

SOMMARO, LUCIA VALER
Movimiento de calomy

2012

71252

71252

MFN:
Clasif:
T-773

71252



DEPARTAMENTO DE CIENCIAS NATURALES. FACULTAD DE
CIENCIAS EXACTAS FÍSICO-QUÍMICAS Y NATURALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE RÍO CUARTO

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

MOVIMIENTO DE *Calomys musculinus* EN POBLACIONES NATURALES Y EXPERIMENTALES

Lic. en Ciencias Biológicas: Lucía Valeria Sommaro

Director: José Waldemar Priotto. CONICET. Departamento de Ciencias Naturales. Facultades de Ciencias Exactas, Físico-Químico y Naturales. Universidad Nacional de Río Cuarto.

Codirectora: Marina Beatriz Chiappero. CONICET. Cátedra de Genética de Poblaciones y Evolución. Facultades de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba.

CONICET: Concejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas

Tesis presentada para optar al título de Doctora en Ciencias Biológicas

26 de marzo de 2012

Río Cuarto, Córdoba, Argentina

COMISIÓN ASESORA Y EVALUADORA DE LA TESIS

Ricardo Martori

Departamento de Ciencias Naturales. Facultades de Ciencias Exactas, Físico-Químico y Naturales. Universidad Nacional de Río Cuarto.

Beatriz García

Cátedra de Bioquímica y Biología Molecular. Facultades de Ciencias Médicas. Facultad de Ciencias Químicas. Universidad Nacional de Córdoba.

Marcelo Kittlein

Facultades de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Mar del Plata

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Fecha y lugar:

Río Cuarto, 26 de Marzo 2012

Calificación:

10 (diez)

TRIBUNAL EVALUADOR

Firma



Aclaración

Ricardo Martori

Firma



Aclaración

GARCÍA, BEATRIZ ALICIA

Firma



Aclaración

MARCELO KITTLEIN

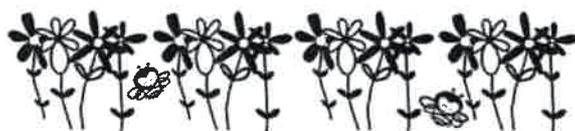
LISTA DE PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

2010. Lucía V. **Sommaro**, Andrea R. Steinmann, Marina B. Chiappero and José W. Priotto. Effect of high density on the short term *Calomys musculinus* spacing behaviour: a fencing experiment. *Acta Oecologica* 36, 343-348.

2010. Lucía **Sommaro**, Daniela Gómez, Florencia Bonatto, Andrea Steinmann, Marina Chiappero and José W. Priotto. Corn mice (*Calomys musculinus*) movement in linear habitats of agriculture ecosystem. *Journal of Mamalogy*. 91 (3) 668-673.

2012. Lucía V. **Sommaro**, Andrea R. Steinmann, Marina B. Chiappero, Gardenal C and José W. Priotto. Seasonal patterns of fine scale spatial genetic structure in the corn mice (*Calomys musculinus*). **En preparación.**

A mi familia



GRACIAS TOTALES!!!

Mi especial agradecimiento a mi director José Priotto. Me dio una oportunidad única para llevar a cabo este proyecto y trabajar a su lado. Un gran agradecimiento a Andrea Steinmann por su supervisión y amistad durante la tesis además de ser un pilar en este proyecto. A ellos les agradezco la realización de un estudio multidisciplinario, ya que aprender a compartir con dos grupos diferentes me enseñó mucho más de lo que esperaba. Gracias a Marina Chiappero por su guía, su compañía y su apoyo en la tesis. A ella le debo un aprendizaje continuo en el mundo de los tubos y las pipetas. Gracias a los miembros de mi Comisión Asesora y Jurado por sus sugerencias y consejos. Muchas gracias a los compañeros de campo que aguantaron sol, sed y lluvias; José Marina y Andrea por ser el “Trío Paraolímpico” con medalla de oro. A Emma y José Coda, también con medalla de oro. A Marcos que me acompañó al inicio de este proyecto y en las clausuras. Creo que nadie del grupo quedó afuera de acompañarme en la búsqueda de *C. musculus* en el campo y a las clausuras. Emma y José Coda, pobres, a ellos sí los hice trabajar. Gracias Andrés y Ceci, mis hermanos colaboradores. Gracias a mis compañeros de laboratorio por acudir a mis auxilios y hacer posible la realización de este trabajo. Conocí grandes personas ahí adentro con las que comparto una gran amistad por más que nuestros caminos se hayan separado: Sole, Ange, Mily, Carla, Alvi, Guille y Marianita son una massa! Y hay más, Mauri y Noe los más nuevos del grupo..... hay muchos más en el laboratorio con los que compartí mucho, pero nombrar a todos es olvidarme de alguno, a todos ellos muchas gracias por compartir conmigo sus charlas, mates y tiempo. Gracias a todas las personas que componen el grupo de Río Cuarto y el laboratorio de Córdoba, porque todos han formado parte de mi lugar de trabajo. Muchas gracias a las chicas de Río Cuarto (las Flores, Dani, Ivi y Vero) que me han aguantado y apoyado, siempre me han mostrado su lado más amable y me han acompañado durante todo el transcurso de esta tesis, y desde antes también. Muchas gracias Vani y Pao por estar, escuchar, debatir, compartir; son grandes mujeres que no se conocen dos veces en la vida y únicos personajes!! Quiero agradecer también a mis amigas de toda la vida, las chicas del barrio, cada una en una vida diferente y a pesar de eso siempre me están acompañando! Y estoy segura que siempre nos acompañaremos. Gracias a mis amigos de fierro, que estén donde estén y por más que el tiempo pase, yo se que siempre lejosperocerca están. No es poco recordar a las personas

que te enseñan un camino. Chicos, siempre están presentes! y no está de más decir que los extraño mucho.

Quiero agradecer mucho a mi familia, mis padres Margarita y Miguel y mis hermanos Moni, Ceci, Andrés y Vir por su preocupación y el apoyo constante. Aunque cada uno en sus cosas seguimos manteniendo la unidad que nos caracteriza, además yo que nunca me alejé del área de acción materna. Sin palabras! La familia siempre lo es todo.

A Mi familia, la que me incorporó en sus vidas cuando llegué a Córdoba con muy poco, y ahora tengo tanto! Hicieron que pudiera terminar y llegar hasta acá. Gracias Juan y Mili por mucho más que compartir una vida. Por la amistad y por el amor, muchas gracias, los quiero muchísimo. A mi novio Juan por estar siempre, en las buenas y en las malas.

Gracias a la Universidad Nacional de Río Cuarto y el departamento de Ciencias Naturales por brindarme un lugar para realizar este proyecto. Gracias a la Universidad Nacional de Córdoba y la Cátedra de Genética de Poblaciones y Evolución por brindarme el espacio para realizar esta tesis. Un agradecimiento especial a la secretaría de posgrado de la FCEFQyN. Quiero agradecer a la Universidad Libre y Gratuita que me brindó la posibilidad de permanecer en la UNRC luego de terminar la carrera de grado y poder concluir este doctorado.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET) por otorgarme las becas que me permitieron llevar a cabo este trabajo. Esta Tesis fue realizada gracias al financiamiento otorgado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica-FONCyT y SECyT de la Universidad Nacional de Río Cuarto.

INDICE

COMISIÓN ASESORA Y EVALUADORA	i
DEDICATORIA	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
INDICE	vi
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
CAÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL.....	3
1.1 DISPERSIÓN Y FRAGMENTACIÓN	8
1.2 ESTIMACIÓN DE LA DISPERSIÓN	10
1.2.1 MÉTODOS DIRECTOS	10
1.2.2 MÉTODOS INDIRECTOS	12
1.2.3 ESTUDIO DE LA DISPERSIÓN EN EL SUR DE CÓRDOBA	14
1.3 ANTECEDENTES DE <i>Calomys musculinus</i>	16
1.4 OBJETIVOS GENERAL Y ESPECÍFICOS	21
CAPÍTULO 2: ÁREAS DE ESTUDIO.....	23
2-1 CLAUSURAS EXPERIMENTALES	23
2-2 AMBIENTES NATURALES	27

CAPÍTULO 3: MOVIMIENTO DE *Calomys musculinus* EN CLAUSURAS

EXPERIMENTALES: comportamiento de espaciamiento	30
3.1 INTRODUCCIÓN	30
3.1.1 PREDICCIONES	33
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	34
3.2.1 EXPERIMENTO DE DENSIDAD POBLACIONAL	36
3.2.2 ESTIMACIÓN DEL EFECTO DE LA DENSIDAD POBLACIONAL	40
3.3 RESULTADOS	42
3.3.1 ADULTOS	43
3.3.2 JUVENILES	45
3.3. SEGUIMIENTO DE LAS POBLACIONES DE CLAUSURAS.....	46
3.4 DISCUSIÓN	48

CAPÍTULO 4: MOVIMIENTO DE *Calomys musculinus* EN HABITAT

LINEALES DE UN AGROECOSISTEMA	53
4.1 INTRODUCCIÓN	53
4.1.1 PREDICCIONES	56
4.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	56
4.2.1 MÉTODOS DE CAMPO	56
4.2.2 ANÁLISIS DE DATOS.....	60
4.3 RESULTADOS	62
4.3.1 ANÁLISIS DE DISTANCIAS DE MOVIMIENTO	62
4.4 DISCUSION.....	66

CAPÍTULO 5: DISPERSION DE *Calomys musculinus* EN

UNAGROECOSISTEMA: estructura genética a escala geográfica fina.	70
5.1 INTRODUCCIÓN.....	70
5.1.1 PREDICCIONES	72
5.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	73
5.2.1 EXTRACCIÓN DE ADN	74

5.2.2 AMPLIFICACIÓN DE LOCI DE MICROSATÉLITES.....	75
5.2.3 ESTIMACIÓN DE EQUILIBRIO DE HARDY-WEINBERG, VARIABILIDAD Y DIFERENCIACIÓN...	77
5.2.4 ESTRUCTURA GENÉTICA ESPACIAL (EGE).....	78
5.3 RESULTADOS	80
5.3.1 EQUILIBRIO DE HARDY-WEINBERG, VARIABILIDAD Y DIFERENCIACIÓN	80
5.3.2 ESTRUCTURA GENÉTICA ESPACIAL (EGE).....	84
5.4 DISCUSIÓN	88
APENDICE	93
CAPÍTULO 6: CONCLUSIONES GENERALES.....	95
6-1 PERSPECTIVAS DE TRABAJO	97
BIBLIOGRAFÍA	99
PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS	117

RESUMEN

Calomys musculinus es una especie de roedor sigmodontino, de amplia distribución en Argentina, cuya ecología, demografía y comportamiento han sido exhaustivamente estudiada, por lo que representa un buen modelo para estudiar su movimiento y dispersión integrando la ecología, la genética y la evolución, bajo una perspectiva comportamental. Se estimó la **dispersión instantánea** (midiendo la movilidad de los individuos) mediante Captura Marcado y Recaptura (CMR) en dos sitios: (1) a través de grillas de trampas en poblaciones de clausura ubicadas en la Reserva el Espinal de la Universidad Nacional de Río Cuarto y (2) mediante líneas de trampas ubicadas en bordes de caminos de un agroecosistema del departamento Río Cuarto, provincia de Córdoba. Además, en este último se estimó la **dispersión efectiva** de los individuos (evaluando los niveles de flujo de genes) utilizando loci de microsatélites como marcadores genéticos. En poblaciones de clausuras se observó que las hembras de *C. musculinus* presentaron comportamiento de espaciamiento debido a que ellas conservan su área exclusiva respecto a otras hembras independientemente de los cambios de densidad poblacional. Los machos modificaron su uso del espacio en relación a la densidad poblacional, ellos disminuyen el tamaño del área de acción y los porcentajes de solapamiento con otros machos y con las hembras cuando la densidad poblacional aumenta. En hábitats lineales de agroecosistema los individuos de *C. musculinus* se movieron a mayores distancias en bordes angostos (menor calidad de hábitat) que en bordes anchos (mayor calidad de hábitat). En estos hábitats los resultados fueron consistentes entre los métodos utilizados. Los análisis de CMR y genéticos indicaron un patrón general de dispersión desviada hacia los machos variando en relación a la densidad poblacional. Las distancias de dispersión de los machos disminuyen con el aumento de la densidad poblacional (verano), dispersión denso-dependiente negativa determinada por la alta disponibilidad de hembras reproductivas. Aunque las hembras siempre se dispersan menos que los machos sus distancias de dispersión aumentan con el incremento de la densidad poblacional, denso-dependencia positiva determinada por la disminución de espacios reproductivos disponibles.

ABSTRACT

Calomys musculinus is a sigmodontine rodent species, widely distributed in Argentina, whose ecology, demography and behaviour have been extensively studied. The aim of this work was studied *C. musculinus* movement and dispersal, to integrate ecology, genetic and evolution under a behavioural perspective. It estimated the *instantaneous dispersal* (movement of individuals) by Capture-Mark and Recapture (CMR) in two places: 1) through trap grids in enclosure populations (Espinal Reservation in Universidad Nacional de Río Cuarto) and, 2) with trap lines in linear habitats of agricultural ecosystems in Río Cuarto Department (Córdoba Province, Argentina). In the latter, was estimated the *effective dispersal* (evaluating gene flow levels) using microsatellite loci as genetic markers. In enclosure populations it observed that *C. musculinus* females had spacing behaviours because they keep exclusive home ranges regarding other females and independently of population density. Males change their space use in relation to population density, their home range size and overlap decrease regarding others males or females when population density is high. In agricultural ecosystems linear habitat *C. musculinus* movement distances were greater in narrow edges (lowest quality habitat) than wide edges (highest quality habitat). In linear habitats the results were consistent between CMR and Genetic methods. *C. musculinus* shows male-biased dispersal patterns varying in relation to population density. Male dispersal distances decrease with population density increase (summer), negative density-dependent dispersal influenced by high female availability (key resource). Although females always disperse lower than males, at high population densities their dispersal rates increase (positive density-dependent dispersal) as a result of the low availability of breeding spaces (key resource).

INTRODUCCIÓN

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

Uno de los temas más estudiados en ecología y biología evolutiva es el movimiento de individuos y genes. El movimiento tiene consecuencias sobre los individuos, las poblaciones y las comunidades, y sus efectos sobre la dinámica poblacional son tan críticos como las muertes y los nacimientos, ya que no sólo afectan la abundancia, sino también la proporción de sexos, la estructura de edad, la estructura social y genética, e influyen en la dinámica de parches y metapoblaciones (Gaines y McClenaghan, 1980; Tamarin, 1980; Stenseth, 1983; Chepko-Sade y Halpin, 1987; Johnson y Gaines, 1990; Dieckman et al., 1999). A nivel de comunidad, los movimientos dispersivos pueden mitigar la competencia por el espacio como único recurso común limitante y por lo tanto mantener la coexistencia de las especies locales (Mouquet et al., 2001).

Al estudiar el movimiento de los individuos en una población, resalta el concepto de **área de acción**. De acuerdo con Burt (1943) se lo define como el área recorrida normalmente por un individuo durante sus actividades cotidianas de búsqueda de alimento, pareja y refugio. Si bien esta definición está aún vigente, se discute sobre el significado de los movimientos cotidianos (que pueden incluir exploraciones esporádicas) en función de su inclusión, o no, en la definición de área de acción. Entre otras cuestiones se discute a qué distancias los movimientos dejan de ser cotidianos para convertirse en excursiones exploratorias, y cuál es la escala de tiempo a considerar. Bondrup-Nielsen (1985) define al área de acción como aquella área discreta, recorrida y/o atravesada por un animal durante

sus actividades diarias, excluyendo los ocasionales movimientos de excursión fuera de la misma. Además, este autor propone que es conveniente definir distintos tipos de áreas de acción: **área de acción natal**, área familiar al individuo asociada al nido en el cual nació; **área de acción reproductiva**, área que establece un individuo sexualmente maduro y en la cual se reproduce; **área de acción no reproductiva**, área establecida por un individuo subadulto, por un animal en edad potencialmente reproductiva pero que todavía no se encuentre reproductivamente activo, o bien, según Myllymaki (1977), el área ocupada por un animal durante el período no reproductivo. Bondrup-Nielsen (1985), también propone que estos tres tipos de áreas de acción pueden mantenerse en el mismo espacio a lo largo del tiempo, aunque lo más frecuente es que un animal traslade su área de acción a lo largo de su vida, de acuerdo a la estación y/o su estado reproductivo (Baker, 1978). Si bien, en estudios realizados por Lidicker (1975, 1985 a,b,c), Madison (1985) y McShea y Madison (1992) se registró que las distancias de traslado de las áreas de acción establecidas por un mismo individuo no implicaban movimientos a través de distancias muy largas (entre los 70 y los 400 metros), el análisis de dichos traslados es muy importante en estudios de movimiento en roedores silvestres (Viitala, 1977; Madison, 1978, 1985; Bondrup-Nielsen, 1984; McShea y Madison, 1992; Steinmann, 2006). Estos traslados pueden deberse a distintas causas y/o eventos que tienen lugar a lo largo de la vida de un individuo, tales como su estado reproductivo, dispersión natal, dispersión reproductiva, variaciones de la abundancia poblacional, desviaciones de la tasa sexual, perturbación del hábitat, etc. (Bondrup-Nielsen, 1984; McShea y Madison, 1992). No obstante, los individuos de una población que registran una mayor frecuencia en los traslados de sus áreas de acción son los jóvenes que comienzan a reproducirse (Bujalska, 1973; Lidicker, 1975, 1985 a, b, c;

Millymaky, 1977; Saitoh, 1981; Krohne et al., 1984; Madison, 1985; Viitala et al., 1985; Extine y Scott, 1987; McShea y Madison, 1992).

Otro de los procesos fundamentales que involucran el movimiento de individuos es el de **dispersión**. Clobert et al. (2001) define dispersión como aquellos movimientos que conducen al flujo de genes. Así, si entendemos al flujo génico como el movimiento de genes y su subsecuente incorporación al nuevo pool génico, la importancia de la dispersión como mecanismo evolutivo es innegable. Al considerar los procesos demográficos, los movimientos de los individuos hacia dentro (inmigración) y fuera de las poblaciones (emigración) son potencialmente críticos, y sus efectos sobre la composición genética, extinción o permanencia de las poblaciones, son claramente los materiales para el cambio evolutivo (Tamarin, 1980; Stenseth, 1983; Chepko-Sade y Halpin, 1987; Johnson y Gaines, 1990).

La dispersión guarda una estrecha relación con el área de acción de los individuos dado que generalmente se la define en relación a la misma (Lidicker, 1975; Bondrup-Nielsen, 1985; Lidicker y Stenseth, 1992). Endler (1977) define dispersión como “aquellos movimientos cortos y no direccionales que exhibe un individuo al desplazarse por fuera de su área de acción, retornando a la misma a la brevedad”. Contrariamente, Lidicker (1975), Lidicker y Caldwell (1982) y Stenseth (1983) enfatizan que, “a través de los movimientos de dispersión los individuos abandonan sus áreas de acción definitivamente, y si retornan a la misma, lo hacen luego de un tiempo prolongado”. Por otra parte, McShea y Madison (1992), establecen que “la dispersión representa el movimiento permanente de un individuo fuera de su área de acción, dentro o entre poblaciones”. Bondrup-Nielsen (1985) incluye un nuevo requisito para reconocer dispersión ya que la define como “el movimiento de un individuo en cualquier dirección fuera de su área de acción para establecerse en una

nueva”. Así, para este autor, como también para Lidicker y Stenseth (1992), el fenómeno de dispersión cuenta con tres fases: la partida, el viaje y la llegada, estando representada esta última por el establecimiento de una nueva área de acción. En la mayoría de los estudios se puede registrar la fase de partida y la de arribo, pero es poco conocido el viaje de los individuos durante todo el proceso para la selección de un hábitat óptimo (Wiens, 1992; Priotto y Cittadino, 2009).

La dispersión no es un proceso azaroso: no todos los individuos de la población tienen la misma probabilidad de dispersarse. Según Lidicker y Caldwell (1982) tanto la elección de dispersarse como la de permanecer filopátrico implica que los individuos se enfrenten a una variedad de riesgos y ganancias potenciales que son una consecuencia de la decisión tomada. Históricamente los factores que causan la dispersión fueron clasificados en extrínsecos o ambientales y en intrínsecos o innatos (Howard 1960). Lidicker y Stenseth (1992) proponen un nuevo eje de organización para las motivaciones de la dispersión, destacando la importancia de establecer si el comportamiento de dispersión se lleva a cabo de manera voluntaria o no. El reconocimiento de estos dos modos de dispersión dependerá de las circunstancias bajo las cuales ocurra, y de la disponibilidad de evidencia con respecto al *fitness* consecuente de este acto. Esta dicotomía puede corresponderse con la distinción propuesta por Stenseth (1983); las denominadas dispersión involuntaria y voluntaria. Los **dispersantes involuntarios** son aquellos que abandonan sus áreas de acción debido a un drástico deterioro de su ambiente local, o porque son forzados por otros co-específicos. Estos casos en que los individuos se dispersan de manera forzada, representan una dispersión no adaptativa, la cual corresponde a un comportamiento de baja heredabilidad. Para Lidicker (1975), este tipo de dispersión reflejaría una dispersión de saturación, la cual implica el movimiento de los individuos excedentes de una población

que se encuentra en o cerca de su capacidad de carga. Según Brondup-Nielsen (1985), estos dispersantes serían individuos adultos que presentan una baja eficacia competitiva intra-sexual, o juveniles que son repelidos por sus padres. Así, sería esperable que entre los dispersantes involuntarios o forzados encontremos individuos subordinados, activamente excluidos por animales residentes y/o dominantes, e individuos transeúntes en poblaciones de alta densidad, o en hábitats pobres o inestables.

Por otra parte, los **dispersantes voluntarios** son aquellos individuos que abandonan sus áreas de acción incluso cuando su entorno ambiental no se encuentra físicamente, económicamente o socialmente comprometido. El comportamiento dispersante de estos individuos es adaptativo y presenta una alta heredabilidad (Stenseth, 1983). Esta dispersión adaptativa se encuentra íntimamente relacionada con la dispersión de pre-saturación en la cual los movimientos de los individuos fuera de sus áreas de acción se producen antes que la población alcance su capacidad de carga (Lidicker, 1975). Así, sería esperable que entre estos dispersantes encontremos individuos con una alta sensibilidad al incremento de densidad, alta eficacia competitiva y buenos colonizadores.

Según el momento del ciclo de vida en el cual ocurre la dispersión voluntaria se puede distinguir dos tipos: **la dispersión reproductiva** y **la dispersión natal**. La dispersión reproductiva implica el movimiento de los individuos entre dos áreas o grupos sociales reproductivos sucesivos. La dispersión natal, por otro lado, representa el movimiento de individuos entre su área de acción natal o grupo social natal y el área o grupo social donde ocurre su primera reproducción (Bondrup-Nielsen 1985). En mamíferos y en aves, la competencia intra-sexual por los recursos (alimento, pareja reproductiva, etc.); y la evitación de la endogamia, son entre otros, factores muy importantes que pueden afectar la motivación de los juveniles a dispersarse o mantener la filopatría (Dobson, 1982; Dobson y

Jones, 1985). No obstante, más allá del factor que motiva la dispersión, la abundancia poblacional afecta la respuesta esperada respecto al desplazamiento de los juveniles (Bond y Wolff, 1999).

1.1 Dispersión y fragmentación

En paisajes naturales y modificados la dispersión da forma a los patrones de distribución, afecta la regulación y estabilidad de las poblaciones, influye sobre la dinámica de extinción y colonización de las poblaciones en parches y metapoblaciones y sobre la estructura genética poblacional (Jonson y Gaines, 1990; Lidicker y Stenseth, 1992; Dieckman et al., 1999; Peakall et al., 2003). La fragmentación de paisajes naturales, como resultado de la agricultura, la ganadería, el incremento de la urbanización y otras actividades humanas, es actualmente un problema global. Muchos parámetros espaciales están relacionados con los cambios del paisaje incluyendo la composición de los elementos del paisaje (ej: parches de hábitat), la configuración espacial (ej: fragmentación y aislamiento) y la forma de los elementos del paisaje (ej: geometría) (Forman y Godron, 1986; Forman, 1995; Kareiva y Wennergren, 1995). Como consecuencia de que grandes superficies de hábitat naturales continuos (ej: bosques y pastizales) son convertidas en áreas urbanas y/o agrícolas, remanentes de hábitat natural persisten como franjas lineales a lo largo de bordes de ríos, bordes de caminos, rutas y terraplenes de ferrocarril (Foreman, 1995). En paisajes altamente fragmentados, las especies silvestres pueden ser obligadas a permanecer en estos hábitats lineales (un-idimensionales). Por consiguiente, el estudio de la dinámica de las poblaciones en hábitat uni-dimensionales se ha vuelto importante en lo que respecta al manejo del ambiente (Bennett, 1990; Hobbs, 1992; Fauske et al., 1997),

haciéndose énfasis en el rol que ellos cumplen como corredor de dispersión (Forman y Godron 1986, Bennett 1990).

Una de las características más importantes de los agroecosistemas es el desarrollo de la fragmentación por la implementación de rutas y caminos, los cuales pueden actuar como barreras al movimiento de pequeños mamíferos (Mader, 1984; Swihart y Slade, 1984; Cittadino et al., 1998; Clarke et al., 2001; Banks et al., 2005). Estas barreras pueden afectar la colonización de parches de hábitat y consecuentemente la persistencia de las poblaciones (Kozakiewiez, 1993).

La extensión de la dispersión a lo largo de hábitat lineales a escalas finas de paisaje han sido poco estudiadas, y la escasez de datos empíricos no permiten un consenso sobre si los procesos poblacionales se encuentran o no condicionados a la geometría del hábitat (Aars et al., 1998). En estudios en roedores del género *Microtus* a escalas geográficas finas, Aars et al. (1998) determinaron que la dispersión fue más restringida en hábitat lineales que en hábitat bidimensionales. Bowers y Dooley (1999) compararon la respuesta de los individuos al borde de hábitat en tres diferentes escalas. Para ello crearon ambientes fragmentados experimentales: menores a 1 hectárea, como escala intermedia crearon fragmentos entre 1 y 20 hectáreas y la última categoría >20 hectáreas, que fue considerada como hábitat continuo. Estos autores concluyeron que *Microtus pennsylvanicus* presentó diferencias en la respuesta a la fragmentación entre el hábitat continuo (> 20 ha) y los hábitats fragmentados, pero que estas respuestas fueron más evidentes en los fragmentos de pequeño tamaño (< 1 ha) y en la escala más grande (> 20 ha) que lo observado en la escala intermedia. En ese estudio Bowers y Dooley (1999) enfatizan la atención que requieren los estudios con escalas intermedias de trabajo, debido a que pueden observarse resultados confusos. Wiens (1989) considera que los análisis más

apropiados requieren de una adecuada escala de medición por parte del investigador, y que la respuesta de los organismos en estudio esté contemplada dentro del dominio de esa escala.

1.2 Estimación de la dispersión

1.2.1 Métodos directos

Los métodos directos utilizan mediciones de la movilidad de los individuos mediante técnicas de captura, marcado y recaptura en un área restringida. Estas técnicas permiten estimar la dispersión instantánea o actual de los individuos dentro y entre poblaciones, las características de los dispersantes, las condiciones ecológicas en las cuales ésta ocurre, y qué factores la causan (Bossart y Pashley-Powell, 1998; Schweizer et al., 2007).

Los métodos directos se han utilizado para estudiar la dispersión como mecanismo regulador de la densidad poblacional, en muchos casos utilizando a pequeños mamíferos como modelos (Lidicker, 1975; Gaines y McClenaghan, 1980; Tamarin, 1980; Stenseth, 1983; Lidicker, 1985a b y c). Así, se han registrado patrones generales que indican un primer pico de dispersión en primavera y comienzos del verano y un segundo pico en otoño (Gliwicz, 1992). En algunas especies se ha observado que la dispersión es mayor cuando los números poblacionales están en incremento y menor en el momento del pico poblacional (Cittadino, 1995; Cittadino et al., 1997, 2002). Estudios en poblaciones experimentales de *Microtus pennsylvanicus* registraron que la estación y la manipulación de la densidad afectaron significativamente las distancias de movimiento de los individuos (Gary et al., 1998). También se han utilizado métodos directos para estudiar el efecto que tienen los distintos tipos de barreras sobre la dispersión de pequeños mamíferos en hábitat

fragmentados. Así, McDonald y Saint Clair (2004) en un experimento de translocación con roedores a través de distintos tipos de barreras (naturales y artificiales) observaron en *Peromyscus maniculatus*, *Microtus pennsylvanicus* y *Clethrionomys gapperi* que los individuos tuvieron un 20% menos de éxito en atravesar una barrera artificial (una ruta) que una natural (una zona forestada) mientras que tuvieron un 10% menos de éxito en atravesar la barrera natural con respecto a un hábitat continuo. Además, estos autores observaron que los individuos de la especie generalista (*Peromyscus maniculatus*) fueron los más exitosos en retornar a su ubicación original.

No obstante, y más allá de su aplicación en numerosas investigaciones ecológicas, los métodos directos presentan ciertas restricciones. Una de las principales limitaciones de las estimaciones directas es que sólo pueden medir dispersión instantánea, teniendo validez bajo las condiciones particulares de tiempo y espacio en que se realizan. Como se expuso anteriormente, algunos tipos de movimientos pueden generar cierta confusión a la hora de estudiar la dispersión. Entre ellos, los movimientos denominados cuasi-dispersión (Lidicker y Stenseth 1992), que incluyen el *nomadismo* (movimientos de los individuos que se desplazan permanentemente sin establecer una nueva área de acción), y las ya mencionadas *excursiones* (movimientos de los individuos que abandonan temporalmente sus áreas de acción retornando luego de un breve episodio exploratorio), y *traslados de área de acción*. Así, al capturar un individuo en poblaciones naturales, la distinción entre individuo *nómada* (cuasi-dispersión) y un *viajero* (fase de la dispersión) es difícil de establecer. Además, no escoger adecuadamente la escala y el tiempo en que se realiza el muestreo, en relación con la historia de vida del organismo en estudio, podría generar tanto sobrestimaciones como subestimaciones de los desplazamientos dispersivos (Lidicker y Stenseth, 1992).

1.2.2 Métodos indirectos

Los métodos indirectos permiten estimar la dispersión efectiva, es decir permiten estimar los niveles de flujo génico, el cual depende del éxito reproductivo de los dispersantes en la nueva población. El flujo génico es una de las fuerzas principales que modelan la estructura genética de una especie, entendiéndose ésta como la distribución y abundancia de genotipos dentro y entre poblaciones. El flujo génico aporta nuevos alelos a la población o reintroduce alelos que pudieron perderse por acción de la deriva genética. Mientras la deriva genética tiende a diferenciar las poblaciones, el flujo génico tiende a hacerlas más semejantes. Ambas fuerzas afectan a todos los loci y el balance entre ellas determina en gran medida la distribución de la variación genética entre las poblaciones de una especie (Slatkin, 1985, 1987).

Gracias al desarrollo de técnicas y análisis moleculares es posible estimar el flujo génico de una manera detallada y con mayor resolución (Eguiarte et al., 2007). Estas se basan principalmente en observar la distribución espacial de los alelos en las poblaciones para hacer inferencias de los niveles o patrones de flujo génico en las poblaciones (Slatkin, 1985). El desarrollo de nuevos marcadores moleculares como los microsatélites han tomado ventaja sobre otros debido a la suma de características que presentan: tienen un alto nivel de polimorfismo, son co-dominantes (es decir que se puede determinar el estado de heterocigosis) y presentan una tasa de mutación mucho más alta que la mayoría de otros tipos de secuencias (Golstein y Pollock, 1994; Vendramin et al., 1996). Los microsatélites consisten en cortas repeticiones en *tándem* de 1-6 pares de bases y son especie-específicos. No obstante, debido a que resultan homólogos en especies relacionadas, permiten realizar estudios comparativos entre especies de un mismo género (Eguiarte et al., 2007). Estos marcadores moleculares han llegado a ser de particular interés para realizar estudios

ecológicos que permiten responder preguntas muy puntuales relacionadas al flujo génico, introgresión, sistemas reproductivos y análisis de paternidad, así como para hacer inferencias sobre parámetros demográficos (Golstein et al., 1996; Vendramin et al., 1998; McCracken et al., 1999). Principalmente, el alto nivel de polimorfismo de los microsatélites les provee el potencial para definir un único genotipo multilocus y poder diferenciar individuos dentro de una población. Con lo cual, se han utilizado en estudios que requieran una escala fina de resolución obteniendo estimaciones robustas de los patrones contemporáneos de flujo génico, para la cual otros marcadores pueden haber alcanzado el límite de sus aplicaciones (Roques et al., 1999; Gerlach y Musolf, 2000; Sunnucks, 2000; Kimberly et al., 2006; Macqueen et al., 2008).

En estudios recientes a escala geográfica fina, y utilizando loci de microsatélite, Macqueen et al. (2008) observaron que la filopatría de las hembras de *Rattus fuscipes* y la heterogeneidad del hábitat son muy importantes en la determinación de los patrones de dispersión y la estructura genética entre poblaciones de esta especie. Además, Kraaijeveld-Smit et al. (2007) observaron que la fragmentación tuvo diferentes efectos sobre la dinámica poblacional, la organización social y el sistema de apareamiento en dos especies de marsupiales del género *Antechinus*. Los estudios de dispersión efectiva en relación con la densidad poblacional presentan diferentes respuestas: Schweizer et al. (2007) observaron que la estructura genética en *Microtus arvalis* se mantuvo constante a través de las estaciones, independientemente de la densidad; Richardson et al. (2002), en poblaciones australianas del conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*), registraron las mayores distancias de movimiento a baja densidad poblacional, incluso cuando hubo espacio disponible para el nacimiento de las crías.

1.2.3 Estudio de la dispersión en el centro-sur de Córdoba

En Argentina, los estudios de dispersión en poblaciones de roedores sigmodontinos son escasos y especialmente orientados a una escala de parches de hábitat. Además, a fin de establecer el rol de la dispersión en la regulación poblacional, en general se han focalizado en la dispersión instantánea a través del análisis de los movimientos registrados dentro de grillas o a lo largo de líneas de trampeo. Así, por ejemplo, en *Akodon azarae* y *Oligoryzomys flavescens*, se ha observado que la dispersión fue mayor durante las fases de incremento y declinación de los números poblacionales que lo observado en las fases de baja densidad y del pico poblacional (Cittadino, 1995; Cittadino et al., 1997 y 2002).

Las estimaciones directas de dispersión suelen ser dificultosas de obtener en un agroecosistema como el del centro-sur de Córdoba. Esto es debido a que es un ambiente espacialmente complejo donde coexisten parches de diferentes tipos de hábitat creados o modificados por el hombre, y parches naturales remanentes a lo largo de ríos, terraplenes de ferrocarril, bordes de cultivos, caminos y rutas. Estos hábitat de borde tienen la particularidad de presentar una estructura lineal en lugar de la bidimensional de los ambientes no modificados (Priotto y Cittadino, 2009). Por lo tanto, las estimaciones directas de dispersión consumen mucho tiempo del investigador y eventualmente no alcanzan a detectar distancias de dispersión largas. Los métodos directos sólo pueden medir la dispersión instantánea reflejada en el movimiento de los individuos y no la dispersión efectiva reflejada en el éxito reproductivo después de la dispersión. Así, el movimiento de los genes puede ser diferente al movimiento registrado en los individuos (Fontanillas et al., 2004). Indudablemente, la combinación de los métodos directos e indirectos para estimar dispersión en un contexto espacial y temporal provee una mejor comprensión de las

diferencias entre dispersión instantánea y efectiva en especies en las cuales las observaciones directas son difíciles de obtener (Peakall et al., 2003; Schweizer et al., 2007; Macqueen et al., 2008).

En la presente Tesis se adoptaron diferentes metodologías para estimar la dispersión dentro y entre poblaciones: Captura Marcado y Recaptura (CMR), para estimar dispersión instantánea, y análisis genéticos con microsatélites, para estimar dispersión efectiva. Los estudios con CMR se realizaron: (1) a través de grillas dentro de clausuras (poblaciones). Estas condiciones permiten controlar y manipular la densidad de la población y conocer la edad y la cantidad de individuos al principio de la investigación. Como las clausuras son poblaciones cerradas no se espera inmigración ni emigración, por lo tanto, los números poblacionales varían sólo por los nacimientos o muertes dentro de cada población; (2) a través de líneas de trampas de captura viva ubicadas en bordes de camino del agroecosistema del sur de Córdoba, parte del hábitat natural de *Calomys musculinus*. Esta condición, a diferencia de la anterior, permite observaciones directas de los movimientos individuales sin restricciones a las inmigraciones o emigraciones.

Por su parte, los análisis genéticos se realizaron sobre muestras extraídas de individuos capturados en el agroecosistema.

1.3 ANTECEDENTES DE *Calomys musculinus*

Calomys musculinus es un pequeño roedor oligófago-omnívoro, de alrededor de 30gr. (Figura 1.1) y ha sido una especie ampliamente estudiada en Argentina por ser reservorio del virus Junín, agente etiológico de la Fiebre Hemorrágica Argentina (FHA) (Massoia y Fornes, 1966; Sabbatini y Maistegui, 1970; Sabbatini y Contigiani, 1982; Busch et al., 1984; Reig, 1984; Kravetz et al., 1986; Mills et al., 1992 y 1998; Mills y Childs, 1998). El área de distribución de esta especie abarca Bolivia, Paraguay y Argentina (Massoia y Fornes, 1966 y 1967; Massoia et al., 1968; Redford y Eisenberg, 1992; Wilson y Reeder, 1993). Es una especie oportunista, que ocupa una gran variedad de hábitat ubicados desde el nivel del mar hasta 4.000 metros de altura, y una de las especies de roedores más ampliamente distribuida en la Argentina. Se distribuye desde las provincias de Formosa y Salta en el norte, hasta la provincia de Chubut en el sur, aproximadamente desde los 22° a 45° latitud sur ocupando un amplio rango de hábitat (Crespo et al., 1970; Redford y Eisenberg, 1992). Una de las particularidades por la cual *C. musculinus* se encuentra en una gran variedad de hábitat, incluso en lugares áridos y fríos, sería su capacidad de disminuir el metabolismo (torpor diario) en condiciones climáticas desfavorables (Bozinovic y Rosenmann, 1988).

Dentro de los ecosistemas pampeanos del centro-sur de la Provincia de Córdoba, esta especie es capturada en una gran variedad de hábitat, tanto en ambientes lineales (terraplenes de ferrocarril, bordes de camino y bordes de campo de cultivos), como en ambientes bidimensionales (pastizales naturales y campos de cultivos) (Busch et al., 2000; Castillo et al., 2003). *C. musculinus* ha sido descrito como una especie de hábitat tolerante (Busch y Kravetz, 1992a y b; Busch et al., 1997) y como buena colonizadora de hábitat

perturbados (Steinmann et al., 1996), presentando una mayor amplitud de hábitat y de nichos tróficos respecto a otras especies de roedores coexistentes en hábitat rurales del centro argentino (Busch et al., 2000). De acuerdo con de Villafañe y Bonaventura (1987) y Provensal et al. (1995) *C. musculinus* contribuye hasta con un 80% a la comunidad de roedores en el sur de la provincia de Córdoba.

C. musculinus presenta grandes fluctuaciones inter-anales de densidad poblacional, aparentemente relacionadas con factores climáticos, prácticas agrícolas y la interacción de éstos con la competencia intra e inter-específica (Crespo, 1966; Crespo et al., 1970; Kravetz y Polop, 1983). Además, las poblaciones de *C. musculinus* se caracterizan por tener cambios estacionales de densidad, alcanzando los menores valores durante el invierno (16/ha) y los máximos durante fines de verano y principios de otoño (250/ha) (Mills y Childs, 1998).

La estructura genética en poblaciones de *C. musculinus* ha sido ampliamente estudiada en los agroecosistemas del centro-sur de Argentina, sin embargo nunca se evaluó su relación con los cambios estacionales de densidad poblacional que presenta esta especie. La mayoría de los estudios sobre variabilidad genética en *C. musculinus* han sido realizados a escalas macrogeográficas (> 10 km) y particularmente enfocados a su relación con el virus Junín. Hasta el presente esta especie no ha sido considerada como especie modelo para probar hipótesis de dispersión, teniendo en cuenta sus características de abundancia, distribución, comportamentales y reproductivas.

La mayoría de estudios sobre variabilidad genética se han realizado mediante diferentes marcadores moleculares como las alozimas, RAPDs (amplificación al azar de polimorfismos de ADN); y la región control o “D-loop” y citocromo b de ADN mitocondrial (Gardenal et al., 1980; Gardenal y Blanco, 1985; Chiappero et al., 2002;

Chiappero y Gardenal, 2003; González-Ittig y Gardenal, 2004; González-Ittig et al., 2007). Estudios sobre la estructura genética en *C. musculus* mostraron que a una escala geográfica de 700 km, el patrón de distribución de alozimas, RAPDs y polimorfismos de ADN mitocondrial, es compatible con un proceso de diferenciación por deriva genética que ocurre más rápido que la homogeneización por flujo génico (Chiappero y Gardenal, 2003; González-Ittig y Gardenal, 2004). Sin embargo, estudios que utilizaron una región control de ADN mitocondrial mostraron que a una distancia de 75 km aproximadamente, las poblaciones de *C. musculus* presentaron correlación entre distancias genética y geográfica (González-Ittig y Gardenal, 2004). Por lo tanto, no se descarta que en estudios a escalas geográfica fina se observe que el flujo génico pueda predominar sobre la deriva genética; teniendo en cuenta que los hábitat de borde de los agroecosistemas, disponibles para *C. musculus*, pueden estar linealmente continuos sin interrupciones por varios km (González-Ittig y Gardenal, 2004; Chiappero et al., 2010). Investigaciones recientes han aislado los primeros microsatélites específicos para *C. musculus* (Chiappero et al., 2005, 2010). Estudios iniciales con estos marcadores moleculares observaron diferenciación genética baja y significativa entre poblaciones pequeñas, una urbana y la otra rural, separadas entre ellas por 10 Km al sur de la provincia de Córdoba (Chiappero et al., 2010).

C. musculus exhibe un patrón reproductivo estacional con actividad sexual desde primavera hasta fines de otoño (Mills et al., 1992). Sus características reproductivas revelan a esta especie como altamente prolífica como resultado de su temprana madurez sexual, el alto número de crías por parto, gestación corta, continuidad de la actividad reproductiva entre los meses de septiembre y abril, múltiples intromisiones de machos familiares y/o extraños en las áreas de acción de hembras receptivas, y aprovechamiento de celo post-parto (Castro-Vázquez et al., 1987; Cutrera et al., 1988; Laconi y Castro-Vázquez, 1998;

Sommaro et al., 2009). El aprovechamiento del celo post-parto implica que una nueva preñez se solapa con la lactancia de las crías producidas en la preñez anterior.

C. musculus ha sido descrita como una especie promiscua, en la cual las hembras son el sexo territorial (Steinmann et al., 2009). Durante el período reproductivo las hembras adultas mantienen áreas de acción exclusivas respecto a otras hembras, pero ampliamente solapadas por las de varios machos (Steinmann et al., 2005), y cuando son capturadas se encuentran preñadas y lactando simultáneamente (Sommaro et al., 2009). Resultados similares fueron observados por Cutrera et al. (1988) y Laconi y Castro-Vázquez (1998), quienes sugieren que en proximidades del sitio de nidificación una hembra que se halla en celo post-parto puede copular con más de un macho. Esto es consistente con la observación que las hembras de *C. musculus* no muestran preferencia alguna por machos extraños o familiares (Laconi y Castro-Vázquez, 1998). Además, *C. musculus* presenta una débil asociación entre macho y hembra, y ausencia de cuidado parental conjunto (Laconi y Castro-Vázquez, 1998). Teniendo en cuenta lo anterior, la territorialidad intra-sexual en hembras reproductivamente activas se explicaría mejor a partir de la hipótesis de defensa del sitio de nidificación propuestas por Wolff (1993a), que a partir de la hipótesis de la abundancia y distribución del alimento propuesta por Ostfeld et al. (1985) e Ims (1987). La territorialidad de las hembras de *C. musculus* sería una contra-estrategia hacia el infanticidio (Coda et al. *en prensa*).

Con respecto al uso del espacio, el tamaño de las áreas de acción de *C. musculus* está determinado por el sexo y por el período reproductivo. Los diferentes tamaños de las áreas de acción de machos y hembras durante el período reproductivo sugieren que los machos y las hembras usan el espacio de manera diferente: aún cuando los machos siempre establecen áreas de acción mucho mayores que las de las hembras, esta diferencia en el

tamaño es mucho más evidente durante el período reproductivo (Steinmann et al., 2005). En general, durante el período reproductivo el tamaño de las áreas de acción de los machos triplican al de las hembras, registrando valores promedio de 680 m² y 280 m², respectivamente (Steinmann et al., 2005; Steinmann, 2006). Además, los grados de solapamiento de las áreas de acción de *C. musculus* adultos también varían en relación a su actividad reproductiva. Durante el período reproductivo las hembras no solapan sus áreas de acción con las de otras hembras, mientras que los machos lo hacen ampliamente con ambos sexos (Steinmann et al., 2005). Esto se halla relacionado al comportamiento tolerante registrado entre los machos y al altamente agresivo encontrado entre hembras (Steinmann et al., 2009). Contrariamente, durante el período no reproductivo los machos disminuyen drásticamente el grado de solapamiento intra e inter-sexual, mientras que las hembras presentan un cierto grado de solapamiento intra-sexual (Steinmann et al., 2005; Steinmann et al., 2006 a, b).

Con respecto a la dispersión natal de *C. musculus*, en estudios realizados en poblaciones de clausura con valores normales de densidad poblacional, Austrich et al., (2011) encontraron que machos y hembras juveniles se establecen fuera del área de acción de hembras adultas. Además, los resultados obtenidos mostraron que la presencia de una hembra adulta de *C. musculus* en un determinado lugar inhibe la presencia de hembras y machos juveniles en el mismo sitio. Sin embargo, en un estudio experimental realizado por Priotto et al. (2005) se encontró que, en general, la presencia de los padres no fuerza la dispersión de los juveniles del ámbito de sus nidos.

1.4 OBJETIVO GENERAL

- Estudiar el movimiento y la dispersión de *Calomys musculinus*, integrando la ecología, la genética y la evolución, bajo una perspectiva comportamental.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1) Estudiar en poblaciones de clausuras el efecto de la densidad poblacional sobre el tamaño y solapamiento del área de acción de las hembras y machos adultos, y la dispersión de los juveniles en relación a sus padres (Capítulo 3).
- 2) Estudiar en ambientes naturales el patrón de movimiento de *C. musculinus* en relación al sexo, estación y abundancia poblacional (Capítulo 4).
- 3) Estudiar en ambientes naturales la dispersión de *C. musculinus*, a través de la estructuración genética espacial en relación al sexo, estación y abundancia poblacional (Capítulo 5).



Figura 1.1 Fotografías de individuos de *Calomys musculus*. Se observan detalles característicos: a) mechón de pelo blanco detrás de las orejas y c) vientre gris con el extremo de los pelos blancos, cola igual o mayor al largo del cuerpo. b) y d) fotografías de individuos capturados en el campo, e) nido de *C. musculus* dentro de una clausura experimental, f) individuo marcado en el pabellón auricular con una caravana de prueba y posteriormente liberado.

ÁREAS DE ESTUDIO

CAPÍTULO 2

ÁREAS DE ESTUDIO

2-1. CLAUSURAS EXPERIMENTALES

El estudio se realizó en cuatro clausuras (Figura 2.1) ubicadas en un pastizal que se encuentra en un relicto de Espinal en el Campus de la Universidad Nacional de Río Cuarto (U.N.R.C) ($33^{\circ} 07' S$, $64^{\circ} 14' O$ y 421 metros de altitud s.n.m.), departamento Río Cuarto, provincia de Córdoba. Desde el punto de vista geológico esta zona está ubicada en la Provincia Geológica Llanura Chaco-Pampeana (Cantú, 1992). El clima de la región es templado, presentando una marcada estacionalidad térmica (Capitanelli, 1979). La temperatura media anual es de $16,5^{\circ}C$ y en el mes más cálido (enero) es de $24^{\circ}C$. En julio, el mes más frío, es de $9,6^{\circ}C$. Las precipitaciones anuales oscilan entre 700 y 800 mm. El período más lluvioso es en primavera y verano que concentra el 77 % de las precipitaciones y durante el cual se dan las lluvias de mayor intensidad (datos provistos por el área de Agro-meteorología de la Facultad de Agronomía y Veterinaria, U.N.R.C).

Desde el punto de vista florístico el área de estudio se encuentra en la "Provincia del Espinal" "Distrito del Algarrobo" (Cabrera, 1976). Bianco et al. (1987) clasificaron a la zona como una "Estepa gramínea" incluida dentro de la unidad "llanuras bien drenadas". Este sector se caracteriza por estar modificado por la acción del hombre con muy bajo porcentaje de especies nativas del Espinal. El estrato leñoso ha desaparecido casi por completo, quedando reducido a algunos "espinillos" y

algarrobos solitarios. La comunidad predominante es el “flechillar” donde son frecuentes las especies del género *Stipa* (Bianco et al., 1987).

Flora y fauna de vertebrados más representativa de la región

El presente listado de ejemplares más representativos de flora, aves y reptiles del área de estudio fueron extraídos de la revista Bosque Autóctono “El Espinal”: un área protegida, Universidad Nacional de Río Cuarto (Vischiet al., 2000). Dentro de las especies arbóreas se encuentran el algarrobo blanco (*Prosopis alba*), algarrobo negro (*P. nigra*), calden (*P. caldenia*), tala (*Celtis espinosa*), espinillo (*Acacia caven*), sombra de toro (*Jodinarhom bifolia*), quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho blanco*), mistol (*Zizhyus mistol*) e itin (*Portulaca kuntzie*). Entre las especies arbustivas se destacan *Atamisqueae marginata*, *Lipia turbinata* (poleo) y *Aloysia gratissima*. Diversas gramíneas de los géneros *Stipa*, *Setaria* y *Paspalum* forman el pastizal (Bianco et al., 1987).

Las aves rapaces más comunes en esta zona son la lechuza de las vizcacheras (*Athene cunicularia*), lechuza de los campanarios (*Tyto alba*), chimango (*Milvago chimango*), carancho (*Polyborus plancus*) y el halconcito colorado (*Falco sparverius*). Otras aves que se encuentran en el área son: tero común (*Vanellus chilensis*), urraca o pirincho (*Guiraguira*), jilguero (*Sicalis flaveola*), hornero (*Furnaris rufus*), tordos (*Molothrus badius*, y *M. bonariensis*), tacuarita azul (*Polioptila dumicola*), carpinteros (*Colaptes campestris*, y *C. melanolaimus*), pítiturria (*Chlorostil bonaureoventris*), perdíz común (*Nothura maculosa*), picabuey (*Machetornis rixosus*), benteveo (*Pitangus sulfuratus*) y churrinche (*Pyeocephalus rubinus*).

Entre los reptiles se pueden citar: *Teius oculatus*, *Pantodactylus chreibersi* y *Mabuya dorsovittata*. Las culebras más comunes en la reserva y la zona son: *Philodrias aestivus* y *Philodrias patagoniensis*. Los anfibios más frecuentes son el sapo común (*Rhinella arenarum*) y las ranas (*Leptodactylus latinasus*, *L. mystacinus*, *L. gracilis* y *Physalemus biligonigerus*).

La fauna de mamíferos nativos está compuesta por 7 especies de roedores cricétidos (*Calomys musculinus*, *C. laucha* y *C. venustus*, *Akodon azarae*, *A. dolores*, *Oxymycterus rufus* y *Oligoryzomys flavescens*), una especie de la familia Caviidae, cuis común (*Cavia aperea*); dos especies de marsupiales: comadreja overa y colorada (*Didelphis albiventris* y *Lutreolina crassicaudata*); familia Dasypodidae, la mulita o peludo (*Dasypus hybridus*); cinco especies de carnívoros: gato montés y puma (*Oncifelis geoffroyi* y *Puma concolor*), zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*) zorrino y hurón (*Conepatus chinga* y *Galictis cuja*), cuatro especies de quirópteros pertenecientes a la familia Vespertilionidae (*Lasiurus blossevillii*, *Lasiurus cinereus*, *Lasiurus ega* y *Myotis levis*) y dos pertenecientes a la familia Molossidae (*Molossus molossus* y *Tadarida brasiliensis*). Además, la fauna de mamíferos introducidos está representada por una especie perteneciente al Orden Lagomorpha (liebre europea) y tres especies de roedores múridos (*Mus domesticus*, *Rattus norvergicus* y *Rattus rattus*). Los datos de los mamíferos de la zona de Río Cuarto fueron extraídos de Morando y Polop 1997.

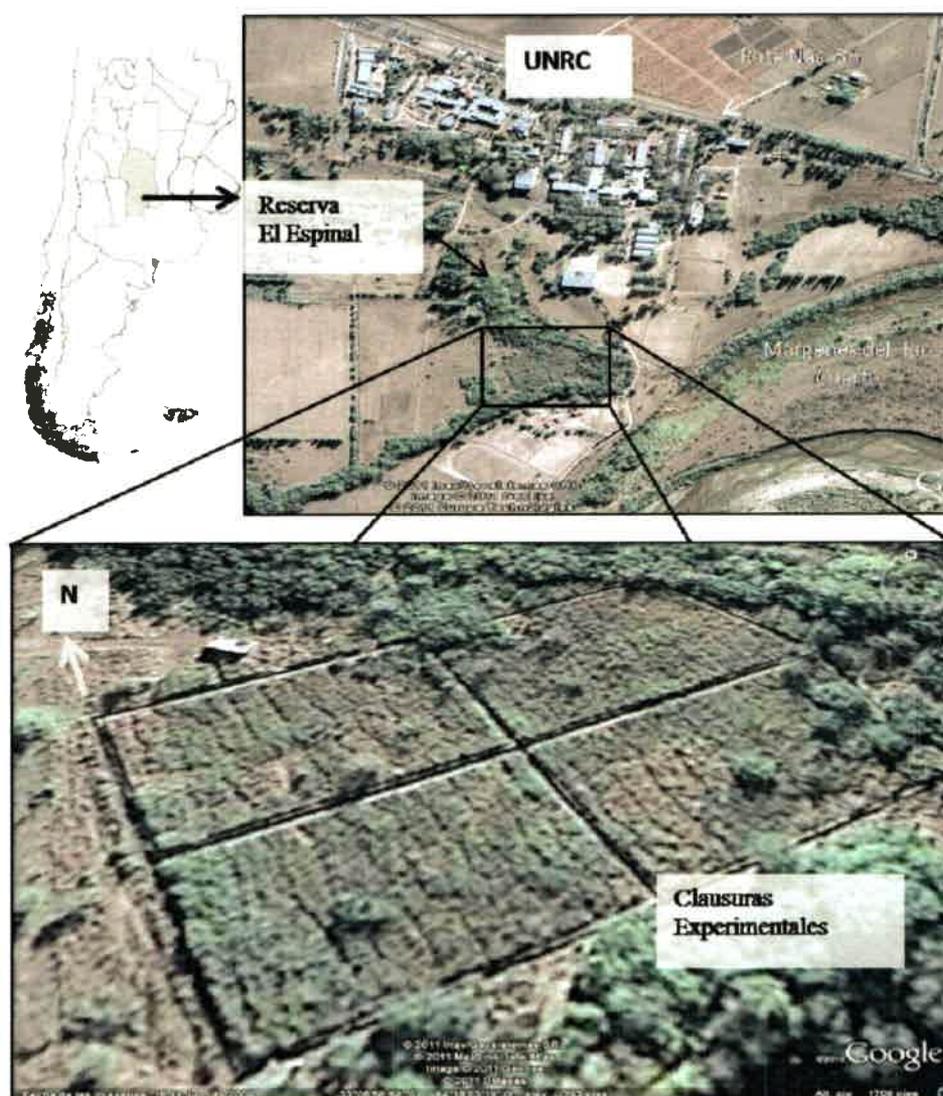


Figura 2.1: Vista de las clausuras ubicadas en la reserva de bosque autóctono El Espinal dentro del Campus de la Universidad Nacional de Río Cuarto. Imágenes recortadas de Google Earth (<http://earth.google.es/>).

2-2. AMBIENTES NATURALES

El área de estudio se encuentra ubicada en un agroecosistema del departamento Río Cuarto (provincia de Córdoba) perteneciente, desde el punto de vista florístico, a la “Provincia del Espinal”. Las características climáticas, florísticas y faunísticas representativas de esta región fueron mencionadas en el punto 2.1. En la actualidad la vegetación original ha sufrido importantes modificaciones quedando relegada a los bordes lineales de los caminos, rutas, terraplenes de ferrocarril y orillas de ríos y arroyos (Priotto y Cittadino, 2009) (Figura 2.2). Así el paisaje actual consiste principalmente de campos de cultivos rodeados por alambrados con bordes dominados principalmente por especies de malezas.

La flora dominante de los bordes incluyen poáceas y gramíneas como *Paspalum sp.*, *Stipa sp.*, *Cynodondactilon* y *Sorghum halepensis* y otras herbáceas como cardos *Eryngium sp.* y *Dypsacus fullonum* (Ellis et al., 1997; Bilenca y Kravetz, 1999). A pesar de la influencia de las prácticas agrícolas sobre los hábitats de bordes, éstos representan la mayor fuente de cobertura del agroecosistema y tienen una alta disponibilidad de semillas durante la mayor parte del año. Por lo tanto, estos hábitat lineales son refugios para numerosas especies de insectos que actúan como polinizadores o agentes de control de plagas de cultivos y además conservan la mayor riqueza y abundancia relativa de pequeños mamíferos en el paisaje rural (Bilenca et al., 2008, Priotto y Cittadino, 2009). El ensamble de pequeños mamíferos de los bordes de hábitat está representado por siete especies de roedores Sigmodontinos: *Calomys musculinus*, *C. venustus*, *C. laucha*, *Akodon azarae*, *A. dolores*, *Oxymycterus rufus* y *Oligoryzomys flavescens* (Polop y Sabbatini, 1993; Simone et al., 2010), donde las especies que representan en mayor número a este ensamble son *A. azarae*, *C. venustus* y

C. musculus (Simone et al., 2010). Si bien los roedores son sensibles a las alteraciones de su microhábitat, afectando su abundancia y distribución en las áreas de cosecha, algunas especies se han visto favorecidas por un aumento en la fuente de alimento y una disminución en la densidad de sus predadores (Steinmann, 2006; Bilenca et al., 2007). En las últimas décadas, las modificaciones del ambiente natural se han incrementado notablemente ya que la rentabilidad de la agricultura por sobre la ganadería ha ido en aumento. El uso intensivo de los campos de cultivo ha sido favorecido principalmente por nuevos sistemas de labranza (siembra directa como sistema de manejo dominante en la región), la expansión del cultivo de soja y el incremento del doble cultivo trigo-soja de segunda, a la vez que se incorporó un uso mayor de agroquímicos (fertilizantes y pesticidas). En general, la superficie sembrada con maíz, girasol y trigo se mantuvieron estables o disminuyeron, mientras que el área destinada a la siembra de soja se duplicó en todo el país (Satorre, 2005; Bilenca et al., 2008). Cabe destacar que desde hace varios años, debido a la rentabilidad del monocultivo de soja, se ha observado el avance continuo de la siembra fuera del perímetro del alambrado de los campos, en bordes y en banquinas de rutas. La siembra sobre los bordes es una actividad que suele estar acompañada por quema de pastizales y aplicación de agroquímicos. Estas prácticas, junto con el uso de transgénicos reducen la biodiversidad y la cobertura de la vegetación remanente de los bordes de hábitat. La pérdida de los bordes de cultivos podría afectar la abundancia y distribución de pequeños mamíferos, modificando la estructura de los ensamblajes. También podría repercutir sobre las especies que conforman los eslabones superiores de la cadena trófica y se alimentan principalmente de pequeños mamíferos, como por ejemplo las aves rapaces (Bilenca et al., 2008).



Figura 2.2: Fotografía de la zona rural de la localidad de Chucul, departamento Río Cuarto, provincia de Córdoba. Se observa en detalle los bordes lineales de los caminos internos, el terraplén del ferrocarril y la Ruta Nacional N° 158.

MOVIMIENTO EN CLAUSURAS EXPERIMENTALES

CAPÍTULO 3

MOVIMIENTO DE *Calomys musculus* EN CLAUSURAS EXPERIMENTALES: Comportamiento de espaciamiento

3.1 INTRODUCCIÓN

El comportamiento social es un importante componente de la dinámica poblacional debido a su impacto potencial sobre la variación de las tasas de nacimiento, muerte y dispersión (Krebs et al., 2007). Aunque el comportamiento social abarca una amplia gama de comportamientos, la mayoría de ellos se centran en las interacciones agresivas entre los individuos o el comportamiento de espaciamiento (Heske y Bondrup-Nielsen, 1990). El comportamiento de espaciamiento limita los números poblacionales de muchas especies de microtininos (Lambiny Krebs, 1991). Por un lado, al principio del período reproductivo (primavera), el comportamiento de espaciamiento restringe el número de individuos capaces de reproducirse (Taitty Krebs, 1985) y por otro, la agresividad de los adultos influye sobre el reclutamiento y la sobrevivencia de los juveniles (Boonstra, 1978). Por lo tanto, el comportamiento de espaciamiento influye fuertemente sobre la demografía de las poblaciones de roedores. Siguiendo a Madison (1980) y Bondrup-Nielsen (1985, 1986) consideramos que los individuos exhiben comportamiento de espaciamiento cuando ellos mantienen sus tamaños de áreas de acción y territorialidad independientemente de los valores de densidad poblacional. Así, cuando todo el espacio se encuentre ocupado por coespecíficos, estos individuos evitan

el establecimiento de otros (Bondrup-Nielsen, 1985). Por lo tanto, el comportamiento de espaciamiento tiene una influencia estabilizante en la dinámica poblacional anual limitando el número de individuos reproductivos (Tamarin, 1983; Bondrup-Nielsen e Ims, 1986; Heske y Bondrup-Nielsen, 1990).

En roedores del hemisferio norte se ha observado que al incrementar la densidad poblacional el tamaño del área de acción decrece mientras que la proporción de solapamiento entre ellas aumenta (Bondrup-Nielsen, 1985; Ims, 1987 y 1988; Nelson 1995a b y 1997; Bond y Wolff, 1999; Ochiai y Susaki, 2002). Sin embargo, este patrón no siempre es observado (Bondrup-Nielsen, 1986; Ostfeld, 1990). Las respuestas del tamaño y solapamiento de las áreas de acción al aumento de la densidad poblacional son variables y flexibles y dependen ampliamente del sexo, la edad y relación entre los individuos (Lambin y Krebs, 1993; Ochiai y Susaki, 2002; Wolff et al., 2002; Wolff 2003; Moorhouse y MacDonald, 2005). Por ejemplo, en especies de roedores con sistemas de apareamiento promiscuos y poligínicos, el tamaño y el grado de solapamiento del área de acción de los machos están negativamente correlacionadas con el aumento de densidad poblacional (Ostfeld et al., 1985; Ostfeld, 1986; Nelson 1995a b y 1997, Bond y Wolff, 1999; Moorhouse y Macdonald, 2008) mientras que, las hembras mantienen sus territorios independientemente de la densidad poblacional (Saitoh, 1981; Ostfeld, 1985; Ostfeld et al., 1985; Heske, 1987; Erlinge et al., 1990).

Las variaciones en los valores de abundancia poblacional también pueden afectar la dispersión de los juveniles desde su área de acción natal (Andreassen e Ims, 2001). La distancia de dispersión natal de los machos y las hembras jóvenes es altamente variable y depende, en parte, del grado de saturación de hábitat y disponibilidad de territorios vacantes o compañeros para aparearse (Wolff y Lundy,

1985; Wolff et al., 1988; Lambin et al., 2001; Wolff, 2003). Aunque las causas de la dispersión natal pueden diferir entre especies, poblaciones y sexos, las causas últimas de ésta generalmente son la evitación de la endogamia, la competencia intra-sexual por la pareja y la competencia por los recursos (Dobson, 1982; Pusey, 1987; Wolff, 1993, 1994; Zedrosser et al., 2007).

Las características generales de historia de vida de *C. musculinus* fueron descritas en detalle en el Capítulo 1, aquí se van a retomar las características específicas sobre reproducción y comportamiento que nos permitieron plantear los objetivos del presente Capítulo.

Los juveniles de *Calomys musculinus* maduran sexualmente entre los 32 y 40 días de edad, con un peso promedio de 16,5 gr (de Villafañe 1981, Sommaro et al., 2009). *C. musculinus* tiene un período de gestación de 21 días y una hembra puede producir varias camadas durante su vida (máximo de 10 camadas con una media de 6 crías en cada una) (Mills et al., 1992). Las hembras presentan alta frecuencia de celo post- parto (de Villafañe y Bonaventura, 1987; Busch et al., 2000). *C. musculinus* presenta un sistema de apareamiento promiscuo, y durante el período reproductivo las hembras mantienen áreas de acción exclusivas y defienden activamente sus espacios reproductivos (territorios). Las hembras mantienen los territorios reproductivos mostrando altos niveles de agresividad asociada con la defensa de sus espacios reproductivos (Steinmann et al., 2009). Como una adaptación de defensa de las crías, las hembras activas reproductivamente defenderían un área exclusiva para evitar infanticidio por parte de otras hembras (Coda et al., en prensa). Laconi y Castro-Vázquez (1998), Laconi et al., 2000 y Coda et al., 2011 encontraron que las hembras lactantes de *C. musculinus* muestran altos niveles de comportamiento agresivo hacia

otras hembras maduras sexualmente y la presencia de otras hembras cerca de sus nidos es perjudicial para la supervivencia de sus crías. Así, la territorialidad de las hembras de *C. musculinus* actuaría como una contra-estrategia que habría evolucionado para reducir el riesgo de pérdida de crías por parte de hembras infanticidas (Steinmann et al., 2006; Coda et al., 2011). Por lo tanto, las hembras juveniles que entran a la población reproductiva competirían con hembras adultas residentes y deberían dispersarse. Los machos de *C. musculinus* tienen un área de acción dos veces más grande que las áreas de las hembras con alto solapamiento intra e intersexual, exhibiendo altos niveles de tolerancia entre ellos y comportamiento amigable (Steinmann et al., 2005 y 2009).

3.1.1 PREDICCIONES

Aunque se han estudiado muchos aspectos del uso del espacio de *C. musculinus* (Steinmann et al., 2005, 2006 a, b, 2009) nunca se evaluó el efecto de la densidad sobre su respuesta de espaciamiento. Así, bajo la hipótesis que el comportamiento de espaciamiento sólo opera entre hembras adultas de *C. musculinus*, el objetivo del presente Capítulo fue probar las siguientes predicciones:

- 1) El tamaño y el grado de solapamiento de las áreas de acción de las hembras adultas son independientes de los valores de densidad poblacional.

- 2) El tamaño y el grado de solapamiento intra e intersexual de las áreas de acción de los machos adultos decrecen en relación al incremento de la densidad poblacional.

- 3) A altas densidades poblacionales las hembras juveniles se establecen más lejos del área de acción de sus madres que los machos juveniles.

- 4) A alta densidad poblacional la proporción de solapamiento entre las hembras juveniles y sus madres son menores que la proporción de solapamiento entre los machos juveniles y sus madres.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en un área protegida del Campus de la Universidad Nacional de Río Cuarto (Ver Capítulo 2, “Clausuras Experimentales”) en cuatro clausuras de 0,25 ha (40 m x 62,5 m) construidas con chapa galvanizada que se extiende 70 cm sobre el nivel del suelo y 30 cm bajo su nivel. Las clausuras (CI, CII, CIII y CIV) funcionan como poblaciones independientes. El margen interno de cada clausura presentó un borde desmalezado de 1 m de ancho el cual fue considerado como hábitat sub-óptimo. Este borde, que rodea un parche interno con valores de cobertura vegetal cercanos al 100% (hábitat óptimo), fue mantenido desmalezado durante todo el estudio. Los parches de hábitat dentro de cada clausura corresponden a una pastura natural con especies arbustivas y arbóreas propias del hábitat natural de *C. musculinus*. Todas las

clausuras fueron consideradas homogéneas en relación a su composición florística y valores de cobertura vegetal. Para evitar la entrada de predadores terrestres a las clausuras se instaló un boyero eléctrico de 2 hilos (Figura 3.1).

Dentro del parche de hábitat de cada clausura se instaló una grilla de Captura-Marcado y Recaptura (CMR) de 6 x 10 trampas de captura viva tipo Sherman separadas cada 6 m. Con el objetivo de que las trampas permanezcan en el mismo lugar, y que los animales se acostumbren a ellas, se las dejó instaladas permanentemente en cada clausura. Las trampas fueron cebadas con grasa y pasta de maní; y revisadas diariamente por la mañana.

En los bordes internos desmalezados se instalaron 32 trampas de captura viva tipo Sherman ubicadas cada 6 m una de otra (Figura 3.1). Las mismas fueron cebadas y chequeadas por la mañana junto con las trampas instaladas en el parche de hábitat. Aquellos individuos capturados tres veces consecutivas en una misma sesión de trampeo en las trampas de bordes fueron considerados dispersantes y removidos de la población. Los animales capturados fueron pesados y medidos, registrándose además el sexo, el estado reproductivo y el local de captura. En machos se registró la posición de los testículos (escrotales o abdominales). En las hembras se observó el estado de la vagina (cerrada o abierta), las mamas (pequeñas o elongadas y desnudas) como indicador de lactancia y por la forma del cuerpo y palpación se determinó preñez. El local de la trampa de cada captura fue registrado.

fueron trasladados al Bioterio del Departamento de Ciencias Naturales, situado en el Campus de la U.N.R.C, donde se conformaron 64 parejas reproductivas. Cada una de ellas fue alojada en una caja de policarbonato acondicionadas con viruta, alimento en pellets y agua *ad libitum* (Figura 3.2a). Estas parejas fueron mantenidas en una habitación a 24°C con un ciclo constante de 14 horas de luz y 10 de oscuridad y se les realizó un seguimiento diario para detectar preñez y registrar la fecha del nacimiento de las crías.

Al momento del destete de las crías, (entre 18 y 20 días de edad) ellas y sus padres fueron pesados, medidos, sexados y para su posterior identificación se marcaron en sus pabellones auriculares con un código numérico, mediante pequeños cortes de tijeras.

A principios de diciembre, de las 64 parejas reproductivas conformadas, y teniendo en cuenta la edad de las crías y la tasa sexual de las camadas, se seleccionaron 34 familias conformadas por la madre, el padre y la camada de 6 crías en promedio, para ser trasladadas a las clausuras. De estas 34 familias, 10 fueron ubicadas en las clausuras designadas a tener baja densidad poblacional (clausuras I y II) (5 en cada una de ellas) y 24 fueron ubicadas en las clausuras designadas a tener alta densidad (clausuras III y IV) (12 en cada una). Cada grupo familiar fue colocado dentro de la clausura en sus propias cajas reproductivas con viruta conteniendo su olor. Las cajas fueron uniformemente distribuidas dentro de las clausuras y luego fueron abiertas permitiendo que los animales se diseminen dentro de las clausuras (Figura 3.2b). Cuando las cajas fueron abiertas en las clausuras los juveniles tenían entre 20 y 30 días de edad.

Tabla 3.1: Cronograma correspondiente a las actividades desarrollados para el estudio en poblaciones de clausuras.

FECHA	ACTIVIDADES
Agosto- septiembre de 2007	Captura de individuos de <i>C. musculus</i> en la localidad de Chucul, departamento Río Cuarto. Los animales capturados fueron ubicados individualmente en cajas de policarbonato dentro del bioterio.
Octubre de 2007	Conformación de parejas en el bioterio.
Octubre y noviembre de 2007	Control de las parejas y registro de la fecha de nacimiento de las crías.
Fines de noviembre de 2007	Marcado de los animales y traslado de las parejas con sus crías a las clausuras designadas como de alta y baja densidad.
Desde el 03/12/2007 hasta el 08/12/2007	Inicio del primer muestreo de las poblaciones de clausuras. Registro del efecto del tratamiento sobre la respuesta de espaciamiento de <i>C. musculus</i> .



Figura 3.2: a) Parejas reproductivas de *Calomys musculus* ubicadas en cajas de policarbonato dentro del bioterio del Departamento de Ciencias Naturales en la U.N.R.C; b) liberación de los grupos familiares en las poblaciones de clausuras.

La decisión del número de parejas que conformaron las poblaciones de clausuras se realizó teniendo en cuenta el tamaño promedio del área de acción de las hembras activas de *C. musculus* durante el período reproductivo (274 m²) (Steinmann et al., 2005). Así, un área de 2500 m² equivaldría a 9 espacios reproductivos exclusivos disponibles y permitiría el establecimiento de 9 hembras reproductivamente activas.

Las dos clausuras de baja densidad poblacional (clausuras controles I y II) tuvieron una densidad inicial promedio de 40 individuos cada una con disponibilidad de espacios reproductivos. Las dos clausuras de alta densidad poblacional (clausuras experimentales III y IV) tuvieron una densidad inicial promedio de 136 individuos cada una, con una saturación de los espacios reproductivos (Tabla 3.2). Este promedio de densidades en las poblaciones de clausuras fue comparable con alta y baja densidad en poblaciones silvestres de ambientes naturales de *C. musculus* (Mills y Childs, 1998).

Para el estudio de efecto de la densidad sobre la respuesta de espaciamiento de *C. musculus*, se realizó 1 sola sesión de muestreo luego de un periodo de aclimatación de 5 días. Con el fin de detectar la variación de densidad poblacional en las poblaciones de clausuras, 15 días después de finalizado el estudio del efecto de la densidad, comenzó el seguimiento de las poblaciones mediante sesiones de muestreo mensuales. Las mismas fueron de 5 días cada una y se llevaron a cabo desde fines de diciembre de 2007 hasta marzo de 2008. La densidad poblacional de estos muestreos de seguimiento fue calculada como el número de individuos capturados en cada población de clausura por cada sesión de muestreo. Las fechas correspondientes a las sesiones de muestreo son las siguientes:

- a) segunda sesión de muestreo desde el 24 hasta el 28/12/2007;
- b) tercera sesión de muestreo desde el 14 hasta el 18/01/2008;

- c) cuarta sesión de muestreo desde el 11 hasta el 15 /02/2008 y
- d) quinta sesión de muestreo desde el 27 hasta el 31/03/2008.

Tabla 3.2: Condiciones demográficas iniciales de las poblaciones de *Calomys musculinus* de alta y baja densidad.

FUNDADORES	BAJA DENSIDAD		ALTA DENSIDAD	
	CI	CII	CIII	CIV
Madres	5	5	12	12
Padres	5	5	12	12
Crías	27	26	78	77
Tasa sexual de las crías	1.07	1	1.05	1.05
Abundancia poblacional de la primera sesión de muestreo	39 ±3.078	41±6.568	111±5.535	161±23.400

3.2.2 Estimación del efecto de la densidad poblacional

Para estimar la configuración del área de acción, los sitios exactos de las capturas de cada animal fueron dibujados en un papel gráfico utilizando el Método de Franja de Bondad de Ajuste (Stickel, 1954). Se conectaron los puntos medios entre un sitio de captura y el siguiente más cercano mediante línea recta. Este método considera que en promedio un individuo se traslada la mitad de la distancia entre dos sitios de captura durante su movimiento. Para la estimación del tamaño de área de acción (m²) se optó por el método del Polígono Convexo Mínimo (Jenrich y Turner, 1969) por su simplicidad matemática, porque es fácil de implementar gráficamente y es un método útil para ser utilizado comparativamente con estudios previos.

El centro del área de acción se definió como el área de mayor uso de la misma. Esta ubicación puede contener un nido, refugio y fuente de alimento. Para identificar el centro de actividad de cada área de acción en machos y hembras de *C. musculus*, se utilizó el método de Centro Matemático de Actividad (CMA) (Hayne, 1949). Sin embargo, el verdadero centro de actividad de la hembra es donde amamanta a su camada más que el CMA calculado por las ubicaciones de las capturas en las trampas (Lambin, 1997). A causa de que los nidos de las hembras de *C. musculus* son difíciles de encontrar, se eligió utilizar el CMA definido como el centro matemático de la distribución de las capturas totales y que además tiene en cuenta el número de capturas en cada trampa. El número de capturas para cada área de acción estimada varió entre 8 y 9 para adultos y entre 5 y 9 para juveniles. El porcentaje de solapamiento intra e intersexual fue estimado para cada individuo que estableció un área de acción según el método propuesto por Batzli y Henttonen (1999). De este modo se calculó la proporción de solapamiento midiendo cuanto del área de acción de un individuo blanco fue compartida con el área de acción de otro individuo del mismo sexo (solapamiento intra-sexual), y con el área de acción de animales del sexo opuesto (solapamiento intersexual), dividido por el área de acción del individuo blanco.

El efecto de la densidad sobre el comportamiento de establecimiento de los juveniles fue analizado considerando la distancia de establecimiento de los juveniles con respecto a su madre (distancia en metros del CMA de cada juvenil al CMA de su madre) y el solapamiento de las áreas de acción entre madres y sus crías. Las interacciones que se tomaron en cuenta fueron el (porcentaje de solapamiento entre madre/hija y madre/hijo).

La densidad poblacional durante la primera sesión de muestreo (experimento de efecto de la densidad) fue estimada utilizando el estimador jackknife en el programa CAPTURE (White et al., 1982) incorporado como un módulo independiente dentro del programa MARK (White y Burnham, 1999). Se utilizó la opción por defecto de estimador de población cerrada, lo cual es útil cuando el tamaño de la muestra es pequeño para la selección del modelo en CAPTURE (Boulanger y Krebs, 1994; Pocock et al., 2004).

En el diseño experimental del estudio utilizamos dos clausuras de baja densidad (poblaciones controles) y dos clausuras de alta densidad (poblaciones experimentales) como observaciones independientes. Para analizar el tamaño de área de acción de los adultos, solapamiento intra- e inter-sexual del área de acción (macho/macho; macho/hembra y hembra/hembra), las distancias de establecimiento de los juveniles a sus madres, la proporción de solapamiento entre juveniles y sus madres en relación al sexo (madre/hija y madre/hijo), y el tratamiento y sus interacciones, se utilizó la prueba de ANOVA de dos factores. Cuando se observaron diferencias significativas entre los niveles se realizó la prueba *a posteriori* de Tukey. La homogeneidad de varianzas fue testeada con la prueba de Bartlett.

3.3 RESULTADOS

En las clausuras de baja densidad, 64 y 73 individuos marcados de *C. musculus* fueron capturados 254 veces y en las poblaciones de alta densidad 187 y 203 individuos marcados fueron capturados 860 veces. Durante esta primera sesión de muestreo las densidades poblacionales fueron de $39 \pm 3,078$ individuos en la clausura I y

41±6,568 en la clausura II. En las clausuras de alta densidad fueron de 111±5,535 y 161±23,400 individuos en las clausuras III y IV respectivamente (Tabla 3.2). Ningún individuo fue capturado en tres ocasiones consecutivas en las trampas del borde desmalezado dentro de una misma sesión de muestreo. Por lo tanto, asumimos que todos los animales se establecieron dentro del parche de hábitat de cobertura vegetal en cada clausura.

Sesenta y nueve áreas de acción fueron estimadas en las poblaciones con baja densidad poblacional (27 y 42 establecidas por adultos y juveniles, respectivamente) y 138 en las clausuras con alta densidad (43 y 95 establecidas por adultos y juveniles, respectivamente).

3.3.1 Adultos

Tamaño y solapamiento de las áreas de acción

Aun cuando los análisis estadísticos con dos repeticiones pudieran ser débiles, los resultados obtenidos muestran un patrón muy claro. El tamaño del área de acción de los adultos dependió del sexo y de la densidad poblacional (interacción: $F_{1,4}=250,5$; $P < 0,001$). Los tamaños del área de acción de las hembras fueron similares en alta y baja densidad poblacional ($P= 0,755$); mientras que las áreas de acción de los machos fueron más pequeñas en alta que en baja densidades ($P < 0,001$) (Figura 3.3).

La proporción de solapamiento de las áreas de acción de los adultos varió en relación con la densidad y tipo de solapamiento (intra- e inter-sexual) (interacción: $F_{2,6}= 43,092$; $P < 0,001$). Las proporciones de solapamiento intra-sexual de las áreas de acción de hembras fueron independiente de la densidad ($P= 0,260$). La proporción de solapamiento promedio entre las áreas de acción de las hembras fue siempre menor al

3%. Las proporciones de solapamiento de las áreas de acción de los machos (*machos/machos*, *machos/hembras*) fueron más bajas en las clausuras de alta que en las de baja densidad (valores de $P < 0,001$) (Figura 3.4). Además, a bajas densidades los machos solaparon sus áreas de acción con 4 ó 7 hembras, mientras que en altas densidades el solapamiento inter-sexual ocurrió sólo con 1 ó 3 hembras y no excedió el 13% de solapamiento.

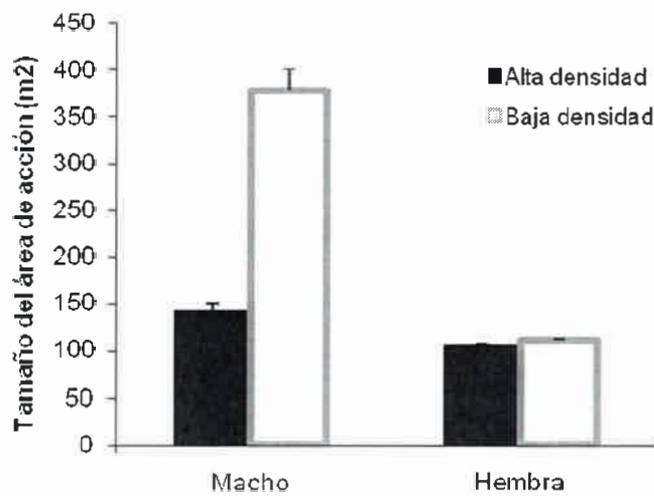


Figura 3.3: Tamaño del área de acción de los adultos (media + desvío estándar) de *Calomys musculinus* con relación al tratamiento y al sexo.

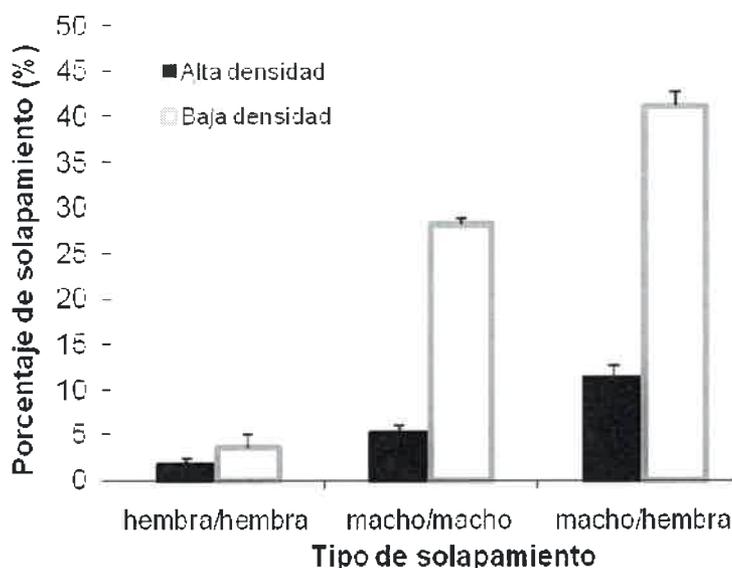


Figura 3.4: Porcentaje de solapamiento de áreas de acción (media + desvío estándar) en adultos de *Calomys musculinus* en relación con el tratamiento y tipo de solapamiento: *hembra/hembra*, *macho/macho* y *macho/hembra*.

3.3.2 Juveniles

Distancia de establecimiento

La distancia de establecimiento de los juveniles con respecto al CMA de sus madres fue independiente de la densidad ($F_{1,4} = 1,807$; $P = 0,250$) con una media de $12,750 \pm 5,454$ m en las poblaciones de baja densidad y de $17,350 \pm 3,488$ m en alta densidad. También la distancia de establecimiento de los juveniles al CMA de sus madres fue independiente del sexo de los mismos ($F_{1,4} = 0,792$; $P = 0,424$) con valores medios en las hembras de $13,528 \pm 4,067$ m y en los machos de $16,573 \pm 5,772$ m. La interacción no fue estadísticamente significativa ($F_{1,4} = 0,580$; $P = 0,489$).

Solapamiento de las áreas de acción

Las proporciones de solapamiento de las áreas de acción entre los juveniles y sus madres fueron independiente de la densidad ($F_{1, 4} = 6,352$; $P = 0,0654$; baja densidad: $7,154 \pm 0,970$; en alta densidad: $5,553 \pm 0,791$) y del sexo ($F_{1, 4} = 0,213$; $P = 0,669$; *madre/hija*: $5,785 \pm 0,392$; *madre/hijo*: $5,321 \pm 1,228$). La interacción no fue estadísticamente significativa ($F_{1, 4} = 1,684$; $P = 0,264$). En bajas y altas densidades el promedio de las proporciones de solapamiento entre los juveniles y sus madres fue siempre menor al 8%.

3.3.3 Seguimiento de las poblaciones de clausuras

Durante la primera sesión de muestreo (principios de diciembre de 2007), el 94,2% de los individuos que habían sido marcados en el bioterio fueron capturados al menos una vez, alrededor de 40 individuos en cada población de baja densidad y cerca de 100 individuos en cada población de alta densidad. Al comenzar el seguimiento de las poblaciones (segunda sesión de muestreo), la captura de individuos marcados disminuyó entre el 30% y el 50%. En las poblaciones de baja densidad se capturaron: 17 individuos en la clausura I y 20 individuos en la II. En las poblaciones de alta densidad se capturaron: 37 individuos en la clausura III y 21 individuos en la IV. Desde la tercera sesión de muestreo hasta la quinta (marzo de 2008), los valores de captura de individuos se mantuvieron similares en las cuatro poblaciones variando entre 5 y 20 individuos (Figura 3.5).

El número de individuos de las poblaciones de clausuras disminuyó rápidamente luego de la primera sesión de muestreo. Diferentes factores no excluyentes podrían ser los causantes de este resultado. Por un lado, finalizando el mes de diciembre

de 2007 se registraron días de extremo calor y luego lluvia durante varios días continuados. La intensidad y la cantidad de agua caída pudieron haber afectado la sobrevivencia de los individuos de las poblaciones de clausuras, independientemente del tratamiento al inicio del experimento, debido a que estas sufrieron inundaciones. Por otro lado, las clausuras son uno de los espacios menos alterados dentro del área protegida. Si bien ocupan un 10% aproximadamente del bosque dentro de la U.N.R.C, debido a su confinamiento por la chapa galvanizada mantienen la mayor cantidad de ejemplares de fauna y flora. De este modo, al iniciar el experimento trasladando más de 250 roedores a la hectárea confinada, las clausuras se podrían haber convertido en un sitio de concentración de alimento para las aves rapaces y otros predadores que habitan El Espinal. Sin embargo, el efecto de los predadores sobre la abundancia de *C. musculus* no fue incluido en este estudio.

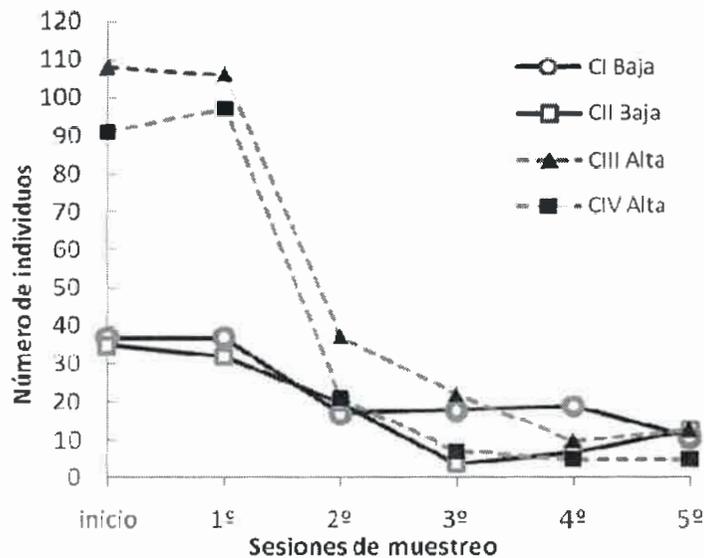


Figura 3.5: Seguimiento (2º, 3º, 4º y 5º) de las poblaciones de clausuras de baja densidad poblacional (CI y CII) y las clausuras de alta densidad (CIII y CIV) como número de individuos capturados desde diciembre de 2007 hasta marzo de 2008.

3.4 DISCUSIÓN

El comportamiento de espaciamiento de la hembra es uno de los patrones más frecuentemente observados en roedores promiscuos (Heske y Bondrup-Nielsen, 1990). Se presume que las hembras muestran un comportamiento territorial dirigido a la protección de las crías de las hembras infanticidas, mientras que el comportamiento de espaciamiento de los machos se basa en la disponibilidad de comida y/o abundancia potencial de hembras para aparearse (Wolff y Schauber, 1996; Wolff y Peterson, 1998; Bond y Wolff, 1999; Getz et al., 2005). Por lo tanto, se espera que el tamaño de las áreas de acción difiera entre sexos y en relación con la densidad poblacional.

En este estudio experimental se observó que el tamaño y el grado de solapamiento del área de acción de los adultos de *Calomys musculinus* fueron determinados por sexo y densidad poblacional. Resultados similares fueron registrados en estudios experimentales de roedores promiscuos en los cuales la densidad poblacional fue manipulada. Los tamaños y el grado de solapamiento del área de acción de los machos de *Microtus agrestis*, *M. canicaudus* (Nelson, 1995 a b y 1997; Bond y Wolff, 1999) y *Arvicola terrestris* (Moorhouse y Macdonald, 2008) estuvieron negativamente correlacionados con la densidad poblacional. De acuerdo a los resultados obtenidos en este trabajo, a bajas densidades poblacionales, los machos de *C. musculinus* incrementarían el tamaño de sus áreas de acción para incorporar más áreas de acción de hembras con bajo costo en relación con las interacciones competitivas intra-sexuales. A pesar de que el tamaño del área de acción y grado de solapamiento intra-sexual en machos fueron siempre mayores que los de las hembras, esto fue menos evidente en las clausuras de alta densidad poblacional. A alta densidad poblacional, los machos presentaron áreas de acción menores y más exclusivas, decreciendo el espacio

compartido entre ellos. Steinmann et al. (2005) documentaron que el grado de solapamiento del área de acción de los machos de *C. musculinus* es una consecuencia del tamaño de las mismas. Así, el tamaño del área de acción en los machos en clausuras de alta densidad poblacional (38% menos que en clausuras de baja densidad) y consecuentemente sus menores grados de solapamiento, indicarían una tasa mínima de movimiento de los machos adultos en estas poblaciones. Por lo tanto, las áreas de acción de los machos *C. musculinus* responden como un disco elástico (Wilson, 1975) disminuyendo en tamaño y en grado de solapamiento a medida que aumenta la densidad poblacional. Así el límite superior del número de machos reproductivos en una población puede ser alcanzado gradualmente. En un estudio llevado a cabo en campos de cultivos durante el año 1993, Steinmann y Priotto (resultados no publicados) encontraron que a finales del período reproductivo, a densidad poblacional de 393 individuos/ha y en condiciones de alta cantidad y calidad de forraje, los machos de *C. musculinus* redujeron el tamaño de sus áreas de acción cerca del rango de la trampa (100 m²) y el solapamiento entre machos fue cerca del 0%. Esto indicaría que a alta densidad poblacional las áreas de acción menores y no solapadas podrían reflejar una territorialidad inducida por las restricciones sociales. De acuerdo con Bond y Wolff (1999) e Ishibashi y Saitoh (2008) los dos principales factores que deberían limitar el éxito reproductivo en roedores machos son el número de hembras a las cuales tienen acceso y el número de machos competidores con los cuales interactúan. Nelson (1995a y b) y Bond y Wolff (1999) también reportaron que los tamaños del área de acción de los roedores machos pueden llegar a ser más pequeños como respuesta al incremento de la densidad del otro sexo y que la competencia intra-sexual parece estar limitando el tamaño y el solapamiento del área de acción de los machos. El menor tamaño de área de

acción y solapamiento intra-sexual observado en los machos de *C. musculinus* pueden ser una consecuencia de la agresión territorial entre machos y podrían permitir una reducción en la tasa de encuentro entre machos. Por lo tanto, los tamaños de área de acción de los machos de *C. musculinus* podrían haber sido restringidos por el número de áreas de otros individuos con los cuales se solapan, lo cual implica una limitación social en el tamaño del área de acción. No obstante, valores de densidad poblacional mayores a los que fueron manipulados en este estudio podrían inducir un quiebre de la territorialidad de los machos como ha sido observado en otras especies de roedores (Kokko y Rankin, 2006; Loughran, 2007).

Los tamaños de área de acción de las hembras de *C. musculinus* permanecieron similares, independientemente de la densidad poblacional. Con respecto al solapamiento intra-sexual, las hembras mantuvieron las áreas de acción exclusivas tanto en clausuras de baja como de alta densidad. Por lo tanto, la territorialidad de las hembras de *C. musculinus* pueden limitar el tamaño de la población reproductiva restringiendo el establecimiento a otras hembras. Sin embargo, la fuerza de la exclusión espacial entre hembras dependería del estatus reproductivo, la edad y el parentesco entre ellas (Boonstra, 1984; Heske y Bondrup-Nielsen, 1990; Lambin y Krebs, 1993). Las hembras reproductivas de *C. musculinus* son más intolerantes entre ellas que con las hembras juveniles (Sommaro et al. resultados no publicados).

De acuerdo con Bondrup-Nielsen (1985) y Heske y Bondrup-Nielsen (1990) cuando los individuos tienen áreas de acción mutuamente exclusivas de tamaño constante, el número de áreas de acción dentro de un parche particular será igual al tamaño del parche dividido por el tamaño del área. Por lo tanto, cuando el parche se llena de áreas de acción de hembras territoriales las hembras jóvenes, intentando

adquirir áreas de acción reproductivas, podrían dispersarse en búsqueda de espacios disponibles para establecerse en otros lugares (Bujalska, 1973; Saitoh, 1981); o posponer su maduración evitando la competencia con hembras reproductivas como ha sido observado en especies de microtinos (Anderson, 1980 y 1989). Esto último no ocurriría en *C. musculus* ya que la madurez sexual de los juveniles es independiente de la presencia de los adultos (Sommaro et al., 2009). Aunque se esperaba que a altas densidades las hembras juveniles de *C. musculus* se establezcan lejos de sus madres debido a la agresión maternal, nuestros resultados no sostuvieron esta predicción. Sin embargo, la baja proporción de solapamiento entre los juveniles y sus madres independientemente de la densidad poblacional, reflejaría una exclusión activa fuera del sitio natal de la madre hacia los juveniles que se encuentran cercanos a su madurez sexual. Esta exclusión de las crías por sus madres puede ser en respuesta a un incremento en la competencia por el espacio reproductivo entre hijas y madres (competencia por el recurso) y evitación de apareamiento entre hijos y madres (evitación de la endogamia). Similares resultados fueron observados por Lambin (1994) en *Microtus townsendii*.

En resumen, el área de acción de los machos fue más pequeña y más exclusiva en altas densidades. Los tamaños de las áreas de acción de las hembras permanecieron constantes independientemente de la densidad poblacional y mantuvieron sus territorios reproductivos. Estos resultados sostienen la hipótesis de que el comportamiento de espaciamiento sólo opera entre hembras adultas de *C. musculus*. En esta especie, así como fue propuesto para *M. townsendii* y *M. pennsylvanicus* por Gipps et al. (1981) y Rodd y Boonstra (1988) respectivamente, el espaciamiento de los machos parece tener poca influencia en la dinámica poblacional. Por otro lado, la estrategia de

comportamiento de espaciamiento en las hembras de *C. musculus* podría tener un rol en la regulación de la abundancia poblacional limitando el número de hembras que adquieren espacios reproductivos. Con el fin de evaluar el efecto del comportamiento de espaciamiento de las hembras en la dinámica poblacional sería importante realizar estudios a largo plazo en poblaciones naturales de *C. musculus*.

DISTANCIAS DE MOVIMIENTO EN BORDES

CAPÍTULO 4

MOVIMIENTO DE *Calomys musculus* EN HABITAT LINEALES DE UN AGROECOSISTEMA

4.1 INTRODUCCIÓN

La fragmentación de paisajes naturales como resultado de la agricultura, el incremento de la urbanización y otras actividades humanas es actualmente un problema global. Los remanentes de hábitat natural persisten como franjas lineales a lo largo de bordes de ríos, bordes de caminos, rutas y terraplenes de ferrocarril como consecuencia de que grandes superficies de hábitat naturales continuos (ej: bosques y pastizales) son convertidas en áreas urbanas y/o de agricultura (Foreman, 1995). Las especies silvestres están restringidas a permanecer en estos hábitats lineales (uni-dimensionales) en muchos paisajes altamente alterados. Por consiguiente, la dinámica de las poblaciones en hábitats uni-dimensionales diferente a la de los bi-dimensionales, ha llegado a ser concerniente al manejo ambiental (Bennett, 1990; Hobbs, 1992; Fauske et al., 1997) y han sido estudiados con énfasis en el rol que ellos pueden cumplir como corredor de dispersión (Forman y Godron, 1986; Bennett, 1990). Sin embargo, las estructuras de estos hábitats lineales pueden contener recursos potenciales para la supervivencia y reproducción a largo plazo (Fauske et al., 1997). Por lo tanto, estos hábitats se desempeñan como zonas donde la diversidad y cobertura de la vegetación en relación con los hábitats circundantes determinan su valor como hábitat favorable para

numerosas especies de herbívoros cuyas poblaciones pueden persistir por largo tiempo (Yletyinen y Norrdahl, 2008). Una de las consecuencias más importantes de la implementación de actividades agrícolas es la fragmentación producida por el establecimiento de rutas y caminos. Los mismos actúan como barreras a los movimientos de pequeños mamíferos (Cittadino et al., 1998; Clarke et al., 2001; Garland y Bradley, 1984; Kozel y Fleharty, 1979; Mader, 1984; Oxley et al., 1974; Swihart y Slade, 1984). Así, estas barreras pueden afectar la colonización de los parches de hábitat y consecuentemente la persistencia poblacional (Kozakiewicz, 1993).

Los agroecosistemas en el centro de Argentina consisten en una matriz de áreas de cultivos (maíz, soja, trigo, girasol y lino); rodeada por una red de caminos y alambrados, ferrocarriles, y otros hábitats de borde. Estos hábitat están constituidos por una comunidad de plantas con algunos remanentes de la flora nativa y muchas malezas introducidas que provee una cobertura más estable que los campos de cultivo (Bonaventura y Cagnoni, 1995; Busch et al., 1997 y 2000). Estas áreas lineales sin cultivos, proveen hábitat para una variedad de especies de pequeños mamíferos y sus depredadores, incluyendo aves rapaces. Una de las especies más abundantes en estos hábitats es el ratón maicero *Calomys musculinus* (Cricetidae: Sigmodontinae). Esta especie ha sido estudiada principalmente por su rol como reservorio del virus Junín, agente etiológico de la fiebre Hemorrágica Argentina (Mills y Childs, 1998). *C. musculinus* puede vivir en una variedad de hábitats incluyendo pasturas naturales, campos de cultivo, campos cultivados no disturbados después de la cosecha, áreas de borde protegidos por cercas de alambre con pequeño disturbio de la agricultura, bordes de ruta, bordes entre campos de cultivos o pasturas, y bordes de vías de ferrocarril (Busch et al., 2000; Castillo et al., 2003). Esta especie selecciona principalmente los

bordes de hábitat y utiliza el campo de cultivo sólo con alta cobertura de malezas (Ellis et al., 1997). Sin embargo, en la actualidad, la cobertura de malezas es casi inexistente en los campos de cultivo debido al intenso uso de agroquímicos (Bilenca et al., 2007), por lo que las poblaciones de *C. musculinus* han quedado restringidas a los hábitat de bordes. Las poblaciones de *C. musculinus* son caracterizadas por tener una tasa sexual de 1:1 y por presentar cambios estacionales de densidad, con baja densidad durante el invierno (16 individuos/ha) y picos durante el verano tardío o principios de otoño (260 individuos/ha) (Mills y Childs, 1998). El periodo reproductivo es de 8 meses aproximadamente (desde mediados de septiembre hasta abril, Mills y Childs, 1998).

En estudios realizados en pasturas naturales (hábitat bidimensionales), *C. musculinus* tiene un sistema de apareamiento promiscuo; las hembras típicamente se aparean con más de un macho durante cada estro (Steinmann et al., 2009). Durante el período reproductivo las hembras mantienen áreas de acción exclusivas y son territoriales, mientras que los machos tienen áreas de acción que son dos veces más grandes que las de las hembras y son compartidas ampliamente con ambos sexos. En el período no reproductivo los tamaños del área de acción de machos y hembras son similares (Steinmann et al., 2005, 2009).

Calomys musculinus es una de las especies más abundantes en hábitats lineales, y su hábitat y nicho trófico es el más amplio de las especies de roedores silvestres que coexisten en el agroecosistema (Busch et al., 2000). El patrón de uso del espacio de esta especie ha sido principalmente estudiado en hábitats bidimensionales (Steinmann et al., 2005, 2006a b). El objetivo del estudio fue explorar los patrones de movimiento de *C. musculinus* en hábitats lineales de un agroecosistema en el centro de Argentina.

4.1.1 PREDICCIONES

- 1) Los machos de *Calomys musculinus* presentan mayores distancias de movimiento que las hembras.
- 2) Las distancias de movimiento de los individuos dependen del período reproductivo.
- 3) El ancho del hábitat lineal afecta las distancias de movimiento de *Calomys musculinus*.
- 4) Los caminos rurales actúan como una barrera al movimiento de *Calomys musculinus*.

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1 Métodos de campo

El estudio se llevó a cabo desde noviembre de 2005 hasta agosto de 2007 en hábitats lineales de un agroecosistema en el departamento (Río Cuarto, provincia de Córdoba, Argentina). Fitogeográficamente esta región corresponde a la “Provincia del Espinal, Distrito del Algarrobo” (Cabrera 1953), la cual es una planicie de baja elevación (600-900 m) con vegetación dominada por algarrobo (*Prosopis alba* y *P. nigra*), acompañada por quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*), mistol (*Zizyphus mistol*) e itin (*Portulaca kuntzie*). La descripción de la composición florística y faunística dominante se encuentra detallada en el Capítulo 2.

La vegetación de esta zona ha sufrido marcadas alteraciones como resultado de la agricultura y la cría de ganado. En el presente el paisaje consiste principalmente de campos de cultivos individuales rodeados por cercas de alambre, con bordes dominados por especies de malezas. A pesar de la influencia de los campos de cultivos, los bordes mantienen una cobertura vegetal homogénea (aproximadamente del 85%) y una alta disponibilidad de semillas en el suelo a lo largo del año (Priotto et al., 2002).

El muestreo consistió en cuatro transectas localizadas en bordes de campos, los cuales fueron utilizados como sitio de estudio. Una transecta fue situada en un borde ancho (entre 10 y 30 m de ancho, transecta A) y las otras 3 transectas en bordes angostos (≤ 2 m, transectas B, C y D). Las transectas fueron instaladas en bordes opuestos de 2 caminos secundarios de 7 m de ancho aproximadamente (A opuesta a B; C opuesta a D), entre las transectas A-B y C-D hay una separación aproximada de 4,5 km. Cada transecta estuvo compuesta por líneas de 300 m con 30 trampas de captura viva tipo Sherman. Entre cada línea hubo una distancia de 500 metros de separación. Las transectas A y B tuvieron 4 líneas de trampas (A1, A2, A3, A4, B1, B2, B3 y B4) y las transectas C y D tuvieron 2 líneas de trampas (C1, C2 y D1, D2) (Figuras 4.1 y 4.2).

Los muestreos estacionales fueron realizados durante 2 años consecutivos en los meses de: noviembre (primavera), marzo (verano), mayo (otoño) y en julio-agosto (invierno). Las sesiones de Captura Marcado y Recaptura (CMR) fueron conducidas por 5 días consecutivos. Se registró el posicionamiento geográfico de cada trampa utilizando un GPS (GARMIN eTrex Legend Cx), de esta manera las trampas fueron ubicadas en el mismo sitio en cada sesión de muestreo. Las trampas fueron cebadas con pasta de maní con grasa y revisadas siempre por la mañana.

Los animales capturados fueron pesados y marcados con códigos numéricos en

los pabellones auriculares mediante pequeñas caravanas (*self-piercing*- National Band & Tag Company, Netwport, Kentuckey) y finos cortes con tijeras. Además se les registró el sexo y el estado reproductivo. En los machos se registró la posición de los testículos (escrotales o abdominales) y en las hembras se registraron el estado de la vagina (cerrada o abierta), evidencia de preñez y mamas visibles o no. Pequeñas piezas de la punta de la cola de cada individuo fueron recolectadas y conservadas en tubos de 1,5 ml con etanol 90% para los análisis de ADN (estudios de estructura genética, Capítulo 5).

El largo máximo de las distancias de movimientos fue calculado entre los puntos de captura de un individuo capturado al menos dos veces durante una sesión de muestreo. La distancia de movimiento se consideró que provee un índice del tamaño del área de acción (Gaines y Johnson, 1982; Pusenius y Viitala, 1995). Debido al pequeño tamaño de la muestra de juveniles, todos los análisis fueron realizados con machos y hembras adultos.

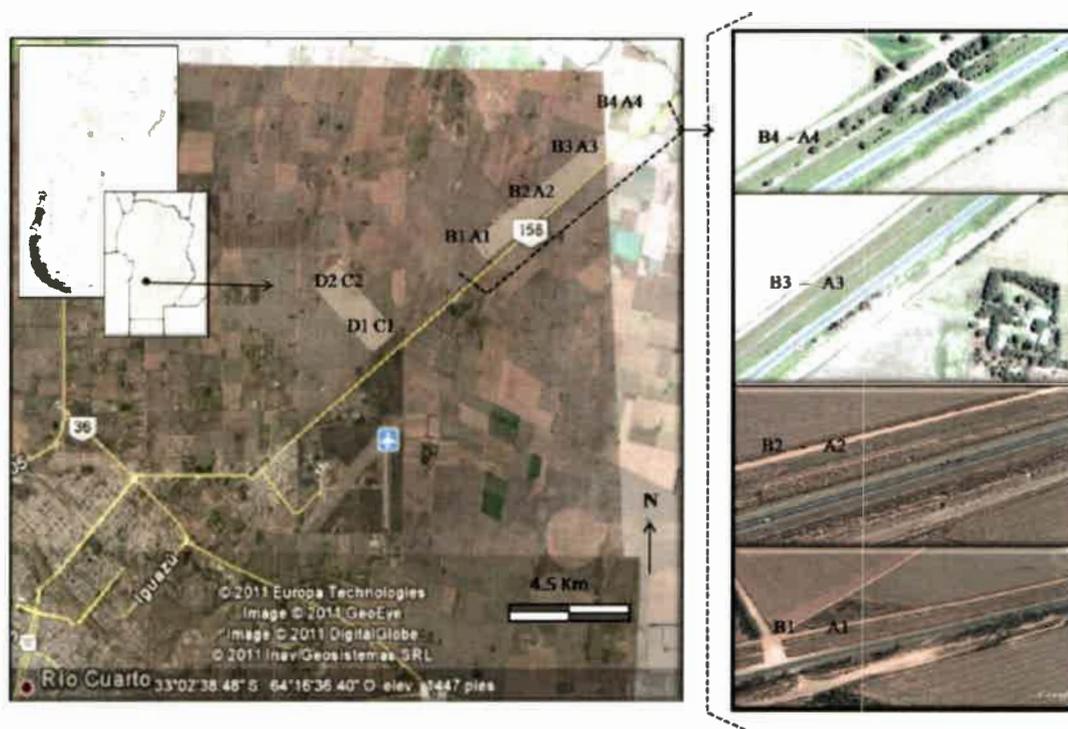


Figura 4.1. Distribución de las transectas estudiadas en un agroecosistema de la zona rural del departamento Río Cuarto, Córdoba. Imágenes obtenidas del Google Earth (<http://earth.google.es/>).

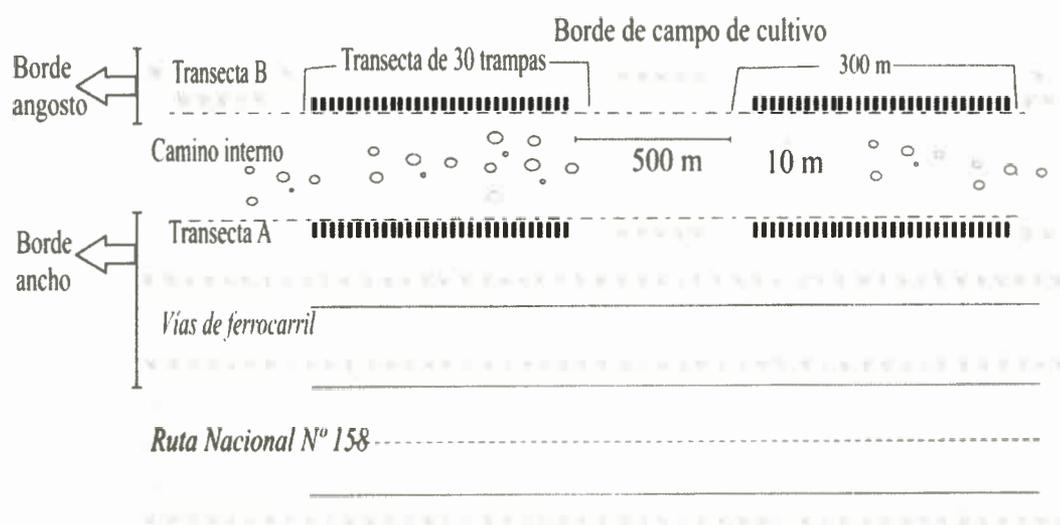


Figura 4.2. Esquema del dispositivo de muestreo en el área de estudio. Se detallan la ubicación de las trampas y líneas, además de disposición de las transectas en bordes opuestos de los caminos. Borde ancho (transecta A) y angosto (transecta B).



Figura 4.3. Fotografías de bordes de cultivos en el departamento Río Cuarto donde se realizaron los muestreos estacionales: a) primavera, b) verano, c) otoño y d) invierno. Se observan los caminos internos de 7 m de anchos y la cobertura vegetal de los remanentes de vegetación persistentes durante todo el año en los bordes de cultivos.

4.2.2 Análisis de datos

El primer enfoque del estudio fue investigar la influencia del sexo, la estación del año y el año de muestreo en las distancias de movimiento de *C. musculus* en hábitat lineales. Debido al efecto que puede tener la abundancia poblacional sobre las distancias de movimiento se la incluyó como covariable en los análisis realizados. Por otro lado, se analizó el efecto del ancho del borde sobre las distancias de movimiento, considerando separadamente aquellos individuos capturados en bordes anchos y

angostos.

Para identificarlos factores que influyen sobre las distancias de movimiento utilizamos un modelo lineal generalizado mixto (MLGM) con distribución binomial negativa en el programa R 2.9.0 (R Development CoreTeam; www.r-project.org). Se realizó un análisis de medidas repetidas. Las medidas repetidas fueron las transectas (en cada transecta las distancias de movimiento fueron registradas durante las 3 estaciones y los 2 años). Los individuos no fueron considerados como medidas repetidas porque el registro de la distancia de movimiento no fue realizado sobre el mismo individuo en las diferentes estaciones y años. El criterio de información de Akaike corregido para tamaños de muestras pequeñas (AIC_C) fue utilizado como una medida del ajuste de un modelo (el modelo con menor valor de AIC_C fue considerado el de mejor ajuste; Burnham y Anderson, 1998). Debido a que se quiso identificar el efecto de la abundancia, la estación del año y del sexo sobre las distancias de movimiento, consideramos el sexo, la estación del año, la abundancia y el año de muestreo como efectos principales y las interacciones de primer orden. Los análisis estacionales de las distancias de movimiento fueron basados en las siguientes categorías: primavera (noviembre), verano (marzo) y otoño (mayo). Los inviernos fueron desechados de estos análisis debido a que fueron muy pocas las distancias de movimientos que pudieron ser calculadas durante el invierno del primer año, y los bordes fueron quemados durante el segundo año. El bajo número de recapturas para cada individuo no permitió obtener resultados fiables en las estimaciones de abundancia usando análisis de captura, marcado y recaptura. Por esta razón se utilizó como índice de abundancia al número de individuos capturados en cada línea donde las distancias de movimiento pudieron calcularse.

4.3 RESULTADOS

Desde noviembre de 2005 hasta agosto de 2007 obtuvimos 1152 capturas de 808 individuos. Se marcaron 412 hembras y 396 machos. *C. musculus* fue más abundante durante el segundo año de muestreo y el número medio de individuos varió entre estaciones con un pico en verano y valores mínimos en invierno (Figura 4.4).

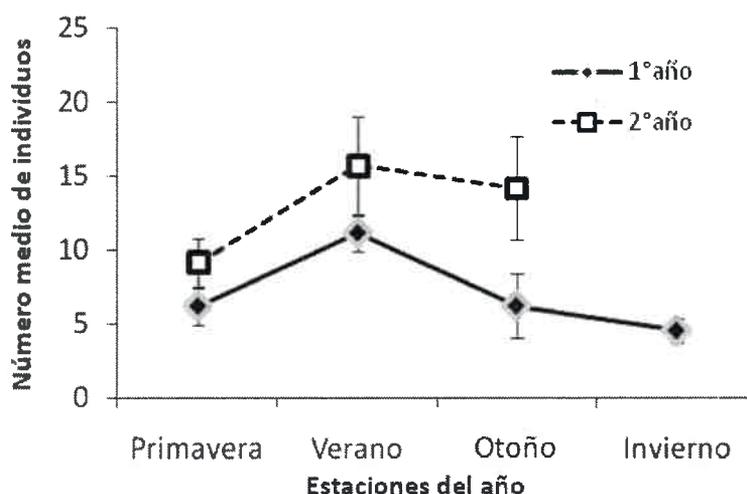


Figura 4.4: Número de individuos (media + desvío estándar) de *Calomys musculus* por estación, año y sexo de los muestreos en hábitat lineales.

4.3.1 Análisis de distancias de movimiento

En total fueron calculadas 82 y 97 distancias de movimiento para machos y hembras respectivamente. Los individuos se movieron dentro de los límites de cada línea y no hubo movimiento entre líneas dentro de transectas. *C. musculus* evitó cruzar los caminos, sólo 8 individuos marcados (4 hembras y 4 machos) cruzaron los caminos. El análisis de modelos lineales generalizados mixtos reveló que el sexo y la

estación del año fueron los factores más importantes que afectaron las distancias de movimiento. El AICc nunca disminuyó en ningún modelo que incluyera abundancia o año, con o sin interacciones (Tabla 4.1). El mejor modelo incluyó la interacción entre sexo y estación (Tabla 4.2). Las mayores distancias de movimiento para ambos sexos fueron registradas en primavera. Los movimientos de los machos fueron más largos que los movimientos de las hembras en primavera y verano, mientras que un patrón inverso fue observado en otoño (Figura 4.5). A pesar de estas divergencias, sólo la diferencia entre primavera y otoño fue estadísticamente significativa (Tabla 4.2).

Luego de haber examinado el efecto del sexo, la estación y el año, se examinó el efecto del ancho del borde sobre las distancias de movimiento utilizando el mismo análisis. El análisis incluyó el ancho de borde, la estación del año y sexo como predictores. En el modelo sólo fueron consideradas las estaciones con mayor número de individuos (primavera y verano). Las distancias de movimiento fueron mayores en el borde angosto (≤ 2 m) que en el borde ancho, pero estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (β (DE)= 0,531 (0,29); $z = 1,804$; $P = 0,071$; Figura 4.6).

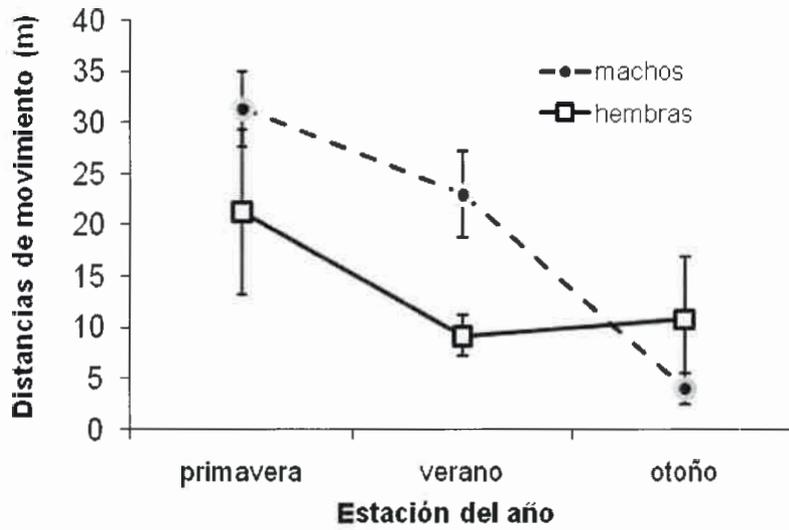


Figura 4.5: Distancias de movimiento estacionales (media + desvío estándar) de los machos y las hembras de *Calomys musculus* en hábitat lineales.

Tabla 4.1: Análisis del modelo lineal generalizado mixto describiendo las distancias de movimiento de *Calomys musculus*. El mejor modelo está indicado en letra negrita.

Variables	AIC _C	ΔAIC _C	N° de parámetros	Deviancia
Estación x sexo	1327,994	0,000	7	1313,994
Estación	1330,768	2,774	4	1322,768
Estación + sexo	1330,806	2,812	5	1320,806
Estación + año	1332,230	4,236	5	1322,230
Abundancia + sexo	1332,622	4,628	4	1324,622
Abundancia x sexo	1332,962	4,968	5	1322,962
Abundancia	1335,122	7,128	3	1329,122

Estación x año	1335,608	7,614	7	1321,608
Sexo	1337,746	9,752	3	1331,746
Año	1340,744	12,750	3	1334,744

Tabla 4.2: Coeficientes (β) del mejor modelo lineal generalizado mixto del análisis de distancias de movimiento de *C. musculus*. Se muestran los errores estándar (entre paréntesis) y la significancia de los coeficientes, los valores de $P < 0,05$ se muestran en negrita. El efecto de cada término en el modelo ha sido probado. Los valores de P probaron la hipótesis nula de $\beta = 0$. Los términos con $P < 0,05$ son significativos. Debido a que existe el término intercepto, el tercer nivel del factor estación (primavera) y el segundo del factor sexo (macho) son redundantes. Las estimaciones para los 2 primeros niveles contrastan los efectos de las primeras 2 estaciones con la tercera, y las estimaciones para las hembras contrastan sus efectos con los machos.

Descripción	β (DE)	Valor z	Valor del P
Intercepto	3,443 (0,23)	0,148	0,000
Verano	-0,306 (0,36)	-0,846	0,398
Otoño	-2,028 (0,46)	-4,280	0,000
Hembra	-0,337 (0,37)	-0,979	0,328
Verano x hembra	-0,522 (0,52)	-0,966	0,334
Otoño x hembra	1,407 (0,74)	1,788	0,074

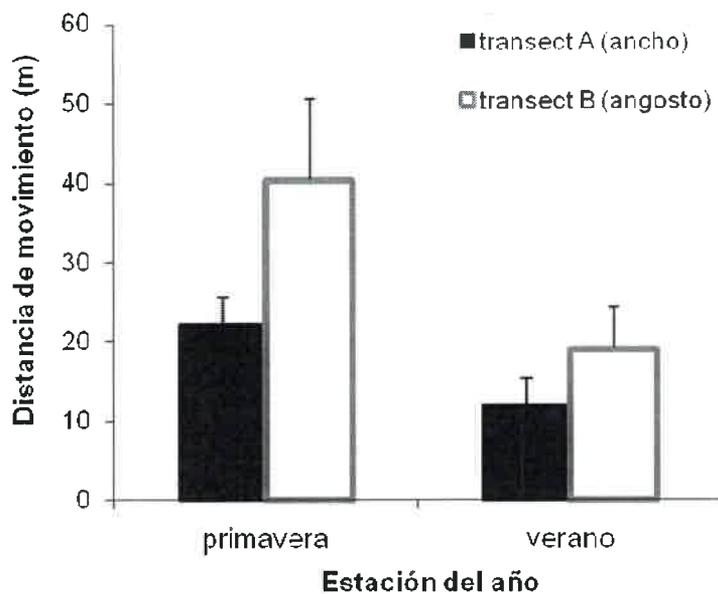


Figura 4.6: Distancia de movimiento (media + desvío estándar) de *Calomys musculus* en bordes anchos angostos y angostos anchos de hábitat lineales.

4.4 DISCUSION

En general el tamaño del área de acción se considera como un indicador de la calidad del hábitat (Tufto et al., 1996). Debido a que la longitud de los movimientos son un buen índice del tamaño del área de acción en pequeños mamíferos (Slade y Russell 1998) y la longitud de los movimientos de forrajeo afectan tanto al costo energético de la adquisición de alimento como al riesgo de ser predado (Banks et al., 2000, Norrdahl y Korpimaki, 1998; Yletyinen y Norrdahl, 2008), las distancias de movimiento pueden ser utilizadas como indicador de calidad de hábitat. La calidad de hábitat es altamente afectada por la forma del parche de hábitat, la cual afecta el ancho y el largo de un área de hábitat determinado; por ejemplo, la longitud incrementa a medida que el hábitat se hace más lineal. La calidad del hábitat incrementaría en relación al ancho del hábitat

debido a que los hábitats naturales bi-dimensionales tienen mayor calidad que los bordes cultivados de los agroecosistemas (hábitats uni-dimensionales).

Los factores que influyeron sobre los patrones de movimiento de *C. musculus* en hábitats lineales fueron similares a aquellos observados en hábitats bi-dimensionales (pastizales) por de Villafañe y Bonaventura (1987) y Steinmann et al. (2005). Las distancias de movimiento variaron estacionalmente, siendo menores en otoño y mayores en primavera. Ellas fueron determinadas principalmente por sexo y reproducción. Las sesiones de muestreo de otoño fueron realizadas en mayo, cuando finaliza el período reproductivo, y se registran las primeras heladas del año. Los períodos fríos son energéticamente demandantes para los pequeños mamíferos, y el costo energético puede ser reducido minimizando las actividades de movimiento fuera del nido (Yletyinen y Norrdahl, 2008). Durante el período reproductivo las distancias de movimiento de los machos fueron mayores que las de las hembras, mientras que durante el período no reproductivo las distancias de movimiento fueron similares entre sexos. El efecto principal de cada sexo sobre las distancias de movimiento en *C. musculus* fue consistente con el sistema de apareamiento promiscuo de la especie. En roedores promiscuos, las mayores distancias de movimiento de los machos refleja una estrategia que maximiza el acceso a hembras fértiles, mientras que las menores distancias de movimiento de las hembras revelan un comportamiento territorial dirigido a la protección de las nidadas de hembras infanticidas (Bond y Wolff, 1999; Steinmann et al., 2005 y 2009, Wolff y Peterson 1998), o la defensa del recurso alimentario (Ims, 1987; Ostfeld, 1985 y 1990). Durante el período reproductivo las diferencias en las distancias de movimiento entre primavera y verano pueden ser explicadas por el comportamiento de espaciamiento de machos y hembras. A baja densidad poblacional

(primavera) muchas áreas vacantes existen en los bordes donde las hembras pueden establecer sus espacios reproductivos exclusivos y espaciados. Así, las mayores distancias de movimiento de los machos estarían en relación con la búsqueda activa de hembras en estro. Mientras que en verano (alta abundancia poblacional) existen pocas áreas vacantes en los bordes debido a que todos los espacios están ocupados por hembras reproductivamente activas. De este modo, las distancias de movimiento de los machos buscando hembras activas disminuirían.

Teniendo en cuenta que la longitud del movimiento puede ser considerada como un índice de calidad del hábitat en relación al costo energético de adquisición de alimento y riesgo de predación (Banks et al., 2000; Norrdahl y Korpimaki, 1998; Yletyinen y Norrdahl, 2008) las mayores distancias de movimiento de los ratones en bordes angostos que en bordes anchos, indican que estos últimos fueron hábitat de mayor calidad para *C. musculus*. Debido a que los roedores residen principalmente en los bordes, la estrechez de estos hábitats obligaría a los individuos a extender sus movimientos de forrajeo en bordes angostos, mientras que en los bordes anchos son posibles los movimientos en varias direcciones. Resultados similares fueron observados en *Microtus agrestis* en agroecosistemas de Finlandia (Yletyinen y Norrdahl, 2008). Sin embargo, el patrón de movimiento relacionado a la forma del hábitat no es claro en *C. musculus*. Las distancias de movimiento en hábitats bi-dimensionales (30 m en promedio –de Villafañe y Bonaventura, 1987; Steinmann et al., 2005) son similares a aquellas observadas en los bordes angostos en este estudio, los cuales se registraron con datos de menor número de recaptura por individuo que aquellos. La longitud del movimiento podría ser usada como un indicador de calidad en hábitats lineales, pero no permitiría diferenciar entre hábitats uni y bi-dimensionales. Se deberían implementar

metodologías similares en futuras investigaciones para evaluar el efecto de la forma del hábitat (uni vs bi-dimensionales) en la longitud de los movimientos.

De manera similar a lo observado en muchas otras especies de pequeños mamíferos, en *C. musculus* los caminos actuaron como barreras al movimiento (Cittadino et al., 1998; Clarke et al., 2001; Garland y Bradley, 1984; Kozel y Fleharty, 1979; Mader, 1984; Oxley et al., 1974; Swihart y Slade, 1984). Los roedores evitarían cruzar zonas sin cobertura vegetal como una estrategia que les permite evitar la predación (Cittadino et al., 1998; Sheffield et al., 2001).

Los cambios ecológicos producidos por el desarrollo de la agricultura en la Pampa Húmeda, favorecieron a *C. musculus*. Esto es debido a que en los ensambles de roedores actuales, *C. musculus* se encuentra más representado proporcionalmente de lo que lo estuvo en los ensambles de los pastizales originales pocos disturbados (Bilenca y Kravetz, 1995; Crespo, 1966). Esto se debe a que *C. musculus* tiene un amplio hábitat y nicho trófico comparado con las otras especies de roedores con las que coexiste en el agroecosistema del centro de Argentina (Busch et al., 2000). El comportamiento oportunista de esta especie le permite utilizar hábitats lineales de forma similar que los hábitats naturales bi-dimensionales.

ESTRUCTURA GENÉTICA

CAPÍTULO 5

DISPERSIÓN DE *Calomys musculinus* EN UN AGROECOSISTEMA: estructura genética a escala geográfica fina

5.1 INTRODUCCIÓN

El comportamiento de dispersión de los individuos es una de las respuestas ecológicas más importantes a la heterogeneidad de los elementos del paisaje. Como se ha visto en los capítulos anteriores, la actividad agrícola cambia los ambientes naturales y generalmente incrementa la heterogeneidad del paisaje, resultando en un mosaico de parches de campos de cultivos y remanentes de hábitat natural (Forman, 1995; Fauske et al., 1997; Fischer y Lindenmayer, 2007). En ambientes fragmentados, la tasa y los niveles de dispersión son parámetros claves para comprender los procesos demográficos de las poblaciones que los habitan (Clobert et al., 2001). De este modo, la dispersión es un proceso fundamental que influye sobre la respuesta de las especies a la fragmentación del hábitat y los cambios del paisaje (Peakall et al., 2003). Por lo tanto, para comprender el efecto de la fragmentación y realizar manejo de especies, es crítico entender cómo los individuos de una especie son capaces de persistir y de moverse dentro de paisajes fragmentados (Marchesan Doreen y Carthew, 2008).

La tasa de dispersión puede depender del tamaño poblacional, del grado de competencia por el recurso, de la calidad del hábitat y del tamaño y aislamiento de los

parches de hábitat (Bennett, 2003). Además, puede variar entre especies y entre fenotipos dentro de una misma especie. En pequeños mamíferos, la frecuencia y la distancia de dispersión pueden ser mucho más grandes que sus áreas de acción (Gliwicz, 1988, 1992; Krebs, 1991; Zhang y Usher, 1991; Halle, 1993) y pueden diferir entre sexos (Lawson Handley y Perrin, 2007). Es común que los machos se dispersen y que las hembras permanezcan en su grupo natal, sin embargo hay varias excepciones a este patrón (Greenwood, 1980; Johnson y Gaines, 1992; Lawson Handley y Perrin, 2007).

A una escala espacial fina, la filopatría sexo-específica puede generar estructura genética como resultado de la distribución no al azar de los genotipos (Wright, 1943, 1946; Peakall et al., 2003; Double et al., 2005; Temple et al., 2006; Blackmore et al., 2010). Detectar la estructura genética a escalas espaciales finas cuando los individuos son altamente móviles y pueden dispersarse distancias mayores a sus áreas de acción, representa un desafío para los estudios empíricos en poblaciones naturales (Booth et al., 2009). Actualmente, el desarrollo de marcadores genéticos altamente polimórficos (microsatélites) permiten observar diferencias en las distribuciones de las frecuencias alélicas entre machos y hembras, dentro y entre poblaciones, producto de la dispersión desviada hacia un sexo e incluso hasta una generación atrás (Schweizer et al., 2007; Lawson Handley y Perrin, 2007; Macqueen et al., 2008). Por lo tanto, la distribución de los genotipos en el espacio puede revelar información sobre la estructura social de una especie y la dispersión desviada al sexo y (Peakall et al., 2003; Smouse et al., 2008; Blackmore et al., 2010). Esta distribución de genotipos también puede variar en el espacio y en el tiempo en paisajes variables, entre los que los agroecosistemas representan un extremo de dicha variabilidad espacio-

temporal (Gauffre et al., 2008). Los agroecosistemas del centro de Argentina son un buen ejemplo de paisajes altamente fragmentados con importantes variaciones espaciales y temporales (Capítulo 2). En ellos habitan varias especies de pequeños mamíferos de las cuales una de las más numerosas es *C. musculus*.

El movimiento en *C. musculus* fue estudiado en clausuras y en hábitats lineales de un agroecosistema (Capítulos 3 y 4). A partir de esos estudios se determinó que las hembras tienen comportamiento de espaciamiento y que los machos se mueven más que las hembras, variando este patrón estacionalmente (las distancias de movimiento disminuyeron de primavera a otoño). Teniendo en cuenta que el movimiento de los individuos puede ser diferente a la dispersión efectiva, resultante en flujo de genes entre demos (Fontanillas et al., 2004), en este capítulo se analiza el patrón de dispersión de *C. musculus* mediante el estudio de la variación espacial y temporal de la estructura genética de sus poblaciones a una escala geográfica fina (<10 km) en un agroecosistema, utilizando cebadores de microsatélites especie-específicos.

5.1.1 PREDICCIONES

Considerando los antecedentes de *C. musculus* (Capítulo 1) y los resultados obtenidos en los Capítulos (3 y 4), el objetivo del presente Capítulo fue poner a prueba durante el período reproductivo las siguientes predicciones:

- 1) En poblaciones naturales de *C. musculus* la estructuración genética espacial de las hembras es mayor que la de los machos (dispersión desviada hacia los machos)

- 2) En poblaciones naturales de *C. musculus* el grado y la extensión de la estructuración genética por sexo varía estacionalmente en relación a la densidad poblacional.

5.2 MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en hábitats lineales de un agroecosistema en el departamento Río Cuarto (Provincia de Córdoba, Argentina). El área se encuentra detallada en el Capítulo 2: “Ambientes naturales” y la descripción del diseño de muestreo se detalla en el Capítulo 4. Cabe destacar que los muestreos estacionales fueron realizados durante dos años consecutivos (ver Capítulo 4). Sin embargo, para cumplir con los objetivos propuestos en este Capítulo sólo se analizaron los individuos capturados durante el primer período reproductivo, desde noviembre de 2005 (primavera) hasta mayo de 2006 (otoño).

El muestreo consistió en cuatro transectas localizadas en bordes de campos. Las transectas fueron instaladas en bordes opuestos de 2 caminos secundarios (A opuesta a B; C opuesta a D). Entre el grupo A-B y el C-D hay una separación promedio de 4,5 km aproximadamente (ver Figura 4.1, Capítulo 4). Cada transecta estuvo compuesta por líneas de 300 m con 30 trampas de captura viva tipo Sherman cada una. Entre cada línea hubo una distancia de 500 metros de separación. Las transectas A y B tuvieron 4 líneas de trampas y las transectas C y D tuvieron 2 líneas de trampas (Figuras 4.1 y 4.2 del Capítulo 4).

El número de individuos capturados fue utilizado como un indicador de abundancia por estación. Pequeñas piezas de la punta de la cola de cada individuo capturado fueron recolectadas y conservadas en tubos de 1,5 ml con etanol 90%. La

ubicación de cada captura fue registrada utilizando un GPS (GARMIN eTrexLegendCx). Los animales capturados fueron pesados, sexados y asignados a una clase de edad (juveniles o adultos) siguiendo los criterios propuestos por Sommaro et al. (2009).

De un total de 295 muestras de individuos de *C. musculus*, sólo 2 fueron descartadas debido a que el ADN total extraído se encontró degradado y por lo tanto no se pudieron utilizar para realizar los análisis. De este modo, el análisis de estructura genética en un agroecosistema del Departamento de Río Cuarto se realizó con el tejido de 293 individuos capturados en las transectas A, B, C y D.

5.2.1 Extracción de ADN

El ADN total fue extraído a partir del extremo de la cola de cada individuo capturado. Se utilizó un *kit* Direct PCR (tail) (Viagen Biotech, Los Angeles, EEUU) según las instrucciones del fabricante, digestión con proteinasa K y precipitación estándar con etanol. El ADN de cada muestra fue sometido a electroforesis con el fin de evaluar su calidad y concentración. Se sembraron 5 µl de ADN total de cada individuo mezclado con 1 µl de *buffer* de siembra (0,25% azul de bromofenol; 0,25% xilencianol FF; 40% sacarosa) en un gel de agarosa al 0,8% P/V preparado con 0,005 µg/ml de bromuro de etidio en *buffer* TBE 0,5X (45 mM Tris; 45 mM ácido bórico; 1mM EDTA). Las muestras fueron sembradas junto a un marcador de tamaño molecular (Lambda HindIII) de concentración conocida (250 ng/µl). El gel fue sometido a corriente eléctrica de 6V/cm durante 90 minutos. La calidad del ADN obtenido a partir de cada muestra fue evaluada en base a la intensidad y morfología de las bandas en un transiluminador ultravioleta; las concentraciones de las muestras fueron estimadas por

comparación visual con el marcador. El ADN extraído de los individuos quedó depositado en el laboratorio de Genética de Poblaciones y Evolución, FCEFYN de la Universidad Nacional de Córdoba.

5.2.2 Amplificación de loci de microsatélites

Se amplificaron 9 loci de microsatélites utilizando cebadores especie-específicos (Chiappero et al., 2005, 2010). Las amplificaciones por PCR (Reacción en Cadena de la Polimerasa) se realizaron en tubos tipo Eppendorf de 0,5 µl con un volumen final de 10 µl conteniendo: 1X de *buffer* de reacción (10 mM Tris-HCL, pH 8,3; 50 mM KCL), concentración variable de MgCl₂ de acuerdo al cebador utilizado (Tabla 5.1), 0,8 µl de cebador 10 µM, 0,25 µl de nucleótidos dNTPs 2,5 mM (desoxi-nucleótidos trifosfatos: dATP, dGTP, dCTP, dTTP, 2,6µl de Betaina 5M, 1 unidad de Taq Polimerasa (Fermentas, Brasil) y 1 µl de una dilución 1/10 del ADN molde (muestra). Las amplificaciones se realizaron en un termociclador Biometra UnoII y las condiciones de amplificación fueron: 5 minutos de desnaturalización a 92°C, 33 ciclos a 92°C por 30 segundos, temperatura de hibridación al cebador (Ta) entre 50 y 54°C dependiendo del cebador utilizado (Tabla 5.1) por 30 segundos, rampa a 0,3°C/seg., 72°C por 30 segundos, y 10 minutos a 4°C.

Primero se amplificaron todas las muestras con el locus Cmu11, el cual es diagnóstico para *C. musculus*. De este modo evitamos incluir individuos juveniles de otras especies de *Calomys* en nuestra base de datos. Por ello la determinación de los genotipos fue realizada en forma manual. De la misma manera se determinaron los genotipos en el locus Cmu13, debido a que presentó bajo polimorfismo. Para ello, las

amplificaciones de ambos loci fueron separadas por electroforesis en gel de poliacrilamida nativa al 8% (White et al., 2002) y corridos a 280 V durante 3 horas y 30 minutos con *buffer* Tris-Glicina (0,3% de Tris y 1,44% de Glicina por litro de solución) junto con un marcador de tamaño molecular (10pb ladder, Invitrogen-Life Technologies Corporation). Los geles fueron visualizados mediante tinción con Nitrato de Plata (Neilan et al., 1994). El genotipo de cada individuo fue inferido a partir de los patrones de bandas observados en cada gel.

Los cebadores directos de los 7 loci restantes fueron coloreados con fluorocromos (Cmu1, Cmu2, Cmu3, Cmu4, Cmu14, Cmu15 y Cmu17). Luego de la amplificación por PCR, los fragmentos se separaron por electroforesis en un secuenciador de capilares ABI 3730XLs (Macrogen Inc - Corea). La lectura de los picos de los microsatélites y el tamaño de los fragmentos fueron realizados mediante los programas PeakScanner v.1.0 (Applied Biosystems, 2006) y MsatAllele (Alberto, 2009). Este último provee un novedoso método que utiliza la información de la distribución de los tamaños de fragmentos de microsatélite registrados en una base de datos en R 2.9.0 (R Development CoreTeam; www.r-project.org), para clasificarlos según clases de tamaño que corresponden a los alelos.

Tabla 5.1: Condiciones de amplificación para 9 loci de microsatélites específicos para *Calomys musculinus*.

Cebador	MgCl ₂ [mM]	Ta (°C)
Cmu1	2,0	53
Cmu2	2,6	52
Cmu3	2,0	51
Cmu4	1,2	51

Cmu11	1,2	54
Cmu13	1,2	54
Cmu14	1,2	54
Cmu15	2,0	50
Cmu17	2,0	50

5.2.3 Estimación del Equilibrio de Hardy-Weinberg, Variabilidad y Diferenciación poblacional

Se probó la significación estadística de las desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg (EHW) por estación y locus. Además, se estimó la variabilidad genética estacional, mediante los siguientes índices:

- **N alelos:** N° Efectivo de alelos ($1/(\sum p_i^2)$)
- **Ho:** Heterocigocis observada= N° de Het / N
- **He:** Heterocigocis esperada = $1 - \sum p_i^2$
- **F_{IS}:** $1 - (He/Ho)$

La diferenciación genética se estimó por estación mediante AMOVA (Análisis de la Varianza Molecular), esta prueba estima los estadísticos F de Wright (Wright, 1931) siguiendo el método de Excoffier et al. (1992) y Peakall et al. (1995). Una de las pruebas consistió en estimar la diferenciación entre las transectas instaladas en los bordes opuestos de los caminos: A vs. B y C vs. D. Por otro lado, se estimó diferenciación genética en grupos de transectas: se consideraron dos grupos dentro de cada estación, todos los individuos capturados en las transectas A más los individuos de la transecta B conformaron un grupo, los individuos capturados en las transectas C y D conformaron el otro.

Todos los análisis se realizaron con el programa GenAlEx v.6.4 (Smouse y Peakall, 2006). Con el fin de corroborar la diferenciación genética entre las diferentes particiones consideradas (entre transectas enfrentadas y luego entre grupos A-B y C-D); la diferenciación poblacional fue nuevamente evaluada mediante un método disímil. Utilizamos el programa Fstat v.2.9.3 (Goudet, 2001) para determinar estimadores de F_{ST} (valores de Theta θ) y sus intervalos de confianza. A diferencia de GenAlEx (que se basa en distancias euclídeas entre pares de individuos), este programa se basa en la diferenciación de las frecuencias alélicas de los individuos. Los resultados de estas pruebas fueron similares a los resultados obtenidos con el programa GenAlEx. Los valores de θ se informan en el punto 2 del Apéndice.

5.2.4 Estructura Genética Espacial (EGE)

Se realizaron análisis de autocorrelación espacial con el programa GenAlEx v.6.4 (Peakall y Smouse, 2006), el cual utiliza la posición geográfica de cada individuo junto con los datos de cada locus de microsatélites para calcular un coeficiente de autocorrelación r en grupos de individuos separados por una distancia geográfica determinada. Esta prueba estima la extensión geográfica en la cual los individuos están más relacionados que lo esperado por azar. El coeficiente de autocorrelación r en función de las clases de distancias es visualizado en un correlograma, en el cual evaluamos la magnitud y la extensión espacial de las autocorrelaciones.

El intervalo de confianza del 95% se determina por permutaciones al azar de los genotipos individuales entre los sitios (determinados por las coordenadas geográficas) y se recalcula r para cada matriz permutada. Este procedimiento estima

tantos valores de r sobre la hipótesis nula de ausencia de estructura genética espacial ($r = 0$) como permutaciones se realizaron (Peakall et al., 2003). Luego, con los valores acumulados de los r estimados se generan los valores superior e inferior del intervalo de confianza del 95%. Por lo tanto, cada valor de r tiene asociado adicionalmente una prueba de significancia estadística de una cola. Si la probabilidad es menor que 0,05 la hipótesis alternativa de estructura genética espacial positiva es aceptada. Debido a que el interés en este estudio radica en detectar estructura genética espacial en clases de distancia muy cortas, sólo se reporta la significancia de la prueba de una cola cuando difiere de las pruebas de bootstrap dentro de un determinado correlograma. El límite superior e inferior de error de cada valor de r en cada clase de distancia se determinó mediante bootstrap. Como el número de muestras por cada clase de distancia es menor que en las comparaciones utilizadas durante la permutación, la prueba de bootstrap es menos potente, y los errores estimados tienden a ser más grandes, por lo tanto es una prueba más conservadora y favorecerá a la hipótesis nula con mayor frecuencia que la prueba de permutaciones.

Se considera que la autocorrelación espacial es positiva y significativa cuando el valor de r supera el intervalo de confianza del 95% y cuando las barras de error de bootstrap para cada valor de r no comprenden a 0. La extensión de la autocorrelación positiva se establece en el valor de la clase de distancia en donde r cruza el eje x ($r = 0$) (Peakall et al., 2003). En el presente estudio, todos los análisis fueron realizados con 9999 permutaciones y replicaciones de bootstrap.

Variación estacional de la EGE y diferencias por sexo

La EGE fue evaluada por estación (primavera, verano y otoño) y por sexo para la totalidad de los datos. Para evaluar la EGE estacional se utilizaron las opciones “Single Pop” y “Even Sample Size”. Esta última selecciona clases de distancia de modo que el número de comparaciones en cada una sean similares y define tantas clases de distancia como sea posible. Para evaluar la EGE por sexo para cada estación, utilizamos la opción “Multiple Dclass”. Esta opción fue elegida ya que permite observar la EGE en distancias acumuladas: realiza un incremento automático de las clases de distancias, equivalente a realizar un nuevo análisis por cada clase de distancia. Las clases de distancias fueron escogidas con el fin de incluir un componente intra-línea (100 m, 200 m y 300 m) y un componente inter-líneas (700 m, 800 m, 900 m, 1000 m, 3000 m, 5000 m y 7000 m).

5.3 RESULTADOS

5.3.1 Equilibrio de Hardy-Weinberg, Variabilidad y Diferenciación poblacional

El número de individuos varió entre las estaciones del año, con un pico en verano y menores valores en otoño: 82 individuos en primavera, 133 en verano y 78 en otoño (Figura 4.4 del Capítulo 4 y Tabla 5.2 del presente capítulo). En primavera y otoño se capturaron más machos que hembras mientras que en verano el número de capturas fue similar para ambos sexos. En primavera el 63,40% fueron adultos y el 36,58% juveniles; en verano 78,94% y 22,55% fueron adultos y juveniles y en otoño 19,23% y 80,76% de adultos y juveniles respectivamente.

Los datos genotípicos de 293 individuos mostraron altos niveles de diversidad genética en los 9 loci de microsatélites analizados. El número de alelos varió desde 12 para el locus Cmu4 hasta 46 en el locus Cmu3, con un valor promedio general de 24 alelos. El número efectivo de alelos fue similar en todas las estaciones (Tabla 5.2). La heterocigosis media esperada varió entre 0,844 y 0,877. La heterocigosis media observada fue similar en las 3 estaciones del año presentando los valores más altos en verano (0,722).

Se observaron desviaciones del Equilibrio de Hardy-Weinberg en todas las estaciones (Apéndice, Tabla 1), mostrando una significativa deficiencia de heterocigotas asociada a valores de F_{IS} positivos en las tres estaciones. Los valores de F_{IS} más altos se observaron en otoño (0,217) y los más bajos en primavera (0,081) (Tabla 5.2). Los procesos que pueden causar desvíos de lo esperado por Hardy-Weinberg incluyen la presencia de alelos nulos, endogamia y subestructura poblacional. En este estudio, no se detectó ningún individuo que repetidamente fallara en la amplificación de los alelos para algún locus en particular, sugiriendo que no hubo alelos nulos y que el apartamiento de las condiciones de equilibrio se debería a otros factores. Teniendo en cuenta los antecedentes sobre el uso del espacio y sistema de apareamiento promiscuo de los individuos y trabajos previos utilizando alozimas como marcadores genéticos, que demostraron que las poblaciones de *C. musculus* se encuentran en equilibrio de Hardy-Weinberg (Chiappero et al., 2006; Steinmann et al., 2006, 2009) no se espera la presencia de endogamia en poblaciones de *C. musculus*. Sin embargo, la composición de la muestra también puede generar un exceso de homocigotas dentro de una población, ya sea por una subdivisión espacial de la población, o bien al solapamiento de diferentes clases de edad (juveniles y adultos), los cuales podrían resultar en un

efecto Wahlund que podría explicar el déficit de heterocigotas observado en este estudio.

La diferenciación genética entre los grupos A-B y C-D fue muy baja en cada estación, en los machos el valor de F_{ST} fue siempre más bajo que el de las hembras y no significativo en verano y otoño (Tabla 5.2). Durante el período reproductivo, las hembras mostraron estructuración genética con valores significativos de F_{ST} , presentando los valores máximos en otoño. Dado que los valores de F_{ST} fueron significativos, el Equilibrio de Hardy-Weinberg también fue estimado en los dos grupos separadamente por estación. Sin embargo, también se observaron desviaciones del equilibrio fueron también observadas. Por lo tanto, los valores de F_{ST} se calcularon también entre la transecta A y la transecta B, los cuales variaron desde -0,009 hasta 0,009 y fue significativo sólo en verano. Los valores de F_{ST} entre C y D variaron desde 0,001 hasta 0,029 y fueron significativas en verano y otoño. Estos resultados explicarían el déficit de heterocigotas observado en todas las estaciones ya que indicarían subestructura dentro de cada transecta.

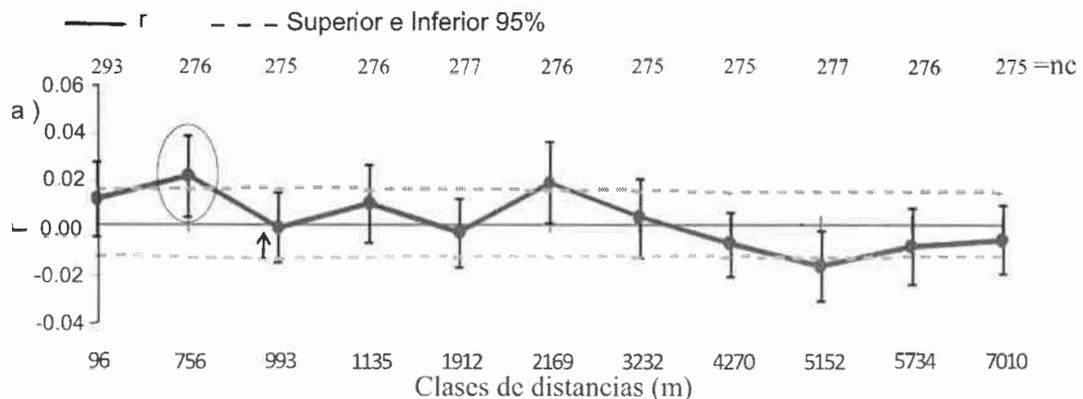
Tabla 5.2: Valores estacionales que describen la variabilidad y diferenciación genética poblacional de *Calomys musculinus*. Para cada medida de variabilidad genética se indican la media y el desvío estándar (DE) entre loci. Los valores estacionales de F_{ST} entre dos grupos (A-B vs C-D) se calcularon utilizando AMOVA, los valores estadísticamente significativos (5%) fueron marcados en negrita. M: machos; H: hembras

		PRIMAVERA			VERANO			OTOÑO			
DESCRIPCIÓN		M	H	Total	M	H	Total	M	H	Total	
Tamaño de la muestra		53	29	82	42	36	78	42	36	78	
Diferenciación genética	$F_{ST} (p)$	0,018 (0,035)	0,036 (0,015)	0 (0,524)	0,001 (0,451)	0,015 (0,013)	0,007 (0,018)	0 (0,524)	0,067 (0,000)	0,015 (0,008)	
	Variación entre grupos (%)	2	4	0	7	1	1	0	7	1	
Variabilidad genética	NaI	Media	-	-	10,538	-	-	10,757	-	-	9,646
		DE	-	-	2,094	-	-	1,823	-	-	1,648
	Ho	Media	-	-	0,694	-	-	0,722	-	-	0,681
		DE	-	-	0,048	-	-	0,046	-	-	0,059
	He	Media	-	-	0,844	-	-	0,877	-	-	0,860
		DE	-	-	0,045	-	-	0,025	-	-	0,031
	Fis	Media	-	-	0,018	-	-	0,182	-	-	0,217
		DE	-	-	0,028	-	-	0,041	-	-	0,053

5.3.2 Estructura Genética Espacial (EGE)

Variación estacional de la EGE

El análisis de EGE en la población total detectó autocorrelación espacial positiva y significativa en todas las estaciones. En primavera, principio del período reproductivo, se observó EGE positiva a 96 m y significativa hasta 756 m (Figura 5.1a). En verano, mediados del período reproductivo, se observó EGE positiva hasta 46 m y significativa hasta 120 m (Figura 5.1b). En primavera y verano la extensión de la EGE fue similar, variando entre 975 m y 735 m respectivamente. El patrón observado de EGE en otoño presentó dos picos positivos y significativos en diferentes clases de distancias, hasta 44 m y hasta 241 m (Figura 5.1c).



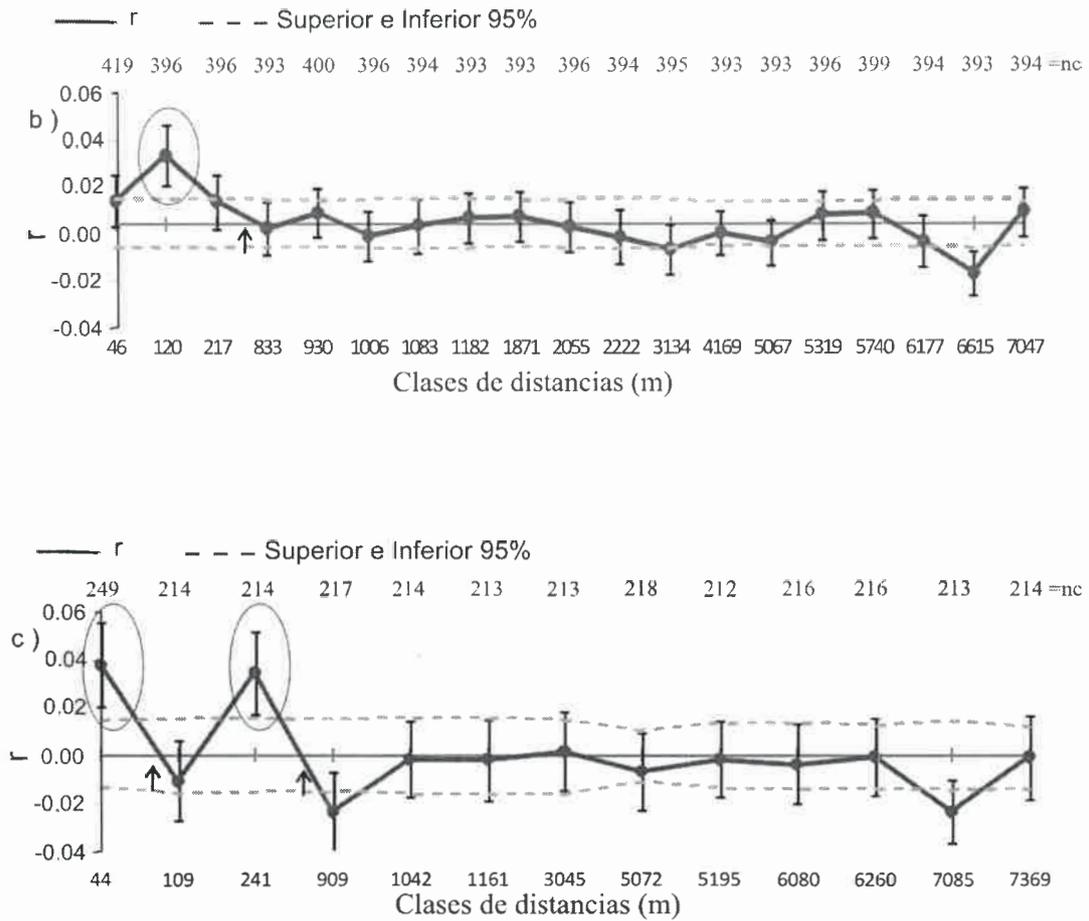
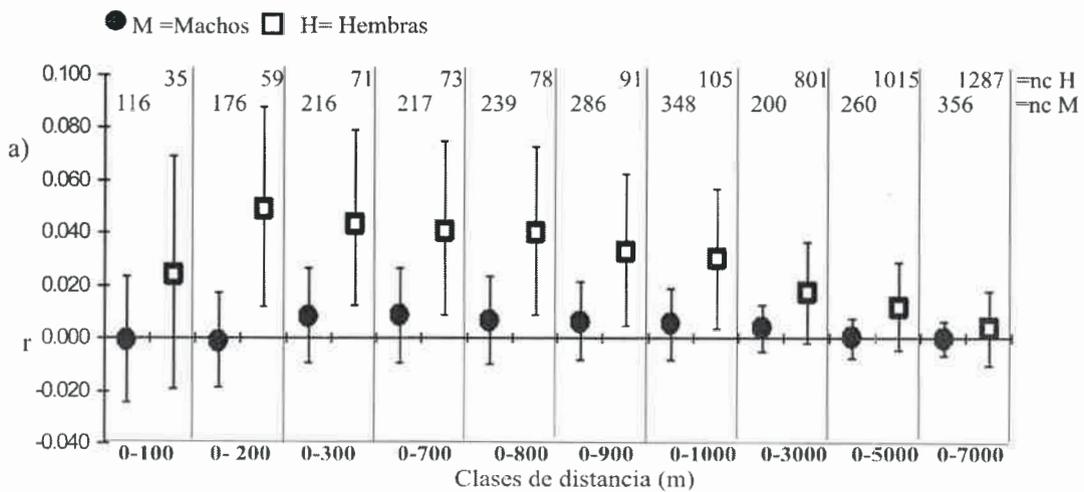


Figura 5.1. Correlogramas estacionales en los cuales se observa la estructura genética especial en a) primavera, b) verano y c) otoño. En línea continua se observa el coeficiente de autocorrelación r en relación a las clases de distancias en metros. El número de pares de comparaciones (nc) por clase de distancia se encuentra indicado en la parte superior de cada correlograma. Las líneas punteadas corresponden al intervalo de confianza del 95% alrededor de cero. Las barras de error representan el intervalo de confianza alrededor de r obtenido mediante bootstrap. Los valores positivos y significativos de autocorrelación genética espacial se marcaron con círculos. La extensión de la autocorrelación se indica con una flecha.

Diferencias estacionales de la EGE entre machos y hembras

Cuando los análisis estacionales de EGE fueron realizados por sexos (con clases de distancias acumulativas) se observó que, en primavera, la extensión de la

estructura genética positiva de las hembras cubrió una mayor área espacial que la de los machos, con mayores valores de r en todas las clases de distancias (Figura 5.2a). El patrón de EGE en las hembras en otoño fue similar al de primavera, con valores de r positivos y significativos desde 200 m hasta 1000 m y valores no-significativos en la primera clase de distancia (0-100, Figura 5.2a y c). En verano la extensión de la EGE positiva fue hasta los 5000m. Los machos presentaron EGE positiva en verano, con valores significativos en 100 m, 300 m y 700 m ($r = 0,016$; $0,011$ y $0,010$ respectivamente; $p < 0,05$ para todos). En primavera y en otoño los machos presentaron una distribución de genotipos al azar, en todas las clases de distancias (Figura 5.2a y c).



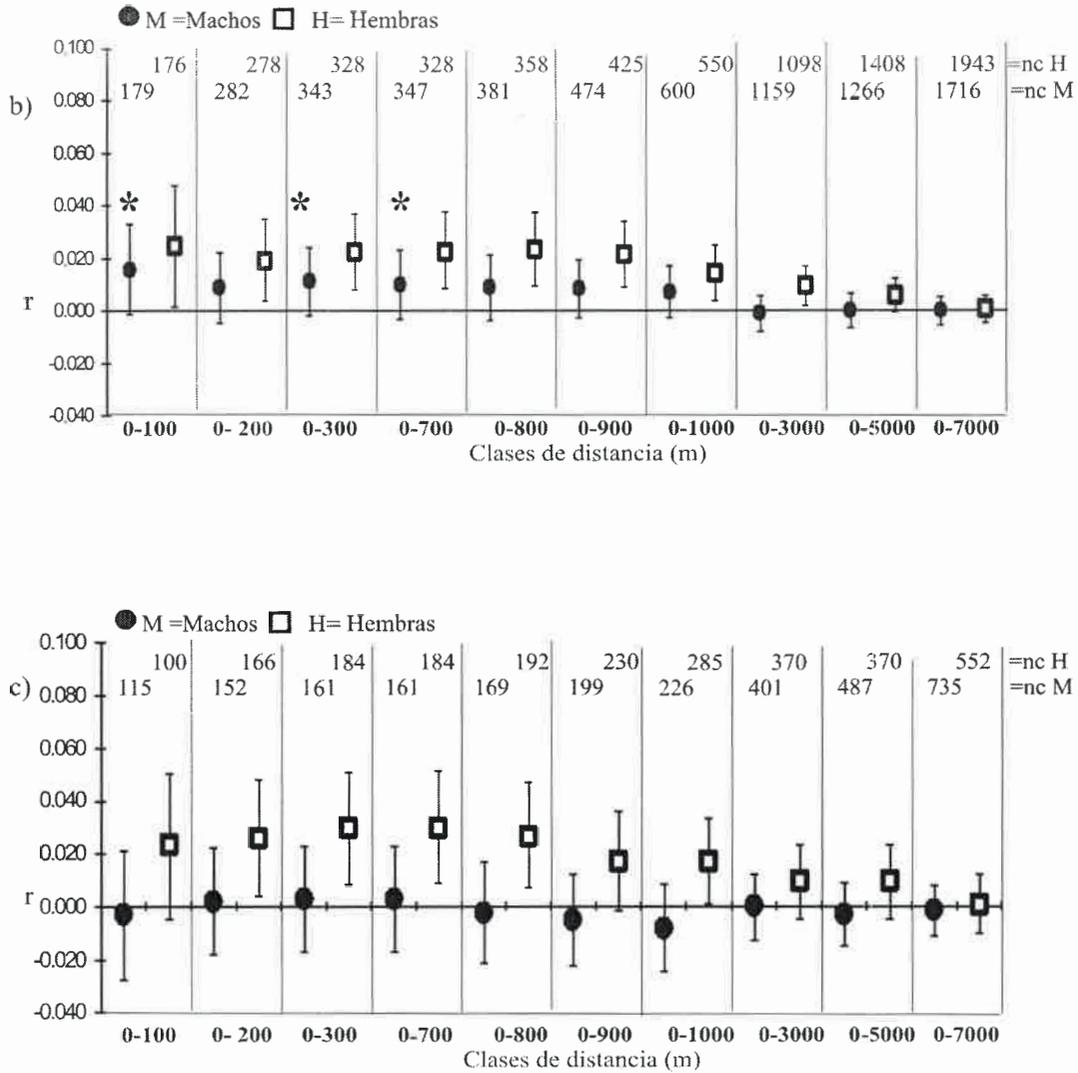


Figura 5.2. Estructura genética espacial por estación y sexo. Las hembras están representadas por cuadrados y los machos por círculos rellenos. Las barras de error representan el intervalo de confianza alrededor de r obtenido mediante bootstrap. La significancia de la prueba de una cola fue marcada con asterisco. Para facilitar la interpretación de la figura el intervalo de confianza del 95% no fue ilustrado. El número de pares de comparaciones (nc) por clase de distancia se encuentra indicado en la parte superior de cada figura. El tamaño de muestra analizada por estación fue de: 53 y 29 (primavera), 66 y 67 (verano) y 42 y 36 (otoño) machos y hembras respectivamente.

5.4 DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos a escala espacial geográfica fina (<10 km) revelaron la presencia de más genotipos homocigotas que los esperados en una población con apareamiento al azar. Este resultado se debería al muestreo de individuos correspondientes a diferentes pool genéticos, con distintas frecuencias alélicas (efecto Wahlund). Dado que la diferenciación genética entre los individuos capturados en las distintas agrupaciones de transectas (A-B vs C-D, AvsB y CvsD) fue baja, la subestructura estacional estaría distribuida al azar a la escala a la cual se realizó el estudio. Por otro lado, los correlogramas en todas las estaciones mostraron un patrón de estructura genética al azar a larga distancia. Estos resultados indicaron una alta tasa de dispersión de *Calomys musculinus* a escala espacial geográfica fina. Así, los individuos capturados en las distintas transectas pueden ser considerados pertenecientes a una sola población genética, cuyos límites ocupan una extensión mayor a la considerada en este estudio (> 10 km). Resultados similares fueron observados en el lémur ratón gris (*Microcebus murinus*) (Fredsted et al., 2005) donde se observó una gran deficiencia de heterocigotas a pesar de la alta tasa de dispersión entre tres grupos definidos *a priori*. Este resultado fue explicado por la presencia de una sola población con pequeños grupos reproductivos dentro de las subpoblaciones (Fredsted et al., 2005).

La población de *C. musculinus* estudiada mostró una clara estructuración genética que varió en relación a la estación y el sexo (Figuras 5.1 y 5.2). Se observó un patrón general similar de la estructuración genética de primavera y verano con variaciones en su magnitud. En verano la estructuración genética espacial fue mayor a clases de distancias más cortas que en primavera (Figura 5.1 a y b). Esto se debería a la menor tasa de dispersión observada durante el verano, cuando *C. musculinus* alcanzó su

pico de densidad poblacional (Capítulo 4). La densidad poblacional afecta la estructura genética espacial a través de su influencia sobre la dispersión (Busch et al., 2009). La dispersión denso-dependiente negativa, como la observada durante el verano en *C. musculus*, ocurriría cuando los recursos claves son limitantes o el costo de dispersarse es extremadamente alto (Jones et al., 1998; Lin y Batzli, 2001; Rehmeir et al., 2004). Sin embargo, en *C. musculus*, el efecto de la densidad sobre la dispersión debe ser analizado con relación al sexo debido a que durante el período reproductivo los recursos claves para los machos y las hembras son diferentes (ver más abajo). El patrón de la estructuración genética de otoño fue diferente al de primavera y verano (Figura 5.1). Esta diferencia podría deberse a una modificación del patrón de movimiento por un cambio temporal en el ambiente relacionado con las actividades de cosecha que se realizan entre verano y otoño. Por otro lado, en otoño el 80,76% de los individuos capturados fueron juveniles, los cuales estuvieron más relacionados que lo esperado por azar a distancias cortas y largas (picos de estructuración genética a 44 m y 241 m), mientras que en primavera y verano las muestras estuvieron principalmente representadas por individuos adultos (63,4% y 78,94% respectivamente). A pesar del posible efecto de la edad de los individuos que componen la muestra sobre la estructuración genética (Peakall et al., 2003; Lawson Handle y Perrin, 2007; Gauffre et al., 2009), las diferencias en la proporción de juveniles y adultos capturados en cada estación no nos permitió evaluar dicho efecto, por contar siempre una de las dos clases etarias con un tamaño muestral insuficiente.

La estructura genética espacial de *C. musculus* se diferenció entre sexos. Se observó dispersión desviada hacia los machos, con machos dispersándose a mayor distancia que las hembras (Figura 5.2), al igual que lo determinado mediante los

estudios de distancias de movimientos (dispersión instantánea, *sensu* Fontanillas et al., 2004) (Capítulo 4). La dirección de la dispersión desviada al sexo observada en la naturaleza está estrechamente ligada con el sistema de apareamiento especie específico. Como una regla general, en especies poligínicas o promiscuas se observa dispersión natal desviada hacia los machos, los cuales se dispersan a mayores tasas y/o distancias que las hembras, mientras que la mayoría de las hembras permanecen en el área donde nacieron (Greenwood, 1980; Dobson, 1982). Las tres hipótesis principales referidas a las causas de ese patrón son: evitación de la endogamia, competencia local por el recurso y competencia local por la pareja (Handley y Perrin, 2007). El papel que juega el sistema de apareamiento favoreciendo la dispersión desviada al sexo se debe a que por lo general los recursos son sexo específicos (Perrin y Mazalov, 2000). La evitación de la endogamia y las dos hipótesis de competencia no son excluyentes debido a que la dispersión desviada al sexo por competencia también implica una baja probabilidad de apareamiento entre individuos emparentados. Como se manifestó en los capítulos anteriores, *C. musculus* es una especie promiscua en la cual los machos compiten por el acceso a las hembras fértiles y las hembras por la obtención de espacios reproductivos (Steinmann et al., 2005, 2009). Por lo tanto, las altas tasas de dispersión de los machos reflejan una estrategia que maximiza el acceso a las hembras fértiles, mientras que la menor dispersión de las hembras revela comportamiento territorial como un mecanismo para proteger las crías de hembras infanticidas (Bond y Wolff, 1999; Steinmann et al., 2005, 2009; Wolff y Peterson, 1998; Coda et al., 2011) o defensa del recurso alimento (Ims, 1987; Ostfeld, 1985, 1990). Las diferencias registradas en la tasa de dispersión de los machos en primavera y en otoño (distribución de genotipos al azar, Figura 5.2 a y c) con respecto al verano (estructuración genética

positiva, Figura 5.2 b) pueden ser explicadas por su uso del espacio al igual que fue observado en el estudio del movimiento a través de métodos de captura, marcado y recaptura (CMR; Capítulo 4). A densidades poblacionales bajas (primavera y otoño) en los bordes de los caminos hay una alta disponibilidad de áreas reproductivas vacantes donde las hembras pueden establecer sus espacios reproductivos exclusivos. Así las mayores tasas de dispersión de los machos se deberían a una búsqueda activa de hembras reproductivas. En verano (alta densidad poblacional) la disponibilidad de áreas vacantes en los bordes disminuye debido a que todo el espacio está ocupado por hembras en estro. Por lo tanto, el movimiento de los machos en busca de hembras disminuiría. Estos resultados son apoyados por el estudio experimental del efecto de la densidad sobre el comportamiento de espaciamiento (Capítulo 3), donde se observó que a bajas densidades poblacionales los machos incrementan sus tamaños de áreas de acción (mayor movimiento) como un mecanismo que les permite incorporar a bajo costo (con relación a las interacciones competitivas entre machos) un mayor número de áreas de acción de hembras.

Si bien durante todo el período reproductivo las hembras mostraron estructuración genética espacial positiva, su extensión varió en relación a la densidad poblacional. A altas densidades poblacionales (verano) la estructuración genética espacial fue positiva y significativa hasta los 3000 m, mientras que a baja densidad (primavera y otoño) lo fue hasta los 1000 m. En hábitat lineales la baja disponibilidad de espacios reproductivos a altas densidades poblacionales determinaría una mayor tasa de dispersión de las hembras de *C. musculus* (sexo territorial) como una estrategia de evitación de la competencia entre ellas. Resultados similares a los encontrados en este estudio han observado que la densidad poblacional fue positivamente asociada con la

EGE en diferentes escalas para *Arvicola terrestris* (Berthier et al., 2005) y *Dipodomys spectabilis* (Busch et al 2009). Además en *Microtus arvalis* la variación en la densidad poblacional afectó la EGE de las hembras mientras que la dispersión fue siempre mayor en los machos (Schweizer et al., 2007; Gauffre et al., 2009; Borkowka, 2011).

Los resultados obtenidos en este capítulo sobre la dispersión efectiva de *C. musculinus* mostraron consistencia con los obtenidos mediante el estudio del movimiento con CMR (Capítulos 3 y 4). En *C. musculinus* se observó dispersión desviada hacia los machos con variaciones estacionales y por sexo relacionada con la densidad poblacional. Así, a altas densidades poblacionales (verano) los machos presentarían una dispersión denso-dependiente negativa determinada por la alta disponibilidad de hembras reproductivas (recurso clave). Si bien las hembras siempre se dispersan menos que los machos, a altas densidades poblacionales su tasa de dispersión aumenta (dispersión denso-dependiente positiva) como resultado de la disminución de la disponibilidad de su recurso clave (espacios reproductivos).

APÉNDICE

1) Equilibrio de Hardy-Weinberg

Tabla 1. Resultados de la prueba de desviación del equilibrio de Hardy-Weinberg utilizando el programa GenAlEx v.6.4 por estación y locus.

	Locus	DF	ChiSq	Probabilidad	Significancia
PRIMERA	Cmu1	136	334.717	0.000	***
	Cmu2	120	188.574	0.000	***
	Cmu3	595	922.985	0.000	***
	Cmu4	36	39.547	0.315	Ns
	Cmu15	210	244.159	0.053	Ns
	Cmu14	136	272.432	0.000	***
	Cmu17	465	605.460	0.000	***
	Cmu 11	55	222.592	0.000	***
	Cmu13	55	200.558	0.000	***
VERANO	Cmu1	171	300.921	0.000	***
	Cmu2	136	672.937	0.000	***
	Cmu3	741	1247.197	0.000	***
	Cmu4	66	68.684	0.387	Ns
	Cmu15	300	538.691	0.000	***
	Cmu14	190	246.153	0.004	**
	Cmu17	703	769.317	0.042	*
	Cmu 11	45	112.437	0.000	***
	Cmu13	66	464.646	0.000	***
OTOÑO	Cmu1	91	60.983	0.993	Ns
	Cmu2	91	181.125	0.000	***
	Cmu3	496	801.012	0.000	***
	Cmu4	45	125.729	0.000	***
	Cmu15	78	90.448	0.158	Ns
	Cmu14	190	362.482	0.000	***
	Cmu17	406	518.121	0.000	***
	Cmu 11	28	80.453	0.000	***
	Cmu13	10	56.491	0.000	***

ns= no significativo, * P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001

2) **Diferenciación poblacional.**

Se analizó la diferenciación genética entre individuos por estación. Utilizamos el programa Fstat v.2.9.3 (Goudet, 2001) para calcular los valores θ (Weir y Cockerham, 1984; estimador de F_{ST}) y sus intervalos de confianza. Se observó diferenciación significativa entre las hembras en verano y en otoño considerando dos grupos A-B y C-D. Un segundo análisis considerando cada transecta como grupo independiente (cuatro grupos), reveló la misma información que el primero (Tabla 2).

Sin embargo, cuando el análisis estacional se realizó sin distinguir sexos, en dos grupos A-B y C-D, los únicos valores significativos se observaron en verano (valor $\theta= 0,005$, rango= 0,002; 0,009).

Tabla 2. Valores (θ) de diferenciación genética por estación y sexo. El rango del intervalo de confianza se observa entre paréntesis. A, B, C y D corresponden al nombre de cada transecta. M: machos y H: hembras.

Descripción	2 grupos (A+B) y (C+D)			4 grupos A, B, C y D	
	M y H juntos	M	H	M	H
Primavera	0,016 (-0,001;0,046)	0,013 (-0,04; 0,035)	0,024 (-0,012; 0,08)	0,013 (-0,000; 0,029)	0,020 (-0,011; 0,064)
Verano	0,005 (0,002;0,009)	-0,000 (-0,008; 0,008)	0,011 (0,002; 0,023)	0,005 (-0,004; 0,013)	0,015 (0,005; 0,027)
Otoño	0,008 (-0,001;0,019)	-0,003 (-0,012; 0,007)	0,047 (0,003; 0,107)	-0,002 (-0,010; 0,005)	0,036 (0,010; 0,076)

CONCLUSIONES

CAPÍTULO 6

CONCLUSIONES GENERALES

En este trabajo de Tesis se combinaron estudios experimentales y observacionales con el objetivo general de estudiar la dispersión de *C. musculus* integrando la ecología, la genética y la evolución, bajo una perspectiva comportamental. Este se logró utilizando métodos directos de Captura- Marcado y Recaptura para estudiar el movimiento en clausuras experimentales y en agroecosistema, y métodos indirectos utilizando marcadores genéticos para estudiar la dispersión efectiva en el agroecosistema.

A partir de los resultados obtenidos las conclusiones generales son:

Movimiento de C. musculus

1. Las hembras de *C. musculus* presentan comportamiento de espaciamiento debido a que la densidad poblacional no modifica el tamaño ni el solapamiento de sus áreas de acción. Además, ellas conservan su área exclusiva respecto a otras hembras independientemente de los cambios de densidad poblacional.
2. La densidad poblacional modifica el uso del espacio de los machos. Los machos de *C. musculus* disminuyen el tamaño del área de acción y los porcentajes de solapamiento con otros machos y con las hembras cuando la densidad poblacional aumenta.

3. En los hábitats lineales de agroecosistema durante el período reproductivo los machos se mueven a mayores distancias que las hembras, siendo estas diferencias más evidentes a densidades poblacionales bajas (primavera).
4. En hábitats lineales los individuos de *C. musculus* se mueven a mayores distancias en bordes angostos (menor calidad de hábitat) que en bordes anchos (mayor calidad de hábitat).

Dispersión de C. musculus en agroecosistema:

5. La dispersión varía estacionalmente en relación al sexo y la densidad poblacional.
6. Los machos de *C. musculus* se dispersan a mayores distancias que las hembras (dispersión desviada hacia los machos).
7. Las distancias de dispersión de los machos disminuyen con el aumento de la densidad poblacional (verano), dispersión denso-dependiente negativa determinada por la alta disponibilidad de hembras reproductivas (recurso clave).
8. Las distancias de dispersión de las hembras aumentan con el incremento de la densidad poblacional, denso-dependencia positiva determinada por la disminución de espacios reproductivos disponibles (recurso clave).
9. Los límites de la población genética de *Calomys musculus* ocupan una extensión mayor a la estudiada (<10 km). Por lo tanto, la fragmentación por el agroecosistema no es barrera para la dispersión efectiva de *C. musculus* a la escala espacial a la considerada en este estudio.

6.1 PERSPECTIVAS DE TRABAJO

Como se observó a través del estudio de la dispersión de *C. musculus* a escala geográfica fina, esta especie es un buen modelo de estudio debido al amplio grado de conocimiento que se tiene sobre su genética poblacional, ecología y comportamiento. Sin embargo, aún quedan interrogantes sobre cómo el paisaje puede afectar la dispersión efectiva de los individuos en ambientes muy alterados por el hombre.

La implementación de rutas y caminos, los cuales pueden actuar como barreras al movimiento de pequeños mamíferos (Mader, 1984; Swihart y Slade, 1984; Cittadino et al., 1998; Clarke et al., 2001; Banks et al., 2005) influyen sobre la demografía y las características genéticas de las poblaciones (Saunders et al., 2002). Estas barreras pueden afectar la colonización de parches de hábitat y la disminución del flujo génico puede a su vez incrementar el coeficiente de endogamia, y disminuir la fecundidad y los niveles de variabilidad genética, aumentando en consecuencia el riesgo de extinción (Kozakiewicz, 1993). La subdivisión genética de las poblaciones también puede ser causada por barreras naturales tales como ríos, sierras, montañas y por eventos naturales como las inundaciones (Gerlach y Musolf, 2000). Así, para entender el funcionamiento de las poblaciones de *C. musculus* en agroecosistemas del centro de Argentina, es fundamental abordar estudios sobre su estructura genética espacial a escala de paisaje y así poder determinar qué elementos del paisaje constituyen una barrera para *C. musculus*.

Por otro lado, las herramientas moleculares en los estudios de ecología permiten examinar varios aspectos del comportamiento reproductivo con mucho más detalle y menor esfuerzo de captura que los estudios a campo (Bujalska y Grün, 2005;

Gryczyńska-Siemitkowska et al., 2008). Los estudios de uso del espacio y comportamiento de *C. musculus*, han caracterizado a esta especie como promiscua (Steinmann et al., 2005, 2006 a, b, 2009), en la cual la paternidad múltiple sería una contra estrategia de las hembras hacia el infanticidio por parte de los machos (Coda et al., 2011). Diversas hipótesis se han propuesto para explicar la paternidad múltiple en pequeños mamíferos, las cuales consideran beneficios directos (ej.: adquisición de nutrientes, fertilidad y cuidado parental seguro, aumento de tamaño de camada) e indirectos (ej.: incremento del tamaño efectivo de la población y aumento de diversidad genética) (Sugg y Chesser, 1994; Baker et al., 1999; Wolff et al., 2002). Estas hipótesis asumen que una hembra elige aparearse con más de un macho como parte de su estrategia reproductiva. Considerando estos antecedentes, sería importante confirmar la hipótesis de paternidad múltiple en agroecosistemas mediante microsatélites y evaluar su frecuencia entre las diferentes estaciones del año y dentro de las camadas de hembras de *Calomys musculus*.

BIBLIOGRAFIA

BIBLIOGRAFÍA

- Aars J. y R.A. Ims. 1998. The effect of habitat corridors on rates of transfer and interbreeding between vole demes. *Ecology*, 80 (5): 1648 – 1655.
- Aars J., M.A. Ims, H.P. Liu, M. Mulvey y M.H. Smith. 1998. Bank voles in linear habitats show restricted gene flow as revealed by mitochondrial DNA. *Molecular Ecology*, 7: 1393-1389.
- Aars J., J.F. Dallas, S.B. Piertney, F. Marshall, J.L. Gow, S. Telfer y X. Lambin. 2006. Widespread gene flow and high genetic variability in populations of water voles *Arvicola terrestris* in patchy habitats. *Molecular Ecology*, 15: 1455-1466.
- Alberto, F. 2009. MsatAllele 1.0- An R-package to visualize the beginning of microsatellites alleles. *Heredity*, 100: 394 – 397.
- Andreassen, H.P., S. Halle y R.A. Ims. 1996a. Optimal design of movement corridors in root voles – not too narrow and not too wide. *Journal of Applied Ecology*, 33: 63-70.
- Andreassen, H.P., R.A. Ims y O.K. Steinset. 1996b. Discontinuous habitat corridors: effects on male root vole movements. *Journal of Applied Ecology*, 33: 555-560.
- Andreassen, H.P., K. Hertzberg y R.A. Ims. 1998. Space use responses to habitat fragmentation and connectivity in the root vole *Microtus oeconomus*. *Ecology*, 79: 1223-1235.
- Austrich, A. D. Gomez, J. Priotto y A. Steinmann. 2011. Dispersión natal en el ratón maicero *Calomys musculinus* (Rodentia, Cricetidae), efecto de las hembras adultas sobre el establecimiento de los juveniles. Comunicación personal. Libro de Resúmenes de las XXIV Jornadas de Mastozoología. La Plata
- Baker, R.R. 1978. The evolution of animal migration. Hodder and Stoughton, London.
- Baker, R.J., K.D. Makova y R.K. Chesser. 1999. Microsatellites indicate a high frequency of multiple paternity in *Apodemus* (Rodentia). *Molecular Ecology*, 8: 107-111.
- Baldi, G., J.P. Guerschman y J.M. Paruelo. 2006. Characterizing fragmentation in temperate South America grasslands. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 116: 197-208.

- Banks, P., K. Norrdahl y E. Korpimäqui. 2000. Nonlinearity in the predation risk of vole mobility. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267, 1621-1625.
- Banks, S.C, G.R. Finlayson y S.J. Lawson. 2005. The effects of habitat fragmentation due to forestry plantation establishment on the demography and genetic variation of a marsupial carnivore, *Antechinus agilis*. *Biological Conservation*, 122: 581-97.
- Batzli, G. y H. Henttonen. 1993. Home range and social organization of the singing vole (*Microtus miurus*). *Journal Mammalogy*, 74: 868-878.
- Bennett, A. 1990. Habitat corridors and the conservation of small mammals in a fragmented forest environment. *Landscape Ecology*, 4: 109-122.
- Berthier, K., M. Galan, J.C Foltete, N. Charbonnel y J.F. Cosson. 2005. Genetic structure of the cyclic fossorial water vole (*Arvicola terrestris*): landscape and demographic influences. *Molecular Ecology*, 14: 2861-2871.
- Berthier, K., N. Charbonnel, M. Galan, Y. Chaval y J.F. Cosson. 2006. Migration and recovery of the genetic diversity during the increasing density phase in cyclic vole populations. *Molecular Ecology*, 15: 2665-2676.
- Bianco, C., T. Kraus, D. Anderson y J. Cantero. 1987. Formaciones vegetales del suroeste de la Provincia de Córdoba (República argentina). *Revista UNRC*, 7: 5 – 66.
- 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., C.M. González-Fischer, P. Teta, M. Zamero. 2007. Agricultural intensification and small mammals assemblages in agroecosystems of Rolling Pampas, central Argentina. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 121: 371-375.
- Bilenca, D., M. Codesido, C. González-Fischer. 2008. Cambios en la Fauna Pampeana. *Ciencia que habla*, 18 (108).
- Blackmore, C.J., Peakall R. y R. Heinsohn. 2011. The absence of sex-biased dispersal in the cooperatively breeding grey-crowned babbler. *Journal of Animal Ecology*, 80: 69-78.
- Bonaventura, S.M. y M. Cagnoni. 1995. La vegetación de los bordes de caminos en agroecosistemas. *Phycis (Buenos Aires Sec C.)* 50, 63-71.

- Bond, M.L y J.O. Wolff. 1999. Does access to females or competition among males limit male home-ranges in a promiscuous rodent? *Journal of Mammal*, 80: 1243-1250.
- Bondrup-Nielsen, S. 1984. The role of habitat heterogeneity and female spacing behaviour in density regulation of *Clethrionomys gapperi*. Ph.D.Thesis, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada.
- Bondrup-Nielsen, S. 1985. An evaluation of the effects of space use and habitat patterns on dispersal in small mammals. *Annal Zoology Fennici*, 22: 373 – 383.
- Booth, W., W.I. Montgomery, P.A Prodöhl. 2007. Polyandry by wood mice in natural populations. *Journal of Zoology*, 273: 176-182.
- Bossart, J.L y D. Pashley-Prowell. 1998. Genetic estimates of population structure and gene flow: limitations, lessons and new directions. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 202-205.
- Boulanger, J. y C.J. Krebs. 1994. Comparison of capture-recapture estimators of snowshoe hare populations. *Can. J. Zool*, 72: 1800-1807.
- Bowers, M.A y L.J. Dooley. 1999. A controlled, hierarchical study of habitat fragmentation: responses at the individual, patch, and landscape scale. *Landscape Ecology*, 14: 381-389.
- Bozinovic, F. y M. Rosenmann. 1988. Daily torpor in *Calomys musculus*, a South American Rodent. *Journal of Mammalogy*, 69 (1): 150 - 152.
- Bujalka, G. 1973. The role of spacing behaviour among females in the regulation of the reproduction in the bank vole. *Journal of Reproduction and Fertility*, 19: 463 - 472.
- Bujalska, G. y L. Grüm. 2005. Reproduction strategy in an island population of yellow-necked mice. *Popul Ecol.* 47:151–154
- Burt, W. 1943. Territory and home ranges concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24: 346 - 352.
- Busch, M., F.O. Kravetz, R.E. Percich, y G.A. Zuleta. 1984. Propuestas para un control ecológico de la Fiebre Hemorrágica Argentina a través del manejo del hábitat. *Medicina*, 44: 34-40.
- Busch, M., F.O Kravetz, R.E Percich, y G.A. Zuleta. 1984. Propuestas para un control

- ecológico de la Fiebre Hemorrágica Argentina a través del manejo del hábitat. *Medicina*, 44: 34 - 40.
- Busch, M. y F.O. Kravetz. 1992 a. Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *Calomys musculinus* and *Oligoryzomys flavescens*) in two habitat system. I. Spatial and numerical relationships. *Mammalia*, 56: 45 - 56.
- Busch, M. y F.O. Kravetz. 1992 b. Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *Calomys musculinus* and *Oligoryzomys flavescens*) in two habitat system. II. Effect of species removal. *Mammalia*, 56: 541 - 554.
- 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., 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, J.D., P.M. Waser y J.A. DeWoody. 2009. The influence of density and sex on patterns of fine-scale genetic structure. *Evolution*, 63: 2302–2314.
- Cabrera, A. 1953. Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Rev. Museo de La Plata*, Bot 8, 87-168.
- Capitanelli, R.G. 1979. Clima. En geografía física de la Provincia de Córdoba. Editorial Boldt, Argentina. 463 pág.
- Castillo, E., J. Priotto, A. M. Ambrosio, M.C. Provencal, N. Pini, M. A. Morales, A.R. Steinmann y J.J. Polop. 2003. Commensal and wild rodents in an urban area of Argentina. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 52, 135-141.
- Castro-Vázquez, A., N.B Carreño, R.A Cutrera, A.R Martínez, y A. Koninckx. 1987. The corn mouse (*Calomys musculinus*) as an experimental model for reproductive studies. Pp. 274-282, *en* Laboratory animal studies in the quest for health and knowledge (H. A. Rotschild et al. eds.). International Council for Laboratory Animal Science. San Pablo, Brasil.
- Chepko-Sade, B.D. y Z.T. Halpin. 1987. *Mammalian dispersal patterns*. Universidad de Chicago, Press, Chicago, IL.
- Chiappero, M.B., M.S. Sabattini, A. Blanco y C.N. Gardenal. 2002. Gene flow among

- Calomys musculus* (Rodentia, Muridae) populations in central Argentina. *Genetica*, 114: 63-72.
- Chiappero, M.B. y C.N. Gardenal. 2003. Restricted gene flow in *Calomys musculus* (Rodentia, Muridae), the natural reservoir of Junin virus. *Journal of Heredity*, 94: 490-495.
- Chiappero, M.B., C.N. Gardenal y G.M. Panzetta-Dutari. 2005 Isolation and characterization of microsatellite markers in *Calomys musculus* (Muridae, Sigmodontinae, Phyllotini), the natural reservoir of Junin virus. *Molecular Ecology Notes*, 5: 593-595.
- Chiappero, M.B., G.M. Panzetta-Dutari, M.D. Gomez, E. Castillo, J.J Polop y C.N Gardenal. Contrasting genetic structure of urban and rural populations of the wild rodent *Calomys musculus* (Cricetidae, Sigmodontinae) *Mammalian Biology*
- Cittadino, E.A. 1995. Movimientos y Dispersión en el ratón del pastizal pampeano *Akodon azarae*. Tesis Doctoral inédita, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Cittadino, E.A., M. Busch y F.O. Kravetz. 1998. Population abundance and dispersal in *Akodon azarae* (Pampean grassland mouse) in Argentina. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 1011-1018.
- Cittadino, E.A., D.N. Bilenca, M. Busch y F.O. Kravetz. 2002 Characteristics of dispersing Pampean Grassland mice (*Akodon azarae*) in Agroecosystems of Central Argentina, *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 37:1-7.
- Clarke, B.K., B.S. Clarke, L.A. Johnson y M.T. Haynie. 2001. Influence of roads on movement of small mammals. *Southwestern Nat.* 46, 338-344.
- Clobert J. (2001) Dispersal (Colbert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD eds). *Oxford, University Press*.
- Cockburn, A. 1992. Habitat heterogeneity and dispersal: environmental and genetic patchiness. Pp 65-95, *en* Animal dispersal, small mammals as a model (Stenseth NC and WZ Lidicker eds.). Chapman & Hall.
- Coda, J.A, J.W. Priotto y A.R Steinmann. 2011. Behavioral counter-strategies to infanticide in corn mouse females, *Calomys musculus*. *Mastozoología Neotropical*, 18 (2) 227-228.

- 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 Ciencias Naturales e Instituto Nacional de Investigación en Ciencias Naturales, Ecología*. 1: 79 – 134.
- Crespo, J., M. Sabattini, M. Piantada, y G. de Villafañe. 1970. Estudios ecológicos sobre roedores silvestres. Observaciones sobre densidad, reproducción y estructura de comunidades de roedores silvestres en el sur de Córdoba. Comisión Nacional Coordinadora para el Estudio y Lucha contra la Fiebre hemorrágica Argentina. Ministerio de Bienestar Social. República Argentina.
- Crooks, K.R., A.V. Suarez, D.T. Bolger y M.E. Soulé. 2001. Extinction and colonization of birds on habitat islands. *Conservation Biology*, 15: 159–172.
- Cutrerá, R.A.; R.M.F Yunes y A. Castro-Vazquez. 1988. Postpartum sexual behavior of the Corn Mouse (*Calomys musculinus*): Repertoire, Measurements, and Effects of Removal of Pups. *Journal of comparative Psychology*, 102 (1): 83 - 89.
- Dieckmann, U., B. O'Hara y W. Weisser. 1999. The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, 14:88–90.
- de Villafañe, G. y S.M. Bonaventura. 1987. Ecological studies in crop field of the endemic area of Argentine Hemorrhagic Fever, *Calomys musculinus* movements in relation to habitat and abundance. *Mammalia*, 51:233-248.
- Dobson, F. S. 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behaviour*, 30: 1183 - 1192.
- Dobson, F.S. y W.T. Jones. 1985. Multiple causes of dispersal. *American Naturalist*, 126: 855-858.
- Eguiarte, L.E., V. Souza y X. Aguirre. 2007. Breve revisión de los marcadores moleculares. Pp.541-562 *en* *Ecología Molecular* (Eguiarte, L.E., V. Souza y X. Aguirre eds) Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio) Delegación Tlalpan, México, D.F.
- Ellis, B.A., J.N. Mills, J.E. Childs, M.C. Muzzini, K.T. McKee, D.A. Enría, y G.E. Glass. 1997. Structure and floristics of habitat associated with five rodent species in an agroecosystem in Central Argentina. *Journal of Zoology London*, 243: 437- 460.

- Endler, J.A. 1977. Geographic variation, species and clines. Princeton University Press. New Jersey.
- Extine, D.D. y I.J. Scott. 1987. Dispersion and habitat occupancy of the beach mouse, *Peromyscus polionotus niveiventris*. Journal of Mammalogy, 68: 297 - 304.
- Excoffier, L., P.E. Smouse, J.M. Quattro. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. Genetic. 134: 479 – 491.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 34: 487-515.
- Fauske, J., H.P. Andreassen y R.A. Ims. 1997. Spatial organization of the root vole *Microtus oeconomus* in linear habitat. Acta Theriol. 42, 79-90.
- Frankham, R., J.D. Ballou y D.A. Briscoe. 2002. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Fredsted, T., C. Pertoldi, H. Schierup y P.M Kappeler. 2005. Microsatellite analyses reveal fine-scale genetic structure in grey mouse lemurs (*Microcebus murinus*). Molecular Ecology, 14: 2363-2372.
- Fontanillas, P., E. Petit y N. Perrin. 2004. Estimating sex-specific dispersal rates with autosomal markers in hierarchically structured populations. Evolution, 58: 886–894.
- Forman, R.T.T. y M. Godron. 1986. Landscape ecology. John Wiley and Sons, New York.
- Forman, R.T.T. 1995. Land Mosaics. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gaines, M.S. y L.R. Mc Clenaghan. 1980. Dispersal in small mammals. Annual Review of Ecology and Systematics, 11: 163-196.
- Gaines, M.S. y L.R. Jr McClenaghan. 1980. Dispersal in small mammals. Annual Review Ecology and Systematic 11:163-196.
- Gaines, M.S. y M.L. Johnson. 1982. Home range size and population dynamics in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. Oikos, 39: 63-70.
- Gardenal, C.N, M.S Sabattini y A. Blanco. 1980. Enzyme polymorphism in a population of *Calomys musculus* (Rodentia, Cricetidae). Biochemical Genetics 18:563-575.

- Gardenal, C.N. y A. Blanco. 1985. Polimorfismo enzimático en *Calomys musculinus*: nueva estimación. *Mendeliana*, 7: 3-12.
- Garland, T. Jr. y W.G. Bradley. 1984. Effects of a highway on Mojave Desert rodent populations. *Am. Midl. Nat.* 111, 47-56.
- Gerlach, G. y K. Musolf. 2000. Fragmentation of landscape as a cause for genetic subdivision in bank voles. *Conservation Biology*, 14: 1066-1074.
- Gliwicz, J. 1992. Patterns of dispersal in non-cyclic populations of small rodents. En *Animal dispersal, small mammals as a model*. Stenseth, N. C. y W. Z. Jr. Lidicker, Editores. Chapman & Hall, 147-159.
- Golstein, D.B. y D.D. Pollok. 1994. Least-squares estimation of molecular distance-noise abatement in phylogenetic reconstruction. *Theoretical Applied Genetics*, 12:432-440.
- Golstein, D.B., L.A. Zhivotovsky, K. Nayar, L.A. Ruíz, L.L. Cavalli-Sforza y M.W. Feltman. 1996. Statistical properties of the variation at linked microsatellite loci: implications for the history of human Y-chromosome. *Molecular Biology and Evolution*, 13:1213-1218.
- Gonzalez-Ittig, R.E. y C.N. Gardenal. 2004. Recent range expansion and low levels of contemporary gene flow in *Calomys musculinus*: its relationship with the emergence and spread of Argentine hemorrhagic fever. *Heredity*, 93: 535-541.
- González-Ittig R.E., J.L. Patton y C.N. Gardenal. 2007. Analysis of cytochrome-b nucleotide diversity confirms a recent range expansion in *Calomys musculinus* (Rodentia, Muridae). *Journal of Mammalogy*, 88(3):777 – 783.
- Goudet J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). Available: <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>. Accessed February 6, 2005.
- Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28: 1140–1162.
- Gryczynska-Siemiatkowska, A., T. Gortat, A. Kozakiewicz, R. Rutkowski, J. Pomorki y M. Kozakiewicz. 2008. Multiple paternity in a wild population of the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis*. *Acta Theriol.* 53 (3): 251-258.
- Hayne, D. 1949. An examination of the strip census method for estimating animal populations. *J. Wildl. Manage.*, 13:145-157.

- Hobbs, R.J. 1992. The role of corridors in conservation: solution or bandwagon? Trends in Ecology and Evolution, 7: 389-392.
- Ims, R.A. 1987. Responses in spatial organization and behaviour to manipulations of the food resource in the vole *Clethrionomys rufocanus*. J. Animal Ecology, 56, 585-596.
- Jenrich, R., B. Turner. 1969. Measurement of noncircular home range. J. Theor. Biol. 22, 227-237.
- Johnson, M.L. y M.S. Gaines. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. Annu. Rev. Ecol. Syst, 21:449-480.
- Kareiva, P. y U. Wennergren. 1995. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. Nature, 373: 299-302.
- Kozakiewicz, M.A. 1993. Habitat isolation and ecological barriers – the effect on small mammal populations and communities. Acta Theriol, 38: 1-30.
- Kraaijeveld-Smit, F.J.L., D.B., Lindenmayer, A.C. Taylor, C. MacGregor y B. Wertheim. 2007. Comparative genetic structure reflects underlying life histories of three sympatric small mammal species in continuous forest of south-eastern Australia. Oikos, 116 (11) 1819-1830.
- Kravetz, F.O. y J.J. Polop. 1983. Comunidades de roedores en agroecosistemas del Departamento de Río Cuarto, Córdoba. Ecosur (Argentina), 10:1 - 18.
- Kravetz F.O., Percich R.E., Zuleta G.A., Callelo M.A. y M.C. Weisenbacher. 1986. Distributions of Junin virus and its reservoirs. A tool for Argentine Hemorrhagic Fever risk. Evaluation in non-endemic areas. Comunicaciones Interciencia, 11: 185 - 188.
- Kimberly, A.S. y R.J. Toonen. 2006. Microsatellites for ecologist: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers. Ecology Letters, 9: 615-629.
- Kozakiewicz, M.A. 1993. Habitat isolation and ecological barriers – the effect on small mammal populations and communities. Acta Theriol, 38: 1-30.
- Kozel, R.M. y E.D. Fleharty. 1979. Movements of rodents across roads. Southwestern Nat. 24, 239-248.
- Krohne, D.T., B.A. Dubbs, y R. Baccus. 1984. An analysis of dispersal in an unmanipulated population of *Peromyscus leucopus*. American Midland Naturalist, 112: 146 - 156.

- Laconi, M.R. y A. Castro- Vázquez. 1998. Precopulatory fighting and other aggressive interactions during mating encounters in the corn mouse, *Calomys musculus* (Muridae, Sigmodontinae). *Journal of Neotropical Mammalogy*, 5 : 5 - 12.
- Lambin, X. 1997. Home range shifts by breeding female Townsen's voles (*Microtus townsendii*): a test of the territory bequeathal hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40, 363-372.
- Lidicker, W.Z Jr. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammal populations. Pp. 103-128 *en: Small Mammals: Their production and population dynamics* (FB Golley FB, K Petruszewicz y L. Ryszkowski eds.) Cambridge University Press, London.
- Lidicker, W.Z., Jr. y R.L. Caldwell. 1982. Dispersal and migration. Benchmark papers in ecology, Vol. 11 (F. B. Golley, ed): Hutchinson and Ross Publ. Co., Stroudsburg, Pennsylvania, 311 pp.
- Lidicker, W.Z. Jr. 1985a. Dispersal. Pp.420-454 *en: Tamarin R.H., ed., Biology of New World Microtus*, Special Publication No. 8, The American Society of Mammalogists.
- Lidicker, W.Z. Jr. 1985b. An overview of dispersal in non-volant small mammals. Pp. 369-385, *en: Migration: mechanisms and adaptative significance* (MA Rankin ed.), *Contributions in Marine Science* 27:369-385.
- Lidicker, W.Z. Jr. 1985c. Population structuring as a factor in understanding microtine cycles. *Acta Zoologica Fennici* 173:23- 27.
- Lidicker, W.Z. y N.C. Stenseth. 1992. To disperse or not to isperse: who does it and why?. Pp 21-33, *en Animal dispersal, samall mammals as a model* (Stenseth NC and WZ Lidicker eds.). Chapman & Hall.
- Macqueen, P.E., J.A. Nicholls, S.L. Hazlitt y A.W. Goldizen. 2008. Gene flow among native bush rat, *Rattus fuscipes* (Rodentia: Muridae), populations in the fragmented subtropical forests of south-east Queensland. *Austral Ecology*, 33: 585–593
- Mader, H.J. 1984. Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. *Biological Conservation*, 29, 81-96.
- Madison, J.D. 1978. Behavioral and sociochemical susceptibility of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) to snake predators. *American Midland Nature*, 100:

23 - 28.

- Madison, D.M. 1985. Activity rhythms and spacing. In *Biology of New World Microtus*: 373-419. Tamarin, R. H. (ed.). The Special Publication N° 8; The American Society of Mammalogists.
- Massoia, E. y A. Fornes. 1966. Nuevos datos sobre la distribución geográfica y ecología del género *Calomys* (waterhouse) (Rodentia-Cricetidae). *Idia*, 227: 55 - 57.
- Massoia, E. y A. Fornes. 1967. El estado sistemático, distribución geográfica y datos etoecológicos de algunos mamíferos neotropicales (*Marsupialia* y *Rodentia*) con la descripción de *Cabreromys*, género nuevo (Cricétide). *Acta Zoológica Lilloana*, 23: 407 - 430.
- Massoia, E., A. Fornes, R.L. Wainberg y T.G. de Fronza. 1968. Nuevos aportes al conocimiento de las especies bonaerenses del género *Calomys* (Rodentia-Cricetidae). *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 5 (4): 63 - 92.
- McCracken G.F., G.M. Burghard y S.E. Houst. 1999. Microsatellites marker and multiple paternity in the garter snake *Thamnophis sirtalis*. *Molecular Ecology*, 8:1475-1479.
- McShea, W.J. y D.M. Madison. 1992. Alternative approaches to the study of small mammal dispersal: insights from radiotelemetry. Pp 320-330, *en* *Animal Dispersal, small mammals as a model*. Editado por N. Stenseth y W. Lidicker. 1992. Chapman & May.
- Mech, S.G. y J.G. Hallett. 2001. Evaluating the effectiveness of corridors: a genetic approach. *Conservation Biology*, 15: 467-474.
- Mills, J.M., B.A. Ellis, K.T. McKee, J.I. Maiztegui, y J.E. Childs. 1991. Habitat associations relative densities of rodent populations in cultivated areas of central Argentina. *Journal of Mammalogy*, 73: 470-479.
- Mills, J.M.; B.A. Ellis, K.T. McKee, J.I. Maiztegui, y J.E. Childs. 1992. Reproductive characteristics of rodent assemblages in cultivated regions of central Argentina. *Journal of Mammalogy*, 73: 515 - 526.
- Mills, J. M.; B.A. Ellis, K.T. McKee, G. Calderón, J.I. Maiztegui, G.O. Nelson, T. Ksiazek, C.J. Peters y J. E. Childs. 1992. A longitudinal study of Junin virus activity in the rodent reservoir of Argentine hemorrhagic fever. *American*

- Journal of Medicine and Hygienic, 47 (6): 749 - 763.
- Mills, J.M., J. Childs, T. Ksiazek, C.J Peters, y W. Velleca. 1998. Métodos para Trampeo y Muestreo de Pequeños Mamíferos para Estudios Viroológicos. Traducción al español por Calderón Gladis E. Organización Panamericana de la Salud (OPS), Pp 66.
- Mills, J.N. y J.E. Childs. 1998. Ecologic studies of rodent reservoirs: their relevance for human health. *Emerging Infectious Diseases* 4, 529-537.
- Myllymaki, A. 1977. Demographic mechanisms in the fluctuating populations of the field vole *Microtus agrestis*. *Oikos*, 29: 468 - 493.
- Morando, M. y J.J. Polop. 1997. Annotated checklist of mammals species of Córdoba Province, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 4: 129 - 136.
- Moorhouse, T.P. y D.W. MacDonald. 2005. Temporal patterns of range use in water voles: do females territories drift? *Journal of Mammalogy*, 86: 655-661.
- Moorhouse, T.P. y D.W. Macdonald. 2008. What limits male range sizes at different population densities?. Evidence from three populations of water voles. *Journal of Zoology*, 1-8.
- Mouquet N, Mulder GS, Jansen VA y M Loreau. 2001. The properties of comparative communities with coupled local and regional dynamics. Pp311-326, *in* Dispersal (Clobert J, Danchin E, Dhondt AA and JD Nichols eds). Oxford, University Press.
- Norrdahl, K. y E. Korpimäqui. 1998. Does mobility or sex of voles affect risk of predation by mammalian predators? *Ecology*, 79, 226-232.
- Nei, M. 1975. Molecular population genetics and evolution. North Holland. Amsterdam.
- Neilan, B.A, D.A. Leigh, E. Rapley, B.L. McDonald. 1994. Microsatellite genome screening: rapid non-denaturing, non-isotopic dinucleotide repeat analysis. *Biotechniques*, 17: 708-712.
- Ostfeld, R.S. 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *Am. Nat.* 126, 1-15.
- Ostfeld, R.S. 1990. The ecology of territoriality in small mammal. *Trends in Ecology and Evolution*, 5, 411-415.

- Oxley, D.J., M.D. Fanton y G.D. Carmody. 1974. The effects of roads on populations of small mammals. *J. Appl. Ecol.* 11, 51-59.
- Peakall, R., M. Ruibal y D.B. Lindenmayer. 2003. Spatial autocorrelation analysis offers new insights into gene flow in the australian bush rat, *Rattus fuscipes*. *Evolution*, 57: 1182-1195.
- Peakall, R. y P.E. Smouse. 2005. GenalexV6.0: Genetic Analysis in Excel. Population Genetic Software for Teaching and Research. Australian National University, Canberra. Available from URL: <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAIEx/>
- Peakall, R. y P.E. Smouse. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6: 288-295.
- Pasitschniak-Arts y F. Messier. 1998. Effects of edges and habitats on small mammals in a prairie ecosystem. *Canadian Journal of Zoology*, 76:2020-2025.
- Priotto, J., A.R. Steinmann y J. Polop. 2002. Factor affecting home range size and overlap in *Calomys venustus* (Muridae: Sigmodontinae) in Argentine agroecosystems. *Mammalian Biology* 67:97-104.
- Priotto, J.W., A.R. Steinmann, L. Sommaro, M. Chippero, J. Polop y N. Gardenal. 2004a. Efecto de los machos adultos sobre la dispersión de juveniles en poblaciones de *Calomys musculinus*. *Actas XIX Jornadas Argentinas de Mastozoología*.
- Priotto, J.W., A.R. Steinmann, M.C. Provencal y J.J. Popop. 2004b. Juvenile dispersal in *Calomys venustus* (Muridae: Sigmodontinae). *Acta Oecologica*, 25:205-210.
- Priotto, J.; A. Steinmann, L. Sommaro, M. Chiappero, J. Polop, y N. Gardenal. 2005. Dispersión de juveniles en poblaciones de *Calomys musculinus* (Muridae: Sigmodontinae). *Comunicación Personal. Libro de Resúmenes, XX Jornadas Argentinas de Mastozoología*, pp: 111.
- Priotto, J. y E. Cittadino. 2009. Movimiento: uso del espacio y dispersión en roedores de la pampa argentina, *en: Biología de los roedores sigmodontinos en la región pampeana* (Polop J y M Busch, eds). Editorial EUDEBA, Buenos Aires, Argentina.

- Pocock, M.J., J.B. Searle y P.C.L. White. 2004. Adaptations of animals to comensal habitats: population dynamics of house mice *Mus musculus domesticus* on farms. *J. Anim. Ecol.*, 73: 878-888.
- Provensal, M.C y J.J Polop. 1993. Morphometric Variation in Populations of *Calomys musculinus*. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, Vol. 28: 95-103.
- Provensal, M.C, J.W. Priotto, A.R. Steinmann y J.J. Polop. 1995. Captura diferencial respecto al tipo de trampa en especies de roedores cricétidos silvestres de la Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 2 (1): 15-22.
- Pusenius, J. y J. Viitala. 1995. Familiarity of breeding field vole (*Microtus agrestis*) females does not affect their space use and demography of the population. *Ann. Zool. Fenn.*, 32: 217-223.
- R Development Core Team. 2007. R: a language and environment for statistical computing [Internet]. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0. Available from: URL <http://www.R-project.org>.
- Richardson, B.J, Hayes R.A., Wheeler S.H. y M.R. Yardin. 2002. Social structures, genetic structures and dispersal strategies in Australian rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) populations. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 51: 113-121.
- Redford, K. y J. Eisenberg. 1992. The Southern Cone. Pp430, *in* *Mammals of the Neotropics*. Vol. 2. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. The University of Chicago Press, Chicago.
- Reig, O. 1984. Distribución geográfica e historia evolutiva de los roedores sudamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Revista Brasileira de Genética*, 7 (2): 333-365.
- Roques, S., P. Duchesne y L. Bernatchez. 1999. Potential of microsatellites for individual assignment: the North Atlantic redfish (gen us *Sebastes*) species complex as a case study. *Molecular Ecology*, 8: 1703-1717.
- Sabattini, M y J. Maiztegui. 1970. Adelantos en Medicina: Fiebre Hemorrágica Argentina. *Medicina (Buenos Aires)*, 30 (1): 111-128.
- Sabattini, M y M.S. Contigiani. 1982. Ecological and biological factors influencing the maintenance of arenavirus in nature with special reference to the agent of Argentinean haemorrhagic fever. *International Symposium on tropical*

- arboviruses and hemorrhagic fevers. Río de Janeiro, Academia Brasileira de Ciencias.
- Saitoh, T. 1981. Control of female maturation in high density populations of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*. *Journal of Animal Ecology*, 50: 79 - 87.
- Saunders, S.C., M.R. Mislivets, J. Chen y D.T. Cleland. 2002. Effects of roads on landscape structure within nested ecological units of the Northern Great Lakes Region, USA. *Biological Conservation* 103: 209–225.
- Satorre, E. 2005. Cambios tecnológicos en la agricultura Argentina actual. *Ciencia Hoy*. 15 (87): 24-31.
- Schweizer, M., Excoffier L. y G. Heckel. 2007. Fine-scale genetic structure and dispersal in the common vole (*Microtus arvalis*). *Molecular Ecology*, 16 (12):2463-2473.
- Slatkin, M. 1985. Gene flow in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 393-430.
- Slatkin, M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, 236: 787–92.
- Slade, N.A., y L.A. Russell. 1998. Distances as indices to movements and home-range size from trapping records of small mammals. *Journal of Mammalogy*, 79, 346-351.
- Smouse, P.E. y R. Peakall. 1999. Spatial autocorrelation analysis of individual multiallele and multilocus genetic structure. *Heredity*, 82: 561-573.
- Steinberg, E. y C. Jordan. 1997. Using molecular genetics to learn about the ecology of threatened species: the allure and illusion of measuring genetic structure in natural populations. In: *Conservation Biology for the Coming Decade* (eds Fiedler PL, Kareiva PM), pp. 440–460. Chapman & Hall, New York.
- Steinmann, A.R. 2006. Comportamiento de espaciamiento de *Calomys musculinus* (Rodentia: Muridae). Universidad Nacional de Río Cuarto. Tesis doctoral
- Steinmann, A., J. Priotto, E. Castillo y J. Polop. 2005. Size and overlap of home range in *Calomys musculinus* (Muridae: Sigmodontinae). *Acta Theriologica*, 50: 197-206.

- Steinmann, A., Priotto J., Sommaro L. y J. Polop. 2006a. Spacing behaviour of juveniles corn mice, *Calomys musculinus*, at the beginning of the breeding period, in absence of adult males. *Acta Oecologica*, 29: 305-310.
- Steinmann A., J. Priotto, L. Sommaro y J. Polop. 2006b. The influence of adult female absence on the spacing behaviour of juvenile corn mice, *Calomys musculinus*: a removal experiment. *J. Ann. Zool. Fenn.*, 43: 366-372.
- Steinmann, A.R., J.W. Priotto y J. Polop. 2009. Territorial behaviour in corn mice, *Calomys musculinus* (Muridae: Sigmodontinae) with regard to mating system. *Journal of Ethology*, 27: 51-58.
- Stenseth, N.C. 1983. Causes and consequences of dispersal in small mammals. Pp. 63-101, *en: The ecology of animal movement* (IR Swingland y PJ Greenwood eds.), Oxford University Press, Oxford.
- Stickel, L. 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *Journal of Mammalogy*, 35:1-5.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. Segunda edición. W. H. Freeman. San Francisco, 859 Pp.
- Sommaro, L., D. Gomez, A. Steinmann y J. Priotto. 2009. Sexual maturation and reproductive activity of spring-born female corn mice, *Calomys musculinus*, in absence of adults. *Mastozoología Neotropical*, 16 (2): 410 – 413.
- Sugg y Chesser. 1994. Effective sizes with multiple paternity. *Genetics* 137: 1147-1155.
- Swihart, R.K. y N.S. Slade. 1984. Road crossing in *Sigmodon hispidus* and *Microtus ochrogaster*. *Journal of Mammalogy*, 65, 357-360.
- Tamarin, R.H. 1980. Dispersal and population regulation in rodents. Pp. 117-133, *en: Biosocial mechanisms of population regulation* (MN Cohen, RS Malpass y HG Klein, eds.), Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Vendramin, G.G., L. Lelli, P. Rossi y M. Morgante. 1996. A set of primers for the amplification of 20 chloroplast microsatellites in Pinaceae. *Molecular Ecology*, 5:595-598.
- Vendramin, G.G., M. Anzide, Madaghiele y G. Bucci. 1998. Distribution of genetic diversity in *Pinus pinaster* Ait. as revealed by chloroplast microsatellites. *Theor. Appl. Gen.* 97: 456-463.
- Viitala, J. 1977. Seasonal organization in cyclic subarctic populations of the voles

- Clethrionomys rufocanus* and *Microtus agrestis*. *Animal Zoology Fennici*, 14: 53 - 93.
- Viitala, J. y I. Hoffmeyer. 1985. Social organization in *Clethrionomys* compared with *Microtus* and *Apodemus*: social odours, chemistry and biological effects. *Animal Zoology Fennici*, 22: 359 - 371.
- Viitala, J., H. Hakkarainen y H. Ylönen. 1994. Different dispersal in *Clethrionomys* and *Microtus*. *Annales Zoologica Fennici*, 31: 411-415.
- Vischi, N., A. Oggero, M. Arana, E. Natale, y R. Ferri. 2000. Bosque Autóctono "El Espinal": un área protegida. Universidad nacional de Río Cuarto. 3° Edición.
- Weir, B.S y C.C Cockerham. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38(6): 1358 – 1370.
- White, G.C., K.P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46, S120-A139.
- White, G.C., D.R. Anderson, K.P. Burnham, D.L. Otis. 1982. Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations. Los Alamos National Laboratory Report LA-8787-NERP, Los Alamos, New Mexico.
- Wiens, J.A. 1989. Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, 3 (4): 385-397.
- Wiens, J.A. 2001. The landscape context of dispersal. Pp97-109, in *Dispersal* (Clobert J, Danchin E, Dhondt AA and JD Nichols eds). Oxford, University Press.
- Wilson, D. y D. Reeder. 1993. A taxonomic and geographic reference. Pp1206, en *Mammals Species of the World*. Smithsonian Institute Press, Washington, D. C.
- Wolff, J.O. 1993. What is the role of adults in mammalian juvenile dispersal? *Oikos*, 68: 173 - 176.
- Wolff, J.O. 2003. Density-dependence and the socioecology of space use in rodents. en *Rats, mice and people: rodent biology and management* (Singleton, GR., Hinds, LA., Krebs, C., Spratt, D. eds.). Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra.
- Wolff, J.O. y J.A Peterson. 1998. An offspring-defense hypothesis for territoriality in female mammals. *Ethology Ecology and Evolution*, 10: 227-239.

- Wolff, J.O, S. Mech, A. Dunlap y K. Hodges. 2002. Multi-male mating by paired and unpaired female prairie voles (*Microtus ochrogaster*). Behaviour 139, 1147-1160
- Yletyinem, S. y K. Norrdahl. 2008. Habitat use of field voles (*Microtus agrestis*) in wide and narrow buffer zones. Agric. Ecoyst. Environ, 123: 194-200.

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

Journal of Mammalogy

JMM

Corn mice (*Calomys musculinus*) movement in linear habitats of agricultural ecosystems

LUCÍA SOMMARO, DANIELA GOMEZ, FLORENCIA BONATTO, ANDREA STEINMANN, MARINA CHIAPPERO, AND JOSÉ PRIOTTO*

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Avenida Rivadavia 1917-CP C1033AAJ, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina (LS, DG, FB, AS, MC, JP)

Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, Agencia Postal N°3, 5800 Río Cuarto, Córdoba, Argentina (AS, JP)

Cátedra de Genética de Poblaciones y Evolución, FCEyN Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina (MC)

* Correspondent: jpriotto@exa.unrc.edu.ar



American
Society of
Mammalogists

Corn mice (*Calomys musculus*) movement in linear habitats of agricultural ecosystems

LUCÍA SOMMARO, DANIELA GOMEZ, FLORENCIA BONATTO, ANDREA STEINMANN, MARINA CHIAPPERO, AND JOSÉ PRIOTTO*

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Avenida Rivadavia 1917–CP C1033AAJ, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina (LS, DG, FB, AS, MC, JP)

Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, Agencia Postal N°3, 5800 Río Cuarto, Córdoba, Argentina (AS, JP)

Cátedra de Genética de Poblaciones y Evolución, FCEyN Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina (MC)

* Correspondent: jpriotto@exa.unrc.edu.ar

Movement patterns of *Calomys musculus* in linear habitats were studied in relation to sex, season, year, abundance, and width of border. Movement distances (MDs) were measured by seasonal capture, mark, and recapture samples during 2 years in wide and narrow borders in agroecosystems. The smallest MDs were registered in autumn and the highest in spring. In the breeding period MDs of males were larger than those of females. In the nonbreeding period MDs were similar between sexes. Effects of sex on MD were consistent with the promiscuous mating system of *C. musculus*. MDs were greater in narrow than in wide borders. The narrowness of suitable habitats would force the mice to extend foraging trips in narrow borders. Opportunistic behavior of *C. musculus* allows it to use linear habitats in a similar way to the 2-dimensional natural habitats. DOI: 10.1644/09-MAMM-A-232.1.

Key words: Argentina agricultural ecosystems, border habitats, corn mice, edges, generalized linear mixed models, movement distances

© 2010 American Society of Mammalogists

Fragmentation of natural landscapes as a result of agriculture, increasing urbanization, and other human activities is a current global concern. Many spatial parameters are involved in these landscape changes, including the composition (e.g., habitat patches), spatial configuration (e.g., fragmentation and isolation), and shape (geometry) of landscape elements (Forman 1995; Forman and Godron 1986; Kareiva and Wennergren 1995). Habitat remnants persist as linear strips along rivers, property borders, roads, and railways as a consequence of large areas of continuous wildlife habitats (e.g., forest and grassland areas) that are converted to urban and agricultural areas (Forman 1995). Wildlife species are restricted to such linear habitats in many heavily altered landscapes. Therefore, the functioning of populations in linear as opposed to 2-dimensional habitat area has become a concern in environmental management (Bennett 1990; Fauske et al. 1997; Hobbs 1992), with the emphasis on the role of linear habitats as dispersal corridors (Bennett 1990; Forman and Godron 1986). However, linear habitat structures also may contain potential resources for long-term survival and reproduction (Fauske et al. 1997). Thus, these habitats play a role as buffer zones where width and vegetation height in relation to surrounding habitats determine the attractiveness

of these zones to herbivores and the extent to which permanent populations can exist (Yletyinen and Norrdahl 2008).

One of the most important consequences of agricultural ecosystem development is fragmentation by roads. Roads act as barriers to small mammal movements (Cittadino et al. 1998; Clarke et al. 2001; Garland and Bradley 1984; Kozel and Fleharty 1979; Mader 1984; Oxley et al. 1974; Swihart and Slade 1984). These barriers can affect the colonization of habitat patches and consequently population persistence (Kozakiewicz 1993).

Agricultural ecosystems in central Argentina consist of a matrix of crop areas (corn, soybean, sunflower, wheat, and flax) surrounded by a network of roadsides and fencelines, railways, and other edge habitats that support a plant community with some remnants of native flora and many introduced weeds that provide a more stable cover than crop fields (Bonaventura and Cagnoni 1995; Busch et al. 1997, 2000). These noncrop linear areas provide habitat for a variety of small mammal species and their predators, including birds of prey. One of the most abundant species in these habitats is



the corn mouse, *Calomys musculus* (Cricetidae: Sigmodontinae). This species has been studied mainly for its role as a reservoir of Junin virus, an etiologic agent of Argentine hemorrhagic fever (Mills and Childs 1998). *C. musculus* can live in a variety of habitats including natural pastures, crop fields, cultivated fields undisturbed after harvest, border areas protected by wire fences with little agricultural disturbance, road borders, borders between cultivated fields or pastures, and railway banks (Busch et al. 2000; Castillo et al. 2003). Individuals live primarily in border habitats, and they use crop fields only with high weed cover and density of vertical vegetation (Ellis et al. 1997). However, at present, weed cover is almost nonexistent in crop fields due to the increasing use of agrochemicals (Bilenca et al. 2007). Populations of *C. musculus* are characterized by seasonal density changes, with low density during winter (16 individuals/ha) and peaks during late summer or early autumn (260 individuals/ha); a 1:1 sex ratio is usual (Mills and Childs 1998). The reproductive period has an average length of 8 months (from mid-September to April—Mills and Childs 1998).

In studies performed in natural grasslands (2-dimensional habitat), *C. musculus* has a promiscuous mating system; females typically mate with more than 1 male during each estrous period (Steinmann et al. 2009). During the breeding period females keep exclusive home ranges and are territorial, whereas males have home ranges that are more than twice as large as those of females and are shared fully with both sexes. In the nonbreeding period male and female home-range sizes are similar (Steinmann et al. 2005, 2009).

Calomys musculus is one of the most abundant species in linear habitats, and it shows a wider habitat and trophic niche than other coexisting rodent species in rural habitat (Busch et al. 2000). Its space-use pattern has been studied principally in 2-dimensional habitats (Steinmann et al. 2005, 2006a, 2006b). The aim of our study was to explore movement patterns of *C. musculus* in linear habitats of agricultural ecosystems in central Argentina. The following questions were addressed: Do males have higher movement distances (MDs) than females? Do MDs depend on the reproductive period? Does the width of linear habitat (border) affect MDs of mice? Do rural roads act as barriers to movement by *C. musculus*?

MATERIALS AND METHODS

Field methods.—This study was carried out from November 2005 to August 2007 in linear habitats of agricultural ecosystems in Río Cuarto Department (Córdoba Province, Argentina). Phytogeographically, this region corresponds to “Provincia del Espinal, Distrito del Algarrobo” (Cabrera 1953), which is a low-elevation plain (600–900 m) with vegetation dominated by algarrobo (*Prosopis alba* and *P. nigra*), accompanied by quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*), mistol (*Zizyphus mistol*), and itin (*Portulaca kuntzie*). However, the vegetation has undergone marked alterations as a result of agriculture and cattle farming. At present, the landscape consists mainly of individual crop fields

surrounded by wire fences, with borders dominated by weedy species. Despite the influence of crop fields, borders have a homogeneous plant cover of about 85% throughout the year and a high availability of seed in soil (Priotto et al. 2002).

Four sampling transects located in field borders were used as study sites, 1 placed in a wide border (range of width: 10–30 m; transect A) and 3 placed in narrow borders (≤ 2 m; transects B, C, and D). Sampling transects were set up on opposite sides of 7-m-wide secondary roads (A opposite to B; C opposite to D). Each transect was composed of 300-m traplines with 30 traps similar to Sherman live traps. Traplines were separated by 500 m. Transects A and B each had 4 traplines (A1, A2, A3, A4, B1, B2, B3, and B4) and transects C and D each had 2 traplines (C1, C2, D1, and D2; Fig. 1). Seasonal samplings were carried out during 2 consecutive years. Capture, mark, and recapture trapping sessions were conducted for 5 consecutive days in November (spring), March (summer), May (autumn), and July–August (winter). Trapped animals were weighed and marked with self-piercing ear tags with numerical codes (National Band & Tag Company, Newport, Kentucky). Sex and reproductive state (males: scrotal or abdominal testes; females: perforated or imperforated vulva, evidence of pregnancy, nipples visible or not) also were recorded. Small pieces of the tail tip were taken and preserved in ethanol for other studies that include DNA analyses. Research on live animals was performed in a humane manner and followed guidelines for the care and use of animals approved by the American Society of Mammalogists (Gannon et al. 2007).

We calculated the largest MD among capture points of an individual captured at least twice during a trapping session. MD was considered to provide an index of home-range size (Gaines and Johnson 1982; Pusenius and Viitala 1995). Because of small sample sizes for juveniles, all analyses used only adult males and females.

Data analysis.—The primary focus of this study was to investigate the influence of sex, season, and year on MDs of *C. musculus* in linear habitats. We also tested for the effects of an abundance index as a covariate because this variable could potentially influence MDs. Subsequently we analyzed the effect of border width on MDs, considering separately those individuals captured in wide and narrow borders.

Because distance measurements are likely to be nonnormal, a generalized linear mixed model with negative binomial distribution in R 2.9.0 software (R Development Core Team 2009; www.r-project.org) was used to identify the factors that determined MDs. We used repeated-measure analysis. The repeated measures were transects (in each transect individual MDs were registered in 3 seasons and 2 years). Individuals were not considered as repeated measures because we recorded no MDs of the same individual in different seasons and years. The Akaike information criterion, corrected for small sample size (AIC_c), was used as a measure of the fit of a model (the smaller the AIC_c , the better the fit—Burnham and Anderson 1998). Because we wanted to identify the effect of abundance, season, and sex on MDs, we considered sex,

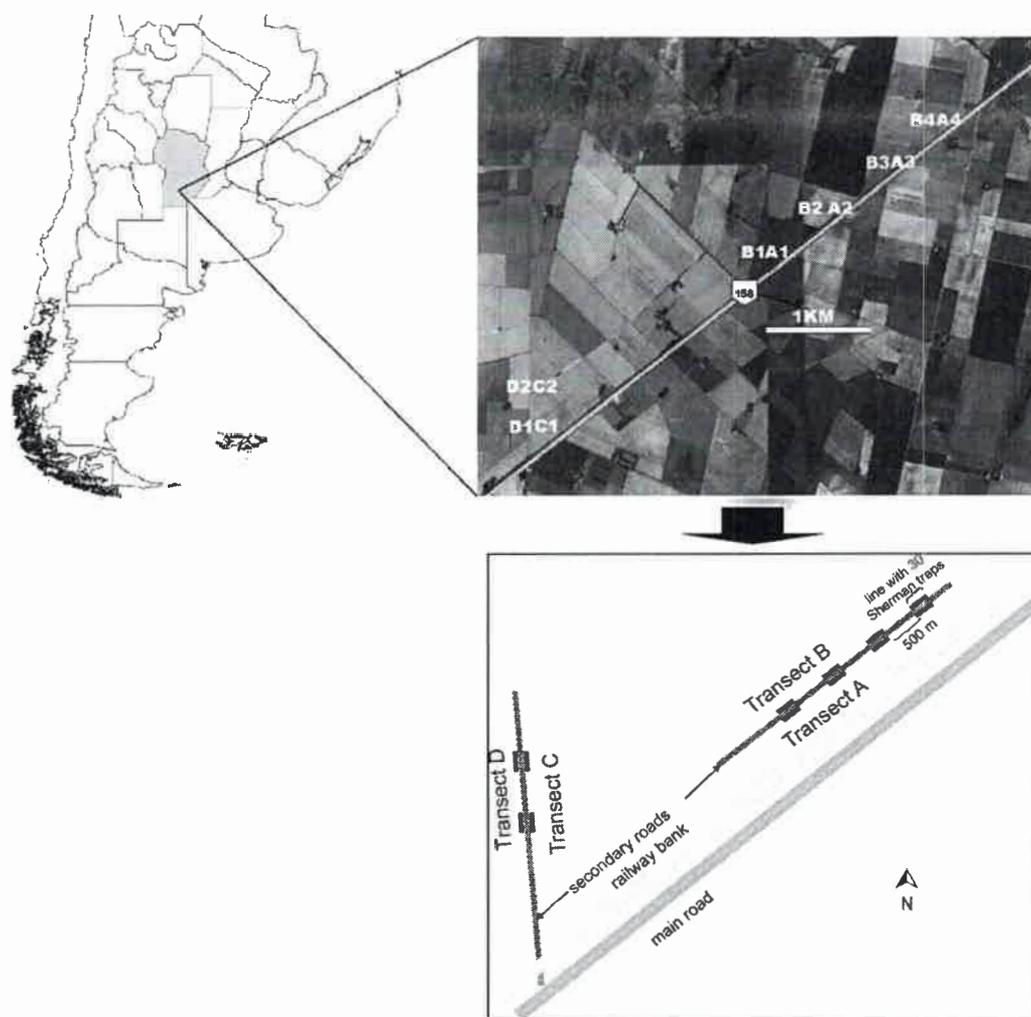


FIG. 1.—Distribution and schema of transects studied across an agricultural ecosystem in Río Cuarto Department (Córdoba Province, Argentina). From 2009 Map Link/Tele Atlas (<http://earth.google.es/>). Fig. 1 is reprinted from Gomez et al. (in press).

season, abundance, and year as main effects and their 2-way interactions. Seasonal analyses of MDs were based on the following categories: spring (November), summer (March), and autumn (May). Winters were discarded from statistical analyses because few MDs could be calculated during the 1st winter, and borders were burned during the 2nd one. The low number of recaptures for each individual did not allow us to obtain reliable results in the abundance estimations using capture, mark, and recapture analysis. For this reason the number of individuals captured in the line where each MD was calculated was used as an index of abundance.

RESULTS

From November 2005 to August 2007 we obtained 1,152 captures of 808 individual *C. musculus*. We ear-tagged 412 females and 396 males. The abundance index for *C. musculus* was greater during the 2nd year, and the mean number of individuals varied among seasons, with a peak in summer and a minimum in winter (Fig. 2).

A total of 82 and 97 MDs were calculated for females and males, respectively. Individuals moved within the limits of

each line; we observed no long-distance movements (among lines within a transect). This species was reluctant to cross roads; only 8 (4 males and 4 females) marked individuals crossed roads. Generalized linear mixed model analysis based

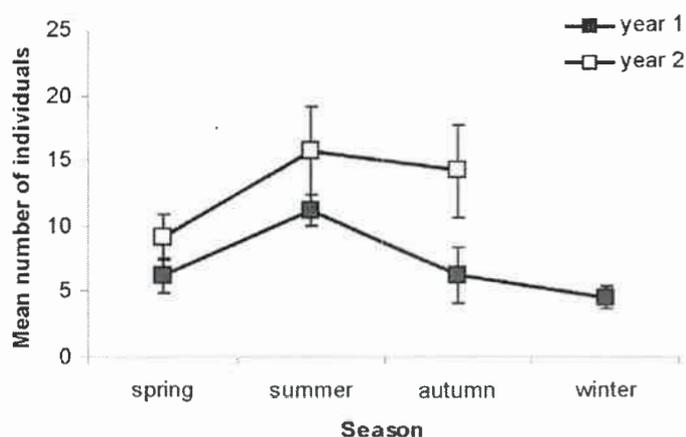


FIG. 2.—Number of individuals ($\bar{X} \pm SE$) of *Calomys musculus* by season and year in linear habitats.

TABLE 1.—Analysis for the generalized linear mixed model describing movement distances of *Calomys musculinus*. The best model is indicated in boldface type.

Variable	AIC _c	ΔAIC _c	No. parameters	Deviance
Season × sex	1,327.994	0.000	7	1,313.994
Season	1,330.768	2.774	4	1,322.768
Season + sex	1,330.806	2.812	5	1,320.806
Season + year	1,332.230	4.236	5	1,322.230
Abundance + sex	1,332.622	4.628	4	1,324.622
Abundance × sex	1,332.962	4.968	5	1,322.962
Abundance	1,335.122	7.128	3	1,329.122
Season × year	1,335.608	7.614	7	1,321.608
Sex	1,337.746	9.752	3	1,331.746
Year	1,340.744	12.750	3	1,334.744

on AIC_c revealed that sex and season were the most important factors affecting MDs. AIC_c never decreased in any model that included abundance or year with or without interactions (Table 1). The best model included the interaction between sex and season (Table 2). The greatest MDs for both sexes were in spring. Male movements were larger than those of females in spring and summer, whereas the opposite pattern was observed in autumn (Fig. 3). In spite of these divergences, only the difference between spring and autumn was statistically significant (Table 2). Having examined the effect of sex, season, and year, we investigated the effect of border width on MDs using the same analysis. Because of the low number of MDs obtained from the single wide transect (A) we could not include width in the previous analysis. For this reason we performed other analyses including width, season, and sex as predictors. We included only seasons with high numbers of individuals (spring and summer). MDs were greater in the narrow than in the wide border, and AIC_c was lower in the model including width. However, the coefficient for border width was not statistically significant: β (SE) = 0.531 (0.29); $z = 1.804$, $P = 0.071$ (Fig. 4).

TABLE 2.—Coefficients (β) for the best model of generalized linear mixed model analysis of movement distances of *Calomys musculinus*. Standard errors (in parentheses) and the significance of the coefficients also are shown; $P < 0.05$ shown in boldface type. The effect of each term in the model is tested. P -values tested the null hypothesis that $\beta = 0$. The terms with $P < 0.05$ have some discernable effect. Because an intercept term exists, the 3rd level of season (spring) and the 2nd of sex (male) are redundant. The estimates for the first 2 levels contrast the effects of the first 2 seasons to the 3rd, and the estimates for the females contrast their effects to males.

Factors	β (SE)	z	P -value
Intercept	3.443 (0.23)	0.148	0.000
Summer	-0.306 (0.36)	-0.846	0.398
Autumn	-2.028 (0.46)	-4.280	0.000
Female	-0.337 (0.37)	-0.979	0.328
Summer × female	-0.522 (0.52)	-0.966	0.334
Autumn × female	1.407 (0.74)	1.788	0.074

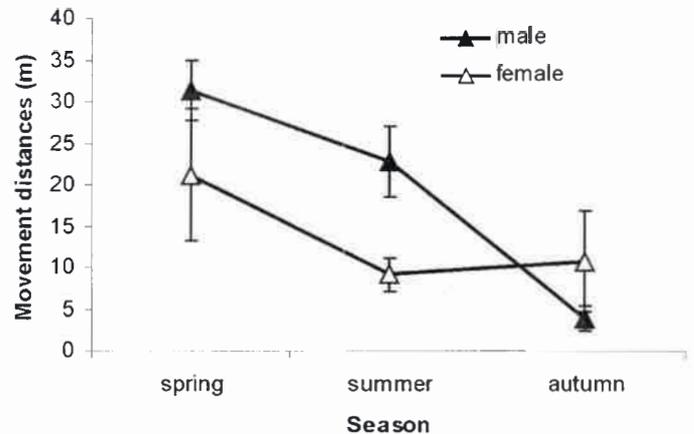


FIG. 3.—Seasonal movement distances ($\bar{X} \pm SE$) of male and female *Calomys musculinus* in linear habitats.

DISCUSSION

Generally home-range size is regarded as 1 indicator of habitat quality (Tufto et al. 1996). Because lengths of movements are a good index of home-range size in small mammals (Slade and Russell 1998), and length of foraging trips affects both the energetic cost of food acquisition and the risk to be predated (Banks et al. 2000; Norrdahl and Korpimäki 1998; Yletyinen and Norrdahl 2008), MDs can be used as indicators of habitat quality. Habitat quality is affected heavily by the shape of habitat patch because this affects width and length of a given habitat area; the length increases as the habitat becomes more linear. Habitat quality would increase in relation to habitat width because natural 2-dimensional habitats have higher quality than crop borders of agricultural ecosystems (1-dimensional habitats).

The factors that influenced the movement patterns of *C. musculinus* in linear habitats were similar to those observed in 2-dimensional habitats (grasslands) by de Villafañe and Bonaventura (1987) and Steinmann et al. (2005). MDs varied seasonally, being smallest in autumn and highest in spring. They were determined mainly by sex and reproduction. The

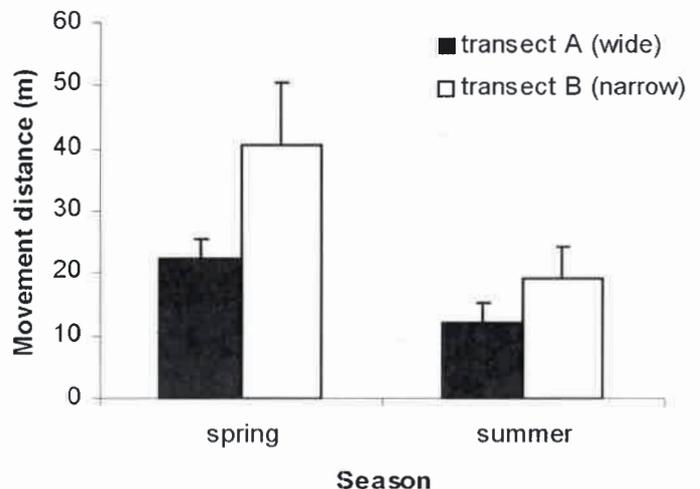


FIG. 4.—Movement distances ($\bar{X} \pm SE$) of *Calomys musculinus* in wide and narrow linear habitats.

autumn trapping session was conducted in May, the nonbreeding period, when the 1st frosts were registered. Cold periods are energetically demanding for small mammals, and energetic costs can be reduced by restricting to a minimum the movement activities outside the insulated nest (Yletyinen and Norrdahl 2008). During the breeding period MDs of males were larger than those of females, whereas in the nonbreeding period MDs were similar between sexes. Main effects of sex on MDs of *C. musculus* were consistent with the promiscuous mating system of the species. In promiscuous rodents longer MDs of males reflect a strategy that maximizes access to fertile females, whereas lower movements of females reveal territorial behavior directed at protection of nestlings from infanticidal females (Bond and Wolff 1999; Steinmann et al. 2005, 2009; Wolff and Peterson 1998) or defense of food resources (Ims 1987; Ostfeld 1985, 1990). During the breeding period differences in MDs between spring and summer can be explained by spacing behaviors of males and females. At low population densities (spring) many vacant areas exist in borders where females can establish sparse and exclusive reproductive spaces. Thus, larger MDs of males would be in relation to an active search for estrous females. Meanwhile, in summer (high population densities) few vacant areas are found in borders because all spaces are occupied by estrous females. Thus, MDs of males searching for females would be diminished.

Taking into account that the length of movement can be considered an index of habitat quality in relation to energetic costs of food acquisition and predation risk (Banks et al. 2000; Norrdahl and Korpimäki 1998; Yletyinen and Norrdahl 2008), longer MDs of mice in narrow borders than in wide borders indicate that the latter were better habitats for *C. musculus*. Because mice reside mainly in borders, the narrowness of suitable habitat could force mice to extend foraging trips in narrow borders whereas in wide borders movements in several directions are possible. Similar results were found for *Microtus agrestis* in agricultural ecosystems of Finland (Yletyinen and Norrdahl 2008). However, the movement pattern related to habitat shape is not clear in *C. musculus*. MDs in 2-dimensional habitats (30 m on average—de Villafañe and Bonaventura 1987; Steinmann et al. 2005) are similar to those observed in narrow borders in our study, which was characterized by fewer recaptures per individuals. Movement length could be used as an indicator of quality in linear habitats, but it could not allow us to differentiate between 1- and 2-dimensional habitats. Future research should use similar methodologies to evaluate the effect of habitat shape (1- versus 2-dimensional habitats) in movement length.

Roads acted as barriers to movements of *C. musculus*, as observed in many other small mammal species (Cittadino et al. 1998; Clarke et al. 2001; Garland and Bradley 1984; Kozel and Fleharty 1979; Mader 1984; Oxley et al. 1974; Swihart and Slade 1984). Mice would be averse to crossing areas without cover to avoid predation (Cittadino et al. 1998; Sheffield et al. 2001).

Ecological changes, together with the agricultural development of the Pampa Humeda, have favored *C. musculus* because this species is captured in higher proportion in the current rodent

assemblage than it was in the undisturbed original grassland assemblage (Bilenca and Kravetz 1995; Crespo 1966). This is because *C. musculus* has a wider habitat and trophic niche than other coexisting rodent species in agrarian systems of central Argentina (Busch et al. 2000). The opportunistic behavior of this species allows it to use linear habitats in a similar way to 2-dimensional natural habitats.

RESUMEN

Se estudiaron los patrones de movimiento de *Calomys musculus* en hábitat lineales en relación al sexo, la estación, el año, la abundancia y el ancho del borde. Las distancias de movimiento (DM) fueron registradas a través de muestreos estacionales de captura marcado y recaptura durante 2 años en bordes anchos y angostos de agroecosistemas. Las menores DM fueron registradas en otoño y las mayores en primavera. En el periodo reproductivo las DM de los machos fueron mayores que las de las hembras. Las DM fueron similares entre sexos en el periodo no reproductivo. El efecto del sexo sobre las DM es consistente con el sistema de apareamiento promiscuo de *C. musculus*. Las DM fueron mayores en los bordes angostos que en los anchos. La estrechez de los hábitats adecuados forzaría a los ratones a extender los viajes de forrajeo en los bordes angostos. El comportamiento oportunista de *C. musculus* le permite utilizar los hábitats lineales de una manera similar a los hábitats naturales bidimensionales.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Marcelo Kittlein for statistical help, Susana Vilor for English version help, and 2 anonymous reviewers for providing useful comments on an early version of the manuscript. This research was made possible by grants of the Consejo Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (CONICET), Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica (FONCyT), and Universidad Nacional de Río Cuarto.

LITERATURE CITED

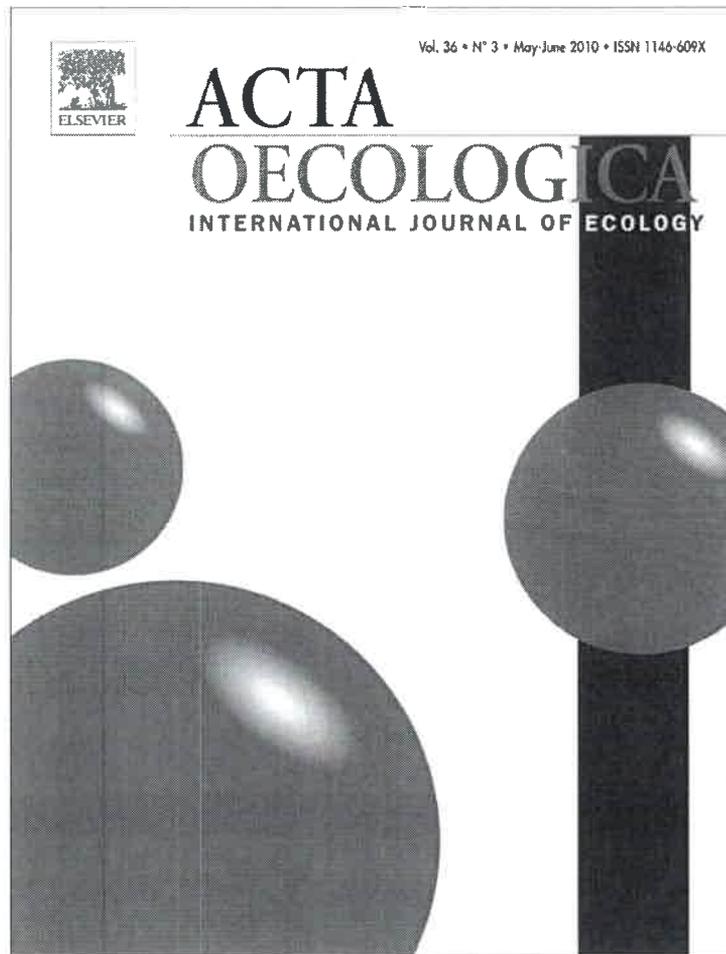
- BANKS, P., K. NORRDAHL, AND E. KORPIMÄKI. 2000. Nonlinearity in the predation risk of vole mobility. *Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences* 267:1621–1625.
- BENNETT, A. 1990. Habitat corridors and the conservation of small mammals in a fragmented forest environment. *Landscape Ecology* 4:109–122.
- BILENCA, D. N., C. M. GONZALEZ-FISCHER, P. TETA, AND M. ZAMERO. 2007. Agricultural intensification and small mammal assemblages in agroecosystems of the Rolling Pampas, central Argentina. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 121:371–375.
- BILENCA, D. N., AND F. O. KRAVETZ. 1995. Patrones de abundancia relativa en ensambles de pequeños roedores de la Región Pampeana. *Ecología Austral* 5:21–30.
- BONAVENTURA, S. M., AND M. CAGNONI. 1995. La vegetación de los bordes de caminos en agroecosistemas. *Physis (Buenos Aires Sección C)* 50:63–71.
- BOND, M. L., AND J. O. WOLFF. 1999. Does access to females or competition among males limit male home-range size in a promiscuous rodent? *Journal of Mammalogy* 80:1243–1250.

- BURNHAM, K. P., AND D. R. ANDERSON. 1998. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York.
- BUSCH, M., M. R. ALVAREZ, E. A. CITTADINO, AND F. O. KRAVETZ. 1997. Habitat selection and interspecific competition in rodents in pampean agroecosystems. *Mammalia* 61:167–184.
- BUSCH, M., M. MIÑO, J. R. DADON, AND K. HODARA. 2000. Habitat selection by *Calomys musculus* (Muridae, Sigmodontinae) in crop areas of the pampean region, Argentina. *Ecología Austral* 10:15–26.
- CABRERA, A. 1953. Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Revista Museo de La Plata, Botánica* 8:87–168.
- CASTILLO, E., ET AL. 2003. Commensal and wild rodents in an urban area of Argentina. *International Biodeterioration and Biodegradation* 52:135–141.
- CITTADINO, E. A., M. BUSCH, AND F. O. KRAVETZ. 1998. Population abundance and dispersal in *Akodon azarae* (pampa grassland mouse) in Argentina. *Canadian Journal of Zoology* 76:1011–1018.
- CLARKE, B. K., B. S. CLARKE, L. A. JOHNSON, AND M. T. HAYNIE. 2001. Influence of roads on movement of small mammals. *Southwestern Naturalist* 46:338–344.
- 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 Ciencias Naturales e Instituto Nacional de Investigación en Ciencias Naturales, Ecología* 1:79–134.
- DE VILLAFÁÑE, G., AND S. M. BONAVENTURA. 1987. Ecological studies in crop fields of the endemic area of Argentine hemorrhagic fever. *Calomys musculus* movements in relation to habitat and abundance. *Mammalia* 51:233–248.
- ELLIS, B., ET AL. 1997. Structure and floristics of habitats associated with five rodent species in an agroecosystem in central Argentina. *Journal of Zoology (London)* 243:437–460.
- FAUSKE, J., H. P. ANDREASSEN, AND R. A. IMS. 1997. Spatial organization of the root vole *Microtus oeconomus* in linear habitat. *Acta Theriologica* 42:79–90.
- FORMAN, R. T. T. 1995. Land mosaics. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- FORMAN, R. T. T., AND M. GODRON. 1986. Landscape ecology. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- GAINES, M. S., AND M. L. JOHNSON. 1982. Home range size and population dynamics in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Oikos* 39:63–70.
- GANNON, W. L., R. S. SIKES, AND THE ANIMAL CARE AND USE COMMITTEE OF THE AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS. 2007. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* 88:809–823.
- GARLAND, T., JR., AND W. G. BRADLEY. 1984. Effects of a highway on Mojave Desert rodent populations. *American Midland Naturalist* 111:47–56.
- GOMEZ, D., L. SOMMARO, A. STEINMANN, M. CHIAPERRO, AND J. PRIOTTO. In press. Movement distances of two species of sympatric rodents in linear habitats of Central Argentine agro-ecosystems. *Mammalian Biology*.
- HOBBS, R. J. 1992. The role of corridors in conservation: solution or bandwagon? *Trends in Ecology & Evolution* 7:389–392.
- IMS, R. A. 1987. Responses in spatial organization and behaviour to manipulations of the food resource in the vole *Clethrionomys rufocanus*. *Journal of Animal Ecology* 56:585–596.
- KAREIVA, P., AND U. WENNERGREN. 1995. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature* 373:299–302.
- KOZAKIEWICZ, M. 1993. Habitat isolation and ecological barriers—the effect on small mammal populations and communities. *Acta Theriologica* 38:1–30.
- KOZEL, R. M., AND E. D. FLEHARTY. 1979. Movements of rodents across roads. *Southwestern Naturalist* 24:239–248.
- MADER, H. J. 1984. Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. *Biological Conservation* 29:81–96.
- MILLS, J. N., AND J. E. CHILDS. 1998. Ecologic studies of rodent reservoirs: their relevance for human health. *Emerging Infectious Diseases* 4:529–537.
- NORRDAHL, K., AND E. KORPIMÄKI. 1998. Does mobility or sex of voles affect risk of predation by mammalian predators? *Ecology* 79:226–232.
- OSTFELD, R. S. 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *American Naturalist* 126:1–15.
- OSTFELD, R. S. 1990. The ecology of territoriality in small mammal. *Trends in Ecology & Evolution* 5:411–415.
- OXLEY, D. J., M. D. FANTON, AND G. D. CARMODY. 1974. The effects of roads on populations of small mammals. *Journal of Applied Ecology* 11:51–59.
- PRIOTTO, J., A. STEINMANN, AND J. POLOP. 2002. Factor affecting home range size and overlap in *Calomys venustus* (Muridae: Sigmodontinae) in Argentine agroecosystems. *Mammalian Biology* 67:97–104.
- PUSENIUS, J., AND J. VIITALA. 1995. Familiarity of breeding field vole (*Microtus agrestis*) females does not affect their space use and demography of the population. *Annales Zoologici Fennici* 32:217–223.
- SHEFFIELD, L. M., C. R. CRAIT, W. D. EDGE, AND G. WANG. 2001. Response of American kestrels and gray-tailed voles to vegetation height and supplemental perches. *Canadian Journal of Zoology* 79:380–385.
- SLADE, N. A., AND L. A. RUSSELL. 1998. Distances as indices to movements and home-range size from trapping records of small mammals. *Journal of Mammalogy* 79:346–351.
- STEINMANN, A. R., J. PRIOTTO, E. CASTILLO, AND J. POLOP. 2005. Size and overlap of home range in *Calomys musculus* (Muridae: Sigmodontinae). *Acta Theriologica* 50:197–206.
- STEINMANN, A. R., J. W. PRIOTTO, AND J. POLOP. 2009. Territorial behaviour in corn mice, *Calomys musculus* (Muridae: Sigmodontinae), with regard to mating system. *Journal of Ethology* 27:51–58.
- STEINMANN, A. R., J. PRIOTTO, L. SOMMARO, AND J. POLOP. 2006a. The influence of adult female absence on the spacing behaviour of juvenile corn mice, *Calomys musculus*: a removal experiment. *Annales Zoologici Fennici* 43:366–372.
- STEINMANN, A. R., J. PRIOTTO, L. SOMMARO, AND J. POLOP. 2006b. Spacing behaviour of juveniles corn mice, *Calomys musculus* at the beginning of the breeding period, in absence of adult males. *Acta Oecologica* 29:305–310.
- SWIHART, R. K., AND N. A. SLADE. 1984. Road crossing in *Sigmodon hispidus* and *Microtus ochrogaster*. *Journal of Mammalogy* 65:357–360.
- TUFTO, J., R. ANDERSEN, AND J. LINNELL. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology* 65:715–724.
- WOLFF, J. O., AND J. A. PETERSON. 1998. An offspring-defense hypothesis for territoriality in female mammals. *Ethology Ecology and Evolution* 10:227–239.
- YLETYINEN, S., AND K. NORRDAHL. 2008. Habitat use of field voles (*Microtus agrestis*) in wide and narrow buffer zones. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 123:194–200.

Submitted 22 July 2009. Accepted 6 November 2009.

Associate Editor was Madan K. Oli.

Provided for non-commercial research and education use.
Not for reproduction, distribution or commercial use.



This article appeared in a journal published by Elsevier. The attached copy is furnished to the author for internal non-commercial research and education use, including for instruction at the authors institution and sharing with colleagues.

Other uses, including reproduction and distribution, or selling or licensing copies, or posting to personal, institutional or third party websites are prohibited.

In most cases authors are permitted to post their version of the article (e.g. in Word or Tex form) to their personal website or institutional repository. Authors requiring further information regarding Elsevier's archiving and manuscript policies are encouraged to visit:

<http://www.elsevier.com/copyright>



Original article

Effect of high density on the short term *Calomys musculinus* spacing behaviour: A fencing experimentLucía V. Sommaro^a, Andrea R. Steinmann^{a,b}, Marina B. Chiappero^{a,c}, José W. Priotto^{a,b,*}^a Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Avda. Rivadavia 1917 – CP C1033AAJ, Argentina^b Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, Agencia Postal No 3; 5800 Río Cuarto, Córdoba, Argentina^c Cátedra de Genética de Poblaciones y Evolución, FCEyN Universidad Nacional de Córdoba, Argentina

ARTICLE INFO

Article history:

Received 16 September 2009

Accepted 21 February 2010

Published online 19 March 2010

Keywords:

Spacing behaviour

Corn mice

Density-effect

Social interactions

ABSTRACT

We studied the short term spacing behavioural responses of corn mice (*Calomys musculinus*) with regard to population density in four 0.25 ha enclosures (two control and two experimental) in the 2007 breeding season. The goal of this research was to test the hypothesis that spacing behaviour only operates among *C. musculinus* adult females. We estimated 207 home ranges to study: 1) the home range size and the overlap degree of adult males and females in relation to population density; 2) the settlement distances of juveniles to the centre of activity of their mothers and the home range overlap proportion between them and their mothers in relation to population density. We found that home range size and overlap degree in *C. musculinus* adults were determined by sex and density. At high population density males had significant smaller and more exclusive home ranges, and this might reflect induced territoriality derived from social restrictions. Female home range sizes remained similar irrespective of population density, and they kept exclusive home ranges in both control and experimental enclosures. Thus, females maintained their territories independent of the population density values. The settlement distances of juveniles from their mothers and the overlap proportion between them and their mothers were independent of population density. We conclude that spacing behaviour only operates among *C. musculinus* adult females and it could have a role in regulating population abundances limiting the number of females that acquire breeding spaces.

© 2010 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

1. Introduction

Social behaviour is an important component of population dynamics because of its potential impacts on variation in birth and death rates and dispersal (Krebs et al., 2007). Although social behaviour encompassing a wide range of behaviours, most of them focus on aggressive interactions between individuals or spacing behaviour (Heske and Bondrup-Nielsen, 1990). Spacing behaviour limits population numbers of several microtine species (Lambin and Krebs, 1991). On the one hand spacing behaviour in spring confines the number of individuals able to reproduce (Taitt and Krebs, 1985) and on the other hand aggressiveness of adults influences juvenile survival and recruitment (Boonstra, 1978). Thus, spacing behaviour has a strong influence on demography of rodent populations. Following Madison (1980) and Bondrup-Nielsen (1985, 1986)

we considered that individuals exhibit spacing behaviour when they maintain their home range size and territoriality independently of population density values. Then when all space is occupied by conspecific these individuals prevent others from settling (Bondrup-Nielsen, 1985). Therefore, spacing behaviour has a stabilizing influence on annual population dynamics by limiting the number of breeding individuals (Tamarin, 1983; Bondrup-Nielsen and Ims, 1986; Heske and Bondrup-Nielsen, 1990).

In voles and mice, home range size has often been considered to decrease when density increases while the amount of overlap among home ranges often increases with density (Bondrup-Nielsen, 1985; Ims, 1987, 1988; Nelson, 1995a,b, 1997; Bond and Wolff, 1999; Ochiai and Susaki, 2002). However, this pattern is not always observed (Bondrup-Nielsen, 1986; Ostfeld, 1990). Responses from home range size and overlap to high population density are variable and flexible and depend to large extent on sex, age and relatedness of individuals (Lambin and Krebs, 1993; Ochiai and Susaki, 2002; Wolff et al., 2002; Wolff, 2003; Moorhouse and MacDonald, 2005). For example, in promiscuous and polygynous voles, male home range size and overlap degree are negatively correlated with high population density (Ostfeld et al., 1985; Ostfeld, 1986; Nelson, 1995a,b, 1997; Bond and Wolff, 1999; Moorhouse and Macdonald, 2008),

* Corresponding author. Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, Agencia Postal N°3, 5800 Río Cuarto, Argentina. Tel.: +54 0358 4676236; fax: +54 0358 4676230.

E-mail addresses: lsommaro@exa.unrc.edu.ar (L.V. Sommaro), asteinmann@exa.unrc.edu.ar (A.R. Steinmann), mchiappero@efn.uncor.edu (M.B. Chiappero), jpriotto@exa.unrc.edu.ar (J.W. Priotto).

meanwhile females maintain their territories independent of population density (Saitoh, 1981; Ostfeld, 1985; Ostfeld et al., 1985; Heske, 1987; Erlinge et al., 1990).

Variations in levels of population abundance can also affect juvenile dispersal from their natal home range (Andreassen and Ims, 2001). Natal dispersal distance of young males and females is highly variable and dependent partly on the degree of habitat saturation and availability of vacant territories or mating partners (Wolff and Lundy, 1985; Wolff et al., 1988; Lambin et al., 2001; Wolff, 2003). Although the causes of natal dispersal can differ between species, populations and sexes, the ultimate causes of natal dispersal are generally inbreeding avoidance, intra-sexual mate competition and resource competition (Dobson, 1982; Pusey, 1987; Wolff, 1993, 1994; Zedrosser et al., 2007).

Calomys musculus (Muridae, Sigmodontinae) is the dominant rodent species of central Argentina, and it is mainly studied due to its role as reservoir of Junin virus, the etiological agent of the Argentine Hemorrhagic Fever (AHF) (de Villafañe and Bonaventura, 1987; Mills and Childs, 1998). *C. musculus* is a short-live grassland mouse and a good settler of disturb habitats (Busch et al., 2000). It inhabits pampean agrarian ecosystems and is found in a variety of habitats including natural pastures, crop-fields, cultivated fields undisturbed after harvest, border areas protected by wire fences with little agricultural disturbance, road borders, borders between cultivated fields or pastures, and railway banks (Busch et al., 2000). *C. musculus* populations in central Argentina region are characterised by seasonal density changes with low density during winter (June–August) and peaks during late summer (February–March) or mid autumn (April–May) (Mills and Childs, 1998). The reproductive period of this species begins in mid-September and finishes at the end of April (Mills and Childs, 1998). Juvenile females of *C. musculus* reach sexual maturity between 32 and 40 days of age and juvenile males between 35 and 39 days of age, with a mean weight close to 16.5 g (de Villafañe, 1981; Sommaro et al., 2009). *C. musculus* has a gestation length of 21 days, and each female can produce many pups in her lifetime (a maximum of 10 litters, with a mean of 6 pups per litter) (Mills et al., 1992). Females show a high frequency of postpartum estrus, which implies that a new pregnancy may overlap with the lactation of the previously produced litter (de Villafañe and Bonaventura, 1987; Busch et al., 2000). *C. musculus* has a promiscuous mating system, and during the breeding period females keep exclusive home ranges and actively defend breeding spaces (territories). Female holders of breeding territories show highly aggressive behaviour towards other females associated with the defence of their reproductive space (Steinmann et al., 2009). Reproductively active females of *C. musculus* would defend an exclusive area to avoid infanticidal females as an adaptation for pup defence. Laconi and Castro-Vázquez (1998) and Laconi et al. (2000) found that lactating *C. musculus* females displayed high levels of aggressive behaviour towards sexually mature females, and that the presence of another female near the nest is deleterious for litter survival. Thus, territoriality in corn mice female would act as a counter-strategy that may have evolved to reduce the risk of losing pups by infanticidal females (Steinmann, 2006). Therefore, young females entering population will be at risk of competition with resident adult females and should disperse. *C. musculus* males have home ranges twice as large as those of females with high intra- and inter-sexual home range overlap, and exhibit high level of intra-sexual tolerant and amicable behaviours (Steinmann et al., 2005, 2009).

Even though we have studied many aspects of space use in *C. musculus*, (Steinmann et al., 2005, 2006a,b, 2009) we never tested the effect of density on its spacing response. Thus, the goal of this research, based on the hypothesis that spacing behaviour only operates among *C. musculus* adult females, was to test the following predictions: (1) home range sizes and overlap degree of

adult female are independent of population density values, (2) home range sizes and intra- and inter-sexual home range overlap degree of adult male decrease in relation to population density increase, (3) at high population density juvenile females settle farther away from their mothers than juvenile males, (4) at high population density overlap proportions between juvenile females and their mothers are lower than overlap proportion between juvenile males and their mothers.

2. Material and methods

This study was carried out on the Espinal Reservation in the National University of Río Cuarto Campus (33° 07' S, 64° 14' W), Argentina, in four 0.25 ha (62.5 m × 40.0 m) field enclosures (control I and II, and experimental I and II) made of galvanized iron sheets extending 0.3 m underground and 0.7 m above ground. A 1 m-wide grass strip was devegetated by herbicide on the inner margin of each enclosure. The enclosures were situated in a stable natural pasture interspersed with woody shrubs and herbaceous weedy species, similar to natural habitats of *C. musculus*. All enclosures had similar vegetation and were considered homogeneous. For a detailed description of the study area and enclosures see Priotto and Polop (2003) and Priotto et al. (2004).

We collected *C. musculus* adults from an area located 30 km away from the study location from September through October 2007, along road borders and borders between cultivated fields and pastures. Sixty-four sexual mature females were mated with 64 sexual mature males in opaque polycarbonate reproductive cages (29 × 18 × 18 cm) at the Ecology Population Researching Laboratory. The 64 couples were maintained at 21 °C on a 14:10 h light: dark cycle (lights on at 06:30 a.m.). Rodent Purina laboratory chow and water were available *ad libitum*. Dry wood shaving was provided for bedding.

At the beginning of December 2007, twelve families (each one constituted by the mother, the father and around 6 pups) were placed into each experimental enclosures (mean density 136 mice/enclosure) and 5 families into each control enclosures (mean density 40 mice/enclosure) (Table 1). These average densities in the enclosure populations were comparable with high and low densities for free-ranging *C. musculus* respectively (Mills and Childs, 1998). Before the families were carried to the enclosures their members were sexed, weighed and ear-tagged. Each family was located in the enclosures inside its own reproductive box with wood shaving containing its odour, and 6 h later they were opened allowing the animals to disperse freely into the enclosures. When individuals were released in the enclosures, juveniles were around 30 days of age.

After a settlement period of 5 days, we trapped animals with Sherman live-trap located in a 6 × 10 grid in each enclosure. At each devegetated edge 32 Sherman live traps were placed at 6 m intervals. Animals that were trapped 3 consecutive times in this area were considered dispersers and were removed from the population. Traps were baited with a mixture of peanut butter and cow fat, and placed with an interstation interval of 6 m. Individuals were captured for 10 successive days in December 2007. Given that

Table 1
Demographic initial conditions in control and experimental enclosures at Espinal Reservation in the National University of Río Cuarto Campus.

	Low density		High density	
	CE I	CE II	EE I	EC II
Fathers	5	5	12	12
Mothers	5	5	12	12
Pups	27	26	78	77
Offspring sexual rate	1.07	1	1.05	1.05
Population abundance	39 ± 3.078	41 ± 5.568	111 ± 5.535	161 ± 23.400

CE: Control enclosures, EE: Experimental enclosures.

C. musculus is mainly nocturnal, traps were set late in the afternoon and checked each morning. Trapped animals were weighed, and sex and reproductive state were recorded. Trap location of each capture was also registered.

To estimate the home-range configuration of each animal, all captures were plotted on graph paper for each trapping session, following the Boundary Strip method (Stickel, 1954). This connected the points halfway between the outermost capture sites and the next closest trap sites by straight lines. This method considers that on average the animal travels halfway to the next trap site during its movement. To estimate home-range size (m^2), we selected the minimum convex polygon method (Jenrich and Turner, 1969) for its mathematical simplicity, because it is easy to implement graphically and it is a useful method for comparison with previous studies. The core area was defined as the area of greatest use within the home range. This location may contain a nest, shelter, and food source. In order to identify the core area in each home range we used the Activity Mathematical Centre method (AMC) (Hayne, 1949). However, the true centre of activity of a female is, in fact, where she suckles her offspring rather than the arithmetic mean of her locations of capture in traps (Lambin, 1997). Because of the difficulty of finding the nests of female *C. musculus*, we chose to use the AMC. The AMC is the mathematical centre of the distribution of total captures, taking into account the number of captures at each trap site. The number of captures for each estimated home range varied from 8 to 9 in adults and from 5 to 6 in juveniles. The intra- and inter-sexual home range overlap was estimated for each individual that established home range by the method suggested by Batzli and Henttonen (1993). Thus, we calculated proportional overlap by measuring the area in each home range (the target animal) that was shared by another animal's home range of the same sex (intra-sexual overlap), or another animal's home range of the opposite sex (inter-sexual overlap), and dividing by the area of the target animal's home range.

The effect of density on the settlement behaviour of juveniles was analysed considering the settlement distance of juveniles with respect to their mother (distance in meters from the AMC of each juvenile to the AMC of its mother) and the home range overlap between the mothers and their offspring (percentage of overlap between mother/daughters and mother/sons).

The population density was estimated using the jackknife estimator in program CAPTURE (White et al., 1982) incorporated as an independent module into program MARK (White and Burnham, 1999). Prior selection of a default closed population estimator is useful when sample sizes are small for model selection in CAPTURE (Boulanger and Krebs, 1994; Pocock et al., 2004).

In our experimental design we used two control and two experimental enclosures as independent observations. To analyse adult home range size, adult intra- and inter-sexual home range overlap (males/males, females/females, males/females), settlement distances of juveniles to their mothers and overlap proportion between juveniles and their mothers in relation to sex (mother/daughter, mother/son) and treatment and their interactions we used two-factor ANOVA tests. When significant differences between levels were observed Tukey post hoc tests were performed. Variance homogeneity assumption was tested by Bartlett's test.

3. Results

In control enclosures, 64 of 73 ear-tagged *C. musculus* were captured 254 times and in experimental enclosures 187 of 203 ear-tagged individuals were captured 860 times. During our study, the population densities were 39 ± 3.078 mice in control enclosure I and 41 ± 6.568 mice in control enclosure II. The densities in experimental enclosures I and II were 111 ± 5.535 and 161 ± 23.400 mice respectively. In the study, no animal was trapped 3 consecutive times

in live traps placed in the devegetated edge areas. Thus, we assumed that all animals were able to settle within the enclosures.

Sixty-nine home ranges were estimated in control enclosures (27 and 42 established by adults and juveniles, respectively) and 138 in experimental enclosures (43 and 95 established by adults and juveniles, respectively).

Even though the statistical analysis with two replications could be weak, our result showed a clear pattern. The adult home range size depended on sex and density (interaction: $F_{1,4} = 250.5$, $p < 0.001$). Female home range sizes were similar at high and low density ($p = 0.755$), whereas male home ranges were smaller at high than low densities ($p < 0.001$) (Fig. 1). Adult overlap proportion varied in relation to density and intra- and inter-sexual overlap (interaction: $F_{2,6} = 43.092$, $p < 0.001$). The female intra-sexual overlap proportions were independent of density ($p = 0.260$). The average overlap proportions among female home ranges were always less than 3%. The overlap proportions of male home ranges (males/males and males/females) were lower at high than low densities (p values < 0.001) (Fig. 2) Besides, at low densities males overlapped their home ranges with 4–7 females, while at high densities the inter-sexual overlap occurred only with 1–3 females and did not exceed 13 % of overlapping.

The settlement distance of juveniles to the centre of activity of their mothers was independent of density ($F_{1,4} = 1.807$, $p = 0.250$; low density: 12.750 ± 5.454 , high density: 17.350 ± 3.488) and sex ($F_{1,4} = 0.792$, $p = 0.424$; female: 13.528 ± 4.067 , male: 16.573 ± 5.772). The interaction was not statistically significant ($F_{1,4} = 0.580$, $p = 0.489$). The overlap proportions between juveniles and their mothers were also independent of density ($F_{1,4} = 6.352$, $p = 0.0654$; low density: 7.154 ± 0.970 , high density: 5.553 ± 0.791) and the sex ($F_{1,4} = 0.213$, $p = 0.669$; mother/daughter: 5.785 ± 0.392 , mother/son: 5.321 ± 1.228). The interaction was not statistically significant ($F_{1,4} = 1.684$, $p = 0.264$). At low and high densities the average overlap proportions among juveniles and their mothers were always less than 8%.

4. Discussion

Female spacing behaviour is one of most commonly observed pattern in promiscuous rodents (Heske and Bondrup-Nielsen, 1990). Females are presumed to display territorial behaviour directed at protection of nestlings from infanticidal females, whereas spacing of males are based on food availability or abundance of potential female mates (Wolff and Schaubert, 1996; Wolff and Peterson, 1998; Bond and Wolff, 1999; Getz et al., 2005). Therefore, home-ranges size would be expected to differ between sexes and in relation with

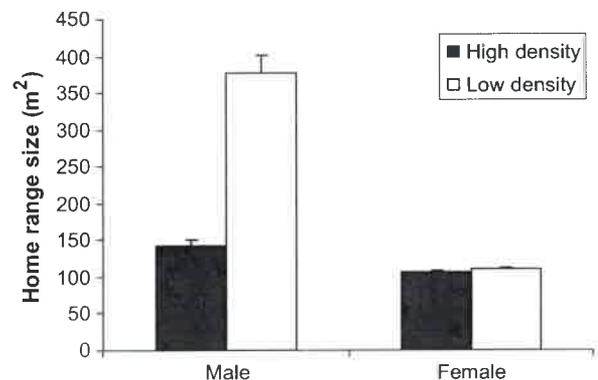


Fig. 1. Adult home range sizes ($\bar{X} \pm SD$) of *Calomys musculus* in relation to treatment and sex.

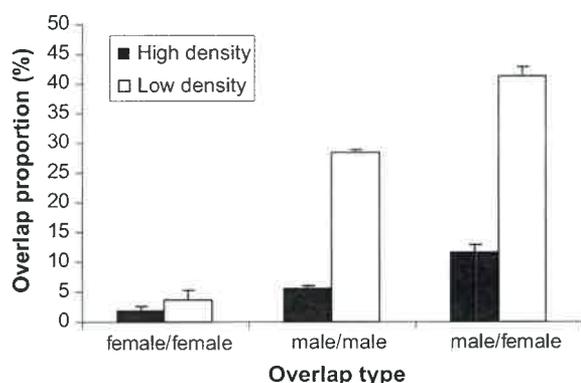


Fig. 2. Percentages of home range overlap ($\bar{X} \pm SD$) of *Calomys musculus* adults, in relation to treatment and overlap type: female/female, male/male and male/female.

population densities. In this experimental study we found that home range size and overlap degree in adult *C. musculus* were determined by sex and density. Similar results were found in experimental studies of promiscuous rodents in which population density was manipulated. Male home range sizes and overlap degree of *Microtus agrestis*, *Microtus canicaudus* (Nelson, 1995a,b, 1997; Bond and Wolff, 1999) and *Arvicola terrestris* (Moorhouse and Macdonald, 2008) were negatively correlated with population density. According to our results, at low densities *C. musculus* males would increase their home range size to incorporate more female home ranges at low cost with respect to intra-sexual competitive interactions. Even though home range size and intra-sexual overlap of males were always larger than those of females, this was much less evident in experimental enclosures. At high population density males had smaller and more exclusive home ranges, decreasing the space shared among them. Steinmann et al. (2005) documented that the degree of home range overlap of *C. musculus* males is a consequence of their home range size. Thus, the home range size of males in experimental enclosures (38% lower than in control enclosures), and consequently their lower overlap degree, would indicate a minimum movement rate of adult males in these populations. Thus, home ranges of *C. musculus* males responded as an elastic disc (Wilson, 1975) decreasing their size and overlap degree as density increases. So, in the populations the upper limit in the number of breeding males may be reached gradually. In a study carried out in a corn-field during 1993, Steinmann and Priotto (unpublished results) found that at the end of the breeding period with a density of 393 mice/ha and high quantity and quality of forage, *C. musculus* males reduced their home range size close to the range of the trap (100 m²), and their inter-male overlap close to 0%. Thus, at high density the smallest and non-overlapping male ranges may reflect induced territoriality derived from social restrictions. According to Bond and Wolff (1999) and Ishibashi and Saitoh (2008), the two main factors that should limit reproductive success of male rodents are the number of females to which it has access and the number of male competitors with which it interacts. Nelson (1995a,b) and Bond and Wolff (1999) also reported that home range sizes of male rodents become smaller in response to density increase of either sex, and that intra-sexual competition appears to set upper limits to male home range size and overlap. The smaller home range size and intra-sexual overlap of *C. musculus* males may be a consequence of inter-male territorial aggression and might allow encounter rates among males reduction. Thus, *C. musculus* male home range sizes may have been restricted by the number of ranges of other individuals with which they overlapped; this implies a social limit on home range size. Nevertheless, population density values higher than those manipulated in this study might induce

a breakdown of male territoriality as observed in some rodent species (Kokko and Rankin, 2006; Loughran, 2007).

C. musculus female home range sizes remained similar irrespective of population density. With respect to inter-female overlap, females kept exclusive home ranges in both control and experimental enclosures. Thus, females maintained their territories independent of the population density values. Then, *C. musculus* territorial females may limit the size of the breeding population by constraining other females from settling. However, the strength of spacing exclusion among females would depend on reproductive status, age and relatedness among them (Boonstra, 1984; Heske and Bondrup-Nielsen, 1990; Lambin and Krebs, 1993). *C. musculus* breeding females are more intolerant among them than with juvenile females (Sommaro et al. unpublished results).

According to Bondrup-Nielsen (1985) and Heske and Bondrup-Nielsen (1990) when individuals have mutually exclusive home ranges of constant size the number of home ranges within any patch plot will be equal to patch size divided by the average range size. Thus, when the patch becomes filled with territorial female home ranges, young females attempting to acquire breeding home ranges might disperse in search of available space elsewhere (Bujalska, 1973; Saitoh, 1981), or postpone their maturation avoiding competition with breeding females as it was observed in species of microtines (Anderson, 1980, 1989). The latter would not occur in *C. musculus* since the sexual maturation of juvenile females is independent of adult presence (Sommaro et al., 2009). Although we expected *C. musculus* juvenile females to settle farther away from their mothers at high density due to maternal aggression, our results did not support this prediction. However the low overlap proportion between juveniles and their mothers independently of population density would reflect an active exclusion of the young individuals, near sexual maturity, by their mothers outside the natal site. This exclusion of the offspring by their mothers may be in response to an increment in competition for breeding space between daughters and mothers (competition for resources) and mate avoidance between sons and mothers (inbreeding avoidance). Similar results were observed by Lambin (1994) in *Microtus townsendii*.

In summary, male home ranges were smaller and more exclusive at high densities. Female range sizes remained constant at different population densities and females kept breeding territories irrespective of population abundance. Our results support the hypothesis that spacing behaviour only operates among *C. musculus* adult females. In this species, as it was proposed to *M. townsendii* and *Microtus pennsylvanicus* for Gipps et al. (1981) and Rodd and Boonstra (1988) respectively, male spacing appears to have few influences on population dynamic. On the other hand, spacing behavioural strategy of *C. musculus* females could have a role in regulating population abundances limiting the number of females that acquire breeding spaces. In order to assess the effect of female spacing behaviour on population dynamic it would be important to conduct a long term study of *C. musculus* natural populations.

Acknowledgements

We thank the help of Susan Vilor for correcting the English; Daniela Gomez, the Editor-in-chief and two anonymous reviewers for providing useful comments on an early version of the manuscript. This study was supported by grants from CONICET. The research on live animals was performed in a humane manner and followed guidelines for the care and use of animals (www.sarem.org).

References

- Anderson, P.K., 1980. Evolutionary implications of microtine behavioral systems on the ecological stage. *Biologist* 62, 70–88.



- Anderson, P.K., 1989. Dispersal in rodents: a resident fitness hypothesis. Special Publication of the American Society of Mammalogists 9.
- Andresson, H.P., Ims, R.A., 2001. Dispersal in patchy vole populations: role of patch configuration, density dependence, and demography. *Ecology* 82, 2911–2926.
- Batzli, G.O., Henttonen, H., 1993. Home range and social organization of the singing vole (*Microtus miurus*). *J. Mammal.* 74, 868–878.
- Bond, M.L., Wolff, J.O., 1999. Does access to females or competition among males limit male home-ranges in a promiscuous rodent? *J. Mammal.* 80, 1243–1250.
- Bondrup-Nielsen, S., 1985. An evaluation of the effects of space use and habitat patterns on dispersal in small mammals. *Ann. Zool. Fennici.* 22, 373–383.
- Bondrup-Nielsen, S., 1986. Investigation of spacing behaviour of *Clethrionomys gapperi* by experimentation. *J. Anim. Ecol.* 55, 269–279.
- Bondrup-Nielsen, S., Ims, R.A., 1986. Reproduction and spacing behaviour of females in a peak density population of *Clethrionomys glareolus*. *Ecography* 9, 109–112.
- Boonstra, R., 1978. Effect of adult Townsend's voles (*Microtus townsendii*) on survival of young. *Ecology* 59, 242–248.
- Boonstra, R., 1984. Aggressive behaviour of adult meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) towards young. *Oecologia* 62, 126–131.
- Boulanger, J., Krebs, C.J., 1994. Comparison of capture-recapture estimators of snowshoe hare populations. *Can. J. Zool.* 72, 1800–1807.
- Bujalska, G., 1973. The role of spacing behaviour among females in the regulation of the reproduction in the bank vole. *J. Reprod. Fertil.* 19, 463–472.
- Busch, M., Miño, M.H., Dadon, J.R., Hodara, K., 2000. Habitat selection by *Calomys musculus* (Muridae, Sigmodontinae) in crop areas of the Pampean region, Argentina. *Ecología Austral.* 10, 15–26.
- de Villafañe, G., 1981. Reproducción y crecimiento de *Calomys musculus* murillus (Thomas, 1916). *Hist. Nat.* 33, 237–256.
- de Villafañe, G., Bonaventura, S.M., 1987. Ecological studies in crop fields of the endemic area of Argentine hemorrhagic fever. *Calomys musculus* movements in relation to habitat and abundance. *Mammalia* 51, 233–248.
- Dobson, F.S., 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Anim. Behav.* 30, 1183–1192.
- Erlinge, S., Hoogenboom, I., Agrell, J., Nelson, J., Sandell, M., 1990. Density-related home-range size and overlap in adult field voles (*Microtus agrestis*) in southern Sweden. *J. Mammal.* 71, 597–603.
- Getz, L.L., Oli, M.K., Hofmann, J.E., McGuire, B., Ozgul, A., 2005. Factors influencing movement distances of two species of sympatric voles. *J. Mammal.* 86, 647–654.
- Gipps, J.H.W., Taitt, M.J., Krebs, C.J., 1981. Male aggression and the population dynamic of the vole, *Microtus townsendii*. *Can. J. Zool.* 59, 147–157.
- Hayne, D., 1949. An examination of the strip census method for estimating animal populations. *J. Wildl. Manage.* 13, 145–157.
- Heske, E.J., 1987. Pregnancy interruption by strange males in the California vole. *J. Mammal.* 68, 406–410.
- Heske, E.J., Bondrup-Nielsen, S., 1990. Why spacing behaviour does not stabilize density cyclic populations of microtine rodents. *Oecologia* 83, 91–98.
- Ims, R.A., 1987. Responses in spatial organization and behaviour to manipulations of the food resource in the vole *Clethrionomys rufocanus*. *J. Anim. Ecol.* 56, 585–596.
- Ims, R.A., 1988. The potential for sexual selection in males: effect of sex ratio and spatiotemporal distribution of receptive females. *Evol. Ecol.* 2, 338–352.
- Ishibashi, Y., Saitoh, T., 2008. Effect of local density of males on the occurrence of multimale mating in gray-sided voles (*Myodes rufocanus*). *J. Mammal.* 89, 388–397.
- Jenrich, R., Turner, B., 1969. Measurement of noncircular home range. *J. Theor. Biol.* 22, 227–237.
- Kokko, H., Rankin, D.J., 2006. Lonely hearts or sex in the city? Density-dependent effects in mating systems. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* 361, 319–334.
- Krebs, C.J., Lambin, X., Wolff, J.O., 2007. Social behavior and self-regulation in Murid rodents. In: Wolff, J.O., Sherman, P.W. (Eds.), *Rodent Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*. The University of Chicago Press, pp. 173–181.
- Laconi, M.R., Castro-Vázquez, A., 1998. Precopulatory fighting and other aggressive interactions during mating encounters in the corn mouse, *Calomys musculus* (Muridae, Sigmodontinae). *Mastozoología Neotropical* 5, 5–12.
- Laconi, M.R., Jaiin, G.A., Castro-Vázquez, A., 2000. Influence of different social partners on the survival and growth of pups in two species of *Calomys* (Muridae, Sigmodontinae). *Ethol. Ecol. Evol.* 12, 187–196.
- Lambin, X., 1994. Natal philopatry, competition for resources, and inbreeding avoidance in townsend's voles (*Microtus townsendii*). *Ecology* 75, 224–235.
- Lambin, X., 1997. Home range shifts by breeding female Townsend's voles (*Microtus townsendii*): a test of the territory bequeathal hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40, 363–372.
- Lambin, X., Krebs, C.J., 1991. Can changes in females relatedness influence microtine population dynamics? *Oikos* 61, 126–132.
- Lambin, X., Krebs, C.J., 1993. Influence of female relatedness on the demography of Townsend's vole population in spring. *J. Anim. Ecol.* 62, 536–550.
- Lambin, X., Aars, J., Pieltney, S.B., 2001. Dispersal, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: a review of the empirical evidence. In: Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A., Nichols, J.D. (Eds.), *Dispersal*. Oxford University Press, pp. 110–122.
- Loughran, M.F.E., 2007. Social organization of the male field vole (*Microtus agrestis*): a case of transient territoriality? *Ann. Zool. Fennici.* 44, 97–106.
- Madison, D.M., 1980. Space use and social structure in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7, 65–71.
- Mills, J.N., Childs, J.E., 1998. Ecologic studies of rodent reservoirs: their relevance for human health. *Emerg. Infect. Dis.* 4, 529–537.
- Mills, J.N., Ellis, B.A., McKee, K.T., Maiztegui, J.L., Childs, J.E., 1992. Reproductive characteristics of rodent assemblages in cultivate region of central Argentina. *J. Mammal.* 73, 515–526.
- Moorhouse, T.P., MacDonald, D.W., 2005. Temporal patterns of range use in water voles: do females territories drift? *J. Mammal.* 86, 655–661.
- Moorhouse, T.P., MacDonald, D.W., 2008. What limits male range sizes at different population densities? Evidence from three populations of water voles. *J. Zool.* 274, 395–402.
- Nelson, J., 1995a. Determinants of male spacing behavior in Microtines – an experimental manipulation of female spatial-distribution and density. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37, 217–233.
- Nelson, J., 1995b. Intrasexual competition and spacing behaviour in males of the field vole, *Microtus agrestis*, as revealed under constant female density and spatial distribution. *Oikos* 73, 9–14.
- Nelson, J., 1997. Determinants of male spacing behaviour in microtines: an experimental manipulation of female spatial distribution and density. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37, 217–223.
- Ochiai, K., Susaki, K., 2002. Effects of territoriality on population density in the Japanese serow (*Capricornis crispus*). *J. Mammal.* 83, 964–972.
- Ostfeld, R.S., 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *Am. Nat.* 126, 1–15.
- Ostfeld, R.S., 1986. Territoriality and mating system of California voles. *J. Anim. Ecol.* 55, 691–706.
- Ostfeld, R.S., 1990. The ecology of territoriality in small mammal. *Trends Ecol. Evol.* 5, 411–415.
- Ostfeld, R.S., Lidicker Jr., W.Z., Heske, E.J., 1985. The relationship between habitat heterogeneity, space use and demography in a population of California voles. *Oikos* 45, 433–442.
- Pocock, M.J., Searle, J.B., White, P.C.L., 2004. Adaptations of animals to commensal habitats: population dynamics of house mice *Mus musculus domesticus* on farms. *J. Anim. Ecol.* 73, 878–888.
- Priotto, J., Polop, J., 2003. Effect of overwintering adults on juvenile survival of *Calomys venustus* (Muridae: Sigmodontinae). *Austral Ecol.* 28, 281–286.
- Priotto, J., Steinmann, A.R., Provencal, M.C., Polop, J.J., 2004. Juvenile dispersal in *Calomys venustus* (Muridae: Sigmodontinae). *Acta Oecol.* 25, 205–210.
- Pusey, A.E., 1987. Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends Ecol. Evol.* 2, 295–299.
- Rodd, H.F., Boonstra, R., 1988. Effects of adult meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, on young conspecifics in field populations. *J. Anim. Ecol.* 57, 755–770.
- Saitoh, T., 1981. Control of female maturation in high density populations of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*. *J. Anim. Ecol.* 50, 79–87.
- Sommaro, L., Gomez, D., Steinmann, A., Priotto, J., 2009. Sexual maturation and reproductive activity of spring-born female corn mice, *Calomys musculus*, in absence of adults. *Mastozoología Neotropical* 16, 403–410.
- Steinmann, A.R., 2006. Comportamiento de espaciamiento de *Calomys musculus* (Rodentia: Muridae). Universidad Nacional de Río Cuarto, Río Cuarto, Argentina. Thesis.
- Steinmann, A., Priotto, J., Castillo, E., Polop, J., 2005. Size and overlap of home range in *Calomys musculus* (Muridae: Sigmodontinae). *Acta Theriol.* 50, 197–206.
- Steinmann, A., Priotto, J., Sommaro, L., Polop, J., 2006a. Spacing behaviour of juveniles corn mice, *Calomys musculus* at the beginning of the breeding period, in absence of adult males. *Acta Oecol.* 29, 305–310.
- Steinmann, A., Priotto, J., Sommaro, L., Polop, J., 2006b. The influence of adult female absence on the spacing behaviour of juvenile corn mice, *Calomys musculus*: a removal experiment. *Ann. Zool. Fennici.* 43, 366–372.
- Steinmann, A.R., Priotto, J.W., Polop, J.J., 2009. Territorial behaviour in corn mice, *Calomys musculus* (Muridae: Sigmodontinae), with regard to mating system. *J. Ethol.* 27, 51–58.
- Stickel, L., 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *J. Mammal.* 35, 1–5.
- Taitt, M.J., Krebs, C.J., 1985. Population dynamics and cycles. Special Publication of American Society Mammalogist 8, 567–620.
- Tamarin, R.H., 1983. Animal population regulation through behavioral interactions. *Spec. Publ. No 7*. In: Eisenberg, J.F., Kleiman, D.V. (Eds.), *Advances in the Study of Mammalian Behavior*. The American Society of Mammalogist, pp. 698–720.
- White, G.C., Burnham, K.P., 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46, S120–A139.
- White, G.C., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Otis, D.L., 1982. Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations. Los Alamos National Laboratory Report LA-8787-NERP, Los Alamos, New Mexico.
- Wilson, E.O., 1975. *Sociobiology: the New Synthesis*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Wolff, J.O., 1993. What is the role of adults in mammalian juvenile dispersal? *Oikos* 68, 173–176.
- Wolff, J.O., 1994. More on juvenile dispersal in mammals. *Oikos* 71, 349–351.
- Wolff, J.O., 2003. Density-dependence and the socioecology of space use in rodents. In: Singleton, G.R., Hinds, L.A., Krebs, C., Spratt, D. (Eds.), *Rats, Mice and People: Rodent Biology and Management*. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra, pp. 124–130.

- Wolff, J.O., Lundy, K.I., 1985. Intra-familial dispersion patterns in white-footed mice, *Peromyscus leucopus*. Behav. Ecol. Sociobiol. 17, 831–834.
- Wolff, J.O., Schaubert, E.M., 1996. Space use and juvenile recruitment in gray-tailed voles in response to intruder pressure and food abundance. Acta Theriol. 41, 35–43.
- Wolff, J.O., Peterson, J.A., 1998. An offspring-defence hypothesis for territoriality in female mammals. Ethol. Ecol. Evol. 10, 227–239.
- Wolff, J.O., Lundy, K.I., Baccus, R., 1988. Dispersal, inbreeding avoidance and reproductive success in white-footed mice. Anim. Behav. 36, 456–465.
- Wolff, J.O., Mech, S.G., Dunlap, A.S., Hodges, K.E., 2002. Multi-male mating by paired and unpaired female prairie voles (*Microtus ochrogaster*). Behaviour 139, 1147–1160.
- Zedrosser, A., Støen, O., Sæbø, S., Swenson, J., 2007. Should I stay or should I go? Natal dispersal in the brown bear. Anim. Behav. 74, 369–376.

U N R C
Biblioteca Central



71252

71252