

Tesis Doctoral

Dispersión natal y reproductiva de la ratona común, *Troglodytes musculus*

Carro, Mariana E.

2012

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:

Carro, Mariana E.. (2012). Dispersión natal y reproductiva de la ratona común, *Troglodytes musculus*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Carro, Mariana E.. "Dispersión natal y reproductiva de la ratona común, *Troglodytes musculus*". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2012.



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

**DISPERSIÓN NATAL Y REPRODUCTIVA DE LA RATONA COMÚN,
*TROGLODYTES MUSCULUS***

TESIS PRESENTADA PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR DE LA UNIVERSIDAD DE
BUENOS AIRES EN EL ÁREA CIENCIAS BIOLÓGICAS

MARIANA E. CARRO

DIRECTOR DE TESIS: **DR. GUSTAVO FERNÁNDEZ**

CONSEJERO DE ESTUDIOS: DR. J. CARLOS REBORDA

BUENOS AIRES, 2012

Resumen

La dispersión es definida como el desplazamiento de los individuos de un lugar a otro. Este movimiento de los individuos hace que la dispersión sea una de las características de historia de vida más importantes, y a la vez menos comprendida, de la ecología y biología poblacional de una especie. La dispersión es responsable no sólo de la dinámica espacial de una población sino también constituye el proceso que causa, en último término, el flujo de genes entre poblaciones. En este trabajo se analizó el comportamiento de dispersión de la Ratona común, *Troglodytes musculus*. Esta es una pequeña ave passeriforme que habita gran parte de Sur y Centroamérica. Durante las temporadas reproductivas (octubre-enero) de 2006 a 2011 se estudió la dispersión natal y reproductiva de una población de ratonas de General Lavalle, provincia de Buenos Aires. La dispersión natal fue definida como el movimiento de los individuos, desde el lugar de nacimiento hasta el sitio del primer o potencial intento reproductivo. La dispersión reproductiva, por su parte, corresponde al desplazamiento de los individuos adultos entre un territorio reproductivo a otro, en la misma o en distinta estación reproductiva. Para estudiar la dispersión natal de la Ratona común se utilizaron tanto métodos directos como indirectos. Los métodos directos involucraron el marcado de los pichones en el nido con anillos metálicos numerados, y la posterior captura e identificación cuando adultos, si permanecían dentro del área de estudio. Para ello se realizaron durante toda la temporada reproductiva censos intensivos identificando los individuos reproductores que poseían territorios en la población. Los métodos indirectos involucraron el análisis genético de 5 poblaciones diferentes de Ratona común, distanciadas entre sí entre 0.7 y 16 km. Los resultados obtenidos a partir de métodos directos, mostraron la existencia de una alta filopatría natal, particularmente en los machos, sugiriendo que las hembras serían el sexo dispersor. Esta alta filopatría también se reveló en los análisis genéticos realizados, donde se encontró una clara estructuración y diferenciación genética entre las poblaciones que se encontraban a más de 5 km de distancia. El análisis de los costos de la dispersión mostró que las aves dispersoras tenían una menor probabilidad de supervivencia que aquellos que no dispersaban.

Para estudiar la dispersión reproductiva de la población de ratonasse realizaron censos repetidos en cada temporada reproductiva, identificando los territorios y los individuos que los defendían, los cuales se hallaban marcados con anillos plásticos de colores. En este caso se estudió tanto la dispersión intra-anual (la que sucedía entre eventos reproductivos realizados en un mismo año) como la inter-anual (la que se daba entre eventos reproductivos de sucesivos años). Los resultados mostraron una alta filopatría al territorio, siendo nuevamente mayor en machos que en hembras. Los machos solteros tuvieron una mayor tendencia a cambiar de territorio que aquellos que poseían pareja, mientras que las hembras, mostraron una mayor tendencia a cambiar de territorio cuando la pareja no sobrevivía a la siguiente temporada. Además, mediante un experimento manipulativo se encontró que la probabilidad de dispersión estaba afectada por el éxito de nidificación. Estos resultados sugieren que los cambios en los territorios en esta especie responden principalmente a incrementar el éxito reproductivo.

Los resultados obtenidos en este estudio demuestran que la Ratona común posee una alta filopatría, tanto natal como reproductiva, diferenciándose del patrón observado en la ratona norteamericana, *T. aedon*, una especie cercanamente emparentada que hasta hace poco tiempo incluía a *T. musculus*. Esto probablemente se debe no sólo a diferencias en las historias de vida de estas especies, sino que también muy probablemente a diferencias en los factores ambientales. Este trabajo constituye uno de los pocos estudios que existen analizando el comportamiento de dispersión de una especie de ave passeriforme del hemisferio sur, y plantea interesantes cuestiones acerca de la evolución del comportamiento de dispersión y del efecto que variables ambientales y demográficas tienen sobre éste.

Abstract**Natal and Breeding dispersal in House wren, *Troglodytes musculus***

Dispersal is defined as the displacement of individuals from one place to another, and is one of the most important life history characteristics, yet least understood, of the ecology and population biology of a species. Dispersal is responsible, not only for the spatial dynamics of a population, but is the process that causes, ultimately, the gene flow. In this paper we analyzed the dispersal behavior of the southern House wren, *Troglodytes musculus*. This is a small passerine bird that inhabits much of South and Central America. During the 2006-2011 breeding seasons (October-January) I studied the natal and reproductive dispersal of a House wren population at General Lavalle, Buenos Aires. Natal dispersal was defined as the movement of individuals from the place of birth to the site of their first reproductive attempt, whereas breeding dispersal corresponded to the displacement of an adult from one territory to another during the same or between successive breeding seasons. I use both, direct and indirect methods to study the natal dispersal of wrens. Direct methods involved the marking of nestlings at the nests with numbered aluminum rings, and the subsequent capture and identification as adults if they took territories within the study area. I performed intensive censuses during breeding seasons to identify breeding individual defending territories (almost the entire wren population was color-banded). Indirect methods involved the genetic analysis of 5 wren populations apart 0.7 - 16 km one each other. There was a high natal philopatry, particularly for the males; therefore, females would be the dispersal sex. This high philopatry also was detected in the genetic analysis, as I found a clear genetic differentiation among populations more than 5 km apart. Dispersal costs were associated mainly to a reduced individual survival.

In addition to natal dispersal, I studied the breeding dispersal of wrens. I performed repeated censuses during each breeding season to recognize breeding territories and individuals. I studied both, intra- and inter-annual reproductive dispersal. Results showed that wrens have a high territorial philopatry, being higher for males than for females. Bachelor males were more likely to change of territory than always paired males, while females showed a higher tendency to territory change when its mate did not survive to the next season. Also, in an experiment where nesting success was reduced, I found that individuals increased the dispersal rate. These results demonstrate that changes in the breeding territories in this species respond primarily to reproductive success.

The results obtained in this study show that wrens have a high natal and reproductive philopatry, differing from the dispersal pattern observed in the north american House wren, *T. aedon*, a closely related species that until recently included to *T. musculus*. These are not only due to differences in life histories between these species, but also to differences in environmental factors. This study is one of the few studies that analyzes the dispersal behavior of a passerine bird in the southern hemisphere, and raises interesting questions about the evolution of dispersal behavior and the effect that environmental and demographic variables have on it.

Agradecimientos

Esta Tesis pude realizarla gracias a la ayuda de muchas personas que me acompañaron y acompañan de muy diversas maneras, por eso mi eterno agradecimiento. Cada una de ellas a su forma, hicieron que hoy pueda estar acá finalizando mi trabajo.

A Mi Director Gustavo Fernández, por enseñarme, por la paciencia y por la infinita ayuda. Gracias por permitirme realizar este trabajo.

A la Dra. Bettina Mahler por toda la colaboración brindada y el aporte de sus conocimientos en los análisis genéticos.

Al Dr. Paulo Llambías por ayudarme a juntar las muestras de sangre, por enseñarme el trabajo de campo y por confiar en mí.

Al laboratorio 39, a la Dra. Myriam, Carolina, Gabi, Mariela y María del Mar por aguantar mi mal humor y nervios cuando las cosas se complicaban. Gracias por toda la ayuda y consejos que siempre me dieron.

A la Dra. Viviana Confalonieri, Noelia, Pablo y Cristian por ayudarme y prestarme su laboratorio.

A Carolina, Florencia, Laura, Paula y Romina por toda la ayuda y consejos, por compartir mis angustias cuando los análisis moleculares no salían y gracias al Gauchito.

A Euge, José, Hernán por la buena onda, los mates y las mil charlas en los pasillos.

A Tanzi por ser mi hermana, por ayudarme siempre y en todo, porque no hay océano que impida que ella este para cuando necesito ayuda.

A mis amigos Marina, Ale, María, Vanina, Meli, Sole, Fer, Fabri, Paola, Paula, Carlitos, Verito, Nadia y Ceci por acompañarme y hacer mi vida más fácil.

A mi Familia natal, mis padres, mis hermanos, a mi yaya (aunque para ella gracias hacen los monos), a mis sobris y a Mili por el apoyo que me dan; gracias por el esfuerzo de todos estos años. A mi hermano Edu por ayudarme y realizar el programa para calcular distancias.

A mi Familia porque cada día me enseña que no hay límite para el amor. Gracias Gus, por estar, por tolerarme, por ayudarme, por ser mi compañero, por ser la persona más admirable. Gracias Joaquín por ser lo que estaba buscando, por llenar mi vida de felicidad, nunca imaginé que podía llegar a ser tan feliz.

A los propietarios de las Estancias La Esperanza, Los Zorzales, Aspiroz, El Palenque, El Divisadero por permitirme ingresar a sus campos.

A Luis, Anahí, Mario, Cacho y flia., Miche, Marta y Luis por las charlas, mates y su continua y desinteresada colaboración y ayuda en General Lavalle.

A Rocío Busai por su colaboración en el trabajo de campo.

A las ratonas, por tener que soportar ser mi modelo de estudio y perdón por molestarlas.

Este trabajo fue realizado gracias al financiamiento otorgado por la AFO (The Association of Field Ornithologists) y la Beca de Postgrado otorgada por el CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas).

“Sólo existen los átomos y el vacío, el resto es materia de opinión....”

Demócrito de Abdera

Para mi Yaya y Joaquín

ÍNDICE

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

Comportamiento de dispersión	2
Dispersión natal	3
Dispersión reproductiva	5
Objetivo de esta tesis	7
Estructura de la tesis	8

CAPÍTULO 2 10

METODOLOGÍA GENERAL 10

2.1. Especie de estudio	10
2.2. Sitio de estudio	11
2.3. Metodología	12

CAPÍTULO 3 17

DISPERSIÓN NATAL EN LA RATONA COMÚN 17

3.1. Introducción	17
3.2. Métodos	19
3.3. Resultados	22
3.4. Discusión	26
Sesgo sexual en la dispersión.....	27
Causas de dispersión natal.....	28

CAPÍTULO 4

ANÁLISIS DE LA VARIABILIDAD GENÉTICA DE LAS POBLACIONES DE LA RATONA COMÚN

4.1. Introducción	31
4.2. Métodos	33
Recolección de muestras	33
Análisis de las muestras	33

Estructuración genética de las poblaciones	34
Diferencias entre sexos en las tasas de dispersión	37
4.3. Resultados	37
Diferencias entre sexos en las tasas de dispersión	39
4.4. Discusión	40
Factores que favorecen la diferenciación genética de las poblaciones	41

CAPÍTULO 5

SUPERVIVENCIA, TERRITORIALIDAD Y DISPERSIÓN REPRODUCTIVA EN LA RATONA COMÚN

5.1. Introducción	45
5.2. Métodos	47
Comportamiento dispersivo	48
5.3. Resultados	49
Comportamiento dispersivo	50
5.4 Discusión	55
Sesgo sexual en la dispersión reproductiva	58

CAPÍTULO 6

CAUSAS DE LA DISPERSIÓN REPRODUCTIVA DE LA RATONA COMÚN

6.1. Introducción	60
6.2. Métodos	63
Experimento 1: Efecto de la depredación de nidos sobre la probabilidad de dispersión reproductiva	64
Experimento 2: Efecto del éxito reproductivo sobre la probabilidad de dispersión reproductiva	66
6.3. Resultados	66
Experimento 1: Efecto de la depredación de nidos sobre la probabilidad de dispersión reproductiva	67
Experimento 2: Efecto del éxito reproductivo sobre la probabilidad de dispersión reproductiva	68
6.4. Discusión	69

DISCUSIÓN GENERAL

Patrones de dispersión	
Dispersión natal.....	74
Dispersión reproductiva	75
Sesgo sexual en la dispersión	76

Conclusiones finales	78
BIBLIOGRAFÍA	80
ANEXO 1	89
ANEXO 2	90

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

La dispersión en sentido amplio es definida como el desplazamiento de los individuos de un lugar a otro (Johnson y Gaines 1990), y constituye una de las características de historia de vida más importantes de la ecología y biología poblacional de una especie dado que constituye el proceso que causa, en último término, el flujo de genes (Dieckmann *et al.* 1999, Wiens 2001, Gibbs *et al.* 2010). Las causas y motivaciones de estos desplazamientos son la consecuencia de numerosos factores tanto ecológicos (p.ej., estacionalidad, variabilidad del hábitat) como comportamentales (p.ej., interacciones sociales, sistemas de apareamiento). Estos desplazamientos traen consecuencias en la eficacia biológica de los individuos, en la dinámica poblacional, en la estructuración genética poblacional de las especies, y aún en la estructura de las comunidades (Dieckmann *et al.* 1999, Hanski 1999, Wiens 2001). Desde un punto de vista evolutivo, la dispersión determina el nivel de flujo génico entre poblaciones y afecta procesos tales como la adaptación local, la especiación y la evolución de los rasgos de historia de vida (Dieckmann *et al.* 1999). A su vez, las consecuencias en términos de eficacia biológica individual constituyen las fuerzas selectivas que van a determinar los comportamientos dispersivos, la migración y todo tipo de movimiento que pueden desarrollar los individuos (Clobert *et al.* 2001).

La dispersión no solamente tiene interés teórico, sino que, dado las consecuencias directas y repercusiones que tiene en la dinámica de las poblaciones, es un carácter de vital importancia para la conservación de las especies (Simberloff 1988, Gibbs *et al.* 2010). En aquellos casos donde las poblaciones se encuentran estructuradas en subpoblaciones, su persistencia y estabilidad dependen fuertemente de la interconexión que existe entre ellas (Perrin y Mazalov 2000, Sutherland *et al.* 2000). De esta manera cambios en las características del paisaje pueden tener efectos profundos en la dinámica de la dispersión y, por ende, poblacional de una especie. Así, una alta fragmentación (baja conectividad) sobre las áreas reproductivas incrementa el aislamiento entre parches reproductivos (entre subpoblaciones),

inhibiendo la dispersión y limitando el flujo génico entre sitios. Una reducción del flujo génico entre los parches reproductivos provoca una pérdida de la variabilidad genética, afectando la eficacia biológica y la persistencia de la población (Payne 1990, Arguedas y Parker 2000, Jones 2004). En particular en las últimas décadas, se ha incrementado la fragmentación de los hábitats debido al aumento de la actividad humana y al cambio climático global (Davis 1989, Gibbs *et al.* 2010). En consecuencia el entendimiento de las causas evolutivas y ecológicas de la dispersión es crucial para comprender la estructuración espacial de las poblaciones y predecir la respuesta de las especies a los cambios ambientales, y en último término, para implementar prácticas de manejo que permitan la persistencia de las poblaciones (Bowler y Benton 2005).

Comportamiento de dispersión

La dispersión puede verse como un proceso que posee tres fases bien definidas: la emigración o abandono del territorio que se ocupa, el desplazamiento, y la inmigración u ocupación de un nuevo territorio (Wiens 2001). La decisión de un individuo de abandonar el sitio que ocupa para encontrar y ocupar uno nuevo, va a depender de una serie de factores tanto ambientales como evolutivos que determinarán los costos y los beneficios de dispersar (Shields 1987, Gandon y Michalakis 2001). Un individuo que dispersa podría obtener beneficios genéticos, tales como evitar la endogamia e incrementar la variabilidad genética de la progenie. Además pueden obtener beneficios ecológicos, al reducir la competencia local por recursos, u obtener territorios y/o parejas de mejor calidad (Shields 1987, Perrin y Mazalov 2000, Sutherland *et al.* 2000, Shutler y Clark 2003). Sin embargo al dispersar, un individuo asume costos, dado a que debe viajar a través de hábitats desconocidos o no adecuados, desconoce el riesgo de depredación y las fuentes de alimento del hábitat al que dispersa, además de tener que asumir los costos fisiológicos que implican los desplazamientos extensos (Hamilton y May 1977, Shields 1987, Gibbs *et al.* 2010). Entonces la regla de decisión que experimenta un individuo al momento de dispersar va a depender del balance entre los costos y los beneficios que dicho comportamiento posee (Johnson y Gaines 1990, Gandon y Michalakis 2001, Bowler y Benton 2005).

Dentro de la dispersión podemos definir dos tipos diferentes que dependen de la edad del dispersor: la **dispersión natal** y la **dispersión reproductiva**. La dispersión natal es definida como el desplazamiento realizado por los individuos desde el lugar de nacimiento hasta el sitio del primer intento reproductivo. La dispersión reproductiva es definida como el desplazamiento de un individuo adulto entre un territorio reproductivo a otro en la misma o en distinta estación reproductiva (Greenwood *et al.* 1979,

Greenwood y Harvey 1982, Shields 1987). Existen otras formas de desplazamiento que pueden mostrar los individuos (p.ej., la migración estacional que muestran muchas aves y mamíferos, la migración diaria del zooplankton, los movimientos relacionados a la búsqueda de alimento de muchos organismos, etc.) pero la dispersión natal y la reproductiva son los que contribuyen principalmente al flujo de genes en las poblaciones (Dieckmann *et al.* 1999, Clobert *et al.* 2001).

En la mayoría de las especies se encuentra que la distancia de dispersión natal es siempre mayor a la dispersión reproductiva (Greenwood 1980, Paradis *et al.* 1998), aunque hay excepciones (ver Dale *et al.* 2004). En general, la fidelidad al área natal de los juveniles es sustancialmente menor que la fidelidad de los adultos al territorio previo (Greenwood *et al.* 1979, Greenwood y Harvey 1982). Asimismo, las fuerzas evolutivas que favorecieron el desarrollo de uno u otro tipo de dispersión son diferentes, por lo que la dispersión natal y la reproductiva no son comparables (Greenwood 1980). Aún así, ambas constituyen características muy importantes en la ecología y evolución de las especies (Wiens 2001).

Dispersión natal

La dispersión natal puede ser impulsada por múltiples procesos (Dobson y Jones 1985, Gandon y Michalakis 2001). La decisión de dispersar de un individuo puede depender tanto del medio ambiente que experimenta en su propia vida, (*causas próximas*), como de factores que han sido moldeados por selección natural y que incrementan la eficacia biológica individual (*causas últimas*) (Dieckmann *et al.* 1999). El estudio de las causas próximas de la dispersión lleva, en muchos casos, al esclarecimiento de las causas últimas (Bowler y Benton 2005). Desde el punto de vista de las causas próximas, la decisión de dispersar es consecuencia de las condiciones ambientales y del hábitat, tales como la densidad poblacional (Greenwood *et al.* 1979), la variabilidad ambiental (Olivieri *et al.* 1995, Gandon y Michalakis 2001) y la disponibilidad de recursos (Arcese 1989). En estos casos, la dispersión puede ser generada por una alta competencia local por recursos (territorios y/o parejas; Wahlstrom 1994, Wauters *et al.* 2004 o por la existencia y disponibilidad de hábitats de mejor calidad; Sutherland *et al.* 2000, Shutler y Clark 2003, Bowler y Benton 2005).

La decisión de dispersar puede también responder a causas últimas. En este caso, la dispersión sería seleccionada como una estrategia de historia de vida debido a las ventajas que otorgaría en términos de incremento en la eficiencia biológica. Entre las causas últimas propuestas para explicar los patrones de dispersión se hallan la evitación de la endogamia (Wolff *et al.* 1988, Pusey y Wolf 1996), la reducción de competencia por parejas entre individuos emparentados (Dobson 1982, Moore y Ali

1984), y la reducción de la competencia por recursos entre individuos genéticamente relacionados (Murray 1967, Hamilton y May 1977, Perrin y Mazalov 2000).

No hay un consenso sobre la importancia relativa de las diferentes causas en la determinación de la distribución espacial de los individuos. Hay autores que consideran que el rol de la evitación de endogamia puede ser irrelevante, y que la causa principal de la dispersión es la competencia por recursos (Moore y Ali 1984). Otros autores consideran, en cambio, que la evitación de la endogamia es causa principal de la dispersión (Packer 1979, 1985, Harvey y Ralls 1986, Pusey 1987, Wolff 1992, Wolff y Plissner 1998). Sin embargo, es probable que la importancia de cada causa varíe no sólo entre especies, sino también entre poblaciones de la misma especie (Greenwood y Harvey 1982). Es más, existen autores que proponen la existencia de interacción entre las distintas causas favoreciendo la dispersión natal (Brandt 1992, Perrin y Goudet 2001). Por ejemplo, la dispersión generada por la existencia de una alta competencia local por pareja puede además reducir la probabilidad de endogamia (Pusey 1987, Wolff 1993). En consecuencia, distintas causas próximas y últimas pueden estar coexistiendo e interactuando para determinar los patrones de dispersión en una especie (Dobson y Jones 1985, Brandt 1992, Long *et al.* 2008).

Dentro de una población también puede existir variación entre los individuos en su tendencia a dispersar (Hawkes 2009, Gibbs *et al.* 2010). La variación individual más estudiada en este sentido es la existente dependiendo del sexo (Greenwood y Harvey 1982). Por ejemplo, en las aves, las hembras son las que usualmente dispersan, en tanto que los machos tienden a ser filopátricos (Greenwood 1980). Una explicación ampliamente consensuada para explicar este sesgo sexual en la dispersión natal, está basada en el sistema de apareamiento (Greenwood 1980, Wolff y Plissner 1998). La mayoría de las especies de aves son monógamas, siendo los machos territoriales, filopátricos y los encargados de defender el territorio (Lack 1968). Bajo estas condiciones ser filopátrico y tener conocimiento del área es más importante para machos que para hembras, por lo que los machos tenderían a ser más resistentes a cambiar de territorio, mientras que las hembras se verían forzadas a dispersar para evitar los costos de la endogamia (Greenwood 1980). Sin embargo, la evitación de la endogamia podría no ser la única explicación a la dispersión de la hembra. Dado que los machos son el sexo filopátrico debido a la mayor capacidad para adquirir y defender territorios en sitios que le son familiares (Greenwood 1980, Liberg y von Schantz 1985, Robinson y Oring 1997), las hembras tendrían la posibilidad de buscar y acceder a un macho de mejor calidad genética o con mejor territorio al dispersar (Shields 1984, Chepko-Sade y Halpin 1987). Estas hipótesis

tienen sustento en cuanto sea el macho aquel que determine el sitio de nidificación (Clarke *et al.* 1997). Si, en cambio, la hembra es la que determina el sitio de nidificación, entonces es el macho el que debe dispersar y establecerse donde se establece la hembra que será su pareja (Wolff y Plissner 1998). En otros casos, la variación entre sexos depende de las condiciones ambientales presentes. Así, por ejemplo, la disponibilidad de territorios puede condicionar la dispersión de los machos, mientras que la distancia de dispersión de las hembras podría depender de la posibilidad de obtener parejas (Eikenaar *et al.* 2008).

Otra fuente de variación individual en la tendencia a dispersar está relacionada a diferencias de personalidad entre los individuos (Cote *et al.* 2010). Aunque existen pocos estudios analizando la existencia de diferencias en la tendencia a dispersar en relación a la personalidad del individuo, los pocos estudios que se han realizado han encontrado que los animales más agresivos y audaces (que asumen mayores riesgos) son más propensos a dispersar (Fraser *et al.* 2001, Dingemans *et al.* 2003, Duckworth y Badandaev 2007). Más allá de la escasez de estudios, se ha sugerido que estas diferencias pueden tener profundos efectos sobre el comportamiento dispersivo de los animales, y por ende, en la dinámica de la población (Cote *et al.* 2010).

Dispersión reproductiva

La dispersión reproductiva involucra el movimiento de un individuo o pareja de un territorio a otro dentro de la misma o en distinta época reproductiva, siguiendo un intento reproductivo. Asociado a este concepto de dispersión reproductiva, se encuentra el del *divorcio*, el cual hace referencia a la dispersión de sólo uno de los individuos de la pareja reproductiva (Choudhury 1995). La decisión de dispersar en este caso puede depender del sexo, edad y condición del dispersor, y está relacionado a los beneficios de cambiar de territorio luego de un intento reproductivo. A diferencia de la dispersión natal, las causas que favorecerían la dispersión reproductiva serían principalmente próximas. En este sentido, se ha propuesto que la dispersión reproductiva estaría relacionada fundamentalmente al fracaso de un intento reproductivo (Greenwood y Harvey 1982, Drilling y Thompson 1988, Ward y Weatherhead 2005) o a la búsqueda de una pareja o un territorio de mejor calidad/condición (Newton y Marquiss 1982, Pärt y Gustafsson 1989, Blakesley *et al.* 2006). Si la dispersión reproductiva es adaptativa, debe entonces resultar en un incremento en la eficacia biológica de los individuos dispersores (Greenwood y Harvey 1982).

En el caso de las aves, el fracaso de un intento reproductivo puede ser debido a diferentes causas, como la deserción del nido de uno o de ambos miembros de la pareja, la pérdida del nido por depredación, o la baja calidad de territorio que afecta la cría y posterior supervivencia de los pichones volantones (Goodburn 1991, Gowaty y Plissner 1997, Haas 1998, Catlin *et al.* 2005). Se ha observado en distintas especies de aves que individuos que fueron forzados experimentalmente a fracasar en un intento reproductivo regresan al lugar de nidificación a una tasa significativamente menor que aquellos que se reprodujeron exitosamente (Harvey *et al.* 1979, Pärt y Gustafsson 1989, Hass 1998, Fisher y Wieber 2006). La decisión de dispersar también puede ser afectada por el éxito reproductivo, medido como la cantidad de parejas que se obtienen o cantidad de pichones volantones que se producen (Greenwod y Harvey 1982).

En algunas especies se ha visto que uno de los sexos puede abandonar su sitio de nidificación de temporadas previas dependiendo de la probabilidad de encontrar pareja o sitios adecuados para la nidificación (Pärt y Gustafsson 1989, Drilling y Thomson 1991, Poirier *et al.* 2003, Ward y Weatherhead 2005). En este caso, tanto la densidad poblacional como la relación de sexos poblacional son factores importantes a la hora de determinar la probabilidad de divorcio y dispersión por alguno de los miembros de la pareja (Paradis *et al.* 1998). En algunas especies tropicales, la dispersión reproductiva parece estar relacionado a la calidad del territorio o a la probabilidad de adquirir uno, más que estar directamente relacionada con el éxito reproductivo inmediato (Freed 1987a, Morton *et al.* 2000). El esfuerzo o inversión parental de cada individuo también puede forzar el divorcio y dispersión reproductiva de un miembro de la pareja. En especies donde uno de los sexos invierte poco en el cuidado de las crías y su defensa, el divorcio será más común que en aquellas donde la pareja ofrezca una asistencia substancial en el cuidado de la prole (Choudhury 1995).

Se registran casos en donde la dispersión reproductiva es también dependiente del sexo y la edad, existiendo una mayor proporción de machos que de hembras que permanecen en los mismos territorios de nidificación al siguiente año, y mayor proporción de individuos adultos que juveniles regresando cerca o al mismo lugar de nidificación (Pärt y Gustafsson 1998). Una posible explicación para las diferencias sexuales en la probabilidad de dispersión es cuando el sistema de apareamiento se basa en la defensa de los recursos por parte de los machos. En este caso los machos obtienen mayores beneficios que las hembras a ser fieles a un sitio reproductivo (Greenwood 1980, Shields 1987). En el caso donde el sistema reproductivo se basa en la defensa de la hembra por parte del macho, los movimientos

de ambos individuos deberían ser similares dado que los movimientos de las hembras condicionarían los movimientos del macho (Greenwood y Harvey 1982). Sin embargo, los desplazamientos de la hembra serían dependientes del éxito reproductivo, y son explicados como una adaptación a mejorar la performance reproductiva (Harvey *et al.* 1979, Drilling y Thompson 1988).

En cuanto al efecto de la edad sobre la probabilidad de dispersión, algunos autores cuestionan este efecto, dado que la edad y el éxito reproductivo pueden estar positivamente relacionados (Nol y Smith 1987). En algunos casos, aquellos individuos que se han reproducido por primera vez y han fallado son los que se mueven, mientras que los individuos de mayor edad (independientemente de su éxito reproductivo) y aquellos juveniles que se han reproducido exitosamente muestran una mayor fidelidad al sitio de nidificación (Newton y Marquiss 1982, Oring *et al.* 1983).

Objetivo de esta tesis

El objetivo de esta tesis fue evaluar la dispersión en la Ratona común sudamericana, *Troglodytes musculus*, en un bosque costero de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Específicamente se analizaron los patrones de dispersión natal y reproductiva de la Ratona común, tratando de identificar los factores que estarían determinando cada uno de ellos.

La dispersión constituye una de las características de historia de vida más importantes de una especie, contribuyendo a la distribución y persistencia de sus poblaciones (Lidiecker y Stenseth 1992, Clobert *et al.* 2001). Existen muy pocos estudios realizados sobre esta especie de Ratona común, la mayor parte de los cuales se han realizado en Centroamérica (Skutch 1953, Freed 1981, 1987a y b, Young 1996). Estos estudios se centran fundamentalmente en distintos aspectos de la biología reproductiva de la especie, pero ninguno analizó el comportamiento de dispersión (pero ver Arguedas y Parker 2000). Existen, en cambio, numerosos estudios sobre la Ratona común norteamericana, *T.aedon*, una especie que hasta hace muy poco incluía a *T. musculus* como una subespecie (Brumfield y Capparella 1996). Uno de estos estudios analizó el comportamiento de dispersión en la ratona norteamericana (Drilling y Thompson 1988). Sin embargo, es ampliamente conocida la diferencia existente en historias de vida entre especies del hemisferio norte y aquellas que ocupan la región tropical y sur templada (ver la revisión de Martin 1996). En general, se acepta la idea que los ambientes estables de la región tropical y el sur

templado resultan en la estabilidad de las poblaciones y la existencia de una mayor supervivencia de los individuos, lo cual redundaría en la existencia de hábitats saturados (Martin 1996, Peach *et al.* 2001, Russell 2000, Russell *et al.* 2004). Estas condiciones favorecerían la existencia de una mayor filopatría tanto natal como reproductiva en las especies tropicales y sur templadas que en las especies que habitan en el hemisferio norte (Kokko y Ekman 2002, Russell *et al.* 2004).

Entonces, el estudio del comportamiento dispersivo de la Ratona común sudamericana contribuye, por un lado, a conocer algunos de los factores que están determinando la movilidad de esta especie, permitiendo comprender algunas de las consecuencias que este comportamiento tiene en su dinámica poblacional. Por otro lado, su análisis ofrece la oportunidad de comparar las estrategias de historias de vida que esta especie posee con las observadas en la especie norteamericana.

Estructura de la tesis

La primera parte de la tesis es descriptiva, estableciendo, en el Capítulo 1, el marco teórico y fundamento del estudio. En el Capítulo 2 se caracteriza a la especie y el área de estudio, y se describe también la metodología general utilizada. El resto de esta tesis se encuentra dividida en dos partes. En la primera parte se analiza la dispersión natal en la Ratona común mediante métodos directos (a partir de datos de captura y recaptura realizados) e indirectos (análisis genéticos de distintas poblaciones) que permiten examinar la estructuración poblacional. En el Capítulo 3 se analiza la dispersión a partir de los datos de recaptura, analizando los posibles costos y beneficios de la dispersión, y la existencia de diferencias entre sexos en la distancia que dispersan. En este Capítulo se analizan también las potenciales causas de dispersión utilizando las distancias de dispersión de los individuos reavistados en el sitio de estudio. Finalmente, en el Capítulo 4 se analiza la variación genética entre poblaciones a partir de análisis moleculares para determinar el grado de diferenciación genética de las poblaciones de ratona en el área de estudio. Además se analiza si hay diferenciación genética entre machos y hembras de una misma población como consecuencia de un sesgo sexual en la dispersión.

La segunda parte de la tesis trata sobre el análisis de la dispersión reproductiva en una población de ratonas. El Capítulo 5 es el análisis de la frecuencia de dispersión reproductiva en la población, y la evaluación de la existencia de un sesgo sexual en la probabilidad de dispersión. En el Capítulo 6 se analiza el efecto que tienen distintas variables tales como la edad de los individuos, y la disponibilidad de territorio y pareja en la probabilidad de dispersión dentro y entre temporadas

reproductivas. En este Capítulo se analizan también los efectos del éxito reproductivo y la calidad del territorio como posibles causas de dispersión reproductiva a partir de experimentos manipulativos. Finalmente, en el último capítulo se integran los resultados obtenidos a lo largo del estudio y se discuten las potenciales causas próximas y últimas que pueden estar determinando el patrón de dispersión observado en esta especie.

CAPÍTULO 2

METODOLOGÍA GENERAL

2.1. Especie de estudio

La Ratona común, *Troglodytes musculus*, es un ave del orden Passeriforme, perteneciente a la familia Troglodytidae. Originalmente fue considerada como una subespecie de *T. aedon*, la cual era la especie paseriforme neotropical con mayor distribución latitudinal abarcando desde el sur de Canadá hasta el sur de la Patagonia Argentina, encontrándose también en las islas Malvinas (Skutch 1953, Paynter 1957, Brumfield y Capparella 1996). Sin embargo, dentro de esta amplia distribución se habían descrito hasta 30 subespecies diferentes (20 continentales y 10 insulares) basándose en diferencias morfométricas y de color (Paynter 1957, 1960). Algunos autores, sin embargo han tratado históricamente a la Ratona común sudamericana como una especie separada de *T. aedon* (Hellmayr 1934, Pinto 1944, Phelps y Phelps 1950, Skutch 1953). Brumfield y Capparella (1996) han sugerido que existen suficientes diferencias entre estos dos grupos como para considerarlas especies independientes. En este caso, la distribución de *T. aedon* sería desde Canadá hasta norte de México, mientras que *T. musculus* se distribuiría desde el este de Oaxaca, México, hasta Tierra del Fuego, Argentina. Mas allá de estas diferencias en su distribución, existen diferencias tanto comportamentales como de historias de vida entre estas especies que avalarían esta división. Mientras que *T. aedon* es una especie poligínica migrante, con un tamaño típico de puesta de 6 huevos, *T. musculus* es monogámica, residente todo el año y su tamaño típico de puesta es de 5 huevos. Sin embargo, no existe acuerdo aún sobre esta división, y se ha sugerido tratar a todas estas especies como un *grupo de especies* (Remsen *et al.* 2011). En esta tesis se considerará a la Ratona común sudamericana como una especie independiente pero cercanamente emparentada con la ratona norteamericana, con la cual se harán comparaciones.

La especie estudiada es una pequeña ave insectívora que pesa entre 10-12 gr, de color marrón (Fig. 2.1). Este passeriforme, a simple vista, no presenta diferencias en coloración o tamaño dependiente del género. Sin embargo, ambos sexos se pueden diferenciar por características externas (presencia de parche incubatriz en las hembras y protuberancia cloacal en el macho durante la reproducción) o comportamentales (el macho canta mientras que la hembra es la que se encarga de realizar la incubación). El macho es territorial, y utiliza el canto para defensa y atracción de hembras a su territorio (Skutch 1953, Freed 1987a). En nuestro país, la estación reproductiva comienza a principios de octubre y finaliza en enero, pudiéndose extender hasta febrero (Llambías y Fernández 2009). Tanto machos como hembras de ratona pueden reproducirse a partir del año de vida (Young 1996). Esta ave nidifica en cavidades naturales y fácilmente ocupa cajas-nido. El tamaño de puesta es típicamente de 5 huevos (rango 4-6, raramente 3 ó 7; Llambías y Fernández 2009) y la incubación se prolonga por 13-14 días. Una vez que nacen los pichones, ambos padres los alimentan durante aproximadamente 16-17 días, luego de lo cual las crías abandonan el nido (Skutch 1953, Freed 1987a, Young 1994, Llambías y Fernández 2009). Los adultos pueden entonces iniciar una segunda puesta. Su sistema reproductivo puede definirse como monogamia (social) territorial (Freed 1987a, Llambías y Fernández 2009).



Figura 2.1. Fotografías de la Ratona común sudamericana (*gentileza G. J. Fernández*).

2.2. Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Partido de General Lavalle (36° 20' S, 56° 54' O), Provincia de Buenos Aires, Argentina (Fig. 2.2). El área de estudio se encuentra en una de las pocas formaciones boscosas nativas de la provincia de Buenos Aires, denominado comúnmente como talar. El talar se encuentra inmerso en una matriz de pastizales bajos, bañados y humedales. El talar está conformado principalmente por

talas (*Celtis ehrenbergiana*), coronillos (*Scutia buxifolia*) y molles (*Schinus longifolius*). En las últimas décadas este tipo de hábitat ha sufrido un incremento del grado de fragmentación y disminución de áreas debido al notable desarrollo y crecimiento de la actividad agrícola-ganadera (Mériada y Athor 2006). El deterioro del hábitat trae consecuencias directas en éxito reproductivo de las especies y en su comportamiento dispersivo (ver introducción).

El estudio se centró en una población de ratonas de un parche de monte nativo en la estancia La Esperanza. Esta estancia presenta un monte de bosque principal cuyo tamaño es de 12.1 ha. (Fig. 2.3). En este sitio se desarrollaron los estudios relacionados al éxito reproductivo y dispersión reproductiva durante las temporadas 2006-2010 (ver debajo). Para el estudio de la dispersión natal en esta especie, se muestrearon también otros parches de bosque, distanciados entre 0.3 y 16 km (ver sección Dispersión Natal).

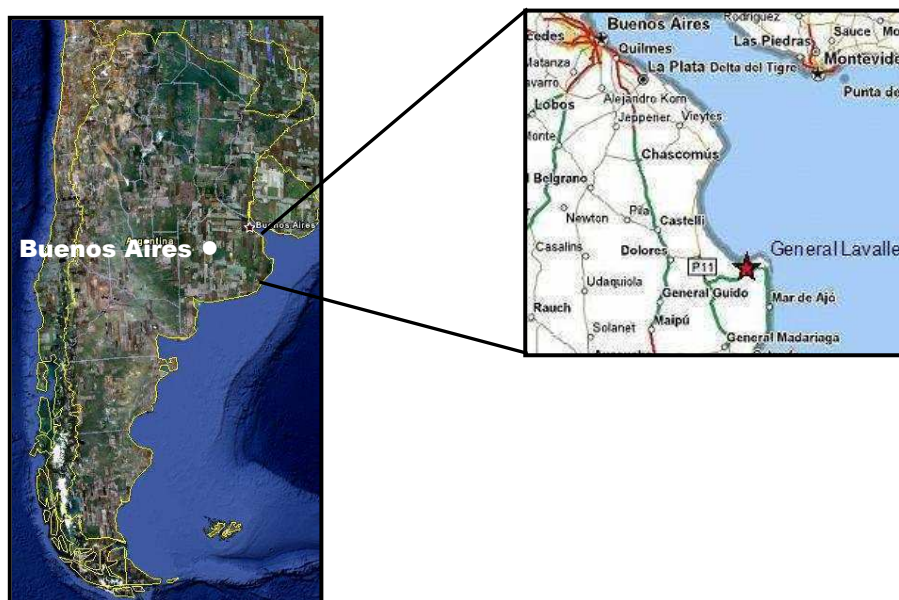


Figura 2.2. Mapa satelital de la ubicación del sitio de estudio el cual se encuentra marcado con una estrella en el recuadro de la derecha.

2.3. Metodología

Este estudio se realizó durante las temporadas reproductivas de la Ratona común entre los años 2006 al 2011. En la estancia La Esperanza se instalaron cajas nidos, respetando los territorios naturales de la Ratona común. Con este objetivo se recorrió el área de estudio reproduciendo el canto del macho de ratona y observando la respuesta de los individuos residentes. De esta manera se identificaron los territorios naturales y se procedió a instalar en cada territorio al menos una caja nido (Fig. 2.4).

Cabe mencionar que estas cajas se comenzaron a instalar en el año 2004 ($n = 30$), como parte de otros proyectos de investigación y previo al inicio de este estudio. A partir del año 2006 existían en el área de estudio 89 cajas nidos. En temporadas reproductivas posteriores se continuó agregando cajas-nido llegando a un total de 130 cajas en el año 2010. Estas cajas abarcan el total del área del bosque de la estancia La Esperanza (ver Fig. 2.3). Previo al inicio de cada temporada reproductiva se recorrió el área de estudio y se identificó a los individuos de cada territorio ocupado. Para identificar a los individuos se procedió a capturarlos y a anillarlos con combinaciones únicas de tres anillos de colores y un anillo de aluminio numerado. Para capturar y anillar a las aves se utilizaron dos métodos de captura: redes de niebla y trampa nido. Los machos fueron capturados principalmente utilizando redes de niebla antes o durante los primeros estadios de la nidificación, mientras que las mayoría de las hembras fueron capturadas a través de una trampa *wigwag* (http://golondrinas.cornell.edu/Data_y_Protocol/WigwagAdultTrap.html) instalada en la caja nido durante la cría de pichones para evitar la posibilidad de que una hembra abandone la nidada. Dado los diferentes métodos utilizados para atrapar a los individuos, los machos fueron entonces capturados al inicio de los intentos reproductivos, mientras que las hembras fueron capturadas cuando tenían pichones de aproximadamente 10 días. A los adultos capturados se los pesó con una Pesola de 20 g (± 0.2 g), y se les midió el largo de su tarso con un calibre digital para luego poder evaluar su condición al momento de la captura.

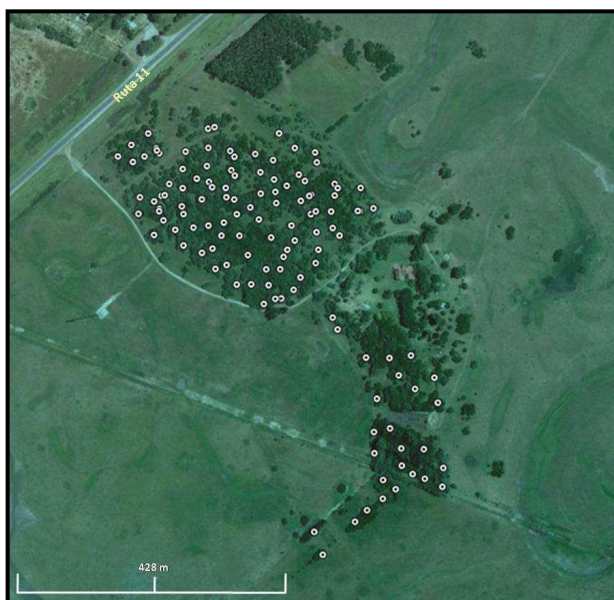


Figura 2.3. Imagen satelital del área de estudio de la estancia La Esperanza. Los círculos muestran la distribución espacial de las cajas nido en el bosque.

En cada temporada reproductiva se revisaron las cajas-nido regularmente con el fin de identificar intentos reproductivos, los territorios y a los adultos defensores de

los mismos. Una vez identificados los nidos, se procedió a revisar estas cajas día por medio, para determinar el destino de las nidadas. De esta manera se pudo determinar el éxito reproductivo de cada pareja, conociendo en cada nido el número total de huevos puestos, el número de pichones nacidos y el número de volantones producidos (pichones que abandonan el nido exitosamente). Además en cada nido, previo a que los pichones dejaran el nido, se procedió a marcar a cada pichón con un anillo numerado de aluminio para su posterior identificación. Para poder evaluar la condición de los pichones al abandonar el nido, éstos fueron pesados y su tarso medido de la misma manera que se hizo con los adultos.

Durante las temporadas reproductivas de los años 2007 a 2010 se realizaron censos y capturas de individuos adultos en poblaciones aledañas. Las capturas fueron realizadas para obtener muestras de sangre de los individuos para luego evaluar el flujo génico y la dispersión existente entre las poblaciones a partir de análisis moleculares (Ross 2001, Rousset 2001; ver Capítulo 4).



Figura 2.4. Fotografía de una caja-nido tipo instalada en el campo, la cual fue utilizada por las ratonas para nidificar (*gentileza G. J. Fernández*).

PARTE 1

Dispersión natal

El proceso de dispersión natal (el desplazamiento de un individuo desde el sitio donde nació hasta el sitio donde realizará su propia reproducción; Greenwood *et al.* 1979, Greenwood y Harvey 1982), tiene consecuencias en la dinámica de todos los niveles de organización biológicos conocidos, esto es, de genes, individuos, poblaciones, especies, y aún de comunidades, dado que determina la distribución espacial y temporal de alelos, de individuos, y especies (Greenwood y Harvey 1982, Hanski 2001, Eikenaar *et al.* 2008, van Noordwijk 2011). También la dispersión interviene en procesos de gran relevancia como la especiación, dado que ésta depende del balance entre selección y dispersión (Broquet y Petit 2009, Turelli *et al.* 2001, Gibbs *et al.* 2010). Por otra parte la dispersión es el mecanismo por excelencia que presentan muchos individuos para poder afrontar los cambios ambientales extremos y encontrar un nuevo sitio adecuado para ser colonizado (Kokko y López-Sepulcre 2006, Broquet y Petit 2009).

El objetivo general de los siguientes capítulos fue describir el patrón de dispersión natal en la Ratona común, y analizar el efecto de diferentes factores en la probabilidad de dispersión en una población. Estos análisis permiten inferir las causas próximas de la dispersión natal en la Ratona común, entendiéndose como causas próximas lo que determina que un individuo opte por quedarse o dispersar. El entendimiento de las causas próximas de la dispersión puede llevar finalmente al esclarecimiento de las causas últimas de la misma (Bowler y Benton 2005, Gibbs *et al.* 2010).

CAPÍTULO 3

DISPERSIÓN NATAL EN LA RATONA COMÚN

3.1. Introducción

La decisión de dispersar es consecuencia de un balance entre los costos y los beneficios que implica abandonar el territorio natal (Clobert *et al.* 2009, Bonte *et al.* 2011). Algunos de los beneficios que obtendría un individuo al dispersar pueden estar relacionados con encontrar territorios de mejor calidad, encontrar un lugar con menos depredadores o parásitos, y obtener cópulas con individuos genéticamente no emparentados (beneficios directos). A la vez que podría aumentar la eficacia biológica inclusiva al no competir por recursos con individuos emparentados (beneficios indirectos) (Perrin y Mazalov 2000, Sutherland *et al.* 2000, Shutler y Clark 2003). Sin embargo, al dispersar, un individuo asume costos, dado que debe desplazarse a través de hábitats desconocidos o no adecuados, desconociendo el riesgo de depredación y la calidad del hábitat al cual dispersa, además de tener que asumir los costos fisiológicos que implican los desplazamientos extensos (Hamilton y May 1977, Hastings 1983, Gibbs *et al.* 2010, Bonte *et al.* 2011). Estos costos pueden traducirse en una elevada mortalidad de los individuos dispersores durante la emigración (Johnson y Gaines 1990), pero también en una reducción en la eficacia biológica afectando la supervivencia y/o fecundidad una vez establecidos en los nuevos territorios (Belichon *et al.* 1996, Forero *et al.* 2002).

No todos los individuos de una población dispersan, y esta variación individual en la probabilidad de dispersar puede ser entendida considerando los costos y beneficios de este comportamiento acorde a las características del individuo (Handley y Perrin 2007). Entonces, hay factores tales como la edad, el sexo y la personalidad del individuo que influirán en su decisión de quedarse o irse (Belichon *et al.* 1996). De

estos factores, tal vez el más estudiado ha sido el relacionado a las diferencias en la probabilidad de dispersión dependiendo del género. Entre las aves, el patrón de dispersión más frecuentemente encontrado es el de la existencia de un sesgo sexual hacia las hembras en la dispersión (Greenwood 1980, Johnson y Gaines 1990, Clarke *et al.* 1997). Las causas de este sesgo sexual son uno de los temas de mayor controversia dentro del análisis de la dispersión (Johnson y Gaines 1990). Sin embargo, una explicación ampliamente consensuada, propuesta inicialmente por Greenwood (1980), está basada en el sistema de apareamiento que predomina en las aves. La mayoría de las especies de aves son monógamas por defensa del recurso, en donde los machos son los encargados de obtener y defender un territorio para atraer a las hembras, mientras que las hembras son las que eligen la pareja (Greenwood 1980, Wolff y Plissner 1998). Bajo estas condiciones, los machos tendrían una mayor capacidad de adquirir y defender territorios en sitios que les son familiares, favoreciendo la filopatría y forzando a la dispersión de las hembras (Greenwood 1980, Liberg y von Schantz 1985, Robinson y Oring 1997, Handley y Perrin 2007). Sin embargo, las hembras pueden obtener como beneficio de dispersar la posibilidad de buscar y acceder a un macho de mejor calidad genética o con mejor territorio, a la vez que reducen la probabilidad de endogamia (Shields 1984, Chepko-Sade y Halpin 1987). Entonces, en este caso, es de esperar que los machos, una vez abandonado el nido de nacimiento, elijan el primer territorio vacante para establecerse y las hembras dispersen mayores distancias para evitar reproducirse con un individuo emparentado (Greenwood 1980, Clarke *et al.* 1997, Wolff y Plissner 1998).

En este Capítulo se analiza el patrón de dispersión natal en la Ratona común. Dado el sistema de apareamiento presente en esta especie (monogamia social por defensa del territorio; Freed 1987a,b, Llambías 2012), y de acuerdo a los argumentos anteriormente presentados, se espera que los machos muestren mayor filopatría natal que las hembras, y que sean éstas las que dispersan más. A su vez, dadas las ventajas de permanecer en los territorios natales (familiaridad con el sitio, conocimiento de la calidad del territorio, etc.) y los costos potencialmente asociados a movimientos extensos, se espera que las distancias de dispersión de los individuos de uno u otro sexo, ajusten a una distribución sesgada a distancias cortas de dispersión (Sutherland *et al.* 2000). Finalmente, se espera que si existen costos de dispersión en la Ratona común, éstos se traduzcan en una reducción en la supervivencia y/o fecundidad de los individuos dispersores en comparación a aquellos individuos que permanecen en su área natal.

3.2. Métodos

El estudio fue llevado a cabo en la estancia La Esperanza, partido de General Lavalle, provincia de Buenos Aires, durante el período 2006-2011. En cada estación reproductiva, mediante censos repetidos y uso de reproducción de cantos se identificaron los territorios defendidos por las ratonas. Durante las revisiones de las cajas nido se anotaba si había algún adulto cerca y, cada 15 días aproximadamente, se reproducía una cinta con el canto de un macho adulto en cada caja nido, tratando de identificar a los individuos que respondían. Este método se repitió a lo largo de toda la temporada reproductiva para detectar cambios en la territorialidad. Los territorios, entonces, fueron definidos como el área que incluía las cajas nido defendidas por cada uno de los individuos.

Para analizar el patrón de dispersión natal en esta especie se utilizó el método directo de captura, marcado y recaptura de los individuos. Cada año desde la temporada 2004 se marcaron los pichones producidos en los nidos mediante un anillo de aluminio numerado. Entonces, a partir de 2006, mediante los censos realizados en área de estudio fue posible identificar a los individuos juveniles que tomaron territorios o intentaron reproducirse en años subsiguientes. Estos individuos fueron capturados para poder identificar su sexo y edad, y a partir del número de su anillo, identificar en qué nido había nacido.

Durante las temporadas reproductivas del 2007 al 2010 también se realizaron censos en áreas de monte vecinas (estancia El Palenque y estancia Aspiroz, y montes secundarios de la Esperanza distanciados a más de 0.3 Km; ver Fig. 3.1). Estos censos se realizaron con el fin de encontrar individuos dispersores (individuos marcados procedentes de la estancia La Esperanza). Se consideró como dispersor a aquel individuo que podía presentar, ya sea una combinación de anillos de colores que correspondía a aves capturadas como adultos en el monte principal de la estancia La Esperanza o simplemente un anillo de aluminio los cuales eran individuos nacidos en la Esperanza, marcados como pichones. Cuando se encontró algún individuo juvenil dispersor fuera de la zona de estudio se intentó la captura para identificarlo e identificar el nido de procedencia.

3.2.1. *Análisis de los datos*

La proporción de individuos que permanecieron en su territorio natal fue estimada como la proporción de individuos juveniles que estuvieron presentes en el área de estudio en la temporada reproductiva siguiente a su nacimiento, en relación al total de individuos reclutados de cada sexo para ese año. El número de individuos reclutados

no incluyó los individuos residentes que sobrevivieron, por lo que estuvieron conformados por inmigrantes y juveniles que tomaron territorios. Cabe aclarar que más del 90 % de la población adulta fue marcada cada año de modo que los individuos inmigrantes fueron identificados fácilmente como aquellas ratonas que carecían de anillos. Se analizó el efecto de sexo y año sobre la proporción de individuos juveniles reclutados. De existir variación anual se evaluaron los factores que podían afectar esta proporción de juveniles que no dispersaron. Para esto se realizaron correlaciones múltiples entre el número de juveniles que permanecieron en su área natal cada año y el número total de adultos reproductivos presentes, el número de inmigrantes, el número de territorios disponibles, y la supervivencia de los adultos para aquel año. Se consideró un territorio como disponible cuando, habiendo sido utilizado durante la estación reproductiva previa, estuviera al presente desocupado, u ocupado por un individuo no marcado, el cual fue considerado un inmigrante.

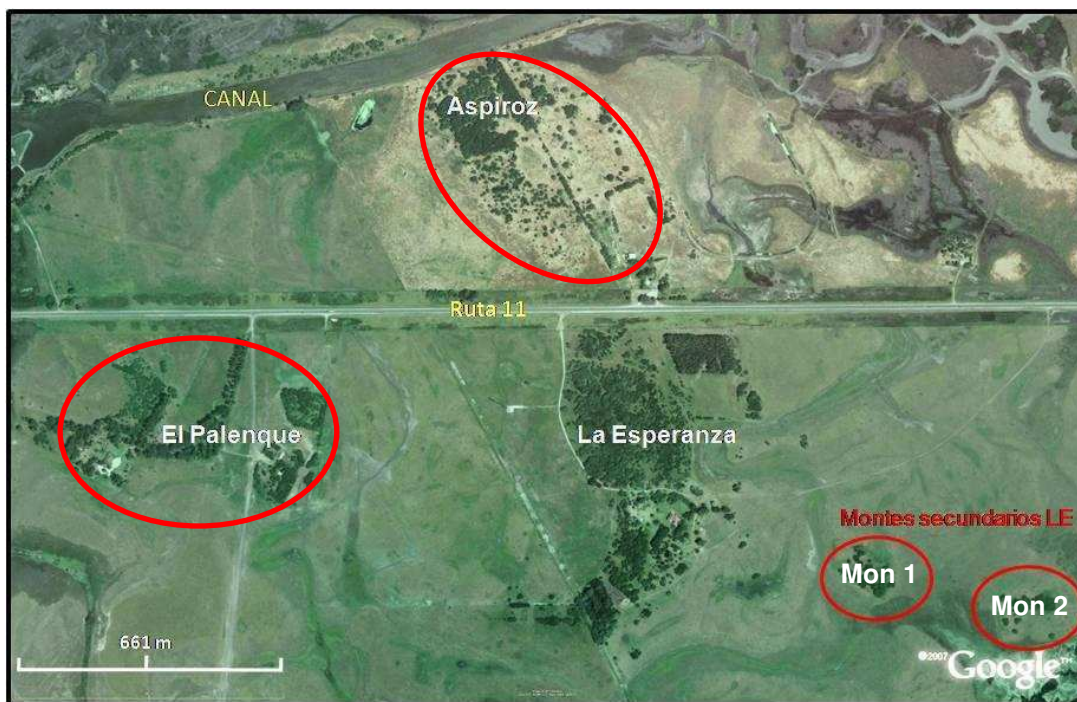


Figura 3.1. Imagen satelital que muestra la ubicación de los montes de las estancias La Esperanza, Aspiroz y El Palenque donde se realizaron censos en busca de juveniles dispersores. Los Montes secundarios son bosques que se encuentran en la estancia La Esperanza (Mon 1 y Mon 2).

Distancia de dispersión. Para cada individuo marcado como pichón que tomó un territorio o intentó reproducirse en el área de estudio al siguiente año, se estimó la distancia desde la caja nido de origen al centro del territorio o caja nido que utilizó en su intento reproductivo. Esta distancia fue estimada considerando la cantidad de metros que el individuo tuvo que desplazarse hasta el nuevo territorio/caja nido. Para

dicha estimación se utilizó el programa ArcView GIS 3.3 (ESRI Inc). Las diferencias entre sexos y años de observación fueron evaluadas utilizando un modelo lineal generalizado, asumiendo una distribución gamma de los errores y una función de enlace recíproca. El sexo del individuo y el año de reavistamiento fueron incorporados como variables predictoras junto con la interacción, y la distancia dispersada fue incorporada como la variable respuesta. El efecto de las variables fue evaluado mediante la remoción de las variables de interés y la evaluación del cambio en el ajuste del modelo (Crawley 1993).

Las distancias de dispersión observadas para cada individuo fueron a su vez comparadas con: 1) las distancias mínimas esperadas si los animales tendieran a ocupar los territorios disponibles (no ocupados) más cercanos; y 2) las esperadas al azar, considerando estas últimas como una muestra aleatoria de la distancia del nido de nacimiento de cada individuo a los territorios disponibles (potencialmente ocupables) cada año. Para simular la elección al azar de los territorios se realizaron 100 repeticiones para cada individuo mediante remuestreo con reposición (*bootstrap*) de los territorios disponibles (Krebs 1988). Sobre estas muestras se calcularon una distancia promedio de dispersión generada por azar y los respectivos intervalos de confianza. Las comparaciones tanto para las distancias mínimas como para las medias esperadas por azar fueron realizadas mediante pruebas pareadas no paramétricas.

Costos de la dispersión. Para evaluar los costos de la dispersión se comparó la supervivencia y fecundidad de individuos dispersores y no dispersores, (aquellos que permanecieron en la población natal) (Belichon *et al.* 1996). Se consideraron como individuos dispersores (inmigrantes) a aquellos individuos no marcados que aparecieron cada año en el área de estudio (ver arriba). Estos individuos fueron capturados y anillados al comienzo de la temporada. Por su parte, se consideró a individuos no dispersores o juveniles, a aquellos individuos marcados como pichones el año anterior, que permanecieron en el sitio de estudio.

La supervivencia fue estimada usando el modelo de Cormack-Jolly-Seber (CJS) basados en la presencia o ausencia de cada individuo marcado cada año. En total se tuvo la historia de captura de 77 juveniles (26 hembras y 51 machos) y 149 inmigrantes (78 hembras y 71 machos). Primeramente se construyó un modelo general global usando el programa MARK permitiendo que la supervivencia (Φ) y la probabilidad de reavistamiento (p) variara con el sexo de los individuos, el año y el estatus de dispersión (si eran juveniles filopátricos o inmigrantes). Entonces se compararon los modelos resultantes de distintas combinaciones de Φ y p con un

modelo nulo donde estos parámetros se mantenían constantes. Todos los modelos fueron construidos usando una función de enlace *logit* (White y Burham 1999). Los modelos fueron comparados utilizando el criterio de Akaike (AICc) y se estimó la probabilidad relativa de cada modelo otorgándole un peso relativo al AIC (w_i). Finalmente se seleccionó el modelo que presentaba los valores de AICc y w_i más bajos. La bondad de ajuste de estos modelos fueron evaluados usando un procedimiento de replica al azar (*bootstrap*) 100 veces. De estas simulaciones fue posible extraer el parámetro \hat{c} (\hat{c} = varianza del modelo/ varianza de la media de las simulaciones) el cual controla por la falta de ajuste al modelo causada por variación extrabinomial (White y Burham 1999). La selección final entre los modelos fue derivada del valor de AIC ajustado por sobredispersión (QAIC).

Por su parte, la fecundidad de los individuos dispersores (inmigrantes) y juveniles no dispersores fue estimada considerando el número de huevos puestos y volantones producidos durante el primer año. Aquellos individuos que defendieron territorios pero no tuvieron pareja fueron considerados como con éxito nulo (*i.e.*, produjeron cero huevos y volantones). Las comparaciones fueron realizadas mediante el uso de modelos lineales mixtos generalizados, asumiendo una distribución Poisson del error y una función de enlace *logit*. La variable de fecundidad (número de huevos o número de volantones) fue incluida en cada análisis como la variable respuesta, y la variable sexo y categoría de dispersor como las variables predictoras. El año de avistamiento fue introducido como factor aleatorio (*random*) para poder controlar por la variación existente entre temporadas reproductivas. El efecto de las variables predictoras sobre la variable respuesta fue estimada a partir de su remoción del modelo general, evaluando el cambio en el ajuste del mismo (Crawley 1993).

3.3. Resultados

En total se marcaron entre los años 2005 y 2011, 877 pichones, de los cuales 101 (11.52 %) fueron reavistados como individuos reproductores en el área de estudio en los años siguientes. En áreas cercanas al área de estudio se detectaron otros 12 individuos juveniles entre 2009 y 2010, los cuales correspondieron a individuos que habían nacido el año previo. Esto indica que estas aves tienen acceso a territorios y pueden reproducirse al año de vida, siempre y cuando consigan pareja. De los 101 individuos reavistados en el área de estudio, 72 fueron machos y 29 fueron hembras, mostrando un marcado sesgo hacia los machos en cuanto a la probabilidad de permanencia en el área natal ($\chi^2_1 = 9.17$, $p = 0.002$). En cambio, entre los que dispersaron a los montes aledaños no se observó un sesgo sexual marcado aunque la

muestra fue pequeña (5 machos y 7 hembras, $\chi^2_1 = 0.17$, $p = 0.68$). El total de individuos reclutados durante el período de estudio fue de 262 (144 machos y 122 hembras), de los cuales el 51.4 % de los machos y el 23.8 % de las hembras, fueron juveniles reavistados. Por su parte, de los individuos que eran juveniles nacidos en La Esperanza que fueron reavistados en montes aledaños, las hembras juveniles representaron un porcentaje mayor del total de hembras avistadas que los machos juveniles de los machos avistados (30 % vs 10.4 %; $\chi^2_1 = 3.67$, $p = 0.05$).

Existió variación entre años en la proporción de machos reclutados que eran juveniles en la población ($G = 18.58$, $gl = 5$, $p = 0.002$), pero dicha variación no se observó en la proporción de hembras reclutadas que eran juveniles ($G = 2.6$, $gl = 5$, $p = 0.76$) (Fig 3.2). La variación en la proporción de juveniles machos reclutados no estuvo relacionada con el número total de adultos reproductivos presentes, con el número de territorios disponibles, con el número de machos inmigrantes, ni con el número de machos sobrevivientes en cada temporada (Correlaciones de Spearman, $p > 0.1$ para todas las comparaciones).

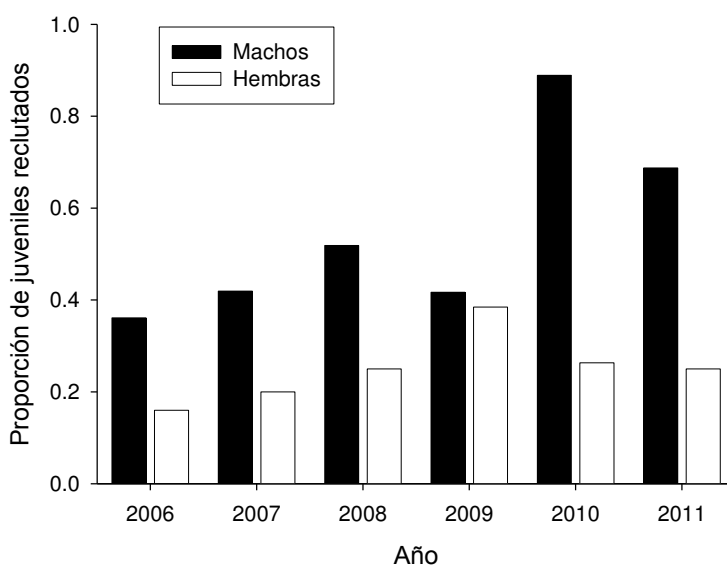


Figura 3.2. Variación anual de la proporción de adultos reclutados que fueron juveniles no dispersores en una población de Ratona común de la provincia de Buenos Aires. Es notorio el sesgo sexual en la filopatría natal, siendo los machos más filopátricos que las hembras.

Distancias de dispersión. De los individuos juveniles reavistados, 62 machos y 29 hembras pudieron ser recapturados e identificados, de modo que se pudo conocer la distancia de dispersión. La distancia mediana recorrida por los machos juveniles fue de 165.5 m (rango: 43.7 – 666.5 m), mientras que para las hembras, la distancia fue

de 249.5 m (rango: 41.2 – 567.8 m) (Fig. 3.3a). Las distancias de dispersión variaron con el año y con el sexo del individuo dispersor, pero no hubo un efecto de la interacción de esos factores (Δ deviance = 5.35, df = 5, p = 0.003; Δ deviance = 6.48, df = 1, p = 0.013; y Δ deviance = 0.20, df = 5, p = 0.96, respectivamente). Durante las temporadas 2010 y 2011 las distancias que dispersaron los juveniles fueron mayores que aquellas registradas en años previos excepto 2007 (Contrastes a posteriori, p < 0.001; Fig. 3.3 b). Esta variación no estuvo relacionada a la disponibilidad de territorios (Correlación de Spearman, $\tau = 0.22$, p = 18). Asimismo, la distancia recorrida por los machos fue significativamente menor a aquella observada en las hembras (Contraste a posteriori, p < 0.01; Fig. 3.3 a y b).

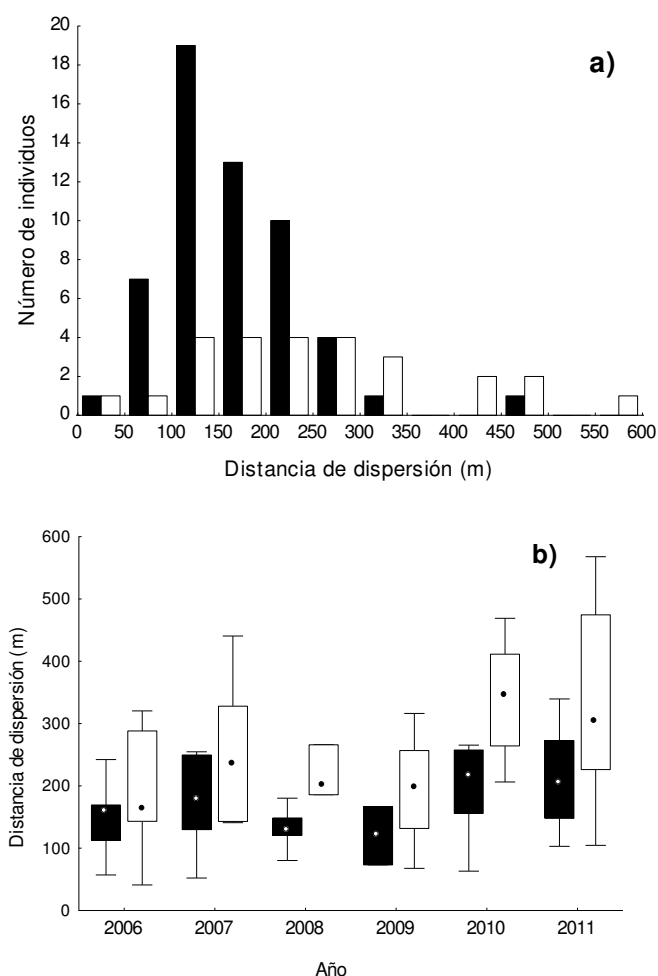


Figura 3.3. Distancias de dispersión de los individuos de Ratona común marcados como pichones en el área de estudio. La distancia de dispersión está definida como aquella que va desde el territorio natal hasta el territorio reproductivo cuando adulto dentro del área de estudio. En negro se representan las distancias recorridas por los machos y en blanco aquellas de las hembras. a) Distribución de frecuencias de distancias de dispersión que muestra un sesgo hacia distancias cortas, particularmente en machos; b) Variación estacional en las distancias de dispersión para machos y hembras de Ratona.

Tanto machos como hembras juveniles tuvieron distancias de dispersión mayores a las esperadas si tendieran a ocupar el territorio disponible más cercano (pruebas pareadas de Wilcoxon, $Z = 6.27$, $p < 0.001$; y $Z = 4.20$, $p < 0.001$, respectivamente; Fig. 3.4). Por otra parte, en total sólo el 13.2 % de las distancias observadas cayeron dentro de los intervalos de confianza de las distancias generadas al azar en función de la disponibilidad de territorios disponibles. Los machos se desplazaron distancias mayores (41 % de las observaciones) o menores (42 % de las observaciones) que las determinadas por azar, no mostrando diferencias significativas entre las distancias observadas y las distancias medias esperadas por azar (prueba pareada de Wilcoxon, $Z = 0.20$, $p = 0.84$). Las hembras por su parte, se desplazaron distancias mayores a las esperadas por azar en el 68 % de los casos, mientras el 28 % los hizo por distancias menores. En este caso, las hembras se desplazaron más que lo esperado por azar (prueba pareada de Wilcoxon, $Z = 3.18$, $p = 0.002$; Fig. 3.4).

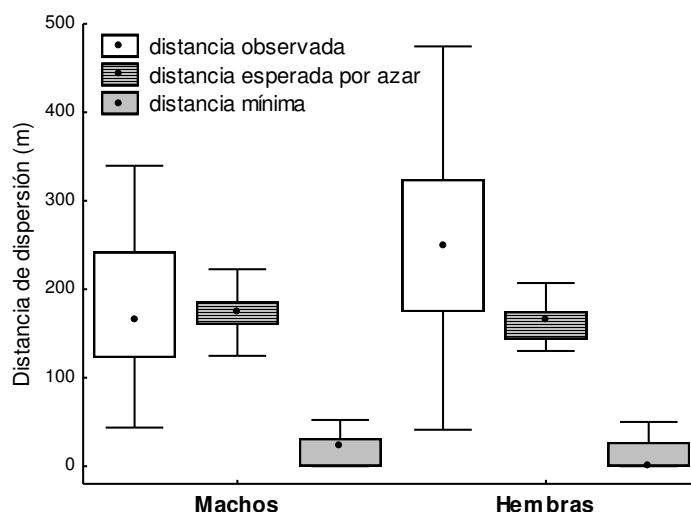


Figura 3.4. Distancias registradas de dispersión natal para machos y hembras juveniles de Ratona común en el área de estudio. Se comparan las distancias observadas con las distancias teóricas esperadas por azar (en relación al número de territorios disponibles; ver texto) y con las distancias mínimas esperadas considerando el territorio vacío más cercano.

Costos de la dispersión. La supervivencia de aquellos juveniles que permanecieron en el área natal fue mayor que aquella estimada para los individuos inmigrantes (Fig. 3.5), siendo el modelo que incorporaba como factores al estatus de dispersor (inmigrante-juvenil residente) y al sexo, el que explicaba mejor las diferencias en la probabilidad de supervivencia ($Deviance = 54.59$). Esto podría estar reflejando un costo efectivo de la dispersión o un beneficio en permanecer en el área natal para reproducirse, debido

probablemente a la familiaridad con el sitio. Si esta última fuera la explicación para las diferencias en supervivencia, debería también reflejarse en una diferencia en el éxito reproductivo durante el primer año que permanecen en el área. Sin embargo, inmigrantes y juveniles residentes no difirieron en el número de huevos ni volantones producidos en ese primer año reproductivo (Wald = 0.01, gl = 1, p = 0.92; y Wald = 0.06, gl = 1, p = 0.8, respectivamente).

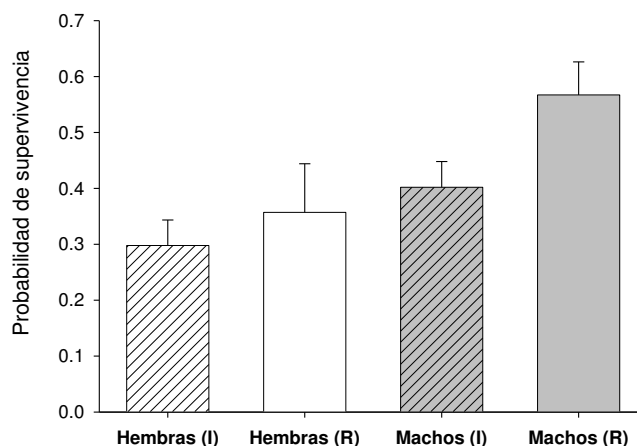


Figura 3.5. Probabilidad de supervivencia (Φ) de machos y hembras de Ratona común que permanecieron en su área natal durante su primer intento reproductivo (R) y de aquellos que se incorporaron como inmigrantes a la población bajo estudio (I).

3.4. Discusión

En este estudio se ha observado que alrededor del 12 % de los individuos de ratona marcados como pichones no dispersaron y permanecieron en el área natal. Este valor es prácticamente seis veces mayor al reportado para la ratona norteamericana, donde sólo el 2,1-2,6 % de los juveniles marcados como pichones retornan al área natal (Kendeigh 1941, Drilling y Thompson 1988). Esta diferencia puede deberse al carácter migratorio que presenta la especie norteamericana, donde los juveniles producidos en un área deben migrar durante el invierno y luego retornar al siguiente año para reproducirse. Entonces, la baja filopatría de los juveniles de la especie norteamericana puede ser consecuencia de una mayor mortalidad debido a los costos de migración, o bien, a una mayor dispersión de los juveniles de esa especie. Si bien se puede suponer que la mortalidad de juveniles es mayor en la especie norteamericana, existen evidencias de que la dispersión también es mayor en esa especie. En un estudio

donde se comparó la estructura génica de distintas poblaciones de ratonas en Centroamérica y en Norteamérica se encontró que existía una estructuración genética de las poblaciones de la ratona centroamericana pero no en la norteamericana (Arguedas y Parker 2000). Esto implica que existe un mayor flujo génico entre las poblaciones de la ratona norteamericana que aquella que habita Centroamérica, donde la dispersión natal sería menor y favorecería la diferenciación genética de las poblaciones. Esta diferencia fue atribuida al carácter residente que posee la ratona en Centroamérica (Arguedas y Parker 2000), y sugiere, entonces, la existencia de una estructuración genética en la ratona sudamericana similar a la observada en Centroamérica (ver Capítulo 4).

La alta fidelidad al área natal mostrada por la Ratona común en este estudio se vio reflejada en la proporción de individuos juveniles que se incorporaron cada año a la población efectiva. Alrededor del 50 % de los machos y 24 % de las hembras reclutadas en la población fueron juveniles anillados como pichones el año anterior. Esta tendencia a permanecer en el territorio puede ser vista como el resultado de la existencia de beneficios en la permanencia como así también de los costos de la dispersión. Existen algunos estudios que muestran la existencia de una relación negativa entre la dispersión y el éxito reproductivo (Wheelright y Mauck 1998, Forero *et al.* 2002, Hansson *et al.* 2004), la cual ha sido atribuida ya sea a la falta de familiaridad del dispersor con el área dónde se asienta (Forero *et al.* 2002), a una pobre calidad fenotípica del dispersor (Verhulst *et al.* 1997), o a un reducido éxito de apareamiento (Bensch *et al.* 1998, Hansson *et al.* 2004). En este estudio se encontró que la supervivencia de los dispersores (inmigrantes) era menor a aquella de los juveniles que permanecieron en el área natal. Tal como se discutió anteriormente, esta diferencia no puede asociarse con una falta de familiaridad con el territorio ni con un reducido éxito de apareamiento, debido a que no se encontraron diferencias en la inversión y éxito reproductivo de su primera temporada reproductiva. Si bien no se puede descartar la existencia de diferencias fenotípicas entre individuos que dispersan e individuos que no lo hacen, son necesarios otros datos para poder poner a prueba esta hipótesis, por lo que la explicación de esta diferencia permanece elusiva.

Sesgo sexual en la dispersión

La probabilidad de dispersión mostró un sesgo en relación al sexo de los individuos. Los machos mostraron un mayor grado de filopatría que las hembras. Esto indicaría que las hembras son el sexo dispersor como ocurre en muchas otras aves paseriformes (Greenwood 1980). Sin embargo, los censos realizados en montes aledaños al sitio de estudio no permitieron corroborar esta hipótesis, dado que se

encontró un número similar de machos y hembras nacidos en La Esperanza en esos sitios. Una explicación alternativa que podría explicar el sesgo sexual detectado en la filopatría natal detectado en La Esperanza podría relacionarse a: 1) diferencias en la mortalidad entre machos y hembras; o 2) diferencias en el número de machos y hembras que las ratonas producen como pichones. En referencia a la existencia de diferencias en la mortalidad, no existe razón *a priori* para sospechar que las hembras tengan mayor mortalidad que los machos en su primer año de vida, dado que no se reproducen hasta la siguiente temporada reproductiva, y por lo tanto no pagarían aún los costos reproductivos, los cuales podrían explicar las diferencias en mortalidad. Por otra parte, la relación de sexos primaria en el área de estudio durante las temporadas de 2008 y 2009 no se apartó del 1:1 (Carro *et al.* 2010), por lo que tampoco se debe a un sesgo en la producción de machos en la población. La falta de consistencia en los datos obtenidos en montes aledaños puede deberse a la baja proporción de individuos juveniles detectados, lo cual reduce la potencia de las pruebas estadísticas, o a la mayor dificultad de detección que poseen las hembras, lo cual podría requerir muestreos más intensivos y el seguimiento de los nidos, tal como se realizó en La Esperanza.

Causas de dispersión natal

Los resultados encontrados muestran que podría existir un costo efectivo de la dispersión en términos de reducción de la expectativa de vida de los individuos, y por lo tanto, de su eficacia biológica. Estos resultados indicarían que sería beneficioso permanecer como residente en el área local, y sólo dispersar si existieran factores extrínsecos o intrínsecos que afectaran estos beneficios. La decisión de dispersar puede deberse a muchas causas, y la importancia relativa de cada una de ellas ha sido ampliamente debatida (Pusey 1987, Johnson y Gaines 1990, Gandon y Michalakis 2001). Como se mencionó anteriormente (ver Capítulo 1), las causas pueden ser agrupadas en *próximas*, las cuales incluyen factores ambientales, extrínsecos, que experimenta el individuo durante su vida que favorecen la dispersión, y *últimas*, en referencia a aquellas que han favorecido a la dispersión como una estrategia que incrementa la eficacia biológica individual e involucra factores intrínsecos (Dieckmann *et al.* 1999 Sutherland *et al.* 2000, Shutler y Clark 2003). Si la decisión de dispersar depende de factores extrínsecos, la proporción de individuos que permanecen en el área natal debe variar entre años, y estar relacionada a distintos factores ambientales, tales como el tamaño poblacional efectivo, el reclutamiento y/o la relación de sexos de la población (Greenwood *et al.* 1979, Dobson 1982, Moore y Ali

1984, Bollinger *et al.* 1993, Wahlstrom 1994, Wauters *et al.* 2004, Eikenaar 2008). En cambio, si los factores últimos están teniendo un papel más importante en la determinación del patrón de dispersión que los extrínsecos, no debería encontrarse variación entre años, y la probabilidad de dispersar debería ser independiente de los factores ambientales. Los datos encontrados en la Ratona común no permiten descartar ninguno de ellos. Por un lado, si bien la proporción de individuos que permanecieron en el área natal varió con los años (al menos para los machos), no se logró detectar un efecto de la competencia por recursos o parejas sobre esa variación. Es posible que el número limitado de años de seguimiento de la población haya impedido detectar un efecto de este estilo, pero es posible que existan efectos complejos involucrando no sólo factores ambientales sino también aquellos intrínsecos, relacionados a causas últimas.

En una escala evolutiva (causas últimas) la dispersión es seleccionada como una estrategia de historia de vida debido a que existen variaciones espaciales en la eficiencia biológica de los individuos. Dentro de las causas evolutivas o causas últimas de la dispersión se identifican principalmente: 1) la evitación de la endogamia; y 2) reducción de la competencia entre individuos emparentados. La evitación de la endogamia implica que un individuo decida dispersar para evitar reproducirse con individuos emparentados, incrementando la heterocigosis y la variabilidad genética dentro de la población (Greenwood 1980, Perrin y Mazalov 2000, Perrin y Goudet 2001). Por otro lado, la reducción de la competencia entre individuos emparentados implica la dispersión como mecanismo para reducir la competencia por recursos (alimentos y/o parejas) entre individuos genéticamente relacionados (Hamilton y May 1977, Perrin y Goudet 2001, Bowler y Benton 2005). Determinar cuál de estos factores es más importante en la determinación de los patrones de dispersión es complejo, pero las predicciones que derivan de una y otra hipótesis en relación a las distancias de dispersión son diferentes (Waser 1985, Sutherland *et al.* 2000). Por un lado, si la reducción de la competencia entre individuos emparentados está determinando los patrones de dispersión, las distancias de dispersión deberían ser similares para machos y para hembras, y las curvas de distribución de las mismas deberían estar ligeramente sesgadas hacia distancias medias (Léna *et al.* 1998, Perrin y Goudet 2001, Bowler y Benton 2005, Long *et al.* 2008). Si en cambio uno de los sexos es filopátrico, las distancias de dispersión del otro sexo deben ser mayores para evitar la endogamia (Ronce *et al.* 2001, Handley y Perrin 2007). La evitación de las distancias mínimas por parte de la ratona observada en este estudio y el sesgo a distancias medias de dispersión registrada tanto para machos como para hembras apoyan la idea de que la evitación de la competencia con individuos emparentados puede ser

importante a la hora de decidir hacia adónde dispersar: Sin embargo, esta hipótesis no explicaría las diferencias sexuales en la dispersión. Por un lado, la probabilidad de dispersar es mayor para las hembras que para los machos, y por otro, incluso las hembras que permanecen en el área natal, dispersan por mayores distancias que por las que lo hacen los machos. Estas diferencias podrían estar apoyando la idea de que la evitación de la endogamia podría tener mayor importancia en el moldeado el patrón de dispersión observado en las hembras. En los machos en cambio, las posibilidades de dispersión podrían verse restringidas no sólo por los costos, sino también por las posibilidades de obtener un territorio y pareja dado el carácter fuertemente territorial de la especie, y el sesgo sexual de la población adulta (ver Capítulo 5).

Más allá de estas evidencias, no existe consenso en la literatura acerca de la importancia de causas próximas y últimas en la evolución de la dispersión. Algunos autores consideran que factores tales como la evitación de endogamia son irrelevantes, otorgándoles mayor importancia para explicar el patrón de dispersión a causas próximas como la competencia por recursos o pareja (Moore y Ali 1984). Otros autores, en cambio, consideran a las causas últimas como sumamente importantes a la hora de entender la evolución de la dispersión en una especie (Bengtsson 1978, Packer 1979, 1985, Harvey y Ralls 1986, Pusey 1987, Wolff 1992, Wolff y Plissner 1998, Szulkin y Sheldon 2008). En los últimos tiempos hay, sin embargo, acuerdo en que muy probablemente más de una causa esté determinando el patrón de dispersión de una especie (Gandon y Michalakis 2001, Long *et al.* 2008), implicando que el comportamiento dispersivo más allá de haber sido evolutivamente determinado, es un carácter plástico y que puede variar entre poblaciones dependiendo del contexto ecológico, social o demográfico (Serrano *et al.* 2008, Bowler y Benton 2005).

CAPÍTULO 4

ANÁLISIS DE LA VARIABILIDAD GENÉTICA DE LAS POBLACIONES DE LA RATONA COMÚN

4.1. Introducción

Obtener estimaciones de distancias de dispersión confiables ha sido el principal problema en estudios de dispersión, y esto es principalmente por las limitaciones de la metodología utilizada (Koenig *et al.* 1996, Dobson 1994, Bennetts *et al.* 2001). Una metodología comúnmente usada en este tipo de estudios involucra la captura, el marcado, y la recaptura o el reavistamiento del individuo marcado. Sin embargo, esta metodología presenta ciertas limitaciones a la hora de tratar comprender la variabilidad genética tanto intra- como interpoblacional (Rousset 2001). Los métodos directos (captura, marcado y recaptura) miden dispersión a una escala de tiempo chica, en cuanto a que la recolección de datos de los estudios que aplican esta metodología duran alrededor de cinco años promedio. Además, estos métodos directos tienden a subestimar la frecuencia de grandes distancias de dispersión, dado que su estudio está restringido a uno o unos pocos lugares, haciendo que la probabilidad de detección de un individuo disminuya directamente con la distancia (Koenig *et al.* 1996, Peacock 1997, Scribner *et al.* 2005, Croteau 2010).

Recientemente se han desarrollado otros métodos para estimar estas tasas de dispersión. Uno de ellos es a partir del análisis de marcadores moleculares de las poblaciones (Rousset 2001). Esta se basa en identificar la distribución y magnitud de la variación genética presente en una especie y es considerada como el resultado de la historia evolutiva de la misma. Como tal, abarca una escala de tiempo mayor que los métodos directos, esto es de 10 a 100 generaciones, pudiendo reflejar mejor la dinámica de una población (Peacock 1997).

En sentido amplio, la historia evolutiva de una especie está comprendida por las interacciones entre mutación, deriva genética, flujo génico, patrones de reproducción y selección, como así también de factores históricos a los cuales las poblaciones estuvieron sometidas (León 2009). En particular, el flujo genético está definido como el intercambio de genes entre poblaciones, siendo esto equivalente a la dispersión efectiva, es decir, para que ocurra flujo génico, no sólo debe haber movimientos de individuos entre las poblaciones, sino que también, estos individuos deben reproducirse en la nueva población (Hedrick, 1983, León 2009). Cuando el flujo génico entre poblaciones es bajo, las poblaciones se diferencian genéticamente, produciéndose así una estructuración genética (Britton-Davidan 1990). Por lo tanto, la utilización de marcadores genéticos es una técnica indirecta para obtener evidencias de los movimientos de individuos entre poblaciones. Si los grupos de individuos difieren sustancialmente en las frecuencias génicas, esto indica que el flujo génico fue bajo durante las últimas generaciones, pudiéndose distinguir como poblaciones diferentes, mientras que si las frecuencias genéticas son similares esto indica una historia reciente en común o dispersión efectiva frecuente (León 2009).

Una de las técnicas moleculares que permiten estimar este flujo génico entre poblaciones involucra el uso de microsatélites, los cuales son repeticiones consecutivas de secuencias cortas de ADN nuclear compuestas por di-, tri- o tetra nucleótidos y que se caracterizan por altas tasas de mutación (10^{-3} por generación). Estas secuencias presentan un alto polimorfismo en el número de repeticiones entre los individuos y al heredarse en forma mendeliana simple son ideales para realizar estudios poblacionales (Ellegren 1992, Arguedas y Parker 2000). La detección de variación en el tamaño de los alelos de los microsatélites entre los individuos reproductores de diferentes poblaciones permite estimar el flujo génico y patrones diferenciales en la diversidad dado que las mutaciones ocurren independientemente en cada población y las frecuencias alélicas cambian como consecuencia de la deriva génica. Entonces, la estructura poblacional es detectada a través de la presencia, ausencia o diferencias en las frecuencias de alelos particulares entre poblaciones. Un alto flujo génico (transferencia de genes de una población a otra) implica una subdivisión superficial de la población (alta similitud genética entre poblaciones), mientras que un bajo flujo génico resulta de una profunda estructuración de las poblaciones (baja similitud entre las poblaciones). En los últimos años estos marcadores moleculares hipervariables han brindado nueva información sobre el rango de comportamientos y parámetros ecológicos como la estructura social, éxito reproductivo y dispersión (Piertney *et al.* 1998). Además estos marcadores pueden ser

utilizados para detectar diferencia dependiente del sexo en el comportamiento dispersivo (Pusey y Packer 1987).

En este Capítulo se presenta el análisis de la variabilidad genética de distintas poblaciones de la Ratona común en General Lavalle, provincia de Buenos Aires. Mediante el análisis de microsatélites se pretende analizar el grado de estructuración genética que presentan las poblaciones de ratona en este sitio. De acuerdo a la alta filopatría natal observada en esta especie (véase Capítulo 3), se espera que exista una estructuración genética entre poblaciones, indicando un relativamente bajo flujo génico entre las mismas. Por otro lado se analiza la existencia de diferencias genéticas entre machos y hembras dentro de una población como consecuencia de una dispersión diferencial entre los sexos.

4.2. Métodos

Recolección de muestras

Entre las temporadas reproductivas de los años 2007 al 2010, para poder caracterizar y así determinar el flujo génico entre poblaciones a nivel molecular en laboratorio, se realizó la captura de individuos adultos de Ratona común para la extracción de muestras de sangre. En total se extrajo sangre a 109 individuos de cinco sitios diferentes para su posterior comparación (entre nueve y 36 individuos por sitio). Las muestras pertenecieron a individuos de poblaciones que se encontraban en dos bosques de tala de diferente tamaño de la estancia La Esperanza (LE y MON), y en bosques de las estancias El Palenque (PAL), Los Zorzales (LZ) y El Divisadero (DIV). Estos sitios se ubican a distancias de entre 0,7 y 16,7 km de la población bajo estudio (Fig. 4.1). A cada individuo se le extrajo entre 20 y 40 μ l de sangre de la vena branquial, la cual fue inmediatamente almacenada en buffer de lisis (100 mM Tris pH 8, 100 mM EDTA, 10 mM NaCl, 1 % SDS) para su conservación (Longmire *et al.* 1988). A partir de estas muestras de sangre de individuos adultos se realizaron posteriormente los análisis moleculares.

Análisis de las muestras

De las muestras de sangre se extrajo ADN utilizando un protocolo estándar de sal etanol (Miller *et al.* 1988). Para determinar la variabilidad entre las poblaciones, se estudiaron seis loci microsatélites polimórficos descritos para la especie: TA-B4 (2), TA-C3 (B)2, TA-A5-2, TA-A5-15 (Cabe y Marshall 2001); Pca3 (Dawson *et al.* 2000) y ThPI-14 (Brar *et al.* 2007). Los cebadores (primers) directos fueron modificados con la

adición de fluoróforos (FAM, NED o HEX; Applied Biosystems) en el extremo 5' siguiendo a Makarewich *et al.* (2009).

A partir del ADN extraído de individuos adultos y los cebadores de cada loci, se amplificaron los fragmentos microsátélites por PCR. Estos fragmentos fueron luego analizados con un secuenciador 23 ABI 3730XLs (Macrogen Inc.). Las mezclas de reacción para la realización de las distintas PCRs incluyeron en un volumen total de 15 μ l: 1x buffer de reacción (10 mM Tris-HCl (pH 8.3), 2.5 mM MgCl₂; 10 μ M de desoxirribonucleótido trifosfato (dNTPs), 10 μ M de cebador directo, 10 μ M cebador reverso, 0.5 U de Taq ADN polimerasa y 10ng de ADN genómico.



Figura 4.1. Imagen satelital que muestra la ubicación de las distintas poblaciones de ratonas de las cuales se obtuvieron los datos para los análisis genéticos. El rectángulo naranja marca la ubicación espacial del sitio de estudio central, la estancia La Esperanza (LE), mientras que en azul se indica la población de Los Zorzales (LZ), rojo la población del Divisadero (DIV), violeta la población de la estancia El Palenque (PAL) y amarillo un monte secundario ubicado en LE (MON).

Las amplificaciones de los fragmentos se realizaron en un termociclador Mutigene (Labnet International, Inc.) con los programas que se muestran en el **Anexo 1**.

Los genotipos de cada individuo se determinaron utilizando el programa Peak Scanner v1.0 (Applied Biosystems), con el cual se determinó la presencia y tamaño de alelos para cada locus (medido como número de pares de bases).

Estructuración genética de las poblaciones

Una vez obtenidos los datos, utilizando el programa Genepop v3.1 (Raymond y Rousset 1995a) se procedió a evaluar si las poblaciones ajustaban a lo esperado en el equilibrio de Hardy-Weinberg (*i.e.*, asumiendo apareamiento aleatorio). Para este

análisis se calcularon la heterocigosis esperada (H_e) y la observada (H_o), y se compararon a partir de la prueba de Probabilidad Exacta (Raymond y Rousset 1995b). Por otro lado, se evaluó si los loci estaban en equilibrio de ligamiento. Para esto se utilizó la prueba Exacta basada en el método de cadenas de Markov (Raymond y Rousset 1995b) pero no se encontró evidencia de desequilibrio de ligamiento entre los loci. Dos de los seis loci, en dos de las cinco poblaciones, se apartaron de lo esperado por Hardy-Weinberg. Cuando se encuentra que en una población algunos loci están en equilibrio de Hardy-Weinberg y otros no, esto se interpreta como evidencia de cópulas al azar y panmixia. Sin embargo, en algunos casos las desviaciones del equilibrio de determinados loci pueden deberse a un fenómeno de un locus específico, posiblemente por una asignación de peso errónea o por la presencia de un alelo nulo (van Oosterhout *et al.* 2004). La ocurrencia de un alelo nulo se da cuando uno de los alelos no amplifica al segregar con un determinado alelo y esto representa un falso homocigota (Jones *et al.* 1998, Pemberton *et al.* 1995, Holm *et al.* 2001). Los estudios poblacionales basados en los genotipos son severamente sesgados por los alelos nulos (Pemberton *et al.*, 1995). Por lo tanto, dado que dos de los loci se apartaron del equilibrio de Hardy-Weinberg, se procedió a detectar la presencia de alelos nulos con el programa Micro-checker 2.23 (van Oosterhout *et al.* 2004). Este programa indicó que uno de los loci presentaba probabilidad de alelo nulo (TA-A5-2), con lo cual se procedió a descartar dicho locus del análisis.

Variabilidad genética intra e interpoblacional. Con estos resultados para determinar la variabilidad genética poblacional y entre poblaciones, primero se calcularon las frecuencias de los alelos por locus por sitio ($Fr_{i,x}$), de la siguiente manera:

$$Fr_{i,x} = \frac{h + \frac{1}{2}H}{N_x}$$

donde h es el número de homocigotas para el alelo i en el locus x , H el número de heterocigotas para el alelo i en el locus x , y N_x el número de individuos analizados para el locus x . Para determinar estas frecuencias se utilizó el programa TFPGA v1.3 (Miller 2000). A su vez, se estimó la heterocigosis esperada ($H_e i$) en cada población, de acuerdo a las frecuencias de los distintos alelos para cada locus, de la forma:

$$H_e i = 1 - \sum p_i^2$$

donde p_i es la frecuencia de los alelos en el locus i . A partir de las $H_e i$ estimadas para cada locus se calculó una heterocigosis esperada promedio por población (\bar{H}_e):

$$\overline{He} = \frac{1}{L} \sum_i^L He_i$$

donde L es número de loci considerados.

Por otro lado, la heterocigosis observada promedio en cada sitio (\overline{Ho}) se estimó calculando la frecuencia relativa de los heterocigotas para cada locus y dividiendo por el total de loci, de la forma:

$$\overline{Ho} = \frac{1}{L} \sum_i^L \frac{Hoi}{N}$$

donde Ho son los heterocigotas observados para el locus i , y N es el número de individuos muestreados por población.

Además de estos indicadores de variabilidad poblacional, se utilizaron también el número promedio de alelos por locus (A), el cual se estima sumando la cantidad de alelos presentes en cada locus y dividiendo por el número total de loci (en este caso 5); y la riqueza alélica (R) que estima la cantidad de alelos, pero que a diferencia de A , es independiente del tamaño muestral. Estos parámetros fueron calculados utilizando el programa FSTAT v2.9.3.2 (Goudet 2002).

Finalmente, para determinar los niveles de diferenciación genética entre pares de poblaciones, se utilizó primero el índice de fijación Fst modificado por Weir y Cockerham (1984). Este índice modificado a diferencia del desarrollado originalmente por Wright (1951, en Weir y Cockerham 1984), tiene en cuenta tamaños de muestra desiguales y el número de poblaciones muestreadas. En forma simplificada, el índice se basa en la diferencia entre la heterocigosis esperada total, es decir, agrupando a todos los individuos de los pares de poblaciones, y la heterocigosis promedio esperada por población. Esta diferencia es relativizada a la heterocigosis esperada total, de forma que si dos poblaciones no se diferencian, presentan idénticas frecuencias alélicas siendo el parámetro Fst igual a cero, pero que si las dos poblaciones son totalmente distintas, fijan diferentes alelos entonces el Fst es igual a uno. Entonces el parámetro Fst determina el grado de subdivisión genética de la población total (Freeland 2005). Luego se determinó la diferenciación de parejas de poblaciones a partir de comparar las frecuencias genotípicas de cada par de poblaciones a través de una prueba exacta de Fisher. Estos análisis se llevaron a cabo con el programa Genepop version 3.1 (Raymond y Rousset 1995a).

Diferencias entre sexos en las tasas de dispersión

Para detectar diferencias en la tasa de dispersión entre machos y hembras se analizaron dos poblaciones, La Esperanza y Los Zorzales. Las poblaciones fueron seleccionadas por un lado a que se recolectaron mayor cantidad de muestras de sangre de individuos pertenecientes a estos sitios. Por otro lado, dado a que se encontró estructuración genética entre ambas poblaciones (ver Resultados).

Para determinar si existía dispersión diferencial entre machos y hembras se realizaron dos análisis. El primer análisis, fue a partir del cálculo del índice *Fst* para machos y hembras utilizando ambas poblaciones con el programa TFGA v1.3 (Miller 2000). El segundo análisis, fue a partir de calcular y comparar el coeficiente medio de parentesco (*r*) para machos y hembras por separado en cada población mediante el programa ML-Relate (Kalinowski *et al.* 2006). Es de esperar que si los machos presentan una menor tendencia a dispersar que las hembras, entonces presenten, por un lado, un *Fst* mayor que las hembras. Esto estaría indicando que hay un menor número de migrantes machos que de hembras entre ambas poblaciones. Por otro lado, se espera que el coeficiente medio de parentesco de los machos sea mayor que el de las hembras, ya que los machos de una población tenderán a estar emparentados entre sí, mientras que las hembras no mostrarán esta tendencia porque cada año se incorporan hembras provenientes de otras poblaciones. En el caso de la Ratona común que se analiza, donde las hembras parecen ser el sexo dispersor (ver Capítulo 3), los machos de una población deberían presentar menores diferencias genéticas entre poblaciones y un coeficiente de parentesco mayor que las hembras en cada población por estar más relacionados entre si.

4.3. Resultados

A partir de cinco loci, se detectó una media de 10.4 alelos por locus (rango: 4 alelos para el locus TA-A5-15 a 18 alelos para ThPI-14) para un total de 109 individuos genotipados provenientes de 5 poblaciones de Ratona común (Tabla 4.1). Las frecuencias alélicas calculadas por locus y por población se muestran en el **Anexo 2**. La heterocigosis observada (*Ho*) por locus varió entre 0.41 y 0.95, mientras que la heterocigosis esperada (*He*) por locus lo hizo entre 0.38 y 0.91 (Tabla 4.2).

A nivel poblacional la heterocigosis observada varió entre 0.63 y 0.74 con una $\bar{H}_o = 0.7$, mientras que la heterocigosis esperada varió entre 0.67 y 0.76 con una $\bar{H}_e = 0.7$. La población de PAL fue la que presentó la mayor *Ho* y la población de LZ la menor (Tabla 4.3). La riqueza alélica fue mayor para la población de LE (6.4), mientras

que las otras 4 poblaciones no se diferenciaron por este parámetro (5.8). Por otra parte, el número promedio de alelos por población varió entre 6 y 9.8 correspondiendo estos valores a las poblaciones de LE y PAL, respectivamente (Tabla 4.4).

Locus	Número de alelos	Tamaño de los alelos (pb)	Alelos privados
<i>TA-B4 (2)</i>	10	162-184	0
<i>TA-C3 (B)2</i>	14	194-232	1
<i>Pca3</i>	6	146-178	1
<i>TA-A5-15</i>	4	235-277	0
<i>ThPI-14</i>	18	178-184	4

Tabla 4.1. Variación alélica de 5 microsatélites loci. El tamaño de alelos esta expresado en número de pares de base (pb). Cinco de los alelos privados (aquellos presentes en una única población) estuvieron presentes en la población de La Esperanza, mientras que el restante los hizo en El Divisadero (ver texto).

Locus	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>
<i>TA-B4 (2)</i>	0.75	0.83
<i>TA-C3 (B)2</i>	0.88	0.88
<i>Pca3</i>	0.49	0.47
<i>ThPI-14</i>	0.95	0.91
<i>TA-A5-15</i>	0.41	0.38
Total	0.70	0.69

Tabla 4.2. Heterocigosis observada (*H_o*) y esperada (*H_e*) por locus. La estimación de heterocigosis siguió a Nei (1978).

Población	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>N_a</i>
LE	0.73	0.76	49
MON	0.67	0.68	33
PAL	0.74	0.67	30
LZ	0.63	0.69	41
DIV	0.71	0.67	39
<i>promedio</i>	0.70	0.69	

Tabla 4.3. Heterocigosis observada y esperada por población. *N_a* corresponde al número de alelos encontrados por población. LE: La Esperanza; MON: Monte 1; PAL; Palenque; LZ: Los Zorzales; DIV: Divisadero.

Población/Locus	TA-B4 (2)	TA-C3 (B)2	Pca3	ThPI-14	TA-A5-15	A	R
LZ	6	13	5	13	4	8.2	5.8
LE	10	13	6	16	4	9.8	6.4
MON	8	9	3	10	3	6.6	5.7
DIV	9	11	4	12	3	7.8	5.8
PAL	6	8	3	9	4	6	5.8

Tabla 4.4. Número de Alelos encontrados por locus y por Población. **A** representa el número de alelos promedio por población y **R** la riqueza alélica por población. LE: La Esperanza; MON: Monte 1; PAL; Palenque; LZ: Los Zorzales; DIV: Divisadero.

Los *Fst* entre pares de poblaciones variaron entre -0.01 y 0.03 (Tabla 4.5). Estos valores de *Fst*, a pesar de ser bajos, muestran ser mayores para poblaciones que se distancian entre sí a más de 5 km (*Fst* > 0.01; Tabla 4.5).

	LE	MON	PAL	LZ	DIV
LE	--	0.7	0.9	5	16.6
MON	0.01	--	1.6	4.8	16
PAL	0.00	-0.01	--	5.9	17.5
LZ	0.02*	0.02*	-0.01	--	13.2
DIV	0.02*	0.01*	0.02*	0.03*	--

Tabla 4.5. Matriz de distancias geográficas en Km (valores encima de la diagonal) y valores de *Fst* (valores debajo de la diagonal) estimados entre las poblaciones estudiadas. Remarcados se encuentran los pares de poblaciones que se diferenciaron a partir de las pruebas exactas. *: $p < 0.01$. LE: La Esperanza; MON: Monte 1; PAL; Palenque; LZ: Los Zorzales; DIV: Divisadero.

Se detectaron 6 alelos privados, definidos éstos como aquellos alelos presentes en una única población, con un rango de frecuencia de 0.02 a 0.08 (**Anexo I**). Cinco de estos alelos fueron encontrados en LE y el restante en DIV (Tabla 4.1). La presencia de alelos privados es un indicador de la limitación del flujo génico entre las poblaciones, y un incremento en el número y frecuencia de alelos privados o raros puede estar indicando una marcada reducción del flujo génico (Slatkin 1985a).

Diferencias entre sexos en las tasas de dispersión

Un total de 30 individuos para la población de LE (13 hembras y 17 machos) y de 23 individuos para la población de LZ (11 hembras y 12 machos) fueron incluidos en el análisis. No se encontraron diferencias en el *Fst*, ni en el coeficiente de parentesco medio *r* entre machos y hembras. El *Fst* para hembras fue de 0.05, mientras que para los machos fue de 0.003. Los coeficientes de parentesco medio tampoco difirieron,

siendo de 0.09 para las hembras de ambas poblaciones y de 0.08 y 0.09 para los machos de LZ y LE respectivamente.

4.4. Discusión

Los resultados obtenidos indican que la población de Ratona común sobre la cual se centró este estudio, y que estaba localizada en la estancia La Esperanza (LE) se diferencia genéticamente de otras poblaciones separadas a más de 5 km de distancia. Estos resultados se basan en los valores de F_{st} , los cuales fueron significativamente mayores para las poblaciones alejadas a más de 5 km de la población de La Esperanza que para las poblaciones separadas por distancias menores de 1 km, donde los valores de F_{st} fueron iguales o cercanos a cero, lo que indica que no hay diferenciación genética. Esto estaría indicando que el flujo génico entre la población estudiada y las poblaciones distantes es reducido. Otro indicador de un flujo génico reducido es la presencia de alelos privados en la población de La Esperanza (Slatkin 1985a, 1985b, Breinholt *et al.* 2009). Del total de alelos privados encontrados, el 80% fueron localizados en la población de la Esperanza.

Los resultados obtenidos reflejan lo esperado, en cuanto a que el flujo génico disminuye a medida que nos alejamos de la población de estudio. Sin embargo, era posible esperar que esta disminución del flujo génico con la distancia fuera menos marcada, dado las características de historia de vida de la Ratona. Esta ave es altamente versátil, puede utilizar una alta diversidad de ambientes, incluso aquellos alterados antrópicamente (ver Capítulo 2). Es por ello que era poco probable esperar la existencia de discontinuidades ambientales que pudieran afectar el flujo génico a tan cortas distancias. Sin embargo, los resultados obtenidos mediante este análisis remarcan aquellos obtenidos mediante captura, marcado y recaptura de juveniles que se había realizado (Capítulo 3), reflejando la relativamente alta filopatría natal presente en esta especie.

Por otra parte, se esperaba encontrar diferencias en la estructuración génica entre machos y hembras, debido a las características de la especie y los resultados obtenidos del marcado y reavistaje de individuos juveniles. En el Capítulo anterior se encontró que los machos mostraban una mayor filopatría que las hembras, las cuales entonces deberían tener mayor tendencia a dispersar. Sin embargo, la ausencia de diferencias genéticas entre las poblaciones de machos y hembras no apoyó esta hipótesis. Es posible que la baja potencia de los índices utilizados o el reducido tamaño de muestra considerado para este análisis no hayan permitido detectar diferencias en la estructuración genética de machos y hembras entre poblaciones, por

lo que sería necesario incrementar el número de muestras antes de descartar la hipótesis de sesgo sexual en la dispersión.

Factores que favorecen la diferenciación genética de las poblaciones

En un estudio realizado previamente en la ratona norteamericana no se pudo detectar diferenciación genética entre poblaciones que estaban a más de 300 km de distancia (Arguedas y Parker 2000). Los autores de este estudio lo relacionaron con el carácter migrante de esta especie, lo cual podría favorecer la existencia de un alto flujo génico entre las poblaciones. Este resultado se contrastaba con el obtenido en la Ratona común *T. musculus* en Centroamérica por esos mismos autores, donde, al igual que lo hallado en este estudio, las poblaciones poseían un menor flujo génico, estableciéndose una clara diferenciación genética entre poblaciones que estaban distanciadas por más de 25 km.

Una de las hipótesis propuestas para explicar las diferencias entre especies en cuanto a la estructuración genética de sus poblaciones se relaciona con la estabilidad del hábitat (Paradis *et al.* 1998). Bajo esta hipótesis, los individuos que habitan sitios más inestables deben presentar mayor tendencia dispersiva que los individuos que se encuentran en hábitats más estables, debido a la alta variabilidad que existiría en las condiciones y recursos disponibles (McPeck y Holt 1992). En el caso de la ratona centroamericana, la estabilidad del ambiente puede ser la responsable del menor flujo génico entre las poblaciones comparando al flujo génico observado en la ratona norteamericana (Arguedas y Parker 2000). Un argumento similar puede utilizarse para explicar la diferenciación genética observada en la ratona sudamericana, pero las distancias a la que se detectó diferenciación genética entre poblaciones fue mucho menor que las encontradas en la ratona centroamericana (5 km vs 25 km respectivamente). Entonces, debe existir algún otro factor que está afectando el flujo génico entre poblaciones en las poblaciones de ratona de este estudio. Por un lado, la mayor disponibilidad de territorios en el área podría explicar esta diferencia. La relativamente alta mortalidad de los individuos adultos registrada en este estudio (similar a la observada en la ratona norteamericana; ver Capítulo 5) incrementaría la disponibilidad de territorios cada año, facilitando la permanencia de los juveniles en el área natal, y reduciendo su dispersión. En los trópicos, en cambio, las ratonas tendrían una mayor competencia por el espacio debido a su mayor supervivencia, generando un ambiente saturado (Freed 1987a). La baja disponibilidad de territorios puede entonces generar un incremento en las tasas de dispersión natal, favoreciendo entonces un mayor flujo génico entre las poblaciones.

Otro factor que puede relacionarse a las diferencias encontradas en las distancias a partir de las cuales se observa diferenciación genética entre poblaciones en este estudio y aquel realizado en Centroamérica puede estar relacionado a la estructura del hábitat. En Centroamérica el hábitat es relativamente homogéneo y continuo, mientras que en nuestra área de estudio, los montes que ocupa la Ratona común se presentan en parches reducidos, altamente fragmentados, lo cual puede restringir la magnitud de los movimientos de los individuos entre las poblaciones (Frankham 1996, Giles y Goudet 1997). Si bien no se disponen de datos acerca de la dispersión natal en la ratona en Centroamérica, es posible que el mayor tamaño de los parches y la mayor continuidad espacial de los mismos reduzcan los costos asociados a atravesar áreas desfavorables y permitan mayores distancias de dispersión.

PARTE 2

Dispersión reproductiva

La dispersión reproductiva en los animales, esto es, el movimiento de los individuos entre territorios reproductivos, se supone que responde a condiciones ecológicas y sociales, resultando en último término en una mejoría en la eficacia biológica de los individuos. Contrariamente a lo observado para la dispersión natal, relativamente pocos estudios han investigado las potenciales causas y consecuencias de la dispersión reproductiva (Forero *et al.* 1999). Incluso tampoco es claro si la dispersión reproductiva constituye una conducta en alguna medida *adaptativa* en términos de otorgarle al individuo que la efectúa algún beneficio. Algunos estudios han revelado un incremento en la eficacia biológica de los individuos dispersores en algunas aves paseriformes (Pärt y Gustafsson 1989, Stenseth y Lidicker 1992, Payne y Payne 1993, Forero *et al.* 1999, Newton 2001) pero otros han fallado en encontrar dichos beneficios en otras especies (Newton y Marquiss 1982, Pusey y Packer 1987, Sedgwick 2004).

El objetivo de esta sección es analizar la dispersión reproductiva de la Ratona común, a partir del análisis del comportamiento territorial y reproductivo observado durante 6 años consecutivos. A partir de estos datos se intenta evaluar las causas que favorecen la dispersión reproductiva en la Ratona común, y las consecuencias en términos de cambios en el éxito reproductivo de los individuos dispersores en relación a aquellos que mantienen sus territorios reproductivos.

CAPÍTULO 5

SUPERVIVENCIA, TERRITORIALIDAD Y DISPERSIÓN REPRODUCTIVA EN LA RATONA COMÚN

5.1. Introducción

Muchas de las aves neotropicales habitan ambientes con baja o prácticamente nula variación estacional, comparadas con las especies neárticas. Esta falta de estacionalidad extrema es considerada como uno de los principales factores por el cual las especies mantienen territorios más o menos estables a lo largo del año (Munn y Terborgh 1979, Gradwohl y Greenberg 1980, Greenberg y Gradwohl 1986, 1997, Stutchbury y Morton 2001). En el hemisferio norte, más del 90 % de las especies neárticas defienden territorios sólo por unos pocos meses durante la temporada reproductiva mientras que las restantes especies lo hacen durante todo el año. En cambio, en la región neotropical el patrón se invierte, siendo lo más común la defensa del territorio a lo largo de todo el año (aprox. 90 % de las especies), mientras que alrededor del 10 % de las especies sólo lo hace durante la temporada reproductiva (Stutchbury y Morton 2001). Este patrón es aún más marcado en especies insectívoras (Morton 1973, Buskirk 1976). La alta estacionalidad existente en el hemisferio norte genera también una alta mortalidad invernal entre las aves, con lo cual no sólo se reduce el promedio de vida de los individuos, sino que se favorece el recambio de parejas y eventualmente, sistemas reproductivos monogámicos de corto plazo (Stutchbury y Morton 2001). En cambio, la relativamente mayor supervivencia de las especies neotropicales junto con el mantenimiento del territorio a lo largo del año favorecería el mantenimiento de la pareja monogámica por plazos mayores (Greenberg y Gradwohl 1997). Esto puede ser debido al incremento en el éxito reproductivo con la duración del vínculo entre los individuos de la pareja (Bradley *et al.* 1990, Pyle 2001), o bien debido a que existen menores oportunidades reproductivas

alternativas para los individuos con alta supervivencia (Heg *et al.* 2003, Moody *et al.* 2005, Freed 1987a). Por lo tanto, la dinámica territorial tiene una profunda influencia en la dinámica poblacional a partir de determinar la cantidad de individuos que van a estar reproductivamente activos, estableciendo también los niveles de variabilidad genética, y, al menos para algunos autores, las variaciones en la densidad y la regulación de la población (Chitty 1967, Matthiopoulos *et al.* 2000).

Muchos de los modelos e hipótesis generadas referentes a la territorialidad y dispersión en aves están basados en estudios realizados en el hemisferio norte (Greenwood y Harvey 1982, Clarke *et al.* 1997, Newton 2001). Las diferencias existentes tanto en las condiciones ambientales donde habitan como en historias de vida de las especies neotropicales implican que éstas se encuentran frente a restricciones y condiciones diferentes a las que pueden hallarse los individuos de especies neárticas (Greenberg y Gradwohl 1997, Morton *et al.* 2000).

En este Capítulo se analizará el comportamiento territorial, supervivencia y comportamiento de dispersión reproductiva de la Ratona común en una población de la provincia de Buenos Aires, Argentina. La ubicación sur-templada ofrece una excelente oportunidad para comparar el comportamiento de esta especie con la de la especie norteamericana, la cual ha sido ampliamente estudiada.

La Ratona común sudamericana es una especie residente y altamente territorial, en la que los machos defienden territorios de $576.92 \pm 45.18 \text{ m}^2$ en promedio a lo largo del año (Llambías 2009). En el sitio de estudio las ratonas son socialmente monógamas (LaBarbera *et al.* 2010) y sólo un muy bajo porcentaje es poligínico (menos del 1%; Llambías y Fernández 2009). En este capítulo se presentan algunas características de historias de vida y comportamiento relacionados al uso del espacio de la Ratona sudamericana. Específicamente se analiza la supervivencia de los individuos adultos, y el comportamiento de territorialidad y dispersión reproductiva de esta especie durante el período 2006-2011. La dispersión reproductiva es definida como el movimiento entre sitios de nidificación o territorios (Clobert *et al.* 2001), y se analizó considerando estos cambios tanto dentro de una temporada reproductiva (dispersión intra-anual), como entre temporadas reproductivas (dispersión inter-anual). Entonces, el objetivo principal de este Capítulo es determinar la ocurrencia y alcance de este fenómeno y explorar si éste resulta en un beneficio en términos de éxito reproductivo.

5.2. Métodos

Desde el inicio de cada temporada reproductiva y a lo largo de cada una de ellas se realizaron censos repetidos en el área de estudio durante las temporadas reproductivas de 2004-2011. Durante las temporadas 2004 y 2005 sólo una porción del área de estudio fue estudiada, comprendiendo sólo un tercio (2004) o la mitad del área de estudio (2005). A partir del 2006 la totalidad del área (8 ha) fue estudiada colocando un total de 93 cajas nidos para que las ratonas nidifiquen. Durante las temporadas 2008 y 2009 se colocaron 9 cajas más sobre la periferia del área, pero éstas no fueron incluidas en los análisis.

Para definir los territorios, en cada caja nido se realizaron en forma regular observaciones directas para identificar a los machos y hembras que defendían la misma, y también se utilizó la reproducción de cantos de machos para atraer la atención de los individuos que defendían el territorio (ver Capítulo 3). En caso de que los machos y/o las hembras no estuvieran anillados, se procedió a la captura y marcado con anillos de colores en combinaciones únicas para poder identificarlos en sucesivas visitas al territorio. Los datos obtenidos fueron volcados sobre un mapa del área, representando el territorio de cada individuo en función de las cajas nido que defendían. Los censos fueron repetidos regularmente a lo largo de la temporada reproductiva, durante todo el período de estudio.

La supervivencia y probabilidad de reavistamiento de las ratonas anilladas fueron estimadas usando el modelo de Cormack-Jolly-Seber (CJS) basados en la presencia o ausencia de cada adulto marcado cada año. En total se tuvo la historia de captura de 138 machos y 178 hembras marcados entre los años 2006-2011. Primeramente se construyó un modelo general global usando el programa MARK permitiendo que la supervivencia (Φ) y la probabilidad de reavistamiento (p) variara con el sexo de los individuos y el año. Entonces se compararon los modelos resultantes de distintas combinaciones de Φ y p con un modelo nulo donde estos parámetros se mantenían constantes. Todos los modelos fueron construidos usando una función de enlace *logit* (White y Burham 1999). Los modelos fueron comparados utilizando el criterio de Akaike (AICc) y se estimó la probabilidad relativa de cada modelo otorgándole un peso relativo al AIC (w_i). Finalmente se seleccionó el modelo que presentaba los valores de AICc y w_i más bajos. La bondad de ajuste de estos modelos fueron evaluados usando un procedimiento de replica al azar (*bootstrap*) 500 veces. De estas simulaciones fue posible extraer el parámetro \hat{c} (\hat{c} = Varianza del modelo/ varianza de la media de las simulaciones) el cual controla por la falta de ajuste al modelo causada por variación extrabinomial (White y Burham 1999). La

selección final entre los modelos fue derivada del valor de AIC ajustado por sobredispersión (QAIC).

Comportamiento dispersivo

Para el estudio del comportamiento dispersivo se analizó la distancia desplazada por machos y hembras durante las temporadas reproductivas 2004-2011.

Se consideró que un animal había dispersado cuando cambiaba de territorio entre eventos reproductivos dentro de una misma estación (*dispersión intra-anual*) o entre temporadas reproductivas (*dispersión inter-anual*). Alternativamente, un individuo fue considerado *filopátrico* si mantuvo el mismo territorio por una o más temporadas reproductivas. Si la dispersión involucraba a un individuo de la pareja se consideró a esto como *divorcio* siempre y cuando el otro individuo permaneciera vivo (Choudhury 1995). Como los animales podrían dispersar más allá del límite del área de estudio, se realizaron también censos en montes cercanos al área de estudio durante las temporadas 2007-2010 para evaluar si existieron al menos durante esos años emigraciones de individuos adultos del sitio de estudio hacia esos lugares (ver Fig. 3.1 en el Capítulo 3). Los censos involucraron la recorrida de la zona de monte, utilizando playback del canto de un macho y realizando avistamientos con binoculares para identificar a los individuos. En el año 2007 se revisaron montes aledaños dentro de la misma estancia, donde se procedió a la captura y marcado con un anillo de aluminio numerado de todos los individuos detectados. Durante las temporadas del 2008-2010 los censos fueron realizados además en montes de estancias vecinas de mayor superficie (estancias Aspiróz y El Palenque; Fig. 3.1 en el Capítulo 3). Dichas visitas fueron repetidas al menos 2 veces a cada sitio. Durante el período 2003-2011 también se estuvieron realizando estudios en una población cercana, distante 5 km del sitio de estudio. En este sitio, la mayor parte de los individuos estuvieron marcados y se hizo un seguimiento exhaustivo durante la temporada reproductiva de nidos y adultos en el área (ver Llambías 2009, Llambías y Fernández 2009).

Dentro del área de estudio, la dispersión fue determinada en base a los censos repetidos en el tiempo (ver arriba). La distancia de dispersión fue estimada entre los sitios de nidificación utilizando el programa ArcView GIS 3.3 (ESRI Inc) y expresada en metros. En el caso de que no se reprodujeran (por ejemplo, para machos solteros), se estimó la distancia desde el centro del territorio (estimado como la distancia media entre cajas-nido defendidas por el individuo) y el nuevo sitio de nidificación/centro de territorio defendido por el individuo.

Debido a que los datos incluían observaciones repetidas de los mismos individuos a lo largo del tiempo, se emplearon modelos lineales generalizados mixtos

(GLMM) para el análisis de las diferencias sexuales en la probabilidad de dispersión. En todos estos casos se consideró al individuo como un factor aleatorio (Verbeke y Molenberghs 2000). Año y sexo fueron tratados como factores fijos (variables predictoras) en los análisis y el ajuste del modelo fue evaluado a partir del análisis de los residuales (McCullagh y Nelder 1989). Tanto para la dispersión intra- como inter-anual, la probabilidad de dispersión fue considerada una variable respuesta binaria (dispersa-no dispersa), y fue relacionada a las variables predictoras considerando una función de enlace *logit* y una estructura binomial de los errores. En el caso del análisis de las distancias de dispersión, el modelo considerado involucraba una función de enlace recíproca y una estructura de los errores de tipo gamma. El efecto de los factores fijos y su interacción sobre la variable respuesta fue evaluado a partir de la remoción de los factores del modelo y el cambio en su ajuste (Crawley 1993). En caso de detectarse variación anual, se evaluó la relación existente entre las diferentes medidas de dispersión y factores tales como la abundancia poblacional (número total de individuos avistados en el área de estudio), la supervivencia de machos y hembras adultos y la disponibilidad de territorios para hembras y machos (medidos como los territorios ocupados en años previos por cada uno de los sexos, que se encontraban desocupados subsecuentemente). Esta relación fue evaluada utilizando correlaciones de Spearman e incluyeron los datos correspondientes a las temporadas reproductivas 2006-2011.

La variación en éxito reproductivo de individuos que dispersaron y de aquellos que no lo hicieron fueron comparados mediante un modelo lineal generalizado mixto, con la variación en el éxito (diferencia en el número de volantones producidos entre años) como la variable respuesta, el individuo como factor aleatorio, y el año, la dispersión (dispersa o no dispersa), el sexo del individuo, y su interacción (interacciones de primer y segundo orden), como variables predictoras, asumiendo una función de enlace identidad y una distribución de errores normal. Como antes, el efecto de los factores fijo y su interacción sobre la variable respuesta fue evaluada a partir de la remoción de los factores del modelo y el cambio en su ajuste.

5.3. Resultados

La población efectiva (número de individuos reproductivamente activos) osciló entre 51 individuos en el año 2009 y 93 en el año 2006 (Fig. 5.1). En todos los años se registró un sesgo en la relación de sexos hacia los machos variando esta relación entre 1.2 y 2 (\bar{X} = 1.5: 1, relación machos: hembras).

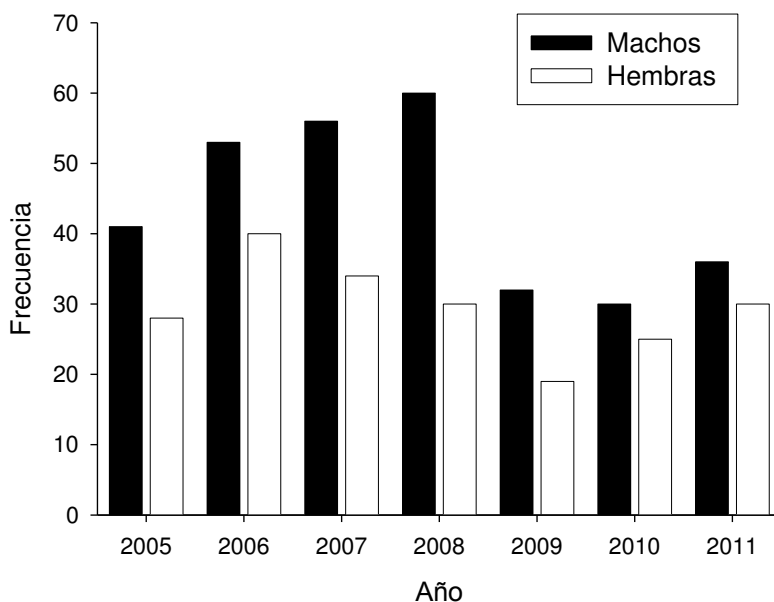


Figura 5.1. Número de machos (barras negras) y hembras (barras claras) de Ratona común observados en el sitio de estudio durante las diferentes estaciones reproductivas. Los datos de 2005 corresponden al relevamiento de sólo una parte del sitio de estudio y no se incluyen los datos correspondientes al 2004 por considerarse no representativos.

La probabilidad de supervivencia (Φ) de una ratona adulta varió entre el 22 y el 69 %. Los machos tuvieron una mayor supervivencia que las hembras ($\bar{X} \pm ES = 0.53 \pm 0.06$ vs. 0.34 ± 0.09 , respectivamente), pero estas diferencias variaron entre años (Fig. 5.2). Estas diferencias en la probabilidad de supervivencia entre sexos pueden explicar el sesgo en la relación de sexos observada en la población a lo largo de los años.

En total las ratonas ocuparon 288 territorios, de los cuales 84 fueron defendidos por machos solteros. El porcentaje de machos solteros que defendieron territorios varió entre años aunque esta diferencia no fue estadísticamente significativa ($\chi^2_5 = 8.48$, $P = 0.07$). Los 204 territorios restantes fueron ocupados también por hembras y donde éstas estuvieron presentes se realizó al menos 1 intento de nidificación.

Comportamiento dispersivo

La territorialidad en la Ratona común no debe ser vista como algo estático. Durante estos años se ha observado que tanto machos como hembras son capaces de cambiar de territorio tanto dentro de una misma temporada reproductiva como entre temporadas. Los censos realizados en áreas de monte cercanas confirmaron que las poblaciones son altamente filopátricas. En ninguno de estos sitios se registró la presencia de un animal adulto que hubiera sido anillado anteriormente en el área de

estudio. Sólo se encontraron animales juveniles que habían sido anillados en los nidos localizados dentro del área de estudio (dispersión natal; ver Capítulo 3).

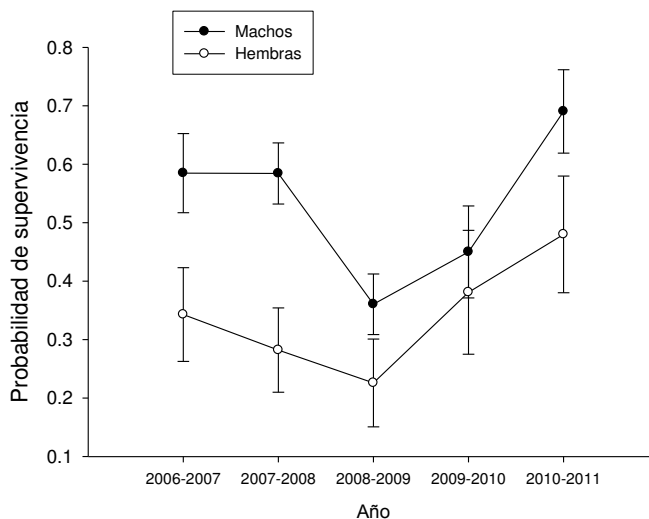


Figura 5.2. Variación anual de la probabilidad de supervivencia de machos (●) y hembras (○) adultos de Ratona común, *Troglodytes musculus*. Las barras indican el error estándar de la estimación.

Dispersión intra-anual

Todos los cambios de territorios fueron observados entonces dentro del área de estudio o en áreas periféricas (ver Fig. 5.3). En total 71 individuos cambiaron de territorio entre la primera y la segunda puesta en los 8 años de estudio. Esto representa el 22.68 % de los individuos que intentaron reproducirse por segunda vez en una temporada. Quince de estos individuos fueron machos solteros que cambiaron de territorio dentro de una misma temporada y veintiséis eventos involucraron divorcios donde la hembra ($n = 25$) o el macho ($n = 1$) cambiaron de territorio. Existieron diferencias en la proporción de machos y hembras que dispersaron dentro de una misma temporada (Wald = 6.80, $gl = 1$, $p = 0.01$) siendo los machos más filopátricos que las hembras. El 35.65 % de las hembras dispersaron dentro de una temporada reproductiva (41/115), mientras que sólo el 15.23 % (30/197) de los machos lo hicieron. No se registró un efecto de la temporada reproductiva sobre la probabilidad de dispersión (Wald = 11.11, $gl = 7$, $p = 0.14$) ni un efecto de la interacción entre esos factores (sexo x año; Wald = 3.75, $gl = 7$, $p = 0.81$).

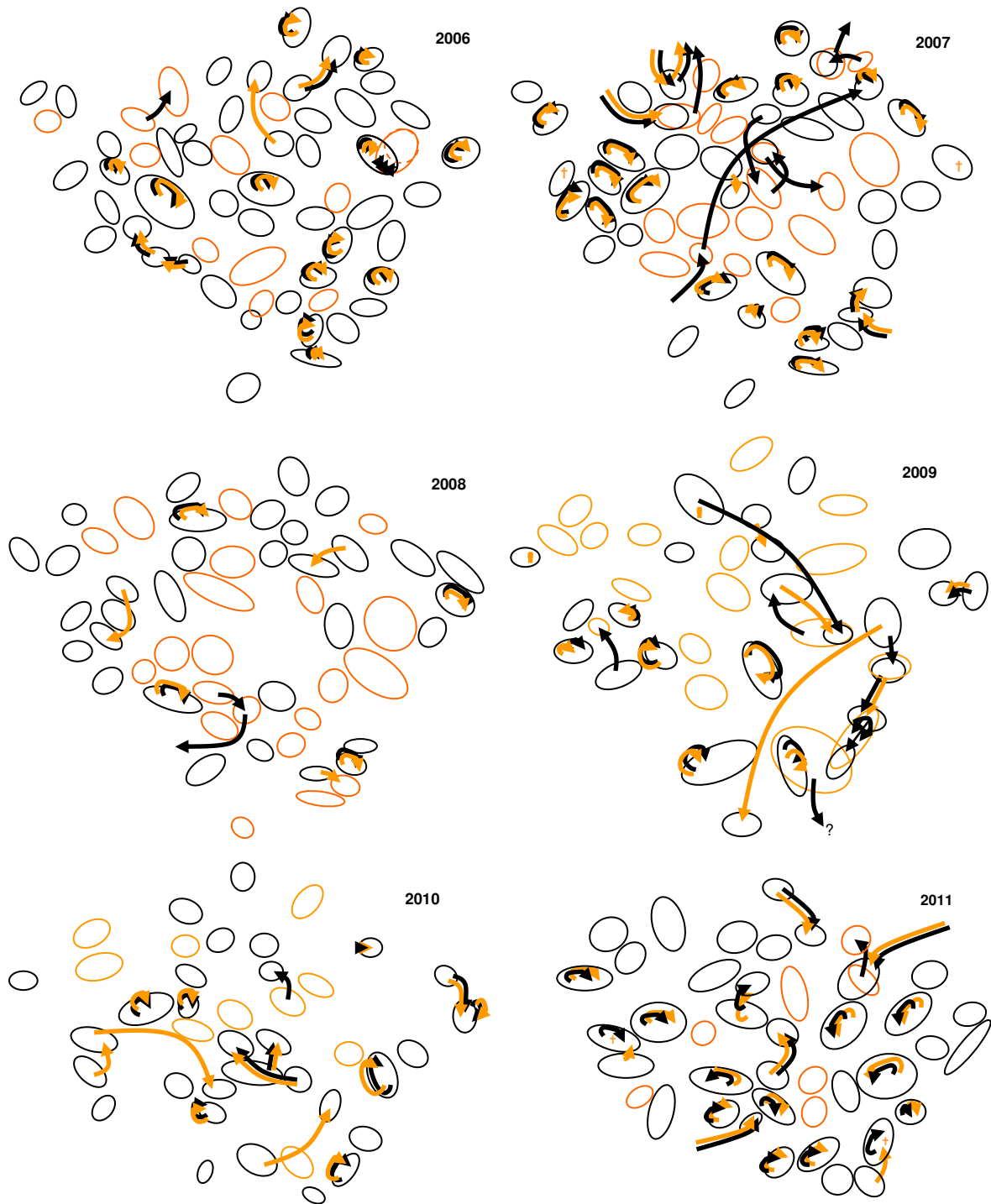


Figura 5.3. Distribución territorial de la Ratona común en el sitio de estudio durante las temporadas reproductivas 2006-2010. Los círculos negros representan territorios defendidos por parejas reproductivas, mientras que los anaranjados representan territorios defendidos por machos solteros. Las flechas en negro indican los cambios de territorios realizados por machos, mientras que las flechas anaranjadas reflejan los cambios de territorios observados en hembras. Durante los años 2004 y 2005 sólo hubo un seguimiento parcial de los territorios de las ratonas (ver Métodos).

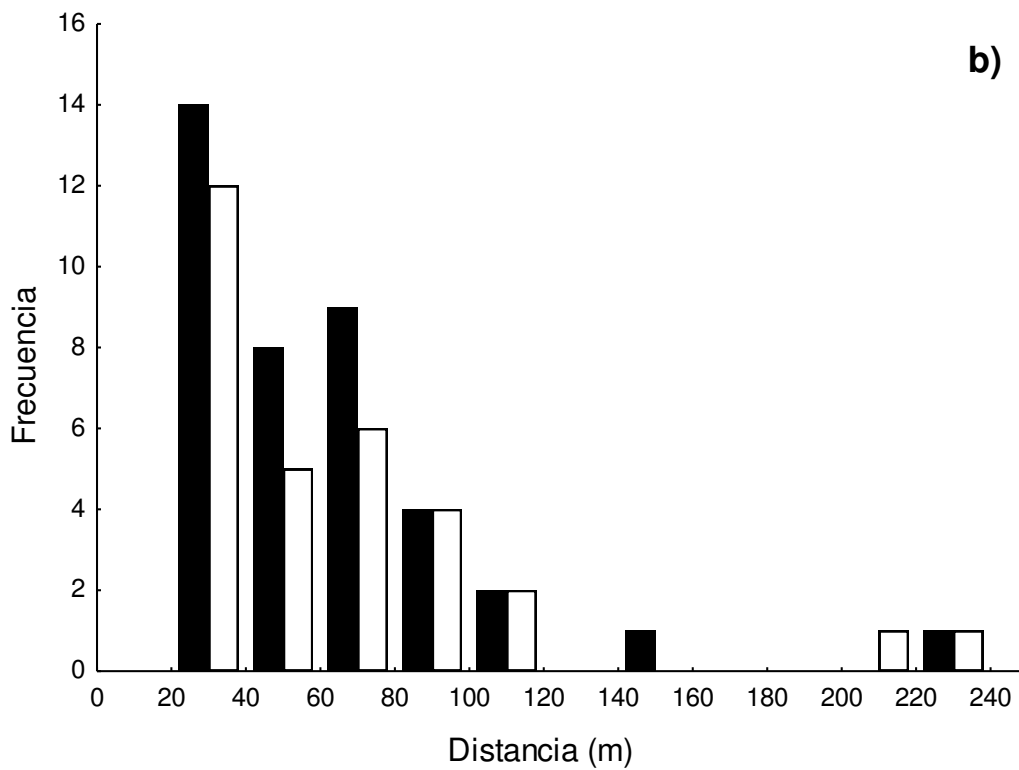
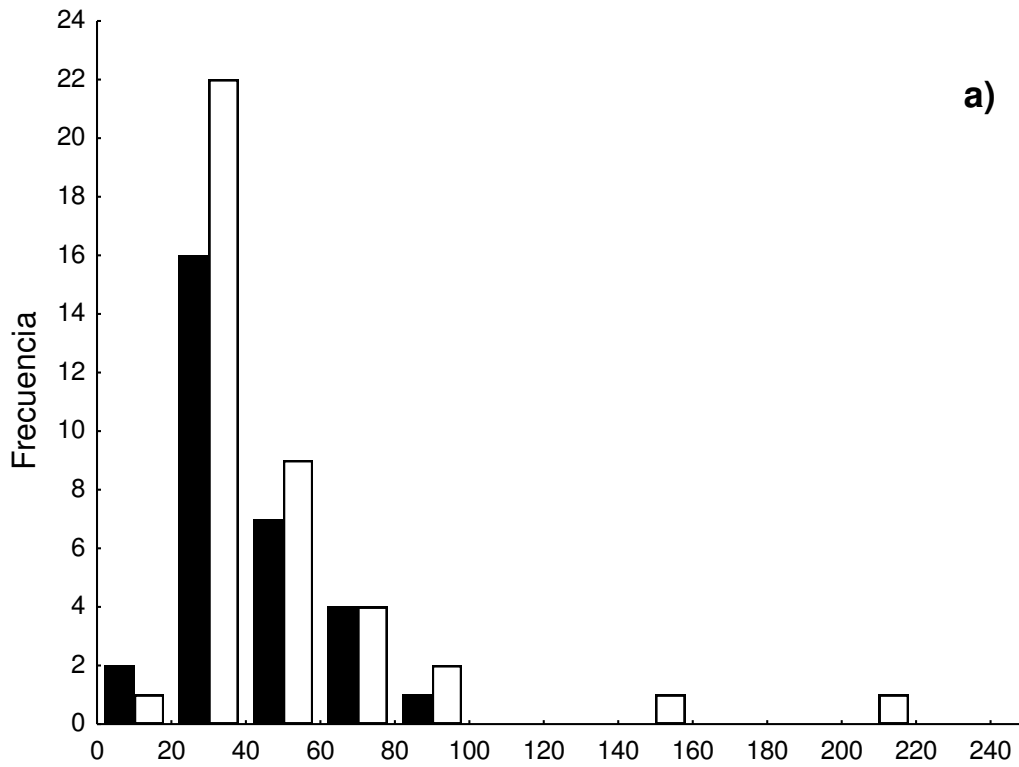


Figura 5.4. Distancias de dispersión intra-anales (a) e inter-anales (b) de machos (barras negras) y hembras (barras blancas) de Ratona común, observados durante el período 2004-2011. En la figura a) no se representa un caso correspondiente a una hembra que dispersó 549 m dentro de una temporada.

En los casos donde los individuos dispersaron, las distancias de dispersión variaron entre 17.4 m y 549.6 m ($\bar{X} \pm SE$: 52.5 ± 7.89 ; Fig. 5.4a). Sólo se encontró un efecto del marginal del sexo del individuo (Wald = 2.86, gl = 1, p = 0.09) en la distancia de dispersión, tendiendo a ser mayor para las hembras (61 ± 13.41 m para las hembras vs 40.9 ± 15.8 m para los machos; $\bar{X} \pm ES$). La distancias de dispersión mostraron, en cambio, una clara variación entre estaciones reproductivas (Wald = 23.63, gl = 7, p = 0.004; Fig. 5.5), pero no existió un efecto de la interacción entre ambos factores (Wald = 3.30, gl = 5, p = 0.65). La variación entre años en la distancia de dispersión estuvo asociada a la abundancia poblacional. Al aumentar el tamaño poblacional disminuyó la distancia media de dispersión (Correlación de Spearman, $\tau = -0.90$, p = 0.004).

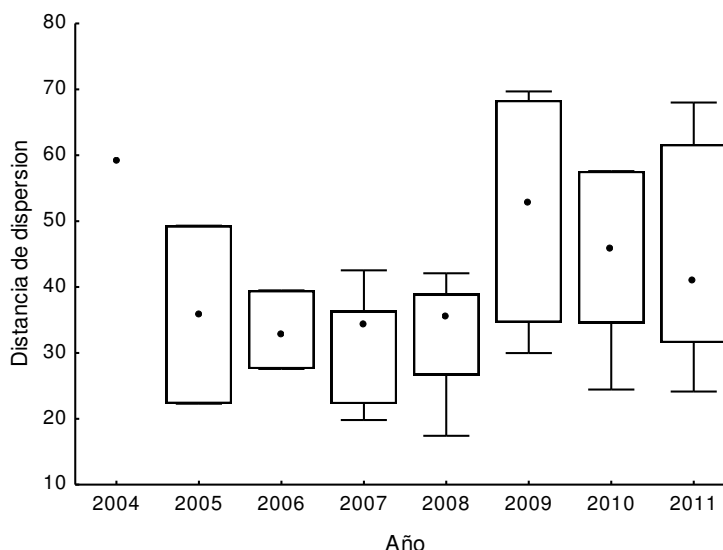


Figura 5.5. Variación anual de las distancias de dispersión intra-anual observadas en la Ratona común en el período 2004-2011. Se representa la mediana (●), el rango intercuartil 25-75 % (cajas) y los valores mínimos y máximos (línea). No se representan tres casos donde la dispersión superó los 150 m.

La dispersión intra-anual no mostró tener un efecto sobre el éxito reproductivo (Wald = 0.07, gl = 1, p = 0.79).

Dispersión inter-anual

De los 193 individuos que sobrevivieron de un año al otro durante el período de estudio, el 33.16 % de los individuos tendieron a cambiar su territorio reproductivo. De esta manera, la dispersión inter-anual fue más frecuente que la intra-anual (prueba exacta de Fisher, p = 0.01). Al igual que lo observado dentro de una estación reproductiva, existieron diferencias sexuales en la probabilidad de dispersión (Wald =

8.36, $gl = 1$, $p = 0.004$), mostrando los machos una mayor filopatría que las hembras. El 45.16 % (28/62) de las hembras que sobrevivieron entre años cambiaron de territorio, mientras que sólo el 27.48 % de los machos lo hicieron (36/131). No se registró un efecto del año sobre la probabilidad de dispersión de los individuos (Wald = 7.43, $gl = 6$, $p = 0.29$). A pesar de las diferencias entre sexos en la probabilidad de dispersar, no existieron diferencias en la distancia en que dispersaron individuos de uno y otro sexo (Wald = 0.76, $gl = 1$, $p = 0.39$; Fig. 5.4b). Sin embargo, se detectó un efecto significativo del año sobre las distancias de dispersión (Wald = 14.13, $gl = 6$, $p = 0.04$; Fig. 5.6). Nuevamente, las distancias medias de dispersión estuvieron relacionadas negativamente con la abundancia poblacional (Correlación de Spearman, $\tau = -0.94$, $p = 0.001$), pero también con la disponibilidad de territorios para las hembras y a la probabilidad de supervivencia de los machos adultos. Tanto al aumentar la disponibilidad de territorios para las hembras como la supervivencia de machos en la población, se redujeron las distancias de dispersión (Correlaciones de Spearman, $\tau = -0.71$, $p = 0.03$, y $\tau = -0.82$, $p = 0.02$, respectivamente).

Finalmente, no se observó un efecto de la dispersión sobre el éxito reproductivo, siendo similar el éxito de aquellos individuos que dispersaron entre temporadas (Wald 2.55, $gl = 1$, $p = 0.11$).

5.4 Discusión

Dentro de las aves residentes se ha sugerido que la relativamente alta supervivencia de los individuos adultos favorecería la filopatría al sitio reproductivo, principalmente debido a las restricciones que esta característica de historia de vida impone: como consecuencia de la baja mortalidad que sufren, quedarían pocos territorios vacantes que puedan ser ocupados y que faciliten la dispersión (Ashmole 1963, Ricklefs 1980, Freed 1987a). Además, generaría un *surplus* de individuos (conocidos como individuos “satélites” o *floaters*) no reproductivos que ocuparían rápidamente los territorios liberados (Smith 1978). Entonces, se daría en este caso un sistema de monogamia permanente y gran estabilidad territorial generado por las restricciones en la posibilidad de dispersión y reapareamiento (Morton *et al.* 2000). Éste ha sido el sistema propuesto por Freed (1987a) para la Ratona común en Centroamérica, y que se ha pensado como predominante en las poblaciones de paseriformes residentes, no solamente en aquellas que habitan los trópicos, sino también aquellas que lo hacen en el sur-templado (pero ver Morton *et al.* 2000, Fedy y Stuchbury 2004).

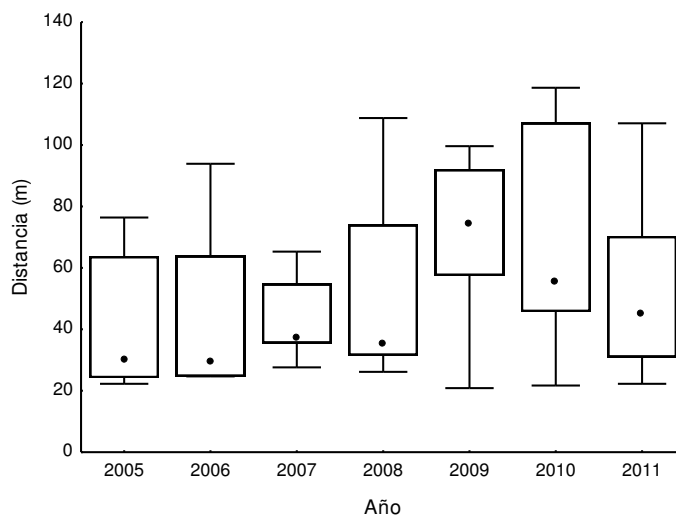


Figura 5.6. Variación de la distancia de dispersión inter-anual observada en individuos de Ratona común en las temporadas reproductivas del 2005 al 2011. Se representa la mediana (●), el rango intercuartil 25-75 % (cajas) y los valores mínimos y máximos (línea). Se excluyeron 3 datos considerados *outliers*.

Los resultados obtenidos en este estudio marcan diferencias con los encontrados por Freed para la ratona en Centroamérica. Los territorios han mostrado ser altamente variables entre años, tal como lo revela la variación en abundancia de machos adultos. Durante el año 2010 se registró el mínimo de machos adultos que poseían territorios (30 individuos), mientras que en la temporada reproductiva de 2008 se registraron en la misma área 60 machos con territorios. Esta variación demuestra que en gran parte de los años de estudio existieron territorios vacantes que pudieron ser ocupados por otros individuos o que podían haber permitido la dispersión y cambio de territorio. Por otra parte, existieron machos solteros que defendieron territorios, lo cual, conjuntamente con la disponibilidad de territorios serían evidencia de que los *floaters* o individuos no reproductivos serían raros en esta población dado que esos territorios permanecieron vacantes. Estos resultados son contrarios a aquellos encontrados por Freed en Centroamérica, donde una muy baja proporción de territorios quedaron vacantes durante su estudio, y aquellos que lo fueron, eran ocupados muy rápidamente por individuos *floaters*. Las diferencias podrían no ser explicadas simplemente en base a las diferencias en supervivencia existentes entre ambas poblaciones de ratonas, dado que los valores estimados para las mismas son bastante similares. Según Freed (1987a) la probabilidad de supervivencia de las ratonas en Centroamérica sería de 0.49 y 0.55 para hembras y machos respectivamente, mientras que en este estudio se encontró que dichas probabilidades eran de 0.34 y 0.51. Sin embargo, puede que una mayor probabilidad de supervivencia

de los individuos volantones en las poblaciones centroamericanas fuera responsable de la saturación del hábitat notada por Freed. Lamentablemente, no es posible realizar esta comparación por falta de datos.

Las ratonas mostraron una alta fidelidad al sitio reproductivo. A lo largo del período de estudio no se registró ningún individuo adulto que, siendo marcado dentro del sitio de estudio, fuera reavistado en la misma o diferente estación reproductiva fuera de éste. Evidencia adicional a esta alta filopatría fue observada accidentalmente en un estudio previo donde se removieron machos de su territorio reproductivo, liberándolos a aproximadamente 20 km de distancia del mismo. Cuatro de nueve machos removidos retornaron al sitio de origen para retomar su territorio en un término menor de 48 hs (P. Llambías, comunicación personal). Esta alta filopatría ha sido también observada en la ratona norteamericana, *T. aedon*, a pesar de ser ésta migrante. Kendeigh (1941), realizando experimentos removiendo machos de sus territorios y liberándolos a distintas distancias de ellos, encontró que una alta proporción de individuos retornaban al territorio (más del 50 % de ellos retornaron cuando las distancias fueron menores a los 3 km).

La dispersión reproductiva dentro del sitio de estudio, en cambio, fue relativamente alta para una especie residente, siendo la dispersión entre temporadas reproductivas más frecuente que dentro de una misma temporada. En este caso, el 23 % de los individuos cambiaron de territorios dentro de una misma temporada, y alrededor de un 33 % lo hizo entre temporadas. Esta diferencia puede deberse a que, dentro de una misma temporada, la probabilidad de encontrar un nuevo territorio puede ser menor que entre temporadas, donde la mortalidad de los adultos ofrecería una mayor disponibilidad de territorios vacantes. Sin embargo, también puede deberse a que entre temporadas la calidad del territorio puede variar más que dentro de una misma temporada (Fedy y Stuchbury 2004). De todas maneras, las distancias de dispersión registradas fueron cortas dispersando más del 87 % de los individuos distancias menores a los 100 m tanto entre temporadas como dentro de cada temporada e independientemente del sexo del individuo dispersor. Esto parecería indicar que los animales estarían dispersando a territorios vecinos, patrón observado también en paseriformes tropicales (Willis 1976, Greenberg y Gradwohl 1997). Una ligeramente mayor tendencia a permanecer en el territorio durante la temporada reproductiva fue observada en la ratona norteamericana, donde entre el 80 y 90 % de los individuos permanecieron en los territorios reproductivos (Kendeigh 1941, Drilling y Thompson 1988). Sin embargo, cuando los individuos de esta especie dispersaron, lo hicieron por distancias mayores que las observadas en *T. musculus*. Estas distancias fueron de 67 m para los machos (valor mediano) y 134 m para las hembras según el

estudio realizado por Drilling y Thompson (1988), mientras que Kendeigh (1941) da valores que van hasta los 2 km de distancia, aunque no precisó las distancias medias de dispersión. Las causas de esta variación no son claras, y probablemente responde a condiciones locales tales como tamaños de parche habitable y abundancia poblacional (Drilling y Thompson 1988). En la ratona sudamericana, las distancias de dispersión variaron en relación a la disponibilidad de territorios y la abundancia de individuos adultos en la población. Un incremento en la abundancia estuvo relacionado a una disminución en las distancias de dispersión. Asimismo, las distancias de dispersión se acortaron cuando se incrementó la disponibilidad de territorios. Esto parece indicar la existencia de una preferencia de los individuos por permanecer cerca de los territorios utilizados en años previos y que le son familiares (Rowley 1983). Para evaluar esta hipótesis es necesario, sin embargo, realizar experimentos manipulativos variando no sólo la disponibilidad de territorios sino también la calidad de los mismos, por ejemplo incrementando los sitios potenciales de nidificación (*i.e.*, número de cajas-nido disponibles).

Sesgo sexual en la dispersión reproductiva

Las hembras de ratona mostraron una mayor tendencia a dispersar que los machos, tanto dentro como entre temporadas reproductivas. Este es un patrón que ha sido reportado para distintas especies de aves paseriformes con anterioridad (Greenwood 1980, Greenwood y Harvey 1982, Clarke *et al.* 1997, Andreu y Barba 2006, Eeva *et al.* 2008, Valcu y Kempenaers 2008, García-Navas y Sanz 2011) y que podría responder a la mayor sensibilidad que tienen las hembras a la variación en el éxito reproductivo, dado la usualmente menor expectativa de vida que poseen. En este caso es de esperar que las hembras respondan abandonando el territorio cuando tuvieran un bajo éxito reproductivo. Dadas las diferencias en supervivencia observadas entre sexos en la Ratona común, es de esperar que este patrón se cumpliera. Por otra parte, Greenwood (1980, 1984) ha propuesto otra hipótesis para explicar las diferencias entre los sexos. Según este autor, muchas especies paseriformes poseen sistemas de apareamientos basados en la defensa del recurso (ya sea un territorio o sitio de nidificación; von Haartman 1957), lo cual es usado para atraer a una pareja. Entonces, sería más fácil y ventajoso para un macho retener o reutilizar un territorio ya utilizado en años previos que competir por uno nuevo, generando una alta filopatría al sitio de nidificación (Drilling y Thompson 1988). Las hembras en cambio, tendrían la posibilidad de desplazarse en busca de mejores territorios o parejas, mostrando una menor afinidad a los sitios de nidificación previos. Tanto bajo la hipótesis de mayor sensibilidad de las hembras al éxito reproductivo como de la hipótesis propuesta por

Greenwood se podría esperar que principalmente dispersen aquellos individuos que poseyeran un bajo éxito reproductivo, y que como consecuencia de estos cambios de territorios, su éxito se incrementa. Existen algunos estudios que han demostrado este tipo de relación dentro de las aves (Pärt y Gustafsson 1989, Stenseth y Lidicker 1992, Payne y Payne 1993, Forero *et al.* 1999, Newton 2001, García-Navas y Sanz 2011), pero otros estudios no han encontrado esta relación entre la dispersión y el incremento en el éxito reproductivo (Newton y Marquiss 1982, Pusey y Packer 1987, Drilling y Thompson 1988, Sedgwick 2004, Pasinelli *et al.* 2007, Eeva *et al.* 2008). En el caso de la Ratona común sudamericana, cuando se analizó la variación en el éxito reproductivo para individuos que dispersaron y aquellos que no lo hicieron, no se encontraron diferencias significativas tanto para machos como para hembras, por lo que la performance reproductiva de los individuos dispersores no mejoró al cambiar de territorio. Esta falta de diferencias entre individuos que han dispersado y aquellos que retuvieron su territorio parece indicar que el éxito reproductivo presente no es un buen predictor del éxito reproductivo futuro (Nolan 1978).

Las diferencias en la probabilidad de dispersión entre machos y hembras pueden también responder al potencial que tiene cada sexo para dispersar y encontrar parejas. Mientras que un macho que dispersa requiere encontrar algún territorio libre, o bien invadir un territorio ocupado y echar al macho residente, esto no le garantiza tener pareja. En cambio, debido al marcado sesgo sexual observado en la población, una hembra que disperse tendrá mayores probabilidades de encontrar una nueva pareja para reproducirse. Evidencia en favor de esto lo constituyen los casos donde existió divorcio y dispersión de uno de los individuos de la pareja. De los 26 casos donde se observó divorcio en la pareja, en 25 casos el sexo dispersor fue la hembra. Como antes, si bien esto podría explicar por qué difieren machos y hembras en la probabilidad de dispersión, no ofrece una explicación satisfactoria sobre las causas que motivan la dispersión. En el siguiente capítulo se analizan algunos factores que pueden favorecer el comportamiento dispersivo tanto en machos como en hembras de la Ratona común.

CAPÍTULO 6

CAUSAS DE LA DISPERSIÓN REPRODUCTIVA DE LA RATONA COMÚN

6.1. Introducción

Desde un punto de vista adaptativo, la dispersión reproductiva puede ser vista como una estrategia individual para incrementar la eficacia biológica del dispersor. Como tal, se espera entonces que un individuo disperse cuando las condiciones previas (calidad de territorio, calidad de pareja, éxito reproductivo, etc.) favorezcan el cambio de territorio en busca de otros que otorguen mayor eficacia biológica (Montalvo y Potti 1992, García-Navas y Sanz 2011). Las decisiones en este sentido son, sin embargo, complejas, involucrando más de un factor que puede afectar la eficacia biológica y por ende, la decisión de permanecer en un territorio o dispersar.

De las causas que pueden favorecer la dispersión reproductiva, tal vez la más estudiada es aquella que tiene que ver con el éxito reproductivo (e.g., Shields 1984, Gowaty y Plissner 1997, Desrochers y Magrath 1996, Hannon y Martin 1996, Haas 1998, Winkler *et al.* 2004, Sedgwick 2004, Fisher y Wiebe 2006, Citta y Lindberg 2007, Schaub y von Hirschheydt 2009). En este caso, los individuos pueden evaluar su propia performance reproductiva para decidir permanecer en el territorio reproductivo o dispersar, estableciéndose una relación negativa entre la probabilidad de dispersión y el éxito reproductivo. La dispersión, a su vez, está relacionado a diferentes factores, tales como la edad, el riesgo de depredación y la calidad del territorio y/o pareja. Por ejemplo, en aves con alta supervivencia se ha encontrado que existe mayor tendencia a dispersar entre individuos jóvenes que entre los más viejos (Newton 2001), asociando esto a los beneficios de la familiaridad con el territorio reproductivo. Para aves paseriformes, las cuales usualmente presentan una menor probabilidad de supervivencia, el patrón es menos claro, y muchas veces sólo presente en alguno de

los sexos (ver por ejemplo, Montalvo y Potti 1992, Payne y Payne 1993). Este patrón muestra entonces numerosas excepciones en este grupo de especies que no son atribuibles simplemente a las características de los individuos y que pueden responder al contexto social y ambiental en el que se encuentran (Foppen y Reijnen 1994, Andreu y Barba 2006).

La probabilidad de dispersión de un individuo puede verse afectada por la disponibilidad de territorios y/o parejas, y depender también de la supervivencia de la pareja (Pruett-Jones y Lewis 1990, Montalvo y Potti 1992, Murphy 1996, Wiklund 1996, Millsap y Bear 1997). Así, la existencia de territorios y parejas vacantes favorecería la probabilidad de dispersión, ya sea a partir de conseguir un territorio y/o pareja, como de cambiar de territorio y/o pareja por uno de mejor calidad.

Otro de los factores que afectarían la decisión de dispersar de un individuo es el riesgo de depredación que puede sufrir él o su descendencia en un territorio. Existe tanto evidencia experimental como observacional de que la depredación de nidos causa la dispersión reproductiva en distintas especies de aves (Dow y Fredga 1983, Gowaty y Plissner 1997, Haas 1998, Forero *et al.* 1999, Hakkarainen *et al.* 2001, Roos 2002, Shutler y Clark 2003, Roos y Pärt 2004, Parejo *et al.* 2007). Este cambio de territorio y/o pareja puede ser visto en este caso como una estrategia efectiva para evitar a los depredadores de nidos, aunque también conlleva costos asociados a la consecución de un sitio para renidificar (Pinkowski 1977), la competencia por ese nuevo territorio o sitio de nidificación (Aitken y Martin 2004), y el tiempo y energía en la construcción de un nuevo nido (Barclay 1988).

Tanto la pérdida del nido como un bajo éxito reproductivo pueden afectar no sólo a la probabilidad de dispersar sino también a la probabilidad de cambio de pareja (Greenwood y Harvey 1982). Usualmente, estos resultados han sido tomados como evidencia para la hipótesis de incompatibilidad (Coulson 1966). Bajo esta hipótesis, las parejas que son *incompatibles* tienen un bajo éxito reproductivo y sufren mayores tasas de divorcio que las que tienen mayor *compatibilidad* (Black 1996). Esta interpretación ha sido, sin embargo, fuertemente criticada, sugiriendo que otras explicaciones pueden ser posibles, tales como la de la hipótesis de la mejor opción, la cual indica que el divorcio es causado no por la incompatibilidad entre los miembros de la pareja, sino por la existencia de una *mejor opción* para una de ellas (Ens *et al.* 1993, 1996). Entonces, ya sea debido a la incompatibilidad entre miembros de una pareja, o a la existencia de una mejor opción para una de ellas, una pareja con bajo éxito reproductivo es predicha a divorciarse. Existen algunos trabajos que encontraron dicha relación (Lindén 1991, Citta y Lindberg 2007, Schaub y von Hirschheydt 2009) aunque existen también resultados contradictorios, donde no existe relación entre la

probabilidad de divorcio y el éxito reproductivo (Orell *et al.* 1994). La falta de consistencia en los resultados de los diferentes estudios sólo muestra la complejidad de la decisión que deben tomar los individuos reproductivos, y la multiplicidad de factores que pueden interferir con la misma. Si bien la dispersión puede ser favorecida por el fracaso de un evento reproductivo o el bajo éxito en el mismo, el cambio de territorio y/o pareja conlleva incerteza en cuanto a la posibilidad de encontrarlos (McPeck y Holt 1992, Switzer 1993), o al menos, la probabilidad de encontrar un territorio o pareja de calidad similar o mejor. Además, la búsqueda genera costos en cuanto al tiempo que debe invertir en la misma, lo cual podría significarle la pérdida de la oportunidad de reproducirse durante esa temporada reproductiva (Jakson *et al.* 1989).

No existen a la fecha estudios acerca de los factores que afectan la probabilidad de dispersión reproductiva en la Ratona común sudamericana, aunque hay trabajos que analizan estos efectos en la ratona norteamericana. En esta especie, Drilling y Thompson (1988) encontraron que las hembras que fueron más exitosas en una temporada reproductiva, tenían una mayor tasa de retorno al área de nidificación y mostraban mayor filopatría en el siguiente año que las hembras que tuvieron menor éxito reproductivo. Además, estos autores encontraron que la probabilidad de éxito en la nidificación de las hembras que no habían sido exitosas el año anterior se incrementaba con la distancia a la que se habían dispersado. Los machos en cambio no mostraron ninguna relación en su probabilidad de retorno o cambio de territorio con el éxito reproductivo en el año anterior.

En este capítulo se evalúa el efecto que diferentes factores tienen sobre la probabilidad de dispersión en la Ratona común. En primer lugar se analizó el efecto que tienen la edad de los individuos, su estatus social (si tiene pareja o no), la supervivencia de la pareja y el éxito de nidificación sobre la probabilidad de dispersión. También se evaluó el efecto del éxito reproductivo sobre el comportamiento de dispersión de los individuos de esta especie mediante dos experimentos a campo. En el primero se generó un área con mayor riesgo de depredación de nidos, y se comparó la dispersión reproductiva en esta subpoblación con otra en la que los nidos poseían menor probabilidad de ser depredados. En el segundo experimento se realizó una manipulación del tamaño de la nidada de modo de tener nidadas con mayor éxito que el promedio en términos de pichones criados, y nidadas con menor éxito que el promedio poblacional. Si el éxito reproductivo afecta la probabilidad de dispersión, se espera que: 1) en áreas con mayor riesgo de depredación la probabilidad de dispersión sea mayor que en áreas con menor riesgo, tanto dentro de la misma

temporada como en temporadas sucesivas; y 2) que las parejas con menor éxito (menor tamaño de nidada) tengan mayores tasas de divorcio y mayor probabilidad de dispersión que las parejas con nidadas mayores.

6.2. Métodos

La metodología general sigue a la presentada en el Capítulo 2 y 5. A partir de los censos realizados durante las temporadas reproductivas de 2004-2011 se identificaron los individuos dispersores y aquellos filopátricos. De la misma forma que en el capítulo anterior, se consideró que un individuo había dispersado cuando cambiaba de territorio entre eventos reproductivos dentro de una misma estación (*dispersión intra-anual*) o entre temporadas reproductivas (*dispersión inter-anual*). Alternativamente, un individuo fue considerado *filopátrico* si mantiene el mismo territorio por una o más temporadas reproductivas. Si la dispersión involucraba a sólo un individuo de la pareja se consideró a esto como *divorcio*.

Para evaluar las posibles causas de la dispersión reproductiva se consideró la edad, si tenía pareja o no antes del evento de dispersión, si la pareja había muerto, y el éxito reproductivo previo. En aquellos casos donde los individuos habían sido marcados como pichones, se conoció la edad exacta; cuando los individuos fueron capturados como adultos reproductores, se supuso que era su primer año de edad dado que: 1) los juveniles marcados en el sitio de estudio que tomaron territorios lo hicieron durante su primer año de vida; y 2) aquellos juveniles que dispersaron a otras poblaciones y que se reprodujeron, también lo hicieron en su primer año de vida (ver Capítulo 3). El estatus de apareamiento fue considerado dicotómico (si tenía o no pareja antes de un nuevo intento reproductivo), mientras que se consideró que la pareja había muerto si en subsiguiente intento reproductivo (dentro o entre temporadas) el animal no fue reavistado en el área de estudio. El éxito reproductivo fue considerado de dos maneras diferentes: 1) como variable dicotómica (exitoso o no exitoso); 2) como variable continua considerando el número de volantones producidos en el evento reproductivo previo. El éxito reproductivo de los individuos solteros fue considerado como cero (o no exitoso). La dispersión fue también considerada como una variable dicotómica (dispersa o no), y los análisis fueron realizados separadamente para machos y hembras dadas las diferencias en la probabilidad de dispersión detectadas entre los sexos (ver Capítulo 6).

Se emplearon modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) para analizar el efecto de los distintos factores sobre la probabilidad de dispersión, considerando al individuo como un factor aleatorio. De las variables predictoras, el estatus de

apareamiento y si la pareja había muerto o no fueron tratados como factores fijos en los análisis, mientras que edad fue incluida como variable continua. El éxito reproductivo medido como número de volantones producidos fue también incluido como variable continua en el modelo, mientras que cuando fue estimado como variable dicotómica fue introducido como un factor fijo. Sólo se evaluaron efectos simples. El ajuste del modelo fue evaluado a partir del análisis de los residuales (McCullagh y Nelder 1989). Tanto para la dispersión intra- como inter-anual, la probabilidad de dispersión fue considerada una variable respuesta binaria (dispersa-no dispersa), considerando una función de enlace *logit* y una estructura binomial de los errores. El efecto de los factores fijos sobre la variable respuesta fue evaluado a partir de la remoción de los factores del modelo y el cambio en su ajuste (Crawley 1993).

Experimento 1: Efecto de la depredación de nidos sobre la probabilidad de dispersión reproductiva

El experimento se llevó a cabo en la estancia La Esperanza, en el Partido de General Lavalle, durante las temporadas reproductivas (octubre-enero) de 2007-2008. Para realizar el primer experimento, durante la temporada de 2006 se instalaron 27 cajas-nido más en un área adyacente al área de estudio de ≈ 4 ha, separada por el casco de la estancia (Sitio 1; Fig. 6.1). De la misma forma que en el área original, las cajas en esta área fueron instaladas respetando los territorios pre-existentes de los machos. Estas cajas fueron modificadas respecto a las que había en el área original ampliando el orificio de entrada a 54 mm (las originales tenían un orificio de entrada de 27 mm), lo cual facilitaba el acceso a otras especies que utilizan cavidades y a depredadores. Estas cajas permanecieron así abiertas hasta fines de la temporada 2008, cuando se les redujo la entrada a 27mm.

Al comienzo de cada temporada reproductiva, y a lo largo de la misma, se realizaron censos y reavistamientos continuos de modo de identificar los territorios y los individuos reproductivos asociados. En caso de que existieran individuos no marcados, se procedió a su captura y marcación con anillos plásticos de colores. Las capturas se realizaron mediante redes de niebla en los territorios o bien con trampas de tipo wigwag dentro del nido. Las cajas fueron revisadas regularmente cada 2-3 días para registrar el inicio de la puesta de huevos. En cada visita a las cajas se realizaban los reavistamientos tratando de identificar al macho que defendía el territorio, y en caso de tener nido, a su pareja. Los nidos fueron revisados día por medio hasta que produjeran pichones volantones o fueran abandonados o depredados. Siguiendo un

evento de depredación o abandono, se intentó ubicar a cada miembro de la pareja reproductiva mediante censos intensivos en las áreas.

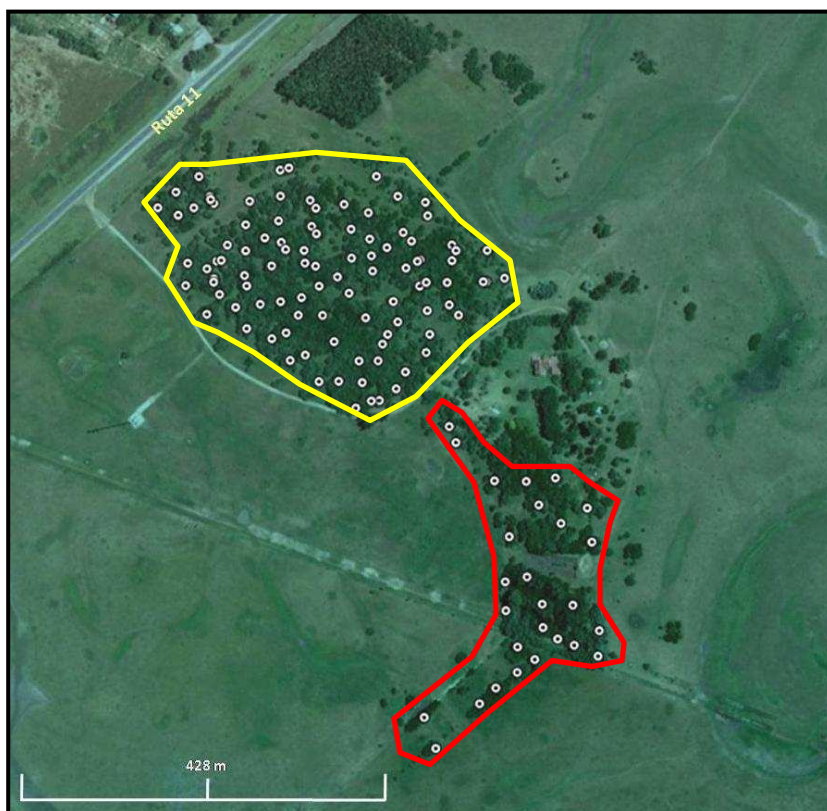


Figura 6.1. Imagen satelital mostrando las áreas experimentales. En rojo se identifica el área con mayor riesgo de depredación de nidos (Sitio 1), mientras que en amarillo se marca el área con bajo riesgo de depredación de nidos (Sitio 2).

Para cada temporada entonces se registró el número de nidos exitosos en esta nueva área considerada de mayor riesgo y se comparó, los cambios de territorios y/o parejas realizados tanto por machos como por hembras, y el éxito en los subsiguientes intentos reproductivos en caso de haber dispersión, con los observados durante el mismo período en el área de estudio principal (Sitio 2) tomado como control. El éxito de nidificación fue comparado entre las áreas utilizando curvas de supervivencia. La probabilidad de dispersión fue comparada entre sitios y sexos utilizando un modelo lineal generalizado mixto, con sexo (macho o hembra), sitio (alto y bajo riesgo) y la interacción de esos factores como variables predictoras, y el año como factor aleatorio. Se asumió una distribución de errores de la variable respuesta (dispersa o no dispersa) binomial, con una función de enlace *logit*. Como antes, el ajuste del modelo fue evaluado a partir del análisis de los residuales y el efecto de los factores estimados a partir de la remoción de cada uno de los factores del modelo general, evaluando el cambio en el ajuste de éste.

Experimento 2: Efecto del éxito reproductivo sobre la probabilidad de dispersión reproductiva

Durante las temporadas 2006-2008 se realizaron manipulaciones en nidadas de modo de tener nidos que produjeran un número de pichones mayor y menor a la moda poblacional (5 pichones; Llambías y Fernández 2009). Todas las manipulaciones se realizaron al día 1 incubación e involucraron nidos sincrónicos (misma fecha de inicio de puesta) que poseían 5 huevos al momento de hacerla, y cuyos padres se hallaban marcados. En 12 nidos se redujo la nidada extrayéndoles 2 huevos, creando nidadas reducidas de 3 huevos. Los huevos extraídos fueron puestos en otros 12 nidos, incrementando la nidada de éstos a 7 huevos. Los nidos fueron revisados regularmente hasta que produjeran pichones volantones o fueran abandonados o depredados.

El efecto de la manipulación sobre la probabilidad de dispersión fue medida de acuerdo a si: 1) la pareja reproductora permanece junta e intenta reproducirse nuevamente dentro de la misma estación o en la siguiente estación reproductiva; y 2) si permanece en el mismo territorio o cambia. Como control se tomaron nidos de 5 pichones cuyos padres se encontraban marcados. Como estos experimentos se llevaron a cabo sobre las parejas reproductivas sólo una vez, se utilizaron modelos lineales generalizados para evaluar los efectos de la manipulación (nidada agrandada, nidada achicada, nidada control), sexo (macho, hembra) y su interacción sobre la probabilidad de divorcio y de dispersión. Ambas fueron consideradas como variables dicotómicas, con una distribución de errores binomial y una función de enlace *logit*. El ajuste de los modelos fue evaluado a partir del análisis de los residuales, y el efecto de los factores estimados a partir de la remoción de cada uno de los factores del modelo general, evaluando el cambio en el ajuste de éste.

6.3. Resultados

Alrededor del 27 % de los machos cambiaron de territorios entre temporadas reproductivas. Dicha probabilidad de cambio no estuvo relacionada a la edad del individuo (Wald = 0.21, gl = 1, p = 0.65), la supervivencia de la pareja (Wald = 1.03, gl = 1, p = 0.31), ni el número de volantones que produjo en la temporada reproductiva previa (Wald = 0.01, gl = 1, p = 0.91). Cuando se consideró el éxito reproductivo como una variable dicotómica, los resultados fueron similares. La probabilidad de cambio mostró estar relacionada con su estatus reproductivo. El 44.7 % de los machos que cambiaron de territorio no tenían pareja el año previo, mientras que sólo el 16.13 % de los que no dispersaron eran machos solteros (Wald = 5.19, gl = 1, p = 0.025). Sin

embargo, el dispersar no incrementó las chances de conseguir pareja el siguiente año. El 54.5 % de los machos que no tenían pareja y dispersaron, consiguieron una al siguiente año (12/22), mientras que aquellos que permanecieron en su territorio tuvieron una chance similar de conseguir pareja (11/19, 57.89 %; prueba Exacta de Fischer, $p = 0.99$).

Entre las hembras, alrededor del 45 % dispersaron entre estaciones reproductivas. Como en los machos, no se observó un efecto de la edad ni el éxito reproductivo (ya sea medido como número de volantones producidos o como variable dicotómica) sobre la probabilidad de dispersión (Wald = 1.44, $gl = 1$, $p = 0.23$ y Wald = 2.83, $gl = 1$, $p = 0.09$, respectivamente), aunque se observó un efecto de la supervivencia de la pareja (Wald = 5.62, $gl = 1$, $p = 0.02$). De las hembras que no dispersaron, el 41,2 % habían perdido su pareja el año previo (14/35), mientras que de las hembras que dispersaron el 61,3 % habían perdido su pareja (19/31), presumiblemente en busca de una nueva pareja. En cambio, sólo 37.1 % de las hembras cuya pareja se mantuvo viva al siguiente año, dispersaron (12/32). Cabe aclarar que tanto las hembras que dispersaron como aquellas que no lo hicieron, siempre tuvieron pareja al siguiente año.

Experimento 1: Efecto de la depredación de nidos sobre la probabilidad de dispersión reproductiva

La supervivencia de los nidos varió entre los sitios acorde a la manipulación realizada. En el sitio 1 (con mayor riesgo) la probabilidad de supervivencia fue menor que la observada en el sitio 2 (menor riesgo; prueba de Log-rank LR = -4.5, $P < 0.001$; Fig. 6.2).

A pesar de estas diferencias en la probabilidad de depredación de los nidos, no existió un efecto del sitio, ni del sexo de los individuos o de la interacción de esos factores sobre la probabilidad de dispersión entre temporadas reproductivas (Wald = 1.06, $gl = 1$, $p = 0.31$; Wald = 0.16, $gl = 1$, $p = 0.69$; y Wald = 0.001, $gl = 1$, $p = 0.94$, para sitio, sexo e interacción respectivamente). Sin embargo, el sitio de nidificación afectó la probabilidad de divorcio y dispersión intra-anual (Wald = 5.76, $gl = 1$, $p = 0.02$, y Wald = 4.26, $gl = 1$, $p = 0.04$, respectivamente). Las parejas que nidificaron en los sitios con mayor riesgo de depredación tuvieron mayores tasas de divorcio y de dispersión que aquellos que lo hicieron en sitios menos riesgosos (Fig. 6.3).

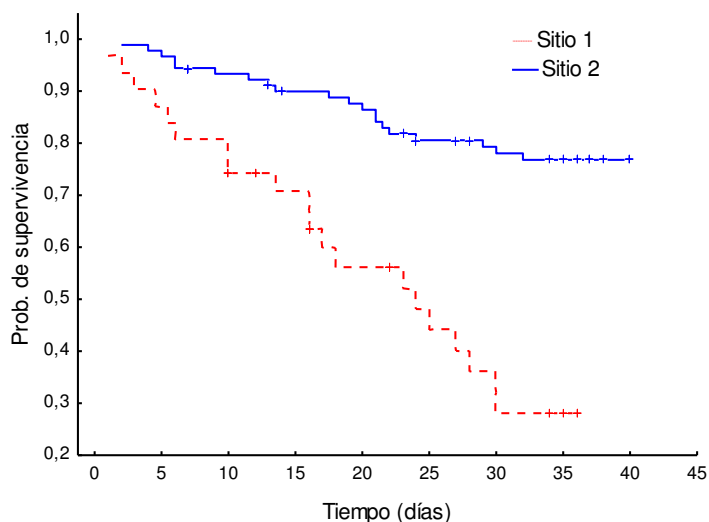


Figura 6.2. Curvas de supervivencia correspondientes a nidos registrados en sitios con diferente riesgo de depredación. El Sitio 1 representa un sitio con alto riesgo de depredación, mientras que el Sitio 2 es un área con bajo riesgo (control).

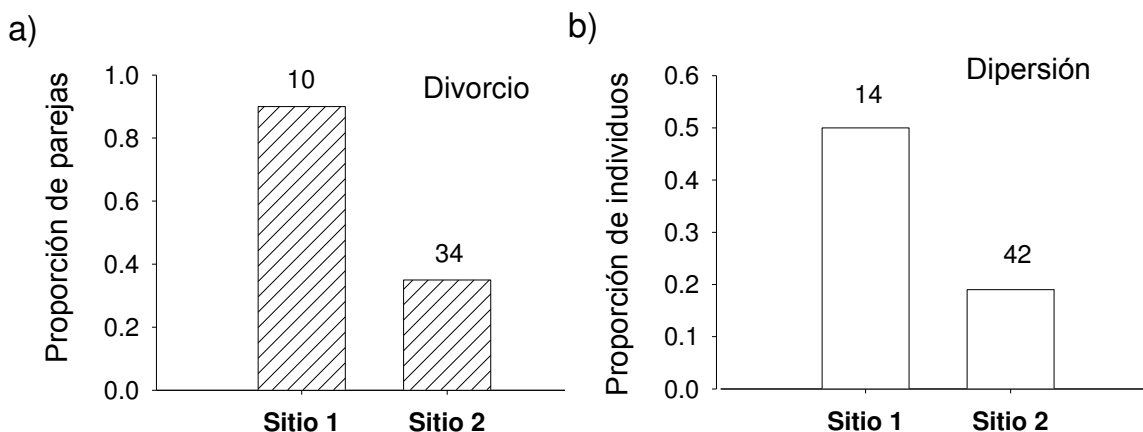


Figura 6.3. Proporción de parejas que se divorciaron (a) y proporción de individuos que dispersaron dentro de una temporada reproductiva en sitios con alta tasa de depredación de nidos (Sitio 1) y baja tasa de depredación (Sitio 2). Los valores sobre las barras indican el tamaño de muestra.

Experimento 2: Efecto del éxito reproductivo sobre la probabilidad de dispersión reproductiva

No se detectó un efecto de la manipulación en la probabilidad de dispersión de machos y hembras dentro de una misma temporada entre intentos sucesivos de nidificación ni entre temporadas reproductivas para los machos ($p > 0.5$, para todas las comparaciones; Fig. 6.4). Dada la baja supervivencia de las hembras de nidos manipulados (sólo 2 de las 12 hembras involucradas en la manipulación sobrevivieron

a la siguiente temporada), no se realizó el análisis de dispersión inter-anual correspondiente.

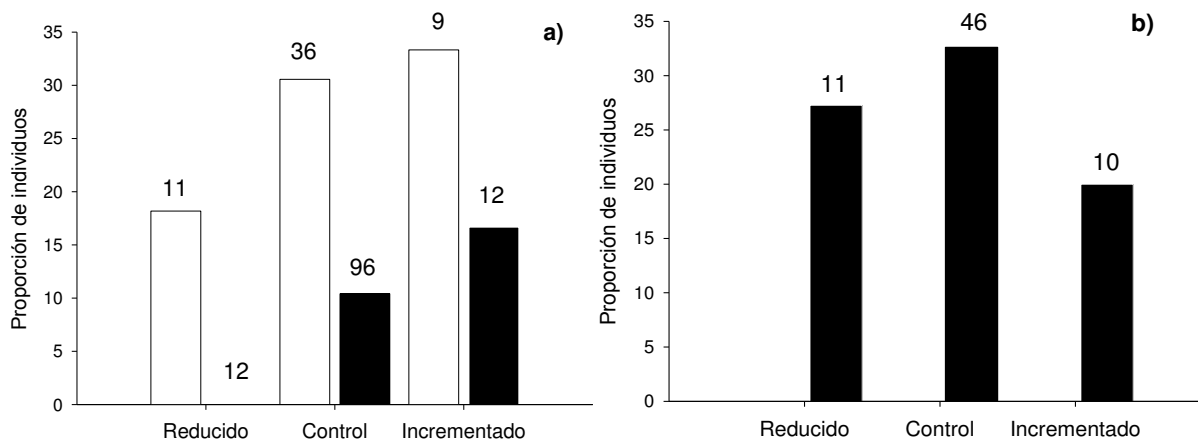


Figura 6.4. Proporción de individuos que dispersaron a) dentro de la temporada reproductiva, o b) entre temporadas reproductivas, cuando se manipuló el tamaño de puesta de sus nidos. Los tratamientos (Reducido, Control, e Incrementado) hace alusión a nidos a los cuales se les redujo el tamaño de puesta a 3 huevos (Reducido), se incrementó a 7 huevos (Incrementado), o no se manipuló (Control). Las barras negras representan a los individuos machos, mientras que las blancas representan a hembras. Entre temporadas reproductivas, existió una baja proporción de hembras que sobrevivieron a la siguiente temporada por lo que no se presentan los datos. Sobre las barras se presentan los tamaños de muestra.

6.4. Discusión

La decisión de dispersar de un individuo usualmente responde a múltiples factores (Dobson y Jones 1985, Forero *et al.* 1999, Pasinelli y Walters 2002). En este análisis se consideraron unos pocos factores sociales y ecológicos para tratar de inferir las causas de dispersión en la Ratona común. Algunos de estos factores, tales como el éxito reproductivo tienen directa incidencia en la eficacia biológica de los individuos, mientras que otros tienen una influencia más bien indirecta.

Distintas hipótesis han sido propuestas para explicar las causas de dispersión en las aves. Una de ellas, la hipótesis de la performance reproductiva (Pasinelli *et al.* 2007), plantea que los individuos pueden usar su propia performance reproductiva para evaluar si dispersar o permanecer en el territorio (*e.g.*, Switzer 1993, Haas 1998, Doligez *et al.* 1999, Forero *et al.* 1999, Sedgwick 2004). De acuerdo a esta hipótesis, los individuos deberían dispersar cuando el éxito reproductivo sea bajo (Gowaty y Plissner 1997, Beheler *et al.* 2003). Los resultados obtenidos en este trabajo, tanto observacionales como experimentales, no apoyan esta hipótesis, dado que tanto

machos como hembras poco exitosos (que no produjeron o produjeron pocos volantones) tendrían la misma probabilidad de dispersar que aquellos más exitosos. Un patrón similar ha sido observado para la ratona norteamericana (Drilling y Thompson 1991), sugiriendo la existencia de otros factores podrían tener más importancia en determinar la dispersión en la ratona que el éxito reproductivo inmediato.

Otra de las hipótesis propuestas para explicar la dispersión reproductiva está relacionada a las condiciones sociales en las cuales se encuentran los individuos. En este caso, la dispersión sería consecuencia del estatus social y las interacciones intraespecíficas (Payne y Payne 1993, Otter y Ratcliffe 1996). En la Ratona común se observó que los machos solteros tenían mayor probabilidad de dispersar que aquellos con pareja. De esta relación es posible inferir que los machos solteros cambiaban de territorios en vista de poder conseguir o atraer a una pareja. Sin embargo, la probabilidad que tuvieron los machos de tener pareja luego del cambio de territorio fue similar a aquella que tuvieron los individuos solteros que no dispersaron, aunque no es posible descartar que los movimientos entre territorios estuvieran relacionados a conseguir cópulas fuera de la pareja. En una población de Ratona común, cercana a esta, se encontró que el 33 % de los nidos que tuvieron pichones, presentaban hijos fuera de la pareja (LaBarbera *et al.* 2010).

Existen otras evidencias que apoyan la idea de que la dispersión reproductiva en los machos está relacionada a la consecución de pareja. En Centroamérica se ha observado que los machos de Ratona común pueden invadir y tomar el territorio y la pareja de un macho vecino, y este comportamiento fue relacionado a las limitadas oportunidades reproductivas que tienen esos individuos (Freed 1986). En Sudamérica, no se ha observado la saturación de territorios observada en Centroamérica (Freed 1987a), pero el sesgo en la relación de sexos operacional hace que la competencia por pareja entre los machos sea importante. En un estudio experimental llevado a cabo cerca del sitio de estudio del presente trabajo, se observó que, al remover experimentalmente machos que poseían pareja de sus territorios, éstos eran tomados por vecinos, los cuales se apareaban con las hembras residentes, generando en algunos casos poliginia (Llambías 2012). Toda esta evidencia parece apoyar entonces la idea de que la dispersión reproductiva en los machos de la Ratona común está relacionada a la posibilidad de conseguir pareja y reproducirse. Un patrón similar ha sido observado en la ratona norteamericana, donde los machos pueden moverse y cambiar de territorio para obtener parejas (Kendeigh 1941, Kermott et al. 1991).

En el caso de las hembras de ratona, si bien todas poseían pareja, aquellas que perdieron la pareja tuvieron mayor probabilidad de abandonar el territorio y

dispersar que aquellas que no las perdieron. Este patrón podría estar reflejando un efecto de fidelidad a la pareja más allá de la calidad del territorio (Murphy 1996, Wiklund 1996, Millsap y Bear 1997, Catlin *et al.* 2005). En un experimento realizado en una población vecina de Ratona común que nidificaba en cavidades naturales, se incrementó la calidad de los territorios que estaban ocupados por machos solteros colocando cajas nido. Las hembras, sin embargo, mostraron una alta filopatría, a pesar de estar ocupando territorios de presumiblemente menor calidad (Llambías 2012). Entonces, la fidelidad observada en las hembras podría estar relacionada a ventajas que ofrecería el mantenimiento de la pareja, tales como una alta calidad del cuidado parental que aporta la pareja y/o a un incremento del éxito reproductivo a partir de la defensa del territorio (Schieck y Hannon 1989, Goodburn 1991, Choudhury 1995, Dubois y Cezilly 2002, Catlin *et al.* 2005). Sin embargo, estas ventajas debería verse reflejadas en diferencias en el éxito reproductivo entre aquellas hembras que dispersan y aquellas que no lo hacen (Dow y Fredga 1983, Shieck y Hannon 1989), diferencias que no se hallaron en el presente estudio. Es posible que esta falta de diferencias sea consecuencia de la baja tasa de fracaso de los nidos observada en el sitio de estudio y la relativamente alta homogeneidad en la calidad de los territorios (ver Llambías y Fernández 2009).

Otras hipótesis que tratan de explicar la decisión de dispersar de un individuo están relacionadas a la calidad del territorio y del riesgo de depredación que puedan sufrir los nidos (Dow y Fredga 1983, Haas 1998, Forero *et al.* 1999, Hakkarainen *et al.* 2001, Roos y Pärt 2004). Bajo estas hipótesis, los territorios deben ser seleccionados de modo de reducir el riesgo de depredación, lo cual implica que la probabilidad de dispersar está directamente relacionada a la probabilidad de depredación de los nidos. Los resultados obtenidos en este estudio mediante el experimento donde se generó un parche con menor éxito de nidificación, dan apoyo a esta hipótesis. Tanto machos como hembras tuvieron mayor probabilidad de dispersar en el parche con menor éxito de nidificación, a la vez que tuvieron mayores tasas de divorcio que en el sitio más seguro. Esta menor filopatría y fidelidad a la pareja observada en el sitio con mayores tasas de depredación de nidos plantea que la calidad del territorio medida como la probabilidad de éxito de nidificación podría ser la variable más importante en la decisión de dispersar en la Ratona común. Mientras que en el sitio de menor riesgo de depredación, los territorios ofrecen una relativamente alta probabilidad de éxito reproductivo; en el sitio con mayor riesgo, la depredación genera una mayor heterogeneidad en cuanto a la calidad de territorios y la probabilidad de éxito. Es posible entonces que en los sitios donde la calidad del territorio es más homogénea, empiezan a tener más peso en la decisión de dispersar otras variables tales como la

calidad de la pareja (Andreu y Barba 2006). En cambio, donde existe mayor heterogeneidad en la calidad de los territorios, dicha variación podría constituir el factor principal afectando la probabilidad de dispersión.

Otro factor que ha sido relacionado a la probabilidad de dispersión es la edad de los individuos (Newton y Marquiss 1982, Harvey *et al.* 1984, Newton 2001, Andreu y Barba 2006). En este caso se asume que los individuos más viejos tienen menor probabilidad de dispersión que los individuos que se reproducen por primera vez. Si bien este patrón ha sido claramente observado en especies de vida larga como rapaces y anseriformes (ver Newton 2001 para una revisión), las evidencias para aves paseriformes son menos claras (Andreu y Barba 2006). El efecto de la edad podría deberse a una mayor eficiencia en la explotación de los recursos y una mayor familiaridad del individuo con el territorio a medida que incrementa su edad (Montalvo y Potti 1992, Pärt y Gustafsson 1989, Newton 2001). En este estudio no se encontró un efecto de la edad de los individuos de Ratona común en la probabilidad de dispersión. Esto podría deberse a la relativamente baja supervivencia de los individuos (ver Capítulo 5), lo cual afectaría la familiaridad de los individuos con sus territorios, y/o a la variación en la calidad de los territorios (Drilling y Thompson 1991). Una u otra explicación requiere, de todas formas, estudios específicos controlando por esas variables.

El análisis de los factores que podrían afectar la dispersión reproductiva en la Ratona común se restringió a las hipótesis planteadas anteriormente. Esto no implica que no existan otras explicaciones alternativas (o complementarias) tales como la evitación de la endogamia, la variación en la calidad fenotípica individual, o la competencia entre individuos relacionados genéticamente. Existe consenso, sin embargo, en que la decisión de dispersar de un individuo responde probablemente a más de un factor (Greenwood y Harvey 1982, Cézilly *et al.* 2000, Beheler *et al.* 2003), y que la importancia de éstos puede variar acorde al contexto social y ambiental en que se encuentran los individuos (Drilling y Thompson 1991). Las evidencias encontradas en este estudio para la Ratona común parecen remarcar esta afirmación, donde la decisión de dispersar se puede pensar como una estructuración jerárquica de los factores sociales y ambientales, tendiendo, en último término, a incrementar el éxito reproductivo de los individuos.

DISCUSIÓN GENERAL

Entender el patrón de dispersión de una especie constituye un elemento crucial en la comprensión de la dinámica de las poblaciones de una especie, dado que contribuye no sólo a la persistencia de las mismas sino a la variabilidad genética que las mismas poseen (Johnson y Gaines 1990, Stenseth y Lidiecker 1992, Macdonald y Johnson 2001). La dispersión no sólo ha tenido un interés teórico, sino que las consecuencias y repercusiones que tiene sobre la dinámica poblacional han atraído la atención de muchos biólogos conservacionistas. A pesar del interés que ha despertado, y de la reconocida importancia que tiene en la dinámica poblacional, sigue considerándose la dispersión como uno de los rasgos de historia de vida menos comprendidos (Clobert *et al.* 2001, Handley y Perrin 2007).

En este trabajo se propuso estudiar el patrón de dispersión natal y reproductiva de una especie relativamente común del hemisferio sur, la Ratona común. Hasta hace poco considerada una misma especie que la que habita en Norteamérica (ver Capítulo 2), el conocimiento que se tenía sobre esta especie era escaso y mayormente restringido al estudio de poblaciones que habitaban el trópico. En este sentido, este trabajo constituye uno de los pocos estudios existentes sobre el comportamiento dispersivo y dinámica espacial de un ave paseriforme del hemisferio sur. Los resultados obtenidos en este estudio aportan entonces conocimientos que contribuyen a entender los factores ecológicos y sociales que afectan el comportamiento de dispersión en esta especie.

Patrones de dispersión

El estudio realizado se focalizó en el análisis de dos componentes del comportamiento de dispersión de la ratona: la dispersión natal y la dispersión reproductiva. En el primer caso, a nivel local se analizó el grado de filopatría de los individuos juveniles que nacieron en el área de estudio, y se evaluaron diferentes factores que podrían afectar o determinar la dispersión. Además, a nivel regional, se evaluó la estructura genética

de distintas poblaciones de ratona presentes en el área de estudio. En el análisis de la dispersión reproductiva, se analizó a nivel local la dinámica espacial de los territorios ocupados por individuos reproductivos de ratonas y los factores que podían favorecer los cambios territoriales. Estos componentes del comportamiento de dispersión no pueden ser vistos como independientes, sino que, por el contrario, están estrechamente relacionados y ambos pueden afectar la dinámica poblacional. La dinámica territorial y los factores que la determinan tienen profunda influencia en los patrones de dispersión natal, dado que los individuos juveniles dispersores dependen de la obtención de un territorio para establecerse y reproducirse. El patrón de mortalidad de los adultos reproductivos y su dinámica territorial constituyen factores de restricción social que pueden determinar los patrones de dispersión a partir de afectar la disponibilidad de recursos (territorios y/o parejas) para los individuos dispersantes (Payne y Payne 1983, Penteriani y Delgado 2009). Entonces, a partir del análisis de estos dos componentes se espera contribuir a la comprensión de los factores que pueden afectar la dinámica poblacional de esta especie.

Dispersión natal

Los resultados obtenidos en este estudio, tanto directos, mediante el marcado y reavistamiento de juveniles, como indirectos, a partir del análisis de la estructuración genética de las poblaciones, muestran que la Ratona común en Sudamérica tiene una alta filopatría natal. Alrededor del 12 % de los juveniles marcados como pichones en los nidos de la población estudiada en la estancia La Esperanza se establecieron como adultos reproductivos en la siguiente temporada reproductiva en el área natal. Este valor es cerca de seis veces mayor que el reportado para la ratona norteamericana, y presumiblemente es mayor al que posee *T. musculus* en Centroamérica. Estas diferencias pueden deberse tanto a factores ambientales como a factores relacionados a las historias de vida de cada una de estas especies. El bajo porcentaje de individuos que retornan al área natal en la ratona norteamericana puede deberse a la existencia de una alta mortalidad de los juveniles consecuencia de sus movimientos migratorios. En cambio, en Centroamérica, la alta supervivencia de las ratonas hace que existan restricciones sociales al establecimiento en el área natal, dependiendo ésta de la capacidad que tengan los individuos para competir y ocupar uno de los pocos territorios que quedan vacantes o de su habilidad para desplazar a otros individuos de su territorio (Freed 1986). En nuestro sitio de estudio la ratona combina características tanto de la ratona norteamericana como de la centroamericana. Por un lado, la supervivencia de los individuos adultos es similar a la de la ratona norteamericana (y ligeramente menor a la centroamericana al menos para

las hembras; Llambías 2009); por otro, es residente todo el año como lo es esta especie en Centroamérica. La relativamente alta mortalidad de los individuos adultos hace que la restricción en cuanto a disponibilidad de territorios sea baja, y por ende no sea un factor que aparentemente determine el patrón de dispersión, tal como se encontró en este estudio. Además, dado que no es migrante, la mortalidad de los juveniles podría ser menor a la de las ratonas norteamericanas, haciendo que el reclutamiento de los individuos en la población reproductiva natal sea mayor. Esto puede constituir una explicación para las diferencias halladas en cuanto a la filopatría al área natal entre la ratona norteamericana y la sudamericana. Otro factor que puede estar favoreciendo la alta filopatría observada en esta última especie puede estar relacionado a los costos de dispersión. En este estudio se encontró que los individuos que permanecen en su área natal poseen una mayor supervivencia que aquellos que dispersaron. No existen datos acerca de los costos de la dispersión en otras poblaciones o especies de ratonas, aunque si existen evidencias encontradas en otras especies de aves del hemisferio norte (Pärt y Gustafsson 1989, Ims y Hjermann 2001), por lo que ésta sería la primera vez que se documenta la existencia de costos de dispersión en una especie del hemisferio sur. Entonces, la aparente falta de restricciones sociales generada por la baja supervivencia de los adultos, junto con los costos asociados a la dispersión, podrían haber favorecido la filopatría natal observada en esta especie. Éstos, sin embargo, pueden no ser los únicos factores que favorecen la filopatría natal en esta especie. Se ha sugerido que la familiaridad con el área natal mejoraría la eficiencia de forrajeo, la evitación y defensa contra los depredadores (Newton 2001, Yoder *et al.* 2004, Pasinelli *et al.* 2007), por lo que podría ésta constituir un beneficio adicional a la filopatría natal. Por otro lado la mayor fragmentación del hábitat encontrada en estas latitudes a diferencia de Centroamérica, donde la estructura del hábitat es un continuo de bosque, podría estar generando restricciones en la dispersión de estas aves (Arguedas y Parker 2000).

Dispersión reproductiva

El análisis de la dispersión reproductiva en la ratona mostró también la existencia de una relativamente alta filopatría al territorio reproductivo. Alrededor del 30 % de los individuos cambiaron de territorios dentro o entre temporadas reproductivas. Mientras que los cambios dentro de una misma temporada no pudieron ser asociados a ningún factor social o al éxito de nidificación, los cambios observados entre temporadas estuvieron relacionados a intentos por incrementar el éxito reproductivo. Por un lado, las hembras tendieron a cambiar de territorio más frecuentemente cuando su pareja no sobrevivió la siguiente temporada. Este último resultado fue en alguna medida

sorprendente, debido a que se presume que la selección sexual en esta especie se basa en la calidad del territorio y no sobre la calidad de la pareja. En la ratona norteamericana, las hembras eligen territorios en función de la cantidad y, presumiblemente, la calidad de los sitios de nidificación (resultado también observado en la ratona sudamericana; Llambias 2012), antes que en la calidad del macho, aunque frecuentemente correlaciona una y otra (Eckerle y Thompson 2006). Bajo esta hipótesis, no se esperaba que las hembras abandonaran su territorio consecuencia de la muerte de la pareja.

Contrariamente a lo observado en hembras, la supervivencia de la pareja no fue un factor importante en la decisión del macho para cambiar de territorio, lo cual es consistente con la hipótesis de que, en las aves, los machos son más filopátricos debido a que ellos seleccionan y defienden territorios (Wolff y Plissner 1998, Millsap y Bear 1997). En cambio, la dispersión reproductiva de los machos estuvo relacionada a si tenían pareja o no. Así, los machos solteros tendieron a cambiar de territorio más frecuentemente que aquellos que tenían pareja, a pesar de que esto no incrementó sus probabilidades de tener pareja en la siguiente temporada.

Otro factor que mostró ser muy importante moldeando las estrategias de dispersión tanto de machos como de hembras fue el riesgo de depredación de nidos. En el sitio de estudio no se halló una relación entre la probabilidad de dispersar y el éxito reproductivo que obtuvieron los individuos. Sin embargo, esto puede ser debido a que las cajas nido ofrecen una cavidad de alta calidad que reduce la varianza en el éxito reproductivo entre territorios y/o parejas (Llambías y Fernández 2009). Bajo condiciones menos óptimas, la variación en el éxito reproductivo podría ser mayor, y en ese caso, la dispersión puede ser aún una estrategia adaptativa cuando el éxito es bajo (Pasinelli *et al.* 2007). Evidencia en favor de esta hipótesis se obtuvo cuando se realizó el experimento colocando cajas nido de menor calidad (*i.e.*, que permitían el acceso a otras aves competidoras y depredadores) en un monte cercano. En este caso, las aves que nidificaban en el área con mayor riesgo de depredación mostraron mayores tasas de divorcio y dispersión. Esto demostraría que la obtención de parejas y el éxito de nidificación podrían constituir los principales factores que determinan el patrón de dispersión reproductiva bajo condiciones naturales.

Sesgo sexual en la dispersión

Tanto cuando se considera la dispersión natal como la reproductiva, en la Ratona común se observó un fuerte sesgo sexual. Este patrón concuerda con lo observado en otros trabajos (y que constituye prácticamente una regla dentro de las aves) que es la

mayor tendencia a dispersar que tienen las hembras (ver Greenwood y Harvey 1982, Clarke *et al.* 1997).

En el caso de los juveniles de ratona marcados en los nidos durante el período de estudio, se observó que los machos tienen una mayor tendencia a permanecer en el área natal que las hembras. Además se observó que entre los individuos que permanecen en el área natal, las hembras tienden a ocupar territorios mucho más alejados de su territorio natal que lo que lo hacen los machos. Las causas que generan esta diferencia en el grado de filopatría entre machos y hembras no son claras. Por un lado, tanto machos como hembras evitaron ocupar territorios cercanos a sus territorios natales, lo cual apoya la hipótesis de evitación de competencia con individuos genéticamente relacionados. Por otro, las hembras ocuparon territorios más alejados que los que ocuparon los machos, lo cual podría responder a tratar de evitar la endogamia. Ahora bien, esto no explica por qué son las hembras las que responden a la evitación de la endogamia y dispersan más lejos. Una de las posibles explicaciones a esta diferencia entre los sexos está relacionada al sistema de apareamiento que esta especie posee (Greenwood 1980, Wolff y Plissner 1998). En especies donde el macho adquiere y defiende un territorio para atraer hembras, ser filopátrico y tener conocimiento del área es más importante para machos que para hembras, por lo que los machos tenderían a dispersar por distancias menores. Para las hembras, en cambio, los costos de la reducción en el éxito reproductivo debido a la endogamia deberían ser mayores, y por ende deberían dispersar para evitar esos costos (Greenwood 1980). Esta explicación, sin embargo, sería válida si el éxito reproductivo del macho depende del territorio que defiende. En el caso de especies poligínicas, donde el éxito reproductivo de los machos depende de la cantidad de hembras que pueden atraer, esta explicación podría ser aplicable. En el caso de especies monogámicas, la relación entre los costos de la endogamia y los beneficios de la familiaridad con el área son menos claros, particularmente cuando la varianza en el éxito reproductivo entre los distintos territorios es baja. En particular en la ratona, donde la elección de la hembra se basa en la calidad de las cavidades para nidificar que existen en un territorio (Eckerle y Thompson 2006), parece poco probable que la familiaridad con un área ofrezca un beneficio que sobrepase los costos de la endogamia. Poner a prueba esta hipótesis, sin embargo, requiere realizar experimentos donde se varíe la calidad de los territorios para evaluar la existencia de cambios en los patrones de dispersión.

Una explicación alternativa para el sesgo sexual observado en la dispersión de la ratona está relacionada a la existencia de inercia filogenética en el comportamiento (Eikenaar 2008). Esta hipótesis se basa en que la dispersión de las

hembras es un carácter común entre aves paseriformes. La visión de que la dispersión sesgada a las hembras es un resultado del sistema de apareamiento implica que el sesgo sexual en la dispersión se ha generado varias veces en la evolución de las especies en forma independiente. Una explicación más parsimoniosa podría basarse en la existencia de fuerzas selectivas que en el pasado favorecieron el sesgo sexual en la dispersión en una o unas pocas especies ancestrales, y que por inercia filogenética se mantienen en las especies descendientes, sin tener un sentido adaptativo actual (Eikenaar 2008). Bajo esta hipótesis no debe existir beneficio alguno en la dispersión, aunque si posiblemente costos. En este estudio no se pudo demostrar la existencia de algún beneficio para la ratona en términos de pichones volantones producidos cuando se compararon aves dispersoras y filopátricas. Sí, en cambio, se observó un costo en términos de supervivencia que afecta probablemente a los individuos dispersores, independientemente de su sexo. Este costo favorecería entonces la permanencia en el área local, evitando, al menos, una dispersión por largas distancias. Los datos obtenidos no permiten, entonces, rechazar alguna de estas hipótesis en forma concluyente.

Conclusiones finales

La relativamente alta fidelidad tanto natal como reproductiva de la Ratona común parece ser consecuencia de las características de la historia de vida y de factores ambientales. Dentro de las aves paseriformes se asume que las especies tropicales y del sur templado poseen una mayor supervivencia (Ghalambor y Martin 2001, Peach *et al.* 2001), y que la supervivencia es uno de los factores que más influye en la evolución de los rasgos de historia de vida. Por ejemplo, se predice que especies con alta supervivencia tienen menores tasas de divorcio y dispersión reproductiva, ya sea por existir un incremento en el éxito reproductivo con el incremento de la duración de la pareja (Bradley *et al.* 1990, Pyle 2001), o porque existen menores oportunidades de reproducción (Heg *et al.* 2003, Moody *et al.* 2005). Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo en la Ratona común muestran que otros factores, no directamente relacionados a la probabilidad de supervivencia, pueden explicar su filopatría. Es posible que los costos asociados a la dispersión, y los potenciales beneficios determinados por la familiaridad con el área natal, conjuntamente con el carácter residente de esta especie y la relativa estabilidad ambiental favorezcan la filopatría natal y territorial, y determine la fidelidad de la pareja. Experimentos específicos manipulando los costos y beneficios, y evaluando las consecuencias en

términos de éxito reproductivo, mantenimiento de pareja y territorios, son necesarios para corroborar esta hipótesis

Bibliografía

- Aitken KEH, Martin K** (2004). Nest cavity availability and selection in aspen-conifer groves in a grassland landscape. *Can J For Res* 34: 2099-2109.
- Andreu J, Barba E** (2006). Breeding dispersal of Great Tits *Parus major* in a homogeneous habitat: effects of sex, age, and mating status. *Ardea* 94: 45-58.
- Arcese P** (1989). Intrasexual competition, mating system, and natal dispersal in song sparrows. *Anim Behav* 38: 958-979.
- Arguedas N, Parker PG** (2000). Seasonal Migration and genetic population structure in house wrens. *Condor* 102: 517-528.
- Ashmole NP** (1963). The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103:458-473.
- Barclay RMR** (1988). Variation in the costs, benefits, and frequency of nest reuse by Barn Swallows (*Hirundo rustica*). *Auk* 105: 53-60.
- Beheler AS, Rhodes Jr OE, Weeks Jr HP** (2003). Breeding site and mate fidelity in Eastern Phoebes (*Sayornis phoebe*) in Indiana. *Auk* 120: 990-999.
- Belichon S, Clobert J, Massot M** (1996) Are there differences in fitness components between philopatric and dispersing individuals? *Acta Oecol* 17: 503-517.
- Bengtsson BO** (1978). Avoiding inbreeding: at what cost? *J Theor Biol* 73: 439-444.
- Bennetts RE, Nichols JD, Lebreton J-D, Pradel R, Hines JE, Kitchens WM** (2001) Methods for estimating dispersal probabilities and related parameters using marked animals. En: J Clobert, E Danchin, A Dhondt y JD Nichols (eds), *Dispersal*. Pp: 3-17. Oxford University Press, Oxford.
- Bensch S, Hasselquist D, Nielsen B, Hansson B** (1998). Higher fitness for philopatric than for immigrant males in a semi-isolated population of great reed warblers. *Evolution* 52: 877-883.
- Black JM** (1996) Partnerships in birds: the study of monogamy. Oxford University Press, Oxford.
- Blakesley JA, Anderson DR, Noon BR** (2006). Breeding Dispersal In the California Spotted Owl. *Condor* 108: 71-81.
- Bollinger EK, Harper SJ, Barrett GW** (1993). Inbreeding avoidance increases dispersal movements of the meadow vole. *Ecology* 74: 1153-1156.
- Bonte D, Van Dyck H, Bullock JM, Coulon A, Delgado MD, Gibbs M** (2011). Costs of dispersal. *Biol. Rev.*, DOI: 10.1111/j.1469-185X.2011.00201.x.
- Bowler DE, Benton TG** (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biol Rev Camb Philos Soc* 80: 205-225.
- Bradley J, Wooleri SRD, Skira J, Ser DL** (1990). The influence of mate retention and divorce upon reproductive success in Short-tailed Shearwaters *Puffinus tenuirostris*. *J. Anim. Ecol.* 59: 487-496.
- Brandt CA** (1992). Social factors in immigration and emigration. En: NC Stenseth, WZ Lidicker (eds.), *Animal Dispersal: Small Mammals as a Model*. Pp: 96-141, Chapman & Hall, Londres.
- Brar RK, Schoenle LA, Stenzler LM, Halls ML, Vehrencamp SL, Lovette IJ** (2007). Eleven microsatellite loci isolated from the banded wren (*Thryothorus pleurostictus*). *Mol Ecol Notes* 7: 69-71.
- Breinholt JW, Van Buren R, Kopp OR, Stephen CL** (2009). Population genetic structure of an endangered Utah endemic, *Astragalus ampullarioides* (Fabaceae). *Am J Bot* 96: 661-667.
- Britton-Davidan J** (1990). Genic differentiation in *M. m. domesticus* populations from Europe, the Middle East and North Africa: geographic patterns and colonization events. *Biol J Linnean Soc* 41: 27-45.
- Broquet T, Petit E** (2009). Molecular estimation of dispersal for ecology and population genetics. *Ann. Rev Ecol Evol Syst* 40: 193-216.
- Brumfield RT, Capparella AP** (1996). Genetic differentiation and taxonomy in the House wren group. *Condor* 98: 547-556.
- Buskirk WH** (1976) Social systems in a tropical forest avifauna. *Am Nat* 110: 293-310.

- Cabe PR, Marshall KE** (2001). Microsatellite loci from the house wren (*Troglodytes aedon*). *Mol Ecol* 1: 155-156.
- Carro ME, Mahler B, Fernández GJ** (2010). Relación de sexos y supervivencia en la Ratona común *Troglodytes musculus*. Resúmenes de la IV Reunión Binacional de Ecología. Buenos Aires.
- Catlin DH, Rosenberg DK, Haley KL** (2005). The effects of nesting success and mate fidelity on breeding dispersal in burrowing owls. *Can J Zool* 83: 1574-1580.
- Cézilly F, Prévault M, Dubois F, Faivre B, Patris B** (2000). Pairbonding in birds and the active role of females: a critical review of the empirical evidence. *Behav Proc* 51: 83-92.
- Chepko-Sade BD, Halpin ZT** (1987). Mammalian dispersal patterns: The effects of Social Structure on Population Genetics. The University of Chicago Press, Chicago.
- Chitty D** (1967) What Regulates Bird Population. *Ecology* 48: 698-701.
- Choudhury S** (1995). Divorce in birds: a review of the hypotheses. *Anim Behav* 50: 413-429.
- Citta JJ, Lindberg MS** (2007). Nest-site selection of passerines: effects of geographic scale and public and personal information. *Ecology* 88: 2034-2046.
- Clarke AL, Saether BE, Roskaft E** (1997). Sex biases in avian dispersal: a reappraisal. *Oikos* 79: 429-438.
- Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols J** (2001). Dispersal. Oxford Univ. Press. Oxford.
- Clobert J, Le Galliard JF, Cote J, Meylan S, Massot M** (2009). Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecol Lett* 12: 197-209.
- Cote J, Clobert J, Brodin T, Fogarty S, Sih A** (2010). Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Phil Trans Royal Soc B* 365: 4065-4076.
- Coulson JC** (1966). The influence of the pair-bond and age on the breeding biology of the kittiwake gull *Rissa tridactyla*. *J Anim Ecol* 35: 269-279.
- Crawley MJ** (1993). GLM for ecologists. Blackwell Scientific, Oxford.
- Croteau EK** (2010). Causes and Consequences of Dispersal in Plants and Animals. *Nature Educ Knowl* 1: 12.
- Dale S, Lunde A, Steifetten Ø** (2004). Longer breeding dispersal than natal dispersal in the ortolan bunting. *Behav Ecol* 16: 20-24.
- Davis MB** (1989). Insights from paleoecology on global change. *Ecol Soc America Bull* 70: 222-228.
- Dawson DA, Hanotte O, Greig C, Stewart IRK, Burke T** (2000). Polymorphic microsatellites in the blue tit *Parus caeruleus* and their cross-species utility in 20 songbird families. *Mol Ecol* 9: 1941-1944.
- Desrochers A, Magrath RD** (1996). Divorce in the European blackbird: seeking greener pastures? En: JM Black (ed), *Partnerships in birds: a study of monogamy*. Pp: 177-191, Oxford University Press, Oxford.
- Dieckmann U, O'Hara B, Weisser W** (1999). The evolutionary ecology of dispersal. *TREE* 14: 88-90.
- Dingemanse NJ, Both C, van Noordwijk AJ, Rutten AL, Drent PJ** (2003) Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proc R Soc Lond B* 270: 741-747.
- Dobson FS** (1982). Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Anim Behav* 30: 1183-1192.
- Dobson FS** (1994). Measures of gene flow in the Columbian ground squirrel. *Oecologia* 100: 190-195.
- Dobson FS, Jones T** (1985). Multiple causes of dispersal. *Am Nat* 126: 855-858.
- Doligez B, Danchin E, Clobert J, Gustafsson L** (1999) The use of conspecific reproductive success for breeding habitat selection in a non-colonial, hole-nesting species, the collared flycatcher. *J Anim Ecol* 68: 1193-1206.
- Dow H, Fredga S** (1983) Breeding and natal dispersal of the goldeneye *Bucephala clangula*. *J Anim Ecol* 52: 681-695.
- Drilling NE, Thompson CF** (1988). Natal and breeding dispersal in house wrens (*Troglodytes aedon*). *Auk* 105: 480-491.
- Drilling NE, Thompson CF** (1991). Mate switching in multibrooded house wrens. *Auk* 108: 60-70.
- Dubois F, Cézilly F** (2002). Breeding success and mate retention in birds: a meta-analysis. *Behav Ecol Sociobiol* 52: 357-364.

- Duckworth RA, Badyaev AV** (2007). Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proc Natl Acad Sci USA* 104: 15017-15022.
- Eckerle KP, Thompson CF** (2006). Mate choice in house wrens: nest cavities trump male characteristics. *Behaviour* 143: 253-271.
- Eeva T, Ahola M, Laaksonen T, Lehikoinen E** (2008). The effects of sex, age and breeding success on breeding dispersal of pied flycatchers along a pollution gradient *Oecologia* 157: 231-238.
- Eikenaar C** (2008) Should I stay or should I go? Natal dispersal in the Seychelles warbler. Tesis de Doctorado, Universidad de Groningen, Países Bajos.
- Eikenaar C, Richardson DS, Brouwer L, Komdeur J** (2008). Sex biased natal dispersal in a closed, saturated population of Seychelles warblers *Acrocephalus sechellensis*. *J. Avian Biol* 39: 73-80.
- Ellegren H** (1992). Polymerase-Chain Reaction (PCR) analysis of microsatellites - a new approach to studies of genetic relationships in birds. *Auk* 109: 886-895.
- Ens BJ, Safriel UN, Harris MP** (1993). Divorce in the long-lived and monogamous oystercatcher, *Haematopus ostralegus*: incompatibility or choosing the better option? *Anim Behav* 45: 1199-1217.
- Ens BJ, Choudhury S, Black JM** (1996). Mate fidelity and divorce in monogamous birds. En: JM Black (ed), *Partnerships in birds: a study of monogamy*. Pp: 344-395, Oxford University Press. Oxford.
- Fedy BC, Stutchbury BJM** (2004) Territory switching and floating in White-bellied Antbird (*Myrmeciza longipes*), a resident tropical passerine in Panama. *Auk* 121: 486-496.
- Fisher RJ, Wiebe KL** (2006). Breeding dispersal of Northern Flickers *Colaptes auratus* in relation to natural nest predation and experimentally increased perception of predation risk. *Ibis* 148: 772-781.
- Foppen R, Reijnen R** (1994). The effects of car traffic on breeding bird population in woodland. II. Breeding dispersal of male willow warblers (*Phylloscopus trochilus*) in relation to the proximity of a highway. *J Appl Ecol* 31: 95-101.
- Forero MG, Donazar JA, Blas J, Hiraldo F** (1999). Causes and consequences of territory change and breeding dispersal distance in the black kite. *Ecology* 80: 1298-1310.
- Forero MG, Donazar JA, Hiraldo F** (2002). Causes and fitness consequences of natal dispersal in a population of Black Kites. *Ecology* 83: 858-872.
- Frankham R** (1996). Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conserv Biol* 10: 1500-1508.
- Fraser DF, Gilliam JF, Daley MJ, Le AN, Skalski GT** (2001). Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *Am Nat* 158:124-135.
- Freed LA** (1981). Loss of mass in breeding wrens: stress or adaptation? *Ecology* 62: 1179-1186.
- Freed LA** (1986). Territory takeover and sexually selected infanticide in tropical house wrens. *Behav Ecol Sociobiol* 19: 197-206
- Freed LA** (1987a). The long-term pair bond of tropical house wrens: advantage or constraint? *Am Nat* 130: 507-525.
- Freed LA** (1987b). Prospective infanticide and protection of genetic paternity in tropical House wrens. *Am Nat* 130: 948-954.
- Freeland JR** (2005). *Molecular Ecology*. John Wiley and Sons, Chichester.
- Gandon S, Michalakis Y** (2001). Multiple causes of the evolution of dispersal. En: J Clobert, E Danchin, AA Dhondt, D Nichols (eds), *Dispersal*. Pp: 155-167, Oxford University Press Oxford.
- García-Navas V, Sanz JJ** (2011) Females call the shots:breeding dispersal and divorce in blue tits. *Behav Ecol* 22: 932-939.
- Ghalambor CK, Martin TE** (2001). Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science* 292 :494-497.
- Gibbs M, Saastamoinen M, Coulon A, Stevens VM** (2010). Organisms on the move: ecology and evolution of dispersal (meeting report). *Biol Lett* 6: 146-148.
- Giles BE, Goudet J** (1997). Case study of genetic structure in a plant metapopulation. En: Hanski I., Gilpin M. E. (eds.), *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Pp: 429-454, Academic Press, San Diego.
- Goodburn SF** (1991). Territory quality or bird quality? Factors determining breeding success in the magpie *Pica pica*. *Ibis* 133: 85-90.

- Goudet J** (2002). FSTAT: a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. Version 2.9.3.2. Disponible en: <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>.
- Gowaty PA, Plissner JH** (1997). Breeding dispersal of eastern bluebirds depends on nesting success but not on removal of old nests: an experimental study. *J Field Ornithol* 68: 323-330.
- Gradwohl J, Greenberg R** (1980). The formation of antwren flocks on Barro Colorado Island, Panama. *Auk* 97:385-395.
- Greenberg R, Gradwohl J** (1986). Stable territories and constant densities in tropical forest insectivorous birds. *Oecologia* 69: 618-625.
- Greenberg R, Gradwohl J** (1997) Territoriality, adult survival, and dispersal in the Checker-Throated Antwren in Panama. *J Avian Biol* 28: 103-110.
- Greenwood PJ** (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim Behav* 28: 1140-1162.
- Greenwood PJ** (1984) Mating systems and the evolutionary consequences of dispersal. En: I R Swingland, PJ Greenwood (eds), *The ecology of animal movement*. Pp: 116-131, Oxford University Press, Oxford.
- Greenwood PJ, Harvey PH** (1982). The natal and breeding dispersal of birds. *Ann Rev Ecol Syst* 13: 1-21.
- Greenwood PJ, Harvey PH, Perrins CM** (1979). The role of dispersal in the great tit (*Parus major*): the causes consequences and heritability of natal dispersal. *J Anim Ecol* 48: 123-42.
- Haas CA** (1998). Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: an experimental approach. *Auk* 115: 929-936.
- Hakkarainen H, Ilmonen P, Koivunen V, Korpimäki E** (2001) Experimental increase of predation risk induces breeding dispersal of Tengmalm's owl. *Oecologia* 126: 355-359
- Hamilton WD, May RM** (1977). Dispersal in stable habitats. *Nature* 269: 578-581.
- Handley L JL, Perrin N** (2007). Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Mol Ecol* 16: 1559-1578.
- Hannon SJ, Martin K** (1996). Mate fidelity and divorce in ptarmigan: polygyny avoidance on the tundra. En: JM Black (ed), *Partnerships in birds: the study of monogamy*. Pp: 192-210 Oxford University Press, Oxford.
- Hanski I** (1999). Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos* 87: 209-219.
- Hanski I** (2001). Population dynamic consequences of dispersal in local populations and in metapopulations. En: J Clobert, E Danchin, AA Dhondt, JD Nichols (eds.). *Dispersal*. Pp: 283-298, Oxford University Press, Oxford.
- Hansson B, Bensch S, Hasselquist D** (2004). Lifetime fitness of short- and long-distance dispersing great reed warblers. *Evolution* 58: 2546-2557.
- Harvey PH, Ralls K** (1986). Do animals avoid incest? *Nature* 320: 575-576.
- Harvey PH, Greenwood PJ, Perrins CM** (1979). Breeding area fidelity of great tits (*Parus major*). *J Anim Ecol* 48: 305-313.
- Harvey PH, Greenwood PJ, Campbell B, Stenning MJ** (1984) Breeding dispersal of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *J Anim Ecol* 53: 727-736
- Hastings A** (1983). Can spatial variation alone lead to selection for dispersal? *Theor Pop Biol* 24: 244-251.
- Hawkes C** (2009). Linking movement behaviour, dispersal and population processes: is individual variation a key? *J Anim Ecol* 78: 894-906.
- Hedrick PW** (1983). *Genetics of populations*. Van Nostrand Reinhold Co., Nueva York.
- Heg D, Bruinzeel LW, Ens BJ** (2003) Fitness consequences of divorce in the oystercatcher, *Haematopus ostralegus*. *Anim Behav* 66: 175-184.
- Hellmayr CE** (1934). Catalogue of birds of the Americas. *Field Mus Nat Hist Publ, Zool Ser* 13: 7.
- Holm LE, Loeschcke V, Bendixen C** (2001). Elucidation of the molecular basis of a null allele in a Rainbow trout microsatellite. *Mar Biotechnol* 3: 555-560.
- Ims RA, Hjermann DØ** (2001) Condition-dependent dispersal. En: J Clobert, E Danchin, AA Dhondt, JD Nichols (eds), *Dispersal*. Pp: 203-216, Oxford University Press, Oxford, UK.
- Jackson WM, Rohwer S, Nolan V, Jr.** (1989). Within-season breeding dispersal in prairie warblers and other passerines. *Condor* 91: 233-241.
- Johnson ML, Gaines MS** (1990). Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 21: 449-480.

- Jones AG, Stockwell CA, Walker D, Avise JC** (1998). The molecular basis of a microsatellite null allele in the White Sands pupfish. *J Hered* 89: 339-342.
- Jones D** (2004). Natal Dispersal in Birds and Mammals. http://people.eku.edu/ritchison/behavecol/djones_dispersal.pdf
- Kalinowski ST, Wagner AP, Taper ML** (2006). ML-Relate: a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Mol Ecol Notes* 6: 576-579.
- Kendeigh SC** (1941) Territorial and mating behavior of the house wren. *Illinois Biol Monog* 18: 1-120.
- Kermott LH, Johnson LS, Merkle MS** (1991) Experimental evidence for the function of mate replacement and infanticide by males in a North-temperate population of house wrens. *Condor* 93: 630-636.
- Koenig WD, Van Vuren D, Hooge PN** (1996). Detectability, philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *TREE* 11: 514-517.
- Kokko H, Ekman J** (2002). Delayed dispersal as a route to breeding: territorial inheritance, 'safe havens' and ecological constraints. *Am Nat* 160: 468-484.
- Kokko H, López-Sepulcre A** (2006). From individual dispersal to species ranges: perspectives for a changing world. *Science* 313: 789-91.
- Krebs C** (1988). *Ecological methodology*. Harper Collins Publ., Nueva York.
- LaBarbera K, Llambías PE, Cramer ERA, Schaming TD, Lovette IJ** (2010). Synchrony does not explain extrapair paternity rate variation in northern or southern House wrens. *Behav Ecol* 21: 773-780.
- Lack D** (1968). *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, London, UK.
- Léna J-P, Clobert J, de Fraipont M, Lecomte J, Guyot G** (1998). The relative influence of density and kinship on dispersal in the common lizard. *Behav Ecol* 9: 500-507.
- León VA** (2009) Papel de la recolonización en el mantenimiento de las poblaciones del roedor comensal *Mus musculus* en establecimientos avícolas del Partido de Exaltación de la Cruz (Provincia de Buenos Aires). Tesis Doctoral de la Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Liberg O, Von Schantz T** (1985). Sex-biased philopatry and dispersal in birds and mammals: the Oedipus hypothesis. *Am Nat* 126: 129-135.
- Lidicker WZ Jr, Stenseth NC** (1992). To disperse or not to disperse: who does it and why? En: Stenseth NC, Lidicker WZ Jr (eds), *Animal dispersal: small mammals as a model*. Pp: 21-36. Chapman and Hall, London.
- Lindén M** (1991). Divorce in great tits chance or choice? *Am Nat* 138: 1039-1048.
- Llambías PE** (2009). Why monogamy? Comparing House Wren social mating systems in two hemispheres. Tesis de Doctorado, Cornell University, USA.
- Llambías PE** (2012). How do Southern House Wrens *Troglodytes aedon musculus* achieve polygyny? An experimental approach. *J Ornithol* 153:571-578.
- Llambías PE, Fernández GJ** (2009). Effects of nestboxes on the breeding biology of Southern House Wrens *Troglodytes aedon bonariae* in the southern temperate zone. *Ibis* 151: 113-121.
- Long ES, Diefenbach DR, Rosenberry CS, Wallingford BD** (2008). Multiple proximate and ultimate causes of natal dispersal in whitetailed deer. *Behav Ecol* 19: 1235-1242.
- Longmire JL, Lewis AK, Brown NC, Buckingham JM, Clark LM, Jones MD, Meincke LJ, Meyne J, Ratliff RL, Ray FA, Wagner RP, Moyzis RK** (1988). Isolation and characterization of a highly polymorphic centromeric tandem repeat in the Family Falconidae. *Genomics* 2: 14-24.
- Macdonald DW, Johnson DDP** (2001) Dispersal in theory and practice: consequences for conservation biology. En: J Clobert, E Danchin, AA Dhondt, D Nichols (eds), *Dispersal*. Pp: 358-372, Oxford University Press Oxford.
- Makarewicz CA, Stenzler LM, Ferretti V, Winkler DW, Lovette IJ** (2009). Isolation and characterization of microsatellite markers from three species of swallows in the genus *Tachycineta*: *T. albilinea*, *T. bicolor* and *T. leucorhoa*. *Mol Ecol Resources* 9: 631-635.
- Martin TE** (1996). Life history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know? *J Avian Biol* 27: 263-272.
- Matthiopoulos J, Moss R, Lambin X** (2000) The kin-facilitation hypothesis for red grouse population cycles: territory sharing between relatives. *Ecol Model* 127: 53-63.
- McCullagh P, Nelder JA** (1989) *Generalized linear models*, 2nd edn., Chapman and Hall, London, Nueva York.

- McPeck MA, Holt RD** (1992). The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments. *Am Nat* 140: 1010-1027.
- Mérida E, Athor J** (2006). *Talares bonaerenses y su conservación*. Fundación de Historia Natural "Félix de Azara". Buenos Aires.
- Miller MP** (2000). Tools for population genetic analyses (TFPGA): a Windows program for the analyses of allozyme and molecular population genetic data, version 1.3. Disponible en: <http://bioweb.usu.edu/mpmbio/tfpga.asp>.
- Miller SA, Dikes DD, Polesky HF** (1988). A simple salting procedure for extracting DNA from human nucleated cells. *Nucleic Acids Res* 16: 215.
- Millsap BA, Bear C** (1997). Territory fidelity, mate fidelity, and dispersal in an urban nesting population of Florida burrowing owls. En: Lincer JL, Steenhoff K (eds.), *The burrowing owl, its biology and management*. Raptor Research Report No. 9. Pp: 91-98, Allen Press, Lawrence.
- Montalvo S, Potti J** (1992) Breeding dispersal in Spanish pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Orn Scand* 23: 491-498.
- Moody AT, Wilhelm SI, Cameron-MacMillan ML, Walsh CJ, Storey AE** (2005). Divorce in common murrets (*Uria aalge*): relationship to parental quality. *Behav Ecol Sociobiol* 57:224-230.
- Moore J, Ali R** (1984). Are dispersal and inbreeding avoidance related? *Anim Behav* 32: 94-112.
- Morton ES** (1973). On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *Am Nat* 107: 8-22.
- Morton ES, Derrickson KC, BJM Stutchbury** (2000). Territory switching behavior in a sedentary tropical passerine, the dusky antbird (*Cercomacra tyrannina*). *Behav Ecol* 11: 648-653.
- Munn CA, Terborgh JW** (1979). Multispecies territoriality in neotropical foraging flocks. *Condor* 81: 338-347.
- Murphy MT** (1996). Survivorship, breeding dispersal and mate fidelity in eastern kingbirds. *Condor* 98: 82-92.
- Murray BG Jr** (1967) Dispersal in vertebrates. *Ecology* 48: 975-978
- Nei M** (1978). Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- Newton I** (2001) Causes and consequences of breeding dispersal in the Sparrowhawk *Accipiter nisus*. *Ardea* 89: 143-154.
- Newton I, Marquiss M** (1982). Fidelity to breeding area and mate in sparrowhawks *Accipiter nisus*. *J Anim Ecol* 51: 327-341.
- Nol E, Smith JNM** (1987). Effects of age and breeding experience on seasonal reproductive success in the song sparrow. *J Anim Ecol* 56: 301-313.
- Nolan V** (1978). The ecology and behavior of the Prairie Warbler *Dendroica discolor*. *Ornithol Monogr* No. 26.
- Olivieri I, Michalakis Y, Gouyon PH** (1995). Metapopulation genetics and the evolution of dispersal. *Am Nat* 146: 202-228.
- Orell M, Rytkonen S, Koivula K** (1994). Causes of divorce in the monogamous Willow Tit, *Parus montanus*, and consequences for reproductive success. *Anim Behav* 48: 1143-1154.
- Oring LW, Lank DB, Maxson SJ** (1983). Population studies of the polyandrous spotted sandpiper. *Auk* 100: 272-285.
- Otter K, Ratcliffe L** (1996) Female initiated divorce in a monogamous songbird: Abandoning mates for males of higher quality. *Proc R Soc Lond B* 263: 351-355.
- Packer C** (1979). Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*. *Anim Behav* 27: 1-36.
- Packer C** (1985). Dispersal and inbreeding avoidance. *Anim Behav* 33: 676-678.
- Paradis E, Baillie SR, Sutherland WJ, Gregory RD** (1998). Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *J Anim Ecol* 67: 518-536.
- Parejo D, White J, Clobert J, Dreiss A** (2007). Blue tits use fledgling quantity and quality as public information in breeding site choice. *Ecology* 88: 2373-2382.
- Pärt T, Gustafsson L** (1989). Breeding dispersal in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*): Possible causes and reproductive consequences. *J Anim Ecol* 58: 305-320.
- Pasinelli G, Walters JR** (2002) Social and environmental factors affect natal dispersal and philopatry of male red-cockaded woodpeckers. *Ecology* 83: 2229-2239.

- Pasinelli G, Müller M, Schaub M, Jenni L** (2007) Possible causes and consequences of philopatry and breeding dispersal in red-backed shrikes *Lanius collurio*. *Behav Ecol Sociobiol* 61: 1061-1074.
- Payne RB** (1990). Natal dispersal, area effects, and effective population size. *J Field Ornithol* 61: 396-403.
- Payne RB, Payne LL** (1993) Breeding dispersal in indigo buntings: circumstances and consequences for breeding success and population structure. *Condor* 95: 1-24.
- Paynter RA** (1957). Taxonomic notes on the New World forms of *Troglodytes*. *Breviora* no. 71: 1-15.
- Paynter RA** (1960). Check-list of birds of the world. *Museum Comparative Zoology* 9: 1-158.
- Peach WJ, Hanmer DB, Oatley TB** (2001). Do southern African songbirds live longer than their European counterparts? *Oikos* 93: 235-249.
- Peacock MM** (1997). Determining natal dispersal patterns in a population of North American pikas (*Ochotona princeps*) using direct mark-resight and indirect genetic methods. *Behav Ecol* 8: 340-350.
- Pemberton JM, Slate J, Bancroft DR, Barrett JA** (1995). Nonamplifying alleles at microsatellite loci: a caution for parentage and population studies. *Mol Ecol* 4: 249-252.
- Penteriani V, Delgado MM** (2009) Thoughts on natal dispersal *J Raptor Res* 43: 90-98.
- Perrin N, Mazalov V** (2000). Local competition, inbreeding, and the evolution of sex-biased dispersal. *Am Nat* 155: 116-127.
- Perrin N, Goudet J** (2001). Inbreeding, kinship, and the evolution of natal dispersal. En: J Clobert, E Danchin, AA Dhondt, D Nichols (eds), *Dispersal*. Pp: 123-142. Oxford University Press, Nueva York.
- Phelps WH, Phelps WH Jr** (1950). Seven new subspecies of Venezuelan birds. *Proc. Biol. Soc. Washington* 93: 122.
- Piertney SB, Marquiss M, Summers R** (1998). Characterization of tetranucleotide microsatellite markers in the Scottish crossbill (*Loxia scotica*). *Mol Ecol* 7: 1261-1263.
- Pinkowski BC** (1977). Breeding adaptations in the Eastern Bluebird. *Condor* 79:289-302.
- Pinto OM de O** (1944). *Catalago das aves do Brasil. Parte 2.* Departamento de Zoología da Agricultura, Industria e Comercio, São Paulo, Brasil.
- Poirier NE, Whittingham LA, Dunn PO** (2003). Effects of paternity and mate availability on mate switching in house wrens. *Condor* 105: 816-821.
- Pruett-Jones SG, Lewis MJ** (1990). Sex ratio and habitat limitation promote delayed dispersal in superb fairy-wrens. *Nature* 348: 541-542.
- Pusey AE** (1987). Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends Ecol Evol* 2: 295-299.
- Pusey AE, Packer C** (1987) The evolution of sex-biased dispersal in lions. *Behaviour* 101:275–310.
- Pusey AE, Wolf M** (1996). Inbreeding avoidance in animals. *TREE* 11: 201-206.
- Pyle P** (2001). Age at first breeding and natal dispersal in a declining population of Cassin's auklet. *Auk* 118: 996-1007.
- Raymond M, Rousset F** (1995a). An exact test for population differentiation. *Evolution* 49: 1280-1283.
- Raymond M, Rousset F** (1995b). Genepop, version 1.2: population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J Hered* 86: 248-249.
- Remsen JV, Cadena CD Jr, Jaramillo A, Nores M, Pacheco JF, Pérez-Emán J, Robbins MB, Stiles FG, Stotz DG, Zimmer KJ** (2011). A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACC_Baseline.html
- Ricklefs RE** (1980). Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. *Auk* 97: 38-49.
- Robinson JA, Oring LW** (1997). Natal and Breeding dispersal in American Avocets. *Auk* 114: 416-430.
- Ronce O, Olivieri I, Clobert J, Danchin E** (2001). Perspectives on the study of dispersal evolution. En: J Clobert, E Danchin, AA Dhondt, D Nichols (eds), *Dispersal*. Pp: 341-357 Oxford University Press Oxford.
- Ross KG** (2001). How to measure dispersal: the genetic approach. The example of fire ants. En: J Clobert, E Danchin, AA Dhondt, D Nichols (eds), *Dispersal*. Pp: 29-42, Oxford University Press Oxford.

- Roos S** (2002). Functional response, seasonal decline and landscape differences in nest predation risk. *Oecologia* 133: 608-615.
- Roos S, Pärt T** (2004). Nest predators affect spatial dynamics of breeding red-backed shrikes (*Lanius collurio*). *J Anim Ecol* 73:117-127.
- Rousset F** (2001). Genetic approaches to the estimation of dispersal rates. En: J Clobert, E Danchin, AA Dhondt, D Nichols (eds), *Dispersal*. Pp: 18-28, Oxford University Press Oxford.
- Rowley I** (1983). Remating in birds. En: P Bateson (ed), *Mate choice*. Pp: 331-360, Cambridge University Press, Cambridge.
- Russell EM** (2000). Avian life histories: is extended parental care the southern secret? *Emu* 100: 377-399.
- Russell EM, Yom-Tov Y, Geffen E** (2004) Extended parental care and delayed dispersal: northern, tropical and southern passerines compared. *Behav Ecol* 15: 831-838.
- Schaub M, von Hirschheydt J** (2009). Effect of current reproduction on apparent survival, breeding dispersal, and future reproduction in barn swallows assessed by multistate capture–recapture models. *J Anim Ecol* 78: 625-635.
- Schieck JO, Hannon SJ** (1989). Breeding site fidelity in willow ptarmigan: the influence of previous reproductive success and familiarity with partner and territory. *Oecologia* 81: 465-472.
- Scribner KT, Blanchong JA, Bruggeman DJ, Epperson BK, Lee C, Pan Y, Shorey RI, Prince HH, Winterstein SR, Luukkonen DR** (2005). Geographical genetics: conceptual foundations and empirical applications of spatial genetic data in wildlife management. *J Wildlife Manag* 69: 1434-1453.
- Sedgwick JA** (2004) Site fidelity, territory fidelity, and natal philopatry in willow flycatchers (*Empidonax traillii*). *Auk* 121: 1103-1121.
- Serrano D, Carrete M, Tella J** (2008). Describing dispersal under habitat constraints: A randomization approach in lesser kestrels. *Basic Appl Ecol* 9: 771-778.
- Shields WM** (1984). Factors affecting nest site fidelity in Adirondack Barn Swallows. (*Hirundo rustica*). *Auk* 101: 780-789.
- Shields WM** (1987). Dispersal and mating systems: investigating their causal connection. En: BD Chepko-Sade, ZT Haplin (eds.), *Mammalian dispersal patterns: the effects of social structure on population genetics*. Pp: 3-24. University of Chicago Press, Chicago.
- Shutler D, Clark RG** (2003). Causes and consequences of tree Swallow (*Tachycineta bicolor*) Dispersal in Saskatchewan. *Auk* 120: 619-631.
- Simberloff D** (1988) The contribution of population and community biology to conservation science. *Ann. Rev Ecol Syst* 19: 473-511.
- Skutch AF** (1953). Life history of the Southern House Wren. *Condor* 55: 121-149.
- Slatkin M** (1985a). Gene Flow in Natural Populations. *Ann Rev Ecol Syst* 16: 393-430.
- Slatkin M** (1985b). Rare Alleles as indicators of gene flow. *Evolution* 39: 53-65.
- Smith SM** (1978) The “underworld” in a territorial sparrow: adaptive strategy for floaters. *Am Nat* 112: 571-582.
- Stenseth NC, Lidicker WZ** (1992). Animal dispersal: small mammals as a model. Chapman and Hall, Londres.
- Stutchbury BJM, Morton ES** (2001). *The behavioral ecology of tropical birds*. Academic Press, San Diego, California.
- Sutherland GD, Harestad AS, Price K, Lertzman K** (2000). Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conserv Ecol* 4: 16.
- Switzer PV** (1993) Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evol Ecol* 7: 533-555
- Szulkin M, Sheldon BC** (2008). Dispersal as a means of inbreeding avoidance in a wild bird population. *Proc R Soc Lond B* 275: 703-711.
- Turelli M, Barton NH, Coyne JA** (2001). Theory and speciation. *TREE* 16: 330-43.
- Valcu M, Kempenaers B** (2008) Causes and consequences of breeding dispersal and divorce in a blue tit, *Cyanistes caeruleus*, population. *Anim Behav* 75: 1949-1963.
- van Noordwijk AJ** (2011). Measuring dispersal as distance-dependent recruitment rates: testing the performance of DRR on simulated data. *Journal of Ornithology* 152: 239-249.
- van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DPM, Shipley P** (2004) micro-checker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Mol Ecol Notes* 4: 535-538.
- Verbeke G, Molenberghs G** (2000). *Linear mixed models for longitudinal data*. Springer, Berlin.

- Verhulst S, Perrins CM, Riddington R** (1997). Natal dispersal of Great Tits in a patchy environment. *Ecology* 78: 864-872.
- von Haartman L** (1957). Adaptation in hole-nesting birds. *Evolution* 11: 339-347.
- Wahlström LK** (1994) The significance of male-male aggression for yearling dispersal in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Behav Ecol Sociobiol* 33: 409-412.
- Ward MP, Weatherhead PJ** (2005). Sex-specific differences in site fidelity and the cost of dispersal in yellow-headed blackbirds. *Behav Ecol Sociobiol* 59: 108-114.
- Waser PM** (1985). Does competition drive dispersal? *Ecology* 66: 1170-1175.
- Wauters LA, Matthysen E, Adriaensen F, Tosi G** (2004). Within-sex density dependence and population dynamics of red squirrels *Sciurus vulgaris*. *J Anim Ecol* 73: 11-25.
- Weir B, Cockerham CC** (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358 - 1370.
- Wheelwright NT, Mauck RA** (1998) Philopatry, natal dispersal, and inbreeding avoidance in an island population of savannah sparrows. *Ecology* 79: 755-767.
- White GC, Burnham KP** (1999). Program Mark: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46(Supplement): S120-S139.
- Wiens JA** (2001). Landscape context of dispersal. En: J Clobert, E Danchin, AA Dhondt, JD Nichols (eds.), *Dispersal*. Pp: 96-109, Oxford University Press, Oxford.
- Wiklund CG** (1996). Determinants of dispersal in breeding merlins (*Falco columbarius*). *Ecology* 77: 1920-1927.
- Willis EO** (1976) Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panama. *Ecol Monog* 44:153-169.
- Winkler DW, Wrege PH, Allen PE, Kast TL, Senesca P, Wasson MF, Llambías PE, Ferretti V, Sullivan PJ** (2004). Breeding dispersal and philopatry in the Tree Swallow. *Condor* 106: 768-776.
- Wolff JO** (1992). Parents suppress reproduction and stimulate dispersal in opposite-sex juvenile white-footed mice. *Nature* 359: 409-410.
- Wolff JO** (1993). What is the role of adults in mammalian juvenile dispersal? *Oikos* 68: 173-176.
- Wolff JO, Lundy KI, Baccus R** (1988). Dispersal, inbreeding avoidance and reproductive success in white-footed mice. *Anim Behav* 36: 456-465.
- Wolff JO, Plissner JH** (1998). Sex biases in avian natal dispersal: an extension of the mammalian model. *Oikos* 83: 327-330.
- Wright S** (1951). The genetical structure of populations. *A Eug* 15: 323-354.
- Yoder JM, Marschall EA, Swanson DA** (2004) The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse. *Behav Ecol* 15: 469-476
- Young BE** (1994). Geographical and seasonal patterns of clutch size variation in House wrens. *Auk* 111: 545-555.
- Young BE** (1996). An experimental analysis of small clutch size in tropical House wrens. *Ecology* 77: 472-488.
-

ANEXO 1

Las amplificaciones de los fragmentos se realizaron en un termociclador Mutigene (Labnet International, Inc.) con los siguientes programas:

Programa 1: Para la amplificación de producto a partir del cebador TA-B4 (2), se realizó un paso inicial de desnaturalización a 94°C por 3 min; después 35 ciclos a 95°C, la temperatura de hibridación a 55°C y 72°C, cada temperatura por 30 s; seguido de una extensión final de 72°C por 35 min.

Programa 2: Para la amplificación de producto a partir del cebador TA-A5-2, se realizó un paso inicial de desnaturalización a 95°C por 3 min; después 35 ciclos a 95°C, la temperatura de hibridación a 62°C y a 72°C, cada temperatura por 30 s. Finalmente se realizó un paso de extensión de 72°C por 15 min.

Programa 3: Para la amplificación de producto a partir de los cebadores TA-A5-15 y ThPI-14 se realizó un paso inicial de desnaturalización a 95°C por 3 min, después se realizaron 20, 15 y 10 ciclos (disminuyendo de a un grado la temperatura de hibridación de 62°C a 60°C). Cada grupo de ciclos se realizaron a una temperatura de 95°C, la temperatura de hibridación y a 72°C por un minuto respectivamente. Luego se realizó una extensión final de 72°C por 40 min.

Programa 4: Para la amplificación de producto a partir del cebador TA-C3 (B)2 se realizó un paso inicial de desnaturalización a 95°C por 5 min; después 5 ciclos, (disminuyendo en cada ciclo de a un grado la temperatura de hibridación del primer de 60°C a 56°C), a 95°C por 45 s, a la temperatura de hibridación por 45 s y a 72°C por 45 s. Luego se realizaron 30 ciclos a 95°C, a 55°C de temperatura de hibridación y a 72°C cada paso por 45 s; con una extensión final de 72°C por 15 min.

Programa 5: Para la amplificación de producto a partir del cebador Pca3, se realizó un paso inicial de desnaturalización a 95°C por 3 min; después se realizaron 20, 15 y 10 ciclos (disminuyendo la temperatura de hibridación de a un grado, de 62°C a 60°C). Cada grupo de ciclos se realizaron a 95°C, a la temperatura de hibridación y a 72°C, cada temperatura por 45 s; seguido de una extensión final a 72°C por 20 min.

ANEXO 2

Frecuencias alélicas por locus y por Población; **N** representa el número de individuos muestreados por locus por población. En rojo se indica la frecuencia de los alelos privados.

Locus	Alelo /N	LZ	LE	MON	DIV	PAL
	<i>N</i>	31	36	12	21	9
TA-B4 (2)	162	0.10	0.04	0.04	0.10	0.06
	168	0.16	0.13	0.17	0.12	0.17
	170	0.05	0.06	0.13	0.12	-
	172	0.23	0.18	0.13	0.33	0.17
	174	-	0.01	-	0.02	-
	176	0.03	0.14	0.04	0.10	0.22
	178	-	0.14	0.21	0.07	-
	180	0.44	0.22	0.25	0.12	0.33
	182	-	0.06	0.04	-	0.06
	184	-	0.03	-	0.02	-
	<i>N</i>	30	32	11	20	9
ThPI-14	235	-	-	-	0.08	-
	237	-	0.02	-	-	-
	241	0.02	0.03	-	0.03	-
	243	-	0.02	-	-	-
	245	0.08	0.13	0.09	0.10	0.11
	249	0.12	0.05	0.14	0.10	0.17
	251	0.10	0.08	0.05	0.10	0.22
	253	0.08	0.14	0.18	0.10	0.06
	255	0.02	0.03	0.05	0.03	-
	257	0.08	0.05	0.05	0.03	-
	259	0.12	0.08	0.05	0.15	0.17
	261	0.02	0.03	-	-	-
	263	0.10	0.16	0.23	0.18	0.06
	265	-	0.02	-	-	-
	267	0.22	0.13	0.14	0.10	0.11
	271	0.03	0.05	0.05	-	0.06
	275	-	0.02	-	-	-
277	0.02	-	-	0.03	0.06	
	<i>N</i>	31	36	12	21	9
TA-C3 (B)2	194	0.19	0.21	0.29	0.21	0.17
	196	0.15	0.04	0.04	-	0.17
	202	0.02	0.03	-	-	-
	206	0.02	0.01	0.08	0.17	-
	208	0.08	0.13	0.04	0.02	0.06
	210	0.05	0.06	0.04	0.05	-
	214	0.02	-	-	0.14	-
	216	0.08	0.11	-	0.02	0.06
	218	0.13	0.10	0.29	0.17	0.22

Dispersión Natal y Reproductiva de la Ratona Común

	220	0.08	0.04	0.04	0.07	0.06
	224	0.10	0.19	0.04	0.07	0.11
	226	0.05	0.03	0.13	0.02	0.17
	230	0.05	0.01	-	0.05	-
	232	-	0.04	-	-	-
	<i>N</i>	<i>29</i>	<i>32</i>	<i>11</i>	<i>17</i>	<i>8</i>
<i>Pca3</i>	146	0.02	0.14	0.14	-	0.13
	152	0.22	0.13	-	0.21	-
	156	0.64	0.59	0.73	0.74	0.81
	158	0.05	0.05	-	0.03	-
	160	0.07	0.06	0.14	0.03	0.06
	178	-	0.03	-	-	-
	<i>N</i>	<i>30</i>	<i>36</i>	<i>12</i>	<i>20</i>	<i>9</i>
<i>TA-A5-15</i>	178	0.10	0.13	0.17	-	0.11
	180	0.80	0.68	0.79	0.85	0.78
	182	0.07	0.15	0.04	0.10	0.06
	184	0.03	0.04	-	0.05	0.06