

# Dinámica poblacional del ratón del pastizal pampeano (*Akodon azarae*) en ecosistemas agrarios de Argentina

Population dynamics of the pampean grassland mouse  
(*Akodon azarae*) in Argentine agroecosystems

GUSTAVO A. ZULETA, FERNANDO O. KRAVETZ, MARIA BUSCH y  
ROBERTO E. PERCICH

Departamento de Microbiología, Facultad de Medicina, Universidad de Buenos Aires,  
Paraguay 2155, Piso 14, Buenos Aires 1121, Argentina

## RESUMEN

Poblaciones del ratón del pastizal pampeano (*Akodon azarae*) fueron estudiadas en ecosistemas agrarios del NE de la Provincia de Buenos Aires, durante 1979-1981, a fin de determinar su distribución y abundancia de acuerdo al hábitat (campos de cultivo y sus bordes) y evaluar el papel de las cohortes en la dinámica poblacional.

Se establecieron nueve clases de edades por desgaste de molares. La abundancia varió en forma estacional, identificándose cuatro fases: mínima (verano), incremento (otoño), máxima (invierno) y declinación (fines del invierno-primavera). En los bordes se registraron las mayores abundancias de *A. azarae* y en los campos su presencia fue ocasional.

La estación reproductiva se inició en septiembre y finalizó en junio, evidenciando la existencia de una camada invernal, que no sobrevivió a la edad de reclutamiento (1 mes). No se registraron diferencias significativas en la fecundidad específica por edad, cohorte o estación. El número de crías promedio por hembra fue de 5,0 (rango 2-8). La prolongación de la estación reproductiva y la repartición del esfuerzo reproductivo en producir más camadas, en lugar de incrementar la fecundidad, se interpretan como respuestas adaptativas a la perturbación ambiental típica de los ecosistemas agrarios. Las tácticas reproductivas de las cohortes se ajustan al modelo politípista: mayor reproducción y crecimiento al inicio de la estación reproductiva; mayor mantenimiento al final de la misma. Las cohortes sobreinvernales y primaverales garantizan el repoblamiento; las estivales y otoñales, la sobrevida invernal.

Palabras claves: Cohortes, tácticas reproductivas, densidad, hábitat, estacionalidad, estimación de edad, Argentina.

## ABSTRACT

Populations of the pampean grassland mouse (*Akodon azarae*) collected during 1979-81 in northeastern Buenos Aires Province, were studied to determine their distribution and abundance according to the habitat (crop fields and their borders), and to evaluate the role of cohorts in population dynamics.

A nine-class scale was established using molar tooth wear. Population size changed seasonally, in a characteristic four-phase cycle: low (summer), increase (fall), peak (early winter), and decline (late winter-spring). Abundance of rodents was higher in crop borders than in cultivated fields.

The reproductive season lasted from September to June. An extra winter litter was apparent in the presence of pregnant females, but recruits were not trapped during winter of 1980. Litter size averaged 5.0 (range 2-8) without significant differences in age, cohort or season. Cohort reproductive tactics changed according to the polytism model: more reproduction and growth during the beginning of the reproductive season (RS) than during the final stages of the RS. Population turnover took place in March when overwintering animals disappeared. Overwintering and spring cohorts are critical for subsequent reproduction, while summer and fall cohorts are important for winter survival.

Key words: Cohorts, reproductive tactics, density, habitat, seasonality, age estimation, Argentina.

## INTRODUCCION

*Akodon azarae* (Fisher 1829) es un pequeño roedor cricétido de amplia distribución geográfica y que utiliza hábitat variados: pastizales, pajonales, palmares,

campos de cultivo y sus bordes, terraplenes ferroviarios y bordes de caminos y arroyos (Cabrera 1961, Reig 1964, Crespo 1966, Barlow 1969, Massoia 1971, Contreras 1973, Dalby 1975, Kravetz 1978, Marconi & Kravetz 1986). De todos ellos parecen

ser los pastizales pampeanos el hábitat característico de esta especie, la cual ha recibido variados nombres comunes, por lo que se propone aquí como el más apropiado el de "ratón del pastizal pampeano".

En las poblaciones de *A. azarae* estudiadas la renovación es anual, y la longevidad máxima estimada es de 12 meses. El ciclo reproductivo abarca un período de 6 a 8 meses, iniciándose en primavera (entre septiembre y octubre) y finalizando en otoño (entre abril y mayo) (Crespo 1966, Pearson 1967, Barlow 1969, Dalby 1975). A fines del otoño y durante el invierno la actividad reproductiva se detiene. Los animales que nacen a partir de la primavera constituyen, como adultos, la clase dominante en el otoño, mientras que los adultos de la primavera y el verano prácticamente desaparecen. Las mínimas densidades se registran en la primavera-verano, aumentando rápidamente hacia el otoño, siendo máximas al inicio del invierno.

En los pastizales pampeanos *A. azarae* ha sido descrito como numéricamente dominante (De Villafañe *et al.* 1973, 1977), considerando el criterio de ensamble taxonómico (Pianka 1974) para el caso de los roedores cricétidos, en el que otras especies comunes son *Calomys laucha* (Desmarest 1819), *C. musculinus* (Thomas 1913) y *Oligoryzomys flavescens* (Waterhouse 1837). La composición específica y abundancias relativas de las distintas especies de dicho ensamble sufren un cambio de acuerdo al grado de perturbación antrópica. Mientras que en los pastizales naturales se observa un predominio de *A. azarae*, en los campos de cultivo aumenta la representación de los *Calomys*. Estas variaciones han sido atribuidas a diferentes preferencias de hábitat, relaciones de competencia interespecífica y a distintas capacidades de adaptación a las fluctuaciones del ambiente (De Villafañe *et al.* 1977, Kravetz 1977, 1978, Busch 1987).

Los ecosistemas agrarios, donde gran parte del área se dedica a cultivos y ganadería, muestran un mosaico de ambientes donde alternan campos de cultivo o pastoreo con algunos pastizales naturales y las zonas marginales de los campos, bajo las alambradas, donde se desarrollan comunidades de malezas semejantes a las de los pastizales, que nosotros denominamos "bordes". La mayor parte del área sufrió grandes cambios debido al uso por parte del hombre, desapareciendo especies (espe-

cialmente en el caso de animales) y siendo introducidas otras. Los pastizales naturales, terraplenes ferroviarios, bordes de caminos y de campos de cultivo funcionarían como relictos de la comunidad original, aunque también son afectados por las modificaciones. La relación del área entre los campos y las zonas menos perturbadas es aproximadamente 0,95: 0,5. Sin embargo, el papel de estas últimas como reservorios bióticos (Crespo 1966, Kravetz 1978) y su disposición rodeando los campos, en cierta forma aislándolos o constituyendo una barrera para el paso de individuos (particularmente de algunas especies de roedores), hace que revistan gran importancia funcional (De Villafañe *et al.* 1977).

Si bien existen trabajos anteriores acerca de la dinámica poblacional de *A. azarae* (Crespo 1966, Pearson 1967, Dalby 1975), no se ha estudiado aún la demografía en ecosistemas agrarios, ya que dichos trabajos fueron efectuados en pastizales naturales o ambientes periurbanos. Se ha destacado (Lomnicki 1978) que distintos componentes poblacionales pueden jugar papeles diferentes en la determinación de los números de las especies, siendo ejemplo de ello los casos de la variabilidad intrapoblacional por cohortes (Gliwicz *et al.* 1968, Wiger 1979, Murúa & González 1986), o por genotipos (Gaines *et al.* 1971). En Argentina no existe un enfoque similar para *A. azarae* tomando en cuenta la heterogeneidad interna por cohortes.

De acuerdo a estos antecedentes, el presente trabajo tiene como objetivos: estudiar la distribución y abundancia del ratón del pastizal pampeano en ecosistemas agrarios y evaluar el significado de las distintas cohortes en la dinámica poblacional.

#### MATERIALES Y METODOS

Los estudios se llevaron a cabo en la localidad de Diego Gaynor y sitios aledaños (34°17'S; 59°15'W), de la Provincia de Buenos Aires, Argentina, entre octubre de 1979 y septiembre de 1981, abarcando el área de muestreo aproximadamente 192 km<sup>2</sup>. Se emplearon trampas de captura continua instaladas en líneas de 8 estaciones, separadas por 20 metros. Dichas trampas consisten en un cilindro de 24 x 14 cm que se entierra a 15 cm al nivel de un balancín insertado en el mismo y que se

desequilibra con un peso superior a 3 g<sup>(1)</sup>. Un total de 304 líneas funcionaron, cada una por un período de 7 o más días, siendo revisadas semanalmente, en campos de cultivo de cosechas fina (trigo, lino) o gruesa (maíz, girasol, soja), y sus respectivos bordes. El cebo empleado fue pasta de maní mezclada con avena y grasa animal. Las líneas fueron colocadas una vez en cada sitio, suponiéndose que las capturas en distintos sitios constituyen muestras representativas de un universo perteneciente al mismo tipo de hábitat. Se efectuó un esfuerzo de muestreo semejante en campos y bordes, instalando generalmente una línea de captura en el campo y otra en uno de sus bordes simultáneamente.

Se registraron a los animales capturados el largo total (LT) y la longitud de la cola (C), sexo y condición reproductiva: ubicación de los testículos (abdominal o escrotal) en los machos y estado de preñez y número de embriones, en las hembras.

La emergencia y el grado de desgaste de los molares superiores fueron los criterios empleados para estimar la estructura etaria de la población (Pearson 1967, Kravetz *et al.* 1981a). Para cuantificar el proceso de desgaste se midió la superficie de oclusión mediante un planímetro polar, tomando una muestra al azar de 61 ejemplares de ambos sexos y de distintas edades y cohortes. Como método auxiliar de estimación de edad se registraron el peso del cristalino según el método de Lord (1959), y el tamaño corporal (LT-C).

Para la estimación de la densidad se consideró, en primera instancia, el éxito de captura mediante el Índice de Densidad Relativa (IDR) =  $N^{\circ}$  capturas / ( $N^{\circ}$  trampas x log. natural  $N^{\circ}$  noches), considerando los criterios discutidos por Kravetz (1978). Se aplicó logaritmo natural al número de noches, dado que las líneas no funcionaron el mismo tiempo, y se supone que la probabilidad de captura decrece exponencialmente con el tiempo, o sea, que la mayor parte de las capturas se efectúa en los primeros días. La densidad se estimó finalmente convirtiendo los IDR obtenidos en abundancia relativa (A) = IDR x 56, en donde A =  $N^{\circ}$  animales / 180 m lineales (distancia de 8 estaciones más 1/2 distancia

por cada extremo), y 56 = unidad estándar de esfuerzo de captura (8 trampas x 7 noches). El esfuerzo de captura fue similar en cada campo y su borde.

En los análisis estadísticos se empleó la prueba de chi cuadrado corregido ( $\chi_c^2$ ), para la diferencia de proporciones. Asimismo se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis para estimar diferencias en la superficie de oclusión de los molares según las clases de desgaste. La prueba de Spearman fue empleada para estimar la asociación entre el grado de desgaste y el peso del cristalino y el tamaño corporal (LT-C).

Salvo expresa indicación, la mayor parte de los resultados se refieren al primer año de trabajo (octubre 1979-septiembre 1980), debido a que durante el segundo año (noviembre 1980-septiembre 1981) los muestreos fueron más espaciados.

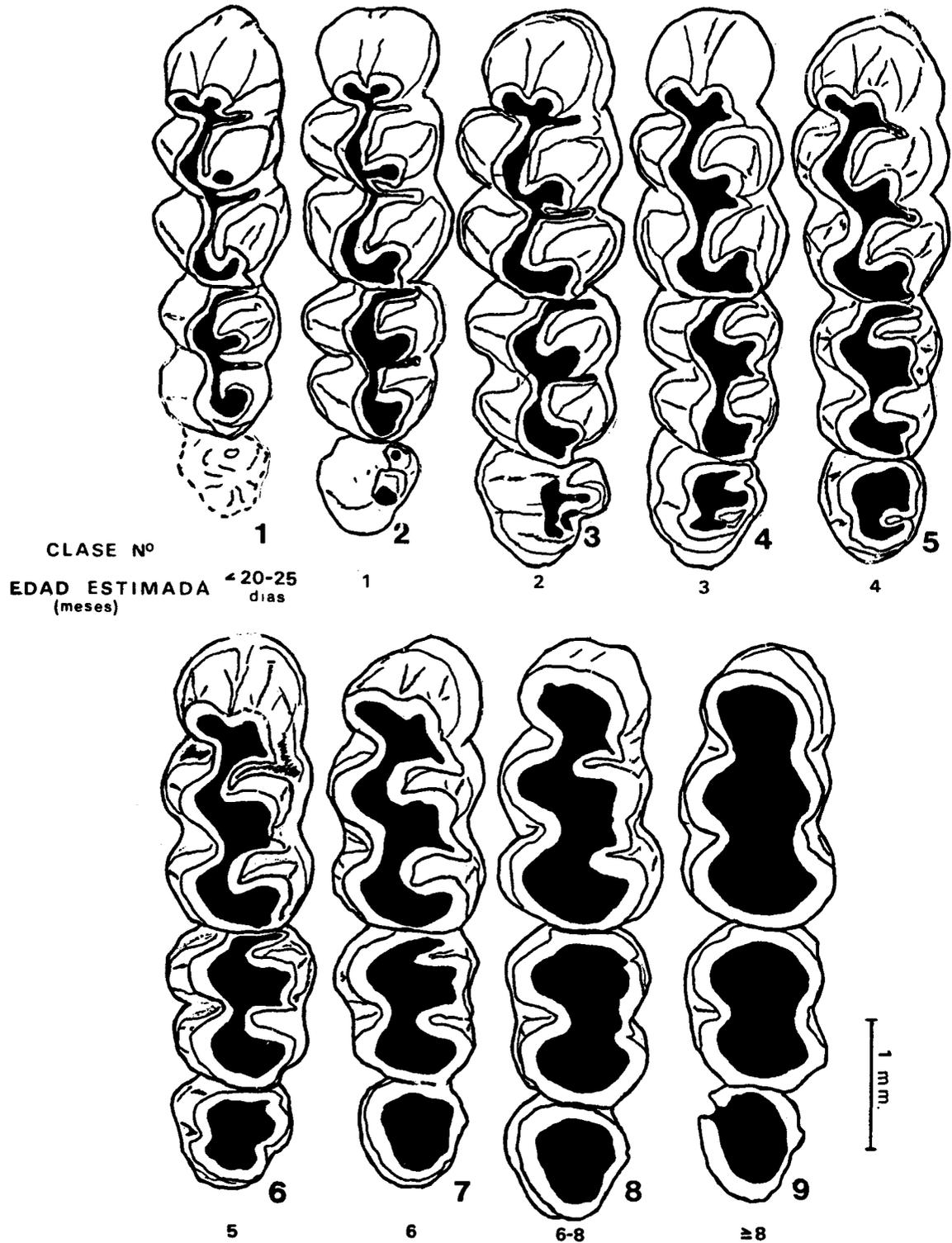
## RESULTADOS

### *Estimación de edad*

De acuerdo al desarrollo de la dentición y sus diferencias en el desgaste, se establecieron categorías de edad comparando los molares observados y empleando los criterios de máxima homogeneidad dentro de cada clase y máxima heterogeneidad entre clases. El efecto más evidente del desgaste es la variación de la proporción dentina-esmalte en la superficie de oclusión de los molares, la disminución de las alturas de las cúspides y una simplificación del relieve dentario. Se distinguieron así 9 categorías cualitativas. Para cada una de ellas se seleccionó un ejemplar tipo representativo del grado de desgaste, garantizando una distinción nítida entre dichos patrones (Fig. 1). De este modo los individuos en los cuales sólo emergieron los molares 1 y 2 fueron ubicados en la clase 1 de desgaste. El resto de los individuos, con la dentición completa, fue ubicado en las clases 2 a 9.

A fin de estimar cuantitativamente el desgaste de los molares, se midió el área de dentina de una submuestra de la población. Los resultados mostraron un incremento progresivo del área de dentina en función de las clases de desgaste establecidas (Tabla 1), obteniéndose diferencias significativas (Estadígrafo de Kruskal-Wallis:  $H = 57,3$ ;  $gl = 8$ ;  $P < 0,0001$ ) entre las 9 clases, lo que aumentó la confiabilidad de la estimación cualitativa del desgaste.

<sup>1</sup> PERCICH R, M BUSCH, PN MARCONI & FO KRAVETZ (1981) Distribución de capturas y eficiencia de un nuevo modelo de trampas para pequeños roedores. IX Reunión Argentina de Ecología: 50.



*Fig. 1:* Desarrollo de la dentición y patrón de desgaste de molares superiores izquierdos en *Akodon azarae*

Dentition development and wear pattern in left upper molar teeth of *Adodon azarae*.

TABLA 1

Variación del área de dentina (en mm<sup>2</sup>) según el grado de desgaste de los molares.  
Entre paréntesis el tamaño de la muestra.

Dentine area (in mm<sup>2</sup>) according to molar tooth wear. Sample size in parenthesis.

Clase de desgaste	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Area de dentina	0,36	0,50	0,59	0,71	0,84	1,04	1,19	1,54	1,77
	(6)	(9)	(11)	(10)	(10)	(7)	(5)	(3)	(1)

Según las clases de desgaste representadas en cada mes y al conocimiento de la estación reproductiva, se asignó a cada clase de desgaste una edad absoluta aproximada:

*Clase 1:* se caracterizó por la no emergencia del tercer molar. Se ha observado en *Calomys laucha* (Kravetz *et al.* 1981a) que la irrupción del tercer molar ocurre entre los 20-25 días de vida, por lo que suponemos que en *A. azarae* ocurriría a una edad similar, tomándose dicho intervalo como edad máxima para la clase 1.

*Clases 2 a 7:* como se verá más adelante, se consideró que la estación reproductiva comenzó en septiembre, iniciándose los nacimientos por lo menos a partir de octubre. Tal como se ilustra en la Fig. 2, con el avance de la estación reproductiva en la población se incorporaron, en cada mes, clases de desgaste no representadas anteriormente: 1 y 2 en noviembre, 3 en diciembre, 4 en enero y febrero, 6 en marzo y 7 en abril. Se supuso que la detección de estas clases se debió a la captura de ejemplares que representarían los primeros nacimientos de la temporada (octubre). En consecuencia se asignaron, en meses de vida, las siguientes edades absolutas: clase 2: 1 mes; clase 3: 2 meses; clase 4: 3 meses; clase 5: 4 meses; clase 6: 5 meses; clase 7: 6 meses.

Estas edades fueron válidas también para la cohorte nacida al final de la estación productiva (fines de mayo y principios de junio), la cual pudo ser seguida debido a la pausa reproductiva invernal, que se manifestó por la ausencia de las clases inferiores en agosto (1 y 2), septiembre (1, 2 y 3) y octubre (1, 2, 3 y 4), y a la de animales con actividad reproductiva. Para los animales nacidos entre noviembre y principios de

mayo un seguimiento similar resultó más complejo, por lo que una estimación etaria presentaría mayor incertidumbre, ya que los cambios mensuales de la dieta es una de las fuentes de variabilidad más comunes. Sin embargo, hemos utilizado el mismo criterio para todas las cohortes, ya que al agruparlas por estación (primavera, verano y otoño) se disminuye dicho efecto. Asimismo, se registró una significativa asociación entre el grado de desgaste y el peso del cristalino ( $r = 0,85$ ;  $n = 350$ ;  $P < 0,001$ ) y el tamaño corporal ( $r = 0,72$ ;  $n = 131$ ;  $P < 0,001$ ). Si bien estas variables no están ajustadas a funciones de edades controladas, son usualmente empleadas para estimar la edad de roedores silvestres (Pearson 1967, Fisler 1971, Kravetz *et al.* 1981a), ya que existen suficientes evidencias de asociación entre el desgaste de los molares y el peso del cristalino o el tamaño corporal (Adamczewska-Andrzejewska 1973, Funmilayo 1976, Nabaglo & Pachinger 1979).

*Clase 8:* la asignación de una edad a los ejemplares de esta clase se complicó debido a su escasa representatividad en los muestreos. De todos modos fue posible distinguir dos grupos: uno constituido por animales capturados entre octubre-enero, y otro formado por los ejemplares de junio. El primer grupo representó a ejemplares que han sobrevivido al invierno, nacidos en la temporada anterior, posiblemente entre el verano (febrero-marzo) y fines del otoño (junio). Por lo que su edad no sería inferior a los 7 meses de vida. Los últimos representaban a los nacidos entre octubre y noviembre (primaverales), evidenciando que estas cohortes no sobreviven al invierno. La edad estimada de este grupo fue entre 6 y 8 meses de vida.

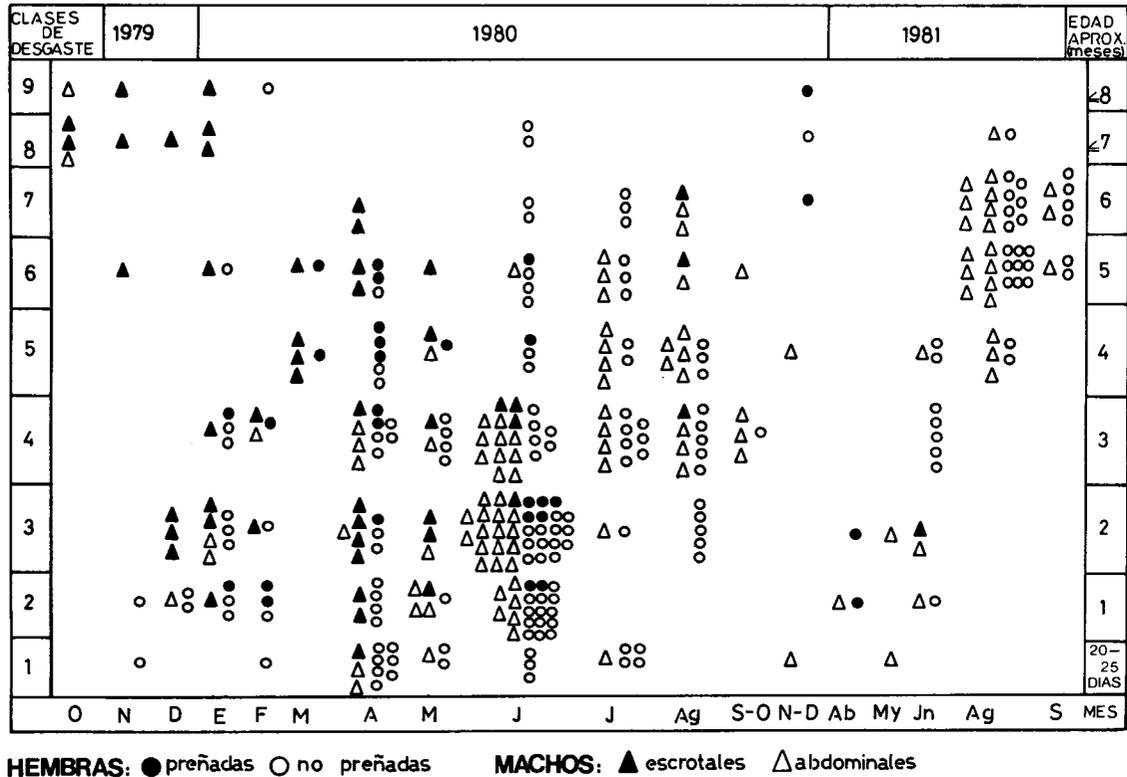


Fig. 2: Estructura mensual de la población de *Akodon azarae* según las clases de desgaste de los molares y el estado reproductivo.

Monthly population structure of *Akodon azarae* according to molar tooth wear classes and reproductive state.

**Clase 9:** a los individuos de esta clase de edad se les asignó una edad mínima de 8 meses, dado que se los ha capturado hasta febrero, un mes más que aquellos con grado 8 de desgaste.

#### Abundancia y hábitat

El estudio de la abundancia se realizó teniendo en cuenta los dos tipos de hábitat muestreados: el campo de cultivo, en sus diferentes etapas de desarrollo, y sus bordes. Se capturó un total de 363 ejemplares, 289 durante el primer año y 74 en el segundo. La variación estacional de la abundancia (Fig. 3) evidenció un ciclo anual caracterizado por un patrón de cuatro fases: incremento (abril-mayo), máxima (junio-agosto), declinación (fines de agosto-octubre) y mínima (noviembre-marzo).

Los bordes resultaron ser los hábitat con mayor abundancia (Fig. 3;  $n = 259$ , 89,6% de la población muestreada en el primer año) y diversidad, habiéndose cap-

turado también otras especies de cricétidos: *Calomys laucha*, *C. musculinus* y *Oligoryzomys flavescens*. La abundancia de agosto de 1980 fue 26 veces mayor que la de noviembre de 1979.

En los campos de cultivo la presencia de *A. azarae* fue ocasional, capturándose allí sólo el 10,4% del total de los animales: 8,3% en rastrojos ( $n = 24$ ) y 2,1% en cultivos sin cosechar (soja,  $n = 4$ ; maíz,  $n = 2$ ). La abundancia, que aumentó gradualmente hacia el invierno, alcanzó su máximo valor en el mes de junio (Fig. 3). En enero, el borde presentaba una abundancia 24 veces mayor que la del campo, y en junio esta relación se redujo a sólo 3 veces.

Según el tipo de cultivo adyacente se encontró que, entre abril y junio, las abundancias en los bordes lindantes a campos de maíz y de girasol ( $A = 19$ ;  $n = 10$ ) eran significativamente mayores ( $\chi_c^2 = 8,90$ ;  $P < 0,01$ ), que aquellos contiguos a campos de soja ( $A = 4,5$ ). En julio-agosto, posteriormente a la cosecha de soja, en sus

bordes la abundancia de *A. azarae* se incrementó 6,6 veces ( $A = 30$ ;  $n = 3$ ).

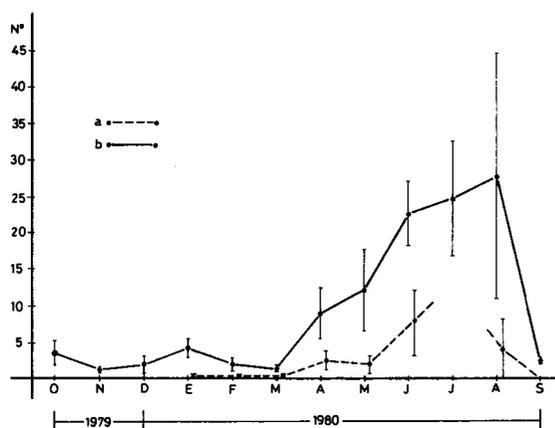


Fig. 3: Variación mensual de la abundancia en los campos de cultivo (a) y en sus bordes (b). Los valores son medias (Número de animales/180 m lineales) con su error típico.

Monthly abundance variation in cropfields (a) and their borders (b). Values are mean (Number of animals/180 linear m) with standard error.

### Actividad reproductiva

Hembras preñadas se capturaron entre enero y junio, y crías (menos de 25 días de vida) entre noviembre y los dos primeros días de julio (Fig. 2), durante la temporada de 1979-1980. Esto indica que los nacimientos ocurren a partir de octubre y hasta principios de junio, por lo menos. Teniendo en cuenta además que la gestación es en

promedio de 24,5 días (De Villafañe 1981), dichos animales deberían haber sido gestados por hembras apareadas entre septiembre y mayo. En el mes de julio no hubo indicios de actividad reproductiva: no hubo hembras preñadas, ni con vagina abierta, ni se detectaron machos con testículos escrotales (Tabla 2). De lo expuesto se deduce que entre 1979 y 1980 la actividad reproductiva de las hembras se extendió entre septiembre y junio. Se descartó que factores como movilidad o efecto del artefacto de trapeo afectaran la captura de las hembras preñadas en 1979, dado que en noviembre y diciembre de 1980 se colectaron dos hembras en dicha condición.

En los machos la presencia de testículos escrotales, si bien no es indicación certera de actividad reproductiva (De Villafañe 1981), da una idea de la madurez sexual (Crespo 1966). Se han encontrado machos escrotales en todos los meses del año, salvo julio (Tabla 2). Su prevalencia es alta entre octubre y abril (> 60%) y baja entre mayo y septiembre (< 50%).

Un análisis por cohorte reveló que, entre noviembre y junio de la temporada reproductiva, el 81% de los machos de la cohorte primaveral capturados presentaba testículos escrotales, casi el doble que los estivales (44%), y más de 8 veces que los otoñales (9,7%). El bajo porcentaje de machos escrotales de la camada otoñal se debió a que la mayoría de los machos, en dicho período, eran recién nacidos o muy jóvenes y recién madurarían sexualmente en la temporada reproductiva siguiente. Un comportamiento similar pero de menor

TABLA 2

Variación mensual de la prevalencia de machos escrotales (arriba) y de la prevalencia neta de preñez (abajo). Tamaño de la muestra entre paréntesis.

Monthly prevalence of scrotal males (upper row) and of net pregnancy (lower row). Sample size in parenthesis.

Año	1979			1980									Total
	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	
	50	100	80	80	66	100	66	46	13	0	21	25	38
	(4)	(3)	(5)	(10)	(3)	(4)	(18)	(13)	(36)	(13)	(14)	(4)	(127)
	0	0	0	20	50	100	38	17	22	0	0	0	16
	(3)	(5)	(3)	(10)	(7)	(8)	(28)	(7)	(53)	(20)	(13)	(1)	(158)

magnitud se observó en la cohorte estival, mientras que en la primavera casi todos los machos manifestaron actividad reproductiva en la misma temporada en la que han nacido.

La prevalencia neta de preñez (PNP), descartando a las hembras de la clase 1 (20-25 días de vida) por su inmadurez (De Villafañe 1981), mostró un aumento en el verano (Tabla 2), con un máximo en marzo y una posterior disminución. De julio en adelante no se detectaron hembras preñadas hasta noviembre en la siguiente estación reproductiva (1980-1981).

Se observó que el 36% de las hembras nacidas en la primavera estaban preñadas, mientras que en la camada estival sólo el 24% presentó dicha condición y en la otoñal el 27%. El principal aporte estuvo dado por las clases juveniles (2 y 3, 30-60 días de vida), particularmente en las camadas estivales y otoñales. En cambio, las hembras nacidas durante la primavera recién fueron capturadas en estado de preñez a partir de la clase 4 (90 días de vida).

En las dos temporadas reproductivas la fecundidad promedio fue de 5,01 embriones (rango 2-8) por hembra, analizando 30 ejemplares pertenecientes a las clases 2 a 9. Esta media no se aleja significativamente de las obtenidas anteriormente para *A. azarae* en poblaciones silvestres (Barlow 1969, Crespo 1966, Crespo *et al.* 1970, Dalby 1975). La fecundidad no presentó variaciones significativas en los distintos meses de muestreo (noviembre a junio), ni con la edad de la madre, a diferencia de lo observado por Crespo (1966) en Rojas (variabilidad estacional: aumenta hacia el verano, 6,45, y luego disminuye), y por De Villafañe (1981) en laboratorio (variabilidad etaria: aumenta con la edad,  $r = 0,81$ ). El análisis hecho por cohorte no exhibió diferencias significativas entre ellas, ni de acuerdo a la edad de la madre o estación del año.

Para el análisis de la proporción de sexos se consideró el porcentaje de hembras sobre el total de individuos sexados. El promedio general (53%) y las proporciones obtenidas por estación y por cohortes no presentaron diferencias significativas respecto del 1: 1 esperado. En cambio el análisis por edad evidenció diferencias significativas en las clases de reclutamiento: en la clase 1 de desgaste se detectaron 2,6 hembras por

macho ( $\chi_c^2 = 6,0$ ;  $n = 25$ ;  $P < 0,02$ ) y en la clase 2 la relación fue de 2: 1 ( $\chi_c^2 = 5,33$ ;  $n = 47$ ;  $P < 0,05$ ). En las clases 3 a 7 las proporciones de sexos no mostraron diferencias significativas. Mientras que en las clases de desgaste más avanzadas se observó una tendencia inversa a la observada en las de reclutamiento pero sin diferencias significativas: 42% de hembras en la clase 8 ( $n = 12$ ) y 25% en la 9 ( $n = 4$ ).

### *Dinámica poblacional*

En la Fig. 2 se manifiesta la discontinuidad que afectó a la estructura etaria debido al receso reproductivo invernal. Esto determinó que, por ejemplo, durante agosto, septiembre y octubre no existieran en la población ejemplares de un mes de vida (clase 2); entre septiembre y noviembre de 2 meses (clase 3); entre octubre y diciembre de 3 meses (clase 4) y así sucesivamente.

Al inicio de la estación reproductiva (septiembre-octubre) la población estuvo compuesta sólo por individuos sobreinvernales, representantes de las cohortes otoñales y estivales de la estación anterior. A partir de noviembre la pirámide poblacional fue completándose con la incorporación de los animales nacidos en la presente temporada, que representaban un 40% de la población. El lote sobreinvernal fue desapareciendo y en febrero sólo constituyó el 10% de las muestras. En marzo la población se renovó completamente. Entre abril y mayo la cohorte estival representó más del 50% de los individuos capturados, y a partir de junio la cohorte otoñal fue la más numerosa (60%).

Entre abril y junio casi todas las clases de edad estaban representadas en la población; sólo la clase 9 estaba ausente. En abril la abundancia se triplicó en relación a febrero. En mayo la abundancia fue similar a la de abril (promediando borde y campo), pero en junio y julio aumentó entre 2 y 4 veces más. Dicho incremento se observó básicamente en las clases 3 y 4 (cohortes de marzo y abril), y no en las clases más juveniles (1 y 2), como cabría esperar a consecuencia de la actividad reproductiva. Los valores observados en junio oscilaron entre 5 y 8 veces más que los esperados si no hubiera habido mortalidad, y si dichas clases representaran a los nacidos en los bordes de cultivo, hábitat donde fueron capturados.

## DISCUSION

*Abundancia y Hábitat*

En los ecosistemas agrarios las poblaciones de *Akodon azarae* se hallan confinadas fundamentalmente a los bordes de los campos de cultivo, siendo su presencia en los campos sólo ocasional. Esto reitera su preferencia por hábitat con menor perturbación humana (Crespo 1966, De Villafañe *et al.* 1977) y con mayor dominancia de gramíneas y alta cobertura (Bonaventura & Kravetz 1984). Incluso los campos en estado de rastrojo parecerían ser propicios para el ratón del pastizal pampeano, demostrando ser un hábitat alternativo, donde puede invadir para luego recolonizar los bordes, de acuerdo a los cambios demográficos y a los calendarios agrícolas: la relación A(borde)/A(campo) disminuye 8 veces de enero a junio, a medida que se incrementa la densidad y avanza el estado de rastrojo, y con ello aumenta la cobertura en los campos. Los rastrojos otoñales representan, en una etapa inicial, una situación de baja perturbación a nivel del suelo, lo que asociado a un aumento súbito de la cobertura a dicho nivel generan condiciones favorables para los roedores. Sin embargo, en una etapa tardía, se incrementa el grado de perturbación, dado que están sujetos a un manejo impredecible por parte del hombre, particularmente la arada durante julio-agosto para implantar los cultivos invernales. En este sentido los rastrojos podrían funcionar a modo de sumideros ecológicos en donde los desplazamientos se ajustarían al tipo no adaptativo (Stenseth 1977), análogamente a lo observado para *Akodon xanthorhinus* en Tierra del Fuego (Marconi 1988). En dicha región los turbales alojan, a principio del invierno (junio-julio), a la población dispersante, mayoritariamente juveniles, proveniente de los bosques aledaños y sujeta a una mortalidad casi segura debido al deshielo de mediados-fines del invierno (agosto-septiembre). En nuestro caso, la arada invernal de los rastrojos otoñales provocaría la mortalidad de una parte de la población y la emigración del resto, retornando la densidad de *A. azarae* en los cultivos prácticamente a cero.

Al analizar el tipo de cultivo adyacente al borde, se evidenciaron distintos patrones de uso del hábitat. La menor abundancia de *A. azarae* en bordes de soja respecto a

aquellos de maíz o girasol se complementa con los resultados de Busch *et al.* (1984), quienes registran diferencias semejantes pero entre campos de cultivo, en los mismos meses. Ello indica que los sistemas cultivo-borde de maíz o girasol funcionan a modo de corrales con dispersión inhibida (Lidicker 1985), desde el borde hacia el campo, o al menos restringida para la situación de postcosecha, ya que las diferencias se observan en abril y mayo inmediatamente después de la cosecha de dichos cultivos. En los bordes de soja, en cambio, la dispersión es favorecida hacia el cultivo cuya cosecha es tardía (junio). Después de esta labor, un brusco incremento de la abundancia (6,6 veces) es detectado en julio-agosto en los bordes de soja.

El incremento de la abundancia en los bordes de cultivo entre noviembre y julio es de 20 veces. El mayor incremento ocurre entre junio y julio, particularmente en las clases 3 y 4 (juveniles), y no puede deberse sólo a reproducción y/o crecimiento, ya que no alcanza a ser explicado por el aporte reproductivo y la dinámica de las estructuras etarias de los meses previos. Estas altas proporciones de juveniles en los bordes se deberían a una recolonización desde los campos, promovida por la acción de dos fuerzas: el aumento del deterioro ambiental por factores antrópicos (entre junio y julio ocurre la arada para implantar los cultivos invernales) y la disminución a partir de junio de la disponibilidad de refugios y de cobertura verde<sup>2</sup>.

En el ratón del pastizal pampeano existen evidencias de emigración de crías a áreas marginales a las de los parentales en condiciones de alta densidad y semicautividad<sup>3</sup>, y de la ocupación de territorios vacantes, debido a la remoción de los animales residentes<sup>4</sup>. Ello sugiere la existencia de mecanismos intrínsecos de regulación poblacional que podrían estar basados en una organización social jerarquizada

<sup>2</sup> BONAVENTURA SM, O SUAREZ & G ZULETA (1987) Relación entre el hábitat y la movilidad otoño-invernal en el ratón del pastizal pampeano, *Akodon azarae*. III Jornadas Argentinas de Mastozoología: 32.

<sup>3</sup> ZULETA G (1984) Uso del espacio por *Akodon azarae* (Rodentia, Cricetidae), en agroecosistemas. VII Jornadas Argentinas de Zoología: 283.

<sup>4</sup> DE VILLAFAÑE G, C VELAZQUEZ, S BONAVENTURA & M TORRES (1983) Comportamiento social y uso del hábitat de pequeños roedores en semicautividad. I. XI Reunión Argentina de Ecología: 74.

(Chitty 1971). Los desplazamientos inferidos borde-campo-borde reforzarían esta hipótesis, prediciéndose que los animales dispersados podrían ser socialmente subordinados (Krebs *et al.* 1973), impulsados a colonizar desde el hábitat de origen (borde), durante la fase de incremento (abril-mayo), ambientes menos propicios (campos). La desaparición de los residentes en los bordes y la perturbación de los campos impulsarían la recolonización de los bordes por juveniles, durante la fase de máxima (junio-julio). Patrones semejantes han sido registrados en *Microtus townsendii* (Krebs & Boonstra 1978), *Clethrionomys gapperi* (Mihok 1979) y *Peromyscus maniculatus borealis* (Millar & Innes 1983), entre otros cricétidos.

#### *Actividad Reproductiva y Fluctuaciones*

La estación reproductiva estimada (septiembre 1979-junio 1980) es la más prolongada de las hasta el momento documentadas para *A. azarae* (Crespo 1966, Pearson 1967, Barlow 1969, Crespo *et al.* 1970, Contreras 1973, Dalby 1975), e incluso en comparación a otras especies congenéricas semejantes (Pearson 1983, González & Murúa 1985). Este hecho ha sido planteado como una respuesta a la calidad ambiental, tanto por una adaptación a condiciones inestables (Krebs 1966, Millar & Innes 1983) como a condiciones estables bajo un régimen sin estacionalidad (Ostfeld & Tamarin 1986). En nuestro caso, se ajustaría a la primera situación, ya que los ecosistemas agrarios son los ambientes más perturbados de los estudiados para el ratón del pastizal pampeano. Asimismo la no variación de la fecundidad evidencia que la distribución de energía para la reproducción está siendo maximizada en el número de camadas, más que en el número de individuos por camada como han registrado tanto Crespo (1966) para *A. azarae* en ambientes menos perturbados, como Odum (1955) o Schaffer & Tamarin (1973) para diversas especies de roedores neárticos.

En junio de 1980 se registró un porcentaje inusual de hembras preñadas. Sin embargo, la camada resultante de esta reproducción no fue detectada en los muestreos. Cabe aclarar que el grupo de animales de la clase 1 de julio de 1980 (Fig. 2) fue capturado entre el 1 y 2 de dicho mes, presentando todos los animales un desgaste

avanzado para la clase, por lo que se supone estarían en el límite superior de la misma (3 semanas de vida), estimándose sus nacimientos a principios de junio. Mientras que las hembras preñadas de junio fueron capturadas, en promedio, a mediados del mes, estimándose los nacimientos para fines de junio o principios de julio. Por lo tanto la ausencia de la camada invernal puede ser atribuida a factores de mortalidad (pérdidas intrauterinas, canibalismo, condiciones climáticas), o a estrategias que impliquen escasos o nulos movimientos fuera de los nidos (hipotermia, torpor, hibernación). Si bien existen evidencias en otros roedores tanto para la primera hipótesis (Calhoun 1962, Armitage 1979, Sauer 1985) como para la segunda (Basenina 1968, Hyvarinen 1984), esta última es poco probable, dado que en las estructuras de edades de los meses sucesivos no se registraron clases que evidencien nacimientos durante el invierno. Además, la actividad de *A. azarae* parece ser similar a la del resto del año (Dalby 1975). Por lo tanto factores de mortalidad serían los responsables de la eliminación de la cohorte invernal.

Dicho esfuerzo reproductivo, aparentemente no adaptativo, genera un año atípico para el ratón del pastizal pampeano. Bajo condiciones climáticas benignas individuos de la camada invernal lograrían sobrevivir y dar lugar, en la siguiente temporada reproductiva, a densidades mayores que las esperadas. Ello podría explicar las eclosiones demográficas observadas por Crespo (1944) y corresponderse más con la hipótesis de una mayor disponibilidad de recursos tróficos (Pitelka 1964, Wiger 1979, Laine & Henttonen 1983) que con el inicio de la fase de incremento en un ciclo multianual (Krebs & Myers 1974).

La disminución de la proporción de hembras con la edad hace suponer que éstas estarían sujetas a una mayor mortalidad que los machos. No se descarta que diferencias en el comportamiento de ambos sexos determinen una capturabilidad diferencial, y por lo tanto que la proporción de sexos observada no se ajuste a la real. Es poco probable, además, que la predación juegue un papel importante en la determinación de la proporción de sexos, dado que en la zona estudiada la predación de roedores por lechuzas (Bellocq 1988) responde a un modelo oportunista según la oferta y el comportamiento de las presas más que a una selección de la presa dentro

de una típica jerarquía de forrajeo (Bellocq 1987). Incluso en el caso de la lechucita de las vizcacheras (*Athene cunicularia*) se ha registrado una hipercaptura (78%) de machos adultos de *A. azarae* (Bellocq & Kravetz 1983), resultado que es atribuido a la mayor territorialidad de los mismos (Dalby 1975). Los machos adultos se corresponderían con nuestras clases 7, 8 y 9 en las que se registraron mayores proporciones de machos, apoyando las evidencias de la predación oportunista.

Se ha descrito para *A. azarae* un polimorfismo en el cromosoma X (Bianchi & Contreras 1967), siendo los cariomorfos más comunes XX (normal) y Xx (delecionado) entre las hembras. Los machos portadores son inviables. Según informaciones de laboratorio (Lizarralde *et al.* 1982) la proporción más frecuente en la descendencia de hembras delecionadas (Xx) es de 1,73 hembras por macho. De predominar dicho cariomorfo habría un mayor número de hembras respecto de machos al nacimiento. Este mecanismo podría participar, entonces, en la determinación de las proporciones observadas en el campo, para las clases de reclutamiento representadas por las categorías 1 y 2 de desgaste. En una población panmíctica, la delección tendería a estar poco representada, por lo que su mantenimiento en las poblaciones naturales implicaría una ventaja adaptativa, aun desconocida. Estos resultados abren una interesante perspectiva para posteriores estudios sobre el efecto de la variabilidad cariotípica en la dinámica poblacional.

#### *Tácticas y Dinámica de Cohortes*

El papel de las distintas cohortes en la dinámica poblacional ha sido tratado en muchos estudios de pequeños mamíferos. Schwarz *et al.* (1964) ponen en evidencia las características que diferencian a las cohortes primaverales y estivales, particularmente en crecimiento a favor de las primeras para varias especies de roedores europeos. Gliwicz *et al.* (1968) registran en *Clethrionomys glareolus* un gradiente de aporte reproductivo según la época de nacimiento, definiendo cinco tipos de cohortes (K0-K4). Los animales nacidos al principio de la estación reproductiva maduran más tempranamente y se reproducen con más éxito que las cohortes nacidas al final de la estación, las que normalmente al-

canzan la madurez sexual en la siguiente temporada reproductiva (Bujalska 1971, 1975).

Wiger (1979) detecta diferencias en la sobrevivencia de las cohortes de *C. glareolus* de Noruega, siendo la cohorte estival (K3) la que representa la mayor proporción de la población sobreinvernante. Fuller (1977) registra resultados semejantes para *C. gapperi* en Canadá, mientras que Murúa & González (1986) y Gliwicz (1975) proponen que cambios en la sobrevivencia de las cohortes explicaría los ciclos multianuales de *Akodon olivaceus*, en el sur de Chile y de *C. glareolus* en Polonia, respectivamente.

En el ratón del pastizal pampeano hemos registrado diferencias estacionales de las cohortes. La asignación energética en reproducción disminuye con la época de nacimientos. Al inicio de la estación reproductiva los animales sobreinvernales, pertenecientes a las cohortes estivales y otoñales de la temporada anterior, realizan un alto esfuerzo reproductivo. Estos animales serían comparables a los K0 de Gliwicz *et al.* (1968), Bujalska (1975) y Wiger (1979), y son quienes reinician el ciclo reproductivo produciendo, en los ambientes agrarios, a las cohortes primaverales y estivales tempranas (K1 y K2 según la nomenclatura citada). La actividad reproductiva de la cohorte primaveral es menor que la del grupo anterior, pero mayor que la de las cohortes estivales y otoñales. Los resultados de Dalby (1975), quien describe menores tasas de crecimiento corporal para los animales nacidos a fines de la estación reproductiva, coinciden con la hipótesis de un cambio en la asignación energética hacia el aumento del mantenimiento a expensas del crecimiento y la reproducción durante el otoño e invierno.

Los animales sobreinvernales desaparecen a fines de verano (febrero-marzo), coincidiendo con lo registrado para *A. azarae* en otros ambientes (Crespo 1966, Pearson 1967, Dalby 1975) y confirmando que la renovación es anual: no existen individuos que sobrevivan a dos inviernos sucesivos, a diferencia de lo observado para ciertas especies neárticas (Krebs 1966, Krebs *et al.* 1969). Las cohortes primaverales secundan en importancia a los sobreinvernales en cuanto al repoblamiento inicial. Las cohortes estivales, si bien manifiestan menor esfuerzo reproductivo, representan el 34% de la población y el 50% de la fracción que sobrevive al invierno, por

lo que su papel es clave en la dinámica. Entre abril y junio los individuos de la cohorte primaveral van desapareciendo y representan una fracción menor de la población. Esto facilitaría la adquisición de los microhábitat óptimos que garantizarían la sobrevida invernal de dichas cohortes. Las cohortes otoñales, por su parte, aparecen en un momento donde las condiciones ambientales y demográficas les son desfavorables. Pese a ello su alta densidad y su considerable esfuerzo reproductivo le permiten aportar al mantenimiento de las poblaciones más de lo esperado, ya que Dalby (1975), en pastizales naturales, registra que los animales nacidos al final de la temporada reproductiva maduran sexualmente en la siguiente estación. Esta situación es, además, la más común entre otros cricétidos (Krebs *et al.* 1973, Kravetz *et al.* 1981b, Millar & Innes 1983).

En ambientes heterogéneos y con alto grado de perturbación, como son los ecosistemas agrarios, el ratón del pastizal pampeano evidencia una respuesta adaptativa prolongando su estación reproductiva y repartiendo el esfuerzo reproductivo en producir más camadas por cohorte en lugar de incrementar la fecundidad. Asimismo pone de manifiesto su capacidad de producir camadas invernales, lo que podría explicar las eclosiones demográficas registradas en la región pampeana (Crespo, 1944). Estos cambios, respecto del patrón detectado en los ambientes óptimos (Dalby 1975), demuestran la plasticidad de una especie que posiblemente ha evolucionado en ambientes cambiantes.

#### AGRADECIMIENTOS

A los pobladores de Diego Gaynor por su generosidad en facilitarnos el uso de sus campos e instalaciones. Al Dr. Fabián Jaksic y a dos revisores anónimos por sus comentarios críticos en versiones preliminares del manuscrito. La Secretaría de Ciencia y Técnica (SECYT) y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET) otorgaron los fondos para la realización del presente trabajo.

#### LITERATURA CITADA

- ADAMCZEWSKA-ANDRZEJEWSKA K (1973) Growth, variations and age criteria in *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771). *Acta Theriologica* 18: 353-394.
- ARMITAGE KB (1979) Cannibalism among yellow-bellied marmots. *Journal of Mammalogy* 60: 205-207.
- BARLOW JC (1969) Observations on the biology of rodents in Uruguay. *Life Sciences Contribution, Royal Ontario Museum* 75: 1-59.
- BASENINA NV (1968) Basic indices for the estimation of bionergetics in small non hibernating mammals in natural populations. *IBP Publication* 2: 176-179.
- BELLOCQ MI (1987) Selección de hábitat de caza y depredación diferencial de *Athene cucularia* sobre roedores en ecosistemas agrarios. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 81-86.
- BELLOCQ MI (1988) Predación de roedores por aves en ecosistemas agrarios. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- BELLOCQ MI & FO KRAVETZ (1983) Algunos rasgos de la predación de *Athene cucularia* sobre roedores en agroecosistemas pampeanos argentinos. I Simposio de Ornitología Neotropical (X CLAZ Perú): 55-60.
- BIANCHI NO & JR CONTRERAS (1967) The chromosomes of the field mouse *Akodon azarae* (Cricetidae, Rodentia) with special reference to sex chromosome anomalies. *Cytogenetics* 6: 306-313.
- BONAVENTURA SM & FO KRAVETZ (1984) Relación roedor-vegetación: estudio preliminar. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Zoología* 13: 445-451.
- BUJALSKA G (1971) Self-regulation of reproduction in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber 1780). *Annales Zoologici Fennici* 8: 91-93.
- BUJALSKA G (1975) Reproduction and mortality of bank voles and the changes in the size of an island population. *Acta Theriologica* 20: 41-56.
- BUSCH M (1987) Competencia interespecífica en roedores silvestres. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- BUSCH M, FO KRAVETZ, RE PERCICH & GA ZULETA (1984) Propuestas para un control ecológico de la Fiebre Hemorrágica Argentina a través del manejo del hábitat. *Medicina (Buenos Aires)* 44: 34-40.
- CABRERA A (1961) Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Ciencias Zoológicas* 4: 1-732.
- CALHOUN JB (1962) Population density and social pathology. *Scientific American* 206: 139-148.
- CHITTY D (1971) The natural selection of self-regulatory behavior in animal populations. En: Mc Laren IA (ed) *Natural regulation of animal populations*: 136-170. *Liber-Atherton Inc.*
- CONTRERAS JR (1973) Ecología del ratón de campo *Akodon azarae* de la región semiárida del sudoeste bonaerense. *Deserta (Argentina)* 4: 15-24.
- CRESPO JA (1944) Relaciones entre estados climáticos y la ecología de algunos roedores de campo (Cricetidae). *Revista Argentina de Zoogeografía* 4: 137-144.
- CRESPO JA (1966) Ecología de una comunidad de roedores silvestres en el Partido de Rojas, Provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Ecología* 1: 79-134.
- CRESPO JA, MS SABATTINI, MJ PIANTANIDA & G DE VILLAFANE (1970) Estudios ecológicos sobre roedores silvestres. *Ministerio Bienestar Social, Buenos Aires*, 44 pp.

- DALBY P (1975) Biology of pampa rodents, Balcarce Area, Argentina. Publications of the Museum, Michigan State University, Biological Series 5: 149-272.
- DE VILLAFANE G (1981) Reproducción y crecimiento de *Akodon azarae azarae* (Fischer, 1829). *Historia Natural (Argentina)* 1: 193-204.
- DE VILLAFANE G, FO KRAVETZ, MJ PIANTANIDA & J CRESPO (1973) Dominancia, densidad e invasión en una comunidad de roedores de la localidad de Pergamino (Provincia de Buenos Aires). *Physis (Argentina)* 32: 47-59.
- DE VILLAFANE G, FO KRAVETZ, O DONADIO, RE PERCICH, L KNECHER, MP TORRES & N FERNANDEZ (1977) Dinámica de las comunidades de roedores en agroecosistemas pampásicos. *Medicina (Buenos Aires)* 37: 128-140.
- FISLER GF (1971) Age structure and sex ratio in populations of *Reithrodontomys*. *Journal of Mammalogy* 52: 653-662.
- FULLER WA (1977) Demography of a subarctic population of *Clethrionomys gapperi*: numbers and survival. *Canadian Journal of Zoology* 55: 415-425.
- FUNMILAYO O (1976) Age determination, age distribution and sex ratio in a mole population. *Acta Theriologica* 21: 207-215.
- GAINES M, J MYERS & CJ KREBS (1971) Experimental analysis of relative fitness in transferrin genotype of *Microtus ochrogaster*. *Evolution* 25: 443-450.
- GLIWICZ J (1975) Age structure and dynamics of numbers in an island population of bank voles. *Acta Theriologica* 20: 57-70.
- GLIWICZ J, R ANDRZEJEWSKI, G BUJALSKA & K PETRUSEWICZ (1968) Productivity investigation of an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). I. Dynamics of cohorts. *Acta Theriologica* 13: 401-413.
- GONZALEZ L & R MURUA (1985) Características del período reproductivo de tres especies de roedores cricétidos del bosque higrófilo templado. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)* 16: 87-99.
- HYVARINEN H (1984) Wintering strategy of voles and shrews in Finland. En: Merritt JF (Ed) *Winter ecology of small mammals*: 139-148. Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, Pennsylvania, Special Publication, 10.
- KRAVETZ FO (1977) Ecología y control de reservorios. *Ciencia e Investigación (Argentina)* 33: 235-242.
- KRAVETZ FO (1978) Ecología de las comunidades de roedores involucrados en la Fiebre Hemorrágica Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- KRAVETZ FO, M BUSCH, RE PERCICH, MA MANJON & PN MARCONI (1981a) Ecología de *Calomys laucha* (Rodentia, Cricetidae) en el Departamento de Río Cuarto (Córdoba). II. Criterios para la determinación de edades y crecimiento. *Ecología (Argentina)* 6: 35-44.
- KRAVETZ FO, MA MANJON, M BUSCH, RE PERCICH, PN MARCONI & MP TORRES (1981b) Ecología de *Calomys laucha* (Rodentia, Cricetidae) en el Departamento de Río Cuarto (Córdoba). I Dinámica de población. *Ecología (Argentina)* 6: 15-22.
- KREBS CJ (1966) Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs* 36: 239-272.
- KREBS CJ & R BOONSTRA (1978) Demography of the spring decline in population of the vole, *Microtus townsendii*. *Journal of Animal Ecology* 47: 1007-1015.
- KREBS CJ & JH MYERS (1974) Population cycles in small mammals. *Advances in Ecological Research* 8: 267-399.
- KREBS CJ, B KELLER & RH TAMARIN (1969) *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. *Ecology* 50: 587-607.
- KREBS CJ, MS GAINES, BL KELLER, JH MYERS & RH TAMARIN (1973) Population cycles in small rodents. *Science* 179: 35-41.
- LAINÉ K & HENTTONEN (1983) The role of plant production in microtine cycles in northern Fennoscandia. *Oikos* 40: 407-418.
- LIDICKER WZ (1985) An overview of dispersal in non-volant small mammals. En: Rankin MA (ed) *Migration: mechanisms and adaptive significance*: 369-385. *Contribution in Marine Science*, Volumen 27.
- LIZARRALDE MS, NO BIANCHI & MS MERANI (1982) Cytogenetics of South American akodont rodents (Cricetidae). VII. Origin of sex chromosome polymorphism in *Akodon azarae*. *Cytologia* 47: 183-193.
- LOMNICKI A (1978) Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *Journal of Animal Ecology* 47: 461-473.
- LORD RD (1959) The lens as an indicator of age in cottontail rabbits. *Journal of Wildlife Management* 23: 358-360.
- MARCONI PN (1988) Efecto de las perturbaciones intensas sobre la estructura de las comunidades de roedores. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- MARCONI PN & FO KRAVETZ (1986) Comunidades de roedores del Parque Nacional El Palmar (Entre Ríos, Argentina) según la historia del fuego. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 47-57.
- MASSOIA E (1971) Descripción y rasgos bioecológicos de una nueva subespecie de cricétido: *Akodon azarae bibianae* (Mammalia-Rodentia). *Revista de Investigaciones Agropecuarias, INTA, Patología Animal (Argentina)* 8: 131-140.
- MIHOK S (1979) Behavioral structure and demography of subarctic *Clethrionomys gapperi* and *Peromyscus maniculatus*. *Canadian Journal of Zoology* 57: 1520-1535.
- MILLAR JS & DGL INNES (1983) Demographic and life cycle characteristics of montane deer mouse. *Canadian Journal of Zoology* 61: 574-585.
- MURUA R & LA GONZALEZ (1986) Regulation of numbers in two Neotropical rodent species in southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 59: 193-200.
- NABAGLO L & K PACHINGER (1979) Eye lens weight as an age indicator in yellow-necked mice. *Acta Theriologica* 24: 119-122.
- ODUM EP (1955) An eleven year history of a *Sigmodon* population. *Journal of Mammalogy* 36: 368-378.
- OSTFELD RS & RH TAMARIN (1986) The role of seasonality in vole cycles. *Canadian Journal of Zoology* 64: 2871-2872.
- PEARSON OP (1967) La estructura por edades y la dinámica reproductiva de una población de roe-

- dores de campo, *Akodon azarae*. *Physis* (Argentina) 27: 53-58.
- PEARSON OP (1983) Characteristics of a mammalian fauna from forest in Patagonia southern Argentina. *Journal of Mammalogy* 64: 476-492.
- PIANKA ER (1974) *Evolutionary ecology*. Harper & Row, New York.
- PITELKA FA (1964) The nutrient-recovery hypothesis for arctic microtine cycles. I. Introduction. En: Crisp DJ (ed) *Grazing in terrestrial and marine environments*: 55-56. Blackwell, Oxford, England.
- REIG OA (1964) Roedores y marsupiales del Partido de General Pueyrredón y regiones adyacentes (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales, Mar del Plata* 1: 203-224.
- SAUER JR (1985) Mortality associated with severe weather in a northern population of cotton rats. *American Midland Naturalist* 113: 188-189.
- SCHAFFER WM & RH TAMARIN (1973) Changing reproductive rates and population cycles in lemmings and voles. *Evolution* 27: 111-124.
- SCHWARZ SS, VA POKROVSKI, VG ISTCHENKO, VG OLENJEV, NA OVTSCHINNIKOVA & OA PJASTOLOVA (1964) Biological peculiarities of seasonal generations of rodents, with special reference to the problem of senescence in mammals. *Acta Theriologica* 8: 11-43.
- STENSETH NC (1977) The importance of spatio-temporal heterogeneity for the population dynamics of rodents: towards a theoretical foundation of rodent control. *Oikos* 29: 545-552.
- WIGER R (1979) Demography of a cyclic population of the bank vole *Clethrionomys glareolus*. *Oikos* 33: 373-385.