

Tesis de Posgrado

Factores que limitan la abundancia de los roedores muridos en el Delta del Paraná

Sanchez Lopez, María Isabel

1998

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:

Sanchez Lopez, María Isabel. (1998). Factores que limitan la abundancia de los roedores muridos en el Delta del Paraná. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3042_SanchezLopez.pdf

Cita tipo Chicago:

Sanchez Lopez, María Isabel. "Factores que limitan la abundancia de los roedores muridos en el Delta del Paraná". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1998. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3042_SanchezLopez.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: "FACTORES QUE LIMITAN LA ABUNDANCIA DE
LOS ROEDORES MURIDOS EN EL DELTA DEL
PARANA"

AUTORA: MARIA ISABEL SANCHEZ LOPEZ

DIRECTORA: MARTHA J. PIANTANIDA

TESIS PRESENTADA PARA OPTAR AL TITULO DE
DOCTORA EN CIENCIAS BIOLOGICAS

1998

Handwritten signature or initials in black ink, appearing to be 'M. J. P.' or similar, located in the bottom right corner of the page.

**A Ernesto,
con quien nos prometimos fidelidad
en la salud como en la enfermedad,
en la prosperidad como en la adversidad,
amándonos y respetándonos todos los días de nuestras vidas.**

AGRADECIMIENTOS:

Quiero expresar mi sincero agradecimiento a Martha (y no es casual que lo haga en primer término) por haberme brindado su confianza y ayudarme a descubrir el apasionante mundo de la "Ecología de Roedores".

Obviamente no puedo dejar de agradecerle a mi madre, quien en todo momento me alentó demostrándome lo orgullosa que se siente por mi profesión.

Y por supuesto, además de dedicarle esta Tesis, deseo agradecerle a Ernesto por comprenderme y estar siempre a mi lado hasta para armar las cuadrículas utilizadas durante 1994.

También quiero expresar mi reconocimiento a Víctor y a Stella, por su ayuda en los trabajos de campo, y a Gabriel Mouta por su colaboración en la compaginación de las fotos.

No puedo dejar de manifestar mi profunda gratitud al Ing. Mujica, quien como director de la Estación Experimental durante gran parte de este estudio, confió en nosotros y apoyó este proyecto, a Laura por su generosa colaboración en las tareas de campo y a Graciela por facilitarme tan amablemente los datos climáticos. Es este además el lugar oportuno en que desearía poder expresar a todas las personas que forman parte de la Estación Experimental "Delta del Paraná" del I.N.T.A., mi sincero agradecimiento por su hospitalidad, solidaridad y amistad que hicieron agradables las fatigosas campañas al campo, y a quienes siempre recuerdo con cariño. En particular debo mencionar nuevamente a Laura, Graciela y el Ing. Mujica, a Cristina, Mirta, Mónica, Edgardo, Teresa, Walter, Lucio, el Ing. Córdoba, el Ing. Toscani, el Sr. Panniani y por supuesto Carlitos Piussant.

En este espacio, quiero recordar muy especialmente al Dr. Gallardo, quien con la generosidad que lo caracterizaba, me ayudó de manera esencial para iniciar este estudio.

INDICE

	Páginas
Resúmen	1
Summary	2
Introducción	3
Area de estudio	9
<u>Capítulo I: "El clima"</u>	
Introducción	13
Metodología	15
Resultados	17
Discusión	20
Conclusiones	29
Tablas	31
Figuras	37
<u>Capítulo II: "El alimento"</u>	
Introducción	47
Metodología	50
Resultados	53
Discusión	59
Conclusiones	70
Tablas	73
Figuras	92
<u>Capítulo III: "La dispersión"</u>	
Introducción	100
Metodología	105
Resultados	110
Discusión	114
Conclusiones	119
Tablas	121
Figuras	125
Conclusiones generales	128
Bibliografía	131
Anexo: Fotos del área de estudio	139

Tesis Doctoral "FACTORES QUE LIMITAN LA ABUNDANCIA DE LOS ROEDORES MURIDOS EN EL DELTA DEL PARANA"

Autora: María Isabel Sánchez López

Directora: Martha J. Piantanida.

Palabras claves: Rodentia, Muridae, Abundancia de roedores, Clima, Alimento, Dispersión, Delta del Paraná

RESUMEN: Se evalúan los efectos de: 1) el clima (precipitaciones, temperaturas y heladas), 2) el alimento y 3) la dispersión de los roedores, en la determinación de sus números poblacionales. Las especies estudiadas son: **Akodon azarae**, **Oxymycterus rufus**, **Oligoryzomys delticola**, **Oligoryzomys flavescens** y **Scapteromys tumidus**. Las fluctuaciones climáticas determinan cambios en el desarrollo de la vegetación y por lo tanto en la cantidad de alimento y refugio para los roedores. Este evento, sumado a las interacciones competitivas, influyen en la actividad reproductiva de los mismos. Altas abundancias de **O. rufus** restringen la fijación de territorios de los individuos de **A. azarae**, inhibiendo su actividad reproductiva y promoviendo su dispersión. Las precipitaciones abundantes contribuyen al incremento en el nivel de agua de los canales, favoreciendo la calidad del hábitat para **O. rufus** y **S. tumidus**. **O. delticola** asientúa el uso del estrato arbóreo durante la época reproductiva, evitando así las interacciones interespecíficas. Al finalizar este período su dispersión (a nivel del suelo) incrementa abruptamente como consecuencia de las altas densidades en los estratos superiores. **O. flavescens** es la especie con más características de "estratega r", por lo que posee la menor capacidad competitiva. En consecuencia su capturabilidad y actividad reproductiva están fuertemente condicionadas por la densidad del resto de las especies de roedores.

Doctoral Thesis: "LIMITING FACTORS OF MURID RODENT ABUNDANCE IN THE PARANA DELTA"

Author: María Isabel Sánchez López

Director: Martha J. Piantanida

Key words: Rodentia, Muridae, Rodent abundance, Climate, Food, Dispersal, Paraná Delta.

SUMMARY: The effects of: 1) climate (precipitations, temperatures, and frosts), 2) food, and 3) rodent dispersal, are evaluated in relation to the determination of their population numbers. The studied species are: **Akodon azarae**, **Oxymycterus rufus**, **Oligoryzomys delticola**, **Oligoryzomys flavescens**, and **Scapteromys tumidus**. Climatic fluctuations determine changes in vegetation development, and consequently in the amount of food and refuge for rodents. This event added to competitive interactions, influence rodent reproductive activity. High abundances of **O. rufus** limit the establishment of territories by the individuals of **A. azarae**, by inhibiting their reproductive activity and promoting their dispersal. Abundant rainfalls contribute to increase the water level in the channels, thus improving the habitat quality for **O. rufus** and **S. tumidus**. **O. delticola** emphasizes the use of the arboreal stratum during the reproductive season, avoiding in this way interspecific interactions. At the end of this period its dispersal (at the ground level) increases abruptly as a consequence of the high densities in the upper strata. **O. flavescens** is the species that presents more characteristics of a "r strategist", hence it has the lowest competitive ability. Therefore, its catchability and reproductive activity are strongly conditioned by the density of the rest of the rodent species.

INTRODUCCION

La determinación de los factores que limitan el tamaño de las poblaciones animales ha sido el objetivo de numerosos estudios. A través de la revisión de algunos de éstos, se advierte una considerable diversidad de opiniones:

Pearson (1966, 1971) concluyó que algunas poblaciones de **Microtus californicus** eran limitadas por la predación de carnívoros, los cuales determinan la amplitud y la sincronización de los ciclos de abundancia que exhiben esas poblaciones de microtininos. El autor observó que la magnitud de este factor de mortalidad era mayor durante el período en que la abundancia de roedores comenzaba a disminuir, luego de haber alcanzado el máximo valor. Además la presencia de presas de otras especies, permitía a estos predadores mantenerse en una densidad lo suficientemente alta como para ejercer una intensa y continua presión de predación sobre la población de **M. californicus**, hasta que ésta alcanzaba niveles de abundancia sumamente bajos. En esa situación estos roedores dejaban de ser capturados, comenzando así a recuperar sus números poblacionales.

Conley (1976) estudió algunas características demográficas de dos poblaciones simpátricas de microtininos (**Microtus longicaudus** y **M. mexicanus**), así como ciertos rasgos comportamentales de los individuos. Entre otros resultados, observó que a densidades extremas de **M. longicaudus**, existían comportamientos antagonistas muy intensos entre ambas especies. El autor sugirió que los efectos de la competencia interespecífica podrían funcionar, al menos parcialmente, como un mecanismo determinante de los números poblacionales; tal interacción sería, además, por interferencia.

Lack (1954), a partir de una revisión de trabajos realizados en diversas especies, concluyó que la abundancia de roedores sería el resultado de la interacción entre éstos y la vegetación (o sea su alimento), siendo esta relación similar a la interacción predador - presa. Para justificar su hipótesis, el autor destacó dos resultados frecuentes en esos trabajos: 1) las densidades extremadamente altas que usualmente alcanzan los roedores (las que suelen llegar al límite de la oferta de alimento), son seguidas por abruptas declinaciones que se continúan a través de varias generaciones, y esto último es una característica de la interacción predador - presa; y 2) simultáneamente con la declinación de la densidad (o poco antes) suele existir una alta mortalidad de juveniles, lo que podría interpretarse como el primer indicio de inanición causada por la sobrepoblación

Bryant (1981) sugirió que las defensas químicas sintetizadas por algunas plantas en respuesta a un excesivo consumo por parte de **Lepus americanus**, influyen en los valores de densidad alcanzados por las poblaciones de esos lagomorfos. La abundancia de éstos exhibe un ciclo multianual presentando, aproximadamente cada 10 años, los máximos valores. Durante ese período existe, en consecuencia, una intensa explotación de la vegetación. El autor observó que, probablemente en respuesta a este evento, aquellas plantas consumidas con mayor preferencia por esos animales desarrollaban tallos adventicios. Debido al alto contenido de metabolitos secundarios presentes en esos tallos, éstos no solo resultaban muy poco palatables, sino que además tenían una escasa calidad nutritiva, pudiendo así contribuir a la disminución de los números poblacionales de **L. americanus**.

Christian (1950, 1978) y Davis (1978) propusieron un mecanismo de "retroalimentación negativa comportamental", basándose en evidencia obtenida a partir de numerosos estudios realizados, tanto en laboratorio como en condiciones naturales, en una variedad de especies animales (marmotas, lemmings, ardillas, **Mus musculus**, **Peromyscus leucopus**, **Peromyscus maniculatus**, **Clethrionomys rufocanus**, **Rattus norvegicus**, etc.). Estos autores señalaron que el aumento de la densidad poblacional produce cambios en el "ambiente social" (cambios comportamentales en los individuos), y consecuentemente un incremento del stress. Este estado influye en la actividad de la adenohipófisis, probablemente a través de un efecto directo sobre la corteza adrenal, la cual segrega así corticosteroides que inhiben la actividad del hipotálamo y por lo tanto de la adenohipófisis. En consecuencia disminuye la producción de hormona luteinizante (LH) y de hormona estimulante de los folículos (FSH), las cuales tienen como blanco las gónadas, y de la hormona del crecimiento (GH). El resultado de esto será una disminución del crecimiento y la reproducción (menor actividad de las gónadas, efectos deletéreos en los embriones, alteración de la lactación, etc.) y una mayor mortalidad (aumento de la susceptibilidad a infecciones y parásitos, etc.). Tales eventos reducirán la densidad, y por lo tanto el stress y las consecuentes respuestas fisiológicas.

Bujalska (1970) concluyó que el crecimiento poblacional de **Clethrionomys glareolus** no es limitado por su propia densidad sino por la estructura de la población, la cual comprende tanto la estructura espacial como la estructura de edades. En relación a la primera, la autora señaló que el comportamiento territorial de las hembras sexualmente maduras limitaba el número de hembras en esas condiciones fisiológicas restringiendo, en consecuencia, el potencial reproductivo de la población. Con respecto

a la estructura de edades, Bujalska observó que la duración del estro de las hembras sobreinvernantes (cohorte K_0), controlaba la adquisición de la madurez sexual por parte de las hembras de la cohorte K_1 y, generalmente también influía sobre aquellas pertenecientes a la cohorte K_2 .

Chitty (1960) señaló que las especies son capaces de limitar sus tamaños poblacionales mediante mecanismos de autorregulación, los cuales probablemente hayan evolucionado a través de la selección natural. De acuerdo a este autor, tales mecanismos se desencadenan a partir de cambios adversos en el ambiente: aumento de la densidad de la población y alteración en el tipo de interacciones entre los individuos y en la frecuencia de las mismas. La selección, entonces, favorecerá aquellos genotipos con mayor capacidad de resistir esas interacciones. Además, dado que tales eventos tienen consecuencias fisiológicas en los miembros de la población, existirá un aumento en la proporción de animales congénitamente menos viables. Estos individuos serán más susceptibles a morir por causas independientes de la población como clima desfavorable, predadores, parásitos, etc.

Krebs et al. (1973) y Myers y Krebs (1971), rescataron de la hipótesis de Chitty algunos conceptos: 1) la existencia de polimorfismos comportamentales, al respecto estos autores propusieron que dentro de la población existen dos clases genéticamente determinadas de individuos: los "socialmente tolerantes" y los "socialmente intolerantes", 2) el incremento de las interferencias entre los miembros de la población a medida que aumenta la densidad, y 3) la selección, en ese período, de aquellos genotipos con un comportamiento más agresivo. Krebs y sus colaboradores propusieron que la dispersión es el mecanismo mediante el cual actúa la selección natural durante la fase de incremento de la población, determinando que se dispersen aquellos individuos "socialmente intolerantes". Estos autores detectaron evidencias de este mecanismo al registrar diferencias genéticas y comportamentales entre los individuos residentes y los dispersores de *Microtus pennsylvanicus* y *Microtus ochrogaster*.

Hestbeck (1982) planteó una hipótesis basándose en evidencia obtenida a partir de estudios realizados en algunas especies de roedores y lagomorfos (*Peromyscus maniculatus*, *Mus musculus*, *Microtus californicus*, *M. ochrogaster*, *M. pennsylvanicus*, *M. townsendii*, *M. agrestis*, *M. montanus*, *Lepus americanus*, *Oryctolagus cuniculus*, etc.). Posteriormente la hipótesis fue confirmada mediante un experimento diseñado *ad hoc* en una población de *M. californicus* (Hestbeck 1986). Este autor propuso dos mecanismos alternativos que limitan la densidad de individuos:

el comportamiento asociado al uso del espacio y la cantidad de recursos. A muy bajas densidades, los sitios de menor calidad están prácticamente vacíos, dado que los individuos se encuentran en aquellos de mayor calidad. A partir de la época reproductiva, la densidad en estos últimos comienza a aumentar, y por lo tanto incrementan los niveles de agresión. En consecuencia algunos individuos se dispersarán desde estos sitios para establecerse en aquellos de menor calidad. Así a medida que avanza la época reproductiva, la densidad aumenta en ambos tipos de áreas, y los individuos continuarán dispersándose siempre que el nivel de agresión en su sitio natal supere al de otras áreas. Cuando la agresión en estas últimas sea muy alta, se obstruye la entrada de individuos a las mismas, inhibiéndose así la dispersión. Hasta este momento, el comportamiento asociado con el uso del espacio limitaba la población a través de la dispersión. Pero una vez que este proceso es bloqueado, la cantidad de recursos será el factor que determinará los números poblacionales.

Lidicker (1975) y Stenseth (1983) propusieron mecanismos similares al expuesto por Hestbeck (1982).

Heske et al. (1988) evaluaron las suposiciones incluidas en algunos modelos que involucran al comportamiento social (entre éstos tuvieron en cuenta los antes mencionados de Chitty, Christian y Davis, Hestbeck, Lidicker y Stenseth). Para esta evaluación analizaron estudios realizados en *M. californicus*. Sus datos confirmaron aquellos modelos que consideran como componentes fundamentales a la heterogeneidad del ambiente y la dispersión (es decir los propuestos por Hestbeck, Lidicker y Stenseth). Además los autores señalaron que debe tenerse en cuenta la predación, el parasitismo y la susceptibilidad a esos factores como una respuesta fisiológica a las interacciones agonísticas

Los estudios mencionados abarcan una amplia variedad de poblaciones, así como de ambientes en los que éstas habitan.

La diversidad de opiniones surgidas a partir de los mismos evidencia, más allá del criterio personal de cada investigador, un axioma de la Ecología: "el tamaño de una población es determinado por la interacción del sistema organismo-ambiente" (Lidicker 1978).

Para entender esta interacción, es una condición *sine qua non* conocer las propiedades tanto de la población como del ambiente.

En relación a las características de la comunidad de roedores del Delta del Paraná, los antecedentes que se disponen abarcan, en su mayoría, diferentes

aspectos de alguna especie en particular: características sistemáticas y/o comportamentales de *Scapteromys tumidus* (Massoia y Fornes 1964 a, Yepes 1935), *Oligoryzomys delticola* (Massoia y Fornes 1964 b), *Akodon kempi* (Massoia 1964), *Bibimys torresi* (Massoia 1978), dieta de *Oxymycterus rufus* (Suárez 1994), uso del espacio de *Akodon azarae* (Bonaventura et al. 1993) y de *O. rufus* (Cueto et al. 1995 c), características reproductivas de *Oligoryzomys flavescens* (Piantanida et al. 1990) y de *A. azarae* (Bonaventura et al. 1990), selección de hábitats y características demográficas de *O. rufus* (Cueto et al. 1995 b), de *S. tumidus* (Cueto et al. 1995 a), de *O. delticola* (Sánchez López y Piantanida 1995 a) y de *Holochilus brasiliensis* (Sánchez López y Piantanida 1995 b).

Las investigaciones que han tenido como objeto de estudio a estos roedores a nivel de comunidad son escasas. Estas han analizado aspectos referentes al uso del espacio por parte de las especies (Bonaventura et al. 1991 y 1992 b, Sánchez López y Piantanida 1997 a) y algunos factores que influyen en la actividad reproductiva de *A. azarae* y *O. rufus* (Sánchez López y Piantanida 1997 b).

Si bien estos antecedentes constituyen importantes aportes al conocimiento de las poblaciones de roedores del Delta del Paraná, es evidente la necesidad de un mayor conocimiento de las relaciones entre esta comunidad y su ambiente.

El concepto de ambiente, puede definirse en base a cuatro componentes: 1) clima, 2) alimento, 3) otros animales (competidores, predadores y parásitos) y 4) el lugar en el cual habita la población (Andrewartha 1961).

En el presente estudio se evaluaron dos de esos componentes: el clima (capítulo I) y el alimento (capítulo. II).

En parte, los criterios para esta selección se fundamentaron en algunos estudios realizados previamente:

La importancia de la disponibilidad de alimento había sido sugerida por Bonaventura y colaboradores (1991 y 1992 b), aunque éstos evaluaron sólo la influencia de este recurso como factor determinante de la selección de ambientes por parte de los roedores. (Cabe aclarar que si bien la ejecución a campo del trabajo detallado el capítulo II es anterior al año de publicación de los estudios mencionados, éstos habían sido desarrollados entre 1987 y 1988).

Resultados obtenidos por Bonaventura et al. 1991 y 1992 b, Cueto et al. 1995 a y b, Suárez 1994 han involucrado, al menos implícitamente, la influencia del clima sobre las poblaciones de roedores y su ambiente. Entre tales resultados cabe destacar las fluctuaciones temporales observadas en la disponibilidad de alimento y en la

actividad reproductiva de esos mamíferos, coincidentes con la estacionalidad climática. Asimismo se ha registrado que algunas de esas especies presentan un marcado patrón estacional en su abundancia.

La densidad de individuos en una determinada área, es el resultado de las tasas de incorporación y pérdida de los mismos. Estas no solo involucran la natalidad y la mortalidad sino que además comprenden la entrada y salida de individuos de ese área. Tales movimientos son incluidos dentro de lo que se considera como "dispersión". Este mecanismo ha sido definido por Lidicker (1975) como aquellos movimientos que realizan los organismos o sus propágulos, mediante los cuales abandonan el sitio en el que residían.

Numerosos estudios (ver capítulo III) avalan la importancia de dicho mecanismo en la determinación de los números poblacionales de otras especies de roedores.

Los antecedentes mencionados conducen a la hipótesis general en la cual se basa esta Tesis: "La dispersión de los roedores, junto con las condiciones climáticas y la oferta de alimento determinan la abundancia de estos mamíferos en el Delta del Paraná".

AREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la estación experimental Delta del Paraná perteneciente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (I.N.T.A.), ubicada en la localidad de Otamendi, partido de Campana, provincia de Buenos Aires (34 ° 09' lat. S y 58 ° 57' long. O), a 4 m sobre el nivel del mar.

El área pertenece al sector "Delta Bonaerense" de la unidad "Pajonales y Bosques del Bajo Delta" ubicada dentro de la región "Delta del Paraná" (Kandus 1997, Malvárez 1997).

Esta unidad se caracteriza por la presencia de cauces de distinta magnitud (ríos, arroyos, riachos) e islas formadas por los sedimentos que deposita el río Paraná en el Río de la Plata. Estas son en general cubetiformes, con albardones perimetrales que encierran un área deprimida (Kandus 1997, Malvárez 1997).

El régimen hidrológico del Delta Bonaerense está determinado por la influencia de los ríos Paraná, Uruguay y Río de la Plata (Latinoconsult 1972, Mujica 1979). El río Paraná presenta un período de ascenso a partir de setiembre, culminando con un máximo en marzo (Dirección Nacional de Construcciones Portuarias y Vías Navegables 1983). El río Uruguay, a diferencia del anterior, tiene un régimen más irregular, aunque pueden identificarse dos picos de creciente, uno en junio-julio y otro en octubre-noviembre (Dirección Nacional de Construcciones Portuarias y Vías Navegables 1983). El Río de la Plata ejerce su influencia a través de las mareas diarias y de las "sudestadas" producidas por los vientos del cuadrante sud-sudeste (Iriondo y Scotta 1979).

Los suelos son alóctonos y de sedimentación, constituidos en general por limo arcilloso y arena muy fina (Burkart 1957). En los albardones predomina la comunidad vegetal denominada como "Monte Blanco" constituida por especies de los géneros *Ocotea*, *Nectandra*, *Erythrina*, *Rapanea*, *Symplocos*, *Pouteria*, *Sesbania*, *Lonchocarpus*, *Inga*, *Ficus*, *Arecastrum* y especies de Mirtáceas. En las áreas deprimidas son comunes los "pajonales" de *Scirpus giganteus* y *Schoenoplectus californicus*. Otra comunidad vegetal frecuente en las áreas altas son los "chilcales", compuestos principalmente por especies de los géneros *Baccharis* y *Baccharidastrium* y *Eupatorium tremulum* (Burkart 1957).

Actualmente, una gran proporción de estas áreas se encuentran forestadas con especies de sauces (*Salix* spp.) y álamos (*Populus* spp.) (Kandus 1997, Malvárez 1997). Esta constituye la principal actividad productiva de las islas de Delta Bonaerense, y ha llevado a la construcción de atajarrepuntes y endicamientos con el

objetivo de impedir y/o regular el ingreso de las aguas a las plantaciones (Latinoconsult 1972).

Si bien el área de estudio se encontraba dentro de un dique (fig. 1), pudieron observarse anegamientos de algunas zonas, particularmente de los terrenos más bajos. Tales eventos eran originados por la ocurrencia simultánea de precipitaciones abundantes y niveles altos del Paraná, o bien por el mal funcionamiento de las compuertas (Berrondo, comunicación personal).

La comunidad vegetal del área de estudio presentó un predominio de **Baccharis spicata** (especie arbustiva que alcanza alturas de 1 a 3 m), **Cortaderia selloana** (gramínea perenne que forma densas matas de hasta 2 m de altura) y **Carex pseudocyperus** (ciperácea de menor porte) (láminas 1 a 5). Otras especies vegetales frecuentes fueron: **Ambrosia scabra**, **Apium leptophyllum**, **Bromus unioloides**, **Calamagrostis viridiflavescens**, **Cirsium vulgare**, **Equisetum giganteum**, **Eryngium sp.**, **Lolium multiflorum**, **Panicum sp.**, **Solidago chilensis** y **Baccharis sp.**

Solo en el sector en que se realizaron los estudios correspondientes a los capítulos I y III (fig. 1), fueron abundantes las especies exóticas **Lonicera japonica** (enredadera leñosa, lámina 7), **Ligustrum lucidum** y **Ligustrum sinense**. Estas dos últimas estuvieron restringidas solo a un sector del área, formando un bosque de suelo semidesnudo (fig. 2, lámina 6).

Lindante a uno de los lados de este área, se encontraba un bosque de Robles (**Quercus sp.**) (fig. 1). Este presentó un suelo totalmente cubierto de hojarasca durante el otoño y el invierno, mientras que en el resto del año el mismo estuvo prácticamente desnudo (láminas 7 y 8). En el cap. III se dan más detalles de este sector.

El área de estudio estuvo además cercana a canales artificiales (fig. 1), siendo la vegetación circundante a los mismos típica de pajonal.

Figura 1.-- Esquema de la ubicación de las cuadrículas dentro del área de estudio. Las cuadrículas 1, 2 y 3 corresponden al estudio desarrollado en el capítulo II. Para la ejecución del trabajo detallado en el capítulo III, se establecieron las dos líneas paralelas a uno de los canales y las cuadrículas referencia y remoción. Dentro de la misma área en que se situaron estas últimas, se ubicaron también las cuadrículas utilizadas para el estudio realizado en el capítulo I, las cuales, como se detalla en el texto, tuvieron tamaños variables.

Referencias:



Canal

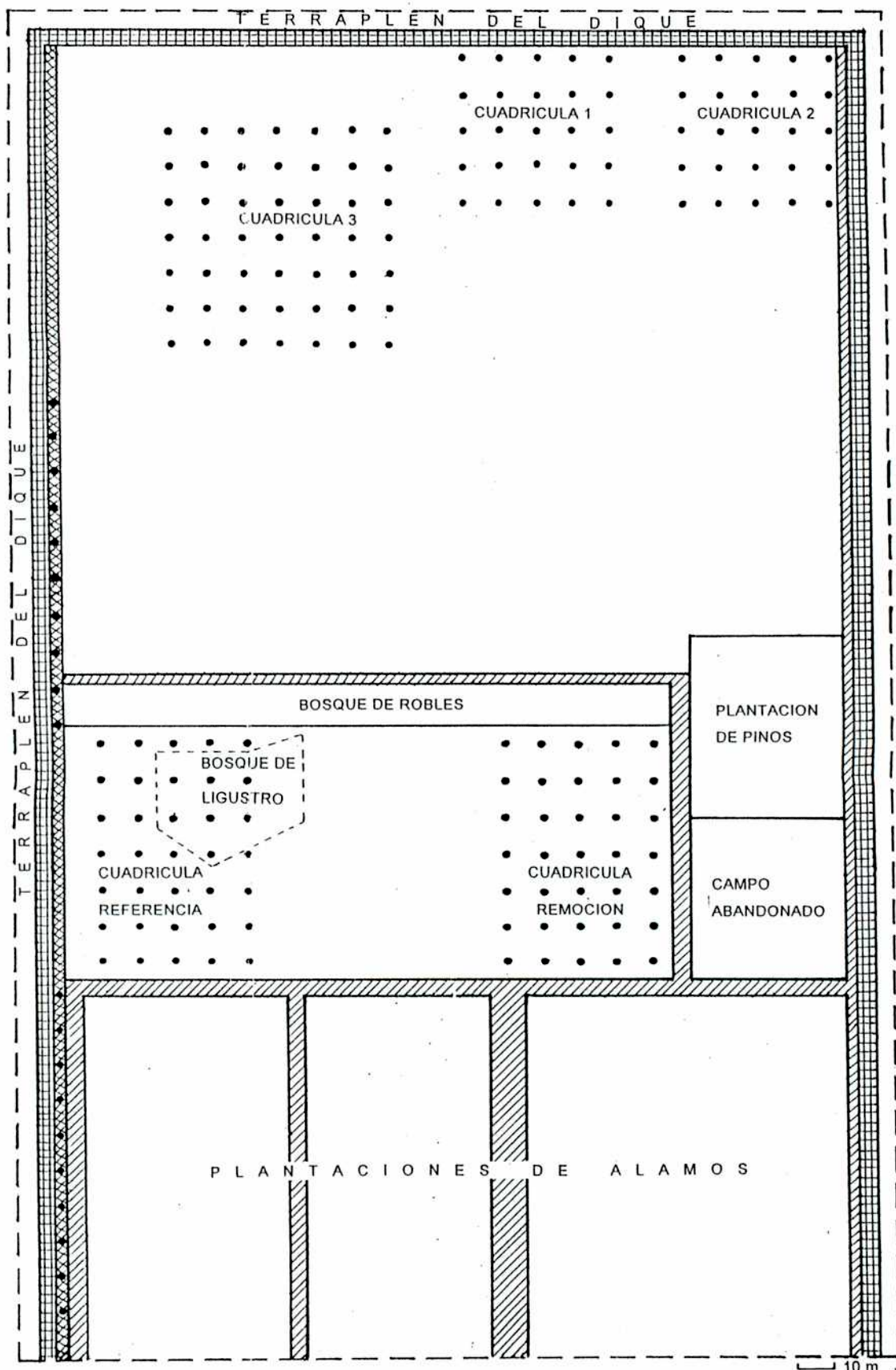


Borde del canal con vegetación



Caminos de suelo semidesnudo

● Estaciones de trapeo



CAPITULO I:

"EL CLIMA"

INTRODUCCION

Numerosos estudios han demostrado la influencia del clima en las poblaciones animales:

Miller (1946) observó una estrecha relación entre el tamaño y la posición de los testículos de *Thomomys bottae navus* con respecto al ciclo anual de la temperatura: estos órganos tendieron a ser más pequeños y a estar en posición escrotal durante el verano, mientras que en el invierno alcanzaron el mayor tamaño y se encontraron en posición abdominal. Durante la primavera y el otoño se registraron características intermedias, tanto en el tamaño como en la posición de los testículos.

Poole (1960) observó en Australia que la fertilidad de las hembras y los machos de *Oryctolagus cuniculus* exhibía, a lo largo del año, una tendencia bimodal. La misma se registraba principalmente en primavera y otoño, coincidiendo con la mayor abundancia de lluvias. Este autor observó además que la alteración de este patrón temporal de las precipitaciones se reflejaba también en la fertilidad de los individuos: ésta resultó intensa durante un verano inusualmente lluvioso. Tal resultado fue relacionado con el efecto que las precipitaciones tienen sobre el crecimiento de la vegetación y por lo tanto sobre la disponibilidad de alimento para la población.

Negus et al. (1961), concluyeron que la menor densidad de *Oryzomys palustris* durante el invierno está relacionada con la disminución de las temperaturas: este evento produce una mayor demanda de alimento por parte de los roedores a la vez que disminuye la disponibilidad de ese recurso, dado su efecto sobre la vegetación. Si además el invierno es muy severo, se produce un aumento del "stress social" y un retraso del crecimiento de la vegetación durante la primavera siguiente, repercutiendo en un retardo del comienzo de la actividad reproductiva. Estos autores observaron también que las temperaturas extremadamente altas durante el verano influyen negativamente sobre la reproducción de estos roedores.

Lidicker (1973) concluyó que la alternancia periódica de épocas lluviosas y épocas secas, constituía el factor desencadenante de la ocurrencia de ciclos bianuales en *Microtus californicus*. El efecto de las precipitaciones sobre esta población era mediado por la influencia de las mismas sobre el desarrollo de la vegetación, y por lo tanto sobre la disponibilidad de alimento.

Smith et al. (1974) observaron que las abundancias de algunas especies de roedores y marsupiales estuvieron relacionadas con las temperaturas y/o las precipitaciones. Los autores sugirieron que el efecto de esas variables climáticas era ejercido a través de la disponibilidad de alimento, dado que las mismas determinan la

abundancia de pequeños organismos que viven en el suelo, de los cuales se alimentan esos mamíferos.

Perrin (1979) concluyó que la delgada cubierta de nieve registrada en algunos años, no solo afecta la cantidad y la calidad nutritiva de las plantas de las cuales se alimenta *Clethrionomys gapperi*, sino que además disminuye la actividad de esta especie, afectando así su comportamiento de alimentación. El resultado de esto es un aumento en la tasa de mortalidad de la población.

Piantanida (1985) sugirió que el aumento en el desarrollo funcional de los órganos sexuales que *Akodon dolores* presenta hacia la primavera, sería determinado, al menos parcialmente, por variaciones en la calidad de su dieta. Las mismas estarían relacionadas con el crecimiento, a partir de esta época, de las plantas de las cuales se alimenta esta especie, suceso determinado por las condiciones climáticas de esa estación.

La autora señaló además que el aumento de las horas de luz favorece la fertilidad de las hembras.

O'Connell (1989) observó fluctuaciones marcadamente estacionales en las abundancias de algunas especies de roedores y marsupiales en un bosque venezolano. Los mayores valores se registraron en las épocas lluviosas (junio a noviembre), mientras que durante las épocas secas (enero a abril), las densidades fueron menores. Tal disminución resultó más marcada cuando las precipitaciones fueron extremadamente escasas. Este patrón pluvial influyó también en el desarrollo de la vegetación y en la disponibilidad de semillas.

Mc Lellan (1996) atribuyó el marcado incremento de la densidad de algunas especies de roedores y marsupiales en América del Norte, al aumento de la abundancia y diversidad de las plantas, fenómeno resultante de las precipitaciones excepcionalmente altas registradas durante parte de su estudio.

Trabajos anteriores realizados en la misma área que el presente estudio (Bonaventura et al. 1991) y dentro de la región adyacente "Llanura Pampeana Oriental" (Bonaventura y Kravetz 1989, Bonaventura et al. 1992 a, Busch y Kravetz 1992 a y b, Crespo 1966, Mills et al. 1991), han observado que la abundancia de algunas especies de roedores presenta un ciclo anual.

Además de tales fluctuaciones, estos roedores suelen exhibir "picos irruptivos", así como también años con valores de densidad sumamente bajos (Crespo 1944 y 1966, Mills et al. 1991).

Estas variaciones en la abundancia de roedores, tanto a escala a anual como interanual, han sido relacionadas con las fluctuaciones de las variables climáticas, y en particular con el efecto que éstas tienen sobre la vegetación. La proximidad entre los roedores y los productores en la cadena trófica, así como la provisión de refugio por parte de estos últimos, determina la estrecha dependencia de estos animales con la vegetación.

Ambas regiones presentan un clima templado y húmedo (Galmarini y Raffo del Campo 1966), y una característica del clima templado es la presencia de un ciclo anual de cuatro estaciones bien definidas (Chiozza y González Van Domselaar 1958).

A escala interanual, además, se han registrado períodos con valores meteorológicos que se desvían de los valores normales, como veranos extremadamente lluviosos, inviernos sumamente secos y con temperaturas muy bajas, etc. (Chaneton et al. 1995, Crespo 1966, Mills et al. 1991, Sala et al, 1981).

En base a estos antecedentes puede predecirse que los menores valores de abundancia de roedores estarán asociados a períodos con escasas precipitaciones, temperaturas muy bajas y numerosas heladas. Por el contrario, el incremento de las temperaturas, las lluvias y la disminución del número de heladas, favorecerá un aumento en la densidad de estos mamíferos.

En relación a tal predicción se plantearon los siguientes objetivos:

- 1) Caracterizar las estaciones anuales, según sus valores de temperaturas, heladas y precipitaciones, evaluando la existencia de diferencias entre distintos años.
- 2) Identificar los períodos de mayor y menor densidad de roedores, tanto a escala anual como interanual.
- 3) Evaluar si la abundancia de roedores está relacionada con las variables climáticas antes mencionadas, considerando la posibilidad de que este evento sea mediado por el efecto directo del clima sobre la vegetación.

METODOLOGIA

Diseño del muestreo

El presente capítulo fue realizado en base a muestras de la comunidad de roedores obtenidas a partir de diversos trabajos realizados en una misma área (fig. 1). Las muestras correspondientes al período enero de 1994 a enero de 1995 fueron tomadas personalmente y forman parte de un estudio más amplio que constituye el capítulo III. El resto de las muestras del presente capítulo corresponden a trabajos

realizados por el equipo de investigación en el que la autora participó. Este equipo, dirigido por la Dra. Martha J. Piantanida, estuvo además integrado por la Lic. Stella Maris Bonaventura y el Dr. Víctor R. Cueto.

Los diseños de muestreo utilizados en cada uno de esos trabajos estuvieron acordes con sus objetivos y con la disponibilidad de medios económicos. Por tal motivo en el estudio que constituye el presente capítulo no se mantuvo constante el tamaño de las cuadrículas en que se ubicaron las trampas, el distanciamiento entre las mismas y la duración y frecuencia de los períodos de muestreo (tabla I.1). Siempre se utilizaron trampas de captura viva tipo Sherman, y durante el otoño e invierno fueron forradas con bolsas de papel y de plástico y provistas de un trozo de algodón a fin de disminuir los riesgos de mortalidad debido a las bajas temperaturas. Además las trampas fueron cebadas con pasta de maní y estuvieron activadas durante las 24 hs. del día, siendo revisadas por la mañana.

Los datos climáticos provienen de los registros de la Estación experimental en que se realizó el estudio.

Registro de datos de los roedores

Los roedores fueron estudiados mediante el método de captura, marcado y recaptura, siendo identificados con marcas numeradas colocadas en sendas orejas (adultos de *S. tumidus* y *O. rufus*) o mediante el corte de falanges (juveniles de las especies mencionadas e individuos de *A. azarae*, *O. delticola* y *O. flavescens*). De cada animal capturado se tuvo en cuenta la estación de captura y la especie

Análisis de datos

Variables climáticas: Los datos climáticos se agruparon según las estaciones anuales: verano (enero a marzo), otoño (abril a junio), invierno (julio a setiembre) y primavera (octubre a diciembre), considerándose desde enero de 1986 hasta diciembre de 1994. Se realizó, para cada uno de los cuatro grupo de estaciones, análisis de Componentes principales (Crisci y López Armengol 1983, Pla 1986). En cada uno de estos análisis se consideró la matriz de datos multivariados en la forma Q, es decir como un conjunto de las estaciones anuales en un espacio definido por las variables climáticas: cantidad total de precipitaciones, intensidad de las mismas (medida como cantidad total de precipitaciones/número de días con lluvias), temperatura media y número de días con heladas). En cada caso se estandarizaron los datos y el análisis se realizó en base a la matriz de correlación. En los otoños e inviernos desde 1987 hasta

1994, se identificaron los períodos de mayor número de días consecutivos con temperaturas mínimas absolutas menores que cero.

Abundancia de roedores: se estimó mediante el Índice de densidad relativa (IDR) = (número de individuos capturados x 100)/(número de días de muestreo x número de trampas). Debido al diseño de muestreo realizado en 1994 (ver capítulo III), durante el mismo se realizó (tabla I.1), en algunos meses un muestreo, mientras que en otros dos. En estos últimos se promediaron ambos valores para obtener registros mensuales en todo el estudio.

Para evaluar la relación entre las abundancias de las distintas especies de roedores y las variables climáticas, se realizaron análisis de regresión lineal simple (Sokal y Rohlf 1995). En los mismos se consideraron dos posibles situaciones: 1) que las condiciones climáticas actúan en forma inmediata sobre la abundancia de roedores: en este caso las regresiones se realizaron sin tiempo de retardo entre ambas variables; y 2) que las condiciones climáticas afectan directamente el desarrollo de la vegetación, lo que a su vez influye en la abundancia de roedores: por tal motivo también se realizaron estos análisis con un tiempo de retardo entre ambas variables. Debido a que los registros de datos fueron mensuales, el tiempo de retardo elegido fue de 1 mes.

RESULTADOS

VARIABLES CLIMÁTICAS

Otoños

Las dos primeras componentes resultantes del análisis de Componentes Principales sintetizaron el 87,98 % de la variación total entre los otoños (69,44 % la primer componente y 18,54 % la segunda). De acuerdo a las características más relevantes, se pudo agrupar a los otoños de la siguiente manera (fig. I.1 y tabla I.2):

a) 1987, 1988, 1989 y 1990: En estos otoños se registraron numerosas heladas, y fueron además los que presentaron precipitaciones menos abundantes. Estas características fueron más marcadas en 1988.

b) 1986, 1991, 1992 y 1994: Fueron los otoños que presentaron menor número de heladas y mayores temperaturas, especialmente 1986 y 1994.

c) 1993: En este otoño se registró la mayor cantidad (e intensidad) de precipitaciones.

Inviernos

Las dos primeras componentes resultantes del análisis de Componentes Principales sintetizaron el 98,86 % de la variación total entre los inviernos (66,39 % la primer componente y 32,47 % la segunda). De acuerdo a las características más relevantes, fue factible agrupar a los inviernos de la siguiente forma (fig. I.2 y tabla I.3):

a) 1988, 1992 y 1993: Fueron los inviernos que presentaron mayor número de heladas, y las precipitaciones fueron relativamente escasas y de baja intensidad. Ambas características resultaron más notables en 1988. Se observaron, además las menores temperaturas.

b) 1994: Al igual que el grupo anterior, en este invierno se registraron escasas lluvias y de baja intensidad, pero se diferenció de aquellos por el menor número de heladas. Este invierno fue además el de mayor temperatura media.

c) 1986, 1987, 1989, 1990 y 1991: los valores de precipitación (cantidad e intensidad) registrados en estos inviernos fueron mayores que en los mencionados anteriormente.

Períodos con temperaturas absolutas menores de cero

El mayor período con temperaturas absolutas menores de cero se registró durante la primer quincena de julio de 1988 y tuvo una duración de 9 días (fig. I.6). A principios de agosto de 1992 se registró un período de 6 días (fig. I.10). Durante mediados de junio de 1987, fines de julio de 1990 y principios de junio de 1991, ocurrieron períodos de 5 días (figs. I.5, I.8 y I.9). Hacia mediados de julio y principios de agosto de 1993, se registraron sendos períodos de 4 días (fig. I.11), mientras que a principios de julio de 1989 se registró un período de 3 días (fig. I.7). Durante 1994 nunca se observaron más de 2 días consecutivos con temperaturas absolutas menores de cero (fig. I.12).

Primaveras

Las dos primeras componentes resultantes del análisis de Componentes Principales sintetizaron el 97,04 % de la variación total entre las primaveras (51,49 % la primer componente y 45,55 % la segunda). De acuerdo a las características más relevantes, se pudo agrupar a las primaveras de la siguiente manera (fig. I.3 y tabla I.4):

a) 1986, 1991 y 1993: Fueron las primaveras con precipitaciones más intensas y abundantes.

b) 1988 y 1992: En estas primaveras se registraron los mayores números de heladas.

c) 1989, 1990 y 1994: En este grupo de primaveras se observaron las mayores temperaturas medias y nunca se registraron heladas.

d) 1987: Fue la primavera de menor temperatura media.

Veranos

Las dos primeras componentes resultantes del análisis de Componentes Principales sintetizaron el 100 % de la variación entre los veranos (66,49 % la primer componente y 33,51 % la segunda). De acuerdo a las características más relevantes, se pudo agrupar a los veranos de la siguiente manera (fig. I.4 y tabla I.5):

a) 1988: Fue el verano de mayor cantidad (e intensidad) de precipitaciones y con menores temperaturas medias.

b) 1986, 1987, 1992 y 1993: En este grupo de veranos se registraron las mayores temperaturas medias.

c) 1989 y 1991: Estos veranos presentaron intensas precipitaciones.

d) 1990 y 1994: La intensidad de las precipitaciones en estos veranos fueron menores que en los mencionados anteriormente, aunque durante 1990 se registraron altos valores en la cantidad de lluvias.

Variaciones temporales de la abundancia en las distintas especies de roedores y su relación con las variables climáticas

Durante el período de estudio se capturaron seis especies de roedores (tabla I.6). Los resultados están referidos a las cinco especies más abundantes (**A. azarae**, **O. rufus**, **O. delticola**, **O. flavescens** y **S. tumidus**), las cuales representaron el 98,21 % del total de individuos marcados (tabla I.6).

A. azarae

En general, los mayores valores se observaron durante el otoño, disminuyendo la densidad hacia el invierno y la primavera. Se observó una abrupta disminución en la abundancia de esta especie hacia fines del otoño y mediados del invierno de 1988. Se registraron dos incrementos muy marcados: entre fines del verano y mediados del otoño de 1990, y en enero de 1995 (fig. I.13).

Solo resultaron significativos los análisis realizados entre la abundancia de *A. azarae* (con tiempo de retardo) con: a) el número de heladas ($r = -0,3401$; $P = 0,0180$), y b) la temperatura media ($r = 0,3488$; $P = 0,0151$).

O. rufus

El período de mayor abundancia se observó entre enero y agosto de 1994. La menor densidad de esta especie se registró, en general entre el invierno y principios de la primavera (fig. I.14)

Solo resultaron significativos los análisis realizados entre la abundancia de *O. rufus* (con tiempo de retardo) y el número de heladas ($r = -0,3696$; $P = 0,0097$).

S. tumidus

Esta especie presentó la mayor abundancia durante el otoño de 1988. Desde marzo hasta agosto de ese año se observó el 49 % de la densidad total registrada durante todo el estudio (fig. I.14).

Ninguno de los análisis realizados resultaron significativos ($P > 0,05$).

O. delticola

Los menores valores se registraron, en general, durante las primaveras y los veranos. Desde fines del otoño hasta el invierno de 1989 la densidad de esta especie incrementó abruptamente, alcanzando el máximo valor registrado durante todo el estudio (fig. I.13).

Ninguno de los análisis realizados resultaron significativos ($P > 0,05$).

O. flavescens

No se capturaron individuos entre la primavera y principios del verano (excepto en enero de 1988 donde se capturó solo un individuo). La mayor abundancia de esta especie se observó durante junio, julio y agosto de 1990 (fig. I.13).

Solo resultaron significativos los análisis realizados entre la abundancia de *O. flavescens* (sin tiempo de retardo) y la temperatura media ($r = -0,3313$; $P = 0,0215$).

DISCUSION

Entre las condiciones climáticas que afectan el desarrollo de los roedores, Crespo (1944, 1966) consideró como favorables los veranos muy lluviosos, y como

desfavorables las temperaturas estivales extremadamente altas, las sequías y los fríos invernales bruscos o prolongados (al respecto el autor destacó la importancia de la persistencia de días en que se mantiene una determinada temperatura).

En el presente estudio, el verano sumamente lluvioso de 1988, fue seguido por el período otoño-invierno de mayor número de heladas y menor abundancia de precipitaciones de los registrados en todo el estudio. Además durante julio de ese año se observó el período más largo con temperaturas absolutas menores de cero.

Tales circunstancias seguramente favorecieron la alta densidad de *A. azarae* registrada entre fines del verano y comienzo del otoño de 1988, y la abrupta disminución de sus números hacia ese invierno. Asimismo las desfavorables condiciones climáticas registradas en el otoño-invierno de ese año, pudieron repercutir también en la falta del pico poblacional hacia el otoño de 1989, lo cual es un rasgo característico del ciclo anual de esta especie (Bonaventura y Kravetz 1989, Busch 1987, Mills et al. 1991).

En contraposición el período otoño-invierno de 1989 presentó, en comparación con el de 1988, un 54 % menos de días con heladas y un valor de precipitaciones superior en un 600 %. Tales acontecimientos, sumados a la ocurrencia de períodos cortos con temperaturas menores de cero durante 1989, y a las abundantes precipitaciones registradas durante el verano de 1990, habrían influido en los altos valores de abundancia alcanzados por *A. azarae* hacia el otoño de este último año. Asimismo la densidad de esta especie presentó una relación positiva con las temperaturas medias y negativa con el número de días con heladas. Como señalara Crespo (1944), tales condiciones meteorológicas provocan un cambio considerable del hábitat, principalmente por su efecto sobre la cobertura vegetal, y en consecuencia sobre el alimento y refugio.

Numerosos estudios realizados en otras poblaciones de roedores (ver introducción del presente capítulo), concluyeron que las variaciones en el tamaño de las mismas frecuentemente estaban asociados a los cambios producidos en vegetación resultantes de las condiciones climáticas. Bonaventura et al. (1992 b) han determinado, en la misma área en que se realizó el presente estudio, una disminución de la densidad de follaje verde hacia el otoño y principalmente durante el invierno. Estudios previos han demostrado la importancia de la cobertura vegetal como determinante de la calidad del hábitat tanto para la reproducción de *A. azarae* (Bilenca 1993, Bonaventura et al. 1990 y 1992 a, Dalby 1975) como para su supervivencia durante los meses invernales (Bilenca 1993, Bonaventura y Kravetz 1989, Zuleta 1989).

Esta especie posee hábitos alimentarios generalistas (Bilenca 1993, Muzzini et al. 1990), el porcentaje de cada uno de los tres tipos de alimentos incluidos (semillas, hojas e invertebrados) oscila entre 0 % y 95 % a lo largo del año, registrándose el mayor consumo de hojas durante el invierno (Bilenca 1993). Estos estudios mencionados y los resultados obtenidos en el presente, sugieren que el descenso de las temperaturas y el aumento del número de heladas hacia el otoño y principalmente durante el invierno, afectan la abundancia de *A. azarae* ya que determinan una disminución de la disponibilidad de alimento y cobertura. Este desmejoramiento del hábitat es más pronunciado aún si las precipitaciones son poco abundantes.

Los efectos de tales condiciones ambientales sobre la población de esta especie se manifestarán así en su densidad durante invierno. Pero, además, dado que determinará el número de individuos que sobrevivan a esta estación e inicien la época reproductiva de ese año (la cual suele registrarse a comienzos de la primavera (Bilenca 1993, Crespo 1966, Crespo et al. 1970, Dalby 1975, Pearson 1967, Zuleta 1989), repercutirá también en el pico poblacional alcanzado hacia el otoño del año siguiente.

El retardo de un mes en la respuesta de la densidad de *A. azarae* a las temperaturas y al número de heladas, puede atribuirse al tiempo en que tales variables climáticas producen un efecto sobre la cobertura vegetal.

La asociación negativa entre la abundancia de *O. rufus* y el número de heladas se puede atribuir a motivos similares a los expuestos para *A. azarae*, ya que en *O. rufus* también se registró una selección por ambientes con mayor cobertura (Dalby 1975, Kravetz 1972).

Es factible que la mayor densidad de *O. rufus* durante los primeros meses de 1994 sea el resultado de un mayor éxito reproductivo. Sánchez López y Piantanida (1997 b) observaron en ésta y otras áreas aledañas que, durante la primavera, la abundancia de individuos en condiciones reproductivas de *O. rufus* estaba asociada positivamente con la cantidad de precipitaciones ocurridas en esas estaciones, y dado que la primavera de 1993 fue una de las más lluviosas (tabla I.4), es probable que durante esa estación la reproducción de esta especie haya sido muy intensa.

Hacia principios de la primavera *O. rufus* suele iniciar la actividad reproductiva (Bonaventura et al. 1991, Cueto et al. 1995 b, Kravetz 1972, capítulos II y III del presente estudio) y, debido a su sistema de apareamiento (Cueto et al. 1995 c), se esperaría que en esta estación las hembras comenzaran a buscar sitios donde

establecer sus territorios. La posesión de un territorio es indispensable para su éxito reproductivo debido a que este sexo es el responsable de la carga parental. Uno de los requisitos de estos sitios es la cercanía a cuerpos de agua, ya que esta especie suele habitar en ambientes adyacentes a arroyos y ríos (Barlow 1969).

En un área cercana Suárez (1994) observó que durante la primavera, la actividad reproductiva de *O. rufus* era mayor en las adyacencias a canales, en comparación con otro ambiente más alejado de estos cuerpos de agua.

Dado que el nivel de los canales que rodean el área de estudio está determinado, en gran parte, por la abundancia de las precipitaciones, es posible que la mayor actividad reproductiva en aquellas primaveras lluviosas esté relacionada con una mayor disponibilidad y calidad de sitios donde reproducirse.

La altura del río Paraná es otro factor que influye sobre el nivel de los canales, y durante la primavera de 1993 ese río alcanzó los mayores valores medios en comparación con el resto de las primaveras consideradas en este estudio (Berrondo, comunicación personal). Es muy probable que esta situación, junto con las abundantes precipitaciones registradas en esa estación, determinaran altos niveles de agua en los canales, contribuyendo (como se señalara previamente) a una mejora en la calidad del hábitat para la reproducción de *O. rufus*.

Dado que las lluvias constituyen uno de los factores climáticos determinantes de la productividad primaria (Austin y Vitousek 1997, Gómez y Gallopin 1991), otra consecuencia de la mayor abundancia de las precipitaciones primaverales es un buen crecimiento de la vegetación y consecuentemente una alta disponibilidad de cobertura verde. Este evento favorece el éxito reproductivo tanto de *A. azarae* como de *O. rufus*, no solo por la mejor protección de las crías ante los predadores, sino además por una mayor disponibilidad de alimento.

Sin embargo, y contrariamente a lo esperado, durante 1994 solo se observaron individuos con actividad reproductiva de *A. azarae* a partir de setiembre. Asimismo, comparando las abundancias de *A. azarae* entre los veranos estudiados, se observa el menor valor durante 1994.

Cabe notar además que, en esa estación, el IDR medio de *O. rufus* resultó un 75 % mayor que el de *A. azarae*, mientras que en los otros veranos los valores alcanzados por esta última especie superaron en un 60 % a un 330 % a aquellos registrados por *O. rufus*. La mayor densidad de *O. rufus* posiblemente haya interferido en la actividad reproductiva y la capturabilidad de *A. azarae*.

En este área Sánchez López y Piantanida (1997 b) han registrado una correlación negativa entre la abundancia de individuos sexualmente activos de *A. azarae* y de *O. rufus*. Estos resultados sugieren la existencia de interacciones competitivas entre ambas especies. Heske et al. (1984) registraron la existencia de relaciones de este tipo entre *Reithrodontomys megalotis* y *Microtus californicus*, especies con dietas diferentes, y que presentaron además una actividad reproductiva estacionalmente complementaria.

A pesar de que *O. rufus* consume principalmente invertebrados (Barlow 1969, Dalby 1975, Kravetz 1972, Suárez 1994), Suárez (1994) registró un incremento en la ingesta de biomasa verde durante la primavera. Esta autora observó además cambios en la composición de la dieta en función de la edad de los individuos y de su estado reproductivo: los juveniles fueron los que consumieron mayor proporción de invertebrados, mientras que el mayor consumo de biomasa verde se registró en los adultos, particularmente en aquellos con actividad reproductiva (en éstos últimos este alimento constituyó aproximadamente el 20 % de su dieta).

Como se señalara anteriormente, Bilenca (1993) observó la existencia de hábitos alimentarios generalistas en *A. azarae*, además registró hacia el verano y la primavera, un incremento en el consumo de invertebrados, alimento que era consumido más frecuentemente por los individuos sexualmente activos (en éstos el consumo de este alimento fue del 40,8 %).

A pesar de estas variaciones en la composición de la dieta por parte de los individuos reproductivos de *A. azarae* y *O. rufus*, es evidente que existe entre ambos sectores de la comunidad, una superposición en las preferencias alimentarias, y probablemente en la selección por sitios con mayor protección de los predadores, lo que posibilita la existencia de relaciones de competencia entre estas especies.

S. tumidus resultó poco frecuente, y su abundancia no estuvo relacionada estadísticamente con las variables climáticas consideradas. Esto puede ser atribuido a que el área en que se realizó este estudio no constituía un ambiente favorable para esta especie.

S. tumidus posee algunas adaptaciones morfológicas relacionadas con sus hábitos estrictamente acuáticos, ya que esta especie habita en ambientes cercanos a arroyos y ríos, dentro de los cuales es más frecuente en zonas que suelen estar anegadas (Barlow 1969, Massoia y Fornes 1964 a, Yepes 1935).

El área donde se realizó este estudio está bordeada por canales (fig. 1), y la ocurrencia de lluvias muy intensas suele producir tal incremento en el nivel de agua de los mismos, que frecuentemente causan anegamientos (observación personal). Este evento pudo observarse en áreas bajas aledañas al lugar de muestreo pero no en el sitio donde se colocaron las cuadrículas, dado que éste se encuentra en un terreno relativamente alto.

De acuerdo a los hábitos mencionados de *S. tumidus*, el área donde se realizó este estudio no resulta un ambiente muy favorable para esta especie, pero sí lo serían aquellas áreas más bajas. En un estudio realizado en parte de tales áreas (desde enero de 1989 hasta diciembre de 1990) el IDR medio de *S. tumidus* fue de 1,66 mientras que en el presente trabajo para el mismo período el valor registrado resultó un 96,38 % menor (Piantanida, comunicación personal).

En este estudio los mayores números de *S. tumidus* se registraron hacia el otoño de 1988, siguiendo al verano de precipitaciones más abundantes de todo el estudio. Debe destacarse además que, en sólo 14 días de marzo de 1988 se registró el 82 % del total de precipitaciones correspondientes al verano de ese año.

Este pico en la cantidad de lluvias seguramente provocó inundaciones en la zona en general, situación que, dadas las preferencias de hábitat mencionadas para *S. tumidus*, habrían favorecido los desplazamientos de los individuos de esta especie con la consecuente mayor trampeabilidad de los mismos.

En una zona cercana al del presente trabajo Cueto et al. (1995 a) registraron que los mayores números de *S. tumidus* coincidieron con el anegamiento del área, tal incremento en la densidad fue atribuido a una mayor entrada de individuos al sitio de estudio.

Se observaron fluctuaciones muy marcadas en la abundancia de *O. delticola* y *O. flavescens*. Este fenómeno ha sido también documentado en otras especies congénicas (González y Murúa 1983-1985, González et al. 1989, Meserve et al. 1991, Murúa et al. 1986, Veiga-Borgeaud 1982, Wolfe 1985), observándose en general los menores valores de abundancia durante la primavera y/o verano.

El escaso (o nulo) número de capturas de *O. delticola* registrado desde octubre a diciembre, posiblemente sea el resultado de un incremento de la actividad arborícola durante estos meses.

En el área de estudio esta especie fue capturada más frecuentemente en el bosque (Sánchez López y Piantanida 1995 a), resultados similares han sido obtenidos por Barlow (1969) y Langguth (1963).

De todas las especies de roedores presentes en la zona, *O. delticola* es la que presenta mayores adaptaciones morfológicas a estratos arbóreos: posee dedos alargados y tubérculos plantales y palmares que posibilitan la presión y la ascensión por superficies verticales. Su larga cola (aproximadamente un 133 % mayor que el largo del cuerpo) favorece la mantención del equilibrio (Langguth 1963, Massoia y Fornes 1964 b).

El inicio de la actividad reproductiva asentuaría el uso del estrato arbóreo por parte de *O. delticola*, Barlow (1969) y Massoia y Fornes (1964 b) han observado nidos de esta especie en horquetas de árboles a alturas entre 1,8 y 2 m. Esta situación tiene la ventaja de permitir una mayor segregación espacial con otras especies de roedores en una época donde seguramente aumentan las interacciones competitivas debido a una mayor demanda de recursos (alimento y espacio). Como consecuencia de los hábitos arborícolas, se reduce la trampeabilidad de *O. delticola* a nivel del suelo. A medida que concluye la época reproductiva podría esperarse que, como resultado de la misma, incremente la densidad de esta especie en el estrato arbóreo motivando su descenso al suelo y la dispersión de algunos individuos, y en consecuencia aumentando la probabilidad de captura. En particular en junio de 1989 se registró un notable incremento en el número de individuos capturados de *O. delticola*. Esto pudo haber estado favorecido por la menor densidad de *A. azarae* observada durante el otoño de 1989, en comparación con la misma época de otros años, lo que indicaría la existencia de relaciones competitivas entre ambas especies. En tal caso, el alimento podría ser un recurso por el cual se establece esta relación, dado que *O. delticola* posee una dieta principalmente herbívora (Barlow 1969, Massoia y Fornes 1964 b).

Sin embargo, dado que en este estudio solo se consideró la comunidad de roedores presentes a nivel del suelo, las conclusiones que pueden elaborarse en relación a *O. delticola* son limitadas. Esto posiblemente haya repercutido en la falta de una relación entre las variables climáticas consideradas y la abundancia de *O. delticola*. Un diseño de muestreo adecuado para el estudio de la dinámica poblacional de esta especie, debería también incluir trampas en el estrato arbóreo.

La presencia de **O. flavescens** en el área de estudio se registró, en general, durante el otoño e invierno. En otras poblaciones de esta especie se observaron resultados similares (Busch y Kravetz 1992 b, Dalby 1975).

Luego de un período de 14 meses (febrero de 1989 a marzo de 1990) en el que no se capturaron individuos de **O. flavescens**, la abundancia de esta especie mostró un abrupto incremento, alcanzando en junio el máximo valor registrado durante todo el estudio (fig. I.13). Dicho período de 14 meses coincidió con el de mayor densidad de **O. delticola** (fig. I.13). Además entre mayo y junio de 1990 cuando las capturas de **O. flavescens** aumentaron en un 1.010 %, se registró también un descenso del 60 % en la abundancia de **A. azarae** (fig. I.13). Asimismo cabe notar que durante esta época la abundancia de **O. rufus** se encontraba en disminución (fig. I.14).

Estos resultados indicarían que la captura de **O. flavescens** es condicionada por la abundancia del resto de las especies de roedores estudiadas, lo que sugiere que, en comparación con éstas, **O. flavescens** posee la menor capacidad competitiva.

Otros estudios han demostrado que **A. azarae** tiene ventajas competitivas respecto de **O. flavescens** (Busch 1987, Busch y Kravetz 1992 a y b). Dalby (1975) observó, en campos de pastoreo, que **A. azarae** y **O. rufus** seleccionaban sitios de mayor cobertura, mientras que **O. flavescens** era más frecuente en áreas con cobertura más rala (y por lo tanto de menor calidad); esto confirma la superioridad competitiva de **A. azarae** con respecto a **O. flavescens** y sugiere el mismo tipo de relación entre esta última y **O. rufus**. La existencia de este tipo de interacciones entre **O. delticola** y **O. flavescens** hasta el presente no ha sido documentada.

Una diferencia predecible entre especies que poseen distintas jerarquías competitivas, es la capacidad de defender un territorio. Un individuo que es capaz de mantener el uso exclusivo de un área tiene la ventaja de asegurarse una mejor disponibilidad de recursos como alimento y cobertura. De este modo, puede esperarse que aquellas especies competitivamente inferiores presenten una menor proporción de territorios de uso exclusivo y una mayor superposición en el uso del espacio con otras especies.

En el área de estudio Sánchez López y Piantanida (1997 a) observaron que **O. flavescens** fue la especie que presentó la menor proporción de estaciones de trapeo no compartidas con otros individuos, exhibiendo además la mayor proporción de coocupaciones interespecíficas. Estos resultados indicarían que, entre las especies estudiadas, **O. flavescens** es la que presenta una menor capacidad de defender

territorios. Además esta especie es la de menor tamaño corporal, y si la territorialidad implica enfrentamientos agonísticos, el menor tamaño corporal representa una desventaja (Viitala 1977, Wilson 1980). Miller (1964) observó que, en algunas especies de geómidos, existe una correlación positiva entre el tamaño corporal y la capacidad competitiva. Un resultado similar fue observado por Bowers et al. (1987) entre algunas especies de roedores del género *Dipodomys*.

El alimento puede ser uno de los recursos por el cual *O. flavescens* compita principalmente con *A. azarae* y *O. delticola*, y en menor intensidad con *O. rufus*. Muzzini et al. (1990) registraron una presencia del 100 % de semillas en estómagos de individuos de *O. flavescens*, mientras que otros restos vegetales e invertebrados estuvieron presentes en el 50 % y 16 % de las muestras, respectivamente; asimismo Barlow (1969) observó que esta especie consumía principalmente plantas y en menor proporción invertebrados.

O. flavescens habita en una amplia diversidad de ambientes: suele ser frecuente en bañados, cerca de arroyos y ríos (Barlow 1969, Polop 1989), en zonas agrícolas (en las cuales está restringida a las áreas marginales de los cultivos, Busch 1987, Busch y Kravetz 1992 a y b, Mills et al. 1991). Asimismo Lareschi (1996) observó que *O. flavescens* tenía, en comparación con *A. azarae*, *O. rufus* y *S. tumidus*, una mayor diversidad de ectoparásitos, resultado que fue atribuido a la diversidad de ambientes que frecuenta esta especie.

En base a la información que se posee en relación a los hábitos de nidificación de los roedores estudiados, *O. flavescens* es la especie que presenta mayor plasticidad en este comportamiento: *A. azarae* construye nidos superficiales y, en mayor proporción cuevas (Hodara 1993), *O. delticola*, como se mencionara anteriormente, nidifica en los árboles (Barlow 1969, Massoia y Fornes 1964 b) y *S. tumidus* Massoia y Fornes (1964 a) observaron que construye huecos en el suelo protegidos por vegetación (se carece de información al respecto de *O. rufus*). En cuanto a *O. flavescens* Crespo (1966) señaló "...pese a sus hábitos bastante trepadores y a elegir a menudo ubicaciones algo elevadas sobre el suelo para confeccionar sus nidos, la hemos localizado viviendo muchas veces en cuevas bastante profundas...".

Entre 1982 y 1983, como consecuencia de un notable incremento del nivel de agua del río Paraná, áreas cercanas al sitio de estudio permanecieron totalmente

inundadas hasta que en 1984 el río recobró su nivel habitual. En ese año en tales áreas solo se capturaron individuos de **O. flavescens**, posteriormente la captura de los mismos fue decreciendo y comenzaron a registrarse el resto de las especies de roedores que componen la comunidad del Delta Bonaerense (Piantanida, comunicación personal). Este resultado indicaría que **O. flavescens** es la especie con mayor capacidad de colonizar ambientes que han sido perturbados.

En base a la diversidad de ambientes en que habita **O. flavescens**, sus diferentes comportamientos de nidificación, su pequeño tamaño corporal y su alta capacidad colonizadora, se puede afirmar que, de las especies estudiadas, **O. flavescens** es la que presenta mayores características de "estratega r". Conclusiones similares fueron obtenidas por Piantanida et al. (1990) en base a estudios referidos a la longevidad y características reproductivas de este roedor. Las especies de este tipo además, suelen tener una limitada capacidad competitiva, rasgo que de acuerdo a lo señalado precedentemente, también es atribuible a **O. flavescens**.

De acuerdo a los argumentos expuestos, la relación negativa observada entre la abundancia de **O. flavescens** y las temperaturas medias, no sería un efecto directo de esta variable climática sobre sus números poblacionales. Esta relación estaría determinada por las interacciones negativas con otras especies de roedores, dos de las cuales al menos, presentaron una asociación positiva con las temperaturas medias y/o negativa con el número de heladas.

CONCLUSIONES

En base a los antecedentes y resultados presentados, las conclusiones que se pueden obtener a partir de este estudio son:

1) Determinadas condiciones climáticas (temperaturas muy bajas, períodos prolongados de temperaturas inferiores a cero, abundantes heladas y escasas precipitaciones), influyen negativamente sobre la densidad de **A. azarae** y **O. rufus**. Este efecto es el resultado del deterioro que producen tales condiciones meteorológicas sobre la cobertura vegetal, factor determinante de la calidad del hábitat de ambas especies.

2) Las precipitaciones abundantes durante la primavera favorecen los altos valores de densidad de **O. rufus** durante el verano siguiente. Tal condición climática tendría un efecto directo sobre la actividad reproductiva de los individuos, debido a: a)

un aumento en el nivel de agua de los canales y consecuentemente una mayor disponibilidad de sitios donde las hembras fijen sus territorios, y b) un mejor desarrollo de la vegetación y por lo tanto una mayor cobertura vegetal.

3) Esta última situación representa también un mejoramiento en la calidad del hábitat para *A. azarae*, pero la alta abundancia de *O. rufus* limita el acceso de *A. azarae* a aquellos recursos que son explotados por ambas especies particularmente alimento y refugio.

4) La captura poco frecuente de *O. delticola* durante la primavera, es el resultado de un incremento de sus hábitos arborícolas, comportamiento asociado con el inicio de sus actividades reproductivas. Finalizando la época reproductiva, y como consecuencia de la misma, las altas densidades en esos estratos motiva el descenso y dispersión a nivel del suelo de algunos individuos. Este comportamiento está condicionado también por la abundancia de *A. azarae*, especie con la que comparte algunos recursos alimenticios.

5) Tales desplazamientos estacionales entre diferentes estratos por parte de *O. delticola*, repercuten en una marcada variación temporal de la probabilidad de captura a nivel del suelo de esta especie. Dado que el estudio realizado solo consideró la abundancia de roedores en este último estrato, las conclusiones que puedan obtenerse de *O. delticola* son limitadas. Por tal motivo no se puede asegurar que la ausencia de una relación estadística entre las variables climáticas y la densidad de esa especie impliquen una independencia de esta última respecto de las primeras.

6) Dentro de la comunidad de roedores estudiada, *O. flavescens* es la especie con menor capacidad competitiva. Tal circunstancia determina que las capturas de la misma estén condicionadas por la abundancia del resto de las especies de roedores.

7) La competencia interespecífica tiene mayor importancia como limitante de la abundancia de *O. flavescens*, en relación a las variables climáticas. Dadas las características de "estratega r" de esta especie, la misma tendría una mayor plasticidad para adaptarse a diferentes condiciones climáticas.

8) Aquellos ambientes donde no son frecuentes los anegamientos, no constituyen un hábitat óptimo para *S. tumidus*.

Tabla I.1.-- Principales características de los diseños de muestreo empleados en este capítulo.

Periodo de muestreo	Frecuencia y duración de los muestreos	Tamaño de la cuadrícula	Distancia entre trampas
setiembre de 1987 a agosto de 1988	mensual (excepto enero) y durante 3 días consecutivos (eventualmente 1 o 2 días)	10 x 11	5 m
enero de 1989 a diciembre de 1990	mensual y durante 3 días consecutivos (eventualmente 1 o 2 días)	7 x 8	10 m
enero de 1994 a enero de 1995	cada 19 días y durante 2 días consecutivos	5 x 7	10 m

Tabla 1.2.-- Valores de las variables climáticas correspondientes a los otoños (abril, mayo y junio) desde 1986 hasta 1994.

Años	Precipitación total (mm)	Precipitación/días	Heladas	Temperatura media (° C)
1987	133,4	16,67	22	13,03
1988	17,3	1,57	29	11,07
1989	151,9	9,49	18	13,97
1990	206,6	9,84	14	13,03
1986	362,1	12,93	4	16,40
1991	267,5	11,63	9	13,97
1992	257,2	10,72	12	13,80
1994	238,3	11,35	4	14,53
1993	416,7	18,94	14	13,87

Tabla I.3.-- Valores de las variables climáticas correspondientes a los inviernos (julio, agosto y setiembre) desde 1986 hasta 1994.

Años	Precipitación total (mm)	Precipitación/días	Heladas	Temperatura media (° C)
1988	54,8	4,98	54	11,13
1992	113,6	6,68	27	10,20
1993	82,6	4,59	33	10,53
1994	70,5	4,41	15	13,00
1986	212,7	10,13	11	12,93
1987	162,5	8,55	14	11,27
1989	277,0	13,19	20	12,20
1990	381,4	22,43	16	12,03
1991	185,2	10,89	21	12,50

Tabla 1.4.-- Valores de las variables climáticas correspondientes a las primaveras (octubre, noviembre y diciembre) desde 1986 hasta 1994.

Años	Precipitación total (mm)	Precipitación/días	Heladas	Temperatura media (° C)
1986	525,7	23,89	0	19,63
1991	562,7	23,45	1	18,90
1993	516,1	18,43	1	19,37
1988	237,1	9,88	4	19,17
1992	184,6	11,54	4	19,10
1989	256,9	11,17	0	20,03
1990	359,6	11,24	0	19,93
1994	203,1	7,81	0	20,43
1987	296,7	10,23	1	17,8

Tabla I.5.-- Valores de las variables climáticas correspondientes a los veranos (enero, febrero y marzo) desde 1986 hasta 1994.

Años	Precipitación total (mm)	Precipitación/días	Heladas	Temperatura media (° C)
1988	545,6	20,98	0	21,17
1986	205,0	10,79	0	23,63
1987	416,7	18,12	0	23,23
1992	156,9	7,47	0	22,57
1993	268,1	14,89	0	22,80
1989	328,8	16,44	0	22,40
1991	238,1	15,87	0	21,87
1990	493,6	14,10	0	22,23
1994	233,9	9,75	0	21,37

Tabla 1.6.-- Número (y porcentaje) de individuos marcados y de capturas y recapturas, discriminados por especie.

Especie	Individuos marcados		Capturas y recapturas	
	Número	Porcentaje	Número	Porcentaje
Akodon azarae	163	41,58	430	43,97
Oxymycterus rufus	103	26,27	277	28,32
Oligoryzomys delticola	70	17,86	150	15,34
Oligoryzomys flavescens	28	7,14	45	4,60
Scapteromys tumidus	21	5,36	64	6,54
Holochilus brasiliensis	7	1,79	12	1,23
TOTAL	392	100	978	100

Figura I.1.— Análisis de Componentes Principales realizado entre los otoños de 1986 a 1994, en base a las variables climáticas.

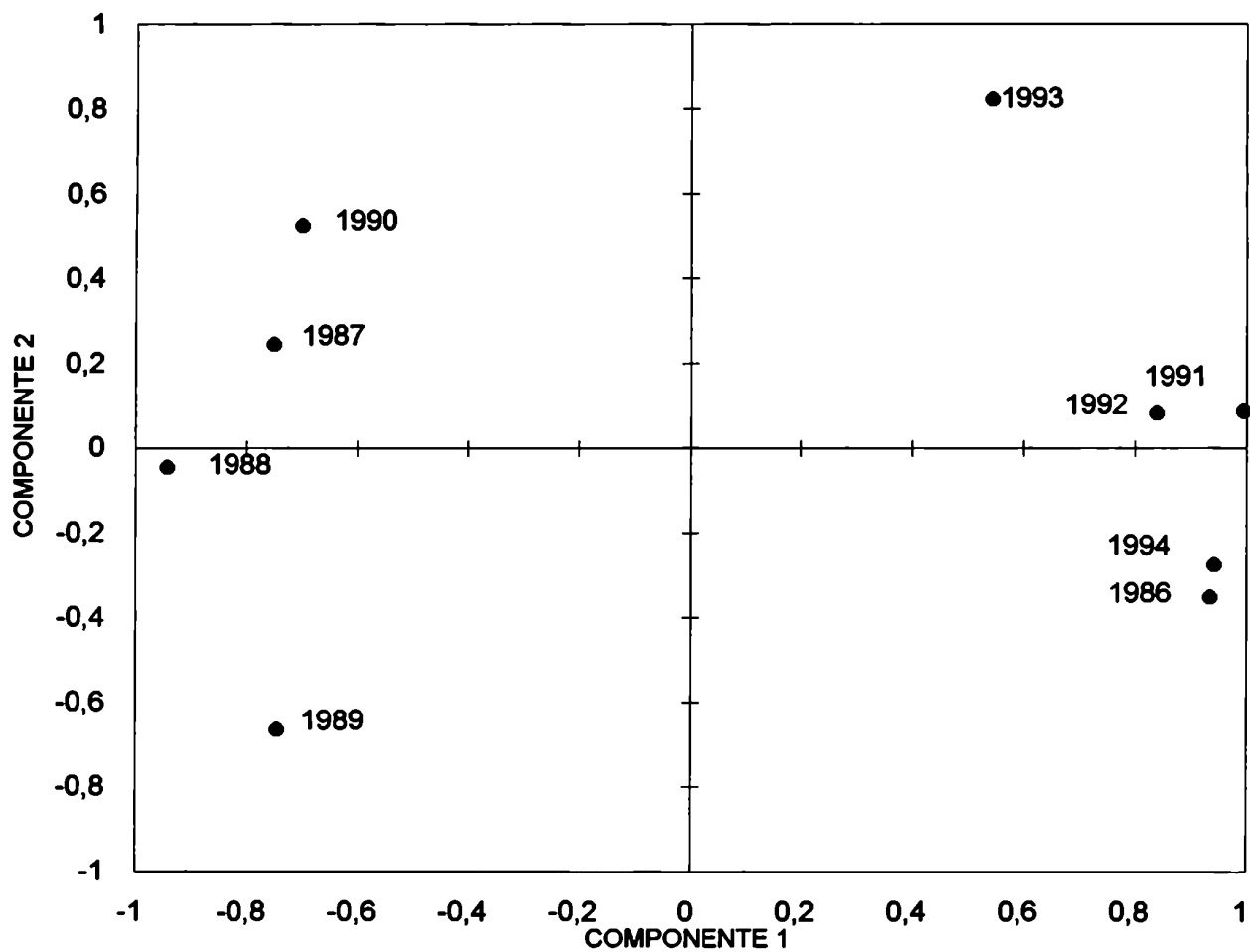


Figura I.2.— Análisis de Componentes Principales realizado entre los inviernos de 1986 a 1994, en base a las variables climáticas.

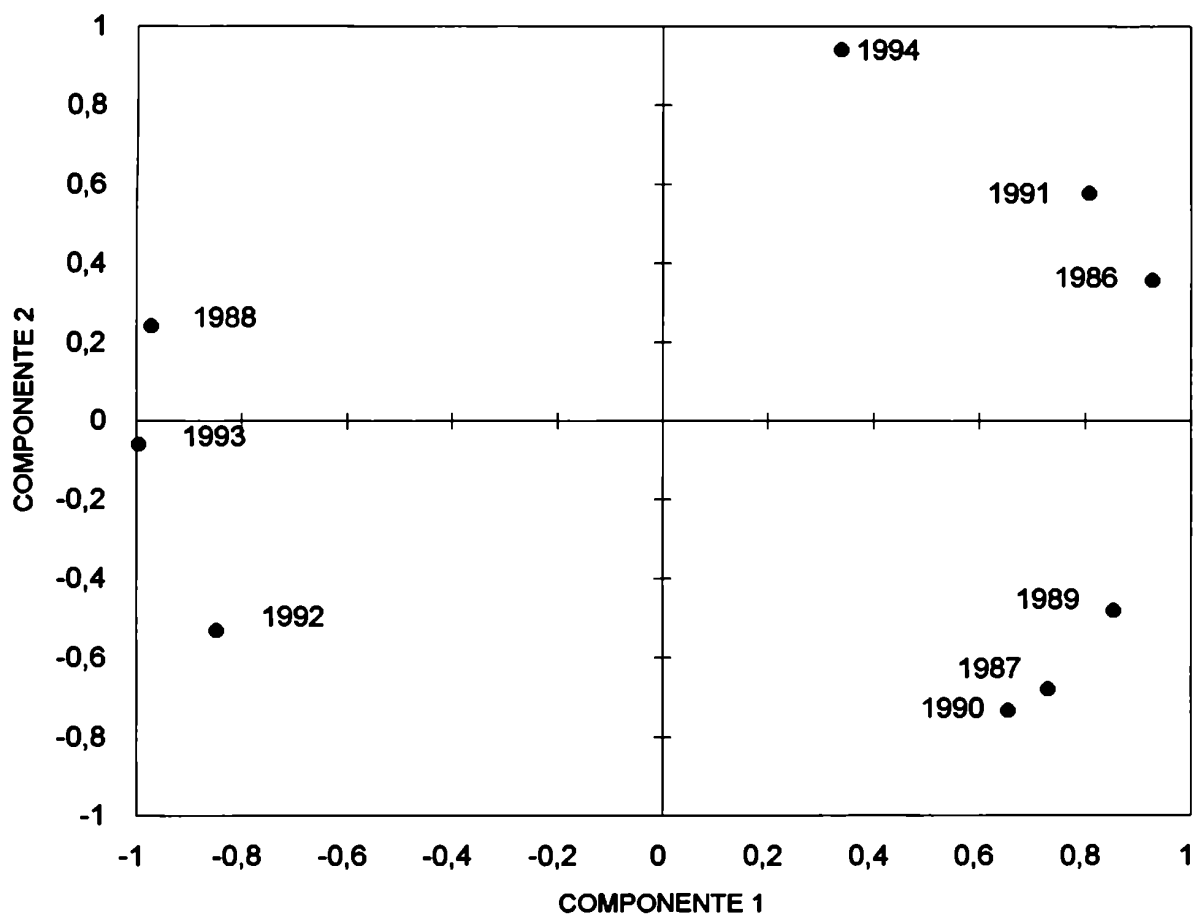


Figura I.3.— Análisis de Componentes Principales realizado entre las primaveras de 1986 a 1994, en base a las variables climáticas.

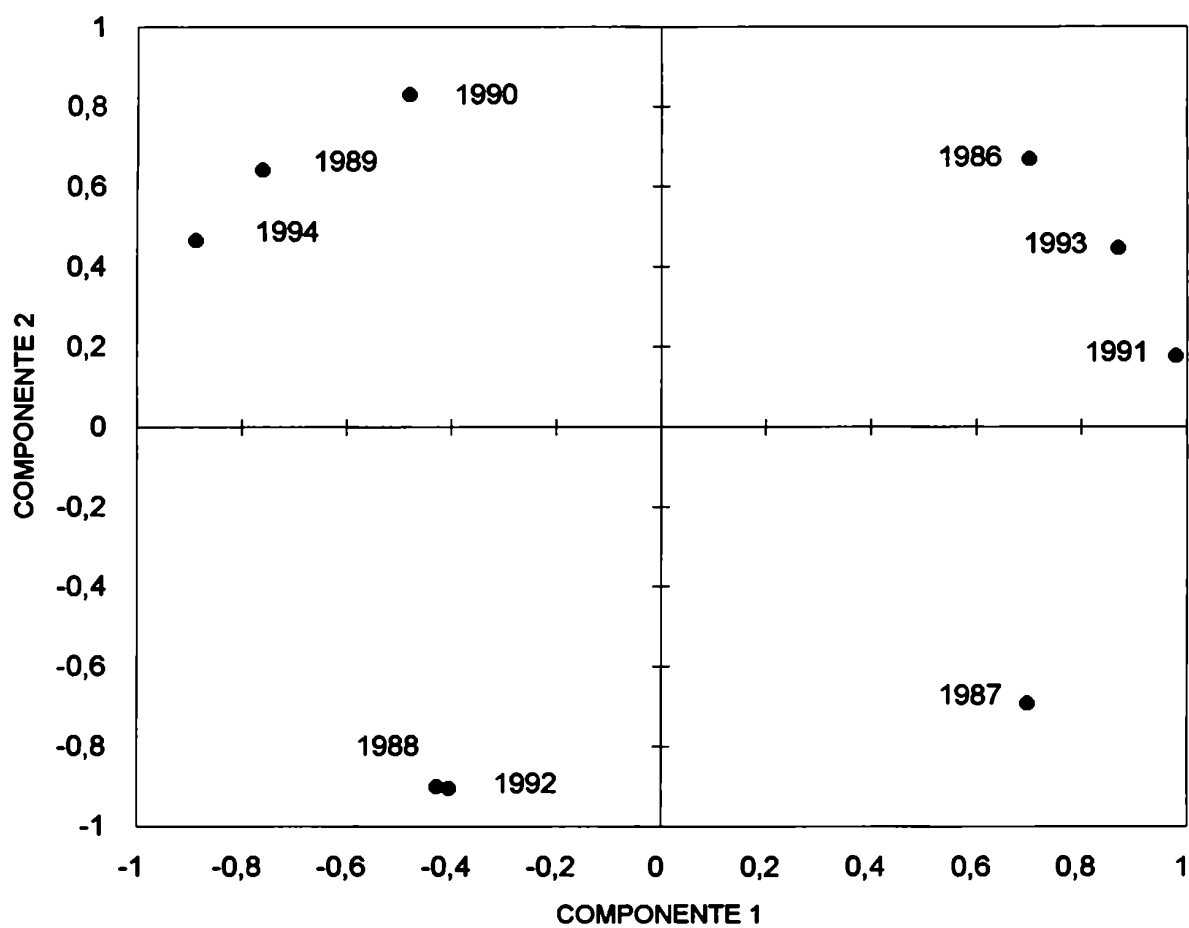


Figura I.4.— Análisis de Componentes Principales realizado entre los veranos de 1986 a 1994, en base a las variables climáticas.

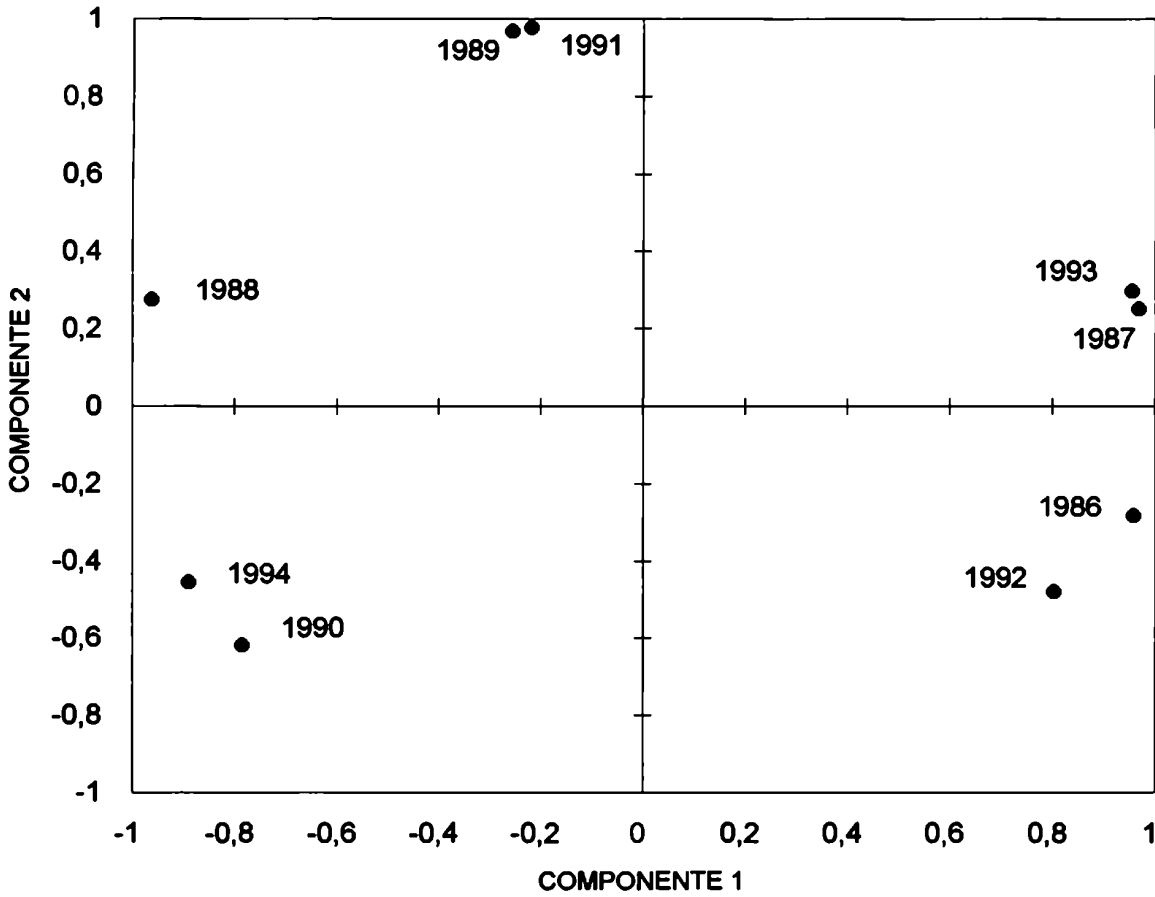


Figura I.5.-- Temperaturas mínimas absolutas (°C) registradas entre abril y setiembre de 1987. (El nombre de cada mes indica el primer día del mismo. Se señala con (*) los días de los que se carece de datos).

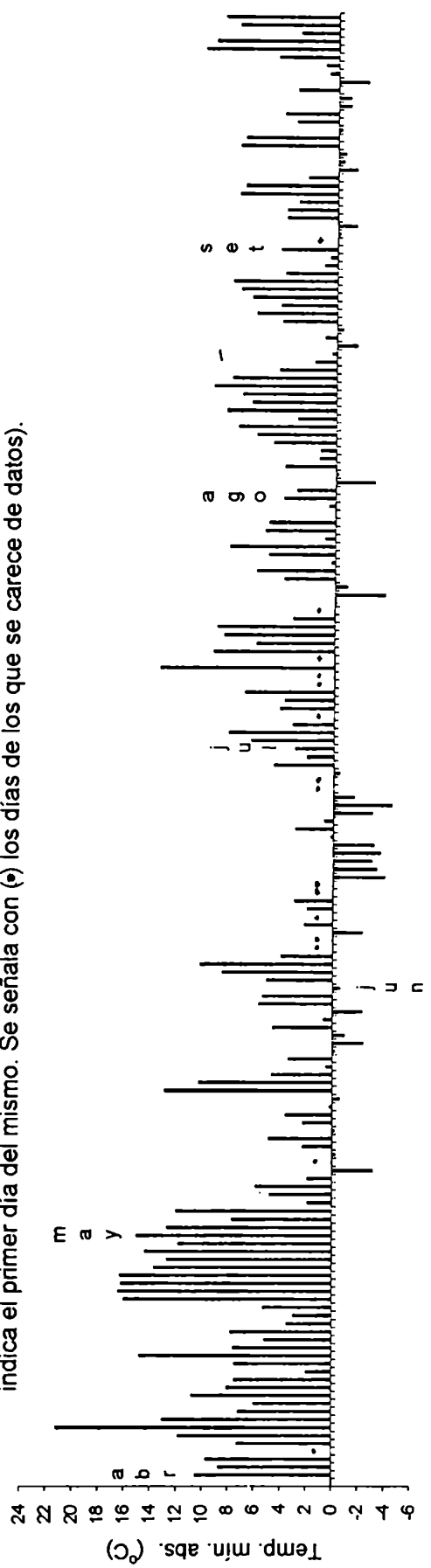


Figura I.6.-- Temperaturas mínimas absolutas (°C) registradas entre abril y setiembre de 1988. (El nombre de cada mes indica el primer día del mismo. Se señala con (*) los días de los que se carece de datos).

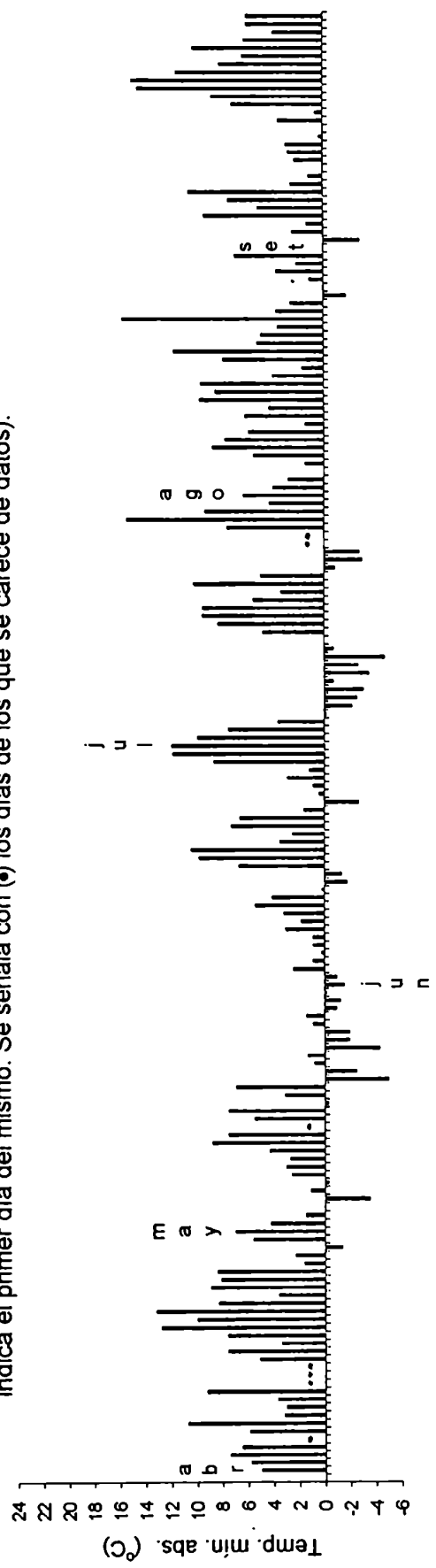


Figura 1.7.-- Temperaturas mínimas absolutas (°C) registradas entre abril y setiembre de 1989. (El nombre de cada mes indica el primer día del mismo).

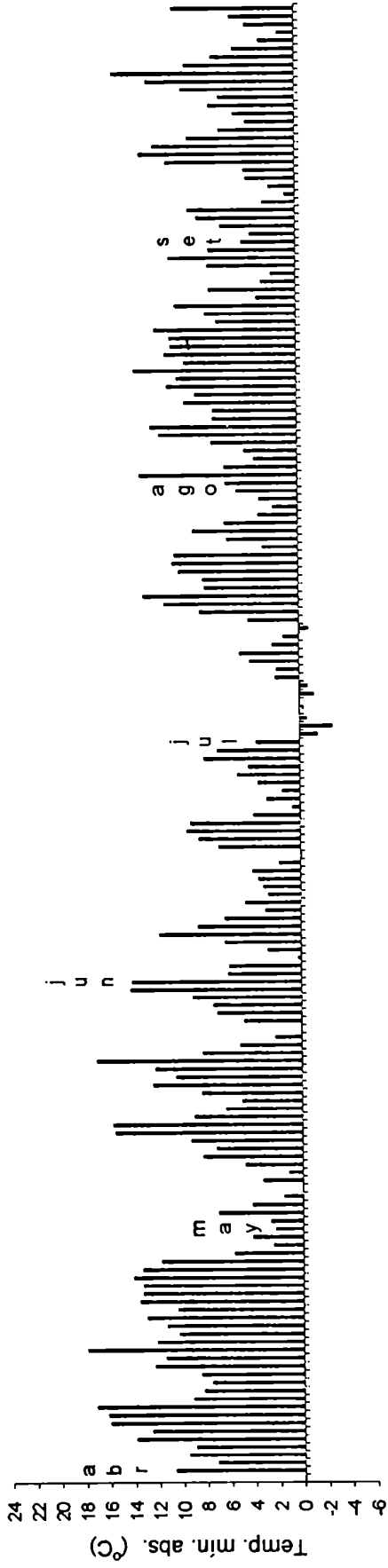


Figura 1.8.-- Temperaturas mínimas absolutas (°C) registradas entre abril y setiembre de 1990. (El nombre de cada mes indica el primer día del mismo. Se señala con (*) los días de los que se carece de datos).

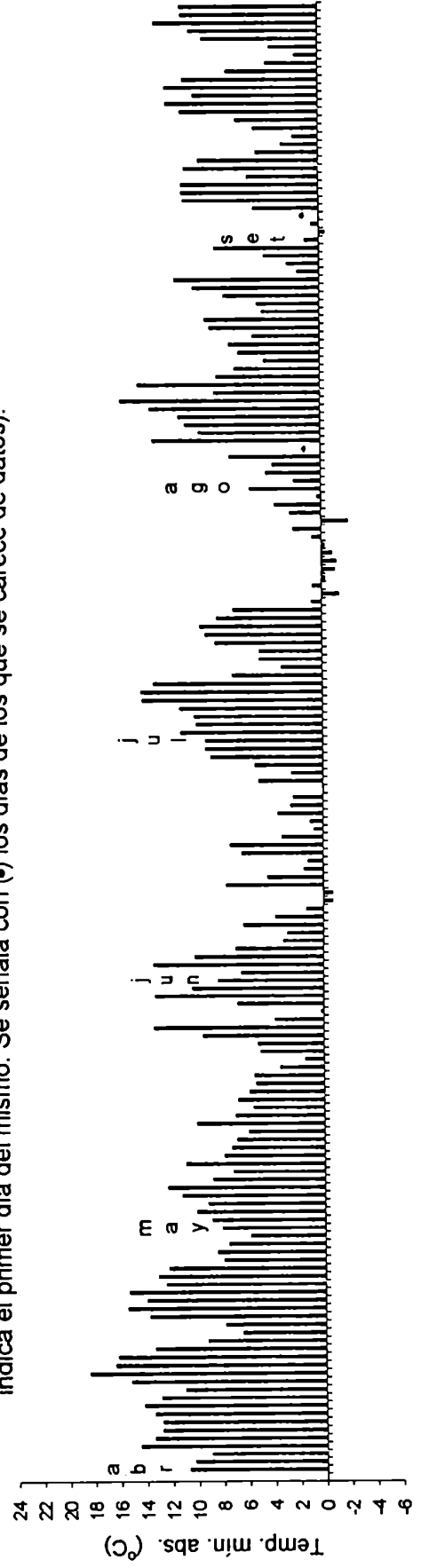


Figura I.9.-- Temperaturas mínimas absolutas (°C) registradas entre abril y setiembre de 1991. (El nombre de cada mes indica el primer día del mismo. Se señala con (•) los días de los que se carece de datos).

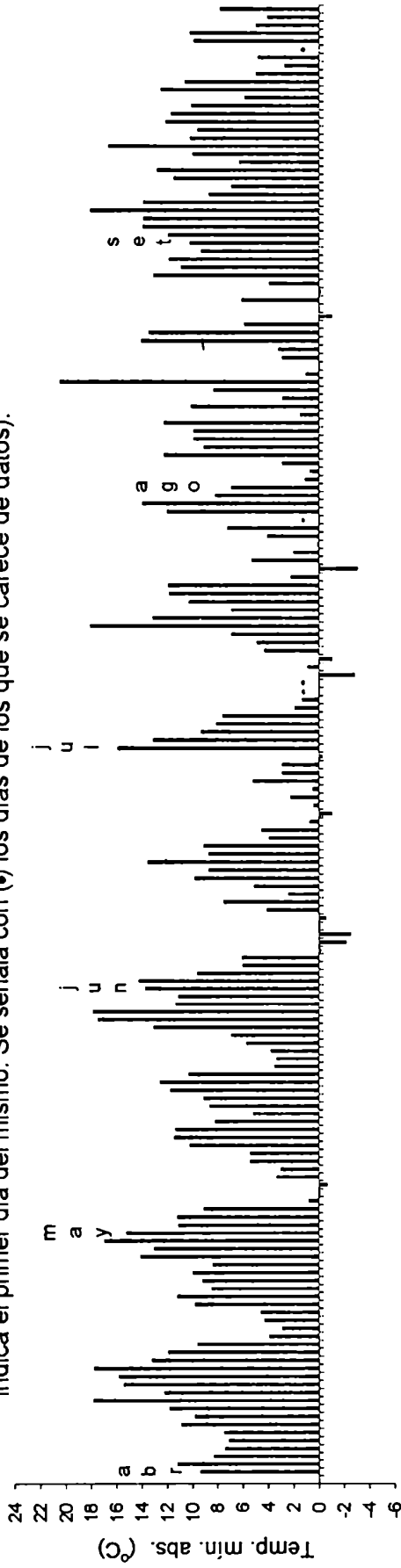


Figura I.10.-- Temperaturas mínimas absolutas (°C) registradas entre abril y setiembre de 1992. (El nombre de cada mes indica el primer día del mismo. Se señala con (•) los días de los que se carece de datos).

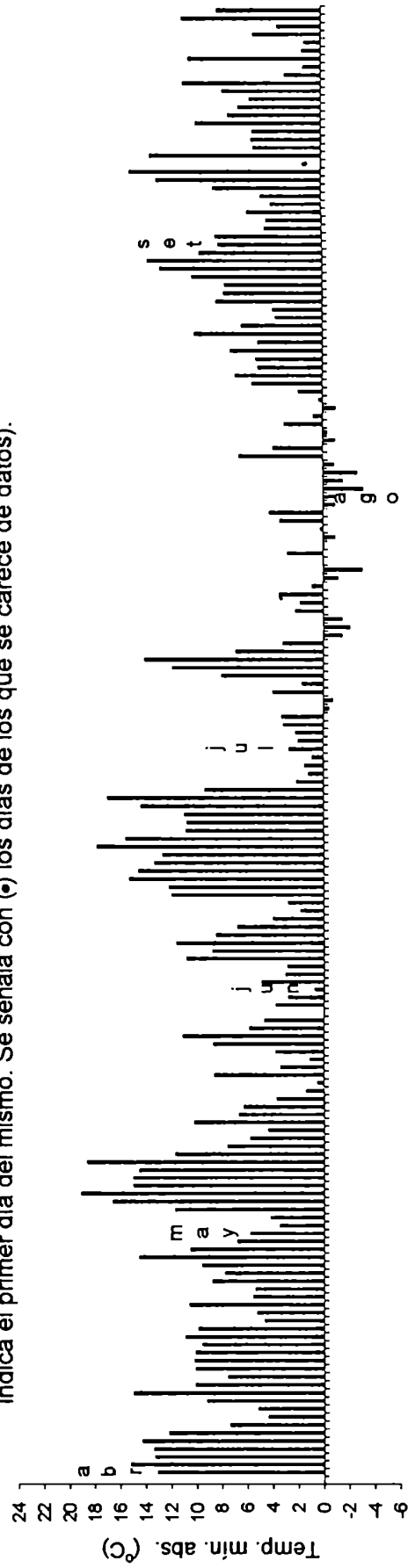


Figura I.11-- Temperaturas mínimas absolutas (°C) registradas entre abril y setiembre de 1993. (El nombre de cada mes indica el primer día del mismo. Se señala con (•) los días de los que se carece de datos).

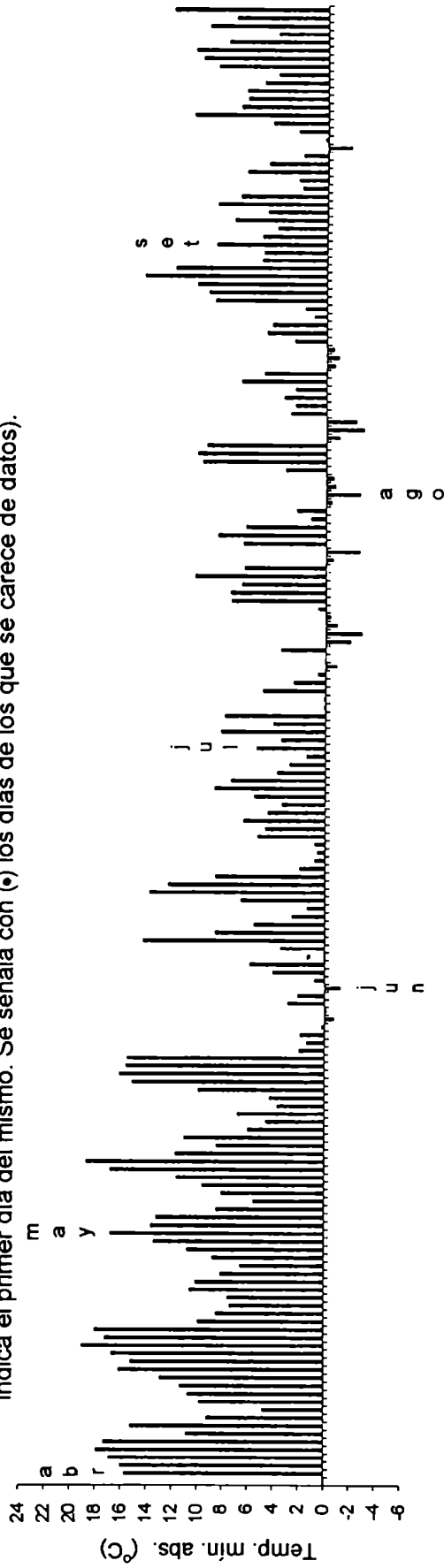


Figura I.12.-- Temperaturas mínimas absolutas (°C) registradas entre abril y setiembre de 1994. (El nombre de cada mes indica el primer día del mismo. Se señala con (•) los días de los que se carece de datos).

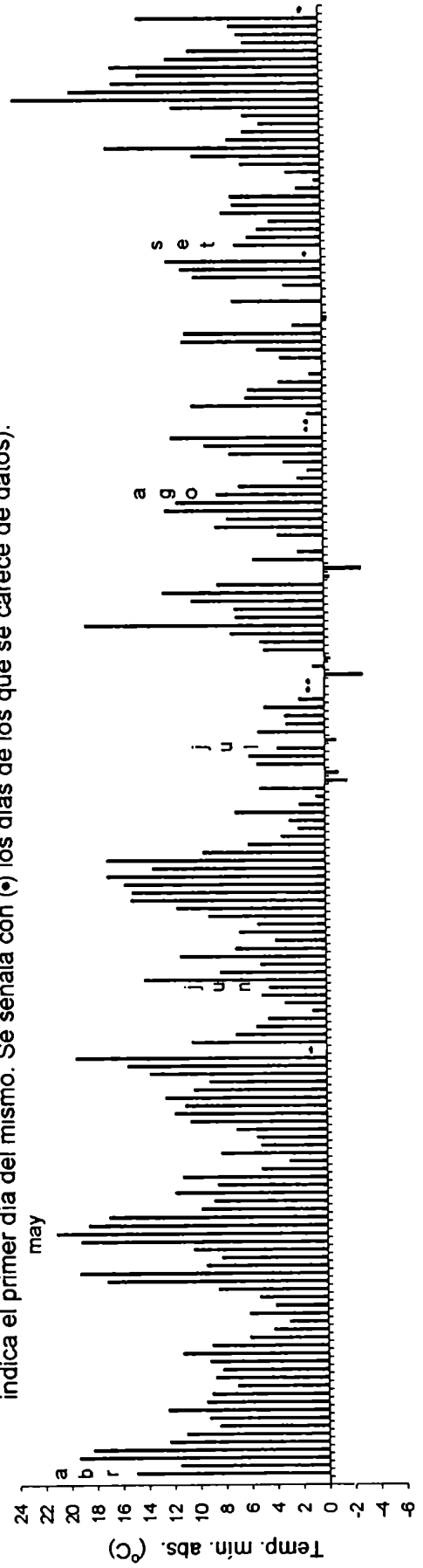


Figura I.13.-- Índice de densidad relativa (IDR) mensual.

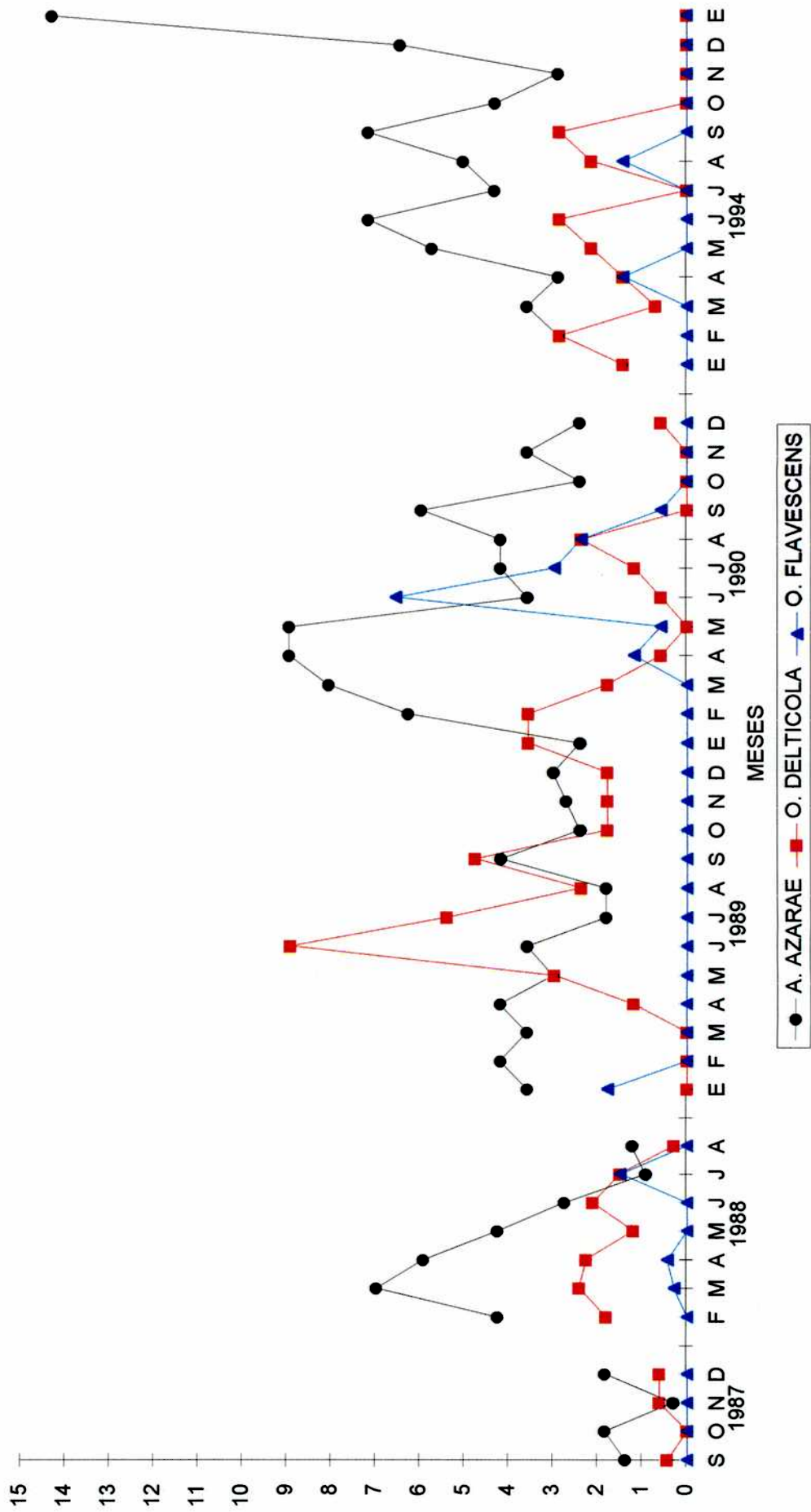
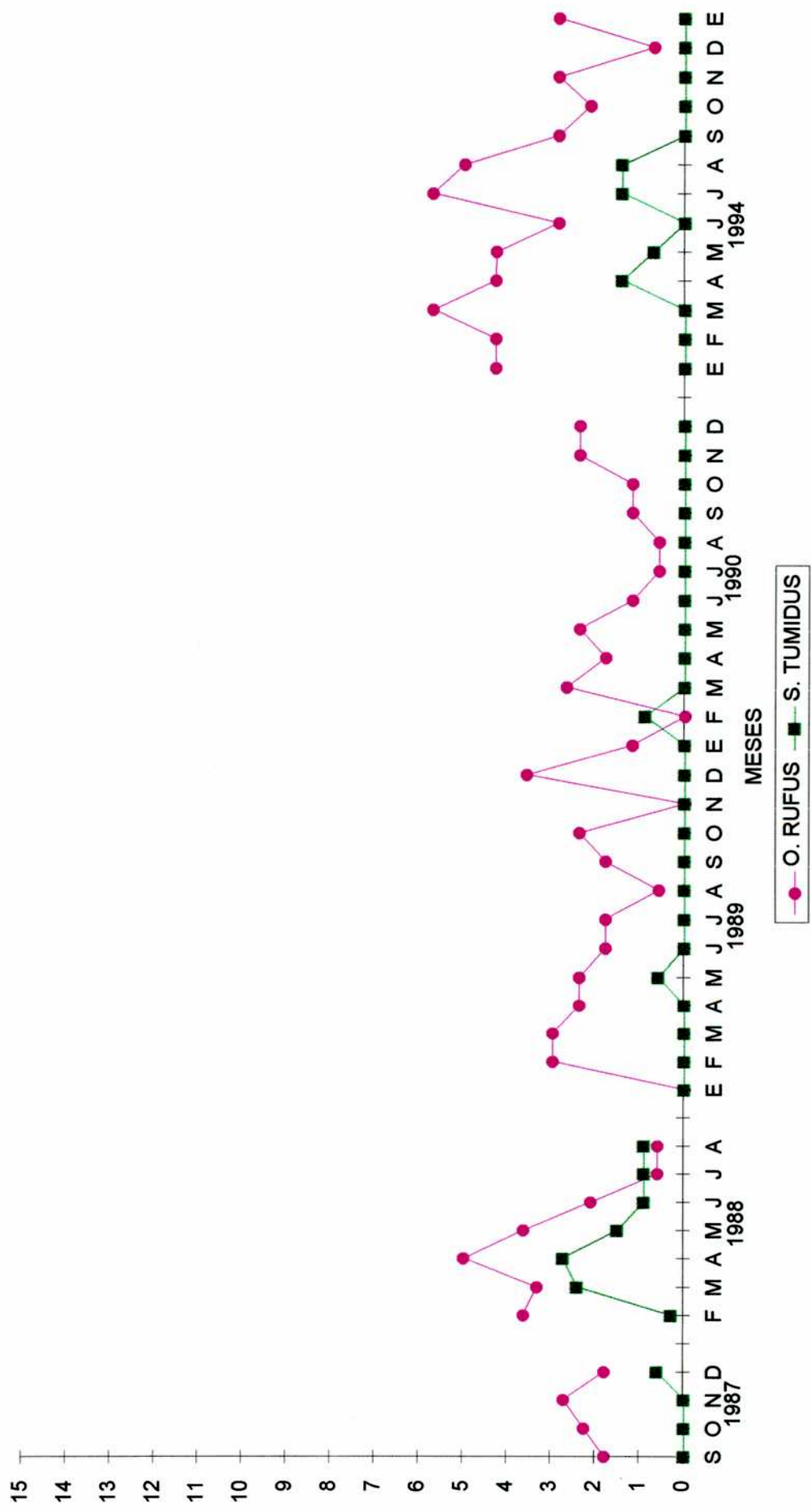


Figura 1.14.-- Índice de densidad relativa (IDR) mensual.



CAPITULO II:

"EL ALIMENTO"

INTRODUCCION

Es casi incuestionable que la oferta de alimento constituye un factor limitante para las poblaciones animales. Particularmente en relación a los roedores, se realizaron numerosos estudios en los que se ha verificado la importancia de este recurso, algunos de estos trabajos son:

Bendell (1959) observó que la provisión de semillas de trigo a una población de **Peromyscus leucopus noveboracensis**, produjo un aumento de la inmigración y de la tasa de natalidad y, principalmente, una disminución de la tasa de mortalidad y dispersión de los juveniles. Como consecuencia se registró una alta densidad. Sin embargo ésta estuvo también limitada por los enfrentamientos agresivos entre los individuos, comportamiento motivado por la defensa del espacio.

Fordham (1971) suministró semillas de avena a una población de **Peromyscus maniculatus**. El aumento registrado en la densidad fue producto de una mayor supervivencia de los adultos y un aumento de la tasa de natalidad. Además de estos resultados, el autor sugirió que debería tenerse en cuenta el posible efecto de la agresión intraespecífica como un factor que determina el número de individuos que se reproducen, y por lo tanto que contribuye al tamaño de la población.

Cole y Batzli (1978) suministraron alimento balanceado a una población de **Microtus ochrogaster**, observando un incremento en la intensidad de la actividad reproductiva, la supervivencia de los adultos y el crecimiento corporal de los individuos. Si bien esto produjo una mayor densidad, no se evitó la declinación de la misma hacia fines del verano, como usualmente ocurre en estas poblaciones. Al respecto los autores sugirieron la posible intervención de factores intrínsecos de la población.

Taitt (1981) estudió una población de **Peromyscus maniculatus** a la que había provisto de semillas de avena en diferentes períodos del año. En consecuencia observó una reducción de las áreas de actividad, un adelanto de la estación reproductiva y de la madurez sexual de los individuos. Tales resultados, sumados a la mayor inmigración contribuyeron a una alta densidad. La autora concluyó que la variabilidad estacional en la disponibilidad de alimento y la interacción entre los individuos por el acceso a este recurso, definen los períodos de actividad reproductiva, determinando así el crecimiento de la población.

Taitt y Krebs (1981) evaluaron el efecto de la adición de alimento balanceado a una población de **Microtus townsendii**. A partir de los resultados, similares a los obtenidos en el estudio antes mencionado, los autores concluyeron que la oferta de

alimento y el comportamiento asociado al uso del espacio limita la abundancia de individuos.

Jones (1990) analizó, en campos de cultivo, los efectos de la abundancia de alimento sobre el área de actividad y la densidad de **Microtus californicus**. La densidad de esta especie estuvo determinada por la disponibilidad de espacio para establecer territorios, pero el tamaño de estos últimos resultó ser una función de la cantidad de alimento. Así la oferta de este recurso limitó la abundancia de roedores mediante la influencia directa sobre el comportamiento social.

Desy y Batzli (1989) estudiaron la influencia de la oferta de alimento y la predación en la demografía de **Microtus ochrogaster**. El diseño experimental incluyó áreas provistas con alimento balanceado y/o protegidas con alambrados. La oferta de alimento produjo, entre otros resultados, un incremento de la actividad reproductiva, la tasa de crecimiento de los individuos y de la densidad; mientras que la reducción de la predación influyó positivamente sobre la supervivencia de adultos y juveniles. Los autores señalaron además que algunos efectos de la oferta de alimento pueden verse reducidos por la presencia de predadores, dado que los mismos reducen los movimientos de los roedores, y por lo tanto restringen el acceso de éstos a las fuentes de alimento.

Brown y Munger (1985) estudiaron los mecanismos que regulan la estructura de una comunidad de quince especies de roedores de desierto. Los investigadores observaron que el incremento en la oferta de alimento (mediante la provisión de semillas de mijo o eliminación de hormigas consumidoras de semillas), producía una mayor abundancia de **Dipodomys spectabilis**; en contraposición **Dipodomys merriami** y **Dipodomys ordii** redujeron sus densidades, mientras que el resto de las especies no fueron afectadas. En otro experimento donde se removieron las tres especies del género **Dipodomys** (las cuales se alimentan de semillas), los investigadores no observaron cambios en la densidad de los roedores insectívoros a diferencia de otras especies, con dieta granívora, las que resultaron más abundantes. Los autores concluyeron que la oferta limitada de alimento y la competencia interespecífica intervienen de manera decisiva limitando las densidades de estas poblaciones y determinando la organización de la comunidad.

En esta misma comunidad, Bowers et al. (1987) analizaron la organización espacial de las especies de roedores. Los resultados indicaron que debido a la

presencia de *D. spectabilis*, varias de las especies eran relegadas a hábitats de menor calidad teniendo así un acceso limitado a las fuentes de alimento.

Young y Stout (1986) evaluaron la respuesta de *Peromyscus gossypinus*, *Ochrotomys nutalli*, *Peromyscus floridanus* y *Glaucomys volans* a la adición de semillas de girasol. *P. gossypinus* mostró un aumento, aunque no muy marcado, de la densidad debido a una mayor inmigración y una mayor actividad reproductiva. Los individuos de *O. nutalli* presentaron un incremento de la supervivencia y una reducción de sus movimientos; mientras que en *P. floridanus* y *G. volans* no se observó ninguna respuesta. Considerando que las cuatro tienen dietas similares, los autores atribuyeron tales resultados a la influencia de factores no evaluados en el estudio, como el comportamiento asociado al uso del espacio.

Como puede notarse a partir de estos trabajos, la adición de alimento constituye un método frecuente para evaluar la importancia de este recurso en los roedores.

La mayor proporción de estos estudios han sido desarrollados a nivel poblacional. Su implementación en comunidades presenta mayores dificultades, situación que se refleja en el bajo número de publicaciones realizadas de este nivel. Un gran inconveniente surge cuando la comunidad está compuesta por especies con preferencias alimentarias muy diferentes, y ésta en particular ha sido una de las principales limitantes del presente capítulo. Estudios previos señalaron que *A. azarae* es omnívora, *O. rufus* y *S. tumidus* consumen principalmente invertebrados y *O. flavescens* posee una dieta herbívoro-granívora (Barlow 1969, Bilenca et al. 1992, Dalby 1975, Kravetz 1972, Muzzini et al. 1990, Suárez 1994)

A partir de los estudios antes detallados se puede notar, además, una conclusión bastante general: la influencia de la oferta de alimento, en la determinación del tamaño de las poblaciones, es más compleja y menos directa de lo que aparenta por un simple balance de energía. Las interacciones intra e interespecíficas pueden actuar y hacer que, recursos aparentemente abundantes, sean inaccesibles para algunos individuos.

El presente capítulo fue diseñado a efectos de evaluar la influencia de la cantidad de alimento como limitante de la abundancia de roedores. Para tal fin los mismos tuvieron a su disposición una oferta adicional de este recurso.

Como se mencionara en el capítulo I, debido a las características climáticas del área de estudio, existe una marcada estacionalidad en el crecimiento de la vegetación, registrándose durante el invierno la menor cantidad de biomasa verde y semillas (Bonaventura et al. 1992 b y Suárez 1994). Asimismo la abundancia de invertebrados presenta los menores valores en esta estación (Suárez 1994). Por lo tanto se puede afirmar que durante el invierno existe una reducción de la oferta de alimento.

En base a este evento, el diseño experimental implementado en el presente capítulo tuvo en cuenta la presencia de una oferta adicional de alimento en dos tratamientos distintos: durante todo el año y solamente en el invierno.

La predicción general formulada en este capítulo es que las poblaciones de roedores responderán a la presencia del alimento adicionado según las preferencias alimentarias de cada especie. Aquellas cuya dieta incluya este recurso, presentarán mayores valores en su abundancia y actividad reproductiva, y un mayor establecimiento de los individuos en el sitio. Estos además tendrán menores áreas de actividad y una mayor superposición entre las mismas.

Por tanto el objetivo fue analizar estas variables bajo las circunstancias experimentales antes señaladas.

METODOLOGIA

Diseño del muestreo

El estudio comenzó en junio de 1989 y finalizó en diciembre de 1990. Se instalaron tres cuadrículas separadas por 20 m. Las cuadrículas 1 y 2 (tratamientos) constaron de 5 x 5 estaciones de trampeo, mientras que la cuadrícula 3 (control) de 7 x 7 estaciones de trampeo (fig. 1). La distancia entre las estaciones fue de 10 m y en cada una se colocó una trampa de captura viva tipo Sherman. Estas fueron activadas mensualmente durante tres días (las 24 hs.), siendo revisadas por la mañana. El cebo utilizado y la protección que se les brindó a los individuos en las trampas durante el otoño e invierno fueron iguales a los detallados en el capítulo I

En las cuadrículas 1 y 2 se colocaron, en cada estación de trampeo, un comedero de forma cilíndrica de 15 cm de longitud y 32 cm de perímetro, con dos entradas y que fueron enterrados parcialmente. Los comederos fueron limpiados y llenados con semillas de avena cada 15 días. En la cuadrícula 2 este alimento se adicionó únicamente durante junio, julio y agosto, mientras que en la cuadrícula 1 la adición se realizó durante todo el estudio.

La provisión de semillas de junio de 1989 se realizó una vez finalizado el muestreo de roedores correspondiente a ese mes. Por tal motivo este muestreo no se incluye en el análisis de los datos, y es considerado como una evaluación de las condiciones en que se encontraban las poblaciones de roedores antes de iniciar el experimento.

Registro de datos de los roedores

Se realizó siguiendo el mismo procedimiento que en el capítulo I, registrándose además de cada individuo capturado el sexo, medidas corporales (peso y longitud cabeza-cuerpo) y el estado reproductivo. Se consideraron individuos reproductivamente activos a los machos con testículos en posición escrotal, y a hembras preñadas (estado que se detectó por palpación) y/o lactógenas (pezones desarrollados y con pelo desprendido a su alrededor) y/o con la vagina abierta.

Análisis de datos

Abundancia de roedores: se estimó mediante el Índice de densidad relativa (IDR) = (número de individuos capturados x 100)/(número de días de muestreo x número de trampas)

Reproducción: Análogamente a la variable anterior, se estimó el IDR de los individuos capturados con actividad reproductiva.

Estructura de edades: se definió de acuerdo a la longitud cabeza-cuerpo de los individuos capturados por primera vez en cada cuadrícula. Los individuos "juveniles", en general, pudieron segregarse claramente. Tomando como referencia el individuo de menor longitud cabeza-cuerpo y reproductivamente activo capturado durante todo el estudio, aquellos que exhibieron una longitud mayor o igual fueron considerados "adultos". Los individuos comprendidos entre ambas clases etarias se los clasificó como "subadultos" (esta clase etaria solo pudo determinarse para *A. azarae* y *O. rufus*). En la tabla II.1 se exhiben las clases etarias definidas. Las diferencias en la estructura etaria entre cuadrículas fueron evaluadas mediante la Prueba de Independencia, utilizando el estadístico G y la corrección de Williams (Sokal y Rohlf 1995).

Distancias medias recorridas (DMR): Esta variable fue considerada un estimador del tamaño del área de actividad. Para cada individuo con dos o más capturas se calculó la DMR entre puntos sucesivos de captura. A fin de que los resultados fueran comparables entre las cuadrículas, no se consideraron en la cuadrícula control aquellas distancias que excedieron los 56,57 m, dado que esta era la máxima distancia que podía ser detectada en las restantes cuadrículas debido a las dimensiones de las mismas. De acuerdo a la disponibilidad de datos de cada especie, se consideraron los factores: cuadrícula, sexo y época (reproductiva o no). Las diferencias entre éstos se evaluaron mediante Análisis de la varianza, y se aplicó el Método de Tukey - Kramer (T-K) o de los Rangos Studentizados para realizar las comparaciones correspondientes (Sokal y Rohlf 1995).

Residentes y transeúntes: Se consideraron residentes a los individuos capturados durante dos o más meses (consecutivos o no) en una misma cuadrícula, mientras que aquellos capturados solamente un mes, fueron considerados transeúntes. Las diferencias entre cuadrículas se evaluaron mediante la Prueba de Independencia utilizando el estadístico G y la corrección de Williams o de Yates (Sokal y Rohlf 1995)

Uso del espacio: Se analizó: 1) la superposición en el uso del espacio y 2) la utilización de espacios exclusivos, por parte de los individuos. A tal efecto se consideraron sendos estimadores:

1) La superposición en el uso de las estaciones de trampeo (coocupación): para cada período de muestreo se consideró el número de veces en que, los individuos de una determinada especie y sexo fueron capturados en la misma estación de trampeo en la que se capturó otro individuo: a) de la misma especie y del mismo sexo o sexos diferentes (coocupación intraespecífica homosexual y heterosexual, respectivamente), o b) de otra especie (coocupación interespecífica). Estudios previos (Bonaventura et al. 1993) han registrado una correlación positiva entre el tamaño del área de actividad compartida entre individuos de *A. azarae* y este estimador, el cual también ha sido utilizado en otras especies de roedores (Cueto et al. 1995 c, Koplin y Hoffmann 1968).

2) El uso exclusivo de estaciones de trampeo: en cada período de muestreo se consideró el número de veces en que una determinada estación de trampeo se capturó solamente un individuo.

De acuerdo a la disponibilidad de datos se evaluaron las diferencias entre épocas (reproductiva o no) y/o cuadrículas, mediante la Prueba de Independencia y utilizando el estadístico G y la corrección de Williams o de Yates (Sokal y Rohlf 1995).

RESULTADOS

Durante el período de estudio se capturaron ocho especies de roedores (tabla II.2). Los resultados están referidos a las cuatro especies más abundantes de roedores (**A. azarae**, **O. rufus**, **O. flavescens** y **S. tumidus**), las cuales representaron el 85,66 % del total de individuos marcados (tabla II.2)

A. azarae

Abundancia: Los IDR medios de las hembras fueron mayores en las cuadrículas que fueron provistas con alimento, siendo más marcado este resultado cuando el recurso fue provisto durante todo el estudio: en las cuadrículas 1 y 2 el IDR de este sexo superó en un 157 % y 63 % respectivamente, al valor registrado en la cuadrícula 3 (tabla II.3). Los machos, si bien mostraron mayores IDR medios en las cuadrículas provistas con alimento, tales incrementos no fueron tan marcados como en las hembras. Los IDR medios de los machos en estas cuadrículas resultaron aproximadamente un 35 % mayor al valor observado en la cuadrícula control (tabla II.3).

En las cuadrículas provistas con alimento se observó, al mes de adicionado este recurso, un notable aumento de la abundancia de esta especie (fig. II.1). Tanto en estas cuadrículas como en la control, los valores disminuyeron entre la primavera de 1989 y el comienzo de la estación siguiente (fig. II.1). Asimismo en las tres cuadrículas la densidad de esta especie alcanzó altos valores durante el otoño, los cuales volvieron a descender en la primavera siguiente (fig. II.1)

Reproducción: Durante 1989, en las cuadrículas provistas con alimento, los individuos presentaron actividad sexual al mes siguiente de adicionado este recurso, lo que representó un adelanto de 1 mes respecto de la cuadrícula control (fig. II.5). El cese de la actividad reproductiva en esta última se registró dos meses antes que en la cuadrícula 1 y un mes antes que en la cuadrícula 2 (fig. II.5). Los primeros signos del reinicio de la actividad reproductiva se observaron en la cuadrícula 1 en junio de 1990, mientras que en las cuadrículas 3 y 2 en agosto y en setiembre, respectivamente (fig. II.5). De los 18 meses de estudio, durante 15 meses se capturaron individuos

sexualmente activos en la cuadrícula 1, y en las cuadrículas 2 y 3 estos valores fueron de 11 y 10 meses respectivamente.

Tanto las hembras como los machos con actividad reproductiva fueron más abundantes en las cuadrículas provistas con alimento. Los valores del IDR alcanzados por ambos sexos superaron en aproximadamente un 220 % en cuadrícula 1 y un 150 % en la cuadrícula 2, a aquellos registrados en la cuadrícula 3 (tabla II.7).

Estructura de edades: Si bien no se registraron diferencias significativas entre las tres cuadrículas ($G_{(W)} 4 = 5,875$; $P > 0,05$), pudo observarse una mayor proporción de juveniles en la cuadrícula 1 (tabla II.11).

Residentes y transeúntes: No se observaron diferencias significativas en la proporción de individuos residentes y transeúntes entre las tres cuadrículas, tanto en las hembras ($G_{(W)} 2 = 0,316$; $P > 0,05$) como en los machos ($G_{(W)} 2 = 1,897$; $P > 0,05$; tablas II.15).

Distancias medias recorridas: Pudieron evaluarse tres factores: cuadrícula, sexo y época (reproductiva o no). Se observaron diferencias significativas entre las DMR en las tres cuadrículas ($F_{2,86} = 5,380$; $P < 0,007$), debido a que en la cuadrícula 1 los valores fueron menores en comparación con la cuadrícula 3 ($T-K = 4,003$; $P < 0,05$; tablas II.19). Las hembras presentaron, en general, las menores DMR ($F_{1,86} = 3,409$; $P < 0,069$; tablas II.19). No se registraron diferencias significativas entre las épocas ni en las interacciones de los factores ($P > 0,05$).

Uso del espacio: Se consideraron ambos sexos por separado, analizándose en cada cuadrícula la existencia de diferencias en el uso del espacio entre la época reproductiva y la no reproductiva. Debido a las restricciones de la prueba estadística, se evaluaron las siguientes categorías: a) en las hembras: no coocupación, coocupación intraespecífica (sin discriminar en homo y heterosexual) y coocupación interespecífica, y b) en los machos: no coocupación y coocupación con otros individuos sin considerar especie ni sexo.

Las hembras mostraron diferencias en las cuadrículas 2 y 3 ($G_{(W)} 2 = 6,651$ y $6,743$, respectivamente, $P < 0,05$), debido a una mayor no coocupación y menor coocupación interespecífica durante la época reproductiva (tablas II.23), mientras que

en la cuadrícula 1 no se observaron diferencias significativas entre ambas épocas ($G_{(w)2} = 2,604$; $P > 0,05$; tablas II.23).

En las tres cuadrículas el uso del espacio por parte de los machos no presentó diferencias significativas entre la época reproductiva y la no reproductiva ($G_{(w)2} = 0,000$ en la cuadrícula 1, $G_{(w)2} = 3,080$ en la cuadrícula 2 y $G_{(w)2} = 0,013$ en la cuadrícula 3; $P > 0,05$; tablas II.23).

O. rufus

Abundancia: Los machos fueron más abundantes en las cuadrículas suplementadas con alimento, siendo este resultado más marcado en la cuadrícula 1 (tabla II.4). Los IDR medios de este sexo en las cuadrículas 1 y 2 fueron un 64 % y 17 % mayores que el valor observado en la cuadrícula 3. En contraposición los IDR medios de las hembras resultaron aproximadamente un 20 % menores en las cuadrículas provistas con alimento, en comparación con la cuadrícula control (tabla II.4).

El patrón de variaciones temporales resultó similar entre las tres cuadrículas, observándose en general las menores densidades hacia fines del invierno (fig. II.2).

Reproducción: Los individuos con actividad reproductiva se registraron, en general, entre setiembre y diciembre de ambos años en las tres cuadrículas (fig. II.6). El número total de meses en que se observó actividad reproductiva fue: 7 en la grilla 1, 6 en la grilla 2 y 8 en la grilla 3.

Las hembras sexualmente activas fueron más abundantes en la cuadrícula 1, el IDR medio registrado en la misma superó en un 156 % al valor observado en la cuadrícula 3 (tabla II.8), el cual además resultó similar al registrado en la cuadrícula 2 (tabla II.8). El IDR medio de los machos con actividad reproductiva presentó, en las cuadrículas provistas con alimento extra, una diferencia de aproximadamente el 30 % con respecto de la cuadrícula control (tabla II.8).

Estructura de edades: Debido a las restricciones de la prueba estadística, se unieron las clases etarias "juvenil" y "subadulto". No se observaron diferencias significativas en la estructura de edades de las tres cuadrículas ($G_{(w)2} = 0,592$; $P > 0,05$), registrándose en las mismas muy pocos juveniles (tabla II.12).

Residentes y transeúntes: No se observaron diferencias significativas en la proporción de individuos residentes y transeúntes entre las tres cuadrículas, tanto en las hembras ($G_{(W)}_2 = 2,763$; $P > 0,05$) como en los machos ($G_{(W)}_2 = 1,955$; $P > 0,05$; tablas II.16).

Distancias medias recorridas: Se consideraron dos factores: cuadrícula y sexo. No se observaron diferencias dentro de cada factor, ni en la interacción entre los mismos ($P > 0,05$; tabla II.20).

Uso del espacio: Se analizó, para cada sexo por separado, las diferencias en el uso del espacio entre las tres cuadrículas. Debido a las restricciones de la prueba estadística, se consideraron las siguientes categorías: no coocupación, coocupación intraespecífica (sin discriminar en homo y heterosexual) y coocupación interespecífica.

En las hembras no se registraron diferencias significativas ($G_{(W)}_4 = 5,952$; $P > 0,05$; tablas II.24), contrariamente a lo observado en los machos ($G_{(W)}_4 = 15,025$; $P < 0,05$). En éstos últimos las diferencias se debieron a una menor no coocupación y mayor coocupación interespecífica en la cuadrícula 1 en comparación con la cuadrícula 3 (tablas II.24).

S. tumidus

Abundancia: Los IDR medios de los machos en las cuadrículas 1 y 2 resultaron un 129 % y 162 % mayores, respectivamente, al valor observado en la cuadrícula 3 (tabla II.5). Similares resultados, aunque no tan marcados, exhibieron las hembras, cuyos registros superaron en un 35 % y 19 % (en las cuadrículas 1 y 2, respectivamente) al valor observado en la cuadrícula 3 (tabla II.5).

En general no se observaron marcadas fluctuaciones de la abundancia de esta especie (fig. II.3).

Reproducción: Esta fue la única especie que exhibió indicios de actividad reproductiva en junio de 1989 (se capturó una hembra lactógena en la cuadrícula 2). En la misma área se observaron individuos sexualmente activos hasta abril, aunque no en forma continua (fig. II.7). En la cuadrícula 3 la actividad reproductiva se registró principalmente a partir de setiembre de 1990 (fig. II.7); mientras que en la cuadrícula 1, en los dos años, los individuos sexualmente activos se capturaron solo en setiembre u

octubre y diciembre (fig. II.7). El número total de meses en que se observó actividad reproductiva fue: 4 en la grilla 1, 7 en la grilla 2 y 6 en la grilla 3.

La mayor abundancia de hembras reproductivamente activas se observó en la cuadrícula 2, el IDR medio registrado en la misma resultó un 91 % mayor que el registrado en la cuadrícula 3, valor que además resultó similar al observado en la cuadrícula 1 (tabla II.9). El IDR medio de los machos con actividad sexual presentó, en las cuadrículas provistas con alimento extra, una diferencia de aproximadamente el 19 % con respecto a la cuadrícula control (tabla II.9).

Estructura de edades: La mayor proporción de juveniles se observó en la cuadrícula 2 (tabla II.13), aunque por las restricciones de la prueba estadística, las diferencias no pudieron ser analizadas.

Residentes y transeúntes: Se registró una escasa proporción de hembras residentes en la cuadrícula 1 (tablas II.17); pero las diferencias entre las tres cuadrículas fueron analizadas considerando machos y hembras, debido a las restricciones de la prueba estadística. Como resultado, no se observaron diferencias significativas ($G_{(w) 2} = 3,113$; $P > 0,05$; tablas II.17).

Distancias medias recorridas: Se consideraron dos factores: cuadrícula y sexo. No se registraron diferencias dentro de cada factor, ni en la interacción entre los mismos ($P > 0,05$), aunque los valores medios observados en las cuadrículas suplementadas con alimento resultaron entre un 27 % y 41 % menor que en la cuadrícula control (tabla II.21).

Uso del espacio: Se analizó, para cada sexo por separado, las diferencias en el uso del espacio entre las tres cuadrículas. Debido a las restricciones de la prueba estadística, se tomaron en cuenta solo dos categorías: no coocupación y coocupación con otros individuos sin considerar sexo ni especie

Tanto en las hembras como en los machos no se registraron diferencias significativas entre las cuadrículas (hembras: $G_{(w) 2} = 4,746$ y machos: $G_{(w) 2} = 0,270$; $P > 0,05$; tablas II.25).

O. flavescens

Abundancia: La mayor abundancia de hembras se registró en la cuadrícula 1, donde el IDR medio superó en un 75 % al valor observado en la cuadrícula 3, mientras que en la cuadrícula 2 esta diferencia fue del 26 % (tabla II.6). En ambas cuadrículas provistas con alimento el número de machos resultó similar y, en comparación con la cuadrícula control, los valores fueron mayores en aproximadamente un 64 % (tabla II.6).

La densidad de esta especie exhibió marcadas fluctuaciones, registrándose, en general, los menores valores durante la primavera (fig. II.4).

Reproducción: Los primeros indicios de actividad reproductiva se registraron en agosto de 1989 en la cuadrícula 1, donde a partir de diciembre se observó el mayor período con individuos en tales condiciones (fig. II.8). En las cuadrículas restantes se registró una escasa actividad reproductiva, fundamentalmente en la cuadrícula control (fig. II.8). De los 18 meses de estudio, durante 7 se capturaron individuos sexualmente activos en la cuadrícula 1, mientras que en las cuadrículas 2 y 3 solo durante 4 y 2 meses, respectivamente.

La mayor abundancia de hembras en condiciones reproductivas se observó en la cuadrícula 1, donde el IDR medio superó en un 625 % al valor observado en la cuadrícula 3, mientras que en la cuadrícula 2 esta diferencia fue del 75 % (tabla II.10). En ambas cuadrículas provistas con alimento se registró el mismo número de machos, cifra que superó en un 450 % al valor observado en la cuadrícula 3 (tabla II.10).

Estructura de edades: La mayor proporción de juveniles se registró en la cuadrícula 3 (tabla II.14), pero debido a las restricciones de la prueba estadística, las diferencias no pudieron ser analizadas.

Residentes y transeúntes: Las diferencias en la proporción de individuos residentes y transeúntes entre las tres cuadrículas fueron evaluadas sin considerar el sexo, debido a las restricciones del análisis estadístico. Se observaron diferencias significativas entre las cuadrículas 1 y 3 ($G_{(W)}_2 = 6,746$; $P < 0,05$), debido a una mayor proporción de transeúntes en la cuadrícula 1 y una mayor proporción de residentes en la cuadrícula 3 (tablas II.18).

Distancias medias recorridas: Si bien las diferencias no fueron estadísticamente significativas ($P > 0,05$), en la cuadrícula 1 el valor medio superó en un 54 % al registrado en la cuadrícula 3, mientras que en la cuadrícula 2 esta diferencia fue del 13 % (tabla II.22)

Uso del espacio: Se analizó, en cada sexo por separado, las diferencias en el uso del espacio entre las tres cuadrículas. Debido a las restricciones de la prueba estadística, se consideraron las siguientes categorías: no coocupación, coocupación intraespecífica (sin discriminar en homo y heterosexual) y coocupación interespecífica.

No se observaron diferencias significativas entre las tres cuadrículas, tanto en hembras ($G_{(w)} 4 = 6,935$; $P > 0,05$) como en machos ($G_{(w)} 4 = 7,418$; $P > 0,05$; tabla II.26).

DISCUSION

Los resultados obtenidos indican que la disponibilidad del alimento adicionado fue un factor determinante de la abundancia de *A. azarae*. Dentro de sus hábitos alimentarios generalistas, las semillas frecuentemente constituyen una parte importante en la dieta de *A. azarae* (Bilenca 1993, Muzzini et al. 1990). Estudios realizados en poblaciones de la misma especie (Cittadino et al. 1994) y de otras especies de roedores, las que fueron provistas de una oferta adicional de alimento, han obtenido resultados similares (Adler 1998, Andrzejewski 1975, Bendell 1959, Cole y Batzli 1978 y 1989, Desy et al. 1990, Fordham 1971, Saitoh 1989 y 1991, Taitt 1981, Taitt y Krebs 1981 y 1983). Incluso en algunos de estos estudios, al igual que en el presente, se observó una mayor sensibilidad de las hembras en las respuestas numéricas.

Al mes de haber comenzado el estudio, la densidad de *A. azarae* se mantuvo constante en la cuadrícula control, mientras que en las cuadrículas provistas con semillas se registró un notable incremento. Dado que al inicio del estudio los individuos de esta especie no exhibieron signos de actividad reproductiva, este incremento debe atribuirse a una mayor entrada de estos roedores desde otras áreas. Varios de los estudios antes mencionados han observado que los desplazamientos de los roedores hacia áreas con mayor oferta de alimento ha sido uno de los factores determinantes de las altas densidades registradas en esas áreas. Este resultado sugiere además que, durante esta época del año, son frecuentes los desplazamientos, evento que fuera

observado en otras poblaciones de la misma especie (Cittadino 1995, Dalby 1975, Marconi 1988, Zuleta 1989).

A partir de una revisión de estudios realizados en poblaciones de distintos vertebrados terrestres, las cuales fueron provistas con una oferta adicional de alimento, Boutin (1990) concluyó que la disponibilidad de este recurso influye notablemente en la reproducción de los individuos.

En términos generales, existen en la bibliografía tres principales conclusiones en lo referente a la relación entre la oferta de alimento y el comienzo de la actividad sexual en poblaciones de roedores cuya época reproductiva está estacionalmente restringida:

1) "La cantidad de alimento es el principal factor determinante del comienzo de la época reproductiva" (Andrzejewski 1975)

2) "La calidad nutritiva del alimento disponible determina el comienzo de la época reproductiva" (Cole y Batzli 1978 y 1989, Fordham 1971, Taitt y Krebs 1983)

3) "La presencia de sustancias "similares a hormonas" en los brotes germinales de los cuales se alimentan los roedores, estimula en éstos la adquisición del estado reproductivo" (Chew y Butterworth 1964, Negus y Pinter 1966, Piantanida 1985, Van De Graff y Balda 1973, Vertz y Carraway 1991).

En el presente estudio, el adelanto observado en el comienzo de la época reproductiva en la cuadrícula 1 durante ambos años, y en la cuadrícula 2 durante 1989, sería el resultado de un mejoramiento en la fisiología de los individuos dado por la mayor cantidad de alimento disponible y posiblemente por la mayor calidad del mismo (las semillas de avena tienen aproximadamente un 61 % de azúcares y almidón, 8 % de proteínas, 5 % de lípidos, 3 % de sales minerales y 8 % de celulosa; Bennion 1967).

Con relación al punto 3) no se descarta que este fenómeno ocurra naturalmente, pero es improbable que éste haya sido el efecto del alimento adicionado, dado que el mismo consistió en semillas no germinadas.

El retardo en el cese de la época reproductiva en las cuadrículas provistas con alimento adicional, también estaría asociado con las ventajas nutritivas ofrecidas en estas áreas. Tales ventajas fueron mayores en la cuadrícula 1, resultando en una época reproductiva más prolongada.

Asimismo la mayor proporción de juveniles de *Akodon azarae* observada en la cuadrícula 1, sería otra consecuencia de la intensa actividad reproductiva registrada en este área (si bien estas diferencias no fueron estadísticamente significativas).

Sin embargo el cese de la actividad sexual de *A. azarae* en esta cuadrícula, a pesar de la continua oferta adicional de alimento, pone en evidencia que existen otros factores, además de este recurso, que actúan como condicionantes del estado reproductivo de los individuos.

Taitt (1981) sugirió que la disminución de las temperaturas incrementan las demandas energéticas de los individuos de *Peromyscus maniculatus*, contribuyendo así al cese de la actividad reproductiva de los mismos. Asimismo De Long (1967) concluyó que las bajas temperaturas del invierno son uno de los factores desencadenantes de la finalización de la época reproductiva de *Mus musculus*. Cabe aclarar que en ambos trabajos citados, las poblaciones estudiadas, a pesar de ser provistas de una oferta adicional de alimento, prolongaron su época reproductiva pero no se logró que ésta continuara todo el año.

En el presente estudio, el cese de la reproducción de *A. azarae* en el otoño de 1990 no puede ser atribuido a las condiciones térmicas, ya que las temperaturas medias y las temperaturas mínimas absolutas de esta estación fueron mayores y el número de días con heladas fueron menores, que en el invierno siguiente (tablas I.2 y I.3 y fig. I.8), estación en la cuál esta especie reinició su actividad reproductiva.

El efecto negativo del alto número poblacional sobre el estado reproductivo de los individuos, ha sido observado en varias especies de roedores: *Mus musculus* (Southwick 1955 a, Strecker y Emlen 1953), *Peromyscus maniculatus* (Terman 1968), *Microtus pennsylvanicus* (Christian 1971, Ostfeld y Canham 1995), *Clethrionomys glareolus* (Rozenfeld y Denoel 1994), *Clethrionomys rufocanus* (Viitala 1977), *Clethrionomys gapperi* (Bondrup-Nielsen 1986), *Microtus breweri* (Tamarin 1977 b), entre otros. En todos estos estudios el cese de la actividad reproductiva ha sido relacionado con el incremento de las interacciones sociales que resultan al aumentar los números poblacionales. Los resultados obtenidos en el presente estudio no permiten descartar que un mecanismo semejante haya sucedido en *A. azarae*, dado que el cese de la actividad sexual de esta especie en la cuadrícula 1 (marzo a mayo) coincidió con las mayores densidades registradas de la misma. Además Zuleta (1989) sugirió la existencia de mecanismos de inhibición de la reproducción entre las hembras de *A. azarae*.

El sistema de apareamiento de *A. azarae* es de tipo promiscuo (Bonaventura et al. 1992 a, Zuleta 1989), el cual es común en muchas otras especies de roedores (Boonstra et al. 1987, Erlinge et al. 1990, Frank y Heske 1992, Madison 1980, Ostfeld

1985 y 1986, Webster y Brooks 1981). Algunas características de este sistema de apareamiento son:

- a) No existen vínculos estables entre las parejas.
- b) Las hembras compiten entre sí por territorios de uso exclusivo, y son responsables del cuidado de las crías.
- c) Los machos compiten entre ellos por la oportunidad de aparearse con varias hembras, y no participan en la carga parental.

Los resultados que pueden predecirse a partir de tales características y que han sido observados en los estudios antes mencionados, son:

- 1) Las parejas no cohabitan en un mismo sitio.
- 2) Las áreas de actividad de las hembras presentan, durante la época reproductiva, una escasa o nula superposición, a diferencia de los machos, en los que existe un amplio solapamiento.
- 3) Durante la época reproductiva los machos aumentan sus áreas de actividad.

En el presente estudio, se observaron algunos de estos resultados:

1) La baja frecuencia de coocupaciones heterosexuales entre los individuos de *A. azarae* evidencia una falta de formación de parejas estables. Este mismo resultado ha sido registrado por Bonaventura et al. (1992 a) y Sánchez López y Piantanida (1997 a).

2) La coocupación de estaciones trapeo entre las hembras de *A. azarae* ha sido muy escasa y no se modificó por la adición de alimento ni por la época (reproductiva o no). Zuleta (1989) también observó, entre las hembras de esta especie, una escasa superposición de las áreas de actividad, aunque este resultado fue más marcado durante la época reproductiva.

En el presente estudio se observaron, sin embargo, diferencias en otros aspectos del uso del espacio por parte de las hembras de *A. azarae*: en las cuadrículas 2 y 3 durante la época reproductiva disminuyó la frecuencia de coocupaciones interespecíficas y aumentó el uso de espacios exclusivos; mientras que estas diferencias entre ambas épocas no fueron detectadas en la cuadrícula 1.

La función de mantener un espacio de uso exclusivo es la de defender los recursos, en particular aquellos que afectan la eficacia biológica (Wilson 1980). De tales recursos, la cobertura y el alimento son decisivos para el éxito reproductivo de las hembras de *A. azarae* (Bonaventura et al. 1992 a). La importancia del alimento está relacionada con la inversión de energía que éstas tienen durante la reproducción, debido a su fisiología reproductiva (Antinuchi y Busch 1995), así como también debido

al cuidado de las crías. Tales argumentos justifican la mayor respuesta numérica de este sexo a la adición de alimento. Además la responsabilidad de la carga parental por parte de las hembras condicionaría a las mismas a seleccionar sitios con mayor cobertura, donde existe una mayor protección de la predación.

Los estudios mencionados y los resultados obtenidos en el presente indicarían que, al menos durante la época reproductiva, la defensa del recurso alimenticio por parte de las hembras, promueve el comportamiento territorial de las mismas en relación a otras especies de roedores; pero la competencia por espacio entre las hembras de *A. azarae* no está condicionada solo por la oferta de este recurso, siendo la cobertura vegetal (como protección de la predación) otro recurso crítico en esta relación de competencia.

Contrariamente a lo esperado, los machos exhibieron al igual que las hembras, una escasa coocupación de estaciones trampeo. Este mismo resultado ha sido observado en áreas aledañas (Sánchez López y Piantanida 1997 a). Asimismo Zuleta (1989) clasificó como baja a intermedia la superposición entre las áreas de actividad de los machos de esta especie. Este autor observó además que durante los meses con mayor proporción de machos reproductivamente activos, la superposición entre los individuos de este sexo fue muy baja. En el presente estudio los machos, a diferencia de las hembras, no modificaron el uso del espacio por efecto de la adición de semillas. Esto indicaría que el comportamiento observado no estaría relacionado con la disponibilidad de alimento; sin embargo dado el diseño experimental implementado, no se puede discernir cuál o cuáles factores estarían involucrados en dicho comportamiento.

3) Durante la época reproductiva los machos de *A. azarae* incrementaron las DMR solo en la cuadrícula control. Resultados similares fueron obtenidos por Zuleta (1989). Asimismo Cittadino (1995) observó que los machos sexualmente activos de esta especie presentaron mayores áreas de actividad en comparación con los machos sin actividad reproductiva. En un sistema de apareamiento como el descrito para *A. azarae*, el aumento de las áreas de actividad de los machos durante la época reproductiva está relacionado con un incremento en la probabilidad de apareamientos, por lo tanto cabe suponer que la mayor abundancia de hembras (y particularmente de hembras reproductivas) en la cuadrículas 1 y 2, contrarrestó el aumento esperado en las DMR por los machos.

En varias poblaciones de roedores se ha estudiado la relación entre la abundancia de individuos, el tamaño del área de actividad de los mismos y la calidad del hábitat (en general medida a través de la disponibilidad de alimento). Algunos autores (Desy et al. 1990, Maza et al. 1973) han concluido que el aumento en la calidad del hábitat favorece la mayor abundancia de individuos, lo que determina cambios en las interacciones sociales, siendo éstas las determinantes de una reducción en el tamaño del área de actividad. Otros autores (Bondrup-Nielsen y Karlsson 1985, Mares et al. 1982, Taitt 1981, Taitt y Krebs 1981) afirman que existe un efecto directo de la calidad del ambiente sobre las dimensiones del área de actividad: dado que la misma debe tener un tamaño tal que contenga la cantidad de recursos suficientes para asegurar la supervivencia del individuo, el incremento en la disponibilidad de estos recursos reduciría las distancias recorridas. Saitoh (1991) adoptó una conclusión más conciliadora, al afirmar que la cantidad de alimento y las relaciones sociales, pueden interactuar de una manera compleja al determinar el tamaño de las áreas de actividad.

En las cuadrículas provistas con alimento extra (y en particular en donde este recurso estuvo presente durante mayor tiempo), además de registrarse una mayor abundancia de *A. azarae*, como se señalara previamente, los individuos de esta especie presentaron menores DMR. Pero debido al diseño experimental implementado en el presente trabajo, no se puede precisar si los tamaños de las áreas de actividad estuvieron determinados por la disponibilidad del recurso en forma directa, o en forma indirecta mediado por la abundancia de individuos, o bien por la interacción entre ambos factores.

Como se observara en este estudio (en el presente capítulo y en el capítulo I), así como también en otras poblaciones de *A. azarae*, esta especie presenta un ciclo anual en su abundancia, registrándose los mayores valores en el otoño; posteriormente la densidad disminuye hasta alcanzar los menores valores a mediados de la primavera (Bonaventura y Kravetz 1989, Busch 1987, Mills et al. 1991, Zuleta 1989). Esta variación anual también se ha registrado en otras especies de roedores (Abramsky y Tracy 1979, Erlinge et al. 1983, Sullivan 1977, Taitt 1981, Taitt et al. 1981).

La mayor oferta de alimento no modificó este patrón estacional en la abundancia de *A. azarae*: el pico poblacional alcanzado en la cuadrícula 1 durante el otoño, fue seguido por un descenso que se continuó hasta octubre. Estos resultados se observaron también en otras poblaciones de roedores estudiadas mediante un

diseño similar al del presente trabajo (Cole y Batzli 1978, Ford y Pitelka 1984, Krebs y De Long 1965, Taitt 1981, Taitt y Krebs 1981).

Batzli (1983) señaló que los predadores pueden ser atraídos hacia las áreas donde los roedores han sido provistos de una mayor oferta de alimento, dado que allí éstos presentan altas densidades (el autor denomina a este fenómeno como "pantry effect"). Ford y Pitelka (1984) y Taitt y Krebs (1983) lograron revertir estos característicos descensos poblacionales al suministrar alimento y cobertura adicional (esta última con el fin de brindar mayor protección de los predadores). Erlinge 1987 y Erlinge et al. 1983, concluyeron que la predación es el factor determinante del patrón estacional que exhibe la densidad de **Microtus agrestis** y **Apodemus sylvaticus**.

Wolff (1996) señaló a la predación y la disponibilidad de alimento como los factores determinantes de la declinación de la abundancia de **M. pennsylvanicus** luego del pico poblacional registrado en verano. En esta misma especie Peles y Barret (1996) observaron que la reducción de la cobertura vegetal tenía efectos negativos sobre la dinámica poblacional.

Taitt et al. (1981) registraron que solamente la adición de cobertura evitaba el típico descenso que presentan los números poblacionales de **Microtus townsendii** hacia comienzos de la primavera (aunque esto se registró solo para las hembras). En base a estos resultados y a estudios previos realizados en la misma especie, los autores concluyeron que el comportamiento relacionado con el uso del espacio, la disponibilidad estacional de alimento y cobertura, y la predación, pueden interactuar y mantener así las fluctuaciones anuales observadas. Los autores sugirieron además que, el comportamiento asociado al uso del espacio puede "decidir" cuáles son los individuos que se dispersan y cuáles tienen mayor riesgo de predación.

Posiblemente un mecanismo semejante operó en **A. azarae**, determinando así el característico descenso poblacional. A partir del otoño, como se mencionara en el capítulo I, comienza un gradual deterioro del hábitat que se prolonga hasta finalizado el invierno. Debido a este fenómeno y a la gran abundancia de individuos, comenzarían a operar tensiones sociales dentro de la comunidad de roedores, probablemente similares a las propuestas por Christian (1950, 1978) y David (1978).

Zuleta (1989) también sugirió que el comportamiento relacionado con el uso del espacio posiblemente represente un mecanismo que opere limitando los números poblacionales de **A. azarae**, ajustándose a las predicciones de la hipótesis hormonal de Christian y David. Se desencadenarían así reacciones fisiológicas y comportamentales como un mayor número de encuentros agonísticos, reducción de la

actividad reproductiva, incremento de la mortalidad y/o la dispersión en busca de sitios de mejor calidad (menor densidad y mayor oferta de alimento y cobertura vegetal). Dentro de éste último mecanismo, los predadores debe tener una importante participación, ya que en los desplazamientos los individuos se exponen a un alto el riesgo de predación (Metzgar 1967, Pearson 1985).

En una localidad cercana al sitio de estudio, Bellocq (1988) observó que el efecto de la predación por parte de *Tyto alba* y *Athene cunicularia* sobre la comunidad de roedores, incrementaba durante la fase descendente de la abundancia de los mismos (*A. azarae* era una de las especies que conformaban esta comunidad).

Zuleta (1989) sugirió que la mortalidad invernal de esta especie está determinada principalmente por tres factores: la predación, el deterioro de la condición física y el parasitismo por cuterébridos. En el presente estudio el deterioro de la condición física podría descartarse en las cuadrículas 1 y 2, dado que este proceso sería revertido por la oferta adicional de alimento. Asimismo debe descartarse la infestación por cuterebras como otro factor de mortalidad invernal, ya que estos parásitos fueron registrados en *A. azarae*, desde mediados de la primavera hasta mediados del otoño (observación personal).

A partir de la primavera, y debido al inicio de la actividad reproductiva, las hembras de *A. azarae* fijan sus territorios (Bonaventura et al. 1992 a, Zuleta 1989). Los machos si bien no exhiben un comportamiento territorial (Bonaventura et al. 1992 a, Zuleta 1989), de acuerdo al sistema de apareamiento sus desplazamientos deben llevarse a cabo entre los territorios de hembras establecidas y sexualmente receptivas (Madison 1980, Ostfeld 1985). Así la fijación de éstas al hábitat determinaría indirectamente un asentamiento de los machos en el área. El incremento de la cobertura vegetal que se registra durante esta estación (Bonaventura et al. 1992 b), confiere una mayor protección contra los predadores. Sin embargo, como se señalara previamente la abundancia de *A. azarae* continúa disminuyendo hasta mediados de la primavera. Este resultado se corresponde con las características del ciclo de vida de esta especie: aquellos individuos que sobrevivieron al invierno (e iniciaron la estación reproductiva), desaparecen durante la primavera y el verano (Crespo 1966, Pearson 1967, Zuleta 1989); además las primeras camadas nacidas de esa estación reproductiva serán capturadas a partir del destete, lo cual ocurriría hacia mediados de la primavera.

Si bien el efecto de la predación no fue evaluado en este trabajo, se pudo observar la presencia de predadores o rastros de los mismos: se capturaron en las trampas comadreas (*Lutreolina crassicaudata*) en la cuadrícula 2 (julio de 1989) y en la cuadrícula control (diciembre de 1989), se observaron rapaces y lagartos overos (*Tupinambis teguixin*), y se recolectaron egagrópilas en la cuadrícula 1 (en marzo de 1990) y en la cuadrícula 2 (en julio del mismo año).

O. rufus y *S. tumidus* exhibieron menores respuestas demográficas a la adición de semillas, en comparación con *A. azarae*. Esto debe interpretarse en base a las diferencias en los hábitos alimentarios: ambas consumen principalmente invertebrados, y en menor proporción material vegetal como semillas (Barlow 1969, Dalby 1975, Kravetz, 1972, Suárez 1994).

A pesar de estas preferencias alimentarias, *O. rufus* y *S. tumidus* presentaron algunos resultados que podrían relacionarse con la adición de semillas. La mayor disponibilidad de las mismas probablemente haya motivado un incremento en la proporción que comunmente consumen de este alimento, dado que los roedores en general, suelen presentar hábitos oportunistas en sus dietas (Landry 1970). Esto justifica el mayor número de machos de *O. rufus* y *S. tumidus*, la mayor superposición interespecífica en el uso del espacio por parte de los machos de *O. rufus* y la reducción de las DMR por los individuos de *S. tumidus* (si bien este resultado no fue estadísticamente significativo).

Los valores obtenidos de la abundancia de hembras reproductivamente activas de *O. rufus* y *S. tumidus* probablemente no sean una respuesta a la adición de semillas, sino a ciertas características ambientales de ambas cuadrículas. Como se mencionara en el capítulo I, *O. rufus* y *S. tumidus* suelen habitar cerca de arroyos y ríos (Barlow 1969, Massoia 1964 a, Yepes 1935). Sin embargo dentro de estos ambientes *O. rufus* se encuentra en aquellos sectores húmedos pero donde no son frecuentes las inundaciones (Barlow 1969), mientras que *S. tumidus* habita en partes más anegadizas.

La cuadrícula 2 principalmente, y también la cuadrícula 3, estuvieron cercanas por dos de sus lados a canales artificiales (fig. 1). El nivel de agua de los mismos varió de acuerdo a las precipitaciones, llegando a inundar en varias oportunidades el 20 % de las estaciones de trampeo en la cuadrícula 2 y el 14 % en la cuadrícula 3. La cuadrícula 1 además de estar lindante al canal sólo por uno de sus lados (fig. 1), se

encontraba en un área relativamente más alta que las otras cuadrículas, razón por la cual, durante todo el estudio, nunca estuvo anegada.

En base a estas características ambientales y las preferencias ecológicas mencionadas de *O. rufus* y *S. tumidus*, la cuadrícula 2 representa un hábitat de mayor calidad para ésta última, mientras que la cuadrícula 1 lo es para la primera. La baja frecuencia de coocupaciones intraespecíficas heterosexuales registradas en *O. rufus* y *S. tumidus* sugieren, como en *A. azarae*, que estas especies poseen un sistema de apareamiento promiscuo. Similares conclusiones han sido obtenidas por Cueto et al. (1995 c) y Sánchez López y Piantanida (1997 a).

Como se señalara en el capítulo I, en este sistema de apareamiento la adquisición de un territorio es indispensable para el éxito reproductivo de las hembras. Tal situación y las características ambientales señaladas de ambas cuadrículas, explica la mayor abundancia de hembras sexualmente activas de *O. rufus* en la cuadrícula 1 y de *S. tumidus* en la cuadrícula 2. La escasa proporción de hembras residentes de esta última especie en la cuadrícula 1 sería otra evidencia de que este área representa un hábitat de menor calidad. La presencia de una hembra lactógena de *S. tumidus* en la cuadrícula 2 antes de que la adición de semillas pudiera causar algún efecto en los roedores (junio de 1989), podría ser una evidencia de que esta cuadrícula resultó la más óptima para esta especie, y sugeriría además la independencia entre la disponibilidad de semillas y la adquisición de la condición reproductiva por parte de los individuos de *S. tumidus*.

Como se mencionara previamente, otra característica del sistema de apareamiento de tipo promiscuo, es que las hembras sexualmente receptivas constituyen el recurso por el cuál los machos compiten entre sí. Puede esperarse, por lo tanto, que la mayor abundancia de hembras en condiciones reproductivas de *O. rufus* en la cuadrícula 1 haya sido otro factor que contribuyera a la mayor densidad de machos observada en esta cuadrícula. Un razonamiento análogo puede ser aplicado para *S. tumidus* en la cuadrícula 2.

Si bien las estructuras etarias de *O. rufus* y de *S. tumidus* no mostraron diferencias significativas entre las tres cuadrículas, la proporción de juveniles registrados de esta última especie resultó superior en la cuadrícula 2, como sería predecible a partir de las conclusiones que se citan precedentemente. Sin embargo no se observó lo mismo en la cuadrícula 1 en cuanto a los juveniles de *O. rufus*. La

proporción de juveniles de esta especie en las tres cuadrículas fue la más baja registrada en comparación con la misma clase etaria de otras especies, resultado que también ha sido registrado en otras áreas aledañas (observación personal). Esta escasa trampeabilidad de los juveniles de *O. rufus* puede estar asociada con características comportamentales propias de la especie. Perrin (1979) y Watts (1970) observaron en *Clethrionomys gapperi* que la presencia de machos adultos inhibía el acceso a las trampas por parte de los juveniles.

De las especies consideradas en este estudio, *O. flavescens* es la que presenta una dieta más granívora (Muzzini et al. 1990), por lo tanto cabe suponer que la mayor oferta de semillas represente un importante aumento en la calidad del hábitat. La mayor duración de la época reproductiva así como la mayor abundancia de individuos sexualmente activos, fundamentalmente en la cuadrícula 1, ponen en evidencia una respuesta de *O. flavescens* a las mejores condiciones de ese ambiente, lo que contribuyó a las altas densidades observadas de esta especie. Además dado que en esta cuadrícula se registró un considerable aumento en el número de capturas de *O. flavescens* antes de que inicie su actividad reproductiva, la dispersión de los individuos desde otras áreas fue otro mecanismo que participó en las mayores densidades observadas de esta especie.

Dentro de la comunidad de cricétidos estudiada, seguramente *O. flavescens* presenta la menor capacidad competitiva. Esto ya ha sido discutido en el capítulo I en base a los resultados obtenidos en el mismo y a otros estudios previos. El uso del espacio por parte de *O. flavescens* observado en el presente capítulo, resultó similar al registrado por Sánchez López y Piantanida (1997 a): ésta fue la especie en que se registró la mayor frecuencia de coocupaciones interespecíficas y la menor frecuencia de estaciones de trampeo no compartidas con otros individuos, lo que confirma su escasa capacidad de defender territorios.

Dado el rango social que tendría *O. flavescens* dentro de la comunidad de roedores, las altas densidades registradas del resto de las especies, fundamentalmente en la cuadrícula 1, dificultarían el establecimiento de los individuos de *O. flavescens*. Un resultado derivado de esta situación sería la menor proporción de individuos residentes de *O. flavescens* en esa cuadrícula.

Numerosos estudios mencionados previamente y los resultados obtenidos en el presente en *S. tumidus* y principalmente en *A. azarae*, indican que existe una relación *inversa* entre el tamaño del área de actividad de los roedores y la calidad del hábitat. Sin embargo en *O. flavescens* se registró el resultado opuesto (aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas); los mayores desplazamientos de los individuos de esta especie, principalmente en la cuadrícula 1, pueden atribuirse a la menor jerarquía social que ocuparían dentro de la comunidad de roedores, motivo por el cual serían frecuentemente "desalojados" por individuos de otras especies.

A pesar de estos resultados, *O. flavescens* presentó, como se señalara precedentemente, la mayor actividad reproductiva en la cuadrícula 1. Sin embargo cabe notar que, en esta cuadrícula, el período de mayor reproducción de esta especie comenzó en diciembre de 1989, coincidiendo con una reducción de las capturas de individuos reproductivos *O. rufus* y *S. tumidus* (figs. II.6, II.7 y II.8). Si bien esa estación reproductiva de *O. flavescens* se superpuso durante un período de 3 meses con la época reproductiva de *A. azarae* (figs. II.5 y II.8), cabe señalar que durante el mismo no se capturaron hembras sexualmente activas de *O. flavescens*.

Dado que la actividad reproductiva aumenta la demanda de recursos, la segregación temporal de esta actividad por parte de *O. flavescens* (y particularmente de las hembras), con relación al resto de la comunidad de roedores, sería una estrategia de la especie para disminuir los efectos negativos derivados de las interacciones competitivas antes mencionadas. Heske et al. (1984) observaron una estrategia similar de *Reithrodontomys megalotis* en relación a *M. californicus*, especie que tiene un efecto negativo sobre la primera.

CONCLUSIONES

En base a los antecedentes y resultados presentados, las conclusiones que se pueden obtener a partir de este estudio son:

1) La oferta de semillas es un factor determinante de la calidad del hábitat para *A. azarae*, ya que constituye una parte importante dentro de su dieta generalista.

2) La disponibilidad de alimento y la densidad de *A. azarae*, participan en la determinación de la duración de la estación reproductiva. La mayor oferta de ese recurso influye en un mejoramiento del estado fisiológico de los individuos, mientras que los altos valores de abundancia de los mismos determinan una mayor intensidad de las interacciones sociales, afectando negativamente su condición reproductiva.

Tales interacciones no solo limitan la densidad mediante el cese de la reproducción, sino que además determinan la dispersión de algunos individuos. El gradual deterioro *del hábitat* a partir del otoño es otro factor desencadenante de la dispersión de los roedores, los que así son motivados a la búsqueda de sitios de mayor calidad (menor densidad y mayor oferta de alimento y cobertura vegetal). Una consecuencia de la mayor movilidad de los individuos es un aumento de la vulnerabilidad a la predación.

3) La competencia por espacios de uso exclusivo entre las hembras de **A. azarae** y roedores de otras especies, está determinada fundamentalmente por la oferta de alimento.

4) Ese recurso, sin embargo no sería el único factor determinante del comportamiento territorial entre las hembras de **A. azarae**. Dado que éstas son responsables de la carga parental, es factible que la disponibilidad de cobertura vegetal (como protección de la predación) sea otro elemento determinante de ese comportamiento.

5) La mayor inversión de energía que tienen las hembras de **A. azarae** durante la reproducción determina una mayor respuesta numérica de este sexo a la adición de alimento.

6) La abundancia de hembras sexualmente activas es el recurso determinante de las distancias que recorren los machos durante la estación reproductiva.

7) Dado que los invertebrados constituyen el principal alimento de **O. rufus** y **S. tumidus**, el aumento en la oferta de semillas no implica un sustancial incremento de la calidad del hábitat para ambas especies. Sin embargo la mayor disponibilidad de este recurso seguramente motivó un aumento en la proporción que comunmente consumen de este alimento, dado que los roedores, en general, suele presentar hábitos oportunistas en sus dietas.

8) Tanto en **O. rufus** como en **S. tumidus**, este comportamiento es más marcado en los machos, lo cual se puso de manifiesto en la respuesta numérica de los mismos.

9) La actividad reproductiva de las hembras de estas especies está influida por determinadas características del ambiente: **S. tumidus** selecciona áreas habitualmente inundables, mientras que **O. rufus** selecciona áreas no anegadizas.

10) La oferta de semillas es un factor que define la calidad del hábitat de **O. flavescens**, dado que este recurso constituye uno de los principales alimentos consumidos por esta especie. La mayor abundancia de semillas produce un

mejoramiento en la fisiología de los individuos, repercutiendo en la actividad reproductiva de los mismos.

11) La segregación temporal de la actividad reproductiva de **O. flavescens** (y particularmente de las hembras), con relación al resto de las especies, constituye una estrategia para disminuir los efectos negativos derivados de las interacciones competitivas, dado que **O. flavescens** es la especie con menor jerarquía social dentro de la comunidad de roedores estudiada.

12) Tal rango social determina que, a pesar de los beneficios resultantes de un hábitat con alta oferta de semillas, el establecimiento de los individuos de **O. flavescens** en los mismos sea dificultoso debido a las altas densidades de otras especies de roedores presentes en esas áreas.

Tabla II.1.-- Clases etarias definidas

Especie	Clase etaria	Longitud cabeza-cuerpo (CC)
A. azarae	Juveniles	CC < 83 mm
	Subadultos	82 mm < CC < 87 mm
	Adultos	CC > 86 mm
O. rufus	Juveniles	CC < 101 mm
	Subadultos	100 mm < CC < 140 mm
	Adultos	CC > 139 mm

Tabla II.2.-- Número y porcentaje de los individuos marcados y de capturas y recapturas discriminados por especie.

Especie	Individuos marcados		Capturas y recapturas	
	Número	Porcentaje	Número	Porcentaje
Akodon azarae	175	33,46	373	38,10
Oxymycterus rufus	116	22,18	255	26,05
Oligoryzomys flavescens	98	18,74	134	13,69
Scapteromys tumidus	59	11,28	122	12,46
Holochilus brasiliensis	32	6,12	36	3,68
Oligoryzomys delticola	26	4,97	37	3,78
Akodon (Deltamys) kempi	13	2,49	22	2,25
Bibimys torresi	4	0,76	Fueron removidos	
TOTAL	523	100	979	100

Tabla II.3.-- Índice de densidad relativa (media \pm error estándar) de *A. azarae* discriminados por sexo y cuadrícula

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Hembras	6,37 \pm 0,61	4,04 \pm 0,58	2,48 \pm 0,34
Machos	3,59 \pm 0,45	3,56 \pm 0,54	2,64 \pm 0,30

Tabla II.4.-- Índice de densidad relativa (media \pm error estándar) de *O. rufus* discriminados por sexo y cuadrícula.

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Hembras	1,56 \pm 0,45	1,44 \pm 0,31	1,89 \pm 0,25
Machos	4,11 \pm 0,66	2,93 \pm 0,57	2,51 \pm 0,32

Tabla II.5 .-- Índice de densidad relativa (media \pm error estándar) de **S. tumidus** discriminados por sexo y cuadrícula.

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Hembras	1,26 \pm 0,45	1,11 \pm 0,27	0,93 \pm 0,24
Machos	1,56 \pm 0,31	1,78 \pm 0,37	0,68 \pm 0,16

Tabla II.6.-- Índice de densidad relativa (media \pm error estándar) de **O. flavescens** discriminados por sexo y cuadrícula.

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Hembras	1,33 \pm 0,34	0,96 \pm 0,37	0,76 \pm 0,20
Machos	1,93 \pm 0,59	1,85 \pm 0,43	1,15 \pm 0,29

Tabla II.7.-- Índice de densidad relativa (media \pm error estándar) de los individuos con actividad reproductiva de *A. azarae* discriminados por sexo y cuadrícula.

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Hembras	1,55 \pm 0,31	1,18 \pm 0,42	0,49 \pm 0,15
Machos	1,11 \pm 0,36	0,89 \pm 0,39	0,34 \pm 0,13

Tabla II.8.-- Índice de densidad relativa (media \pm error estándar) de los individuos con actividad reproductiva de *O. rufus* discriminados por sexo y cuadrícula.

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Hembras	0,59 \pm 0,19	0,22 \pm 0,12	0,23 \pm 0,12
Machos	0,22 \pm 0,16	0,44 \pm 0,26	0,34 \pm 0,13

Tabla II.9.-- Índice de densidad relativa (media \pm error estándar) de los individuos con actividad reproductiva de *S. tumidus* discriminados por sexo y cuadrícula.

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Hembras	0,22 \pm 0,12	0,44 \pm 0,15	0,23 \pm 0,12
Machos	0,15 \pm 0,10	0,22 \pm 0,12	0,19 \pm 0,09

Tabla II.10.-- Índice de densidad relativa (media \pm error estándar) de los individuos con actividad reproductiva de *O. flavescens* discriminados por sexo y cuadrícula.

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Hembras	0,29 \pm 0,13	0,07 \pm 0,07	0,04 \pm 0,04
Machos	0,22 \pm 0,12	0,22 \pm 0,12	0,04 \pm 0,04

Tabla II.11.-- Proporción de las clases etarias del total de los individuos marcados (N) de *A. azarae* en cada una de las cuadrículas.

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Juveniles	0,17	0,06	0,09
Subadultos	0,08	0,04	0,09
Adultos	0,75	0,90	0,82

N = 72 53 69

Tabla II.12.-- Proporción de las clases etarias del total de los individuos marcados (N) de *O.rufus* en cada una de las cuadrículas.

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Juveniles	0,02	0,03	0,05
Subadultos	0,49	0,56	0,52
Adultos	0,49	0,41	0,43

N = 47 32 60

Tabla II.13.-- Proporción de las clases etarias del total de los individuos marcados (N) de **S. tumidus** en cada una de las cuadrículas.

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Juveniles	0,17	0,21	0,13
Adultos	0,83	0,79	0,87

N = 29 19 23

Tabla II.14.-- Proporción de las clases etarias del total de los individuos marcados (N) de **O. flavescens** en cada una de las cuadrículas.

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Juveniles	0,10	0,07	0,15
Adultos	0,90	0,93	0,85

N = 40 30 34

Tablas II.16.-- Proporción de residentes y transeúntes del total de los individuos marcados (N) de *O. rufus* en cada una de las cuadrículas.

Hembras

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Residentes	0,27	0,44	0,55
Transeúntes	0,73	0,56	0,45

N = 15 9 22

Machos

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Residentes	0,45	0,39	0,29
Transeúntes	0,55	0,61	0,71

N = 31 23 38

Tablas II.18.-- Proporción de residentes y transeúntes del total de los individuos marcados (N) de *O. flavescens* en cada una de las cuadrículas.

Hembras

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Residentes	0,07	0,18	0,12
Transeúntes	0,93	0,82	0,88

N = 15 11 16

Machos

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Residentes	0,04	0,19	0,37
Transeúntes	0,96	0,81	0,63

N = 25 21 19

Tablas II.19.-- Distancias medias recorridas (en m) por los individuos de *A. azarae* (media \pm error estándar), discriminados por cuadrícula, sexo y estación (reproductiva o no). Entre paréntesis se indica el tamaño de la muestra.

Hembras

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Epoca reproductiva	15,87 \pm 2,42 (n = 15)	14,38 \pm 1,56 (n = 9)	19,05 \pm 3,26 (n = 9)
Epoca no reproductiva	8,33 \pm 2,89 (n = 4)	13,91 \pm 3,47 (n = 9)	20,24 \pm 2,62 (n = 9)

Machos

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Epoca reproductiva	13,64 \pm 2,64 (n = 8)	21,12 \pm 4,30 (n = 9)	26,38 \pm 4,44 (n = 7)
Epoca no reproductiva	13,09 \pm 3,09 (n = 4)	21,89 \pm 2,93 (n = 5)	17,86 \pm 3,14 (n = 10)

Tabla II.20.-- Distancias medias recorridas (en m) por los individuos de **O. rufus** (media \pm error estándar), discriminados por cuadrícula y sexo. Entre paréntesis se indica el tamaño de la muestra.

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Hembras	19,01 \pm 5,00 (n = 4)	22,11 \pm 4,26 (n = 6)	21,08 \pm 2,27 (n = 14)
Machos	19,80 \pm 2,07 (n = 16)	18,20 \pm 1,76 (n = 11)	19,66 \pm 2,06 (n = 14)

Tabla II.21.-- Distancias medias recorridas (en m) por los individuos de **S. tumidus** (media \pm error estándar), discriminados por cuadrícula y sexo. Entre paréntesis se indica el tamaño de la muestra.

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Hembras	17,07 \pm 3,53 (n = 4)	19,75 \pm 4,00 (n = 4)	27,06 \pm 6,14 (n = 6)
Machos	16,03 \pm 2,44 (n = 4)	18,59 \pm 4,44 (n = 8)	27,31 \pm 4,80 (n = 4)

Tabla II.22.-- Distancias medias recorridas (en m) por los individuos de **O. flavescens** (media \pm error estándar) en cada cuadrícula. Entre paréntesis se indica el tamaño de la muestra.

	Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
Hembras y Machos	28,40 \pm 4,50 (n = 6)	20,77 \pm 3,53 (n = 9)	18,40 \pm 3,23 (n = 12)

Tablas II.23.-- Uso del espacio por los individuos de *A. azarae* discriminados por sexo, cuadrícula y época (reproductiva o no).

Hembras - Epoca reproductiva		Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
No coocupación		0,55	0,62	0,75
Coocupación intraespecífica	homosexual	0,05	0,08	0,03
	heterosexual	0,07	0,08	0,03
Coocupación interespecífica		0,33	0,22	0,19

N = 73 37 32

Hembras - Epoca no reproductiva		Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
No coocupación		0,67	0,36	0,46
Coocupación intraespecífica	homosexual	0,03	0,06	0,06
	heterosexual	0	0,06	0,08
Coocupación interespecífica		0,30	0,51	0,40

N = 30 33 50

Machos - Epoca reproductiva		Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
No coocupación		0,62	0,79	0,71
Coocupación intraespecífica	homosexual	0	0,03	0
	heterosexual	0,13	0,09	0,03
Coocupación interespecífica		0,24	0,09	0,26

N = 37 33 38

Machos - Epoca no reproductiva		Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
No coocupación		0,57	0,54	0,70
Coocupación intraespecífica	homosexual	0	0,04	0
	heterosexual	0	0,08	0,07
Coocupación interespecífica		0,43	0,35	0,23

N = 14 26 60

Tablas II.26.-- Uso del espacio por los individuos de *O. flavescens* discriminados por sexo y cuadrícula.

Hembras

		Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
No coocupación		0,25	0,29	0,56
Coocupación intraespecífica	homosexual	0,10	0	0,04
	heterosexual	0,25	0,14	0,12
Coocupación interespecífica		0,40	0,57	0,28

N = 20 14 25

Machos

		Cuadrícula 1	Cuadrícula 2	Cuadrícula 3
No coocupación		0,28	0,54	0,31
Coocupación intraespecífica	homosexual	0,09	0,04	0,03
	heterosexual	0,16	0,07	0,08
Coocupación interespecífica		0,47	0,36	0,59

N = 32 28 39

Figura II.1.-- Índice de densidad relativa (IDR) mensual de *A. azarae*

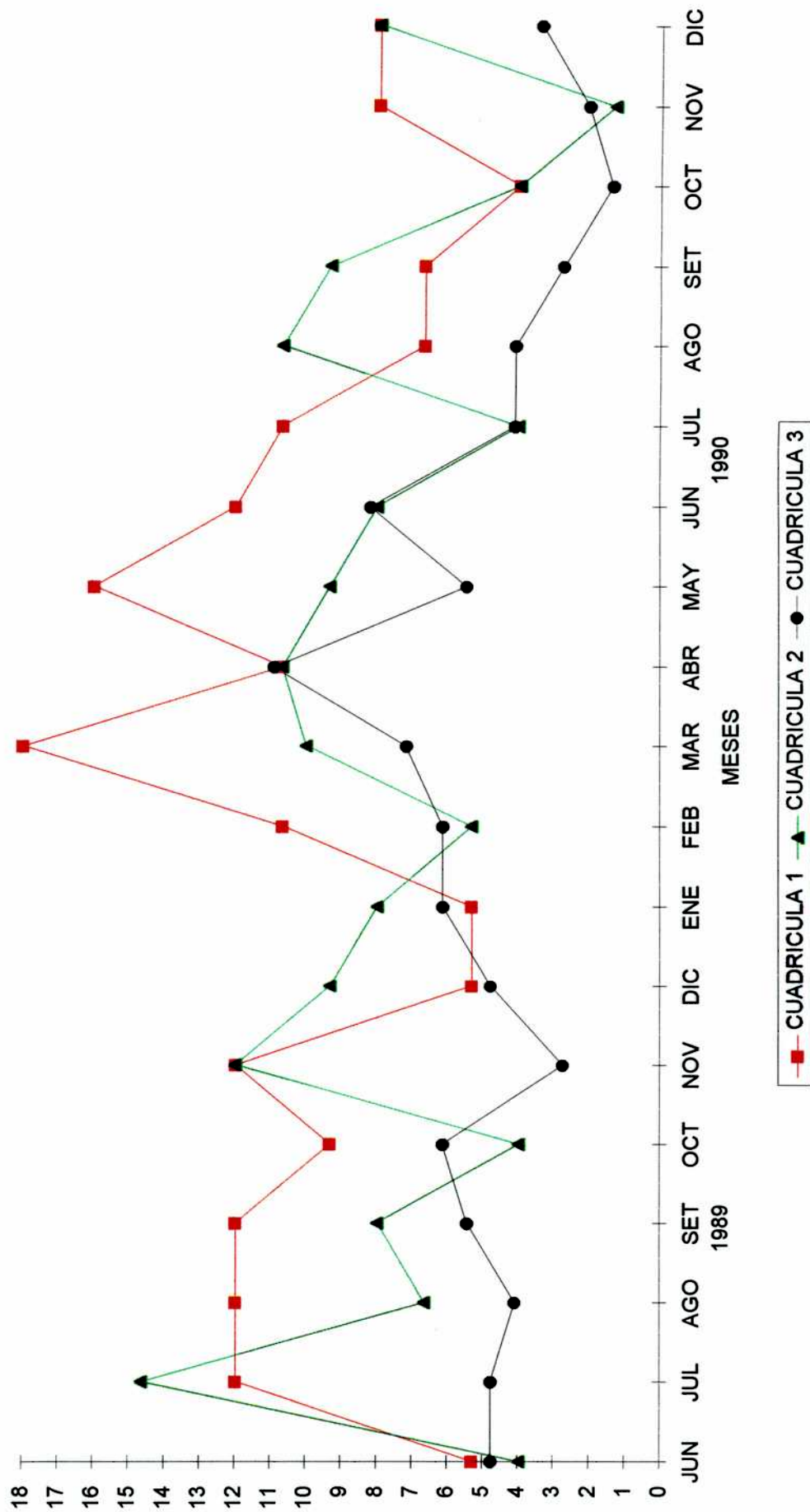


Figura 11.2.-- Índice de densidad relativa (IDR) mensual de *O. rufus*

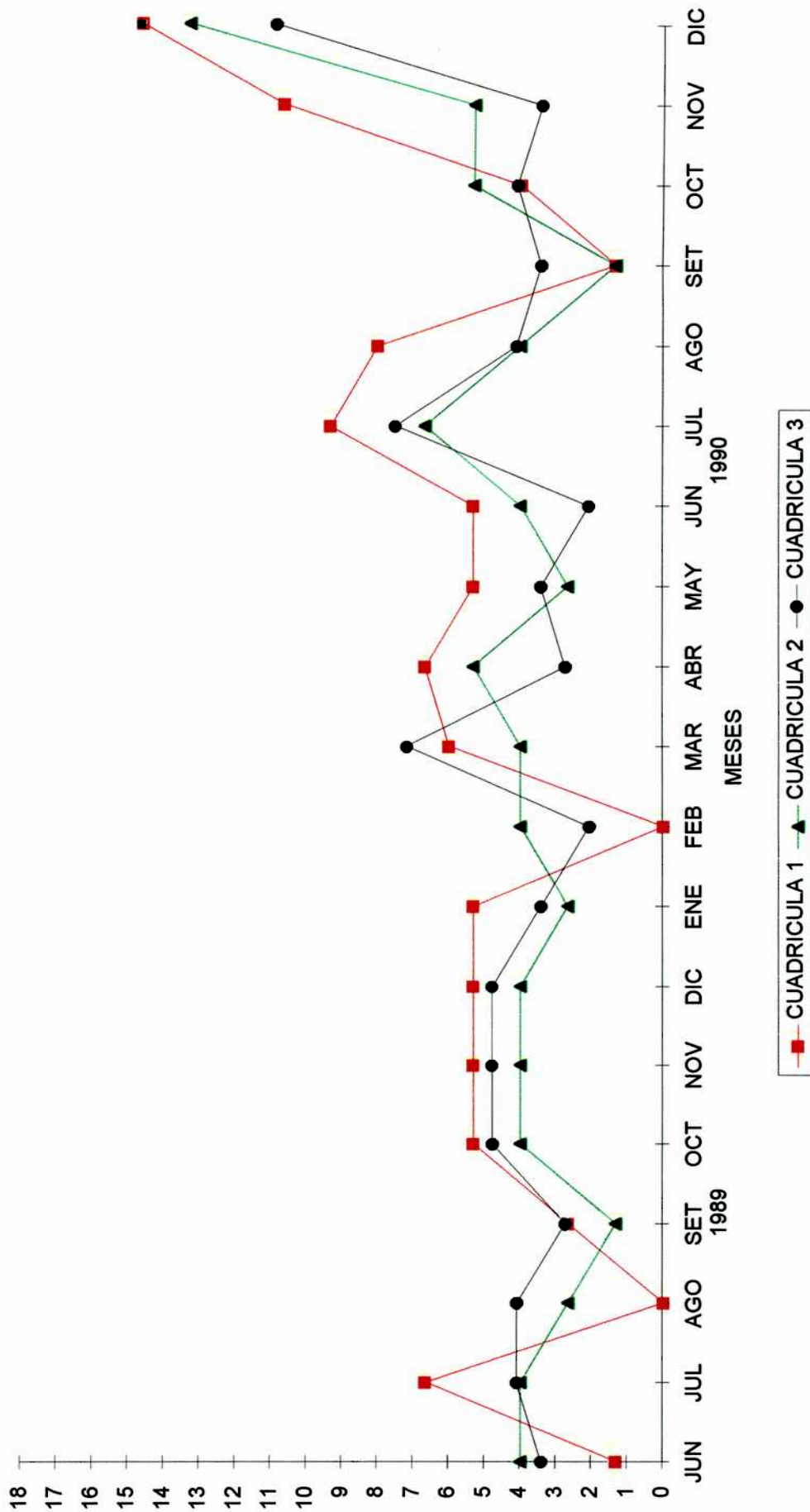


Figura II.3.-- Índice de densidad relativa (IDR) mensual de *S. tumidus*

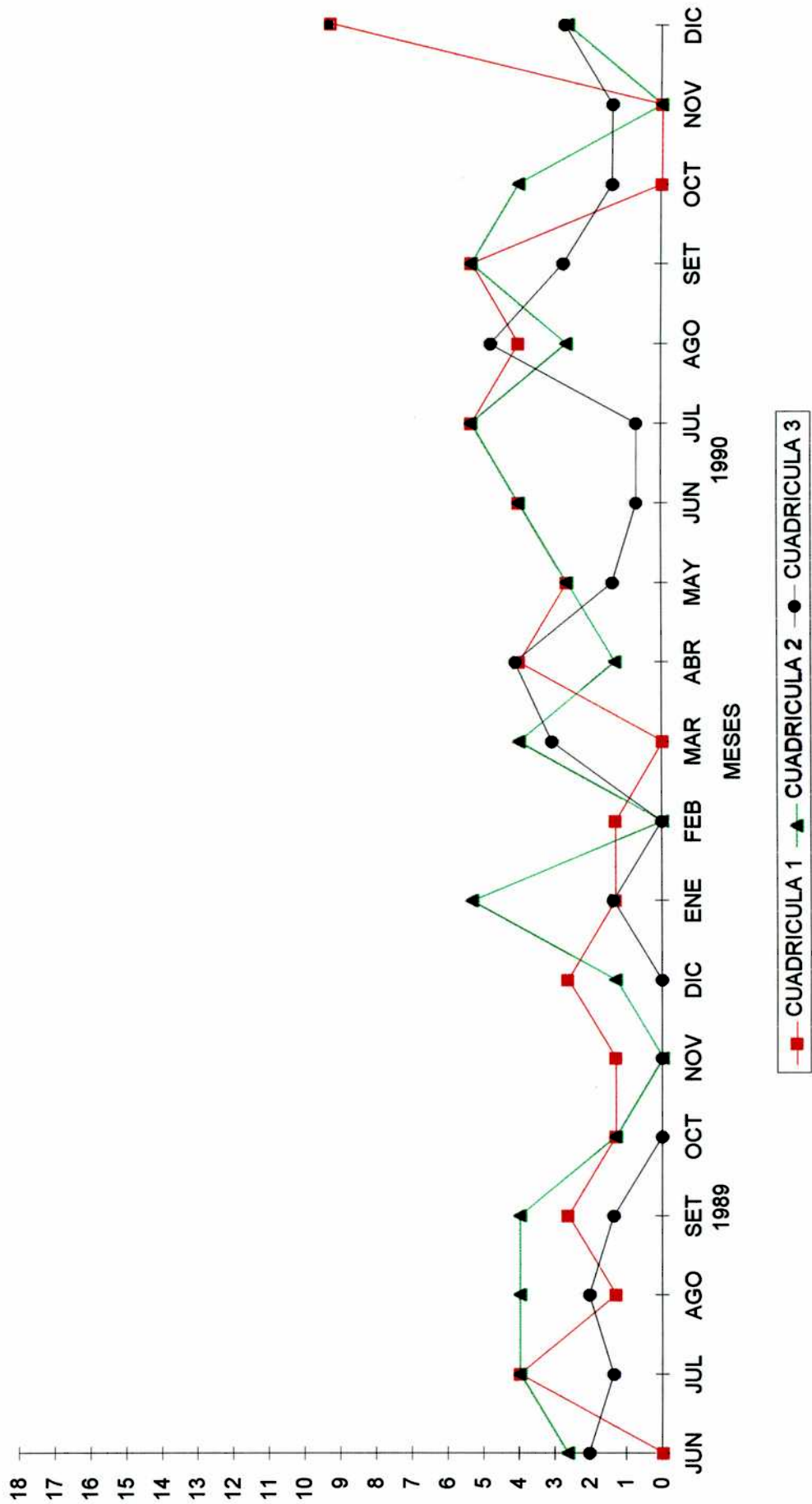


Figura II.4.-- Índice de densidad relativa (IDR) mensual de *O. flavescens*

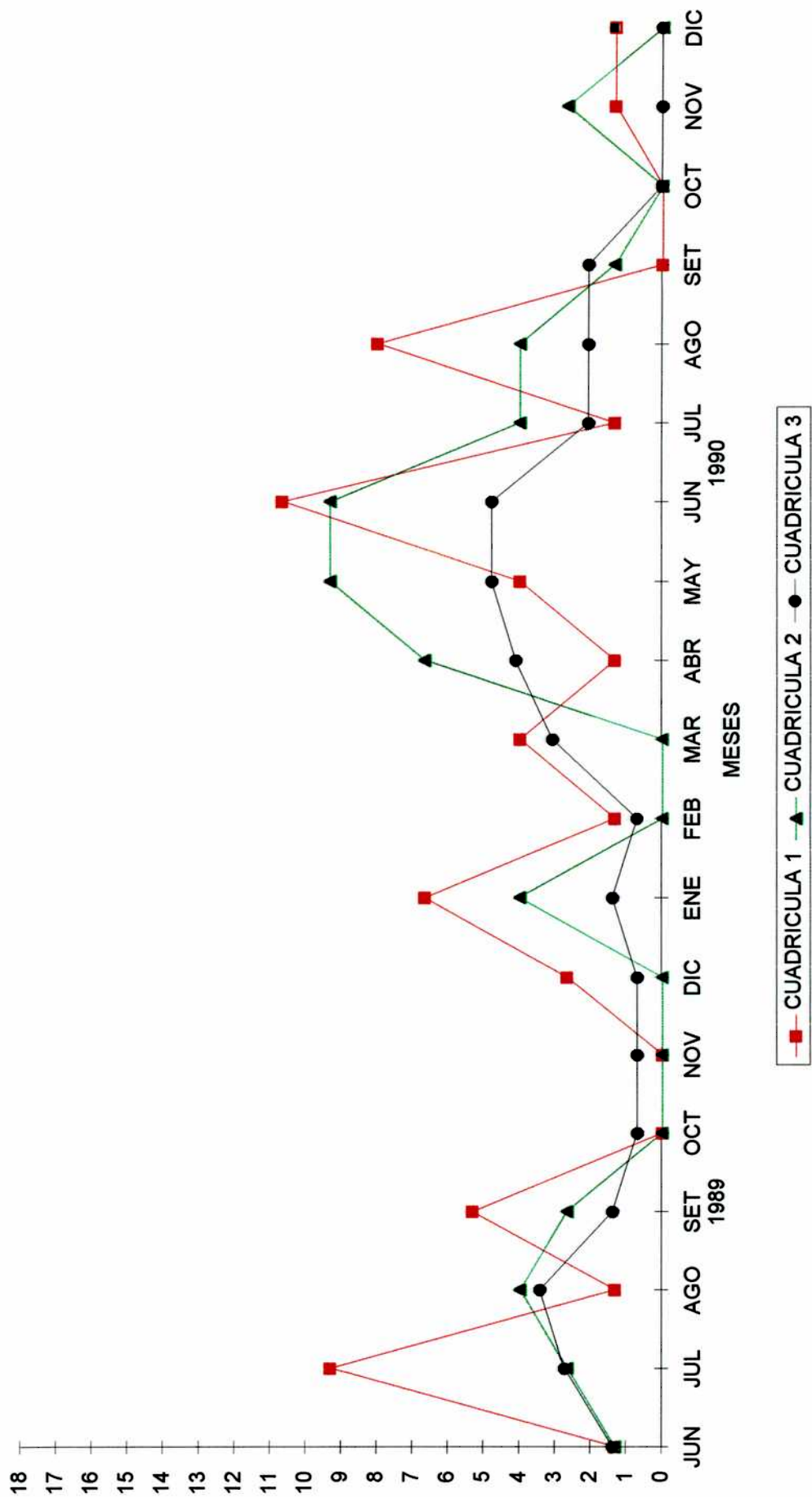


Figura 11.5.-- Índice de densidad relativa (IDR) mensual de los individuos en condiciones reproductivas de *A. azarae*.

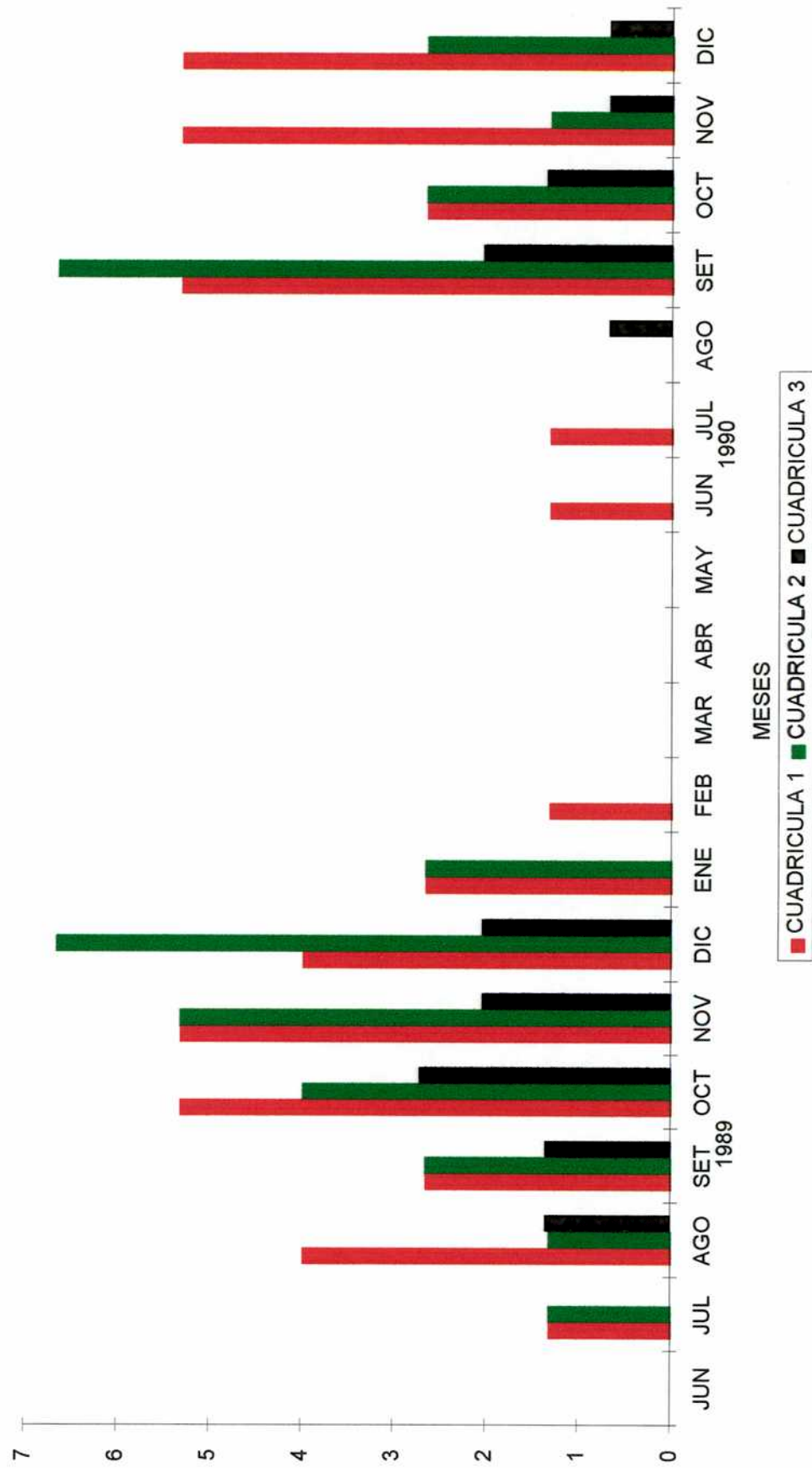


Figura II.6.-- Índice de densidad relativa (IDR) mensual de los individuos en condiciones reproductivas de *O. rufus*.

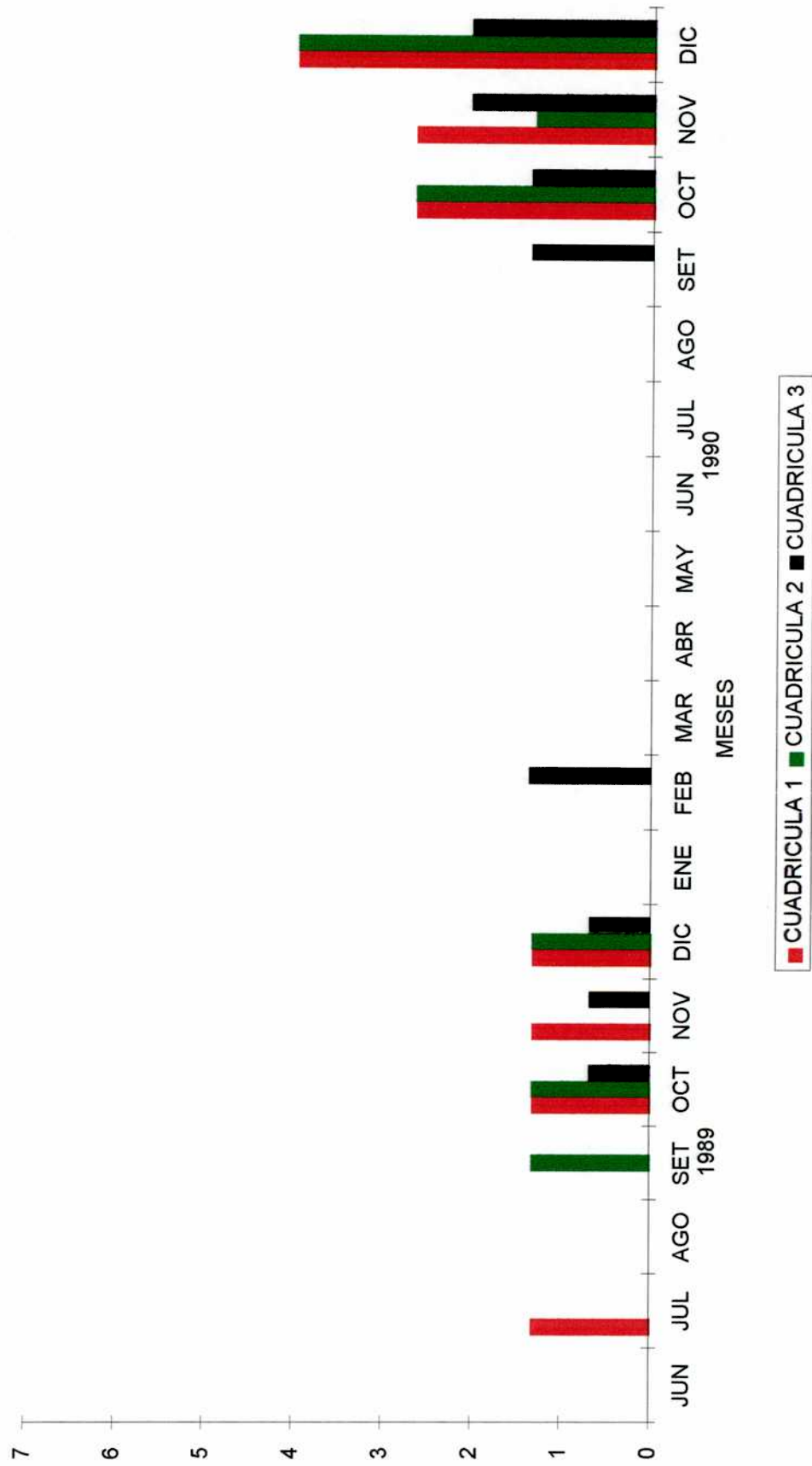


Figura 11.7.-- Índice de densidad relativa (IDR) mensual de los individuos en condiciones reproductivas de *S. tumidus*.

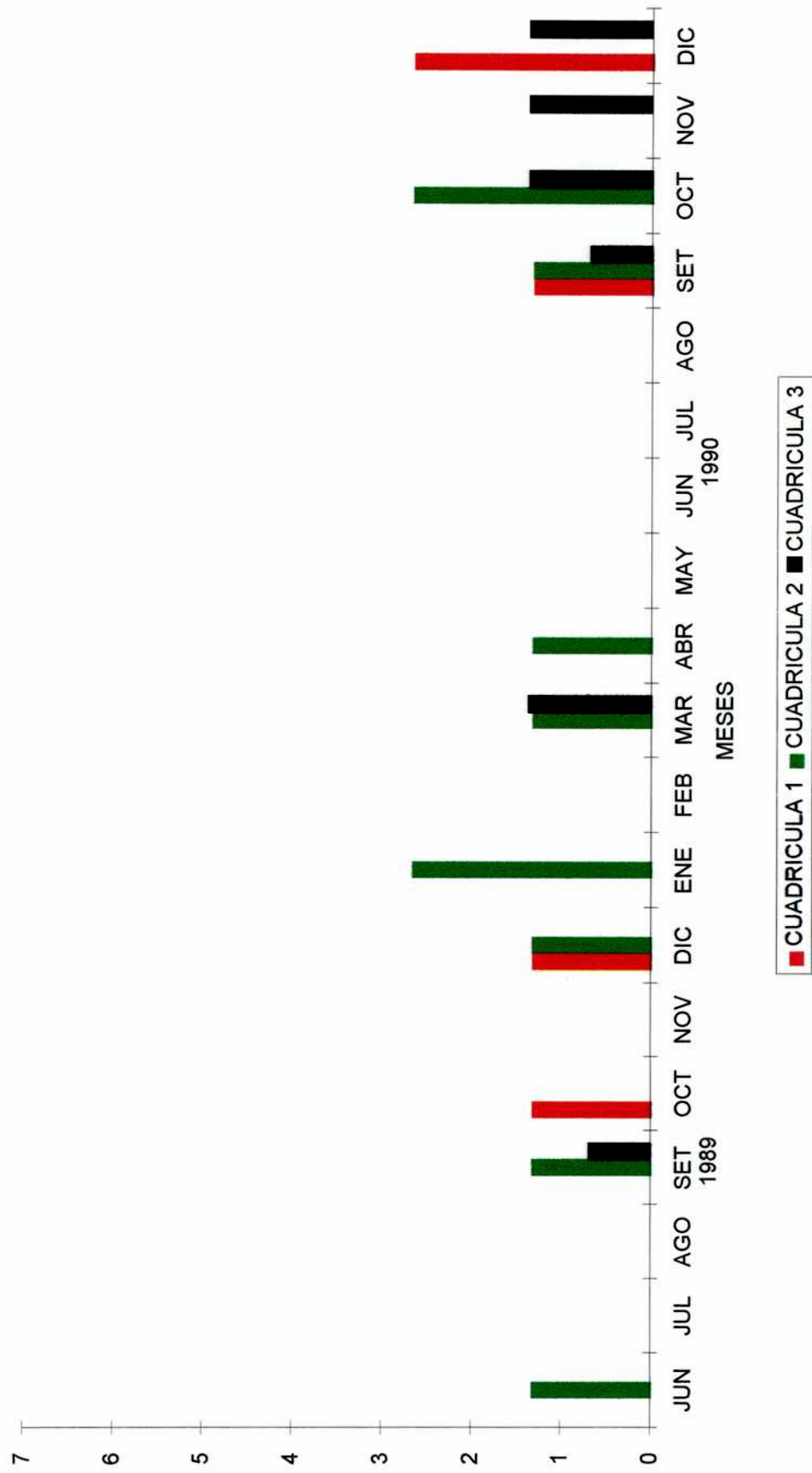
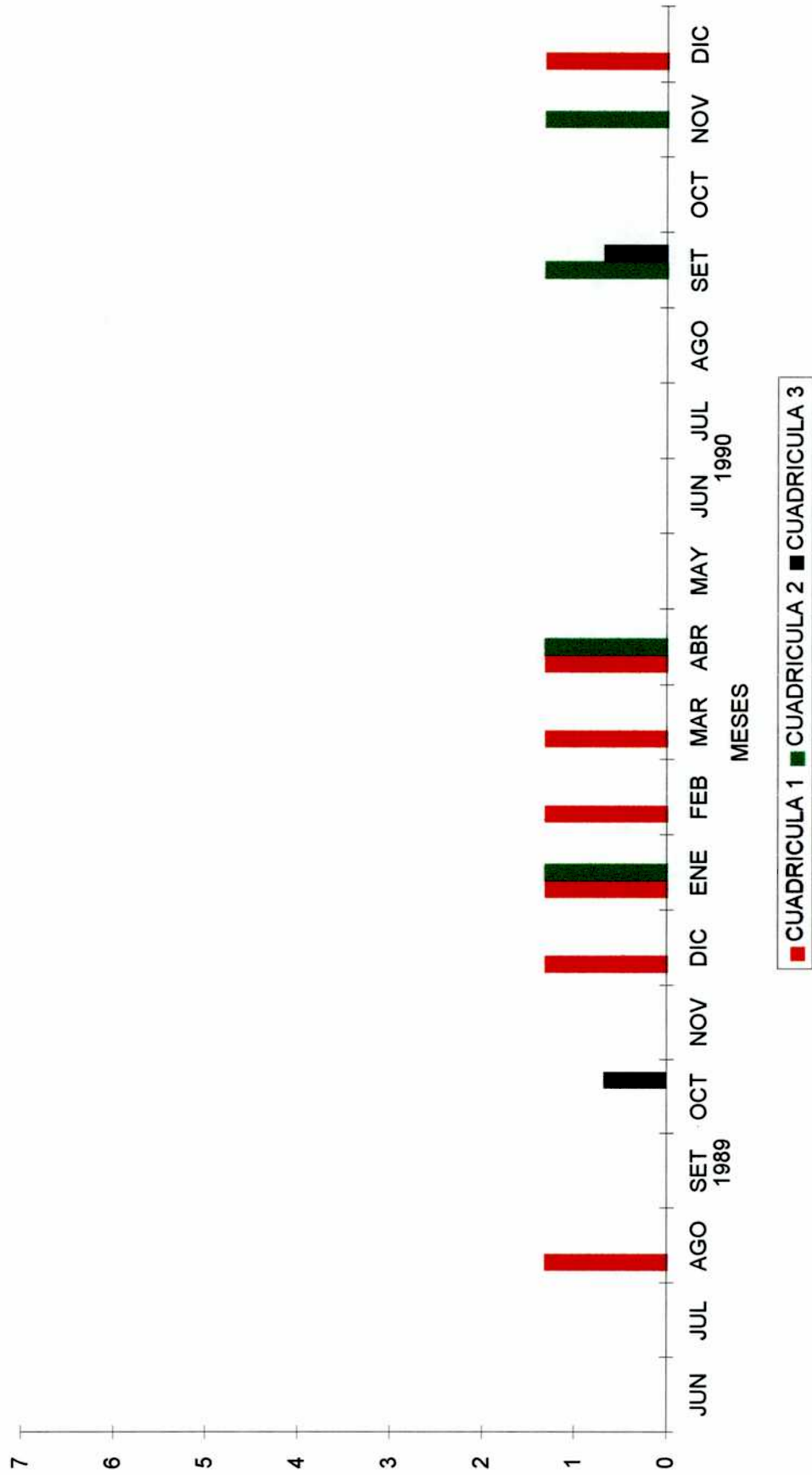


Figura II.8.-- Índice de densidad relativa (IDR) mensual de los individuos en condiciones reproductivas de *O. flavescens*.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
 INSTITUTO DE INVESTIGACIONES ZOOLOJICAS Y AGRARIAS
 ESTACIÓN EXPERIMENTAL DE ZOOLOGÍA Y AGRICULTURA
 CARRERA DE ZOOLOGÍA
 AV. INSTITUTO DE INVESTIGACIONES ZOOLOJICAS Y AGRARIAS
 S. J. C. A. P. 10000
 MÉXICO, D. F.

CAPITULO III:

"LA DISPERSION"

INTRODUCCION

La dispersión de los individuos de una población tiene, indudablemente, consecuencias decisivas tanto para el fitness de los mismos como para la estructura social de la población, su demografía y su evolución.

Este mecanismo comenzó a ser evaluado a través de numerosos trabajos tanto empíricos como teóricos, principalmente a partir de la década del 70.

Lidicker (1975 y 1985) propuso la existencia de dos tipos de dispersión: "Saturación" y "Presaturación". La primera tendría lugar cuando la población alcanza densidades tan altas que los recursos esenciales comienzan a ser limitantes (es decir que ha llegado a la capacidad de carga); los dispersores son individuos que componen el "excedente" de la población (generalmente muy jóvenes o muy viejos) y las posibilidades que tienen de sobrevivir son escasas. La dispersión "Presaturación" ocurriría cuando la población se encuentra en una fase de crecimiento; estos dispersores, a diferencia de los anteriores, no son "destituidos" del área por razones económicas o sociales, pueden ser de cualquier edad y sexo, y tiene en general una buena condición física por lo que las probabilidades de reestablecerse exitosamente en otra área son relativamente altas. Lidicker predijo que este último tipo de dispersión debería ocurrir donde las condiciones favorezcan la evolución del comportamiento dispersivo.

Stenseth (1983) propuso un modelo en el que procura explicar porqué la selección natural, bajo ciertas condiciones, favorece el comportamiento dispersivo. Mediante este modelo el autor señaló que la tasa óptima de dispersión (es decir aquella que tiene lugar cuando la población se encuentra en un equilibrio evolutivamente estable) alcanzará su máximo valor durante la fase de crecimiento más intensivo. En consecuencia Stenseth sugiere que los términos presaturación y saturación definidos por Lidicker, deberían ser reemplazados, respectivamente, por "adaptativa" y "no adaptativa". Este autor indicó además que, en el primer caso, habría una asociación positiva entre la tasa de incremento de la población y su tasa de dispersión; mientras que esta última tendría una relación positiva con la densidad poblacional en la dispersión no adaptativa.

Una gran cantidad de estudios intentaron establecer los factores que motivan la dispersión. Entre éstos existe una considerable variedad de opiniones y, frecuentemente, una cierta controversia:

Myers y Krebs (1971) y Krebs et al. (1973) concluyeron que la tendencia a dispersarse por parte de los individuos de **Microtus pennsylvanicus** y **Microtus ochrogaster**, estaba determinada genéticamente. Resultados similares fueron obtenidos por Kawata (1987), al estudiar una población de **Clethrionomys rufocanus bedfordiae**.

En contraposición, Waser y Jones (1989) señalaron que no existe una tendencia hereditaria a la dispersión entre los individuos de **Dipodomys spectabilis**. Los autores sugirieron que este comportamiento posiblemente sea motivado por factores externos, como productividad del ambiente y predación.

Greenwood (1980) relacionó el proceso dispersivo de una población con su sistema de apareamiento. Según este autor existen, en los mamíferos en general, dos hechos frecuentes: 1) la dispersión sesgada hacia los machos y 2) el sistema de apareamiento en el cual éstos tratan de maximizar su acceso a las hembras; además éstas tienden a ser filopátricas, dado que son las responsables del cuidado de las crías. La consecuencia de este comportamiento de las hembras y de la estrategia reproductiva de los machos, será una mayor dispersión por parte de estos últimos. El autor resaltó además que la ventaja de evitar la endogamia es una consecuencia de la dispersión, pero no el factor motivante.

Dobson (1982) también vinculó el sistema de apareamiento y la dispersión. Sus argumentos se fundamentaron en el hecho de que, en los mamíferos, los dispersores generalmente son juveniles. El autor señaló que en sistemas poligínicos y promiscuos la competencia por apareamientos es intensa entre los machos, y en consecuencia aquellos que son socialmente subordinados serán propensos a dispersarse; mientras que en un sistema monogámico, la competencia por obtener pareja es similar en ambos sexos, como resultado los subordinados que se dispersen no serán de algún sexo en particular. En ambos casos los dispersores tenderán a ser juveniles, dado que éstos frecuentemente ocupan la jerarquía de subordinados. Este autor indicó además que la ventaja de disminuir la endogamia es un factor que también motiva la dispersión.

Tanto Greenwood como Dobson, reconocieron que sus hipótesis no son suficientes para explicar la dispersión de todas las especies de mamíferos.

Liberg y von Schantz (1985) propusieron una hipótesis alternativa a las dos previamente mencionadas, insistiendo en la relación padres-hijos como desencadenante de la dispersión. Los autores señalaron que en mamíferos con sistemas de apareamientos promiscuos o poligínicos es frecuente la dispersión de

machos juveniles; esto se debe a que el padre impide a sus hijos machos permanecer en el sitio natal dado que éstos son potenciales competidores. En mamíferos monógamos no existe un conflicto entre los hijos de algún sexo en particular y sus padres; el padre tiene un mayor control de su pareja, y además ésta probablemente rechace aparearse con sus hijos para evitar los costos de la endogamia, en consecuencia, ambos sexos estarán igualmente representados entre los juveniles dispersores. Los autores indicaron que este modelo solo es válido cuando la permanencia en el sitio natal representa una ventaja para las crías, y no cuando éstas se dispersan por iniciativa propia, por ejemplo, para evitar la endogamia.

Keane (1990) concluyó que la tendencia a evitar la endogamia promovía la dispersión de los machos de **Peromyscus leucopus**, aunque de una forma indirecta: estudios anteriores realizados por el mismo autor demostraron que las hembras de esta especie evitaban aparearse con machos emparentados, en consecuencia los machos serían "forzados" a dispersarse para aumentar su éxito reproductivo. De este modo la selección de parejas por parte de las hembras, constituía un mecanismo por el cual se evitaba la endogamia. Conclusiones similares fueron expuestas por Bollinger et al. (1993) para **Microtus pennsylvanicus**.

Sandell et al. (1990 y 1991) no descartaron que la dispersión de **Microtus agrestis** podría estar influida por la tendencia a evitar la endogamia, pero señalaron que éste sería un factor poco importante. Según estos autores la competencia por espacio posiblemente sea la principal causa.

Mc Guire et al. (1993) concluyeron que la competencia, tanto por el acceso a apareamientos como por la obtención de recursos, no eran factores que influían decisivamente en la dispersión de **Microtus ochrogaster**. Estos autores sugirieron además que las causas de la dispersión probablemente sean múltiples.

Ims (1989 y 1990) concluyó que el propósito de la dispersión de **Clethrionomys rufocanus** era la evitar la endogamia, y sugirió la intervención de algún mecanismo fisiológico debido a la asociación entre la maduración de los individuos y su dispersión. De acuerdo a este autor la exposición a ciertas hormonas durante alguna fase del desarrollo prenatal podría estar involucrada, dado que los dispersores fueron en su mayoría machos así como también hembras nacidas de camadas que tuvieron un predominio de machos.

Bondrup-Nielsen (1993) observó que las hembras de **Microtus pennsylvanicus** criadas con una dieta poco nutritiva, eran más propensas a dispersarse. El autor propuso que, en los mamíferos, la dispersión de los machos podría haber evolucionado

para eludir la endogamia, mientras que la evolución del comportamiento dispersivo en las hembras sería una respuesta a evitar ambientes con alimento de bajo valor nutritivo.

Mc Shea (1990) concluyó que durante el invierno la predación era un factor desencadenante de la dispersión de los machos de **Microtus pennsylvanicus**. En esa estación esta especie suele formar grupos estables; el autor observó que la remoción de algunos individuos de estos grupos inducía la dispersión de los machos que habían quedado, pero este comportamiento no se registraba en las hembras.

Cittadino (1995) concluyó que la dispersión de **Akodon azarae**, en agroecosistemas de la región pampeana, era motivada por diferentes factores a lo largo del año. Tales factores estuvieron relacionados con el sistema de apareamiento de esta especie y con la competencia por la adquisición de territorios.

A partir de estos estudios es evidente la dificultad de hacer generalizaciones acerca de los factores que determinan la dispersión en las poblaciones de roedores. Gaines y Mc Clenaghan (1980) advirtieron que los patrones en cuanto a características genéticas, comportamentales y reproductivas de los dispersores varían no sólo entre especies, sino también entre diferentes poblaciones de una misma especie.

Asimismo Lidicker (1985) reconoció que la dispersión es un fenómeno muy heterogéneo que abarca una variedad de motivaciones y consecuencias y que puede, además, suceder en diferentes momentos.

Ante la elocuente diversidad de resultados, Lidicker y Stenseth (1992), en su afán de catalogar los tipos de dispersión, propusieron un nuevo sistema de clasificación. Este se puede imaginar como una matriz tridimensional: dos ejes corresponden a los factores que motivan la dispersión (intrínsecos y extrínsecos) y el tercer eje está dado por el comportamiento (voluntario o involuntario).

... "Los dispersores involuntarios pueden ser catalogados como aquellos que se van debido a que su fitness futuro como residentes rápidamente será cero (el ambiente físico se ha vuelto intolerable o los recursos son inadecuados para la supervivencia), o bien son literalmente forzados por otros individuos a irse (ya sean coespecíficos o de alguna otra especie)"...

... "Los dispersores voluntarios son aquellos que dejan el hábitat aún cuando su ambiente no es física, económica o socialmente desesperante"...

Los factores intrínsecos frecuentemente implican una influencia genética y están relacionados con la reproducción. Es el caso de la dispersión motivada por la búsqueda de parejas, el aumento de la supervivencia por parte de las crías destetadas, o cuando los individuos al dispersarse tienen la ventaja de alcanzar antes la maduración sexual.

Dentro de los factores extrínsecos están involucrados los abióticos (anegamientos, incendios, temperaturas desfavorables, etc.), los "económicos" (inadecuada oferta de alimento, de refugios, etc.), los mecanismos sociales entre los miembros de la población y las interacciones interespecíficas (competencia, predación y parasitismo).

Un aspecto bastante singular de la nueva clasificación propuesta por Lidicker y Stenseth, es la atención que estos autores ponen en las relaciones interespecíficas como otros posibles factores involucrados en la dispersión.

El presente capítulo fue diseñado teniendo en cuenta las siguientes predicciones:

- 1) La tasa de crecimiento o la densidad de una determinada población influyen sobre el número de individuos que se dispersarán de la misma. Asimismo este mecanismo también será afectado por la abundancia de roedores de otras especies. En todos los casos esta relación será positiva.
- 2) La dispersión de roedores exhibirá variaciones temporales, dado que los efectos planteados en la predicción anterior no actúan con igual intensidad a lo largo del año.
- 3) En todas las poblaciones los dispersores no son una porción aleatoria de la misma, por el contrario conforman un sector bien definido.

En base a estas predicciones se establecieron los siguientes objetivos:

- 1) Analizar, para cada especie, la existencia de una relación entre su dispersión y: a) la tasa de crecimiento de su población, b) la densidad de individuos coespecíficos, y c) la densidad de individuos de otra especie.
- 2) Identificar tendencias temporales en la dispersión.
- 3) Evaluar si los dispersores se caracterizan por ser individuos de algún sexo, edad y/o estado reproductivo en particular.

METODOLOGIA

Diseño de muestreo y criterios adoptados para la confección del mismo

Lidicker (1975) señaló tres condiciones que deben cumplirse para que pueda efectuarse el proceso de dispersión en una población:

- 1) Los individuos deben estar motivados a dejar el lugar en el que residían.
- 2) No deben existir barreras físicas que impidan sus movimientos.
- 3) Es necesario la existencia de un sitio en el que los dispersores tiendan a dirigirse.

Tales sitios, a los que el autor designó como "dispersal sink" (o sea áreas "receptoras de dispersores"), serían lugares habitables, con pocos o ningún individuo, o bien podrían ser sitios no habitables pero donde la supervivencia es posible, al menos, por un corto tiempo. Estas áreas receptoras de dispersores pueden crearse artificialmente mediante la remoción de los individuos residentes en la misma (Dobson 1981). Este criterio ha sido empleado en éste y otros estudios (Cittadino 1995, Gaines et al. 1979, Gliwicz 1988, Joule y Cameron 1975, Keith y Tamarin 1981, Krebs et al. 1976, Myers y Krebs 1971, Sullivan 1977, Tamarin 1977 a), considerándose así como dispersores a los individuos capturados (y removidos) posteriormente a la creación de tales áreas vacantes. Estos son comparados con los individuos presentes en otra área (área de referencia) los cuales no son removidos.

El presente estudio comenzó en enero de 1994 y finalizó en enero de 1995. Se instalaron dos cuadrículas de 7 x 5 estaciones de muestreo (fig. 1), y en cada estación se colocó una trampa de captura viva tipo Sherman. En una de las cuadrículas los roedores fueron estudiados mediante el método de captura, marcado y recaptura (cuadrícula referencia), mientras que en la otra se removieron todos los roedores capturados (cuadrícula remoción). Cada 18 días las trampas fueron activadas durante 2 días (las 24 hs.), siendo revisadas por la mañana. El cebo utilizado y la protección que se les brindó a los individuos en las trampas durante el otoño e invierno fueron iguales a los detallados en el capítulo I. Previo al comienzo del estudio, en el área de remoción, se procuró extraer todos los roedores residentes en la misma. Para tal fin se colocó, en cada estación de muestreo de la cuadrícula remoción y en una franja adyacente de 20 m de ancho (en la zona intermedia con la cuadrícula referencia), dos trampas de captura viva tipo Sherman, las cuales estuvieron activadas durante las 24 hs. y fueron revisadas por la mañana (la disposición de las estaciones de muestreo dentro de la franja de 20 m adyacente a la cuadrícula referencia, siguió el mismo esquema que en esta última). Esta extracción inicial se realizó 18 días antes del

comienzo del estudio, y dado que su tiempo de duración estuvo condicionado al criterio de capturar a lo sumo 1 individuo, la misma se prolongó durante cuatro días (el 1^{er}. día se capturaron 2 individuos, el 2^{do}. se capturaron 5, el 3^{ro}. se capturaron 2 y el 4^{to}. se capturó 1).

Este tipo de diseño supone ciertas condiciones, algunas de las cuales ya han sido señaladas por Krebs et al. (1976). Si bien las mismas son cuestionables, esto se ha tratado de minimizar en el presente trabajo:

1) *Los individuos residentes en las adyacencias del área de remoción no están siendo atraídos hacia éste área vacante ("efecto vacío")*. La evidencia de este efecto es controvertida (Calhoun y Webb 1953, Cittadino 1995, Hayne 1949, Stickel 1946, Tamarin 1977 a, Van Vleck 1968), y si bien debido al tipo de diseño es insalvable el riesgo del efecto vacío, es esencial que, al menos, no afecte al área de referencia. Sin embargo si la distancia entre este área y el área de remoción es demasiado grande (por ejemplo 4,8 km en un estudio realizado en poblaciones de *M. pennsylvanicus* y *M. ochrogaster*: Myers y Krebs 1971) existe el riesgo de que el área de referencia no represente los eventos que ocurren alrededor del área de remoción. Otros estudios realizados en poblaciones de microtininos han establecido una distancia de 30 m (Keith y Tamarin 1981, Krebs et al. 1976, Tamarin 1977 a), pero la frecuente captura, en el área de remoción, de individuos que habían sido marcados en el área de referencia podría indicar que éstos están siendo atraídos hacia el área vacante. Por lo tanto debe haber una distancia óptima entre ambas áreas que, en el presente trabajo, fue establecida en 70 m. Para la determinación de esta distancia se estudiaron los movimientos recorridos bidireccionalmente por los individuos residentes durante dos o más meses en los muestreos mensuales realizados durante 1989 y 1990 en este área (capítulo I). En los mismos se observó que las mayores distancias recorridas en sentido bidireccional fueron 64,03 m (para un individuo de *A. azarae*) y 70 m (para un individuo de *O. rufus*). Asimismo Hodara et al. (1995) registraron distancias similares para los individuos residentes de *A. azarae*. Por tal motivo se consideró que 70 m era la máxima distancia de los movimientos llamados "domésticos", término acuñado por Bondrup-Nielsen y Karlsson (1985) para aquellos movimientos que un individuo realiza dentro de su área de actividad, incluyendo salidas ocasionales fuera de la misma.

2) *Los individuos juveniles capturados en el área de remoción son dispersores o bien han nacido allí por una hembra dispersora que llegó preñada*. A efectos de asegurarse que los individuos juveniles capturados en la cuadrícula remoción no hayan

nacido allí a partir de una hembra que se apareó en el sitio, se procuró que el tiempo transcurrido entre muestreos sucesivos fuera menor que el período de gestación de los roedores. En *A. azarae* dicho período fue calculado en 22,7 días (Dalby 1975) a $24,5 \pm 0,86$ días (De Villafañe 1981), mientras que para *O. rufus* posiblemente sea similar, aunque no se poseen datos referentes a esta especie. Por tal motivo los muestreos se realizaron cada 18 días.

A las suposiciones señaladas por Krebs et al. (1976), debe agregarse una tercera: *los individuos dispersores pueden capturarse realizando dos muestreos cada 18 días*. Esta frecuencia y duración de los muestreos es similar a la implementada en otros estudios de características semejantes al presente (Gaines et al. 1979, Krebs et al. 1976, Myers y Krebs 1971, Sullivan 1977). Krebs et al. (1976) sugirieron, como alternativa, realizar una extracción continua durante todo el estudio. Sin embargo esto implicaría un riesgo muy grande de capturar individuos que siendo residentes en áreas vecinas, hayan realizado breves incursiones al área de remoción. Por tal motivo, y coincidiendo con estos autores, queda como una de las limitantes del diseño suponer que la frecuencia establecida de extracción de roedores permite capturar todos aquellos que buscan sitios donde residir.

El área de estudio fue seleccionada, además, debido a ciertas características que presentaba y que permitieron tener un relativo control tanto de la entrada y salida de los individuos al área, como de los movimientos dentro de la misma:

Estudios previos han observado que los senderos de suelo desnudo reducen efectivamente los movimientos de los roedores (Joule y Cameron 1975, Morris 1969), siendo más eficaces que las "cercas", comunmente utilizadas en otros estudios (Boonstra y Krebs 1977, Saitoh 1991), debido a que éstas dificultan el acceso de predadores rastreros, pudiendo modificar la dinámica natural de la comunidad de roedores.

El área de estudio estuvo bordeada, en uno de sus lados por un camino y un bosque de Robles (*Quercus sp.*) (fig. 1, láminas 7 a 10), el cual presentó un suelo casi desnudo durante el verano y la primavera, y cubierto de hojarasca el resto del año. Durante los muestreos mensuales realizados en 1989 y 1990 en éste área (capítulo I), de 157 roedores marcados, solo se registraron 6 (o sea el 3,8 %) que atravesaron este bosque y este camino, por lo que podría afirmarse que éstos constituyen una barrera para los movimientos de los roedores.

Por otros dos lados el área de estudio se encontraba lindante a sendos caminos de aproximadamente 5 m de ancho (fig. 1). Dependiendo de la época del año y/o el tránsito de las máquinas agrícolas, estos caminos presentaron un suelo semidesnudo o tuvieron una cobertura vegetal siempre bastante menor que la del área de estudio (fotos 11 a 13), circunstancia por la cual posiblemente hayan limitado, aunque no en forma total, los movimientos de los roedores a través de estos caminos. Sobre los mismos no fue posible colocar trampas debido a que el tránsito ocurría de manera imprevista.

Además dadas las características de las áreas cercanas al sitio de estudio, la entrada de roedores a la misma es muy posible que haya sido un evento poco frecuente, ya que tales áreas constituyeron, en general, un ambiente poco favorable para el establecimiento de los roedores:

- 1) El área adyacente al bosque de Robles (**Quercus sp.**), dentro de la cual se desarrolló el estudio correspondiente al capítulo II (fig. 1), a partir de enero de 1994 comenzó a ser perturbada por actividades antrópicas como pastoreo de ganado bovino, arado y siembra de hortalizas (láminas 9, 10, 14 y 15).

- 2) Las plantación de álamos (**Populus spp.**) más cercana a la cuadrícula remoción (fig. 1) estuvo constituida por un stand de árboles de gran altura (láminas 11 y 12), cuyo suelo estuvo desnudo o cubierto de hojarasca. En muestreos previos realizados en un bosque de iguales características, nunca se capturaron roedores. A partir de junio de 1994 el stand más cercano a la zona intermedia entre las cuadrículas referencia y remoción comenzó a ser talado (lámina 12), dejando un suelo prácticamente sin cobertura.

- 3) La plantación de pinos (**Pinus sp.**) cercana al área de remoción comenzó a ser talada en marzo de 1994, situación que además provocó la perturbación del campo abandonado contiguo a este bosque y al sitio de estudio (fig. 1) debido a que los troncos frecuentemente eran tumbados hacia este campo.

Estas características de las zonas lindantes al área de estudio ofrecieron ciertas ventajas:

- a) La entrada de individuos a la cuadrícula remoción era más factible por uno de sus lados (la zona que la separaba de la cuadrícula referencia).

- b) Los individuos presentes en la cuadrícula referencia tendrían 3 direcciones más probables: 1 hacia la cuadrícula remoción y 2 hacia el borde del canal (fig. 1,

láminas 14 a 17). Para controlar estas 2 últimas direcciones se colocaron sendas líneas de 10 trampas cada una distanciadas cada 10 m (fig. 1). En estas líneas los roedores fueron estudiados mediante el método de captura, marcado y recaptura, y los muestreos se hicieron al mismo tiempo que los realizados en las cuadrículas, aunque las líneas comenzaron a funcionar a principios de mayo de 1994.

Registro de datos de los roedores

De cada individuo capturado se registraron los mismos datos que los considerados en el capítulo II

Análisis de datos

Dispersión de roedores: Se consideraron tres indicadores, los cuales son utilizados usualmente en estudios de dispersión (Gaines et al. 1979, Keith y Tamarin 1981, Krebs et al. 1976, Sullivan 1977, Tamarin 1977 a):

1) Número de dispersores: número de individuos capturados en la cuadrícula remoción en el tiempo t_i .

2) Tasa de recuperación: número de individuos capturados en la cuadrícula remoción en el tiempo t_i / abundancia de individuos en la cuadrícula referencia en el tiempo t_i .

3) Índice de reclutamiento relativo: número de individuos capturados en la cuadrícula remoción en el tiempo t_i / número de individuos marcados en la cuadrícula referencia en el tiempo t_i .

Se tomó en cuenta además, como evidencia de movimientos dispersivos, a los roedores que: 1) fueron marcados en la cuadrícula referencia y posteriormente capturados en la cuadrícula remoción, o 2) fueron capturados en las líneas o en la cuadrícula referencia y habían sido marcados con anterioridad en la cuadrícula referencia o en las líneas, respectivamente. En este último caso no se tuvieron en cuenta aquellos movimientos que fueron bidireccionales, los que se consideraron como "movimientos domésticos" de acuerdo a la terminología utilizada por Bondrup-Nielsen y Karlsson (1985).

Abundancia de roedores: Al igual que en los estudios antes mencionados, la abundancia fue estimada mediante el mínimo número de individuos vivos conocidos (MNKA) (Krebs 1966) en la cuadrícula referencia.

Tasa de cambio poblacional: Se estimó como $(\text{MNKA en el tiempo } t_{i+1} - \text{MNKA en el tiempo } t_i) / (\text{MNKA en el tiempo } t_{i+1} + \text{MNKA en el tiempo } t_i)$. Esta tasa también fue utilizada por Dalby (1975).

Para analizar la asociación entre los estimadores de dispersión y la abundancia y la tasa de cambio poblacional se utilizó el Coeficiente de Correlación de Kendall (Siegel y Castellan 1988).

Reproducción: Se tuvo en cuenta solamente los períodos en que los individuos presentaron actividad reproductiva (definida en el capítulo II)

Estructura de edades: Se consideraron las mismas clases de edades definidas en el capítulo II. Debido al escaso número de individuos de *O. delticola* registrados en ese capítulo y en el presente, no se pudieron definir clases de edades de esta especie. Las diferencias en la estructura etaria entre cuadrículas fueron evaluadas mediante la Prueba de Independencia, utilizando el estadístico G y la corrección de Yates (Sokal y Rohlf 1995).

Proporción de sexos (PS): Se definió como número de hembras/número total de individuos. Para la cuadrícula referencia se tuvieron en cuenta solo aquellos individuos capturados por primera vez. Las diferencias en las proporciones de sexo en cada cuadrícula se evaluaron mediante la Prueba Binomial (Siegel y Castellan 1988).

RESULTADOS

Durante el período de estudio se capturaron cinco especies de roedores (tabla III.1).

Los resultados están referidos a las 3 especies más abundantes de roedores (*A. azarae*, *O. rufus* y *O. delticola*), las cuales representaron el 90,74 % del total de individuos marcados en la cuadrícula referencia y el 93,67 % del total de individuos capturados en la cuadrícula remoción (tabla III.1).

De un total de 79 individuos en la cuadrícula remoción, solo 3 (o sea el 3,80 %) habían sido marcados en la cuadrícula referencia, por lo que puede afirmarse que no hubo un "efecto vacío".

A. azarae

Dispersión: Durante el verano y el otoño se observaron los mayores valores de los índices de dispersión, los cuales fueron disminuyendo hacia el invierno. En la primavera no se registraron dispersores (fig. III.1).

Los índices de dispersión de esta especie no estuvieron correlacionados significativamente con su abundancia ni con su tasa de cambio poblacional ($P > 0,05$; tabla III.2.a).

Los tres índices de dispersión de **A. azarae** presentaron una correlación positiva con la abundancia de **O. rufus** ($P < 0,05$; tabla III.3.a).

Las evidencias detectadas de movimientos dispersivos coincidieron con los muestreos en que los índices de dispersión presentaron los mayores valores:

1) De los roedores capturados en la cuadrícula remoción, tres habían sido marcados en la cuadrícula referencia:

- 1 hembra marcada a fines de marzo como juvenil fue removida en abril como adulta.
- 1 hembra marcada en junio como adulta fue removida al día siguiente.
- 1 macho marcado como adulto a principios de marzo fue removido en agosto. Entre ambos muestreos no se tuvo registro de este individuo.

La distancia entre la última captura en la cuadrícula referencia y la cuadrícula remoción de estos tres individuos fueron, respectivamente, de 121,65 m, 82,46 m y 85,44 m.

2) En las líneas paralelas al canal, en enero de 1995, se capturaron cuatro individuos que habían sido marcados en la cuadrícula referencia:

- 1 hembra preñada: marcada a fines de marzo como adulta y registrada en la cuadrícula hasta fines de diciembre. Desde setiembre a diciembre siempre se capturó preñada.
- 1 hembra preñada: marcada a principios de agosto como adulta y registrada en la cuadrícula hasta principios de octubre, momento en el que también estuvo preñada.
- 1 macho con testículos en posición escrotal: marcado en noviembre como adulto y registrado en la cuadrícula hasta enero. En todas las capturas presentó signos de actividad sexual.
- 1 macho con testículos en posición escrotal: marcado a principios de diciembre como adulto y registrado en la cuadrícula hasta fines de ese mes.

La distancia entre la última captura en la cuadrícula referencia y la primera en las líneas de estos cuatro individuos fueron, respectivamente, de 114,02 m, 100,50 m, 90,55 m y 145,60 m.

Abundancia: En el verano de 1994 se registraron los menores valores, particularmente de hembras, las cuales estuvieron ausentes durante los tres primeros muestreos. La densidad de esta especie incrementó durante el otoño y el invierno hasta que, hacia principios de la primavera se observó un marcado descenso, tendencia que se revirtió al finalizar esta estación (fig. III.1).

Reproducción: En la cuadrícula referencia la actividad reproductiva de esta especie se registró a partir de setiembre y hasta finalizado el estudio. Entre los dispersores se observaron individuos sexualmente activos a principios de marzo, abril y enero de 1995.

Estructura etaria: Debido a las restricciones de la prueba estadística, se unieron las clases etarias "juvenil" y "subadulto". Se registraron diferencias significativas entre ambas cuadrículas ($G_{(1)} = 5,049$; $P < 0,05$), debido a una mayor proporción de adultos en la cuadrícula remoción (tabla III.4).

Proporción de sexos (PS): En ambas cuadrículas la proporción de hembras y machos resultaron similares: PS (cuadrícula referencia) = 0,61 ($P = 0,404$) y PS (cuadrícula remoción) = 0,55 ($P = 0,720$).

O. rufus

Dispersión: Entre el verano y el otoño se registraron, en general, los mayores valores de los índices de dispersión. Durante el invierno no se observaron dispersores (fig. III.2).

Las evidencias detectadas de movimientos dispersivos correspondieron solo a dos individuos que se desplazaron entre la cuadrícula referencia y las líneas, y ocurrieron en los períodos en que los índices de dispersión alcanzaron altos valores:

- 1 macho con testículos en posición escrotal: marcado en febrero como adulto en la cuadrícula y registrado en la misma hasta fines de octubre. A principios de diciembre se lo capturó en una línea.
- 1 macho marcado en abril como subadulto en la cuadrícula, fue capturado en una línea como adulto a fines de mayo.

La distancia entre la última captura en la cuadrícula referencia y la primera en las líneas de estos dos individuos fueron, respectivamente, de 100,50 m y 42,43 m.

Abundancia: Los mayores valores se registraron desde el inicio del estudio hasta mediados del invierno. En setiembre se observó una disminución en la densidad de esta especie, tendencia que continuó hasta finalizados los muestreos (fig. III.2). Durante este último período las hembras fueron muy poco frecuentes, y en particular no se capturaron individuos de este sexo en setiembre, octubre y diciembre.

Reproducción: En la cuadrícula referencia la actividad reproductiva de esta especie se registró desde el comienzo del estudio hasta febrero, y a fines de octubre y noviembre. Entre los dispersores se observaron individuos sexualmente activos en enero de 1994 y a principios de diciembre.

Estructura etaria: No se registraron juveniles durante todo el estudio. Ambas cuadrículas presentaron una proporción similar de subadultos y adultos ($G_{(Y)1} = 0,098$; $P > 0,05$; tabla III.5).

Proporción de sexos: La proporción de hembras y machos resultaron similares en ambas cuadrículas: PS (cuadrícula referencia) = 0,37 ($P = 0,454$) y PS (cuadrícula remoción) = 0,43 ($P = 0,572$).

O. delticola

Dispersión: La dispersión de esta especie estuvo restringida al otoño e invierno, registrándose durante la primera estación los mayores valores (fig. III.3).

No se realizaron los correspondientes análisis de correlación, debido a los pocos individuos de *O. delticola* capturados (fundamentalmente en la cuadrícula referencia).

No se observaron desplazamientos entre la cuadrícula referencia, la cuadrícula remoción y las líneas.

Abundancia: No exhibió marcadas fluctuaciones desde el inicio del estudio hasta setiembre. Posteriormente no se capturaron más individuos de esta especie (fig. III.3).

Reproducción: En la cuadrícula referencia la actividad reproductiva se registró desde el comienzo del estudio hasta principios de marzo. Entre los dispersores se observaron individuos sexualmente activos a fines de marzo y a principios de mayo.

Proporción de sexos: En la cuadrícula referencia ambos sexos estuvieron presentes en proporciones similares (PS = 0,60; P = 0,754), mientras que en la cuadrícula remoción se observó un marcado predominio de machos (PS = 0,13; P = 0,0080) .

DISCUSION

Los resultados obtenidos de los análisis de correlación intraespecíficos sugieren que tanto en *A. azarae* como en *O. rufus* la dispersión no estuvo relacionada con sus propias densidades y tasas de cambio poblacional. Conclusiones similares se han alcanzado de otras poblaciones de *A. azarae* (Cittadino 1995, Dalby 1975), así como también de otras especies de roedores (Gaines y Mc Clenaghan 1980, Gaines et al. 1979).

Sin embargo, evidencias obtenidas en éste y otros estudios (algunas ya discutidas en el capítulo II y otras se discutirán más adelante), sugieren que tal resultado estadístico no debe interpretarse como una independencia total de esas variables. Posiblemente este resultado sea consecuencia de que la densidad poblacional influye sobre el proceso dispersivo mediante la interacción con otros factores.

Coincidiendo con Lidicker y Stenseth (1992), los estudios de dispersión en general han tenido muy poco en cuenta las interacciones entre distintas especies. Estos autores, quienes pueden contarse entre los principales científicos que han investigado los mecanismos dispersivos de las poblaciones, señalaron que en tales mecanismos los efectos de las relaciones interespecíficas (entre ellas la competencia) probablemente sean muy frecuentes. Una evidencia de la importancia de estas interacciones, la constituye los resultados obtenidos en el presente estudio: de acuerdo a los análisis de correlación realizados, la abundancia de *O. rufus* fue un factor determinante de la dispersión de *A. azarae*.

Estos resultados y otros estudios previos ya discutidos en el capítulo I, sugieren la existencia de interacciones competitivas entre *A. azarae* y *O. rufus*. El mayor tamaño corporal que posee esta última podría representar una ventaja en la relación de competencia, especialmente si la misma implica enfrentamientos agonísticos (Miller 1964, Viitala 1977, Wilson 1980).

Como se mencionara en el capítulo I, no solo existen fluctuaciones temporales en la disponibilidad de los recursos que utilizan *A. azarae* y *O. rufus* (cobertura vegetal, invertebrados), sino que además las demandas de estos recursos varían de acuerdo a la edad y actividad reproductiva de los individuos. Tales circunstancias, sumadas al ciclo de vida de estas especies y a la existencia de las interacciones competitivas antes mencionadas explican, en gran parte, las variaciones temporales observadas en la dispersión de *A. azarae* y *O. rufus* como así también algunas diferencias entre los dispersores y los individuos presentes en la cuadrícula referencia:

Como se discutiera en el capítulo II, debido al sistema de apareamiento que presentan ambas especies, la adquisición de un territorio de buena calidad es un elemento clave para el éxito reproductivo de las hembras, y la cobertura vegetal es un componente del hábitat que define la calidad del mismo para ambas especies (ver capítulo I). Cabe suponer, por lo tanto, que las altas densidades de *O. rufus* durante el verano de 1994 (para más detalles ver capítulo I) dificultaran la fijación de territorios por parte de las hembras de *A. azarae*, las cuales en consecuencia habrían sido motivadas a dispersarse en la búsqueda de sitios donde establecerse y reproducirse. Los resultados que avalan tales argumentos son: 1) las altas tasas de dispersión de *A. azarae* registradas durante esta estación, 2) la ausencia de hembras de *A. azarae* desde el comienzo del estudio hasta principios de marzo en la cuadrícula referencia, en contraposición con la cuadrícula remoción en la cual este sexo duplicó el número de machos capturados y 3) la existencia de actividad reproductiva entre los dispersores en marzo y abril, a diferencia de la cuadrícula referencia en la cual el primer registro de actividad reproductiva se obtuvo en setiembre.

Como se discutiera en el capítulo I, la actividad reproductiva de *O. rufus* durante la primavera de 1993 probablemente haya sido muy intensa. Teniendo en cuenta que los individuos de esta especie: 1) alcanzan su madurez sexual aproximadamente a los 90 días (Dalby 1975), por lo que las primeras camadas nacidas en primavera, hacia comienzos del verano estarían en condiciones de reproducirse, y 2) la mayoría atraviesa dos épocas reproductivas (Kravetz 1972); cabe suponer que durante el verano una considerable proporción de la población se encuentra en condiciones de reproducirse. Una consecuencia predecible, en esta estación, es el incremento de la competencia intraespecífica por aquellos recursos que limitan la actividad reproductiva. Los que no logren acceder a tales recursos, serían motivados a dispersarse en la búsqueda de sitios con mayor disponibilidad de los mismos, situación

que habría originado los altos valores de dispersión de *O. rufus* observados durante el verano de 1994.

A partir del otoño y principalmente durante el invierno, en el área de estudio existe una disminución de la densidad de follaje verde (Bonaventura et al. 1992 b) y en consecuencia de la cobertura vegetal. Este fenómeno representa un desmejoramiento del hábitat tanto para *A. azarae* (Bilencá 1993, Bonaventura et al. 1992 a, Dalby 1975, Zuleta 1989) como para *O. rufus* (Dalby 1975, Kravetz 1972). En parte esto estaría relacionado con el aumento de los riesgos de predación, como se mencionara en el capítulo II en una localidad cercana al sitio de estudio, Bellocq (1988) observó que el efecto de la predación por parte de *Tyto alba* y *Athene cunicularia* sobre la comunidad de roedores (compuesta entre otras especies por *A. azarae*), incrementaba durante la fase descendente de la abundancia de los mismos. Asimismo Zuleta (1989) sugirió que la predación era uno de los principales factores determinantes de la mortalidad invernal de *A. azarae*. Cabe señalar que en el presente estudio en la cuadrícula remoción se encontraron egagrópilas hacia fines de agosto.

Además durante el invierno existe una disminución en la abundancia de invertebrados (Suárez 1994), alimento consumido por ambas especies (Barlow 1969, Bilencá 1993).

Estudios previos han demostrado que ante esta situación ambiental aumentan los desplazamientos de *A. azarae* (Cittadino 1995, Crespo 1944, Dalby 1975, Marconi 1988, Zuleta 1989). Briese y Smith (1974) observaron un comportamiento similar en *Sigmodon hispidus*, *Peromyscus polionotus* y *Reithrodontomys humilis*.

En base a tales antecedentes, los altos índices de dispersión de *A. azarae* y *O. rufus* durante el otoño deben ser atribuidos al progresivo desmejoramiento del hábitat y la consecuente búsqueda de sitios de mejor calidad por parte de los individuos. Sin embargo durante el invierno se observaron dispersores de *A. azarae* pero no de *O. rufus*. Bonaventura y Kravetz (1989) han observado que *A. azarae* presenta dos tipos de respuestas frente a los cambios de la vegetación durante el período invernal: 1) permanecer en los hábitats que les son conocidos y 2) desplazarse buscando sitios vacantes de mejor calidad. Estos autores sugieren que tales comportamientos serían motivados por las interacciones competitivas. Dado que la posesión de un territorio confiere una mayor habilidad de escape ante los predadores (Metzgar 1967), cabe esperar que la opción (2) sea adoptada por aquellos individuos competitivamente inferiores. Asimismo Zuleta (1989) señaló que los factores de mortalidad que afectan a

A. azarae durante el invierno actuarían con mayor intensidad en aquellos individuos que no logren establecer un territorio.

El deterioro de la vegetación durante el invierno de 1994 seguramente fue muy marcado debido a las escasas precipitaciones registradas en esa estación (tabla I.3), razón por la cual los riesgos de predación probablemente fueron considerables. En consecuencia las interacciones competitivas entre **A. azarae** y **O. rufus** por aquellos sitios con mayor cobertura vegetal habrían sido muy intensas y, dadas las jerarquías competitivas antes sugeridas entre ambas especies, se esperaría que **O. rufus** posea una mayor capacidad de defender territorios en comparación con **A. azarae**. Esta circunstancia habría originado así que los individuos de **A. azarae** hayan sido motivados a dispersarse, mientras que los individuos de **O. rufus** permanecieron en hábitats de mayor calidad (mayor cobertura).

Por los argumentos expuestos, puede afirmarse entonces que durante el período de alta densidad de **O. rufus**, los individuos de **A. azarae** tuvieron dos alternativas: 1) quedar subordinados en los sitios de menor calidad (menor cobertura) o 2) dispersarse en la búsqueda de lugares de mejor calidad y menor presión competitiva. Esta última alternativa ofrece, entre otras ventajas, mayores posibilidades de reproducirse, pero a la vez aumenta el riesgo de ser predados durante los desplazamientos. Probablemente los individuos más jóvenes hayan optado por la primer alternativa, mientras que aquellos que alcanzaron la madurez sexual (adultos) lo habrían hecho por la segunda, resultando así en la mayor proporción de adultos observada entre los dispersores.

A partir de setiembre, coincidiendo con el inicio de la actividad reproductiva de **A. azarae**, y hasta fines de diciembre, no se registraron dispersores de esta especie. Resultados similares han sido obtenidos por Cittadino (1995). Como se mencionara en el capítulo II, hacia esta época, los individuos (principalmente las hembras) presentan una mayor fijación al hábitat.

La falta de dispersores durante esta época sería el resultado de la marcada fidelidad al hábitat que presentaron los individuos. Además la baja abundancia de **O. rufus** observada a partir de setiembre, seguramente facilitó la adquisición de territorios por parte de las hembras de **A. azarae**. Esta situación favoreció el éxito reproductivo de este sexo, de acuerdo a las características de su sistema de apareamiento. Una evidencia de este éxito reproductivo es el incremento de la abundancia de esta especie

registrado en enero de 1995, así como el alto porcentaje de juveniles capturados en esa oportunidad (el 50 % del total de individuos capturados de esa especie).

La ausencia de dispersores de *O. rufus* entre fines de octubre y noviembre puede ser atribuido a razones similares a las recién expuestas para *A. azarae*, dado que en esos muestreos se registró actividad reproductiva de *O. rufus* en la cuadrícula referencia y que, además, esta especie presenta un sistema de apareamiento similar al de *A. azarae* (Cueto et al. 1995 c, capítulo II del presente trabajo). Dado que la reproducción de *O. rufus* durante la primavera presenta una asociación positiva con la abundancia de lluvias (Sánchez López y Piantanida 1997 b), es predecible que las escasas precipitaciones registradas durante la primavera de 1994 (tabla I.4) hayan influido negativamente en la actividad reproductiva de *O. rufus*. Como se discutiera en los capítulos I y II, esta variable ambiental probablemente afecte en forma directa a las hembras.

Todos los individuos de *O. rufus* capturados en la cuadrícula remoción a principios de diciembre fueron machos. Este repentino aumento de los desplazamiento de los mismos sería motivado por la búsqueda de hembras receptivas, las cuales, de acuerdo al sistema de apareamiento de la especie, constituyen el recurso que limita el éxito reproductivo de los machos.

De las especies presentes en la zona, *O. delticola* es la que posee más adaptaciones morfológicas a estratos arbóreos. Previamente, en el capítulo I, se discutieron tales adaptaciones, las ventajas de las mismas relacionadas con la disminución de la competencia interespecífica, así como las consecuencias en la trampeabilidad de *O. delticola* a nivel del suelo. Con relación a esto último se sugirió que la dispersión de los individuos de esta especie debería ocurrir al finalizar la época reproductiva y como consecuencia de las altas densidades que alcanzarían en el estrato arbóreo. Los resultados obtenidos en el presente estudio avalan tales argumentos:

La actividad reproductiva de *O. delticola* en la cuadrícula referencia se registró desde enero hasta principios de marzo. Durante este período no se capturaron dispersores, pero a fines de marzo los índices de dispersión incrementaron abruptamente. Hacia el invierno se observó un escaso número de dispersores, parte de éstos probablemente ya se habían establecido en sitios que hallaron vacantes, mientras que otra parte habría sido predada.

El predominio de machos dentro de los dispersores de *O. delticola* podría ser el resultado de la influencia del sistema de apareamiento de esta especie sobre su proceso dispersivo. Dobson (1982) señaló que cuando la competencia por el acceso a apareamientos influye sobre la dispersión, entonces deberían dispersarse los individuos subordinados del sexo en el cual esta competencia es más intensa.

Dado que el sistema de apareamiento de *O. delticola* probablemente sea similar al descrito en *A. azarae* y *O. rufus* (Sánchez López y Piantanida 1995 a), se esperaría entonces que los machos sean el sexo más susceptible a dispersarse, como se observara en este estudio. Si bien no se puede precisar si los dispersores constituían una parte subordinada dentro de la población, cabe notar que éstos presentaron medidas corporales ligeramente menores (las mismas expresadas como media \pm error estándar, fueron: longitud cabeza-cuerpo 106,46 mm \pm 2,80 mm y peso 28,54 g \pm 1,84 g), en comparación con los individuos capturados en la cuadrícula referencia (longitud cabeza-cuerpo 109,50 mm \pm 4,11 mm y peso 31,00 g \pm 1,68 g), lo que podría poner en evidencia que los dispersores fueron individuos jóvenes. Un principio común en los vertebrados es que los juveniles y adultos jóvenes son los que tienen más probabilidades de hallarse en el extremo inferior de los órdenes de dominación (Wilson 1980).

CONCLUSIONES

En base a los antecedentes y resultados presentados, las conclusiones que se pueden obtener a partir de este estudio son:

1) La densidad y tasa de cambio poblacional de *O. rufus* no actúan, al menos, como los únicos factores desencadenantes del proceso dispersivo de la población; conclusiones similares pueden aplicarse a *A. azarae*.

En esta última, además, la dispersión está relacionada con la densidad de *O. rufus*. Tal resultado coincide con los argumentos de Lidicker y Stenseth (1992) referentes a la importancia de las relaciones interespecíficas dentro de los procesos dispersivos. Asimismo esto refuerza la idea de la existencia de una relación competitiva entre ambas especies, dentro de la cual *O. rufus* presenta algunas ventajas.

2) Las fluctuaciones estacionales de la disponibilidad de los recursos, así como las variaciones de la demanda de los mismos en función del estado reproductivo y la edad de los individuos, contribuyen como factores determinantes de la dispersión de ambas especies.

3) Los altos valores de densidad de *O. rufus* durante el verano dificultaron el establecimiento de los individuos de *A. azarae*, motivando su dispersión. Debido al sistema de apareamiento de esta última especie, tal situación repercute en forma directa sobre las hembras, particularmente en el estado reproductivo de las mismas, y por lo tanto en la actividad reproductiva de la población en general.

4) La competencia intraespecífica en *O. rufus*, por aquellos recursos relacionados con la actividad reproductiva es muy intensa durante el verano, debido a que en esta estación una gran proporción de individuos, provenientes de diferentes generaciones, están en condiciones de reproducirse. Tales interacciones son reforzadas si, además, la abundancia de esta especie es muy alta, situación que motiva la dispersión de algunos individuos.

5) Una baja abundancia de *O. rufus* durante la primavera, facilita la adquisición de territorios por parte de las hembras de *A. azarae*. En consecuencia los individuos de esta especie no se dispersan y presentan una intensa actividad reproductiva.

6) A partir del otoño comienza un gradual deterioro del hábitat, fundamentalmente determinado por una disminución de la cobertura vegetal. Este evento motiva la búsqueda de sitios de buena calidad (mayor cobertura) por parte de los individuos, tanto de *A. azarae* como de *O. rufus*. Esta última es la primera en acceder a tales sitios, dada su superioridad competitiva. Como consecuencia de tales comportamientos, hacia el invierno (estación en la cual el hábitat alcanza el máximo deterioro) existe un cese de los desplazamientos de *O. rufus*, mientras que *A. azarae* continúa dispersándose.

7) *O. delticola* es la única especie en la que las actividades reproductivas se desarrollan en el estrato arbóreo. En consecuencia, al finalizar la época reproductiva existe una alta densidad en ese estrato, lo que intensifica las interacciones sociales, motivando el descenso y dispersión a nivel del suelo de un determinado sector de la población: dado que tales interacciones están relacionadas con el sistema de apareamiento de la especie, análogamente a lo propuesto por Dobson (1982), los dispersores son en su mayoría machos jóvenes, los que tendrían una menor jerarquía social, como ocurre en la mayoría de los vertebrados.

Tabla III.1.-- Número (N) y porcentaje (%) de los individuos marcados y de capturas y recapturas en la cuadrícula referencia, y de individuos removidos en la cuadrícula remoción, discriminados por especie.

Especie	Cuadrícula referencia				Cuadrícula remoción	
	Individuos marcados		Capturas y recapturas		Individuos removidos	
	N	%	N	%	N	%
Akodon azarae	23	42,59	80	46,78	31	39,24
Oxymycterus rufus	16	29,63	61	35,67	28	35,44
Oligoryzomys delticola	10	18,52	22	12,86	15	18,99
Oligoryzomys flavescens	3	5,55	3	1,75	1	1,27
Scapteromys tumidus	2	3,70	5	2,93	4	5,06
TOTAL	54	100	134	100	79	100

Tablas III.2.-- Coeficientes de Correlación de Kendall (T) y nivel de significación (P) entre combinaciones intraespecíficas de las variables.

a) **A. azarae**

	Número de dispersores	Tasa de recuperación	Índice de reclutamiento relativo
Abundancia poblacional	T = -0,0649 P = 0,7421	T = -0,2711 P = 0,1639	T = -0,2514 P = 0,2473
Tasa de cambio poblacional	T = 0,2976 P = 0,1400	T = 0,2715 P = 0,1691	T = 0,3073 P = 0,1729

b) **O. rufus**

	Número de dispersores	Tasa de recuperación	Índice de reclutamiento relativo
Abundancia poblacional	T = 0,1758 P = 0,3802	T = 0,2275 P = 0,2700	T = 0,4352 P = 0,0694
Tasa de cambio poblacional	T = -0,0916 P = 0,6510	T = -0,0522 P = 0,8027	T = 0,1032 P = 0,6671

Tablas III.3.-- Coeficientes de Correlación de Kendall (T) y nivel de significación (P) entre combinaciones interespecíficas de las variables.

a) Abundancia de *O. rufus* - Índices de dispersión de *A. azarae*

	Número de dispersores de <i>A. azarae</i>	Tasa de recuperación de <i>A. azarae</i>	Índice de reclutamiento relativo de <i>A. azarae</i>
Abundancia poblacional de <i>O. rufus</i>	T = 0,5441 P = 0,0066	T = 0,5432 P = 0,0060	T = 0,6121 P = 0,0065

a) Abundancia de *A. azarae* - Índices de dispersión de *O. rufus*

	Número de dispersores de <i>O. rufus</i>	Tasa de recuperación de <i>O. rufus</i>	Índice de reclutamiento relativo de <i>O. rufus</i>
Abundancia poblacional de <i>A. azarae</i>	T = -0,1054 P = 0,5928	T = -0,1546 P = 0,4437	T = -0,2598 P = 0,2593

Tabla III.4.-- Proporción de las clases etarias del total de los individuos de **A. azarae** marcados en la cuadrícula referencia y removidos en la cuadrícula remoción (N).

	Cuadrícula referencia	Cuadrícula remoción
Juveniles	0,30	0,03
Subadultos	0,09	0,06
Adultos	0,61	0,90

N = 23 31

Tabla III.5.-- Proporción de las clases etarias del total de los individuos de **O. rufus** marcados en la cuadrícula referencia y removidos en la cuadrícula remoción (N).

	Cuadrícula referencia	Cuadrícula remoción
Juveniles	0	0
Subadultos	0,56	0,46
Adultos	0,44	0,54

N = 16 28

Figura III.1.-- Mínimo número de individuos vivos conocidos (MNKA), Número de dispersores (ND), Tasa de recuperación (TR) e Índice de reclutamiento relativo (IRR) de *A. azarae*.

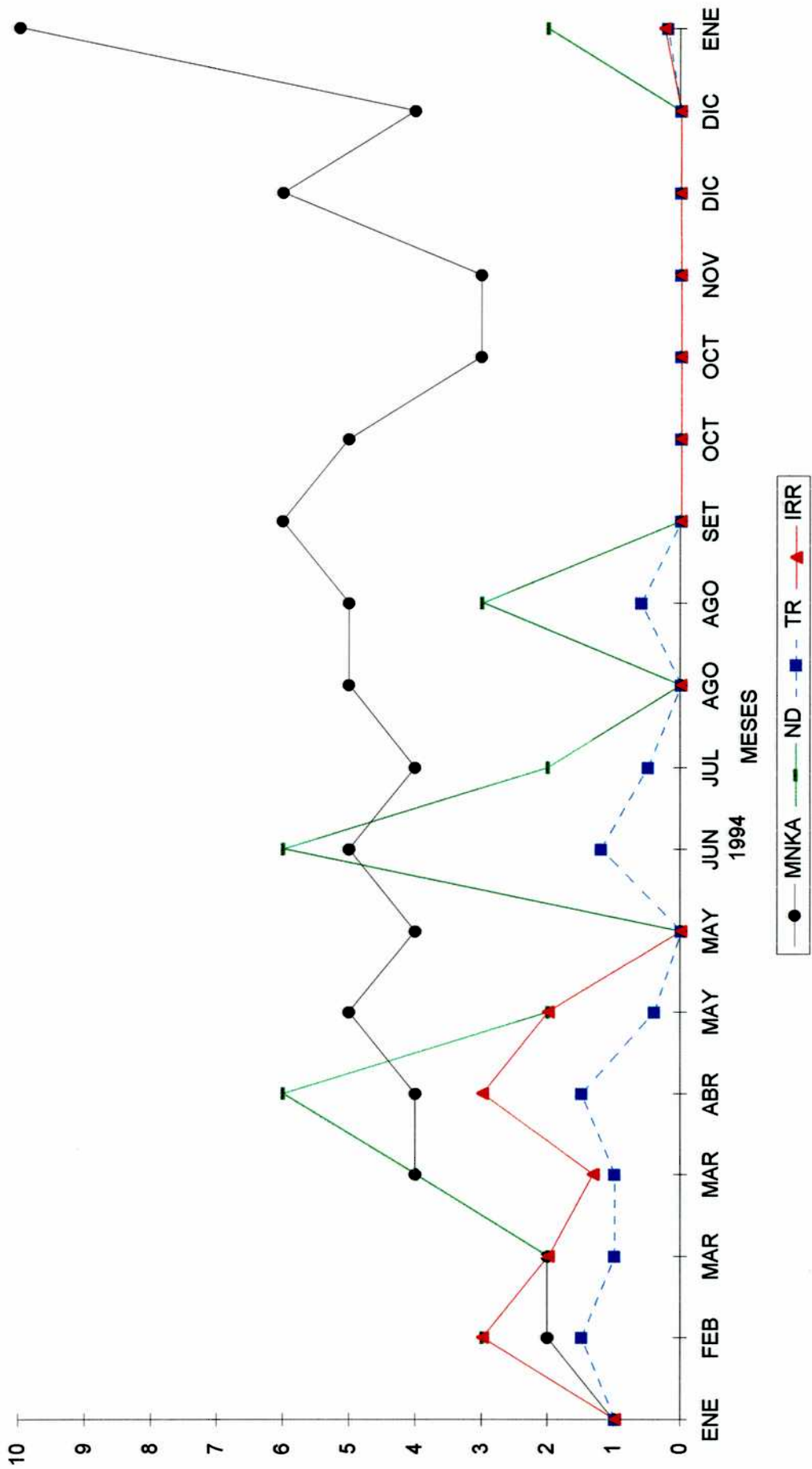


Figura III.2.-- Mínimo número de individuos vivos conocidos (MNKA), Número de dispersores (ND), Tasa de recuperación (TR) e Índice de reclutamiento relativo (IRR) de *O. rufus*.

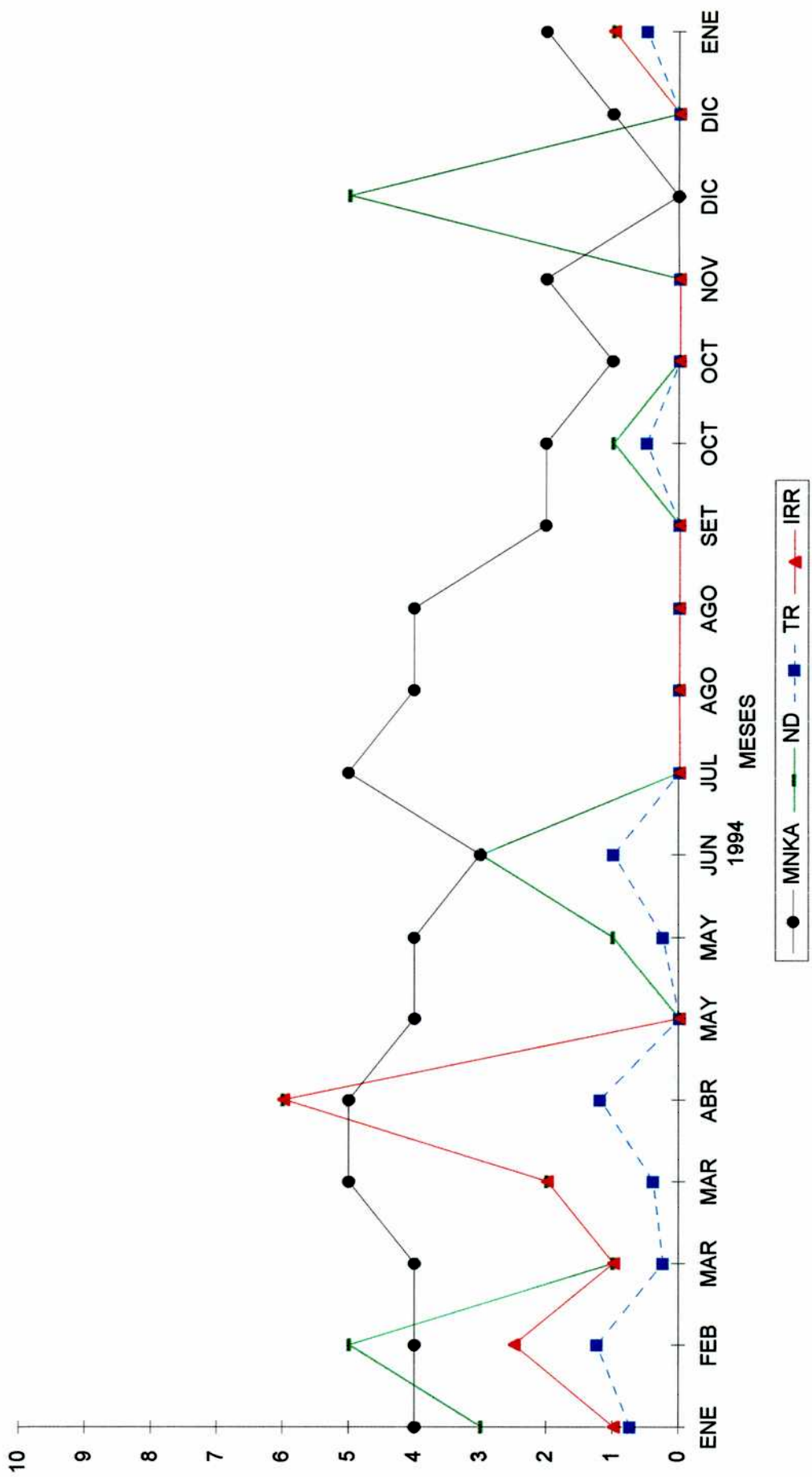
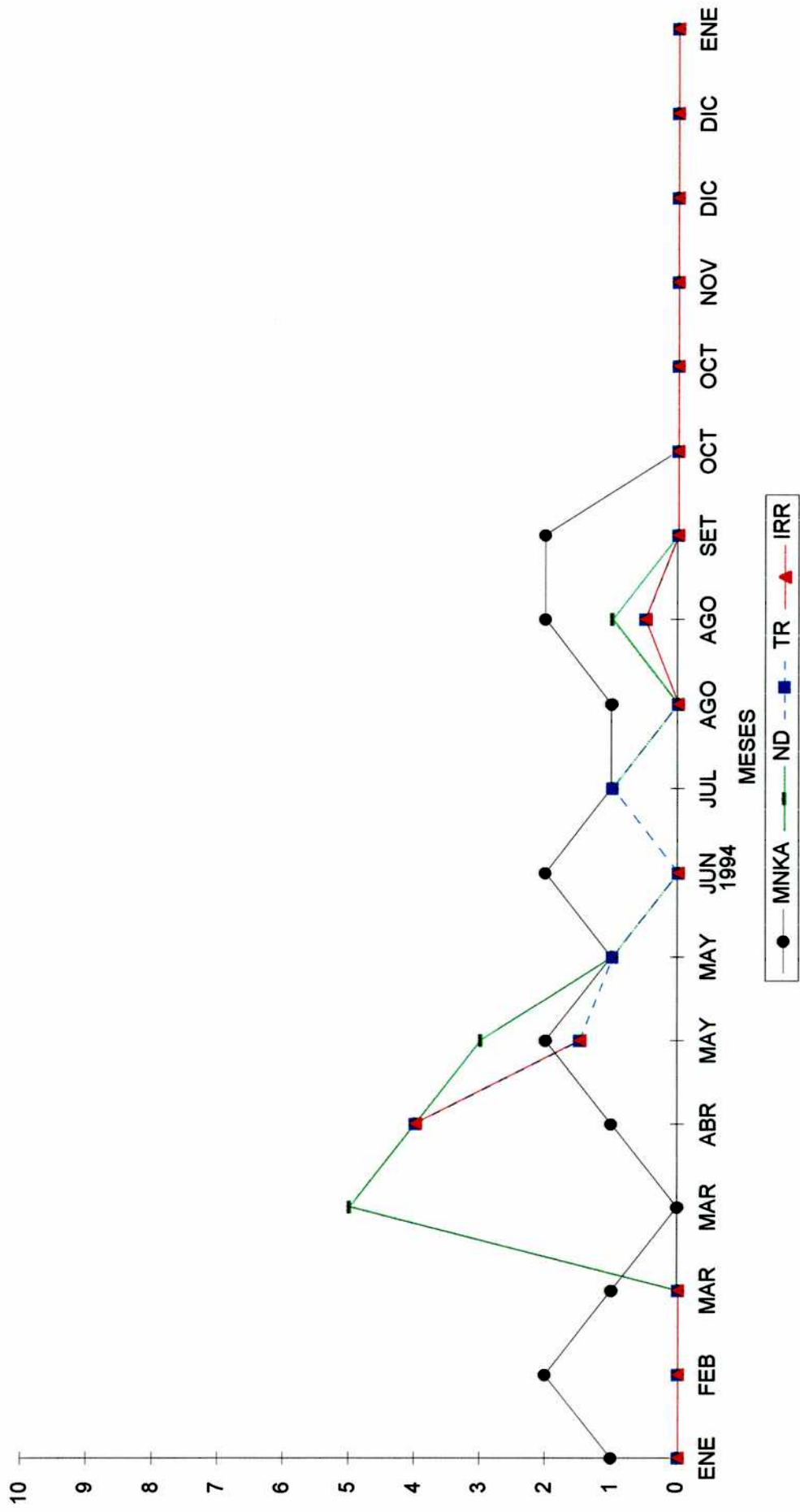


Figura III.3.-- Mínimo número de individuos vivos conocidos (MNKA), Número de dispersores (ND), Tasa de recuperación (TR) e Índice de reclutamiento relativo (IRR) de *O. delticola*



CONCLUSIONES GENERALES

Las principales conclusiones de este estudio pueden resumirse como se detalla a continuación:

Las condiciones climáticas registradas en la primavera y el verano (aumento de las temperaturas, disminución de las heladas y, en general, mayores precipitaciones) favorecen el crecimiento de la vegetación, lo que representa un incremento en la oferta de alimento y refugio para los roedores, situación que influye en el estado reproductivo de los mismos.

Sin embargo este mejoramiento de la calidad del hábitat no es experimentado de igual manera por todos los "sectores" de la comunidad, ya que los mismos reaccionan de acuerdo a las características propias de cada especie (preferencias alimentarias, hábitos de nidificación, sistema de apareamiento, etc.) y a las relaciones competitivas, tanto intra como interespecíficas, relacionadas con la necesidad de asegurarse los recursos esenciales para el éxito reproductivo (para las hembras: alimento y refugio, y para los machos: hembras sexualmente receptivas).

A. azarae, O. rufus y O. delticola

Los resultados obtenidos en relación a estas especies, demostraron que una alta abundancia de *O. rufus* inhibe la actividad reproductiva de *A. azarae* promoviendo además su dispersión. Tales efectos son revertidos ante una disminución de los números poblacionales de *O. rufus*. Esto sugiere que la presencia de esta última restringe la fijación de territorios por parte de las hembras de *A. azarae*. Tal interacción competitiva estaría determinada por una superposición en las preferencias por el recurso alimentario y en la selección de ambientes con mayor cobertura.

O. rufus exhibe altos valores de densidad luego de primaveras muy lluviosas. Este evento climático produce un aumento en el nivel de agua de los canales (suceso determinado también por la altura del río Paraná) y de la cobertura vegetal. Tales condiciones determinan, para las hembras de *O. rufus*, una mayor disponibilidad de sitios adecuados donde nidificar, favoreciéndose así la actividad reproductiva de esta especie.

De todas las especies de roedores presentes en la zona, *O. delticola* es la que tiene mayores adaptaciones morfológicas a estratos arbóreos. La utilización de los mismos se asentúa durante los períodos con actividad reproductiva, evitando así las interacciones con otras especies de roedores.

Con respecto a la dispersión durante el verano de *A. azarae* y *O. rufus*, ésta no solo estaría relacionada con la competencia interespecífica, sino que además se le sumarían las interacciones intraespecíficas. Esto se debería a la existencia de un amplio sector dentro de cada población involucrado en la reproducción, debido a una alta densidad resultante de una intensa actividad reproductiva durante la primavera y además, en el caso particular de *O. rufus*, a la superposición de generaciones sexualmente maduras.

A partir del otoño, las heladas y la disminución de las temperaturas determinan un deterioro de la vegetación (el cual es más marcado aún si las precipitaciones son escasas) y por lo tanto existe una reducción de alimento y refugio para los roedores.

Esta situación, sumada a las altas densidades de roedores resultantes de la reproducción en las estaciones precedentes, produce un incremento de las tensiones sociales dentro de esta comunidad. El resultado se traduce en el cese de la actividad reproductiva y la dispersión de individuos que no logren defender los sitios de mejor calidad. Tales movimientos incluirán también el descenso desde el estrato arbóreo de los individuos de *O. delticola*. Dado que en esta especie la dispersión estaría fuertemente influida por el sistema de apareamiento, los dispersores son en su mayoría machos jóvenes.

Este cese de la reproducción y la alta vulnerabilidad a la predación que tienen los roedores durante los movimientos dispersivos, provoca la disminución en sus números poblacionales.

Hacia el invierno, la oferta de hábitats de buena calidad es mínima, dado que las condiciones climáticas determinan un incremento en el deterioro de la vegetación.

O. delticola tiene la ventaja de no experimentar competencia con otras especies por aquellos sitios vacantes del estrato arbóreo, por lo que su establecimiento en los mismos se realizaría principalmente durante el invierno.

A. azarae y *O. rufus* estarían compitiendo por ocupar los mejores sitios a nivel del suelo. En esta interacción probablemente *O. rufus* presente ciertas ventajas, siendo así la primera en acceder a esos hábitats. En consecuencia algunos individuos de *A. azarae* quedan subordinados en los sitios de menor calidad, mientras que otros se dispersan en la búsqueda de lugares más óptimos, con menor presión competitiva.

O. flavescens

Es la especie con mayores características de "estratega r", por lo que posee la menor capacidad competitiva. En consecuencia su presencia está fuertemente condicionada por la densidad del resto de las especies de roedores. Asimismo, si éstas son muy abundantes, **O. flavescens** es capaz de desplazar temporalmente su actividad reproductiva con respecto a aquellas, lo que constituye una estrategia de la especie para disminuir los efectos negativos derivados de las interacciones competitivas.

S. tumidus

La ocurrencia de precipitaciones muy intensas produjeron anegamientos en algunas áreas, lo que representa un incremento de la calidad del hábitat para **S. tumidus**. De las especies estudiadas, ésta es la más asociada a ambientes acuáticos, los cuales serían particularmente seleccionados por las hembras para su nidificación.

En síntesis, los cambios estacionales de las condiciones climáticas determinan una fluctuación temporal en la cantidad de recursos para los roedores: alimento, refugio ante los predadores y sitios adecuados para nidificar; afectando así la actividad reproductiva de los mismos. Además ésta también es influida por la competencia intra e interespecífica. La respuesta de los individuos a este tipo de interacciones es variada (dispersión, mayor uso de estratos vacantes, desplazamiento temporal de la actividad reproductiva, cese de la misma), dependiendo la misma de las características de las especies en cuanto a su capacidad competitiva, preferencias alimentarias y adaptaciones morfológicas.

BIBLIOGRAFIA

- Abramsky, Z. y Tracy, C. R. 1979. Population biology of a "noncycling" population of prairie voles and a hypothesis on the role of migration in regulating microtine cycles. *Ecology*, 60: 349-361.
- Adler, G. H. 1998. Impacts of resource abundance on populations of a tropical forest rodent. *Ecology*, 79: 242-254.
- Andrewartha, H. G. 1961. Introduction to the study of animal populations. Methuen & CO LTD, Londres, 281 pp.
- Andrzejewski, R. 1975. Supplementary food and the winter dynamics of bank vole populations. *Acta Theriologica*, 20: 23-40.
- Antinuchi, D. C. y Busch, C. Energética de la gestación y lactancia en *Akodon azarae*. Resúmenes de las X Jornadas Argentinas de Mastozoología, La Plata, p. 3.
- Austin, A. T. y Vitousek, P. M. 1997. La disponibilidad de agua cambia la dinámica del carbono y nutrientes a lo largo de un gradiente de precipitaciones. Resúmenes de las XVIII Reunión Argentina de Ecología, Buenos Aires, p.8.
- Barlow, J. 1969. Observations on the biology of rodents in Uruguay. Life Sciences Contributions Royal Ontario Museum, 75: 1-59.
- Batzli, G. O. 1983. Responses of arctic rodent populations to nutritional factors. *Oikos*, 40: 396-406.
- Belloq, M. I. 1988. Predación de roedores por aves en ecosistemas agrarios. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 213 pp.
- Bendell, J. F. 1959. Food as a control of a population of white-footed mice, *Peromyscus leucopus noveboracensis* (Fischer). *Canadian Journal of Zoology*, 37: 173-209.
- Bennion, E. B. 1967. Fabricación de pan. Oxford University Press, Londres, 404 pp.
- Bilenca, D. N. 1993. Caracterización de los nichos ecológicos y organización de las comunidades de roedores cricétidos de la región pampeana. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 273 pp.
- Bilenca, D. N., Kravetz, F. O. y Zuleta, G. A. 1992. Food habits of *Akodon azarae* and *Calomys laucha* (Cricetidae, Rodentia) in agroecosystems of central Argentina. *Mammalia*, 56: 371-383.
- Bollinger, E. K., Harper, S. J. y Barrett, G. W. 1993. Inbreeding avoidance increases dispersal movements of the meadow vole. *Ecology*, 74: 1153-1156.
- Bonaventura, S. M. y Kravetz, F. O. 1989. Relación roedor-vegetación: importancia de la disponibilidad de cobertura verde para *Akodon azarae* durante el invierno. *Physis*, Secc. C. 47: 1-5.
- Bonaventura, S. M., Kravetz, F. O. y Suárez, O. V. 1992 a. The relationship between food availability, space use and territoriality in *Akodon azarae* (Rodentia, Cricetidae). *Mammalia*, 56: 407-416.
- Bonaventura, S. M., Piantanida M. J. y Gurini, L. 1992 b. Selección de habitat en roedores del Delta Bonaerense. *Acta Científica Venezolana (Zoología)*, 43: 373-389.
- Bonaventura, S. M., Piantanida M. J., Gurini L. y Sánchez López, M. I. 1991. Habitat selection in population of cricetine rodents in the region Delta (Argentina). *Mammalia*, 55: 339-354.
- Bonaventura, S. M., Cueto, V. R., Kravetz, F. O., Piantanida, M. J., Vilela, A. y Acevedo, J. 1990. Importancia de la heterogeneidad del ambiente en la reproducción del ratón de campo *Akodon azarae*. Resúmenes de la I Reunión Conjunta de la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM) y la American Society of Mammalogist (ASM), Buenos Aires, p. 22
- Bonaventura, S. M., Piantanida, M. J., Sánchez López, M. I., Cueto, V. R., Cagnoni, M. y Hernández, E. 1993. "Estudio del área de actividad de *Akodon azarae* en una población provista con alimento extra". Resúmenes de la XVI Reunión Argentina de Ecología, Puerto Madryn, p. 138.
- Bondrup-Nielsen, S. 1986. Investigation of spacing behaviour of *Clethrionomys gapperi* experimentation. *Journal of Animal Ecology*, 55: 269-279.
- 1993. Early malnutrition increases migration of adult female meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Oikos*, 67: 317-320
- Bondrup-Nielsen, S. y Karlsson, F. 1985. Movements and spatial patterns in populations of *Clethrionomys* species: A review. *Annales Zoologici Fennici*, 22: 385-392.
- Boonstra, R. y Krebs, C. J. 1977. A fencing experiment on a high-density population of *Microtus townsendii*. *Canadian Journal of Zoology*, 55: 1166-1175.

- Boonstra, R., Krebs, C. J., Gaines, M. S., Johnson, M. L. y Craine, T. M. 1987. Natal philopatry and breeding systems in voles (*Microtus* spp.). *Journal of Animal Ecology*, 56: 655-673.
- Boutin, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 203-220.
- Bowers, M. A., Thompson, D. B. y Brown, J. H. 1987. Spatial organization of a desert rodent community: food addition and species removal. *Oecología*, 72: 77-82.
- Briese, L. A. y Smith, M. H. 1974. Seasonal abundance and movement of nine species of small mammals. *Journal of Mammalogy*, 55: 615-629.
- Brown, J. H. y Munger, J. C. 1985. Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. *Ecology*, 66: 1545-1563.
- Bryant, J. P. 1981. Phytochemical deterrence of snowshoe hare browsing by adventitious shoots of four Alaskan trees. *Science*, 213: 889-890.
- Bujalska, G. 1970. Reproduction stabilizing elements in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1788). *Acta Theriologica*, 15: 381-412.
- Burkart, A. 1957. Ojeada sinóptica sobre la vegetación del Delta del Paraná. *Darwiniana*, 11: 457-561.
- Busch, M. 1987. Competencia interespecífica en roedores silvestres. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 128 pp.
- Busch, M. y Kravetz, F. O. 1992 a. Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *Calomys musculinus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two-habitat system. I. Spatial and numerical relationship. *Mammalia*, 56: 45-56.
- 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.
- Calhoun, J. B. y Webb, W. L. 1953. Induced emigrations among small mammals. *Science*, 117: 358-360.
- Chaneton, E. J., Di Bella, C. M., León, R. J. C. y Rebella, C. 1995. Análisis regional de la variabilidad espacial y temporal de la productividad primaria de los pastizales de la Pampa Deprimida. Resúmenes de la XVII Reunión Argentina de Ecología, Mar del Plata, p. 230-231.
- Chew, R. M. y Butterworth, B. B. 1964. Ecology of rodents in Indian cove (Mojave desert), Joshua tree national monument, California. *Journal of Mammalogy*, 45: 203-225.
- Chiozza, E. M. y González Van Domselaar, Z. 1958. Clima. En: La Argentina. Suma geográfica. Tomo II, cap. I, Ed. Peuser, Buenos Aires, p. 3-183.
- Chitty, D. 1960. Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Canadian Journal of Zoology*, 38: 99-113.
- Christian, J. J. 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *Journal of Mammalogy*, 31: 247-259.
- 1971. Fighting, maturity, and population density in *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Mammalogy*, 52: 556-567.
- 1978. Neurobehavioral endocrine regulation of small mammal populations. En: Populations of small mammals under natural conditions. Ed. D. P. Snyder, Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Linesville, Pennsylvania, 5: 143-158.
- Cittadino, E. A. 1995. Movimientos y dispersión en el ratón del pastizal pampeano, *Akodon azarae*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 161 pp.
- Cittadino, E. A., De Carli, P., Busch, M. y Kravetz, F. O. 1994. Effects of food supplementation on rodents in winter. *Journal of Mammalogy*, 75: 446-453.
- Cole, F. R. y Batzli, G. O. 1978. Influence of supplemental feeding on a vole population. *Journal of Mammalogy*, 59: 809-819.
- 1989. Effects of food availability and predation on prairie vole demography: a field experiment. *Ecology*, 70: 411-421.
- Conley, W. 1976. Competition between *Microtus*: a behavioral hypothesis. *Ecology*, 57: 224-237.
- Crespo, J. A. 1944. Relaciones entre estados climáticos y la ecología de algunos roedores de campo (Cricetidae). *Revista Argentina de Zoogeografía*, 4: 137-144.
- 1966. Ecología de una comunidad de roedores silvestres en el Partido de Rojas, provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (Ecología)*, 1:79-144.

- Crespo, J. A., Sabbatini, M.S., Piantanida, M. J. y De Villafañe, G. 1970. Estudios ecológicos sobre roedores silvestres. Publicación especial de la Secretaría de Estado de Salud Pública, Argentina, 45 pp.
- Crisci, J. V. y López Armengol, M. F. 1983. Introducción a la teoría práctica de la taxonomía numérica. Monografía científica nro. 26, serie de biología, Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D. C., 132 pp.
- Cueto, V. R., Cagnoni, M. y Piantanida, M. J. 1995 a. Habitat use of *Scapteromys tumidus* (Rodentia: Cricetidae) in the delta of the Paraná River, Argentina. *Mammalia*, 59: 23-34.
- Cueto, V. R., Piantanida, M. J. y Cagnoni, M. 1995 b. Population demography of *Oxymycterus rufus* (Rodentia: Cricetidae) inhabiting a patchy environment of the delta of the Paraná River, Argentina. *Acta Theriologica*, 40: 123-130.
- Cueto, V. R., Sánchez López, M. I. y Piantanida, M. J. 1995 c. Variación estacional del área de campeo de *Oxymycterus rufus* (Rodentia: Cricetidae), en el Delta del río Paraná, Argentina. Doñana, *Acta Vertebrata*, 22: 87-95.
- Dalby, P. 1975. Biology of pampa rodents, Balcarce Area, Argentina. *Publications of the Museum, Michigan State University Biological Series*, 5:149-272.
- David, E. D. 1978. Physiological and behavioral responses to the social environment. En: *Populations of small mammals under natural conditions*. Ed. D. P. Snyder, Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Linesville, Pennsylvania, 5: 84-91.
- De Long, K. T. 1967. Population ecology of feral house mice. *Ecology*, 48: 611-634.
- Desy, E. A. y Batzli, G. O. 1989. Effects of food availability and predation on prairie vole demography: a field experiment. *Ecology*, 70: 411-421.
- Desy, E. A., Batzli, G. O. y Liu, J. 1990. Effects of food and predation on behaviour of prairie voles: a field experiment. *Oikos*, 58: 159-168.
- De Villafañe, G. 1981. Reproducción y crecimiento de *Akodon azarae azarae* (Fischer, 1829). *Historia Natural*, 1: 193-204.
- Dirección Nacional de Construcciones Portuarias y Vías Navegables. 1983. Anuario Hidrográfico (1976-80). Secretaría de Intereses Marítimos. Ministerio de Economía. Buenos Aires, Argentina
- Dobson, F. S. 1981. An experimental examination of an artificial dispersal sink. *Journal of Mammalogy*, 62: 74-81.
- 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behaviour*, 30: 1183-1192.
- Erlinge, S. 1987. Predation and noncyclicality in a microtine population in southern Sweden. *Oikos*, 50: 347-352.
- Erlinge, S., Hoogenboom, I., Agrell, J., Nelson, J. y Sandell, M. 1990. Density-related home-range size and overlap in adult field voles (*Microtus agrestis*) in southern Sweden. *Journal of Mammalogy*, 71: 597-603.
- Erlinge S, Goransson, G., Hansson, L., Hogstedt, G., Liberg, O., Nilsson, I. N., Nilsson, T., von Schantz, T. y Sylvén, M. 1983. Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden. *Oikos*, 40: 36-52.
- Ford, R. G. y Pitelka, F. A. 1984. Resource limitation in populations of the California vole. *Ecology*, 65: 122-136,
- Fordham, R. A. 1971. Field populations of deermice with supplemental food. *Ecology*, 52:138-146.
- Frank, D. H. y Heske, E. J. 1992. Seasonal changes in space use patterns in the southern grasshopper mouse, *Onychomys torridus torridus*. *Journal of Mammalogy*, 73: 292-298.
- Gaines, M. S. y Mc Clenaghan, L. R. jr. 1980. Dispersal in small mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 163-196.
- Gaines, M. S., Vivas, A. M. y Baker, C. L. 1979. An experimental analysis of dispersal in fluctuating vole populations: demographic parameters. *Ecology*, 60: 814-828.
- Galmarini, A. G. y Raffo del Campo, J. M. 1966. Clasificación geográfica regional de la República Argentina. Tema de divulgación interna nro. 46, Presidencia de la Nación, Consejo Nacional de Desarrollo, Buenos Aires.
- Gliwicz, J. 1988. Seasonal dispersal in non-cyclic populations of *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Acta Theriologica*, 33: 263-272.

- Gómez, I. A. y Gallopin, G. C. 1991. Estimación de la productividad primaria neta de ecosistemas terrestres del mundo en relación a factores ambientales. *Ecología Austral* 1: 24-40.
- González, L. y Murúa, R. 1983-85. Características del período reproductivo de tres especies de roedores cricétidos del bosque higrófilo templado. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso, Chile*, 16: 87-99.
- González, L., Murúa, R. y Jofré, C. 1989. The effect of seed availability on population density of **Oryzomys** in Southern Chile. *Journal of Mammalogy*, 70: 401-403.
- Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28: 1140-1162.
- Hanski, I., Turchin, P., Korplmaki, E. y Henttonen, H. 1993. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos. *Nature*, 364: 232-235.
- Hayne, D. W. 1949. Calculation of size home range. *Journal of Mammalogy*, 30: 1-18.
- Heske, E. J., Ostfeld, R. S. y Lidicker, W. Z. Jr. 1984. Competitive interactions between **Microtus californicus** and **Reithrodontomys megalotis** during two peaks of **Microtus** abundance. *Journal of Mammalogy*, 65: 271-280.
- 1988. Does social behavior drive vole cycles? An evaluation of competing models as they pertain to California voles. *Canadian Journal of Zoology*, 66: 1153-1159.
- Hestbeck, J. B. 1982. Population regulation of cyclic mammals: the social fence hypothesis. *Oikos*, 39: 157-163.
- 1986. Multiple regulation states in populations of the California vole, **Microtus californicus**. *Ecological Monographs*, 56: 161-181.
- Hodara, K. 1993. Hábitos de nidificación como estimador de la selección de hábitat en dos especies de roedores cricétidos en agroecosistemas pampeanos. Seminario de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 33 pp.
- Hodara, K., De Carli, P., Sartori, A., Busch, M. y Cittadino, E. A. 1995. Resúmenes de la XVII Reunión Argentina de Ecología, Mar del Plata, p. 41.
- Ims, R. A. 1989. Kinship and origin effects on dispersal and space sharing in **Clethrionomys rufocanus**. *Ecology*, 70: 607-616.
- 1990. Determinants of natal dispersal and space use in grey-sided voles, **Clethrionomys rufocanus**: a combined field and laboratory experiment. *Oikos*, 57: 106-113.
- Iriondo, M. y Scotta, E. 1979. The evolution of the Paraná River Delta. Proceedings of the 1978 International Symposium on Coastal Evolution in the Quaternary. Sao Paulo. Brasil, p. 405-418.
- Jones, E. N. 1990. Effects of forage availability on home range and population density of **Microtus pennsylvanicus**. *Journal of Mammalogy*, 71: 382-389.
- Joule, J. y Cameron, G. N. 1975. Species removal studies. I. Dispersal strategies of sympatric **Sigmodon hispidus** and **Reithrodontomys fulvescens** populations. *Journal of Mammalogy*, 56: 378-396.
- Kandus, P. 1997. Análisis de patrones de vegetación a escala regional en el Bajo Delta Bonaerense del Río Paraná, Argentina. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 241 pp.
- Kawata, M. 1987. The effect of kinship on spacing among female red-backed voles, **Clethrionomys rufocanus bedfordiae**. *Oecologia*, 72: 115-122.
- Keane, B. 1990. Dispersal and inbreeding avoidance in the white-footed mouse, **Peromyscus leucopus**. *Animal Behaviour*, 40: 143-152.
- Keith, T. P. y Tamarin, R. H. 1981. Genetic and demographic differences between dispersers and residents in cycling and noncycling vole populations. *Journal of Mammalogy*, 62: 713-725.
- Koplin, J. R. y Hofmann, R. S. 1968. Habitat overlap and competitive exclusion in voles (**Microtus**). *American Midland Naturalist*, 80: 494-507.
- Kravetz, F. O. 1972. Estudio del régimen alimenticio, períodos de actividad y otros rasgos ecológicos en una comunidad del ratón hocicudo. (**Oxymycterus rufus platensis**, Thomas) de Punta Lara. *Acta Zoológica Lilloana*, 13:182-201.
- Krebs, C. J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of **Microtus californicus**. *Ecological Monographs*, 36:239-272.
- Krebs, C. J. y De Long, K. T. 1965. A **Microtus** population with supplemental food. *Journal of Mammalogy*, 46: 566-572.

- Krebs, C. J., Gaines, M. S., Keller, B. L., Myers, J. H. y Tamarin, R. H. 1973. Population cycles in small rodents. *Science*, 179: 35-41.
- Krebs, C.J., Wingate, I., Le Duc, J., Redfield, J. A., Taitt, M. y Hilborn, R. 1976. *Microtus* population biology: dispersal in fluctuating populations of *M. townsendii*. *Canadian Journal of Zoology*, 54: 79- 5.
- Lack, D. 1954. Cyclic mortality. *The Journal of Wildlife Management*, 18: 25-37.
- Landry, S. O. 1970. The Rodentia as omnivorous. *The Quarterly Review of Biology*, 45:351-372.
- Langguth, A. 1963. Las especies uruguayas del género *Oryzomys*. *Comunicaciones zoológicas del Museo de historia natural de Montevideo*. 7: 1-21.
- Lareschi, M. 1996. Estudio preliminar de la comunidad de roedores (Rodentia: Muridae) y sus ectoparásitos (Acari, Phthiraptera y Siphonaptera) en Punta Lara (Buenos Aires). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 55: 113-120.
- Latinoconsult Argentina. 1972. Estudio integral para el desarrollo del Delta del Río Paraná bonaerense, Tomo I. Ministerio de Economía de la Provincia de Buenos Aires, Argentina, 454 pp.
- Liberg, O. y von Schantz, T. 1985. Sex-biased philopatry and dispersal in birds and mammals: the oedipus hypothesis. *American Naturalist*, 126: 129-135.
- 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.
- . 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals. En: *Small mammals: their productivity and populations dynamics*. International Biological Programme, Cambridge University Press, Inglaterra, 5: 103-134.
- . 1978. Regulation of number in small mammal populations, historical reflections and a synthesis. En: *Populations of small mammals under natural conditions*. Ed. D. P. Snyder, Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Linesville, Pennsylvania, 5: 122-141.
- . 1985. Dispersal. En: *Biology of New World Microtus*. Ed. R. H. Tamarin, Special publication of the American Society of Mammalogist, 8: 420-454.
- Lidicker, W. Z. jr. y Stenseth, N. C. 1992. To disperse or not to disperse: who does it and why?. En: *Animal Dispersal - Small mammals as a model*, Ed. N. C. Stenseth y W. Z. Lidicker jr., Chapman & Hall, p. 21-36.
- Madison, D. M. 1980. Space use and social structure in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7: 65-71.
- Malvárez, A. I. 1997. Las comunidades vegetales del Delta del Río Paraná. Su relación con factores ambientales y patrones del paisaje. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 167 pp.
- Marconi, P. N. 1988. Efecto de las perturbaciones intensas sobre la estructura de las comunidades de roedores. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Médicas, Universidad de Buenos Aires, 111 pp.
- Mares, M. A. , Lacher, T. E. jr., Willig, M. R. y Bitar, N. A. 1982. An experimental anlysis of social spacing in *Tamias striatus*. *Ecology*, 63: 267-273.
- Massoia, E. A. 1964. Sistemática, distribución geográfica y rasgos etoecológicos de *Akodon (Deltamys) kempi* (Rodentia - Cricetidae). *Physis*, 24: 299-305
- . 1978. Descripción de un género y especie nuevos: *Bibimys torresi* (Mammalia - Rodentia - Cricetidae - Sigmodontinae - Scapteromyini). *Physis*, 38: 1-7.
- Massoia, E. y A. Fornes. 1964 a. Notas sobre el género *Scapteromys* (Rodentia-Cricetidae). *Physis*, 24: 279-297.
- . 1964 b. Nuevos datos sistemáticos, biológicos y etoecológicos de *Oryzomys (Oligoryzomys) delticola* Thomas (Rodentia - Cricetidae). *Investigaciones agrícolas, Delta del Paraná, INTA*, 4: 35-47.
- Maza, B. G., French, N. R. y Aschwanden, A. P. 1973. Home range dynamics in a population of heteromyid rodent. *Journal of Mammalogy*, 54: 405-425.
- Mc Guire, B., Getz, L. L., Hofmann, J. E., Pizzuto, T. y Frase, B. 1993. Natal dispersal and philopatry in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) in relation to population density, season, and natal social environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32: 293-302.
- Mc Lellan, L. J. 1996. Temporal variation in small mammal community structure in a small patch of oldfield habitat. 76 th. Annual Meeting American Society of Mammalogist.
- Mc Shea, W. 1990. Social tolerance and proximate mechanisms of dispersal among winter groups of meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Animal Behaviour*, 39: 346-351.

- Meserve, P. L., Lang, B. K., Murúa, R., Muñoz-Pedreras, A. y González, L. A. 1991. Characteristics of terrestrial small mammal assemblage in a temperate rainforest in Chile. *Revista chilena de historia natural*, 64: 157-169.
- Metzgar, L. H. 1967. An experimental comparison of screech owl predation on resident and transient white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *Journal of Mammalogy*, 48: 387-391.
- Miller, M. A. 1946. Reproductive rates and cycles in the pocket gopher. *Journal of Mammalogy*, 27: 335-358.
- Miller, R. S. 1964. Ecology and distribution of pocket gophers (Goemyidae) in Colorado. *Ecology* 45: 256-272.
- Mills, J. N., Ellis, B. A., McKee, K. T., Maiztegui, J. I. y Childs, J. E. 1991. Habitat associations and relative densities of rodent populations in cultivated areas of central Argentina. *Journal of Mammalogy*, 72: 470-479.
- Morris, R. D. 1969. Competitive exclusion between *Microtus* and *Clethrionomys* in the Aspen parkland of Saskatchewan. *Journal of Mammalogy*, 50: 291-301.
- Mujica, F. 1979. Estudio ecológico y socioeconómico del Delta Entrerriano. Parte I. Ecología. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Paraná.
- Murúa, R., González, L. A. y Meserve, P. L. 1986. Population ecology of *Oryzomys longicaudatus philippii* (Rodentia: Cricetidae) in Southern Chile. *Journal of Animal Ecology*, 55: 281-293.
- Muzzini, M. C., B. A. Ellis, J. N. Mills, J. I. Maiztegui, K. T. Mc Kee and J. E. Childs. 1990. Diet of common rodents species associated with cultivated areas of central Argentina. Resúmenes de la I Reunión Conjunta de la SAREM y ASM, Buenos Aires, p. 74.
- Myers, J.H. y Krebs, C.J. 1971. Genetic, behavioral, and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster*. *Ecological Monographs*, 41: 53-78
- Negus, N. C. y Pinter, A. J. 1966. Reproductive responses of *Microtus montanus* to plants and plant extracts in the diet. *Journal of Mammalogy*, 47: 596-601.
- Negus, N. C., Gould, E. y Chipman, R. K. 1961. Ecology of the rice rat, *Oryzomys palustris* (Harlan), on Breton island, Gulf of Mexico, with a critique of the social stress theory. *Tulane Studies in Zoology*, 8: 93-123.
- O'Connell, M. A. 1989. Population dynamics of neotropical small mammals in season habitats. *Journal of Mammalogy*, 70: 532-548.
- Ostfeld, R. S. 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *American Naturalist*, 126:1-15.
- 1986. Territoriality and mating system of California voles. *Journal of Animal Ecology*, 55: 691-706.
- Ostfeld, R. S. y Canham, C. D. 1995. Density-dependent processes in meadow voles: an experimental approach. *Ecology*, 76: 521-532.
- Pearson, O. P. 1966. The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance. *Journal of Animal Ecology*, 35: 217-233.
- 1967. La estructura por edades y la dinámica reproductiva en una población de ratones de campo, *Akodon azarae*. *Physis*, 27: 53-58.
- 1971. Additional measurements of the impact of carnivores on California voles (*Microtus californicus*). *Journal of Mammalogy*, 52: 41-49.
- 1985. Predation. En: *Biology of new world Microtus*, Ed. R. H. Tamarin, Publicación especial de la American Society of Mammalogists, 8: 535-566.
- Peles, J. D. y Barret, G. W. 1996. Effects of vegetative cover on the population dynamics of meadow voles. *Journal of Mammalogy*, 77: 857-869.
- Perrin, M. R. 1979. The roles of reproduction, survival and territoriality in the seasonal dynamics of *Clethrionomys gapperi* populations. *Acta Theriologica*, 24: 475-500.
- Piantanida, M. J. 1985. La dieta y el fotoperíodo como factores que influyen en el ciclo reproductivo de la especie de roedor cricétido *Akodon dolores* (Thomas, 1916). *Comunicaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*. *Ecología*, 1:63-69.
- Piantanida, M. J. , Bordarrampé, P. y Pettovello, A. 1990. Algunos aspectos de la reproducción de *Oligoryzomys flavescens* y *Oryzomys (Oligoryzomys) delticola* en cautiverio (Rodentia, Cricetidae). Resúmenes de la I Reunión Conjunta de la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM) y la American Society of Mammalogist (ASM), Buenos Aires, p. 64.

- Pla, L. E. 1986. Análisis multivariado: método de componentes principales. Monografía científica nro. 27, serie de matemática, Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington, D. C., 94 pp.
- Polop, J. J. 1989. Distribution and ecological observations of wild rodents in Pampa de Achala, Córdoba, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 24: 53-59.
- Poole, W. E. 1960. Breeding of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), in relation to the environment. C.S.I.R.O., *Wildlife Research*, 5: 21-43.
- Rozenfeld, F. M. y Denoel, A. 1994. Chemical signals involved in spacing behavior of breeding female bank voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780, Microtidae, Rodentia). *Journal of Chemical Ecology*, 20: 803-813.
- Saitoh, T. 1989. Effects of added food on some attributes of an enclosed vole population. *Journal of Mammalogy*, 70: 772-782.
- 1991. The effects and limits of territoriality on population regulation in grey red-backed voles, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*. *Researches on Population Ecology*, 33: 367-386.
- Sala, O., Soriano, A. y Perelman, S. 1981. Relaciones hídricas de algunos componentes de un pastizal de la depresión del Salado. *Revista de la Facultad de Agronomía*, 2: 1-10.
- Sánchez López, M. I. y Piantanida, M. J. 1995 a. Dinámica poblacional de *Oryzomys delticola*. Resúmenes de la XVII Reunión Argentina de Ecología, Mar del Plata, p. 126.
- 1995 b. Factores ambientales asociados a la abundancia de *Holochilus brasiliensis* (Rodentia, Cricetidae) en el Delta Bonaerense. Resúmenes de la X Jornadas Argentinas de Mastozoología, La Plata, p. 57.
- 1997 a. Uso del espacio por cinco especies de roedores cricétidos del Delta Bonaerense. Resúmenes de la XVIII Reunión Argentina de Ecología, Buenos Aires, p. 113.
- 1997 b. Evaluación de factores que influyen en la reproducción de *A. azarae* y *O. rufus*. Resúmenes de la XVIII Reunión Argentina de Ecología, Buenos Aires, p. 113.
- Sandell, M., Agrell, J. Erlinge, S. y Nelson, J. 1990. Natal dispersal in relation to population density and sex ratio in the field vole, *Microtus agrestis*. *Oecologia*, 83: 145-149.
- 1991. Adult philopatry and dispersal in the field vole, *Microtus agrestis*. *Oecologia*, 86: 153-158.
- Siegel, S. y Castellan, N. J. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. Ed. J. D. Anker, 399 pp.
- Smith, M. H., Gentry, J. B. y Pinder, J. 1974. Annual fluctuations in small mammal population in an eastern hardwood forest. *Journal of Mammalogy*, 55: 231-234.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf, F. J. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. Ed. W. H. Freeman and Company, 3^{ra}. edición, New York, 887 pp.
- Southwick, C. H. 1955. The population dynamics of confined house mice supplied with unlimited food. *Ecology*, 36: 212-225.
- Stenseth, N. C. 1983. Causes and consequences of dispersal in small mammals. En: *The Ecology of Animal Movement*, Ed. I. R. Swingland y P. J. Greenwood, Clarendon Press, Oxford, p. 63-101.
- Stickel, L. F. 1946. The source of animals moving into a depopulated area. *Journal of Mammalogy*, 27: 301-307.
- Strecker, R. L. y Emlen, J. T. jr. 1953. Regulatory mechanisms in house mouse populations: The effect of limited food supplied on a confined population. *Ecology*: 34: 375-385.
- Suárez, O. V. 1994. Diet and habitat selection of *Oxymycterus rutilans* (Rodentia, Cricetidae). *Mammalia* 58: 225-234.
- Sullivan, T. P. 1977. Demography and dispersal in island and mainland populations of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. *Ecology*, 58: 964-978.
- Taitt, M. J. 1981. The effect of extra food on small rodent populations: I. Deermice (*Peromyscus maniculatus*). *Journal of Animal Ecology*, 50: 111-124.
- Taitt, M. J., and C. J. Krebs. 1981. The effect of extra food on small rodent populations: II. Voles (*Microtus townsendii*). *Journal of Animal Ecology*, 50: 125-137.
- 1983. Predation, cover, and food manipulations during a spring decline of *Microtus townsendii*. *Journal of Animal Ecology*, 52: 837-848.
- Taitt, M. J., J. H. W. Gipps, C. J. Krebs, and Z. Dundjerski. 1981. The effect of extra food and cover on declining populations of *Microtus townsendii*. *Canadian Journal of Zoology*, 59:1593-1599.
- Tamarin, R. H. 1977 a. Dispersal in island and mainland voles. *Ecology*, 58: 1044-1054.

- , 1977 b. Demography of the beach vole (*Microtus breweri*) and the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) in southeastern Massachusetts. *Ecology*, 58: 1310-1321.
- Terman, C. R. 1968. Inhibition of the reproductive maturation and function in laboratory populations of prairie deermice: a test of pheromone influence. *Ecology*, 46: 1169-1172.
- Van De Graaff, K. M. y Balda, R. P. 1973. Importance of green vegetation for reproduction in the kangaroo rat, *Dipodomys merriami merriami*. *Journal of Mammalogy*, 54: 509-512.
- Van Vleck, D. B. 1968. Movements of *Microtus pennsylvanicus* in relation to depopulated areas. *Journal of Mammalogy*, 49: 92-103.
- Veiga-Borgeaud, T. 1982. Données écologiques sur *Oryzomys nigripes* (Desmarest, 1819) (Rongeurs: Cricétidés) dans le foyer naturel de peste de Barracao dos Mendes (Etat de Río de Janeiro, Brésil). *Mammalia*, 46: 335-359.
- Verts, B. J. y Carraway, L. N. 1991. Summer breeding and fecundity in the camas pocket gopher, *Thomomys bulbivorus*. *Northwestern Naturalist*, 72: 61-65.
- Viitala, J. 1977. Social organization in cyclic subarctic of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) and *Microtus agrestis* (L.). *Annales Zoologici Fennici*, 14: 53-93.
- Waser, P. M. y Jones, T. 1989. Heredability of dispersal in banner-tailed kangaroo rats, *Dipodomys spectabilis*. *Animal Behaviour*, 37: 987-991
- Watts, C. H. S. 1970. A field experiment on intraspecific interactions in the red-backed vole, *Clethrionomys gapperi*. *Journal of Mammalogy*, 51: 341-347.
- Webster, A. B. y Brooks, R. J. 1981. Social behavior of *Microtus pennsylvanicus* in relation to seasonal changes in demography. *Journal of Mammalogy*, 62: 738-751
- Wilson, E. O. *Sociobiología - La nueva síntesis*. Ed. Omega
- Wolfe, J. L. 1985. Population ecology of the Rice rat (*Oryzomys palustris*) in a coastal marsh. *Journal of Zoology, London (A)*, 205: 235-244.
- Wolff, J. O. 1996. Population fluctuations of mast-eating rodents are correlated with production of acorns. *Journal of Mammalogy*, 77: 850-856.
- Yepes, J. 1935. Epítome de la sistemática de los roedores argentinos. *Revista del Instituto Bacteriológico del D. N. de H.*, 7: 213-282.
- Young, B. L. y Stout, J. 1986. Effects of extra food on small rodents in a south temperate zone habitat: demographic responses. *Canadian Journal of Zoology*, 64: 1211-1217.
- Zuleta, G. A. 1989. Estrategias de historia de vida en el ratón del pastizal pampeano, *Akodon azarae*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 161 pp.

La siguiente figura indica los sitios desde donde fueron tomadas las fotos. Los números identifican a cada una de las mismas, y las flechas indican la posición y dirección en la que fueron tomadas (se dan más detalles de este esquema en la leyenda correspondiente a la fig. 1).

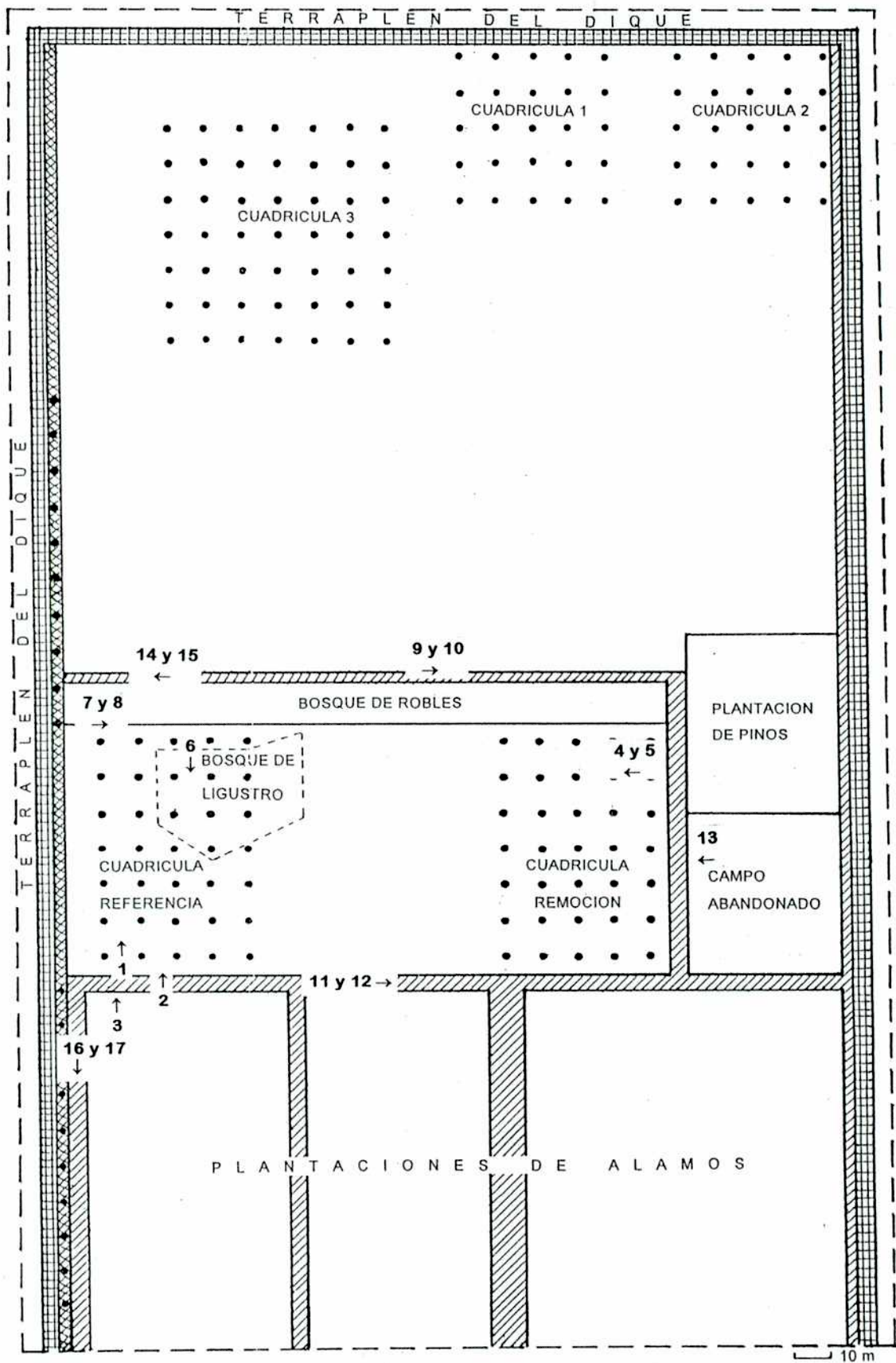


Lámina 1

Fecha: 17/1/95



Lámina 2

Fecha: 17/1/95



Lámina 3

Fecha: 22/8/94



Lámina 4

Fecha: 14/11/94



Lámina 5

Fecha: 22/8/94



Lámina 6

Fecha: 17/1/95

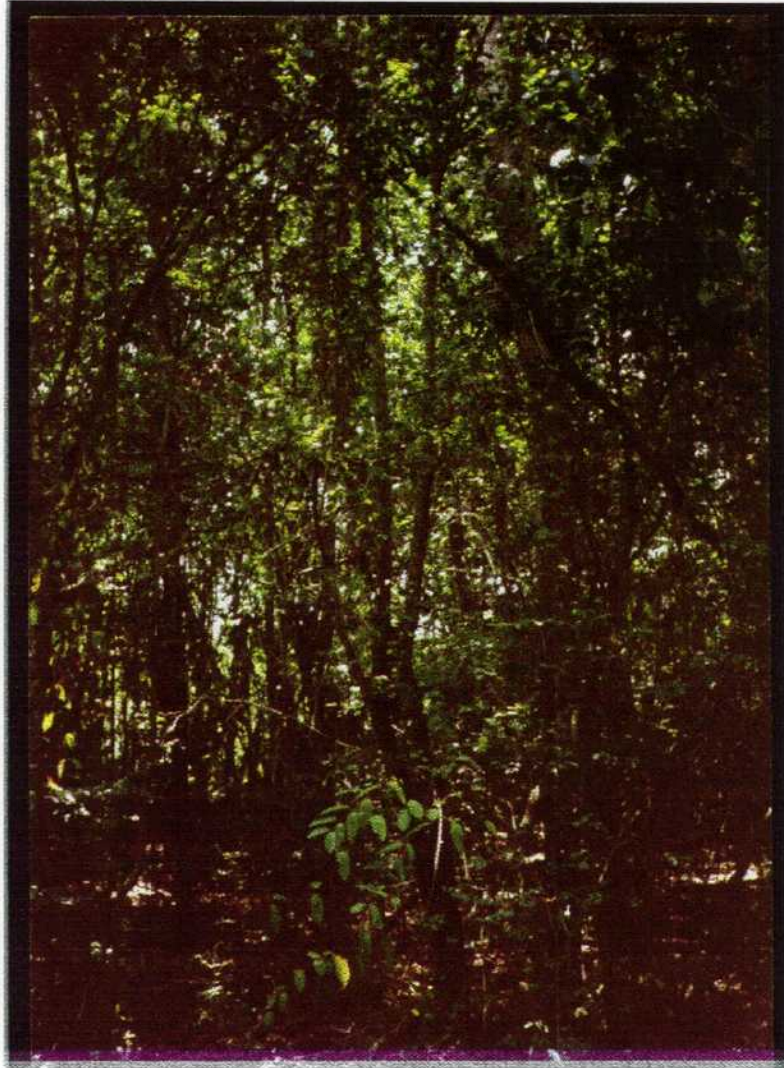


Lámina 7

Fecha: 14/11/94



Lámina 8

Fecha: 22/8/94



Lámina 9

Fecha: 14/11/94



Lámina 10

Fecha: 31/5/94



Lámina 11

Fecha: 14/11/94



Lámina 12

Fecha: 22/8/94



Lámina 13

Fecha: 22/8/94



Lámina 14

Fecha: 14/11/94



Lámina 15

Fecha: 31/5/94



Lámina 16

Fecha: 14/11/94



Lámina 17

Fecha: 22/8/94

