Biblioteca Digital
F C E N - U B A

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

Tesis Doctoral

Dinámica poblacional de roedores en agroecosistemas y su relación con variables ambientales

Guidobono, Juan Santiago

2013

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:
Guidobono, Juan Santiago. (2013). Dinámica poblacional de roedores en agroecosistemas y su relación con variables ambientales. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:
Guidobono, Juan Santiago. "Dinámica poblacional de roedores en agroecosistemas y su relación con variables ambientales". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2013.

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

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

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Dinámica poblacional de roedores en agroecosistemas y su relación con variables ambientales

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área
CIENCIAS BIOLOGICAS

Juan Santiago Guidobono

Director de tesis: Dra. María Busch
Consejero de Estudios: Dra. María Busch
Lugar de trabajo: Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires - IEGEBA (CONICET-UBA)

Buenos Aires, 2013

Para Eliana, mi
esposa, mi amiga y
mi eterna novia.

Agradecimientos

Primero quiero agradecerle a la Dra. María Busch mi directora, y consejera de estudios, que me ha dado la oportunidad de realizar este trabajo. Estoy enormemente agradecido por la dedicación con la que me ha ayudado a llevar a cabo este doctorado.

Le agradezco, y mucho, a mis ayudantes de campo. Ellos, aún siendo estudiantes, se hicieron el tiempo y transpiraron, se rasparon, se treparon a los árboles y se congelaron conmigo en el campo. Gracias, entonces, a las señoritas Jimena Muñoz, Eloísa Giménez y Florencia Mallou, y al señor Martín Garramone.

Por otro lado quiero agradecer a Pablo Teta y Emiliano Muschetto quienes han hecho un gran trabajo determinando las muestras que tanto trabajo nos costó obtener, a mí y a la señorita Jimena Muñoz, a partir de las heces de gato montés y los bolos de regurgitación de las especies de lechuzas.

También quiero agradecerle a Dr. Gerardo Cueto quien me aconsejó a la hora de realizar las pruebas estadísticas. Sin su colaboración, sinceramente, no hubiera podido concluir esta tesis.

Y quiero extender mi agradecimiento al resto del laboratorios 63, 104 y 14 compuestos por: Jimena Fraschina, Vanina León, Isabel Gómez Villafañe, Francisco García Erize, Malena Maroli, Victoria Vadell, Soledad Fernandez, Regino Cavia, Daniela Montes de Oca, Rosario Lovera, Irene Gorosito, Mariela Miño, Juliana Rojas Herrera, Olga Suarez, Diego Hancke, Carolina Masa, Mariano Codesido, Carlos Gonzalez Fischer, Lorena Pérez Carusi, María José Corriale y David Bilenca.

También quiero agradecer a Raquel Defays, Leticia Arias y Pablo Sambucetti con quienes compartimos el laboratorio 106 durante gran parte de estos 5 años.

En relación a la familia, primero y principal quiero agradecerle a mi esposa Eliana por aguantarme y acompañarme siempre con tanto amor y cariño de forma incondicional.

Agradezco también a mis padres, a mi “Oma”, a mis hermanos y a mis mascotas por el apoyo y la compañía que me han brindado siempre. Extiendo este agradecimiento al resto de mi familia, la cual está compuesta por el “lado” Guidobono, el Mónaco y el Melignani. Siendo estos últimos la familia de Eliana, la cual también es mi familia.

Y por último, y no menos importantes, a mis amigos Nacho, Fran, Andre, Jime, Lula, Del, Cel, Sole y Pau con los cuales cursé mi carrera de Lic. en Ciencias Biológicas y que aún hoy me acompañan. Y, también, a mis amigos Juan, Marce, Leo y Axel, parejas de algunas de las chicas.

Y finalmente a todos los que, de forma no intencional, espero no estar olvidándome.

Así que, como diría un gran filosofo del Rock Nacional….¡¡Gracias Totales!!

ÍNDICE

Resumen.....6

Abstract.....7

Capítulo I

Introducción General...…….. 8

Capítulo II

Área de Estudio……..……..18

Capítulo III

Variaciones en densidad y demografía de las poblaciones de roedores.

Introducción……..……27

Materiales y Métodos……30

Resultados…….35

Discusión……...53

Capítulo IV

Estudio de los hábitos alimentarios de los principales depredadores de roedores.

Introducción……..…….57

Materiales y Métodos…….63

Resultados……..67

Discusión……76

Capítulo V

Dinámica poblacional de las diferentes especies de roedores en función de las variables climatológicas, las labores agrícolas y la depredación

Introducción……..…….81

Materiales y Métodos…….85

Resultados……..93

Discusión……...104

Anexo1……..107

Capítulo VI

Discusión y consideraciones finales……111

Referencias...…….117

RESUMEN

En este trabajo se describieron las variaciones de abundancia de los roedores en un agroecosistema, relacionándolas con las variaciones en condiciones climáticas, de la vegetación, del uso de los campos y de la depredación. El seguimiento se realizó a lo largo de 3 años (comenzando en época de baja densidad y de inicio de la estación reproductiva) y en tres sitios distintos, pudiendo evaluar el grado de variabilidad entre sitios (debidos principalmente al uso de los campos) y a lo largo del tiempo, influidos por cambios de los cultivos y de condiciones climáticas. Se construyeron modelos generales mixtos para explicar las variaciones de abundancia de las dos especies más capturadas, A. azarae y C. laucha.

La abundancia de roedores presentó ciclos estacionales y variaciones entre años, tanto debido al efecto de variables climáticas como a las variaciones en el uso de los campos. A. azarae fue la especie más abundante y se capturó principalmente en los bordes de los campos de cultivo, C. laucha fue la segunda especie en importancia y se capturó tanto en los campos como en los bordes. Los efectos de los distintos factores mostraron variaciones según la estación del año, pero en general los modelos que describieron la variación de abundancia de A. azarae incluyeron variables relacionadas con la precipitación, la temperatura y características de la vegetación de los bordes mientras que las variaciones de abundancia de C. laucha estuvieron relacionadas con la precipitación, las características de la vegetación y el tipo de cultivo de los campos, así como la depredación por Leopardus geoffroyi (gato montés).

Palabras clave: roedores, poblaciones, clima, vegetación, cultivos, depredación.

ABSTRACT

Relation between environmental factors and population dynamics of rodents in agroecosystems

In this work I described the abundance variations of rodent populations in an agroecosytem, in relation to environmental variables as climate, vegetation structure, crop management and depredation. I conducted a longitudinal study along three years, from November 2008 (Spring, period of low density at the beginning of the reproductive season) to November 2011. Along this period I could assess seasonal and interannual variations (mainly due to climatic factors and land use) in rodemt populations, as well as the variability among sites (mainly due to land use). I used General Linear Mixed Models in order to explain abundance variations of A. azarae and C. laucha according to the explanatory variables.

Rodent populations showed seasonal and interannual variations, related to both climatic variables and to the use of fields. A. azarae was the most abundant species and was mainly found in field borders, while C. laucha was the second species in abundance, and was more frequently found in cropfields and borders. Explanatory variables differed among seasons, but in general the variation in abundance of A. azarae was explained by climatic variables and the characteristics of borders, while C. laucha abundance was explained by climate, types of crops and depredation by L. geoffroy (Geoffroy´s cat).

Key words: rodents, populations, climate, vegetation, crops, depredation

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

La dinámica poblacional es influenciada tanto por factores extrínsecos como intrínsecos (Royama 1992). Los primeros suelen actuar en forma denso independiente y pueden conducir a fluctuaciones irregulares en la abundancia de las poblaciones. Los factores intrínsecos se caracterizan por mecanismos de retroalimentación debidos a interacciones intra e interespecíficas, y suelen conducir a denso dependencias instantáneas o con retraso y a dinámicas cíclicas.

Ejemplos típicos de factores que actúan en forma denso independiente son los factores climáticos, como la temperatura y la precipitación, mientras que un ejemplo típico de un factor denso dependiente es la interferencia entre miembros de una población (Royama 1992). Los recursos disponibles en un ambiente pueden ser denso independientes o denso dependientes, por ejemplo, la producción de semillas de un árbol muchas veces no depende de la densidad del consumidor, pero en una dinámica depredador presa tipo Lotka Volterra, la cantidad de presas disponibles depende de la densidad del depredador en un tiempo anterior y, por lo tanto, el depredador sufre un efecto denso dependiente con retraso (Royama 1992).

La dinámica poblacional resulta de una compleja interacción entre distintos tipos de factores, que a su vez pueden actuar en forma directa o indirecta, a través de su efecto sobre otros factores. Por ejemplo, variables climáticas como la temperatura y precipitación pueden tener un efecto directo sobre la mortalidad, o pueden actuar indirectamente a través de su efecto sobre la disponibilidad de recursos. Para varias especies de roedores se ha demostrado que la distribución geográfica depende de la disponibilidad de hábitats, y ésta, a su vez, depende del clima (Cameron y Scheel 2001). A otra escala, la temperatura y la

disponibilidad de agua condicionan variables fisiológicas, especialmente en ambientes extremos, como los desiertos (Bozinovic et al. 2010), en períodos secos del verano en el trópico, o en períodos fríos de invierno en el Ártico (Aars e Ims 2002). Los efectos fisiológicos se manifiestan también en la supervivencia (que puede ser afectada por bajas temperaturas) y en la reproducción (los costos de termorregulación limitan la inversión en reproducción en el período invernal en muchas especies de mamíferos de zonas templadas). En roedores, se han observado variaciones entre ambientes o a lo largo de gradientes latitudinales (asociados a variaciones en la temperatura) en la duración de la estación reproductiva. Un caso típico es la laucha doméstica (Mus musculus), que en ambientes comensales con condiciones favorables y abundancia de recursos se reproducen durante todo el año, mientras que en ambientes silvestres no se reproducen en la época de bajas temperaturas (Laurie 1946, Lund 1994, Chou et al. 1998, Miño et al. 2007, Vadell et al. 2010).

Como se ha mencionado, uno de los principales efectos de las variaciones climáticas es el cambio en la disponibilidad de hábitats, especialmente a través de cambios en la estructura de la vegetación, que influye sobre la disponibilidad de recursos alimentarios y sobre la cobertura y protección frente a condiciones meteorológicas y a depredadores (Getz 1985). En este sentido, en numerosos trabajos se ha encontrado una relación positiva entre la densidad de roedores y la cobertura y productividad vegetal (Birney et al. 1976, Garsd y Howard 1981, 1982, Huntly e Inouye 1987, Morgan Ernest et al. 2000).

El impacto del clima sobre los sistemas ecológicos se ha estudiado tanto a escala local, como por ejemplo analizando el efecto de la temperatura, las precipitaciones y la profundidad de la capa de nieve sobre poblaciones locales, o a gran escala, como el estudio del efecto de la Oscilación del Atlántico Norte (NAO) o el fenómeno del Niño / Oscilación

del Sur (ENSO). A su vez, estas escalas espaciales están relacionadas con distintas escalas temporales (Mutshinda et al. 2011). Evaluar las consecuencias del clima sobre las dinámicas poblacionales se ha convertido en un tema crucial en la ecología debido a su importancia para poder evaluar los impactos ecológicos del cambio climático a nivel ecológico (Woiwod 1997, Harrington et al. 1999, Hughes 2000, McCarty 2001, Walther et al. 2002, Parmesan e Yohe 2003, Mutshinda et al. 2011).

La interacción entre distintos factores y las escalas de tiempo en que operan da lugar a fuertes efectos no lineales sobre las dinámicas poblacionales (Lima et al. 1999, Post y Stenseth 1999, Coulson et al. 2001, Lima et al. 2001, Lima et al. 2002a, 2002b, Stenseth et al. 2003). Las variaciones de las abundancias pueden ser irregulares, o mostrar ciclos de distinta duración. En la mayoría de las regiones templadas el tamaño poblacional de los roedores varía según ciclos plurianuales, mientras que en Sudamérica los ciclos de abundancia son principalmente estacionales, con cierta fluctuación interanual, sin embargo, también se han reportado fluctuaciones interanuales con irrupciones poblacionales asociadas con altas precipitaciones en años del Niño (Jaksic 2001, Jaksic y Lima 2003), así como “ratadas” (años de mucha abundancia de roedores) asociadas a floraciones de cañas (Sager et al. 2001, Pearson 2002). Las fluctuaciones interanuales de roedores en zonas áridas de Chile han sido explicadas con modelos que incluyen la precipitación, la intensidad de la depredación y factores denso dependientes intraespecíficos (Lima et al. 2002a, 2002b, Jaksic y Lima 2003). Los ciclos de roedores han sido explicados por las variaciones en cantidad y calidad del alimento disponible, aunque la calidad (por ejemplo, la concentración de nutrientes y de toxinas) podría ser más importante que la cantidad. Por otro lado, se ha postulado que el estado nutricional de las plantas usadas como alimento

puede variar en función de las condiciones meteorológicas, afectando a los roedores que las consumen (Begon et al. 2006).

Muchos estudios sobre poblaciones de pequeños roedores en Argentina muestran patrones de fluctuación estacional, con depresiones en primavera y máximos al final del otoño - principios de invierno, seguidos por una dramática caída (Pearson 1967, Kravetz et al. 1981, Kravetz y Polop 1983, Zuleta et al. 1988, Mills et al. 1991, Busch y Kravetz 1992, Polop y Sabattini 1993, Polop 1996). Muchos autores han sugerido que los ciclos estacionales en abundancia reflejan cambios en la reproducción y supervivencia asociados a variaciones en el medio abiótico que influyen sobre los requerimientos de los roedores (por ejemplo, las bajas temperaturas aumentan los costos de termorregulación), y la calidad del hábitat, especialmente en cuanto a disponibilidad de alimento (Crespo 1944, Pearson 1967, Zuleta et al. 1988, Cittadino et al. 1994, Bilenca y Kravetz 1998, Stenseth et al. 2002). En la región pampeana, Crespo (1944) asoció el descenso invernal de la abundancia con las heladas invernales, y Kravetz (1978a) relacionó la abundancia de roedores con las características de humedad y temperatura de los veranos e inviernos. Por otro lado, Fraschina (2011) observó una asociación positiva entre el tamaño poblacional de Akodon azarae y Oligoryzomys flavescens en el momento del máximo poblacional (otoño-invierno) y las lluvias durante el período previo, mientras que la lluvia durante el invierno afectó negativamente la abundancia tanto de A. azarae como de Calomys laucha. Un estudio realizado en Córdoba mostró una relación entre las variaciones inter-anuales de abundancia de A. azarae, las precipitaciones y el índice de vegetación diferencial normalizado NDVI (Andreo et al. 2009a), el NDVI es un parámetro calculado a partir de los valores de la reflectancia (obtenidos a partir de imágenes satelitales) a distintas

longitudes de onda, y es particularmente sensible a la cobertura vegetal presente (Gilabert et al. 1997).

Además de los efectos de los recursos “desde abajo” (bottom- up), los roedores están sujetos a enemigos naturales, como parásitos y predadores, que pueden ser responsables de los ciclos o fluctuaciones poblacionales. En cuanto al parasitismo, puede causar alta mortalidad, pero afectaría principalmente a individuos en malas condiciones que serían también susceptibles a otras causas de mortalidad (Begon et al. 2006). Por otro lado, la interacción predador-presa es una de las hipótesis planteadas para explicar la existencia de ciclos poblacionales (Pearson 1985, Hanski et al. 1991, Krebs et al. 1995, Lambin et al. 2000, Gilg et al. 2003, Nie y Liu 2005) y determina la abundancia y la distribución tanto de depredadores como de presas (Begon et al. 2006). Además, existen evidencias de que el riesgo de depredación actúa como una presión selectiva sobre los roedores, influyendo sobre la selección de hábitat (los roedores suelen usar en mayor proporción los sitios cubiertos) y sobre la actividad de forrajeo, que cambia bajo distintas condiciones de luminosidad (según la etapa del ciclo lunar o la nubosidad) o en sitios con distinta densidad o exposición a depredadores (Jaksic 1986, Brown 1988 , Yunger et al. 2002, Fraschina et al. 2009). En el área de estudio los trabajos realizados hasta el momento se han focalizado en el efecto de la depredación aérea por Strigiformes (Bellocq 1987, Bellocq y Kravetz 1990, Gonzalez Fischer et al. 2011), y en el efecto de la cobertura sobre la actividad de forrajeo (Fraschina et al. 2009), mientras que no hay estudios acerca de la abundancia de depredadores terrestres, entre los que se encuentran gatos domésticos, hurones, zarigüeyas, lagartos overos, zorros y gatos monteses, ni sobre su potencial impacto sobre los roedores. De hecho, para Sudamérica, existen pocos trabajos acerca de los potenciales efectos de la

depredación sobre la dinámica poblacional de pequeños mamíferos en agroecosistemas que no estén próximos a zonas protegidas.

En los pastizales de zonas templadas los cambios en el uso del suelo han modificado la estructura y funcionamiento de los ecosistemas naturales, sumando así un nuevo efecto sobre los sistemas naturales (Ehrlich y Ehrlich 1992, Vitousek 1994, Foley et al. 2005). Los roedores son fuertemente sensibles a las transformaciones introducidas por el hombre en los agroecosistemas, y responden desde una escala de paisaje hasta la de microhábitat (Grant et al. 1982, Bilenca y Kravetz 1995, Angelstam y Pettersson 1997, Cole et al. 1998, Masters et al. 1998). En estos sistemas los cambios estacionales en la vegetación cultivada y no cultivada afectan la calidad y cantidad del alimento, impactando sobre los patrones de alimentación en los roedores pequeños e influyendo sobre los cambios estacionales del tamaño poblacional. El efecto de las labores agrícolas también produce mortalidad en forma directa, produciendo además una disminución de la cobertura vegetal, que incrementa el riesgo de depredación. Sin embargo, a lo largo del tiempo se ha llegado a diferentes conclusiones sobre el efecto que tienen las labores agrícolas sobre las comunidades de los pequeños mamíferos. Burel et al. (1998) concluyeron que la diversidad de las comunidades de pequeños mamíferos era menos afectada por la intensificación de la agricultura que otras comunidades animales, ya que la mayoría de las especies se mantenían presentes a lo largo de un gradiente de bajo a alto nivel de disturbio. Sin embargo, las distintas especies de pequeños mamíferos muestran diferencias en sus respuestas, dependiendo de las afinidades de hábitat, de los hábitos alimentarios, el rango de movimientos y las interacciones sociales (Bowers y Dooley Jr 1991, Robinson et al. 1992, Bolger et al. 1997). Estudios recientes demostraron que la intensificación de la agricultura tiende a favorecer a las especies más comunes (generalistas en función del uso del hábitat),

mientras que las especies raras (especialistas en función del uso de hábitat) son más abundantes en zonas con bajo disturbio (Millán de la Peña et al. 2003).

En los agroecosistemas pampeanos la expansión agrícola causó cambios en las abundancias relativas de las especies de roedores silvestres, con un incremento en aquéllas más adaptadas a ambientes perturbados, como los roedores del género Calomys, típicos de los campos de cultivo, respecto a especies típicas de hábitats más estables, como A. azarae y O. flavescens, los cuales son encontrados en los bordes enmalezados que delimitan las áreas cultivadas (Crespo 1966, Kravetz et al. 1986). También existen antecedentes de diferencias entre comunidades de roedores en campos con diferente cultivo y forma de manejo (Busch et al. 1984, Kravetz et al. 1986, Mills et al. 1991). La agricultura produjo no sólo efectos a escala de paisaje y sobre los hábitats disponibles, sino también influyó sobre la disponibilidad de recursos y la cobertura vegetal, los desplazamientos y la mortalidad de los roedores (Bellocq y Kravetz 1990, de Villafañe et al. 1992, de Villafañe et al. 1994, Cavia et al. 2005, Fraschina et al. 2009).

Si bien los cambios en el uso de la tierra se vienen dando desde tiempo atrás, durante el siglo XX este proceso se aceleró e intensificó, en la región pampeana la expansión de la agricultura se produjo a expensas del reemplazo de la rotación agrícola-ganadera por agricultura permanente (Paruelo et al. 2006). Otro cambio importante se produjo en la proporción del área ocupada por los distintos cultivos (Paruelo et al. 2005), con un incremento en la superficie sembrada con soja, especialmente a partir de 1996, cuando se lanzaron al mercado variedades de soja transgénica, en particular la resistente al herbicida glifosato y que está asociada con la siembra directa (Begenesic 2002). La soja se convirtió en el cultivo más sembrado en la Argentina, pasando de ser un cultivo marginal a ocupar actualmente un 38% del área cultivada (Derpsch 1997).

La importancia de realizar estudios sobre los cambios de densidad de las especies de roedores en agroecosistemas radica en que estos son potenciales transmisores de enfermedades al hombre y a los animales domésticos, y en particular en la región pampeana están involucrados, entre otras enfermedades, en la transmisión de Fiebre Hemorrágica Argentina (FHA), enfermedad endémica descripta en 1958 y que presenta casos en áreas agrícolas de la región Pampeana (Kravetz et al. 1986), y en la del Síndrome Pulmonar por Hantavirus (SPH), descripto más recientemente (Duchin et al. 1994, Khan et al. 1996). A partir de la identificación del roedor Calomys musculinus como reservorio del virus Junín, agente causal de la FHA, y la observación de una asociación entre momentos con alta densidad de roedores y la ocurrencia de gran números de casos de la enfermedad, se desarrollaron numerosos proyectos de investigación de ecología de roedores, y en particular de aspectos que podían afectar la transmisión de enfermedades al hombre, como el uso de hábitat y las variaciones de abundancia.

El estudio ecológico de los componentes del ciclo de transmisión permite predecir la respuesta de las enfermedades ante cambios climáticos, de uso de la tierra u otros cambios antropogénicos (Real 1996). En el caso de los roedores involucrados en la transmisión de FHA y SPH, entre los determinantes de la abundancia y dinámica poblacional se analizaron principalmente variables climáticas como precipitaciones y temperaturas (Kravetz 1978b, Carbajo y Pardiñas 2007), y en cuanto a las variables bióticas, la cobertura vegetal (Busch et al. 2000, 2001) y la depredación aérea (Bellocq y Kravetz 1990). Sin embargo, es escasa la información acerca del efecto potencial de depredadores mamíferos, y la mayoría de los trabajos no analizaron en forma simultánea el efecto de los distintos tipos de factores bióticos y abióticos.

De acuerdo a estos antecedentes, el objetivo general de esta tesis es analizar factores físicos y bióticos que determinan las variaciones de abundancia de las poblaciones de roedores en agroecosistemas. Por otro lado, debido a que actualmente a los efectos de los factores naturales se suman los del manejo de la tierra por el hombre, e incluso en muchos casos pueden llegar a enmascararlos, se relacionarán los cambios poblacionales con el uso de los campos. Esta tesis está estructurada en 6 Capítulos. En el primero (Capítulo I: Introducción General) se desarrollan los principales antecedentes que llevaron al planteo del tema y los objetivos de la Tesis, en el Capítulo II se describen las características del área de estudio, de las especies de roedores involucradas y los principales depredadores. En el Capítulo III se describen la composición específica de las comunidades de roedores a lo largo del período de estudio, así como las variaciones de abundancia y los parámetros demográficos. En el capítulo IV se analiza la dieta de distintos depredadores y su variación estacional. En el capítulo V se integrará la información de los capítulos anteriores en modelos que describan las variaciones observadas en la abundancia incorporando los efectos de variables climáticas, las características de la vegetación como la cobertura y altura, la depredación y las labores agrícolas.

Las hipótesis generales en que se basó este trabajo son que las variaciones en la abundancia poblacional de las distintas especies de roedores (estacionales) están determinadas por la variación en la temperatura y precipitación, las labores agrícolas y la intensidad de la depredación. Por otro lado, que los parámetros reproductivos son afectados por la temperatura y la precipitación, así como que la tasa de desaparición es afectada por la temperatura, la intensidad de depredación y las labores agrícolas. Finalmente, se plantea que las distintas especies de roedores responden en forma semejante a los efectos de las variables ambientales y a la depredación, con la salvedad de que las especies del género

Calomys son más afectadas por las labores agrícolas. En los capítulos correspondientes se detallan hipótesis más específicas.

En el capítulo VI se plantearán una discusión general del trabajo y las conclusiones finales.

CAPÍTULO II

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en el Partido de Exaltación de la Cruz (34º 18'S, 59º 14'E), Provincia de Buenos Aires (Figura 2-1). El área estudiada pertenece a la Subregión de la Pampa Ondulada y está caracterizada por un relieve suavemente ondulado y de mayor altura relativa respecto a las unidades vecinas, lo cual permite generar un sistema de drenaje exorreico bien desarrollado (Ghersa y León 2001). Los suelos son profundos, bien drenados y neutros, con una textura franco-limosa, que se torna más gruesa hacia el oeste.

Figura 2-1. Ubicación del Partido de Exaltación de la Cruz, Provincia de Buenos Aires, Argentina.

El clima de la región es templado, con una gran estacionalidad térmica. El mes más cálido del año es enero (con una media de 23,4º C y una máxima de 41,5º C) y el más frío es julio (con una media de 9,2º C y un mínimo absoluto de -9,4º C) (Hall et al. 1992). Si bien el período más lluvioso coincide con los meses más cálidos del año (de octubre a marzo), las precipitaciones se distribuyen a lo largo del año, presentando un valor medio

anual de 1000 mm (Hall et al. 1992). La temperatura invernal raramente limita la producción primaria, a diferencia de la sequía estival que con frecuencia limita el crecimiento de las especies vegetales. Esto es producto del balance negativo del agua, causado a veces por la escasez de precipitaciones pero más frecuentemente por la fuerte demanda de agua generada por las elevadas temperaturas y el viento del período estival (Hall et al. 1992).

Durante los años de estudio se registraron mediante sensores HOBO la temperatura máxima y mínima, obteniéndose a partir de bases de datos (www.tutiempo.net/Buenos Aires/) la cantidad de agua precipitada. Los máximos de temperatura se registraron en los periodos de finales de diciembre a finales de enero/principios de febrero del 2009, 2010 y 2011 con picos que rondaron entre los 30 y 41ºC (máximas absolutas), mientras que durante los períodos de mediados de junio a mediados de agosto, en los tres años, se registraron mínimas de entre 3 y 4ºC (mínimas absolutas). Los periodos otoñales rondaron entre los 17 y 30ºC, mientras que los primaverales presentaron temperaturas de entre 22 a 27ºC. En cuanto a las precipitaciones, durante los períodos de fines enero a mediados de marzo se registró la mayor cantidad de agua caída con valores de 286,76 mm, 278,63 mm y 254,75 mm para los años 2009, 2010 y 2011, respectivamente. Durante el 2008 y hasta mediados de marzo de 2009 se presentaron escasas precipitaciones en la zona, las cuales se presentaron aisladas pero con mucha intensidad (precipitaban entre 100 a 250 mm en un periodo de no más de 24 hs; Figura 2-2, Tabla 2-1) de manera que hubo períodos de déficit de agua pese a que el total de agua caída no fue menor que otros años. Por otro lado, durante el invierno de 2009 se registraron temperaturas inferiores al mismo período de 2010 y 2011, junto con mayores precipitaciones, lo que podría contribuir a una mayor mortalidad de roedores (Kravetz 1978a, Fraschina 2011).

Tabla 2-1. Mediciones de Temperatura media mínima (Tmin, ºC), media máxima (Tmax, ºC) y precipitaciones (Pp, mm) para los tres años estudiados.

Año	2008							
Estación							**Primavera**	
Periodo							**15/9 - 1/11**	**2/11 - 19/12**
Tmin (ºC)							14,2	15,1
Tmax (ºC)							22,2	37,83
Pp (mm)							289,81	133,09
Año	**2009**							
Periodo	**Verano**		**Otoño**		**Invierno**		**Primavera**	
Mes	**(20/12) - 23/1**	**24/1 - 16/3**	**17/3 - 4/5**	**5/5 - 16/6**	**17/6 - 18/8**	**19/8 - 19/9**	**20/9 - 9/11**	**10/11 - 14/12**
Tmin (ºC)	14,97	16,6	10,51	3,2	2,17	6,55	8,78	15,21
Tmax (ºC)	41,1	34,41	30,01	25,01	20,93	25,54	26,31	24,61
Pp (mm)	8,63	286,76	115,06	167,12	127,25	124,7	194,57	141,73
Año	**2010**							
Periodo	**Verano**		**Otoño**		**Invierno**		**Primavera**	
Mes	**(15/12) - 4/2**	**5/2 - 16/3**	**17/3 - 5/5**	**6/5 - 13/6**	**14/6 - 14/8**	**15/8 - 25/9**	**29/9 - 1/11**	**2/11 - 12/12**
Tmin (ºC)	18,67	17,28	11,66	7,68	3,3	7,22	9,94	13,93
Tmax (ºC)	30,74	26,83	22,79	18,59	16,18	20,63	24,26	26,5
Pp (mm)	324,87	278,63	101,86	139,7	100,59	108,19	102,11	102,11
Año	**2011**							
Periodo	**Verano**		**Otoño**		**Invierno**		**Primavera**	
Mes	**(13/12) - 25/1**	**26/1 - 4/4**	**5/4 - 9/5**	**10/5 - 21/6**	**22/6 - 8/8**	**9/8 - 27/9**	**28/9 - 7/11**	**8/11 - 5/12**
Tmin (ºC)	18,05	15,19	9,78	8,23	4,11	6,67	12,2	14,68
Tmax (ºC)	30,66	26,99	22,3	17,39	15,09	19,9	22,84	27,52
Pp (mm)	89,92	254,75	92,45	117,85	106,17	20,83	64,27	46,47

El ecosistema natural original mostraba predominio de pastizales, es decir, era un sistema de constitución herbácea con neto predominio de gramíneas y especies graminiformes, de 0,5 a 1 m de altura, con pocas dicotiledóneas. En las lomadas se encontraban las especies Bothriochloa laguroides y las flechillas Stipa neesiama, Piptochaetium montevidense y Piptocahetium bicolor. Estas comunidades, prácticamente inexistentes en la actualidad, se han visto modificadas por la fuerte actividad agrícola-ganadera y por la introducción de árboles. También se han naturalizado las especies exóticas Bromus hordeaceus, Briza minor, Lophochloa phleoides y varias otras malezas (Bilenca y Miñarro 2004).

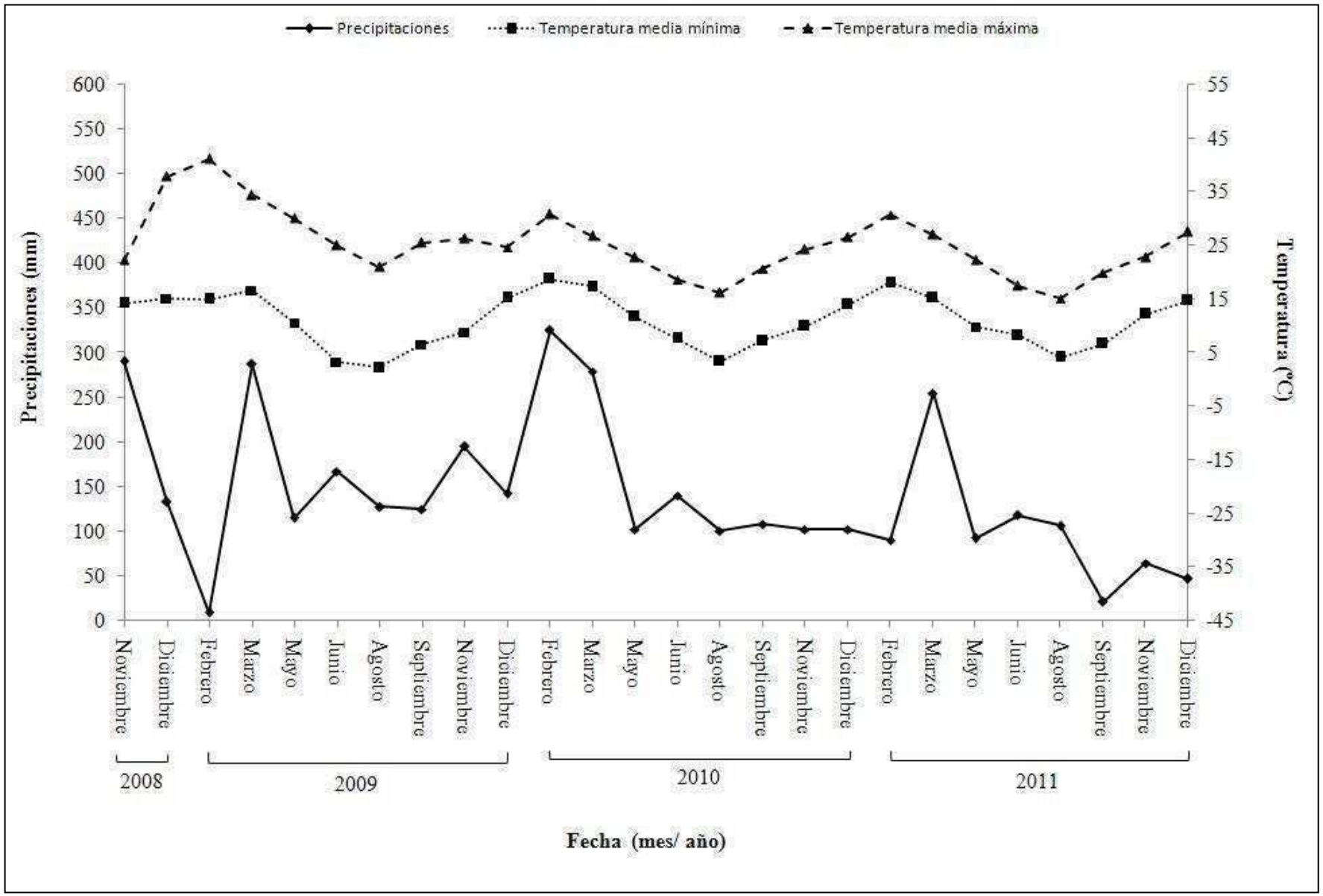

Fig. 2-2. Precipitaciones, temperaturas máximas y mínimas por mes y año medidas durante el periodo de estudio en Exaltación de la Cruz. La línea punteada corresponde a la Temperatura media mínima. La línea de guiones corresponde a la temperatura media máxima.

En el manto vegetal se pueden distinguir tres estratos, el inferior alcanza solo 6 cm de altura y está compuesto por plantas anuales tales como Ranunculus platensis, Micropsis dasycarpa, Soliva stolonifera, Soliva anthemifolia, Plantago myosuros, Plantago heterophylla, etc. Entre las especies perennes se encuentran Chevreulia sarmentosa, Dichondra microcalyx, Oxalis perdicaria, Phyla canescens y Coronopus didymus entre otras. El estrato intermedio alcanza los 30 cm de altura y algunas de las especies presentes son Spergularia platensis, Oxalis articulata, Geranium albicans, Hybanthus parviflorus, Glandularia peruviana, Carex bonariensis, Tagetes minuta y Digitaria sanguinalis. En el tercer estrato se encuentran las gramíneas xerófilas de más de 40 cm de altura, como Nassella neesiana, Jarava plumosa, Piptochaetium montevidense y Piptochaetium bicolor, Briza subaristata, Bothriochloa laguroides, entre otras. Se asocian algunas forrajeras como Paspalum dilatatum, Paspalum notatum, Paspalum distichum, Bromus auleticus, Sporobulus indicus y Setaria parviflora (Fraschina 2011).

A la comunidad vegetal nativa se le han sumado las especies naturalizadas Avena sterilis, Avena fatua, Briza minor, Bromus hordeaceus, Lolium multiflorum, Cerastium glomeratum, Silene gallica, Medicago polymorpha, Medicago arabica, Melilotus indica, Capsella bursa-pastoris, Brassica rapa, Cynodon dactylon, Stellaria media y Trifolium repens y los cardos Cynarca cardunculus, Cirsium vulgare, Centaurea calcitrapa y Carduus acanthoides (Fraschina 2011).

En los arroyos y cañadas la vegetación ha sido mucho menos alterada, al igual que en los bordes de los campos de cultivo y de los caminos. En los bajos se observan matas de Eryngium eburneum en las lomas, Xanthium strumarium, Paspalum distichum, Paspalum vaginatum y varias halófitas en las zonas anegadas. En terrenos bajos sin desagüe e inundables durante la estación lluviosa, predominan Solanum glaucophyllum, Glyceria

fluitans, Phalaris angusta, Juncus microcephalus, entre otros, y los totorales de Typha domingensis (Fraschina 2011).

En la actualidad la zona está dedicada a la explotación agrícola y agrícola-ganadera, se cultivan principalmente soja, trigo y maíz y se cría ganado vacuno, equino, caprino y porcino, y aves en forma intensiva. Esta última actividad comenzó aproximadamente en 1980 y mostró un rápido incremento, alcanzando una cantidad mayor a 130 granjas avícolas en la zona de estudio y sus alrededores (Miño 2003). Las áreas de vegetación natural son muy escasas, y por lo general se encuentran ubicadas en posiciones cóncavas o planas asociadas a los fondos fluviales halomórficos o inundables con escaso valor agrícola, o están ubicadas en bordes de caminos y de cultivos y terraplenes de ferrocarril (Mills et al. 1991, Busch y Kravetz 1992, Bonaventura y Cagnoni 1995). Estos hábitats presentan algunas características semejantes a la vegetación original de la zona en cuanto a la fisonomía y composición florística, constituyendo hábitats más estables que los campos de cultivo en cuanto a la cobertura vegetal (Soriano et al. 1991). Otras de las diferencias remarcables entre las áreas de vegetación natural y las áreas de cultivo es que en las primeras las variaciones en cobertura se dan de forma estacional, mientras que en los campos de cultivo los cambios son más drásticos y frecuentes y se producen de acuerdo con el calendario agrícola. Esto último agrega un factor de mortalidad para los roedores, junto a las bajas temperaturas, la depredación y las enfermedades (Busch 1987, de Villafañe et al. 1988a). Sin embargo, en los últimos años las fumigaciones aéreas o por tierra en los campos muchas veces afectan también a los bordes.

Los campos de cultivo forman actualmente la matriz del paisaje (ocupando el 88% del área), y los bordes enmalezados (2,55% del área, entre bordes de cultivo, de pastizales, de arroyos y terraplenes de vías, Fraschina 2011) funcionan como corredores (Bonaventura

et al. 1988, Ellis et al. 1997, Busch et al. 2001). Los campos de pastoreo ocupan actualmente una pequeña proporción del área. Asimismo, dentro de la matriz de campos de cultivo se ubican pequeños caseríos, granjas avícolas y casas aisladas dentro de campos.

El reemplazo de los pastizales originales por campos de cultivo trajo aparejado un cambio en la estructura trófica de la comunidad de mamíferos que favoreció el aumento de la abundancia de roedores (y cambios en la abundancia relativa de las distintas especies), y la disminución de los depredadores de mediano tamaño (zorros, gatos, zorrinos, hurones, entre otros). Los roedores se vieron favorecidos por el aumento de sus fuentes de alimento y la disminución en la densidad de sus depredadores. Además, debido a sus características demográficas se pudieron adaptar mejor que otros grupos a las labores agrícolas. Sin embargo, esta capacidad adaptativa varía según la especie de roedor considerada (de Villafañe 1977, Kravetz 1978a, Busch y Kravetz 1992).

Entre las especies de roedores más frecuentes del área se encuentran los sigmodontinos Akodon azarae, Calomys laucha¸ Calomys musculinus, Oligoryzomys flavescens, Oxymycterus rufus, y el cávido Cavia aperea. Aparte de las especies nativas, encontramos las cosmopolitas Rattus norvegicus, Rattus rattus y Mus musculus. Por un lado, existe un buen conocimiento de las características de las comunidades de roedores tanto en los campos de cultivo como en las granjas avícolas (Zuleta et al. 1988, Busch y Kravetz 1992, Busch et al. 2000, 2001, Miño et al. 2001, Gómez Villafañe et al. 2001). Por otro lado, recientemente, Fraschina (2011) ha realizado una descripción de los ensambles de pequeños mamíferos en fragmentos de hábitat poco perturbados del área, como terraplenes de ferrocarril, terraplenes de arroyo, pastizales naturales o campos abandonados y montes. En los ambientes rurales y naturales, los roedores muestran una variación estacional en su abundancia, con un mínimo en primavera, un máximo en el otoño e

invierno temprano y una disminución en el invierno tardío después de las heladas (Crespo 1966). Los roedores utilizan diferencialmente los distintos hábitats disponibles, mientras que A. azarae, O. flavecens, y C. musculinus son más frecuentes en los bordes de cultivo, C. laucha es más abundante en los campos de cultivo y O. rufus está asociado a ambientes ribereños (Busch et al. 2000, 2001). En cuanto a los roedores comensales, su presencia está prácticamente restringida a los ambientes peridomiciliarios, donde también pueden encontrarse en menor abundancia especies de roedores silvestres presentes en los campos de cultivo y sus bordes (Miño et al. 2001). La expansión de la agricultura estuvo asociada a un incremento en la proporción del género Calomys en la comunidad, alcanzando altos valores de densidad durante la etapa de rastrojo del cultivo en otoño (Kravetz et al. 1986). Estos rastrojos estaban cubiertos de malezas invernales, mientras que la incorporación de la labranza cero y la aplicación de herbicidas que se realiza en la actualidad llevaron a que la cobertura vegetal en los campos sea muy baja (Observación personal).

Entre los potenciales depredadores de roedores se incluyen mamíferos medianos o pequeños, como el gato montés (Leopardus geoffroyi), el zorro gris (Lycalopex gymnocercus), el zorrino (Conepatus chinga), el hurón menor (Galictis cuja), la comadreja overa (Didelphis albiventris), y la comadreja colorada (Lutreolina crassicaudata). Otros potenciales depredadores son el lagarto overo (Tupinambis merianae), y entre las aves la lechuza de campanario (Tyto alba), la lechucita de la vizcacheras (Athene cunicularia), el lechuzón de los campos (Asio flammeus), el búho (Bubo virginianus), el carancho (Caracara plancus), el chimango (Milvago chimango), los halcones colorado, común y plomizo (Falco deiroleucus, Falco sparverius y Falco femoralis), y Elanus leucurus o milano blanco (Crespo 1966, Bellocq 1988).

Desde la perspectiva de los depredadores la transformación del paisaje en estos sistemas involucró cambios que modificaron la disponibilidad de presas tanto cualitativa como cuantitativamente. Por un lado, aparecieron nuevos hábitats mientras que otros se perdieron, cambiaron las proporciones del área cubierta por diferentes tipos de hábitats, y disminuyó la cobertura de hábitats silvestres. Estos cambios en el paisaje pueden haber afectado la disponibilidad de presas en cuanto a las especies presentes y su densidad relativa, así como pueden haber producido cambios en la vulnerabilidad de éstas, lo cual incrementa la variabilidad espacial en la dieta de los carnívoros a una escala de kilómetros (Fedriani et al. 2001, Fedriani y Kohn 2001, Sovada et al. 2001, Pia et al. 2003, Farias y Kittlein 2008).

Así como los cambios en el uso de la tierra afectarían diferencialmente a las distintas especies de roedores, lo mismo ocurre con las distintas especies de depredadores, según su uso del hábitat, sus requisitos alimentarios y el grado de especialización. Mientras que algunas especies pueden disminuir su eficiencia de caza en hábitats agrícolas (Mukherjee et al. 2004), otras pueden ser beneficiadas con subsidios de comida asociados al incremento de la abundancia de presas como consecuencia de las actividades humanas (Yirga et al. 2012).

CAPÍTULO III

VARIACIONES EN DENSIDAD Y DEMOGRAFÍA DE LAS POBLACIONES DE ROEDORES.

INTRODUCCIÓN

La dinámica poblacional, es decir, cómo varía la abundancia poblacional a lo largo del tiempo, está determinada por cómo responden los parámetros poblacionales frente a las condiciones ambientales, tanto bióticas como abióticas. Estos factores pueden actuar sobre parámetros reproductivos, de mortalidad, y sobre los movimientos (inmigraciones y emigraciones), y de su interacción resultará la tasa de crecimiento poblacional y las variaciones de abundancia en el tiempo (Begon et al. 2006).

Uno de los aspectos de la dinámica poblacional que llamó la atención a los ecólogos es la tendencia de algunas especies a irrumpir periódicamente, y en algunos casos, convertirse en pestes agrícolas (Jaksic 2001, Jaksic y Lima 2003). En estos estudios se pudo apreciar que muchas especies consideradas pestes permanecían a bajas densidades durante un tiempo para luego incrementar abruptamente su densidad en varios órdenes de magnitud, sólo para retornar a sus niveles pre-irruptivos unos meses después (Pearson 1967, Kravetz et al. 1981, Kravetz y Polop 1983, Zuleta et al. 1988, Mills et al. 1991, Busch y Kravetz 1992, Polop y Sabattini 1993, Polop 1996). Las irrupciones abruptas de las poblaciones de roedores han tenido importantes consecuencias en la agricultura y la salud (Barnes 1975, Pratt et al. 1979, Elias y Valencia 1984, Elias 1988, Singleton et al. 2003, Massawe y Makundi 2011). Entre los daños producidos por roedores podemos citar pérdidas en cultivos y en alimentos almacenados, deterioro de infraestructuras edilicias, así como transmisión de enfermedades (Barnes 1975, Pratt et al. 1979, Elias y Valencia 1984, Elias 1988, Singleton et al. 2003).

Sin duda uno de los factores que más han afectado la dinámica poblacional de los roedores en agroecosistemas fue la modificación paisajística que han sufrido. La agricultura genera una fragmentación del paisaje natural (pastizales) en campos de cultivos, bordes enmalezados y parches de pastizales remanentes (Saunders et al. 1991, Kruess y Tscharntke 1994, Gehring y Swihart 2003, Courtalon y Busch 2010). Esto genera, por lo tanto, una configuración espacial de hábitats naturales y modificados con un patrón en forma de mosaico (Collins y Barrett 1997). Esta fragmentación ha afectado la composición de especies de distintos taxones (Robinson et al. 1992).

Las prácticas agrícolas han producido cambios en la complejidad y heterogeneidad de los ambientes a diferentes escalas. A una escala regional hubo un aumento de la uniformidad del paisaje, mientras que a escala local muchas veces se incrementó la heterogeneidad, debido a la utilización de campos para la agricultura y la cría de ganado (Courtalon y Busch 2010). La expansión de la agricultura que se ha llevado a cabo en las últimas décadas en América Latina ha causado una reducción en el número de hábitats disponibles, lo cual ha resultado en la pérdida de diversidad por extinción de algunas especies (Altieri 1999, Solbrig 1999, Courtalon y Busch 2010). En algunos sistemas, sin embargo, ha habido un incremento en la diversidad de especies debido al incremento de la heterogeneidad ambiental, cambios en la relación entre diferentes componentes del paisaje, explotación de competidores dominantes, o introducción de nuevas especies (Courtalon y Busch 2010). En los agroecosistemas pampeanos, Kravetz (1986) propuso un modelo de la dinámica de la comunidad de roedores en función del uso de la tierra, con una disminución de la dominancia de *A. azarae* en los agroecosistemas respecto a los pastizales naturales, debido al aumento de las especies del género Calomys en los campos de cultivo. *A. azarae* muestra una marcada preferencia por ambientes poco perturbados, como los borde de los

campos de cultivo, de los que podría excluir competitivamente a las especies del género Calomys, sobre los cuales es dominante (Busch y Kravetz 1992, Busch et al. 1997 , Busch et al. 2001). Sin embargo, el tipo de cultivo también podría afectar las características de la comunidad de roedores debido a las diferencias en el calendario de labores y el tipo de laboreo (Busch et al. 1984). En particular, la variación temporal de la abundancia de la comunidad de roedores puede variar de acuerdo a los diferentes calendarios agrícolas. En relación a este punto, Busch et al. (1984) observaron que había diferencias en la densidad y en la proporción de especies entre los cultivos de invierno y verano; diferencias que fueron atribuidas al efecto diferencial de las prácticas agrícolas sobre las diferentes especies de roedores. Por ejemplo, Courtalon y Busch (2010) observaron una mayor diversidad de especies en los campos de maíz que en los campos de soja. En los campos de maíz, Calomys laucha fue la especie de roedor más abundante, seguida por Akodon azarae y Calomys musculinus, mientras que en los bordes de los campos de soja A. azarae dominaba, seguido por C. laucha y C. musculinus. Estas diferencias en el patrón de abundancia relativa pudo estar relacionado al hecho de que el ciclo poblacional de C. laucha está más sincronizado con el ciclo de crecimiento del maíz que con el de la soja (Kravetz 1978a).

En los sistemas agrícolas, entonces, los roedores son afectados por variables ambientales, como temperatura y precipitaciones, así como por los disturbios producidos por las labores. Estos factores pueden influir sobre la dinámica poblacional a través de la reproducción o de la mortalidad y movimientos. Por ejemplo, las labores producen principalmente mortalidad, mientras que los cambios en la cobertura vegetal pueden cambiar tanto la reproducción como la mortalidad. Según las características de uso de

hábitat, las especies de roedores mostrarán distintas respuestas y diferente capacidad de mantener sus abundancias en ambientes perturbados.

De acuerdo con lo expuesto, esperaríamos que a lo largo de los ciclos de las labores, y de acuerdo al tipo de cultivo, las poblaciones de las distintas especies del área de estudio sufran variaciones en abundancia que dependen de sus respuestas a las distintas variaciones ambientales, en cuanto a reproducción, supervivencia y movimientos.

En este Capítulo se describirán las características poblacionales de las distintas especies capturadas en campos de cultivo y bordes a lo largo de los ciclos agrícolas, a fin de poder construir e interpretar los modelos que describan las variaciones en los números poblacionales que serán desarrollados en el Capítulo 4. Los objetivos del capítulo son:

1. Describir la composición específica de las comunidades de roedores
2. Describir las variaciones estacionales e interanuales en la abundancia de cada especie y en relación a los ciclos de los cultivos en cada sitio de muestreo
3. Describir las variaciones en la actividad reproductiva.
4. Describir la proporción de recapturas y los patrones de desaparición (mortalidad + emigración) a lo largo del tiempo en los dos tipos de hábitat (borde y campo de cultivo).

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreos de roedores

A fin de estudiar la dinámica poblacional se llevó a cabo un seguimiento longitudinal de las poblaciones de roedores a lo largo de 3 años (desde Noviembre de 2008 hasta Diciembre de 2011) mediante muestreos de captura, marcado y recaptura en 3 sitios

(campos de cultivo y sus bordes aledaños). Estos sitios fueron seleccionados de manera de garantizar que se podían seguir a lo largo del tiempo (contacto con los productores) y que estuvieran localizados dentro de las áreas de acción de gatos monteses y lechuzas, determinadas de acuerdo a la presencia de montes con bosteaderos y posaderos de aves durante muestreos previos. Esto era necesario para poder evaluar en forma simultánea el efecto de la depredación y de factores ambientales sobre la dinámica poblacional. Los muestreos se realizaron a intervalos de 45 días. La actividad agrícola en estos sitios fue variando a lo largo del tiempo, durante primavera y verano todos los sitios estuvieron cultivados con soja, para luego ser reemplazados (en dos de los tres sitios por lo menos) por trigo o maíz durante el otoño. Durante el invierno (exceptuando el caso de uno de los sitios donde se sembró una pastura) los campos quedaban sin cultivos. Como actividad adicional en el período entre los cultivos de primavera-verano y los invernales los sitios estaban ocupados por ganado que consumía los rastrojos y algunas de las malezas incipientes. Los distintos sitios de muestreo se ubicaron a una distancia mayor a 200 metros a fin de que no haya movimientos de roedores entre ellos, es decir, que sean independientes (Figura 3-1). Esta distancia se determinó en base a datos acerca del rango de movimiento de los roedores estudiados, que registran movimientos diarios inferiores a los 100 metros (de Villafañe et al. 1988b, León et al. 2007, Kittlein 2009). En cada sitio se colocaron grillas de 75 trampas de captura viva tipo Sherman (7,6 x 8,9 x 22,9 cm) espaciadas cada 10 m (una línea de 25 trampas en borde y dos líneas de 25 en el campo de cultivo vecino). En el caso particular del campo 3, debido a la baja captura de la línea de borde, se agregó una línea adicional de 25 trampas en otro borde lateral del mismo campo, lindante con un terraplén de ferrocarril. Los muestreos tuvieron una duración de 4 días, durante el primer día se colocaron las trampas cebadas con una mezcla de pasta de maní, avena y grasa. Fueron revisadas durante

tres mañanas consecutivas. Cada animal capturado fue identificado específicamente, determinándose su sexo y condición reproductiva, la longitud total y de cola y el peso corporal. Luego recibieron una marca individual mediante la colocación de caravanas en las orejas y fueron liberados en el sitio de captura.

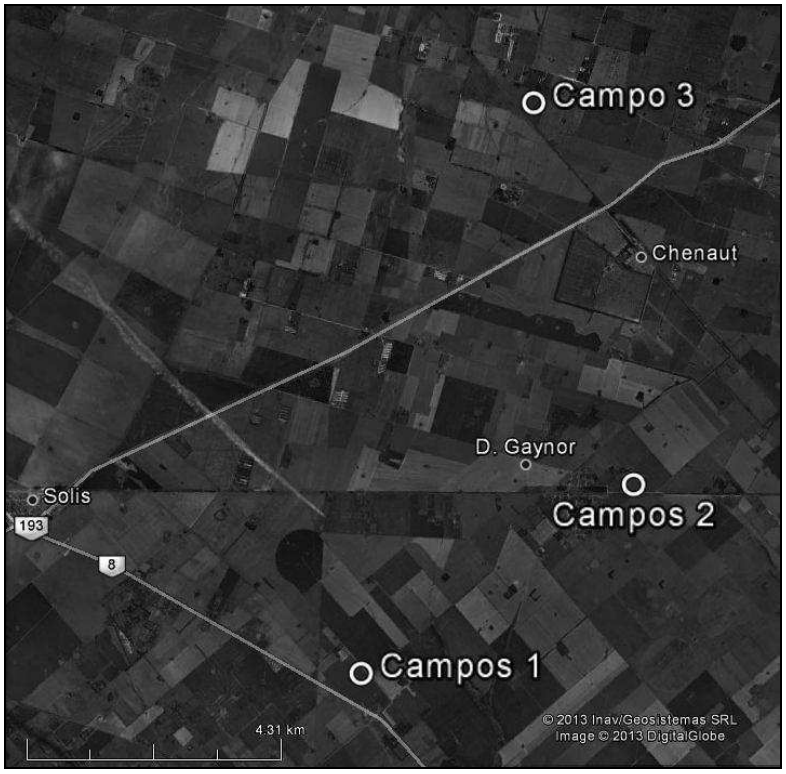

Figura 3-1. Ubicación de cada uno de los campos de cultivo estudiados en el partido de Exaltación de la Cruz.

Análisis de datos

Abundancia. Se estimó la abundancia total y de cada una de las especies de roedores en cada sitio estudiado mediante el Índice de Densidad Relativa (Kravetz 1978a), IDR = (número de capturas originales) / [(número de trampas) x (número de noches)]. Captura original: captura de un individuo que no fue capturado previamente en el muestreo considerado. Se estimó un IDR general (IDRg), teniendo en cuenta las capturas y el

esfuerzo de captura de los dos ambientes (campo + borde) y también se estimaron los IDR separados para cada ambiente (IDRb e IDRc para borde y campos, respectivamente).

Se estimó una tasa de incremento poblacional entre períodos de muestreo de acuerdo a: $TI_{(t\ a\ t+1)} = (IDR_{t+1} - IDR_t)/(IDR_t \times \Delta t)$, donde IDR_t es el IDR en un muestreo, IDR_{t+1} es el IDR en el muestreo siguiente, y Δt es el intervalo de tiempo (en días) transcurrido entre los dos muestreos. Se seleccionó este estimador de la tasa de incremento de acuerdo a Royama (1992) que considera que una de las formas de estimar el crecimiento poblacional es a través de la pendiente de la curva de crecimiento poblacional versus el tiempo. La utilización de la tasa finita de incremento (R) no resultaba adecuada debido a que, si bien los intervalos de muestreo fueron aproximadamente cada 45 días, hubo caso en que por motivos de acceso a los sitios de muestreo este intervalo fue mayor.

Tasa de recaptura. Se estimó la tasa de recaptura para cada especie mediante el porcentaje de individuos que fueron capturados más de una vez en un período de muestreo. Esta tasa constituye un estimador de la capturabilidad de los individuos de la especie, y resulta útil para la interpretación de las recapturas entre muestreos, que son usadas para estimar la supervivencia.

Supervivencia. Se estimó la supervivencia entre muestreos (incluye tanto supervivencia como permanencia en el sitio, ya que no podemos distinguir entre los muertos y los que emigraron) mediante el porcentaje de individuos que fueron capturados en un muestreo y que fueron recapturados en un muestro posterior, respecto a los marcados en el muestreo anterior. Esto constituye un mínimo estimador de supervivencia, debido a que los animales

pueden haber emigrado o a que la probabilidad de recaptura es baja, aún cuando los animales permanezcan en el lugar. Consideramos que es útil a fin de comparar entre distintos períodos, no como valor absoluto.

Permanencia. Se estimó considerando el máximo número de días que permaneció cada individuo en cada sitio, de acuerdo al tiempo (en días) que transcurrió entre la primera y la última captura.

Reproducción. Las épocas de inicio y fin del período reproductivo se determinaron a partir de la presencia de hembras o machos activos. Se consideraron hembras reproductivamente activas a las que tenían las vaginas abiertas o cerradas perforadas, a las hembras preñadas (detectadas por palpación) y a las que presentaban evidencias de lactancia. Se consideró reproductivamente activos a los machos con los testículos en posición escrotal.

Estructura de edades. Se estimó la estructura de edades de *A. azarae* y *C. laucha* en cada muestreo con el fin de describir la composición de las poblaciones de roedores a lo largo del período de estudio. Para categorizar las clases de edad de las diferentes especies de acuerdo a la longitud corporal se utilizó la escala utilizada por Busch (1987) (Tabla 3-1):

Tabla 3-1. Intervalos de longitud total usados para determinar clases de edad (longitud total en mm)

		Clases de Edad				
		I	II	III	IV	V
Especie	Akodon azarae	≤ 140	>140 ≤ 149	> 149 ≤ 159	>159 ≤ 169	> 169
	Calomys laucha	≤ 110	>110 ≤ 130	>130 ≤ 140	>140	---

RESULTADOS

Entre noviembre de 2008 y diciembre de 2011 se realizaron 26 muestreos en los que se capturaron 511 roedores de las siguientes especies**:** Akodon azarae (333), Calomys laucha (109), Oligoryzomys flavecens (30), Calomys musculinus (27), Oxymycyterus rufus (7), Cavia aperea (2), Rattus norvegicus (2) y Mus musculus (1).

Composición de la comunidad en campos de cultivo y sus bordes.

Los bordes de los campos de cultivo estuvieron dominados por A. azarae, que fue la especie más abundante y capturada a lo largo de los muestreos. Las otras especies típicas de los bordes (O. flavescens, O. rufus y C. musculinus) fueron capturadas en baja abundancia y sólo en algunos muestreos (Figura 3-2). En los campos de cultivo la especie dominante fue C. laucha, mientras que A. azarae fue poco abundante, y no superó el 18% de representación (Figura 3-2).

Variaciones de abundancia y demografía

- Akodon azarae.

Esta especie mostró una marcada estacionalidad en su abundancia con máximos durante el otoño, en los meses de mayo o junio, dependiendo del año. Los valores máximos de abundancia en cada año ocurrieron en los bordes de los sitios (IDRb) y variaron entre 0,15 y 0,21. Excepto algunos momentos donde hubo capturas en los campos, esta especie se encontró principalmente en los bordes. Los picos más altos de abundancia ocurrieron en los bordes de los sitios donde hubo alternancia de cultivos, ya sea entre maíz y soja (sitio 1 = 0,21; Figura 3-3) o entre soja y trigo (sitio 3 = 0,17; Figura 3-5). En el sitio 2, donde se cultivó sólo soja, el IDRb máximo fue de 0,15 (Figura 3-4). A. azarae mostró tasas de

incremento promedio (entre los tres sitios estudiados) positivas entre los meses de febrero y junio, o julio, según el año. No obstante, estos valores difirieron según el sitio; que en algunos casos no coincidieron en los momentos de crecimiento (Figura 3-6). Asimismo, la tasa de incremento poblacional mostró variaciones según los años, siendo 0,4 para el año 2009, y alrededor de 0,6 en 2010 y 0,8 en 2011.

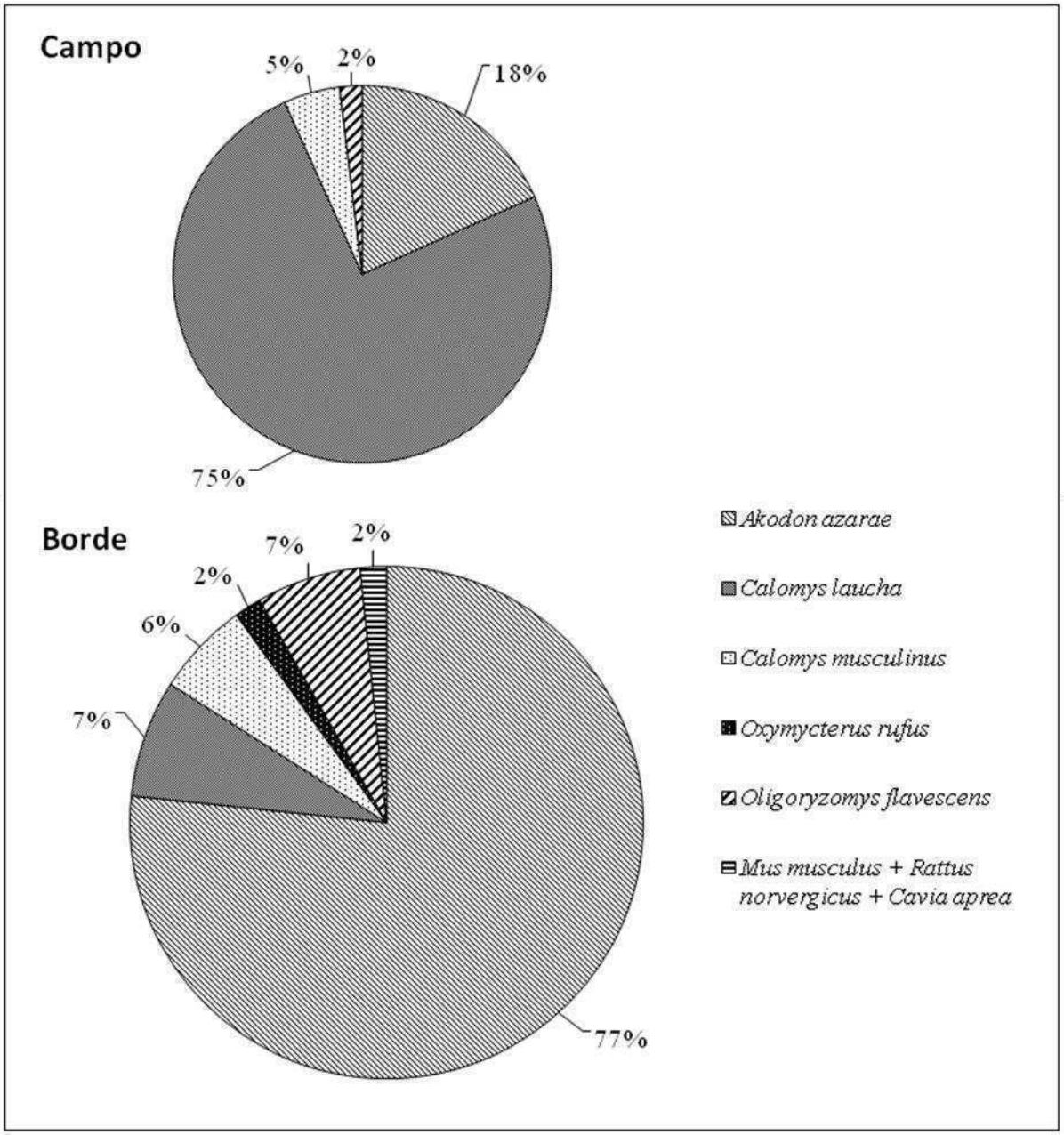

Figura 3-2. Porcentaje de capturas realizadas en ambientes de campo y borde, respectivamente, en los tres sitios bajo estudio a lo largo de de los 3 años de trampeo. Las diferentes tramas corresponden a las diferentes especies de roedores capturadas, las diferencias en el tamaño total del círculo reflejan las diferencias en abundancia.

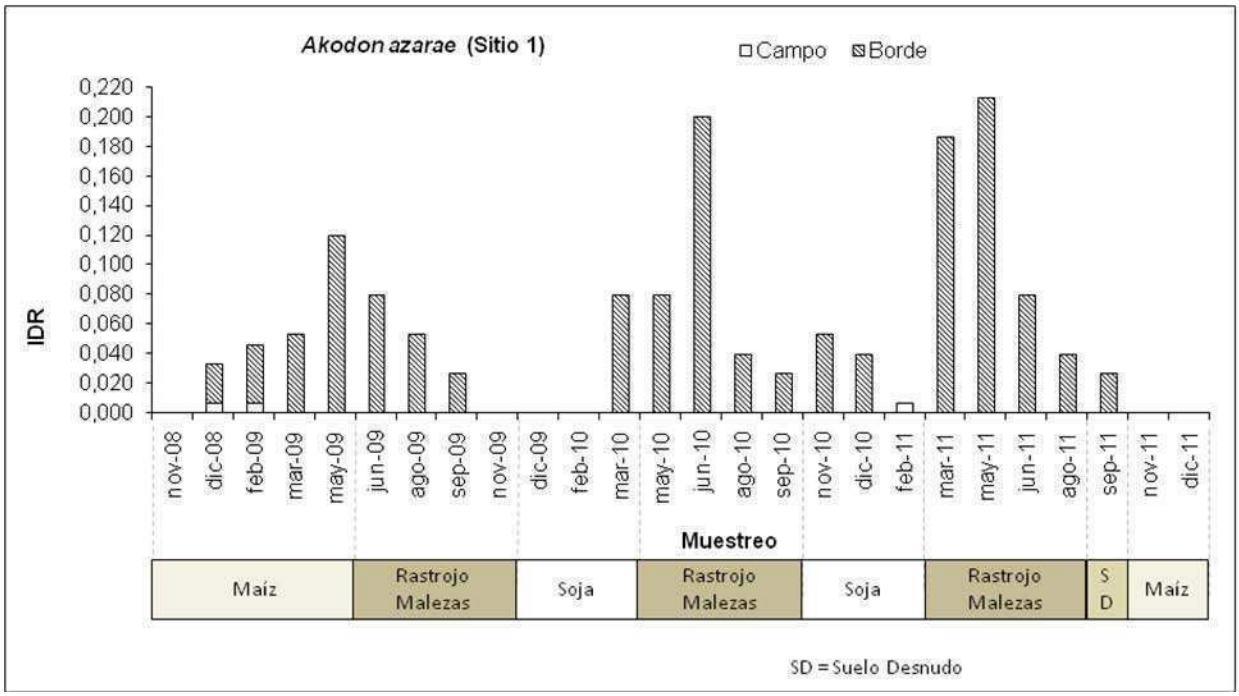

Figura 3-3. Densidad relativa (IDR) de Akodon azarae en el sitio 1. Las zonas rayadas corresponden a los IDR estimados para el ambiente de borde (IDRb), mientras que las zonas blancas representan los IDR para el ambiente de campo (IDRc). Debajo del eje de las fechas de muestreo se incluyó una barra con el tipo de cultivo presente en cada momento.

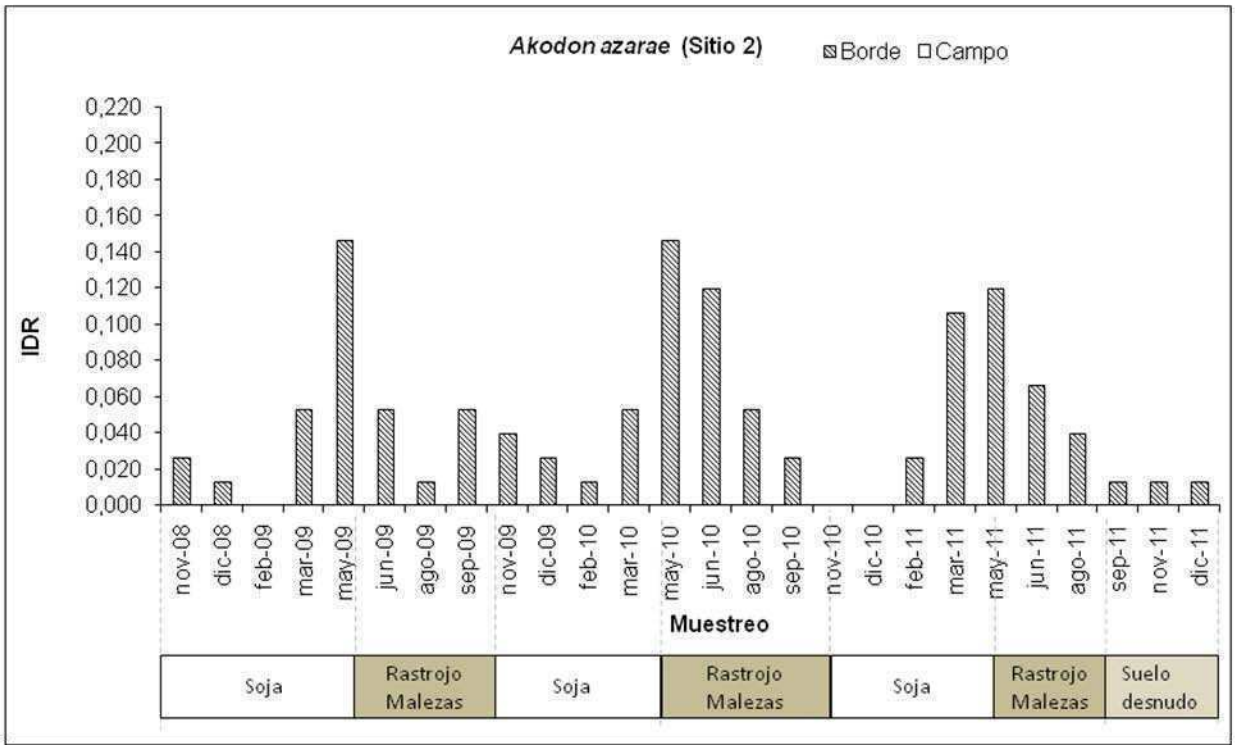

Figura 3-4. Densidad relativa (IDR) de Akodon azarae en el sitio 2. Las zonas rayadas corresponden a los IDR estimados para el ambiente de borde (IDRb), mientras que las zonas blancas representan los IDR para el ambiente de campo (IDRc). Debajo del eje de las fechas de muestreo se incluyó una barra con el tipo de cultivo presente en cada momento.

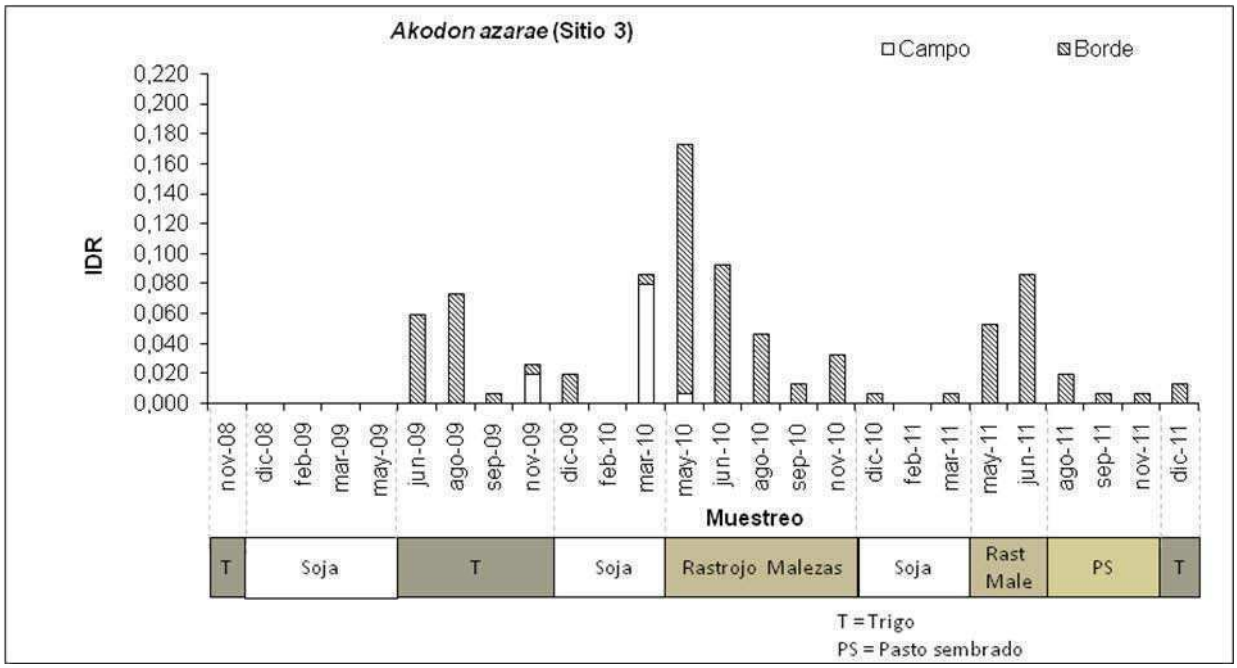

Figura 3-5. Densidad relativa (IDR) de Akodon azarae en el sitio 3. Las zonas rayadas corresponden a los IDR estimados para el ambiente de borde (IDRb), mientras que las zonas blancas representan los IDR para el ambiente de campo (IDRc). Debajo del eje de las fechas de muestreo se incluyó una barra con el tipo de cultivo presente en cada momento.

Tasas de Recaptura y Supervivencia: Mientras que la tasa de recaptura dentro de un mismo muestreo fue relativamente alta, con un promedio de 25,3 %, sólo el 5,8 % de los individuos fueron recapturados entre muestreos sucesivos, y el 1,3 % entre dos períodos de muestreo. Esto indicaría que hay un alto recambio poblacional, ya sea por mortalidad o porque los individuos se mueven fuera del área de influencia del aparato de trampeo. La cantidad total de individuos recapturados entre períodos de muestreo no permitió realizar un análisis comparando los distintos períodos.

Permanencia. El máximo tiempo transcurrido entre la primer y última captura de un individuo fue de 90 días.

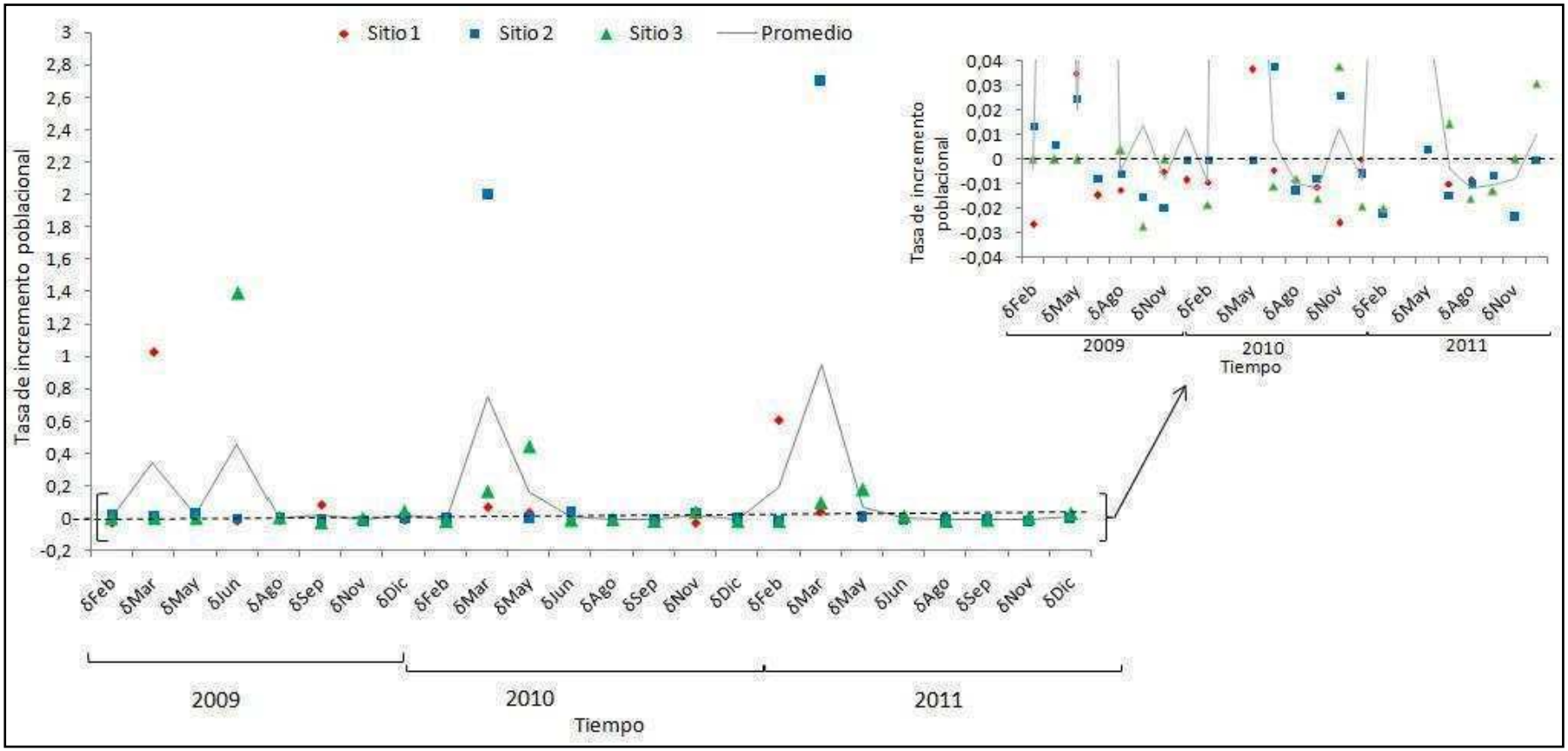

Fig. 3-6. Tasa de incremento poblacional de Akodon azarae a lo largo de periodo de estudio. Los iconos de diferentes colores representan a los diferentes sitios de estudio. La línea continua representa la tasa de incremento promedio entre los tres sitios, mientras que la línea punteada representa la altura del valor nulo de incremento. El gráfico pequeño muestra la variación de la tasa de incremento poblacional de los valores próximos a cero.

Reproducción. La estación reproductiva abarcó desde primavera a otoño- invierno, pero la actividad reproductiva difirió según el sexo y el año. Las hembras mostraron signos de actividad reproductiva entre los meses de noviembre y mayo 2008-2009 (no hubo muestreos previos a noviembre, por lo que no podemos saber cuándo se inició la estación reproductiva en este período). Durante el segundo período reproductivo, hubo actividad entre septiembre 2009 y agosto 2010. Para el período 2010- 2011 se detectó actividad en hembras entre noviembre y junio (Figura 3-7). Se detectaron hembras preñadas en mayo y noviembre de 2009, marzo y mayo de 2010 y de noviembre de 2010 a abril de 2011 (Figura 3-7). La actividad reproductiva en los machos abarcó de septiembre a junio, con unos pocos machos activos durante agosto 2010 (Figura 3-7).

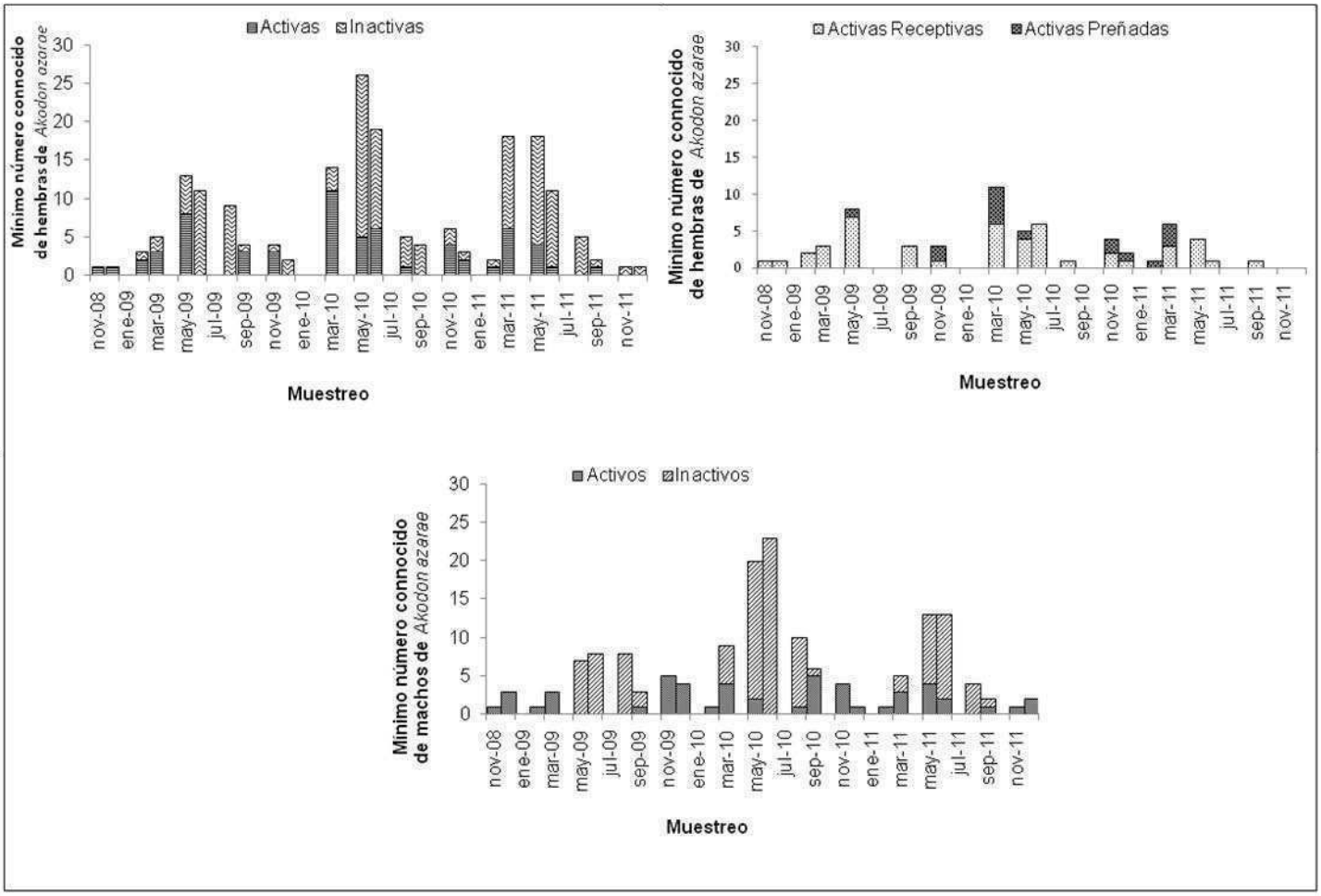

Figura 3-7. Mínimo número conocido de hembras activas e inactivas, dentro de las activas las receptivas y las preñadas, y machos activos e inactivos de A. azarae por muestreo y por año.

Estructura de edades. Durante los meses de primavera y verano (noviembre a febrero) se encontraron principalmente individuos sobreinvernantes de las clases IV y V, pese a que la reproducción comenzó en primavera, no se detectaron los reclutas hasta otoño, cuando se capturaron todas las clases de edades, al igual que en invierno.

- Oligoryzomys flavescens.

Esta especie fue capturada en 12 de los muestreos realizados, coincidiendo sus capturas con muestreos donde se produjeron precipitaciones, o posteriores a ellas. Sus valores de abundancia fueron inferiores, en la mayoría de los casos, a 0,04 (Figuras 3-8, 3-9, 3-10). El máximo valor de abundancia de esta especie (0,09) se produjo en el borde (IDRb) en el sitio 2 durante marzo de 2010 (Figura 3-9).

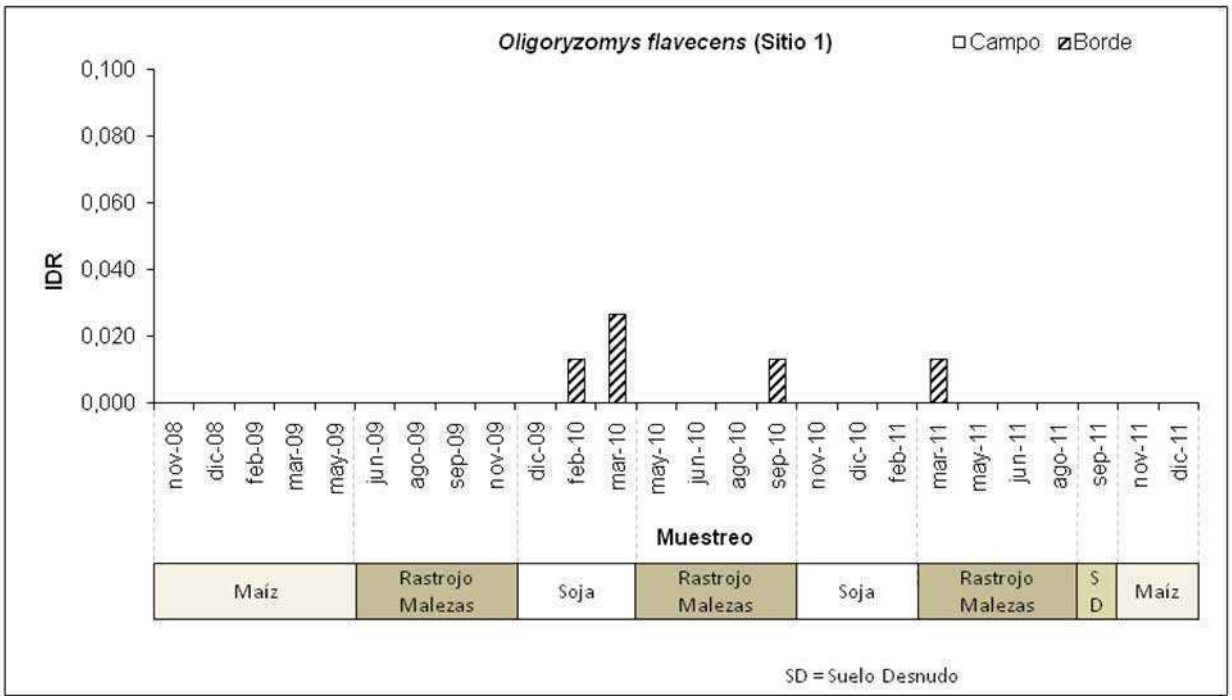

Figura 3-8. Densidad relativa (IDR) de Oligoryzomys flavecens en el sitio 1. Las zonas rayadas corresponden a los IDR estimados para el ambiente de borde (IDRb), mientras que las zonas blancas representan los IDR para el ambiente de campo (IDRc). Debajo del eje de las fechas de muestreo se incluyó una barra con el tipo de cultivo presente en cada momento.

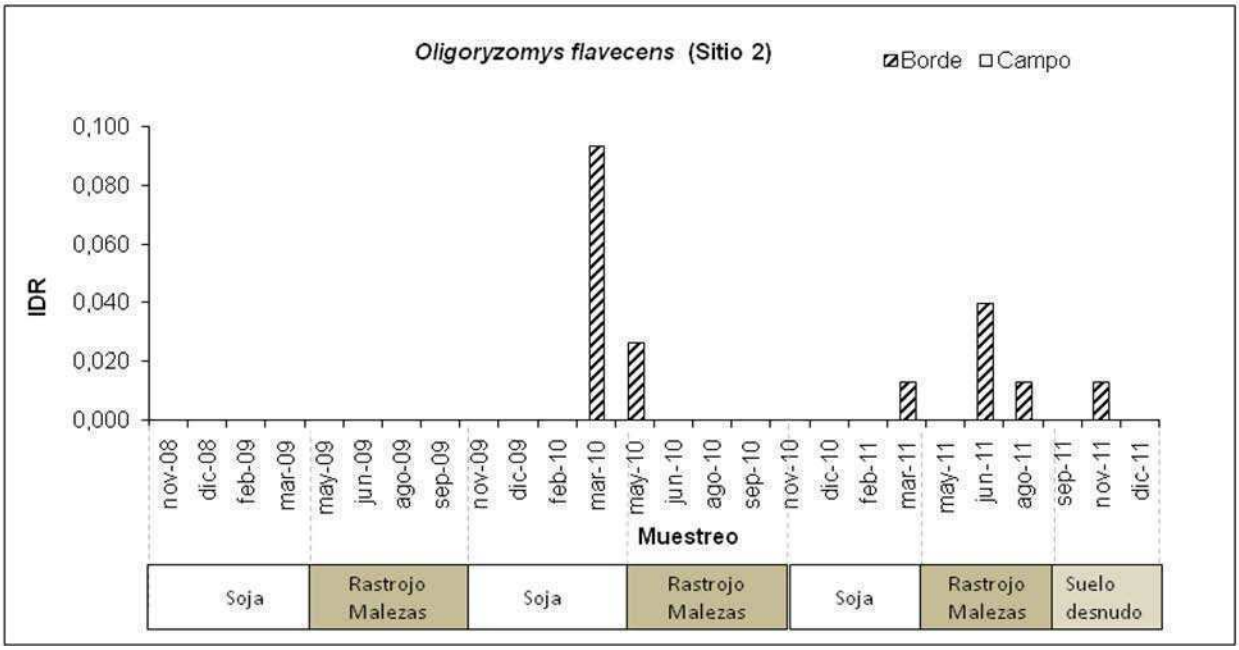

Figura 3-9. Densidad relativa (IDR) de Oligoryzomys flavecens en el sitio 2 Las zonas rayadas corresponden a los IDR estimados para el ambiente de borde (IDRb), mientras que las zonas blancas representan los IDR para el ambiente de campo (IDRc). Debajo del eje de las fechas de muestreo se incluyó una barra con el tipo de cultivo presente en cada momento.

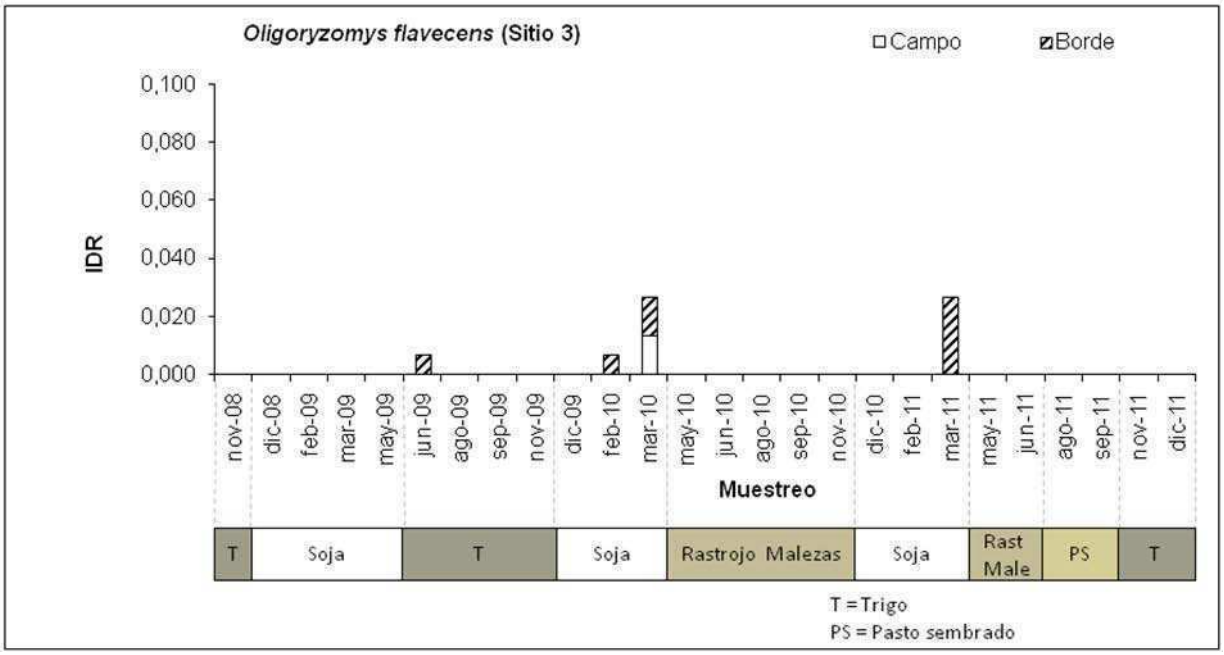

Figura 3-10. Densidad relativa (IDR) de Oligoryzomys flavecens en el sitio 3 Las zonas rayadas corresponden a los IDR estimados para el ambiente de borde (IDRb), mientras que las zonas blancas representan los IDR para el ambiente de campo (IDRc). Debajo del eje de las fechas de muestreo se incluyó una barra con el tipo de cultivo presente en cada momento.

Tasas de recaptura y supervivencia. O. flavescens fue recapturado en una sola ocasión dentro de un muestreo, y en ninguna ocasión entre muestreos. El bajo número de capturas, unido a la baja tasa de recaptura, no permite estimar una supervivencia entre períodos de muestreo.

Permanencia. Dado que no se recapturaron individuos entre muestreos no se pudo estimar la permanencia en los sitios de estudio.

Reproducción. Se encontraron hembras activas en los meses de febrero y marzo de 2010 y en agosto y septiembre de 2011 (Figura 3-11), mientras que hubo preñeces en marzo 2010 y septiembre 2011. En cuanto a los machos, la mayor parte de los encontrados en marzo de 2010 y en Abril 2011 fueron activos (Figura 3-11).

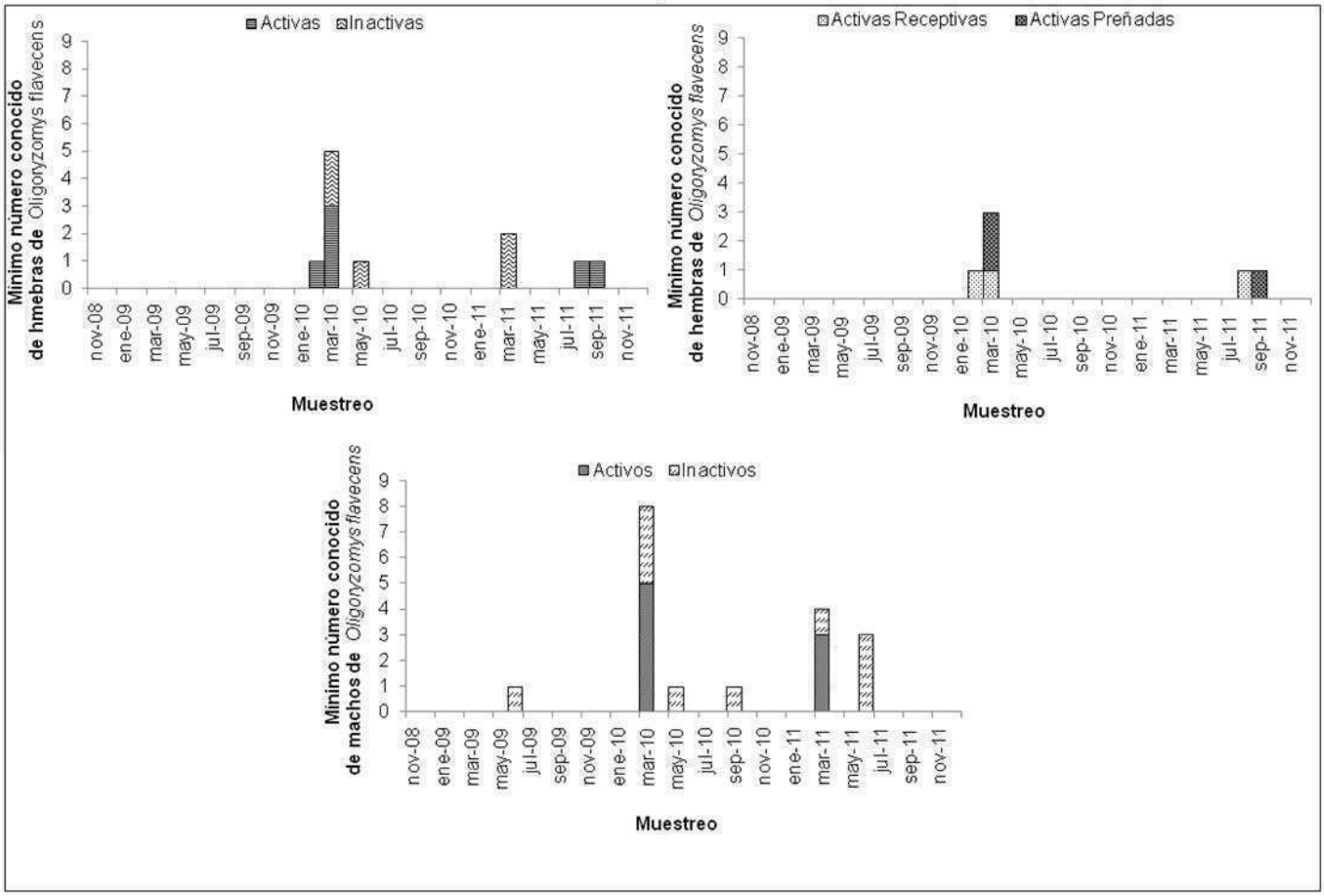

Figura 3-11. Mínimo número conocido de hembras activa e inactivas, dentro de las activas las receptivas y las preñadas, y machos activos e inactivos de O. flavecens por muestreo y por año.

- Calomys musculinus

Esta especie fue capturada con mayor frecuencia en los bordes de los campos de cultivo. No obstante, se la detectó en baja abundancia (los IDRb máximos no superaron 0,05), y de hecho en el sitio 2 no hubo capturas en ningún momento del estudio. Este sitio se caracterizó por no tener rotación de cultivos, alternando entre cultivo de soja, rastrojo, suelo prácticamente desnudo y luego nuevamente soja, mientras que C. musculinus fue encontrado principalmente en los campos de cultivo sembrados con maíz, en un campo de soja que anteriormente había tenido maíz y en cultivos de soja desarrollados sobre rastrojos de trigo. En esta especie fue capturada principalmente en verano y otoño, excepto en uno de los sitios (el cual en ese momento estaba cultivado con maíz) donde fue capturado de diciembre a junio (Figuras 3-12 y 3-13).

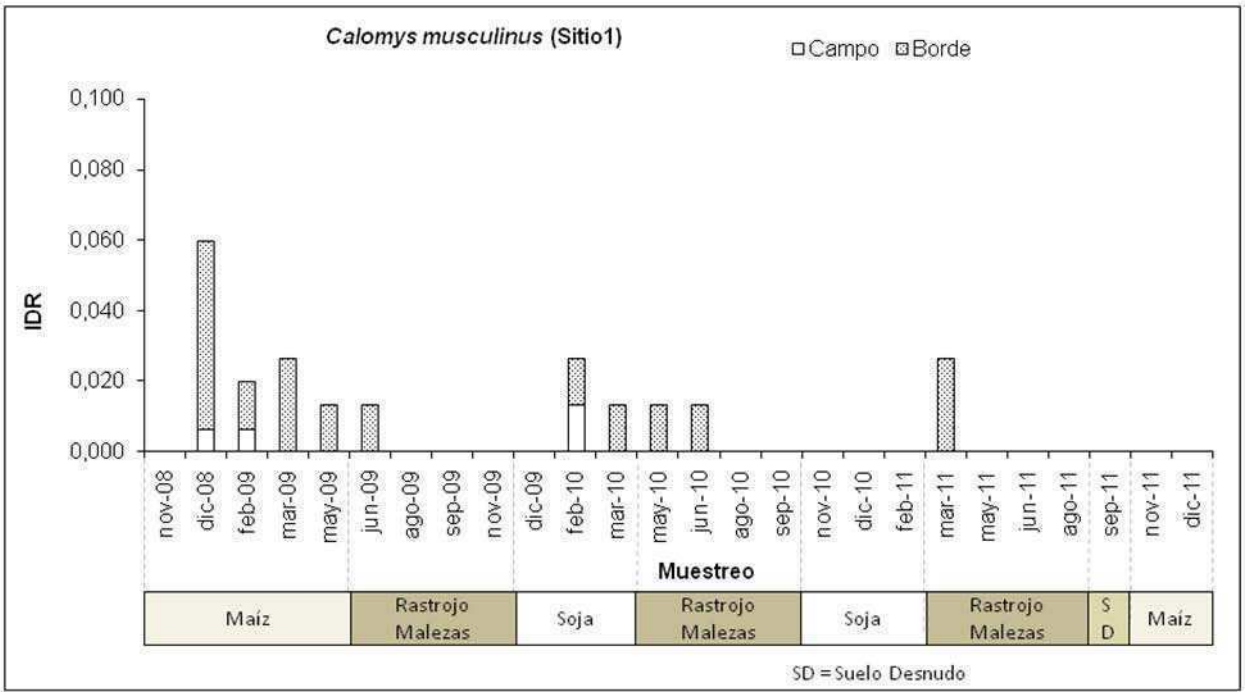

Figura 3-12. Densidad relativa (IDR) de Calomys musculinus en el sitio 1. Las zonas rayadas corresponden a los IDR estimados para el ambiente de borde (IDRb), mientras que las zonas blancas representan los IDR para el ambiente de campo (IDRc). Debajo del eje de las fechas de muestreo se incluyó una barra con el tipo de cultivo presente en cada momento.

Tasa de recaptura y supervivencia. En general, el 3,7 % de los individuos capturados durante el estudio fueron recapturados durante un muestreo, mientras que también un 3,7 % fue recapturado entre muestreos sucesivos. No hubo recapturas entre períodos de 2 muestreos. Estos resultados sugerirían que los individuos tienen una baja tendencia a ser recapturados, independientemente de si están presentes o no.

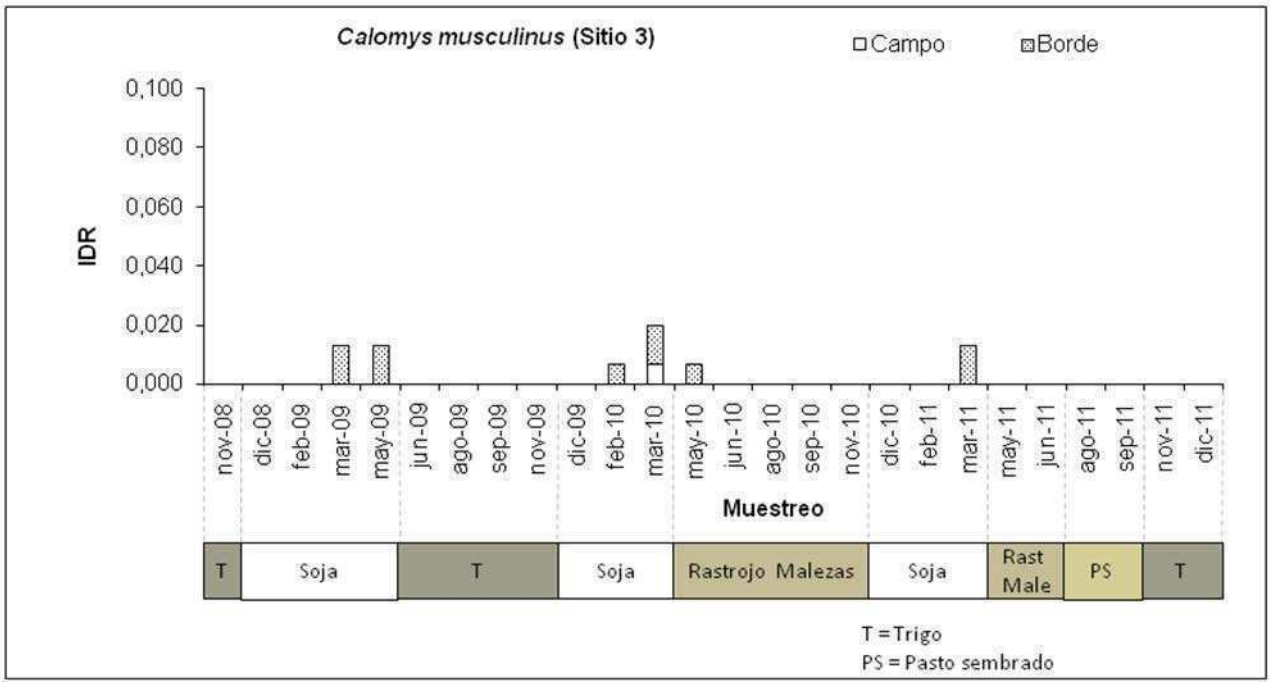

Figura 3-13. Densidad relativa (IDR) de Calomys musculinus en el sitio 3. Las zonas rayadas corresponden a los IDR estimados para el ambiente de borde (IDRb), mientras que las zonas blancas representan los IDR para el ambiente de campo (IDRc). Debajo del eje de las fechas de muestreo se incluyó una barra con el tipo de cultivo presente en cada momento.

Permanencia. El tiempo máximo entre la primer captura y la última recaptura de un individuo fue de 45 días.

Reproducción. La actividad reproductiva de las hembras de C. musculinus se extendió entre los meses de diciembre de 2008 y mayo de 2009, y durante el segundo período sólo se detectó actividad en marzo y mayo de 2010 (Figura 3-14). Se encontraron hembras

preñadas en diciembre 2008 y marzo 2009 (Figura 3-14). En todos los muestreos en que se encontró la especie los machos fueron clasificados como activos (Figura 3-14).

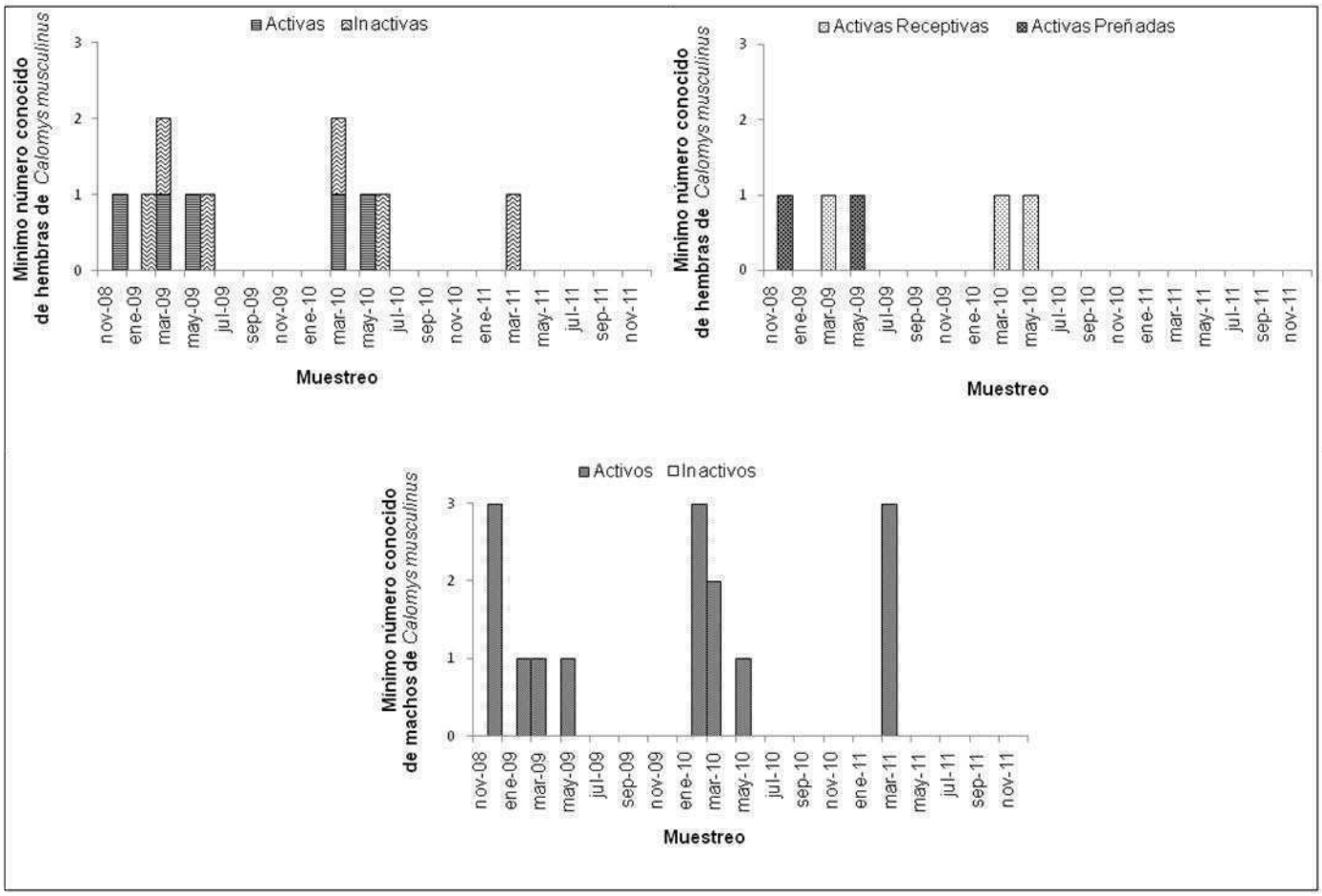

Figura 3-14. Mínimo número conocido de hembras activa e inactivas, dentro de las activas las receptivas y las preñadas, y machos activos e inactivos de C. musculinus por muestreo y por año.

- Calomys laucha.

Fue la segunda especie en cuanto a su abundancia, pero a diferencia de A. azarae, fue capturada en mayor proporción en los campos de cultivo, excepto durante aunque el 2011 donde una gran proporción de las capturas ocurrieron en los bordes de los campos (Figuras 3-15, 3-16 y 3-17). Los valores máximos de IDRg no superaron 0,06 y se produjeron entre noviembre y mayo. La mayor proporción de las capturas correspondientes al ambiente

campo se produjeron cuando este presentaba alta cobertura vegetal (durante la etapa de cultivo maduro o cuando había rastrojos de trigo o maíz).

Las tasas de incremento poblacional de C. laucha fueron positivas a partir de los meses de primavera, hasta Mayo o Junio, dependiendo del año y el sitio. Los mayores valores de incremento se dieron entre los meses de Febrero y Marzo (aproximadamente 0,9), y fueron menores que los máximos registrados para A. azarae (que llegó en un sitio a un valor de 2,8). Sin embargo, los valores promedio de incremento, considerando los 3 sitios, fueron inferiores a 0,3 (Figura 3-18)

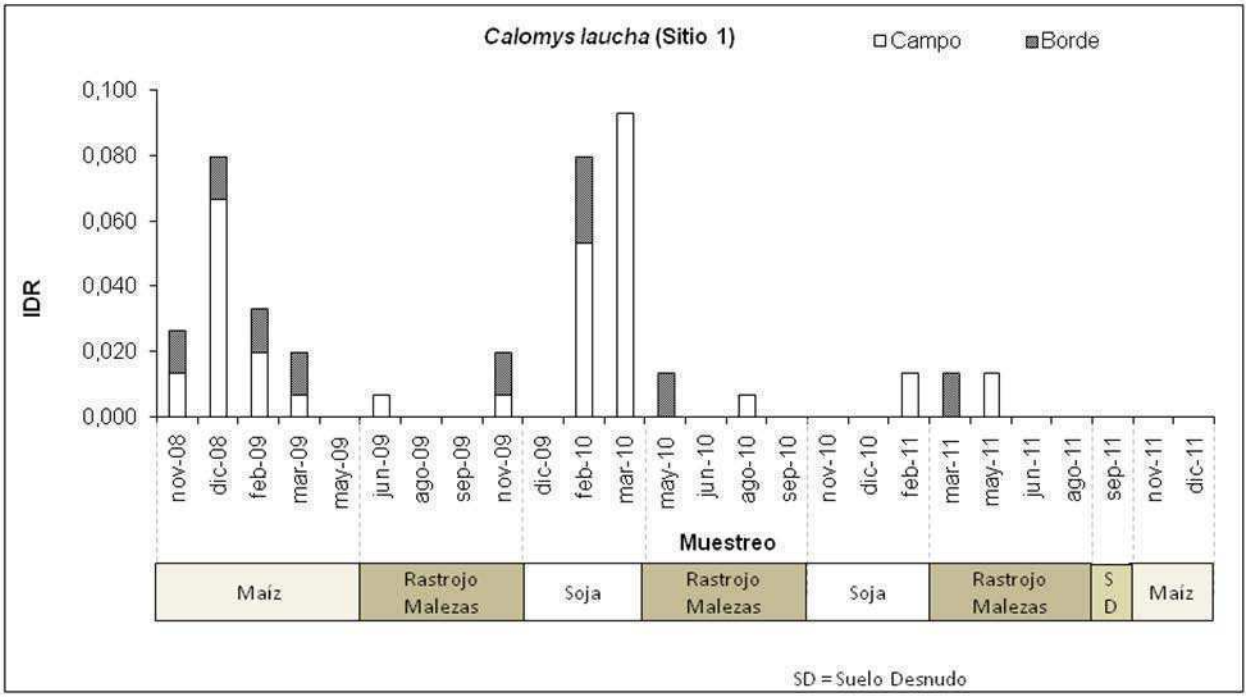

Figura 3-15. Densidad relativa (IDR) de Calomys laucha en el sitio 1. Las zonas grises corresponden a los IDR estimados para el ambiente de borde (IDRb), mientras que las zonas blancas representan los IDR para el ambiente de campo (IDRc). Debajo del eje de las fechas de muestreo se incluyó una barra con el tipo de cultivo presente en cada momento.

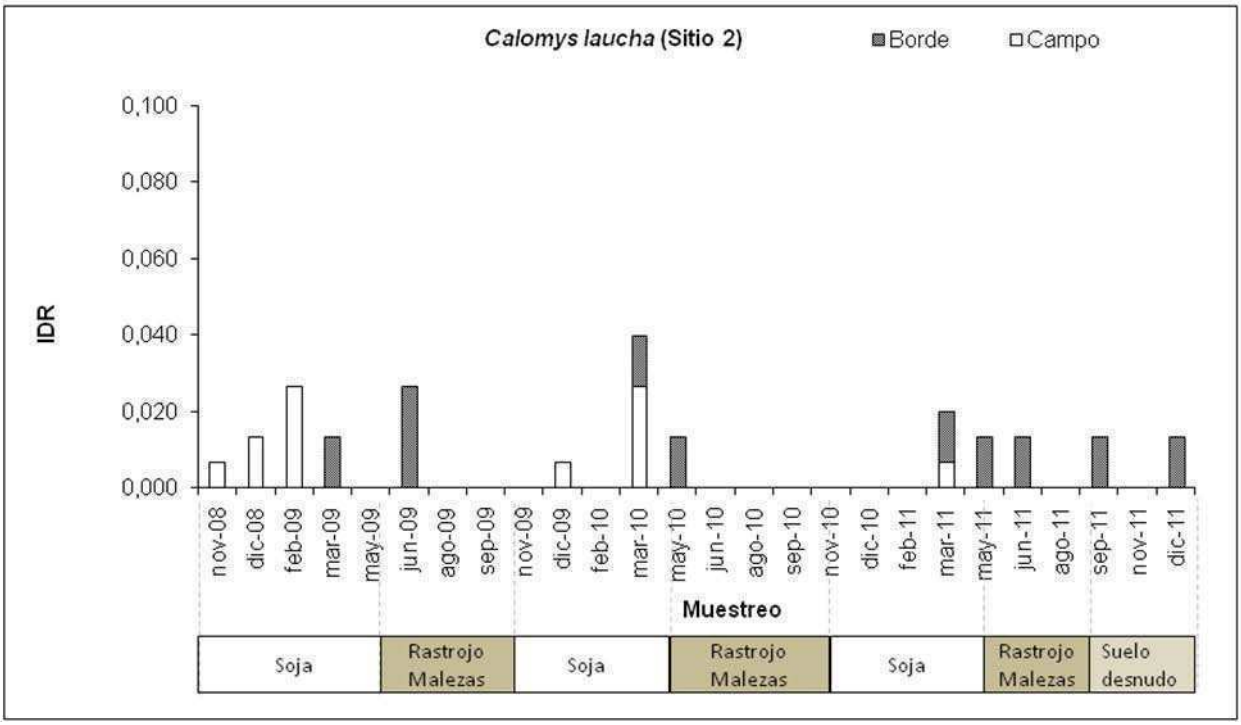

Figura 3-16. Densidad relativa (IDR) de Calomys laucha en el sitio 2. Las zonas grises corresponden a los IDR estimados para el ambiente de borde (IDRb), mientras que las zonas blancas representan los IDR para el ambiente de campo (IDRc). Debajo del eje de las fechas de muestreo se incluyó una barra con el tipo de cultivo presente en cada momento.

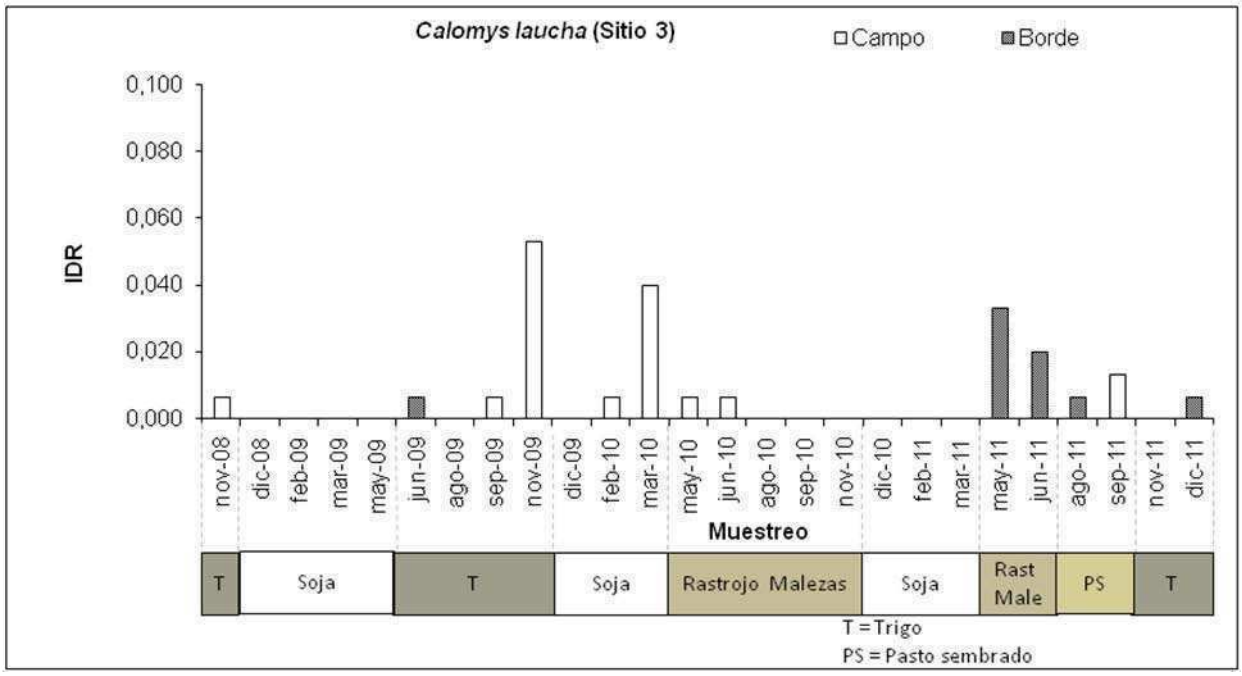

Figura 3-17. Densidad relativa (IDR) de Calomys laucha en el sitio 3. Las zonas grises corresponden a los IDR estimados para el ambiente de borde (IDRb), mientras que las zonas blancas representan los IDR para el ambiente de campo (IDRc). Debajo del eje de las fechas de muestreo se incluyó una barra con el tipo de cultivo presente en cada momento.

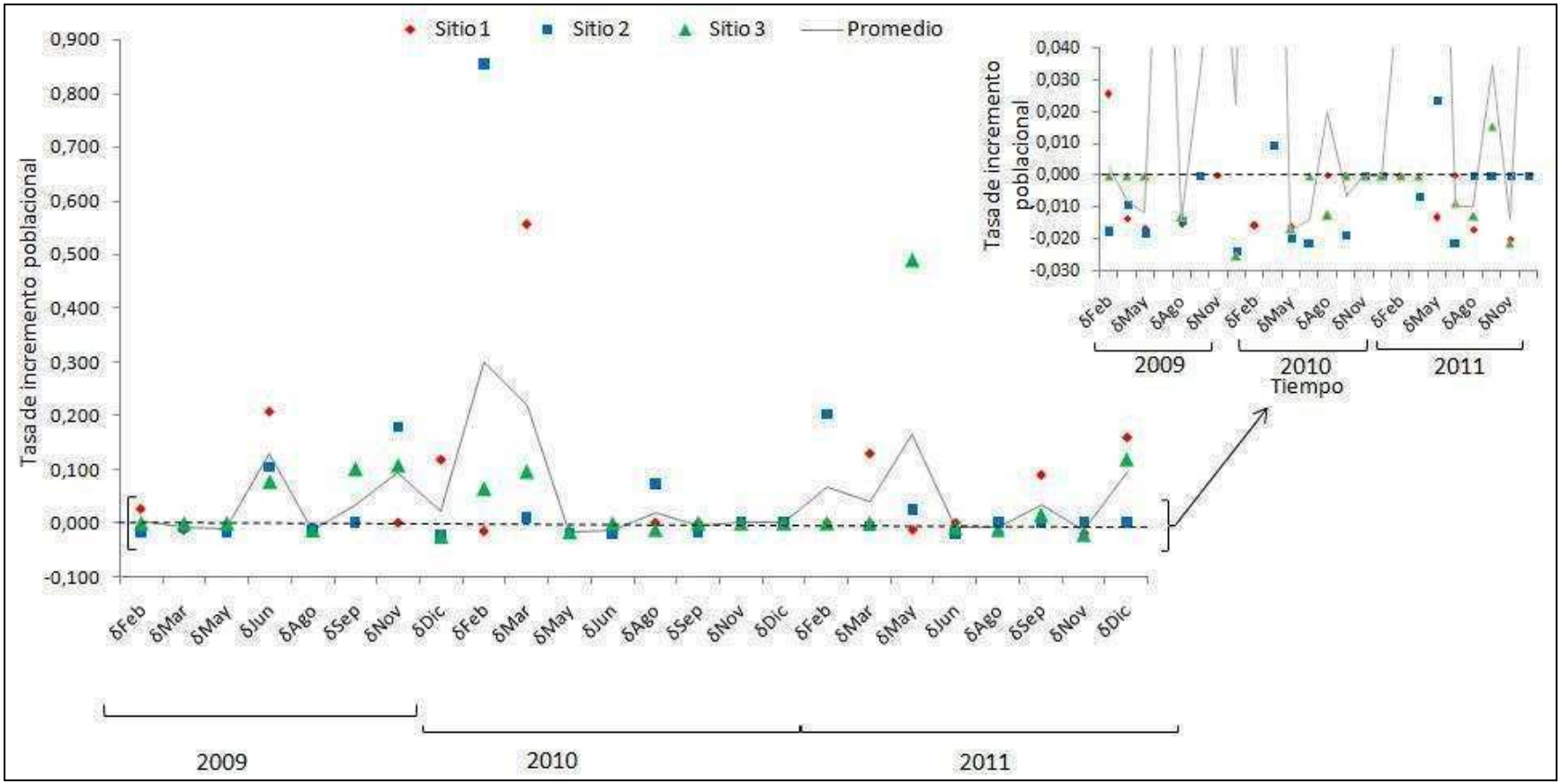

Fig. 3-18. Tasa de incremento poblacional de Calomys laucha a lo largo de periodo de estudio. Los iconos de diferentes colores representan a los diferentes sitios de estudio. La línea continua representa la tasa de incremento promedio entre los tres sitios, mientras que la línea punteada representa la altura del valor nulo de incremento. El gráfico pequeño muestra la variación de la tasa de incremento poblacional de los valores próximos a cero.

Tasa de recaptura y supervivencia. En general, el porcentaje de recapturas dentro de un mismo muestreo fue de 8,3 %. Sólo el 2,8% fue capturado entre muestreos sucesivos y ningún individuo fue capturado en intervalos de dos muestreos.

Permanencia. El máximo intervalo de tiempo entre la primera captura y la última recaptura fue de 45 días.

Reproducción. Las hembras mostraron actividad reproductiva entre noviembre y mayo (Figura 3-19). Se detectaron hembras preñadas en diciembre 2008, noviembre 2009, febrero y marzo 2010, abril y mayo de 2011 y noviembre 2011 (Figura 3-19). Los machos activos fueron capturados entre los meses de septiembre a mayo (Figura 3-19).

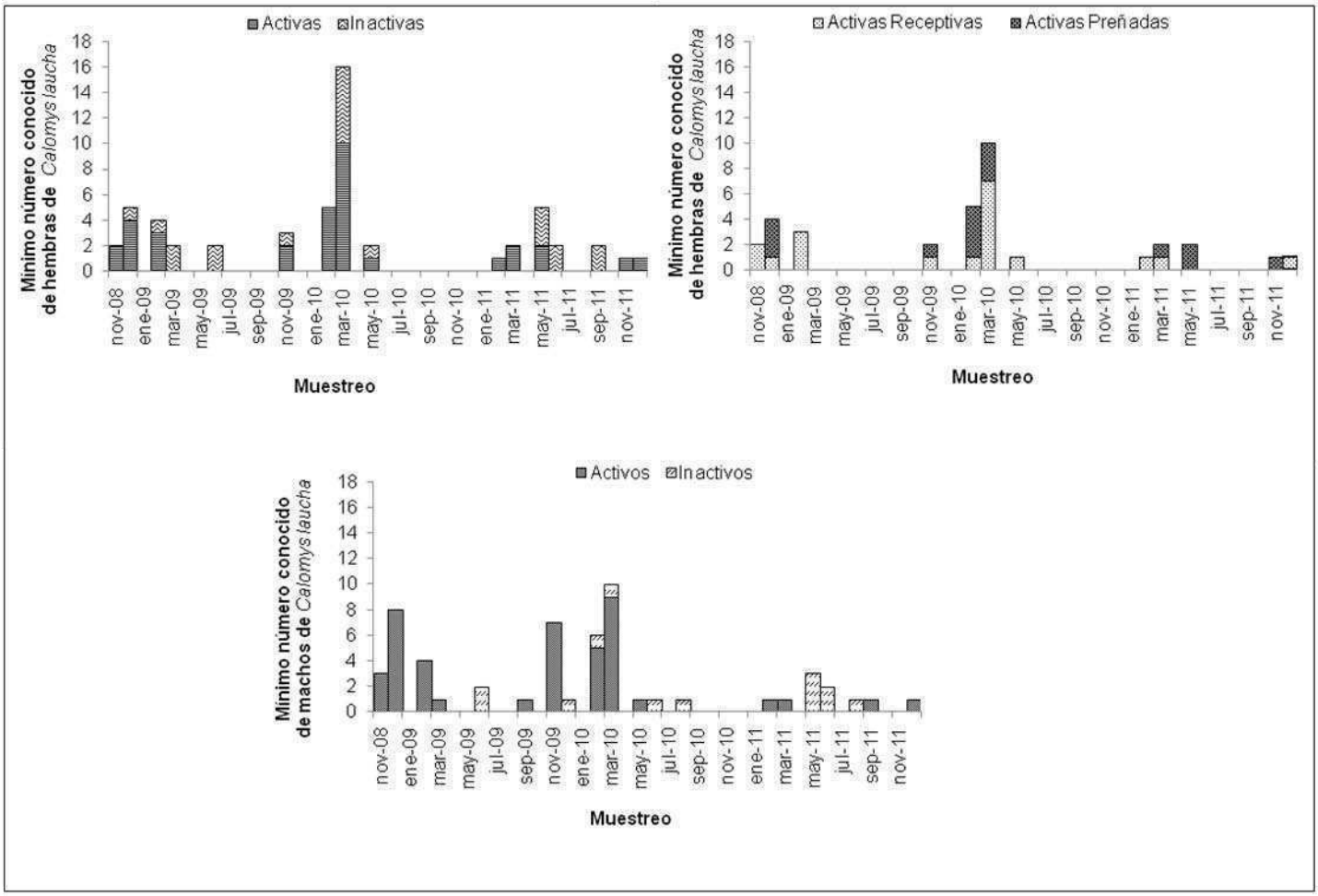

Figura 3-19. Mínimo número conocido de hembras activas e inactivas, dentro de las activas las receptivas y las preñadas, y machos activos e inactivos de C. laucha por muestreo y por año.

Estructura de edades. En relación a la estructura de edades, durante los meses de primavera (noviembre y diciembre) se encontraron principalmente individuos de las clases IV, mientras que durante los meses de verano, otoño y principios del invierno se encontraron individuos de las clases I, II, III y IV.

- Oxymycterus rufus

Fue capturado (registrándose únicamente 7 individuos) sólo ocasionalmente en los bordes de los campos de cultivo (Figuras 3-20, 3-21 y 3-22). Se registró una sola recaptura. En marzo de 2010 se encontraron hembras activas, pero no se detectó ninguna hembra preñada. En cuanto a los machos, las pocas veces que se encontraron (durante marzo y mayo de 2010) estaban sexualmente activos.

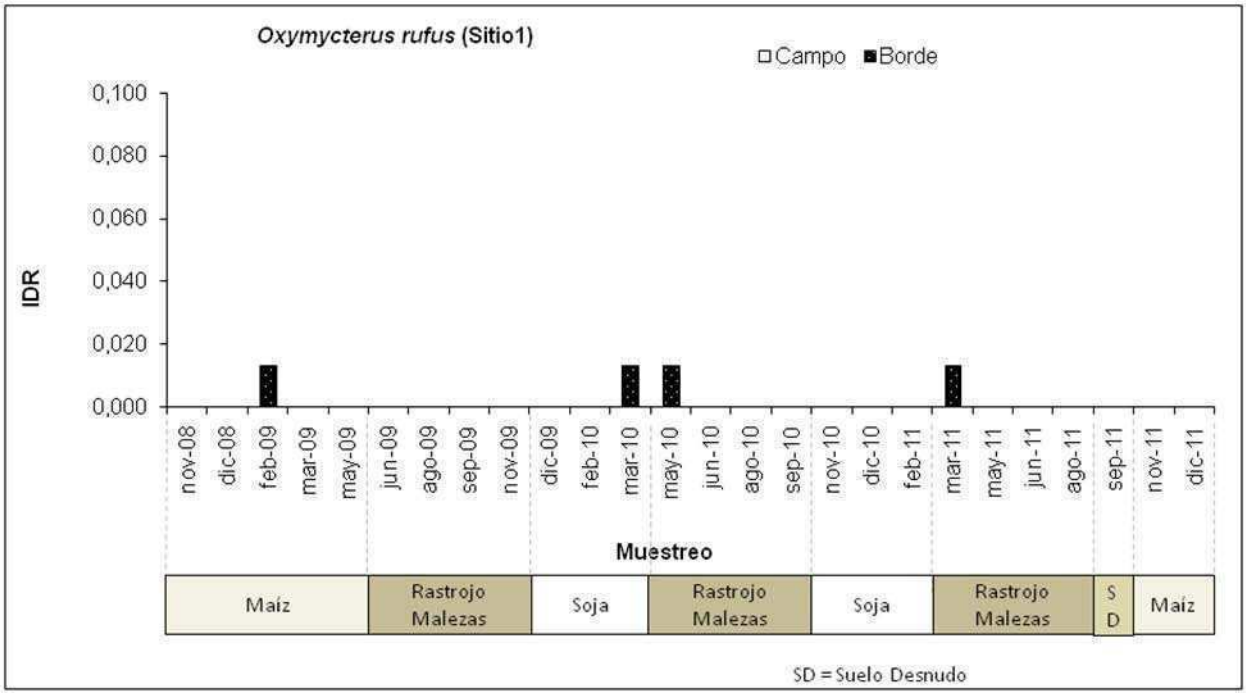

Figura 3-20. Densidad relativa (IDR) de Oxymycterus rufus en el sitio 1. Las zonas oscuras corresponden a los IDR estimados para el ambiente de borde (IDRb), no hubo capturas para el ambiente de campo. Debajo del eje de las fechas de muestreo se incluyó una barra con el tipo de cultivo presente en cada momento.

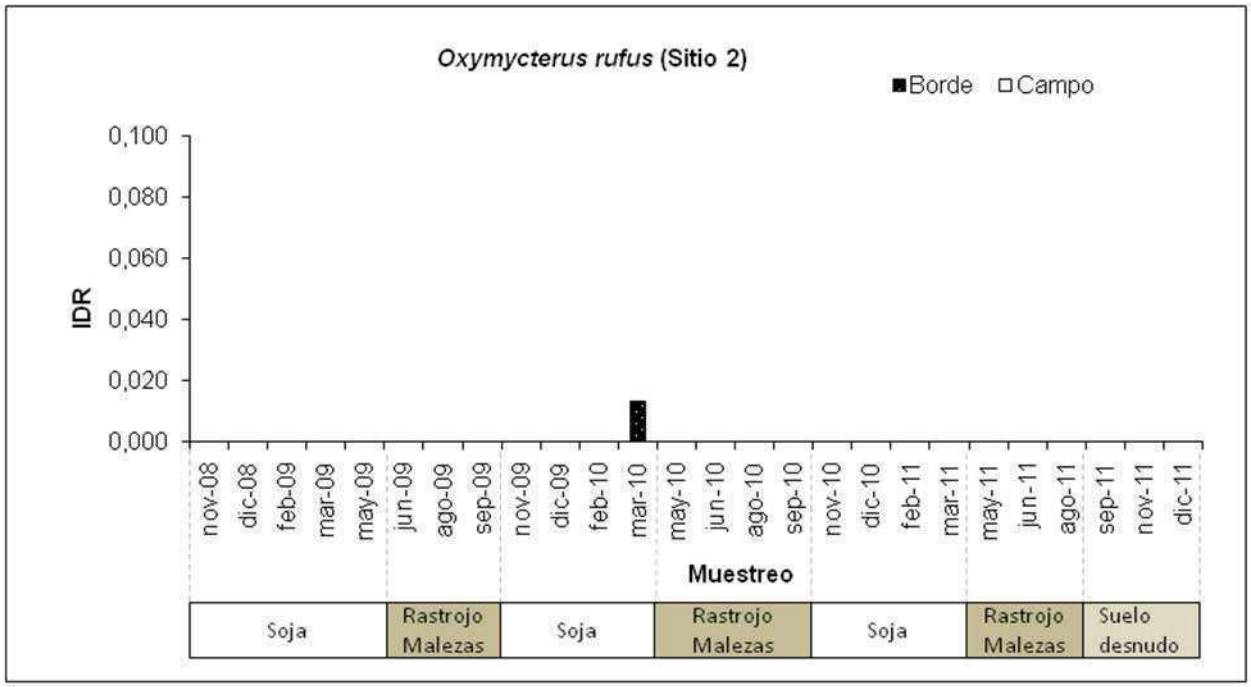

Figura 3-21. Densidad relativa (IDR) de Oxymycterus rufus en el sitio 2 Las zonas oscuras corresponden a los IDR estimados para el ambiente de borde (IDRb), no hubo capturas para el ambiente de campo. Debajo del eje de las fechas de muestreo se incluyó una barra con el tipo de cultivo presente en cada momento.

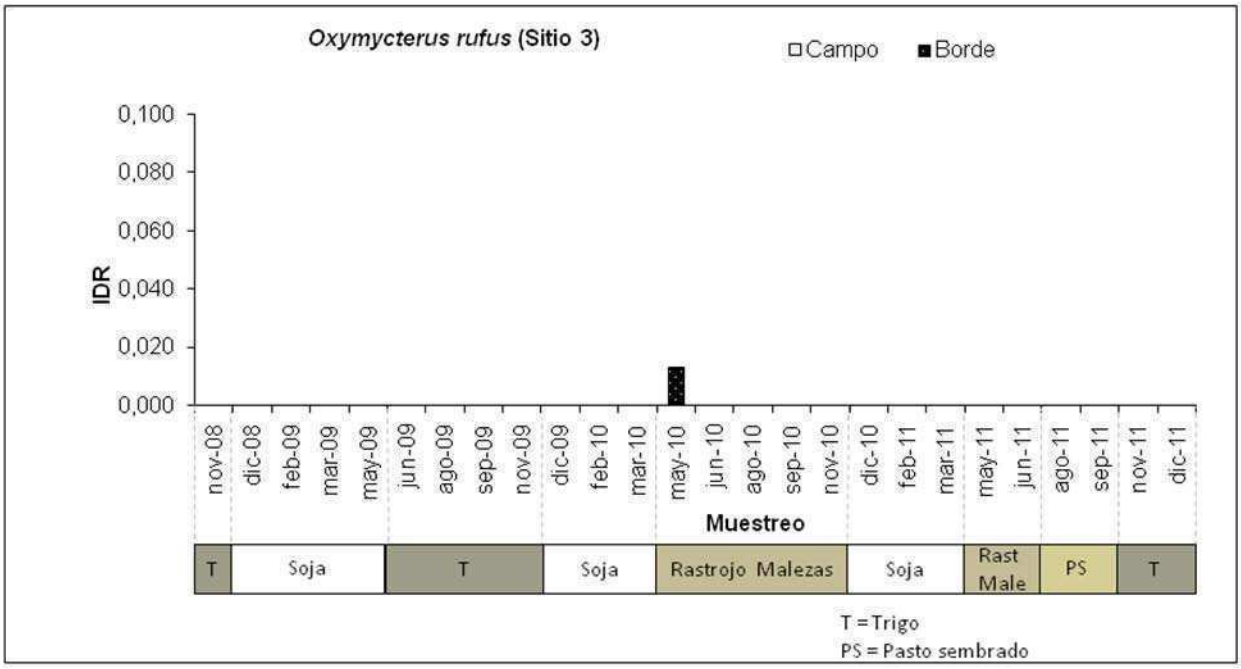

Figura 3-22. Densidad relativa (IDR) de Oxymycterus rufus en el sitio 3 Las zonas oscuras corresponden a los IDR estimados para el ambiente de borde (IDRb), no hubo capturas para el ambiente de campo. Debajo del eje de las fechas de muestreo se incluyó una barra con el tipo de cultivo presente en cada momento.

Más allá de las 5 especies capturadas de forma más o menos frecuente (A. azarae, C. laucha, C. musculinus, O. flavecens y O. rufus) existieron capturas aisladas de otras especies. Debido al tipo de trampa de captura viva utilizada, sólo se capturó un par de ejemplares de la especie Cavia aperea (durante el muestreo de agosto de 2010), a pesar de que son frecuentes en los bordes de los campos de cultivo y eran avistados durante los muestreos. Por otro lado, también se capturaron de forma aislada individuos de las especies comensales Mus musculus (durante mayo de 2010) y Rattus norvegicus (durante junio 2010 y abril 2011).

DISCUSIÓN

Las especies presentes en la comunidad de roedores durante nuestro período de estudio coinciden con lo registrado en estudios anteriores en el área de estudio (Zuleta et al. 1988, Busch y Kravetz 1992, Busch et al. 2000, Busch et al. 2001). Se observó un predominio de A. azarae, especialmente en los bordes de los campos de cultivo, pero las abundancias de C. laucha detectadas durante el presente estudio fueron menores que las informadas con anterioridad. El patrón de variación entre años y estaciones difirió entre las especies consideradas, siendo A. azarae la que mostró un patrón estacional más marcado (se estudiará mediante la confección de modelos en el Capítulo V). Las restantes especies de borde fueron capturadas ocasionalmente, y tal vez por ese motivo no se pudo observar un patrón estacional marcado.

Para A. azarae, las diferencias en abundancia y en los valores de la tasa de incremento poblacional entre años podrían relacionarse con variaciones en temperaturas y precipitaciones. Por un lado, las diferencias en las temperaturas y precipitaciones ocurridas al final del otoño y principios de invierno influirían sobre el final de la actividad

reproductiva y sobre la supervivencia (Tabla 2-2, Figura 2-1). En el año 2009 la actividad reproductiva se interrumpió en mayo, mientras que en el 2010 se prolongó hasta agosto y en el 2011 hasta junio. Las condiciones meteorológicas en otoño- invierno de 2009 habrían sido más desfavorables, con más lluvias y menores temperaturas mínimas (3,2º C en junio 2009) que en los períodos 2010 y 2011 (temperaturas mínimas de junio 7,68 y 8,2º C, respectivamente). La combinación de bajas temperaturas y muchas lluvias ha sido citada como una de las causas de mortalidad de roedores durante el invierno, y la interrupción de la reproducción ha sido asociada a las bajas temperaturas que incrementan los costos de termorregulación (Crespo 1966, Kravetz 1978a, Fraschina 2011). Aunque esta especie ha sido citada como buena termorreguladora y que utiliza mecanismos comportamentales para evitar los extremos de temperatura (Busch 2010), no podría soportar largos periodos de bajas temperaturas en condiciones de escasez de alimento (Antinuchi y Busch 2000). Por otro lado, las precipitaciones durante el período primavera-verano podrían haber influido sobre la abundancia en el momento del pico poblacional, entre octubre y marzo de 2008-2009 las precipitaciones fueron escasas en comparación con la de los años 2009- 2010 y 2010- 2011; los cuales fueron un 30 y un 6% superiores, respectivamente. Al revés que el efecto de la precipitación en la temporada invernal, un análisis de series de tiempo a lo largo de 24 años mostró que la abundancia de esta especie en el área de estudio está relacionada positivamente con la cantidad de precipitación caída durante la primavera y el verano, posiblemente relacionado con la cobertura verde y la disponibilidad de alimento (Fraschina 2011).

C. laucha, en cambio, mostró una menor duración del período reproductivo (en ningún caso se extendió más allá de mayo), lo cual podría afectar los valores máximos de abundancia, ya que disminuye el período durante el cual la población posee un crecimiento

positivo. Los períodos de incremento poblacional de esta especie, a diferencia de A. azarae, parecen estar determinados por la etapa de cosecha del cultivo, momento en que ocurre alta mortalidad y tal vez también afecta la reproducción. C. laucha es más abundante en los campos de cultivo que en los bordes (Busch et al. 2001) donde construye nidos superficiales (Hodara y Busch 2010).

Akodon azarae no sólo fue la especie más abundante, sino que fue la que mostró mayor supervivencia y tiempo de permanencia. Probablemente esto se deba a que ocupa los bordes (ambientes menos afectados por las labores agrícolas, donde la cobertura vegetal se mantiene relativamente alta a lo largo del año), lo cual puede generar condiciones más favorables de temperatura y humedad y mayor disponibilidad de recursos. Por otro lado, su dominancia interespecífica le permitiría ocupar los microhábitats más favorables, por lo cual sufriría en menor grado las perturbaciones del ambiente (Busch y Kravetz 1992, Busch et al. 2005). Estos resultados coinciden con lo observado en un estudio acerca de las variaciones de abundancia en los últimos 24 años (Fraschina 2011), donde se observó que los Calomys sufrieron una disminución en sus números a lo largo del tiempo, mientras que A. azarae no mostró variaciones. La disminución de los Calomys se observó principalmente en el período de otoño-invierno, cuando los campos están en rastrojo. De acuerdo a las labores tradicionales, especialmente cuando se cultivaba maíz, las máximas densidades de roedores se daban en los rastrojos cubiertos de malezas en los meses de mayo y junio, habiendo una recuperación de las poblaciones luego de la cosecha. Actualmente, la cosecha de soja se produce en mayo, y la abundancia de roedores en los rastrojos es baja. Esto se debería a que, por un lado, la aplicación de herbicidas impide el desarrollo de malezas, lo cual afecta a las poblaciones de roedores (Busch et al. 2001, Hodara y Busch 2006) y por otro, la cosecha más tardía de la soja respecto a maíz no permitiría una recuperación de las

poblaciones por reproducción (Courtalon 2003). Este efecto de los cultivos se evidencia en las mayores abundancias de C. laucha observadas en el sitio 1, que incluyó rotaciones con maíz, respecto a los sitios 2 y 3, donde el cultivo estival fue soja.

Como síntesis de este capítulo, considerando las dos especies más abundantes, A. azarae y C. laucha, podemos concluir que ambas especies mostrarían una dinámica distinta determinada en gran parte por su uso del hábitat y dominancia interespecífica, la primera estaría más influida por la fluctuación de variables naturales del ambiente, mientras que la segunda, C. laucha, estaría principalmente afectada por el manejo de los campos. De acuerdo a trabajos previos A. azarae y C. laucha utilizan diferencialmente los dos principales hábitats presentes en los agroecosistemas: los campos de cultivos y sus bordes, la primera es competitivamente dominante y muestra una fuerte selección por los bordes, ambientes menos perturbados y que mantienen buena cobertura vegetal a lo largo del año (Busch y Kravetz 1992, Busch et al. 2005). C. laucha no mostraría selección entre campos y bordes en ausencia de A. azarae, quien la segregaría competitivamente incrementando el uso de los campos (Busch et al. 1997 , Busch et al. 2001, Busch et al. 2005). En cuanto a los efectos relativos de la reproducción y la supervivencia sobre los números poblacionales (si bien este último parámetro es difícil de evaluar), en A. azarae probablemente influyan la reproducción y la supervivencia en proporciones más similares que para C. laucha, quien sería más afectada por la mortalidad directa experimentada por los trabajos agrícolas.

CAPÍTULO IV

ESTUDIO DE LOS HÁBITOS ALIMENTARIOS DE LOS PRINCIPALES DEPREDADORES DE ROEDORES

INTRODUCCIÓN

La depredación es uno de los factores que determinan la dinámica poblacional de los roedores, y de hecho la interacción depredador-presa ha sido considerada como una de las principales causas de las dinámicas cíclicas observadas en muchas especies de roedores (Hanski et al. 1991, Dickman 1992, Hanski et al. 2001, Blackwell et al. 2003, Gilg et al. 2003). Sin embargo, el efecto que pueden tener los depredadores sobre sus presas dependen de si son generalistas o especialistas y si son residentes o nómades. Anderson y Erlinge (1977) hicieron una distinción entre tres tipos de depredadores carnívoros: especialistas residentes, especialistas nómadas y generalistas. Mientras que la interacción entre especialistas residentes y sus presas puede llevar a oscilaciones de abundancia, los generalistas pueden actuar disminuyendo las oscilaciones de una presa, en particular al aumentar la intensidad de la depredación cuando ésta es abundante, y disminuyendo su efecto cuando la presa está en bajas densidades (respuesta funcional de tipo III). Los especialistas nómades representan una categoría particular que depredan sobre pequeños vertebrados e incluso, en algunos casos, sobre invertebrados. Estos incluyen lechuzas, búhos y aves rapaces diurnas más o menos especializadas en seguir a las poblaciones de sus presas a través de grandes extensiones, trasladándose en primavera a sitios donde hay mayor abundancia de presas (Korpimaki y Norrdahl 1989a, 1989b, 1991a, 1991b). Ejemplos de interacción depredador carnívoro especialista (residente)-presa pueden encontrarse en los estudios de Henttonen y colaboradores (1987) y Henttonen (1987) en el

norte de Fennoscandia, en los cuales las poblaciones de pequeños roedores de la zona (especialmente roedores del género Microtus) y sus depredadores mustélidos (Mustela nivalis) describen ciclos acoplados a través del tiempo. Por otro lado, en los trabajos de Erlinge (1987) y Erlinge y colaboradores (1983) se puede apreciar que distintos tipos de depredadores carnívoros generalistas (tanto aves como mamíferos) y especialistas nómades (especialmente búhos de la especie Asio otus y halcones de la especie Falco tinnunculus) tienden a estabilizar y, hasta a veces prevenir, los ciclos multianuales de estas mismas especies de pequeños roedores. La magnitud del efecto de los depredadores sobre sus presas depende tanto de sus respuestas numéricas como funcionales ante las densidades de las presas, pero en general los depredadores carnívoros remueven el "excedente" de los individuos presa, y dichas pérdidas son compensadas por el incremento de la reproducción (Korpimaki y Krebs 1996). Distintos experimentos de exclusión de depredadores mostraron que no son los únicos determinantes de los ciclos de las presas, aunque pueden prolongar o aumentar la fase de decrecimiento poblacional (Pearson 1966, 1971, Krebs et al. 1995).

Los hábitos alimentarios de los depredadores están influidos por la abundancia de presas y sus variaciones geográficas y estacionales, el tamaño y la accesibilidad, además de otros factores del ambiente (Malo et al. 2004, Lozano et al. 2006, Canepuccia et al. 2007, Hawkins y Racey 2008). La composición de la dieta y sus variaciones son dos de los aspectos más estudiados de la ecología de los depredadores carnívoros, sin embargo hay pocos estudios sobre el comportamiento alimentario y la composición de la dieta de mamíferos carnívoros en sistemas agrícolas y urbanos (George 1974, Moruzzi et al. 2002, Gehring y Swihart 2003, Woods et al. 2003, Biró et al. 2005, Eagan et al. 2011). En la Argentina se han estudiado la dieta y el efecto potencial sobre sus presas de depredadores aéreos en sistemas agrícolas (Bellocq 1987, 1988, Bellocq y Kravetz 1990, Bellocq 1998),

pero la mayoría de los estudios sobre depredadores mamíferos se han llevado a cabo en áreas protegidas, donde se conserva la vegetación natural y existe escasa intervención humana, o en sistemas agrícolas asociados o cercanos a éstos (Novaro et al. 2000, Malo et al. 2004, Manfredi et al. 2004, Lozano et al. 2006, Pereira et al. 2006, Canepuccia et al. 2007, Bisceglia et al. 2008, Farias y Kittlein 2008, Bisceglia et al. 2011).

En la región pampeana, como hemos dicho en el Capítulo 2, ha habido una disminución de los depredadores medianos, y actualmente entre los consumidores de roedores, los más frecuentes son el gato montés (Leopardus geoffroyi), el zorro gris pampeano (Lycalopex gymnocercus), la lechuza de campanario (Tyto alba) y la lechucita de las vizcacheras (Athene cunicularia). Estos depredadores pueden ser considerados residentes teniendo en cuenta las áreas de acción estimadas en la bibliografía (para L. geoffroyi: Pereira et al. 2006, para L. gymnocercus: Lucherini y Luengos Vidal 2008, para T. alba: Klok y Roos 2007, para A. cunicularia: Korfanta et al. 2005).

El gato montés (Leopardus geoffroyi) es un pequeño felino solitario, principalmente nocturno, distribuido en Sudamérica desde el sur de Bolivia y la cuenca del Paraná en el sur de Brasil hasta la Patagonia (Canepuccia et al. 2007). Esta especie mostró un descenso de la abundancia poblacional debido a los frecuentes eventos de caza a los que está sometida y a la destrucción de su hábitat producto de la influencia del hombre (Sousa y Bager 2008). La piel de este felino fue explotada comercialmente desde 1960 produciéndose, entre 1967 y 1979, la exportación de alrededor de 350.000 pieles desde la Argentina (Nowell y Jackson 1996). Sin embargo, debido al poco conocimiento acerca de sus requerimientos ecológicos no es posible evaluar cuáles son los factores que determinan su declinación (Nowell y Jackson 1996). L. geoffroyi es considerado un generalista por su utilización de distintos tipos de hábitats, ocupando bosques abiertos, arbustales, sabanas, marismas (Farias y

Kittlein 2008) y pastizales altos (Manfredi et al. 2006). Ha sido descripto, también, como un depredador carnívoro oportunista, orientado hacia el consumo de mamíferos con especial énfasis en roedores (Novaro et al. 2000, Manfredi et al. 2004, Bisceglia et al. 2008, Farias y Kittlein 2008, Sousa y Bager 2008). En algunas ocasiones se ha observado que puede depredar sobre presas de mediano tamaño como la liebre europea (Sousa y Bager 2008). El gato montés generalmente depone sus heces en letrinas ubicadas en lugares conspicuos como rocas, montículos de pastos o árboles (Manfredi et al. 2006, Soler et al. 2009). En pastizales de la provincia de Buenos Aires tanto Manfredi y co-autores (2006) como Soler y co-autores (2009) encontraron que estas letrinas (algunas de gran tamaño) eran mantenidas a lo largo del tiempo en forma sostenida.

El zorro gris pampeano (Lycalopex gymnocercus) es una especie de canino silvestre distribuido desde las sabanas xéricas de Bolivia y el Chaco Paraguayo hasta los pastizales húmedos del este de Argentina, Uruguay y Sur de Brasil (Farias y Kittlein 2008). Esta especie fue descripta, según su tipo de alimentación, como un consumidor de naturaleza omnívora y de carácter oportunista que consume en mayor medida frutos (Schalk y Morales 2012), aunque también fueron documentados como consumidores de artrópodos, mamíferos, aves, reptiles y anuros (Lucherini y Luengos Vidal 2008, Varela et al. 2008, Schalk y Morales 2012). En sistemas agrícolas se ha observado que los cambios en el uso de la tierra han incrementado la variabilidad espacial de la dieta de varias especies de cánidos silvestres; la introducción de nuevas especies presas y de residuos y carcasas de animales de cría han generado un importante subsidio de comida para estas especies en estos sistemas modificados (Brillhart y Kaufman 1995, Novaro et al. 2000, Pia et al. 2003, García y Kittlein 2005, Farias y Kittlein 2008). Las heces de L. gymnocercus suelen

encontrarse principalmente en pastizales y al costado de los senderos surgidos por el tránsito de animales o bien por el hombre (García y Kittlein 2005).

La lechuza de campanario (Tyto alba) es un depredador aéreo altamente frecuente en áreas de cultivo, posee una amplia distribución en la Argentina ocupando incluso zonas próximas a núcleos urbanos (Bellocq 1998). Los estudios sobre sus hábitos alimentarios la clasifican como un depredador carnívoro oportunista, que caza principalmente mamíferos pequeños, y particularmente roedores de los campos de cultivo (Bellocq 1998, Love et al. 2000). T. alba ejerce una depredación diferencial sobre los roedores según su vulnerabilidad o disponibilidad (Bellocq 1998, Love et al. 2000). Debido a que ingiere las presas enteras y le es imposible digerir materiales como huesos, pelos y piel (en el caso de consumir vertebrados) o los exoesqueletos de quitina de los artrópodos, regurgita dichos materiales en forma de bolos. Estos últimos suelen encontrarse, principalmente, en los posaderos, que utilizan para resguardarse, ubicados sobre estructuras edilicias tanto en zonas agrícolas como urbanizadas.

La lechucita de las vizcacheras (Athene cunicularia) es una de las especies de Strigiformes más abundante en los ecosistemas agrarios de la pampa argentina (Bellocq 1987). Esta especie posee una amplia distribución geográfica encontrándola desde Canadá hasta Tierra del Fuego (Vieira y Teixeira 2008). Suele habitar en cuevas, abandonadas por otros animales o hechas por ellas mismas, ubicadas en los suelos de los campos de pastoreo y de cultivo y en los bordes de los campos y caminos (Bellocq 1987, Vieira y Teixeira 2008). A. cunicularia posee una dieta generalista compuesta principalmente por artrópodos y vertebrados pequeños (Bellocq y Kravetz 1983, Bellocq 1987, 1988, Vieira y Teixeira 2008). Al igual que T. alba esta especie regurgita los materiales no digeribles en forma de bolos, los cuales suelen encontrarse en los alrededores de las cuevas que habitan, bajo

postes o árboles que les sirven de posaderos.

De acuerdo a antecedentes previos, estos cuatro depredadores pueden considerarse residentes. T. alba sería el que muestra mayor especialización en roedores, seguido en segundo lugar por L. geoffroyi, teniendo por último a L. gymnocercus y a A. cunicularia como los de dieta más generalista.

Si bien Bellocq y colaboradores (Bellocq 1987, 1988, Bellocq y Kravetz 1990, Bellocq 1998) estudiaron la dieta de T. alba y A. cunicularia y su relación con la disponibilidad de distintas especies de roedores, hasta el momento no se ha utilizado este tipo de información para modelar las variaciones de abundancia de los roedores, y, por otro lado no hay en el área de estudio una descripción de la dieta de L. geoffroyi ni de L. gymnocercus. Por lo tanto, el objetivo general de este capítulo es describir la composición y las variaciones estacionales de la dieta de Leopardus geofrroyi, Athene cunicularia, Tyto alba y Lycalopex gymnocercus en un área agrícola en el partido de Exaltación de la Cruz como primer paso para evaluar el impacto potencial de estos depredadores sobre las especies de roedores de la zona estudiada. Los objetivos específicos son:

- Describir la dieta del gato montés (L. geoffroyi), la lechucita de las vizcacheras (Athene cunicularia), la lechuza de campanario (Tyto alba) y el zorro gris pampeano (L. gymnocercus).
- Describir los cambios estacionales en sus dietas.
- Evaluar el potencial efecto de estos depredadores sobre las poblaciones de roedores del área estudiada.

MATERIALES Y MÉTODOS

- Campañas de muestreo

Las campañas de búsqueda de heces de gato montés (L. geoffroyi) y zorro pampeano (L. gymnocercus) fueron llevadas a cabo cada 45 días desde Noviembre de 2008 hasta Diciembre de 2011. Se recorrió un área de 126,73 km^2, las heces y letrinas de L. geoffroyi se buscaron principalmente dentro de montes, ubicados en forma aislada en medio de la matriz agrícola, ya que en muestreos preliminares se pudo comprobar que se encontraban pocas muestras en los ambientes de campo y sus bordes. Se revisaron 32 montes con áreas que variaron entre los 3689,6 m^2 a 5054,6 m^2. Cada monte fue revisado en forma exhaustiva. El esfuerzo de muestreo realizado en cada período fue de 6 días/ hombre. Se registraron las características de los montes y de las zonas que los rodeaban, especies de árboles presentes, edad promedio de los árboles, altura de las horquetas, tipo de uso del campo vecino. Se encontraron signos de la presencia del gato montés en montes con árboles de mediano a gran tamaño, como el Ombú (Phytolacca dioica) y el Eucaliptus (Eucalyptus tereticornis). Estos árboles tenían las horquetas a una altura de uno o dos metros y, en general, estaban cortados o quebrados formando superficies adicionales que eran usadas por L. geoffroyi. Otros lugares en los que también se encontraron heces fueron casas abandonadas y vías de ferrocarril. Por lo general los montes con árboles jóvenes no presentaron letrinas del gato montés.

Las heces de L. gymnocercus se encontraron principalmente en los bordes de los caminos de acceso a los montes, en los bordes de los campos de cultivo y en el suelo sobre matas de vegetación o debajo de pequeños arbustos en los montes ubicados en forma aislada en la matriz de cultivos. Otros lugares donde se encontraron heces de esta especie, aunque en menor medida, fueron a lo largo de terraplenes de ferrocarriles.

Las muestras encontradas fueron determinadas como heces de gato montés o zorro gris pampeano por su forma y tamaño. Esta forma de determinar las muestras se basa en que no hay otros animales silvestres de similares características con heces de un tamaño y aspecto similar a las de estas especies en el norte de la provincia de Buenos Aires. Aunque los gatos domésticos asilvestrados están presentes en el área de estudio, sus heces son claramente diferenciables de las del gato montés ya que suelen estar enterradas o semi-enterradas (Lozano y Urra 2007), mientras que las del gato montés están ubicadas sobre el suelo o sobre árboles en lugares conspicuos (Manfredi et al. 2006, Soler et al. 2009).

Paralelamente a la recolección de heces se ubicaron cuevas y postes que funcionaran como posaderos de A. cunicularia a lo largo de caminos y bordes del área estudiada (126,73 km^2). También se hizo una búsqueda de cuevas en los campos que no presentaban cultivos, o cuando estos estaban recién brotando. Estos momentos correspondieron a los momentos de rastrojos o campos arados, principalmente fines de otoño, invierno y principios de primavera. Se trazaron transectas de 250 metros en las cuales se revisó todas las cuevas encontradas y se recolectaron los bolos de regurgitación presentes, por lo general, en los alrededores inmediatos de las mismas. Además, a lo largo de las transectas ubicadas en los bordes se recolectaron todos los bolos que estuvieran en la base de los postes de los alambrados.

En el caso de T. alba se buscó, por un lado, en los mismos montes que estaban siendo revisados para el gato montés. En estos se recolectaron todos los bolos que se encontraban, por lo general, en el suelo por debajo de las ramas utilizadas como posaderos. Por otro lado, se recolectó en lugares como tanques de agua y altillos de casas utilizados por esta especie como refugio. La recolección de los bolos de esta especie fue dificultada porque numerosas lechuzas fueron matadas o ahuyentadas por la gente que habitaba cerca de sus nidos y

posaderos.

La identificación de los bolos de ambas especies de estrigiformes se realizó mediante la comparación del tamaño y forma de los mismos. Los bolos de T. alba son más voluminosos, mientras que los de A. cunicularia son más pequeños.

La composición de la dieta de los cuatro depredadores estudiados fue determinada a través de los restos óseos, plumas y restos de insectos o frutos presentes en las heces. Los ítem-presa fueron clasificados como: Mamíferos (diferenciando roedores, marsupiales y lagomorfos), Aves, Reptiles, Insectos, Frutos e Ítems no identificados (diferenciando entre Vertebrados no identificados y Restos no identificados). Los mamíferos fueron identificados a nivel de género o especie, cuando fue posible. Los restos de roedores fueron asignados a nivel de género en los casos de Calomys spp. y Rattus spp. (ya que los restos de C. laucha y C. musculinus por un lado y R. rattus y R. norvegicus por el otro, no se pudieron diferenciar) o a nivel de especie en los casos de A. azarae, O. flavecens, H. brasiliensis y C. aperea. Por otro lado, algunos restos sólo pudieron ser identificados como roedores, por lo cual fueron asignados a la categoría "Roedores no identificados". Los restos correspondientes a aves fueron únicamente diferenciados entre paseriformes y rapaces, mientras que los restos de insectos y frutos no fueron diferenciados a ningún nivel y sólo se tomó datos de presencia o ausencia de los mismos. Las identificaciones se realizaron en colaboración con el Lic. Pablo Teta, especialista en sistemática de mamíferos, y con el Dr. Emiliano Muschetto, con experiencia en el análisis de restos provenientes de egagrópilas.

- Análisis de los datos

La contribución de los diferentes ítems-presa a la dieta (porcentaje de ocurrencia -

PO) fue estimada como el número de individuos de cada categoría sobre el número total de individuos de todas las categorías encontradas en las heces o bolos x 100. La única excepción fueron los insectos y los frutos, para los cuales sólo se determinó si estaban presentes o ausentes. El número de presas individuales encontradas en las heces o bolos fue determinado a través del número de mandíbulas y dientes en el caso de los mamíferos, picos y huesos para las aves, escamas y huesos para los reptiles. Se estimó el PO en las heces o bolos recolectados a lo largo de todo el período de estudio, y diferenciando entre estaciones (agrupando los datos de los dos muestreos realizados en cada estación).

Las variaciones en la composición de la dieta entre estaciones (primavera, verano, otoño e invierno) y en cuanto a los tipos de presa consumidos (Roedores, Lagomorfos, Aves y Otros) se analizaron sólo para L. geoffroyi, ya que tanto A. cunicularia como T. alba sólo consumieron roedores e insectos y L. gymnocercus consumió en mayor medida frutos, aunque también se encontraron cartílagos que no pudieron ser identificados. Esta comparación se realizó mediante un análisis log-lineal utilizando la versión 2.15.1 del R (R Development Core Team 2012).

Para evaluar la variación estacional del consumo de roedores (A. azarae, Calomys spp, O. flavecens, C. aperea y Rattus spp.) por parte de L. geoffroyi, T. alba y A. cunicularia se llevó a cabo una prueba log-lineal utilizando el programa R en su versión 2.15.1 (R Development Core Team 2012).

Para estimar el grado de especialización de la dieta de cada depredador, se calculó la amplitud de nicho trófico utilizando el índice “B” de Levins estandarizado según Cowell y Futuyama “Bsta” (Sousa y Bager 2008). Este índice puede variar entre 0 (cuando solo un ítem-presa es consumido – dieta especialista) y 1 (cuando todos los ítems-presa son equitativamente consumidos – dieta generalista).

Debido a la gran diferencia de tamaño presentada por las presas de los tres depredadores, y con el fin de evaluar la contribución realizada para satisfacer sus necesidades alimenticias, se estimó la biomasa potencialmente ingerida para cada tipo de presa:

$$BPI = [(PO_i \times w_i) / \sum(PO_i \times w_i)] \times 100$$

donde BPI es el porcentaje de biomasa potencialmente ingerida del ítem-presa i por el depredador, PO es el porcentaje de ocurrencia del ítem-presa i en la dieta y w es el peso promedio del ítem-presa i. El peso promedio de las diferentes especies presa fue obtenido a partir de la literatura (Mills et al. 1991, Busch y Kravetz 1992, Bilenca y Kravetz 1995, Miño et al. 2001, Gómez Villafañe et al. 2004 , Busch y Hodara 2006, Fraschina 2011, Palacios et al. 2012).

RESULTADOS

- Gato montés (Leopardus geoffroyi)

Fueron analizadas un total de 494 heces y se identificaron 695 ítems-presa. La mayoría de las heces fueron encontradas dentro de los montes sobre los árboles, especialmente en sus horquetas, mientras que la menor proporción fue encontrada a lo largo de vías de tren y caminos.

La dieta estuvo compuesta por un 81,58% de mamíferos. Únicamente un 10,50% de los ítems-presa fueron asignados a la categoría “Ítems no identificados”, la mayor parte en otoño e invierno (Tabla 4-1). Las aves ocuparon el segundo lugar en cuanto a representación porcentual en la dieta (Tabla 4-1). Dentro de los mamíferos, los roedores fueron el ítem-presa más abundante (representando un 79,57% del total) mientras que el marsupial D. albiventris y el lagomorfo L. europaeus sólo alcanzaron una representación

del 0,29% y 1,73% en la dieta, respectivamente. D. albiventris fue únicamente encontrada durante el verano, mientras que L. europaeus fue depredada desde la primavera hasta el otoño (Tabla 4-1). Los reptiles fueron encontrados solamente en primavera representando un 0,29% del total de la dieta, mientras que se registró presencia de insectos en la dieta en todas las estaciones (Tabla 4-1). En relación a los roedores, Calomys spp mostró el mayor porcentaje de representación en la dieta alcanzando el 29,21% del total de los ítems consumidos. La composición de la dieta varió significativamente entre estaciones del año, considerando tanto a las categorías de presa consumidas, como en función de las especies de roedores consumidas (para categorías de presa: Dev = 22,79; n = 16; df = 9; $p < 0,01$; Tabla 4.2 – para roedores: Dev = 58,41; n = 20; df = 12; $p < 0,01$; Tabla 4-3).

El índice de Levins mostró un nicho trófico estrecho durante el verano (0,32) momento en el cual los roedores del género Calomys alcanzaron su mayor representatividad en la dieta (38,02%), mientras que durante la primavera y el otoño el índice fue de 0,50 y en invierno se registró el valor más alto, 0,88 (Tabla 4-1).

Teniendo en cuenta las diferencias en biomasa de las distintas presas, también los mamíferos fueron el tipo de presa que más aportó a la dieta del gato montés (BPI = 93,52%). Las aves y los reptiles solamente representaron el 1,98% y el 4,70% de la biomasa consumida, respectivamente. En relación a los mamíferos, los roedores fueron las presas más importantes dado que proveyeron el 59,39% de la totalidad de la biomasa consumida, aunque su contribución varió según las estaciones del año. Los roedores fueron el ítem-presa más importante en primavera e invierno, mientras que durante el otoño alcanzaron valores similares a los de las liebres, las cuales en verano fueron el ítem-presa que contribuyó en mayor medida a la biomasa potencialmente ingerida por el gato montés.

Tabla 4-1. Dieta de Leopardus geoffroyi. Los valores en la tabla representan el Porcentaje de Ocurrencia (PO%) de cada ítem-presa en el total de las heces recolectadas en cada estación y la biomasa potencialmente ingerida (BPI%). Los valores en la fila Bsta representan la amplitud de nicho.

Presas	Primavera (n = 113)		Verano (n = 89)		Otoño (n = 162)		Invierno (n = 130)		Total (n = 494)	
	PO(%)	BPI (%)	PO(%)	BPI (%)	PO(%)	BPI (%)	PO(%)	BPI (%)	PO(%)	BPI (%)
Mamíferos	*81,76*	*81,03*	*80,99*	*90,53*	*84,08*	*99,54*	*78,24*	*95,04*	*81,58*	*93,32*
Roedores	*79,87*	*51,76*	*76,86*	*33,32*	*81,63*	*53,61*	*78,24*	*95,04*	*79,57*	*59,39*
Akodon azarae	9,43	1,10	1,65	0,24	10,20	1,44	13,53	2,28	9,35	1,31
Calomys spp	24,53	1,62	38,02	3,09	36,33	2,90	17,06	1,63	29,21	2,32
Oligoryzomys flavecens	11,95	1,34	2,48	0,34	3,27	0,44	9,41	1,54	6,62	0,90
Cavia aperea	15,09	37,75	9,09	27,99	11,02	33,33	20,59	74,70	13,96	42,04
Holochilus brasiliensis	1,89	1,90	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,43	0,52
Rattus spp	6,92	8,05	6,61	1,66	11,02	15,50	8,82	14,89	8,78	12,30
No identificado	10,06	----	19,01	----	9,80	----	8,82	----	11,22	
Marsupiales	*0,00*	*0,00*	*1,65*	*9,86*	*0,00*	*0,00*	*0,00*	*0,00*	*0,29*	*1,68*
Didelphis albiventris	0,00	0,00	1,65	9,86	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	1,68
Lagomorfos	*1,89*	*29,27*	*2,48*	*47,35*	*2,45*	*45,93*	*0,00*	*0,00*	*1,73*	*32,25*
Lepus europaeus	1,89	29,27	2,48	47,35	2,45	45,93	0,00	0,00	1,73	32,25
Aves	*10,69*	*1,90*	*11,57*	*1,66*	*3,27*	*0,46*	*8,24*	*4,96*	*7,63*	*1,98*
Pequeñas	10,06	1,17	11,57	1,66	3,27	0,46	5,88	0,99	6,91	0,97
Rapaces	0,63	0,73	0,00	0,00	0,00	0,00	2,35	3,97	0,72	1,01
Reptiles	*1,26*	*17,07*	*0,00*	*0,00*	*0,00*	*0,00*	*0,00*	*0,00*	*0,29*	*4,70*
Tupinambis merianae	1,26	17,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,29	4,70
Insectos	P	---	P	---	P	---	P	---	P	---
No Identificados	*6,29*	---	*7,44*	---	*12,65*	---	*13,53*	---	*10,50*	---
Vertebrado	5,66	---	5,79	---	6,12	---	5,88	---	5,90	---
Restos	0,63	---	1,65	---	6,53	---	7,65	---	4,60	---
Número de Item presa	159		121		245		170		695	
Bsta	0,50		0,32		0,50		0,88		0,40	

Tabla 4-2. Resultados de la prueba Log-lineal para la variación estacional (primavera, verano, otoño e invierno) de la composición de la dieta de Leopardus geoffroyi (roedores, aves, lagomorfos y otros).

	Df	Devianza	Df residual	Devianza residual	P(>|Chi|)
Nulo			15	1033,11	
Ítem presa	3	965,13	12	67,98	**<0,01**
Estación	3	45,19	9	22,79	**<0,01**
Ítem presa x Estación	9	22,79	0	0,00	**<0,01**

Tabla 4-3. Resultados del la prueba Log-lineal para la variación estacional (primavera, verano, otoño e invierno) de la proporción de roedores consumidos por Leopardus geoffroyi (Akodon azarae, Calomys spp, Oligoryzomys flavecens, Cavia aperea y Rattus spp).

	Df	Devianza	Df residual	Devianza residual	P(>|Chi|)
Nulo			19	255,11	
Especie de roedor	4	148,21	15	106,9	**<0,01**
Estación	3	48,50	12	58,41	**<0,01**
Especie de roedor x Estación	12	58,41	0	0,00	**<0,01**

En general, las liebres fueron el ítem-presa que se posicionó en segundo lugar en relación a la biomasa potencialmente consumida, mientras que los marsupiales contribuyeron poco. Entre los roedores, al contrario de lo sucedido con el porcentaje de ocurrencia (PO), C. aperea y Rattus spp fueron las presas principales proveyendo el 42,04% y el 12.30% de la totalidad de la biomasa potencialmente consumida, respectivamente, por el gato montés. Los demás roedores contribuyeron con menos del 2% de la biomasa ingerida (Tabla 4-1).

- Zorro gris pampeano (Lycalopex gymnocercus)

Se encontraron 109 heces a lo largo del período estudiado. La mayor parte de ellas fueron recolectadas al costado de los caminos (principalmente caminos internos de los campos de cultivo, de los cuales algunos conducían a montes) y en los bordes internos de los campos de cultivo. En menor medida se hallaron heces en terraplenes de ferrocarril.

La dieta observada fue similar durante todo el período, exceptuando los momentos invernales. Durante la primavera y el verano se encontraron restos principalmente de frutos (piel de los mismos y semillas), con algunos cartílagos, pequeños pedacitos de huesos, restos de plumas y pelos aislados, lo cuales por su tamaño y forma, posiblemente provenían de carcasas de animales de cría (las cuales se observan fácilmente en los alrededores de corrales y galpones de cría) o de los restos arrojados a la basura por el consumo humano. En otoño las heces tuvieron una menor proporción de restos de frutos y una mayor cantidad de cartílagos, pedazos pequeños de huesos, restos de plumas y pelos. Durante el invierno, las pocas heces encontradas contenían cartílagos, pequeños pedacitos de hueso, restos de plumas y pelos. Dado que solo se registró la presencia o ausencia de los restos hallados no se realizaron pruebas estadísticas para determinar la dieta del zorro gris pampeano.

- Lechuza de campanario (Tyto alba)

En total se analizaron 114 bolos de regurgitación encontrándose 290 ítems presa. La gran mayoría de los bolos fueron encontrados en posaderos ubicados en casas abandonadas y en el suelo de los montes revisados en el área de estudio. A lo largo del estudio se registró la desaparición de varios ejemplares debido a la persecución por parte de los lugareños.

La dieta estuvo principalmente formada por mamíferos (más del 90%), y alrededor del 2% de aves, Tabla 4-4. En invierno se encontraron restos de una liebre de pequeño

tamaño, presumiblemente una cría de poco tiempo de vida, entre los restos de unos bolos de regurgitación. Este ítem solo representó el 0,34% del total de la dieta (Tabla 4-4). Entre los mamíferos, también más del 90 % fueron roedores, especialmente del género Calomys que mostró el mayor porcentaje de representación en la dieta durante la mayor parte del período estudiado (representando el 68,62 % del total de los ítems consumidos, Tabla 4-4). El resto de los roedores tuvieron una representación menor, llegando a representar desde el 15,52% de la dieta de T. alba, en el caso de A. azarae, hasta un 0,34% en el caso de Rattus spp. De acuerdo al análisis Log-lineal, la lechuza de los campanarios consumió distinta proporción de especies de roedores según la estación del año (Dev = 22,18; n = 12; df = 6; $p < 0,01$; Tabla 4-5).

El índice de Levins mostró un nicho trófico de entre 0,20 y 0,30 durante todo el estudio, excepto en verano donde alcanzó un valor de 0,53. El nicho trófico global tuvo un valor de 0,14 (Tabla 4-4).

Considerando el aporte en biomasa, los mamíferos también fueron el tipo de presa más importante (BPI = 99,61%). Las aves solamente representaron el 0,39 %. Dentro de los mamíferos, los roedores fueron las presas más importantes en todas las épocas, aportando el 86,51% de la totalidad de la biomasa consumida. La liebre de pequeño tamaño hallada en la dieta para el invierno representó el 13,10% del total de la dieta. Entre los roedores, de la misma manera que con el porcentaje de ocurrencia (PO), Calomys spp. fue la presa principal proveyendo el 44,30% de la totalidad de la biomasa potencialmente consumida. Los demás roedores contribuyeron con porcentajes entre el 3 y el 18% de la biomasa ingerida (Tabla 4-4).

Tabla 4-4. Dieta de Tyto alba. Los valores en la tabla representan el Porcentaje de Ocurrencia (PO%) de cada ítem-presa en el total de los bolos de regurgitación recolectados en cada estación y la biomasa potencialmente ingerida (BPI%). Los valores en la fila Bsta representan la amplitud de nicho.

Presas	Primavera (n = 25)		Verano (n = 3)		Otoño (n = 47)		Invierno (n = 39)		Total (n = 114)	
	PO(%)	BPI (%)	PO(%)	BPI (%)	PO(%)	BPI (%)	PO(%)	BPI (%)	PO(%)	BPI (%)
Mamíferos	*91,11*	*96,19*	*100,00*	*100,00*	*100,00*	*100,00*	*100,00*	*100,00*	*98,62*	*99,61*
Roedores	*91,11*	*96,19*	*100,00*	*100,00*	*100,00*	*100,00*	*99,07*	*76,17*	*98,28*	*86,51*
Akodon azarae	13,33	22,84	9,09	12,71	14,17	22,35	18,69	14,30	15,52	17,68
Calomys spp	75,56	73,35	63,64	50,42	74,80	66,85	58,88	25,52	68,62	44,30
Oligoryzomys flavecens	0,00	0,00	27,27	36,86	7,09	10,80	18,69	13,82	11,03	12,15
Cavia aperea	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,93	15,37	0,34	8,45
Ratus spp	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,93	7,15	0,34	3,93
No identificado	2,22	---	0,00	---	3,94	---	0,93	---	2,41	---
Lagomorfos	*0,00*	*0,00*	*0,00*	*0,00*	*0,00*	*0,00*	*0,93*	*23,83*	*0,34*	*13,10*
Lepus europaeus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,93	23,83	0,34	13,10
Aves	*2,22*	*3,81*	*0,00*	*0,00*	*0,00*	*0,00*	*0,00*	*0,00*	*0,34*	*0,39*
Pequeñas	2,22	3,81	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,34	0,39
Insectos	p	---	p	---	p	---	p	---	p	---
No Identificados	6,67	---	0,00	---	0,00	---	0,00	---	1,03	---
Vertebrado	6,67	---	0,00	---	0,00	---	0,00	---	1,03	---
Número de Item presa	45		11		127		107		290	
Bsta	0,20		0,53		0,29		0,27		0,14	

Tabla 4-5. Resultados de la prueba Log-lineal para la variación estacional (primavera, verano, otoño e invierno) de la proporción de roedores consumidos por Tyto alba (Akodon azarae, Calomys spp, Oligoryzomys flavecens, Cavia aperea y Rattus spp).

	Df	Devianza	Df residual	Devianza residual	P(>|Chi|)
Nulo			11	334,87	
Especie de roedor	2	175,12	9	159,75	**<0,01**
Estación	3	137,57	6	22,18	**<0,01**
Especie de roedor x Estación	6	22,18	0	0,00	**<0,01**

- Lechucita de la vizcacheras (Athene cunicularia)

En total se analizaron 254 bolos de regurgitación encontrándose 423 ítems presa. La gran mayoría de los bolos fueron encontrados en los bordes de los campos en cuevas ubicadas bajo los alambrados. Sin embargo, en menor medida, se encontraron bolos en cuevas ubicadas en los campos.

La dieta estuvo ampliamente dominada por insectos, sin embargo, dado que sólo se consideró su presencia o ausencia no se cuantificó su aporte porcentual.

Los roedores representaron el 99,05% de las presas cuantificables, mientras que las aves contribuyeron con el 0,47% restante (Tabla 4-6). De acuerdo al análisis log lineal, las distintas especies de roedores fueron consumidas en la misma proporción a lo largo de las diferentes estaciones del año (Dev = 5,36; n = 12; df = 6; p = 0,50; Tabla 4-7), aunque los Calomys mostraron el mayor porcentaje de representación en la dieta durante la mayor parte del período estudiado, representando el 91,49% del total de los ítems cuantificables (Tabla 4-6).

El índice de Levins (sin considerar los insectos) mostró un nicho trófico estrecho durante todo el estudio obteniéndose valores de entre 0,04 y 0,07, y una valor general de 0,03 (Tabla 4-6).

Al igual que lo observado en el caso de los porcentajes de ocurrencia (PO), los

Tabla 4-6. Dieta de Athene cunicularia. Los valores en la tabla representan el Porcentaje de Ocurrencia (PO%) de cada ítem-presa en el total de los bolos de regurgitación recolectados en cada estación y la biomasa potencialmente ingerida (BPI%). Los valores en la fila Bsta representan la amplitud de nicho.

Presas	Primavera (n = 75)		Verano (n = 35)		Otoño (n = 90)		Invierno (n = 54)		Total (n = 254)	
	PO(%)	BPI (%)	PO(%)	BPI (%)	PO(%)	BPI (%)	PO(%)	BPI (%)	PO(%)	BPI (%)
Mamíferos	*97,67*	*100,00*	*96,15*	*96,69*	*100,00*	*100,00*	*100,00*	*100,00*	*99,05*	*99,29*
Roedores	*97,67*	*100,00*	*96,15*	*96,69*	*100,00*	*100,00*	*100,00*	*100,00*	*99,05*	*99,29*
Akodon azarae	1,16	2,06	3,85	3,31	2,03	3,22	1,14	2,03	1,89	2,83
Calomys spp	89,53	89,97	84,62	41,26	94,42	84,84	90,91	92,08	91,49	77,66
Oligoryzomys flavecens	4,65	7,97	0,00	0,00	2,54	3,89	3,41	5,89	2,84	4,11
Cavia aperea	0,00	0,00	1,92	35,58	0,00	0,00	0,00	0,00	0,24	7,61
Rattus spp	0,00	0,00	1,92	16,55	0,51	8,05	0,00	0,00	0,47	7,08
No identificado	2,33	---	3,85	---	0,51	---	4,55	---	2,13	---
Aves	*0,00*	*0,00*	*3,85*	*3,31*	*0,00*	*0,00*	*0,00*	*0,00*	*0,47*	*0,71*
Pequeñas	0,00	0,00	3,85	3,31	0,00	0,00	0,00	0,00	0,47	0,71
Insectos	p	---	p	---	p	---	p	---	p	---
No Identificados	2,33	---	0,00	---	0,00	---	0,00	---	0,47	---
Vertebrado	2,33	---	0,00	---	0,00	---	0,00	---	0,47	---
Número de Item presa	86		52		197		88		423	
Bsta	0,07		0,07		0,04		0,05		0,03	

roedores fueron el tipo de presa más importante de acuerdo con el porcentaje de biomasa potencialmente consumida (BPI = 99,29%). Las aves, único ítem alternativo, solamente representaron el 0,71%. Entre los roedores, Calomys spp. fue la presa que más biomasa aportó, proveyendo el 77,66% de la totalidad de la biomasa potencialmente consumida. Los demás roedores contribuyeron con porcentajes menores al 8% de la biomasa ingerida (Tabla 4-6).

Tabla 4-7. Resultados de la prueba Log-lineal para la variación estacional (primavera, verano, otoño e invierno) de la proporción de roedores consumidos por Athene cunicularia (Akodon azarae, Calomys spp, Oligoryzomys flavecens, Cavia aperea y Rattus spp).

	Df	Devianza	Df residual	Devianza residual	P(>|Chi|)
Nulo			11	826,24	
Especie de roedor	2	707,83	9	118,41	**<0,01**
Estación	3	113,05	6	5,36	**<0,01**
Especie de roedor x Estación	6	5,36	0	0,00	**0,50**

DISCUSIÓN

Nuestros resultados demuestran que los mamíferos son las principales presas de L. geoffroyi y T. alba, y dentro de los mamíferos, los roedores. En el caso de A. cunicularia, si bien no fueron cuantificados, las principales presas serían los insectos. El zorro gris pampeano, L. gymnocercus, consumió principalmente frutos y presumiblemente carcasas de animales de cría.

De acuerdo a los resultados obtenidos, la composición de la dieta del gato montés (Leopardus geoffroyi) en los agroecosistemas pampeanos es similar a la dieta descripta para diferentes ecosistemas de Sudamérica (Manfredi et al. 2004, Bisceglia et al. 2008, Sousa y Bager 2008). Sin embargo, Canepuccia et al. (2007) encontró que en los humedales de Mar Chiquita (provincia de Buenos Aires) las principales presas eran las aves acuáticas. Durante

el presente trabajo, el consumo de aves no superó el 12% (PO), aunque se presentó en todas las estaciones del año. Según el porcentaje de ocurrencia (PO) y la biomasa potencialmente ingerida (BPI) lo roedores son el principal tipo de presa consumida por L. geoffroyi. Según el BPI la presa principal es Cavia aperea, seguido por las ratas del género Rattus y luego por las otras especies de pequeños roedores, aunque los valores de PO muestran que la presa más frecuente son los roedores del género Calomys (que no aportan tanto en biomasa debido a su pequeño tamaño). El gato montés es considerado un depredador oportunista (Novaro et al. 2000, Manfredi et al. 2004, Bisceglia et al. 2008, Farias y Kittlein 2008, Sousa y Bager 2008) por lo que el mayor consumo de los Calomys (y principalmente el C. laucha) estaría relacionado con que son los roedores mayormente encontrados en sistemas agrícolas (Busch y Kravetz 1992, Busch et al. 1997, Busch et al. 2001, Miño et al. 2001). Posiblemente el hecho de que los Calomys sean los más abundantes aumenta la tasa de encuentro entre el gato montés y esta especie de roedor generando que sean los de mayor presencia individual en la dieta, a pesar de que la presa principal y la de mayor aporte de biomasa (y a la que presumiblemente el gato montés fijaría como imagen de búsqueda) sea C. aperea.

En cuanto a T. alba los antecedentes sobre el tema destacan un nicho trófico más amplio que el observado durante el presente trabajo, en ellos la dieta de esta ave incluye insectos, pequeños reptiles y una mayor cantidad de especies de roedores presa (Iriarte et al. 1989, Bellocq y Kravetz 1990, Travaini et al. 1997). Sin embargo, la falta de algunos ítems en el presente trabajo podría deberse a la baja cantidad de bolos de regurgitación que pudimos analizar, debido a las dificultades ya mencionadas causadas por la matanza de lechuzas por los pobladores del sitio de estudio.

El zorro pampeano (Lycalopex gymnocercus) mostró una dieta diferente a la

propuesta en otros trabajos realizados en la región pampeana, en estos se incluían artrópodos, aves y roedores, además de las carcasas de animales y frutos detectados en el presente estudio (Brillhart y Kaufman 1995, Novaro et al. 2000, Pia et al. 2003, García y Kittlein 2005, Farias y Kittlein 2008). La poca cantidad de heces encontradas en este estudio pudo haber impedido la detección de algunos ítems poco frecuentes, resultando en una estimación de la amplitud del nicho inferior a la real. De acuerdo a los sitios donde se encontraron heces, L. gymnocercus se movería a través de los bordes de los caminos (principales e internos de los campos de cultivo) y por los bordes vegetados de los campos de cultivo. Una manera la aumentar la cantidad de heces recolectadas y mejorar la estimación de la dieta del zorro pampeano, por lo menos en el área estudiada, sería recorrer una mayor extensión de bordes internos de campos de cultivos (además de recorrer caminos y revisar montes). En el presente estudio, estos no fueron extensamente recorridos.

En relación a las lechucitas de la vizcacheras (A. cunicularia) los antecedentes coinciden con los resultados de este trabajo en cuanto a que los insectos son el tipo de presa más consumido, seguido luego por los roedores. Sin embargo, a diferencia de lo hallado en este trabajo, los antecedentes también incluyen en la dieta de esta ave a reptiles y anuros (Bellocq 1987, Nabte et al. 2008). Aunque con un mayor nicho trófico, ya Motta-Júnior (2006) había encontrado (para una zona del Estado de San Pablo en donde esta especie también está en simpatría con otras especies de strigiformes) que la dieta de A. cunicularia estaba especializada en insectos y, en consecuencia, con una menor representación de otros componentes de la dieta. En el presente trabajo, esta especie de depredador siempre consumió a los Calomys en mayor proporción que a otros roedores presa.

En síntesis, nuestros resultados sugieren que las presas principales para el felino L. geoffroyi y para la estrigiforme T. alba en agroecosistemas son los roedores, los cuales

además son el tipo de mamífero presa más abundante. Por otro lado, estos resultados sugieren también que la estrigiforme A. cunicularia consume tanto roedores como insectos de diferente tipo, siendo estos últimos un tipo de presa altamente abundante en los agroecosistemas en una época del año. Por lo tanto, se podría pensar que las cuatro especies de depredador estudiadas (incluso L. gymnocercus, que según los antecedentes también consume roedores, aunque no como su presa principal), posiblemente pueden generar un efecto adverso sobre la abundancia de los roedores, el cual podría atenuarse por la utilización de presas alternativas (principalmente en los casos de A. cunicularia y L. gymnocercus), permitiendo la recuperación de sus poblaciones. Sin embargo, la intensidad de este efecto no sería la misma para todas las especies de roedores estudiadas. Según los porcentajes de ocurrencia (PO), los roedores del genero Calomys son el ítem-presa mayormente consumido (independientemente de la biomasa que puedan aportar a la dieta de cada depredador). Esto implicaría que existe una mayor presión de depredación sobre los Calomys en comparación al resto de las especies.

L. geoffroyi, al igual que otras especies de felinos ampliamente distribuidas, demostró tener, gracias a su amplitud de dieta, una plasticidad que puede beneficiar su supervivencia en ecosistemas variables y antropizados. Sin embargo, es una especie en riesgo debido a que está sometido a una importante presión de caza por los habitantes de las zonas rurales, los cuales creen que causa daños y depreda sobre animales domésticos. Por otro lado, A. cunicularia demostró también tener una importante plasticidad que la beneficia para poder habitar en zonas modificadas, sin embargo debido al importante consumo de insectos que presenta y la creciente utilización de insecticidas en los campos de cultivo debido a la introducción del método de siembra directa, es probable que sea afectada en sus números, como se ha visto recientemente en el área de estudio. La lechuza de campanario (T. alba)

presentó una dieta marcadamente orientada hacia el consumo de roedores, pero el consumo de las distintas especies varió estacionalmente. Debido a la presión de caza ejercida por los lugareños de los agroecosistemas, es también una especie amenazada. El zorro gris pampeano, por su parte, consumió en los momentos de primavera, verano y principios del otoño una gran cantidad de frutos (junto con carcasas de animales de cría y restos provenientes de los residuos, los cuales en invierno fueron su principal fuente de alimentos). Igualmente la escasa cantidad de heces halladas sesgarían el alcance de la estimación de la dieta para esta especie. Al igual que en los casos de L. geoffroyi, T. alba (debido a la presión de caza ejercida por los lugareños) y A. cunicularia (debido a la creciente utilización de insecticidas utilizada en los campos de cultivo, los cuales quedan en los frutos que esta especie consume) ésta también sería una especie amenazada.

Nuestros resultados sugieren que tanto el gato montés, como la lechuza de campanario y la lechucita de las vizcacheras no se alimentan frecuentemente en hábitats domésticos o peridomésticos debido a que consumen pocas presas que estén presentes en sitios puramente domésticos, como aves de cría, ratas y roedores domésticos (Rattus spp y Mus musculus). El zorro pampeano, a diferencia de los anteriormente citados, se alimentaría en hábitats domésticos y peridomésticos, además de consumir alimento en hábitats puramente agrícolas.

CAPÍTULO V

DINÁMICA POBLACIONAL DE LAS DIFERENTES ESPECIES DE ROEDORES EN FUNCIÓN DE LAS VARIABLES CLIMATOLÓGICAS, LAS LABORES AGRÍCOLAS Y LA DEPREDACIÓN

INTRODUCCIÓN

Como mencionamos en la introducción general, un tema central en la ecología de poblaciones es entender la dinámica espacio-temporal de las poblaciones. Las dinámicas de las poblaciones naturales son el resultado de la acción de factores exógenos, ajenos a la población, y que no son afectados por ellas, como los factores climáticos, y por factores endógenos, que producen un efecto sobre la población y a su vez son afectados por ella (Berryman 1999). Los factores exógenos pueden mostrar una tendencia de cambio, y por lo tanto cambiar las propiedades de estabilidad de los sistemas (factores forzantes) o pueden actuar desplazando las variables alrededor de su valor de equilibrio, y en ese caso suelen ser considerados procesos estocásticos (Berryman 1999).

Las dramáticas fluctuaciones en abundancia que muestran las poblaciones de algunos mamíferos pequeños han fascinado a los ecólogos a lo largo del tiempo (Lima et al. 1999). Un ejemplo son las dinámicas cíclicas multianuales exhibidas por algunas especies de roedores boreales (Hanski y Henttonen 1996, Hansen et al. 1999, Stenseth 1999, Hanski et al. 2001) y las irrupciones poblacionales o ratadas que se producen en forma irregular, asociadas a alguna variación en condiciones ambientales como las lluvias (Sager et al. 2001, Pearson 2002, Jaksic y Lima 2003). Para la interpretación de las características de las variaciones de abundancia y los mecanismos involucrados se ha recurrido a distintos enfoques. Una aproximación es construir modelos basados en hipótesis acerca de los

determinantes de las variaciones de abundancia (modelos teóricos), como los clásicos modelos que incluyen efectos de densodependencia intra e interespecífica, la depredación y factores ambientales (Krebs 1966, Krebs y Myers 1974, Krebs et al. 1995). En otros casos, se utiliza una aproximación estadística relacionando los números poblacionales con distintos factores del medio, mediante datos obtenidos a partir de series temporales (aproximación empírica). Aunque los modelos teóricos proveen más información acerca de los mecanismos involucrados, las aproximaciones basadas en modelos de series temporales poseen la ventaja de resaltar la estructura general de las dinámicas poblacionales. Los modelos también difieren en la variable poblacional considerada, en algunos casos, se modela la respuesta de la tasa de incremento poblacional (Lima et al. 1999) y en otros la abundancia poblacional (Hanski y Henttonen 1996, Lambin et al. 2000, Granjon et al. 2005).

Mientras que para los roedores del hemisferio norte existen numerosos trabajos que han intentado describir las dinámicas poblacionales, es escasa la información para los roedores de las regiones Neotropicales, y la mayor parte de los estudios llevados a cabo se han centrado en las dinámicas poblacionales multianuales de los roedores de regiones áridas y semiáridas de Chile (Lima y Jaksic 1998, Lima et al. 1999) y en la región central de Argentina (Andreo et al. 2009a, 2009b). Autores como Lima y Jaksic (1998) han detectado efectos denso-dependientes retrasados a través del análisis de series de tiempo de uno de los roedores más irruptivos en las regiones semiáridas de Chile (Phyllotis darwini), así como efectos denso-dependientes y denso-independientes (precipitaciones) retrasados sobre los parámetros reproductivos.

Para los roedores del sistema de estudio, se ha descripto el efecto de las temperaturas, las precipitaciones, la cobertura y altura de la vegetación, la competencia intra e

interespecífica y la depredación sobre distintas características poblacionales, como abundancia, reproducción, supervivencia y uso de hábitat (Busch y Kravetz 1992, Cittadino et al. 1994, Busch et al. 1997 , 2000, 2001, Fraschina 2011). Entre estos factores, hay algunos que pueden tener un efecto directo sobre las poblaciones, como por ejemplo las bajas temperaturas que incrementan la mortalidad, o actuar en forma indirecta a través de efectos sobre otras variables. En este último caso se espera que su efecto sea detectado con un tiempo de retraso, como sucede con el efecto de las lluvias sobre la disponibilidad de recursos o la cobertura vegetal, que a su vez influyen sobre los roedores. Las variables que influyen sobre la reproducción también suelen tener un efecto retrasado en el tiempo, ya que su efecto se detecta en la siguiente generación.

Para la región pampeana se han realizado modelos que explican las fluctuaciones de las poblaciones de roedores en función de las variaciones de variables ambientales como temperatura, humedad, precipitaciones y cobertura verde (Andreo et al. 2009a, 2009b), y también en función del efecto de los competidores y depredadores sobre las poblaciones de roedores (Kittlein 2009). Sin embargo, los factores bióticos y abióticos no han sido integrados en forma conjunta en modelos que intenten explicar las variaciones de abundancia en el tiempo. En este capítulo se utilizará la información descripta en los capítulos anteriores a fin de explorar los factores que determinan las variaciones de abundancias en una escala temporal corta, a diferencia de otros modelos construidos con series temporales más largas, pero con datos tomados a intervalos mayores. La mayoría de los modelos multianuales utilizan datos tomados en los momentos de pico poblacional, o en el caso de Fraschina et al (2011) se utilizaron también los datos de la época de mínima, pero intervalos de tiempo grandes (un año o seis meses) dificultan la interpretación de las causas de las variaciones, para la que es necesaria información más detallada.

Las series de tiempo consisten en una serie de registros de una variable a lo largo del tiempo, tomados sobre una misma unidad experimental o de muestreo. Esto implica que existe una dependencia entre los datos tomados en los distintos tiempos, y por lo tanto para la interpretación del efecto de las variables explicativas es necesario tener en cuenta la autocorrelación de los datos, lo cual limita la aplicación de los modelos clásicos de regresión múltiple (Stenseth et al. 1997). Un método comúnmente utilizado para estudiar series de tiempo son los modelos lineales generalizados (Generalized Linear Models, GLM), y los modelos mixtos (GLMM). Estos modelos permiten describir las características de las variaciones de los datos (existencia de autocorrelación, tendencia, ciclicidad) y también evaluar el efecto de distintas variables explicativas sobre dichas variaciones (Zuur et al. 2009).

La selección entre modelos alternativos para describir una serie de datos se basa actualmente en los métodos que utilizan el criterio de información, como el Índice de información de Akaike (Akaike Information Criteria, AIC) o el Criterio de Información Bayesiano (Bayesian Information Criteria, BIC), que aplican el principio de parsimonia, evaluando la proporción de la variabilidad explicada por el modelo así como el número de variables incluidas (Burnham y Anderson 1998, Anderson et al. 2000).

El objetivo general de este capítulo es desarrollar modelos que describan las variaciones de abundancia de Akodon azarae y Calomys laucha en función de diferentes tipos de variables explicativas como la acción del clima, la presencia de otros roedores, la vegetación, los trabajos agrícolas y la depredación. No se incluyen las otras especies de roedores mencionadas en otros capítulos de esta tesis debido a que el bajo número de capturas no permitía elaborar modelos.

De acuerdo a los antecedentes previos sobre los factores que podrían influir en la dinámica poblacional de los roedores, en particular los de la región pampeana, se han seleccionado variables climáticas como precipitación y temperatura (Crespo 1966, Kravetz 1978a, Andreo et al. 2009a, 2009b, Fraschina 2011) características de la vegetación como cobertura total, cobertura verde y altura (Busch et al. 2000, 2001), manejo de los campos (tipo y etapa de cultivo, Busch et al. 1984, Cavia et al. 2005), variables bióticas como la abundancia de otras especies (Busch y Kravetz 1992, Busch et al. 2005) y la intensidad de la depredación aérea y terrestre (Bellocq 1988, Fraschina et al. 2009). También se tuvieron en cuenta tiempos de retraso en la manifestación del efecto de estas variables. La variable respuesta utilizada fue la abundancia poblacional (IDR, ver Capítulo 3).

MATERIALES Y MÉTODOS

Para llevar a cabo el modelado de la influencia que tienen los diferentes tipos de variables explicativas sobre la variación de la abundancia (IDR) de cada especie de roedor a lo largo del tiempo se utilizaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM) asumiendo una distribución Binomial, utilizando como función “link” a la función logit e incluyendo a las medidas repetidas (momentos de muestreo en cada sitio) como una variable explicativa de carácter aleatorio. Debido a la falta de homogeneidad de varianzas detectada y a que la cantidad de capturas permitía que la distribución binomial se aproximara a una distribución normal, se realizaron Modelos Lineales Generales Mixtos, los cuales (a diferencia de los GLMM) permiten modelar la falta de homogeneidad de varianza, así como la correlación temporal producida por el efecto aleatorio de las medidas repetidas. La selección del modelo definitivo se basó en el criterio de información de Akaike (AIC). En primer lugar, para cada especie, se construyeron modelos incluyendo

cada una de las variables explicativas por separado y del conjunto de variables que se relacionaron significativamente con la variable respuesta considerada, se seleccionaron aquellas con menor valor de AIC, y se evaluaron modelos incluyendo cada una de esas variables seleccionadas y combinaciones con las restantes. El modelo final fue aquel que incorporaba el conjunto de variables con las que se obtenía el menor valor de AIC. Los análisis estadísticos se realizaron mediante el programa Infostat versión 2012 (Di Rienzo et al. 2012).

Las variables explicativas consideradas se describen en la Tabla 5-1. En primer lugar, se tuvieron en cuenta los efectos de las diferencias entre sitios y los de la autocorrelación de los datos tomados sobre un mismo sitio, estos fueron considerados efectos aleatorios. Entre los efectos considerados fijos, se consideraron el efecto de la estacionalidad, las variables climáticas, las características de la vegetación y uso de los campos y bordes, la abundancia interespecífica y los efectos de la depredación. En este último caso se tuvieron en cuenta solo a L. geoffroyi, T. alba y A. cunicularia, debido a que la dieta de L. gymnocercus detectada no incluyó roedores.

Tabla 5-1. Descripción de las variables explicativas que se tuvieron en cuenta para modelar las variaciones de abundancia de A. azarae y C. laucha.

Variables	Descripción	Tipo de variable
Sitio	Sitio 1, 2 y 3. Correspondiente a los 3 sitios de muestreo. Mide el efecto de las diferencias entre sitios	Aleatoria
Medidas repetidas	Correspondiente a las medidas tomadas en el mismo sitio. Mide el efecto de la autocorrelación	Aleatoria
Estación del año	Primavera, Verano, Otoño, Invierno. Mide el efecto de la variabilidad debida a la época del año	Fija
Variables climáticas		
Precipitación	Cantidad (en mm) caída entre el primer día del muestreo (t) y t-1 (45 días antes del primer día de muestreo)	Fija

Variables	Descripción	Tipo de variable
Precipitación con 1 t de retraso	Cantidad (en mm) caída entre t-1 (45 días antes del primer día de muestreo) y t-2 (90 días antes del primer día de muestreo)	Fija
Precipitación con 2 t de retraso	Cantidad (en mm) caída entre t-2 (90 días antes del primer día de muestreo) y t-3 (135 días antes del primer día de muestreo)	Fija
Temperatura mínima media	Promedio de la temperaturas mínimas diarias entre el primer día del muestreo (t) y t-1 (45 días antes del primer día de muestreo)	Fija
Temperatura mínima media con un t de retraso	Promedio de la temperaturas mínimas diarias entre t-1 (45 días antes del primer día de muestreo) y t-2 (90 días antes del primer día de muestreo)	Fija
Temperatura mínima media con 2 t de retraso	Promedio de la temperaturas mínimas diarias entre t-2 (90 días antes del primer día de muestreo) y t-3 (135 días antes del primer día de muestreo)	Fija
Temperatura máxima media	Promedio de la temperaturas máximas diarias entre el primer día del muestreo (t) y t-1 (45 días antes del primer día de muestreo)	Fija
Temperatura máxima media con un t de retraso	Promedio de la temperaturas máximas diarias entre t-1 (45 días antes del primer día de muestreo) y t-2 (90 días antes del primer día de muestreo)	Fija
Temperatura máxima media don 2 t de retraso	Promedio de la temperaturas máximas diarias entre t-2 (90 días antes del primer día de muestreo) y t-3 (135 días antes del primer día de muestreo)	Fija
Variables de vegetación		
Tipo y etapa del cultivo	Maíz, Soja, Trigo, Pastura, Rastrojo	Fija
Altura del cultivo	Altura promedio del cultivo (en mm). Medida en t	Fija
Altura del cultivo t-1	Altura promedio del cultivo (en mm). Medida en t - 1	Fija
Altura del cultivo t-2	Altura promedio del cultivo (en mm). Medida en t - 2	Fija

Variables	Descripción	Tipo de variable
Cobertura vegetal total del cultivo	% del suelo cubierto por vegetación, medida en t	Fija
Cobertura vegetal total del cultivo t-1	% del suelo cubierto por vegetación, medida en t - 1	Fija
Cobertura vegetal total del cultivo t-2	% del suelo cubierto por vegetación, medida en t - 2	Fija
Cobertura vegetal verde del cultivo	% del suelo cubierto por vegetación verde, medida en t	Fija
Cobertura vegetal verde del cultivo t-1	% del suelo cubierto por vegetación verde, medida en t-1	Fija
Cobertura vegetal verde del cultivo t-2	% del suelo cubierto por vegetación verde, medida en t-2	Fija
Altura bordes	Altura promedio de la vegetación de los bordes del cultivo (en cm) medida en t	Fija
Altura bordes t-1	Altura promedio de la vegetación de los bordes del cultivo (en cm) medida en t-1	Fija
Altura bordes t-2	Altura promedio de la vegetación de los bordes del cultivo (en cm) medida en t-2	Fija
Cobertura total bordes	% del suelo de los bordes cubierto por vegetación medido en t	Fija
Cobertura total bordes t-1	% del suelo de los bordes cubierto por vegetación medido en t-1	Fija
Cobertura total bordes t-2	% del suelo de los bordes cubierto por vegetación medido en t-2	Fija
Cobertura verde bordes	% del suelo de los bordes cubierto por vegetación verde medido en t	Fija
Cobertura verde bordes t-1	% del suelo de los bordes cubierto por vegetación verde medido en t-1	Fija
Cobertura verde bordes t-2	% del suelo de los bordes cubierto por vegetación verde medido en t-2	Fija
Variables de competencia		
IDR g	Estimador de abundancia en campos y bordes, para especies que se encuentran en ambos hábitats. Para el modelo de cada especie, se consideró el IDR de las restantes en el mismo muestreo (t)	Fija

Variables	Descripción	Tipo de variable
IDR g t-1	Estimador de abundancia en campos y bordes, para especies que se encuentran en ambos hábitats. Para el modelo de cada especie, se consideró el IDR de las restantes en el muestreo anterior (t-1)	Fija
IDR g t-2	Estimador de abundancia en campos y bordes, para especies que se encuentran en ambos hábitats. Para el modelo de cada especie, se consideró el IDR de las restantes dos muestreos antes (t-2)	Fija
IDR b	Estimador de abundancia en bordes, para especies que se encuentran en este hábitat. Para el modelo de cada especie, se consideró el IDR de las restantes en el mismo muestreo	Fija
IDR b t-1	Estimador de abundancia en bordes, para especies que se encuentran en este hábitat. Para el modelo de cada especie, se consideró el IDR de las restantes en el muestreo anterior (t-1)	Fija
IDR b t-2	Estimador de abundancia en bordes, para especies que se encuentran en este hábitat. Para el modelo de cada especie, se consideró el IDR de las restantes dos muestreos antes (t-2)	Fija
IDR c	Estimador de abundancia en campos, para especies que se encuentran en este hábitat. Para el modelo de cada especie, se consideró el IDR de las restantes en el mismo muestreo	Fija
IDR c t-1	Estimador de abundancia en campos, para especies que se encuentran en este hábitat. Para el modelo de cada especie, se consideró el IDR de las restantes en el muestreo anterior (t-1)	Fija
IDR c t-2	Estimador de abundancia en campos, para especies que se encuentran en este hábitat. Para el modelo de cada especie, se consideró el IDR de las restantes dos muestreos antes (t-2)	Fija

Variables de depredación		
Variables	Descripción	Tipo de variable
Tasa de consumo gato montés	Número de ejemplares de la especie de roedor considerada encontrado en heces de gato montés/número de heces de gato montés analizadas, medida en el período del muestreo de roedores	Fija
Tasa de consumo gato montés t-1	Número de ejemplares de la especie de roedor considerada encontrado en heces de gato montés/número de heces de gato montés analizadas, medida en el período anterior al muestreo de roedores (45 días antes)	Fija
Tasa de consumo gato montés t-2	Número de ejemplares de la especie de roedor considerada encontrado en heces de gato montés/número de heces de gato montés analizadas, medida dos períodos antes al muestreo de roedores (90 días antes)	Fija
Intensidad depredación gato montés (DEP)	(Tasa de consumo gato montés) x número de montes con bosteaderos de gato montés	Fija
Intensidad depredación gato montés (DEP) t-1	(Tasa de consumo gato montés t-1) x número de montes con bosteaderos de gato montés t-1	Fija
Intensidad depredación gato montés (DEP) t-2	(Tasa de consumo gato montés t-2) x número de montes con bosteaderos de gato montés t-2	Fija
Tasa de consumo Tyto alba	Número de ejemplares de la especie de roedor considerada encontrado en bolos de Tyto alba/número de bolos de Tyto alba analizados, medida en el período del muestreo de roedores.	Fija
Tasa de consumo Tyto alba t-1	Número de ejemplares de la especie de roedor considerada encontrado en bolos de Tyto alba/número de bolos de Tyto alba analizados, medida en el período anterior al muestreo de roedores	Fija

Variables	Descripción	Tipo de variable
Tasa de consumo Tyto alba t-2	Número de ejemplares de la especie de roedor considerada encontrado en bolos de Tyto alba/número de bolos de Tyto alba analizados, medida dos períodos antes del muestreo de roedores	Fija
Tasa de consumo Athene cunicularia	Número de ejemplares de la especie de roedor considerada encontrado en bolos de Athene cunicularia /número de bolos de analizados de Athene cunicularia, medida en el período del muestreo de roedores	Fija
Tasa de consumo Athene cunicularia t-1	Número de ejemplares de la especie de roedor considerada encontrado en bolos de Athene cunicularia /número de bolos de Athene cunicularia analizados, medida en el período anterior al muestreo de roedores	Fija
Tasa de consumo Athene cunicularia t-2	Número de ejemplares de la especie de roedor considerada encontrado en bolos de Athene cunicularia /número de bolos de Athene cunicularia analizados, medida dos períodos antes del muestreo de roedores	Fija

Las variables climáticas fueron obtenidas a partir de sensores de temperatura del tipo HOBO y de bases de datos publicadas en internet (www.tutiempo.net/Buenos Aires/) bajo previo permiso de los publicadores. Las características de la vegetación fueron descriptas en base a muestreos realizados en forma paralela a los correspondientes a roedores y depredadores. Los valores de abundancia de las distintas especies se obtuvieron de acuerdo a lo detallado en el Capítulo 3 y las variables de depredación se obtuvieron de acuerdo a lo detallado en el Capítulo 4. Consideramos dos estimadores de depredación, la tasa de

consumo da una idea de la cantidad de individuos encontrados en cada hez o bolo, mientras que la intensidad de depredación estima la cantidad de individuos totales (teniendo en cuenta el número de heces o bolos recolectados, que asumimos que variaría entre muestreos en forma proporcional a la actividad del depredador)

Para evaluar la correlación entre las variables explicativas se realizaron análisis de componentes principales (ACP) para cada una de las especies de roedor. Los resultados se adjuntan en el Anexo 1.

Como las especies incluidas en los análisis muestran diferencias en el uso de hábitat, en los modelos se incluyeron como variables respuesta los IDR de los ambientes utilizados (ver Capítulo 3). Para A. azarae se consideró el IDR de borde (IDRb), en cambio, en el caso de C. laucha que fue capturado en mayor proporción en los campos de cultivo, pero también se encontró en los bordes, se utilizó el IDR general (IDRg).

Al considerar los efectos interespecíficos, para el caso de A. azarae se incluyó el IDRb de C. laucha y en el caso de C. laucha se incluyó el IDRg de A. azarae.

Dado que los muestreos fueron realizados a mediados y al final de cada estación del año, un retraso de un muestreo correspondería al efecto que tiene una variable explicativa cualquiera medida a mediados de una estación del año sobre la abundancia de roedores medida al final de la misma. Asimismo un retraso de dos muestreos correspondería al efecto que tiene una variable explicativa a mediados de una estación del año sobre la abundancia de roedores medida a mediados de la siguiente estación.

RESULTADOS

- Akodon azarae

Como dijimos anteriormente, para esta especie se consideró la abundancia en los bordes de cultivo como variable respuesta. Se utilizó la transformación logarítmica, ln (IDRb + 1) para cumplir el supuesto de normalidad. En la Tabla 5-2 se muestran los valores de AIC para las variables que tuvieron una relación significativa con la abundancia de A. azarae, y sus correspondientes pendientes.

Tabla 5-2. Valores de AIC y pendientes de la relaciones para las variables consideradas separadamente para explicar las variaciones de abundancia (ln (IDRb+1)) de A. azarae en bordes de campos de cultivo (ordenadas de menor a mayor valor de AIC). El asterisco corresponde a los contrastes a posteriori realizados cuando la variable era categórica.

Variable explicativa	Pendiente	AIC
Estacionalidad	*	172,69
Cobertura verde del borde t-2	1,58	185,88
Altura del borde t-2	0,87	186,53
Precipitaciones t-2	3,00E-03	187,17
Altura del borde t-1	0,84	188,21
Temperatura máxima	-0,06	192,71
Cobertura verde del borde	-1,12	193,71
Precipitaciones	6,50E-04	194,60
Altura del borde	0,64	195,01
Temperatura mínima	-0,06	195,22
IDR de borde de *Calomys laucha* t-1	0,41	195,58
Tasa de consumo de *Leopardus geoffroyi t-2*	-0,03	198,72
Depredación de *Leopardus geoffroyi* t-2	-8,70E-04	204,72
Tasa de consumo de *Tyto alba*	0,01	207,26
*	Medias	Diferencia
Otoño	2,28	A
Invierno	1,34	B
Verano	1,00	B
Primavera	0,72	B

El mejor modelo final alcanzado para A. azarae mostró un valor de AIC de 134,84. Los residuos se distribuyeron normalmente y mostraron homogeneidad de varianzas. Este modelo incluyó una correlación temporal de tipo autorregresiva de primer orden, indicando

que los valores de abundancia en un tiempo se relacionan con los valores hasta un muestreo anterior (45 días). En cuanto a las variables explicativas, se obtuvo una interacción triple entre la estacionalidad, la altura del borde dos muestreos atrás y la cobertura del borde, también con dos muestreos de retraso. Esta interacción se produce entre una variable categórica (estacionalidad), y dos variables continuas (cobertura y altura del borde en t-1), por lo que su interpretación se vuelve compleja (Tabla 5-3). El hecho de que la estacionalidad esté incluida en la interacción sugiere que los efectos de la cobertura y altura del borde son distintos según la estación del año. En consecuencia, se prosiguió con el desarrollo de modelos separados para cada estación del año.

Tabla 5-3. Resultados del modelo final obtenido para explicar las variaciones de abundancia (ln (IDRb+1)) de *A. azarae* en bordes de campos de cultivo.

Variable explicativa	df	F	p
(Ordenada al origen)	1	220,04	**<0,01**
Estacionalidad	3	16,25	**<0,01**
Altura del borde t-2	1	13,41	**<0,01**
Cobertura del borde t -2	1	7,39	**<0,01**
Estacionalidad : Altura del borde t-2	3	3,24	**0,03**
Estacionalidad : Cobertura del borde t-2	3	0,16	0,92
Altura del borde t-2 : Cobertura del borde t-2	1	1,35	0,25
Estacionalidad: Altura del borde t-2 : Cobertura del borde t-2	3	6,47	**<0,01**
Correlación temporal	Autorregresivo de primer orden Ordenado x Número de muestreo Agrupado x Sitio		
Modelado de la falta de Homogeneidad de varianzas	NO (Homocedástico)		
Normalidad	SI		
AIC	134,84		

Para cada estación del año, se procedió como para el modelo general, analizando primero el efecto de cada variable explicativa por separado, y seleccionando, dentro de las significativas, las de menor valor de AIC, probando luego modelos que incluyeran un mayor número de variables y seleccionado nuevamente el modelo con menor valor de AIC.

Otoño

En la Tabla 5-4 se muestran los valores de AIC para las variables explicativas que se relacionaron significativamente con la abundancia de A. azarae, junto con las correspondientes pendientes, tomadas en forma separada.

Tabla 5-4. Valores de AIC y pendientes de la relaciones para las variables explicativas (tomadas de a una) de la abundancia de A. azarae (ln(IDRb+1)) en otoño.

Estación	Variable explicativa	Pendiente	AIC
Otoño	Altura del borde	1,17	33,78
	Altura del borde -1	0,86	37,58

De acuerdo a estos resultados se procedió a combinar el efecto de la altura del borde a t y t-1, pero esto produjo un modelo con un AIC mayor que el que sólo incluía el efecto de la altura del borde en t (AIC=33,78). Por esta razón, y gracias a que cumplía con los supuestos de normalidad y homogeneidad de la varianzas, se eligió como el mejor modelo el que incluía sólo la altura de borde en el momento del muestreo. En la Tabla 5-5 se describe el modelo final, que muestra que hay una relación positiva entre la altura de la vegetación en los bordes y la abundancia de A. azarae en otoño.

Tabla 5-5. Resultado del modelo final para la explicación de la variación de la abundancia de A. azarae en los bordes de campos de cultivo (ln (IDRb+1)) en el otoño.

Estación	Variable explicativa	df	F	p
Otoño	(Ordenada al origen)	1	531,45	**<0,01**
	Altura del borde	1	20,58	**<0,01**
Correlación temporal		Autorregresivo de primer orden Ordenado x Número de muestreo Agrupado x Sitio		
Modelado de la falta de Homogeneidad de varianzas		NO (Homocedástico)		
Normalidad		SI		
AIC		33,78		
Pendiente		1,17		

Invierno

Se efectuó el mismo procedimiento que para el otoño, obteniéndose relaciones significativas para los modelos que consideraron, en forma separada, la temperatura media mínima, las precipitaciones en t-1 y la tasa de consumo de Tyto alba en t-2 (Tabla 5-6)

Tabla 5.6. Valores de AIC y pendientes de la relaciones para las variables explicativas (tomadas de a una) de la abundancia de A. azarae (ln (IDRb+1)) en invierno.

Estación	Variable explicativa	Pendiente	AIC
Invierno	Temperatura mínima	-0,13	30,50
	Precipitaciones t-1	0,01	36,95
	Tasa de consumo de *Tyto alba t-2*	-4,30E-03	38,51

Ninguna de las combinaciones de distintas variables con la temperatura mínima media produjo modelos con un menor valor de AIC que el presentado por el modelo que incluía sólo esta. En la Tabla 5-7 se detalla el modelo final obtenido para la abundancia de A. azarae en los bordes durante el invierno (AIC= 30,50), que incluye, como en otoño, una autocorrelación temporal de primer orden (45 días) y que muestra una relación negativa entre la abundancia y la temperatura media mínima.

Tabla 5.7. Resultado del modelo final para la explicación de la variación de la abundancia de A. azarae en los bordes de campos de cultivo (ln (IDRb+1)) en el invierno

Estación	Variable explicativa	df	F	p
Invierno	(Ordenada al origen)	1	316,45	**<0,01**
	Temperatura media mínima	1	5,08	**0,04**
Correlación temporal		Autorregresivo de primer orden Ordenado x Número de muestreo Agrupado x Sitio		
Modelado de la falta de Homogeneidad de varianzas		NO (Homocedástico)		
Normalidad		SI		
AIC		30,50		
Pendiente		-0,13		

Primavera

Cuando se analizaron los datos de primavera no se encontraron variables explicativas que tuvieran una relación significativa con la variación de la abundancia de A. azarae, razón por la cual no se construyó un modelo explicativo.

Verano

En verano se procedió como en otoño e invierno, las variables incluidas en forma separada que arrojaron modelos con relaciones significativas se muestran en la Tabla 5-8

Tabla 5-8. Valores de AIC y pendientes de las relaciones para las variables explicativas (tomadas de a una) de la abundancia de A. azarae (ln (IDRb+1)) en verano.

Estación	Variable explicativa	Pendiente	AIC
Verano	Altura del borde t-2	1,53	47,36
	Cobertura verde del borde t-2	2,54	49,29
	Altura del cultivo t-1	1,05	49,60
	Altura de borde	1,08	52,94
	Temperatura mímina t-1	0,29	54,84

Tomando como base el modelo de la altura de borde con dos muestreos de retraso se empezó a combinar las variables explicativas, adicionándolas según orden creciente de AIC, hasta llegar a un modelo con el menor valor de AIC. El mejor de ellos fue el que incluyó, como explicación de la variación de la abundancia, al efecto de la altura del borde con dos muestreos de retraso, al efecto de la cobertura verde del borde, también con dos muestreos de retraso, y la interacción entre ellas. Tanto la altura como la cobertura de los bordes tuvieron una relación positiva con la abundancia, pero hubo una interacción entre ambas variables. Este modelo, como en otoño e invierno, mostró una autocorrelación temporal de primer orden, y un valor de AIC de 38,80. En la Tabla 5-9 se presentan los detalles del modelo.

Tabla 5-9. Resultado del modelo final para la explicación de la variación de la abundancia de A.azarae en los bordes de campos de cultivo (ln (IDRb+1)) en el verano

Estación	Variable explicativa	df	F	p
Verano	(Ordenada al origen)	1	32,67	**<0,01**
	Altura del borde t-2	1	24,31	**<0,01**
	Cobertura verde del borde t-2	1	0,03	**0,87**
	Altura del borde t-2: Cobertura verde del borde t-2	1	8,08	**0,01**
Correlación temporal		Autorregresivo de primer orden		
		Ordenado x	Número de muestreo	
		Agrupado x	Sitio	
Modelado de la falta de Homogeneidad de varianzas		NO (Homocedastico)		
Normalidad		SI		
AIC		38,80		

- Calomys laucha

Como se pudo apreciar en el capítulo 3, Calomys laucha fue encontrado tanto en los campos de cultivos como en sus bordes, por lo que la variable respuesta para los modelos fue el IDRg (Capítulo 3). Como para A. azarae, para poder cumplir con el supuesto de una distribución normal de los Modelos Lineales Generales Mixtos se utilizó la transformación logarítmica del IDR (ln(IDRg+1)). En primer lugar, se exploraron las relaciones entre la variable respuesta y cada una de las explicativas por separado considerando en conjunto los datos de todas las estaciones del año. Los modelos con relaciones significativas fueron los que incluyeron la altura del cultivo, la temperatura media mínima, la estacionalidad, la cobertura verde del borde y la altura del borde. En la Tabla 5-10 se detallan los resultados.

Tabla 5-10. Valores de AIC y pendientes de la relaciones para las variables incluidas separadamente para explicar las variaciones de abundancia (ln (IDRg+1)) de C. laucha en campos y bordes de cultivo (ordenadas de menor a mayor valor de AIC). El asterisco corresponde a los contrastes a posteriori realizados cuando la variable era categórica.

Variable explicativa	Pendiente	AIC
Altura de cultivo t-1	0,36	82,79
Altura de cultivo	0,36	84,64
Temperatura minima t-1	0,04	85,46
Estacionalidad	*	85,99
Cobertura verde del borde t-2	0,41	88,05
Cobertura verde del borde t-1	0,39	88,45
Altura del borde	0,23	89,02
Temperatura máxima t-1	0,02	91,92
Temperatura minima	0,03	91,97
Tasa de consumo de *A. cunicularia t-1*	-0,03	93,16
Temperatura máxima	0,02	94,10
Precipitaciones	1,80E-03	95,33
Precipitaciones t-1	1,90E-03	95,66
*	Media	Diferencia
Verano	0,61	A
Otoño	0,31	AB
Primavera	0,16	B
Invierno	0,10	B

Todos los modelos más complejos que incluían varias variables y que mostraron los menores valores de AIC incluyeron el efecto de la estacionalidad como el más fuerte y único significativo, por lo que se procedió a realizar modelos separados por estación del año.

Otoño

Lo primero que se buscó fue, como siempre, las relaciones entre cada variable explicativa y el IDRg de C. laucha. Los modelos que mostraron relaciones significativas fueron los que incluyeron la tasa de consumo por A. cunicularia en t-1, la tasa de consumo y la intensidad de la depredación del gato montés (L. geoffroyi) (Tabla 5-11).

Tabla 5-11. Valores de AIC y pendientes de las relaciones para las variables explicativas (tomadas de a una) de la abundancia de C. laucha (ln(IDRg+1)) en otoño.

Estación	Variable explicativa	Pendiente	AIC
Otoño	Tasa de consumo de *Athene cunicularia t*-1	-0,02	15,80
	Tasa de consumo de *Leopardus geoffroyi*	-3,40E-03	21,58
	Intensidad de depredación de *Leopardus geoffroyi*	-8,90E-05	28,08

De acuerdo a estos resultados, se prosiguió con la confección de modelos más complejos que combinaran el efecto de las variables explicativas. El modelo final con menor valor de AIC sólo incluyó la tasa de consumo por L. geoffroyi (AIC= 21,58), que influyó negativamente sobre la abundancia de C. laucha (pendiente negativa. Tabla 5-12). Sin embargo, cabe destacar que fue descartado el modelo que contemplaba la tasa de consumo de de A. cunicularia en t-1, debido a la falta de homogeneidad de varianzas, la cual no se pudo modelar mediante ninguna de las funciones disponibles en el paquete estadístico utilizado. En la tabla 5.12 se detalla el modelo final, que así como para A. azarae, incorporó una estructura de correlación temporal de errores de tipo autorregresivo de primer orden, y para el cumplimiento de los supuestos, el modelado de la varianza mediante una función exponencial. Finalmente el modelo entregó residuos normales y distribuidos homogéneamente.

Tabla 5-12. Resultado del Modelo final para explicar la abundancia de C. laucha en bordes y campos de cultivo (ln (IDR g +1)) en otoño.

Estación	Variable explicativa	df	F	p
Otoño	(Ordenada al origen)	1	6,84	**0,02**
	Tasa de consumo de *Leopardus geoffroyi*	1	67,45	**<0,01**
Correlación temporal		Autorregresivo de primer orden Ordenado x Número de muestreo Agrupado x Sitio		
Modelado de la falta de Homogeneidad de varianzas		Varianza exponencial Ordenado x Sitio		
Normalidad		SI		
AIC		21,58		
Pendiente		-3,40E-03		

Invierno

Para la estación de invierno, al igual que para el otoño, primero se buscaron las relaciones de cada variable explicativa con el ln (IDRg + 1). En este caso, los modelos que mejor explicaron la abundancia fueron los que incluyeron, por separado, el tipo de cultivo, tipo de cultivo en t-1, las precipitaciones y la tasa de consumo de T. alba en t-2 (Tabla 5-13).

Tabla 5-13. Valores de AIC y pendientes de las relaciones para las variables explicativas (tomadas de a una) de la abundancia de C. laucha (lnIDRg+1) en invierno. El asterisco corresponde a los contrastes a posteriori realizados cuando la variable era categórica.

Estación	Variable explicativa	Pendiente	AIC
Invierno	Tipo de cultivo	*	-4,18
	Tipo de cultivo t-1	*[1]	-3,52
	Precipitaciones	-2,50E-03	4,21
	Tasa de consumo de *Tyto alba t*-2	1,50E-03	5,96
	*	Media	Diferencia
	Pasto sembrado	0,40	A
	Trigo	0,14	AB
	Malezas	0,05	B
	*[1]	Media	Diferencia
	Pasto sembrado	0,51	A
	Trigo	0,14	AB
	Malezas	0,07	A

El mejor modelo que resultó de las combinaciones de distintas variables incluyó el tipo de cultivo y las precipitaciones (AIC= -20,77). Mayores niveles de precipitación influyeron negativamente sobre la abundancia de C. laucha, mientras que, de acuerdo a los contrastes, la abundancia de C. laucha en invierno fue mayor cuando el campo estaba cubierto por trigo o por una pastura implantada que cuando sólo estaba en rastrojo cubierto de malezas (Tabla 5.14). El modelo final incluyó el modelado de la correlación temporal mediante un modelo de simetría compuesta, ya que el autorregresivo utilizado en los modelos anteriores generaba una falta de normalidad en los errores, y también modeló la

falta de varianzas homogéneas mediante la función identidad siguiendo un criterio de agrupamiento por sitio de muestreo (Tabla 5-14).

Tabla 5-14. Modelo final para la explicación de la variación de la abundancia de C. laucha en bordes y campos de cultivo (ln (IDRg + 1)) en invierno.

Estación	Variable explicativa	df	F	p
Invierno	(Ordenada al origen)	1	4,10E+12	**<0,01**
	Tipo de cultivo	2	5,80E+11	**<0,01**
	Precipitaciones	1	49,71	**<0,01**
Correlación temporal		Simetría compuesta Agrupado x Sitio		
Modelado de la falta de Homogeneidad de varianzas		Varianza identidad Agrupado x Sitio		
Normalidad		SI		
AIC		-20,77		
Pendiente	Precipitaciones	-3,40E-03		
	Contrastes	**Media**	**E.E**	**Diferencia**
Tipo de cultivo	Pasto sembrado	0,26	0,06	A
	Trigo	0,22	0,06	A
	Malezas	0,06	4,20E-08	B

Primavera

Para la estación de primavera, al igual que para las demás estaciones, se comenzó buscando las relaciones entre las variables explicativas, de forma individual, con el ln (IDRg +1). Las variables que arrojaron modelos con relaciones significativas fueron el IDRg de A. azarae en t-2, la altura del cultivo y la cobertura verde del borde, la tasa de consumo por el gato montés, las precipitaciones y la intensidad de depredación de L. geoffroyi (Tabla 5-15).

Tabla 5-15. Valores de AIC y pendientes de las relaciones para las variables explicativas (tomadas de a una) de la abundancia de C. laucha (ln (IDRg+1)) en primavera

Estación	Variable explicativa	Pendiente	AIC
Primavera	IDR global de *Akodon azarae* t-2	0,27	13,98
	Altura de cultivo	0,49	16,60
	Cobertura verde del borde	-0,73	16,86
	Tasa de consumo de *Leopardus geoffroyi* t-*2*	0,01	20,68
	Precipitaciones	3,20E-03	27,29
	Intensidad de depredación de *Leopardus geoffroyi* t-2	2,10E-04	27,87

Como paso siguiente, se construyeron modelos complejos combinando las variables explicativas, hasta llegar al modelo con el menor valor de AIC (Tabla 5.16). Este modelo presentó un AIC de 2,90, y mostró el efecto de la abundancia de A. azarae a t-2, la altura de los cultivos y la cobertura verde de los bordes (Tabla 5-16). El modelo arrojó residuos normales y con varianza homogénea.

Tabla 5-16. Resultados del modelo final para la descripción de la variación de la abundancia de C. laucha en bordes y campos de cultivo (ln (IDRg+1)) en primavera.

Estación	Variable explicativa	df	F	p
Primavera	(Ordenada al origen)	1	57,65	**<0,01**
	IDR de *Akodon azarae t -2*	1	51,70	**<0,01**
	Altura del cultivo	1	15,70	**<0,01**
	Cobertura verde del borde	1	5,16	**0,05**
	IDR de *Akodon azarae t-2*: Altura de cultivo	1	39,33	**<0,01**
	IDR de *Akodon azarae t-2*: Cobertura verde del borde	1	0,21	**0,66**
	Altura del cultivo*:* Cobertura verde del borde	1	10,80	**<0,01**
	IDR de *Akodon azarae* t-2: Altura de cultivo*:* Cobertura verde del borde	1	1,87	**0,20**
Correlación temporal		Autorregresivo de primer orden Ordenado x Número de muestreo Agrupado x Sitio		
Modelado de la falta de Homogeneidad de varianzas		No (Homocedástico)		
Normalidad		SI		
AIC		2,90		

Verano

Para la estación de verano sólo se encontró una relación significativa y positiva entre el ln (IDRg +1) y las precipitaciones caídas en t-1 (Tabla 5.17). O sea que un mayor nivel de precipitaciones entre mediados y finales de primavera e inicios del verano determinaría una mayor abundancia de C. laucha durante el verano. Este modelo también incluyó una auto correlación temporal de orden 1 (Tabla 5-17).

Tabla 5-17. Resultado del modelo final para la explicación de la variación de la abundancia de C. laucha en campos y bordes (ln (IDRg+1)) en verano.

Estación	Variable explicativa	df	F	p
Verano	(Ordenada al origen)	1	11,09	**<0,01**
	Precipitaciones t-1	1	20,55	**<0,01**
Correlación temporal		Autorregresivo de primer orden Ordenado x Número de muestreo Agrupado x Sitio		
Modelado de la falta de Homogeneidad de varianzas		NO (Homocedástico)		
Normalidad		SI		
AIC		39,16		
Pendiente		3,80E-03		

DISCUSIÓN

De acuerdo a los modelos obtenidos, parte de las variaciones observadas tanto en la abundancia de A. azarae como en C. laucha pueden explicarse por un efecto estacional, y los efectos de las distintas variables explicativas varían de acuerdo a la época del año.

Para A. azarae, las variables que contribuyen a determinar sus números están relacionadas principalmente con las características de los bordes, como la altura y cobertura. En el otoño la mayor altura del borde tendría un efecto inmediato sobre la abundancia, mientras que en verano el efecto estaría determinado por la altura del borde en primavera, al inicio de la estación reproductiva, al igual que el efecto de la cobertura verde. Una relación similar fue encontrada para esta especie en Río Cuarto (Andreo et al. 2009b). La relación negativa entre la abundancia de A. azarae y las temperaturas mínimas en invierno es difícil de explicar biológicamente, aunque ya ha sido observada por Fraschina (2011) para la abundancia de O. flavescens en esta misma época del año. Una posible explicación es que mayores temperaturas en invierno generalmente se asocian a mayores precipitaciones, y estas tienen un efecto negativo sobre la supervivencia de los roedores. De acuerdo al ACP (Anexo 1) la precipitación estaría asociada a mayores temperaturas

mínimas. Para esta especie, aún cuando se detectó un efecto retrasado de la depredación por T. alba en el invierno, ninguna variable de depredación quedó incluida en el modelo final, como tampoco variables relacionadas con los campos de cultivo.

Para C. laucha, a diferencia de A. azarae, la depredación y las características de los campos contribuyeron a explicar las variaciones de abundancia. La abundancia en otoño resultó explicada principalmente por la tasa de consumo del gato montés, aunque también influiría la depredación por A. cunicularia, que no pudo ser incluida en los modelos. En invierno y primavera la abundancia estaría determinada principalmente por las características del cultivo: tipo y altura. Durante el invierno, la rotación con cultivos invernales como trigo y la implantación de pasturas proveen de cobertura en los campos, a diferencia de los que permanecen en rastrojo luego de los cultivos estivales, que mostraban muy baja cobertura total y de malezas en particular. En primavera también contribuyó positivamente a la abundancia de C. laucha la cobertura verde del borde, lo que indicaría que al inicio de la temporada reproductiva y en momentos en que, excepto los que tienen un cultivo invernal, los campos presentan condiciones desfavorables, esta especie utilizaría los bordes y sus condiciones influirían sobre la abundancia general. La abundancia de esta especie en verano estuvo positivamente relacionada con las precipitaciones en un período anterior, lo que estaría relacionado con un efecto sobre la cobertura vegetal, aunque la correlación entre las dos variables no es clara en el ACP, ambas contribuyen en forma positiva al primer componente.

Como ha sido detectado por Fraschina (2011) las precipitaciones en invierno tienen un efecto negativo sobre la abundancia de los roedores, mientras que en el período de primavera verano tienen un efecto positivo. En el primer caso, el efecto sería

incrementando la mortalidad, mientras que en el segundo, las precipitaciones actuarían sobre la vegetación, aumentando la cobertura verde y los recursos para los roedores.

El efecto de la depredación por gato montés sobre esta especie coincide con lo detectado en el Capítulo 4, ya que los Calomys (y probablemente C. laucha) son las presas más consumidas por este depredador y, por otro lado, podría estar determinando el tamaño poblacional en el momento del máximo (que ocurre en otoño). La relación con T. alba, por el contrario, fue positiva, indicando que la tasa de consumo de la lechuza de los campanarios aumenta con la abundancia de Calomys. Sin embargo, como se dijo en el capítulo 4, la ausencia de un efecto de T. alba puede haberse debido a que fue muy perseguida por los pobladores, y que la no detección de efectos sobre los roedores podría deberse a la baja cantidad de bolos recolectados.

Como conclusiones de este capítulo podemos destacar, por un lado, que en general las abundancias de los roedores mostraron una autocorrelación temporal de primer orden (hasta 45 días previos). Por otra parte, las dos especies más abundantes mostraron estar condicionadas por variables climáticas, pero A. azarae estaría más influido por variables relacionadas con la vegetación de los bordes, y C. laucha por efectos del manejo de los campos y de la depredación. Estos resultados son consistentes con lo planteado en el Capítulo 3, en donde se observó que las variaciones en A. azarae estarían principalmente influidas por factores que determinan la reproducción, mientras que en C. laucha serían importantes los factores que determinan la mortalidad.

ANEXO 1

En el presente anexo se evalúa la correlación entre las diferentes variables explicativas utilizadas para explicar los cambios de abundancia de A. azarae y C. laucha. Para ello se realizaron análisis de componentes principales (ACP) para cada una de las especies de roedor estudiadas No se realizaron correlaciones paramétricas debido a que los datos presentaban dependencia (hubo varias medidas en cada sitio).

El análisis de componentes principales es una técnica frecuentemente utilizada para ordenar y representar datos multivariados continuos a través de un conjunto de d=1,...,p combinaciones lineales ortogonales normalizadas de las variables originales que explican la variabilidad existente en los datos. (Balzarini et al. 2008).

En este caso se realizó un análisis de componentes principales basado en la matriz de correlación, y se consideró que las variables que mostraban una correlación similar con alguno de los componentes (CP), estaban relacionadas entre sí (Quinn 2002).

Cabe destacar que se considerará que una variable está fuertemente relacionada con un CP cuando su índice de correlación sea aproximadamente 0,6 o mayor.

A. azarae

- **Autovalores**

Se consideraron solo los cuatro primeros CP dado que son los únicos que poseen un autovalor mayor o igual a 1, lo cual implica que resumen aunque sea una o más variables (Tabla A.1).

Tabla A.1. Autovalores (Autovalor), proporción de la variabilidad explicada por cada CP (Proporción) y Proporción acumulada de variabilidad explicada por los CP en conjunto (Prop. Acum.).

CP	Autovalor	Proporción	Prop. Acum.
1	4,09	0,29	0,29
2	2,05	0,15	0,44
3	1,51	0,11	0,55
4	1,29	0,09	0,64

- **Correlaciones con las variables originales (carga de las variables)**

El CP1 nos muestra que la Altura del cultivo (Ac), la Cobertura verde del borde (CVb), la temperatura media mínima (Tmin) y la Temperatura media máxima (Tmax) están correlacionadas positivamente con la variabilidad resumida por este componente, haciendo que a su vez estén correlacionadas positivamente entre sí. Por otro lado la Tasa de consumo del gato montés (FO_Lg) y la Intensidad de depredación del gato montés (DEP) están correlacionadas positivamente entre sí, y negativamente con el CP1 y con las variables correlacionadas positivamente con este mismo (Tabla A.2). El CP2 muestra una correlación positiva con la Cobertura total del campo (CTc) y la Cobertura verde del campo (CVc) (Tabla A.2). El CP 3 muestra la correlación positiva con la Altura del cultivo (Ac) y la abundancia de C. laucha en el borde (IDRb_Cl), mientras que el CP 4 muestra una correlación positiva con la precipitación (Pp) y la Tasa de consumo de la lechucita de las vizcacheras (FO_Ac, Tabla A.2).

Tabla A.2. Correlación de las diferentes variables explicativas y los Componentes Principales (CP). CTc: Cobertura Total del campo, CVc: Cobertura Verde del campo, Ac: Altura del campo, CTb: Cobertura Total del borde, CVb: Cobertura Verde del borde, Ab: Altura del borde, Tmin: Temperatura media mínima, Tmax: Temperatura media máxima, Pp: Precipitaciones acumuladas, DEP: Intensidad depredación gato montés, FO_Lg: Tasa de consumo del gato montés, FO_Ta: Tasa de consumo de la lechuza de campanario, FO_Ac: Tasa de consumo de la lechucita de las vizcacheras, IDRb_Cl: abundancia de C. laucha en el borde.

Variables	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4
CTc	0,14	**0,81**	0,26	0,22
CVc	0,21	**0,76**	0,14	0,33
Ac	**0,63**	0,48	0,12	-0,06
CTb	0,25	-0,23	0,43	0,11
CVb	**0,65**	-0,02	0,13	-0,33
Ab	0,38	-0,32	**0,64**	-0,18
Tmin	**0,85**	0,06	0,12	-0,20
Tmax	**0,74**	0,03	-0,15	-0,27
Pp	0,48	-0,22	0,13	**0,57**
DEP	**-0,82**	0,14	0,28	-0,15
FO_Lg	**-0,72**	0,14	0,25	-0,33
FO_Ta	-0,52	0,07	0,49	0,28
FO_Ac	0,15	-0,47	-0,09	**0,57**
IDRb_Cl	0,09	-0,33	**0,59**	-0,06

C. laucha

- **Autovalores**

En este caso también se consideraron solo los cuatro primeros CP, dado que también fueron los únicos que poseen un autovalor mayor o igual a 1 (Tabla A.3).

Tabla A.3. Autovalores (Autovalor), proporción de la viariabilidad explicada por cada CP (Proporción) y Proporción acumulada de variabilidad explicada por los CP en conjunto (Prop. Acum.).

CP	Valor	Proporción	Prop Acum
1	3,26	0,25	0,25
2	2,97	0,23	0,48
3	1,78	0,14	0,62
4	1,25	0,10	0,71

- **Correlaciones con las variables originales (carga de las variables)**

El CP1 nos muestra que la Altura del cultivo (Ac), la Cobertura verde del borde (CVb), la temperatura media mínima (Tmin) y la Temperatura media máxima (Tmax) están correlacionadas positivamente con la variabilidad resumida por este componente, haciendo que a su vez estén correlacionadas positivamente entre sí (Tabla A.4). El CP2 muestra una correlación positiva entre la Tasa de consumo del gato montés (FO_Lg) y la Intensidad de depredación del gato montés (DEP), y negativamente con el CP1 y la Cobertura total del campo (CTc) (Tabla A.4). El CP 3 muestra la correlación positiva entre el componente, la Altura de los bordes (Ab) y la abundancia de *A. azarae* en campo y borde (IDRg_Aa), mientras que el CP 4 muestra la correlación positiva entre el componente, la precipitación (Pp) y la Tasa de consumo de la lechucita de las vizcacheras (FO_Ac) (Tabla A.4).

Tabla A.4. Correlación de las diferentes variables explicativas y los Componentes Principales (CP). CVb: Cobertura Verde del borde, Ab: Altura del borde, CTc: Cobertura Total del campo, CVc: Cobertura Verde del campo, Ac: Altura del campo, CTb: Cobertura Total del borde, Tmin: Temperatura media mínima, Tmax: Temperatura media máxima, Pp: Precipitaciones acumuladas, DEP: Intensidad depredación gato montés, FO_Lg: Tasa de consumo del gato montés, IDRb_Aa: abundancia de *A. azarae* en campo y borde, FO_Ta: Tasa de consumo de la lechuza de campanario, FO_Ac: Tasa de consumo de la lechucita de las vizcacheras.

Variables	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4
CVb	**0,66**	0,07	0,30	-0,28
Ab	0,24	0,11	**0,75**	-0,05
CTc	0,39	**-0,61**	-0,33	0,25
CVc	0,43	-0,49	-0,35	0,38
Ac	**0,78**	-0,11	-0,12	0,09
CTb	0,25	-0,23	0,43	0,11
Tmin	**0,85**	0,10	0,32	-0,08
Tmax	**0,76**	0,48	-0,14	-0,11
Pp	0,35	0,15	0,36	**0,65**
DEP	-0,10	**0,87**	-0,35	0,09
FO_Lg	-0,03	**0,88**	-0,33	-0,01
IDRg_Aa	-0,42	0,25	**0,62**	0,13
FO_Ta	-0,47	-0,42	0,18	0,27
FO_Ac	-0,03	0,56	0,02	**0,64**

CAPÍTULO VI

DISCUSIÓN Y CONSIDERACIONES FINALES

En este trabajo se describieron las variaciones de abundancia de los roedores en un agroecosistema del norte de la Provincia de Buenos Aires, relacionando estos cambios de abundancia con las variaciones en condiciones climáticas, de la vegetación, del uso de los campos y de la depredación. El seguimiento se realizó a lo largo de 3 años (comenzando en época de baja densidad y de inicio de la estación reproductiva) y en tres sitios distintos, pudiendo evaluar el grado de variabilidad entre sitios (debidos principalmente al uso de los campos) y a lo largo del tiempo, influidos por cambios de los cultivos y de condiciones climáticas.

La abundancia de roedores mostró variaciones a lo largo de las estaciones del año, y de acuerdo tanto a variables climáticas como a las variaciones en el uso de los campos (tipo de cultivo implantado, manejo de los rastrojos, manejo de bordes). La abundancia de *A. azarae* y *C. laucha*, así como los factores que las determinaron, mostraron variaciones según la estación del año, razón por la cual se desarrollaron modelos separados por estación.

Por otra parte, las distintas especies de roedores respondieron diferencialmente ante las variaciones ambientales, dependiendo en gran medida de su uso del hábitat, y probablemente también de las interacciones interespecíficas. *A. azarae*, que usa en mayor medida los bordes, fue la especie de roedor que mostró un patrón estacional más marcado. Los modelos que describen su abundancia, coincidentemente, incluyeron en la mayoría de los casos, variables que también muestran cambios estacionales, como la precipitación, temperatura, y características de la vegetación de los bordes, como altura y cobertura. Las

variaciones de abundancia de C. laucha, que se encuentra en mayor medida en los campos de cultivo, estuvieron relacionadas con las características de la vegetación y el tipo de cultivo de los campos, siendo menos abundante en los campos de rastrojos de soja en invierno respecto a los campos que presentaban trigo o pastura implantada (en estos últimos dos casos la cobertura vegetal verde era mayor). Asimismo, en esta época del año la abundancia de esta especie estuvo negativamente asociada a las precipitaciones, tal como se ha observado en trabajos anteriores, donde las precipitaciones en épocas de bajas temperaturas son causa de mortalidad (Fraschina 2011). Por otro lado, la abundancia en el otoño, momento del pico poblacional de esta especie, estuvo negativamente asociada a la tasa de consumo del gato montés. Aunque este depredador consume una menor proporción de Calomys que T. alba, tal vez la baja abundancia de esta especie de depredador aéreo durante el periodo de estudio, puede ser la causante de la falta de efecto sobre C. laucha. Cabe aclarar que, aunque no pudimos distinguir los restos óseos de C. laucha de los de C. musculinus, debido a la baja abundancia de la segunda especie (ya que en los últimos 18 meses de muestreo no fue capturada) creemos que el consumo se orientó principalmente hacia C. laucha.

La precipitación también estuvo relacionada con la abundancia de C. laucha en verano, pero en este caso su efecto fue positivo y con un tiempo de retraso. Este retraso se debería a que en esta época el efecto de las precipitaciones en lugar de ser directo y afectar la supervivencia, actuaría a través de su efecto sobre la vegetación, aumentando la cobertura y la disponibilidad de alimento y/o refugios (Fraschina 2011).

En los bordes de los campos de cultivo se observó una gran dominancia numérica de A. azarae, en coincidencia con numerosos trabajos previos realizados en el área de estudio

(Fraschina 2011). Las otras especies que también usan los bordes, como O. flavescens y C. musculinus, fueron capturadas ocasionalmente y en baja abundancia. C. musculinus fue capturado sólo los primeros meses de muestreo, y estuvo ausente en todo el período de muestreo en uno de los sitios. Estas fluctuaciones entre años han sido observadas previamente para esta especie, y se las relacionó con cambios en la abundancia de A. azarae, con la cual compite (Busch et al. 2005). En este estudio, la abundancia de A. azarae se incrementó en los períodos 2009- 2010 y 2010- 2011 respecto a 2008-2009, lo cual podría haber influido sobre la abundancia de C. musculinus y de O. flavescens. Una explicación alternativa es que C. musculinus haya sufrido los efectos de la sequía en el período 2008-2009, que sumado al efecto de la depredación, no haya permitido una recuperación de los números.

En cuanto a los mecanismos involucrados en las variaciones de los números, los resultados del Capítulo 3 sugieren que las variaciones climáticas podrían influir sobre la duración de la estación reproductiva de A. azarae, como ha sido citado para numerosas especies de roedores, que extienden o acortan la estación reproductiva según las condiciones ambientales (Stenseth et al. 1998, Lima et al. 1999, Jaksic 2001, Lima et al. 2001, Lima et al. 2002a, Andreo et al. 2009a, Fraschina 2011) y también sobre la supervivencia en el período frío. Para C. laucha, que es más afectada por el tipo de labores y la depredación, las variaciones de abundancia probablemente estén más relacionadas con variaciones en la mortalidad que en la reproducción, aunque los tipos de cultivo implantados también pueden influir sobre la reproducción, ya que los cultivos invernales proveen cobertura vegetal verde durante octubre y noviembre, favoreciendo el inicio de la temporada reproductiva.

Aunque en los modelos no se detectó una interacción entre tipo de cultivo y depredación, es probable que en aquellos sitios donde los campos permanecían con menor cobertura vegetal durante más tiempo (los que tienen rotación sólo con soja) haya habido mayor intensidad de depredación, ya que el efecto de la depredación se detectó en otoño, momentos en que los campos mostraban baja cobertura vegetal.

Estos resultados coinciden con las tendencias observadas en los últimos años en las poblaciones de roedores, ya que A. azarae mostró pocas variaciones mientras que los Calomys declinaron sus abundancias. Por otro lado, si bien existían estudios en el área acerca de la intensidad de la depredación aérea sobre roedores (Bellocq 1987, 1988, Bellocq y Kravetz 1990, Bellocq 1998), este trabajo, además de brindar información sobre un depredador terrestre, muestra evidencias de que los depredadores pueden influir sobre las abundancia de los roedores, contrariamente a la hipótesis postulada por Korpimaki y Krebs (1996) de que sólo consumirían el excedente poblacional, y que se podrían recuperar por reproducción. Si la depredación se mantiene durante el otoño- invierno, cuando ya no hay reproducción, no podría haber una respuesta reproductiva compensatoria de los roedores.

La presión ejercida por las actividades antrópicas está causando en los últimos tiempos una disminución en la abundancia de los depredadores (de Villafañe 1977, Kravetz 1978a, Busch y Kravetz 1992, Fedriani et al. 2001, Fedriani y Kohn 2001, Sovada et al. 2001, Pia et al. 2003, Farias y Kittlein 2008), lo que podría permitir un incremento de las especies del género Calomys, y esto, en el caso de C. musculinus, incrementaría el riesgo de que ocurran casos de Fiebre Hemorrágica Argentina. Lamentablemente, las pocas capturas

de esta especie no permitieron el desarrollo de modelos explicativos para la variación de su abundancia.

En síntesis, las conclusiones del presente trabajo son que:

- La precipitación contribuyó a explicar las variaciones de abundancia de A. azarae y C. laucha.
- La temperatura contribuyó a explicar la variación de abundancia de A. azarae en invierno.
- Las características de la vegetación: altura y cobertura verde, también contribuyen a explicar las variaciones de abundancia de ambas especies
- Las variables relacionadas con los cultivos contribuyeron a explicar la abundancia de C. laucha, pero no de A. azarae. Hubo mayor abundancia en sitios con rotación de cultivos que cuando sólo se cultivó soja.
- La depredación por L. geoffroyi contribuyó a explicar la abundancia de C. laucha, pero no de A. azarae
- Las abundancias de ambas especies mostraron variaciones estacionales, y las variables que las explicaron también cambiaron según la época del año. La precipitación mostró un efecto positivo en verano y negativo en invierno, la depredación influyó negativamente sobre la abundancia de C. laucha sólo en otoño.
- De los 4 depredadores estudiados, el zorro gris pampeano fue el más generalista y no registró consumo de roedores, seguido por la lechucita de las vizcacheras, que también consume insectos. El gato montés y la lechuza de los campanarios mostraron especialización en mamíferos, con gran proporción de roedores. En ambos casos, el género más consumido (en número de ejemplares) fue Calomys. Sin

embargo, para el gato montés, el que más aportaría biomasa en la dieta sería el cuis pampeano (C. aperea).

REFERENCIAS

Aars, J. y R. A. Ims. 2002. Intrinsic and climatic determinants of population demography: the winter dynamics of tundra voles. Ecology **83**:3449-3456.

Altieri, M. A. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. Agriculture, Ecosystems & Environment **74**:19-31.

Anderson, D. R., K. P. Burnham, y W. L. Thompson. 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. Journal of Wildlife Management **64**:912-923.

Andersson, M. y S. Erlinge. 1977. Influence of predation on rodent populations. Oikos **29**:591-597.

Andreo, V., M. Lima, C. Provensal, J. Priotto, y J. Polop. 2009a. Population dynamics of two rodent species in agro-ecosystems of central Argentina: intra-specific competition, land-use, and climate effects. Population Ecology **51**:297-306.

Andreo, V., C. Provensal, M. Scavuzzo, M. Lamfri, y J. Polop. 2009b. Environmental factors and population fluctuations of Akodon azarae (Muridae: Sigmodontinae) in central Argentina. Austral Ecology **34**:132-142.

Angelstam, P. y B. Pettersson. 1997. Boreal ecosystems and landscape - structure, functions and conservation of biodiversity. En L. Hansson, editor. Ecological Bulletins.

Antinuchi, C. D. y C. Busch. 2000. Metabolic rates and thermorregulatory characteristics of Akodon azarae (Rodentia: Sigmodontinae). Revista Chilena de Historia Natural **73**:131-138.

Balzarini, M. G., L. Gonzalez, M. Tablada, F. Casanoves, J. A. Di Rienzo, y C. W. Robledo. 2008. Infostat: Manual del Usuario. Editorial Brujas, Córdoba, Argentina.

Barnes, A. M. 1975. Problems of rodent control in rural tropical areas. Bulletin WHO **52**:123-130.

Begenesic, F. 2002. Hacia un país sojero. Secretaria de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos. 12 páginas.

Begon, M., C. R. Townsend, y J. L. Harper. 2006. Ecology, From Individuals to Ecosystems. 4º Edition edition. Blackwell Publishing. 759 páginas.

Bellocq, M. I. 1987. Selección de hábitat de caza y depredación diferencial de Athene cunicularia sobre roedores en ecosistemas agrarios. Revista Chilena de Historia Natural **60**:81-86.

Bellocq, M. I. 1988. Dieta de Athene cunicularia (Aves, Strigidae) y sus variaciones estacionales en ecosistemas agrarios de la pampa Argentina. Physis **19**:17-22.

Bellocq, M. I. 1998. Prey selection by breeding and nonbreeding Barn Owls in Argentina. Tha Auk **115**:224-229.

Bellocq, M. I. y F. O. Kravetz. 1983. Identificación de especies, sexo y edad relativa a partir de restos óseos de roedores de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Historia Natural (Corrientes) **3**:101-112.

Bellocq, M. I. y F. O. Kravetz. 1990. Practical and theoretical implications of perch use for avian predator on rodent populations. Ecosur **16**:61-67.

Berryman, A. A. 1999. Principles of Population Dynamics and Their Application. Stanley Thornes Ltd., Cheltenhem, UK. 243 páginas.

Bilenca, D. N. y F. O. Kravetz. 1995. Patrones de abundancia relativa en ensambles de pequeños roedores de la región pampeana. Ecología Austral **5**:21-30.

Bilenca, D. N. y F. O. Kravetz. 1998. Seasonal variations in microhabitat use and feeding habits of the pampas mouse Akodon azarae in agroecosystems of central Argentina. Acta Theriologica **43**:193–205.

Bilenca, D. N. y F. Miñarro. 2004. Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVP) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Fundación Vida Silvestre, Buenos Aires, Argentina. 352 páginas.

Birney, E. C., W. E. Grant, y D. D. Baird. 1976. Importance of vegetative cover to cycles of Microtus populations. Ecology **57**:1043-1051.

Biró, Z., J. Lanszki, L. Szemethy, M. Heltai, y E. Randi. 2005. Feeding habits of feral domestic cats (Felis catus), wild cats (Felis silvestris) and their hybrids: trophic niche overlap among cat groups in Hungary. Journal of Zoology **266**:187-196.

Bisceglia, S. B. C., J. A. Pereira, P. Teta, y R. D. Quintana. 2008. Food habits of Geoffroy's cat (Leopardus geoffroyi) in the central Monte desert of Argentina. Journal of Arid Environments **72**:1120-1126.

Bisceglia, S. B. C., J. A. Pereira, P. Teta, y R. D. Quintana. 2011. Rodent selection by Geoffroy's cats in a semi-arid scrubland of central Argentina. Journal of Arid Environments **75**:1024-1028.

Blackwell, G. L., M. A. Potter, J. A. McLennan, y E. O. Minot. 2003. The role of predators in ship rat and house mouse population eruptions: drivers or passengers? Oikos **100**:601-613.

Bolger, D. T., A. C. Alberts, R. M. Sauvajot, P. Potenza, C. Mc Calvin, D. Trant, S. Mazzoni, y M. E. Soulé. 1997. Response of rodents to habitat fragmentation in coastral southern California. Ecological Applications **7**:552-563.

Bonaventura, S. M., M. I. Bellocq, y F. O. Kravetz. 1988. Selección de habitat por roedores en campos de cultivo. Physis **46**:61-66.

Bonaventura, S. M. y M. C. Cagnoni. 1995 La vegetación de los bordes de caminos en agroecosistemas. Physis (Buenos Aires) **50**:63–71.

Bowers, M. A. y J. L. Dooley Jr. 1991. Landscape composition and the intensity and outcome of two-species competition. Oikos **60**:180-186.

Bozinovic, F., J. M. Rojas, P. A. Gallardo, R. E. Palma, y E. Gianoli. 2010. Body mass and water economy in the South American olivaceous field mouse along a latitudinal gradient: Implications for climate change. Journal of Arid Environments **75**:411-415.

Brillhart, D. E. y D. W. Kaufman. 1995. Spatial and seasonal variation in prey use by coyotes in north central Kansas. Southwestern Naturalist **40**:160–166.

Brown, J. S. 1988 Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. . Behav Ecol Sociobiol **22**:37–47.

Burel, F., J. Baudry, A. Butet, P. Clergeau, Y. Delettre, D. Le Coeur, F. Dubs, N. Morvan, G. Paillat, S. Petit, C. Thenail, E. Brunel, y J.-C. Lefeuvre. 1998. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. Acta Oecologica **19**:47-60.

Burnham, K. P. y D. R. Anderson. 1998. Model selection and inference: a proactical information. Theoretic. Approach. Springer, New York. 353 páginas.

Busch, C. 2010. Energética y termorregulación. En J. J. Polop y M. Busch, editores. Biología y Ecología de pequeños roedores en la región pampeana de Argentina. Enfoques y Perspectivas. Universiadad nacional de Cordoba, Cordoba, Argentina..

Busch, M. 1987. Compencia Interespecifica en roedores silvestres. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

Busch, M., M. R. Alvarez, E. A. Cittadino, y F. O. Kravetz. 1997. Habitat selection and interspecific competition in rodents in pampean agroecosystems. Mammalia **61**:167–184.

Busch, M., D. N. Bilenca, E. A. Cittadino, y G. R. Cueto. 2005. Effect of removing a dominant competitor, Akodon azarae (Rodentia, Sigmodontinae) on community and population parameters of small rodent species in Central Argentina. Austral Ecology **30** 168- 178

Busch, M. y K. Hodara. 2006. Uso y selección de hábitat y competencia interespecífica en roedores sigmodontinos de la región pampeana. En J. Polop y M. Busch, editores. Biología de roedores sigmodontinos en la región pampeana. Editorial de la Universidad Nacional de Córdoba.

Busch, M. y F. O. Kravetz. 1992. Competitive interactions among rodents (Akodon azarae, Calomys laucha, C. musculinus and Oligoryzomys flavescens) in a two habitat system. I. Spatial and numerical relationships. Mammalia **56**:45–56.

Busch, M., F. O. Kravetz, R. E. Percich, y G. A. Zuleta. 1984. Propuestas para un control ecológico dela Fiebre Hemorrágica Argentina a traves del manejo del hábitat. Medicina (Buenos Aires) **44**:34-40.

Busch, M., M. H. Miño, J. R. Dadon, y K. Hodara. 2000. Habitat selection by Calomys musculinus (Muridae, Sigmodontinae) in crop areas of the pampean region, Argentina. Ecología Austral **10**:15-26.

Busch, M., M. H. Miño, J. R. Dadón, y K. Hodara. 2001. Habitat selection by Akodon azarae and Calomys laucha (Rodentia, Muridae) in pampean agroecosystems. Mammalia **65**:167-184.

Cameron, G. y D. Scheel. 2001. Getting Warmer: Effect of global climate change on distribution of rodents in Texas. Journal of Mammalogy **82**:652-680.

Canepuccia, A. D., M. M. Martinez, y A. I. Vassallo. 2007. Selection of waterbirds by Geoffroy's cat: Effects of prey abundance, size, and distance. Mammalian Biology - Zeitschrift fur Saugetierkunde **72**:163-173.

Carbajo, A. y U. Pardiñas. 2007. Spatial distribution model of a hantavirus Reservoir, the long-tailed colilargo (Oligoryzomys longicaudatus), in argentina. Journal of Mammalogy **88**:1555-1568.

Cavia, R., I. E. Gómez Villafañe, E. A. Cittadino, D. N. Bilenca, M. H. Miño, y M. Busch. 2005. Effects of cereal harvest on abundance and spatial distribution of the rodent Akodon azarae in central Argentina. Agriculture, Ecosystems & Environment **107**:95-99.

Cittadino, E. A., P. De Carli, M. Busch, y F. O. Kravetz. 1994. Effects of food supplementation on rodents in winter. Journal of Mammalogy **75**:446-453.

Cole, E. C., W. C. Mc Comb, M. Newton, J. P. Leeming, y C. L. Chambers. 1998. Response of small mammals to clear cutting, burning and glyphosate application in the Oregon Coast range. Journal of Wildlife Management **62**:1207-1216.

Collins, R. y G. Barrett. 1997. Effects of habitat fragmentation on meadow vole (Microtus pennsylvanicus) population dynamics in experiment landscape patches. Landscape Ecology **12**:63-76.

Coulson, T., E. A. Catchpole, S. D. Albon, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, T. H. Clutton-Brock, M. J. Crawley, y B. T. Grenfell. 2001. Age, Sex, Density, Winter Weather, and Population Crashes in Soay Sheep. Science **292**:1528-1531.

Courtalon, P. 2003. Comparación de la comunidad de roedores sigmodontinos entre parcelas de maíz y soja de agroecosistemas pampeanos. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

Courtalon, P. y M. Busch. 2010. Community structure and diversity of Sigmodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae) inhabiting maize and soybean fields in Pampean agroecosystems, Argentina. Interciencia **35**:812-817.

Crespo, J. A. 1944. Contribución al conocimiento de la ecología de algunos dasypódidos (Edentata) argentinos. Revista Argentina de Zoogeografía, Buenos Aires (Argentina) **4**:7-39.

Crespo, J. A. 1966. Ecología de una comunidad de roedores silvestres en el Partido de Rojas, Provincia de Buenos Aires. Revista del Museo Argentino de Ciencia Naturales Bernardino Rivadavia **1**:79-134.

Chou, C. W., P. F. Lee, k. H. Lu, y H. T. Yu. 1998. A population study of house mice (Mus musculus castaneus) inhabiting rice granaries in Taiwan. Zoological Studies **37**:201–212.

de Villafañe, G. 1977. Dinámica de las comunidades de roedores en agroecosistemas pampásicos. Medicina (Buenos Aires) **37**:128-140.

de Villafañe, G., S. M. Bonaventura, M. I. Bellocq, y R. E. Percich. 1988a. Habitat selection, social structure, density and predation in populations of Cricetine rodents in the pampa region of Argentina and the effects of agricultural practices on them. Mammalia **52**:339-359.

de Villafañe, G., S. M. Bonaventura, M. I. Bellocq, y R. E. Percich. 1988b. Habitat selection, social structure, density and predation in populations of Crocetotine

rodents in the pampas region of Argentina and the effects of agricultural practices in them. Mammalia **52**:339-359.

de Villafañe, G., J. Merler, R. Quintana, y R. Bo. 1992. Habitat selection in cricetine rodent populations on maize field in the Pampa Region of Argentina. Mammalia **56**:215-229.

de Villafañe, G., R. Quintana, J. Merler, y S. M. Bonaventura. 1994. Selectión de habitat y efecto de la densidad en Akodon azarae y Calomys laucha (Mammalia, Rodentia, Muridae). Studies on Neotropical Fauna and Environment **29**:113-123.

Derpsch, R. 1997. Importancia de la siembra directa para obtener la sustentabilidad de la producción agrícola. 5º Congreso Nacional de Siembra Directa de AAPRESID, Mar del Plata: 153-176

Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada, y C. W. Robledo. 2012. InfoStat. Grupo Infostat, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.

Dickman, C. R. 1992. Predation and habitat shift in the house mouse, Mus domesticus. Ecology(Durham) **73**:313-322.

Duchin, J. S., F. T. Koster, C. J. Peters, G. L. Simpson, B. Tempest, S. R. Zaki, T. G. Ksiazek, P. E. Rollin, S. Nichol, E. T. Umland, R. L. Moolenaar, S. E. Reef, K. B. Nolte, M. M. Gallaher, J. C. Butler, y R. F. Breiman. 1994. Hantavirus Pulmonary Syndrome: A Clinical Description of 17 Patients with a Newly Recognized Disease. New England Journal of Medicine **330**:949-955.

Eagan, T. S., J. C. Beasley, Z. H. Olson, y O. E. Rhodes. 2011. Impacts of generalist mesopredators on the demography of small-mammal populations in fragmented landscapes. Canadian Journal of Zoology **89**:724-731.

Ehrlich, P. R. y A. H. Ehrlich. 1992. The value of biodiversity. Ambio **21**:219-226.

Elias, D. J. 1988. Overview of rodent problem in developing countries. FAO, Boletin fitosanitario **36**:107-110.

Elias, D. J. y D. G. Valencia. 1984. La agricultura latinoamericana y los vertebrados plaga. Interciencia **9**:223-229.

Ellis, B. A., J. N. Mills, J. E. Childs, M. C. Muzzini, K. T. McKee Jr, D. A. Enria, y G. E. Glass. 1997. Structure and floristics of habitats associated with five rodent species in an agroecosystem in Central Argentina. Journal of Zoology **243**:437-460.

Erlinge, S. 1987. Predation noncyclicity in a microtine population in southern Sweden. Oikos **50**:347-352.

Erlinge, S., G. Goransson, L. Hansson, G. Hogstedt, O. Liberg, I. N. Nilsson, T. Nilsson, T. von Schantz, y M. Sylven. 1983. Predation as a regulating factor on small rodent populations in southern Sweden. Oikos **40**:36-52.

Farias, A. A. y M. J. Kittlein. 2008. Small-scale spatial variability in the diet of pampas foxes (Pseudalopex gymnocercus) and human-induced changes in prey base. Ecological Research **23**:543-550.

Fedriani, J. M., T. K. Fuller, y R. M. Sauvajot. 2001. Does availability of anthropogenic food enhance densities of omnivorous mammals? An example with coyotes in southern California. Ecography **24**:325-331.

Fedriani, J. M. y M. H. Kohn. 2001. Genotyping faeces links individuals to their diet. Ecology Letters **4**:477-483.

Foley, J. A., R. De Fries, y G. P. Asner. 2005. Global consequence of land use. Science **309**:570-574.

Fraschina, J. 2011. Efectos de cambios en el uso de la tierra sobre ensambles de roedores en agroecosistemas pampeanos. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

Fraschina, J., C. Knight, y M. Busch. 2009. Foraging efficiency of Akodon azarae under different plant cover and resource levels. Journal of Ethology **27**:447.

García, V. B. y M. J. Kittlein. 2005. Diet, habitat use, and relative abundance of pampas fox (Pseudalopex gymnocercus) in northern Patagonia, Argentina. Mammalian Biology - Zeitschrift fur Saugetierkunde **70**:218-226.

Garsd, A. y W. E. Howard. 1981. A 19-year study of microtine population fluctuations using time-series analysis. Ecology **62**:930-937.

Garsd, A. y W. E. Howard. 1982. Microtine population fluctuations: An ecosystem approach based on time-series analysis. Journal of Animal Ecology **51**:225-234.

Gehring, T. M. y R. K. Swihart. 2003. Body size, niche breadth, and ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predators in an agricultural landscape. Biological Conservation **109**:283-295.

George, W. G. 1974. Domestic Cats as Predators and Factors in Winter Shortages of Raptor Prey. The Wilson Bulletin **86**:384-396.

Getz, L. L. 1985. Habitats. En R. H. Tamarin, editor. Biology of New World Microtus. The American Society of Mammalogists, Special Publication 8, Shippensburg State College, Shippensburg, Pennsylvania, USA.

Ghersa, C. M. y R. J. C. León. 2001. Ecología del paisaje pampeano: consideraciones para su manejo y conservación. En Z. Naveh y A. S. Lieberman, editores. Ecología de Paisajes, Teoría y Aplicaciones. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires.

Gilabert, M. A., J. González-Piqueras, y J. García-Haro. 1997. Acerca de los Indices de Vegetación. Revista de Teledetección **8**:1-10.

Gilg, O., I. Hanski, y B. Sittler. 2003. Cyclic Dynamics in a Simple Vertebrate Predator-Prey Community. Science **302**:866-868.

Gómez Villafañe, I. E., D. N. Bilenca, R. Cavia, M. H. Miño, E. A. Cittadino, y M. Busch. 2001 Rodents infestations on poultry farms in Central Argentina: habitat associations. British Poultry Science **42** 300-307.

Gómez Villafañe, I. E., F. Miñarro, M. Ribicich, C. A. Rossetti, D. Rossotti, y M. Busch. 2004 Assessment of the risks of rats (Rattus norvegicus) and opossums (Didelphis albiventris) in different poultry-rearing areas in Argentina. Brazilian Journal of Microbiology **35**:359–363.

Gonzalez Fischer, C. M., M. Codesido, P. Teta, y D. N. Bilenca. 2011. Seasonal and geogrephic variation in the diet of Barn Owls (Tyto alba) in temparete agroecosystems of Argentina. Ornitología Neotropical **22**:195-305.

Granjon, L., J. F. Cosson, E. Quesseveur, y B. Sicard. 2005. Population dynamics of the multimammate rat mastomys huberti in an annually flooded agricultural region of central Mali. Journal of Mammalogy **86**:997-1008.

Grant, W. E., E. C. Birney, N. E. French, y D. M. Swift. 1982. Structure and productivity of grassland small mammal communities related to grazing-induced changes in vegetative cover. Journal of Mammalogy **63**:248-260.

Hall, A. J., C. M. Reballa, C. M. Ghersa, y P. H. Culot. 1992. Field-crop systems of the Pampas. En C. J. Pearson, editor. Field crop ecosystems (Ecosystems of the world). Elservier, Amsterdam.

Hansen, T. F., N. C. Stenseth, y H. Henttonen. 1999. Multiannual Vole Cycles and Population Regulation during Long Winters: An Analysis of Seasonal. American Naturalist **154**:129.

Hanski, I., L. Hansson, y H. Henttonen. 1991. Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. Journal of Animal Ecology **60**:353-367.

Hanski, I. y H. Henttonen. 1996. Predation on Competing Rodent Species: A Simple Explanation of Complex Patterns. The Journal of Animal Ecology **65**:220-232.

Hanski, I., H. Henttonen, E. Korpimäki, L. Oksanen, y P. Turchin. 2001. Small-Rodent Dynamics and Predation. Ecology **82**:1505-1520.

Harrington, R., I. Woiwod, y T. Sparks. 1999. Climate change and trophic interactions. Trends in Ecology & Evolution **14**:146-150.

Hawkins, C. E. y P. A. Racey. 2008. Food Habits of an Endangered Carnivore, Cryptoprocta ferox, in the Dry Deciduous Forests of Western Madagascar. Journal of Mammalogy **89**:64-74.

Henttonen, H. 1987. The impact of spacing behaviour in microtine rodents on the dynamicsof least weasels Mustela nivalis-a hypothesis. Oikos **50**:366-370.

Henttonen, H., T. Oksanen, A. Jortikka, y V. Haukisalmi. 1987. How much do weasels shape microtine cycles in the northern Fennoscandian taiga? Oikos **50**:353-365.

Hodara, K. y M. Busch. 2006. Return of preferred habitats (edges) as a function of distance in Akodon azarae (Rodentia, Muridae) in cropfield-edge systems of central Argentina J Ethol **21**:141–145.

Hodara, K. y M. Busch. 2010. Patterns of macro and microhabitat use of two rodent species in relation to agricultural practices. Ecological Research **25**:113-121.

Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? Trends in Ecology & Evolution **15**:56-61.

Huntly, N. y R. S. Inouye. 1987. Small mammal populations of an old-field chronosequence: Successional patterns and associations with vegetation. Journal of Mammalogy **68**:739-745.

Iriarte, J. A., L. C. Contreras, y F. M. Jaksic. 1989. A Long-Term Study of a Small-Mammal Assemblage in the Central Chilean Matorral. Journal of Mammalogy **70**:79-87.

Jaksic, F. M. 1986. Predation upon small mammals in shrublands and grasslands of southern South America: ecological correlates and presumable consequences. Revista Chilena de Historia Natural **59**:209-221.

Jaksic, F. M. 2001. Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. Ecography **24**:241-250.

Jaksic, F. M. y M. Lima. 2003. Myths and facts on ratadas: Bamboo blooms, rainfall peaks and rodent outbreaks in South America. Austral Ecology **28**:237-251.

Khan, A. S., R. F. Khabbaz, L. R. Armstrong, R. C. Holman, S. P. Bauer, J. Graber, T. Strine, G. Miller, S. Reef, J. Tappero, P. E. Rollin, S. T. Nichol, S. R. Zaki, R. T. Bryan, L. E. Chapman, C. J. Peters, y T. G. Ksiazek. 1996. Hantavirus Pulmonary Syndrome: The First 100 US Cases. Journal of Infectious Diseases **173**:1297-1303.

Kittlein, M. J. 2009. Population dynamics of pampas mice (Akodon azarae): signatures of competition and predation exposed through time-series modeling. Population Ecology **51**:143-151.

Klok, C. y A. Roos. 2007. Effects of vole fluctuations on the population dynamics of the barn owl Tyto alba. Acta Biotheoretica **55**:227-241.

Korfanta, N. M., D. B. McDonald, T. C. Glenn, y C. Handel. 2005. Burrowing Owl (Athene cunicularia) population genetics: a comparison of North American forms and migratory habits. The Auk **122**:464-478.

Korpimaki, E. y C. J. Krebs. 1996. Predation and population cycles of small mammals. BioScience **46**:754-764.

Korpimaki, E. y K. Norrdahl. 1989a. Avian predation on mustelids in Europe. 2. Impact on small mustelid and microtine dynamics-a hypothesis. Oikos **55**:273-276.

Korpimäki, E. y K. Norrdahl. 1989b. Predation of Tengmalm's owls: numerical responses, functional responses and dampening impact on population fluctuations of microtines. Oikos **54**:154-164.

Korpimäki, E. y K. Norrdahl. 1991a. Do breeding nomadic avian predators dampen population fluctuations of small mammals. Oikos **62**:195-208.

Korpimäki, E. y K. Norrdahl. 1991b. Numerical and Functional Responses of Kestrels, Short-Eared Owls, and Long-Eared Owls to Vole Densities. Ecology **72**:814-826.

Kravetz, F. O. 1978a. Dinámica de las comunidades de roedores involucradas en la Fiebre Hemorragica Argentina. Tesis Docotral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

Kravetz, F. O. 1978b. FHA. Ecología y control de reservorios. Ciencia e Investigación **33**:235-242.

Kravetz, F. O., M. C. Manjón, M. Busch, R. E. Percich, P. Marconi, y M. P. Torres. 1981. Ecología de Calomys laucha (Rodentia, Cricetidae) en el Departamento de Río Cuarto (Córdoba). I Dinámica de población. Ecología **6**:15-22.

Kravetz, F. O., R. E. Percich, G. A. Zuleta, M. A. Calello, y M. C. Weissembacher. 1986. Distribution of Junin virus and its reservoirs. A tool for Argentine Hemorrhagic Fever risk evaluation in non- endemic areas. Interciencia **11**:185-188.

Kravetz, F. O. y J. Polop. 1983. Comunidades de roedores en agroecosistemas del Depto de Río Cuarto, Cordoba. Ecosur **10**:1-18.

Krebs, C. J. 1966. Demographic Changes in Fluctuating Populations of Microtus californicus. Ecological Monographs **36**:239-273.

Krebs, C. J., S. Boutin, R. Boonstra, A. R. E. Sinclair, J. N. M. Smith, y R. Turkington. 1995. Impact of food and predation on the Snowshoe hare cycle. Science **269**:1112-1115.

Krebs, C. J. y J. H. Myers. 1974. Population cycles in small mammlas. En A. Macfadyen, editor. Advances in Ecological Research Academic Press Inc., New York.

Kruess, A. y T. Tscharntke. 1994. Habitat Fragmentation, Species Loss, and Biological Control. Science **264**:1581-1584.

Lambin, X., S. J. Petty, y J. L. Mackinnon. 2000. Cyclic dynamics in field vole populations and generalist predation. Journal of Animal Ecology **69**:106-119.

Laurie, E. M. O. 1946. The reproduction of the house-mouse (Mus musculus) living in different environments. Proceedings of the Royal Society of London. Series B-Biological Sciences **133**:248-281.

León, V., J. S. Guidobono, y M. Busch. 2007. Abundancia de Mus musculus en granjas avícolas: efectos locales vs. efectos espaciales. Ecología Austral **17**:189-198.

Lima, M. y F. M. Jaksic. 1998. Population variability among three small mammal species in the semiarid Neotropics: the role of density-dependent and density-independent factors. Ecography **21**:175-180.

Lima, M., R. Julliard, N. C. H. R. Stenseth, y F. M. Jaksic. 2001. Demographic dynamics of a neotropical small rodent Phyllotis darwini: feedback structure, predation and climatic factors. Journal of Animal Ecology **70**:761-775.

Lima, M., J. E. Keymer, y F. M. Jaksic. 1999. El Nino--Southern Oscillation--Driven Rainfall Variability and Delayed Density Dependence Cause Rodent Outbreaks in Western South America: Linking Demography and Population Dynamics. American Naturalist **153**:476.

Lima, M., C. S. Nils, y F. M. Jaksic. 2002b. Food web structure and climate effects on the dynamics of small mammals and owls in semi-arid Chile. Ecology Letters **5**:273-284.

Lima, M., N. C. Stenseth, y F. M. Jaksic. 2002a. Population dynamics of a South American rodent: seasonal structure interacting with climate, density dependence and predator effects. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences **269**:2579-2586.

Love, R. A., C. Webon, D. E. Glue, S. Harris, y S. Harris. 2000. Changes in the food of British Barn Owls (Tyto alba) between 1974 and 1997. Mammal Review **30**:107-129.

Lozano, J., M. Moleón, y E. Virgós. 2006. Biogeographical patterns in the diet of the wildcat, Felis silvestris Schreber, in Eurasia: factors affecting the trophic diversity. Journal of Biogeography **33**:1076-1085.

Lozano, J. y F. Urra. 2007. El gato doméstico, Felis catus Linnaeus, 1758. Galemys **19**:35-38.

Lucherini, M. y E. M. Luengos Vidal. 2008. Lycalopex Gymnocercus (Carnivora: Canidae). Mammalian Species **820**:1-9.

Lund, M. 1994. Commensal rodents. En A. Buckle y R. Smith, editores. Rodent Pest and Their Control. Australian Centre for International Agricultural Research, Cambridge.

Malo, A. F., J. Lozano, D. L. Huertas, y E. Virgós. 2004. A change of diet from rodents to rabbits (Oryctolagus cuniculus). Is the wildcat (Felis silvestris) a specialist predator? Journal of Zoology **263**:401-407.

Manfredi, C., M. Lucherini, A. D. Canepuccia, y E. B. Casanave. 2004. Geographical variation in the diet of geoffroy's cat (Oncifelis geoffroyi) in pampas grassland of Argentina. Journal of Mammalogy **85**:1111-1115.

Manfredi, C., L. Soler, M. Lucherini, y E. B. Casanave. 2006. Home range and habitat use by Geoffroy's cat (Oncifelis geoffroyi) in a wet grassland in Argentina. Journal of Zoology **268**:381-387.

Massawe, A. W. y R. H. Makundi. 2011. The type of farming practice may affect the movement and reproduction pattern of rodents in crop fileds: A case of study of Masyomys natalensis. Journal fo Biological Science **11**:22-30.

Masters, G. J., V. K. Brown, I. P. Clarke, J. B. Whittaker, y J. A. Hollier. 1998. Direct and indirect effects of climate change on insect herbivores: Auchenottyncha (Homoptera). Ecological Entomology **23**.

McCarty, J. P. 2001. Ecological Consequences of Recent Climate Change Consecuencias Biológicas de Cambios Climáticos Recientes. Conservation Biology **15**:320-331.

Millán de la Peña, N., A. Butet, Y. Delettre, G. Paillat, P. Morant, L. Le Du, y F. Burel. 2003. Response of the small mammal community to changes in western French agricultural landscapes. Landscape Ecology **18**:265-278.

Mills, J. N., B. A. Ellis, K. T. McKee, J. I. Maiztegui, y J. E. Childs. 1991. Habitat associations and relative densities of rodent populations in cultivated areas of central Argentina. Journal of Mammalogy **72**:470-479.

Miño, M. H. 2003. Caracterización de las comunidades de roedores en granjas avícolas del Partido de Exaltación de la Cruz (Provincia de Buenos Aires). Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.

Miño, M. H., R. Cavia, I. E. Gómez Villafañe, D. N. Bilenca, y M. Busch. 2007. Seasonal abundance and distribution among habitats of small rodents on poultry farms. A contribution for their control. International Journal of Pest Management **53**:311-316.

Miño, M. H., R. Cavia, I. E. Gómez Villafañe, D. N. Bilenca, E. A. Cittadino, y M. Busch. 2001. Estructura y diversidad de dos comunidades de pequeños roedores en agroecosistemas de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción, Chile **72**:73–81.

Morgan Ernest, S. K., J. H. Brown, y R. R. Parmenter. 2000. Rodents, plants, and precipitation: Spatial and temporal dynamics of consumers and resources. Oikos **88**: 470-482.

Moruzzi, T. L., T. K. Fuller, R. M. DeGraaf, R. T. Brooks, y W. Li. 2002. Assessing remotely triggered cameras for surveying carnivore distribution. Wildlife Society Bulletin **30**:380-386.

Motta-Junior, J. C. 2006. Relações tróficas entre cinco Strigiformes simpátricas na região central do Estado de São Paulo, Brasil. Revista Brasileira de Ornitologia **14**:359-377.

Mukherjee, S., S. P. Goyal, A. J. T. Johnsingh, y M. R. P. Leite Pitman. 2004. The importance of rodents in the diet of jungle cat (Felis chaus), caracal (Caracal caracal) and golden jackal (Canis aureus) in Sariska Tiger Reserve, Rajasthan, India. Journal of Zoology **262**:405-411.

Mutshinda, C. M., R. B. O'Hara, y I. P. Woiwod. 2011. A multispecies perspective on ecological impacts of climatic forcing. Journal of Animal Ecology **80**:101-107.

Nabte, M. J., U. J. F. Pardiñas, y S. L. Saba. 2008. The diet of the Burrowing Owl, Athene cunicularia, in the arid lands of northeastern Patagonia, Argentina. Journal of Arid Environments **72**:1526-1530.

Nie, H. y J. Liu. 2005. Regulation of root vole population dynamics by food supply and predation: a two-factor experiment. Oikos **109**:387-395.

Novaro, A. J., M. C. Funes, y S. R. Walker. 2000. Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. Biological Conservation **92**:25-33.

Nowell, K. y P. Jackson. 1996. The Americas. Geoff roy's cat, Oncifelis geoffroyi (D'orbigny andGervais, 1844). En K. Nowell y P. Jackson, editores. Wild cats. Status survey and Conservation Action Plan. IUCN, Gland, Switzerland.

Palacios, R., R. S. Walker, y A. J. Novaro. 2012. Differences in diet and trophic interactions of Patagonian carnivores between areas with mostly native or exotic prey. Mammalian Biology **77**:183-189.

Parmesan, C. y G. Yohe. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature **421**:37-42.

Paruelo, J. M., J. P. Guerschman, G. Piñeiro, E. G. Jobbagy, S. R. Verón, G. Baldi, y S. Baeza. 2006. Cambios en le uso de la tierra en Argentina y Uruguay: marcos conceptuales para su analisis. Agrociencia **10**:47-61.

Paruelo, J. M., J. P. Guerschman, y S. R. Verón. 2005. Expansión agrícola y cambios en el uso del suelo. Ciencia Hoy **15**:14-23.

Pearson, O. P. 1966. The prey of carnivores during one cycle of mouse abundance. Journal of Animal Ecology **35**:217-233.

Pearson, O. P. 1967. La estructura de edades y la dinámica reprodcutiva en una población de ratones de campo, Akodon azarae. Physis **27**:53-58.

Pearson, O. P. 1971. Additional measurements of the impact of carnivores on california voles (Microtus californicus). Journal of Mammalogy **52**:41-49.

Pearson, O. P. 1985. Predation. Biology of the New World Microtus. Special Publication of the American Society of Mammalogists **8**:535-566.

Pearson, O. P. 2002. A Perplexing Outbreak of Mice in Patagonia, Argentina. Studies on Neotropical Fauna and Environment **37**:187–200.

Pereira, J. A., N. G. Fracassi, y M. M. Uhart. 2006. Numerical and spatial responses of geoffroy's cat (Oncifelis geoffroyi) to prey decline in Argentina. Journal of Mammalogy **87**:1132-1139.

Pia, M. V., M. S. López, y A. J. Novaro. 2003. Effects of livestock on the feeding ecology of endemic culpeo foxes (Pseudalopex culpaeus smithersi) in central Argentina. Revista Chilena de Historia Natural **76**:313-321.

Polop, J. J. 1996. Análisis de las respuestas adaptativas del género Calomys. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Río Cuarto, Cordoba, Argentina.

Polop, J. J. y M. S. Sabattini. 1993. Rodent abundance and distribution in habitats of Agrocenosis in Argentina. Studies on Neotropical Fauna and Environment **28**:39-46.

Post, E. y N. C. Stenseth. 1999. Climatic Variability, Plant Phenology, and Northern Ungulates. Ecology **80**:1322-1339.

Pratt, H. D., B. F. Bjornson, y K. S. Littig. 1979. Control of Domestic Rats & Mice. US Department of Health, Education, and Welfare, Public Health Service, Center for Disease Control.

Quinn, G. P. 2002. Experimental Design and Data Analysis for Biologists. M. J. Keough, editor. Cambridge University Press, The Edinburgh Building, Cambridge, United Kingdom.

R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL: http://www.R-project.org/.

Real, L. A. 1996. Sustainability and the ecology of Infetious diseases. BioScience **46**:88-97.

Robinson, G. R., R. D. Holt, M. S. Gaines, S. P. Hamburg, H. S. Fitch, y E. A. Martinko. 1992. Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation. Science **257**:524-526.

Royama, T. 1992. Analytical population dynamics. Chapman and Hall, London, England.

Sager, R. D., O. Pearson, J. Sanguinett, y A. Pearson. 2001. Ratada 2001. A rodent outbreak following the flowering of bamboo (Chusquea culeou) in southwestern Argentina. En D. Kelt, E. Lessa, J. Salazar-Bravo, y J. Patton, editores. The quintessential naturalist: Honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson. University of California Publications in Zoology.

Saunders, D. A., R. J. Hobbs, y C. R. Margules. 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. Conservation Biology **5**:18-32.

Schalk, C. M. y F. Morales. 2012. Predation of a Rhinella major (Anura: Bufonidae) by a Pampas Fox (Lycalopex gymnocercus) in the Bolivian Gran Chaco. Herpetology Notes **5**:369-370.

Singleton, G. R., L. Smythe, G. Smith, D. M. Spratt, K. Aplin, y A. L. Smith. 2003. Rodent diseases in Southeast Asia and Australia: inventory of recent surveys. En G. R. Singleton, L. A. Hinds, C. J. Krebs, y D. M. Spratt, editores. Rats, mice and people: Rodent biology and management. Camberra. ACIAR.

Solbrig, O. T. 1999. Biodiversidad,desarrollo económico y sustentabilidad en la Pampa Argentina. En S. D. Mateucci, O. T. Solbrig, J. Morello, y G. Halffter, editores. Biodiversidad y Uso de la Tierra. Conceptos y Ejemplos de Latinoamérica. Eudeba, Buenos Aires, Argentina.

Soler, L., M. Lucherini, C. Manfredi, M. Ciuccio, y E. B. Casanave. 2009. Characteristics of defecation sites of the geoffroy's cat leopardus geoffroyi. Mastozoología Neotropical **16**:485-490.

Soriano, A., R. J. C. León, O. E. Sala, R. S. Lavado, V. A. Deregibus, M. A. Cauhépé, O. A. Scaglia, C. A. Velázquez, y J. H. Lemcoff. 1991. Río de la Plata grasslands. En R. T. Coupland, editor. Natural grasslands. Introduction and Western Hemisphere. Elsevier, Amsterdam, Netherlands.

Sousa, K. S. y A. Bager. 2008. Feeding habits of Geoffroy's cat (Leopardus geoffroyi) in southern Brazil. Mammalian Biology - Zeitschrift fur Saugetierkunde **73**:303-308.

Sovada, M. A., C. C. Roy, y D. J. Telesco. 2001. Seasonal Food Habits of Swift Fox (Vulpes velox) in Cropland and Rangeland Landscapes in Western Kansas. The American Midland Naturalist **145**:101-111.

Stenseth, N. C. 1999. Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world. Oikos **87**:427-461.

Stenseth, N. C., O. N. Bjørnstad, y T. Saitoh. 1998. Seasonal forcing on the dynamics of Clethrionomys rufocanus: Modeling geographic gradients in population dynamics. Population Ecology **40**:85-95.

Stenseth, N. C., W. Falck, O. N. Bjørnstad, y C. J. Krebs. 1997. Population regulation in snowshoe hare and Canadian lynx: Asymmetric food web configurations between hare and lynx. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **94**:5147-5152.

Stenseth, N. C., A. Mysterud, G. Ottersen, J. W. Hurrell, K.-S. Chan, y M. Lima. 2002. Ecological Effects of Climate Fluctuations. Science **297**:1292-1296.

Stenseth, N. C., H. Viljugrein, T. Saitoh, T. F. Hansen, M. O. Kittilsen, E. Bloviken, y F. Glöckner. 2003. Seasonality, density dependence, and population cycles in Hokkaido voles. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **100**:11478-11483.

Travaini, A., J. A. Donázar, O. Ceballos, A. Rodríguez, F. Hiraldo, y M. Delibes. 1997. Food habits of common barn-owls along an elevational gradient in Andean Argentine Patagonia. Journal of Raptor Research. **31**:59-64.

Vadell, M. V., R. Cavia, y O. V. Suárez. 2010. Abundance, age structure and reproductive patterns of Rattus norvegicus and Mus musculus in two areas of the city of Buenos Aires. International Journal of Pest Management **56**:327-336.

Varela, O., A. Cormenzana-Méndez, L. Krapovickas, y E. H. Bucher. 2008. Seasonal Diet of the Pampas Fox (Lycalopex gymnocercus) in the Chaco Dry Woodland, Northwestern Argentina. Journal of Mammalogy **89**:1012-1019.

Vieira, L. A. y R. L. Teixeira. 2008. Diet of Athene cunicularia (Molina, 1782) from a sandy coastal plain in southeast Brazil. Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão **23**:5-14.

Vitousek, P. M. 1994. Beyond globel warming: ecology and global change. Ecology **75**:1861-1876.

Walther, G. R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J. M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, y F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. Nature **416**:389-395.

Woiwod, I. P. 1997. Detecting the effects of climate change on Lepidoptera. Journal of Insect Conservation **1**:149-158.

Woods, M., R. A. Mcdonald, y S. Harris. 2003. Predation of wildlife by domestic cats Felis catus in Great Britain. Mammal Review **33**:174-188.

Yirga, G., H. H. De Iongh, H. Leirs, K. Gebrihiwot, J. Deckers, y H. Bauer. 2012. Adaptability of large carnivores to changing anthropogenic food sources: diet change of spotted hyena (Crocuta crocuta) during Christian fasting period in northern Ethiopia. Journal of Animal Ecology **81**:1052-1055.

Yunger, J. A., P. L. Meserve, y J. R. Gutiérrez. 2002. Small-mammal foraging behavior: mechanisms for coexistence and implication for population dynamics. Ecological Monographs **72**:561-577.

Zuleta, G. A., F. O. Kravetz, M. Busch, y R. E. Percich. 1988. Dinámica poblacional del ratón del pastizal pampeano (Akodon azarae) en ecosistemas agrarios de Argentina. Revista Chilena de Historia Natural **61**:231–244.

Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev, y G. M. Smith. 2009. Mixed effects models and extension in ecology with R. Springer, New York, USA.