

Tesis de Posgrado

Movimientos y dispersión en el ratón del pastizal pampeano, Akodon azarae

Cittadino, Emilio Alejandro

1995

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:

Cittadino, Emilio Alejandro. (1995). Movimientos y dispersión en el ratón del pastizal pampeano, Akodon azarae. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2737_Cittadino.pdf

Cita tipo Chicago:

Cittadino, Emilio Alejandro. "Movimientos y dispersión en el ratón del pastizal pampeano, Akodon azarae". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1995. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2737_Cittadino.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Tema de Tesis

MOVIMIENTOS Y DISPERSION EN EL RATON
DEL PASTIZAL PAMPEANO, **Akodon azarae**

Autor: Emilio Alejandro Cittadino
Director: Fernando O. Kravetz

Lugar de trabajo: Departamento de ciencias Biológicas, Facultad
de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires

Tesis presentada para optar al título de
Doctor en Ciencias Biológicas
1995

AGRADECIMIENTOS

A Cecilia, por su ayuda, por su aliento constante y por su comprensión. Sin Ceci nada de esto tendría sentido.

A Francisco y María por una vida de sacrificio dedicada a sus hijos.

Al Dr. Kravetz, mi maestro, por confiar en mí, por sus enseñanzas y por compartir en todos estos años los malos y buenos momentos.

A la Dra. María Busch por su ayuda desinteresada y por saber que siempre puedo contar con ella.

A mis compañeros de laboratorio, David, Pedro, Olga, Gerardo, Karina, Martín, Alessandra, Laura y María. Todos ellos colaboraron en la tarea de campo y tuvieron que soportar mi carácter.

A la Dra. María Isabel Bellocq, por la gran cantidad de bibliografía que me facilitó.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, por financiar este proyecto y darme lugar de trabajo.

A Santiaguito por escaparse de su mamá y asomarse en mi escritorio mientras trabajaba regalándome esa sonrisa picarona que me llena de alegría.

INDICE

CAPITULO I. INTRODUCCION

	Pág.
1.1 - Marco teórico: Antecedentes, hipótesis y modelos acerca del proceso de dispersión	2
1.2 - Antecedentes en la Argentina	7
1.3 - Hipótesis	8
1.4 - Predicciones derivadas	9
1.5 - Objetivos	9

CAPITULO II. AREA DE ESTUDIO Y DISEÑO DE LA EXPERIENCIA

2.1 - Area de estudio	11
2.1.1 - Características Bioclimáticas	11
2.1.2 - Vegetación	12
2.1.3 - Fauna	12
2.1.4 - Estructura del paisaje	13
2.1.5 - Características principales de <i>Akodon azarae</i>	15
2.2 - Principales técnicas utilizadas en el estudio de la dispersión	16
2.2.1 - Técnica de la grilla de remoción	16
2.2.2 - Clausuras con escapes	17
2.2.3 - Muestreos a grandes distancias	18
2.2.4 - Uso de isótopos radioactivos y radiotelemetría	18
2.3 - Descripción del diseño de la experiencia	19
2.3.1 - Diferencias entre el método utilizado y la técnica de la grilla de remoción	21
Tablas y Figuras	23

CAPITULO III. ABUNDANCIA Y DISPERSION

3.1 - Introducción	28
3.2 - Materiales y métodos	30
3.3 - Resultados	35
3.3.1 - Muestreos de remoción de roedores en las áreas centrales de los bordes y de captura y recaptura intensiva de roedores en los laterales adyacentes (Muestreos M1)	35
3.3.1.1 - Efectos de las remociones y de las semiclausuras ..	35
3.3.1.2 - Abundancia de roedores en laterales y centros	36
3.3.1.3 - Comparación de los largos máximos ($L_{m\acute{a}x}$) como estimadores de área de acción	36
3.3.2 - Muestreos en bordes independientes (Testigos, M1) ...	38
3.3.2.1 - Abundancia de roedores	38
3.3.2.2 - Comparaciones de largos máximos ($L_{m\acute{a}x}$) como estimadores de área de acción	38
3.3.3 - Muestreos de detección y caracterización de los desplazamientos de ejemplares hacia los centros tras las remociones (Muestreos M2)	39
3.3.3.1 - Abundancia de roedores en laterales y centros	39
3.3.3.2 - Caracterización de los ejemplares según sus desplazamientos	40
3.3.3.3 - Medidas de dispersión - Asociación con la abundancia de roedores de los laterales y las tasas de cambio poblacionales de los mismos	41
3.3.4 - Muestreos en bordes independientes (Testigos M2)	42
3.3.4.1 - Abundancia y caracterización de los roedores según sus desplazamientos	42
3.3.5 - Evolución en el tiempo del sistema estudiado (Muestreos M3)	43

3.3.5.1 - Abundancia de roedores en laterales y centros	43
3.3.5.2 - Caracterización de los roedores según sus desplazamientos	43
3.3.6 - Muestreos en bordes independientes (Testigos M3)	45
3.3.6.1 - Abundancia y caracterización de los roedores según sus desplazamientos	45
3.3.7 - Caracterización de otros tipos de desplazamientos ...	45
3.4 - Discusión	47
3.4.1 - Areas de acción	47
3.4.2 - Consideraciones acerca de la metodología experimental utilizada	48
3.4.2.1 - Uso del dlím	48
3.4.2.2 - Ventajas y desventajas respecto de la técnica de la grilla de remoción	49
3.4.3 - Abundancia de roedores - factores estacionales y dispersión	51
3.4.4 - Caracterización de los ejemplares según sus desplazamientos	57
3.4.5 - Supervivencia y dispersión	59
3.4.6 - Incorporación de las líneas testigos	60
Tablas y Figuras	62

CAPITULO III BIS. EXPERIENCIA ADICIONAL - MARCADO DE HECES CON PIGMENTOS FLUORESCENTES

3.5 - Experiencia de marcado de heces con pigmentos fluorescentes	84
3.5.1 - Objetivo y Descripción del diseño de la experiencia .	84

3.5.2 - Resultados	88
3.5.2.1 - Remoción de roedores en el centro del borde A y captura y recaptura intensiva de roedores en el resto de las líneas. Muestreos M1	88
3.5.2.2 - Muestreos de roedores en el centro del borde A, intermedios a los muestreos M1 y M2	88
3.5.2.3 - Detección y caracterización de los desplazamientos de los roedores a los 16 días de haber finalizado las remociones. Muestreos M2	89
3.5.2.4 - Revisación de los cebaderos durante la realización de los muestreos intermedios a los M1 y M2	89
3.5.3 - Discusión	91
Tablas	94

CAPITULO IV. CARACTERISTICAS DE DISPERSORES Y RESIDENTES

4.1 - Introducción	100
4.1.1 - Antecedentes específicos	103
4.2 - Materiales y métodos	104
4.3 - Resultados	108
4.3.1 - Características de los ejemplares rotulados en los laterales removidos en los centros, Muestreo M1	108
4.3.2 - Comparación de las características de las distintas fracciones de individuos reconocidas en los laterales centros y testigos, en el muestreo inmediatamente posterior a las remociones, Muestreos M2	109
4.3.2.1 - Residentes de los laterales vs. Dispersores colonizadores de los centros	109
4.3.2.2 - Residentes de los laterales vs. Nuevos de los laterales	111
4.3.2.3 - Nuevos de los laterales vs Dispersores colonizadores de los centros	113

4.3.2.4 - Comparaciones con los testigos, Muestreos M2	113
4.3.3 - Comparación de clases de edades. proporción de sexos actividad reproductiva, pesos y largos cabeza-cuerpo de los individuos de laterales, centros y testigos pasados aproximadamente entre 50 y 60 días de haber finalizado las remociones, Muestreos M3	117
4.3.3.1 - Laterales vs. Centros	117
4.3.3.2 - Comparaciones con los testigos, Muestreos M3	118
4.3.4 - Comportamiento y dispersión	120
4.4 - Discusión	121
4.4.1 - Características de los dispersores colonizadores de los centros y residentes y nuevos de los laterales	121
4.4.1.1 - Características de los dispersores colonizadores removidos en los Muestreos M1	121
4.4.1.2 - Características de los ejemplares en el muestreo posterior a las remociones, Muestreos M2	122
4.4.2 - Incorporación de los testigos, Muestreos M2	127
4.4.3 - Características de los ejemplares en los laterales, centros y testigos pasados entre 50 y 60 días de haber finalizado las remociones, Muestreos M3	128
Tablas y Figuras	130

CAPITULO V. CONCLUSIONES

5.1 - Dinámica poblacional y dispersión	148
5.2 - Conclusiones	150
BIBLIOGRAFIA	152

1.1 - Marco teórico: Antecedentes, hipótesis y modelos acerca del proceso de dispersión

Durante mucho tiempo la dispersión fue ignorada por los ecólogos de poblaciones, seguramente la dificultad en distinguir mortalidad de emigración y el aceptar la clásica visión que los dispersores tendrían probabilidades de sobrevivir y reproducirse cercanas a cero lejos de su "home", por lo que su efecto sobre la demografía de las poblaciones serían mínimos (ver Lidicker, 1975), contribuyeron a la indiferencia hacia este proceso. En efecto no hace muchas décadas atrás los nacimientos y las muertes fueron "suficientes" para interpretar los procesos poblacionales (ver Lidicker, 1985 c). A medida que los desplazamientos dentro y entre poblaciones comenzaron a ser tenidos en cuenta, la dispersión se adicionó a la lista de mecanismos esenciales para comprender la biología de poblaciones.

Se define como dispersión a cualquier desplazamiento en el cual un individuo abandona su área de acción sin retornar (Lidicker, 1975; Lidicker & Stenseth, 1992). Si tales desplazamientos resultan en individuos entrando o saliendo de la población bajo estudio, se denominan inmigrantes o emigrantes respectivamente. La definición no incluye cambios en los límites del área de acción tal que la nueva área de acción incluya al menos parte de la primera.

El comportamiento dispersivo tiene tres fases (Lidicker & Stenseth, 1992) la partida, el viaje y el arribo. En esta última fase es cuando los individuos establecen su nueva área de acción independiente de la cual partieron. Ocasionalmente los ejemplares pueden regresar a su antigua área de acción y estos desplazamientos, en general organizados estacionalmente, se denominan migraciones.

Comportamientos muy relacionados con los dispersivos son: 1) las excursiones en las cuales los individuos abandonan su área de acción temporariamente retornando luego de un breve episodio exploratorio, 2) nomadismo en el cual los individuos no establecen un área de acción, asemejándose a una dispersión crónica, y 3) "shifting" que son desplazamientos en los cuales los ejemplares adicionan gradualmente una porción nueva a su área de acción restando una porción similar en el extremo opuesto de la misma, de esta manera estos ejemplares nunca abandonan del

todo su última área de acción, (Lidicker & Stenseth, 1992).

En los últimos años los estudios sobre dispersión en pequeños mamíferos se han incrementado en forma acelerada, asignándosele un papel de relevancia como uno de los principales mecanismos de regulación poblacional (Tamarin, 1980; Stenseth, 1983; Lidicker, 1975, 1985 a, b y c; Gaines & McClenaghan, 1980), primariamente a causa de observaciones en islas (Lidicker, 1973; Tamarin 1977) o en experiencias con clausuras (Krebs et al., 1969; Boonstra y Krebs, 1977) donde roedores privados de dispersión exhibieron demografías aberrantes.

También se le ha adjudicado a este proceso un rol importante en el mantenimiento de la variabilidad genética por medio del flujo de genes que produce entre poblaciones (Roff, 1975; Spieth, 1979).

Lidicker (1975) expresa que para que ocurra la dispersión, los individuos no solamente tienen que estar motivados a irse de su área de acción, sino que también deben estar físicamente capacitados para hacerlo. Barreras físicas rodeando a una población pueden prevenir o reducir seriamente la dispersión a pesar de que exista una fuerte motivación y aún en ausencia de barreras físicas, es necesario un sitio donde los potenciales dispersores puedan ir, estas áreas refugio son las denominadas "dispersal sink" ó sumideros ecológicos. Tales sumideros pueden ser habitats aprovechables, poblados o no, tal vez marginales o aún habitats no óptimos en los cuales al menos por algún tiempo la supervivencia es posible. En ausencia de estos sumideros un dispersor potencial retornaría a su área nuclear después de haber hecho una excursión exploratoria, aunque posiblemente algunos individuos podrían persistir por un tiempo limitado como vagabundos mientras buscan un refugio.

La dispersión es un fenómeno que depende de múltiples factores: se la ha relacionado con la variación de la densidad, con la densidad en si misma, con la estructura y calidad del hábitat, con factores sociales, comportamentales y genéticos. Las hipótesis y modelos formulados tendientes a explicar los mecanismos subyacentes de la dispersión tienen en cuenta uno o varios de estos factores, a saber:

a) La hipótesis de Subordinación social propuesta por Christian (1970) establece que el aumento de la densidad poblacional genera

un incremento de la competencia intraespecífica y de los niveles de agresión. Los individuos más agresivos fuerzan a individuos socialmente subordinados a dispersarse hacia habitats subóptimos. Según esta hipótesis la agresión y la dispersión son respuestas comportamentales a la densidad y las tasas de dispersión serían máximas en las fases poblacionales de pico de densidad.

b) La hipótesis del Polimorfismo genético-comportamental, planteada originalmente por Chitty (1967) y modificada posteriormente por Krebs (1978), propone que como respuesta al incremento de la densidad aumenta el comportamiento de espaciamiento de individuos dominantes promoviendo la dispersión de individuos subordinados.

Según Krebs, y a diferencia de lo propuesto por Christian, los comportamientos de espaciamiento y de dispersión tienen una base de variación genética que está bajo la influencia de la selección natural. A baja abundancia de roedores, cuando la interferencia es mínima la selección natural favorece los genotipos con un alto éxito reproductivo, mientras que durante las fases de incremento en la densidad, cuando los recursos tales como alimento o pareja comienzan a escasear, son favorecidos aquellos genotipos agresivos que exhiban comportamiento de espaciamiento.

Krebs sugiere que en poblaciones que presentan ciclos multianuales en densidad, la dispersión es altamente favorecida durante las fases de incremento en la misma, y que los dispersores deberían tener una alta probabilidad de sobrevivir en habitats vacantes de baja densidad comparada a períodos de picos de densidad cuando deben interactuar con los residentes en las nuevas áreas.

c) La hipótesis de Cohesión social (Bekoff, 1977), sugiere que los individuos que no forman parte de grupos sociales serían los más propensos a dispersarse. Bekoff resta importancia al comportamiento agonístico como causante de dispersión, pudiendo ser los dispersores individuos tanto dominantes como subordinados.

d) La hipótesis de Cerca social (Hestbeck, 1982), relaciona el comportamiento social de los individuos con la regulación poblacional. Considera a una población central (población bajo

estudio) rodeada por poblaciones vecinas. Cuando las densidades de las poblaciones vecinas son bajas el comportamiento de espaciamiento regula a la población central a través de la emigración. A medida que las densidades vecinas se incrementan la efectividad del comportamiento de espaciamiento para regular la densidad de la población central disminuye. Cuando las áreas vecinas alcanzan altas densidades los grupos vecinos cercan a la población central inhibiendo la emigración. Una vez que la emigración es bloqueada, la regulación de la población se da a través del agotamiento de los recursos.

e) Lidicker (1975) distingue dos tipos de dispersión cualitativamente diferentes en pequeños mamíferos: Dispersión de saturación y Dispersión de presaturación. La primera implica el movimiento del excedente de individuos de una población que se encuentra en o cerca de su capacidad de carga. Estos individuos serían parias sociales, que no llegaron a formar parte de la población residente, generalmente jóvenes y viejos con baja eficiencia competitiva, que prueban sus chances de sobrevivir trasladándose hacia otra parte.

La dispersión de presaturación, según Lidicker, es aquella en la que se produce la emigración de individuos durante las fases de baja e incremento en la densidad poblacional antes que los recursos se hagan limitantes. Tales emigrantes no son socialmente inferiores y se hallan en general en buena condición física, pueden ser de cualquier sexo y edad, inclusive hembras preñadas. Están caracterizados por poseer una sensibilidad particular al incremento de la densidad o por haber descubierto alguna mejor localización para establecerse durante una excursión exploratoria. Comparados con los emigrantes de saturación tienen más chances de sobrevivir y reestablecerse en otra parte.

Lidicker asimismo (1985, a y b), distingue 4 tipos de dispersión de presaturación:

- 1) Estacional: donde los movimientos dispersivos ocurren regularmente en alguna estación del año.
- 2) Ontogenética: que ocurre en algún estado particular del desarrollo de los individuos.
- 3) Colonizante: que ocurre cuando los individuos se mueven hacia parches vacíos y establecen su "home" ahí.
- 4) De Interferencia: Movimientos provocados por predadores, parásitos o competidores superiores.

f) Stenseth (1983) analiza la dispersión en pequeños roedores desde un punto de vista evolutivo y sugiere abandonar la terminología de Lidicker argumentando que no hay ninguna razón teórica para que la dispersión de saturación sea un fenómeno adaptativo. Propone el uso de los términos Dispersión adaptativa y no adaptativa en lugar de dispersión de presaturación y de saturación.

Según Stenseth la dispersión adaptativa tendría alta heredabilidad y ocurriría durante períodos de alta tasa de crecimiento poblacional (r). Los dispersores serían individuos adultos en condición reproductiva y jóvenes saludables.

La dispersión no adaptativa tendría baja heredabilidad y estaría mediada por individuos no reproductivos de cualquier clase de edad. Estos constituirían el excedente de la población y serían obligados a dispersarse por individuos competitivamente superiores.

g) Anderson (1980) sugiere, de acuerdo a estudios realizados en el género **Microtus**, que los dispersores son individuos socialmente subordinados. Pero agrega que los jóvenes son subordinados a sus padres que los forzarían a dispersarse. Según Anderson la dispersión es entonces involuntaria.

Este mismo autor en 1989, expande el análisis hecho inicialmente para **Microtus** a los roedores en general proponiendo la "Resident Fitness Hypothesis". De acuerdo con esta hipótesis la dispersión de los juveniles es controlada por el comportamiento de sus padres, los cuales maximizan su fitness forzando a sus hijos a dispersarse. Anderson es escéptico en cuanto al valor adaptativo que tiene la dispersión para los emigrantes ("Emigrant fitness hypothesis").

h) Lidicker (1985 a), planteó para el género **Microtus**, el modelo de Plasticidad fenotípica. Este modelo se basa en que existe cierta tendencia general a considerar que los dispersores no son individuos agresivos, y que esta falta de agresividad se debería a su condición de no residentes, ya que esta última condición generalmente está asociada a la defensa de un territorio. Cuando un dispersor reestablece su área de acción se tornaría más agresivo, cambiando entonces fenotípicamente, por lo que dicho comportamiento debería tener baja heredabilidad.

Estas hipótesis y modelos fueron en general formulados basados en los conocimientos de especies de ciclos multianuales en densidad y consideran a la dispersión como una de las alternativas para explicar dichos ciclos. Como pudimos observar dichas hipótesis no son mutuamente excluyentes y podrían señalarse dos generalizaciones. 1) Los dispersores poseen características diferentes a aquellas de los residentes. 2) Si bien algunas de las hipótesis no hacen mención explícita a la relación entre densidad poblacional y la dispersión, en general predicen mayor dispersión en las fases de incremento en densidad (aunque la hipótesis de subordinación social predice más dispersión en las fases pico de densidad) que durante las fases de declinación en las mismas.

1.2 - Antecedentes en la Argentina

Son pocos los estudios sobre dispersión en pequeños mamíferos realizados en la Argentina. La mayoría de los trabajos que incluyen el análisis de los desplazamientos no lo hacen en relación a este proceso sino para determinar áreas de acción, horarios de actividad, o para relacionarlos con el uso del espacio u otras variables (Contreras 1972; De Villafañe et al., 1983 a y b; De Villafañe & Bonaventura, 1987; Lizarralde et al., 1986; Bonaventura & Kravetz, 1984, 1989; Bonaventura et al., 1992; Zuleta, 1989).

Dalby (1975) estudió la dispersión de *Akodon azarae* hacia áreas en las cuales efectuaba remociones de esta especie, y observó que las tasas de dispersión fluctuaban estacionalmente, siendo mayores en el invierno concomitantemente con el deterioro del habitat observado en este período. Sin embargo consideró que la magnitud de dichas fluctuaciones no fueron suficientemente altas por lo que concluyó que la dispersión en *A. azarae* es densoindependiente.

En la localidad de Diego Gaynor, donde se realizó la presente experiencia, se han efectuado varios trabajos que incluyen el análisis de los desplazamientos en *A. azarae*:

Bonaventura & Kravetz (1984, 1989) estudiaron la relación entre factores del hábitat y la movilidad de *A. azarae* en bordes

de campos de cultivo observando una relación inversa entre la movilidad de los ejemplares y la cobertura verde. Estos autores observaron en el período invernal diferencias en densidad entre distintos microhabitats de los bordes, lo que atribuyeron a los desplazamientos de ejemplares entre los mismos siguiendo a las variables del habitat, principalmente a la cobertura verde.

La inmigración de individuos de *A. azarae* a bordes de campos de cultivos en el período invernal fue la respuesta más rápida de las observadas a la adición de alimento en los mismos (Cittadino et al., 1994).

Estas evidencias sugieren que en un período en el cual los recursos son limitantes los desplazamientos de los individuos son un factor clave en la dinámica de población de esta especie.

En otros ambientes, Marconi & Kravetz (1986) describieron resultados similares. Estos autores observaron desplazamientos de *A. azarae* de pastizales a palmares ralos durante el invierno, que también atribuyeron a la presencia de microhabitats más favorables en los palmares.

Finalmente Marconi (1988) describió para *Akodon xanthorhinus* en Tierra del Fuego desplazamientos de individuos de bosques a turbales luego que en los bosques se alcanzó la máxima densidad de esta especie, lo que interpretó como dispersión de saturación o no adaptativa.

1.3 - HIPOTESIS

De acuerdo con las dos generalizaciones rescatadas de la interpretación de las diferentes hipótesis y modelos presentados, en esta experiencia se pretende poner a prueba que en *Akodon azarae*:

- 1) Ocurre más dispersión durante las fases de incremento en densidad que durante las fases de decrecimiento de la misma.
- 2) Los dispersores en las distintas épocas del año poseen características diferentes a aquellas de los residentes.

1.4 - PREDICCIONES DERIVADAS

- 1) La recuperación de la abundancia de *A. azarae* en las áreas en las cuales se produjo un vacío de roedores respecto de las áreas en la que no, será mayor en el período otoñal cuando las densidades poblacionales se incrementan.
- 2) Los dispersores poseen características diferentes en cuanto al sexo, la edad o tamaño, y estado reproductivo respecto de los residentes.

1.5 - OBJETIVOS

- 1) Estudiar la magnitud de la dispersión de *A. azarae* en las diferentes etapas de su ciclo de variación anual en la densidad poblacional.
- 2) Establecer las características de los dispersores y compararlas con las de los residentes.

2.1 - AREA DE ESTUDIO

2.1.1 - Características Bioclimáticas

El estudio se realizó en la localidad de Diego 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 de 2 %, recortado por cañadas, arroyos y ríos. Debido al relieve característico la zona no posee grandes problemas de drenaje.

El suelo es de origen eólico a partir de un material de tipo loessoide, de textura franco-limosa rico en minerales, el 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 engrosamientos superficiales 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.

En la Tabla 2.1 se presentan algunos datos climáticos, agrupados de acuerdo al período del año, extraídos de la Carta de Suelos del INTA Pergamino (1972). Se observa que durante el período invernal el promedio de días con heladas es mayor que 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 precipitaciones respecto de la evapotranspiración durante la época invernal, y por un leve déficit de los mismos en los meses de verano. Este déficit, relativamente pequeño en el promedio de los años, suele manifestarse con mayor intensidad en algunos. Crespo (1966) postula que las condiciones de humedad óptimas para los roedores son inviernos secos y veranos húmedos.

2.1.2 - Vegetación

La Pampa Ondulada es una llanura herbácea sin árboles, denominada de los "pastizales pampeanos". Se encuentra en la región fitogeográfica Neotropical, dominio Chaqueño, provincia Pampeana (Cabrera, 1953). 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 gramíneo 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 sustituidas 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* y numerosas malezas (INTA, 1972). El manto vegetal es casi seco en invierno, se hace verde en primavera y pajizo a fines del verano.

A lo largo de caminos y huellas, a la orilla de los alambrados, normalmente linderos con terraplenes o campos de cultivo o de pastoreo, se desarrolla una flora de composición particular como resultado de las modificaciones del medio. Estos habitats representan lo que denominamos "bordes" o ambientes B según Crespo (1966). También se observan bordes bajo las alambradas que separan a dos campos de cultivo que llamamos bordes "internos" distinguiéndolos de los primeros (bordes "externos").

Casi la totalidad de la zona está dedicada a la explotación agrícola y agrícola-ganadera, predominando en este último caso los tambos. Los ambientes menos perturbados quedan parcialmente reducidos a los bordes, raramente se encuentran pastizales naturales o bosques mixtos de reducidas dimensiones.

2.1.3 - Fauna

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 Guyano-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. (iguanas y comadrejas).

De acuerdo con Crespo (1966) una estimación de los números poblacionales por nivel trófico llevaría al esbozo de una pirámide Eltoniana totalmente desproporcionada, con una amplia base de herbívoros y subsiguientes niveles tróficos de consumidores insignificantes, incluso aunque se incluyeran aves y reptiles predadores.

Los roedores, en cambio, han sido favorecidos por los cambios acaecidos, que han generado aumento de fuentes de alimento y disminución de la densidad de los predadores, asimismo, sus características demográficas les permitieron adaptarse mejor que otros grupos a las perturbaciones ambientales, en particular la colonización de campos de cultivo. Sin embargo tal capacidad adaptativa varía de acuerdo a la especie considerada (De Villafañe et al., 1977; Kravetz, 1978; Busch, 1987).

En la Tabla 2.2 se adjunta la lista no exhaustiva (según Crespo, 1966) de mamíferos presentes en la zona. Entre las aves predatoras más comunes debemos citar a las lechuzas (*Asio flammeus*, *Tyto alba* y *Athene cunicularia*), chimangos (*Milvago chimango*), caranchos (*Polyborus plancus*) y halcón blanco (*Klanus leucurus*). Para una lista más exhaustiva de los predadores ver Bellocq (1988).

2.1.4-Estructura del paisaje

Forman & Godron (1986) definen paisaje como una unidad

ambiental distintiva y mensurable, cuyos principales elementos son: 1) Matriz: el elemento más extenso, más conectado y que tiene el papel dominante en el funcionamiento del paisaje. 2) Manchón: área no lineal que difiere de sus alrededores. La perturbación en un área pequeña de la matriz produce un manchón de perturbación, el proceso inverso, es decir, un manchón que se produce por una perturbación que rodea un área pequeña, es un manchón remanente. 3) Corredor: bandas estrechas que difieren de la matriz. Una serie interconectada de corredores forman el elemento del paisaje denominado red.

Belloq (1988), toma estos conceptos e interpreta que la matriz del paisaje de esta área de estudio son los campos de cultivos, los corredores son los bordes y los pocos campos con pasturas naturales serían los manchones remanentes dentro de la matriz de perturbación antrópica formada por los cultivos.

Los bordes formados entre campos y entre campos y caminos (internos y externos respectivamente) son fisonómicamente y florísticamente lo más parecido a la vegetación original de la zona. Los campos de cultivos abandonados después de la arada evolucionarían a comunidades similares a los pastizales originarios de la zona.

El sistema formado por el campo y su borde presenta condiciones contrastantes en cuanto a su habitabilidad por los roedores, especialmente en cuanto al rango y los momentos en que se producen las variaciones en las condiciones del ambiente, como cobertura vegetal, disponibilidad de alimento y acción de los factores de mortalidad. En los bordes estos son principalmente estacionales y debidos a causas naturales, mientras que en los campos, sujetos a las labores culturales, los cambios son más intensos y no siempre en la misma época del año. En cuanto a los factores de mortalidad, a las causas naturales (bajas temperaturas, predación, parasitismo, enfermedades etc) se agregan en los campos el efecto de las labores agrícolas, ya sea causando mortalidad directa o aumentando la producida por otras causas (Manjón et al., 1983; De Villafañe et al., 1988).

2.1.5 - Características principales de *Akodon azarae*

Akodon azarae es un pequeño roedor de amplia distribución geográfica que utiliza hábitats variados: pastizales, pajonales, palmares, terraplenes ferroviarios, bordes de caminos, de arroyos y de campos de cultivo (Cabrera, 1961; Crespo, 1966; Barlow, 1969; Dalby, 1975; Kravetz, 1978; Marconi & Kravetz, 1986; Zuleta et al., 1988; Zuleta, 1989). El hábitat característico de esta especie es el pastizal pampeano, por tal razón Zuleta et al. (1988) propusieron denominarlo como: "ratón del pastizal pampeano".

Su renovación es anual y la longevidad máxima estimada por Pearson (1967) es de alrededor de 18 meses. El ciclo reproductivo abarca un período de 6 a 8 meses, iniciándose en primavera (septiembre-octubre) y finalizando en otoño (abril-mayo). Se distinguen cuatro fases en sus números poblacionales 1) de incremento (abril-mayo), 2) máxima (junio-agosto), 3) declinación (fines de agosto-octubre), 4) mínima (noviembre-marzo), (Pearson, 1967; Zuleta et al., 1988; Zuleta, 1989).

Al inicio de la estación reproductiva la población está compuesta solo por individuos sobreinvernantes, representantes de las cohortes otoñales y estivales de la estación anterior, para marzo la población se renueva completamente (Crespo, 1966; Zuleta et al., 1988; Zuleta, 1989).

La comunidad de pequeños roedores en nuestro lugar de estudio está compuesta además por *Calomys laucha*, *Calomys musculinus*, *Oligoryzomys flavescens* y *Mus musculus*.

Estas especies exhiben un uso diferencial del espacio y diferentes habilidades competitivas. *A. azarae* y *O. flavescens* son más abundantes en los bordes donde *A. azarae* es competitivamente dominante mientras que su presencia en los campos de cultivos es solo ocasional. *C. laucha* y *C. musculinus* son más comunes en los campos y *M. musculus* es raro en estos dos tipos de habitat siendo más abundante cerca de establecimientos humanos (Busch, 1987; Busch & Kravetz, 1992 a y b; Zuleta et al., 1988; Zuleta, 1989).

2.2 - PRINCIPALES TECNICAS UTILIZADAS EN EL ESTUDIO DE LA DISPERSION

Como se señaló en el Capítulo I, la dificultad en distinguir dispersión de mortalidad fue una de las causas por las que este proceso fue ignorado durante mucho tiempo, asumiendo que tenía los mismos efectos demográficos, genéticos y sociales que la mortalidad.

En pequeños roedores tal dificultad técnica para estudiar la dispersión se agrava aún más por el tamaño y los hábitos de estos animales. El seguirlos requiere generalmente de métodos indirectos que seguramente tienen influencia sobre los resultados obtenidos.

Entre las técnicas más usadas en el estudio de la dispersión en pequeños roedores podemos citar:

2.2.1 - Técnica de la grilla de remoción:

Si bien existen variantes en los diferentes trabajos, básicamente la técnica original consiste en instalar una grilla de remoción de roedores (o experimental) y a cierta distancia de la misma, generalmente entre 30 y 50 m, una grilla control en la cual se hacen simultáneamente muestreos de captura, marcado y recaptura de roedores. Ambos muestreos se repiten aproximadamente cada 15 días. Se considera a todos los ejemplares removidos en las grillas experimentales a partir del segundo muestreo como dispersores, estos pueden ser rotulados si provienen de las grillas controles o no rotulados si se ignora su procedencia.

Esta técnica es de las más usadas (Baird & Birney, 1982; Gaines et al., 1979; Keith & Tamarin, 1981; Krebs et al., 1976; Myers & Krebs, 1971; Tamarin, 1977; Gliwicz, 1988; Tamarin et al., 1984; Adler & Tamarin, 1984; Gaines & Johnson, 1984, Nadeau et al., 1981; Dalby, 1975) y su principal ventaja es la posibilidad de cuantificar los resultados por medio de tasas de dispersión. Sus fuentes de error pueden ser:

a) Si las remociones no son exhaustivas, residentes no removidos

podrían ser considerados como dispersores. Esto podría ser una fuente de error en el caso de especies de baja capturabilidad.

b) Residentes que habitan en los límites cercanos a las áreas donde se efectuó el vacío pueden expandir sus áreas de acción hacia las mismas y ser considerados dispersores cuando en realidad no lo son.

c) Las áreas en las cuales se efectuó el vacío podrían inducir a algunos individuos a colonizarlas. Individuos realizando desplazamientos exploratorios ante el hallazgo de un área vacía o de menor densidad pueden convertirse en dispersores colonizándolas, mientras que en circunstancias normales regresarían a su área de acción. Por ello el método tiende a sobreestimar las tasas de dispersión.

d) La historia de los colonizadores en el área de remoción puede ser significativamente diferente de aquella de los dispersores sobre áreas no disturbadas.

Algunos trabajos han intentado disminuir estos sesgos colocando semiclausuras o desmalezando franjas de hábitat alrededor de las grillas de remoción para desalentar a residentes cercanos o ejemplares no muy motivados a dispersarse (Hestbeck, 1982; Tamarin, 1980; Tamarin et al., 1984).

2.2.2 - Clausuras con escapes

Otra aproximación al estudio de la dispersión en pequeños mamíferos son las clausuras con escapes (Gaines et al., 1979; Johnson & Gaines, 1987). Este método consiste en clausurar una zona permitiendo que los roedores escapen por salidas construidas especialmente. Los roedores que lo hacen son considerados como dispersores.

Dichas salidas o escapes generalmente son tubos que culminan en trampas y las bocas de los mismos, dentro de la clausura, están escondidas o rodeadas de una banda desnuda de vegetación o alguna otra modificación que haga difícil su acceso, para evitar que las mismas sean atravesadas por individuos no muy motivados a hacerlo.

Con este tipo de estudio se plantea al igual que con la técnica anterior la incertidumbre de considerar a residentes como dispersores, porque los residentes también pueden alcanzar las bocas de salida en sus desplazamientos diarios y explorarlas a pesar de las precauciones tomadas. Este método, puede producir además cambios en la población relacionados con las clausuras, ya sea mayores densidades, cambios en los comportamientos, en las jerarquías sociales, mayor predación, etc. en especial en experiencias prolongadas.

2.2.3 - Muestreos a grandes distancias

Este método consiste en trampear una gran área alrededor de una población fuente previamente marcada (Stoddart, 1970). El mismo es confiable para definir desplazamientos dispersivos ya que no se hace ninguna manipulación, inclusive permite distinguir otros tipos de desplazamientos como por ejemplo los exploratorios. Su dificultad radica en el esfuerzo de captura que hay que realizar, el cual depende mucho de la geometría del habitat, y en que generalmente no se obtienen resultados cuantificables (ver Lidicker, 1985 a).

2.2.4 - Uso de isótopos radioactivos y radiotelemetría

Los seguimientos individuales ya sea con el uso de isótopos radioactivos (Godfrey, 1954; ver revisión de Stenseth & Lidicker, 1992) o radiotelemetría (Madison, 1978, 1980; ver revisión McShea & Madison, 1992) también son utilizados para identificar y caracterizar a los dispersores. Si bien con ambas técnicas se pueden obtener datos muy detallados de los desplazamientos de los roedores los tamaños de muestra que se manejan son generalmente reducidos.

2.3 - DESCRIPCION DEL DISEÑO DE LA EXPERIENCIA

La experiencia se desarrolló entre junio de 1991 y julio de 1993 en bordes de campos de cultivo por ser estos ambientes, como se mencionó más arriba, el hábitat característico de *A. azarae* siendo su presencia en los campos solo ocasional. La misma contó con un total de 6 campañas ubicadas en el tiempo de acuerdo al ciclo de variación anual de los números poblacionales de esta especie a saber:

ABUNDANCIA	CAMPAÑAS
Máxima y declinación	1 y 4
Mínima	2 y 5
Incremento	3 y 6

En todas las campañas se trabajó sobre bordes externos de 450 m de longitud (la cantidad se detalla en la Tabla 2.3) instalando líneas de 90 trampas Sherman distanciadas 5 m una de otra. Cada borde fue dividido para el análisis en tres sectores de 150 m de longitud, quedando así un sector central que denominaremos CENTRO y los dos laterales adyacentes (a la izquierda y derecha del centro respectivo) que denominaremos LATERALES.

Los bordes escogidos cumplieron el requisito de no estar interrumpidos por alambradas internas dado que bajo estas se forman bordes internos entre dos campos y puede haber desplazamientos de roedores entre estos y los bordes externos utilizados que dificultarían la interpretación de los resultados. Además los campos adyacentes debieron estar sembrados o en rastrojo descartando los campos con pasturas o abandonados, porque el uso de los mismos por *A. azarae* hubiese sido mayor que en los campos escogidos siendo necesario en este caso el uso de grillas para realizar el estudio.

En todas las campañas se escogieron bordes fisonómicamente similares tanto en su vegetación como en el cultivo o rastrojo del campo adyacente y se siguieron los pasos que se detallan a continuación:

- 1) **Remoción de roedores en las áreas centrales de los bordes y captura marcado y recaptura intensiva de roedores en los laterales adyacentes. Muestreos M1.**

En esta etapa las trampas funcionaron durante 5 días consecutivos para la primer campaña, e interrumpidos por tres días de descanso a partir del tercer día en las restantes para evitar la mortalidad de roedores en trampas observada en la campaña 1. Durante estos muestreos las áreas centrales (CENTROS) de cada borde permanecieron semiclausuradas mientras se removía a todos los roedores capturados (de cualquier especie), en tanto que en los laterales, se realizaron simultáneamente muestreos de captura, marcado y recaptura de roedores, Fig. 2.1.

Las semiclausuras se realizaron colocando chapas transversales a los bordes de aproximadamente el ancho de estos enterradas 40 cm. A ambos lados de cada chapa se desmalezó una franja de 1.5 m.

- 2) **Detección y caracterización de los desplazamientos hacia los centros tras las remociones. Muestreos M2.**

Finalizados los muestreos M1 se retiraron inmediatamente las semiclausuras a fin de permitir la libre invasión por los roedores y aproximadamente entre 15 y 20 días más tarde se realizó a lo largo de los 450 m de cada borde muestreos de captura, marcado y recaptura de roedores de tres días consecutivos de duración.

- 3) **Evolución en el tiempo del sistema estudiado. Muestreos M3.**

Pasados entre 30 y 40 días aproximadamente de haber finalizado los muestreos M2 se realizaron nuevamente muestreos de captura, marcado y recaptura de roedores de tres días consecutivos de duración a lo largo de los 450 m.

A fin de obtener una estimación independiente de la abundancia de roedores, dada la cercanía de las líneas

laterales de las zonas de remoción, en las campañas 4, 5 y 6 se instalaron líneas de muestreo de 150 m de longitud con 30 trampas ubicadas también cada 5 m (TESTIGOS) en bordes externos independientes de los tratados experimentalmente (la cantidad se detalla en la Tabla 2.3).

En estas líneas se realizaron en las tres etapas muestreos de captura marcado y recaptura de roedores de la misma duración que en las líneas de 450 m. El detalle de las fechas de realización de cada muestreo puede observarse en la Tabla 2.4.

En cada muestreo se registró para cada animal su estación de captura, especie, sexo, peso, longitud y estado reproductivo, distinguiendo en este aspecto machos y hembras "activos" (hembras preñadas, hembras con vaginas abiertas, evidencias de lactancia en los pezones, y machos con testículos en posición escrotal) e "inactivos" reproductivamente (machos con testículos en posición abdominal, hembras con vagina cerrada y cerrada perforada).

Las trampas fueron provistas con algodón y envueltas en bolsas de papel y nylon, para proteger a los animales de las bajas temperaturas, las mismas fueron cebadas con una mezcla de grasa, avena y pasta de maní.

Cada animal fue individualizado mediante cortes en las últimas falanges y las estimaciones de abundancias fueron obtenidas por medio del conteo directo de los animales originales capturados.

2.3.1 - Diferencias entre el método utilizado y la técnica de la grilla de remoción:

a) Se utilizaron líneas de muestreo en lugar de grillas. Dada las características longitudinales de los bordes y la selección casi excluyente de *A. azarae* por estos ambientes respecto de los campos de cultivo, se utilizaron líneas de muestreo en lugar de grillas.

b) Las líneas de captura, marcado y recaptura se ubicaron contiguas a las líneas de remoción. Favorecidos por las características longitudinales de los bordes y por el hecho de

instalar líneas en lugar de grillas, se muestreó en las zonas contiguas a las áreas de remoción y se evaluó el efecto del vacío sobre los residentes adyacentes.

c) En las líneas experimentales, se realizaron remociones seguidas de muestreos de captura marcado y recaptura, en lugar de seguir removiendo continuamente. Esta modificación fue también realizada en otros trabajos (Johnson & Gaines, 1985, 1987) y permite evaluar la suerte de los dispersores en dichas áreas.

d) Cada campaña se realizó en bordes de campos de cultivos diferentes para lograr independencia de los resultados obtenidos en las mismas.

En el capítulo III se discuten las ventajas y desventajas de las modificaciones hechas a la técnica original.

PERIODO	TEMPERATURA, °C			HELADAS Número medio de días con	PRECIPITACION, m.m			
	Media	Extrema			Media	Número medio de días con	Periodo	
		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	0	0	155
Julio	9,2	28,1	-7,7	7,9	40	5	0	154
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
Septiembre	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	0	3	449
Enero	23,4	41,5	4,6		106	0	6	332
Febrero	22,6	40,2	5,1		92	7	7	225
VERANO	22,5	41,5	4,1		306	23	66	708
AÑO	16,0	41,5	-9,4	24,5	946	05	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.

Fuentes: Servicio Meteorológico Nacional - Temperatura (1941-1960) - Precipitaciones (1921-1950).

Tabla 2.1.- Principales características climáticas de la zona.
Tomado de la Carta de Suelos de la República
Argentina, Hoja 3360-32 (Pergamino) pp: 14, INTA.

-
- Orden Marsupalia
 Familia Didelphidae
 Lutreolina crassicaudata parnalis 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 (Tomas) - 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 rattus alexandrinus E. Geoff. - Rata
 alejandrina
 Oligoryzomys flavescens (Waterh.)
 Akodon azarae azarae (Fisher)
 Akodon obscurus aff. **benefactus** Thomas
 Calomys laucha laucha (Olfers)
 Calomys musculus murillus (Thomas)
 Holochilus brasiliensis subsp. (Desm.)
 Familia Capromyidae
 Myocastor coypus bonariensis (Comm.) - Nutria
 Familia Caviidae
 Cavia pamparum Thomas - Cuis
-

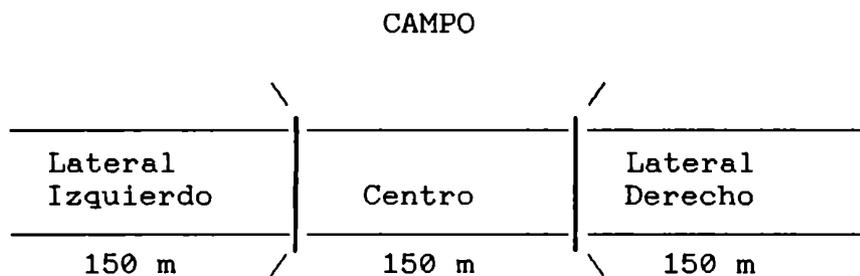
Tabla 2.2- Lista no exhaustiva de mamíferos presentes en la zona.
 Tomado de Crespo (1966), con correcciones en el orden rodentia
 según Musser & Carleton (1993).

Bordes Muestreados		
	Bordes de 450 m	bordes de 150 m
Campaña 1	5	-
Campaña 2	3	-
Campaña 3	5	-
Campaña 4	4	3
Campaña 5	4	3
Campaña 6	3	2

Tabla 2.3 - Cantidad de bordes muestreados en las diferentes campañas.

	AÑO	Muestreo M1	Muestreo M2	Muestreo M3
Campaña 1	1991	11/06 al 15/06	01/07 al 03/07	20/08 al 22/08
Campaña 2	1991	09/10 al 11/10 18/10 al 19/10	14/11 al 16/11	28/12 al 30/12
Campaña 3	1992	24/03 al 26/03 31/03 al 01/04	22/04 al 24/04	27/05 al 29/05
Campaña 4	1992	08/07 al 10/07 16/07 al 17/07	06/08 al 08/08	08/09 al 10/09
Campaña 5	1992	08/10 al 10/10 15/10 al 16/10	02/11 al 04/11	17/12 al 19/12
Campaña 6	1993	27/04 al 29/04 07/05 al 09/05	28/05 al 30/05	29/06 al 01/07

Tabla 2.4 - Detalle de la fecha de realización de cada muestreo



! semiclausuras

Fig. 2.1- Esquema del diseño de los muestreos M1. En las zonas centrales, previamente semiclausuradas por la colocación de chapas en sus extremos, se efectuaron remociones intensivas de roedores. Mientras tanto en los laterales adyacentes (izquierda y derecha) se efectuaban muestreos de captura, marcado y recaptura de roedores.

3.1.- INTRODUCCION

Tal como se vió en el capítulo I, se define como dispersión a cualquier movimiento en el cual un individuo abandona su área de acción sin retornar a ella. Por lo tanto es fundamental para el estudio de este proceso el conocimiento del área de acción y las condicionantes de su tamaño. Reconocer que los individuos al menos en alguna parte de sus vidas tienen un área en la cual desarrollan sus actividades vitales de búsqueda de alimento, pareja y cuidado de crías (el área de acción según Burt, 1943), da significación a la dispersión y plantea como requisito determinar la misma.

Las estimaciones del área de acción se realizan a partir de dos modelos generales, cartográficos y probabilísticos. Los modelos cartográficos se basan principalmente en información obtenida por capturas y recapturas teniendo en cuenta la geometría de las mismas. Estos trabajos son los pioneros en el tema (Dice & Clarke, 1953; Calhoun & Cashby, 1958) y se basan en el supuesto de que el sistema de muestreo no afecta los desplazamientos de los individuos siendo los puntos de capturas parte del área de acción de los mismos.

Los modelos probabilísticos ajustan los puntos de detección a funciones matemáticas, su uso se incrementó a partir del perfeccionamiento de las técnicas de seguimientos individuales, principalmente: telemetría (Madison, 1978, 1980), isótopos radioactivos (Godfrey, 1954; ver Stenseth & Lidicker, 1992) y pigmentos fluorescentes (Lemen & Freeman, 1985). Se basan en los supuestos que los puntos de detección reflejan el uso del espacio que hacen los individuos y que la ubicación de los mismos se ajustan a una distribución conocida (ver Zuleta, 1989, para una revisión del tema).

Los desplazamientos de los individuos se caracterizan en relación con sus áreas de acción. Madison (1980) con el uso de radiotelemetría aportó información detallada al respecto. Este autor diferencia residentes, "shifters", vagabundos y dispersores. Los residentes son los roedores que permanecen en una misma área de acción con un mismo centro de actividad de un período al otro. Shifters son los animales que cambian gradualmente su centro de actividad en alguna dirección o a una nueva localización. Vagabundos o también llamados exploradores

son aquellos individuos que hacen excursiones breves y temporales fuera de su área de acción y dispersores que son los individuos que abandonan su área de acción en forma permanente.

El intervalo de tiempo considerado entre observaciones puede tener influencia sobre la clasificación de los individuos, en tal sentido si este es prolongado un "shifter" podría ser caracterizado como dispersor al no observarse los cambios graduales en su área de acción, a la inversa en un intervalo de tiempo relativamente corto desplazamientos exploratorios podrían ser caracterizados como dispersivos.

McShea & Madison (1992) señalan al respecto que el área de acción de los roedores puede ser flexible y que los investigadores deberían definir el intervalo de tiempo de acuerdo a los hábitos de la especie y a los eventos que afectan la vida de estos.

Existe bastante controversia en la literatura respecto a la relación entre la dispersión y la densidad. Según Krebs (1992) La importancia de la dispersión en causar cambios en los números poblacionales puede demostrarse de tres maneras. 1) probando si la dispersión es densodependiente, en este caso se debería demostrar que existe una correlación positiva o negativa entre la tasa de emigración o de inmigración con la densidad poblacional. Esta es la aproximación clásica en estudios de regulación poblacional. 2) Privando a los individuos de dispersión es decir provocando un efecto cerca (Krebs et al., 1969; Lidicker, 1985 b). 3) manipulando las tasas de inmigración y dispersión. Esta última opción es una modificación de la anterior.

Como se señaló en el capítulo I poblaciones privadas de dispersión exhibieron demografías aberrantes, por lo que el efecto cerca demuestra que la dispersión es necesaria para una normal regulación de la poblacional. Pero cabe destacar que la mayoría de los estudios en que se probó fueron en especies que presentan ciclos multianuales en densidad (ver revisión Krebs, 1992).

Gaines y McClenaghan (1980) concluyen que para especies que exhiben ciclos multianuales la dispersión es principalmente de presaturación (ver dispersión de presaturación, Capítulo I) siendo un fenómeno densoindependiente. Estos autores basaron sus conclusiones en la revisión de experiencias (especialmente en el

género *Microtus*) que utilizaron la técnica de la grilla de remoción (ver Capítulo II) encontrando en la mayoría de los casos una correlación positiva pero no significativa entre la tasa de dispersión y la densidad poblacional o la tasa instantánea de crecimiento. Stenseth (1983) plantea un modelo que concuerda en sus predicciones con lo señalado por Gaines & McClenaghan, en el mismo la dispersión es máxima cuando las tasas de crecimiento poblacional son máximas, disminuyendo su influencia cuando las densidades se aproximan a niveles asintóticos a la capacidad de carga.

Sin embargo Lidicker (1985 a y b) no cree que la dispersión sea el factor clave en todas las etapas del ciclo de densidad de las poblaciones y expresa que es necesario analizar más detalladamente como cambia la tasa de dispersión cuando las tasas de crecimiento poblacional van cambiando de positivas a negativas considerando también las fases en las cuales la densidad es estable o decrece.

Esta discusión se centra principalmente en especies que presentan ciclos multianuales de densidad, especies que no ciclan muy pocas veces han sido consideradas (ver Gliwicz, 1992).

En poblaciones anuales como la de *Akodon azarae*, las abundancias, el estado reproductivo y la condición social de los individuos cambia más drásticamente en el curso de un año que entre sucesivos años. Según Gliwicz (1988, 1992) dichos cambios provocarían que el patrón de dispersión sea estacional en relación con estos eventos.

El objetivo de este capítulo es detectar y caracterizar los desplazamientos de los individuos hacia las áreas previamente removidas y relacionar la dispersión con los cambios en las abundancias poblacionales y con los eventos que suceden en la historia de vida de los roedores.

3.2 - MATERIALES Y METODOS

En cada muestreo M1 se calculó el área de acción de todos los roedores de los laterales que fueron capturados tres o más veces por el método cartográfico llamado **Largo máximo** (Linsdale,

1946; Hayne, 1949; Van Vleck, 1969). A fin de disminuir el efecto borde (Hansson, 1969; Stenseth & Hansson, 1979) no se consideraron aquellos ejemplares en los que el 50 % o más de sus capturas se produjeron en las dos últimas estaciones en cualquiera de los dos extremos de cada línea. Cabe destacar que con el Largo Máximo no se obtienen superficies sino la distancia máxima registrada entre las dos estaciones de captura más extremas y es utilizado como una ponderación del área de acción.

En los muestreos M2 se caracterizó a los ejemplares de los laterales como:

a) residentes: individuos recapturados en los muestreos M2, cuyas capturas, todas o alguna de ellas, se ubicaron dentro del área de acción previamente calculada para los mismos en los muestreos M1, Fig.3.1 a, b y c.

b) dispersores en el mismo lateral: individuos recapturados en los muestreos M2 en los laterales, en los que ninguna de sus capturas se ubicaron dentro de las áreas de acción calculadas para los mismos en los muestreos M1, Fig. 3.1 d.

c) nuevos: individuos no rotulados capturados por primera vez en los laterales.

Los ejemplares capturados por primera vez en un muestreo comúnmente son denominados transeúntes, pero aquí al considerarlos como "nuevos" no solo se hace referencia a individuos que transitan sin establecer su residencia sino además a los que son capturados por primera vez porque nacieron en el lugar.

En los muestreos M2 se caracterizó a los ejemplares de los centros como:

d) Dispersores colonizadores rotulados: individuos recapturados en los muestreos M2 en los centros provenientes de los laterales, en los que ninguna de sus capturas se ubicaron dentro de las áreas de acción calculadas para los mismos en los muestreos M1. Fig. 3.1 d.

e) Dispersores colonizadores no rotulados: individuos no rotulados capturados por primera vez en los centros.

Para caracterizar a los ejemplares recapturados en los muestreos M2 a quienes no se le calcularon áreas de acción en los muestreos M1, por haberlos capturado menos de tres veces, se utilizó una distancia de referencia para cada sexo en cada campaña, que denominaremos en adelante "dlím", que es igual al promedio de los largos máximos (Lmáx) de todos los individuos capturados tres o más veces en los muestreos M1 más un desvío estándar. La mínima distancia recorrida por un ejemplar de M1 a M2 se comparó con el dlím de manera que si esta fue mayor se consideró al individuo como dispersor (ya sea colonizador o no) y en caso contrario se lo consideró residente.

En los muestreos M3, los ejemplares capturados en los laterales fueron caracterizados al igual que en los muestreos M2 en residentes, dispersores en el mismo lateral y nuevos.

Los ejemplares capturados en los muestreos M3 en los centros que también fueron capturados en ellos en M2, fueron caracterizados en: residentes, dispersores en el mismo centro y nuevos, mientras que los capturados en M3 en los centros pero en M2 en los laterales fueron caracterizados como dispersores colonizadores rotulados si abandonaron sus áreas de acción o se desplazaron una distancia mayor al dlím.

Los criterios utilizados para caracterizar a los ejemplares recapturados en los muestreos M3 fueron los mismos que para los muestreos M2 pero con referencia a los muestreos M2, ya sea respecto de las áreas de acción calculadas en estos muestreos, o aplicando los dlím. Para los individuos recapturados en M3 que no fueron capturados en M2 se utilizaron los mismos criterios pero con referencia a M1.

En los muestreos M2 se consideraron 4 medidas de dispersión:

1) Número total de inmigrantes: Es la suma de los dispersores colonizadores rotulados más los no rotulados.

2) Número de inmigrantes rotulados: es igual al número de dispersores colonizadores rotulados.

3) Tasa de recuperación TR (Krebs et al., 1976) definida como:

número total de inmigrantes

$$TR = \frac{\text{número total de inmigrantes}}{\text{Número promedio de roedores capturados en los laterales}}$$

4) Porcentaje mínimo de pérdidas por dispersión: es el número de dispersores colonizadores rotulados referido, en porcentajes, al total de ejemplares perdidos (no vueltos a capturar en la experiencia) en los laterales de los muestreos M1 a los M2. Este porcentaje expresa cuanto de las pérdidas de ejemplares de los laterales se explican por la dispersión de los mismos hacia los centros.

Para los laterales se calcularon tasas de cambio poblacionales como :

$$TC = \frac{N2 - N1}{N1}$$

donde N1 y N2 representan el número de capturas originales en los muestreos M1 y M2 respectivamente, descontando en los muestreos M1 la mortalidad en trampas.

Análisis estadístico

Los análisis estadísticos para los muestreos M1 se realizaron utilizando las siguientes pruebas:

-- ANOVA de un factor y contrastes por intervalos de confianza: para la comparación de los largos máximos (L_{máx}) entre los diferentes muestreos M1. Los datos fueron transformados con la transformación Box-Cox para obtener homocedacia (programa HOMOVI del paquete BIOM-PC V.:2.1). También se utilizó análisis de la varianza de un factor para la comparación de los L_{máx} entre machos y hembras dentro de los diferentes muestreos M1.

-- Para el cálculo de las áreas de acción de los ejemplares capturados en octubre de 1992 se consideró a líneas testigos y laterales como una sola muestra debido a los bajos números de capturas obtenidos, especialmente en estas últimas.

-- Se calcularon coeficientes simples de correlación para estudiar la asociación entre los L_{máx} y las medidas morfométricas

peso y largo cabeza-cuerpo de los roedores. Para las hembras en las épocas reproductivas solo se hicieron con el largo del cuerpo por el efecto de la preñez sobre el peso.

-- Test de G de bondad de ajustes repetidos (Sokal & Rohlf, 1969) para comparar las abundancias de roedores de las líneas laterales y centrales en cada campaña. El componente de heterogeneidad (Gh) indica las diferencias entre las réplicas (bordes en cada campaña), el G promedio (Gp) indica las diferencias entre centros y laterales tomados en conjunto, el G total ($G_t = G_p + G_h$) establece el ajuste a la proporción 2:1 de la hipótesis nula: igual abundancia de roedores en los laterales y centros.

Los análisis estadísticos para los muestreos M2 se realizaron utilizando las siguientes pruebas:

-- Test de G de bondad de ajustes repetidos: igual que para los muestreos M1.

-- Coeficientes "Tau" de correlación de Kendall por rangos (Daniel, 1978) para estudiar la asociación entre las 4 medidas de dispersión y las medidas de los laterales: abundancia y tasas de cambio.

Los análisis estadísticos para los muestreos M3 se realizaron utilizando las siguientes pruebas:

-- Test de G de bondad de ajustes repetidos: igual que para los muestreos M1.

-- X^2 de independencia con tablas de contingencia de 2 x 2: para comparar la proporción de las recapturas de los ejemplares de los laterales versus la de los centros de los muestreos M2 a los M3. En los casos en que no se cumplió con los requisitos del mismo se utilizó el test exacto de Fisher.

3.3 - RESULTADOS

3.3.1 - MUESTREOS DE REMOCION DE ROEDORES EN LAS AREAS CENTRALES DE LOS BORDES Y DE CAPTURA Y RECAPTURA INTENSIVA DE ROEDORES EN LOS LATERALES ADYACENTES (Muestreos M1)

3.3.1.1. - Efectos de las remociones y de las semiclausuras

En todos los muestreos M1 las remociones en las áreas centrales fueron exhaustivas, ya que en los dos últimos días de capturas de cada muestreo prácticamente no se removieron animales en los centros mientras que en los laterales la mayoría de los roedores capturados eran recapturas. El muestreo de mayo de 1993 (campaña 6) debió alargarse un día para obtener estos resultados.

En los dos últimos días de remociones en las áreas centrales se capturaron algunos ejemplares marcados provenientes de los laterales, Tabla 3.1, dichos ejemplares debieron sortear las semiclausuras para arribar a los centros.

Los porcentajes más altos de cruces de ejemplares a través de las semiclausuras se observaron en los muestreos de primavera (campañas 2 y 5), seguidos por los muestreos de otoño (campaña 3 y 6) y por último por los muestreos de invierno (campaña 1 y 4) Tabla 3.1. Al comparar los desplazamientos de estos individuos respecto de sus áreas de acción, calculadas en los laterales, o en su defecto con los dlím se distinguieron dos casos bien diferenciados:

- 1) individuos que se desplazaron distancias cortas (entre 15 y 30 m) hacia los centros, 26 % de los casos (N=23) y
- 2) ejemplares que recorrieron distancias más largas desde su último lugar de captura (> 60 m u 80 m en primavera) antes de ser recapturados en los centros, 74 % de los casos (N=23). Los porcentajes de estos últimos individuos ("dispersores colonizadores" según el criterio señalado en la página 31 para los ejemplares recapturados en los centros en los muestreos M2 provenientes de los laterales) pueden observarse en la Tabla 3.1.

3.3.1.2. - Abundancia de roedores en laterales y centros

Si bien para estos muestreos los métodos de capturas de roedores fueron diferentes en los laterales y en los centros, las abundancias medias de roedores en ambos sectores fueron muy similares, Fig. 3.2, no observando diferencias significativas en ninguna de las campañas (ver G totales) respecto de lo esperado bajo la hipótesis nula 2:1 (Laterales - centros) ya que hubo dos laterales (Izquierda y Derecha) por cada centro, Tabla 3.2. Tampoco se observaron diferencias entre los distintos bordes dentro de una misma campaña (ver G de heterogeneidad), aunque en los muestreos de junio de 1991 (campaña 1) y marzo de 1992 (campaña 3) hubo un borde en cada caso, donde se observaron mayores capturas en los laterales respecto de lo esperado, Tabla 3.2.

3.3.1.3. - Comparaciones de largos máximos ($L_{m\acute{a}x}$) como estimadores de áreas de acción

En ambos sexos se observaron diferencias significativas en los largos máximos entre los diferentes muestreos M1, Tabla 3.3.

Las áreas de acción de los machos en primavera fueron mayores que las de invierno, mientras que los muestreos de otoño (fines de abril, principios de mayo de 1993 y fines de marzo, principios de abril de 1992) representaron una situación intermedia, las áreas de acción en abril de 1993 fueron semejantes a las de invierno y las de marzo de 1992 fueron semejantes a las de primavera, Tabla 3.4.

Para las hembras las diferencias no fueron tan claras. Con un nivel de confianza del 94 % las áreas de acción de los ejemplares capturados en octubre de 1991 fueron mayores que las de los capturados en junio de 1991, mientras que con un nivel de confianza del 90 % las áreas de acción en octubre de 1991 fueron también más grandes que las de abril de 1993, Tabla 3.4.

Para los machos las diferencias en los tamaños de área de acción se relacionaron con su condición reproductiva, dado que en el grupo de junio, julio y fines de abril principios de mayo

solo se encontró un macho escrotal, siendo el porcentaje de actividad reproductiva igual a 1.41 (N=71), mientras que en el grupo de fines marzo principios de abril y los dos muestreos de octubre, de mayores áreas de acción que el anterior, el porcentaje de actividad ascendió a un 78 % (N=40).

Para las hembras, la relación entre el tamaño de las áreas de acción y la actividad reproductiva no fue tan clara como para los machos. En los muestreos de primavera se obtuvieron los promedios de $L_{\text{máx}}$ más grandes y estos muestreos representaron también el período de mayor actividad reproductiva (47.06 % N=17 en octubre de 1991 y 88.89 % N=9 en octubre de 1992), seguidos por el muestreo de julio de 1992 donde no se registró actividad reproductiva (N=25) y los dos muestreos de otoño (marzo de 1992 y abril de 1993) con 33 % (N=24) y 14.29 % (N=21) de actividad reproductiva respectivamente y por último el muestreo de junio de 1991 en el cual no se registró esta actividad (N=22).

Si bien desde el comienzo del análisis se discriminó entre machos y hembras, para ninguna de las campañas las diferencias observadas en los promedios de $L_{\text{máx}}$ entre los dos sexos fueron estadísticamente significativas, aunque en el muestreo de marzo de 1992 (Campaña 3) las mismas se acercaron al nivel de significación del 5 %, en dicho muestreo los machos presentaron áreas de acción más grandes que las hembras ($L_{\text{máx}}$ machos = 44.33 ± 34.84 m N=15, $L_{\text{máx}}$ hembras = 26.46 ± 23.19 m N=24, $F=3.716$ $P=0.062$).

Para los machos las asociaciones entre los $L_{\text{máx}}$ y las medidas morfométricas fueron estadísticamente significativas únicamente en los muestreos de invierno (junio 1991 $r=0.4154$ N=27 $P=0.0312$ entre $L_{\text{máx}}$ y Peso; julio 1992 $r=0.4276$ N=22 $P=0.0471$ entre $L_{\text{máx}}$ y Largo cabeza-cuerpo). Independientemente de la significación, las correlaciones en este sexo siempre fueron positivas, excepto en octubre de 1992 con los largos cabeza-cuerpo.

Lo contrario sucedió con las hembras donde a excepción de las campañas de otoño (campañas 3 y 6) las correlaciones fueron siempre negativas. Para este sexo se obtuvieron correlaciones significativas solamente en junio de 1991 con el peso ($r=-0.4301$ N=22 $P=0.0457$), y en octubre de 1992 con el largo cabeza-cuerpo ($r=-0.7066$ N=9 $P=0.0333$).

3.3.2. - MUESTREOS EN BORDES INDEPENDIENTES (Testigos M1)

3.3.2.1. - Abundancia de roedores

En los muestreos de julio de 1992, octubre de ese mismo año y abril de 1993, las abundancias medias de roedores en los testigos estuvieron por encima de aquellas de los laterales, sin embargo las líneas testigos mostraron mayor variabilidad en las abundancias de roedores, Fig. 3.2.

3.3.2.2. - Comparaciones de largos máximos ($L_{máx}$) como estimadores de áreas de acción

Los resultados en las líneas testigos fueron similares a los hallados en las laterales.

Para los machos se observaron diferencias significativas en los tamaños de área de acción entre los diferentes muestreos Tabla 3.5. Las mismas se debieron principalmente a los mayores tamaños de área de acción que presentaron los ejemplares en octubre de 1992 respecto de aquellos de los muestreos de julio de 1992 y abril de 1993, Tabla 3.6. Estas diferencias se relacionaron con el estado reproductivo de los animales dado que en octubre todos los ejemplares estuvieron activos reproductivamente mientras que en los otros dos muestreos no se registró actividad reproductiva (salvo un ejemplar en el muestreo de abril de 1993).

Para las hembras no se observaron diferencias significativas en sus áreas de acción entre los diferentes muestreos, Tabla 3.5 (recordemos que las diferencias encontradas en los laterales se debieron al mayor promedio de $L_{máx}$ en los muestreos de octubre de 1991). El muestreo de octubre de 1992 representó el de mayor actividad reproductiva (100 % N=5), seguido por el de abril (9.09 % N=11) y no se registró actividad en julio de 1992 (N=6).

En ninguna de estas tres campañas las diferencias en los tamaños de área de acción entre sexos fueron significativas y la única asociación entre los $L_{máx}$ y las medidas morfométricas se observó en julio de 1991 donde hubo una correlación negativa

entre las áreas de acción de las hembras y el peso de estas ($r = -0.9172$ $N=6$ $P=0.01$).

En la Tabla 3.7 pueden observarse las distancias límites (dlím) para los ejemplares de los laterales y testigos que se utilizarán en adelante para caracterizar a los individuos respecto de sus desplazamientos.

3.3.3 - MUESTREOS DE DETECCION Y CARACTERIZACION DE LOS DESPLAZAMIENTOS DE EJEMPLARES HACIA LOS CENTROS TRAS LAS REMOCIONES (Muestreos M2)

3.3.3.1 - Abundancia de roedores en laterales y centros

Pasados entre 15 y 20 días de realizadas las remociones en las áreas centrales, las abundancias promedio de roedores en las mismas estuvieron, en todas las campañas, por debajo de las abundancias promedio de los laterales Fig. 3.3.

En el muestreo de julio de 1991, estas diferencias fueron significativas, capturándose un menor número de ejemplares en los centros respecto de lo esperado bajo la hipótesis nula 2:1 (laterales - centros), Tabla 3.8. En este muestreo todos los bordes mostraron la misma tendencia lo que se reflejó en el bajo valor del G de heterogeneidad y en el alto valor del G promedio, Tabla 3.8.

En el muestreo de noviembre de 1991, campaña 2, no se capturó ningún ejemplar en ninguno de los tres centros y las capturas de ejemplares en los laterales fueron muy bajas por lo que no se realizó la comparación estadística, Tabla 3.8.

En el muestreo de noviembre de 1992, el número de capturas también fue reducido. En el borde 3 no pudo realizarse el test de "G" por la frecuencia de captura cero obtenida en el centro, por tal razón se lo consideró en conjunto con el borde 4, con el criterio de unir las muestras de menor tamaño.

En este muestreo se observó en general una menor captura en los centros respecto de lo esperado bajo la hipótesis señalada anteriormente, reflejado por el valor de G total que estuvo muy cerca de la significación al 5 %, reforzado por la menor abundancia de los centros considerándolos en conjunto (G promedio) y por no haber hallado diferencias entre bordes (G heterogeneidad) Tabla 3.8.

En el muestreo de abril de 1992, campaña 3, no se observaron diferencias significativas entre la abundancia de roedores de laterales y centros y tampoco entre los distintos bordes, aunque en uno de ellos (borde 1) se capturó una menor proporción de ejemplares en los centros respecto de lo esperado, Tabla 3.8.

En el muestreo de agosto de 1992 tampoco se observaron diferencias entre las abundancias de los laterales y centros pero al igual que lo descrito para el muestreo de abril, en uno de los bordes (borde 4) se capturó una menor cantidad de ejemplares en los centros respecto de lo esperado aunque el G de heterogeneidad no arrojó diferencias entre bordes, Tabla 3.8.

En el muestreo de mayo de 1993 no se obtuvieron diferencias significativas entre la abundancia de roedores de los laterales y centros, Tabla 3.8, aunque en el borde 3 se observó una menor captura de ejemplares en el centro respecto de lo esperado. El valor de G obtenido en este borde elevó el valor del G promedio haciéndolo significativo y también elevó el valor del G total ($P < 0.10$). Sin embargo hay que señalar que el centro de este borde soportó finalizados los muestreos M1 el pastoreo repetido de vacas lo que produjo un deterioro evidente del mismo.

3.3.3.2. - Caracterización de los ejemplares según sus desplazamientos

En los centros se capturó, a excepción del muestreo de noviembre de 1991 (campaña 2), altos porcentajes de dispersores colonizadores no rotulados. Es decir que gran parte de la abundancia de roedores en los mismos se debe a ejemplares que no fueron capturados y marcados en los laterales en los muestreos M1, Tabla 3.9.

En las campañas 4 y 5 (muestreos de agosto y noviembre de 1992 respectivamente) los porcentajes de ejemplares rotulados capturados en los centros fueron mayores que para el resto de las campañas, pero al caracterizar a dichos roedores se encontró una diferencia entre ellas: mientras que en la campaña 4 los ejemplares fueron en su mayoría caracterizados como dispersores colonizadores, en la campaña 5 se trató principalmente de ejemplares que si bien fueron recapturados en los centros, o no cambiaron su área de acción o no superaron los límites correspondientes, razón por la cual no fueron considerados como dispersores colonizadores, Tabla 3.9.

Los números de dispersores colonizadores rotulados al igual que los números de dispersores en los mismos laterales, representaron una fracción menor de las recapturas totales registradas en los muestreos M2 dado que la mayoría de los ejemplares de los laterales exhibieron altos porcentajes de residencia, Tabla 3.10. Sin embargo hay que tener en cuenta que de los muestreos M1 a los M2 los porcentajes de recapturas no fueron altos (Tabla 3.10), los mismos a excepción del muestreo de noviembre de 1992 (campaña 5) no superaron el 50 %, lo que indica que las pérdidas de ejemplares de los laterales entre estos dos muestreos por causas no detectadas fueron importantes ya que muy poco de las mismas se debieron a dispersión hacia los centros.

Salvo en los muestreos de noviembre de 1991 y agosto de 1992 (campañas 2 y 4 respectivamente) los porcentajes de ejemplares nuevos (no rotulados) en los laterales representaron entre un 40 y un 65 % del total de las capturas, es decir que en la mayoría de las campañas, al igual que en los centros, la captura de ejemplares no rotulados representó una fracción elevada de las abundancias totales obtenidas, Tabla 3.11.

3.3.3.3 - Medidas de dispersión - Asociación con la abundancia de roedores de los laterales y las tasas de cambio poblacionales de los mismos

Las tasas más altas de dispersión se observaron en los muestreos de otoño y en uno de los muestreos de invierno (agosto de 1992) seguidas en orden decreciente por el muestreo de julio

de 1991 y por último por los muestreos de primavera. Tabla 3.12.

Salvo en dos ocasiones, los porcentajes mínimos de pérdidas por dispersión fueron siempre inferiores al 16 %, Tabla 3.12, recalcando nuevamente que las pérdidas de ejemplares de los laterales entre los muestreos M1 y M2 por causas no detectadas fueron elevadas.

La única correlación significativa entre las medidas de dispersión y las abundancias de roedores y las tasas de cambio poblacionales de los laterales se obtuvo entre el número total de inmigrantes y la abundancia media de roedores de los laterales que mostraron una asociación positiva, Tabla 3.13.

3.3.4. - MUESTREOS EN BORDES INDEPENDIENTES (Testigos M2)

3.3.4.1. - Abundancia y caracterización de los roedores según sus desplazamientos

Al igual que en los muestreos M1 las abundancias medias de roedores en los bordes testigos estuvieron por encima de aquellos de los laterales y dichos bordes mostraron una mayor variabilidad en las abundancias de roedores, Fig. 3.3.

De los muestreos M1 a los M2 los porcentajes de recapturas, salvo en el muestreo de noviembre de 1992, fueron al igual que para los laterales inferiores al 50 % y la fracción recapturada mostró altos porcentajes de residencia, Tabla 3.14.

Los ejemplares capturados por primera vez, representaron como en los laterales una fracción considerable del total de capturas obtenidas, Tabla 3.15.

3.3.5 - EVOLUCION EN EL TIEMPO DEL SISTEMA ESTUDIADO (Muestreos M3)

3.3.5.1 - Abundancia de roedores en laterales y centros

Pasados aproximadamente dos meses de finalizadas las remociones en las áreas centrales, las abundancias promedio de roedores en las mismas estuvieron, al igual que para los muestreos M2, por debajo de las abundancias de los laterales, salvo en el muestreo de mayo de 1992 (campaña 3). Fig 3.4. En ningún caso las diferencias entre los centros y laterales fueron estadísticamente significativas, Tabla 3.16.

En el muestreo de junio de 1993 (campaña 6) al igual que en el muestreo M2 se observó en el borde 3 una menor captura de ejemplares en los centros respecto de lo esperado bajo la hipótesis nula 2:1 (laterales - centros) Tabla 3.16, pero la vegetación del mismo prácticamente quedó cortada al ras por el efecto del pastoreo de las vacas que se mencionó anteriormente.

3.3.5.2. - Caracterización de los roedores según sus desplazamientos

A diferencia de lo ocurría en los muestreos M2 la captura de ejemplares rotulados en los centros no se explica solamente por las recapturas de ejemplares provenientes de los laterales, sino además por las recapturas de ejemplares ya capturados en los mismos centros. Además no se pueden considerar a todos los roedores capturados sin marcas como dispersores colonizadores, al menos en los períodos reproductivos, porque dado el lapso de tiempo transcurrido estos pudieron haber sido producto de la reproducción in situ.

Salvo en los muestreos de septiembre de 1992 y junio de 1993 (campañas 4 y 6 respectivamente), los porcentajes de ejemplares sin marcas capturados en los centros fueron más altos que los porcentajes de ejemplares recapturados, Tabla 3.17. Los roedores rotulados fueron en su mayoría recapturas de los mismos centros, mientras que un número menor provino de los laterales,

todos caracterizados, según los criterios mencionados (pág. 32), como dispersores colonizadores, Tabla 3.17.

Al igual que lo sucedido en los muestreos M2, los dispersores colonizadores rotulados y los dispersores en el mismo lateral representaron una fracción menor de las recapturas totales de los laterales, dado que la mayoría de los ejemplares recapturados fueron caracterizados como residentes. Sin embargo hay que tener en cuenta que en los muestreos de diciembre de 1991 y 1992 (campañas 2 y 5 respectivamente) estos porcentajes se basaron en tamaños de muestras muy pequeños, Tabla 3.18.

En los centros los ejemplares recapturados también mostraron altos porcentajes de residencia pero cabe señalar que en todos los muestreos los tamaños de muestra con que se calcularon dichos porcentajes fueron pequeños, Tabla 3.19.

Salvo en el muestreo de junio de 1993 (campaña 6) los porcentajes de ejemplares recapturados de los laterales de los muestreos M1 y M2 fueron inferiores al 40 % (menos de un 5 % se recapturó en los centros) y los porcentajes de ejemplares recapturados de los centros de los muestreos M2 fueron inferiores al 50 % (Tabla 3.18 y 3.19), es decir que las pérdidas no explicadas de individuos entre muestreos fueron nuevamente elevadas en los laterales y también en los centros.

En cada campaña se compararon las proporciones de ejemplares capturados en los muestreos M3 recapturados de los muestreos M2 para los laterales y centros. En ninguna de ellas se observaron diferencias significativas entre dichas proporciones, las que podrían considerarse como una estimación de la supervivencia de roedores entre estos dos muestreos, Tabla 3.20. En la campaña 2, no pudo realizarse la comparación porque en los centros en los muestreos M2 no se capturó ningún ejemplar, por lo que no se registraron recapturas en el muestreo posterior.

Con excepción del muestreo de junio de 1993, los porcentajes de ejemplares nuevos en los laterales y centros fueron elevados, los mismos variaron entre un 52 y un 93 % en los laterales, Tabla 3.21, y entre un 53 y un 100 % en los centros, Tabla 3.17 (suma de las columnas de ejemplares sin marcas más las recapturas de los laterales).

3.3.6. - MUESTREOS EN BORDES INDEPENDIENTES (Testigos M3)

3.3.6.1. - Abundancia y caracterización de los roedores según sus desplazamientos

A diferencia de lo ocurrido en los muestreos M1 y M2, la abundancia media de roedores en los testigos en la campaña 4 (muestreo de septiembre de 1992) estuvo por debajo de aquella de los laterales. En los otros dos muestreos se observó nuevamente que los promedios de abundancia en los testigos estuvieron por encima a aquellos de los laterales pero solamente en junio de 1993 se evidenció una mayor variabilidad en la abundancia media de estos, Fig. 3.4.

De igual manera que para los laterales los porcentajes de recapturas en los muestreos M3 de los muestreos M1 y M2 no fueron altos, Tabla 3.22. Es decir que las pérdidas no explicadas de ejemplares de un muestreo al otro fueron elevadas como en el muestreo anterior. A pesar de los pequeños tamaños de muestra, los ejemplares residentes fueron la fracción más representativa de las recapturas registradas, Tabla 3.22.

Los porcentajes de capturas de ejemplares nuevos fueron elevados como en los laterales, los mismos variaron entre un 41 y un 78 %, Tabla 3.23.

3.3.7. - CARACTERIZACION DE OTROS TIPOS DE DESPLAZAMIENTOS

Exploratorios:

A lo largo de la experiencia se detectaron 9 casos de ejemplares que realizaron desplazamientos de ida y vuelta entre laterales y centros, 7 de los mismos fueron ejemplares caracterizados como residentes de los laterales y los dos restantes fueron caracterizados como residentes de los centros. Tabla 3.24.

Salvo un caso registrado en el mes de diciembre de 1992 (campaña 5) el resto de estos desplazamientos se detectó en los

meses invernales, junio 1993, julio de 1991 y agosto 1992 (campañas 6, 1 y 4 respectivamente). De acuerdo con las distancias recorridas, se distinguieron dos grupos: 1) individuos que se desplazaron cortas distancias, ≤ 35 m. Fueron en total 4 e incluyeron a los dos residentes del centro. 2) individuos que se desplazaron distancias ≥ 40 m, todos residentes de los laterales (5 casos).

Los ejemplares del primer grupo fueron individuos que habitaban en los límites entre laterales y centros y fueron capturados en uno u otro lugar. El segundo grupo se trató de ejemplares que realizaron desplazamientos exploratorios a distancias considerables de sus lugares habituales de captura (Tabla 3.24).

Desplazamientos dispersivos de largas distancias:

En las campañas invernales (campañas 1 y 4) se detectaron dos individuos, una hembra en la campaña 1 y un macho en la campaña 4, capturados en los laterales en el muestreo M1, recapturados en los centros en los muestreos M2, y vueltos a recapturar en los muestreos M3 en el lateral opuesto.

En octubre de 1992 (campaña 5) un macho fue capturado en el muestreo M1 en un lateral y en el mismo muestreo fue recapturado en el lateral opuesto recorriendo como mínimo 245 m. En la campaña 6, se detectó un movimiento similar de otro macho pero entre los muestreos M1 y M2 recorriendo como mínimo 200 m.

En octubre de 1992 (campaña 5) se capturó una hembra preñada en uno de los testigos (muestreo M1) la misma fue recapturada con un peso mucho menor en los muestreos M3 pero en el lateral de uno de los bordes de 450 m. Dicha hembra recorrió más de 400 m desde su lugar inicial de captura.

"homing"

En la campaña 3 (muestreo de marzo de 1992) por error se liberó a un macho en uno de los centros a 115 m de su lugar de captura en el lateral. En el muestreo M2 fue recapturado en el lateral en las mismas estaciones que en los muestreos M1, este tipo de desplazamiento de "vuelta a casa" se denomina generalmente como homing.

3.4 - DISCUSION

3.4.1 - Areas de acción

Los bordes de campos de cultivo son ambientes extremadamente angostos. Mientras el ancho promedio varía entre 2 y 2.5 m el largo mínimo encontrado (ininterrumpido por cercas, caminos o bordes internos) es superior a 100 m. En ambientes con tales características lineales el uso del método del largo máximo (L_{máx}) para estimar las áreas de acción es adecuado (Van Vleck, 1969). Por otra parte Zuleta (1989), utilizando este método señala que con dos recapturas se estima aproximadamente el 74 % del área de acción y con tres recapturas el 94 %.

Los tamaños de las áreas de acción de los ejemplares de *Akodon azarae* mostraron una gran variabilidad dentro y entre cada período de muestreo en los cuales fueron determinados. El mayor o menor tamaño de las áreas de acción es producto de la acción de un conjunto de factores que afecta a los movimientos de los individuos. En los roedores se ha descrito a: el sexo, la estación del año, la condición reproductiva, la geometría y características del hábitat, la edad, la dieta, las demandas energéticas, los factores sociales y a las relaciones interespecíficas como factores que influyen el uso que los individuos hacen del espacio (Mc Nab, 1963; Brown & Orians, 1970; Madison, 1985; Zuleta, 1989).

Para los machos las diferencias en los tamaños de área de acción entre las distintas estaciones estuvieron asociadas a sus condiciones reproductivas, los machos activos presentaron áreas de acción más grandes que los machos inactivos. También se observó la tendencia que machos más grandes posean áreas de acción de mayor tamaño.

Estos resultados concuerdan con los descriptos en estudios previos, que asocian la mayor movilidad de los machos en la estación reproductiva con su sistema de apareamiento que al ser promiscuo/poligínico favorece que los machos inviertan menos tiempo en el cuidado parental y más tiempo a la búsqueda de hembras (Zuleta, 1989).

Para las hembras no se pudo establecer una asociación clara

entre los tamaños de las áreas de acción y la actividad reproductiva, aunque en octubre de 1992, período en el cual se registró la mayor actividad, se evidenció una asociación negativa significativa entre los tamaños de áreas de acción y los largos del cuerpo, indicando que las hembras más grandes y preñadas se mueven menos.

Zuleta (1989) tampoco halló una relación entre las áreas de acción de las hembras en las distintas épocas del año y sus actividades reproductivas y al igual que en esta experiencia observó que las hembras en el inicio de la primavera aumentaron sus desplazamientos con respecto a las demás estaciones.

El hecho que en este período coexistan en la población hembras preñadas fijas al hábitat con baja movilidad y hembras no preñadas con alta movilidad podría explicar que no se observe una relación entre la actividad reproductiva y las áreas de acción en este sexo.

Si bien los promedios de áreas de acción ($L_{máx}$) de machos fueron más grandes que los de las hembras en todos los muestreos menos en los invernales, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas como las obtenidas por Dalby (1975) y Zuleta (1989) en esta misma especie.

3.4.2 - Consideraciones acerca de la metodología experimental utilizada

3.4.2.1. - Uso del dlím

El dlím es una medida utilizada para la caracterización de los individuos rotulados en dispersores con un criterio conservador, dado que un ejemplar para ser considerado como tal debió desplazarse una distancia superior al promedio de los tamaños de las áreas de acción ($L_{máx}$) más un desvío estándar calculados para ejemplares capturados tres o más veces.

Un criterio similar fue usado por Baird & Birney (1982) en *Microtus pennsylvanicus* con el que caracterizaron a "movers" como individuos que se desplazaron en las grillas controles más que la

media de la población residente más un desvío estándar, distinguiéndolos de "verdaderos dispersores" que fueron los individuos que colonizaron una grilla de remoción.

Si bien el dlím es conservador para la caracterización de dispersores no lo es para la condición de residencia por los motivos inversos, pero el error que pudo cometerse en este sentido es realmente mínimo dado que prácticamente no fue necesario utilizarlo porque los individuos definidos como residentes no se desplazaron o lo hicieron mínimamente (alrededor de 20 m) de sus estaciones de capturas habituales.

3.4.2.2. - Ventajas y desventajas respecto de la técnica de la grilla de remoción

Ventajas:

1) Se puede cuantificar la influencia del vacío producido sobre los roedores que habitan las zonas adyacentes al mismo (ver Tabla 3.9). La metodología original ignora si los residentes adyacentes a las zonas de remoción son atraídos ampliando sus áreas de acción hacia estas y asume que todos los ejemplares removidos a partir del segundo período de muestreo son dispersores.

2) Se pueden distinguir movimientos exploratorios de movimientos dispersivos. El realizar las remociones seguidas de muestreos de captura y recaptura permitió detectar, aunque en números muy reducidos, movimientos exploratorios de roedores (ver Tabla 3.24). Con la técnica original dichos movimientos hubieran sido catalogados como dispersivos.

3) Al alternar muestreos de remoción con muestreos de captura marcado y recaptura se logra monitorear la suerte o el futuro de los dispersores en las zonas experimentales. Así no solo se estudia la dispersión desde el punto de vista de la emigración sino también de la inmigración (ver Tablas 3.19 y 3.20). Aspecto no muy tenido en cuenta en los trabajos de dispersión en roedores (Gaines & McClenaghan, 1980; Lidicker, 1985 b).

4) Al trabajar en cada campaña en lugares diferentes se logra total independencia entre ellas, eliminado así la duda de si las

respuestas observadas al tratamiento experimental en una campaña se deben a cambios producidos en la población en las campañas anteriores.

Desventajas:

La dificultad más grande residió en el hecho que los laterales fueron adyacentes a los centros, ya que según Krebs et al. (1976) la principal asunción de la técnica de la grilla de remoción, es que la remoción en las zonas experimentales no afecta los procesos normales de las áreas controles.

Estos autores señalan que si las grillas controles se sitúan lejos de las de remoción es muy probable que no pueda detectarse y cuantificar el proceso dispersivo y también existiría la duda de si tal distancia es adecuada para obtener una medida de los eventos que están sucediendo alrededor del área de remoción. Por el contrario si las grillas de remoción se sitúan muy cerca de las grillas controles es probable que se esté forzando la dispersión.

Krebs et al. (1976) señalan que debería sospecharse interferencia entre los controles y las áreas de remoción si una fracción significativa de roedores rotulados de los controles fueran removidos en cada sección de remoción y/o si un gran número de roedores sobre las áreas de remoción coincide con una caída en densidad de los controles.

Con referencia al cumplimiento de esta asunción podemos analizar varias líneas de evidencia:

1: En todos los muestreos M2 existió un bajo número de ejemplares rotulados en los laterales que colonizaron las áreas centrales y estos no estuvieron correlacionados con la abundancia de los laterales (ver Tablas 3.12 y 3.13).

2: Los porcentajes mínimos de pérdidas por dispersión de los laterales (muestreos M2) fueron en todos los casos inferiores al 16 %, salvo dos excepciones en la campaña 5 pero en ellas los porcentajes fueron calculados con N muy pequeños (100 % n=1 y 25 % n=4), ver Tabla 3.12.

3: Existe un alto índice de permanencia de los individuos en sus áreas de acción de los muestreos M1 a los M2 en los laterales a

pesar del vacío producido en las áreas centrales (Tabla 3.10).

4: Los cambios en abundancia que se produjeron en los laterales de los muestreos M1 a los M2 fueron similares (tuvieron la misma tendencia) a aquellos que se produjeron en los testigos, Fig. 3.5, lo que indica que el tratamiento experimental no alteró el patrón de variación en las abundancias poblacionales.

5: Al menos para los ejemplares rotulados recapturados en los centros las distancias límites establecidas para considerar a un individuo como dispersor juegan las veces del espacio dejado entre ambos tipos de grillas en la técnica original. En la mayoría de las experiencias que involucran a pequeños roedores las grillas controles se sitúan aproximadamente entre 30 y 50 m de las grillas de remoción (Krebs et al., 1976; Gaines et al., 1979; Gaines & Johnson 1984; Nadeau et al., 1981; Tamarin, 1977; Johnson & Gaines, 1985; Keith & Tamarin, 1981; Adler & Tamarin, 1984) mientras que en esta experiencia los d_{lim} variaron entre 30 y 96 m en función de la variación del tamaño de las áreas de acción de los individuos según la época del año.

De todas maneras al descartar de los análisis a todas las capturas registradas en los 50 m a cada lado de los centros y haber considerado a todos los ejemplares que se capturaron en estos últimos, marcados o no, como dispersores, es decir respetando el protocolo usual de la técnica de la grilla de remoción (ver Capítulo II) y realizar los mismos análisis de correlación entre las 4 medidas de dispersión y las abundancias y tasas de cambio de los ahora "controles", se obtuvieron resultados análogos a los descriptos anteriormente. La única correlación significativa se obtuvo entre la abundancia de los laterales y el número total de inmigrantes en las áreas centrales quienes mostraron una asociación positiva ($Tau=0.6739$ $n=24$ $P=0.00001$).

3.4.3. - Abundancias de roedores - factores estacionales y dispersión

El total de ejemplares de *A. azarae* removidos de las áreas centrales de los bordes fue semejante a la cantidad de ejemplares rotulados en el mismo muestreo en los laterales. Este resultado,

considerando que las remociones fueron exhaustivas ya que en los últimos días de captura prácticamente no se removían ejemplares en los centros, nos indica que también fueron exhaustivas las capturas de ejemplares originales en los laterales. Si bien es factible que la fracción residente posea una mayor probabilidad de captura, extendiendo el muestreo a 5 o 6 días de duración se puede confiar en que se rotuló a la mayor parte de la población teniendo en cuenta que el sistema de muestreo nunca se saturó.

Por otro lado recién a partir del 4° y 5° día de estar efectuando las remociones en las áreas centrales, se capturaron en ellas ejemplares previamente rotulados en los laterales. Estos roedores debieron llegar a los centros ya sea por el lado del campo de cultivo o por el lado del camino, dado que la comunicación por el borde estaba dificultada por las semiclausuras. Este hecho demuestra que las semiclausuras a lo sumo constituyen un obstáculo para los desplazamientos, quizás atravesadas por los individuos más motivados a hacerlo afrontando los riegos, especialmente la exposición a predadores, que significa desplazarse por afuera de los bordes, por zonas libres o de menor cobertura vegetal. (Bellocq, 1988).

Del total de los ejemplares rotulados que fueron removidos se distinguieron dos grupos:

- a) uno minoritario que se desplazó pocos metros hasta los centros (aproximadamente entre 15 y 30 m). Estos individuos pudieron ser atraídos por el vacío producido expandiendo sus áreas de acción, o fueron removidos mientras realizaban movimientos exploratorios, o tal vez las semiclausuras fueron instaladas dentro de sus áreas acción. Si se tiene en cuenta que los dos últimos días de muestreo estuvieron separados por 3 días de descanso de los tres primeros y que estos roedores fueron rotulados en los laterales en los dos primeros días de captura, es más probable la primer alternativa ya que los cruces a través de las semiclausuras no fueron detectados antes.
- b) Otro grupo de individuos recorrió distancias más grandes (> a 60 u 80 m dependiendo de la época) para arribar a los centros. Si bien los mismos al ser removidos no tuvieron la posibilidad de un eventual regreso a sus áreas de acción, dada la magnitud de las distancias recorridas muy probablemente se trate de dispersores.

Los porcentajes de estos ejemplares referidos al total capturado en los laterales, pueden ser considerados como las primeras tasas de dispersión en un lapso pequeño de tiempo, las

mismas seguramente subestiman la verdadera magnitud de la dispersión, dado que así como se capturaron ejemplares rotulados pudieron capturarse también dispersores no rotulados que no se distinguieron en esta primera etapa de los residentes de los centros.

Pasados aproximadamente 15 días de haber finalizado las remociones en las áreas centrales, la recuperación de la abundancia de *A. azarae* en estas fue variable, es decir que la magnitud de la dispersión no fue la misma en los diferentes muestreos.

La menor dispersión observada en los muestreos de primavera puede tener relación con la estructura que presenta la población en noviembre. En este mes la mayor parte de las capturas de los laterales fueron ejemplares adultos mientras que ejemplares de menor tamaño colonizaron los centros (ver Capítulo IV). Estos resultados se relacionan con el hecho que las hembras sobreinvernantes son muy territoriales y están muy fijadas al habitat comprometidas con el cuidado de sus crías (Bonaventura & Kravetz, 1989; Bonaventura et al., 1992; Zuleta, 1989). Por otro lado, los ejemplares nacidos al principio de la estación reproductiva comienzan a capturarse recién en noviembre (Zuleta et al., 1988) por lo que si bien podrían ser la fracción más propensa a dispersarse, en este mes son mínimamente detectados.

Los machos por otra parte se desplazan grandes distancias probablemente en busca de parejas, no exhiben territorialidad como las hembras y no están comprometidos con el cuidado parental (Bonaventura & Kravetz, 1989; Bonaventura et al., 1992; Zuleta, 1989). Sus áreas de acción son muy grandes en este período y por ende también las distancias límites (dlím). Caracterizar a un macho como dispersor resulta entonces difícil, e inclusive complicado a pesar que los bordes tuvieron 450 m de longitud, ya que un ejemplar para superar el dlím debió partir de los extremos de los laterales (los opuestos a los centros). En este sentido en el muestreo de noviembre de 1992 se observó el mayor porcentaje de ejemplares capturados en los centros no considerados dispersores.

En los muestreos de otoño se observaron las tasas más altas de dispersión, las mismas posiblemente se deban a los cambios que se producen en la población en este período. En otoño

finaliza la estación reproductiva y la población se renueva totalmente, sobreviviendo pocos de los individuos nacidos el año anterior (Crespo, 1966; Dalby, 1975; Zuleta et al., 1988; Zuleta 1989). Los sobreinvernantes dejan vacantes sus áreas lo que provocaría situaciones de fuerte competencia intraespecífica para acceder a ellas y con ello a las últimas oportunidades de reproducirse. Ante esta situación los individuos que no lograron un lugar tendrían dos opciones, ser subordinados a los residentes y esperar la estación reproductiva siguiente o dispersarse arriesgándose a encontrar un lugar adecuado para reproducirse antes que las densidades lleguen a un pico y la probabilidad de hallar tal lugar sea aún más baja.

Este conjunto de situaciones explicarían la mayor dispersión observada en el muestreo de abril de 1992, mientras que en el muestreo de mayo se sumaría el deterioro del ambiente, debido a las inclemencias del tiempo, a los factores determinantes de dispersión.

En los dos inviernos muestreados se observaron respuestas diferentes. La alta dispersión observada en agosto de 1992, cuando el deterioro del habitat fue evidente, permite adelantar la hipótesis que los individuos se ven obligados a dispersarse en busca de mejores lugares para acceder a refugios y alimento.

El aumento de la movilidad invernal siguiendo a las variables del habitat más favorables en especial a la cobertura verde y al alimento fueron descritos en varias oportunidades (Dalby, 1975; Bonaventura & Kravetz 1984, 1989; Marconi & Kravetz, 1986; Zuleta, 1989). Bonaventura & Kravetz (1989) señalan que *A. azarae* presenta dos tipos de respuestas frente a los cambios de la vegetación durante el invierno, por un lado la fijación al hábitat de los residentes y por el otro los desplazamientos de los transeúntes (nuevos en esta experiencia). Los resultados presentados aquí son consistentes con lo observado por dichos autores, pero además el hecho que el porcentaje de dispersores colonizadores rotulados en este muestreo prácticamente doble al del resto de las campañas (ver tabla 3.9) y que estos ejemplares previamente fueran capturados 3, 4 y 5 veces en los laterales antes de dispersarse a los centros, es una firme evidencia que el deterioro del hábitat induce también la dispersión de residentes, siendo el factor principal que actúa sobre este proceso en esta época del año.

En el muestreo del mes de julio los centros no alcanzaron los niveles de abundancia de los laterales que prácticamente se mantuvieron desde el muestreo anterior (ver tasas de cambio, Tabla 3.12) siendo los más elevados de toda la experiencia.

En este periodo de alta densidad y de receso reproductivo, (Crespo, 1966; Dalby, 1975; Zuleta et al., 1988; Zuleta 1989) probablemente las jerarquías sociales se hayan establecido desde el otoño y migrar no sería una buena alternativa dado que, como se dijo más arriba, la probabilidad de hallar un buen lugar es baja porque todos estarían también con altas densidades.

Por otra parte Dalby & Heath (1976) sugirieron que *A. azarae* es un mal termorregulador, siendo muy sensible a las bajas temperaturas. Estos autores proponen como mecanismo de adaptación al frío invernal la elección de microclimas adecuados a través de factores comportamentales. Según Zuleta (1989) existen evidencias para pensar que *A. azarae* presenta una regulación social de la temperatura en invierno, basadas en la mayor sobrevida de los residentes respecto de los transeúntes, en la gran superposición de áreas de acción y en la baja agresión entre individuos en este período, resultados similares fueron reportados por Bonaventura & Kravetz (1989) y Bonaventura et al. (1992).

La baja capacidad dispersiva en esta época estaría relacionada con el eventual comportamiento de agrupamiento para disminuir las pérdidas de calor, en cuyo caso los dispersores serían individuos que no pudieron formar parte de tales grupos sociales.

En todos los muestreos M3, pasados aproximadamente 60 días desde la finalización de las remociones en las áreas centrales de los bordes, se observó que las abundancias de roedores en las mismas no difirieron de las abundancias de los laterales, revirtiéndose la situación observada en los muestreos M2 en primavera y en uno de los muestreos de invierno (julio de 1991).

En los muestreos de primavera la recuperación de los centros no solo es atribuible a la dispersión ya que este fue un período de intensa actividad reproductiva y las crías de los colonizadores pudieron integrarse a la población capturable. En cambio la recuperación de los centros en el muestreo de agosto de 1991, se debió a la dispersión hacia ellos de ejemplares no

rotulados ya que la reproducción finalizó en abril-mayo, recalcando nuevamente la importancia de los desplazamientos en este período.

El número total de inmigrantes estuvo correlacionado en forma positiva con la abundancia de roedores de los laterales. Este resultado es uno de los más comunes en experiencias realizadas con la técnica de la grilla de remoción o similares (ver revisión en Gaines & McClenaghan, 1980; Keith & Tamarin, 1981; Nadeau et al., 1981; Adler & Tamarin 1984), en estos trabajos también se observa, aunque no tan frecuentemente, una asociación positiva entre el número total de inmigrantes y las tasas instantáneas de crecimiento (r). En esta experiencia se análogo la tasa de crecimiento poblacional (r) con las tasas de cambios poblacionales y no se observó ninguna asociación significativa entre dichas tasas y las medidas de dispersión.

El no haber observado asociaciones entre las tasas de recuperación o los porcentajes mínimos de pérdidas por dispersión con la abundancia de roedores de los laterales o las tasas de cambios poblacionales calculadas en ellos, indicarían siguiendo el razonamiento de Gaines & McClenaghan (1980) que la dispersión en *A. azarae* es densoindependiente. Sin embargo no puede descartarse que en algún momento del año exista una asociación entre la densidad y las tasas de dispersión, por lo que se debería contar al menos con datos continuos de todo el ciclo anual en abundancias y con tamaños suficientes de muestras para considerar fases de crecimiento y de decrecimiento.

De acuerdo con lo observado en esta experiencia *A. azarae* presentó un patrón estacional en los desplazamientos dispersivos, relacionados con las condiciones climáticas y el deterioro del hábitat así como con los eventos que suceden en la historia de vida de los roedores siendo la densidad un factor más que influye sobre este proceso, lo que no descarta que en ciertas ocasiones pueda ser el factor determinante de los patrones de dispersión.

Dalby (1975) también atribuyó la variación observada en las tasas de dispersión de esta especie a fenómenos estacionales relacionados con la severidad de las condiciones climáticas y el deterioro del hábitat. Este autor concluyó que la dispersión en *A. azarae* es independiente de la densidad.

3.4.4. - Caracterización de los ejemplares según sus desplazamientos

En los muestreos M2 la dispersión hacia las áreas centrales de los bordes involucró un bajo número de ejemplares rotulados, siendo la mayoría de los colonizadores de estas áreas ejemplares cuya procedencia no se conoce. En estos muestreos los porcentajes de dispersores colonizadores rotulados fueron inferiores al 9 %, salvo en agosto de 1992 donde fue casi del 16 %.

Más del 70 % de los ejemplares recapturados en los laterales fueron caracterizados como residentes, es decir que el vacío producido en los centros tuvo muy poco efecto sobre esta fracción de la población.

Varios trabajos han examinado los efectos de áreas despobladas sobre los residentes adyacentes encontrando resultados similares. Hyne (1949), Van Vleck (1968), y Tamarin (1977) no hallaron efectos de las zonas de remoción sobre las áreas de acción de residentes adyacentes de *Microtus pennsylvanicus*. Baird & Birney (1982) aportaron evidencias en *M. pennsylvanicus* donde grillas de remoción se colonizaron más con individuos moviéndose largas distancias que por residentes expandiendo sus áreas de acción. Adler y Tamarin (1984) también sugieren que las áreas de remoción tienen muy poco efecto sobre la demografía de residentes de *Peromyscus leucopus* sobre los controles al igual que Johnson & Gaines (1985) para *Microtus ochrogaster*. Pocos trabajos han encontrado lo contrario, Stickel (1946).

En los laterales, al igual que en los centros, se observó en los muestreos M2, que la proporción de ejemplares capturados por primera vez fue elevada (ver Tabla 3.11) . Dichos ejemplares pudieron ser: a) individuos que estaban en los laterales y no fueron capturados en los muestreos M1 b) individuos nacidos in situ, c) individuos incorporados a los laterales por sus desplazamientos.

Como señalamos más arriba, así como las remociones en las áreas centrales fueron exhaustivas, también lo fue el rotulado de ejemplares en los laterales, por lo que la opción "a" (individuos de los laterales no rotulados en los muestreos M1) por sí sola difícilmente podría explicar las proporciones de

capturas nuevas obtenidas.

La opción "b" (individuos nacidos in situ que comienzan a ser capturables en los muestreos M2) puede explicar parte de las capturas "nuevas" registradas en los muestreos primaverales por la intensa actividad reproductiva desarrollada en este período, aunque como ya se señaló los ejemplares nacidos al comienzo de la estación reproductiva comienzan a capturarse recién en noviembre, a principios del cual se realizaron los muestreos M2. Esta opción también puede explicar parte de las capturas nuevas registradas en otoño, porque podrían estar incorporándose a la población capturable de los laterales individuos nacidos al final del verano.

En las campañas invernales, dado el receso reproductivo que se produce, se puede asumir que la captura de ejemplares nuevos en los laterales se debe a los desplazamientos hacia ellos (opción "c"), pero estrictamente no se puede considerar a estos individuos como dispersores dado que se ignora si cambiaron o no de área de acción.

Al igual que en los muestreos M2, en los muestreos M3 tanto en los laterales como en los centros generalmente se capturaron proporciones elevadas de ejemplares nuevos (ver Tablas 3.17 y 3.21). La importancia de los desplazamientos en las incorporaciones de estos individuos a la población capturable se puede contrastar, como en los muestreos M2, en los meses en los cuales no se registró actividad reproductiva. Así en los muestreos anteriores al de agosto de 1991, septiembre de 1992, y junio de 1993 no hubo reproducción, es decir que salvo algunos ejemplares presentes pero no capturados en los muestreos M2 el resto se incorporó por movimientos (opción "c").

Aunque los tamaños de muestra fueron en algunas ocasiones pequeños los ejemplares recapturados en los laterales y centros mostraron altos porcentajes de residencia. El haber obtenido este resultado en los centros indica que los dispersores una vez hallado un lugar donde establecerse pueden convertirse en residentes tal como lo señala Lidicker (1985 a) en su modelo de plasticidad fenotípica planteado para el género *Microtus*.

3.4.5. - Supervivencia y dispersión

La pérdida o desaparición de ejemplares de una población puede darse a través de la muerte o emigración de sus individuos. En esta experiencia la pérdida de ejemplares de los laterales pudo ser evaluada por la dispersión hacia los centros, observando que muy poco de las mismas fueron explicadas por este mecanismo (ver porcentajes mínimos de pérdidas por dispersión Tabla 3.12)

Sin embargo debemos tener en cuenta que la dispersión en otras direcciones no está impedida y no fue calculada, pero aún cuadruplicando el efecto de la dispersión de ejemplares rotulados observado en los centros, no se explicarían la pérdidas de ejemplares registradas entre muestreos. Es decir que la mortalidad ya sea debido a las condiciones ambientales, enfermedades, vejez, predadores, parasitismo u otras causas jugaría un papel significativo en la pérdida de individuos observada entre los muestreos. Varios de estos factores han sido descritos afectando en forma significativa la supervivencia de *A. azarae* (Crespo, 1966; Bellocq, 1988; Zuleta, 1989).

El haber realizado muestreos de remociones seguidos por muestreos de capturas y recapturas permitió comparar en los muestreos M3 la supervivencia de los ejemplares en los centros y laterales no hallando diferencias entre ellos (ver Tabla 3.20). Las tasas de recaptura estrictamente serían un índice de permanencia en un hábitat dado y pueden ser utilizadas como una estimación conservadora de la supervivencia (Cittadino et al., 1994).

Johnson & Gaines (1985, 1987) han utilizado un criterio similar para estimar y comparar la supervivencia de residentes y dispersores, y junto con la actividad reproductiva de los mismos construyeron un índice de fitness, reportando que los dispersores de *Microtus ochrogaster* mostraron un mayor valor adaptativo durante la colonización equiparando el menor fitness que tendrían durante la fase previa a la colonización es decir cuando fueron transeúntes, por lo que estos autores consideraron a la dispersión como una estrategia evolutivamente estable. Sin embargo Johnson & Gaines (1985, 1987) son cautelosos en sus conclusiones porque, tal como se señaló en el capítulo II, la historia de los dispersores en las áreas de remoción puede ser

muy distinta de la historia de los dispersores en áreas no disturbadas.

Lamentablemente en esta experiencia no se pudo hacer un análisis de este tipo porque los porcentajes de recapturas fueron muy bajos en todas la campañas, especialmente en las épocas de reproducción (meses de diciembre, ver Tabla 3.20).

3.4.6. - Incorporación de las líneas testigos

Los resultados producidos en los testigos fueron similares a aquellos de los laterales, esto es: a) en la variación de los tamaños de área de acción de ambos sexos en las diferentes épocas del año, (Tabla 3.5 y 3.6); b) en la variación de las abundancias de roedores a lo largo de los distintos muestreos, Fig. 3.5; c) en general se observó elevadas pérdidas de ejemplares entre muestreos y los ejemplares recapturados mostraron altos porcentajes de permanencia en sus áreas de acción (ver Tablas 3.14 y 3.22); d) la captura de ejemplares nuevos también significó un porcentaje elevado de las abundancias totales de roedores obtenidas (Tablas 3.15 y 3.23).

Estos resultados indican que la estructura de los laterales en cuanto a la composición de los distintos tipos de individuos caracterizados por sus desplazamientos al igual que el patrón de variación en las abundancias poblacionales no fueron afectados por el tratamiento experimental efectuado en los centros.

Sin embargo los testigos mostraron mayores abundancias medias de roedores desde el comienzo de la experiencia, pero como se destacó en su momento también mostraron una mayor variabilidad en las mismas. Dicha variabilidad es intrínseca de los bordes de campos de cultivos y explicaría estas diferencias.

Por otra parte el hecho que en los laterales el acceso de individuos se puede producir por uno solo de sus extremos, dado que el otro limita con los centros donde se efectuaron las remociones, mientras que en las líneas testigos el acceso de los individuos puede darse por ambos extremos, podría ser también una explicación de por qué los testigos en los muestreos M1 mostraron mayores abundancias medias de roedores que en los

laterales, los cuales se mantuvieron en los muestreos M2 achicandose dichas diferencias en los muestreos M3 quizás a causa que pasados 60 días de las remociones se restituyó el flujo normal de individuos.

Muestreo M1	N	% total de recap. en los centros	% de dispersores Colonizadores
Jun. 1991	270	1.85	1.11
Oct. 1991	30	10.00	10.00
Mar. 1992	116	5.17	3.45
Jul. 1992	103	1.94	1.94
Oct. 1992	40	10.00	7.50
Abr. 1993	121	2.48	1.65

Tabla 3.1 - Porcentajes totales de ejemplares recapturados en los centros provenientes de los laterales y porcentajes de dispersores colonizadores en los muestreos M1. N: abundancia de *A. azarae* en los laterales.

	Línea	Laterales	Centros	G		
Jun. 1991	1	44 (45.33)	24 (22.67)	0.116		
	2	65 (62.00)	28 (31.00)	0.443	Gt= 8.115	gl= 5
	3	53 (59.33)	36 (29.67)	1.964	Gp= 0.005	gl= 1
	4	57 (48.67)	16 (24.33)	4.599 *	Gh= 8.110	gl= 4
	5	51 (55.33)	32 (27.67)	0.993		
		270 (270.66)	136 (135.34)			
Oct. 1991	1	5 (4.00)	1 (2.00)	0.845	Gt= 1.017	gl= 3
	2	17 (16.67)	8 (8.33)	0.020	Gp= 0.045	gl= 1
	3	8 (8.67)	5 (4.33)	0.152	Gh= 0.972	gl= 2
		30 (29.34)	14 (14.66)			
Mar. 1992	1	29 (30.67)	17 (15.33)	0.268		
	2	33 (27.33)	8 (13.67)	3.870 *	Gt= 5.556	gl= 5
	3	15 (16.00)	9 (8.00)	1.184	Gp= 0.000	gl= 1
	4	31 (32.00)	17 (16.00)	0.093	Gh= 5.556	gl= 4
	5	8 (10.00)	7 (5.00)	1.140		
		116 (116.00)	58 (58.00)			
Jul. 1992	1	31 (29.33)	13 (14.67)	0.291		
	2	24 (24.00)	12 (12.00)	0.000	Gt= 0.766	gl= 4
	3	20 (20.00)	10 (10.00)	0.000	Gp= 0.412	gl= 1
	4	28 (26.00)	11 (13.00)	0.475	Gh= 0.354	gl= 3
		103 (99.33)	46 (49.67)			
Oct. 1992	1	8 (7.33)	3 (3.67)	0.190		
	2	13 (12.00)	5 (6.00)	0.258	Gt= 0.634	gl= 4
	3	9 (8.67)	4 (4.33)	0.038	Gp= 0.588	gl= 1
	4	10 (9.33)	4 (4.67)	0.148	Gh= 0.046	gl= 3
		40 (37.33)	16 (18.67)		Gp= 0.588	gl= 1
Abr. 1993	1	41 (44.67)	26 (22.33)	0.883	Gt= 1.199	gl= 3
	2	23 (23.33)	12 (11.67)	0.014	Gp= 0.068	gl= 1
	3	57 (54.67)	25 (27.33)	0.302	Gh= 1.131	gl= 2
		121 (122.67)	63 (61.33)			

Tabla 3.2 -- Test de G de bondad de ajuste repetidos realizados en cada muestreo M1 entre las abundancias de *A. azarae* en los laterales y centros de cada borde. Gt (total): indica el ajuste a la proporción esperada 2:1 (laterales - centros). Gp (promedio): indica la diferencia, en conjunto, entre estos dos sectores. Gh (heterogeneidad): indica las diferencias entre los diferentes bordes. Entre paréntesis figuran las frecuencias esperadas de acuerdo a la proporción señalada. * $P \leq 0.05$.

MUESTRO M1	MACHOS			HEMBRAS		
	Lmáx	N	Varianza	Lmáx	N	Varianza
Jun. 1991	18.148	27	271.426	18.409	22	165.200
Oct. 1991	49.545	11	1087.285	36.765	17	749.829
Mar. 1992	44.333	15	1213.826	26.458	24	538.008
Jul. 1992	21.818	22	284.631	27.800	25	206.411
Oct. 1992	59.286	14	1361.020	38.889	9	967.334
Abr. 1993	22.273	22	137.452	20.238	21	441.210
	F= 9.837 P= 0.00001			F= 2.589 P= 0.0295		

Tabla 3.3 - Largos máximos medios en metros "Lmáx" (estimadores de áreas de acción) y sus varianzas para machos y hembras de *A. azarae* de los laterales en los distintos muestreos M1. Análisis de la varianza de un factor con la transformación BOX-COX con Lambda= 0.14114 y 0.27227 para machos y hembras respectivamente.

	MACHOS		HEMBRAS
	Inte. Conf.		Int. Conf.
Jun. 1991	*	Jun. 1991	*
Jul. 1992	*	Abr. 1993	*
Abr. 1993	* *	Mar. 1992	* *
Mar. 1992	* *	Jul. 1992	* *
Oct. 1991	*	Oct. 1992	* *
Oct. 1992	*	Oct. 1991	*

Tabla 3.4 - Contrastes realizados por intervalos de confianza entre los largos máximos (estimadores de área de acción) de machos (nivel de confianza 95 %) y hembras (nivel de confianza 90 %) de *A. azarae* en los diferentes muestreos M1 en los laterales. Los asteriscos representan grupos en los cuales no se hallaron diferencias significativas.

MUESTRO M1	MACHOS			HEMBRAS		
	Lmáx	N	Varianza	Lmáx	N	Varianza
Jul. 1992	28.077	13	718.934	38.333	6	1536.640
Oct. 1992	62.000	10	978.876	41.000	5	717.490
Abr. 1993	12.500	8	49.999	19.091	11	104.081
	F= 10.595 P= 0.0004			F= 0.875 P= 0.4328		

Tabla 3.5- Largos máximos medios en metros "Lmáx" (estimadores de área de acción) y sus varianzas para machos y hembras de *A. azarae* de los testigos en los distintos muestreos M1. Análisis de la varianza de un factor con la transformación BOX-COX con Lambda= 0.07381 y 0.01578 para machos y hembras respectivamente.

MACHOS	
Inte. Conf.	
Abr. 1993	*
Jul. 1992	*
Oct. 1992	*

Tabla 3.6 - Contrastes realizados por intervalos de confianza entre los largos máximos (estimadores de área de acción) de machos (nivel de confianza 95 %) de *A. azarae* en los testigos. Los asteriscos representan grupos en los cuales no se hallaron diferencias significativas.

	LATERALES		TESTIGOS	
	MACHOS	HEMRAS	MACHOS	HEMRAS
Jun. 1991	35 m	31 m		
Oct. 1991	83 m	64 m		
Mar. 1992	79 m	50 m		
Jul. 1992	39 m	42 m	55 m	77 m
Oct. 1992	96 m	70 m	93 m	68 m
Abr. 1993	34 m	41 m	20 m	29 m

Tabla 3.7 - Distancias límites (dlím) calculadas en cada muestreo M1 para machos y hembras de *A. azarae* como el promedio de las áreas de acción de todos los individuos capturados tres o más veces más un desvío estandar.

	Línea	Laterales	Centros	G			
Jul. 1991	1	26 (20.00)	4 (10.00)	6.313 **			
	2	34 (27.33)	7 (13.67)	5.479 **	Gt= 23.947 ***	gl= 5	
	3	39 (32.67)	10 (16.33)	4.006 *	Gp= 23.143 ***	gl= 1	
	4	31 (25.33)	7 (12.67)	4.217 *	Gh= 0.804	gl= 4	
	5	36 (30.00)	9 (15.00)	3.932 *			
		166 (135.33)	37 (67.67)				
Nov. 1991	1	1 (0.67)	0 (0.33)				
	2	3 (2.00)	0 (1.00)				
	3	3 (2.00)	0 (1.00)				
		7 (4.67)	0 (2.33)				
Abr. 1992	1	25 (20.00)	5 (10.00)	4.226 *			
	2	13 (12.00)	5 (6.00)	0.258	Gt= 7.334	gl= 5	
	3	9 (8.00)	3 (4.00)	0.394	Gp= 2.249	gl= 1	
	4	23 (25.33)	15 (12.67)	0.626	Gh= 5.085	gl= 4	
	5	19 (16.00)	5 (8.00)	1.830			
		89 (81.33)	33 (40.67)				
Ago. 1992	1	13 (12.00)	5 (6.00)	0.258			
	2	13 (11.33)	4 (5.67)	0.784	Gt= 5.299	gl= 4	
	3	13 (13.33)	7 (6.67)	0.024	Gp= 2.007	gl= 1	
	4	11 (8.00)	1 (4.00)	4.233 *	Gh= 3.292	gl= 3	
		50 (44.66)	17 (22.34)				
Nov. 1992	1	12 (12.00)	6 (6.00)	0.000			
	2	16 (12.67)	3 (6.33)	2.987	Gt= 7.798	gl= 3	
	3	5 (3.33)	0 (1.67)		Gp= 4.802 *	gl= 1	
	4	11 (8.67)	2 (4.33)	4.811	Gh= 2.996	gl= 2	
		44 (36.67)	11 (18.33)		Gp= 4.802	gl= 1	
May. 1993	1	16 (14.00)	5 (7.00)	0.908	Gt= 7.090	gl= 3	
	2	18 (17.33)	8 (8.67)	0.079	Gp= 4.826 *	gl= 1	
	3	29 (22.67)	5 (11.33)	6.103 **	Gh= 2.264	gl= 2	
		63 (54.00)	18 (27.00)				

Tabla 3.8 - Test de G de bondad de ajuste repetidos realizados en cada muestreo M2 entre las abundancias de *A. azarae* en los laterales y centros de cada borde. Gt (total): indica el ajuste a la proporción esperada 2:1 (laterales - centros). Gp (promedio): indica la diferencia, en conjunto, entre estos dos sectores. Gh (heterogeneidad): indica las diferencias entre los diferentes bordes. Entre paréntesis figuran las frecuencias esperadas de acuerdo a la proporción señalada. En el muestreo de noviembre de 1992 se consideró en conjunto a los bordes 3 y 4 por los bajos números de capturas en los centros. * $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.025$; *** $P \leq 0.001$.

Muestreos M2	N	% de dispersores colonizadores no rotulados	% de recapturas de los laterales	
			Dis.Col.Rot.	No Dis. Col.
Jul. 1991	37	75.68	18.92	5.40
Nov. 1991	0	-----	-----	-----
Abr. 1992	33	90.91	9.09	0.00
Ago. 1992	17	58.82	35.30	5.88
Nov. 1992	11	45.46	18.18	36.36
May. 1993	18	88.89	11.11	0.00

Tabla 3.9 - Número de ejemplares de *A. azarae* capturados en los centros en los muestreos M2, distinguiendo entre ellos a los dispersores colonizadores no rotulados, dispersores colonizadores rotulados (Dis.Col.Rot.) y ejemplares recapturados en los centros pero que no cambiaron de área de acción o no superaron los d_{lim} correspondientes (No Dis. Col.).

Muestreos M2	% Recapt.	% Res.	% D.L.	% D.C.
Jul. 1991	48.92 (186)	84.62 (91)	7.69 (91)	7.69 (91)
Nov. 1991	27.27 (22)	83.33 (6)	16.67 (6)	0.00 (6)
Abr. 1992	37.36 (91)	79.41 (34)	11.76 (34)	8.83 (34)
Ago. 1992	40.00 (95)	71.05 (38)	13.16 (38)	15.79 (38)
Nov. 1992	76.67 (30)	82.60 (23)	8.70 (23)	8.70 (23)
May. 1993	41.76 (91)	84.21 (38)	10.53 (38)	5.26 (38)

Tabla 3.10 - Porcentaje de ejemplares de *A. azarae* recapturados en muestreos M2 de los muestreos M1 (descontando en estos últimos la mortalidad producida en trampas) tanto en los laterales como en los centros y su caracterización en residentes (Res.) dispersores en mismo lateral (D.L.) y dispersores colonizadores rotulados (D.C.). Entre paréntesis figuran los tamaños de muestra.

Muestreo M2	N	% de ejemplares "nuevos"	% de ejemplares rotulados
Jul. 1991	166	49.40	50.60
Nov. 1991	7	14.29	85.71
Abr. 1992	89	65.17	34.83
Ago. 1992	50	36.00	64.00
Nov. 1992	44	52.27	47.73
May. 1993	63	42.86	57.14

Tabla 3.11 - Número total de ejemplares de **A. azarae** capturados en los muestreos M2 en los laterales distinguiendo a ejemplares capturados por primera vez (% de ejemplares "nuevos") de los recapturados (% de ejemplares rotulados).

	Abun. Prom Laterales	TC	Inmigran. Totales	Inmigrant. Rotulados	TR	% Min. Per. Dis
Jul. 1991	13.0	-0.257	4	2	0.308	9.52 (21)
	17.0	-0.055	7	0	0.412	0.00 (22)
	19.5	-0.071	8	3	0.410	14.29 (21)
	15.5	-0.162	7	2	0.452	11.76 (17)
	18.0	0.000	9	0	0.500	0.00 (23)
Nov. 1991	0.5	-0.750	0	0	0.000	0.00 (3)
	1.5	-0.786	0	0	0.000	0.00 (11)
	1.5	-0.250	0	0	0.000	0.00 (2)
Abr. 1992	12.5	0.000	5	1	0.400	5.56 (18)
	6.5	-0.435	5	1	0.769	6.25 (16)
	4.5	-0.250	3	1	0.667	12.50 (8)
	11.5	0.000	15	0	1.304	0.00 (13)
	9.5	1.375	5	0	0.526	0.00 (5)
Ago. 1992	6.5	-0.552	4	2	0.615	9.52 (21)
	6.5	-0.381	4	2	0.615	15.38 (13)
	6.5	-0.316	7	1	1.077	7.69 (13)
	5.5	-0.577	1	1	0.182	5.88 (17)
Nov. 1992	6.0	0.500	5	1	0.833	25.00 (4)
	8.0	0.455	1	0	0.125	0.00 (3)
	2.5	0.250	0	0	0.000	0.00 (2)
	5.5	0.571	1	1	0.182	100.00 (1)
May. 1993	8.0	-0.448	5	1	0.625	5.00 (20)
	9.0	-0.100	8	1	0.889	11.11 (9)
	14.0	-0.310	5	0	0.357	0.00 (26)

Tabla 3.12 - Abundancia media de *A. azarae* en los laterales en los muestreos M2, número de inmigrantes rotulados y totales (rotulados + no rotulados) capturados en los centros en los mismos muestreos. Tasa de cambio poblacional (TC) calculada en los laterales de los muestreos M1 a los M2 como (abundancia M2 - abundancia M1) / abundancia M1 (aproximadamente entre 15 y 20 días descontando en los muestreos M1 la mortalidad producida en trampas). Tasa de recuperación (TR): número de inmigrantes totales / abundancia promedio en los laterales. Porcentaje mínimo de pérdidas por dispersión (% Min. Per. Dis): inmigrantes rotulados / número de pérdidas en los laterales de los muestreos M1 a M2. El número de ejemplares perdidos figura entre paréntesis.

Laterales		Inmigra. Totales	Inmigra. Rotulados	TR	% Min. Per. Dis.
Abundancia M2	Tau	0.6686	0.1781	0.2019	-0.0081
	N	(24)	(24)	(24)	(24)
	P	0.0000	0.2835	0.1775	0.9587
TC M1 a M2	Tau	0.2363	-0.1500	0.0667	0.0520
	N	(24)	(24)	(24)	(24)
	P	0.1239	0.3639	0.6537	0.7367

Tabla 3.13 - Coeficientes Tau de correlación de Kendall entre las medidas de dispersión de *A. azarae* y las medidas de los laterales: abundancia de roedores en los muestros M2 y tasas de cambio poblacional (TC) de los muestreos M1 a los M2 (entre 15 y 20 días aproximadamente). % Min. Per. Dis.: porcentaje mínimo de perdidas por dispersión. TR: tasa de recuperación.

MUESTREO M2	% Recapt.	% Res.	% D.T.
Ago. 1992	43.59 (39)	74.47 (17)	23.53 (17)
Nov. 1992	70.37 (27)	100.00 (19)	0.00 (19)
May. 1993	31.58 (38)	75.00 (12)	25.00 (12)

Tabla 3.14 - Porcentaje de ejemplares de *A. azarae* recapturados en los muestreos M2 de los muestreos M1 (descontando en estos últimos la mortalidad producida en trampas) en los testigos y su caracterización en residentes (Res.) y dispersores en el mismo testigo (D.T.) para las diferentes campañas. Entre paréntesis figuran los tamaños de muestra.

Muestreo M2	N Test.	% de ejemplares "nuevos"	% de ejemplares rotulados
Ago. 1992	29	41.38	58.62
Nov. 1992	30	36.67	63.33
May. 1993	27	55.56	44.44

Tabla 3.15 - Número total de ejemplares de **A. azarae** capturados en los muestreos M2 en los testigos, distinguiendo a ejemplares capturados por primera vez (% de ejemplares "nuevos") de los recapturados (% de ejemplares rotulados).

	Línea	Laterales	Centros	G		
Ago. 1991	1	14 (14.00)	7 (7.00)	0.000		
	2	18 (18.00)	9 (9.00)	0.000	Gt= 1.480	gl= 5
	3	30 (28.67)	13 (14.33)	0.188	Gp= 0.681	gl= 1
	4	14 (12.00)	4 (6.00)	1.072	Gh= 0.799	gl= 4
	5	26 (24.67)	11 (12.33)	0.219		
		102 (97.34)	44 (48.66)			
Dic. 1991	2	6 (5.33)	2 (2.67)	0.265	Gt= 0.303	gl= 2
	3	9 (8.67)	4 (4.33)	0.038	Gp= 0.220	gl= 1
		15 (14.00)	6 (7.00)		Gh= 0.083	gl= 1
May. 1992	1	28 (26.67)	12 (13.33)	0.203		
	2	16 (14.67)	6 (7.33)	0.374	Gt= 4.218	gl= 5
	3	18 (22.67)	16 (11.33)	2.740	Cp= 0.112	gl= 1
	4	42 (44.67)	25 (22.33)	0.470	Gh= 4.106	gl= 4
	5	41 (38.67)	17 (19.33)	0.431		
		145 (147.35)	76 (73.65)			
Sep. 1992	1	15 (12.67)	4 (6.33)	1.392		
	2	12 (11.33)	5 (5.67)	0.121	Gt= 2.397	gl= 4
	3	10 (8.67)	3 (4.33)	0.653	Gp= 1.478	gl= 1
	4	1 (1.33)	1 (0.67)	0.231	Gh= 0.919	gl= 3
		38 (34.00)	13 (17.00)			
Dic. 1992	1	20 (18.00)	7 (9.00)	0.696		
	2	9 (8.00)	3 (4.00)	0.394	Gt= 2.780	gl= 4
	3	5 (4.00)	1 (2.00)	0.845	Gp= 2.342	gl= 1
	4	5 (4.00)	1 (2.00)	0.845	Gh= 0.438	gl= 3
		39 (34.00)	12 (17.00)			
Jun. 1993	1	14 (13.33)	6 (6.67)	0.103	Gt= 6.775	gl= 3
	2	17 (17.33)	9 (8.67)	0.019	Gp= 2.372	gl= 1
	3	23 (17.33)	3 (8.67)	6.653 ***	Gh= 4.403	gl= 2
		54 (47.99)	18 (24.01)			

Tabla 3.16 -- Test de G de bondad de ajuste repetidos realizados en cada muestreo M3 entre las abundancias de *A. azarae* en los laterales y centros de cada borde. Gt (total): indica el ajuste a la proporción esperada 2:1 (laterales - centros). Gp (promedio): indica la diferencia, en conjunto, entre estos dos sectores. Gh (heterogeneidad): indica las diferencias entre los diferentes bordes. Entre paréntesis figuran las frecuencias esperadas de acuerdo a la proporción señalada. *** $P \leq 0.001$.

Muestreos M3	N	% de ejemplares sin marcas	% de ejemplares recapturados	
			del centro	de los later.
Ago. 1991	44	63.64	27.27	9.09
Dic. 1991	6	100.00	0.00	0.00
May. 1992	76	84.21	14.47	1.32
Sep. 1992	13	38.46	46.16	15.38
Dic. 1992	12	91.67	8.33	0.00
Jun. 1993	18	27.78	66.67	5.55

Tabla 3.17 - Porcentaje de ejemplares de *A. azarae* capturados en los centros en los diferentes muestreos M3 distinguiendo recapturas de los mismos centros, recapturas de los laterales y ejemplares sin marcas.

MUESTREO M3	% Recapt.	% Res.	% D.L.	% D.C.
Ago. 1991	30.77 (156)	81.25 (48)	10.42 (48)	8.33 (48)
Dic. 1991	14.29 (7)	100.00 (1)	0.00 (1)	0.00 (1)
May. 1992	34.72 (72)	88.00 (25)	8.00 (25)	4.00 (25)
Sep. 1992	36.73 (49)	88.89 (18)	0.00 (18)	11.11 (18)
Dic. 1992	18.52 (27)	80.00 (5)	20.00 (5)	0.00 (5)
Jun. 1993	64.52 (62)	95.00 (40)	2.50 (40)	2.50 (40)

Tabla 3.18 - Porcentaje de ejemplares de *A. azarae* recapturados en los muestreos M3 de los muestreos M2 y M1 (descontando en M2 la mortalidad producida en trampas), tanto en los laterales como en los centros y su caracterización en residentes (Res.) dispersores en el mismo lateral (D.L.) y dispersores colonizadores rotulados (D.C.). Entre paréntesis figuran los tamaños de muestra.

MUESTREO M3	% Recapt.	% Res.	% D.M.C
Ago. 1991	36.36 (33)	83.33 (12)	16.67 (12)
Dic. 1991	0.00 (0)	0.00 (0)	0.00 (0)
May. 1992	42.31 (26)	90.91 (11)	9.09 (11)
Sep. 1992	47.06 (17)	66.67 (6)	33.33 (6)
Dic. 1992	9.09 (11)	100.00 (1)	0.00 (1)
Jun. 1993	70.59 (17)	100.00 (12)	0.00 (12)

Tabla 3.19 - Porcentaje de ejemplares de *A. azarae* recapturados en los muestreos M3 en los centros provenientes de los mismos de los muestreos M2 (descontando la mortalidad producida en trampas) y su caracterización en residentes (Res.) y dispersores en el mismo centro (D.M.C). Entre paréntesis figuran los tamaños de muestra.

MUESTREO M3	LATERALES	CENTROS	
Ago. 1991	0.314 (153)	0.364 (33)	$X^2 = 0.307$
Dic. 1991	0.143 (7)	0.000 (0)	-----
May. 1992	0.352 (71)	0.423 (26)	$X^2 = 0.410$
Sep. 1992	0.383 (47)	0.353 (17)	$X^2 = 0.048$
Dic. 1992	0.185 (27)	0.091 (11)	$P = 0.650$
Jun. 1993	0.727 (55)	0.706 (17)	$P = 1.000$

Tabla 3.20 - Proporción de ejemplares capturados en los muestreos M3 en los laterales y centros recapturados de los muestreos M2. Las comparaciones estadísticas entre ambos sectores de los bordes se realizaron con el test de X^2 con tablas de contingencia de 2 x 2 y en caso hallar frecuencias esperadas menores que 5 se utilizó el test exacto de Fisher. Entre paréntesis figura el total de ejemplares rotulados en los muestreos M2.

Muestreo M3	N	% de ejemplares "nuevos"	% de ejemplares rotulados
Ago. 1991	102	52.94	47.06
Dic. 1991	15	93.33	6.67
May. 1992	145	82.76	17.24
Sep. 1992	38	52.63	47.37
Dic. 1992	39	87.18	12.82
Jun. 1993	54	25.93	74.07

Tabla 3.21 - Número total de ejemplares de *A. azarae* capturados en los muestreos M3 en los laterales distinguiendo a ejemplares capturados primera vez (% de ejemplares "nuevos") de los recapturados (% de ejemplares rotulados).

MUESTREO M3	% Recapt.	% Res.	% D.T.
Sep. 1992	25.00 (28)	85.71 (7)	14.29 (7)
Dic. 1992	28.57 (14)	75.00 (4)	25.00 (4)
Jun. 1993	50.00 (22)	81.82 (11)	18.18 (11)

Tabla 3.22 - Porcentaje de ejemplares de *A. azarae* recapturados en los muestreos M3 de los muestreos M2 y M1 (descontando en M2 la mortalidad producida en trampas) en los testigos y su caracterización en residentes (Res.) y dispersores en el mismo testigo (D.T.). Entre paréntesis figuran los tamaños de muestra.

Muestreo M3	N Test.	% de ejemplares "nuevos"	% de ejemplares rotulados
Sep. 1992	12	41.67	58.33
Dic. 1992	18	77.78	22.22
Jun. 1993	19	42.11	57.89

Tabla 3.23 - Número total de ejemplares de *A. azarae* capturados en los muestreos M3 en los testigos, distinguiendo a ejemplares capturados por primera vez (% de ejemplares "nuevos") de los recapturados (% de ejemplares rotulados).

MUESTREO	Campaña	Sexo	Res.	Dirección
Jul. 1991 (M2)	1	m	L	65 m al centro
Jul. 1991 (M2)	1	h	L	20 m al centro
Ago. 1991 (M3)	1	h	L	40 m al centro
Ago. 1992 (M2)	4	m	L	220 m al centro
Ago. 1992 (M2)	4	m	L	35 m al centro
Dic. 1992 (M3)	5	h	C	20 m al lateral
Jun. 1993 (M3)	6	m	C	25 m al lateral
Jun. 1993 (M3)	6	m	L	80 m al centro
Jun. 1993 (M3)	6	h	L	75 m al centro

Tabla 3.24 - Desplazamientos de ejemplares de *A. azarae* de ida y vuelta entre Laterales y centros en los distintos muestreos y campañas. L: laterales, C: centros indican el sector del borde en el cual el individuo es residente señalando la dirección del desplazamiento y la distancia recorrida.

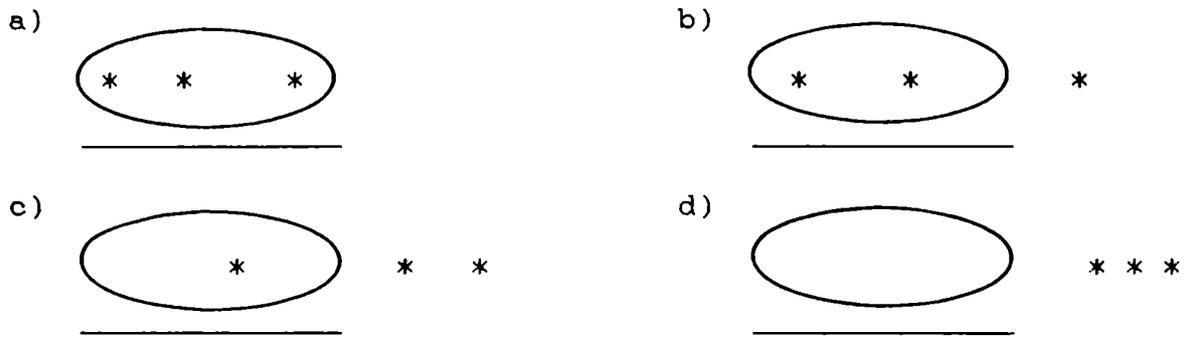


Fig.3.1- Areas de acción ($L_{máx}$) representadas con líneas horizontales y esquematizadas con elipses, para un muestreo hipotético. Los asteriscos representan recapturas de ejemplares en un muestreo posterior a la determinación del área de acción. En los casos a, b y c se considera a los ejemplares residentes, en el caso d dispersores.

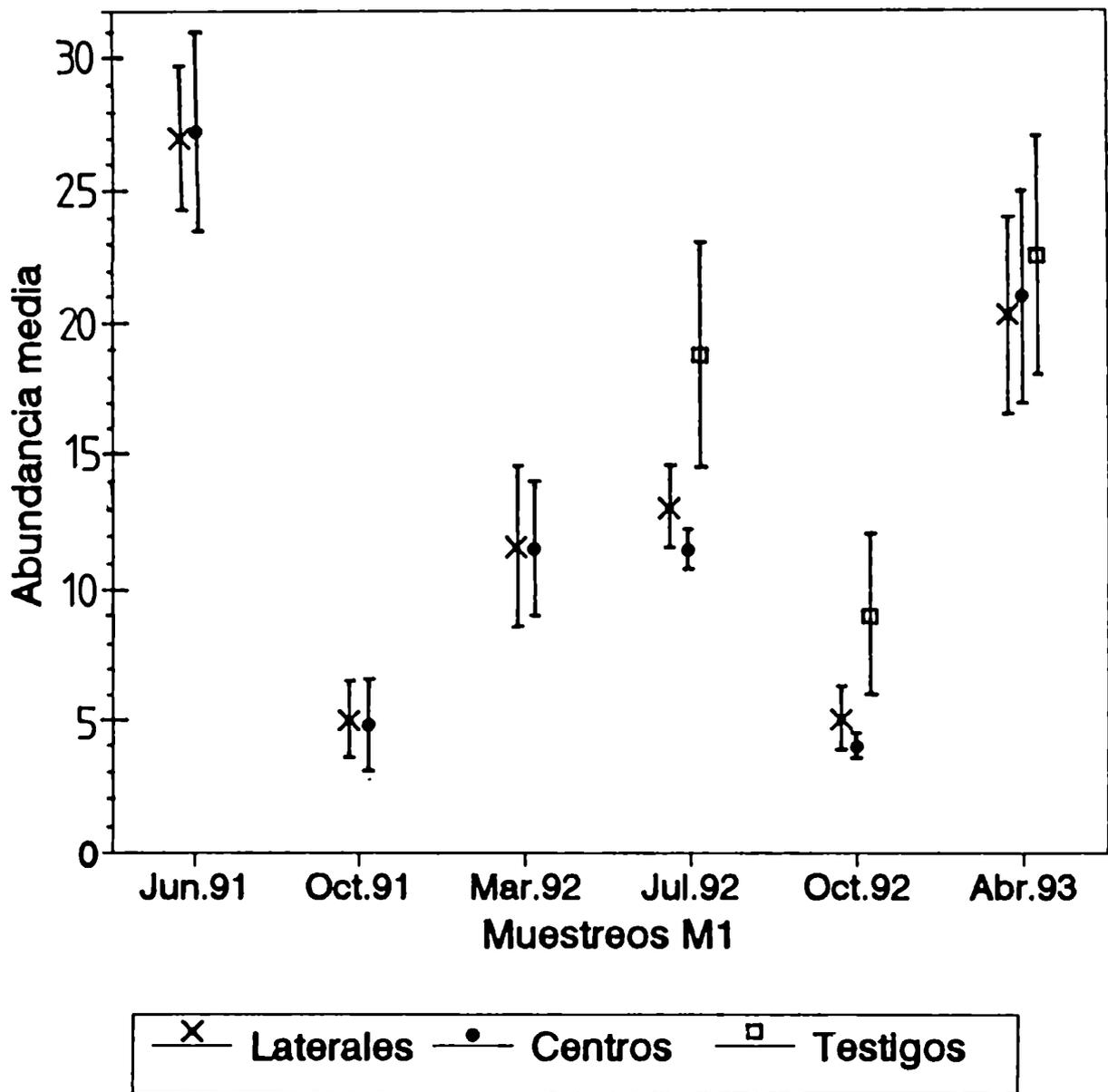


Fig. 3.2 - Abundancia media de ejemplares de *A. azarae* en los Laterales, Centros y Testigos en los muestreos M1.

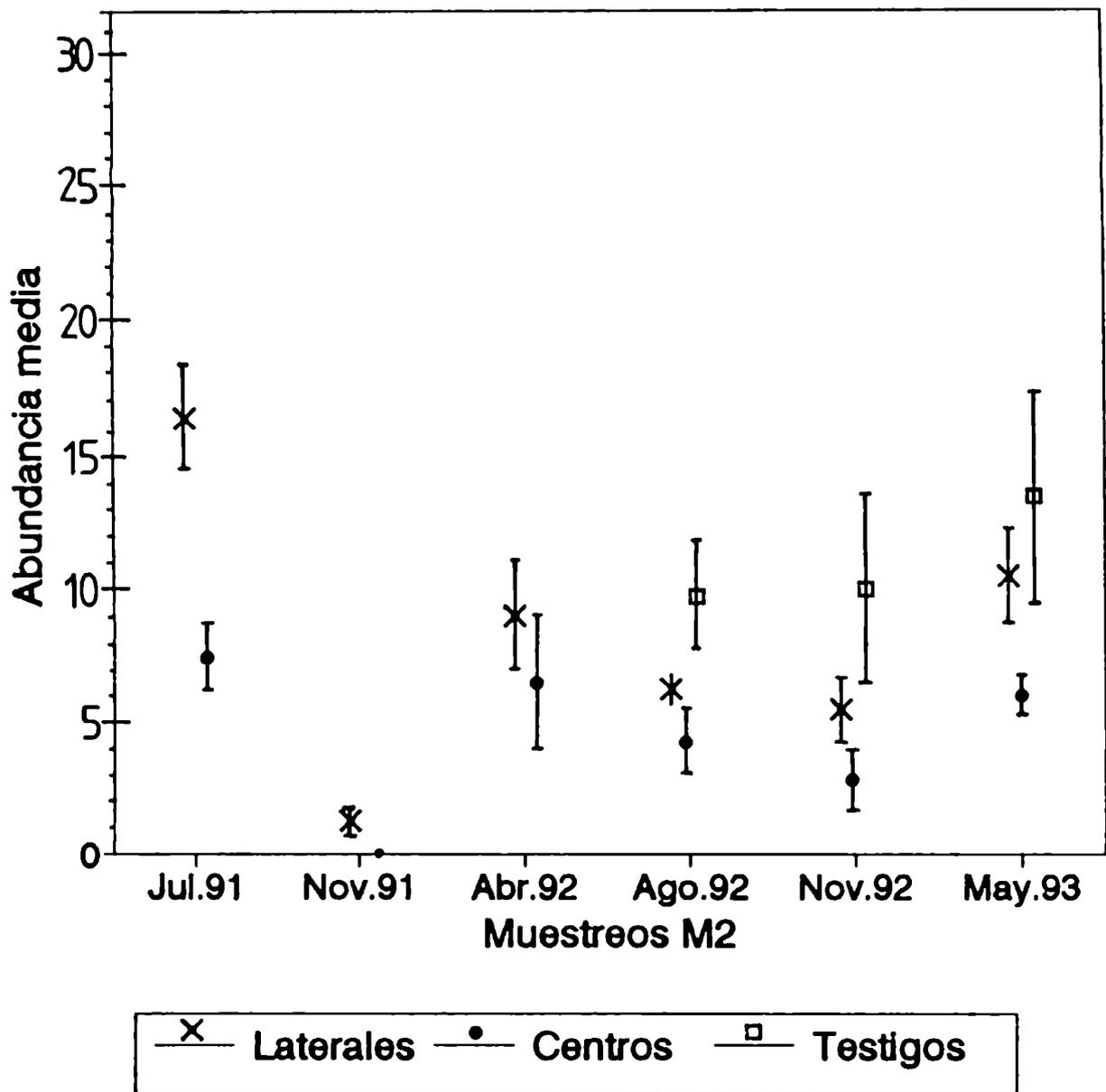


Fig. 3.3 - Abundancia media de ejemplares de *Akodon azarae* en los Laterales, Centros y Testigos en los muestreros M2.

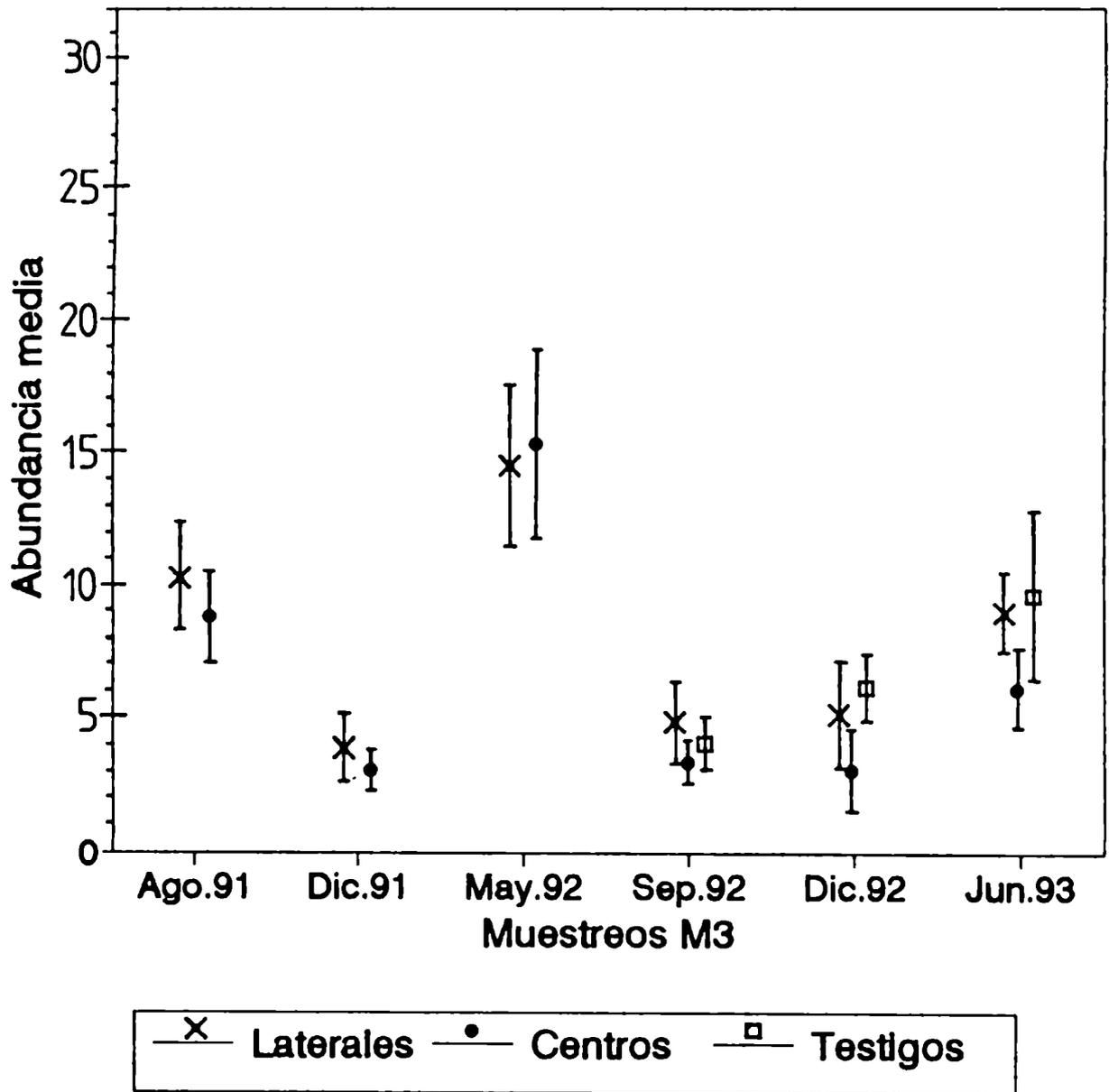


Fig.3.4 - Abundancia media de ejemplares de *Akodon azarae* en los Laterales, Centros y Testigos en los muestreos M3.

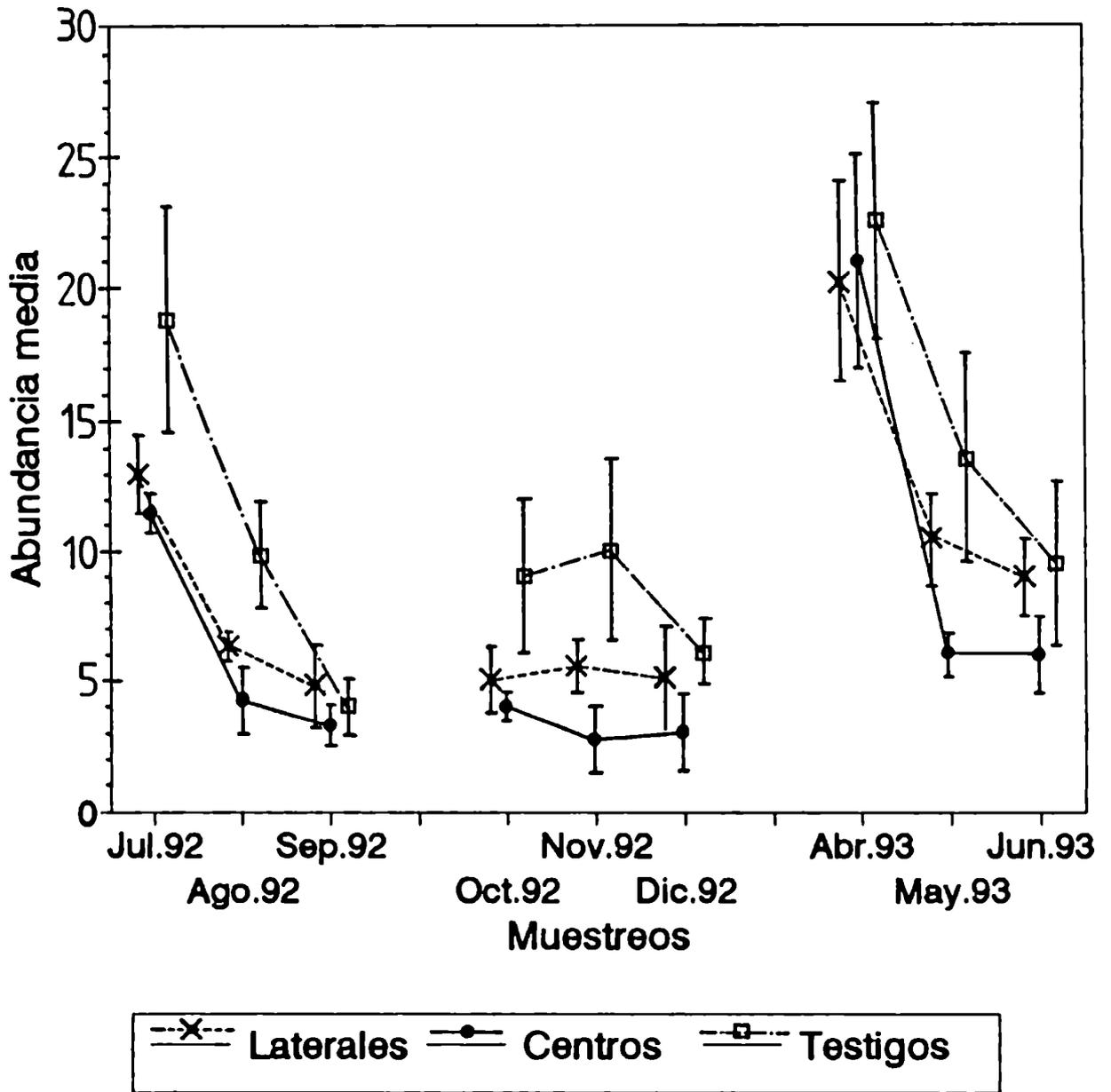


Fig 3.5 - Abundancia media de ejemplares de *Akodon azarae* en los Laterales, Centros y Testigos en los muestreos M1, M2 y M3 de las Campañas 4, 5 y 6 respectivamente.

3.5 - EXPERIENCIA DE MARCADO DE HECES CON PIGMENTOS FLUORESCENTES

3.5.1 - Objetivo y Descripción del diseño de la experiencia

En todas las campañas se observó que los colonizadores de los centros en los muestreos M2 fueron en su mayoría individuos no rotulados (ver Tabla 3.11), es decir se trató de roedores que no fueron capturados y rotulados en los muestreos M1 en los laterales adyacentes. Con el objeto de detectar la procedencia de los ejemplares no rotulados que colonizan los centros, se realizó una experiencia que incluyó además del muestreo de roedores por trapeo el uso de alimento marcado con pigmentos fluorescentes que colorean las heces de estos animales.

La tinción de la orina o de las heces en animales es una técnica utilizada desde hace muchas décadas en especial para determinar las áreas de acción de los individuos (Davis et al., 1948; Brown, 1961; Brown and Conaway, 1961; New, 1958; Frantz, 1972; Evans & Griffith, 1973). El marcado de heces con pigmentos fluorescentes constituye una metodología alternativa para el estudio de los desplazamientos de los roedores y aporta información que escapa al sistema de captura, marcado y recaptura de estos animales.

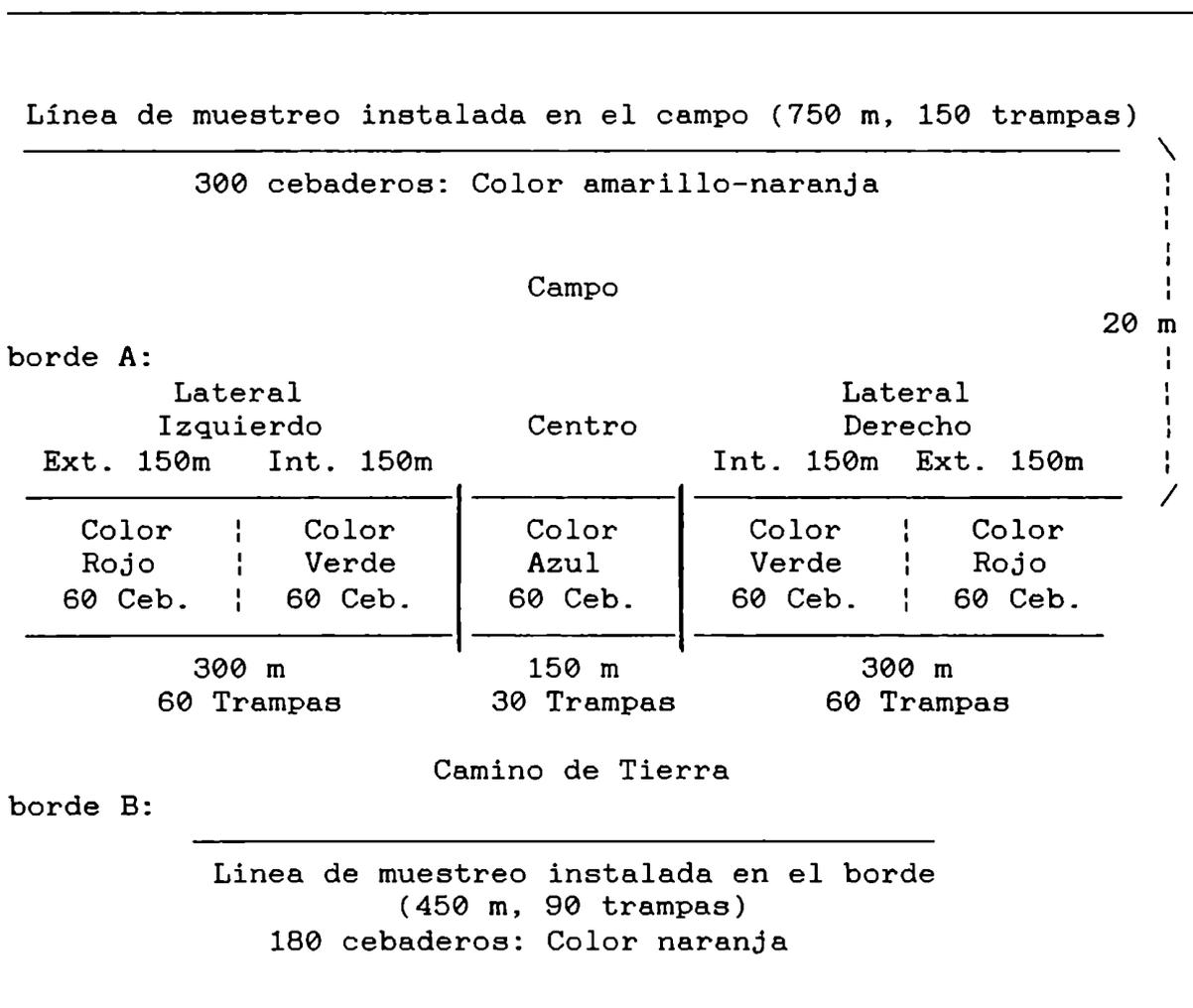
La experiencia se realizó entre los meses de julio y agosto de 1993. Se trabajó sobre un borde de 750 m de longitud (borde A) dividido para el análisis en una zona central de 150 m (CENTRO) y dos laterales adyacentes (a la izquierda y a la derecha del centro) de 300 m de longitud cada uno (LATERALES). A lo largo de los 750 m se instaló una línea de muestreo de 150 trampas distanciadas 5 m una de la otra.

En el campo adyacente, el cual estaba sembrado con soja, se instaló una línea de trampas paralela a la del borde a una distancia de 20 m de este, de la misma longitud y con igual número y disposición de trampas.

En el borde de enfrente al "A", al otro lado del camino de tierra, se instaló una línea de trampas de 450 m de longitud centrada respecto de la líneas de 750 m, con 90 trampas distanciadas 5 m una de la otra (borde B).

Tanto en las líneas de borde como en la de campo se colocaron cebaderos con alimento coloreado con pigmentos fluorescentes de diferentes colores. Los cebaderos se ubicaron coincidiendo con las estaciones de trapeo de roedores y entre estaciones es decir que estuvieron distanciados 2.5 m uno de otro.

La distribución del alimento coloreado y de las líneas de muestreo puede observarse en el siguiente esquema:



El alimento consistió de una masa de aproximadamente 20 g de: avena, grasa, pasta de maní y pigmento fluorescente acompañada en el cebadero con un poco de harina de maíz coloreada

con el mismo pigmento. Los cebaderos fueron armados con dos bandejas de plástico superpuestas de 10 cm de ancho y largo y 5 cm de profundidad, dejando una boca de entrada para los roedores. Los mismos fueron anclados en la tierra.

En el borde "A" se siguieron los siguientes pasos:

1) Remoción de roedores en el área central del borde y captura, marcado y recaptura intensiva de roedores en los laterales adyacentes. Muestreo M1.

En esta etapa se realizó un muestreo de 5 días de duración interrumpido a partir del tercer día con tres días de descanso para evitar muertes de roedores por exceso de permanencia en trampas. En este muestreo se removió a todos los ejemplares capturados en el centro, previa semiclausura de este sector del borde con la colocación de chapas ubicadas transversalmente y haber desmalezado una franja de 1.5 m alrededor de las mismas, mientras que en los laterales se realizaron muestreos de captura marcado y recaptura de roedores.

2) Muestreos de roedores en el centro.

Finalizado el muestreo M1 se levantaron las semiclausuras para permitir la libre invasión de los roedores al centro y a los 3, 7 y 12 días se realizaron sendos muestreos de un día de duración para observar los pasos secuenciales de su colonización, Tabla 3.25.

3) Detección y caracterización de los desplazamientos hacia el centro a los 16 días de finalizada la remoción. Muestreo M2.

A los 16 días de finalizada la remoción y haber levantado las semiclausuras, se realizó un muestreo de captura, marcado y recaptura de tres días consecutivos de duración a lo largo de los 750 m del borde.

En la línea del campo y en el borde "B" se realizaron siempre muestreos de captura marcado y recaptura de roedores en forma simultánea y de igual duración a los desarrollados en los

pasos 1 y 3 en el borde A.

En cada muestreo se registró para cada animal su estación de captura, especie, sexo, peso, longitud y estado reproductivo (ver Capítulo II). Cada animal fue individualizado mediante cortes en las últimas falanges. Las trampas fueron provistas con algodón y envueltas en bolsas de papel y nylon, para proteger a los animales de las bajas temperaturas, las mimas fueron cebadas con una mezcla de grasa, avena y pasta de maní. Cada vez que un animal fue capturado se revisó en la trampa la presencia de heces coloreadas.

Coincidiendo con los 3 muestreos de roedores realizados en el centro del borde A en el paso 2, se revisaron, limpiaron y completaron todos los cebaderos, los cuales fueron instalados luego de los tres días de receso del muestreo M1. Se registró en cada cebadero la presencia de heces de un color diferente al color original del alimento colocado en el mismo, lo que fue usado como evidencia indirecta de los desplazamientos de los individuos. Se consideró a dichos desplazamientos como dispersivos cuando la distancia desde el cebadero donde se encontraron las heces de distinto color al cebadero más cercano con alimento del mismo color al de tales heces superó el mayor de los d_{lim} calculado para la época.

Las heces coloreadas fueron identificadas a simple vista y con el uso de tubos fluorescentes UV en la oscuridad.

En resumen esta experiencia respetó el diseño de la experiencia original (ver Capítulo II) salvo por las siguientes modificaciones: a) los laterales fueron del doble de longitud, b) se muestreó en el campo, c) se muestreó en el borde al otro lado del camino, d) se utilizaron cebaderos con alimento coloreado, e) se realizaron en el centro 3 muestreos de roedores entre los muestreos M1 y M2 y f) no se realizó el muestreo M3.

El cronograma completo de la misma puede observarse en la Tabla 3.25.

3.5.2 - Resultados

3.5.2.1 - Remoción de roedores en el centro del borde A y captura y recaptura intensiva de roedores en el resto de las líneas. Muestreo M1.

En la línea del campo solo se capturó un ejemplar de *A. azarae* que al ser liberado se dirigió hacia el borde donde fue recapturado posteriormente (izquierda del borde A). En el borde B se capturaron 7 ejemplares de esta especie.

En el borde A, al igual que lo sucedido en la experiencia original, la cantidad de ejemplares que se removió del centro no difirió de la cantidad rotulada en los laterales. Tabla 3.26.

La abundancia de roedores del centro tampoco difirió de la abundancia registrada en los 150 m de laterales adyacentes a ambos lados del mismo (Laterales internos), Tabla 3.27 y de la abundancia registrada en los 150 m de laterales distantes 150 m (Laterales externos), Tabla 3.28. Por otra parte no se observaron diferencias significativas entre la abundancia de roedores de los laterales internos y externos, Tabla 3.29.

De igual manera que en la experiencia original se estimó el área de acción por el método del Largo máximo para todos los ejemplares capturados más de tres veces y se determinaron los d_{lim} para la posterior caracterización de los desplazamientos de los individuos, Tabla 3.30.

3.5.2.2 - Muestreos de roedores en el centro de borde A, intermedios a los muestreos M1 y M2.

En ninguno de los tres muestreos se capturaron ejemplares de *A. azarae*

3.5.2.3 - Detección y caracterización de los desplazamientos de los roedores a los 16 días de haber finalizado las remociones. Muestreo M2.

En la línea de campo no se capturó ningún ejemplar de *A. azarae* y en el borde B se registraron 5 capturas 2 de las cuales fueron recapturas del muestreo M1, ambos individuos recapturados fueron caracterizados como residentes.

En el borde A se capturó en el centro una menor cantidad de ejemplares de *A. azarae* respecto de la abundancia registrada en los laterales, Tabla 3.31.

La abundancia de roedores del centro también fue menor respecto de la abundancia de roedores observada en los laterales internos y externos, Tabla 3.32 y Tabla 3.33 respectivamente. Por otra parte no se observaron diferencias significativas entre la abundancia de roedores de los laterales internos y externos, Tabla 3.34.

De los 8 ejemplares que colonizaron los centros del borde A en los muestreos M2, 2 provinieron de los 150 m externos de los laterales, verificado por sus marcas individuales y en uno de ellos además por haber hallado en su trampa de captura del centro heces de color rojo. En uno de los colonizadores del centro sin marca se halló en su trampa heces de color verde revelando que estuvo en los laterales.

En los laterales se observó de los muestreos M1 a los M2 un alto porcentaje de recaptura y al igual que en la experiencia original los ejemplares mostraron altos porcentajes de residencia Tabla 3.35.

3.5.2.4 - Revisación de los cebaderos durante la realización de los muestreos intermedios a los M1 y M2.

En la primer revisión se observó en el centro del borde A que el 65 % de los cebaderos instalados no fueron usados mientras que en el resto hubo escasa evidencia de uso con muy poco del alimento consumido hallando un número reducido de heces en los

mismos la mayoría coloreadas de azul.

En los laterales de este borde todos los cebaderos mostraron señales de uso, en ellos gran parte o la totalidad del alimento fue consumido lo que se reflejó en la mayor cantidad de heces halladas respecto de los cebaderos del centro, la mayoría de igual color al alimento colocado. En ocasiones también se observó el arrastre del alimento fuera del cebadero.

En el campo y en el borde B hubo muy pocos indicios de uso de los cebaderos, en estas zonas el alimento prácticamente no fue consumido.

En las revisiones siguientes se observó una situación similar a la descrita arriba con un incremento del consumo del alimento de los cebaderos del centro respecto de la primer revisión.

En la tres revisiones se observó en los cebaderos de las diferentes zonas consideradas del borde A, heces de distinto color al alimento colocado en las mismas. En los centros se observaron más cebaderos con heces rojas que con heces verdes lo que indica desplazamientos de ejemplares hacia los mismos de más de 150 m, Tabla 3.36. En los laterales se observaron 34 cebaderos con heces de distinto color al original del alimento pero a distancias que no pueden ser consideradas como dispersivas (Tabla 3.37), en tanto que de los 19 cebaderos con heces de otro color a distancias que si podrían considerarse dispersivas se observaron 16 con heces rojas en las zonas con alimento de color verde y 3 con heces verdes en las zonas con alimento de color rojo, Tabla 3.37.

Tanto en el centro como en los laterales se observó la presencia de heces naranjas, lo que indica desplazamientos de roedores a través del camino de tierra. En los laterales se observó además la presencia de heces de color amarillo-naranjas (alimento colocado en el campo), que no pertenecieron a *A. azarae*, las mismas fueron del género *Calomys* y su hallazgo coincidió con el comienzo de la cosecha de la soja (28 de julio).

En ninguna revisión se observaron heces con colores pertenecientes al borde A en los cebaderos instalados en el campo pero se observaron tres cebaderos en el borde B con heces de color verde.

3.5.3 - DISCUSION

En los muestreos intermedios a los M1 y M2 realizados en los centros no se capturaron ejemplares de *A. azarae* pero se observaron indicios de sus desplazamientos dispersivos. En la primer revisión de los cebaderos se registró en el centro la presencia de heces de color verde a distancias del cebadero más cercano con alimento de ese color que podríamos considerar dispersivas. En las posteriores revisiones se halló en los centros una mayor cantidad de cebaderos con heces rojas que verdes señalando que los ejemplares que se desplazaron hacia el centro recorrieron distancias superiores a 150 m. Además se obtuvieron indicios de desplazamientos de ejemplares hacia el centro cruzando el camino de tierra.

En los muestreos M2 se capturaron dos ejemplares de *A. azarae* que colonizaron los centros en cuyas trampas se hallaron heces coloreadas que indicaron que uno de ellos provino de la zona roja de los laterales, corroborado también por su marca, y el otro provino de la zona de los laterales de color verde.

Estas evidencias parecen indicar que se produce una rápida colonización por parte de ejemplares que habitan las zonas cercanas al vacío pero a medida que transcurren los días la colonización se produce por ejemplares provenientes de lugares más distantes del borde e inclusive por ejemplares que atraviesan el camino de tierra. El haber hallado que la mayoría de los desplazamientos dispersivos detectados con este método en los laterales se produjeron en dirección al centro concuerda con estas apreciaciones.

El hecho de encontrar heces rojas en los centros constituye una evidencia inequívoca que los individuos estuvieron en las zonas de los laterales con alimento de ese color pero el hallar heces de color verde no elimina la posibilidad que los animales provengan también de las zonas rojas y comieran alimento verde dado que debieron pasar por allí.

Aunque no se conoce a cuantos ejemplares corresponden las heces de otro color halladas en los cebaderos del centro, la mayor cantidad de cebaderos con heces rojas respecto de los hallados con heces verdes sugiere que la colonización del centro involucra más individuos provenientes de zonas distantes a más de

150 m del mismo que de zonas cercanas, resultado que explicaría las altas proporciones de ejemplares no marcados capturados en los centros en los muestreos M2 de la experiencia original. Esta tendencia también se observó con el sistema de trampas ya que al duplicar la longitud de los laterales se obtuvo que 2 de los 8 colonizadores del centro provinieron de las zonas rojas de los laterales, es decir distantes 150 m del centro.

El registrar un menor uso de los cebaderos del centro respecto de los cebaderos de los laterales en la primer revisión indica que la remoción fue exhaustiva por lo que la captura de ejemplares no rotulados en los centros en los muestreos M2 no se debe a ejemplares que no fueron removidos en los muestreos M1 sino a ejemplares que arribaron a ellos por dispersión.

El hecho de duplicar la longitud de los laterales no solo resultó útil en detectar que ejemplares rotulados en las zonas más externas de estos posteriormente fueron recapturados en el centro sino además para corroborar que los 150 m de laterales adyacentes a ambos lados del centro, tal como fue la longitud de los laterales en la experiencia original, mostraron abundancias de roedores semejantes tanto en los muestreos M1 como en los M2 a los 150 m de laterales distantes 150 m del centro donde debería sospecharse poca influencia del vacío producido en el centro.

En esta experiencia se observó que la abundancia de *A. azarae* en la zona central no difirió de la abundancia registrada en los laterales en los muestreos M1, mientras que a los 16 días de haber finalizado las remociones el centro no alcanzó el nivel de abundancia hallado en los laterales.

Los laterales mostraron alta abundancia de roedores tanto en M1 como M2, inclusive pudo observarse un leve incremento de la misma entre estos dos muestreos (ver Tablas 3.26 y 3.31). Esta situación es semejante a la hallada en la campaña 1 de la experiencia original, en el sentido que se observó alta abundancia de roedores en los laterales y baja recuperación de los centros. La tasa de recuperación en esta experiencia, referida a la abundancia promedio de los laterales en 150 m, es igual a 0.42 ($TR = 8/19$) que es similar a las tasas halladas en la campaña 1 (ver Tabla 3.12). Este resultado corrobora que en situaciones de alta densidad invernal cuando aún el ambiente no se ha deteriorado *A. azarae* muestra tasas bajas de dispersión

Muestreos M1 (paso 1): 13 al 15 y 20 al 21 de julio de 1993

Muestreos en el centro solamente (paso 2): 24 de julio
28 de julio
3 de agosto

Muestreo M2 (paso 3): 8 al 10 de agosto

Instalación de cebaderos: 19 de julio.

Primera revisión y relleno de cebaderos: 24 de julio
Segunda revisión y relleno de cebaderos: 28 y 29 de julio
Última revisión y relleno de cebaderos: 3 de agosto

Tabla 3.25 - Cronograma de muestreo de la experiencia de marcado de heces con pigmentos fluorescentes.

	Observado	Esperado	G
Centro	18	16.6	0.145
Laterales	65	66.4	

Tabla 3.26 - Frecuencias de capturas originales de *A. azarae* observadas en el centro y en los laterales del borde A, comparadas con las frecuencias esperadas de acuerdo a la proporción 4:1 (Laterales - centro). Muestreo M1.

	Observado	Esperado	G
Centro	18	15.67	0.508
Lat. Int.	29	31.33	

Tabla 3.27 - Frecuencias de capturas originales de *A. azarae* observadas en el centro del borde A y en los 150 m de laterales adyacentes a ambos lados del mismo comparadas con las frecuencias esperadas de acuerdo a la proporción 2:1 (Laterales - centro). Muestreo M1.

	Observado	Esperado	G
Centro	18	18	0.000
Lat. Ext.	36	36	

Tabla 3.28 - Frecuencias de capturas originales de *A. azarae* observadas en el centro del borde A y en los 150 m de laterales distantes 150 m a ambos lados del mismo comparadas con las frecuencias esperadas de acuerdo a la proporción 2:1 (Laterales - centro). Muestreo M1.

	Observado	Esperado	G
Lat. Int.	29	32.5	0.755
Lat. Ext.	36	32.5	

Tabla 3.29 - Frecuencias de capturas originales de *A. azarae* observadas en los laterales internos y externos del borde A, comparadas con las frecuencias esperadas de acuerdo a la proporción 1:1. Muestreo M1.

	$L_{\text{máx}}$	N	Varianza	$d_{\text{lím}}$
machos	14.62	13	47.75	22 m
Hembras	18.33	9	131.33	30 m

Tabla 3.30 - Promedios de $L_{\text{máx}}$ en metros (estimadores de área de acción) calculados para todos los ejemplares capturados más de tres veces en el muestreo M1. $d_{\text{lím}} = L_{\text{máx}} + 1$ desvío estándar.

	Observado	Esperado	G	
Centro	8	16.8	6.834	P ≤ 0.01
Laterales	76	67.2		

Tabla 3.31 - Frecuencias de capturas originales de *A. azarae* observadas en el centro y en los laterales del borde A, comparadas con las frecuencias esperadas de acuerdo a la proporción 4:1 (Laterales - centro). Muestreo M2.

	Observado	Esperado	G	
Centro	8	14.67	5.052	P ≤ 0.025
Lat. Int.	36	29.33		

Tabla 3.32 - Frecuencias de capturas originales de *A. azarae* observadas en el centro del borde A y en los 150 de laterales adyacentes a ambos lados del mismo comparadas con las frecuencias esperadas de acuerdo a la proporción 2:1 (Laterales - centro). Muestreo M2.

	Observado	Esperado	G	
Centro	8	16	6.761	P ≤ 0.01
Lat. Ext.	40	32		

Tabla 3.33 - Frecuencias de capturas originales de *A. azarae* observadas en el centro del borde A y en los 150 m de laterales distantes 150 m a ambos lados del mismo comparadas con las frecuencias esperadas de acuerdo a la proporción 2:1 (Laterales - centro). Muestreo M2.

	Observado	Esperado	G
Lat. Int.	36	38	0.211
Lat. Ext.	40	38	

Tabla 3.34 - Frecuencias de capturas originales de *A. azarae* observadas en los laterales internos y externos del borde A, comparadas con las frecuencias esperadas de acuerdo a la proporción 1:1. Muestreo M2.

% Recapt.	% Res.	% D.L.	% D.C.
81.54 (65)	83.02 (53)	13.21 (53)	3.77 (53)

Tabla 3.35 - Porcentaje de ejemplares de *A. azarae* recapturados en el muestreo M2 del muestreo M1 tanto en los laterales como en el centro del borde A y su caracterización en residentes (Res.) dispersores en el mismo lateral (D.L.) y dispersores colonizadores de los centros (D.C.).

Revisación	Centro (Azul)		
	Disp.	No Disp.	otros
24 de Julio	2 V		
28-29 de Julio	1 V 11 R	2 V	3 N
3 de agosto	9R	1 V	3 N

Tabla 3.36 - Número de cebaderos en el centro del borde A con heces de otro color al alimento colocado en el mismo. De acuerdo a las distancias en que se hallaron respecto del cebadero más cercano con alimento de su mismo color se distinguieron desplazamientos dispersivos (Disp.: > 30 m) de no dispersivos (No Disp.: ≤ 30 m) V: verde, R: rojo y N: naranja.

Revisación	Lateral Int. (verde)			Lateral Ext.(rojo)		
	Disp.	No Disp.	otros	Disp.	No Disp.	otros
24 de Julio	7 R	7 R	1 N		1 V	
28-29 de Julio	6 R	7 R	1 N 5 AN	3 V	5 V	
3 de agosto	3 R	5 R 4 A	8 N 1 AN		5 V	

Tabla 3.37 - Número de cebaderos en los laterales de borde A con heces de otro color al alimento colocado en el mismo. De acuerdo a las distancias en que se hallaron respecto del cebadero más cercano con alimento de su mismo color se distinguieron desplazamientos dispersivos (Disp. > 30 m) de no dispersivos (No Disp. ≤ 30 m) V: verde, R: rojo, A: azul, N: naranja y AN: amarillo-naranja.

4.1.- INTRODUCCION

En los estudios de dispersión en pequeños roedores, se dedican considerables esfuerzos para caracterizar a los dispersores. Principalmente se trata de responder si la proporción de sexos, estructuras de edades, pesos, actividad reproductiva, comportamiento y genética difieren entre residentes y dispersores. La visión generalizada es que los dispersores no son un subconjunto al azar de los residentes (Gaines et al., 1979; Gaines & McClenaghan, 1980; Lidicker, 1985 a y b). El conocimiento de las características distintivas de los dispersores brinda un elemento para conocer los mecanismos o las causas que desencadenan la dispersión.

Para roedores de ciclos multianuales en densidad existe una leve tendencia a que los machos sean el sexo más dispersivo (Myers & Krebs, 1971; Gaines et al., 1979; Krebs et al., 1976; Keith & Tamarin 1981, ver recopilaciones de Gaines & McClenaghan, 1980 y Lidicker, 1985 a). Sin embargo Tamarin (1977) observó en *Microtus pennsylvanicus* que durante el invierno se dispersaban predominantemente machos pero durante el verano sucedía lo contrario. Gaines et al. (1979) utilizando la técnica de la grilla de remoción reportaron que la proporción de sexos de los dispersores de *Microtus ochrogaster* estaba sesgada hacia los machos, pero en el mismo trabajo utilizando otras técnicas (clausuras y observando la colonización de áreas quemadas) no hallaron diferencias en la proporción de sexos entre dispersores y residentes. Johnson & Gaines (1987) tampoco hallaron en esta especie diferencias en la proporción de sexos entre estos dos tipos de individuos.

Para especies de ciclo anual Gaines & McClenaghan (1980) señalan que la proporción de sexos de los dispersores es similar a la de los residentes, sin embargo Keith & Tamarin (1981) hallaron en *Microtus townsendii* que en verano los machos se dispersaban más que las hembras y Gliwicz (1988) halló que la proporción de sexos de los dispersores de *Clethrionomys glareolus* en primavera-verano estaba sesgada hacia las hembras subadultas en tanto que en *Apodemus flavicollis*, en esta misma estación, lo estuvo hacia los machos subadultos.

Gliwicz (1992) presentó algunos ejemplos, tanto en especies de ciclos multianuales como anuales, donde el sexo más

dispersivo fue también el más territorial, pero ante la presencia de contradicciones sugiere que la proporción de sexos de los dispersores puede variar entre poblaciones, aún dentro de la misma especie, dependiendo del grado de competencia intrasexual bajo las condiciones locales, dado que el éxito reproductivo de las hembras depende del acceso al alimento mientras que el de los machos está ligado a la obtención de hembras para aparearse.

La edad o el tamaño al que se dispersan los individuos, constituye otra intrigante pregunta. En varios trabajos se han descrito movimientos dispersivos de machos adultos al comienzo de la actividad reproductiva, asociados con la reorganización social que se produce en las poblaciones en este período (Pearson, 1960; Lidicker, 1973; Beacham, 1981; Wolff & Lidicker, 1980).

Las comparaciones en estructuras de edades o pesos entre residentes y dispersores indican que generalmente se dispersan más los individuos de menor tamaño (Myers & Krebs, 1971; Gaines et al., 1979; Krebs et al., 1976; ; Gliwicz, 1988; Nadeau et al., 1981; Adler & Tamarin, 1984). Tamarin (1977) observó en *Microtus pennsylvanicus* una mayor proporción de dispersores juveniles machos en invierno, mientras que en el verano era mayor la proporción de hembras adultas. En ese mismo trabajo no fueron detectadas diferencias entre dispersores y residentes para *Microtus breweri*. Keith & Tamarin (1981) en estas mismas especies observaron que el peso medio de los dispersores machos de *Microtus pennsylvanicus* fue mayor al de los residentes en tanto que fue menor el peso medio de las hembras dispersoras, también hallaron una menor proporción de machos subadultos entre los dispersores. En *Microtus breweri* observaron nuevamente un mayor peso medio de los machos dispersores.

A partir de los distintos trabajos no surge una relación clara entre la actividad reproductiva de los individuos y la dispersión. Los machos que se dispersan a las grillas de remoción suelen presentar niveles de actividad reproductiva semejante a aquellos de los residentes (Gaines & McClenaghan, 1980), sin embargo Myers & Krebs (1971) reportaron que dispersores machos subadultos de *Microtus ochrogaster* maduraron más rápido y tuvieron una mayor actividad reproductiva que los residentes de esa edad. Krebs et al. (1976) reportaron también una mayor actividad en los machos subadultos dispersores de *Microtus*

townsendii mientras que Gliwicz (1988) observó una menor actividad reproductiva en esta clase de edad y sexo en los dispersores de *Apodemus flavicollis*.

En las hembras la situación es aún más confusa, se ha descrito en muchas ocasiones que hembras subadultas alcanzan niveles mayores de actividad reproductiva respecto de las hembras residentes de esa edad, madurando también a menores pesos (Tamarin, 1977; Gaines et al., 1979; Krebs et al., 1976; Nadeau, 1981; Adler & Tamarin 1984; Baird & Birney, 1982) lo que en general se atribuye a la liberación de la inhibición provocada por hembras de mayor tamaño y jerarquía (Lidicker, 1975, 1985 a, Gaines & McClenaghan, 1980). Sin embargo en otros trabajos se reportaron menores porcentajes de actividad reproductiva de hembras subadultas dispersoras respecto de las residentes de esa clase de edad (Myers & Krebs, 1971; Gliwicz, 1988).

Las hembras adultas dispersoras en general presentan niveles semejantes o menores de actividad reproductiva respecto de las residentes de esa clase de edad (Krebs et al., 1976; Gliwicz, 1988; Nadeau, 1981; Adler & Tamarin, 1984; Myers & Krebs, 1971; Gaines et al., 1979). Pocas veces se ha observado una mayor actividad de las hembras adultas dispersoras respecto de las adultas residentes (Tamarin, 1977).

Las hipótesis de subordinación social, polimorfismo genético-comportamental, cerca social, saturación, cohesión social, aunque esta última no tan directamente, predicen en general que los dispersores son juveniles o subadultos subordinados, forzados a dispersarse por interacciones agresivas con individuos dominantes.

Comúnmente, como se señaló más arriba (ver además recopilaciones de Gaines & McClenagan, 1980 y Lidicker, 1985 a) los dispersores son ejemplares de menor tamaño que los residentes. Estos resultados muchas veces son utilizados también como evidencias de una menor jerarquía social existiendo pocos trabajos donde se hayan desarrollado experiencias específicas de comportamiento (Myers & Krebs, 1971; Gregory & Cameron, 1988; ver Tabla 5.1 de Brandt, 1992).

Brandt (1992) en una extensa recopilación investigando la influencia del comportamiento social en la emigración e inmigración de individuos, concluye que en pequeños mamíferos la

agresión asociada al comportamiento de espaciamento puede ser más importante en limitar la inmigración que en provocar la emigración de individuos.

Como se vio en el capítulo I, las diferencias genéticas son el factor clave que distingue a la hipótesis del polimorfismo genético-comportamental (Chitty, 1967-Krebs, 1978) de la hipótesis de subordinación social (Christian, 1970). La posibilidad que los dispersores sean genéticamente distintos ha sido tema de discusión y amplia especulación (ver recopilaciones de Gaines & McClenaghan, 1980, Lidicker, 1985 a, Cockburn, 1992). Las investigaciones principalmente se centran en corridas electroforéticas de enzimas de residentes y dispersores y si bien varios trabajos han aportado evidencias que los dispersores no son una muestra al azar de la población (Myers & Krebs, 1971; Keith & Tamarin, 1981; Krebs, et al., 1976, Baird & Birney, 1982) la relación de cada genotipo con los movimientos dispersivos es dudosa.

4.1.1 Antecedentes específicos

En *A. azarae* las comparaciones de las características de dispersores y residentes son muy escasas. Dalby (1975) observó que las grillas en las cuales efectuaba remociones prácticamente no eran colonizadas por juveniles por lo que concluyó que los ejemplares de *A. azarae* no se dispersan hasta alcanzar la pubertad. También observó que la proporción de sexos de residentes y dispersores no diferían en la estación no reproductiva, mientras que durante la estación reproductiva halló un menor número de hembras dispersoras respecto de los esperado por la proporción de sexos de los residentes, lo que atribuyó a la fijación al hábitat de las hembras en este período en relación con el parto.

Zuleta (1989) observó en *A. azarae* un mayor peso medio, una mayor sobrevida y una mayor actividad reproductiva (sobre todo en hembras) de los residentes respecto de los transeúntes, mientras que no observó diferencias en las proporciones de sexos entre estas dos fracciones de la población. Cittadino et al. (1994) observaron también en *A. azarae* un mayor peso medio de los residentes respecto de los transeúntes en el período invernal.

Si bien no se puede considerar a todos los transeúntes como dispersores, porque podría tratarse de ejemplares nacidos in situ, en épocas en las cuales hay receso reproductivo estos individuos se incorporan a la población capturable por sus desplazamientos hacia las zonas muestreadas, por los que es probable que muchos de estos sean dispersores.

El objetivo de este capítulo es caracterizar a los dispersores, por medio de la comparación con los residentes en cuanto a edad, peso, largo cabeza-cuerpo, proporción de sexos, condición reproductiva y comportamiento.

4.2 - Materiales y Métodos

En el Capítulo III se caracterizó a los ejemplares según sus desplazamientos. En los muestreos posteriores a las remociones, **Muestreos M2**, se reconoció en los laterales y testigos a individuos residentes, nuevos y dispersores en la misma línea, en tanto que en los centros se reconoció a los dispersores colonizadores.

A excepción de los dispersores en la misma línea, que no fueron considerados en los análisis por los pequeños tamaños de muestra que representaron, la fracción residente y nueva de laterales y testigos y los dispersores colonizadores de los centros fueron estructuradas en tres clases de edades de acuerdo al peso de los individuos. Se consideraron diferentes intervalos de peso para cada sexo ya que los machos son más grandes que las hembras. Los intervalos considerados fueron:

	Machos	Hembras
Juveniles	≤ 18 g	≤ 16 g
Subadultos	> 18 ≤ 24 g	> 16 ≤ 22 g
Adultos	> 24 g	> 22 g

El hecho que las clases de edades se hayan definido por el peso de los individuos tornó dificultoso encasillar a una hembra preñada en una de ellas, en especial distinguir si se trató de una hembra adulta o subadulta al momento de quedar preñada. Aquí se tomó el criterio de considerar a las hembras preñadas como funcionalmente adultas.

Para los residentes y nuevos de los laterales y testigos así como para los dispersores colonizadores de los centros se calcularon proporciones de sexos (PS) como:

$$PS = \frac{\text{Número de machos}}{\text{Números de machos} + \text{Números de hembras}}$$

y las proporciones de individuos activos reproductivamente (AR) como:

$$AR = \frac{\text{Números de individuos activos}}{\text{Número total de individuos}}$$

Como indicios de actividad reproductiva se consideraron para las hembras: preñez, vaginas abiertas y evidencias de lactancia en los pezones, en tanto para los machos se tuvo en cuenta la posición de los testículos considerándolos activos cuando estos últimos se hallaban en posición escrotal, ya que a pesar que la condición de escrotal no necesariamente está asociada a una fertilidad efectiva, es indicadora de madurez sexual (Zuleta, 1989; De Villafañe, 1981).

Análisis estadísticos

Las comparaciones estadísticas entre las distintas fracciones de los laterales, testigos y centros en los Muestreos M2 se realizaron utilizando:

-- X^2 de independencia con tablas de contingencia de 2 x 2: para la comparación de clases de edades, proporciones de sexos y estado reproductivo. En caso de muestras pequeñas se utilizó el test exacto de Fisher.

-- Test de t para dos muestras: para la comparación de los pesos

(en gramos) y largos cabeza-cuerpo (en milímetros) medios. Las hembras preñadas fueron eliminadas de las comparaciones de pesos. En caso de no cumplirse con los supuestos de dicho test, se realizaron análisis de la varianza por rankings (Kruskal-Wallis).

El muestreo de noviembre de 1991 (campaña 2) no fue incluido en ninguno de los análisis mencionados por no haberse capturado ningún ejemplar en los centros en tanto que en los laterales el número de residentes y de ejemplares nuevos fue también muy reducido (5 residentes y 1 ejemplar nuevo).

En los muestreos M3 (realizados aproximadamente entre 50 y 60 días tras las remociones) se reconocieron en los laterales y testigos, al igual que en los muestreos M2, a ejemplares residentes, nuevos y dispersores en las mismas líneas. En tanto que en los centros se reconoció además de dispersores colonizadores a ejemplares residentes, nuevos y dispersores en los mismos centros (ver Capítulo III).

Debido a los pequeños tamaños de muestra resultantes al subdividir a la población de los laterales, centros y testigos en los distintos tipos de individuos, se decidió para estos muestreos comparar las variables y parámetros considerados en los muestreos M2, con las mismas técnicas estadísticas, para el total de los ejemplares de laterales, centros y testigos, apoyados también en el hecho que dado el lapso de tiempo transcurrido entre los muestreos M2 y los M3 es muy probable que los ejemplares cambien de condición, así por ejemplo individuos nuevos para nuestra clasificación en 30 o 40 días pudieron tornarse residentes y con ello también cambiar sus características (peso, largo cabeza-cuerpo).

En mayo de 1993 se realizaron 8 enfrentamientos de a pares entre ejemplares mayores de 20 g elegidos al azar entre los capturados en los muestreos M2 (campaña 6) en los laterales y centros caracterizados como residentes y dispersores colonizadores respectivamente.

Los enfrentamientos se realizaron en un corral de 4 x 2 m cubierto con vegetación de borde segada a 10 cm de altura para poder visualizar a los roedores. El mismo cuenta con tres bocas de salidas conectadas con tubos de 10 cm de alto y ancho y 50 cm de longitud culminando en trampas de captura viva. Durante los

enfrentamientos una boca sobre uno de los laterales de 4 m, fue habilitada permitiendo que los ejemplares abandonen el corral.

Las observaciones se realizaron en horario nocturno con iluminación artificial de color rojo, a fin de no afectar la actividad nocturna de los roedores. Los animales se introdujeron simultáneamente en los extremos opuestos del corral y las observaciones se realizaron luego de unos minutos de acostumbramiento de los individuos al medio. Se realizaron 20 min continuos de observación divididos en intervalos de 1 min. Durante ese tiempo se efectuó un registro continuo de las conductas desarrolladas principalmente las relacionadas con actividades de exploración e indicadores de dominancia subordinación. Los animales se distinguieron dentro del corral pintando al azar el lomo de uno de ellos.

Análisis estadístico

-- A fin de establecer si la frecuencia de determinadas conductas difería entre residentes y dispersores se utilizó el test de t para una muestra. Para cada conducta se calculó en los ocho enfrentamientos una proporción p como: $p = \text{Frecuencia de la conducta del residente} / \text{Frecuencia total de esa conducta}$. Dichas proporciones fueron transformadas mediante el arco seno de la raíz cuadrada de la proporción. Posteriormente se probó la normalidad de la muestra obtenida y se calculó la media y desvío estándar de la misma. Esta media fue comparada con una media igual a 45, bajo la hipótesis nula de $p = 0.5$ (igual frecuencia de la conducta en residentes y dispersores colonizadores) lo que implica que $\text{arc. sen } \sqrt{p} = 45$.

-- En los casos de las conductas en las cuales se obtuvieron bajas frecuencias en cada enfrentamiento se utilizó la distribución binomial para calcular la probabilidad de ocurrencia de dicha conducta tanto para residentes como para los dispersores colonizadores bajo la hipótesis que en cada enfrentamiento la probabilidad de éxito (que se presente la conducta) es igual a la probabilidad de fracaso (que no se presente) e igual a 0.5.

Por ejemplo si en los residentes se observa la conducta "A" en 7 de los 8 enfrentamientos la probabilidad de ocurrencia

sería:

$$P(x=7) = \binom{8}{7} * (0.5)^7 * (0.5)^1 = 0.0039$$

lo que implica que para los residentes la conducta "A" ocurre más veces que lo esperado por azar.

4.3 - Resultados

4.3.1 - Características de los ejemplares rotulados en los laterales removidos en los centros, Muestreos M1.

Como se describió en el Capítulo III, a lo largo de toda la experiencia se detectaron 23 desplazamientos de ejemplares rotulados en los laterales hacia los centros en los muestreos M1 cuando aún estaban instaladas las semiclausuras y se efectuaban la remociones en ellos.

En primavera (muestreos de octubre de 1991 y 1992) todos los individuos que se desplazaron hacia los centros fueron machos adultos activos reproductivamente. Por lo que la proporción de sexos de esta fracción que se desplazó fue igual a 1, siendo significativamente mayor que la proporción de sexos de los laterales (PS centro=1 N=7, PS laterales=0.59 N=61 probabilidad exacta de Fisher P=0.043).

En los muestreos de invierno y otoño no hubo diferencias significativas en la proporción de sexos de los ejemplares que se desplazaron y aquellos de los laterales, pero salvo un ejemplar adulto macho capturado en junio de 1991 todos los restantes fueron juveniles o subadultos e inactivos reproductivamente.

4.3.2 - Comparación de las características de las distintas fracciones de individuos reconocidas en los laterales, centros y testigos, en el muestreo inmediatamente posterior a las remociones, Muestreos M2

4.3.2.1 - Residentes de los laterales vs. Dispersores Colonizadores de los centros

Clases de edades y dispersión

En julio de 1991 se observó que los residentes de los laterales mostraron una mayor proporción de ejemplares machos subadultos respecto de la fracción colonizadora de los centros de esa clase de edad, Tabla 4.1. En este muestreo se observaron tendencias que indicaron que en los centros la proporción de machos juveniles dispersores colonizadores fue mayor que la proporción de residentes de los laterales de esa clase de edad, mientras que la proporción de hembras adultas dispersoras colonizadoras fue menor que la proporción de hembras adultas residentes de los laterales, Tabla 4.1.

En agosto de 1992 (campaña 4) no hubo diferencias significativas entre las proporciones de individuos residentes y dispersores colonizadores en ninguna de las tres clases de edades definidas. En este muestreo solo se observó la tendencia a capturar una mayor proporción de hembras subadultas residentes que dispersoras colonizadoras de esa clase de edad, Tabla 4.2.

En abril de 1992 (campaña 3) se observó en los centros una menor proporción de hembras adultas colonizadoras respecto de la proporción de hembras adultas residentes de los laterales, Tabla 4.3. Mientras que en el otro muestreo de otoño (mayo de 1993, campaña 6) solo se observó la tendencia a capturar en los centros una mayor proporción de ejemplares subadultos machos respecto de los subadultos residentes capturados en los laterales, Tabla 4.4.

En el muestreo de noviembre de 1992 (campaña 5) no se capturaron hembras juveniles residentes mientras que si se capturaron dispersoras colonizadoras de esa clase de edad ($P=0.052$), Tabla 4.5.

Proporción de sexos y dispersión

En ninguno de los muestreos M2 de las diferentes campañas se observaron diferencias significativas entre la proporción de sexos de los dispersores colonizadores de los centros y la proporción de sexos de los residentes de los laterales, Tabla 4.6.

Al considerar las proporciones de sexos por clase de edad solo se observaron diferencias significativas en mayo de 1993 (campaña 6). En este muestreo los subadultos dispersores colonizadores fueron predominantemente machos mientras que los subadultos residentes fueron predominantemente hembras (PS residentes subadultos=0.33 N=18, PS dispersores subadultos=0.75 N=12, $P=0.034$).

En julio de 1991 la proporción de sexos de los dispersores colonizadores subadultos mostró la tendencia a ser menor que la proporción de sexos de los residentes de esa edad por lo que en los centros se capturaron relativamente más hembras subadultas dispersoras que hembras residentes subadultas en los laterales. (PS residentes subadultos=0,52 N=48, PS dispersores subadultos=0,26 N=19, $X^2=3.665$ $P \leq 0.10$).

Actividad reproductiva y dispersión

En los muestreos de julio de 1991 y agosto de 1992 (Campañas 1 y 4 respectivamente) no se capturaron individuos activos reproductivamente.

Los muestreos de otoño representaron el final de la estación reproductiva. En abril de 1992 (campaña 3) no se observaron diferencias entre la actividad reproductiva de los residentes y la actividad de los dispersores colonizadores para ninguno de los dos sexos, Tabla 4.7. En el muestreo de mayo de 1993 (campaña 6) no se capturaron machos activos y tampoco hembras residentes en tal condición, mientras que la actividad reproductiva de las dispersoras colonizadoras fue reducida por lo que no difirió respecto de la no actividad de las hembras residentes, Tabla 4.7.

El muestreo de primavera, noviembre de 1992 (campaña 5) representó el período de mayor actividad reproductiva, la totalidad de los machos tenían los testículos en posición

escrotal y las hembras mostraron porcentajes de actividad superiores al 40 %. La actividad reproductiva de las dispersoras colonizadoras no difirió de la actividad de las hembras residentes, Tabla 4.7.

Al considerar la actividad reproductiva de residentes y dispersores colonizadores por clase de edad tampoco se observaron diferencias significativas en ninguno de los muestreos M2 de las diferentes campañas.

Peso, largo cabeza-cuerpo y dispersión

Los pesos medios de las hembras residentes fueron mayores a los de las hembras dispersoras colonizadoras en abril de 1992 ($t=2.024$, $P=0.05$) en noviembre de ese mismo año ($t=5.333$, $P=0.002$) y en mayo de 1993 ($t=2.307$, $P=0.03$) Fig. 4.1. En los muestreos de invierno solo se observó la misma tendencia en julio de 1991 ($t=1.893$, $P=0.06$) mientras que en agosto de 1992 no hubo diferencias significativas, Fig. 4.1.

Los promedios del largo cabeza-cuerpo de las hembras residentes fueron mayores a los de las dispersoras colonizadoras en julio de 1991 ($t=2.118$, $P=0.039$) y en noviembre de 1992 ($t=2.891$, $P=0.01$), Fig. 4.2.

Para los machos no se observaron diferencias significativas entre residentes y dispersores colonizadores en ninguna de estas dos variables. Fig. 4.3 y 4.4.

4.3.2.2 - Residentes de los laterales vs. Nuevos de los laterales

Clases de edades

En julio de 1991, campaña 1, la proporción de hembras adultas nuevas fue significativamente menor que la proporción de hembras adultas residentes (Prop. adultas residentes=0.33 $N=39$, Prop. adultas nuevas=0.13 $N=39$, $X^2=4.662$ $P\leq 0.05$).

Para las hembras también se hallaron diferencias significativas en el muestreo de agosto de 1992 (campaña 4), en el mismo la proporción de hembras juveniles nuevas fue mayor que

la proporción calculada para las residentes de esa edad (Prop. hembras juveniles residentes=0.00 N=12, Prop. hembras juveniles nuevas=0.44 N=9, P=0.021) mientras que la proporción de hembras subadultas nuevas fue menor que la proporción de subadultas residentes (Prop. subadultas residentes=0.83 N=12, Prop. subadultas nuevas=0.33, N=9 P=0.0318).

En el resto de los muestreos no se observaron diferencias significativas en las proporciones en cada clase de edad entre las hembras residentes y nuevas de los laterales.

Para los machos solo se observaron diferencias en el muestreo de abril de 1992 (campaña 3). En este muestreo la proporción de machos juveniles nuevos fue mayor que la de los residentes de esa clase de edad (Prop. machos juveniles residentes=0.21 N=14, Prop. machos juveniles nuevos=0.58 N=38; $X^2=5.450$, $P\leq 0.025$).

Proporción de sexos

Las únicas diferencias significativas entre la proporción de sexos de residentes y nuevos se obtuvieron en las campañas invernales. En julio de 1992 hubo una mayor proporción de machos adultos nuevos que machos adultos residentes (PS adultos residentes=0.24 N=17, PS adultos nuevos=0.62 N=13, $X^2=4.434$ $P\leq 0.05$). En agosto de 1992 todos los juveniles residentes fueron machos, mientras que todos los juveniles nuevos fueron hembras (PS juveniles residentes=1.00 N=3, PS juveniles nuevos=0.00 N=4, $P=0.0286$).

Actividad reproductiva

En ninguno de los muestreos M2 de las diferentes campañas se observaron diferencias significativas en la actividad reproductiva de residentes y nuevos de los laterales.

Peso y largo cabeza-cuerpo

Al comparar las medias de peso y de largo cabeza-cuerpo entre estos dos sectores de la población de los laterales se observó que el largo medio cabeza-cuerpo de las hembras residentes fue mayor que el de las hembras nuevas en julio de

1991 (LCC hembras residentes=91.90 ± 7.29 mm N=39, LCC hembras nuevas=88.21 ± 7.99 mm N=39; t=2.132, P=0.036) siendo también mayor el peso medio de las hembras residentes en noviembre de 1992 (P hembras residentes= 22.75 ± 2.22 g N= 4, P hembras nuevas=14.67 ± 4.16 g N=3, t=3.366 P=0.01).

Para los machos también se observaron diferencias significativas en estas dos variables. Los machos residentes mostraron un mayor largo cabeza-cuerpo medio que los ejemplares nuevos en julio de 1991 (LCC machos residentes=91.63 ± 8.34 mm N=38, LCC machos nuevos=87.59 ± 7.55 mm N=37; t=2.196, P=0.031) y un mayor peso medio en abril de 1992 (P machos residentes=22.29 ± 5.31 g N=14, P machos nuevos=18.55 ± 4.19 g N=38; t=2.649, P=0.011).

4.3.2.3 - Nuevos de los laterales vs. Dispersores colonizadores de los centros

En ninguna campaña hubo diferencias significativas en las proporciones de individuos en cada clase de edad, en las proporciones de sexos, estado reproductivo, medias de peso y de largo cabeza-cuerpo de ejemplares nuevos de los laterales y dispersores colonizadores de los centros. Con un nivel de significación del 10 % solamente se observó en abril de 1992, que la proporción de machos adultos dispersores colonizadores de los centros fue mayor que la de los machos adultos nuevos de los laterales (Prop. machos adultos dispersores colonizadores=0.25 N=20, Prop. machos adultos nuevos=0.08 N=38, P=0.109).

4.3.2.4 - Comparaciones con los testigos, Muestreos M2

Las comparaciones realizadas que involucraron a la fracción residente y nueva de los testigos fueron:

- a) Residentes de los testigos vs. nuevos de los testigos
- b) Residentes de los testigos vs. residentes de los laterales
- c) Residentes de los testigos vs. dispersores colonizadores de los centros
- d) Nuevos de los testigos vs. nuevos de los laterales
- e) Nuevos de los testigos vs. dispersores colonizadores de los

centros

Muestreo de agosto de 1992 (campaña 4):

En la comparación entre residentes y nuevos de los testigos (comparación a) solamente se obtuvieron diferencias significativas en los largos cabeza-cuerpo de las hembras. Las hembras residentes mostraron un mayor largo cabeza cuerpo medio que las hembras nuevas (LCC hembras residentes= 94.80 ± 2.68 mm N=5, LCC hembras nuevas= 86.80 ± 4.55 mm N=5; $t=3.387$, $P=0.001$).

En el resto de las comparaciones (b, c, d y e) no se observaron diferencias significativas en ninguno de los parámetros y variables consideradas.

Con un nivel de significación del 10 %, el peso medio de los machos nuevos de los laterales fue mayor al peso medio de los machos nuevos de los testigos (P machos nuevos de los laterales= 24.13 ± 5.14 g N=8, P machos nuevos de los testigos= 20.00 ± 3.56 g N=7; $t=1.779$ $P=0.095$) y al igual que lo hallado en la comparación entre residentes de los laterales y dispersores colonizadores de los centros (ver Tabla 4.2) la proporción de hembras subadultas residentes en las líneas testigos fue mayor que la proporción de hembras subadultas dispersoras colonizadoras de los centros (Proporción hembras subadultas residentes en los testigos=1 N=5, Proporción hembras subadultas dispersoras colonizadoras de los centros= 0.38 N=8, $P=0.075$).

Muestreo de noviembre de 1992 (campaña 5):

a) Residentes de los testigos vs. nuevos de los testigos:

En el muestreo de noviembre de 1992, tanto para los machos como para las hembras de las líneas testigos, se observó que la proporción de ejemplares adultos residentes fue mayor que la proporción de ejemplares adultos nuevos, Tabla 4.8, si bien no pudo realizarse el análisis estadístico para las hembras juveniles todo parece indicar que existe una mayor proporción de estas en el sector capturado por primera vez (nuevas) que en las residentes, Tabla 4.8.

No se observaron diferencias significativas en las proporciones de sexos entre estas dos fracciones de los testigos.

Dado que la totalidad de las hembras nuevas fueron juveniles inactivas reproductivamente se observó la tendencia de una mayor actividad reproductiva en las hembras residentes (AR hembras residentes=0.67 N=9, AR hembras nuevas=0.00 N=4, P=0.0699).

Las medias de peso y largo cabeza-cuerpo de las hembras residentes fueron superiores a aquellas de las hembras nuevas, Tabla 4.9. Para comparar estas dos variables en los machos se realizó un análisis de la varianza por rankings (Kruskal-Wallis) por no comprobarse homocedacia entre las subpoblaciones involucradas resultando que los machos residentes mostraron una mayor mediana en el peso, y con una significación del 10 % también en el largo cabeza-cuerpo, respecto de los machos nuevos, Tabla 4.9.

b) Residentes de los testigos vs. residentes de los laterales:

Los residentes de los testigos no difirieron en ninguno de los parámetros y variables considerados de los residentes de los laterales.

c) Residentes de los testigos vs. dispersores colonizadores de los centros:

En la comparación de estos dos grupos solamente se obtuvieron diferencias significativas en los pesos y largos cabeza-cuerpo de las hembras. Las hembras residentes mostraron un mayor peso medio y una mayor mediana del largo-cabeza cuerpo que las hembras dispersoras colonizadoras de los centros (P hembras residentes de los testigos=23.00 \pm 4.24 g N=4, P hembras dispersoras colonizadoras de los centros=12 \pm 3.37 g N=4; t=4.062, P=0.007 ; M LCC hembras residentes= 101 mm N=9, M LCC hembras dispersores colonizadoras=90 mm N=7; K-W=6.394, P=0.011).

Con un nivel de significación del 10 % se observó una mayor proporción de hembras dispersoras colonizadoras juveniles que hembras residentes de los testigos de la misma edad (Prop. de hembras juveniles residentes de los testigos=0 N=9, Prop. de hembras juveniles dispersoras colonizadoras=0.43 N=7, P=0.063).

d) Nuevos de los laterales vs. nuevos de los testigos:

La única diferencia significativa se obtuvo en la comparación de los largos cabeza-cuerpo de las hembras, siendo el promedio de las ejemplares nuevas de los laterales mayor al promedio de las ejemplares nuevas de los testigos (LCC hembras nuevas de los laterales = 95.14 ± 8.57 mm N=7, LCC hembras nuevas de los testigos = 73.75 ± 9.25 mm N=4; $t=3.877$, $P=0.0037$).

Con un nivel de significación del 10 % se observó una mayor proporción de machos y hembras juveniles nuevos en las líneas testigos que en los laterales (Prop. machos juveniles nuevos de los laterales = 0 N=12, Prop. machos juveniles nuevos de los testigos = 0.33 N=6, $P=0.098$; Prop. hembras juveniles nuevas de los laterales = 0.29 N=7, Prop. hembras juveniles nuevas de los testigos = 1 N=4, $P=0.060$). También pudo observarse que la actividad reproductiva de los machos fue mayor en los ejemplares de los laterales que en los ejemplares de los testigos debido a la captura de juveniles inactivos en los testigos (AR machos nuevos de los laterales = 1 N=12, AR machos nuevos de los testigos = 0.67 N=6, $P=0.098$). La actividad reproductiva de las hembras nuevas en los laterales fue desarrollada por el 100 % de las hembras adultas (N=4) mientras en los testigos solo se capturaron hembras juveniles inactivas reproductivamente (N=4).

e) Nuevos de los testigos vs. dispersores colonizadores de los centros:

La única diferencia significativa se observó en la comparación de las medias de largo cabeza-cuerpo de las hembras, siendo mayor en las dispersoras colonizadoras respecto de las nuevas de los testigos (LCC dispersoras colonizadoras de los centros = 89.43 ± 10.11 mm N=7, LCC nuevas de los testigos = 73.75 ± 9.25 mm N= 4, $t= 2.544$ $P=0.032$).

Muestreo de mayo de 1993 (campaña 6):

En este muestreo no se observaron diferencias significativas en ninguna de las variables y parámetros considerados en los cinco tipos de comparaciones mencionadas (a, b, c, d y e).

Con un nivel de significación del 10 % solamente hubo diferencias en la comparación de las proporciones de sexos en dos

casos:

-Entre ejemplares nuevos de los laterales y testigos (comparación d): La proporción de sexos de los ejemplares juveniles de los laterales se inclinó hacia los machos mientras que no se capturaron machos juveniles en los testigos (PS juveniles laterales=0.67 N=6, PS juveniles de los testigos=0 N=4, P=0.076).
-Entre ejemplares nuevos de los testigos y dispersores colonizadores de los centros (comparación e): se observó una mayor cantidad de machos subadultos dispersores colonizadores de los centros que machos subadultos nuevos de los testigos (PS subadultos dispersores colonizadores=0.75 N=12, PS subadultos nuevos de los testigos=0.36 N=11, P=0.01).

4.3.3 - Comparación de clases de edades, proporción de sexos, actividad reproductiva, pesos y largos cabeza-cuerpo de los individuos de laterales, centros y testigos pasados aproximadamente entre 50 y 60 días de haber finalizado las remociones, Muestreos M3

4.3.3.1 - Laterales vs. Centros

Clases de edades

En las campañas 1, 2, 4, 5, y 6 no se observaron diferencias significativas en las proporciones de individuos en cada clase edad entre laterales y centros (Tablas 4.10 a 4.14).

En el muestreo de mayo de 1992 (campaña 3) la proporción de hembras subadultas en los laterales fue significativamente mayor a la proporción de hembras de esa edad de los centros (Tabla 4.15). Mientras que para los machos se observó la tendencia opuesta siendo mayor la proporción de ejemplares subadultos en los centros respecto de los laterales, (Tabla 4.15).

Proporción de sexos

En ninguno de los muestreos M3 de las diferentes campañas se observaron diferencias significativas en la proporción de sexos de los ejemplares de los laterales y aquellos de los centros,

Tabla 4.16.

Al considerar la proporción de sexos en cada clase de edad solo se observó una diferencia significativa, en el muestreo de mayo de 1992 (campana 3), en el mismo se capturó en los centros más machos subadultos que en los laterales (PS subadultos de los laterales=0.47 N=87, PS subadultos de los centros=0.75 N=44, $X^2=9.237$ $P\leq 0.005$).

Actividad reproductiva

En los muestreos de agosto de 1991, septiembre de 1992, y junio de 1993, no se registró actividad reproductiva en los ejemplares de los laterales y centros. En el resto de los muestreos no se observaron diferencias significativas entre los ejemplares de estos dos sectores de los bordes, Tabla 4.17. Al considerar la actividad reproductiva por clase de edad tampoco se observaron diferencias significativas.

Peso y Largo cabeza-cuerpo

En ninguna de las campañas se observaron diferencias significativas en estas variables entre los machos y entre las hembras de los laterales y centros, Fig 4.5 a 4.8.

En la campaña 1, muestreo de agosto de 1991, se observó la tendencia de un mayor largo cabeza-cuerpo en los machos y hembras de las líneas laterales respecto de los ejemplares de los centros (LCC hembras laterales= 89.09 ± 6.06 mm N=46, LCC hembras centros= 86.14 ± 6.65 mm N=22; $t=1.822$, $P=0.073$; LCC machos laterales= 92.63 ± 5.33 mm N=48, LCC machos centros.= 89.83 ± 6.38 mm N=18; $t=1.794$, $P=0.077$).

4.3.3.2 - Comparaciones con los testigos, Muestreos M3

En el muestreo de septiembre de 1992 (campana 4) y en el de diciembre del mismo año (campana 5), no se observaron diferencias significativas entre los ejemplares de los testigos versus los ejemplares de los centros y laterales en ninguna de las variables y parámetros considerados. En diciembre de 1992 se observó la

tendencia a capturar una mayor proporción de hembras adultas y machos de mayor peso en las líneas testigos respecto de la proporción de hembras adultas y el peso de los machos de los centros respectivamente (Prop. de hembras adultas en los testigos=0.7 N=10, Prop. de hembras adultas en los centros=0.17 N=6, $P=0.063$; P machos de los testigos= 27.86 ± 5.21 g N=7, P machos de los centros= 21.80 ± 4.21 g N=5; $t=2.140$, $P=0.058$).

En junio de 1993, (campaña 6) los pesos y largos cabeza-cuerpo de los machos de los laterales fueron superiores a los pesos y largos cabeza-cuerpo de los machos de los testigos, (M peso machos de los laterales=21 g N=25, M peso machos de los testigos=18 g N=7, $K-W=5.714$ $P=0.017$; LCC machos laterales= 96.16 ± 3.36 mm N=25, LCC machos test.= 92.29 ± 4.39 mm N=7; $t=2.523$, $P=0.017$). En el resto de las variables y parámetros considerados no se hallaron diferencias significativas entre laterales y testigos.

En este muestreo también se observaron diferencias en las comparaciones entre centros y testigos. La proporción de machos juveniles en los testigos fue mayor que la proporción de machos de esa edad en los centros (Prop. machos juveniles de los testigos=0.57 N=7, Prop. machos juveniles de los centros=0 N=10, $P=0.0147$) y el peso medio de los machos de los centros fue superior al peso medio de los machos de los testigos (P machos de los centros= 21.30 ± 2.11 g N=10, P machos testigos= 18.00 ± 1.15 g N=7 $P=0.002$).

También se observó la tendencia a capturar una mayor proporción de machos subadultos en los centros que en los testigos (Prop. machos subadultos en los centros=0.9 N=10, Prop. de machos subadultos en los testigos=0.43 N=7, $P=0.10$) lo que se reflejó además en la proporción de sexos (PS subadultos de los centros=0.6 N=15, PS subadultos de los testigos=0.25 N=12, $X^2=3.308$ $P \leq 0.10$) y las hembras de los testigos mostraron un mayor largo cabeza-cuerpo que las hembras de los centros (LCC hembras de los testigos= 91.82 ± 6.55 mm N=11, LCC hembras de los centros= 85.88 ± 6.08 mm N=8; $t=2.010$, $P=0.061$).

4.3.4 - Comportamiento y dispersión

En los enfrentamientos realizados se registraron 5 conductas indicadoras de actividades exploratorias y 3 de relaciones de dominancia subordinación, a saber:

Conductas exploratorias:

- inmovilidad
- inspección en zona pequeña
- trepar el alambrado
- exploración en todo el corral
- entrar en la boca de salida del corral

Conductas de Dominancia subordinación:

- echar al otro
- retirada de uno de los individuos sin ser echado
- contactos neutros (encuentros sin agresión, evitamiento o algún otro tipo de relación)

Además se registró una conducta que podríamos denominar como "actitud de alerta".

Conductas exploratorias

Los dispersores colonizadores mostraron más actividades exploratorias de todo el corral que los residentes quienes se mantuvieron más inmóviles, Tabla 4.18. Estos dos tipos de individuos no mostraron diferencias significativas en las conductas de trepar el alambrado e inspeccionar en zona pequeña, Tabla 4.18.

Los residentes no entraron en la boca de salida del corral ($P=0.0039$) Tabla 4.19, mientras que en los dispersores colonizadores esta conducta se observó en 4 de los 8 enfrentamientos pero no difirió de lo esperado por azar ($P=0.2734$), Tabla 4.19.

Conductas de Dominancia subordinación

En 6 de los 8 enfrentamientos se registraron contactos neutros, dicha frecuencia de ocurrencia no difirió de lo esperado por azar aunque estuvo cerca del nivel de significación del 10 % ($P=0.1093$), Tabla 3.19.

En los residentes no se observó la conducta de echar al otro ($P=0.0039$), en tanto en los dispersores colonizadores se observó en un solo enfrentamiento, por lo que con un 10 % de significación esta conducta no se da tampoco en los dispersores colonizadores ($P=0.0625$) Tabla 4.19. En el resto de los enfrentamientos ante un encuentro se produjo la retirada al azar de uno de los individuos (Tabla 4.18).

En ninguno de los 8 enfrentamientos los colonizadores mostraron actitud de alerta ($P=0.0039$), Tabla 4.19, mientras que en los residentes esta conducta se observó en tres enfrentamientos pero no difirió de lo esperado por azar ($P=0.2187$), Tabla 4.19.

4.4 - DISCUSION

4.4.1 - Características de los dispersores colonizadores de los centros y residentes y nuevos de los laterales

4.4.1.1 - Características de los dispersores colonizadores removidos en los Muestreos M1

En los dos últimos días de remociones (Muestreos M1) se detectaron los primeros desplazamientos de ejemplares de los laterales hacia los centros. Estos individuos mostraron características bien definidas en primavera (muestreos de octubre, 1991 y 1992), tratándose en su totalidad de machos adultos activos reproductivamente.

Al comienzo de la primavera con el inicio de la actividad reproductiva se producen profundos cambios en los individuos, las hembras aumentan su movilidad con respecto a las otras épocas del

año lo que se interpreta como una búsqueda de un lugar para reproducirse en el cual se fijan (Zuleta, 1989). Los machos se desplazan grandes distancias en busca de hembras para aparearse (Zuleta, 1989), la magnitud de los desplazamientos que realizan durante este período aumenta la probabilidad que encuentren sitios favorables, por lo que es probable que muchos de ellos no retornen a su lugar de partida ante el hallazgo de un mejor lugar convirtiéndose entonces en dispersores.

Como se señaló en la introducción de este capítulo, en varias ocasiones fueron descritos movimientos de machos adultos al comienzo de la actividad reproductiva (Beacham, 1981; Lidicker, 1973; Pearson, 1960; Wolff and Lidicker, 1980) los que también fueron asociados con la reorganización poblacional que se produce en este período.

4.4.1.2 - Características de los ejemplares en el muestreo posterior a las remociones, Muestreos M2

Primavera:

Al contrario de lo que sucedió en octubre de 1992, 16 días después en el muestreo de noviembre (Muestreos M2), no se hallaron diferencias significativas en la proporción de sexos de residentes y dispersores colonizadores. En este muestreo, se observó la tendencia a capturar más hembras que machos en los centros. Esta diferencia puede deberse a que los machos dispersores fueron removidos en los muestreos M1 o tal vez al hecho que los movimientos de los machos en este período se correlacionan con la abundancia de hembras activas (Zuleta, 1989) por lo cual aún pasando por los centros no se establecerían en ellos hasta que la densidad de hembras no aumente.

La actividad reproductiva de los dispersores colonizadores no difirió de la de los residentes y el total de las hembras activas tanto residentes como dispersoras estuvieron preñadas.

La metodología experimental utilizada no nos permite discernir si dichas hembras adquirieron la madurez reproductiva en los centros o se desplazaron hacia ellos en esta condición. Especulando con el peso de las hembras preñadas se observó que la

media de las residentes fue 28.67 ± 2.88 g (N=6) versus 24.00 ± 1.00 g (N=3) de las dispersoras colonizadoras. Si bien no conocemos el número de embriones de cada hembra y el estado de desarrollo de la preñez en cada caso, dichas dispersoras podrían ser hembras subadultas que adquirieron la madurez reproductiva en los centros al liberarse de la inhibición que le provocarían las residentes de mayor tamaño y jerarquía social.

Las hembras residentes de *A. azarae* en el período reproductivo son muy territoriales (Bonaventura & Kravetz, 1984, 1989; Zuleta, 1989; Busch & Kravetz, 1992 a y b) por lo que hembras de menor tamaño se verían obligadas a dispersarse para alcanzar la madurez reproductiva o quedarse y retrasar su madurez hasta que una hembra residente sobreinvernante deje su lugar.

Aunque los tamaños de muestras son pequeños para ser terminantes en las conclusiones, la captura de hembras juveniles solo en los centros concuerda con lo expresado arriba.

Gliwicz (1988, 1992) en dos especies de roedores de ciclo anual en densidad (*Clethrionomys glareolus* y *Apodemus flavicollis*) también registró la dispersión de individuos del sexo territorial de menor tamaño que los residentes sobreinvernaentes al principio de la estación reproductiva, lo que atribuyó a que dichos individuos, fisiológicamente aptos para reproducirse, se tornan competidores de los adultos sobreinvernaentes por lo que para alcanzar la madurez reproductiva deben dispersarse.

Otoño:

En los muestreos de otoño nuevamente se observó que los dispersores colonizadores fueron individuos de menor tamaño que los residentes. En abril de 1992, la proporción de hembras adultas dispersoras fue inferior a la proporción de hembras residentes de esa clase de edad y el peso medio de las hembras residentes fue superior al de las dispersoras.

El muestreo de mayo de 1993 constituyó una situación atípica para la época, se registraron abundantes lluvias y bajas temperaturas que provocaron el descenso de la abundancia de roedores de los laterales (Fig. 3.5). En este mes hubo una mayor dispersión de machos subadultos respecto de la proporción de

machos residentes de esa edad de los laterales que se reflejó también en la proporción de sexos. Mientras en los laterales la mayoría de los subadultos fueron hembras en los centros la mayoría fueron machos. Al igual que lo observado en abril el peso medio de las hembras residentes fue mayor al de las dispersoras.

La rigurosidad ambiental sufrida por los roedores en mayo de 1993 asociada a una menor cantidad de recursos, ya sea alimento o refugios, probablemente haya influido sobre los individuos de menor tamaño, que siendo competitivamente inferiores debieron dispersarse para obtenerlos.

En estos meses, como se señaló en el capítulo anterior, se produce una reorganización poblacional, los sobreinvernantes comienzan a dejar vacantes sus áreas lo que genera competencia por acceder a las mismas y con ello a las últimas oportunidades de reproducirse. Estos hechos serían responsables que individuos de menor tamaño competitivamente inferiores se dispersen.

De la experiencia de comportamiento surgió que existen conductas distintivas de la condición de residente y dispersor asociadas con las actividades de exploración, mientras que los dispersores colonizadores efectuaron movimientos exploratorios en todo el corral entrando inclusive en las bocas de salida del mismo, los residentes se fijaron en un lugar realizando desplazamientos cortos y en algunas ocasiones desplegaron conductas que podríamos denominar de alerta como pararse en dos patas y quedarse expectantes.

Salvo en una ocasión donde en uno de los enfrentamientos el dispersor echo al residente no se observaron interacciones agonísticas que indiquen relaciones de dominancia-subordinación entre estos dos tipos de individuos.

Sin embargo hay que tener en cuenta que entre los ejemplares enfrentados no hubo grandes diferencias de tamaño, los animales pesaron entre 20 y 25 g, y que los enfrentamientos fueron realizados al azar resultando que 6 de los 8 fueron entre machos y hembras y como se señaló más arriba la competencia intrasexual en especial para el sexo más territorial puede ser responsable en provocar dispersión de individuos. Por otra parte el hecho de que exista competencia entre los individuos no significa que debe haber una agresión directa es decir que exista competencia por interferencia, sino que puede darse competencia por la

explotación de los recursos, e inclusive la conducta distintiva de los dispersores de explorar todo el corral pudo ser causada por la presencia del residente en el mismo.

Invierno:

Varias evidencias sugieren que en invierno, más precisamente en julio, los dispersores son ejemplares de menor tamaño que los residentes. En este mes la proporción de machos juveniles fue más abundante en los centros que en los laterales mientras que la proporción de machos subadultos, clase más común que incluye a la mayoría de los ejemplares en este período (ver también Zuleta et al., 1988), fue mayor en los laterales. La proporción de hembras adultas residentes fue mayor que la proporción de adultas dispersantes, y las hembras residentes mostraron promedios superiores de peso y largo cabeza-cuerpo.

La dispersión de individuos de menor tamaño que los residentes puede deberse a la necesidad buscar alimento fuera del ámbito de estos. Es sabido que en esta época de alta abundancia de roedores los recursos escasean, especialmente el alimento, y que los residentes de *A. azarae* hacen un mejor uso de este último que se refleja en mayores pesos respecto de los ejemplares que no alcanzaron dicha condición, (Cittadino et al., 1994). Estos autores reportan además para el mes de julio la mayor inmigración de individuos de las registradas durante el invierno a bordes de campos de cultivo en los cuales se suministró alimento adicional.

Tal como señala Zuleta (1989) la condición de residencia daría en este período más chances de sobrevivir a la mortalidad invernal, por lo que los ejemplares de menor tamaño que no forman parte de grupos sociales se verían obligados a dispersarse para alcanzar tal condición.

En agosto de 1992 solamente se observó la tendencia a capturar más hembras subadultas residentes que dispersoras colonizadoras de esa clase de edad. Este mes es crítico para la supervivencia de los roedores (Crespo, 1966; Zuleta, 1989) inclusive los ejemplares disminuyen o mantienen su peso con respecto al mes anterior (Zuleta, 1989; Cittadino et al., 1994). En este período parece existir una especie de filtro, llámese inclemencias ambientales o escasez de alimento, que hace que los sobrevivientes sean parecidos entre sí.

Por otra parte recordemos que en este muestreo los porcentajes de ejemplares rotulados considerados dispersores colonizadores fueron los más altos de toda la experiencia. Estos individuos, como se señaló en el Capítulo III fueron capturados 3, 4 y 5 veces en el muestreo anterior (julio), lo que indica que residentes ante el deterioro del hábitat en su lugar de residencia ("home") deben dispersarse. Hecho que contribuye también a que las diferencias entre dispersores y residentes sean más sutiles y difíciles de determinar.

En general se observó en todas las campañas que los residentes fueron individuos de mayor tamaño que los dispersores y que esta diferencia fue mucho más marcada en las hembras, siendo las hembras más grandes la fracción menos propensa a dispersarse. El menor tamaño de los dispersores parece ser una de las características más comunes entre los roedores ya sean de ciclos anuales o multianuales en densidad (Gaines and McClenaghan, 1980; Lidicker, 1985 a y b; Gliwicz, 1992).

Al menos durante las primeras etapas de la estación reproductiva y durante la escasez de recursos la mayor habilidad competitiva de los residentes induciría la dispersión de individuos de menor tamaño y jerarquía social.

Como se vio en el capítulo anterior de los muestreos M1 a los M2 en los laterales se capturaron altos porcentajes de ejemplares no rotulados previamente, la características de estos individuos fueron comparadas con las de los residentes del lugar y en general se observaron las mismas tendencias que en la comparación entre residentes y dispersores colonizadores, en el sentido que los residentes fueron individuos de mayor tamaño.

En las campañas invernales los resultados fueron bastante similares respecto de los obtenidos en las comparaciones entre residentes y dispersores colonizadores. En estas campañas la captura de ejemplares nuevos no pueden explicarse por reproducción ya que se trata de un período de receso en esta actividad por lo que la dispersión sería la explicación más plausible de la incorporación de tales individuos a la población capturable.

En los muestreos de abril y noviembre de 1992 también se

observó la tendencia general de un mayor tamaño de los residentes respecto de los ejemplares nuevos, pero en estos dos muestreos se produce el reclutamiento de ejemplares por reproducción morfológicamente similares al momento de hacerse capturables a los individuos incorporados por dispersión, dado el menor tamaño de estos últimos, lo que dificulta su diferenciación.

Lidicker (1975) establece que para que la dispersión ocurra los individuos deben estar físicamente capacitados para hacerlo. En tal sentido los juveniles muy pequeños no lo estarían, pero es importante tener en cuenta que la clase de edad juvenil abarca en esta experiencia a ejemplares hasta los 18 g en los machos y 16 g en las hembras, individuos de este tamaño son totalmente independientes de sus padres y pueden perfectamente lanzarse a una aventura dispersiva, mientras que la fracción menos representada en las capturas es la de individuos menores a los 10 g.

Los dispersores en los mismos laterales no fueron considerados en los análisis estadísticos por sus bajos números, y tampoco fueron tomados en conjunto con los dispersores colonizadores porque existen antecedentes que sus características podrían diferir. En tal sentido Baird and Birney (1982) al comparar ejemplares de *Microtus pennsylvanicus* definidos como "movers" de igual manera que los dispersores en la misma línea de esta experiencia, con los dispersores capturados en las áreas de remoción observaron diferencias, sobre todo en verano donde los movers fueron predominantemente machos adultos.

4.4.2 - Incorporación de los testigos, Muestreos M2

En ninguna de las campañas los roedores residentes de los testigos difirieron de los residentes de los laterales en los parámetros y variables consideradas.

En la comparación entre residentes de los testigos con los dispersores colonizadores de los centros se obtuvieron resultados análogos a los observados en las comparaciones entre residentes de los laterales versus dispersores colonizadores. Con excepción de la campaña 6 en la cual no se observó ninguna diferencia significativa, los residentes de los testigos fueron individuos

de mayor tamaño que los dispersores colonizadores.

La incorporación de la líneas testigos refuerza los resultados observados en las comparaciones de los ejemplares de los laterales versus los ejemplares de los centros ya que en los laterales se observó una estructura poblacional similar a la de los testigos.

4.4.3 - Características de los ejemplares en los laterales, centros y testigos pasados entre 50 y 60 días de haber finalizado las remociones, Muestreos M3

Salvo en mayo de 1992 (campaña 3) en el resto de los muestreos M3, pasados aproximadamente 60 días de haber finalizado las remociones, no se hallaron diferencias significativas entre las características de los ejemplares de los laterales y aquellos de los centros. En dicho muestreo se observó una mayor proporción de hembras subadultas en los laterales que en las zonas centrales, mientras que para los machos se observó, en esta clase de edad, la tendencia opuesta.

De abril a mayo de 1992 se produjo un aumento de la abundancia de roedores tanto en los centros como en los laterales que se debió principalmente a la incorporación de ejemplares nuevos. En estos muestreos los porcentajes de actividad reproductiva fueron bajos (Tabla 4.7 y 4.17) tratándose del final de la estación reproductiva. La mayoría de los individuos incorporados probablemente nacieron al final del verano ya que la actividad reproductiva en marzo en los laterales fue para los machos igual $AR= 0,45$ $N= 55$ y para las hembras $AR= 0.39$ $N= 61$.

Estos resultados indicarían nuevamente que durante el otoño se produce un reacomodamiento de los ejemplares, las hembras nacidas al principio del verano tomarían el lugar que dejaron vacantes las sobreinvernantes lo que explicaría la mayor proporción de hembras subadultas en los laterales respecto de los centros mientras que ejemplares nacidos al final del verano y subadultos que no lograron un lugar se dispersarían.

Al comparar las características de los ejemplares de los laterales y centros con los testigos, en las campañas 4 y 5 no se

observaron diferencias significativas, mientras que en la campaña 6 los machos tanto de los laterales como de los centros parecieron ser de mayor tamaño que los machos de los testigos, lo que se debió a la captura de un alto porcentaje de machos juveniles en las líneas testigos (57 % N= 7).

En los muestreos M3 los centros no solo alcanzaron los niveles de abundancia de los laterales sino además sus estructuras poblacionales fueron similares lo que indica una total recuperación de los mismos aproximadamente a los 60 días de finalizadas las remociones.

	Machos			Hembras		
	Res.	Dis.		Res.	Dis.	
Juveniles	0.24	0.50	$X^2 = 3.615$	0.08	0.16	$P = 0.382$
Subadultos	0.66	0.31	$X^2 = 5.440 *$	0.59	0.74	$X^2 = 1.197$
Adultos	0.10	0.19	$P = 0.411$	0.33	0.10	$P = 0.108$
N	38	16		39	19	

Tabla 4.1 - Proporción de machos y hembras juveniles, subadultos y adultos residentes de los laterales y dispersores colonizadores de los centros en julio de 1991 (Campaña 1). Las frecuencias de estos individuos en las distintas clases de edades se compararon con el test de X^2 de independencia con tablas de contingencia de 2×2 , en caso de muestras pequeñas se utilizó el test exacto de Fisher. * $P \leq 0.025$

	Machos			Hembras		
	Res.	Dis.		Res.	Dis.	
Juveniles	0.20	0.20	-----	0.00	0.26	$P = 0.147$
Subadultos	0.53	0.60	$P = 1.000$	0.83	0.37	$P = 0.062$
Adultos	0.27	0.20	$P = 1.000$	0.17	0.37	$P = 0.347$
N	15	5		12	8	

Tabla 4.2 - Proporción de machos y hembras juveniles, subadultos y adultos residentes de los laterales y dispersores colonizadores de los centros en agosto de 1992 (Campaña 4). Las frecuencias de estos individuos en las distintas clases de edades se compararon con el test exacto de Fisher.

	Machos			Hembras		
	Res.	Dis.		Res.	Dis.	
Juveniles	0.21	0.45	P= 0.275	0.31	0.62	X ² = 2.476
Subadultos	0.58	0.30	X ² = 2.505	0.23	0.31	P= 1.000
Adultos	0.21	0.25	P= 1.000	0.46	0.07	P= 0.039
N	14	20		13	13	

Tabla 4.3 - Proporción de machos y hembras juveniles, subadultos y adultos residentes de los laterales y dispersores colonizadores de los centros en abril de 1992 (Campaña 3). Las frecuencias de estos individuos en las distintas clases de edades se compararon con el test de X² de independencia con tablas de contingencia de 2 x 2, en caso de muestras pequeñas se utilizó el test exacto de Fisher.

	Machos			Hembras		
	Res.	Dis.		Res.	Dis.	
Juveniles	0.29	0.09	P= 0.341	0.17	0.43	P= 0.194
Subadultos	0.43	0.82	P= 0.099	0.66	0.43	P= 0.378
Adultos	0.28	0.09	P= 0.341	0.17	0.14	P= 1.000
N	14	11		18	7	

Tabla 4.4 - Proporción de machos y hembras juveniles, subadultos y adultos residentes de los laterales y dispersores colonizadores de los centros en mayo de 1993 (Campaña 6). Las frecuencias de estos individuos en las distintas clases de edades se compararon mediante el test exacto de Fisher.

	Machos			Hembras		
	Res.	Dis.		Res.	Dis.	
Juveniles	0.00	0.00	-----	0.00	0.43	P= 0.052
Subadultos	0.00	0.33	P= 0.250	0.30	0.14	P= 0.603
Adultos	1.00	0.67	P= 0.250	0.70	0.43	P= 0.350
N	9	3		10	7	

Tabla 4.5 - Proporción de machos y hembras juveniles, subadultos y adultos residentes de los laterales y dispersores colonizadores de los centros en noviembre de 1992 (Campaña 5). Las frecuencias de estos individuos en las distintas clases de edades se compararon con el test exacto de Fisher.

Muestreos M2	PS Residentes	PS Dispersores Colonizadores	
Julio 1991	0.49 (77)	0.46 (35)	X ² = 0.127
Abril 1992	0.52 (27)	0.61 (33)	X ² = 0.463
Agosto 1992	0.56 (27)	0.38 (13)	X ² = 1.026
Noviembre 1992	0.47 (19)	0.3 (10)	P = 0.450
Mayo 1993	0.44 (32)	0.61 (18)	X ² = 1.389

Tabla 4.6 - Proporción de sexos (machos/(machos + hembras)) calculada para la fracción residente de los laterales y dispersora colonizadora de los centros. Entre paréntesis figuran los tamaños de muestra. Las comparaciones estadísticas se realizaron con el test X² de independencia con tablas de contingencia de 2 x 2. En el caso de muestras pequeñas se utilizó el test exacto de Fisher.

	Hembras			Machos		
	AR Resi.	AR Disp.	P	AR Resi.	AR Resi.	P
Abr. 1992	0.15 (13)	0.23 (13)	0.661	0.29 (14)	0.30 (20)	1.000
Nov. 1992	0.60 (10)	0.43 (7)	0.637	1.00 (9)	1.00 (3)	-----
May. 1993	0.00 (18)	0.14 (7)	0.280	0.00 (14)	0.00 (11)	-----

Tabla 4.7 - Proporción de individuos activos reproductivamente (AR= número de individuos activos / número total de individuos) de la fracción residente de los laterales y dispensora colonizadora de los centros. Entre paréntesis figuran los tamaños de muestra. P: probabilidad exacta de Fisher.

	Machos			Hembras		
	Res.	Nuev.	P	Res.	Nuev.	P
Juveniles	0.00	0.33	0.125	0.00	1.00	-----
Subadultos	0.00	0.17	0.375	0.22	0.00	1.000
Adultos	1.00	0.50	0.036	0.78	0.00	0.021
N	10	6		9	4	

Tabla 4.8 - Proporción de machos y hembras juveniles, subadultos y adultos residentes y nuevos de los testigos en noviembre de 1992 (campaña 5). Las frecuencias de estos individuos en las distintas clases de edades se compararon mediante el test exacto de Fisher.

	Peso Machos					Peso hembras				
	M	Rank	N	K-W	P	X	DS	N	t	P
Res.	28	10.35	10	4.093	0.043	23.00	4.24	4	5.235	0.002
Nuev.	25	5.42	6			10.00	2.58	4		
	Largo cabeza-cuerpo Machos					Largo cabeza-cuerpo Hembras				
	M	Rank	N	K-W	P	X	DS	N	t	P
Res.	104	10.05	10	2.843	0.092	100.44	4.42	9	7.250	0.00002
Nuev.	97.5	5.17	6			73.75	9.25	4		

Tabla 4.9 - Comparación entre pesos (g) y largos cabeza-cuerpo (mm) para machos y hembras residentes y nuevos de los testigos (noviembre 1992). t: estadístico de Student para dos muestras, M: mediana, Rank: rankings promedios DS: desvío estándar, K-W: test de Kruskal-Wallis P: significación.

	Machos			Hembras		
	Lat.	Cent.		Lat.	Cent.	
Juveniles	0.06	0.11	P= 0.608	0.04	0.09	P= 0.590
Subadultos	0.44	0.39	X ² = 0.127	0.67	0.68	X ² = 0.004
Adultos	0.50	0.50	X ² = 0.000	0.29	0.23	X ² = 0.234
N	48	18		46	22	

Tabla 4.10 - Proporción de machos y hembras juveniles, subadultos y adultos de los laterales y centros en agosto de 1991 (campaña 1). Las frecuencias de los individuos en cada clase de edad se compararon con el test de X² de independencias con tablas de contingencia de 2 x2, en caso de muestras pequeñas se utilizó test exacto de Fisher.

	Machos		P=	Hembras		P=
	Lat.	Cent.		Lat.	Cent.	
Juveniles	0.00	0.25	0.364	0.67	0.50	1.000
Subadultos	0.71	0.25	0.242	0.00	0.00	-----
Adultos	0.29	0.50	0.576	0.33	0.50	1.000
N	7	4		6	2	

Tabla 4.11 - Proporción de machos y hembras juveniles, subadultos y adultos de los laterales y centros en diciembre de 1991 (campaña 2). Las frecuencias de los individuos en cada clase de edad se compararon con el test exacto de Fisher.

	Machos		P=	Hembras		P=
	Lat.	Cent.		Lat.	Cent.	
Juveniles	0.00	0.00	-----	0.10	0.38	0.123
Subadultos	0.44	0.40	1.000	0.50	0.50	1.000
Adultos	0.56	0.60	1.000	0.40	0.12	0.214
N	16	5		20	8	

Tabla 4.12 - Proporción de machos y hembras juveniles, subadultos y adultos de los laterales y centros en septiembre de 1992 (campaña 4). Las frecuencias de los individuos en cada clase de edad se compararon con el test exacto de Fisher.

	Machos			Hembras		
	Lat.	Cent.		Lat.	Cent.	
Juveniles	0.07	0.20	P= 0.468	0.19	0.50	P= 0.290
Subadultos	0.21	0.60	P= 0.262	0.24	0.33	P= 0.633
Adultos	0.72	0.20	P= 0.111	0.57	0.17	P= 0.165
N	14	5		21	6	

Tabla 4.13 - Proporción de machos y hembras juveniles, subadultos y adultos de los laterales y centros en diciembre de 1992 (campana 5). Las frecuencias de los individuos en cada clase de edad se compararon con el test exacto de Fisher.

	Machos			Hembras		
	Lat.	Cent.		Lat.	Cent.	
Juveniles	0.24	0.00	P= 0.152	0.25	0.25	P= 1.000
Subadultos	0.72	0.90	P= 0.391	0.64	0.75	P= 0.691
Adultos	0.04	0.10	P= 0.496	0.11	0.00	P= 1.000
N	25	10		28	8	

Tabla 4.14 - Proporción de machos y hembras juveniles, subadultos y adultos de los laterales y centros en junio de 1993 (campana 6). Las frecuencias de los individuos en cada clase de edad se compararon con el test exacto de Fisher.

	Machos			Hembras		
	Lat.	Cent.		Lat.	Cent.	
Juveniles	0.18	0.13	X ² = 0.454	0.19	0.31	X ² = 1.579
Subadultos	0.57	0.74	X ² = 3.200	0.64	0.38	X ² = 5.666 *
Adultos	0.25	0.13	X ² = 2.312	0.17	0.31	X ² = 2.591
N	72	45		72	29	

Tabla 4.15 - Proporción de machos y hembras juveniles, subadultos y adultos de los laterales y centros en mayo de 1992 (campana 3). Las frecuencias de los individuos en cada clase de edad se compararon con el test de X² de independencias con tablas de contingencia de 2 x 2. * P ≤ 0.025.

Muestreo M3	PS Laterales	PS Centros	
Agosto 1991	0.51 (94)	0.45 (40)	X ² = 0.413
Diciembre 1991	0.54 (13)	0.67 (6)	P = 1.000
Mayo 1992	0.50 (144)	0.61 (74)	X ² = 2.298
Septiembre 1992	0.44 (36)	0.38 (13)	X ² = 0.139
Diciembre 1992	0.40 (35)	0.45 (11)	P = 0.742
Junio 1993	0.47 (53)	0.56 (18)	X ² = 0.378

Tabla 4.16 - Proporción de sexos (PS= Machos / (machos + hembras) calculada para los ejemplares de los laterales y centros en los distintos muestreo M3. Entre paréntesis figuran los tamaños de muestra. Las comparaciones estadísticas se realizaron con el test X² de independencia con tablas de contingencia de 2 x 2. En el caso de muestras pequeñas se utilizó el test exacto de Fisher.

	Hembras		P=	Machos		P=
	AR Lat.	AR Cent.		AR Lat.	AR Cent.	
Dic. 1991	0.33 (6)	0.5 (2)	1.000	1.00 (7)	1.00 (4)	-----
May. 1992	0.14 (72)	0.11 (29)	0.752	0.06 (72)	0.04 (45)	P=1.000
Dic. 1992	0.57 (21)	0.33 (6)	0.385	0.57 (14)	0.60 (5)	P=1.000

Tabla 4.17 - Proporción de individuos activos reproductivamente (AR= número de individuos activos/ número total de individuos) para los distintos muestreos M3. P: probabilidad exacta de Fisher.

Conducta	X	DE	t	P
Exploración de todo el corral	33.3732	11.6952	2.812	0.026
Inmovilidad	58.4649	8.3620	4.554	0.003
Inspección en zona pequeña	48.1178	8.4725	1.041	0.333
Trepar el alambrado	53.2978	24.3776	0.963	0.368
Retirada de uno	54.2050	31.4661	0.827	0.435

Tabla 4.18 - Media y desvío estandar de las conductas calculados a partir de las proporciones de las frecuencias observadas en los residentes en cada enfrentamiento / la frecuencia total de esa conducta, transformadas con el arco seno de la raíz cuadrada de la proporción. Las medias fueron comparadas con el test de t para una muestra con la media de la población= 45 suponiendo igual frecuencia de conductas en residentes y dispersores colonizadores, transformadas de igual manera.

Conducta	Frec. Res	P	Frec. Dis	P
Contacto neutro	6	0.1093	6	0.1093
Echar al otro	0	0.0039	1	0.0625
Entrar a la boca de salida	0	0.0039	4	0.2734
Actitud de alerta	0	0.2187	3	0.0039

Tabla 4.19 - Frecuencia de enfrentamientos en lo cuales se observaron las diferentes conductas en residentes y dispersores colonizadores. P: probabilidad binomial calculada para dichas frecuencias en los 8 enfrentamientos, en cada caso con probabilidad de éxito= 0.5.

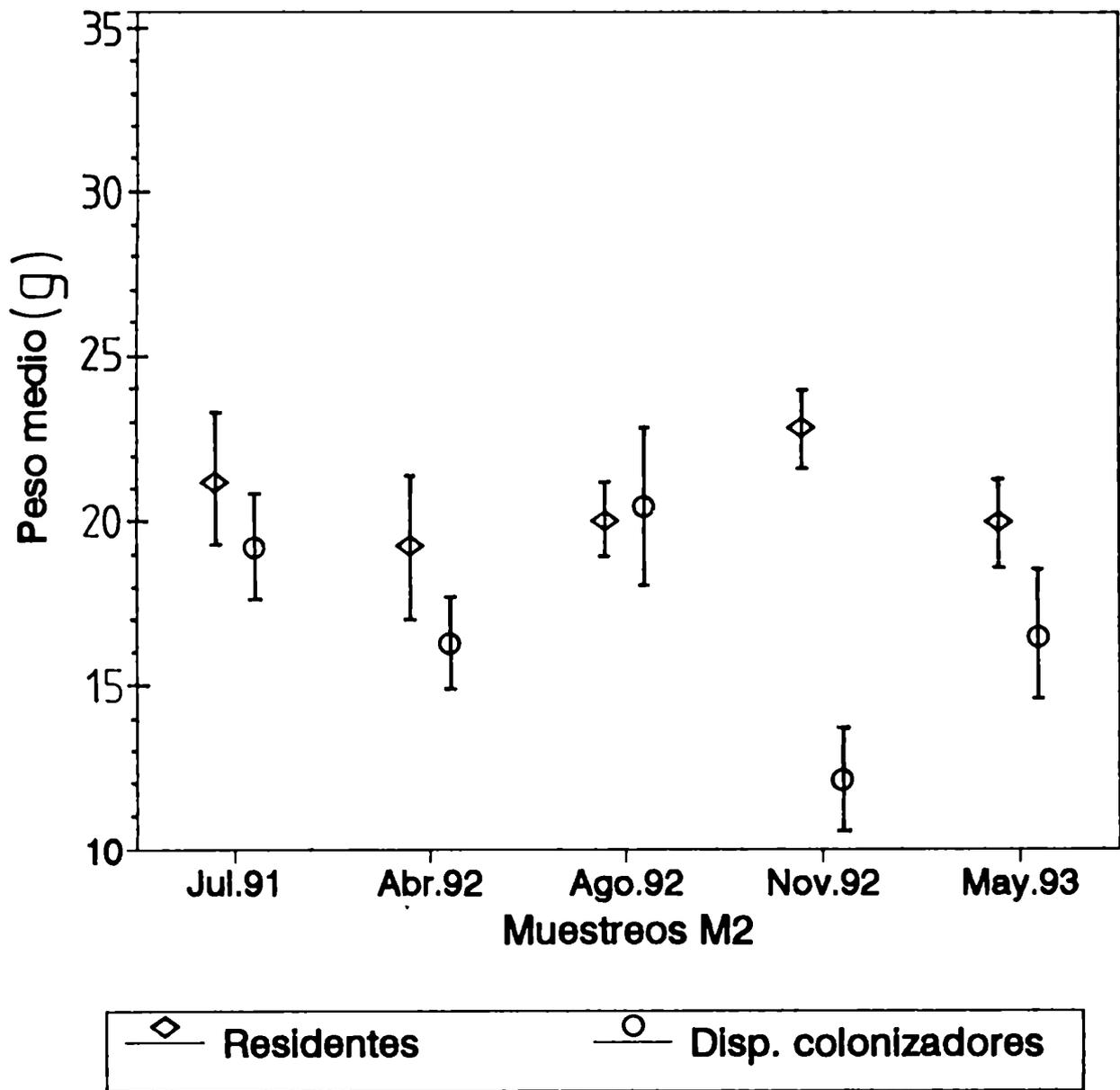


Fig. 4.1 - Peso medio \pm 1 desvío estándar para hembras de *A. azarae* residentes de los laterales y dispersoras colonizadoras de los centros. Muestras M2

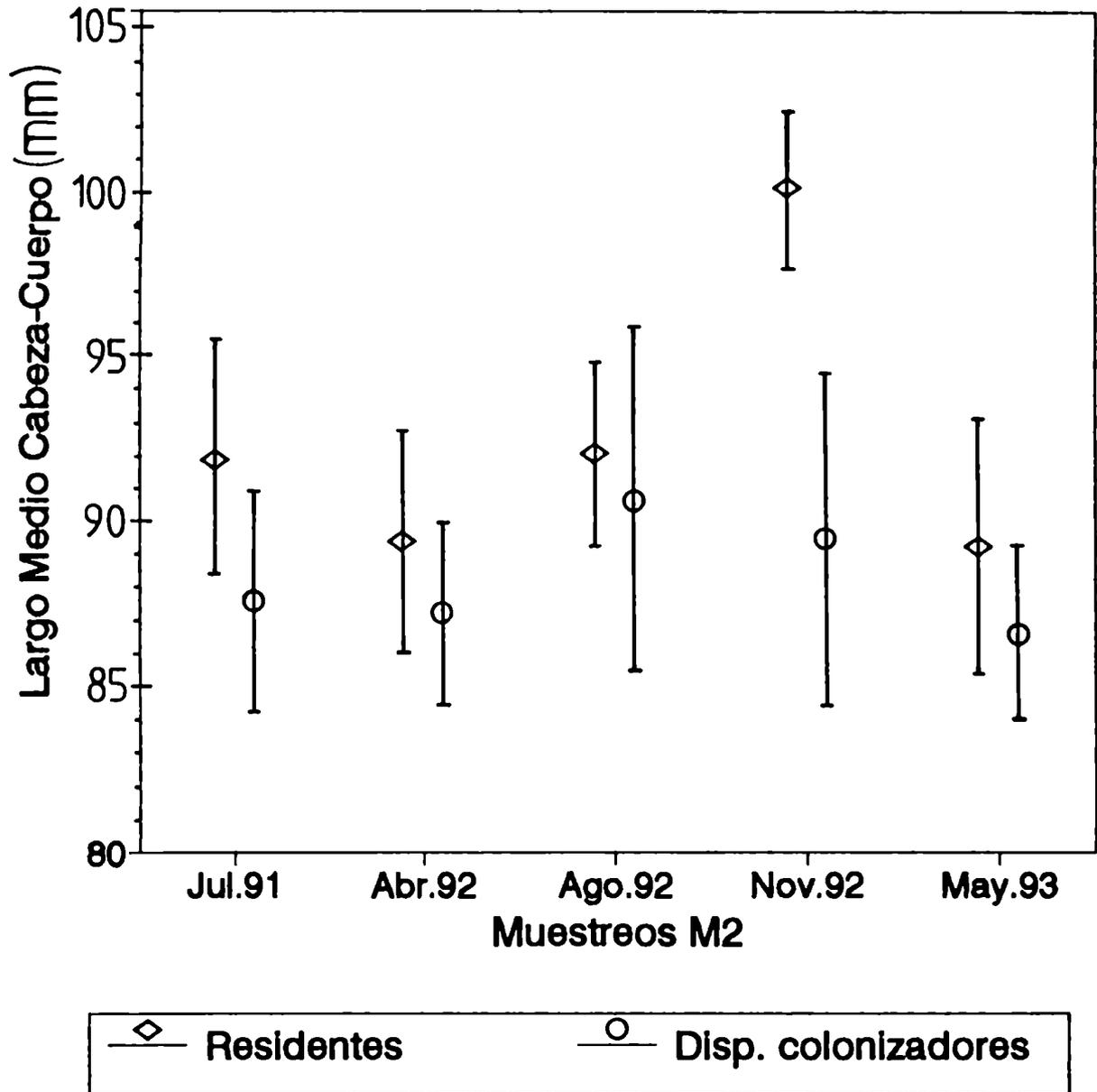


Fig. 4.2 - Largo cabeza-cuerpo medio \pm 1 desvío estándar para hembras de *A. azarae* residentes de los laterales y dispersoras colonizadoras de los centros. Muestrs M2.

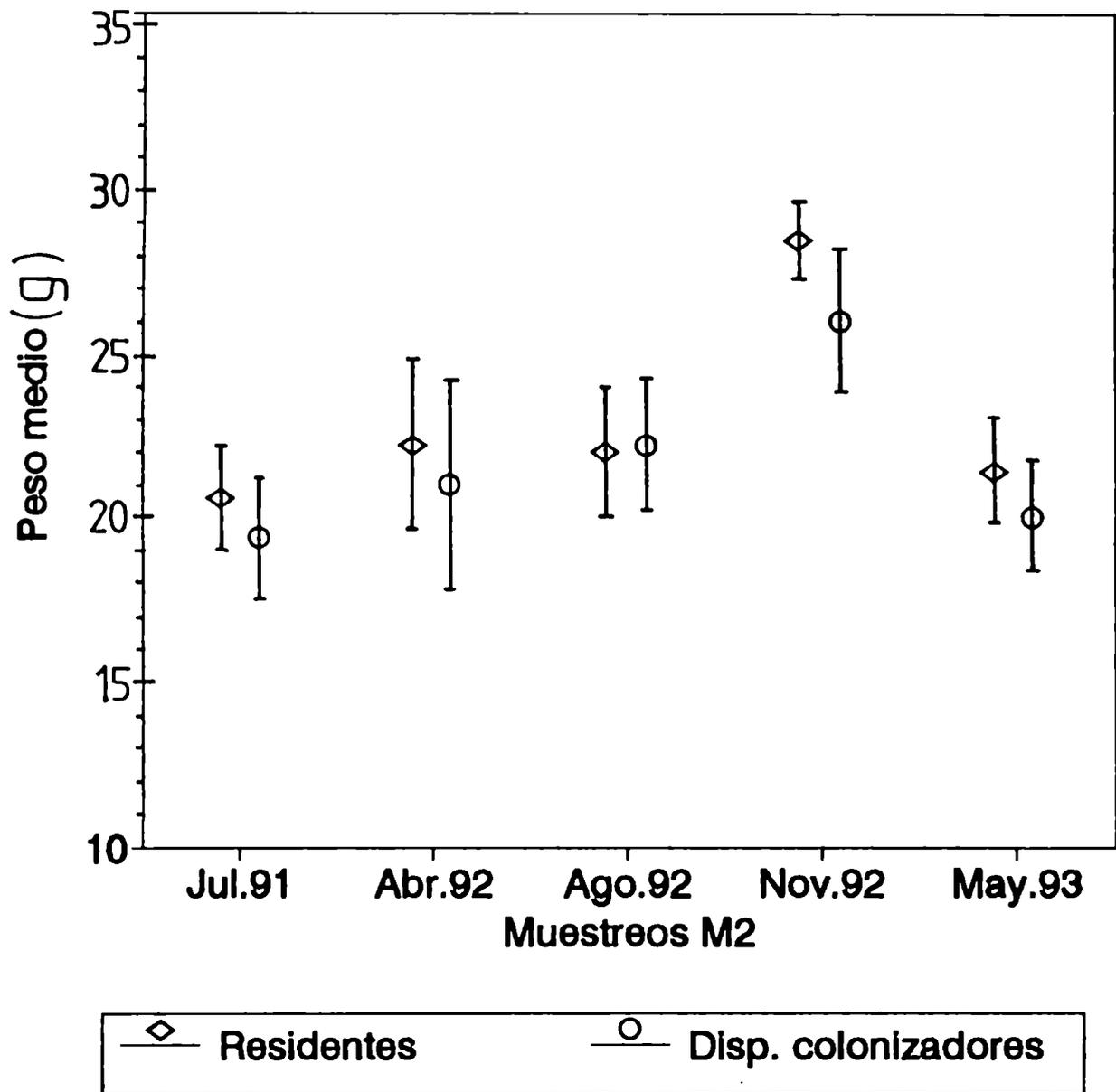


Fig. 4.3 - Peso medio \pm 1 desvío estándar para machos de *A. azarae* residentes de los laterales y dispersores colonizadores de los centros. Muestres M2

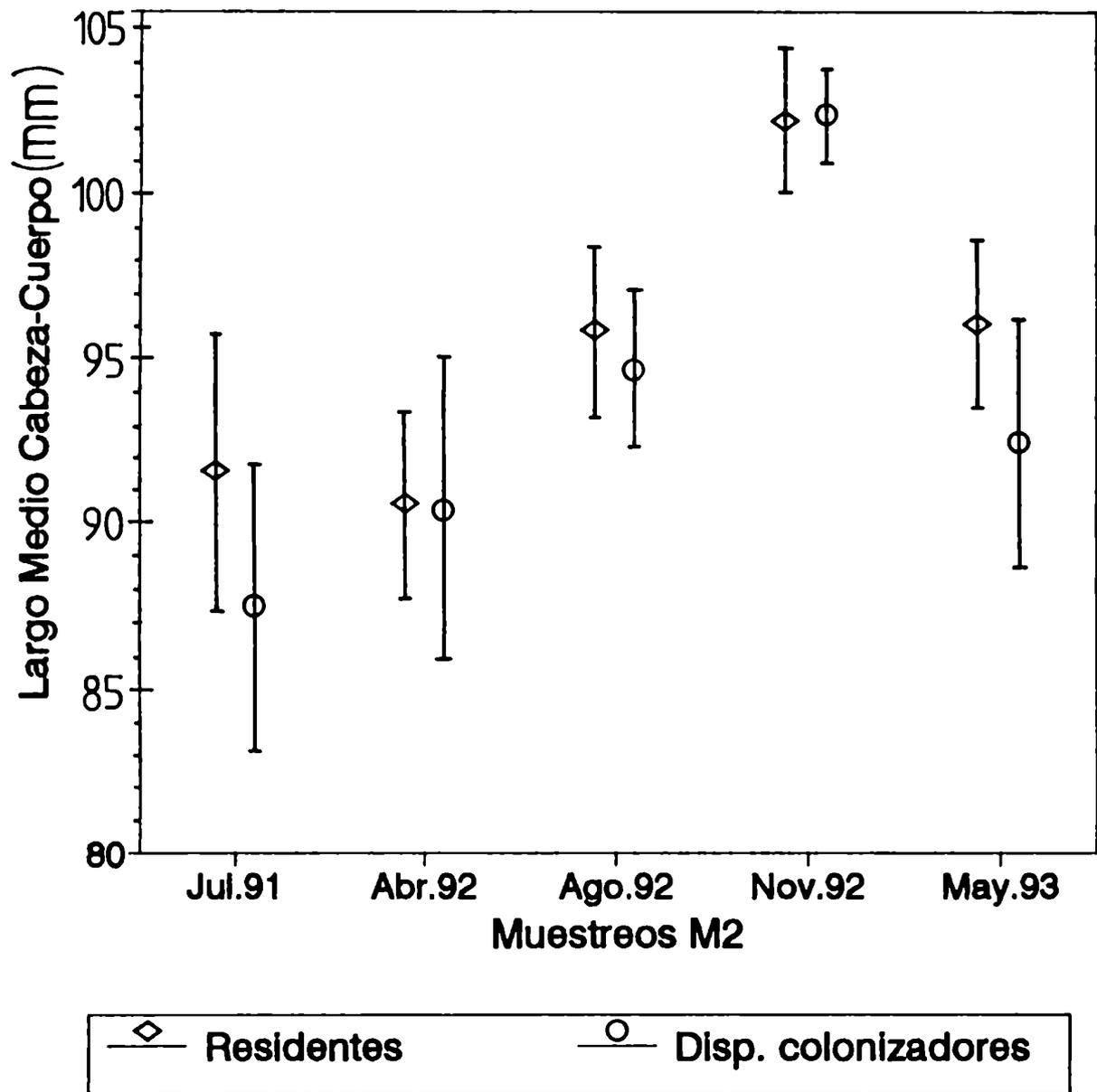


Fig. 4.4 - Largo cabeza-cuerpo medio \pm 1 desvío estándar para machos de *A. azarae* residentes de los laterales y dispersores colonizadores de los centros. Muestras M2.

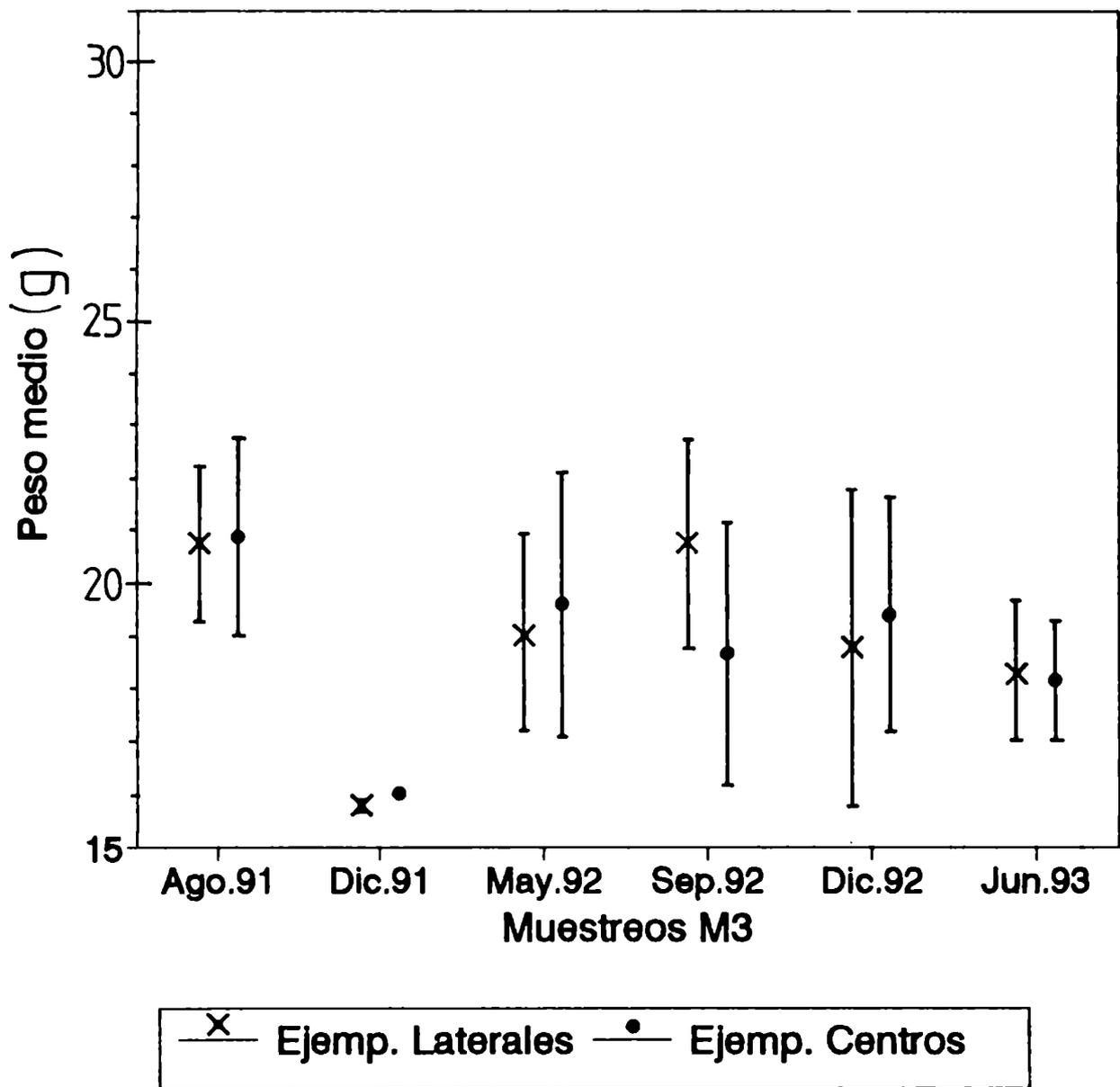


Fig. 4.5 - Peso medio \pm 1 desvío estándar para ejemplares hembras de *A. azarae* de los laterales y de los centros. Muestras M3

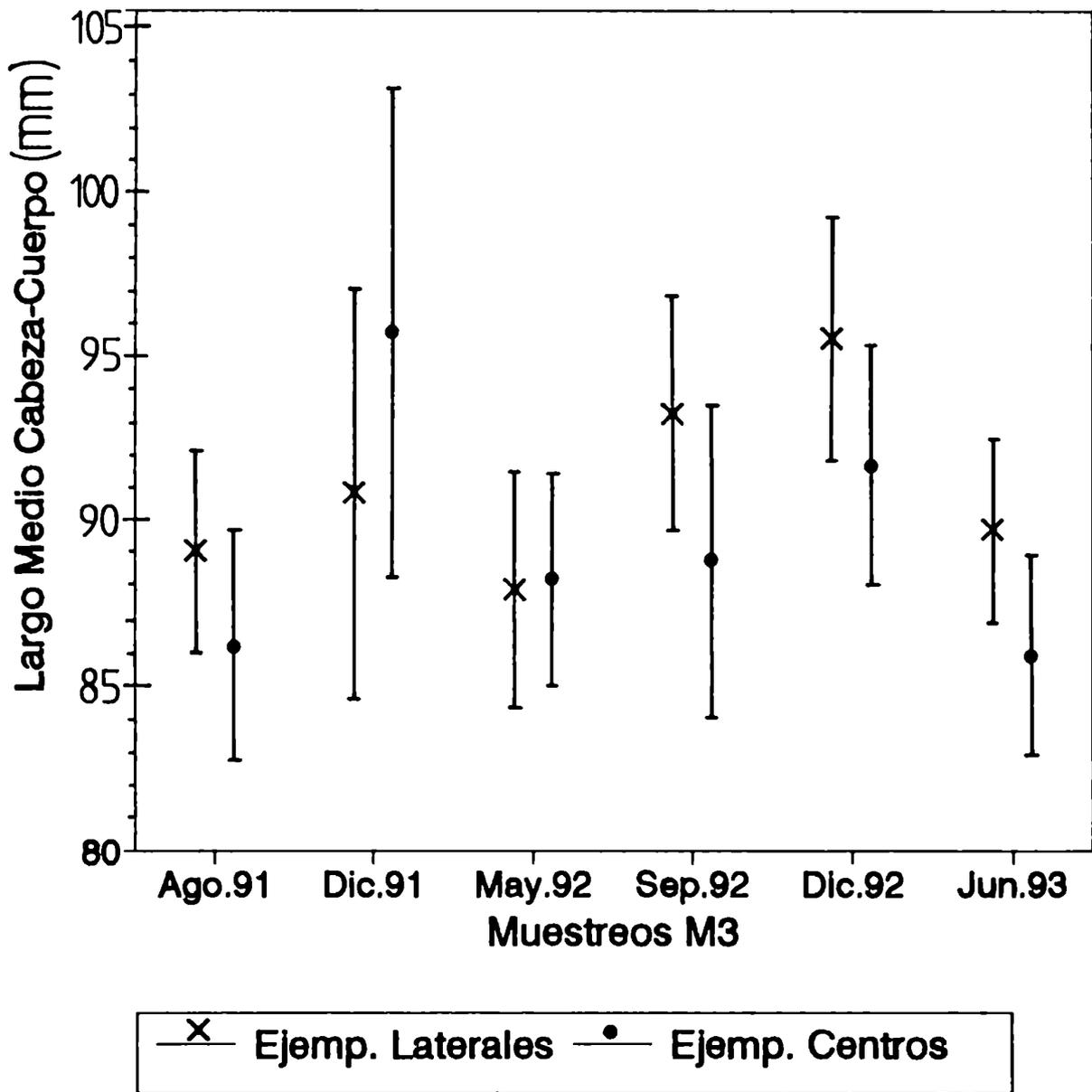


Fig. 4.6 - Largo cabeza-cuerpo medio \pm 1 desvío estándar para ejemplares hembras de *A. azarae* de los laterales y de los centros. Muestras M3.

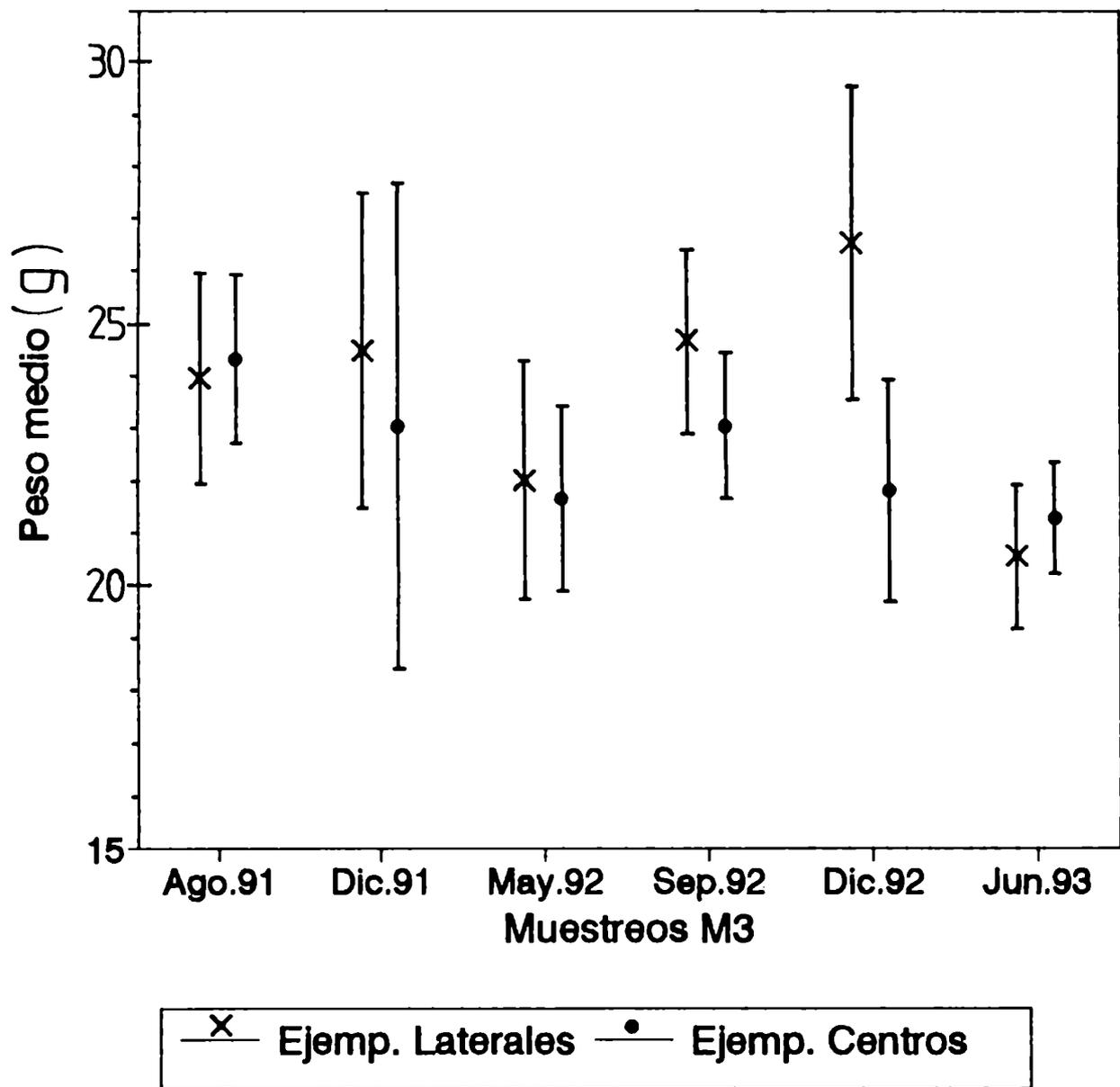


Fig. 4.7 - Peso medio ± 1 desvío estándar para ejemplares machos de *A. azarae* de los laterales y de los centros. Muestras M3

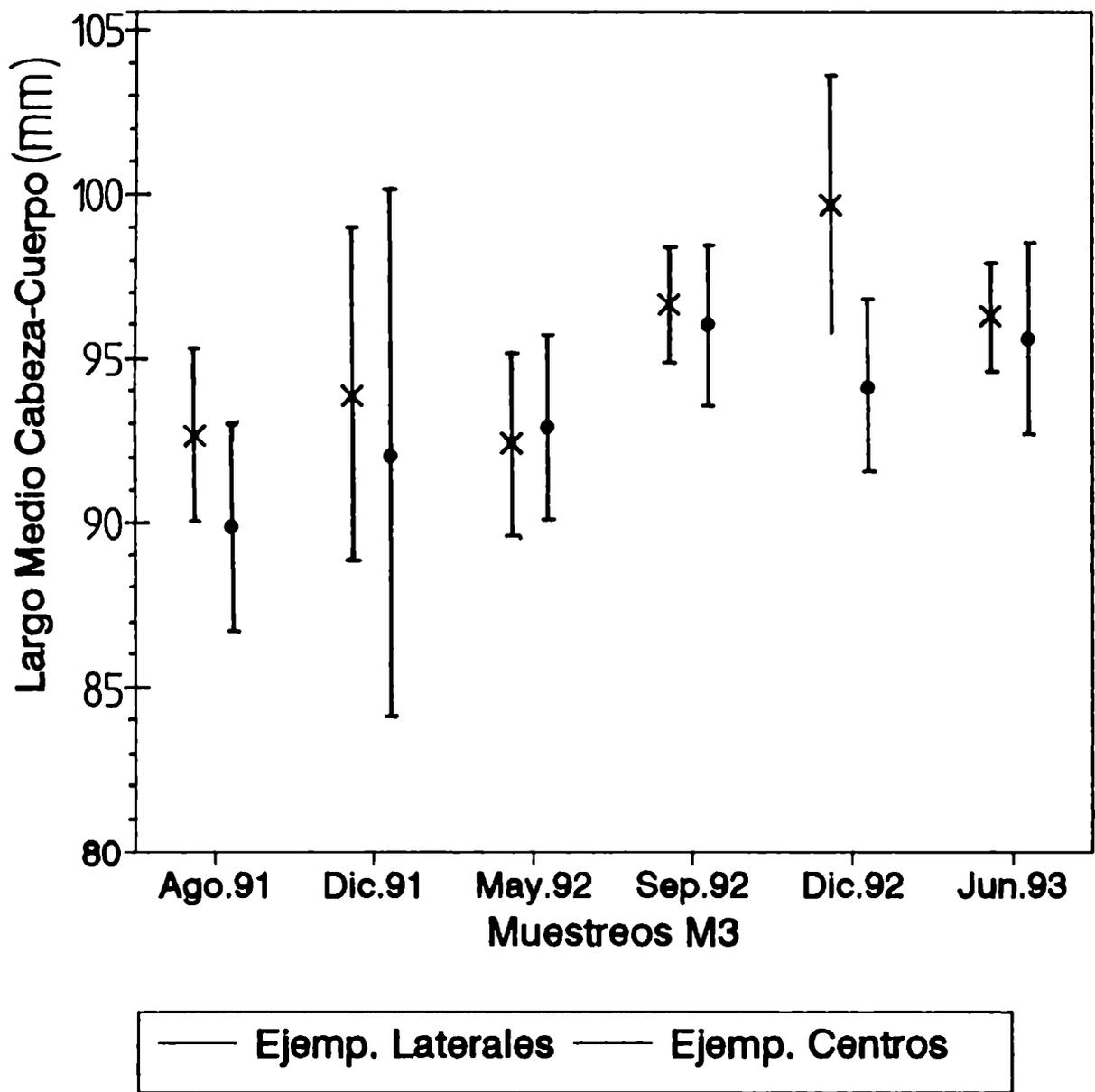


Fig. 4.8 - Largo cabeza-cuerpo medio \pm 1 desvío estándar para ejemplares machos de *A. azarae* de los laterales y de los centros. Muestras M3.

5.1 - Dinámica poblacional y dispersión

La magnitud de la dispersión de *Akodon azarae* varía en la distintas épocas del año, tal variación se debe a fenómenos estacionales relacionados con los profundos cambios que sufren estos roedores en el término de un año en la calidad del hábitat, en la abundancia, en la condición social y en la condición reproductiva.

El hecho que la dispersión en esta especie no responda a un único factor, que sea un fenómeno heterogéneo, dificulta su interpretación, y quizás la dificultad más grande resida en el hecho que la importancia relativa que tiene cada uno de los factores varía también a lo largo del año. En tal sentido el mejor acercamiento para la comprensión de la dispersión debe hacerse teniendo en cuenta la dinámica de la población en un mosaico de habitat que cambia estacionalmente.

En la primavera, al inicio de la estación reproductiva (septiembre-octubre) la población está compuesta por individuos adultos sobreinvernantes, la densidad es mínima y las hembras muestran muy poca superposición de áreas de acción siendo muy territoriales en esta época. Los machos no muestran tal territorialidad y sus áreas de acción, las mayores registradas durante todo el año, se superponen con las áreas de acción de las hembras

Los desplazamientos de los machos son hembra dependientes y algunos recorren grandes distancias en busca de pareja, estos desplazamientos podrían considerarse dispersivos y encajarían dentro de lo que Lidicker (1985 a y b) define como dispersión de presaturación estacional.

Con el avance de la estación reproductiva se incorporan a la población individuos de menor tamaño (noviembre), estos ejemplares, maduran reproductivamente en forma acelerada, por lo que se tornan competidores de los adultos sobreinvernantes. En las hembras, por tratarse del sexo territorial, la magnitud de dicha competencia es mayor. De acuerdo con Gliwicz (1988, 1992) esta situación debería provocar más dispersión de hembras que de machos, esta tendencia fue observada en este estudio, si bien las diferencias no fueron significativas.

Las hembras de menor tamaño, potencialmente activas reproductivamente, tienen dos alternativas, quedarse en el ámbito de las hembras sobreinvernantes, tal vez inhibidas de reproducirse, esperando que se genere un lugar o dispersarse y librarse de esta inhibición asumiendo los riesgos de la dispersión, ya sea mayor predación, la incertidumbre de hallar un lugar adecuado, de hallar pareja o encontrarse con competidores superiores que eviten su incorporación a la nueva población.

Por otra parte según Zuleta et al. (1988) y Zuleta (1989) los ejemplares nacidos al principio de la estación reproductiva comienzan a capturarse en noviembre por lo que en este mes recién comenzarían a detectarse los primeros desplazamientos. Especulando con este mecanismo el efecto de la dispersión debería ir en aumento a medida que se van destetando más individuos, aunque muchos de los nacidos al comienzo de la estación reproductiva por tener más edad y tamaño irían tomando los lugares vacantes dejados por muertes o en menor grado por dispersión de los sobreinvernantes y por lo tanto no se dispersarían. Este tipo de dispersión podría ser considerada también de presaturación (Lidicker, 1975).

Al comienzo del otoño están representadas todas las clases de edades, la reproducción es menor que la registrada en primavera-verano y se produce un reordenamiento en la población, que consiste en el reemplazo de las áreas que van dejando vacantes los sobreinvernantes y en la reubicación de los ejemplares de menor tamaño independizados de sus padres. La clase de edad subadulta se vuelve la más abundante e individuos de menor peso (juveniles) son la fracción más dispersiva.

La competencia por los lugares vacantes sería responsable de las mayores tasas de dispersión observadas en este período dado que el acceso a estas quizás signifique las últimas chances de reproducirse.

Este tipo de dispersión también podría ser considerada de presaturación, pero a medida que avanza el otoño se van alcanzando las densidades más altas del ciclo de variación anual en los números poblacionales. Sin embargo el establecer cuándo la población llegó a su capacidad de carga se hace difícil por lo tanto también es difícil distinguir entre dispersión de presaturación o de saturación.

En el invierno se producen dos situaciones diferentes, al principio de esta estación cuando las densidades son altas la dispersión es reducida, las jerarquías sociales probablemente se establecieron en el otoño y dispersarse no sería una buena alternativa porque todos los lugares estarían en igual condición de densidad disminuyendo las chances de encontrar uno adecuado (Hipótesis de la Cerca Social, Hestbeck, 1982). El hecho de que puedan formarse grupos para regular la temperatura (Zuleta, 1989) contribuiría a la baja dispersión observada, siendo los dispersores individuos que no habían formado parte de tales grupos (Hipótesis de Cohesión social, Bekoff, 1977).

Con el avance del invierno y el deterioro del hábitat se produciría una dispersión obligada, principalmente de ejemplares no residentes siguiendo a las variables del hábitat, en especial a la cobertura verde. En este período la capacidad de carga del ambiente va disminuyendo lo que obliga a individuos inferiores competitivamente o residentes que sufrieron el deterioro de sus home, a dispersarse, pudiendo considerar este tipo de dispersión como de saturación (Lidicker, 1975). En este período se produciría nuevamente un reordenamiento de la población y los sobrevivientes iniciarían la estación reproductiva en la primavera.

5.2 - Conclusiones

De acuerdo con los resultados observados podemos concluir que:

- 1) La magnitud de la dispersión en *A. azarae* no es igual en la distintas épocas del año, y esta variación está muy ligada a fenómenos estacionales en relación con el hábitat y la historia de vida de estos roedores.
- 2) Las mayores tasas de dispersión se hallan en el otoño en los períodos de incremento en la densidad poblacional (hipótesis 1). Pero en los períodos invernales de descenso en la misma la magnitud de la dispersión también es elevada.
- 3) Los dispersores no son un conjunto al azar de la población residente (hipótesis 2). Salvo al comienzo de la estación

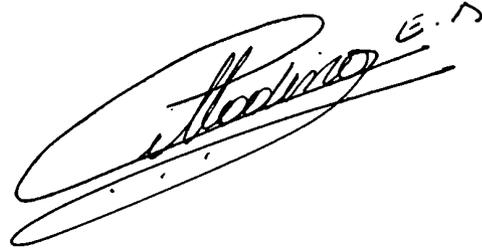
reproductiva donde la población está compuesta solo por individuos adultos sobreinvernantes, en el resto de las estaciones los dispersores son individuos de menor tamaño que los residentes. Estas diferencias son mucho más marcadas en las hembras siendo las de mayor tamaño la fracción menos propensa a dispersarse.

4) Los dispersores tienen la misma capacidad reproductiva que los residentes y pueden cambiar de condición social al establecerse en un lugar tornándose residentes tal como plantea Lidicker (1985 a) en su modelo de plasticidad fenotípica.

En síntesis los residentes formarían una matriz estable de individuos rodeados de individuos de menor jerarquía social y tamaño. Cuando un residente deja su lugar vacante, este sería ocupado por alguno de estos individuos que cambia de condición social. Aquellos ejemplares que no logran acceder a un sitio serían los más propensos a dispersarse especialmente en épocas de alta competencia intraespecífica.



Dr. F.Q. Kraetz



BIBLIOGRAFIA

- Adler, G. H. and Tamarin, R. H. 1984. Demography and reproduction in island and mainland white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) in southeastern Massachusetts. Canadian Journal of Zoology 62: 58-64.
- Anderson, P. K. 1980. Evolutionary implications of microtine behavioral systems on the ecological stage. The Biologist, 62: 70-88.
- Anderson, P. K. 1989. Dispersal in rodents: A Resident Fitness Hypothesis. Special Publication Nro. 9, The American Society of Mammalogist. 139 pp.
- Baird, D. and Birney, E. 1982. Characteristics of dispersing meadow voles *Microtus pennsylvanicus*. American Midland Naturalist 107: 262- 283.
- Barlow, J.C. 1969. Observations on the Biology of rodents in Uruguay. Life Sciences contribution of Royal Ontario Museum 75: 1-59.
- Beacham, T. D. 1981. Some demographic aspects of dispersers in fluctuating populations of the vole *Microtus townsendii* OIKOS, 36: 272-280
- Bekoff, M. 1977. Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioral phenotypes. American Naturalist 111: 715-733
- Bellocq, M. I. 1988. Predación de roedores por aves en ecosistemas agrarios. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 213 p.
- Bonaventura, S. M. y Kravetz, F. O. 1984. Relación roedore-vegetación: Estudio preliminar. Rev. Mus. Arg. ,Cs. Nat. Bernardino Rivadavia. Zoología. Tomo XIII (46): 445-451.
- Bonaventura, S. M. y Kravetz, F. O. 1989. Relación roedor-vegetación: importancia de la cobertura verde para *A. azarae*. PHYSIS, Sec C, 47 (112): 1-5.

- Bonaventura, S. M., F. O. Kravetz and O. V. Suarez. 1992. The relationship between food availability, space use and territoriality in *Akodon azarae*. *Mammalia* 56 (3): 407-416.
- Boonstra, R. and Krebs, C. J. 1977. A fencing experiment on a high-density population of *Microtus townsendii*. *Canadian Journal of Zoology*, 55:1166-1175
- Brandt, C. A. 1992. Social factors in immigration and emigration. pp: 96-141. In *Animal Dispersal, Small mammals as a model.* (eds. N. C. Stenseth and W. Z. Lidicker) Chapman & Hall, London. pp: 365.
- Brown, L. N. 1961. Excreted dyes used to determine movements of cottontail rabbits. *Journal of Wildlife Management* 25 (2): 199-202.
- Brown, L. N. and C. H. Conaway. 1961. Dye excretion as a method for determination of small mammal home range. *American Midland Naturalist*. 66 (1): 128-137.
- Brown, J. L. and Orians, G. H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 239-262.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24: 346-352.
- Busch, M. 1987. Competencia interespecífica en roedores silvestres. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 128 p.
- Busch, M. and F. O. Kravetz. 1992 a. Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *Calomys musculinus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two habitat system. I. Spatial and numerical relationships. *Mammalia*, 56: 45-56.
- Busch, M. and F. O. Kravetz. 1992 b. Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *Calomys musculinus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two habitat system. II. Effect of species removal. *Mammalia*, 56: 541-554.
- Cabrera, A. 1953. Esquema Fitogeográfico de la República Argentina. *Rev. Mus. La Plata (Bot.)* 8: 87-168.

- Cabrera, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. Rev. Mus. Arg. Cs. Nat. Bernardino Rivadavia. Cs. Zool. IV.
- Calhoun, J. and Cashby, J. 1958. The calculation of home range and density of small mammals. U. S. Dept. Health, Educ. & Welfare, Public. Heath Monograph. 55: 1-24.
- Chitty, D. 1967. The Natural selection of self-regulatory behaviour in natural populations. Proceedings of Ecological Society of Australia, 2: 51-78.
- Christian, J. J. 1970. Social subordination, population density, and mammalian evolution. Science, 168: 84-90.
- Cittadino, E. A., P. De Carli, M. Busch, and F. O. Kravetz. 1994. Effects of food supplementation on rodents in winter. Journal of Mammalogy 75 (2): 446-453.
- Cockburn, A. 1992. Habitat heterogeneity and dispersal: enviromental and genetic patchiness. pp: 65 - 95. In Animal Dispersal, Small mammals as a model. (eds. N. C. Stenseth and W. Z. Lidicker) Chapman & Hall, London. pp: 365.
- Contreras, J.R. 1972. El home range en una población de *Oryzomys longicaudatus philippi* (Landbeck) (Rodentia Cricetidae). PHYSIS 31: 353:361.
- Crespo, J. A. 1944. Relaciones entre estados climáticos y la ecología de algunos roedores de campo (Cricetidae). Revista Argentina de Zoogeografía 4: 137-144.
- Crespo, J. A. 1966. Ecología de una comunidad de roedores silvestres en el partido de Rojas, Pcia. de Buenos Aires. Rev. Mus. Arg. de Cs. Nat. Bernardino Rivadavia. 1 (3): 79-134.
- Dalby, P. 1975. Biology of pampa rodents. Balcarce Area, Argentina. Publications of the Museum, Michigan State University, Biological Series 5: 149-272.
- Dalby, P and Heath, A. G. 1976. Oxygen consumption and body temperature of the Argentine field mouse, *Akodon azarae*, in relation to ambient temperature. Journal Thermal Biology, 1:177-179.

- Daniel, W. W. 1978. Applied Nonparametric Statistics. Houghton Mifflin Company. pp. 502.
- Davis, D. E., J. T. Emlen, Jr., and A. W. Stokes. 1948. Studies on home range in the brown rat. Journal of Mammalogy. 29 (3): 207- 225
- De Villafañe, G. N., F. O Kravetz, O. Donadio, R. Percich, L. Knecher, M.P. Torres y N. Fernandez. 1977. Dinámica de las comunidades de roedores en agroecosistemas pampásicos. Medicina (Buenos Aires) 37 (3): 128-140.
- De Villafañe, G. N., C. Velazquez, S. M. Bonaventura, y M Torres. 1983 a. Comportamiento social y uso de hábitat de pequeños roedores en semicautividad. I. Res. XI Reu. Arg. Ecol. pp :74.
- De Villafañe, G. N., C. Velazquez, S. M. Bonaventura, y M Torres. 1983 b. Comportamiento social y uso de hábitat de pequeños roedores en semicautividad. II. Res. XI Reu. Arg. Ecol. pp :75.
- De Villafañe G. N., S. M. Bonaventura, M .I. Bellocq and R. E. Percich. 1988. Habitat selection, social structure, density and predation in populations of Cricetine rodents in the pampa region of Argentina and the effects of agricultural practices on them. Mammalia 52 (3): 339 - 359.
- De Villafañe G. N. and S. M. Bonaventura. 1987. Ecological Studies in crop fields of the endemic area of Argentine Hemorrhagic fever *Calomys musculinus* movements in relation to habitat and abundance. Mammalia 51: 233-248.
- Dice, L. R. and Clarke, P. J. 1953. The statistical concept of home range as applied to the recapture radius of the deer mouse (*Peromyscus*). Contr. Lab. Vert. Biol. Uni. Michigan 62: 1-15.
- Evans, J. and R. E. Griffith. 1973. A fluorescent tracer and marker for animal studies. Journal of Wildlife Management. 37 (1): 73-81.
- Forman, R. T. and M. Godron. 1986. Landscape Ecology. John Wiley & Sons, pp 619.

- Frantz, S. C. 1972. Fluorescent pigments for studying movements and home ranges of small mammals. *Journal of Mammalogy*. 53 (1): 218-223.
- Frenguelli, J. 1925. Loess y limos pampeanos. *Anales de la Sociedad Argentina de Estudios Geográficos (GAEA)*, Vol. 1, Buenos Aires.
- Gaines, M. S., Vivas, A. M., and Baker, C. L. 1979. An experimental analysis of dispersal in fluctuating vole populations: demographic parameters. *Ecology*. 60 (4). 814-828.
- Gaines, M. S. and McClenaghan, L. R. Jr. 1980. Dispersal in small mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11: 163-196.
- Gaines, M. S. and Johnson, M. L. 1984. A multivariate study of the relationship between dispersal and demography in population of *Microtus ochrogaster* in eastern Kansas. *American Midland Naturalist* 111 (2): 223-233.
- Gliwicz, J. 1988. Seasonal dispersal in non-cyclic populations of *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Acta Theriologica*, 33: 263-272.
- Gliwicz, J. 1992. Patterns of dispersal in non-cyclic populations of small rodents. pp: 147-159. In *Animal Dispersal, Small mammals as a model*. (eds. N. C. Stenseth and W. Z. Lidicker) Chapman & Hall, London. pp: 365.
- Godfrey, G. K. 1954. Tracing field voles (*Microtus agrestis*) with a Geiger-Muller counter. *Ecology*, 35: 5-10.
- Gregory, M. and Cameron, G. 1988. Examination of socially induced dispersal in *Sigmodon hispidus*. *Journal of Mammalogy*, 69 (2): 251-260.
- Hayne, D. W. 1949. Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy* 30 : 1-18.
- Hansson, L. 1969. Home range, population structure and density estimates at removal catches with edge effects. *Acta Theriologica* 14: 153-160.

- Hestbeck, J. B. 1982. Population regulation of cyclic mammals: The social fence hypothesis. *OIKOS* 39 (2) 157-163.
- INTA. 1972. Carta de suelos de la República Argentina. Hoja 3360-32, Salto. Buenos Aires.
- Johnson, M. L. and Gaines, M. S. 1985. Selective basis for emigration of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*: open field experiment. *Journal of Animal Ecology*, 54: 399-410.
- Johnson, M. L. and Gaines, M. S. 1987. The selective basis for dispersal of prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Ecology* 68 (3) pp: 684-694.
- Keith, T. P. and Tamarin, R. H. 1981. Genetic and demographic differences between disperses and residents in cycling and noncycling vole populations. *Journal of Mammalogy*, 62:713-725.
- Kravetz, F. O. 1978. Ecología de las comunidades de roedores involucrados en la fiebre hemorrágica Argentina. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 193 p.
- Krebs, C. J. 1978. A review of the Chitty hypothesis of population regulation. *Canadian Journal of Zoology*, 56: 2463-2480.
- Krebs, C. J. 1992. The role of dispersal in cyclic rodent populations. pp. 160-175. In *Animal Dispersal, Small mammals as a model.* (eds. N. C. Stenseth and W. Z. Lidicker) Chapman & Hall, London. pp: 365.
- Krebs, C. J., B. L. Keller and R. H. Tamarin. 1969. *Microtus* population biology: demographic change in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. *Ecology*, 50:587-607.
- Krebs, C. J., I. Wingate, J. Leduc, J. Redfield, M. Taitt and R. Hilborn. 1976. *Microtus* populations Biology: Dispersal in fluctuating populations of *M. townsendii*. *Canadian Journal of Zoology*, 54: 79-95.
- Lemen, C. A. and Freeman, P. W. 1985. Tracking of mammals with fluorescent pigments: a new technique. *Journal of Mammalogy*, 66:

- Lidicker, W. Z. Jr. 1973. Regulation of numbers in an island population of the California vole, a problem in community dynamics. *Ecological Monographs*, 43:271-302.
- Lidicker, W. Z. Jr. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammal populations. pp: 103-128. In *Small Mammals: Their production and population dynamics*. (Eds. F.b. Golley, K. Petrusciewicz, and L. Ryszkowski) Cambridge University Press, London, pp 451.
- Lidicker, W. Z. Jr. 1985 a. Dispersal. In *Biology of New World Microtus* (ed. R. H. Tamarin). Special Publication of the American Society of Mammalogists. 8: 420-454.
- Lidicker, W. Z. Jr. 1985 b. An overview of dispersal in non-volant small mammals. pp:369-385. In *Migration: Mechanisms and Adaptive Significance* (ed. Rankin, M. A.). *Contributions in Marine Science*, Suppl. 27; 868 pp.
- Lidicker, W. Z. Jr. 1985 c. Population structuring as a factor in understanding microtine cycles. *Acta Zoologica Fennica* 173: 23- 27.
- Lidicker, W. Z. Jr and Stenseth, N. C. 1992. To disperse or no disperse: who does it and why?. pp: 21-36. In *Animal Dispersal, Small mammals as a model*. (eds. N. C. Stenseth and W. Z. Lidicker) Chapman & Hall, London. pp: 365.
- Linsdale, J. M. 1946. *The California ground squirrel*. Berkeley, California
- Lizarralde, M. S. , N. O. Bianchi y J. B. Goldenberg. 1986. Ecología de dos poblaciones de roedores de Tierra del Fuego. II. Area habitacional, movilidad y su heredabilidad. *PHYSIS*, 44: 73-81.
- Madison, D. M. 1978. Movement indicators of reproductive events female meadow voles, as revealed by radiotelemetry. *Journal of Mammalogy*. 59: 835-843.
- Madison, D. M. 1980. Movement types and weather correlates in free-ranging voles. In *Proceedings of the Fourth Eastern Pine*

- and Meadow Vole Symposium. (Ed. R.E. Byers) pp: 34-42.
- Madison, D. M. 1985. Activity rhythms and spacing. Biol. New World Micritus, 8: 373-419
- Manjón, M. C., L. Camarasa, M. P. Torres, J. J. Polop y F. O. Kravetz. 1983. Estudio de densidad y desplazamiento de roedores en un campo de girasol. pp: 156-172. IX Congreso Latinoamericano de Zoología, Arequipa, Perú - 9 al 15 de octubre de 1983.
- Marconi, P. N. 1988. Efecto de las perturbaciones intensas sobre la estructura de las poblaciones de roedores. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 111 p.
- Marconi, P. N. y Kravetz, F. O. 1986. Comunidades de roedores del Parque Nacional El Palmar (Entre Ríos, Argentina) según la historia del fuego. Revista Chilena de Historia Natural, 59: 47-57.
- Mc Nab, B. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. American Naturalist, 97: 133-140.
- McShea, W. J. and Madison, D. M. 1992. Alternative approaches to the Study of small mammal dispersal: insights from radiotelemetry. pp: 319-332. In Animal Dispersal, Small mammals as a model. (eds. N. C. Stenseth and W. Z. Lidicker) Chapman & Hall, London. pp: 365.
- Musser, G. G. and M. D. Carleton. 1993. Family Muridae. In Mammal species of the world. A Taxonomic and Geographic references. (eds. D. E. Wilson and D. A. M. reeder, 2da ed.). Smithsonian Inst. Press. pp: 501-755
- Myers, J. H. and Krebs, C. J. 1971. Genetic, behavioral, and reproductive attributes of dispersing fields voles **Microtus pennsylvanicus** and **Microtus ochrogaster**. Ecological Monographs, 41: 53-78.
- Nadeau, J. H. Lombardi, R.T. and Tamarin, R. H. 1981. Population structure and dispersal of **Peromyscus leucopus** on Muskeget Island. Canadian Journal of Zoology, 59: 793-799.

- New, J. G. 1958. Dyes for studying the movements of small mammal. Journal of Mammalogy. 39 (3): 416-429.
- Pearson, O. P. 1960. Habits of *Microtus californicus* revealed by automatic photographic records. Ecological Monographs, 30: 231-249.
- Pearson, O. P. 1967. La estructura por edades y la dinámica reproductiva de una población de roedores de campo, *Akodon azarae*. PHYSIS, 27: 53-58.
- Roff, D. A. 1975. Population stability and the evolution of dispersal in a heterogeneous environment. Oecologia, 19: 217-237.
- Sokal, R. R. and Rohlf. 1969. Biometry. W. H. Freeman and Co. San Francisco. 776 p.
- Spieth, P. T. 1979. Environmental heterogeneity: A problem of contradictory selection pressures, gene flow and local polymorfism. American Naturalist, 113:247-260.
- Stenseth, N. 1983. Causes and consequences of dispersal in small mammals. pp:63-101. In The Ecology of animal movement (Eds. Ian R. Swingland and Paul J. Greenwood). Oxford University Press, Oxford. p: 311.
- Stenseth, N and Hansson, L. 1979. Correcting for edge effects in density estimation: explorations around a new method. OIKOS 32: 337-348.
- Stenseth, N. C. and Lidicker W. Z. Jr. 1992. The use of radioisotopes in the study of dispersal: with a case study. pp: 333-352. In Animal Dispersal, Small mammals as a model. (eds. N. C. Stenseth and W. Z. Lidicker) Chapman & Hall, London. pp: 365.
- Stickel, L. 1946. The source of animals moving into a depopulated area. Journal of Mammalogy. 27: 301-307.
- Stoddart, D. M. 1970. Individual range, dispersion and dispersal in a population of water voles (*Arvicola terrestris*, L.) Journal of Animal Ecology, 39: 403-425.

- Tamarin, R. H. 1977. Dispersal in island and mainland voles. Ecology 58: 1044-1054.
- Tamarin, R. H. 1980. Dispersal and population regulation in rodents. pp: 117-133. In Biosocial Mechanisms of population regulation. (Eds. M. N. Cohen, R. S. Malpass and H. G. Klein). Yale University Press. New Haven, Connecticut. pp: 406.
- Tamarin, R. H., Reich, L.M. and Moyer, C. A. 1984. Meadow vole cycles within fences. Canadian Journal of Zoology, 62: 1796-1804.
- Van Vleck, D. B. 1968. Movements of *Microtus pennsylvanicus* in relation to depopulated areas. Journal of Mammalogy 49: 92- 103.
- Van Vleck, D. B. 1969. Standardization of *Microtus* home range calculations. Journal of Mammalogy 50: 69-80.
- Wolff, J. O. and Lidicker, W. Z. 1980. Population ecology of the taiga vole *Microtus xanthognathus*, in interior Alaska. Canadian Journal of Zoology, 58: 1800-1812.
- Zuleta, G. A., F. O. Kravetz, M. Busch, y R. E. Percich. 1988. Dinámica poblacional del ratón del pastizal pampeano (*Akodon azarae*) en ecosistemas agrarios de Argentina. Revista Chilena de Historia Natural, 61: 231-244.
- Zuleta, G. A. 1989. Estrategias de Historia de vida en el ratón de pastizal pampeano *Akodon azarae*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 256 p.