.azarae (fig 4). Este resultado se obtuvo t en el invierno como en otoño. Al efectuar las correlaci en estas estaciones, para los componentes de la población que contribuyen a la discriminación, se obtuvieron correlaci negativas significativas (Tabla 16).

De manera que el sector de la población de C. laucha que sufriría el efecto de la competencia sería el de los juveni los que estarían intentando ocupar un lugar donde establece no siendo tan fuerte para los adultos ya establecidos residentes. Esto apoya la hipótesis de la existencia de competencia por el espacio, especialmente importante determinadas épocas del ano (durante el principio de la esta reproductiva, cuando los adultos establecen sus áreas de acc

y para los juveniles, aún no establecidos.

Por otro lado, entre los individuos de la especie dominante, A. azarae , las hembras serían de mayor importancia que los machos desde el punto de vista de la competencia que los machos (tabla 16).

Resultados obtenidos por Zuleta (1985 a) en ambientes naturales y semejantes a los aquí estudiados, en la misma localidad y aproximadamente la misma fecha, muestran una jerarquía intraespecífica en A. azarae, donde las hembras son dominantes respecto a los machos eligiendo los microhabitats óptimos (en términos de cobertura vegetal y composición de especies).

También en la misma localidad de estudio (D. Gaynor) Bonaventura y Kravetz (1984) observaron diferencias en la ocupación del espacio por parte de ambos sexos de A. azarae, siendo las hembras las que ocupan los sitios mas favorables.

La importancia del considerar la heterogenidad interna de las poblaciones, compuestas por miembros que a su vez pueden competir entre ellos y muestran distintas capacidades de obtención y distintas necesidades de uso de los recursos, ha sido destacada por Lomnicki (1978) al analizar los mecanismos de regulación poblacional. Asimismo, Grant (1969, 1970, 1971) como resultado de experiencias acerca de relaciones interespecíficas entre roedores, destaca la importancia de la existencia de individuos dominantes y subordinados sobre los resultados de encuentros interespecíficos (efectuados en laboratorio). Tambien señala el efecto del aumento de la densidad sobre los juveniles y adultos no residentes (que fueron introducidos por el autor), que serían los primeros en dispersarse, en experiencias efectuadas en clausuras.

La existencia de distintos componentes de la población, que difieren en cuanto al grado en que son afectados por la competencia interespecífica, o la medida en que contribuyen a ésta, llevaría a tener que considerar distintos coeficientes de competencia para estos distintos sectores. Esto implicaría la existencia de una relación no lineal entre la variacion de las abundancias de las distintas especies, y puede ser fuente de las no linealidades consideradas condición para la coexistencia según el modelo de Levins descripto anteriormente. Asimismo, en poblaciones que presentan estacionalidad reproductiva, y como consecuencia varía la estructura poblacional a lo largo del año, la importancia de la competencia tambien variará estacionalmente.

6) La variación estacional en los coeficientes de competencia podría relacionarse con la disponibilidad de recursos en los distintos momentos del año, o deberse a características intrínsecas de las poblaciones. Existen cambios en las estructuras poblacionales que pueden influir sobre su capacidad competitiva general, ya que se ha observado en este trabajo y otros autores en otras especies (Grant, 1969, 1970, 1971), una la variación de la habilidad competitiva según la edad, sexo o status social de los individuos.

En el caso de las especies estudiadas hay un enriquecimiento de las poblaciones en juveniles a medida que avanza la estación reproductiva, lo que podría generar una disminución en las

interacciones interespecíficas (menores valores de competencia en otoño e invierno, cuando gran parte de la población es juvenil). En C. laucha se ha postulado la existencia de un polimorfismo estacional, donde los individuos nacidos al final de la estación reproductiva mantienen durante más tiempo su condición de juveniles (por sus características morfológicas y reproductivas), que los nacidos más temprano.(kravetz et al, 1981). Esto conduciría a la existencia de una mayor proporción de individuos no competitivos en la población, lo que, de darse también en A. azarae, conduciría a la determinación de bajos valores de competencia globales. Este comportamiento juvenil, con sus características morfológicas, reproductivas y de competencia asociadas, podría resultar adaptativo desde un punto de vista bioenergético, cuando los factores más importantes para la supervivencia están relacionados con las adaptaciones a las bajas temperaturas: menor energía invertida en crecimiento y reproducción y mayor inversión en termorregulación, así como cambios conductuales relacionados con la formación de grupos, con lo que se facilita la conservación del calor, que deben ir asociados a una disminución de la agresividad, al menos intraespecífica.

7) En base a la información obtenida en esta primer parte y de acuerdo a datos anteriores; se elaboró un modelo de simulación (que forma parte de un trabajo más amplio, que está siendo elaborado en conjunto con el Dr F.O. Kravetz), a fin de describir la dinámica del sistema campo- borde en cuanto a la variación de la abundancia de las dos especies más numerosas: A. azarae y C. laucha. El objetivo del modelo es la descripción sintética de la información acopiada y las hipótesis formuladas hasta el momento acerca del funcionamiento de dicho sistema, así como evaluar la importancia de las distintas variables incorporadas en la determinación de de dicho funcionamiento. A tal fin a partir de un modelo base, en el cual las variables:K (capacidad de carga, en campo y borde), V (tasa de multiplicación), S (supervivencia), I (tasa de inmigracion), N0 (numeros iniciales: al principio de una estación reproductiva), Comp (coeficientes de competencia) son los valores estimados de acuerdo a datos de este trabajo o a trabajos previos.

En el modelo se han usado los siguientes algoritmos e informaciones:

a) El sistema está compuesto por un hábitat de cultivo central que representa un 95 % de la superficie total, y un hábitat marginal o borde que ocupa el 5 % restante.

b) A. azarae está presente solo en los bordes, despreciándose su presencia enlos campos.

c) C. laucha habita campos y bordes. La densidad en los primeros depende de su tasa de multiplicación, el valor del K, la mortalidad (descripto mediante la ecuación logística diferenciada, May 1981) y la emigración.(Ecuacion 1).

Los dispersantes del campo representan una fracción constante de los números en éste . Sin embargo el número que logre establecerse en el borde será aquél que, sumado al número de individuos de C. laucha previamente presente en el borde y al número de A. azarae, coeficiente de competencia no supere el valor de K del borde para C. laucha. (Ecuación 2).

Ecuación 1 $N(t+1)=N(t)\cdot V\cdot(1-N(t)/K)*(1-EM)$

donde $N(t+1)$ = números en el tiempo 1
$N(t)$ = números en el tiempo t
V= tasa de multiplicación (=3 para C. laucha en el modelo base)
K= capacidad de carga
EM= tasa de emigración

Los C. laucha del borde están determinados de acuerdo a:

Ecuación 2 Cl B (t+1)= RR(t+1) + INM

donde Cl B(t+1)= números de C. laucha en el borde en el tiempo t+1.

Ecuación 3 RR(t+1) = Cl B (t)·V(Cl)·(1-Cl B (t)/KCl B - comp· Aa B(t+1)/KCl B)

Ecuación 4 CI= EM· Cl C
CI= número de emigrantes del campo hacia el borde
EM= coeficiente de emigración
Cl C= número de C. laucha en el campo
Cl B= número de C. laucha en el borde
Aa B= número de A. azarae en el borde
Comp= coeficiente de competencia de A. azarae sobre C. laucha

Ecuación 5 Inm= CI si CI<KCl B-RR-comp·Aa B
= KCl B-RR-comp·AaB si CI>KCL B-RR-comp·AaB

4) El crecimiento de A. azarae del borde es también descripto por la Ecuación 1, pero sin multiplicar por el coeficiente de emigración.

Ecuación 6 Aa B(t+1)= Aa B(t)·V Aa · (1-AA B(t)/KAa B)

5) La capacidad de carga de cada hábitat para cada especie fue definida de acuerdo a sus relaciones areales y a la calidad respectiva, asumiendo que ésta es mejor en el borde.

6) Ambas especies tienen 3 eventos reproductivos. Las tasas de multiplicación utilizadas han sido derivadas de la relación entre los números entre los picos de mínima y máxima densidad.

7) Cada 3 reproducciones se aplica una fuente de mortalidad (que representa el descenso anual de la densidad) multiplicando el tamaño poblacional por un índice de sobrevivencia (S) y por un numero aleatorio que varía del 0 al 1. Como consecuencia, la menor reducción en los números es del orden del 80 %, similar a la observada en la naturaleza para estas especies.

8) Se asume un movimiento unidireccional del campo hacia el borde de C. laucha.

9) No se considera un efecto de C. laucha sobre la densidad de A. azarae.

10) El modelo se hace iterar 40 veces, graficándose las abundancias de ambas especies en campo y borde.

Como resultado de la iteración se observa en el modelo base (fig 6a) que se presentan fluctuaciones en la abundancia de ambas especies, pudiendo haber extinciones. Los C. laucha del borde pueden reaparecer por el aporte del campo.

El resultado de las modificaciones introducidas en las distintas variables se muestra en la fig 6. Se observa que en todas las alternativas puede haber extinciones, y que en el caso de C. laucha del borde se recupera por la inmigración. Cuando esta es muy baja (fig 6h) hay una rápida extinción de C. laucha en el borde. Igual efecto tiene el aumentar el valor del coeficiente de competencia (fig 6k). Una disminución de la supervivencia de A. azarae produce su extinción en el borde, así como mayores fluctuaciones en éste de los números de C. laucha.

Si la dinámica del crecimiento poblacional se ajustara a lo predicho por este modelo, donde se pueden producir extinciones de ambas especies, aparece importante la existencia de la variabilidad ambiental, con zonas de distinta densidad de las poblaciones, que funcionen como fuentes de recolonización. En este modelo no se asumió como importante esta circunstancia para A. azarae, quién sin embargo sufriría extinciones locales y recolonizaciones.

Tabla 1 - Principales características climaticas de la zona. Tomado de la Carta de Suelos de la República Argentina, Hoja 3360-32 (Pergamino) pp 14, INTA.

PERIODO	TEMPERATURA, °C			HELADAS	PRECIPITACION, mm			
	Media	Extrema		Número medio de días con	Media	Número medio de días con	Período	
		Máxima absoluta	Mínima absoluta				Más seco	Más húmedo
Marzo	19,8	37,8	2,9		117	7	22	287
Abril	15,5	35,0	-1,5	0,2	84	7	21	205
Mayo	12,4	31,3	-4,0	2,6	64	6	1	207
OTOÑO	15,9	37,8	-4,0	2,8	265	20	111	672
Junio	9,6	28,4	-9,4	5,2	45	8	0	155
Julio	9,2	28,1	-7,7	7,9	40	5	0	158
Agosto	10,4	32,1	-7,3	5,9	45	5	0	202
INVIERNO	9,8	32,1	-9,4	19,0	130	18	9	388
Setiembre	13,0	35,9	-5,1	2,2	59	6	0,4	228
Octubre	15,9	34,0	-3,0	0,4	92	9	5	311
Noviembre	19,4	38,3	-0,1	0,1	94	9	15	239
PRIMAVERA	16,1	38,3	-5,1	2,7	244	24	104	473
Diciembre	21,6	39,9	4,1		108	8	3	449
Enero	23,4	41,5	4,6		106	8	6	332
Febrero	22,6	40,2	5,1		92	7	7	325
VERANO	22,5	41,5	4,1		306	23	66	708
AÑO	16,0	41,5	-9,4	24,5	946	85	697	1.297

Fecha media de primera helada: 21 de mayo; última helada: 9 de setiembre.
Fecha extrema de primera helada: 13 de abril; última helada: 12 de noviembre
Fuente: Servicio Meteorológico Nacional - Temperatura (1941-1960) - Precipitaciones (1921-1950).

Tabla 2 - Lista no exhaustiva de mamíferos presentes en la zona. (tomado de Crespo, 1966).

Orden Marsupialia
- Familia Didelphidae
  - Lutreolina crassicaudata paranalis Thomas-Comadreja colorada
  - Didelphis azarae azarae Temm-Comadreja overa

Orden Chiroptera
- Familia Vespertilionidae
  - Lasiurus cinereus villosissimus (Geoff.)-Murciélago blanquizco
- Familia Molossidae
  - Tadarida brasiliensis (I.Geoff.)-Murciélago cola de ratón

Orden Edentata
- Familia Dasypodidae
  - Chaetophractus villosus (Desm.)-Peludo
  - Dasypus hybridus (Desm.)-Mulita

Orden Carnívora
- Familia Canidae
  - Dusicyon gymnocercus antiquus (Amegh.)-Zorro gris pampeano
- Familia Mustelidae
  - Conepatus chinga gibsoni Thomas-Zorrino
  - Galictis cuja huronax (Thomas)-Hurón mediano
- Familia Felidae
  - Felis colocolo pajeros Desm.-Gato de los pajonales
  - Felis geoffroyi geoffroyi D'Orbig. y Gerv.-Gato montés

Orden Lagomorpha
- Familia Leporidae
  - Lepus europaeus subsp. Pallas-Liebre europea

Orden Rodentia
- Familia Muridae
  - Mus musculus brevirostris Waterh.-Laucha doméstica
  - Rattus ratus alexandrinus E. Geoff.-Rata alejandrina
- Familia Cricetidae
  - Oryzomys flavescens (Waterh.)
  - Akodon azarae azarae(Fisher)
  - Akodon obscurus aff. benefactus Thomas
  - Calomys laucha laucha (Olfers)
  - Holochilus brasiliensis subsp. (Desm.)
- Familia Capromyidae
  - Myocastor coypus bonariensis (Comm.)-Nutria
- Familia Caviidae
  - Cavia pamparum Thomas-Cius

Tabla 3: Principales características del sistema estudiado.

Ambiente	Campo de cultivo	Borde
Característica		
Principales especies de roedores.	Calomys laucha	Akodon azarae y Oligoryzomys flavescens.
Variabilidad ambiental.	Amplia	Baja
Factores de mortalidad.	Naturales + efecto de labores culturales.	Naturales + efecto de labores culturales menos intensas.

Tabla 4: Número de líneas mensuales en bordes y campos.

	1979								1980						
Mes	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Borde	0	9	8	2	12	5	5	1	13	4	1	0	2	0	2
Campo	10	8	8	0	9	5	4	0	1	3	1	0	0	0	0

	1981												1982		
Mes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3
Borde	0	1	3	1	0	5	0	5	3	5	7	4	0	6	1
Campo	0	1	0	0	0	4	0	1	0	3	4	3	0	3	1

Mes	4	5	6	7
Borde	0	1	5	-
Campo	0	0	3	3

Tabla 5: Intervalos de longitud total usados para determinar clases.(longitud total en mm).

Clase / Especie	I	II	III	IV	V
A. azarae	<=140	>140<=149	>149<=159	>159<=169	>169
C. laucha	<=110	>110<=130	>130<=140	>140	
O. flavescens	<=165	>165<=180	>180<=195	>195<=210	>210

Tabla 6: Número de individuos capturados de cada especie en campos y bordes a lo largo del período de muestreo.

	A.azarae	C.laucha	C.musculinus	O.flavescens	Totales
CAMPOS	20	329	26	3	378
BORDES	124	171	30	29	362
	144	500	56	32	740

Tabla 7: Indices de diversidad específica en campos y bordes.

	H (diversidad)	E (equitatividad)
Campos	0,22	0,37
Bordes	0,49	0,82
Total	0,39	0,66

Tabla 8: Representación porcentual de las distintas especies en campos y bordes.

	A. azarae	C. laucha	C. musculinus	O. flavescens
Campo	13.9	65.8	46.4	9.4
Borde	86.1	34.2	53.6	90.6

Tabla 9: Amplitud de hábitat para A. azarae (Aa), O. flavescens (Of) y C. laucha (Cl) en las distintas estaciones del año (en base al índice de diversidad de habitat). H= diversidad. E=equitatividad.P=primavera, V=verano, O=otono, I= invierno

		Aa	Cl	Cm	Of
P	H	2.7808	2.5493	1.922	--
	E	0.8371	0.7674	0.6846	--
V	H	3.321	2.7104	2.3528	3.859
	E	0.8303	0.6508	0.5882	0.9441
O	H	1.2192	2.1556	0.7422	1.9184
	E	0.5251	0.9283	0.3196	0.9592
I	H	2.6318	2.6474	1.0613	0.6143
	E	0.8773	0.8825	0.3538	0.2048
Global	H	4.355	4.4512	2.724	3.4614
	E	0.8129	0.8364	0.5607	0.7054

Tabla 10. Medidas de asociación entre los pares de especies (según líneas de borde compartidas)

	Aa-Cl	AA-OF	AA-CM	Cl-OF	CL-CM	CM-OF
COLE	-0.27	-0.15	-0.11	0.2	0.29	0.38
JACCARD	0.40	0.13	0.25	0.15	0.40	0.34

Tabla 11: Coeficientes de competencia estimados mediante las pendientes de las ecuaciones de regresión de los numeros capturados de cada especie por línea. Valores significativos marcados con *.

	Aa-Cl	Aa-Cm	Aa-Of	Cl-Cm	Cl-Of	Cm-Of
P	-0.35	-0.35*	-0.43	-0.10	-0.17	-
V	-0.17	0.13	1.04	-0.34	0.32	-0.35
O	0.03	-0.05	0.02	0.17	0.35	1.64
I	0.38	0.03	-0.02	0.09	-0.04	-0.67

Tabla 12: Coeficientes de competencia estimados mediante las pendientes de las ecuaciones de regresión de las capturas por trampa en los bordes.

	Aa-Cl	Aa-Cm	Aa-Of	Cl-Cm	Cl-Of	Cm-Of
P	-0.30*	-0.28*	-0.12	-0.15	-0.21	-
V	-0.81*	-0.43*	-0.44*	-0.29*	-0.02	-0.41*
O	-0.17	-0.35*	-0.12	0.06	0.07	0.22
I	0.14	0.10	0.27	0.10	0.50*	0.21

Tabla 13: Coeficientes de competencia en los campos de cultivo (estimados mediante las pendientes de las ecuaciones de regresión de los números de capturas por trampa).

	Aa-Cl	Aa-Cm	Aa-Of	Cl-Cm	Cl-Of	Cm-Of
P	-	-	-	-0.18	-	-
V	0.17	-0.84*	-	-0.09	-	-
O	1.52	0.86	-	0.01	-	-
I	-0.51	-0.57	-	0.18		

Tabla 14: Coeficiente de asociación de Jaccard según el número de trampas compartido. Valores menores de 0.5 indican asociación negativa. Valores significativos al 5 % señalados con un asterisco.

	Aa-Cl	Aa-CM	Aa-OF	Cl-CM	Cl-OF	CM-OF
PRIMAVERA	0.048*	0*	0*	0.118*	0	0.2
VERANO	0.055*	0.109*	0*	0.136*	0.111*	0.074*
OTOÑO	0.231*	0.059	0.1*	0.176	0.222	0.143
INVIERNO	0.461*	0.167	0.156	0.129	0.194	0.4

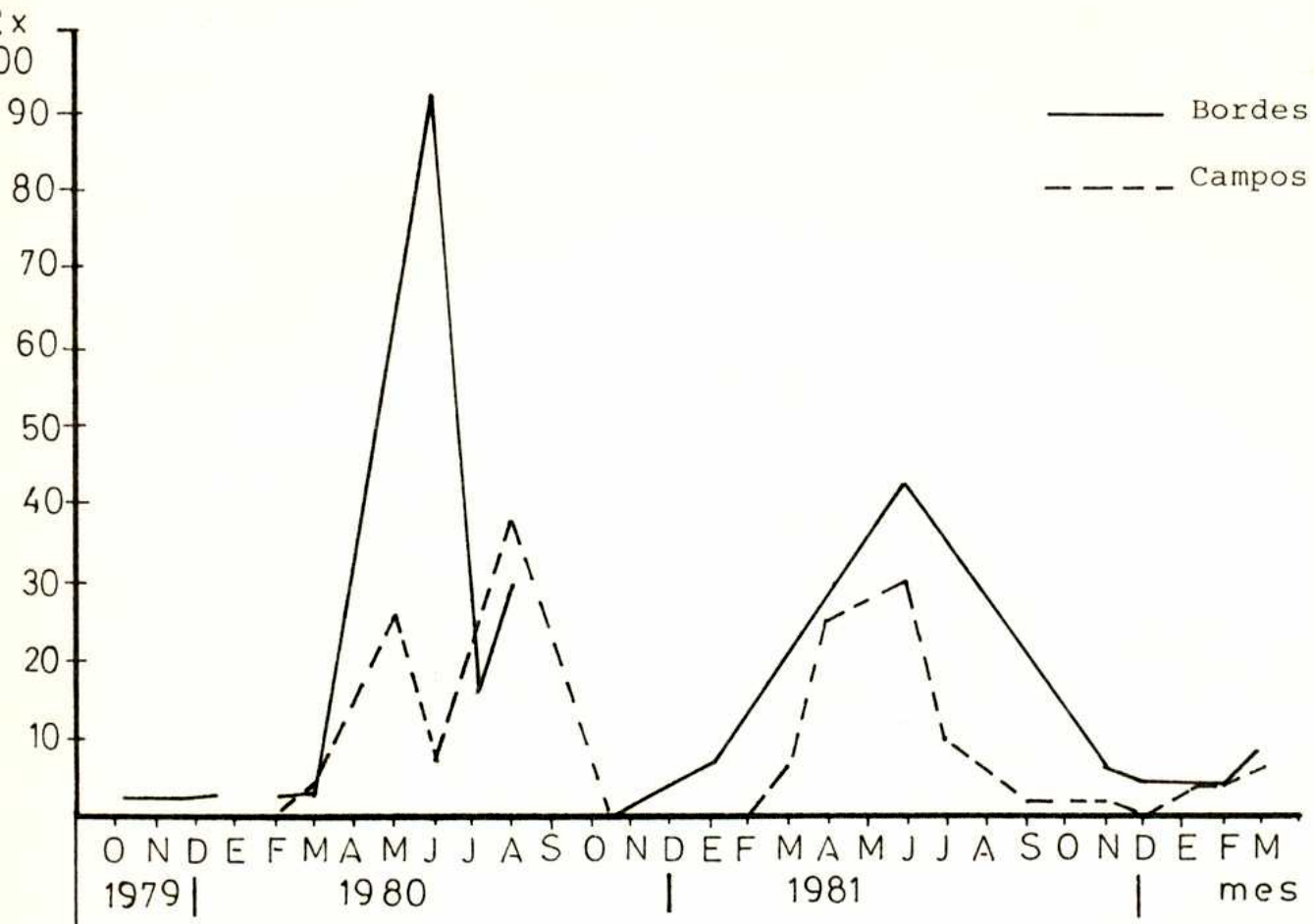
Tabla 15: Coeficientes de asociación de Cole, en base al número de trampas compartidas. Valores negativos indican asociación negativa. Los valores significativos al 5 % estan señalados mediante un asterisco.

	Aa-Cl	Aa-Cm	Aa-OF	Cl-CM	Cl-OF	CM-OF
PRIMAVERA	-0.48*	0.18*	-0.088*	0.35*	0.74	0.05
VERANO	-0.13*	0.04*	-0.21*	0.15*	0.24*	0.08*
OTOÑO	-0.06	-0.03	-0.30*	0.62	0.43	0.14
INVIERNO	0.30	0.69	0.2	0.64	0.72	0.44

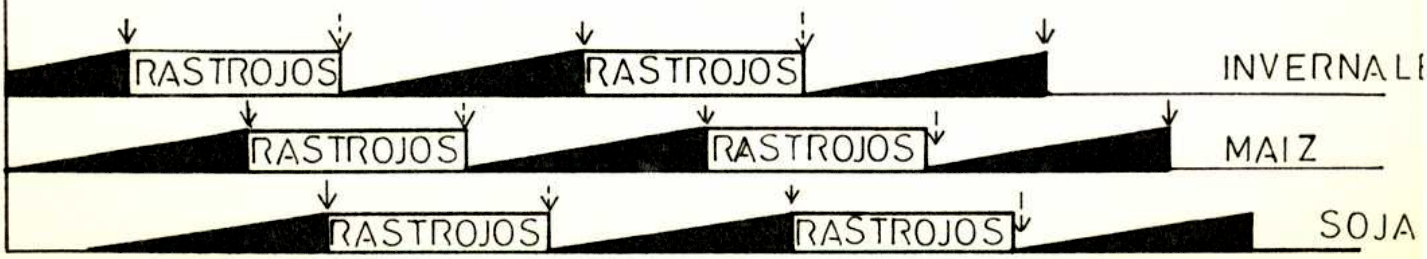
Tabla 16: Coeficientes de competencia (de acuerdo al número de capturas por trampa) para distintos componentes poblacionales de A. azarae y C. laucha. Valores de correlación significativos señalados con un asterisco.

Aat-Clt	Aat-Clj	Aah-Clt	Aah-Clj	Aam-Clt	Aam-Clj
-0.50	-0.65*	-0.51	-0.70*	-0.89	-1.11

Fig. 1 - Abundancia total de roedores en bordes y campos



CICLO DE CRECIMIENTO DE LOS DISTINTO CULTIVOS



↓ cosecha

⇣ arada y siembra

Fig. 2 - Distribución de capturas de cada una de las especies en función de los números de cada una de las restantes. a) Distribución de C.laucha, C.musculinus y O.flavescens en función de A.azarae. b) Distribución de A.azarae, C. musculinus y O.flavescens en función de C.laucha. c) Distribución de A.azarae, C.musculinus y C.laucha en función de O.flavescens. d) Ditribución de A.azarae, C.laucha y O.flavescens en función de C.musculinus.

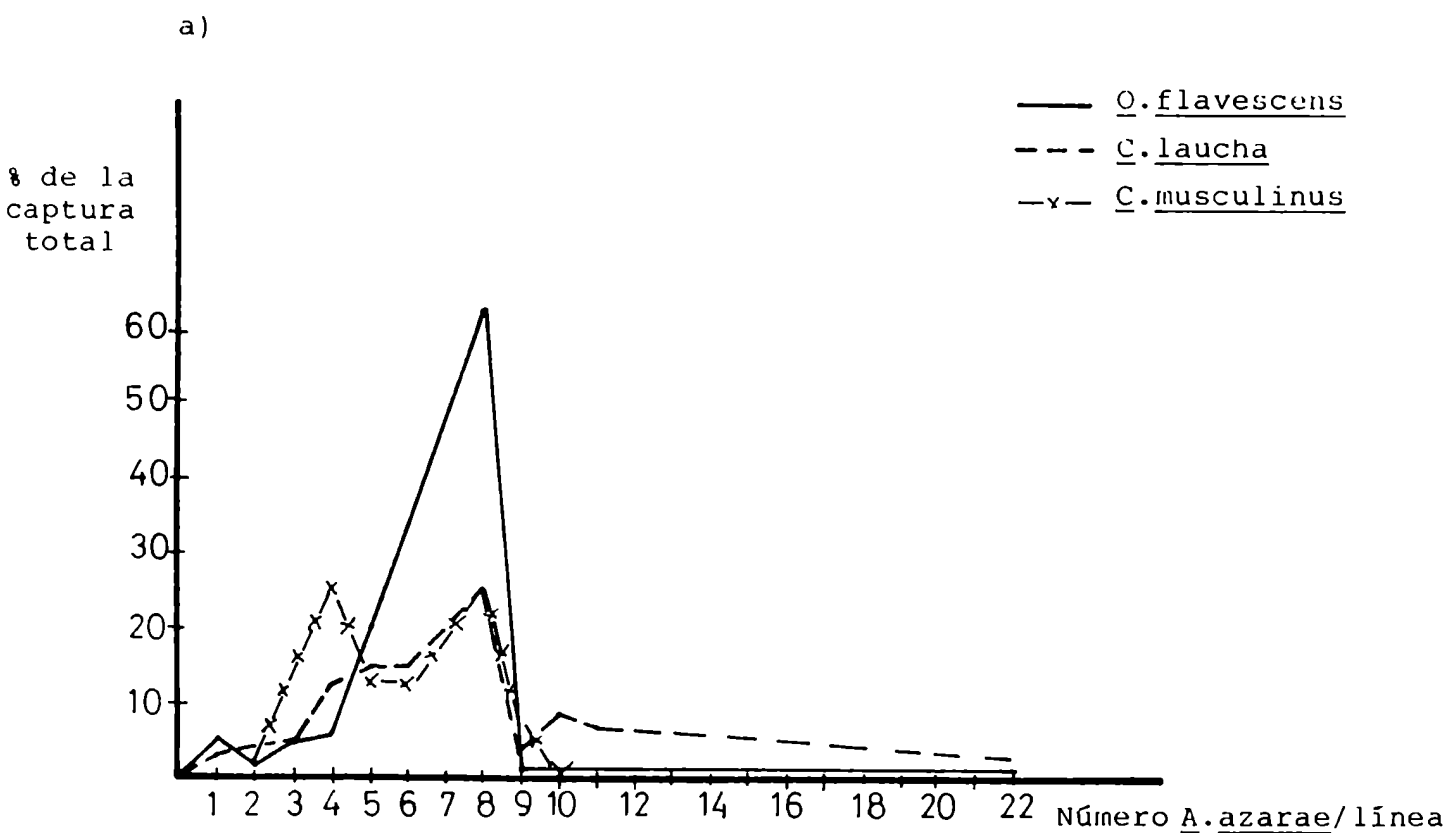


Fig 2: continuación

b)

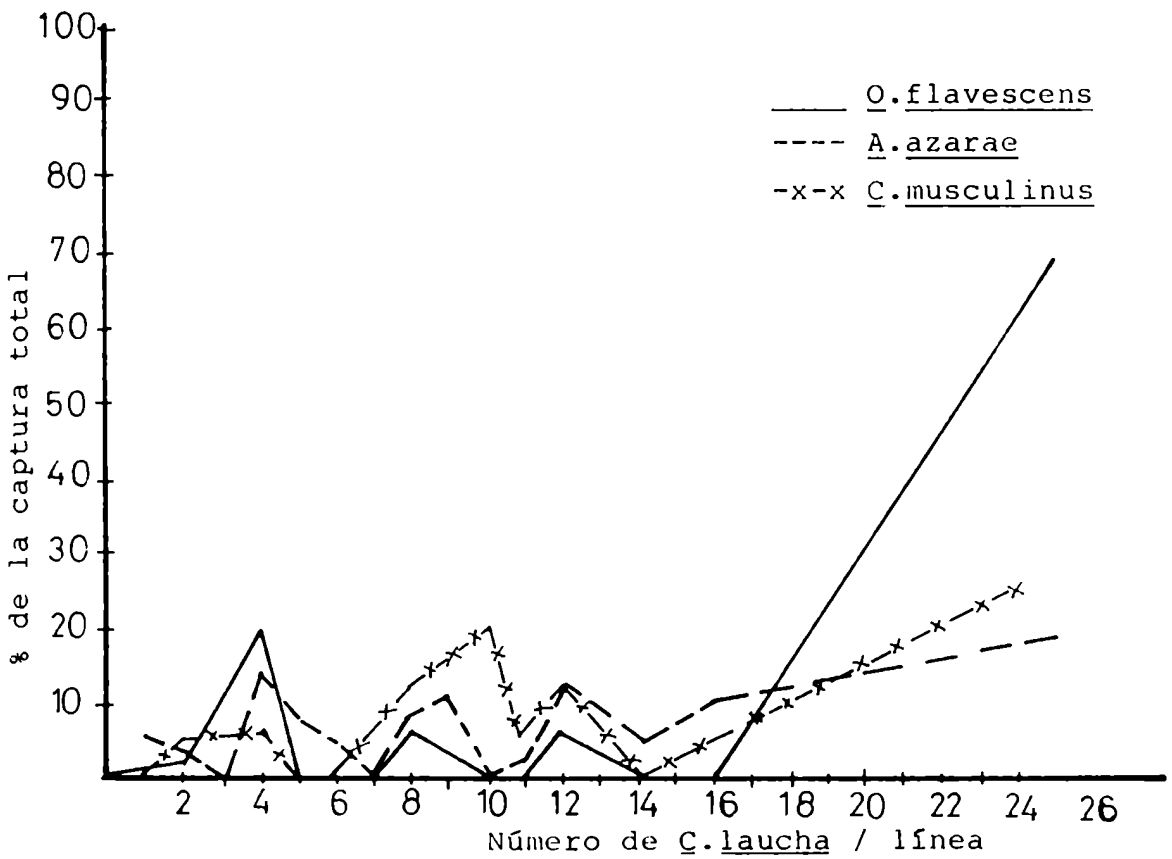


Fig 2: continuación

c)

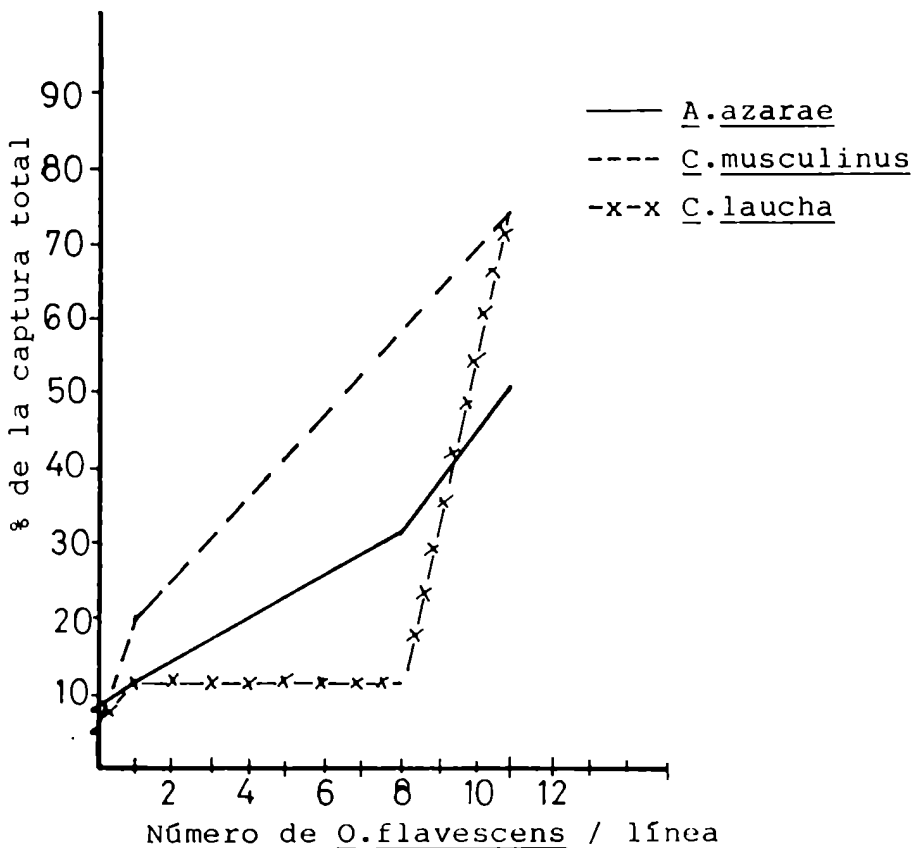


Fig 2: continuación.

d)

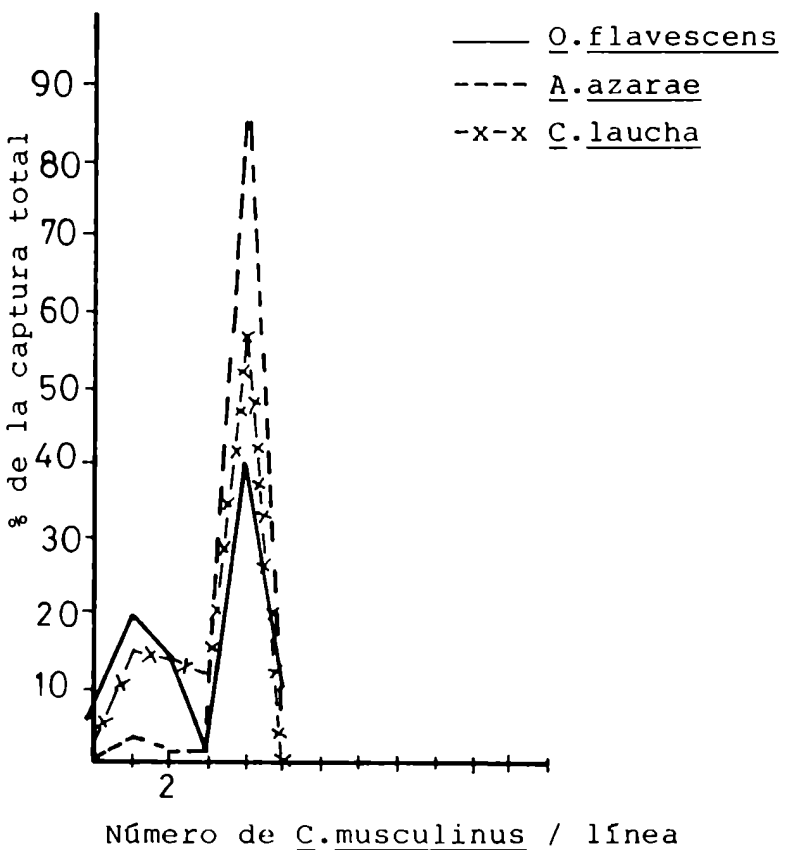


Fig 3: continuación.

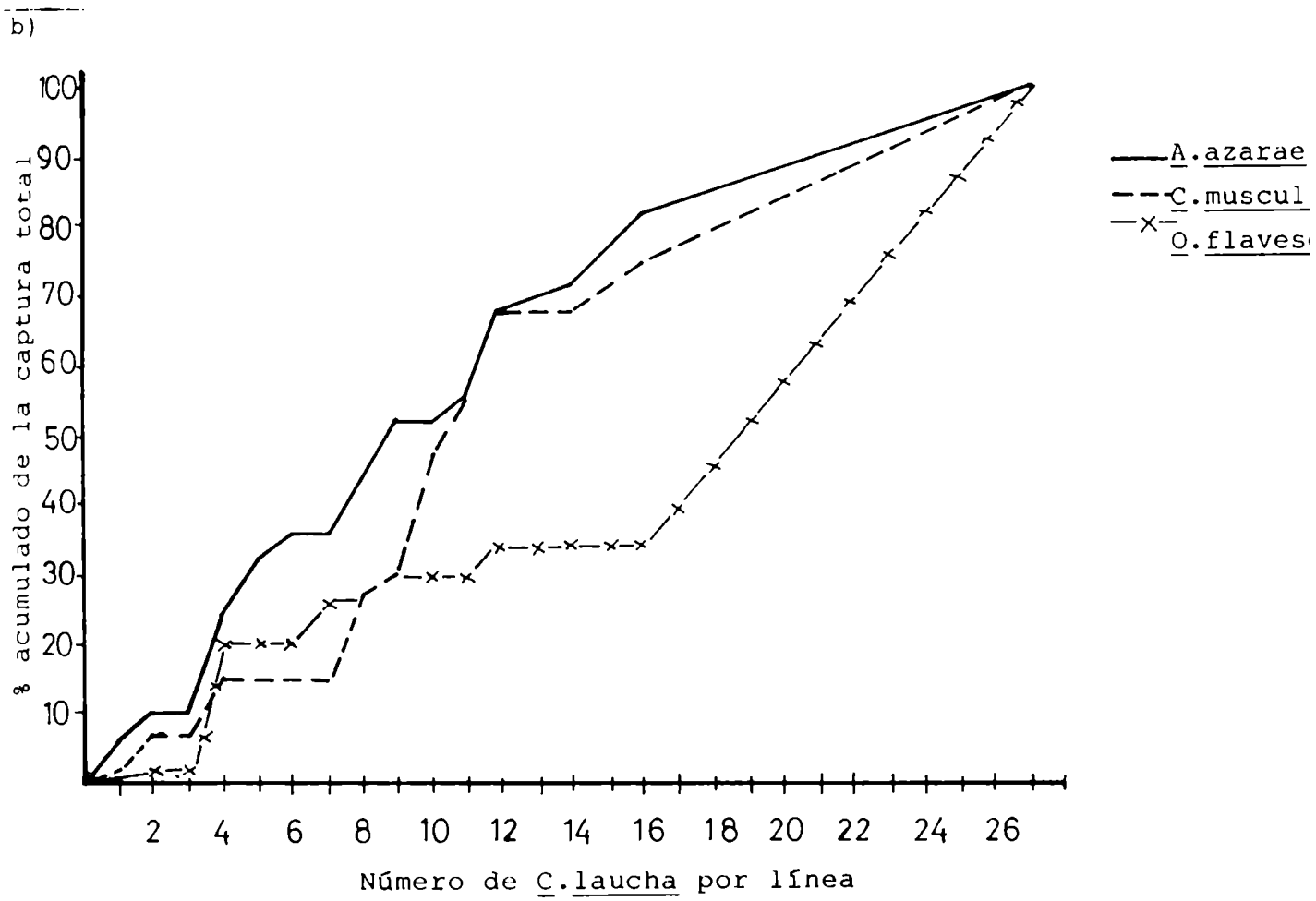


Fig 3: continuación.

c)

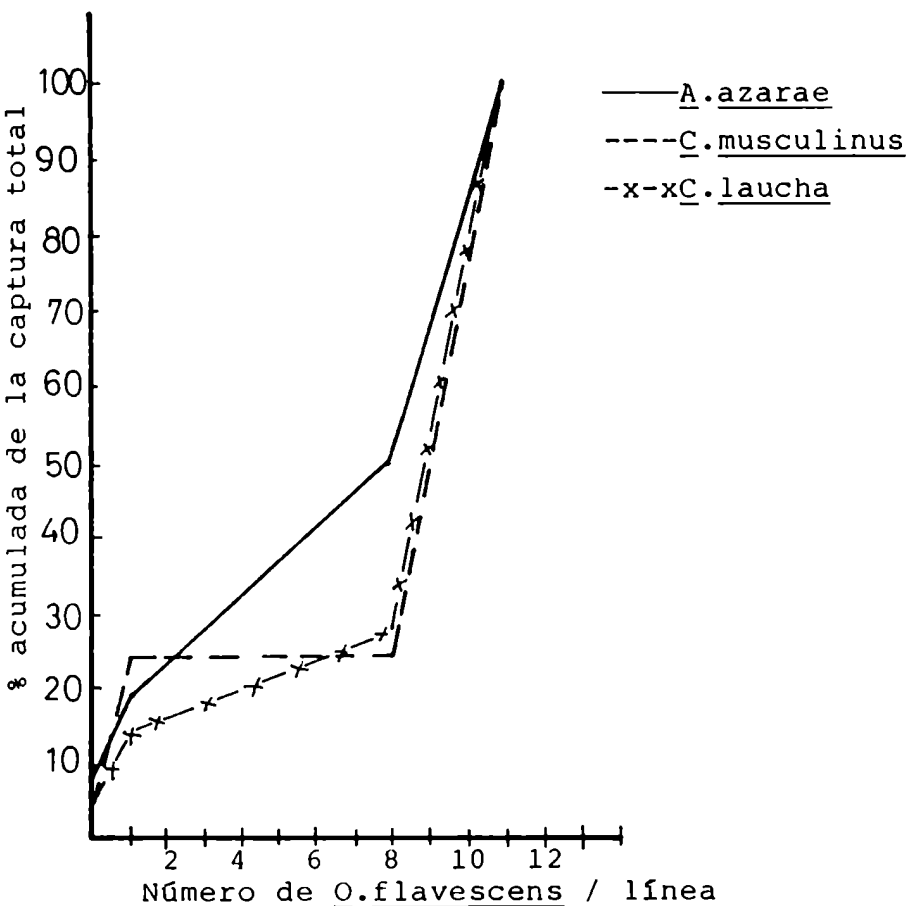


Fig 3: continuación.

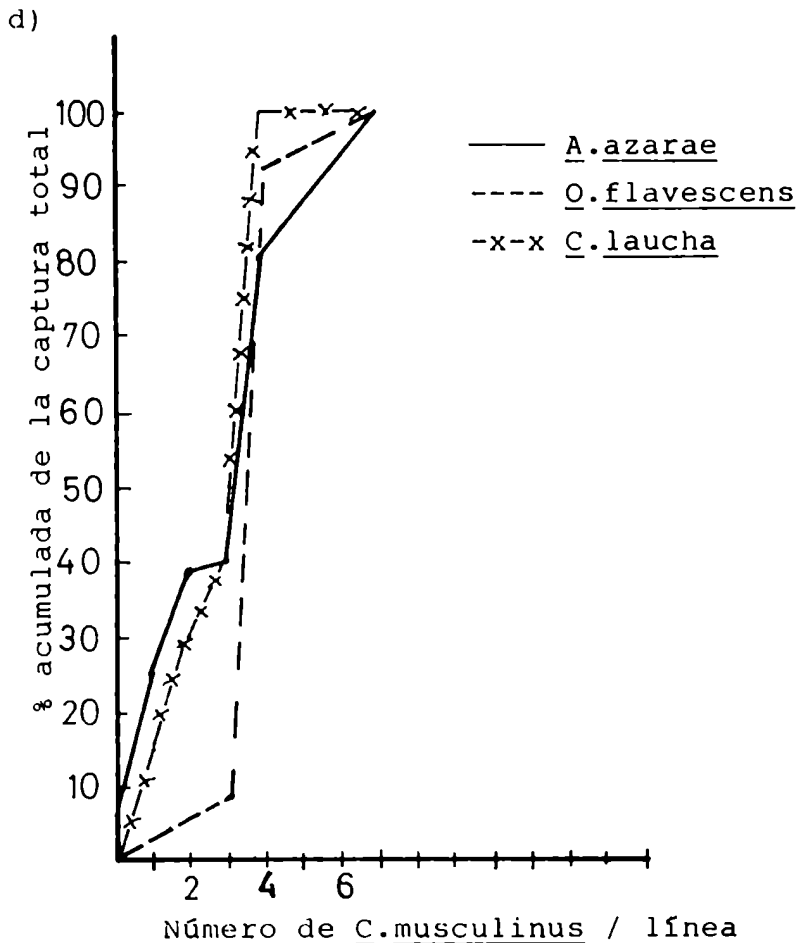


Fig. 4 - Distribución de la
a sus capturas mec
cipales. Se han gr
riación, que absor
bles que contribuy
son C.laucha juver

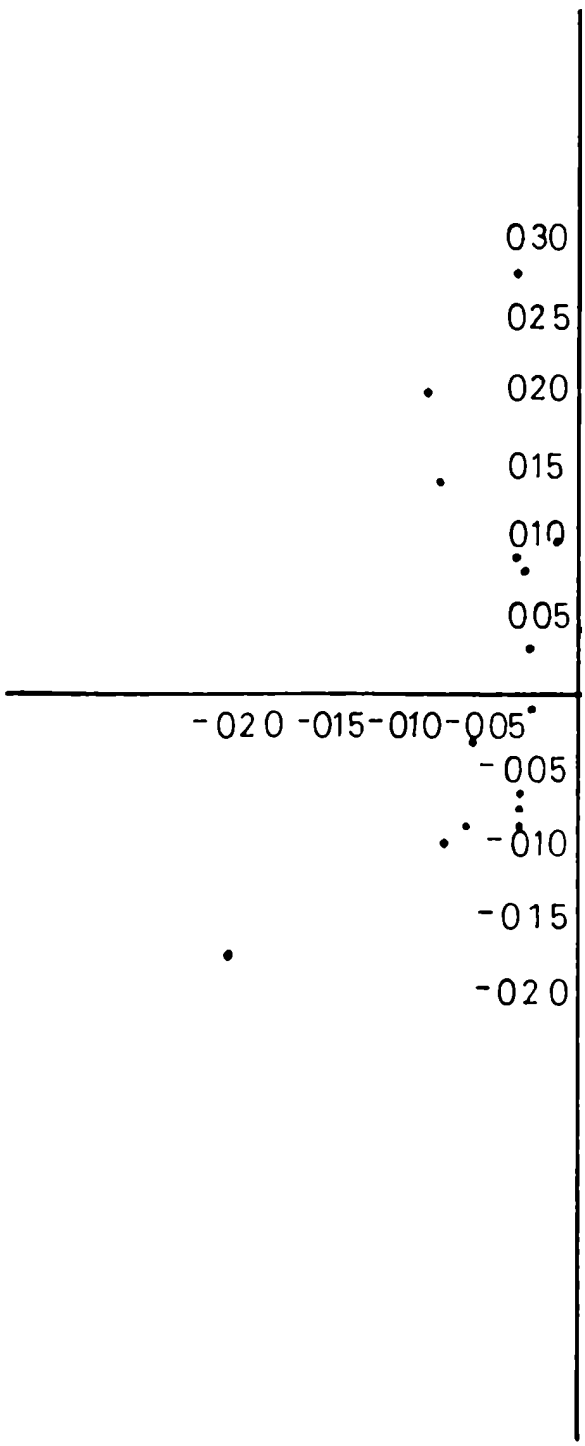


Fig. 5 - Forma teórica de las relaciones entre la abundancia de C.laucha, O.flavescens y A.azarae en ausencia de variabilidad ambiental y migraciones y tres alternativas para explicar la persistencia de estas especies coexistiendo en el borde. En los casos a y c se requiere la acción de un factor externo, variabilidad ambiental y migración respectivamente, mientras que en b el sistema se mantiene por su dinámica propia, debido la menor capacidad de carga del ambiente para A.azarae. Las flechas describen la trayectoria esperada en cada uno de los casos.

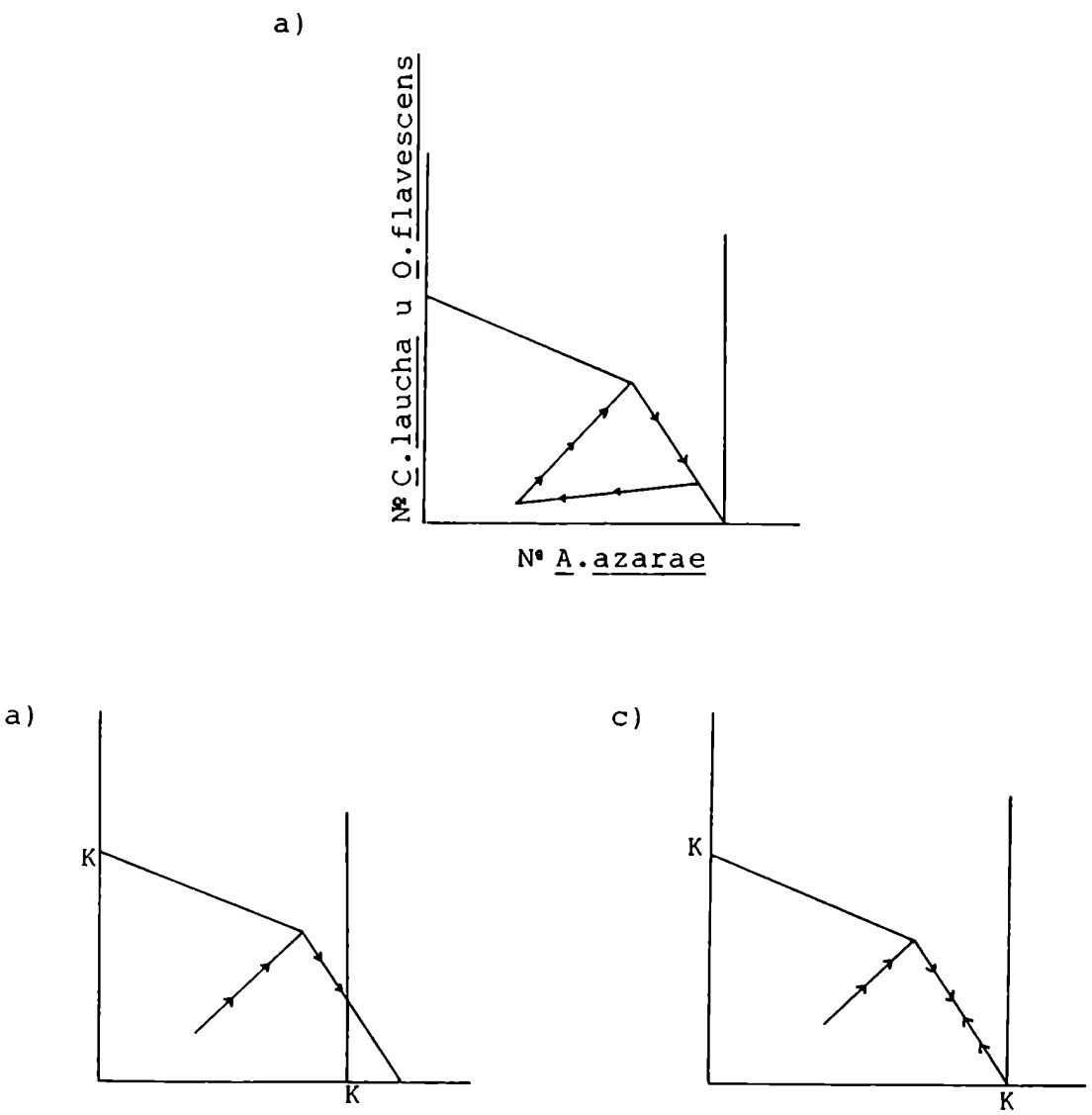


Fig. 6: Resultados del modelo de simulación.

a) Modelo base:
KC1C= 1000 Ka=100
KC1B= 120
S= 0.2
comp= 1
EM= 0.1
NC1 inicial en campo= 20
NC1 inicial en borde= 6
NAa inicial en borde= 10
KC1C:Capacidad de carga C. laucha en campo
KC1b y Ka: idem de C. laucha en campo y A. azarae en borde
S coeficiente de supervivencia.
comp: coeficiente de competencia de A. azarae sobre C. lauch
EM proporcion de los C. laucha del campo que migran al borde

—·— números de A. azarae en el borde.
····· números de C. laucha en el borde.
—— números de C. laucha en el campo.

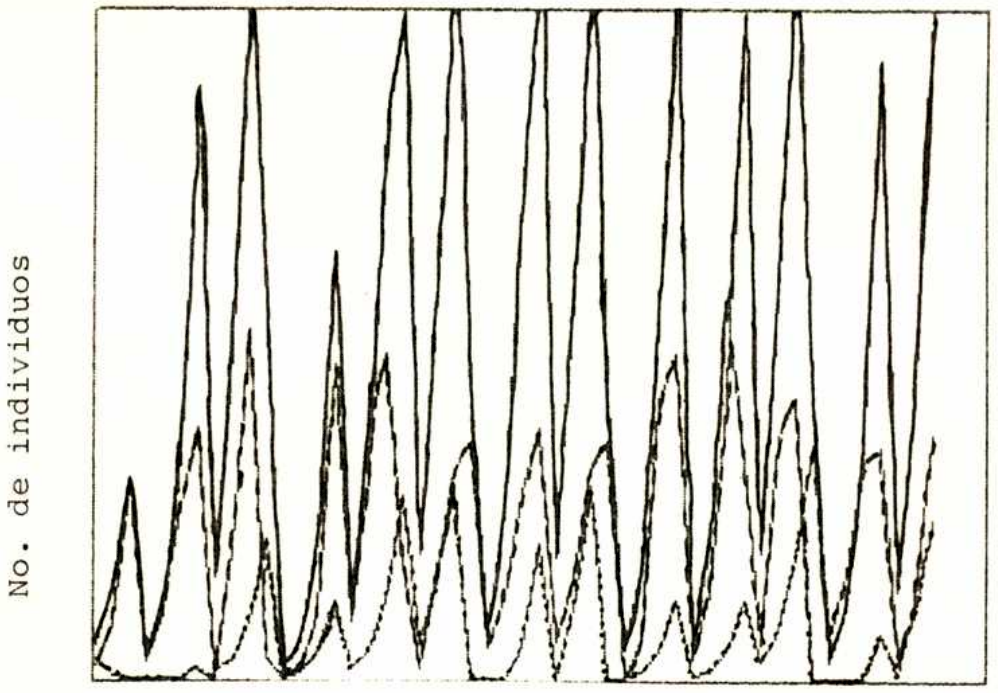
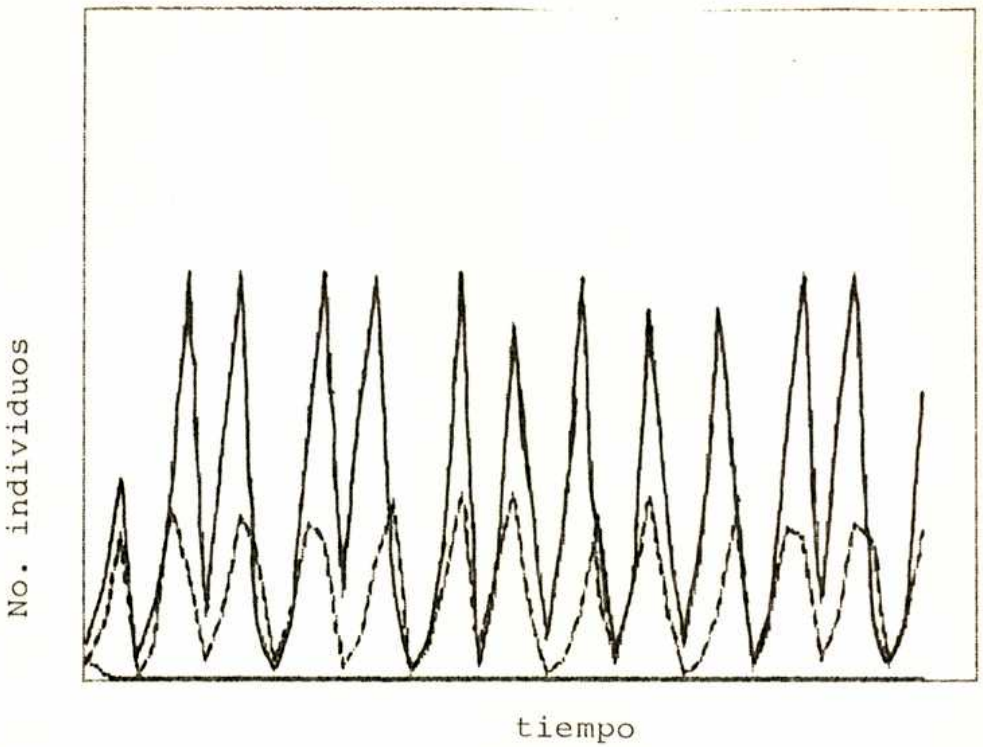


Fig 6:continuación.

b) Capacidad de porte de C. laucha en campo (KClc) media KClc=250



c) KClC=10

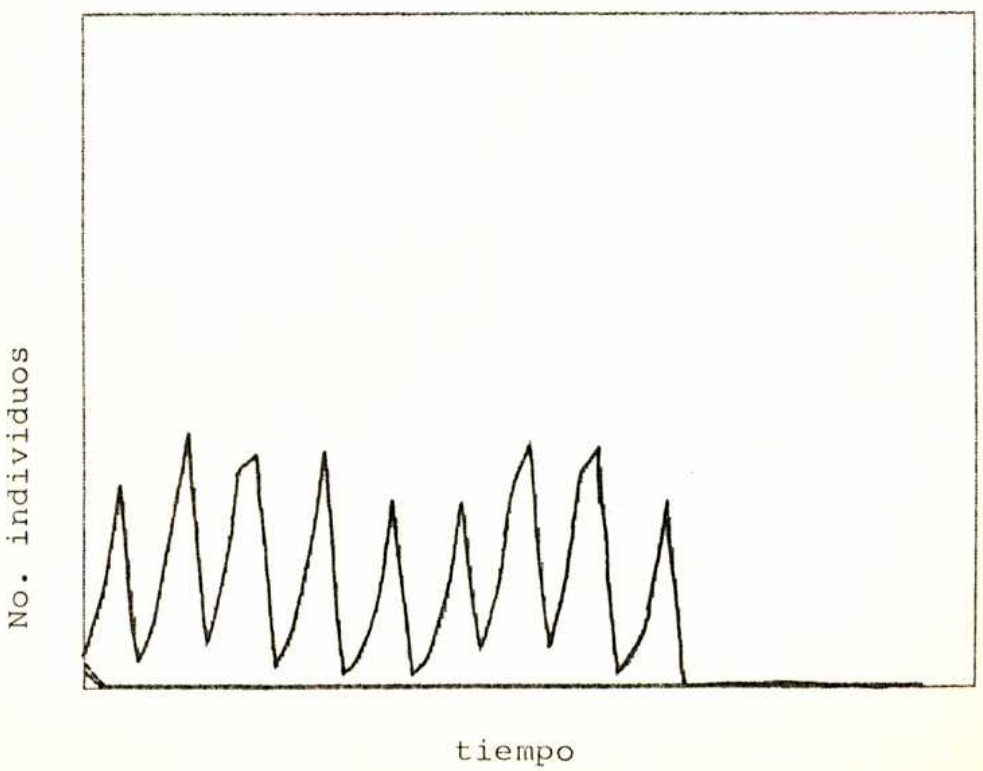
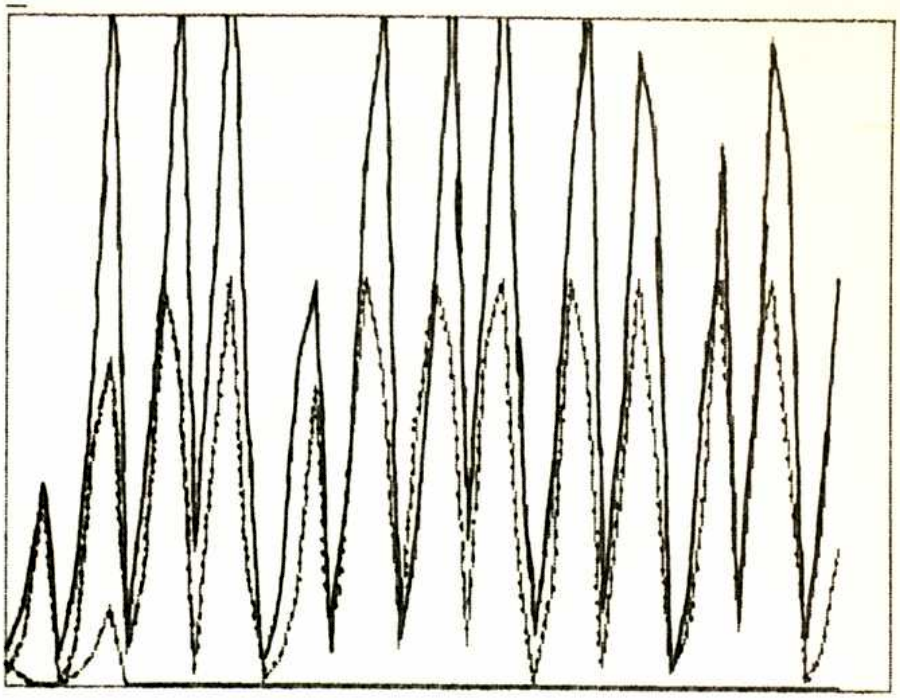


Fig 6: Resultados del modelo de simulación. continuación.

d) Supervivencia A. azarae baja



e) Supervivencia A.azarae alta.

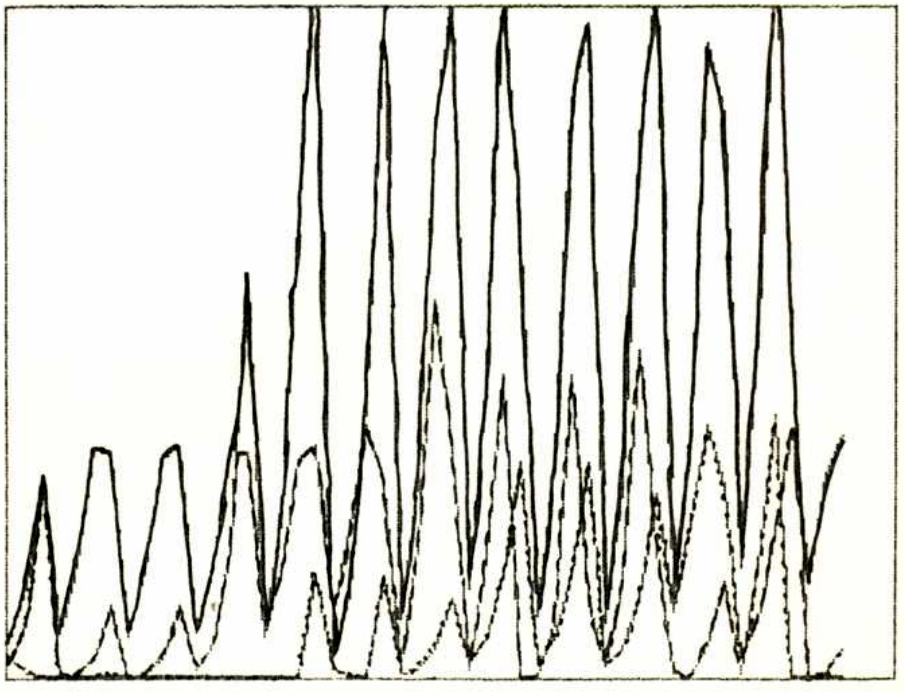
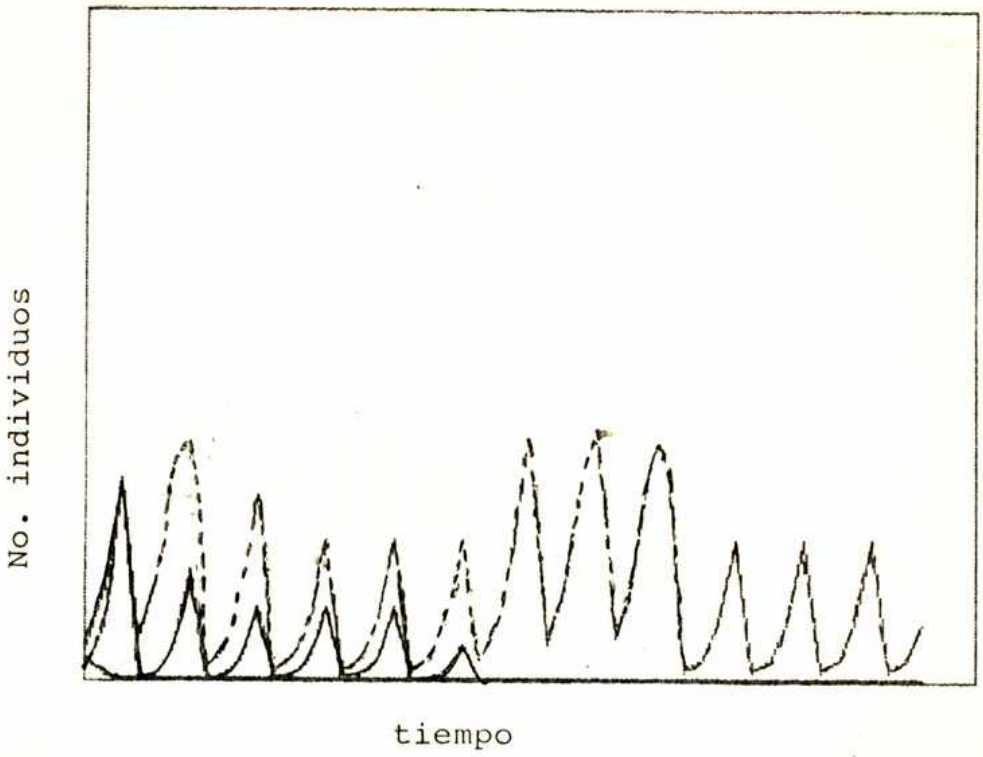


Fig 6:continuación.

f) s Claucha= 0.1
s: supervivencia



g) s C. laucha= 0.4
s:supervivencia

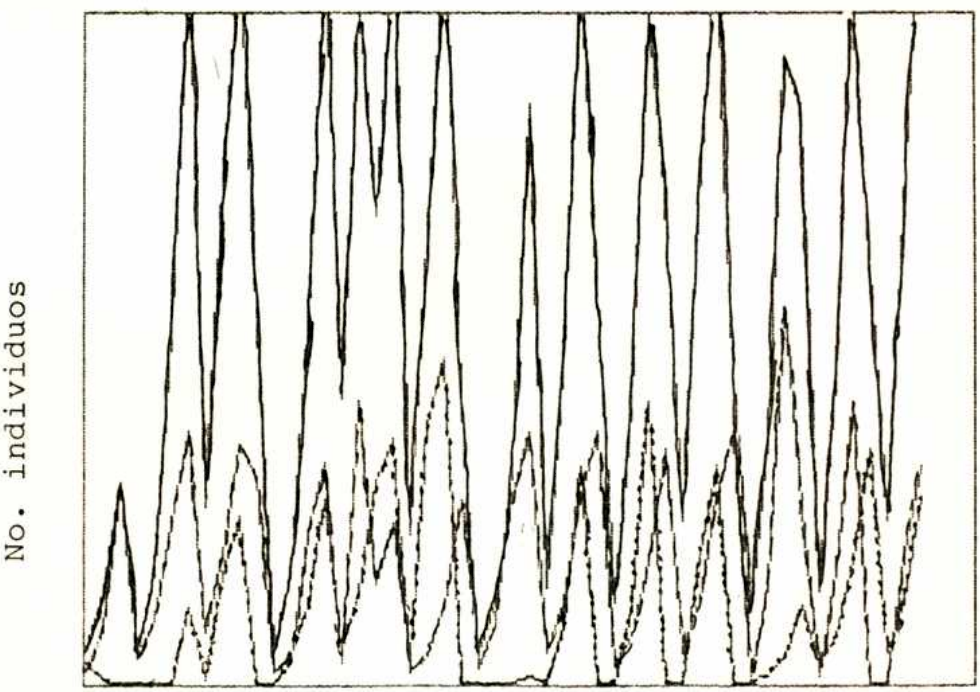


Fig 6: continuación.

h) INM= 0.01

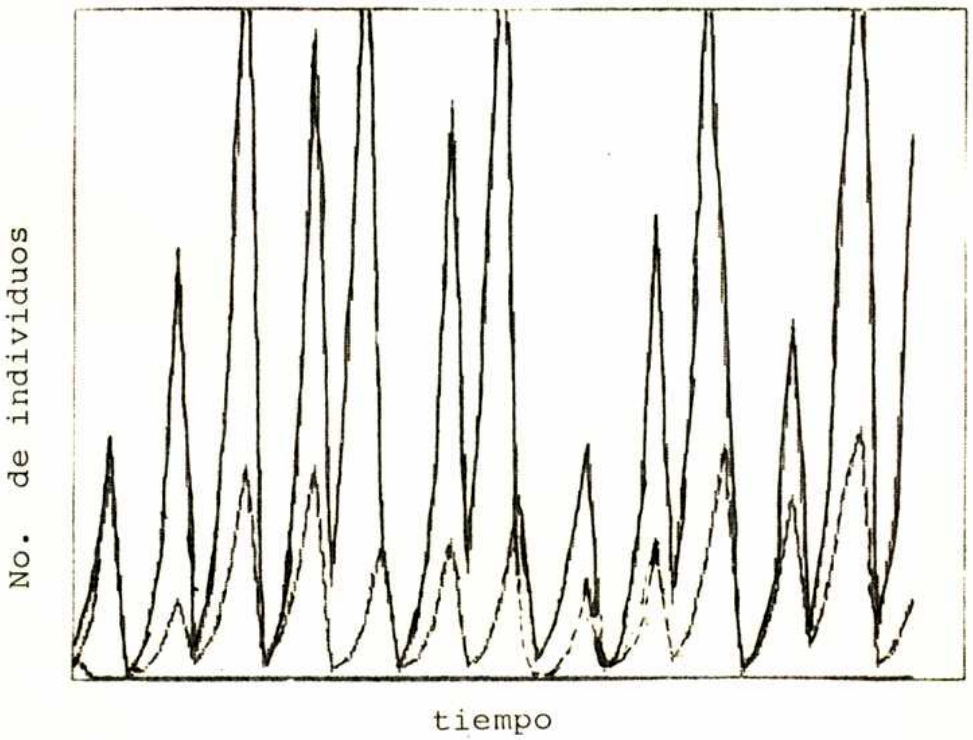
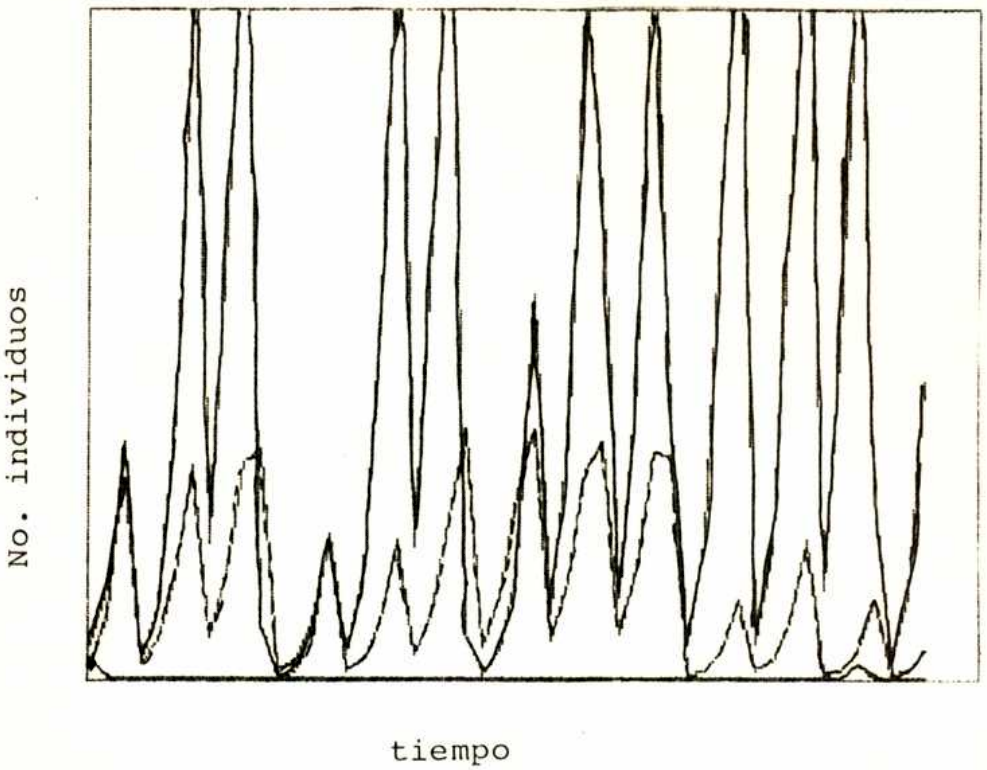


Fig 6: continuación.

i) INM= 0.08



j) INM= 0.4

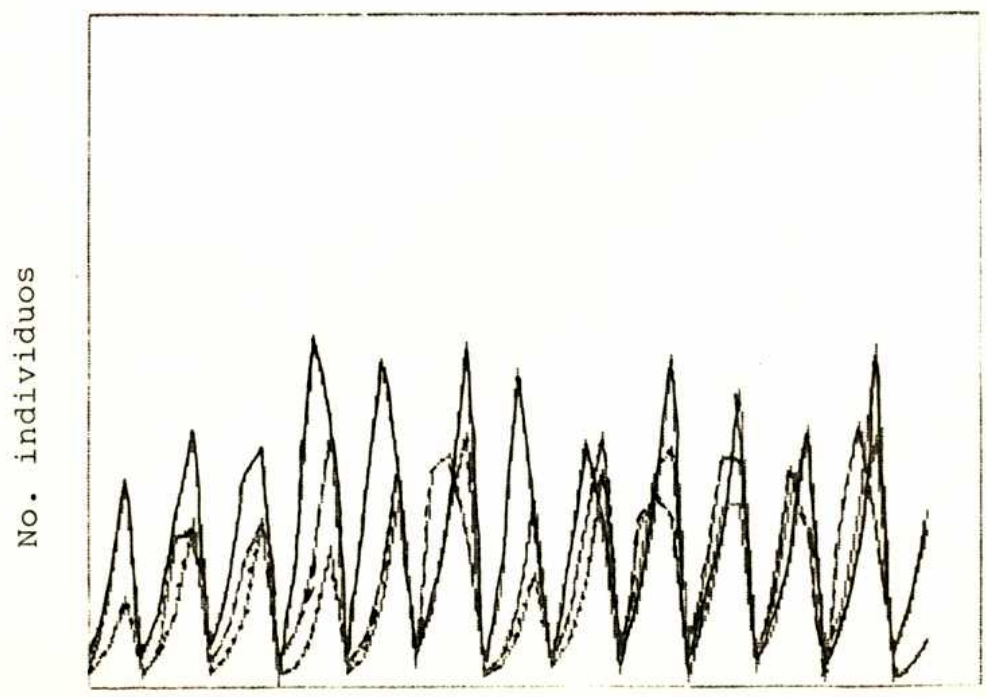


Fig 6: continuación.

k) Competencia alta

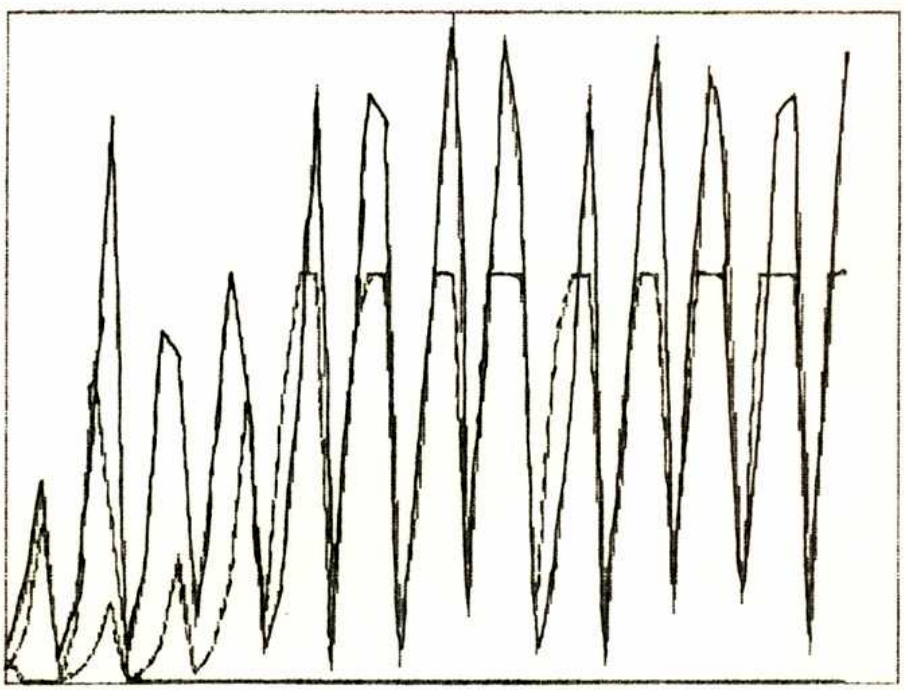
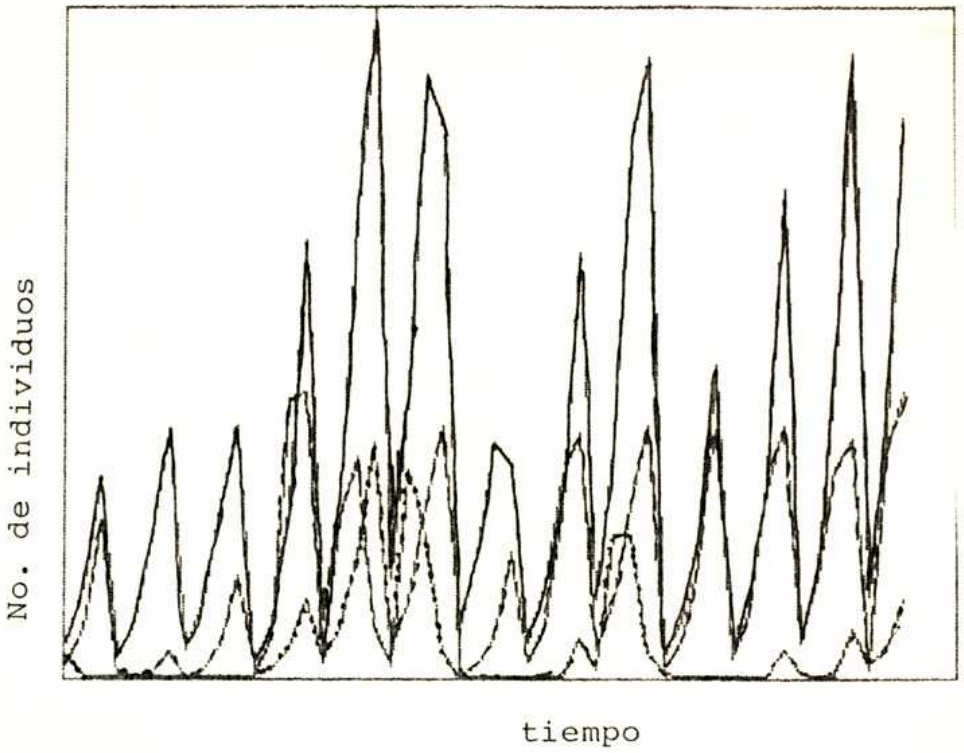


Fig 6:continuación.

l) Coeficiente de competencia mediano



m) Coeficiente de competencia bajo

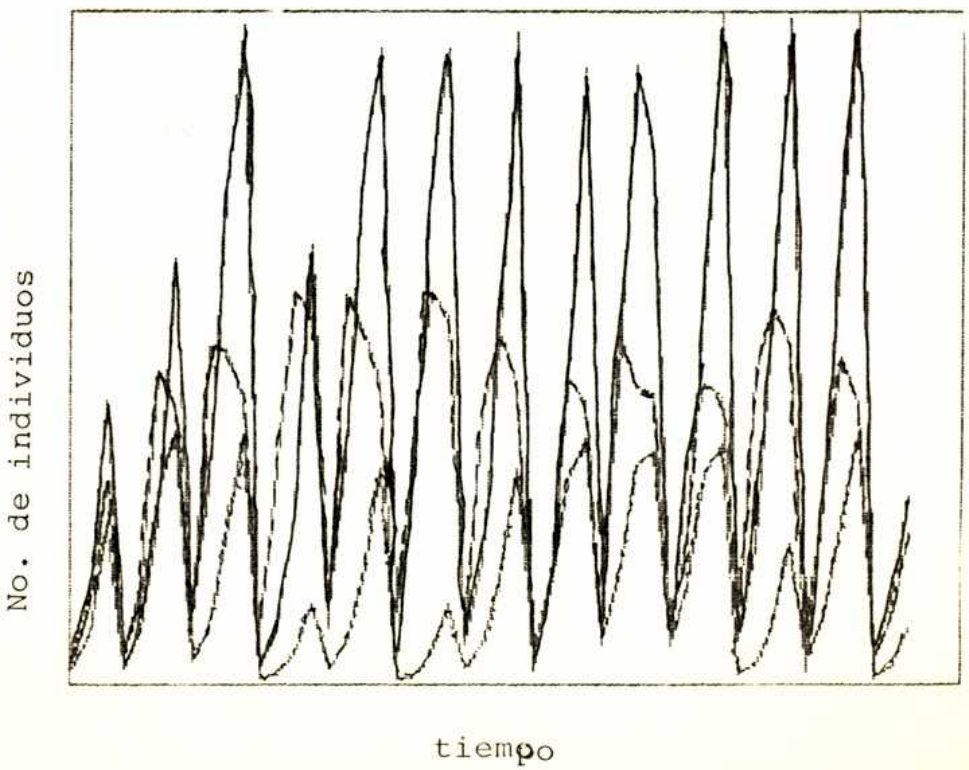


Fig 6: continuación.

n) No. de individuos iniciales de A. azarae = 50

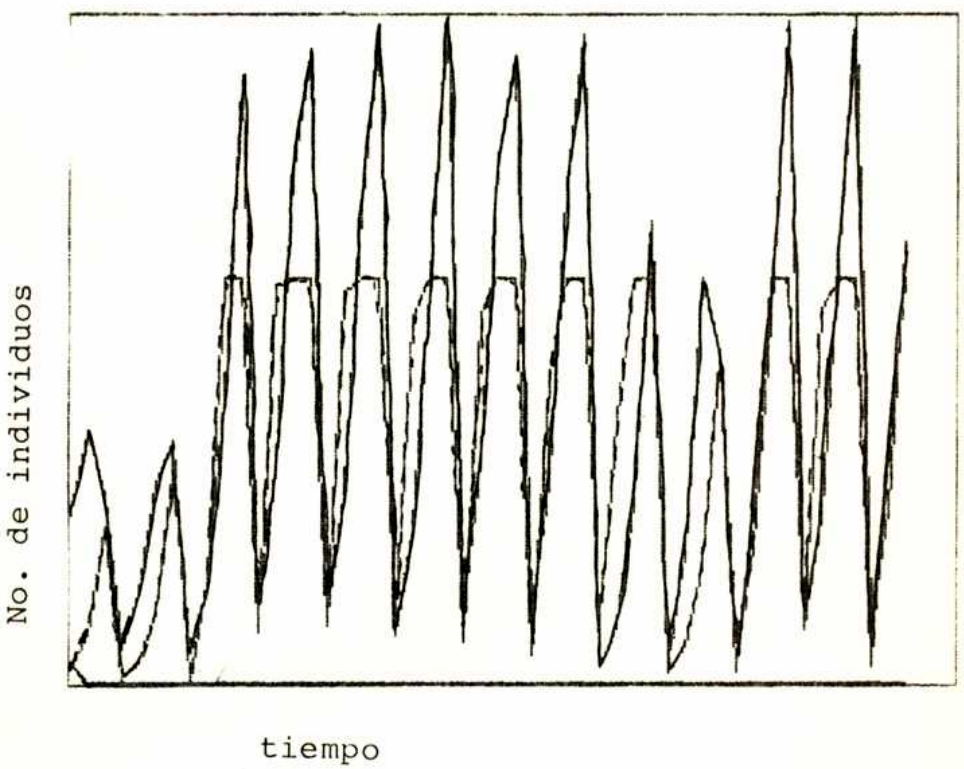
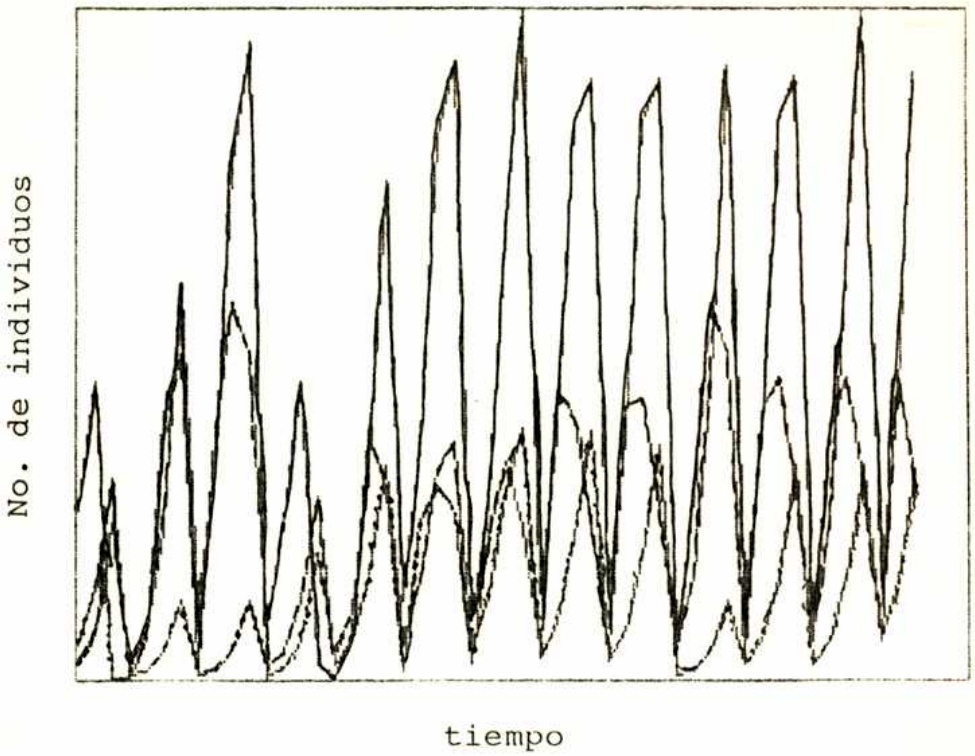


Fig 6: continuación.

o) Número inicial de C. laucha en el borde = 50



p) Número inicial de C. laucha en campo= 300

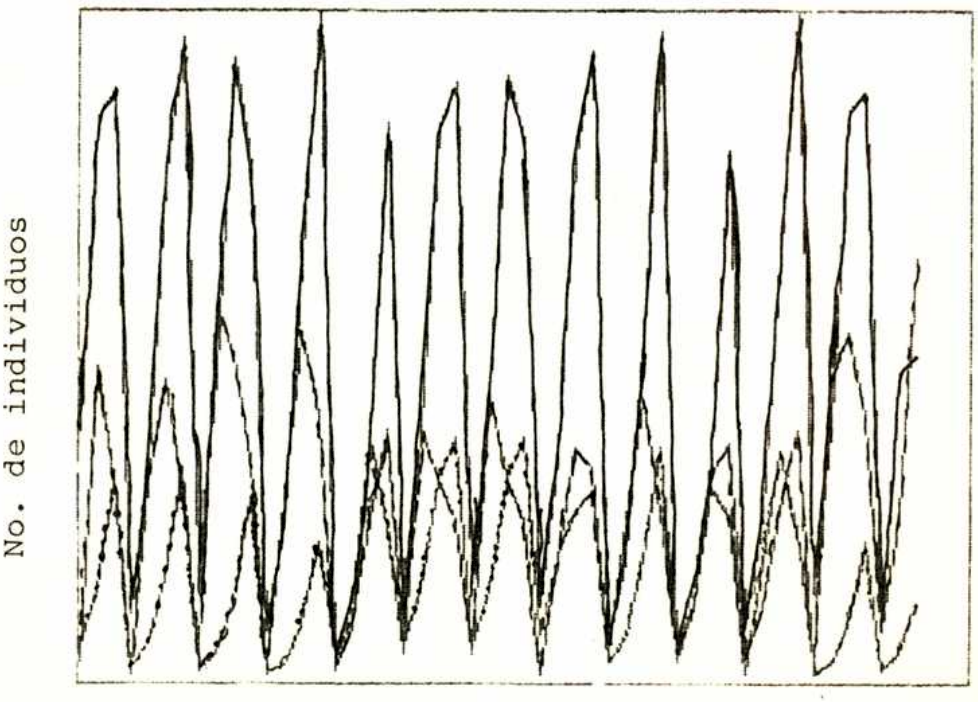
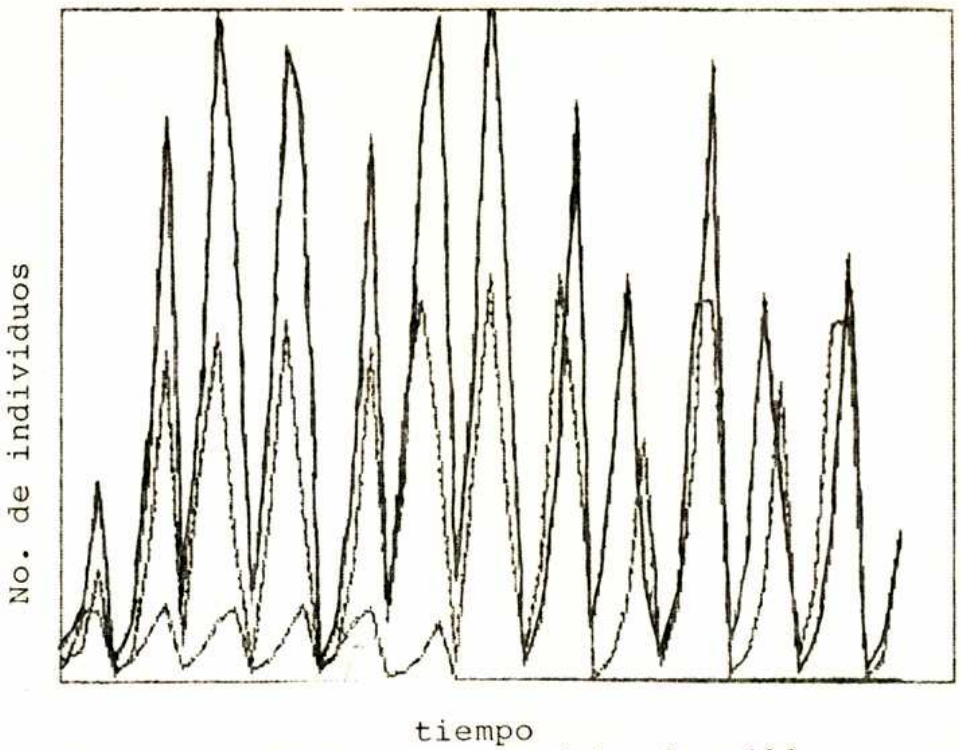


Fig 6: continuación.

q) Capacidad de porte del borde para A. azarae= 30



r) Capacidad de porte para A. azarae en el borde= 400

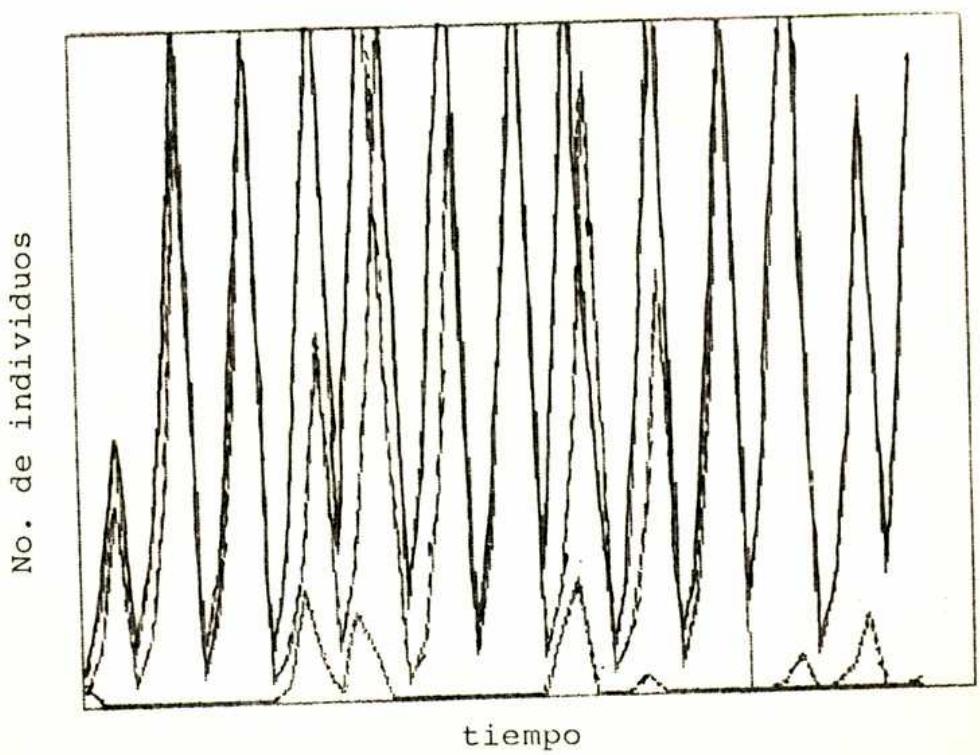
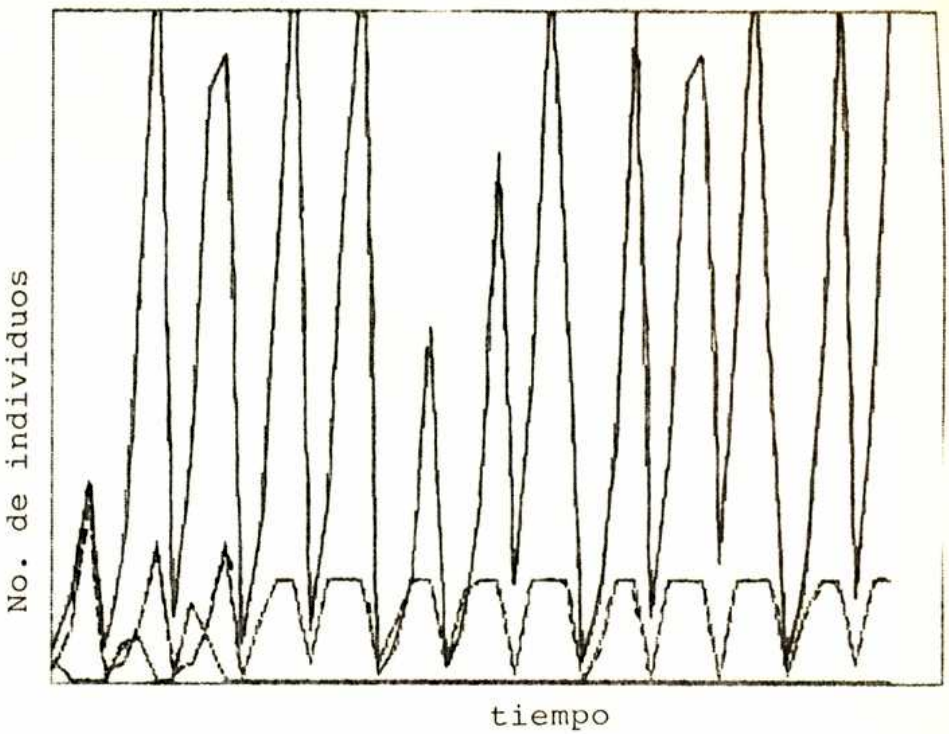


Fig 6:continuación.

s) Capacidad de porte de C. laucha en el borde= 30



t) Capacidad de porte de C. laucha en el borde alto

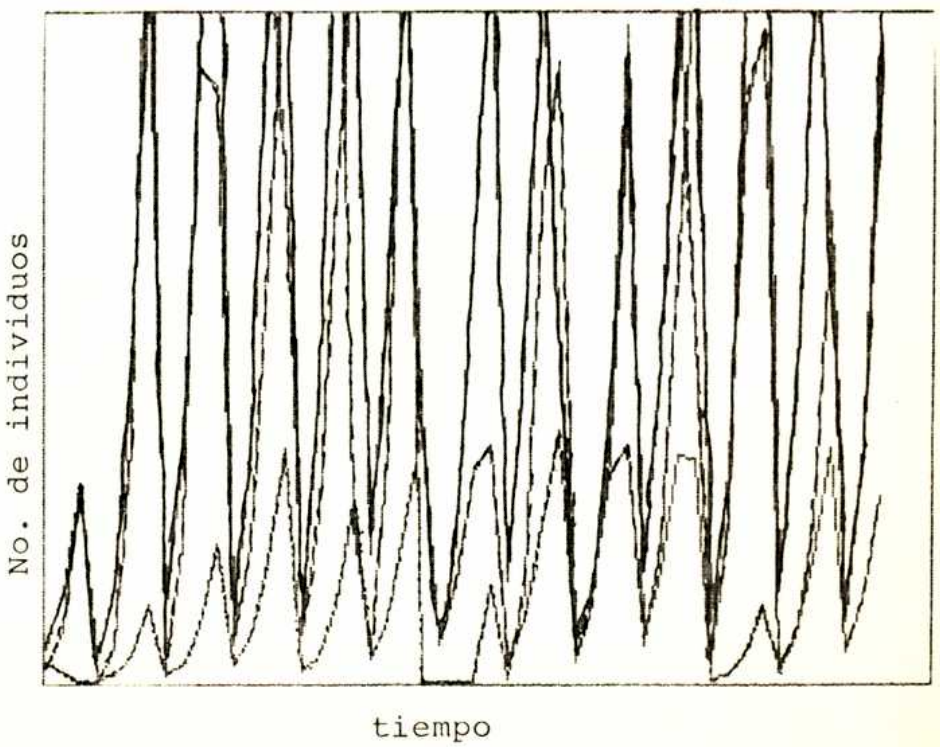
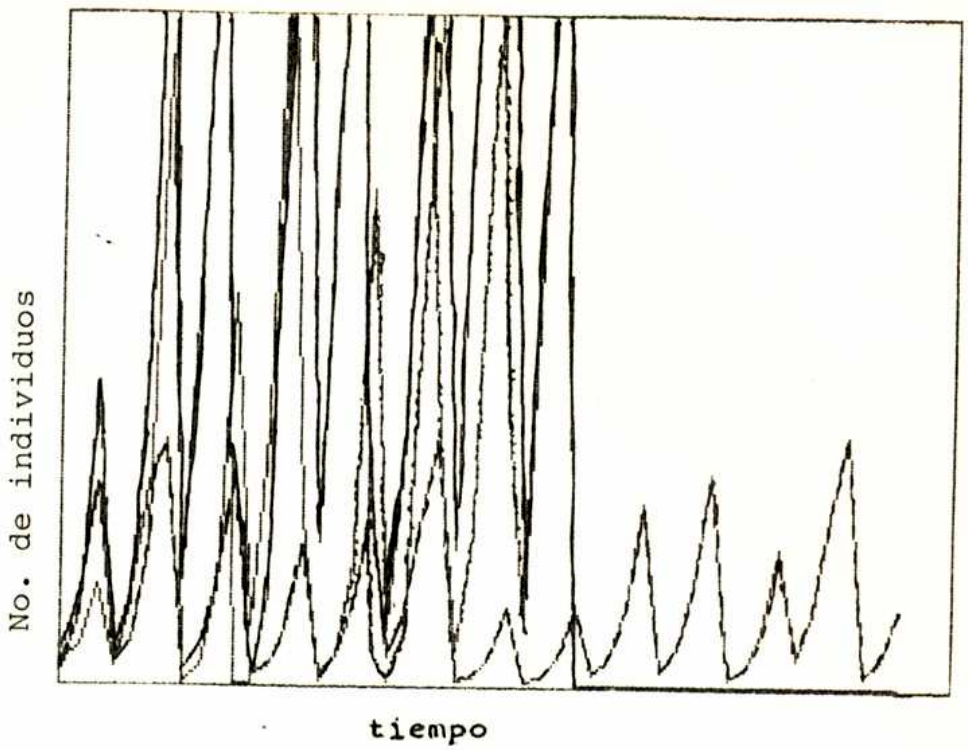
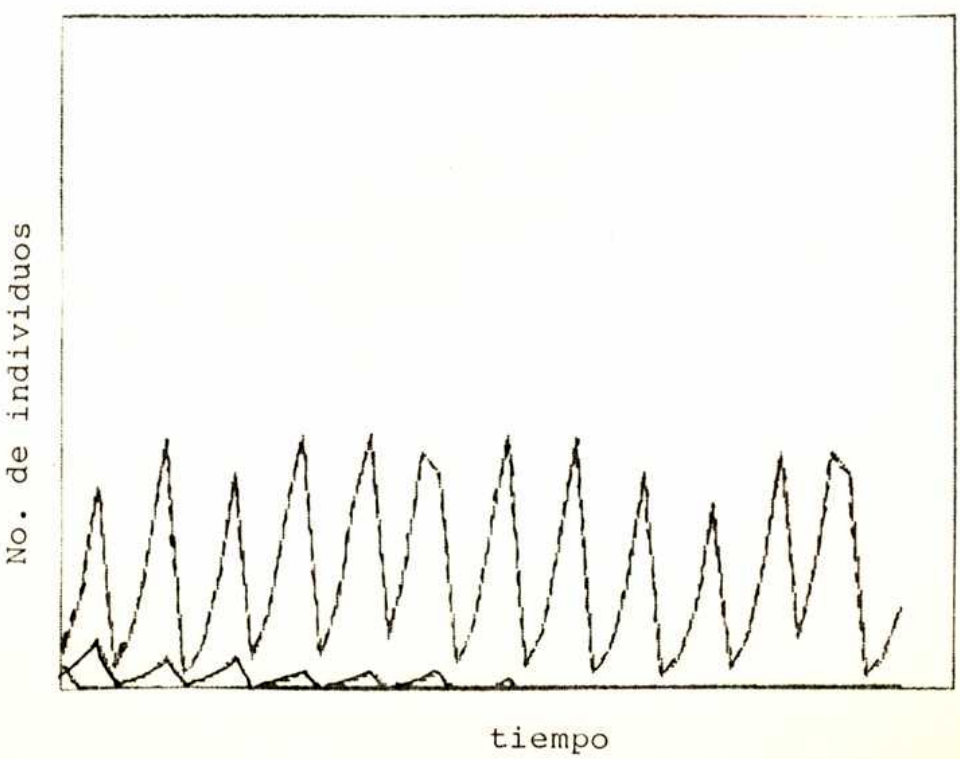


Fig 6:continuación.

u) Tasa de multiplicación de C. laucha alta



v) Tasa de multiplicación de C. laucha baja



PARTE II: MANIPULACION EXPERIMENTAL DE LAS ABUNDANCIAS DE *AKODON AZARAE* Y *CALOMYS LAUCHA*

INTRODUCCION

Distintos autores han destacado la importancia del contrastar las hipótesis de la teoría de la competencia mediante experiencias de campo. Schoener (1983) considera que los dos acercamientos para el estudio de la competencia: el observacional (donde se reúnen evidencias de un ajuste a la teoría discutida) y el experimental (donde se ponen a prueba las predicciones derivadas de las hipótesis) son complementarios, y contribuyen ambos al esclarecimiento de las relaciones interespecíficas y los mecanismos que las determinan.

Mediante el primer enfoque (Parte I) obtuvimos evidencias de la existencia de interacciones, derivadas de las relaciones espaciales y numéricas inversas observadas. Analizaremos ahora, mediante una experiencia de remoción, en qué medida estas relaciones están determinadas por la competencia, de acuerdo a las respuestas de las restantes especies frente a la remoción de una de ellas. Concretamente, se verá el efecto de la extracción de A. azarae y de C. laucha.

MATERIALES Y METODOS

La experiencia se llevó a cabo durante el año 1984 en la misma localidad donde se efectuaron los muestreos de captura continua, constando de un muestreo preliminar donde se eligieron las parcelas para el estudio y de doce muestreos donde se efectuó la extracción.

Se utilizaron trampas de captura viva tipo Sherman, cebadas con pasta de maní. En los meses más fríos se agregaron grasa vacuna y papa, cubriéndose las trampas con papel y nylon y colocando algodón en el interior a fin de evitar la muerte de los roedores capturados a causa del frío.

El muestreo preliminar se efectuó durante el mes de febrero d 1984 colocándose once líneas de trampas totalizando un esfuerz de captura de 788 trampas-noche de captura.

En base a los resultados de este muestreo (tabla 17) fuerc seleccionados 4 sitios de muestreo de acuerdo a su similitud e cuánto a abundancia y composición de la comunidad de roedores así como del cultivo aledaño y características de la vegetación.

La experiencia de remoción se inició en el mes de marzo d 1984, realizándose muestreos mensuales de 4 días de duración hasta el mes de febrero de 1985. En la fig 7 se muestra l ubicación de las distintas líneas de trampeo. Fueron estudiados bordes de campos de soja, en cada uno de los cuáles se colocó ur línea de 15 estaciones de 2 trampas cada una, con una distanci de 10 metros entre estaciones. Los primeros muestreos (hasta e mes de julio) las trampas funcionaron 4 noches reduciéndose lueç el funcionamiento a 3 debido a la alta mortalidad registrada e la última noche.

En el muestreo efectuado a principios de Junio se agregó ur trampa extra por estación a partir del 2o dia debido a qu estaban ocupadas prácticamente en un 100 %.

En cada día de captura se registraron la fecha y localizacic de cada captura, la especie, sexo, estado reproductivo, peso longitud total de los roedores capturados. Estos fueron marcadc para su posterior individualización y posteriormrnte liberados e el lugar de captura; excepto aquéllos que debían ser removidos que fueron sacrificados y conservados en formol.

En los campos se instalaron líneas paralelas a los bordes, 15 metros de estos, con 20 trampas separadas por 10 metros. E uno de los bordes estudiados se extrajeron todos los individuc capturados de A.azarae, en otro los C.laucha y los 2 restante funcionaron como testigos.

Estimación de abundancia

Se calcularon para cada línea, en cada mes las captura totales por especie (contando los individuos capturados pc primera vez, así como sus recapturas); el número de individuc capturados contando cada individuo una sola vez) y el número d individuos presentes en cada mes mediante el calendario d capturas (Chelkowska y Goszinski,1984). Se calcularon asimism los valores del índice de densidad relativa de la siguient manera:

IDR:números de individuos capturados/(número total de trampas número de trampas ocupadas por otras especies-número de trampa ocupadas por recapturas) x número de noches. Así se corrige e esfuerzo de captura utilizando en el cálculo solo las trampa disponibles. En base al IDR se corrigió el número de individuc originales, estandarizando el esfuerzo de captura como 90.

Relaciones espaciales

Se estudió la relación entre la captura por estación y pc trampa de los distintos pares de especies mediante el indice d asociación de Cole, cuya fórmula se describiera en la Parte I

Los cálculos se efectuaron teniendo en cuenta sólo aquellas trampas que tuvieran alguna captura, calculándose los coeficientes de asociación globales para el año de muestreo. En los casos en los que se muestreo durante 4 noches fueron consideradas solo las tres primeras. No se tuvieron en cuenta las trampas agregadas en el mes de Junio.

La superposición de las capturas fue considerada para días sucesivos. Las trampas fueron lavadas entre los distintos períodos del muestreo, pero no durante estos, quedando marcadas luego de la captura de un individuo, ya sea con heces u orina, de manera que el uso posterior por parte de otro individuo implicaría la ausencia de un rechazo entre ellos. La captura de dos individuos en una misma estación de muestreo refleja que, al menos en algún momento, compartieron una unidad de espacio. Es así que los cálculos de asociación por trampa y por estación de trampeo brindan informaciones distintas, ya que las estaciones representarían un uso conjunto de una unidad de espacio mayor, que puede no estar marcado, mientras que el compartir trampas, con huellas del anterior ocupante implica una ausencia de interacción negativa, o una interacción positiva (según la proporción en que se manifieste) mucho más fuerte.

Otra forma de analizar el uso del espacio por las poblaciones de distintas especies fue mediante el cálculo del area ocupada por cada una de ellas de acuerdo al porcentaje de estaciones de trampeo visitadas, respecto al total de estaciones ocupadas. Esto nos da una medida de la importancia relativa de las distintas poblaciones en cuanto a su ocupación del espacio, mientras que la sumatoria de estos porcentajes indica el grado de superposición existente (S) (Gliwicz,1981).

Ai= número de estaciones donde se captura individuos de la especie i/número de estaciones donde se captura individuos de cualquier especie.

$S=\Sigma Ai$

Se calcularon los porcentajes de individuos que son recapturados respecto al total de individuos capturados para cada especie, a fin de conocer la relación entre los individuos residentes y aquellos transeúntes.

Efecto de la remoción de especies sobre las abundancias

Los métodos descriptos hasta el momento se refirieron a los aspectos espaciales de las relaciones interespecíficas, pasando ahora a reseñar aquellos utilizados para estudiar el efecto de éstas sobre la abundancia y demás características de las especies.

Los valores de abundancia de O. flavescens en los distintos bordes se compararon mediante un test G de heterogeneidad (Sokal y Rohlf, 1969), asi como se compararon los números de capturas totales y originales, mediante un test de X^2 (corrigiéndolos de acuerdo al esfuerzo de captura).

Para C. laucha, debido a los bajos números capturados cada mes, se utilizó el test de Wilcoxon de diferencia de pares (Documenta Geigy,1965) para comparar las capturas entre el borde de extracción de A. azarae y el testigo, mientras que se utilizó un test de X^2 para comparar las capturas de cada borde con lo

esperado de acuerdo a la captura total si la probabilidad fuera la misma en todos (0.25).

Se calcularon las tasas de desaparición mensual (que incluyen migración y mortalidad) de las distintas especies en las parcelas control y experimental (de remoción de A.azarae) y en los campos vecinos para C. laucha. Se utilizó la siguiente formula:

U=(ln Nt/N0)/ t (Gliwicz,1981)

donde U=tasa de desaparición

Nt=número de individuos marcados en el tiempo 0 y recapturados en el tiempo t.

N0=número de individuos capturados y liberados en el tiempo 0 (marcados en ese momento o en períodos anteriores).

t=un mes .

También se estimó el porcentaje de supervivencia entre distintos muestreos, mediante el porcentaje de individuos marcados en muestreos anteriores que son recapturados en un mes determinado .

% de supervivencia entre a y b= (número de animales marcados en a y capturados en b/número de animales capturados y liberados en a) x 100.

Se confeccionaron calendarios de capturas para cada especie en cada borde, donde se describe para cada individuo las fechas de sus distintas capturas. Mediante estos calendarios se calculó el tiempo promedio, en días, que permanecen los individuos de las distintas especies en los distintos habitats (líneas).

permanencia promedio de individuos de la especie i: $\Sigma t/N$

N=número de individuos capturados de la especie i.

t=tiempo (en días) que transcurre entre la primera y última captura de un individuo.

Se estimaron asimismo las varianzas y errores típicos de los promedios , comparándolos mediante un test de t de diferencia de medias.

Invasión

Se estimó el grado de colonización de A. azarae y O. flavescens en el área donde fue extraído A. azarae y en el testigo mediante el método de Danielson et al (1986). Se consideraron como colonizadores aquellos individuos de un peso >= 17 gr en el caso de A.azarae y de un peso >= 16 gr en el caso de O. flavescens, que no hubieran sido capturados previamente (en un muestreo anterior).

Tambien se graficaron las capturas por estación de muestreo para cada una de estas especies. Se asumía que de acuerdo a la hipótesis de invasión las trampas extremas mostrarían mayor número de capturas que las centrales.

RESULTADOS

1.Variaciones en las características de los campos de cultivo y bordes a lo largo del período de estudio.

C1 y C2. Estas dos líneas fueron instaladas en un mismo potrero, separadas por una distancia de 150 m. En el momento del inicio de la experiencia había un cultivo de soja, que llegó a término en el mes de junio, siendo cosechada durante este mes. Hasta el mes de agosto el campo permaneció en rastrojo, siendo pastoreado por vacas y caballos, con poca carga. En el mes de agosto el campo fue arado y preparado para la siembra de maíz, que fue cosechado en el mes de enero y permaneció en rastrojo hasta febrero.

Los bordes vecinos a estos campos sufrieron el pisoteo del ganado, siendo aplastada la vegetación y disminuyendo la cobertura, especialmente en los primeros muestreos, recuperándose luego.

C3 y C4. Estas dos líneas fueron instaladas a una distancia de 200 m entre ellas en un campo de soja que fue cosechado en junio, siendo luego arado e implantándose trigo, este fue cosechado en diciembre y el campo vuelto a arar.

El B3 fue quemado en enero y el B4 en diciembre, quedando en ambos casos el suelo desnudo.

2. Características generales de las comunidades de roedores.

La abundancia total de roedores en los bordes y campos, así como las de cada especie, mostraron variaciones a lo largo del año (figs 8 y 9) similares a las registradas en trabajos anteriores y en la literatura (Crespo,1966; Crespo et al,1970,; Dalby,1975, de Villafañe et al 1977, Kravetz 1978a, Kravetz et al 1981, Kravetz y Polop,1983; Zuleta, 1982) para estas especies en ambientes semejantes.

En total fueron capturados 849 roedores, de los cuales 574 fueron A.azarae, 86 O. flavescens, 172 C. laucha, 17 C. musculinus, capturándose asimismo muy pocos ejemplares de M. musculus y de C. aperea.

La especie más abundante en los bordes a lo largo del año fue A. azarae, siendo capturados en menor proporción O. flavescens, y C. laucha. (tabla 10). La composición específica observada en estos bordes difirió de la observada entre los años 1979 y 1982 mediante los muestreos de captura contínua, donde C. laucha fue más abundante (tabla 6).

En los campos la especie más abundante fue C. laucha (tabla 19). Se registraron diferencias en las variaciones estacionales de las distintas parcelas debidas probablemente al diferente laboreo de los campos. En el caso de C1 y C2 el momento de la máxima abundancia se dio en junio, con un descenso brusco a partir de dicho mes, iniciándose un aumento a partir del mes de diciembre . En C3 y C4 la densidad descendió a partir de Marzo, mientras que en los meses de invierno fue mayor que en el primer grupo , quizás debido a la mayor cobertura provista por la

presencia del cultivo de trigo. La densidad disminuyó en estos campos luego de la cosecha del trigo (fig. 9) , para iniciar luego el ascenso en los meses de verano (enero y febrero).

3. Efecto de la extracción de A. azarae.

3.1. Sobre C. laucha y O. flavescens.

Abundancia y número de capturas.

Se compararon los números de capturas totales de cada especie, los números de individuos capturados, y el número de individuos corregido de acuerdo al número de trampas disponibles. En el primer caso incluímos en el cálculo las recapturas, lo cual da idea de la capturabilidad de las distintas especies, y su variación debida a la disminución del número de capturas de A. azarae revelaría la existencia de una competencia entre las distintas especies por las trampas. De acuerdo a Calhoun (1964), los individuos socialmente dominantes serían los primeros en ser capturados, debido a tener una mayor probabilidad de captura que los subordinados. Por otra parte el número de individuos capturados muestra el grado de variación en la densidad de cada población, El uso de ese dato bruto, sin efectuar una corrección por el número de trampas disponibles (IDR x 90), que es mayor en el borde de extracción que en el testigo, debido a impedir la recaptura de A. azarae, puede conducir a una sobreestimación de la abundancia de las restantes especies en el primero de estos bordes, si la capturabilidad de las distintas especies depende del número de trampas disponibles, aún cuando el sistema no esté saturado (siempre hay trampas vacías).

Al efectuar esta corrección estamos asumiendo la hipótesis de que los individuos de la especie considerada son los últimos en ser capturados, de manera que tendrían disponibles únicamente las trampas no utilizadas por individuos de otras especies o por recapturas de la misma , de manera que el número de individuos considerado es menor que el capturado efectivamente.

El considerar el número de individuos efectivamente capturados asumiría la hipótesis inversa, en la que la prioridad de captura la tienen los individuos de la especie considerada que son capturados por primera vez. Estos dos valores difieren más en el B3 (donde hay mayor número de capturas) que en el B4. El valor real estará entre estos dos valores, pero al efectuar las comparaciones se prefirió asumir la primera de las hipótesis, a fin de adoptar una actitud conservadora que garantiza que solo se rechaza la Ho si las diferencias entre el borde de extracción y testigo son suficientemente grandes.

Número de individuos originales capturados.

En la tabla 19 se muestran los números de individuos originales (corregidos) capturados en los distintos meses del año , para cada una de las especies en los bordes de extracción de A. azarae (a) y el testigo (b). Se calcularon los números totales capturados a lo largo del año en cada borde, comparándose mediante un test de Ji-Cuadrado. . Se observa en dicha tabla que hay diferencias entre el borde de extracción y el testigo en los números de individuos originales para C. laucha, en tanto que no lo son para O. flavescens. Para esta última especie se aprecian diferencias significativas entre los bordes de extracción y testigo en los meses posteriores al pico de densidad (que es mayor en el borde testigo), en los meses de junio y julio, donde se captura un mayor número de individuos en el borde de extracción (tabla 21). Esto no se corresponde en forma sincrónica con la variación en el número de A. azarae, ya que los números de esta especie en junio y julio no difieren significativamente en ambos bordes. Las diferencias en los numeros de O. flavescens desaparecen con el descenso brusco de la abundancia que se registra a partir del mes de agosto (tabla 19).

En cuanto al número de individuos de C. laucha, existen diferencias significativas entre ambos bordes (con mayor captura en el de extracción de A. azarae) a partir del mes de abril (tabla 19 , X^2 =9.72, P<0.05).

Esta diferencia es especialmente importante en el mes de abril cuando se registran el mayor número de capturas en ambos bordes, y es sincrónico con un bajo número de individuos capturados de A. azarae (tabla 19).

En los meses posteriores son capturados pocos C. laucha en el borde de extracción, mientras que en el testigo su captura es nula.

Número de capturas totales .

En la Tabla 22 se muestran los números de capturas totales (capturas originales más recapturas) para cada especie en el borde de extracción y el testigo. En este caso, las diferencias totales (para todo el año de muestreo) son mayores que para el número de individuos, y significativas para las tres especies Tabla 23), siendo la variación mensual similar a la descripta para los números de individuos originales.

Relaciones espaciales.

Asociación interespecífica.

En la tabla 25 se muestran los valores del coeficiente de asociación de Cole (CMA), calculado según el número de trampas compartidas, para cada par de especies en el borde de extracción y el testigo. Se observa que dichos valores son negativos para todos los pares, siendo significativos para el par A.azarae-C. laucha (AC) en los dos bordes, mientras que para A.azarae-O. flavescens (AO) y C.laucha-O.flavescens (CO) solo son

significativos en el B4 (donde se registraron el mayor número de capturas). Los valores negativos obtenidos indican la existencia de una asociación negativa entre las distintas especies, y superior para el par A.azarae-O.flavescens en el borde de extracción. Esto puede deberse a que la mayor disponibilidad de trampas en este caso permite una mayor segregación entre las especies, mientras que para el par C. laucha-O.flavescens las diferencias pueden deberse al mayor número de ejemplares capturados.

Areas ocupadas por las distintas especies.

En la fig 11 se observan los porcentajes de ocupación de los sitios de trampeo, en base al número de estaciones de trampeo donde son capturados individuos de la especie, en relación al total de estaciones donde se captura algún roedor. La sumatoria, como se ha expresado anteriormente, estima el grado de superposición entre las especies en el uso de las estaciones de trampeo.

En el borde testigo a lo largo del año es A. azarae la especie que ocupa la mayor parte de las estaciones de trampeo, y por lo tanto una mayor área, siendo importante el uso por parte de O. flavescens en el mes de mayo, en el que se presenta el mayor grado de superposición, coincidente con la alta densidad. A partir de septiembre el área esta ocupada en un 100 % por A. azarae, volviendose a capturar O. flavescens recién en el mes de febrero. En cuanto a C. laucha, son capturados en el borde testigo en los meses de marzo y abril (ocupando el 15 y el 20 % de las estaciones, respectivamente), coincidentemente con un momento de alta densidad en los campos.

Respecto al efecto de la extracción de A. azarae, observamos que C. laucha es la especie que muestra mayor variación, ya que ocupa (en promedio) un 3.5 % de las estaciones en el borde testigo y un 17.2 % en el borde de extracción, mientras que para O. flavescens los valores son del 13.5 y 21.1 %, respectivamente (tabla 25).

Se observaron diferencias asimismo en el número de estaciones vacías entre el borde de extracción y el testigo (49 y 63, respectivamente, $P<0.02$, Ji-Cuadrado:6.22).

Supervivencia y Permanencia.

Supervivencia.

En los bordes la especie que muestra mayores porcentajes de supervivencia de un mes a otro es A. azarae (fig.12). La tasa de desaparición de esta especie fluctúa entre 0.36 y 2.1 entre los meses de Abril y Octubre, mientras que a partir de ese momento no se recapturan ejemplares marcados previamente. El alto valor de la tasa de desaparición entre Agosto y Julio posiblemente se deba a la mortalidad causada por las bajas temperaturas y coincide con un brusco descenso de la densidad (fig. 8), mientras que la alta tasa de desaparición entre Abril y Marzo podría deberse a la disolución de los individuos marcados en meses anteriores en un momento de gran crecimiento de la población.

En cuanto a O. flavescens, no se recapturan individuos marcados en meses anteriores en ningún momento en el borde

testigo (tasa de desaparición absoluta, porcentaje de recaptura:0), siendo asimismo muy bajos los porcentajes de recapturas dentro de los períodos de muestreo (Tabla 26).

En O. flavescens la alta mortalidad de roedores en las trampas (58.3% en el borde testigo y 42% en el borde de extracción) hace que los valores de la tasa de desaparición y los porcentajes de supervivencia se calculen en base a pocos animales liberados. En la tabla 27 se observa que la tasa de desaparición de O. flavescens y C. laucha en el borde de extracción de A. azarae no es absoluta, mientras que en la tabla 26 se muestran los porcentajes de recaptura de las distintas especies en dicho borde.

Los valores de desaparición de C. laucha difieren según consideremos las capturas efectuadas en el campo vecino o no, siendo menores en el primer caso (es decir, aumenta el número de animales recapturados de un mes a otro si consideramos que no ha desaparecido aún cuando no sea capturado en el mismo borde sino en su campo vecino). (Tabla 28). Mientras que en este caso hay 5 meses con tasa de desaparición no absoluta (de Abril a Agosto), en el segundo son sólo dos. El análisis de la tasa de desaparición en los campos (Tabla 28) revela que en el campo vecino al borde de extracción es superior en los meses de Abril y Mayo a la del vecino al testigo , mientras que en Junio y Septiembre es menor. Esto se observa mas gráficamente mediante el porcentaje de individuos sobrevivientes de un mes a otro (Fig. 12).

Permanencia.

En la tabla 29 se observan los valores de permanencia de las tres especies en el borde de extraccion y el testigo, así como en los campos vecinos para C. laucha. Coincidentemente con los datos de supervivencia , los A. azarae muestran un tiempo medio de permanencia en el borde testigo superior a O. flavescens y C. laucha ($P<0.001$). Esta última especie muestra mayores valores en los campos, pero inferiores a los de A. azarae en los bordes.

Se registró un mayor tiempo medio de permanencia de O.flavescens y C. laucha en el borde de extracción que en el testigo, siendo en el primer caso estadísticamente significativo ($P<0.05$), mientras que en el segundo no, siendo $0.2<P<0,1$, al comparar los tiempos medios de permanencia mediante un test de t de diferencias entre medias. En dichos cálculos no fueron incluidos los valores 0, por lo que se estimó el tiempo medio de permanecia de los residentes.

También es superior el tiempo medio de permanencia de C. laucha en el campo vecino al borde de extracción respecto al vecino del testigo, pero esa diferencia no es estadísticamente significativa.

Capturabilidad.

De acuerdo a los porcentajes de recapturas (Tabla 26) se observa un cambio en la capturabilidad de C. laucha y O. flavescens en el borde de extracción de A. azarae respecto al testigo, ya que mientras que en el primero se registra un cierto número de recapturas (considerando el período de tres días de trampeo, recapturas diarias), en el testigo éstas son muy

escasas.

Estructura de la población.

Estructuras de edades y proporción de sexos.

No se registraron diferencias significativas entre las estructuras poblacionales (construidas en base a las longitudes totales) de C. laucha y O. flavescens en los bordes de extracción, y testigo (Tablas 30a y 30b). En el caso de la primer especie, debido al escaso número de ejemplares capturados en el B3 (testigo), algunos de los cuales corresponden al mes de marzo, donde no se registraron las medidas de la longitud total, no se puede efectuar una comparación adecuada entre ambos bordes. Sin embargo, al comparar las clases establecidas en base al peso, que fue registrado en todos los meses de muestreo, tampoco se observaron diferencias significativas (Tablas 31a y 31b). Se unieron los datos correspondientes a los distintos meses, a fin de efectuar las comparaciones entre los bordes, no detectándose diferencias tampoco si se compara cada mes por separado .

En cuanto a la proporción de sexos, se observó que en C. laucha hay un mayor número de machos que hembras, siendo la proporción de 8:3 en el B4 (extracción) y 5:1 en el B3 (testigo), no difiriendo dichas proporciones significativamente.(tabla 32a).

Al comparar las estructuras de edades y la proporción de sexos de C. laucha en el B4 y su campo vecino, no se hallaron diferencias significativas . (Tablas 30a y 32a).

La proporción de sexos de O. flavescens en el borde de extracción y el testigo tampoco difirió significativamente (Tabla 32b).

Tamaño medio, peso medio, condición física.

En la fig. 13 se muestran los valores promedios de la longitud total, peso y la condición física (cociente entre el peso y la longitud total) para O. flavescens. Se observa una cierta tendencia en los tres parámetros a ser mayores en el borde de extracción que en el testigo, de modo que encontraríamos animales de mayor tamaño en el primer caso, sin embargo estas diferencias no son estadísticamente significativas (t:0,38 para el peso y 0,17 para la longitud total).

Para C. laucha no podemos describir una tendencia en cuanto a las características de tamaño de los animales capturados, ya que en el testigo sólo hay datos para un mes. Los promedios (Tabla 33 a,b,c) tanto para la longitud total, peso como condición física son inferiores en el B3 (testigo) que en el B4 (extracción), mientras que la longitud total es semejante en este último al del campo vecino, siendo el peso y la condición física medios superiores en el campo.

Actividad reproductiva.

En las tablas 34a y 34b se muestra la distribución de los individuos de C. laucha y O. flavescens de acuerdo a su condición reproductiva, En ambos casos observamos una mayor proporción de individuos reproductivamente activos: machos escrotales (ME),

hembras con vagina abierta (HA) y hembras preñadas (P) en el B4 que en el B3, pero dichas diferencias no son estadísticamente significativas (al compararlas mediante un test exacto). En cuanto a las hembras preñadas, también en ambos casos se encuentran en mayor número en el B4 que en el B3, pero tampoco se encontraron diferencias estadísticamente significativas.

3.2. Efecto de la extracción sobre A.azarae.

Abundancia y número de capturas.

En la tabla 19 se observan los números de individuos de A. azarae capturados (valor corregido de acuerdo a la disponibilidad de trampas) en el borde donde fue extraído y en el testigo. Se aprecia una diferencia del 13 % en los números capturados en el borde de extracción respecto al testigo , no siendo la diferencia estadísticamente significativa. Se continuó capturando A.azarae en el borde de extracción a lo largo de todo el año de muestreo.

En cuanto al número de capturas totales muestran una disminución del 40% en el borde de extracción respecto al testigo, siendo esta diferencia estadísticamente significativa.(Ji-Cuadrado= 6.37).

Podemos concluir que la extracción fue efectiva en cuanto a disminuir el número de individuos residentes de acuerdo a la captura total de A. azarae, pero no en cuánto a disminuir el número de individuos capturados. El momento donde se observa la mayor diferencia entre ambos bordes es en Abril, donde el número de individuos difiere en un 40%. (Tabla 19).

Area ocupada por A. azarae.

Debido a la extracción efectuada el porcentaje de ocupación del área por parte de A. azarae disminuye de un 60 a un 53 % (Tabla 25).

Estructura de la población.

Estructura de edades y proporción de sexos. No se registraron diferencias significativas entre las proporciones de sexos, las estructuras poblacionales construidas en base a la longitud total ni en base a pesos en ambos bordes. (Tablas 30c,31c,32c).

Tamaño medio, peso medio y condición física media. En la Tabla 35 se muestran los valores promedios de longitud total, peso y condición física en los distintos meses de muestreo en ambos bordes. Para A.azarae no se aprecian diferencias significativas en ninguna de estas variables entre el borde de extracción y su testigo.

Características reproductivas. En la Tabla 34c se observan los números de individuos sexualmente maduros, hembras preñadas y en lactación en ambos bordes. En el de extracción se registra una mayor proporción de hembras preñadas o lactantes respecto al total de hembras maduras (HA y P), si bien esta diferencia no

es estadísticamente significativa.

3.3. Origen de los individuos capturados en el borde de extracción.

A fin de detectar si los individuos de A.azarae y Q.flavescens capturados en el borde de extracción provenían de zonas cercanas del mismo borde, o estaban previamente en la zona de trampeo, se graficaron las distribuciones de capturas en las distintas estaciones de trampeo (fig 14). De acuerdo a una hipótesis de invasión desde los extremos, encontraríamos una mayor captura en las estaciones 15, 14 por un lado y 1 y 2 por el otro. Debido a las características del B4, cuya estación 15 estaba cercana al límite de la parcela, tal vez no podríamos esperar una gran invasión desde ese lado, sin embargo se observa en la figura que el número de capturas en dicha estación es grande. De acuerdo con estos resultados no aparece evidente la existencia de una invasión de individuos desde las regiones vecinas a la zona de extracción, tanto para el caso de A.azarae como para el de Q. flavescens. Sin embargo, en el caso de A. azarae, mediante el criterio de Danielson et al (1986) para establecer el grado de colonización se observó, especialmente en los meses de mayor densidad (junio y julio) un mayor porcentaje de colonizadores en el borde de extracción que en el testigo (ji-cuadrado=12.5 en (tabla 36). Para Q. flavescens no fue posible estimar mediante este método el número de colonizadores.

4. Efecto de la extracción de C. laucha.

En las tablas 37 y 38 se observan los números de individuos y los totales de capturas efectuadas para cada especie en los bordes de extracción de C. laucha (B1) y su testigo (B2) .

No se registraron diferencias en cuanto a las capturas de A.azarae y Q.flavescens, mientras que si existen para C.laucha, que no es capturado entre abril y febrero en el borde de extracción, mientras que en el borde 2 (testigo) muestra un mayor número, tanto de originales como capturas totales, siendo la diferencia en el último caso estadísticamente significativa (Ji-cuadrado=6).

La diferente captura entre ambos bordes no puede ser atribuida a diferencias entre los campos, ya que éstos son semejantes (tablas 37 y 38).

De acuerdo con estos resultados, que son insuficientes para establecer conclusiones definitivas, parecería que el mayor efecto de la extracción de C. laucha del borde se produce sobre su propia población, no pudiendo recolonizar el área, mientras que A. azarae y Q. flavescens no muestran efecto alguno.

5. Comparación general de los cuatro bordes.

Como se describió anteriormente, las distintas parcelas

sufrieron distintos tratamientos en cuanto a las labores culturales (figs 8 y 9). Al principio en todas las parcelas había un cultivo de soja, mientras que más adelante fueron implantados distintos cultivos: en el C3 y C4 hubo trigo, mientras que el C1 y C2 permanecieron más tiempo en rastrojo, implantándose luego maíz. Estas diferencias llevaron a que los análisis se hicieran por separado, comparando cada parcela tratada con su testigo, ya que en el otro la situación fue muy distinta.

DISCUSION

De acuerdo con los resultados obtenidos en la experiencia efectuada, se obtuvieron evidencias acerca de la existencia de interacciones, coincidentes con lo observado en la primer sección, obteniéndose ahora algunos indicios acerca de los mecanismos involucrados.

1) Relaciones espaciales. Los valores de asociación entre A. azarae y las restantes especies de acuerdo a las capturas por trampa fueron negativos, confirmándose aquí la importancia de esta especie como competitivamente dominante.

2) Efecto de la extracción de A. azarae sobre C. laucha y O. flavescens. Los cambios observados al extraer A. azarae en los números (en caso de C. laucha significativos) y en la capturabilidad de C. laucha y O. flavescens, indican por un lado, cambios en la abundancia global de las especies subordinadas debido a la extracción de la especie dominante, pero más importante aparece el cambio en el número de capturas totales (significativo para ambas especies), que refleja un cambio en el número de individuos que logran hacerse residentes, y por lo tanto ocupar el área en forma efectiva. Esto también se refleja en los cambios en los porcentajes de recaptura, siendo mayor el número de individuos con más de una recaptura tanto para C. laucha como para O. flavescens (tabla 26), y en los valores de permanencia (en dias) (tabla 29) que son mayores en el borde de extracción de A. azarae que en el testigo.

3) Efectividad de la remoción de A. azarae. La extracción de A. azarae no fue efectiva a los fines de disminuir los números capturados en el borde, ya que se continuaron capturando individuos a lo largo de todo el año de muestreo, en cantidades semejantes a las capturadas en el testigo.

Por lo tanto los cambios asociados a la remoción se deberían a la extracción de los individuos dominantes, cuyos lugares son ocupados por subordinados y colonizadores de la misma especie y otras especies. También podría haber una respuesta reproductiva de A. azarae como efecto de la disminución de la densidad (tabla 34).

De acuerdo con estos resultados la primer especie en responder a los cambios de densidad sería A. azarae, con una respuesta densodependiente negativa de la reproducción. La obtención de una respuesta en la especie dominante en primer término frente a una manipulación ha sido observada en otros experimentos donde existían relaciones de competencia asimétricas. Brown y Munger (1985) observaron que al agregar alimento en parcelas donde coexistian distintas especies, la única que mostraba una respuesta numérica era aquella dominante, más agresiva (Dipodomys spectabilis). En nuestro caso, el equivalente a aumentar el alimento es la extracción de un cierto número de individuos, que conduce a un aumento en la cantidad de recursos disponibles para cada individuo remanente.

Si la competencia fuera simétrica, esperaríamos encontrar una menor reinvasión (o desarrollo in situ) de A. azarae, y un mayor efecto sobre las restantes especies.

4) Importancia de los distintos componentes dela estructura poblacional. La existencia de una respuesta frente a la extracción de A. azarae, pese a que se capturan individuos de esta especie en forma semejante al testigo, revela la importancia de las diferencias entre las distintas jerarquías intraespecíficas en cuanto a su valor competitivo. Como se ha destacado anteriormente y coincidiendo con datos de Grant (1969,1970 y 1971) los números de individuos residentes o establecidos de una especie son los que tienen mas efecto en las relaciones interespecíficas. Si hubiera una fuerte relación de dominancia entre las especies, estas diferencias intraespecíficas no serían tan importantes, ya que el eliminar los individuos residentes de una especie conduciría al establecimiento de subordinados de la misma. Sin embargo, al variar la dominancia interespecífica de acuerdo al status social del individuo, siempre existe la probabilidad de que el lugar sea ocupado por algún individuo de otra especie, especialmente si el competidor en este caso es un individuo que no tiene dominio previo del área. Grant (1970) destaca la importancia de que el individuo sea dominante o subordinado para los resultados de los encuentros interespecíficos en experiencias de laboratorio.

En nuestro caso no podemos establecer en el borde de extracción mediante el método de las recapturas qué individuos de A. azarae son residentes. Sin embargo de acuerdo al criterio de Danielson et al (1986), la proporción de individuos colonizadores de esta especie sería mayor en dicho borde que en el testigo especialmente en los meses de alta densidad (junio y julio)(tabla 36 . lo cual evidenciaria que existe una reinvasión, por más que no se ve reflejada en la distribución de capturas por estación (fig 14). También pueden contribuir a mantener los números de A. azarae en dicho borde los individuos que no han sido extraídos, por su diferente capturabilidad, y que son capturados luego de los dominantes, de manera que la población de A. azarae se iría empobreciendo de individuos dominantes, residentes previamente en el lugar, y aumentando la proporción de subordinados y colonizadores, que tendrían menor habilidad competitiva que los primeros.

5) Mecanismos de respuesta frente a los cambios de la presión de competencia. En cuanto a los mecanismos que median las respuestas numéricas observadas, hay evidencias de la existencia de un aumento en la supervivencia tanto de C. laucha como O. flavescens, ya que los porcentajes de recapturas de dichas especies (entre meses), así como los valores de permanencia (tablas 26,27 y 29) son mayores en la parcela de remoción de A. azarae que en la testigo. El bajo número de ejemplares de C. laucha y O.flavescens capturados en el borde testigo dificulta la realización de test estadísticos, no obteniéndose valores significativos para las diferencias de permanencia, mientras que para las recapturas se obtuvieron diferencias significativas para O. flavescens (X^2:5.95, $P<0.05$), mientras que para C. laucha no llegan no llegan a ser significativas ($0.05<P<0.1$).

En cuanto a los parámetros reproductivos, se detectaron mayores números de hembras preñadas respecto al total de maduras en el borde de extracción que en el testigo, tanto para C. laucha como para O. flavescens (tabla 34), sin embargo las diferencias

no llegan a ser estadísticamente significativas (para un valor de $P < 0.05$).

El otro aspecto considerado, el aumento de la inmigración en el área de extracción aparece importante para C. laucha, donde el porcentaje de individuos que efectuan movimientos borde-campo es de un 11 %, mientras que en la parcela testigo es del 3 % . De acuerdo a los valores de permanencia en los bordes, estos movimientos podrian traducirse en un mayor número de individuos de C. laucha establecidos en los bordes.

En cuanto a O. flavescens, la distribución de capturas no permitió verificar si se producía una invasión desde zonas vecinas del borde (fig 14), ya que de acuerdo a esa hipótesis se esperaría un mayor número de capturas en las trampas extremas que en las centrales, no obteniéndose tampoco resultados mediante el método de Danielson et al. (tabla 36)

6) Efecto de la extracción de A. azarae sobre las poblaciones de Calomys del campo. La mayor supervivencia y permanencia de los C. laucha en el campo vecino al borde de extracción que en su testigo pondría de manifiesto la importancia de las características del borde para las poblaciones del campo. En determinados momentos del año, como cuando se efectúan las cosechas o aradas, aumentan los movimientos de roedores desde los campos de cultivo hacia los bordes (Kravetz, 1978). La probabilidad de sobrevivir en estas condiciones estará relacionada con la posibilidad de establecerse, aunque sea temporariamente, en estos últimos, y se verá afectada por la presencia de poblaciones de otras especies, en especial de A. azarae. La disminución en la abundancia de A. azarae en los bordes podría traducirse así en un incremento en la supervivencia de los C. laucha del campo, ya que luego de pasadas las perturbaciones los individuos que permanecieron en el borde pueden regresar al campo.

Esta situación se relaciona con el efecto de medidas de control, en las cuales se planteaba, para disminuir la densidad de las poblaciones de Calomys (reservorios del virus Junín, agente etiológico de la Fiebre Hemorrágica Argentina) el desmalezar o quemar los bordes (Vilches,1977). Una medida como esta produciría un efecto más importante sobre las poblaciones de A. azarae que sobre los Calomys, al ejercerse sobre los bordes. Asimismo, la reinvasión posterior podría resultar más fácil para ejemplares de este último género, ya que mantienen un pool poblacional importante en los campos, y su capacidad de colonizar áreas nuevas es mayor que la de los A. azarae (de Villafañe, 1977). De esta manera, una medida tendiente a eliminar poblaciones de Calomys podría, a través de los cambios generados en el ambiente y de las relaciones de competencia, favorecerlas disminuyendo la abundancia de una especie competidora, de menor importancia epidemiológica (Sabattini, 1977; Kravetz, 1978).

7) Efecto de la extracción de A. azarae sobre sus propias poblaciones. Como se destacara anteriormente, la extracción de individuos de A. azarae produciría un incremento de la colonización del área, así como la extracción de los residentes (dominantes) se traduciría en un cambio de la composición de la población, con un enriquecimiento de individuos subordinados, de menor habilidad competitiva.

Se observó una mayor la proporción de hembras preñadas en el borde de extracción de A. azarae que en el testigo, no siendo las diferencias estadísticamente significativas. Sin embargo, los restantes sectores de la población son muy semejantes en los dos bordes, resaltando únicamente las diferencias en preñez (tabla 35).

8) Las dificultades en la detección de respuestas significativas en los parámetros demográficos coincide con los resultados de Brown y Munger (op cit), que atribuyen esta situación a que pequeñas variaciones en dichos parámetros conducirían a cambios más grandes en los números. En nuestro caso tampoco fueron tan grandes los cambios en los números de O. flavescens, por lo que las consecuencias mas importantes de la extracción de A. azarae sobre esta especie serían el aumento en la supervivencia (tabla 28) y en el dominio del área (aumento de residentes, de acuerdo a las recapturas, permanencia y porcentajes de ocupación del área) (tablas 25,26,29) . Esto implicaría la existencia de una respuesta a través de la expansión del nicho habitat mas que una respuesta de incremento del tamaño poblacional. El aumento en la supervivencia sin embargo, implica un mayor ajuste adaptativo, y junto con el mayor uso del espacio, que representaría una mayor disponibilidad de recursos, podría traducirse en un incremento poblacional más a largo plazo y estaría reflejado en el mayor tamaño alcanzado por los individuos de O.flavescens en el borde de extracción que en el testigo (fig 13).

En cuanto a C. laucha, se observaron diferencias significativas en los números capturados en las parcelas de remoción de A. azarae y el testigo. La mayor posibilidad de invasión de esta especie (por su presencia en el campo), podría contribuir a determinar una respuesta numérica más inmediata que en el caso de O. flavescens. Las variaciones de C. laucha son sincrónicas con la mayor diferencia en los números de A. azarae, mientras que las de O. flavescens muestran un retardo de dos meses, lo cual coincidiría con la hipótesis de una respuesta reproductiva en el segundo caso, y coincide con lo observado por Munger y Brown (1981) y Dickman (1986) en otras especies.

Si bien algunas de las diferencias observadas entre los bordes de extracción y testigo no son significativas, en general son consistentes con la hipótesis de que la remoción de A. azarae produjo una respuesta de C. laucha y O. flavescens, en el sentido de producir un incremento en el ajuste adaptativo (ya sea a través de una mayor supervivencia o reproducción).

9) Efecto de la extracción de C. laucha. El bajo número de capturas de C. laucha en el borde donde fue extraído no permite establecer conclusiones con gran validez. Sin embargo, la diferencia en las capturas entre este borde y el testigo son significativamente distintas, mientras que los números iniciales no lo eran .No se observaron diferencias en los números de las otras especies (tablas 37 y 38), de manera que el efecto de la extracción de C. laucha sería más importante para si misma que para las otras especies. Una vez extraídos los primeros ejemplares, no se volvieron a registrar capturas de C. laucha en el borde. Esto no puede ser atribuido a la baja densidad en el campo vecino, ya que ésta no difiere significativamente de la

observada en el campo vecino del testigo (tablas 37 y 38).

Esta situación parecería indicar la importancia de la existencia de cierto número de individuos en el borde para la persistencia de la especie en este. De acuerdo con los resultados discutidos en la primer parte, los juveniles de C. laucha son más afectados que los adultos por la competencia interespecífica, y probablemente, de acuerdo con Grant (1970), también lo sean los adultos no residentes. Al extraer los individuos que ocupaban un lugar en un momento de alta densidad, donde los Calomys del borde están rodeados por ejemplares de A. azarae, este es probablemente ocupado por individuos de esta última especie.

El momento más probable de establecimiento de Calomys en los bordes sería la primavera, cuando la baja densidad general permite la ganancia de espacios (aún cuando tal vez el momento en que hay mayor cantidad de movimiento borde-campo sea el otoño, debido a la alta densidad en el campo). Estos espacios no serían ganados en forma individual, sino que se traducirían en la formación de pequeños grupos de C. laucha, que permanecerían enclavados a individuos de A. azarae, a medida que aumenta la densidad de esta especie (Kravetz, com. pers). La presencia de algunos individuos en el borde favorecería el ingreso de otros.

Existen distintas evidencias acerca de la existencia de este tipo de grupos en C. laucha: por un lado, García et al. (1986) postulan, de acuerdo al polimorfismo enzimático y la deficiencia de heterocigotas en poblaciones de C. laucha, la existencia de poblaciones no panmícticas, existiendo una diferenciación espacial que se interpreta como debida a la existencia de demes, relativamente aislados entre si. Estos corresponderían a nuestros grupos aislados en un medio adverso, separados del resto de la población del campo, donde a su vez también podrían formarse demes . Por otra parte, Kravetz y de Villafañe (1981) observaron la presencia de zonas de captura de C. laucha en un pastizal donde la mayor parte de las capturas eran ejemplares de A. azarae , estas zonas con capturas de C. laucha se mantuvieron durante un período de muestreo de 45 días, estando ubicado en el centro del área, rodeado por zonas donde se capturaban A. azarae. La formación de grupos, o enclaves, con una cierta organización social, permitiría una mejor defensa del espacio frente a la competencia interespecífica que una distribución con organismos aislados y coincide asimismo con la disposición espacial agrupada observada en Calomys laucha,de acuerdo a su distribución de capturas (Percich et al,1981).

La dinámica de formación de estos enclaves sería: establecimiento en primavera, mantenimiento durante el verano, otoño e invierno, desaparición por muerte de sus integrantes, o permanencia de algunos juveniles, con refuerzos debido al ingreso de individuos provenientes del campo. La remoción de los individuos pertenecientes a estos enclaves en un momento del año de alta densidad , en el que ya estarían establecidas las áreas de acción, como en el caso de esta experiencia en la que la remoción se efectuó en marzo y abril, haría difícil el reingreso de los C. laucha al borde. La reaparición de una captura luego del momento de descenso de la densidad, (después de la primavera), constituiría un refuerzo a la hipótesis de que es en ese momento cuando se puede efectivizar una ocupación del borde.

10) Un juicio crítico acerca de la experiencia realizada. A fin de evaluar el efecto de la remoción de especies podían realizarse básicamente dos tipos de experiencia: en parcelas clausuradas y sin clausuras. En el primer caso cabían asimismo dos posibilidades, aislar una porción del borde de las otras partes del mismo, o efectuar un cierre total, aislando también del campo vecino.

El uso de clausuras totales hubiera conducido a la no detección de respuestas por migración, lo cual representa una ventaja desde el punto de vista de la efectividad de la remoción, en cuanto a impedir la reinvasión. Sin embargo no se hubieran detectado los movimientos de C.laucha y O.flavescens debidos a la disminución de A.azarae. Asimismo las condiciones de semicautividad pueden generar cambios en las poblaciones asociados al aumento de la densidad y a la imposibilidad de dispersión. Calhoun (1961) destaca el efecto de la densidad sobre la organización social, observando que a densidades muy altas se produce una desestructuración de las poblaciones que termina provocando un descenso brusco de los números por fallas reproductivas. Por otra parte, distintos autores han destacado el papel de la dispersión en la regulación de las poblaciones (Lidicker, 1962; Krebs, 1978a y b; Lomnicki, 1978) de manera que en condiciones de clausura se generarían condiciones artificiales que limitarían la extrapolación de los resultados a los sistemas naturales. Una alternativa utilizada por diversos autores fue el uso de clausuras de gran tamaño y semipermeables, es decir que permiten el paso de ciertas esspecies pero no de otras (Grant, 1970) .

Las características de las especies estudiadas (de tamaño similar entre ellas) así como las condiciones del estudio que fue efectuado en parcelas cedidas por productores privados, y con pocos medios económicos, motivó la no realización de este tipo de diseños, así como tampoco clausurar ciertas partes del borde, se hubiera impedido la reinvasión de A. azarae, pero hubiera limitado asimismo el ingreso de ejemplares de O. flavescens. Sin embargo, al margen de los problemas mencionados, la decisión de no utilizar clausuras se basó en que dicho procedimiento implicaba dividir el sistema borde-campo, existiendo evidencias suficientes de que dicho sistema funciona como un todo. La condición de semicautividad, al imposibilitar la migración, generaría condiciones de apiñamiento y cambiaría las bases ambientales de la organización social de las especies. Esto implicaba una limitación para el cumplimiento de uno de los objetivos de este trabajo: el detectar cambios en la distribución y en la amplitud del nicho de alguna de las especies como consecuencia de la extracción de alguna otra.

Otro problema metodológico fue el concerniente a no haber efectuado réplicas de los tratamientos, que hubieran otorgado mayor validez estadística a los resultados (Hurlbert, 1984). La existencia de una variabilidad ambiental natural, además del distinto manejo efectuado por el hombre en distintos sitios puede generar diferencias aleatorias entre distintas parcelas, que uno podría atribuir, desconociendo la varianza existente, a un efecto

de tratamiento (Hulbert,1984). Debido a las dificultades para conseguir parcelas de estudio, no se efectúaron réplicas de los tratamientos, pero se efectuó un muestreo preliminar a fin de garantizar, que, al menos al inicio de la experiencia, las condiciones eran semejantes entre las parcelas tratadas y sus respectivos testigos.

11) Se observaron coincidencias entre los dos acercamientos (observacional y experimental) en cuanto al tipo de relaciones halladas entre las especies. La escasa magnitud de las diferencias halladas en los números de individuos de O. flavescens entre las parcelas de extracción y su testigo tal vez podrían tener una explicación en la variación estacional de la densidad causada por factores climáticos. Como se discutiera en la primer parte, el descenso de la abundancia en la época invernal, contrarrestaría el efecto de la competencia, llevando el sistema periodicamente a condiciones iniciales. El período en que se efectuó la remoción de A. azarae abarcó dicho descenso de la densidad, a partir del cual no se detectan diferencias en los números de O. flavescens entre ambos bordes. Asimismo, el inicio de la experiencia cercano al fin de la estación reproductiva, puede haber impedido la observación de una mayor respuesta reproductiva.

Tabla 17: Resultados de capturas del muestreo preliminar.

LINEA	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ESPECIE											
A. azarae	-	-	5	4	1	6	5	-	1	1	-
C. laucha	_	_	1	-	-	1	1	3	4	6	7
O. flavescens	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
C. musculinus	-	-	-	1	2	-	-	-	1	2	2
M. musculus	-	-	-	-	-	-	-	2	-	3	-
Rattus sp	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Total	1	-	6	5	3	7	6	5	6	12	21
Cultivo aledaño	M	M	S	S	S	S	S	SO	SO	SO	SO

M: Maíz

S:Soja

SO:Sorgo

Tabla 18: Porcentaje de individuos de cada especie capturados en campos y bordes.

	A. azarae	O. flavescens	C. laucha	C. musculinus
BORDES	80.6	11.1	5	2.3
CAMPOS	6.4	5.1	87.8	0.6

Tabla 19 : Número de individuos originales capturados (corregido de acuerdo al número de trampas disponibles.a)Borde 3 (testigo del Borde 4) y b) Borde 4 (extracción de A. azarae).

a)

Mes	Mz	Ab	My	Jn	Jl	Ag	S	O	N	D	E	F
A.azarae	12.6	38.7	51.3	19.8	21.6	9	13.5	0.9	0,9	1.8	5.4	0
O.flaves-cens	0.9	2.7	27.9	3.6	5.4	1.8	0	0	0	0	2.7	0
C.laucha	1.8	3.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C.muscu-linus	0	7.29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

b)

Mes	Mz	Ab	My	Jn	Jl	Ag	S	O	N	D	E	F
Aazarae	9.9	22.5	45.9	21.6	14.4	5.4	13.5	9	0.9	9	0	0
O.flaves-cens	0.9	3.6	14.4	6.3	14.4	0.9	2.7	0	0	0	0	0
C.laucha	1.8	12.6	1.8	0	0.9	0.9	1.8	0.9	0	0.9	0	0
C.muscu-linus	0	9.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 20 : Comparación del número de individuos originales capturados a lo largo del año de muestreo.

	Aa	Of	Cl
B3	175.5	45	5.4
B4	152.8	43.20	21.6

Tabla 21: Capturas originales (corregido) de O.flavescens en el el borde testigo (B3) y de extracción de A. azarae (B4) en los meses de mayor abundancia.

	Junio		Julio		
	B3	3.6	5.4	9	
Num. de ind. Of					
	B4	6.3	14.4	20.7	Xcuadrado=4.61

Tabla 22 : Capturas totales para cada especie en los bordes testigo (a) y de extracción de A. azarae (b)

a) Borde 3

	Mz	Ab	My	Jn	Jl	Ag	S	O	N	D	E	F	Total
Aa	24	39	72	31	44	10	12	2	2	2	8	1	247
Of	1	1	13	3	4	1	0	0	0	0	2	0	25
Cl	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Cm	0	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6

b) Borde 4

	Mz	Ab	My	Jn	Jl	Ag	S	O	N	D	E	F	Total
Aa	12	17	48	24	15	4	10	10	1	8	0	0	149
Of	1	2	10	7	26	1	2	0	0	0	0	0	49
Cl	2	9	1	0	1	1	1	1	0	2	0	0	18
Cm	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6

Tabla 23 : Comparación del número de capturas totales de cada especie en el borde testigo (B3) y de extracción (B4)

	Aa	0f	Cl
B3	247	25	5
B4	149	49	18

Tabla 24: Valores del coeficiente de asociación de Cole para los pares A. azarae- O. flavescens (AO), A. azarae- C. laucha (AC) y C. laucha- O.flavescens (CO), en los bordes de extracción de A. azarae (B4) y en el testigo (B3).

		AO	AC	CO
B3	CMA	-0.279	-0.655*	-1
		0.164	0.107	1.534
B4	CMA	-0.504*	-0.555*	-1.647
		0.086	0.116	0.440

* indica valores estadísticamente significativos.

Tabla 25 : Porcentaje de ocupación promedio de las estaciones de trampeo (sobre el total que capturan roedores)

	Aa	Cl	Of
B3	97.42	3.5	13.52
B4	81.96	17.11	21.28

Tabla 26: Porcentaje de recapturas en los bordes de extracción de A. azarae (B4) y en el testigo (B3) a lo largo del año de muestreo.

	A. azarae	O. flavescens	C. laucha
B3	54.6	4	0.0
B4	--	32.4	11.1

Tabla 27: Tasa de desaparición mensual para A. azarae(Aa), C.laucha (Cl) y O. flavescens(Of).

		Ab	My	Jn	Jl	Ag	S	O	N	D	E	F
	Aa	1.9	0.4	1.2	1.6	2.4	0.9	2.1				
B3	Of	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Cl	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Of	0	0	0.7	1.6	-	-	-	-	-	-	-
B4	Cl	-	-	-	(-)	0	0.7	-	-	-	-	-

Tabla 28: Tasa de desaparición mensual de C. laucha: a) en el borde de extracción de A. azarae (B4) contando las permanencias en el campo vecino, b) en el campo vecino al borde de extracción (C4) y en el del vecino (C3).

a)

		Ab	My	Jn	Jl	Ag	S	O	N	D	E	F
B4 C4	Cl	0.9	2.2	0.7	0	-	-	-	-	-	-	-

b)

C3	Cl	1.2	1.8	1.6	-	-	-	-	-	-	-	-
C4	Cl	1.5	1.8	0.0	0.0	0.0	0.7	0.4	-	-	-	-

-: Tasa de desaparición absoluta (no hay recapturas)

(-): No hay dato por no haberse capturado ejemplares el mes anterior.

Tabla 29 : Tiempo medio de permanencia de las tres especies en el borde de extracción de A. azarae (B4), en el testigo (B3) y de C. laucha en los campos vecinos.

		A. azarae	O. flavescens	C. laucha
B3	$\bar{X}$	15.04	1.04	1.00
	ETM	0.28	0.082	0.00
	n	102	24	6
B4	$\bar{X}$	----	5.68	4.88
	ETM	----	3.09	3.68
	n	----	34	16
C3	$\bar{X}$	----	----	7.03
	ETM	----	----	0.39
	n	----	----	39
C4	$\bar{X}$	----	----	10.39
	ETM	----	----	0.75
	n	----	----	41

Tabla 30: Estructura poblacional de acuerdo a longitud total en el borde de extracción (B4), en el testigo (B3) y en el campo vecino al B4 (C4).a)C.laucha b) O. flavescens c) A. azarae.

a)

	I	II+III	IV	total
B4	0	10	1	11
B3	0	3	0	3
C4	3	19	7	29

b)

	I	II+III	IV+V	total
B4	2	14	16	15
B3	3	6	6	32

c)

	I	II+III	IV+V	total
B3	4	58	50	112
B4	13	72	49	134

Tabla 31: Estructura de edades en base a peso en el borde de extracción de A. azarae (B4) y el testigo (B3).a) C. laucha. b) O. flavescens c) A. azarae

a)

	I	II	III	IV
B4	1	6	3	2
B3	1	4	1	0

b)

	I	II	III	IV
B4	1	29	3	0
B3	1	15	1	--

c)

	I	II	III	IV
B4	1	97	38	3
B3	0	97	32	5

Tabla 32: Proporción de sexos en el borde de extracción de A. azarae (B4), el campo vecino (C4) y en el testigo (B3).H:hembras,M:machos.a) C.laucha,b) O.flavescens c) A.azarae.

a)

	H	M	total
B4	3	8	11
B3	1	5	6
C4	13	16	29

b)

	H	M	total
B3	7	8	15
B4	16	16	32

Ji-Cuadrado=2.15

c)

	H	M	total
B3	73	42	115
B4	74	60	134

Ji-cuadrado=0.02

Tabla 33: Longitud total media (a), peso medio (b) y condición física media en el borde de extracción de A. azarae (B4), su campo (C4) y el borde testigo (B3) para C. laucha.

a)

	Ab	My	Jn	Jl	Ag	S	O	N	D	E	F	T
B3	116 (3)											116 (3)
B4	120 (5)	139 (1)		123 (1)	113 (1)	128 (1)	127 (1)		150 (1)			126 (11)
C4	122 (7)		122 (1)	124 (2)	126 (3)	127 (5)	133 (4)	122 (2)		124 (3)	132 (2)	126 (29)

b)

	Mz	Ab	My	Jn	Jl	Ag	S	O	N	D	E	F
B3		10.3										
B4	21.2	11.4	10.5		14.5	10.7	19.3	14.1		15.8		
C4	13.6	4.3		12.3	12	16.43	18	21.11	16.8		14.3	16.9

c)

	Mz	Ab	My	Jn	Jl	Ag	S	O	N	D	E	F
B3		0.089										
C4		0.115		0.101	0.097	0.127	0.14	0.16	0.13		0.117	0.125
B4		0.09	0.076		0.118	0.094	0.151	0.111		0.105		

Tabla 34 : Características reproductivas en el borde de extracción de A. azarae (B4) y el testigo (B3). a) C. laucha.b) O. flavescens. c) A. azarae
ME: machos escrotales. MA: machos abdominales. HC: hembras de vagina cerrada.HA: hembras de vagina abierta. P:preñadas. mad: maduros sexualmente.inm: inmaduros sexualmente.

a)

	ME	MA	HC	HA	P	tot.mad	inm.
B4	6	4	2		1	7	6
B3	1	4	1	-		1	5

b)

	MA	ME	HA	HC	P	tot.mad.	tot.inm.
B4	8	0	1	9	3	4	17
B3	11	1	1	10	0	2	21

c)

	MA	ME	HC	HA	P	L	tot.act.	tot.inac.
B3	53	5	49	23	2	1	31	102
B4	55	8	47	25	11	2	46	102

Tabla 35: Longitud total media (a), peso medio (b) y condición física media (c) de A. azarae en los bordes de extracción (B4) y testigo (B3).

a)

	Ab	My	Jn	Jl	Ag	Sp	Oc	No	Di
B4	156	153	160	152.4	156.6	167.2	167.3	184	166
B3	155	159	157	160	155	158	172	150	172

b)

	Mz	Ab	My	Jn	Jl	Ag	S	O	N	D	E	F
B4	21.5	18.1	18.5	19.8	18.0	14.7	23.1	30.7	36.5	21.9		
B3	17.8	19.9	18.9	19.6	16.8	19.9	32.5	14.9	16.8	18.1		

c)

	Mz	Ab	My	Jn	Jl	Ag	S	O	N	D	E	F
B4		0.12	0.12	0.12	0.12	0.09	0.18	0.20	0.13			
B3		0.11	0.12	0.12	0.12	0.11	0.13	0.18	0.10	0.15	0.12	

Tabla 36: Porcentaje de invasores de A. azarae (a) y O. flavescens (b), según el criterio de Danielson et al, en el borde extracción de A. azarae (B4) y en el testigo (B3).

a)

	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F
B3	48	44	19	46	38	0	0	0	100	67	-
B4	65	58	79	64	0	90	89	100	75	-	-

b)

B3	0	67	-	25	0	-	-	-	-	50	-
B4	100	50	38	35	0	-	100	-	-	-	-

Tabla 37: Número de individuos originales de cada especie capturados en el borde de extracción de C.laucha (B1), su testigo (B2) y campos vecinos (C1 y C2, respectivamente).

	Cl	Aa	Of	Cm
B1	6	114	7	3
B2	12	115	11	2
C1	27	1	0	0
C2	27	3	0	1

Tabla 38: Capturas totales de cada especie en el borde de extracción de C. laucha (B1), su testigo (B2) y campos vecinos (C1 y C2, respectivamente).

	Cl	Aa	Of	Cm
B1	6	275	8	2
B2	18	265	11	3
C1	36	1	0	0
C2	42	2	0	1

Fig. 7 - Esquema de la ubicación de las líneas de trampeo en la experiencia de remoción. B_1: borde de extracción de C. laucha, B_2: testigo de B_1, B_3: testigo de B_4 y B_4: borde de extracción de A. azarae. Paralelas a cada una de las líneas de borde descriptas se ubicaron las líneas de campo.

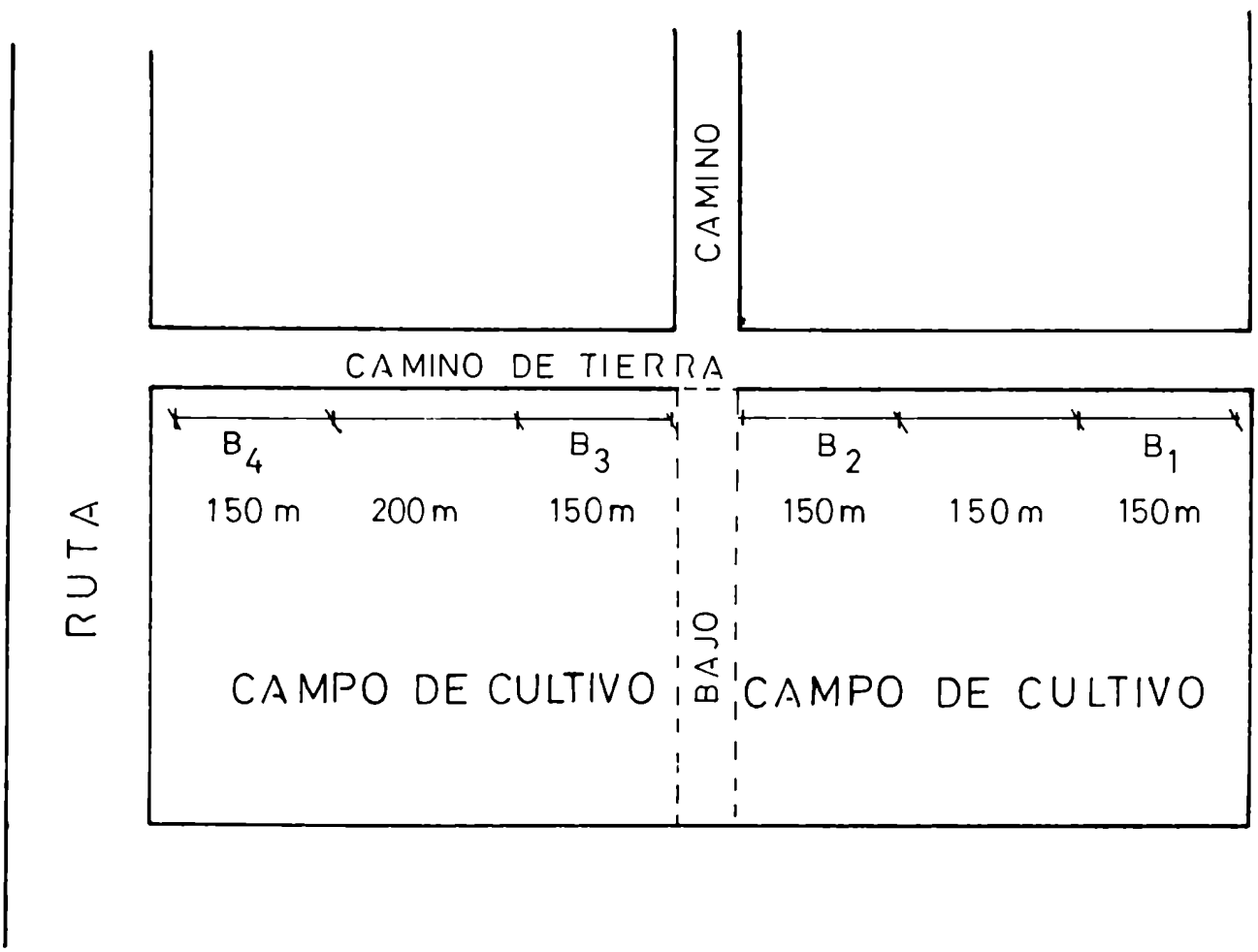


Fig. 8 - Capturas totales por especie en bordes. a) Borde de extracción de C.laucha (B_1), b) Borde testigo de B_1 (B_2), c) Borde de extracción de A.azarae (B_4) y c) Borde testigo del B_4 (B_3). Las flechas en a y b señalan pisoteo de ganado y en c y d una quema.

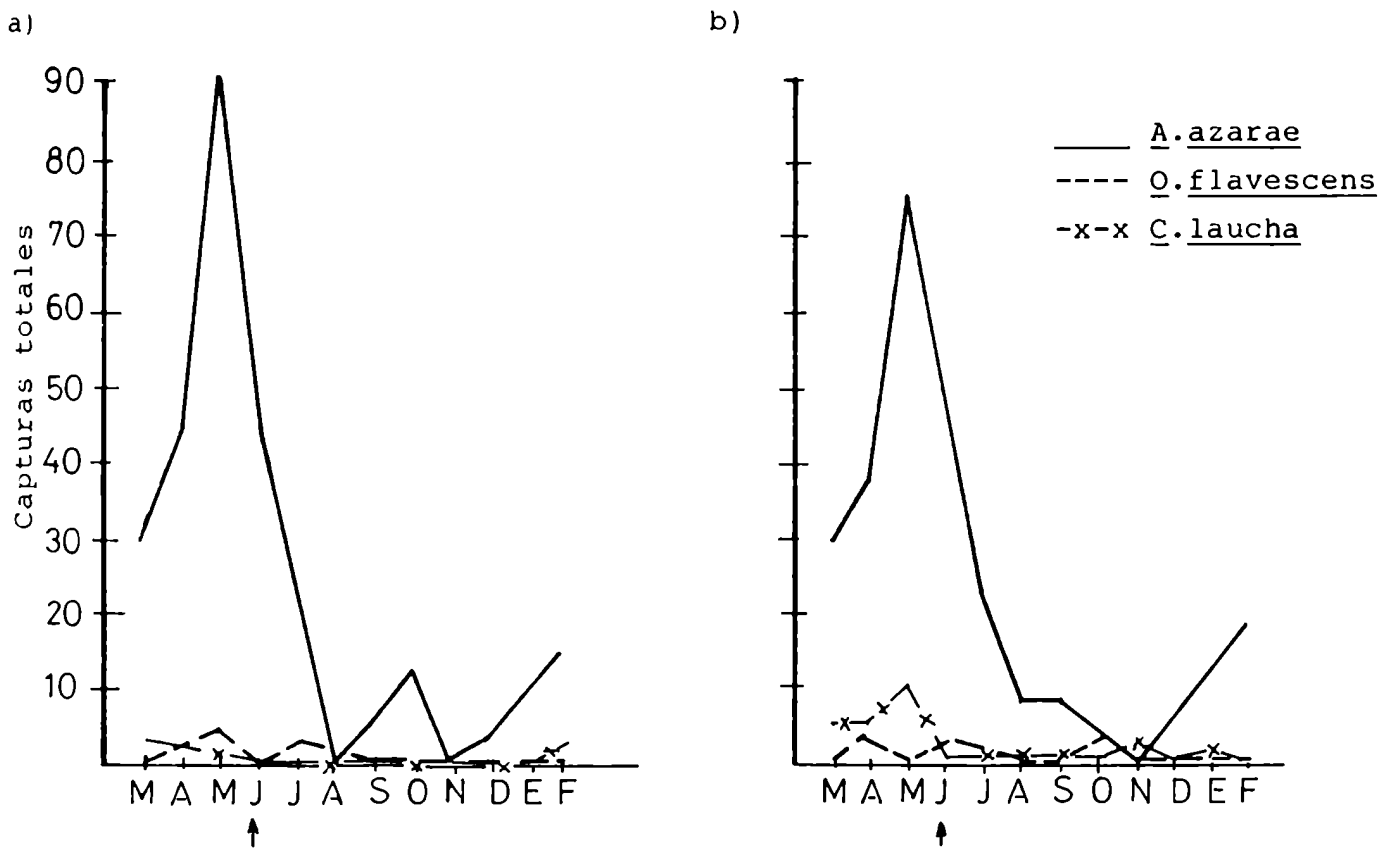
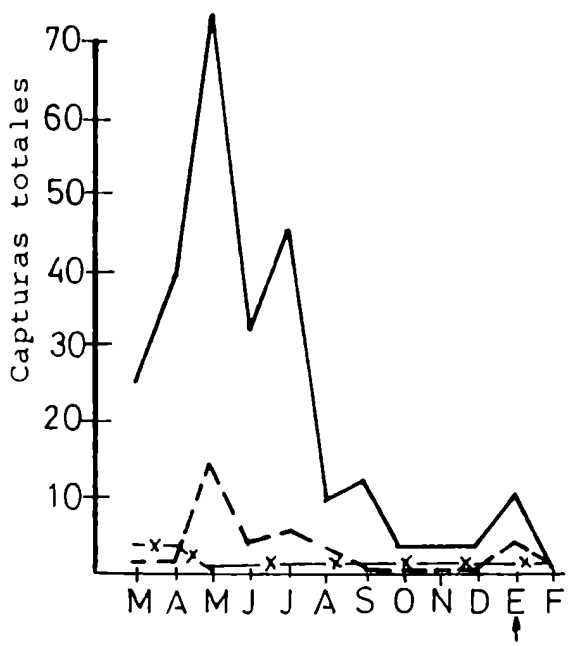


Fig 8: continuación.

c)



d)

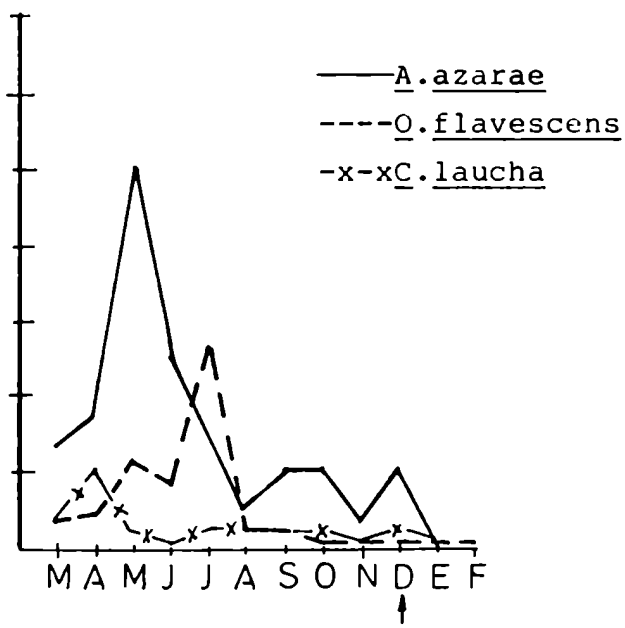


Fig. 9 - Capturas totales por especie en campos. a) Campo de B_1 b) Campo de B_2, c) Campo de B_3 y d) Campo de B_4. 1: Cultivo de soja, 2: Rastrojo de soja con pastoreo, 3: Cultivo de maíz, 4: Rastrojo de maíz, 5: Campo arado y 6: Cultivo de trigo.

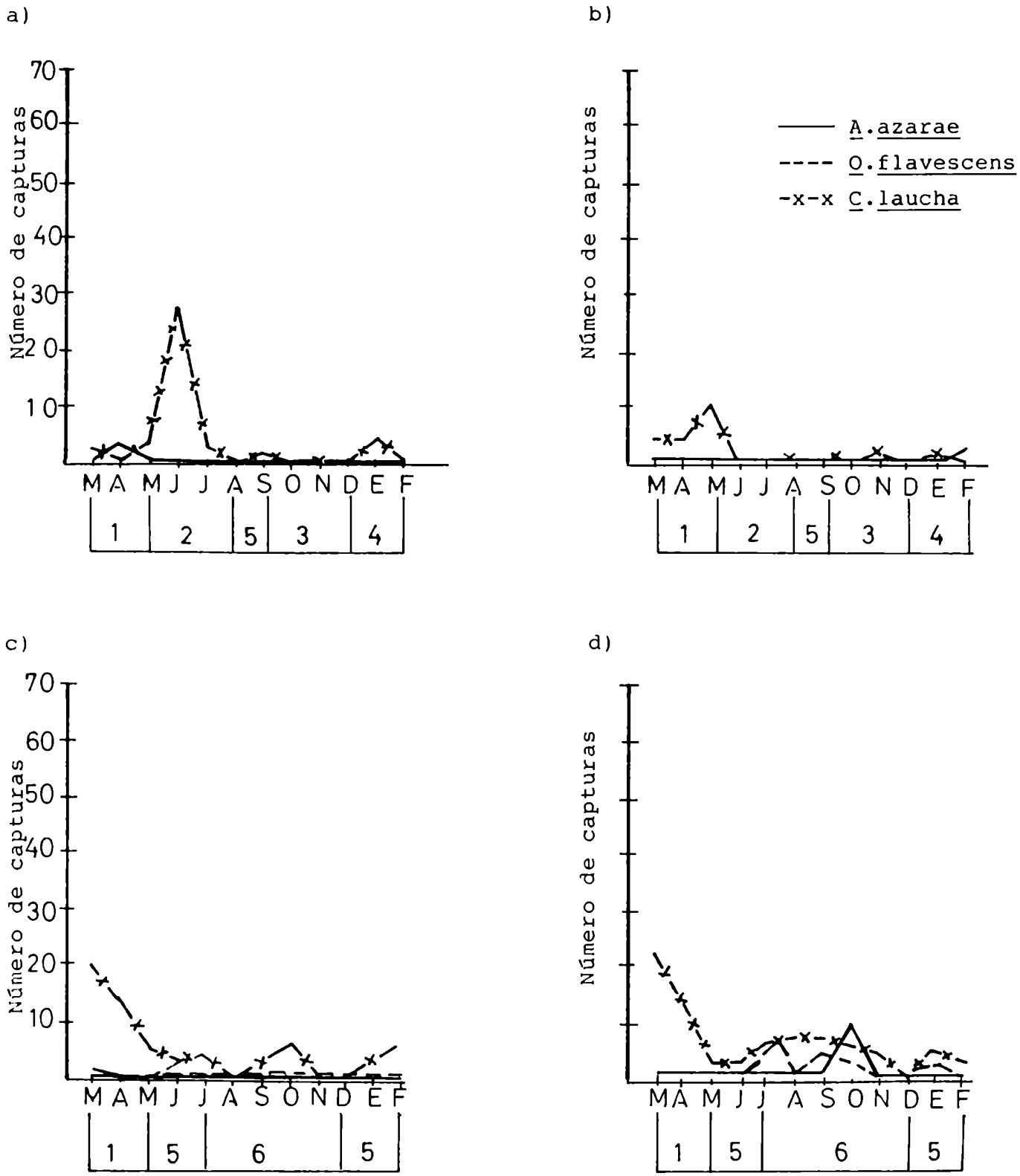


Fig. 10 - Variación estacional de los Indices de Densidad Relativa (IDR) en el borde de extracción de A.azarae (a) y su testigo (b).

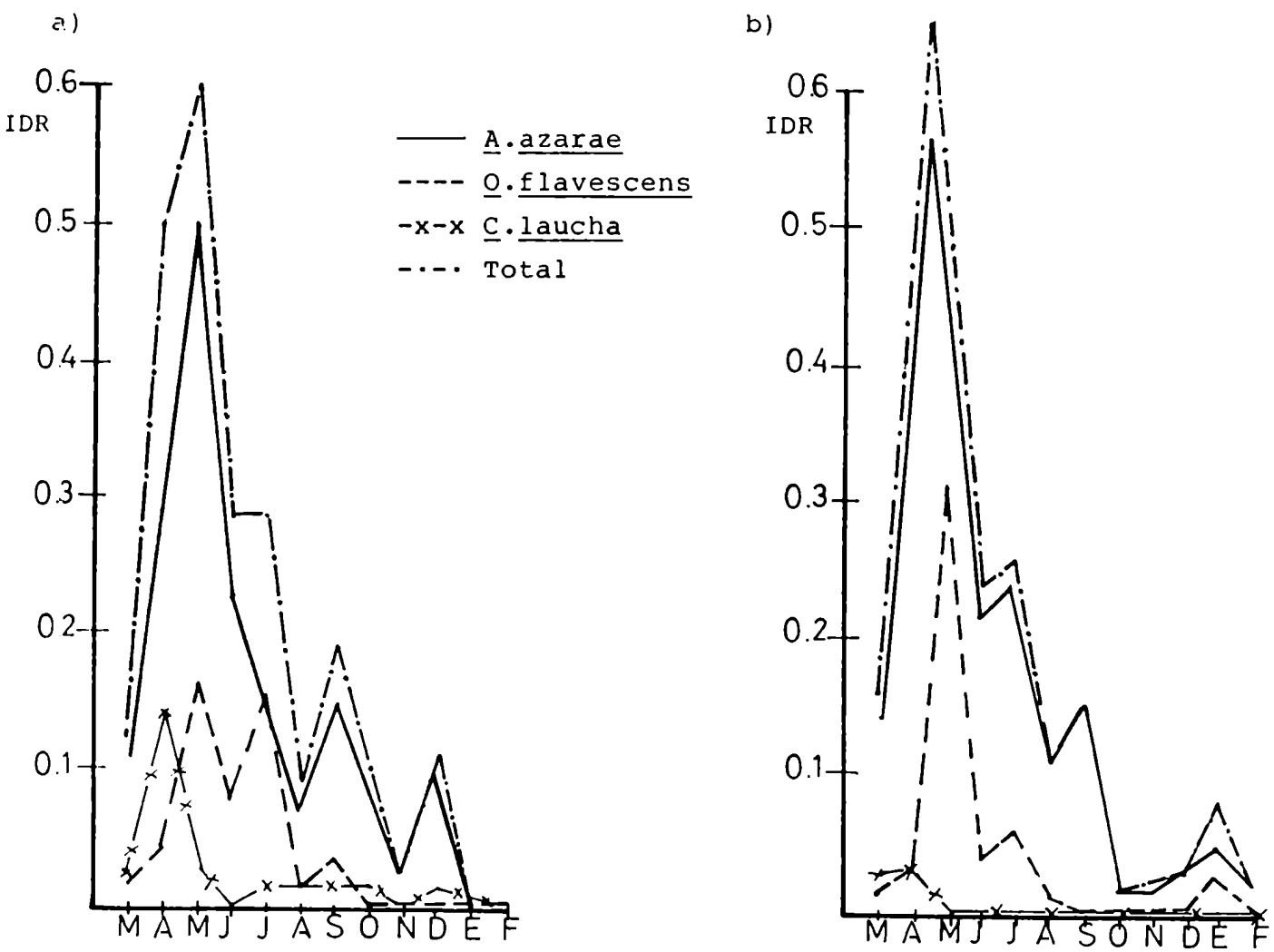


Fig. 11- Porcentaje de ocuparción de las estaciones de trampeo por las distintas especies

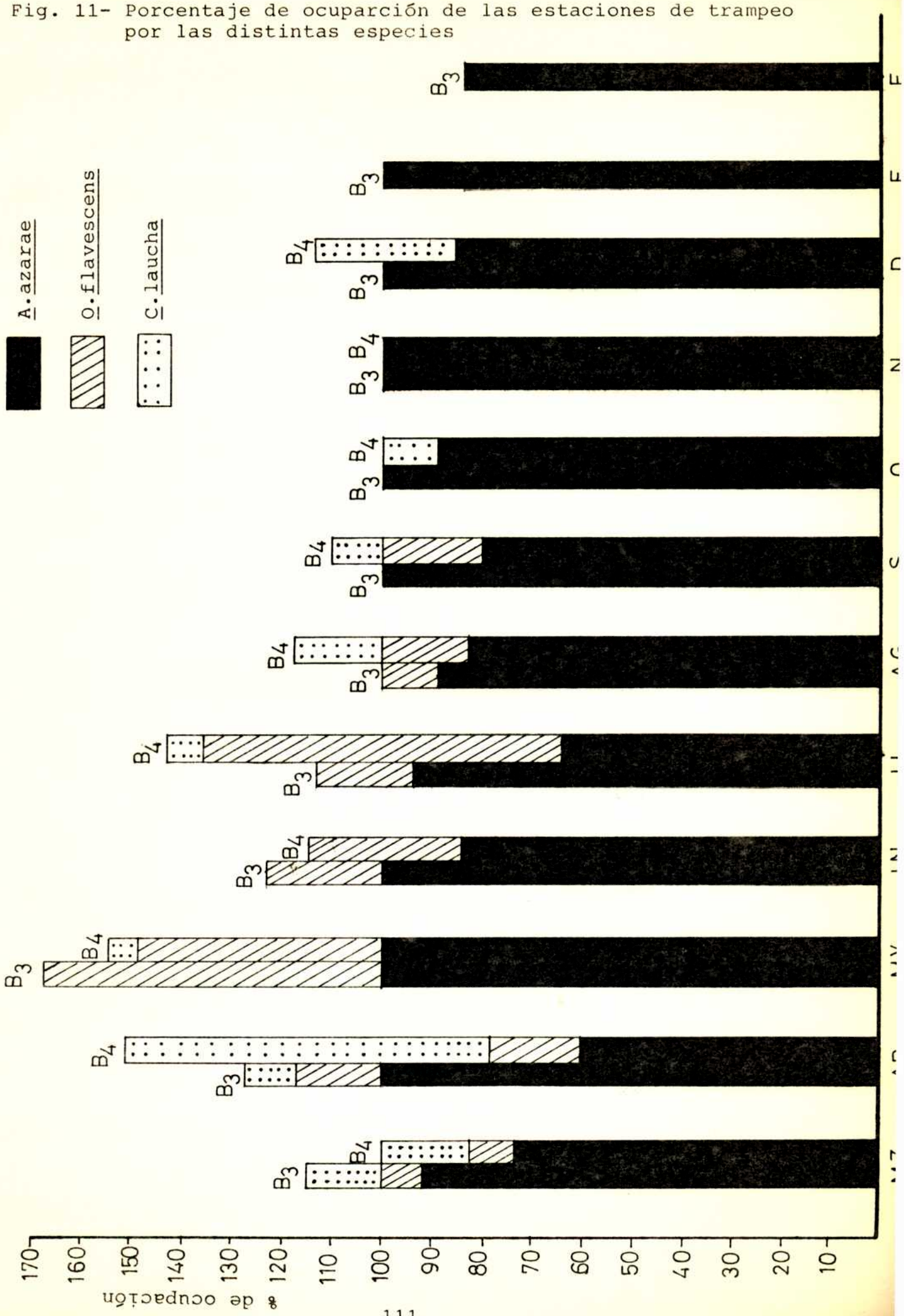
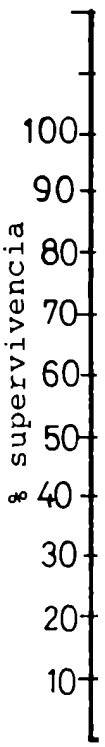


Fig. 12 - Porce
des t
bos c

a)



b)

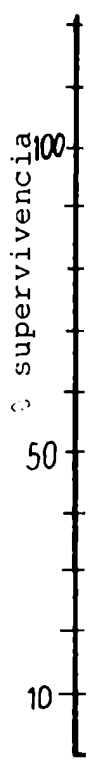


Fig 12: continuación.

c)

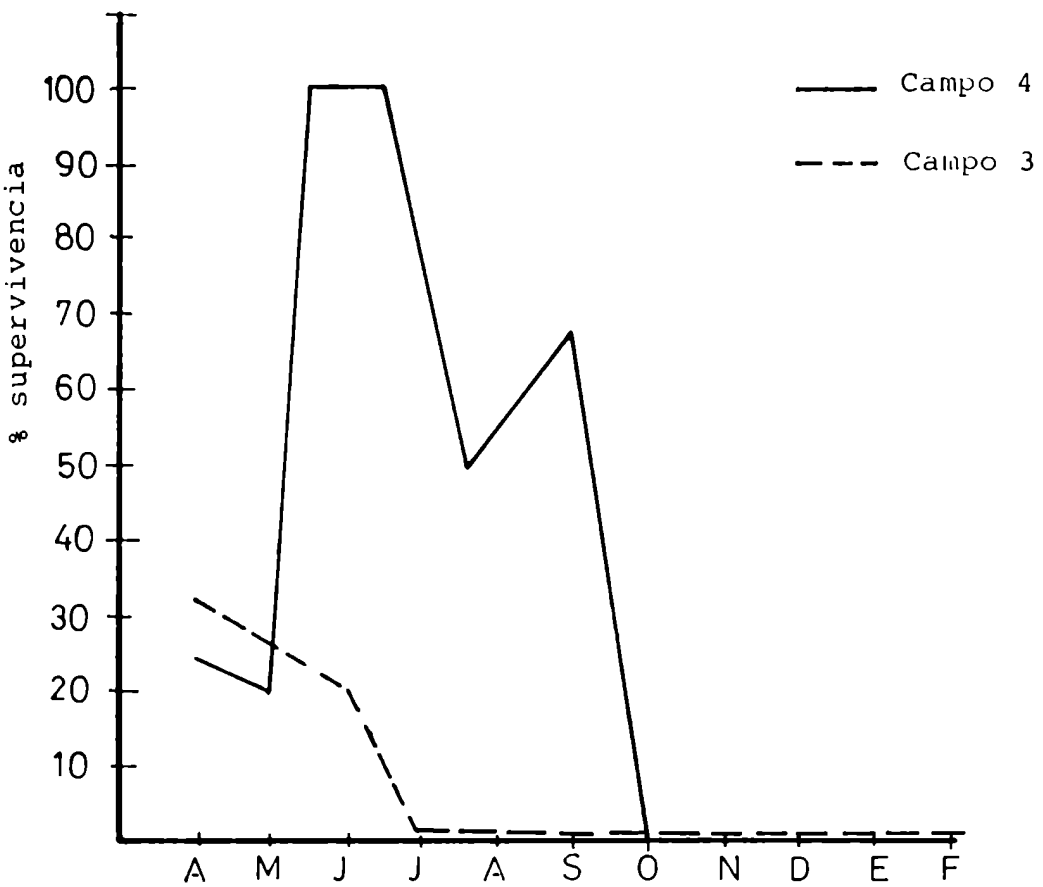


Fig. 13 - Variación mensual del peso (a), condición física media (b) y longitud total (c) de O.flavescens en el borde de extracción de A.azarae y su testigo.

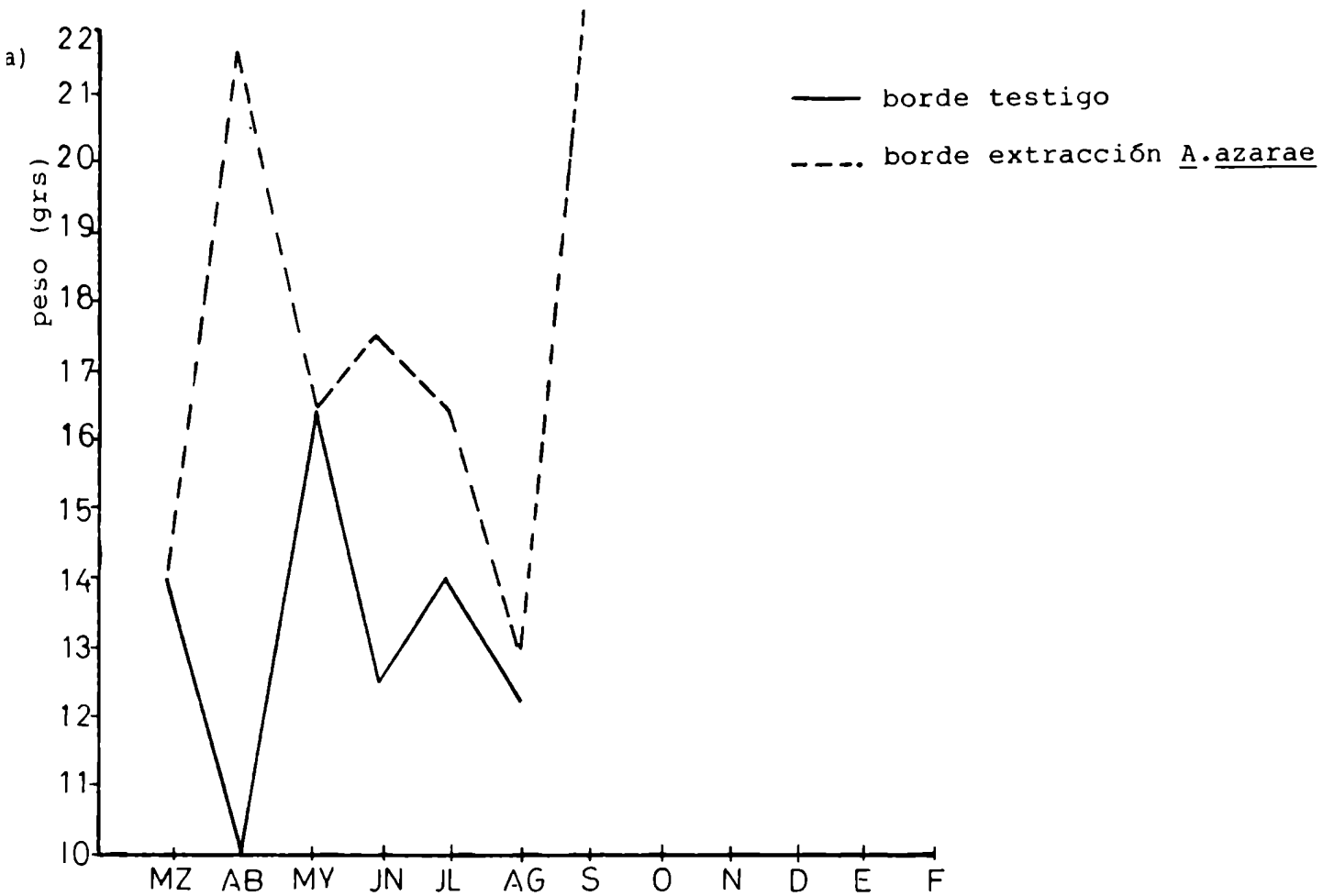
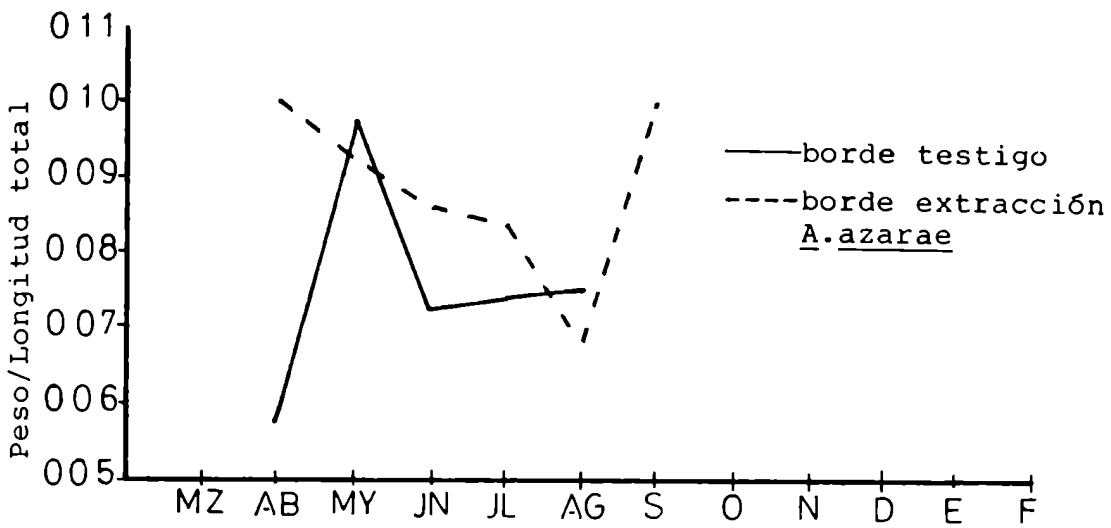


Fig 13: continuación.

b)



c)

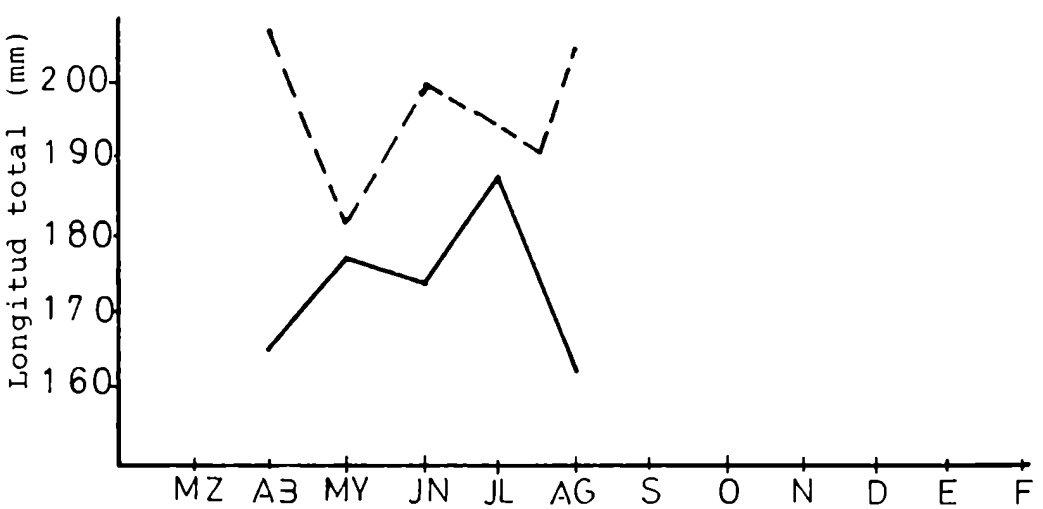
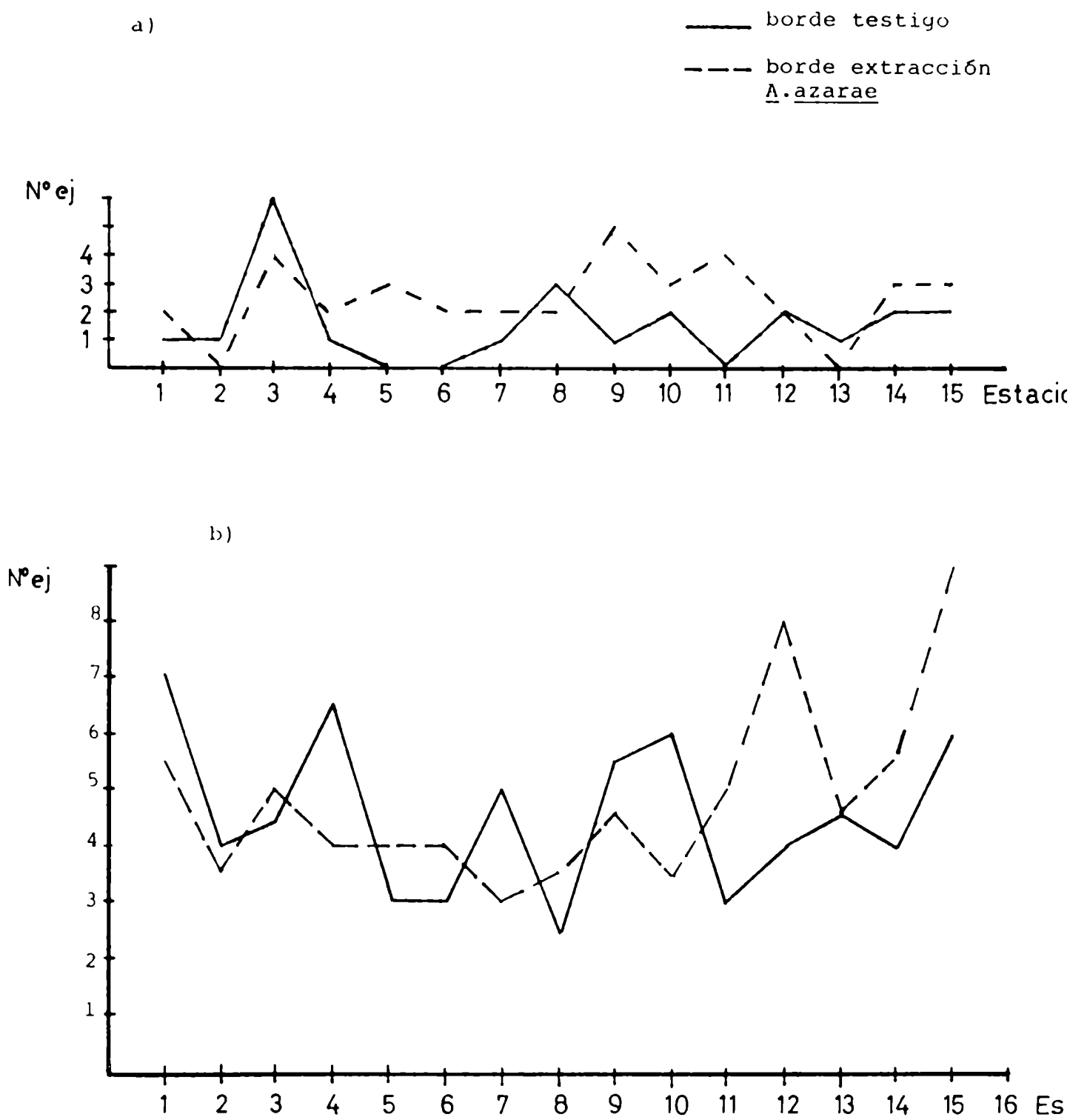


Fig. 14 - Distribución de capturas de O.flavescens (a) y A.azarae (b) en las estaciones de trampeo en el borde de extracción de A.azarae y su testigo.



CONCLUSIONES

De acuerdo a la serie de evidencias presentadas podemos concluir que :

1) Existe una disposición diferencial de las especies estudiadas en los dos tipos de ambiente estudiados: A.azarae y O.flavescens son más frecuentes en bordes y C.laucha en los campos.

2) Las relaciones espaciales y numéricas inversas encontradas pueden ser atribuidas, de acuerdo a la experiencia realizada, al efecto de las interacciones negativas entre las especies, especialmente entre A.azarae y las restantes especies, ya que se detecto cambios en la abundancia y disposición de C, laucha y O. flavescens frente a la extracción de A. azarae.

3) Las relaciones de competencia son asimétricas, A. azarae es la especie dominante, afectando la distribución y abundancia de C.laucha y O.flavescens, pero no sería influído por los números de éstas.

4) Es mayor la importancia de las relaciones negativas entre las especies en una escala espacial pequeña, lo cual implicaría la existencia de interacciones a nivel individual, y reflejaría una competencia de tipo interferencia, por el espacio.

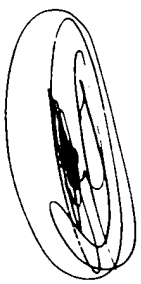
5) Existen variaciones temporales en los coeficientes de competencia, así como cambios de acuerdo a la abundancia en las distintas poblaciones.

6) La persistencia de las distintas especies en los bordes se debería a la existencia de una variabilidad ambiental y al aporte de dispersantes del campo, ya que de acuerdo a las relaciones de competencia halladas, una situación de aislamiento y no perturbación conduciría a la desaparición de las poblaciones de C.laucha y O.flavescens de éstos.

7) En el caso de O.flavescens la disminución de la presión de competencia produce principalmente un cambio en la amplitud del nicho habitat, con un incremento en el uso del espacio, así como un aumento de la supervivencia y reproducción. En C.laucha se da una respuesta numérica más importante, probablemente debido al aporte del campo, y también se verifican cambios en el nicho-habitat (mayor uso del borde), y un aumento de la supervivencia y la reproducción.

8) Distintos sectores poblacionales juegan diferentes papeles en cuanto a la competencia interespecífica. Los juveniles de C.laucha son más afectados que los adultos, mientras que las hembras de A.azarae (dominantes intraespecíficamente) son las que ejercen mayor efecto.

9) Las relaciones de competencia existentes en los bordes afectan asimismo a las poblaciones de C. laucha del campo, ya que aumenta la supervivencia en éstos cuando disminuye la presión de competencia en los bordes. De manera que el sistema campo borde aparece como un sistema integrado, en el cual ambas partes son interdependientes.



BIBLIOGRAFIA

Abbott, I., L.K. Abbott y P.R. Grant. 1977. Comparative ecology of Galápagos ground finches (Geospiza Gould): Evaluation of the importance of floristic diversity and interspecific competition. Ecol. Monogr., 47:151-184.

Abramsky, A., M.I. Dyer y P.D. Harrison. 1979. Competition amoung small mammals in experimentally perturbed areas of the shortgrass prairie. Ecology 60:530-536.

Abramsky, A. y C. Sellah. 1982. Competition and the role of habitat selection in Gerbillus allenbyi and Meriones tristrani: a removal experiment. Ecology 63:1242-1247.

Andrewartha, H.G. 1961. Introduction to the Study of Animal Population. University of Chicago Press, Chicago.

Armstrong, R.A. y R. Mc Gehee. 1980. Competitive exclusion. Am. Nat. 115:151-170.

Ayala, F.J. 1969. Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion. Nature 224:1076-1079.

---------- 1970. Invalidation of principle of competitive exclusion defended. Nature 227:89-90.

Barry, R.E.; M.A. Botje and L.B. Grantham. 1984. Vertical stratification of Peromyscus leucopus and P. maniculatus in Southwestern Virginia. J. Mamm. 65 (1): 145-148.

Bonaventura, S.M. y F.O. Kravetz. 1984. Relación roedor-vegetación: estudio preliminar. Rev. Mus. Arg. Cs. Nat. "Bernardino Rivadavia" (Zool.) XIII:445-451.

Bonaventura, S.M. y R.J.C. León. Heterogeneidad de la Vegetación de los Bordes de caminos poco perturbados dela Pampa Ondulada. (en Prensa).

Brown, J.H. 1970. Mechanisms of competitive exclusion between two species of chipmunks. Ecology 52 (2):305-311.

---------- 1978. Competition for resources. Effects of mammalian competitors on the ecology and evolution of communities. Pymatuning Laboratory of Ecology. Spatial Publication N 6, Small Mammals Populations.

----------, D.W. Davidson, and O.J. Reichman. 1979. An experimental study of competition between seed eating desert rodents and ants. Am. Zool. 19:1129-43.

---------- y J.C. Munger. 1985. Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. Ecology 66:1545-1563.

Busch, M.; F.O. Kravetz; R.E. Percich y G.A. Zuleta. 1984. Propuestas para un control ecológico de la FHA a traves del manejo del habitat. Medicina 44:34-40.

Calhoun, J.B. 1964. The social use of the space. En Physlogical Mammalogy. Eds. W. Mayer y R. Van Gelder. Vol.1. Academic Press, New York.

Cameron, G.N. 1977. Experimental species removal: demographic responses by Sigmodon hispidus and Reithrodontomys fulvescens. J. Mamm. 58:488-506.

---------- y W.E. Kincaid.1982. Species removal effects on movements of Sigmodon hispidus and Reithrodontomys fulvescens. Am. Midl. Nat. 108:60-67.

Carta de Suelos de la Republica Argentina. 1972. INTA. Bs As.

Colwell, R.K. y D.W. Winkler. 1984. A null model for null models in biogeography. En Ecological Communities. Eds. D.R.Strong, D.Simberloff, L.G.Abele y A.B.Thistle. pp 344-359. Princeton University Press.

Conley,W. 1976. Competition between Microtus: a behavioral hypothesis. Ecology 57:224-237.

Connell, J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle Chtalamus stellatus. Ecology 42:710-22.

---------- 1975. Producing structure in natural communities. In Ecology and Evolution of Communities. M.L. Cody and J.M. Diamond, pp 460-90. Harvard University Press.

---------- 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. Am. Nat. 122:661-696.

Contreras, J.R. 1972. Ecología del ratón de campo Akodon azarae en la región semiárida del sudoeste bonaerense (Laguna Chasicó, Partido de Villarino). Deserta 4:15-24.

Crespo, J.A. 1944. Relaciones entre estados climáticos y la ecología de algunos roedores de campo (Cricetidae). Rev. Arg. de Zoogeografía IV (3):137-144.

Crespo,J.A. 1966. Ecología de una comunidad de roedores silvestres en el Partido de Rojas,Pcia de Buenos Aires. Rev. Museo Arg. de Ciencias Naturales. 1 (3):79-134.

Crespo, J.A.; M.S. Sabattini, M.J. Piantanida y G. de Villafane.1970. Estudio ecológico sobre roedores silvestres. Observaciones sobre densidad, reproducción y estructura de la comunidad de roedores silvestres en el Sur de la Pcia de Cordoba. Min. Bienestar Social. Soc. Est. de Salud Publ.pp 1-45.

Crombie, A.C. 1946. Further experiments on insect competition. Proc. R. Soc. (B) 133:76-109.

Chappell, M.A. 1978. Behavioral factors in the altituddinal zonation of chipmunks (Eutamias). Ecology 59:565-579.

Chelkowska, H. and J. Goszinski. 1984. Numbers: Methods of Assessment. In: Ecology of he Bank Vole . Acta Theriol 95-101.

----------; W. Walkowa and K. Adamczyk. 1985. Spatial relationships in sympatric populations of the rodents: Clethrionomys glareolus, Microtus agrestis and Apodemus agrarius. Acta Theriol. 39 (2):51-78.

Chesson, P.L. 1986. Environmental variation and the coexistence of species. En Community Ecology. Eds. J.Diamond y T.J.Case. pp 240-256. Harper y Row, New York.

---------- y R.R. Warner. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. Am. Nat. 117:923-943.

Chitty, D. 1967. The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations. Proc. Ecol. Soc. Aust. 2:51-78.

Dalby, D.E. 1975. Biology of pampa rodents. Balcarce área Argentina. Publ. Museum Michigan State Univ. Biol. Series 5 (3):153-271.

Dale, G. 1978. Money in the bank: a model for coral reef fish coexistence. Environ. Biol. Fishes. 3:103-108.

Danielson, B.J.;M.L. Johnson y M.S. Gaines.1986. An analysis of a method for comparing resident and colonists in natural populations of Microtus ochrogaster.J.Mamm. 67:733-735.

Darwin, C.1869. On the Origin of species by means of natural selection;or, the preservation of favoured races in the struggle for life. Fifth edition. With addditions and corrections. Murray, London.

De Long, K.T. 1966. Population Ecology of feral house mice: interference by Microtus. Ecology 47:481-484.

de Villafañe, G.N. 1970. Ecología de roedores silvestres (Cricetidae) en el Sur de la Pcia de Córdoba, completada

con observaciones sobre reproducción y desarrollo obtenidas por cría experimental. Tesis Doctoral. 1970. Univ. Nac. de Córdoba.

----------; F.O. Kravetz; O. Donadío; R.E. Percich; L. Knecher y M.P. Torres. 1977. Dinámica de las comunidades de roedores en agroecosistemas pampásicos. Medicina 37:128-138.

Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. In Ecology and Evolution of Communities. Martin L. Cody and Jared M. Diamond, eds. Harvard Univ. Press. pp 342-444.

Dickman, C.R. 1986. An experimental study of competition between two species of dasyurid masupials. Ecol. Monog. 56 (3):221-241.

Documenta Geigy. 1965. Tablas Científicas. Publicadas por J.R. Geigy S.A. Basilea. Suiza. 6a Edición.

Frenguelli, J. 1925. Loess y limos pampeanos. Anales de la Sociedad Argentina de Estudios Geográficos (GAEA), vol 1, Bs As.

Gaines, M.S.; C.L. Baker y A.M. Vivas. 1979. Demographic attributes of dispersing southern bog lemmings. (Synaptomys cooperi). Oecologia 40:91-101.

Garcia, B.A.; C.N. Gardenal y M.S. Sabattini.1986. Polimorfismo enzimático y deficiencia de heterocigotas en poblaciones de C. laucha. II Reunión Argentina de Mastozoología. Bs As.

Gause, G.F. 1934. The struggle for existence. Hafner, New York.

Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. Torrey Bot. Club, Bull. 53:7-26.

Gliwicz, J. 1981. Competitive interactions within a forest rodent community in Central Poland. Oikos 37:353-362.

Goh, B.S. 1980. Management and the analysis of biological populations. Elsevier. New York.

Grant, P.R. 1969. Experimental studies of competitive interactions in a two-species system. I. Microtus and Clethrionomys species in enclosures. Can. J. Zool. 47: 1059-1082.

---------- 1970. Experimental studies of competitive interaction in a two-species systems. II. The behaviour of Microtus, Peromyscus y Clethrionomys species. An. Behav. 18:411-426.

---------- 1971. Experimental studies of competitive interaction in a two-species systems. III. Microtus and

Peromyscus species in enclosures. J. An. Ecol. 40:323-350.

---------- 1972. Interspecific competition among rodents. Annu. Revu. Ecol. Syst. 3:79-106.

---------- y I. Abbott. 1980. Interspecific competition, island biogeography and null hypotheses. Evolution 34:332-341.

Grinnell, J. 1904. The origin and distribution of the chestnut-backed cickadee. Auk 21:364-382.

---------- 1917. The niche-relationships of the California thrasher. Auk 34:427-433.

Hallett, J.G. and S.L. Pimm.1979. Direct estimation of competition. Am.Nat. 113 (4):593-600.

Heller, H.C. 1971. Altitudinal zonation of chipmunks (Eutamias): Interspecific aggression. Ecology 52 (2): 312-319.

Heske, E.J.; R.S. Ostfeld and W.Z. Lidicker, Jr. 1984. competitive interactions between Microtus californicus and Reithrodontomys megalotus during two peaks of Microtus abundance. J. mamm. 65 (2): 271-280.

Holbrook, S.J. 1979. Habitat utilization, competitive interaction, and coexistence of three species of cricetine rodents in east-central Arizona. Ecology 60:758-769.

Hurlbert, S.H. 1984. Pseudorreplication and the design of ecological field experiments. Ecol. Monog. 54:187-211.

Hutchinson, G.E. 1961. The paradox of the plankton. Am. Nat. 95:137-145.

Joule, J. and D.L. Jameson. 1972. Experimental manipulation of population density in three sympatric rodents. Ecology 53 (4):653-660.

Kincaid, W.B. y G.N. Cameron. 1982. Effects of species removal on resource utilization in a Texas rodent community. J. Mamm. 63:229-235.

Koplin, J.R. and R.S. Hoffman. 1968. Habitat overlap and competitive exclusion in voles (Microtus). Am. Midl. Nat. 80:494-507.

Kravetz, F.O. 1977. FHA. Ecología y Control de Reservorios. Ciencia e Investigación 33:235-242.

----------1978b. Dinámica de las comunidades de roedores involucradas en la Fiebre Hemorrágica Argentina. Tesis

Doctoral. UBA.

----------; G. de Villafañe; M.P. Torres y M.J. Piantanida. 1975. Poblaciones de roedores en un campo de trigo. Physis. Sección C. 31 (89):187-197.

---------- y G. de Villafañe. 1981. Poblaciones de roedores en cultivo de maiz durante las etapas de madurez y rastrojo. Hist. Nat. 1 (31): 213-232. Mendoza. Argentina.

----------; Manjón, M.C.; Busch,M.; Percich, R.E.; Marconi, P.N. y Torres, M.P. 1981. Ecología de Calomys laucha (Rodentia, Cricetidae) en el Depto de Río Cuarto (Córdoba).1. Dinámica de población. Ecología 6:15-22.

----------; M. Busch; J. Gobbi; J.M. Marcenaro; R.E. Percich y G.A. Zuleta. Dinámica de especies de roedores cricétidos en la localidad de D. Gaynor. com. IX Congreso Latinoamericano de Zoología. Perú.

----------; y J.J. Polop. 1983. Comunidades de roedores en agroecosistemas del Depto de Río Cuarto. Córdoba. Ecosur 10:1-18.

Krebs, C.J. 1978a. A review of the Chitty Hypothesis of population regulation. Can. J. Zool 56:2463-80.

Krebs, C.J. 1978b. Aggression, dispersal, and cyclic changes in populations pf small mammals. In Aggression, Dominance and Individual Spacing. Ed L. Krames, P. Pliner, T. Alloway, pp 49-60.

Lack, D. 1942. Ecological feature of the bird faunas of British small sland. J. An. Ecol. 11:9-36.

Levin, S.A. 1970. Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. Am. Nat. 104:413-423.

Levin, S.A. 1974. Dispersion and population interactions. Am Nat. 108:207-228.

Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Monogr. Pop. Biol., Princeton Univ. Press.

Levins, R. 1979. Coexistence in a variable environment. Am. Nat. 114 (6):765-783.

Lidicker, W.Z. Jr. 1962. Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity. Am. Nat. 96:23-29.

Linzey, A.V. 1984. Patterns of coexistence in Synaptomys cooperi and Microtus pennsylvanicus. Ecology 65 (2): 382-393.

Lison, L. 1976. Estadistíca aplicada a la biología experimental. EUDEBA. Bs As. Argentina.

Lotka, A.J. 1932. The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. J. Washington Acad. Sci. 22:461-469.

Lomnicki, A. 1978. Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. Blackwell Sci Publ.461-475.

Mac Arthur, R.H. 1969. Patterns of communities in the tropics. Biol. J. Linnean Soc 1:19-30.

Mac Arthur, R.H. y R. Levins. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. Proc. Nat. Acad. Sci. 51:1207-1210.

Mac Arthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. The theory of island biography. Monographs in population biology, N 1. Princeton Univ. Press: 1-203.

Manjon, M.C., M.P. Lis Camarasa, M.P. Torres, J.J. Polop y F.O. Kravetz. 1983. Estudio de densidad y desplazamientos de roedores en un campo de girasol. Sym. Zool. Econ. y Vert. Plagas de la Agr. IX Congr. Lat. Zool. 156-172. Arequipa, Peru.

Marconi, P.N. y F.O. Kravetz. 1986. Comunidades de roedores del Parque Nacional El Palmar (Entre Ríos, Argentina) según la historia del fuego. Hist. Nat.59:47-57. (Chile).

May, R.M.1981. Theoretical Ecology. Principles and applications. Edited by R.M. May. Sinauer Ass.Inc. Publ. Massachusets.

Montgomery, W.I. 1981. A removal experiment with sympatric population of Apodemus sylvaticus (L.) and A. flavicollis (Melchoir) (Rodentia: Muridae). Oecologia 51:123-132.

Morris, R.D. and P.R. Grant. 1972. Experimental studies of competitive interaction in a two species system. IV. Microtus and Clethtrionomys species in a single enclosure. J. Anim. Ecology 41:275-290.

Munger, J.C. and J.H. Brown.1981. Competition in desert rodents: an experiment with semipermeable enclosures. Science 212:1284-1286.

Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. Am. Nat. 100:65-76.

Park, T. 1948. Experimental studies of interspecies competition. I. Competition between population of the flour beetle, Tribolium confusum Duval and Tribolium castaneum Herbst. Ecol. Monogr. 18:265-308.

---------- 1954. Experimental studies of interspecies competition. II. Temperature, humidity, and competition in two species of Tribolium. Physiol. Zool. 27:177-238.

Pearson, O.P. 1967. La estructura por edades y la dinámica reproductiva de una población de roedores de campo, Akodon azarae. Physis, 27 (74):53-58.

Percich, R.E; M. Busch; P.N. Marconi y Kravetz, F.O. 1980. Distribución de capturas y eficiencia de un nuevo modelo de trampas para pequeños mamíferos. Res. VIII Reunión Arg. de Ecología.pag. 50.

Peters, R.H. 1976. Tautology in evolution and ecology. Am. Nat. 110:1-12.

Petersen, M.K. 1973. Interactions between the Cotton rats, Sigmodon fulviventer and S. hispidus. Am. Midl. Nat. 90 (2): 319-333.

Pianka, E.R. 1981. Competition and niche theory. In Theoretical Ecology, ed R.M. May,pp 167-196. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

Price, M.V. 1978. The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. Ecology 59:910-921.

Pulliam, H.R. 1975. Coexistence of sparrows: A test of competition theory. Science 189:474-76.

Quinn, J.F. and A.E. Dunham. 1983. On hypothesis testing in ecology and evolution. In: Ecology and Evolutionary Biology: A Round Table on Research. G.W. Salt. Ed. The University of Chicago press.

Redfield, J.A.; C.J. Krebs y M.J. Taitt. 1977. Competition between Peromyscus maniculatus and Microtus tawnsendi in grasslands of coastal British Columbia. J.An. Ecol. 46:607-616.

Sabattini, M.S., L.E. González, G.de Ríos Díaz y V.R. Vega.1977. Infección natural y experimental con virus Junín. Medicina 37:149-161.

Salt, G.W. ed. 1983. Ecology and Evolutionary biology. A Round Table on Research. The Univ. of Chicago Press.

Schoener, T.W. 1976. Alternatives to Lotka-Volterra competition: models of intermediate complexity. Theor. Popul. Biol. 10:309-333.

Schoener, T.W. 1982. The controversy over Interspecific competition.

----------. 1983. Field experiments on interspecific competition. Am. Nat. 122:240-285.

Schroder, G.D. y M.L. Rosenzweig. 1975. Perturbation analysis of competition and overlap in habitat utilization between Dipodomys ordii and Dipodomys merriami. Oecologia 19:9-28.

Shanon y Weaver. 1963. The mathematical theory of communication. Univ. of Illinois Press.117 pp.

Sheppard, D.H. 1970. competition between two chipmunk species (Eutamias). Ecology 52 (2):320-329.

Sheppe, W. 1967. Habitat restriction by competitive exclusion in the mice Peromyscus and Mus, Can. Feld. Nat. 81:81-98.

Sokal, R.R. and F.J. Rohlf. 1969. Biometry. W.H. Freeman and Co. San Francisco. 776 pags.

Southwood, T.R.E. 1978. Ecological methods. With particular reference to the study of Insect Populations. 2nd Edition. Chapman and Hall. England.

Stoecker, R.E. 1972. Competitive relations between sympatric populations of voles (Microtus montanus and M. pennsylvanicus). J. Anim. Ecology 41:311-329.

Strong, D.R.; L.A. Szyska y D. Simberloff. 1979. Test of community- wide character displacement against null hypothesis. Evolution 33:897-913.

Strong, D.R. 1984. Exorcising the Ghost of Competition Past: phytophagous insects. En Ecological Communities. Eds. D.R.Strong, D.Simberloff, L.G.Abele y A.B.Thristle. pp 28-41. Princeton Univ. Press.

Vance, R.R. 1985. The stable coexistence of two competitors for one resource. Am. Nat. 126:72-86.

Vilches, A.M. 1977. Exposición en discusión sobre el tema control de reservorios de FHA. Medicina 37:139-140.

Volterra, V. 1926. Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem Accad. Nazionale Lincei. (ser 6) 2:31-113.

Werner, E.E. 1977. Species packing and niche complementarity in three sunfishes. Am. Nat. 111:553-78.

Yodzis, P. 1978. Competition for space and the structure of ecological communities. Springer Verlag, Berlin. West Germany.

Zuleta, G.A. 1982. Estudio de la dinamica de poblacion de Akodon azarae , Fisher 1829, en habitat de borde de camino y

alambradas, en localidades cercanas a San Antonio de Areco. Seminario de Licenciatura. UBA.

Zuleta, G.A. 1985a. Informe Final. Beca Iniciación .CONICET.

Zuleta, G.A. 1985b. Relaciones intraespecíficas en Akodon azarae (Rodentia, Cricetidae). I Jornadas Argentinas de Mastozzología .

Zuleta, G.A. 1987. Informe Final. Beca perfeccionamiento. CONICET.