

**BIOLOGIA Y ECOMORFOLOGIA POBLACIONAL DE LA RATA**

**ALMIZCLERA (*Ondatra zibethicus*) EN TIERRA DEL FUEGO.**



**Tesis doctoral**

**Lic. Guillermo Alejandro Deferrari**

**Director de Tesis**

**Dra Marta Lizarralde**

**Co-directores de tesis**

**Dr Hector Pucciarelli**

**Dra Silvia Dahinten**

**Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC.CONICET)  
Ushuaia. Tierra del Fuego. Argentina.**

# INDICE GENERAL

## ÍNDICE GENERAL

### ABREVIATURAS.

### RESUMEN Y PALABRAS CLAVE

### CAPÍTULO 1. INTRODUCCION GENERAL.

Introducción.....	1
Características biológicas de la especie.....	3
Aspectos Ecomorfológicos.....	7
Hipótesis de trabajo.....	9
Objetivos. ....	10
Estructura de la Tesis.....	11

### CAPÍTULO 2. AREA DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA DE TRABAJO.

Área de estudio.....	12
Determinación de la Edad .....	24

### CAPÍTULO 3. MORFOLOGÍA

Introducción.....	28
Morfología.....	28
Caracteres craneanos métricos, no métricos e índice de asimetría.....	28
Materiales y métodos.....	32
Caracteres craneanos métricos, no métricos e índice de asimetría.....	32
Peso corporal y variables externas. ....	35
Factor de Condición e Índice de Crecimiento.....	35
Resultados .....	36
Caracteres craneanos métricos.....	89
Caracteres no métricos e Índice de asimetría. ....	43
Morfología.....	52
Discusión .....	58
Caracteres craneanos métricos.....	58
Morfología.....	59
Caracteres no métricos e Índice de asimetría. ....	61

## **CAPÍTULO 4. GENÉTICA.**

Introducción.....	63
Materiales y métodos.....	64
Análisis citogenético.....	64
Técnica de médula ósea.....	64
Técnica de cultivo de linfocitos.....	64
Bandeo C.....	65
Bandeo G.....	66
Bandeo de Enzimas de Restricción.....	66
Análisis microscópico.....	67
Extracción y purificación de ADN.....	68
Técnica de PCR.....	69
Marcadores moleculares.....	70
Resultados .....	70
Características citogenéticas.....	70
Marcadores Moleculares.....	72
PCR.....	72
Discusión .....	74

## **CAPÍTULO 5. HISTORIA NATURAL.**

Introducción.....	76
Materiales y métodos.....	79
Distribución.....	79
Caracterización de las casas.....	79
Abundancia.....	79
Alimentación.....	81
Parásitos.....	82
Estructura de edad y sexo.....	56
Fecundidad.....	83
Resultados .....	84
Distribución.....	84
Caracterización de casas y madrigueras.....	86
Densidad.....	89
Estructura de edad y sexo.....	90
Fecundidad.....	91
Alimentación.....	95
Parásitos.....	95
Discusión .....	96
Distribución.....	96
Caracterización de casas y madrigueras.....	97
Densidad.....	100
Estructura de edad y sexo.....	102

Fecundidad.....	102
Alimentación.....	105
Parásitos.....	106
<b>CAPÍTULO 6 CONSIDERACIONES FINALES.</b>	
Consideraciones Finales.....	109
Perspectivas.....	112
<b>CAPÍTULO 7 BIBLIOGRAFIA.</b>	
Bibliografía general.....	114

## ÍNDICE DE ABREVIATURAS.

A1	Altura mandibular 1.
A2	Altura mandibular 2.
A3	Altura mandibular 3.
A4	Altura mandibular 4.
A5	Altura mandibular 5.
ALFM	Alto del foramen magnum.
AFM	Ancho del foramen magnum.
BW	Ancho del neurocráneo.
BL	Largo del neurocráneo.
CL	Largo condilobasal.
DL	Largo de la diastema.
F.C	Factor de condición.
FIL	Largo del foramen incisivo.
FF	Foramen frontal.
FFI	Foramen Frontal Izquierdo.
FFD	Foramen Frontal Derecho.
FMA	Foramen Maxilar a.
FMaI	Foramen Maxilar a Izquierdo.
FMaD	Foramen Maxilar a Derecho.
FMb	Foramen Maxilar b
FMbI	Foramen Maxilar b Izquierdo.
FMbD	Foramen Maxilar b Derecho.
FH	Foramen Hipogloso.
FHI	Foramen Hipogloso Izquierdo.
FHD	Foramen Hipogloso Derecho.
FMENa	Foramen Mentoniano a.
FMENaI	Foramen Mentoniano a Izquierdo.
FMENaD	Foramen Mentoniano a Derecho.
FMENb	Foramen Mentoniano b.
FMENbI	Foramen Mentoniano b Izquierdo.
FMENbD	Foramen Mentoniano b Izquierdo.
H1	Altura maxilar 1.
H2	Altura maxilar 2.
H3	Altura maxilar 3.
H4	Altura maxilar 4.
H5	Altura maxilar 5.
H6	Altura maxilar 6.
I.C	Indice de crecimiento.
IW	Ancho interorbital.
LES	Longitud del esplanocráneo.
LML	Largo de la superficie dental inferior.
RW	Ancho del rostro.
S.I.	Sitio Islas.
S.K.	Sitio Kaiken.
SSL	Largo de la sutura sagital.
S.U.	Sitio Ushuaia.
UML	Largo de la superficie dental superior.
ZW	Ancho zigomático.

"BIOLOGIA Y ECOMORFOLOGIA POBLACIONAL DE LA RATA

ALMIZCLERA (*Ondatra zibethicus*) EN TIERRA DEL FUEGO."

# CAPITULO 1

## INTRODUCCION GENERAL

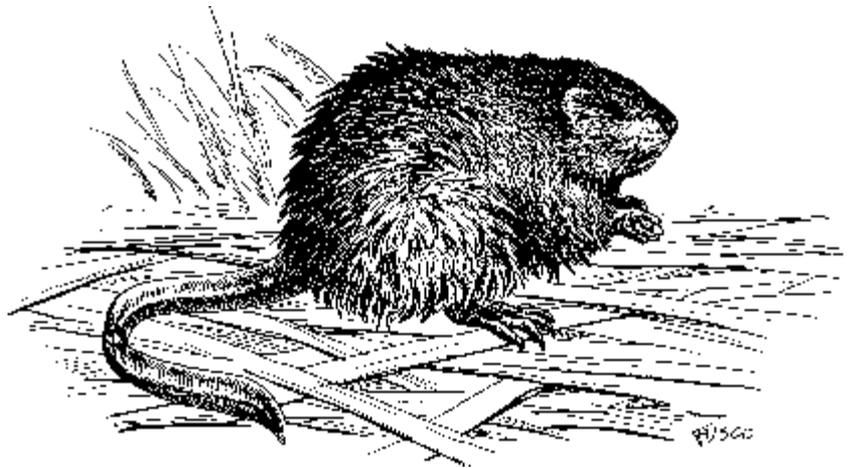


"BIOLOGIA Y ECOMORFOLOGIA POBLACIONAL DE LA RATA

ALMIZCLERA (*Ondatra zibethicus*) EN TIERRA DEL FUEGO."

## CAPITULO 2

# ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS DE MUESTREO



"BIOLOGIA Y ECOMORFOLOGIA POBLACIONAL DE LA RATA  
ALMIZCLERA (*Ondatra zibethicus*) EN TIERRA DEL FUEGO."

## CAPITULO 3

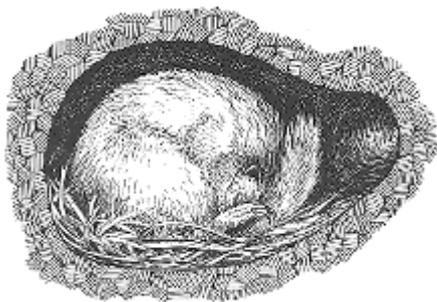
# MORFOLOGÍA



"BIOLOGIA Y ECOMORFOLOGIA POBLACIONAL DE LA RATA  
ALMIZCLERA (*Ondatra zibethicus*) EN TIERRA DEL FUEGO."

# CAPITULO 4

## GENÉTICA



"BIOLOGIA Y ECOMORFOLOGIA POBLACIONAL DE LA RATA  
ALMIZCLERA (*Ondatra zibethicus*) EN TIERRA DEL FUEGO."

# CAPITULO 5

## HISTORIA NATURAL



"BIOLOGIA Y ECOMORFOLOGIA POBLACIONAL DE LA RATA

ALMIZCLERA (*Ondatra zibethicus*) EN TIERRA DEL FUEGO."

# CAPITULO 6

## CONSIDERACIONES FINALES



"BIOLOGIA Y ECOMORFOLOGIA POBLACIONAL DE LA RATA  
ALMIZCLERA (*Ondatra zibethicus*) EN TIERRA DEL FUEGO."

# BIBLIOGRAFÍA





“La voluntad obstinada de perseguir una ambición propia es la fuerza que puede hacer superar cualquier obstáculo”.

## Agradecimientos:

Quisiera agradecer a todos aquellos que han colaborado y me han apoyado a lo largo de esta etapa.

Primero que nada a mi familia que ha sufrido de la misma manera que yo 15 años de vernos poco para lo familiares que somos producto de estos 3000 km. que nos separan. A Gladys y Camilo mis padres quienes dieron libertad a mi desarraigo, a mis abuelas (a pesar de que hoy una ya no esté) mi hermana Karina y mis sobrinos Augusto y Erik de quienes me perdí de acompañar su crecimiento hasta su actual adolescencia. A Carolina, mi amor desde la Facultad y que supo continuar desde La Plata a Ushuaia, por su acompañamiento incondicional en las buenas y en las malas.

No debo olvidarme del Dr. Pucciarelli, mi codirector tío postizo y quien aportó a mi camino de biólogo con unas cuantas disecciones de ratas en la Facultad de medicina hace ya como 25 años, y a dos personas que también hicieron su aporte desde lo mediático para formar mi vocación como Carl Sagan y Jacques Cousteau

A la Dra. Marta Lizarralde quien me brindó junto al Dr Bianchi la oportunidad de acceder a Conicet, de llegar a Ushuaia y de finalizar esta tesis doctoral. Como referencia, allá por mis últimos años de facultad me puse como meta laboral Tierra del Fuego, vaya uno a saber porque causa del destino ya que no conocía nada de la provincia, y finalmente ellos fueron quienes permitieron cumplir con ese objetivo de estudiante, trabajar en Ushuaia.

Gracias a Julio y a Sergio por los momentos compartidos a lo largo de años de salidas de campo, sin olvidar de todo el personal de CADIC que ha colaborado a lo largo de estos años al mando de botes y camionetas.

A Laura y Oscar que abrieron sus puertas desde siempre y a todos los amigos y compañeros que fueron compañía y soporte durante todos estos años. A Pastur y Cecilia, al Buja, Daniel y Marcelo por el tiempo y las noches compartidas y el tiempo de convivencia.

Creo necesario agradecer a las mismísimas ratas almizcleras ya que sin ellas este trabajo hubiera sido imposible de realizar.

Y por último a mi perseverancia en la lucha a veces solitaria en busca de este objetivo.

## RESUMEN Y PALABRAS CLAVES

### BIOLOGÍA Y ECOMORFOLOGÍA POBLACIONAL DE LA RATA ALMIZCLERA (*Ondatra zibethicus*) EN TIERRA DEL FUEGO

*Ondatra zibethicus* (L), comúnmente conocida como "rata almizclera" o "muskrat" en su región de origen, es un roedor semiacuático que fue introducido en la Isla Grande de Tierra del Fuego en la década del 40 para el aprovechamiento de su piel considerada valiosa en el mercado comercial de pilíferos. En líneas generales, las especies introducidas son en su mayoría especies generalistas y oportunistas que se adaptan más fácilmente y llegan a incrementar rápidamente su población y uso de hábitats. La introducción de *Ondatra zibethicus* en Tierra del Fuego plantea el desarrollo de un estudio poblacional informativo, no sólo desde el punto de vista ecológico como especie invasora, sino también porque permite analizar la estructura genética de poblaciones pequeñas y aisladas.

Se analizaron caracteres morfológicos de *Ondatra* que permiten caracterizar a la población desde su morfología corporal y craneana, como así también su constitución genética y parámetros ecológicos a fin de explorar su historia de vida. La ausencia de predadores y de un régimen de caza permitió a la especie colonizar tanto ambientes lóticos como lénticos en la Provincia, ocupando actualmente la totalidad de los cursos de agua, y tolerando una amplia diversidad de ambientes. En este estudio, las características morfológicas se vieron influenciadas por las condiciones ambientales, no encontrándose correlación entre éstas y los niveles de asimetría fluctuante. En sitios más favorables los individuos demostraron poseer un mayor peso, ser más largos y poseer un mayor Factor de condición e Índice de crecimiento. De la misma manera, las condiciones de un ambiente menos favorable, se ven reflejadas en los menores valores hallados para las variables estudiadas.

La colonización de rata almizclera está asociada a la sucesión de ambientes inundados, incluyendo a aquellos generados por castor (*Castor canadensis*), en donde son importantes cambios en la profundidad del agua y heterogeneidad de la vegetación emergente, ya que influyen particularmente en la supervivencia de invierno, cuando el acceso al alimento y la presencia de predadores son críticas.

El análisis exploratorio de su historia de vida demostró que la rata almizclera es 100% herbívora, consumiendo preferentemente plantas acuáticas y terrestres, con las cuales también construyen casas y madrigueras. Se estimó una abundancia de 24,8 ejemplares por hectárea en zonas de alta productividad y en el período pre-reproductivo,

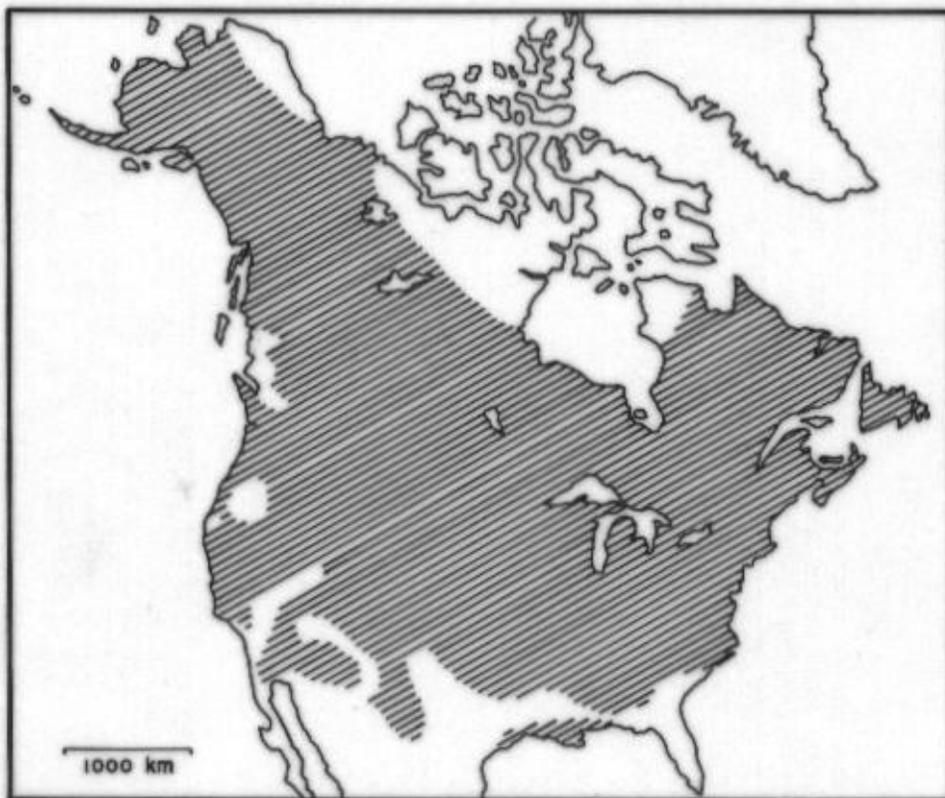
considerándose un máximo de 125 ejemplares por hectárea en el post-reproductivo. Se registró actividad reproductiva entre los meses de Septiembre y Febrero, estimándose una o dos camadas por año y una media de 5,33 individuos por camada.

No se encontraron diferencias genéticas entre los individuos analizados aunque el análisis de un marcador molecular realizado complementariamente, indica en forma preliminar que la población fueguina comienza a diferenciarse de su población de origen mediante mecanismos evolutivos, que seguirán siendo estudiados exclusivamente a nivel molecular.

**PALABRAS CLAVE:** *Ondatra*. Tierra del Fuego. Ecomorfología. Fauna introducida. Rata almizclera.

El manejo de recursos naturales consiste en dirigir o controlar su producción o uso a fin de alcanzar determinados objetivos. No cabe duda que, desde un punto de vista ecológico, la introducción de plantas y animales desde una parte del mundo a otra, tiene efectos en la evolución y adaptación tanto en las especies introducidas como en las que ya se encuentran en el ecosistema receptor. Las especies introducidas tienen que encontrar un lugar y adaptarse a un ambiente nuevo para lo cual existe una variedad de estrategias imprescindibles de conocer a fin de manejar un recurso y predecir los efectos de manipulación de hábitat.

La rata almizclera, *Ondatra zibethicus* es originaria de América del Norte en donde ocupa casi la totalidad del territorio desde Canadá y el Labrador hasta Arizona y Louisiana (Figura 1).



**Figura 1:** Distribución de origen de *Ondatra*.

Esta especie, una de las de mayor importancia peletera del mercado internacional en décadas pasadas, fue introducida como consecuencia de su valor económico y de su creciente demanda comercial en diversos países de Europa, Asia y América del Sur. La importancia de la especie dentro del comercio de pieles tentó a su aclimatación en criaderos de Europa, desde donde escaparon e invadieron todo el continente y una parte de Asia septentrional. Su alta densidad constituyó un peligro debido a los canales y a los movimientos de tierra que producen en las orillas de los cursos de agua, lo que obligó a los países de Europa, a excepción de Finlandia y la por entonces Unión Soviética, a iniciar una lucha natural en contra de su proliferación (Le Boulenge, 1972). Actualmente las áreas con poblaciones introducidas de *Ondatra* incluyen el oeste de Europa, Escandinavia, Japón, Rusia (Willner et al., 1980) y en Sudamérica, Argentina.

A partir de 1940 y a raíz de una gestión del entonces Ministerio de Marina de Argentina, se decide introducir en la Isla Grande de Tierra del Fuego diversos pilíferos de importancia económica. Esta decisión se basó en la baja diversidad de especies autóctonas que pudieran ser utilizadas como recurso natural por su alto valor en la industria peletera. Es así como, entre los años 1940 y 1950, se introducen conjuntamente desde Canadá el castor (*Castor canadensis*) y la rata almizclera (*Ondatra zibethicus*). Existen numerosas versiones sobre el sitio y la cantidad de ejemplares liberados en Tierra del Fuego. Massoia y Chevez (1993) citan varias de ellas comentando que el plan original de sueltas era de 50 ejemplares en la península de Ushuaia, 100 en Puerto Harberton, 100 en Bahía Tethis, 100 en Bahía Aguirre, 100 en Lago Yehuín, 50 en lagunas cercanas a Río Grande y 50 en Isla de los Estados.

También hacen referencia a diferentes sueltas realizadas en Abril de 1948 y en donde dan a conocer los siguientes números: 14 machos y 37 hembras en una suelta del Lago Yehuín, 10 machos y 37 hembras en Bahía Brown, 28 machos y 36 hembras en Puerto Español y finalmente 12 machos y 4 hembras en Bahía Tethis.

Daciuk (1978) señala la introducción por parte del Ministerio de Marina de 225 ejemplares traídos en 1948 desde Canadá, 75 machos y 150 hembras. De ellos, fueron liberados en Lago Yehuín 14 machos y 15 hembras, en el Río Olivia 4 machos y 5 hembras, en Bahía Brown 10 machos y 37 hembras, en Puerto Español 28 machos y 36 hembras, en Bahía Tethis 12 machos y 14 hembras, y el resto de los ejemplares en Bahía Sloggett.

Al efectuarse la introducción de *Ondatra*, no había información sobre los aspectos básicos de la especie que permitiera planificar en el tiempo una

utilización adecuada de los parámetros poblacionales, por lo que en líneas generales, no hubo decisión para su explotación comercial hasta años posteriores.

Dada su rápida aclimatación, la población se fue incrementando en los siguientes años y para 1954 su cantidad comenzaba a alarmar a los pobladores por los daños ocasionados a los depósitos de forrajes y alimentos y por minar con aberturas las orillas de los ríos. Ello determinó que el Ministerio de Agricultura y Ganadería por resolución 1227 de setiembre de 1954, incluya a esta especie en la nómina de mamíferos considerados dañinos o perjudiciales, liberando su caza durante todo el año (Godoy, 1963).

Recién a partir de 1981 el Gobierno de Tierra del Fuego comienza a regular la explotación del castor y, en muy poca escala, la de la rata almizclera. La explotación de esta última estuvo signada por innumerables inconvenientes, tales como falta de planes de manejo sistemático y su continuidad en el tiempo, ausencia de información biológica sobre la especie en el contexto fueguino, carencia de trampas de captura específica, inexistencia de técnicas de procesamiento artesanal de la piel, falta de leyes que regulen el trampeo, y otros factores que determinaron que la explotación fuera infructuosa provocando que ambas especies continuaran expandiéndose hacia el resto del Archipiélago Fueguino.

Básicamente dada la ausencia de variedad de predadores naturales y competidores del hemisferio Norte, la potencialidad para la producción y utilización del recurso se ha incrementado con el tiempo. En la actualidad, y en particular debido a la oscilación del valor comercial de las pieles en nuestro país, la recolección anual se practica a muy baja escala, por pocos cazadores que practican la actividad en forma marginal y estacional.

## CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS DE LA ESPECIE

*Ondatra zibethicus* (Linnaeus, 1766), comúnmente conocida como "rata almizclera" o "muskrat", es un roedor semiacuático (Figura 2).



**Figura 2:** *Ondatra zibethicus*.

Es la especie de mayor tamaño dentro de la familia Muridae (Rodentia), alcanzando una longitud total de aproximadamente 55 cm y un peso adulto entre 700 y 1800 g. (Willner et al., 1980). El género *Ondatra* pertenece a la subfamilia Microtinae constando además la especie *Ondatra zibethicus* con 16 subespecies.

Como una de las principales adaptaciones al ambiente semiacuático presenta labios que cierran detrás de los incisivos permitiendo al animal roer mientras está sumergido. Las pequeñas patas delanteras son usadas para manipular el alimento y el material para la construcción de madrigueras, mientras que las patas traseras están adaptadas para nadar presentando membrana interdigital. Durante el buceo los individuos pueden estar sumergidos hasta 20 minutos. Poseen también un pelaje que forma un colchón de aire favoreciendo la impermeabilidad y acrecentando el aislamiento térmico. Ambos sexos poseen glándulas de almizcle funcionales de posición

perianal. Las hembras presentan comúnmente tres pares de mamas (1 pectoral y 2 inguinales) pudiendo a veces presentar hasta 4 ó 5 pares (Willner et al., 1980).

En el Hemisferio Norte los picos de actividad reproductiva ocurren en invierno y en latitudes altas están confinados a primavera y verano con los primeros nacimientos en Abril. Estudios realizados en América del Norte sugieren la existencia de un gradiente latitudinal en número de camadas por año y de tamaño de las mismas, disminuyendo hacia el polo (Simpson y Boutin, 1993; Danell, 1977,1978; Errington, 1963 y Vincent y Quere, 1972). Son considerados monógamos (Mesier et al., 1990; Sather 1958; Proulx y Gilbert 1983), con un período de gestación que varía entre 25-30 días y una longevidad de 3 - 4 años. De acuerdo con Le Boulenge (1972), luego de un mes de gestación los nuevos individuos nacen desnudos y ciegos, pesando aproximadamente 20 g y midiendo alrededor de 10 cm. Su pelaje aparece a la semana y sus ojos se abren a la segunda semana cuando ya alcanza los 20 cm y los 90 g de peso. El incremento de peso dependerá del número de individuos en la madriguera y del tipo de nutrición, denominándose sub-adultos entre los 3-4 meses de vida. Hacia el segundo mes son separados y obligados a buscar su madriguera dentro del territorio paterno debido la ferocidad de las madres, quienes protegen a las últimas camadas.

El género *Ondatra* utiliza como característica en el Hemisferio Norte dos tipos de construcciones; una principal donde habitan y otra secundaria que consiste en un montículo de vegetación sobre el cual se alimenta, denominado "plataforma de comida". Ambas estructuras representan signos característicos de la actividad de la especie en un hábitat determinado. La actividad de las ratas almizcleras está centrada alrededor de dos tipos de construcciones principales: madrigueras cavadas en el sustrato y casas construidas sobre la vegetación emergente. La construcción principal sirve como estructura de protección luego de la primavera y como refugio durante el invierno dependiendo del ambiente si las ratas almizcleras construyen casas o cavan madrigueras en el sustrato (Messier y Virgl, 1992). La construcción de las casas comienza generalmente sobre un sustrato provisto por la vegetación flotante de la zona. Las casas están construidas sobre el nivel del agua y comunicadas al exterior por túneles debajo del agua. Willner et al. (1980), sostiene que el sitio de construcción de la casa y/o madriguera estaría influenciado por la profundidad del agua, textura del suelo y la cantidad de plantas acuáticas.

La presencia de alimento y un adecuado nivel de agua llevan a los adultos a seleccionar un ambiente donde establecerse. Los machos más fuertes

ocupan los mejores lugares forzando a los otros a hábitats marginales (Virgl y Messier, 1992; Earhart, 1969). Esta territorialidad es señalada por Proulx (1989) como productora de la mayoría de las heridas durante la estación de reproducción. Si bien se asume a los individuos como territoriales durante la estación de cría (Errington, 1963; Proulx y Gilbert, 1983; Hjalten, 1991) esto no fue demostrado empíricamente. El comportamiento gregario en invierno (Errington, 1963) sugiere que la territorialidad es un fenómeno estacional. Aparentemente en el periodo de mayor agresividad los subadultos son expulsados de la madriguera paterna (Earhart, 1969), permaneciendo cercanos al lugar de nacimiento durante el primer año (Smith et al. 1988) si el hábitat en que se encuentran es favorable. Una vez establecidos, se alimentan dentro de un radio de 5 a 10 metros de la casa y los movimientos se realizan en un rango no mayor de 150 metros tanto en verano como en invierno (Mac Arthur, 1978; Proulx y Gilbert, 1983 y Dannel 1978e). Durante otoño e invierno los individuos se tornan sedentarios (Clark y Kroekel, 1993) y los movimientos se producen por altos niveles de población o bajas condiciones de nivel de agua que los lleva a desplazarse del hábitat familiar. En el Hemisferio Norte es la primavera el período de dispersión de la especie (Parker y Maxwell, 1984). Messier et al. (1990) también establecen picos de movimiento en primavera previo a la estación de apareamiento y señalan otro en otoño debido a la dispersión de los juveniles.

La presencia de ciclos poblacionales en la rata almizclera es citada tanto para Europa como para Norteamérica (Mc Leod, 1950; Dannel, 1978e; Butler, 1962; Elton y Nicholson, 1942). Las causas de estos ciclos no son claras pero podrían atribuirse a la predación sobre juveniles de *Ondatra*, debido a factores climáticos o a la relación con la densidad de otras presas en el área. Mc Leod (1950) sugiere como causa de estos picos a cambios en la mortalidad. Elton y Nicholson (1942) consideran que los ciclos están determinados por ciclos en las condiciones climáticas. Danell (1978) reporta en Suecia la existencia de ciclos en poblaciones de rata almizclera después de producido un aumento en la población de ratones de los géneros *Clethrionomys* y *Microtus*. Esto ha sido atribuido a una relación predador-presa en donde el zorro concentraría su actividad predatora sobre los ratones, presa más abundante y fácil de capturar. Este hecho desencadenaría así el incremento de la población de ratas almizcleras que culminaría en una fase pico de su ciclo poblacional al año siguiente. Para Bulmer (1974, 1975) el ciclo predador-presa en Canadá estaría relacionado no con el zorro, sino con el visón. En cuanto a la duración de estos ciclos varían entre 4 o 10 años, citándose de 4 a 5 años en Manitoba, 6 años en Canadá y 10 años en Estados Unidos (Mc Leod, 1950; Butler, 1962; Elton y

Nicholson, 1942). De acuerdo a Erb et al. (2000) esta variación dependería de los predadores y de la latitud del lugar ya que encuentran que a latitudes más bajas los ciclos son más largos.

## **ASPECTOS ECOMORFOLÓGICOS**

Williams en 1972 y Karr y James en 1975, (Losos, 1990) propusieron independientemente el término ecomorfología para definir la relación entre los aspectos más sutiles de la morfología, la ecología y el comportamiento. El objetivo de los estudios ecomorfológicos es demostrar que la variación en caracteres ecológicos entre especies está correlacionada o causada por diferencias en morfología, función o fisiología (Westneat, 1995). Numerosos estudios posteriores mostraron correlaciones entre morfología y aspectos ecológicos y/o de comportamiento entre miembros de una comunidad. Estas aproximaciones fueron sin embargo criticadas y distintos estudios fracasaron en descubrir relaciones entre morfología y ecología (Losos, 1990).

No obstante, algunos estudios han demostrado que en ciertas especies y/o poblaciones la variación morfológica está relacionada con diferencias en ecología o comportamiento (Maglia, 1996). Pankakoski (1985), implementó estudios ecomorfológicos en rata almizclera en donde las poblaciones de individuos con mayor índice de crecimiento presentaron reducidos valores de asimetría fluctuante, esto estaría relacionado con el hecho de hallarse bajo mejores condiciones ambientales, lo cual se traduce en mejor calidad o condición de hábitat.

Cuando las condiciones ambientales cambian, los organismos y las poblaciones deben resistir a la presión de dichas variaciones, de tal modo que el desarrollo de los individuos puede verse alterado o modificado en diferente grado. En estas situaciones, la producción de fenotipos consistentes se halla muy condicionada a la canalización y a la estabilidad del desarrollo, conceptos estrechamente relacionados entre sí e implicados, aunque de modo diferente, en amortiguar las perturbaciones que aparecen durante la morfogénesis. El primer término se refiere al proceso que permite la producción de un fenotipo específico bajo diferentes condiciones ambientales y genéticas. Se trata, en definitiva, de una propiedad del genoma que tiende a asegurar que una vía de desarrollo permanezca dentro de una trayectoria adecuada. El segundo concepto corresponde específicamente a un resultado en concreto, al que se llega como producto del accionar de los procesos que resisten o atenúan los accidentes de una trayectoria de desarrollo dentro de un ambiente particular.

En este mismo contexto se sitúa la noción de Inestabilidad en el Desarrollo (ID), que es entendida como el resultado del conjunto de pequeños accidentes estocásticos que tienden a alterar la precisión del desarrollo dentro de un ambiente determinado. Debe tenerse en cuenta que aunque estabilidad e inestabilidad parezcan a priori conceptos contrapuestos en realidad no lo son dado que, mientras el primero contempla un proceso que debe tener una base genética, el segundo se refiere exclusivamente a un fenómeno no genético. Sin embargo, si bien se tiende a aceptar que la heredabilidad de la ID es muy baja, existen trabajos que apuntan a la dirección contraria.

De acuerdo con la distinta distribución de la diferencia entre el valor izquierdo y derecho de un carácter se distinguen tres clases de asimetría bilateral. La asimetría direccional, la antisimetría y la asimetría fluctuante. Estos tipos de asimetría son producidos por distintos mecanismos fisiológicos que operan a fin de controlar el desarrollo de estructuras particulares. (Leary y Allendorf, 1989).

Si la asimetría direccional está ausente o es despreciable, la diferencia entre dos partes homólogas debe ser tomada primeramente como debida a la asimetría fluctuante. Este tipo de asimetría a menudo puede ser detectado en tratamientos de variables continuas y son tomados como una medida del grado de desarrollo de homeostasis que ocurre durante la ontogenia.

El stress ambiental se asocia a menudo con el incremento de la asimetría fluctuante en algunos organismos. Se encontraron altos niveles de asimetría en peces que habitaban zonas cercanas a centros industriales y en lagos con altas concentraciones de mercurio y bajo PH. El pez marino *Leuresthes tenuis* muestra un incremento asimétrico del radio fino de la aleta pectoral cuando es expuesto a un aumento de concentración de DDT durante el desarrollo (Valentine y Soulé, 1973). Trinkaus (1978) determinó un alto nivel de asimetría en rasgos discontinuos del cráneo y del esqueleto post-craneano humano, indicando que existe influencia de factores ambientales sobre la expresión de estos caracteres. Perizonius (1979 a, b) estudió asimetría en rasgos discontinuos bilaterales humanos, sugiriendo que no queda claro si la manifestación asimétrica de un carácter en un individuo tiene un significado genético directo, y si la asimetría fluctuante es incrementada por stress ambiental.

Estos altos niveles de asimetría en la población pueden a su vez indicar pérdida de variación genética como resultado de un desarrollo perturbado. Todas las poblaciones conocidas que tienen pérdida de variación genética producto de endocría, cuellos de botella o exposición a contaminación, presentan altos niveles de asimetría fluctuante (Leary y Allendorf, 1989).

Ciertos genotipos muestran mayores niveles de asimetría fluctuante que otros. Algunos estudios han demostrado que los individuos homocigotas exhiben menor estabilidad en el desarrollo que los heterocigotas, y que esto se expresaría en un incremento de asimetría fluctuante (Leamy 1984; Soulé 1979). Sin embargo, de acuerdo con Bader (1965) no existen indicios de que los homocigotas, como grupo homeostático más débil, presenten mayor asimetría fluctuante cuando se compararon con los heterocigotas, por lo que aparentemente no habría relación entre asimetría y grado de heterocigosis individual. La relación entre variabilidad genética y asimetría fue analizada en ciervos de cola blanca por Smith et al. (1983), quienes no encuentran una asociación significativa entre heterocigosidad individual de siete loci polimórficos y asimetría en 5 caracteres. Estos trabajos indicarían que la asimetría fluctuante de caracteres morfológicos en mamíferos es independiente del nivel de la variabilidad genética.

## HIPÓTESIS DE TRABAJO

El presente trabajo de Tesis Doctoral es un estudio exploratorio de las características morfológicas y ecológicas de la especie *Ondatra zibethicus* en Tierra del Fuego.

En un contexto biológico evolutivo la relación entre morfología y variabilidad ambiental tendría implicancias en el tamaño y forma de ciertos órganos y consecuentemente sobre la aptitud y eficiencia biológica de la especie. En este sentido existen numerosas situaciones aplicadas a diferentes poblaciones animales que permiten sustentar la hipótesis (Holbrook, 1982; Pankakoski, 1986). La variación en la morfología podría ser expresada a través de caracteres corporales y esqueléticos (métricos y no métricos) y sería un veraz indicador de la calidad ambiental. Este hecho sin duda está relacionado con los mecanismos de selección natural de las poblaciones silvestres.

En el caso particular de la rata almizclera, la distribución cosmopolita y por ende la enorme variabilidad de ambientes colonizados por *Ondatra* podría estar reflejada en su morfología. Pankakoski (1980, 1983, 1985) Pankakoski et al., (1987), señala que el hábitat tendría influencia sobre el tamaño del cuerpo, desgaste molar y dimensiones y caracteres craneanos, es decir, sobre características métricas y no métricas cuya discontinuidad sería la causante de asimetría bilateral. En este estudio se analizan poblaciones en distintos

ambientes de la Provincia, los que se diferencian entre si por tratarse de ambientes acuáticos bajo diferentes condiciones ambientales.

De acuerdo a la hipótesis de Pankakoski y asumiendo la diferencia entre los sitios, esperamos encontrar:

- Diferencias morfométricas entre poblaciones de rata almizcleras de los diferentes ambientes.
- Diferencias en los niveles de asimetría de las poblaciones de los diferentes sitios.

## **OBJETIVOS**

El objetivo general es determinar la estructura y dinámica de la población de *Ondatra zibethicus* en la Isla Grande de Tierra del Fuego y variaciones morfológicas entre ejemplares provenientes de distintos ambientes.

### **Objetivos Específicos:**

- Determinar diferencias morfológicas en base a caracteres métricos y no métricos (epigenéticos), craneanos y corporales, en función de la diversidad de ambientes colonizados por *Ondatra* en la Isla Grande de TDF que permitan:
  - Comparar las características morfológicas entre sexos y edades.
  - Comparar caracteres morfológicos entre hábitats.
  - Comparar los niveles de asimetría entre las poblaciones sometidas a diferentes condiciones ecológicas.
- Caracterizar genéticamente a la población fueguina de rata almizclera.
- Analizar características poblacionales que nos permita:
  - Registrar la distribución regional y por sitios.
  - Estudiar la estructura de edad y la relación de sexo.
  - Determinar la fecundidad.
  - Determinar la composición de la dieta.
  - Describir los parásitos de la especie.
  - Determinar la abundancia de la especie.

El desarrollo de la ecología y el manejo de fauna silvestre brindan las herramientas técnicas y metodológicas para el manejo. Las nuevas ideas en el plano internacional enriquecen las bases filosóficas y conceptuales de las políticas de fauna orientadas a la conservación de la diversidad biológica y su uso sostenible, el manejo compartido con las comunidades y los propietarios rurales, la justa valoración del recurso, la promoción de usos no consuntivos, el fortalecimiento de los servicios nacionales de fauna y de la cooperación ciudadana, interinstitucional e internacional. Debido a que el manejo de Fauna es incipiente en América Latina respecto a los Estados Unidos y otros países industrializados (Ojasti, 2000), el conocimiento de los aspectos biológicos de la especie aporta valiosa información para los programas de manejo de fauna silvestre en la Patagonia Austral en general y de la Provincia de Tierra del Fuego en particular.

## **ESTRUCTURA DE LA TESIS**

El trabajo de la tesis busca aportar nuevos conocimientos tanto en el aspecto ecológico como morfológico de *Ondatra zibethicus* en Tierra del Fuego. Estos resultados se vuelcan en los capítulos que se presentan a continuación. El segundo capítulo expone las características de los sitios de estudio y desarrolla la metodología de trampeo utilizada, a partir de la cual se obtuvieron los ejemplares analizados.

Tanto la biología de la especie como los aspectos ecomorfológicos tienen características y metodologías propias que se presentan de manera compartimentalizada en capítulos separados, de manera que cada uno incluye introducción, metodología, resultados y discusión. En el tercer capítulo se presentan los estudios morfológicos y de asimetrías con el análisis de caracteres métricos y epigenéticos.

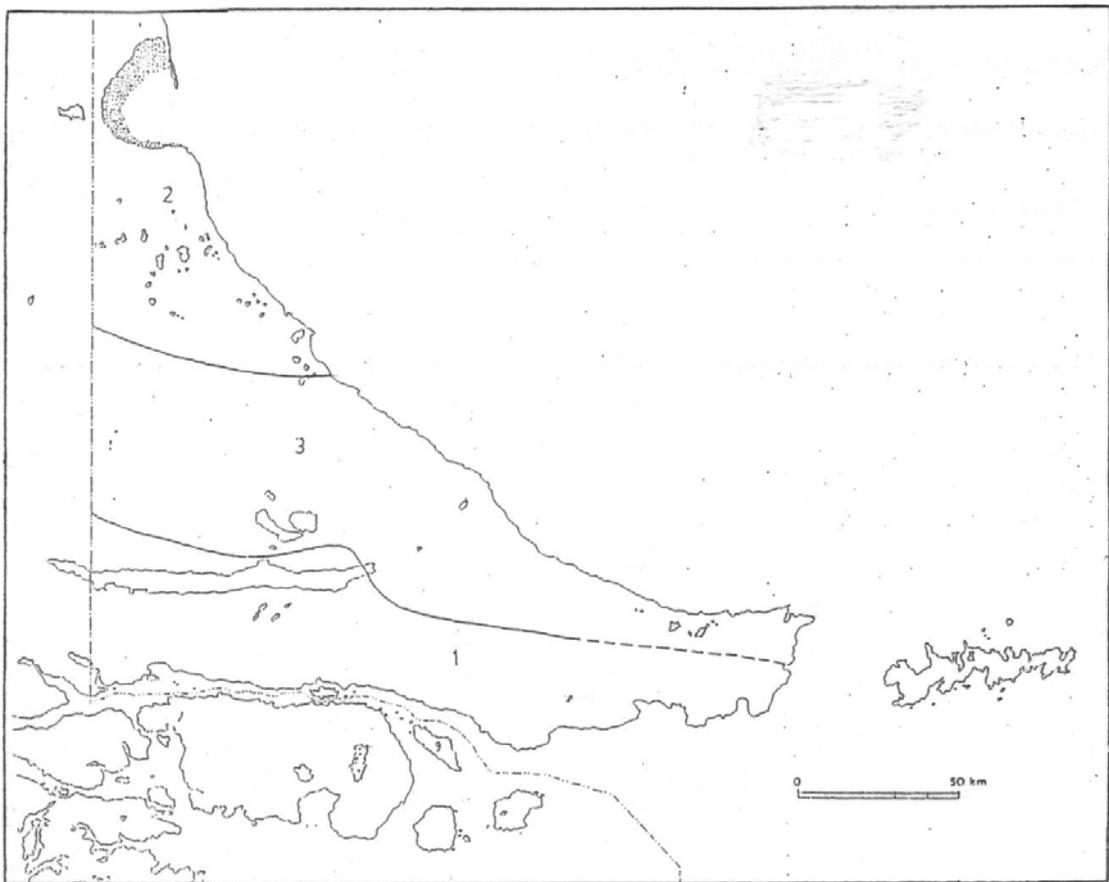
Dentro de las características genéticas presentes en el capítulo cuatro, se analizó la variabilidad genética de las poblaciones de rata almizclera aisladas en la Tierra del Fuego a través del estudio citogenético y de un marcador molecular como el ADN mitocondrial, con el objetivo de identificar polimorfismos y linajes mitocondriales.

En el capítulo quinto hablamos de aspectos de la historia de vida de la especie en la provincia, integrándose en el capítulo sexto las conclusiones de los capítulos anteriores en forma de consideraciones finales.

## AREA DE ESTUDIO

La Isla Grande de Tierra del Fuego forma parte del archipiélago más austral de América, el Archipiélago Fueguino, conformado por gran número de islas dispersas entre los Océanos Atlántico y Pacífico, separado del resto del continente por el Estrecho de Magallanes. Se sitúa entre los 52° y 56° de latitud Sur y 64°- 72° de longitud Oeste.

El sector Argentino de la Isla Grande ocupa 22.000 de los 48.000 km<sup>2</sup> de su superficie total y se puede dividir en tres áreas ecológicamente homogéneas entre sí (Bondell, 1985). El área boscosa cordillerana, la estepa patagónica y una de transición, el ecotono o parque fueguino (Figura 3).



**Figura 3:** Áreas ecológicas de Tierra del Fuego.

**1-** Área cordillerana.      **2-** Estepa fueguina. **3-** Ecotono o Parque Fueguino.

El clima de la Isla Grande es templado-frío, con categoría de sub-húmedo en el Norte y oceánico en los bosques cordilleranos. Las temperaturas se encuadran dentro de los climas sin verano, siendo la media anual de 5,3° C. Enero se presenta como el mes más cálido con 9,3°C y Julio como el mes más frío con 1,1°C sobre cero; siendo evidente que el rango interestacional no es muy amplio. Las descripciones de la región dadas por los primeros observadores europeos aludieron muchas veces a la desmesura de los elementos del clima, calificando al paisaje como inhóspito, desolado, monótono y triste. La amplitud de las variaciones diarias, estacionales y de plazos mayores está atenuada por la magnitud de las masas oceánicas que rodean a Tierra del Fuego y el consiguiente efecto moderador: no hay continentalidad marcada (Piana, 1999). Uno de los rasgos más notables del régimen de temperaturas es la ausencia de condiciones veraniegas realmente cálidas, no habiendo temporadas templadas largas y continuas, sino series de días templados interrumpidos por frío. Debido a la latitud hay en la región grandes diferencias entre invierno y verano en cuanto a la cantidad de horas de luz: 7hs 10 minutos en el solsticio de invierno y 17hs 20 minutos en el de verano (Tuhkanen, 1992).

Todo el Archipiélago Fueguino está dominado por la corriente de vientos del Oeste, como el resto de la Patagonia. Durante todo el año las condiciones del tiempo dependen de la circulación atmosférica proveniente de esa dirección, con su acento antártico e influenciado por las condiciones del hemisferio marítimo y por el efecto producido por la cordillera Fueguina. Esto afecta tanto la distribución de las precipitaciones como el viento y la temperatura (Endlicher y Santana 1988). Existe un gradiente de lluvias de Oeste a Este asociado a la disposición de la Cordillera de los Andes. El promedio anual de precipitaciones es de 550 mm para el área de Ushuaia con importantes nevadas al Sur del paralelo 54° (Bondell, 1988).

La Cordillera de los Andes cambia en el extremo Sur su orientación Norte-Sur por la de Oeste-Este, atravesando Tierra del Fuego hasta Isla de los Estados y diferenciando dos áreas con características propias: el área andina y la extraandina. El área andina presenta una fuerte acción glaciaria con grandes valles de descarga de dirección Oeste-Este, unas veces ocupados por el mar y otras por lagos o turbales. Las llanuras son onduladas, muy castigadas por el viento y cubiertas con una vegetación de arbustos y pastos. El área extraandina corresponde a la continuación de la meseta patagónica, la topografía es producto de acumulaciones marinas del Terciario afectada por las acciones climáticas del Cuaternario, en particular las glaciaciones, que en su retroceso dejaron mantos de rodados y depósitos de arena y arcillas cubiertos por acumulaciones aluviales recientes. La cara Sur de Los Andes se introduce directamente en el Canal Beagle formando

una costa muy recortada, con bosques espesos y con influencia del ambiente subantártico.

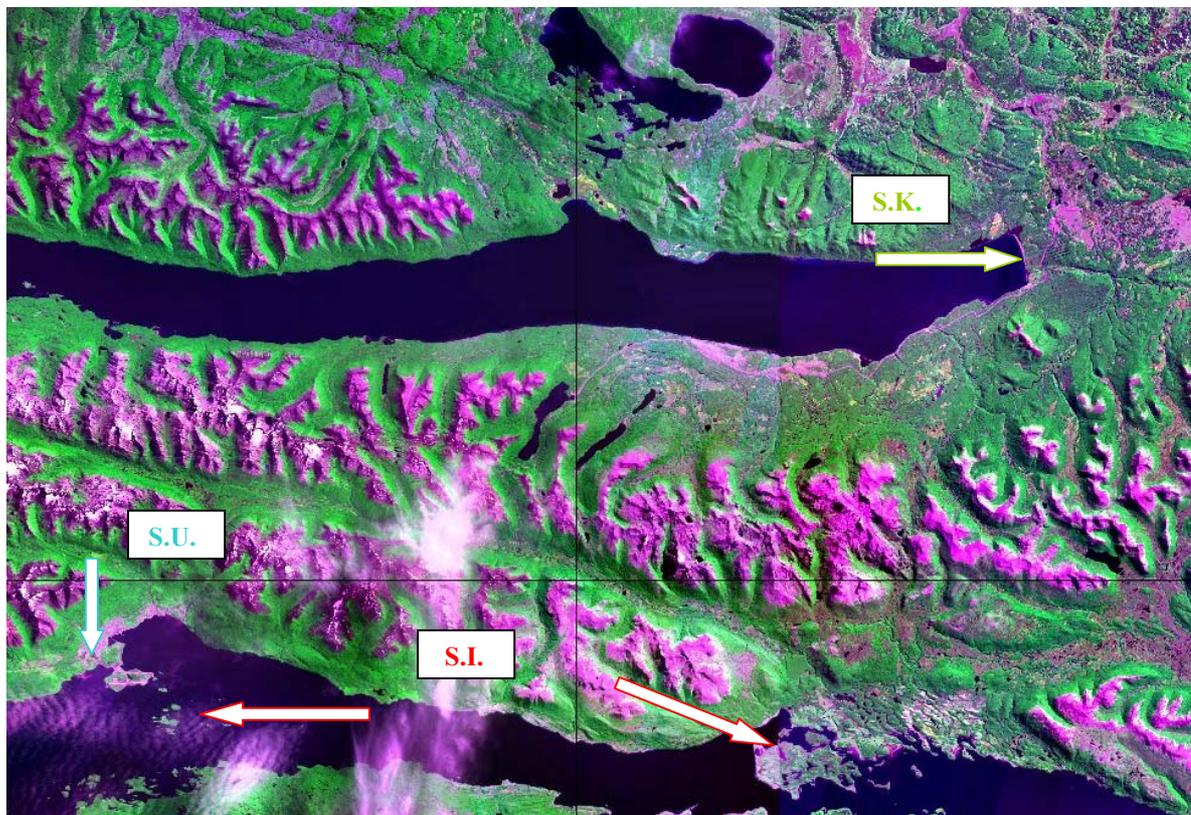
El sistema hidrográfico en la región andina se caracteriza por presentar cuencas de reducido tamaño con origen en las altas cumbres, producto de la fusión de hielo y nieve. Los cursos superiores son encajonados, de gran pendiente y de caudal variable dependiente del derretimiento de las nieves en primavera y de las precipitaciones. Los cursos medios a veces inexistentes e inferiores, están en su mayoría asociados a turbales y lagunas, siendo anchos y de escasa pendiente. Son abundantes los cursos cortos y torrenciales, muchos con desagüe directo al mar o al Lago Fagnano que es la principal cuenca colectora con 600 km<sup>2</sup> (Iturraspe et al, 1989). Los ríos extraandinos presentan en sus tramos superiores características cordilleranas, sin embargo estas cualidades desaparecen con rapidez de Sur a Norte y pasan a ser reemplazadas por un paisaje aterrazado, presentando valles anchos de origen fluvio-glaciar con escasa pendiente.

La vegetación de la zona boscosa cordillerana es clara indicadora de sus características subantárticas. El área de estudio, descrita por Lizarralde (1993) como perteneciente al distrito del bosque caducifolio, está dominada por las especies deciduas *Nothofagus pumilio* (lenga) en las zonas altas y *N. antarctica* (ñire) en las zonas bajas, por otro lado existe un bosque mixto donde predomina la especie perenne *N. betuloides* (guindo). Asimismo, alternando con el bosque existen turbales caracterizados principalmente por las especies *Donatia fascicularis* y *Sphagnum magellanicum* (Roig, 2000).

Para el presente trabajo se seleccionaron tres sitios de estudio cuyas características fitogeográficas corresponden a lo que Moore (1983) define como bosque siempreverde ("Evergreen forest"). Los sitios seleccionados y su ubicación (Figura 4) son los siguientes:

- Sitio Ushuaia (en adelante S.U.), incluye zonas adyacentes a la ciudad de Ushuaia y al Parque Nacional Tierra del Fuego.
- Sitio Islas (en adelante S.I.), correspondiente a Islas del Canal Beagle.
- Sitio Kaiken (en adelante S.K.), ubicado en la cabecera Este del lago Fagnano.

El sitio Ushuaia está separado del Sitio Islas por el Canal de Beagle, mientras que el Sitio Kaiken se encuentra 100 km distante del Sitio Ushuaia y separado por el extremo sur de la Cordillera de Los Andes.



**FIGURA 4:** Sitios de Muestreo. S.I.=Sitio Islas. S.U.=Sitio Ushuaia. S.K.=Sitio Kaiken

Los sitios fueron seleccionados por presentar diferentes características ambientales en cuanto a condiciones climáticas, presencia de agua, vegetación asociada y presencia de diferentes predadores. Dichas características para cada sitio se detallan a continuación en la tabla 1.

Características	S.U.	S.I.	S.K.
Insularidad		X	
Continentalidad			X
Influencia marina	X	X	
Suelo inundado			X
Retención de agua por el sustrato	X	X	
Pastizal	X	X	X
Bosque	X		X
Arbustos	X	X	
Vegetación acuática			X
Zorro colorado	X		X
Zorro gris			X
Perros	X		X
Visón	X	X	X
Aves marinas		X	
Aves rapaces	X		X

**Tabla 1:** Características diferentes entre sitios.

A continuación se describen brevemente características de cada uno de los sitios:

El S.U. (Figuras 5 y 6), se caracteriza por zonas húmedas con presencia de turbales de *Sphagnum* asociados a bosques bajos de *Nothofagus antarctica* (ñire); la vegetación arbustiva está compuesta principalmente por *Chilotrimum diffusum* (mata negra), *Rumex crispus* (lengua de vaca) y *Berberis buxifolia* (calafate). Ambas zonas (Ushuaia y Parque Nacional) retienen humedad en el sustrato aunque por diferentes motivos, en el primer caso por ser un bajo anegado con presencia de pequeños turbales, y el área del Parque Nacional por estar anegada por el impacto del castor (*Castor canadensis*). El área presenta canales en el sustrato a través de los cuales se movilizan los individuos en las zonas húmedas y desde y hacia zonas con superficie de agua. Los predadores de *Ondatra* que se encuentran en este sitio son el zorro colorado (*Pseudalopex culpaeus*), el visón (*Mustela vison*), los perros salvajes o domésticos y lechuzas y aves rapaces quienes pueden atacar tanto a los individuos juveniles como a los adultos.



**Figura 5:** Sitio Ushuaia.

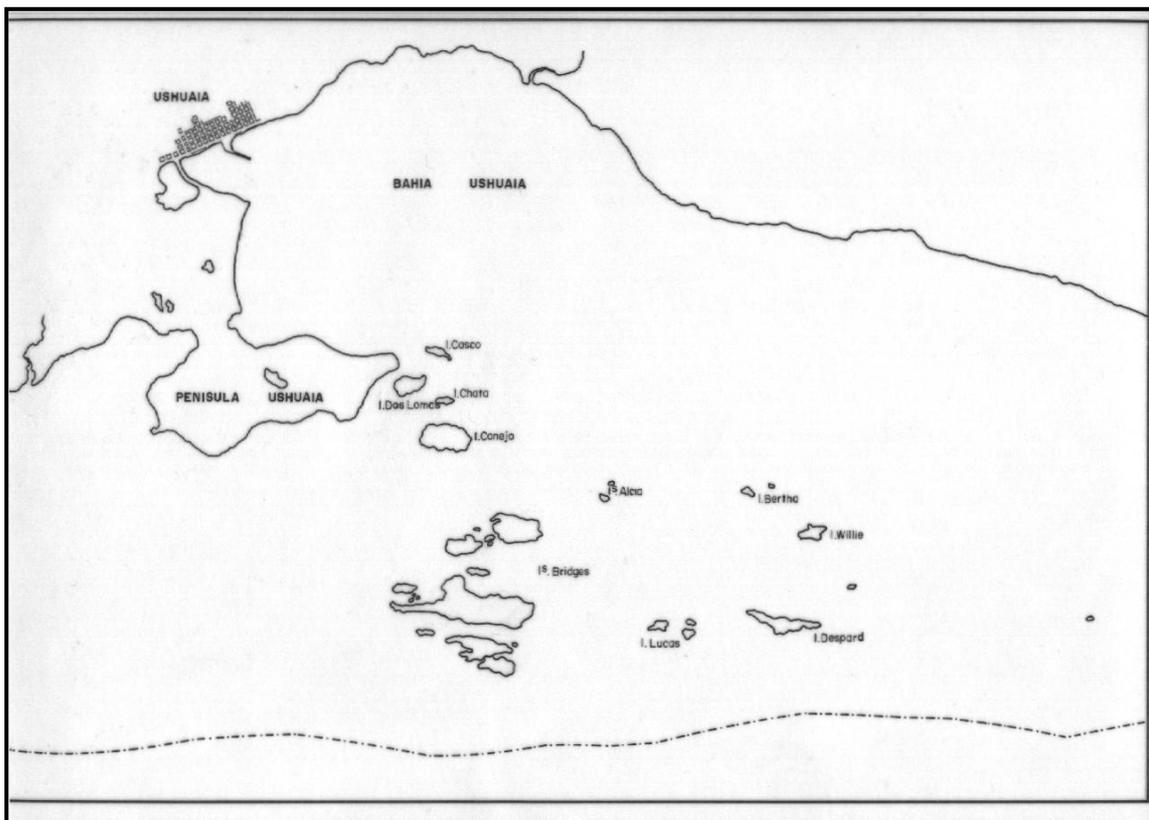


**Figura 6:** Sitio Ushuaia.

El área del S.I., (Figura 7), comprende una variedad de islas situadas en el canal Beagle. El archipiélago de las islas Bridges (Is.Despard, Bécasses, Bridge, Lucas, Martillo, Hache, Conejo, Mary, Mary-Ann y Reynolds), la mayor de la cual no excede los 1,2Km<sup>2</sup> de superficie, se encuentran ubicadas en el oeste del sector argentino del Canal Beagle

(Figura 8) a una distancia del Puerto de Ushuaia que varía entre 10 y 15 Kilómetros. Además de estas islas se muestreó en islas del sector éste del canal (Martillo, Cigüeña, Yunke,) a una distancia máxima de 50 Kilómetros de Ushuaia.

En estas islas, predomina el sustrato duro, rocoso y en donde los individuos deben aprovechar las pocas zonas turbosas, las zonas húmedas temporales producto de deshielo o épocas de lluvia, y también zonas donde la densa vegetación le aporta un sustrato blando donde construir madrigueras y canales para circular (Figuras 8 y 9). La vegetación es predominantemente xerófila y baja, aunque existen pequeños cañadones con vegetación de ambientes húmedos pertenecientes a las familias Juncaceae, Gramineae y Ciperaceae. Las condiciones climáticas son diferentes dada la condición de insularidad de las mismas, la amplitud térmica no es muy amplia debido a su condición oceánica, sufriendo una mayor exposición a los vientos. Los predadores en este sitio difieren del S.U. ya que a la ausencia de cánidos hay que sumarle la presencia de aves marinas depredadoras como las gaviotas (*Larus dominicanus*) y los squás (*Stercorarius skua*).



**Figura 7:** Islas del sector oeste del canal Beagle Argentino (S.I.).



**Figura 8:** Isla Despart (SI).



**Figura 9:** Isla Bridge (S.I.).

El S.K. se encuentra a 100 Km. de Ushuaia, del otro lado de la Cordillera de Los Andes y cerca de la ciudad de Tolhuin. Es una zona baja inundada que recibe aporte de lluvia y de desbordes del Río Turbio, con drenaje hacia el Lago Fagnano (Figuras 10 y 11). La continentalidad de la zona da a este sitio una mayor amplitud térmica que los otros, lo que permite una mayor formación y permanencia de hielo debido a las bajas temperaturas invernales. Otra característica del lugar es que el viento en la cabecera del lago impide una gran acumulación de nieve. A diferencia de las otras zonas, ésta es la única que presenta vegetación acuática (*Hippuris vulgaris* y *Myriophyllum sp*). El resto de la vegetación está compuesta por especies de las familias Gramineae, Ciperaceae y Juncaceae. En este sitio los potenciales predadores de la rata almizclera son el zorro colorado (*Pseudalopex culpeus*), el zorro gris (*Pseudalopex griseus*), el visón (*Mustela vison*), los perros salvajes o domésticos y lechuzas y aves rapaces quienes pueden atacar tanto a los individuos juveniles como a los adultos.



**Figura 10:** Vista aérea Sitio Kaiken (S.K.).



**Figura 11:** Zona de muestreo del Sitio Kaiken (S.K.).

El trampeo de ejemplares se realizó en los tres sitios de estudio (S.U., S.I., S.K.), utilizando trampas específicas de captura viva (Tomahawk Inc., USA) y de captura muerta (Conibear 110, USA) (Figuras 12 y 13). La trampa Conibear mata con el impacto, siendo la más humanitaria dentro de las utilizadas en la captura de esta especie en el Hemisferio Norte.



**Figura 12:** Trampa Tomahawk de captura viva.

Las trampas Conibear fueron ubicadas parcial o totalmente sumergidas preferentemente en las bocas de acceso a las casas (Parker, 1983), aunque también se las utilizó en canales de paso con o sin agua. En la captura viva, las trampas fueron ubicadas en sitios donde se registró una marcada actividad de ejemplares detectada por forrajeo, huellas, heces, etc. Las mismas no siempre fueron cebadas y, cuando se lo hizo, se utilizó zanahoria o trozos de manzana roja siguiendo a Mac Arthur (1978), Proulx and Gilbert (1983), y Simpson and Boutin (1993). Las trampas de captura viva fueron revisadas cada 24 horas. Lo mismo sucedió con las trampas de captura muerta aunque a veces, debido a la lejanía del sitio de muestreo o las inclemencias del tiempo, fueron revisadas cada 48 Horas.

El sustrato inundado, típico del S.K., dificultó la utilización de trampas de captura viva, pues no fue certera la ubicación de la actividad reciente de los individuos (huellas, caminos, heces). Ante esta situación se distribuyeron las trampas cubriendo grandes áreas aumentando el esfuerzo de captura en estos ambientes, con el riesgo de una menor posibilidad de éxito.



**Figura 13:** Trampa Conibear 110 de captura muerta.

La Tabla 2 muestra el esfuerzo de captura realizado en cada sitio para cada tipo de trampa utilizada expresado en número de trampas noche.

	Sitio Ushuaia	Sitio Islas	Sitio Kaiken	Total
<b>Conibear</b>	56	115	190	361
<b>Tomahawk</b>	202	140	361	703
<b>total</b>	258	255	551	1140

**Tabla 2:** Esfuerzo de captura para los distintos tipos de trampas en los diferentes sitios de muestreo.

La metodología de muestreo no permitió la comparación entre sitios, aunque se pueden realizar algunas consideraciones particulares sobre el muestreo. Como veremos más adelante, tanto en el S.I. como en el S.U., se registró una mayor captura de ejemplares con menor esfuerzo de captura que en el S.K.. En estos sitios, a diferencia del S.K., era bien marcado el lugar de paso de los animales, lo cual facilitó su captura con ambos tipos de trampas. Luego de varios muestreos encontramos una mayor efectividad en las Conibear utilizándolas en las bocas de las casas aumentando así la efectividad con este tipo de trampas en el S.K. aunque la efectividad de captura con trampas vivas siguió siendo baja.

Para cada sitio se optó por un período de muestreo intensivo a fin de concentrar las capturas. Las fechas de muestreo en los distintos sitios variaron de acuerdo al siguiente cronograma: S.K. Febrero y Marzo de 1995, S.U. Noviembre y Diciembre de 1994 y Febrero-Marzo de 1995 y en el S.I. Diciembre 1994 y Enero de 1995.

Se capturó un total de 55 individuos durante el período de trampeo entre los tres sitios, 13 individuos en S.K. (2 vivos y 11 muertos) 19 en el S.U. (11 y 8) y 23 en el S.I. (19 y 4). A este número de ejemplares capturados en el mencionado período de muestreo se le agregaron 21 ejemplares obtenidos en otros momentos del año, totalizando un número de 76 animales. Dichos ejemplares provenían de algunas capturas de otoño y a ejemplares capturados por perros sobre todo en la zona del S.U.

A su vez, a fin de aumentar el tamaño de la muestra para los análisis morfológicos, en los sectores de muestreo se recolectaron los cráneos hallados en el campo, que fueron posteriormente utilizados para la determinación de edad y la obtención de medidas craneanas. Se recolectaron un total de 52 cráneos en el campo, 50 en el S.I. y 2 en el S.U. no hallándose ninguno en el S.K..

## Determinación de la edad

En estudios de poblaciones animales es importante conocer la edad de los individuos ya que esto permite estimar parámetros como la tasa de crecimiento, edad de madurez sexual y longevidad de los individuos. Asimismo permite analizar la variación en edad y el dimorfismo sexual de caracteres morfológicos (Provenzal y Polop, 1993). En las poblaciones de roedores es importante seleccionar un método adecuado para diferenciar las distintas clases de edad. Así es como en el hemisferio Norte, se han utilizado para rata almizclera, distintos métodos basados en propiedades de la piel, medidas del cráneo, desgaste dentario, o morfologías del báculum (Alexander, 1951; Moses y Boutin, 1986; Elder y Shanks, 1962) entre otros.

Con relación al desgaste molar, en ratas almizcleras el primer molar superior muestra claros cambios dependientes de la edad por lo que Pankakoski (1980) menciona dos metodologías diferentes para la determinación de la edad basándose en el desgaste dentario. Estas son:

A) Método de la corona: Toma en consideración el alto de la corona medido en la superficie oclusal. El alto de la corona es transformado en edad estimativa mediante una transformación gráfica acorde a una curva de regresión (Pankakoski, 1980).

B) Método del índice molar: Toma la altura de la corona como un porcentaje del alto total del diente, estimándose la edad por una fórmula matemática. (Doude van Troostwijk, 1976 en Pankakoski 1980)

Para este trabajo, se decidió realizar la determinación de la edad en base al desgaste dentario y se consideró más adecuada la utilización del último índice mencionado, dado que según Pankakoski (1980) presenta una menor variación entre los individuos. No obstante esta fórmula debe ser tomada, tal cual sugiere el autor, como una aproximación para diferenciar clases de edad y no como un fiel estimador de la edad exacta de los individuos.

Por consiguiente, en *Ondatra*, la edad fue determinada por el decrecimiento curvilíneo del índice molar como una función de la edad, aplicando la fórmula:

$$EDAD = \frac{100 - A \pm 1,98}{3,97} + 1$$

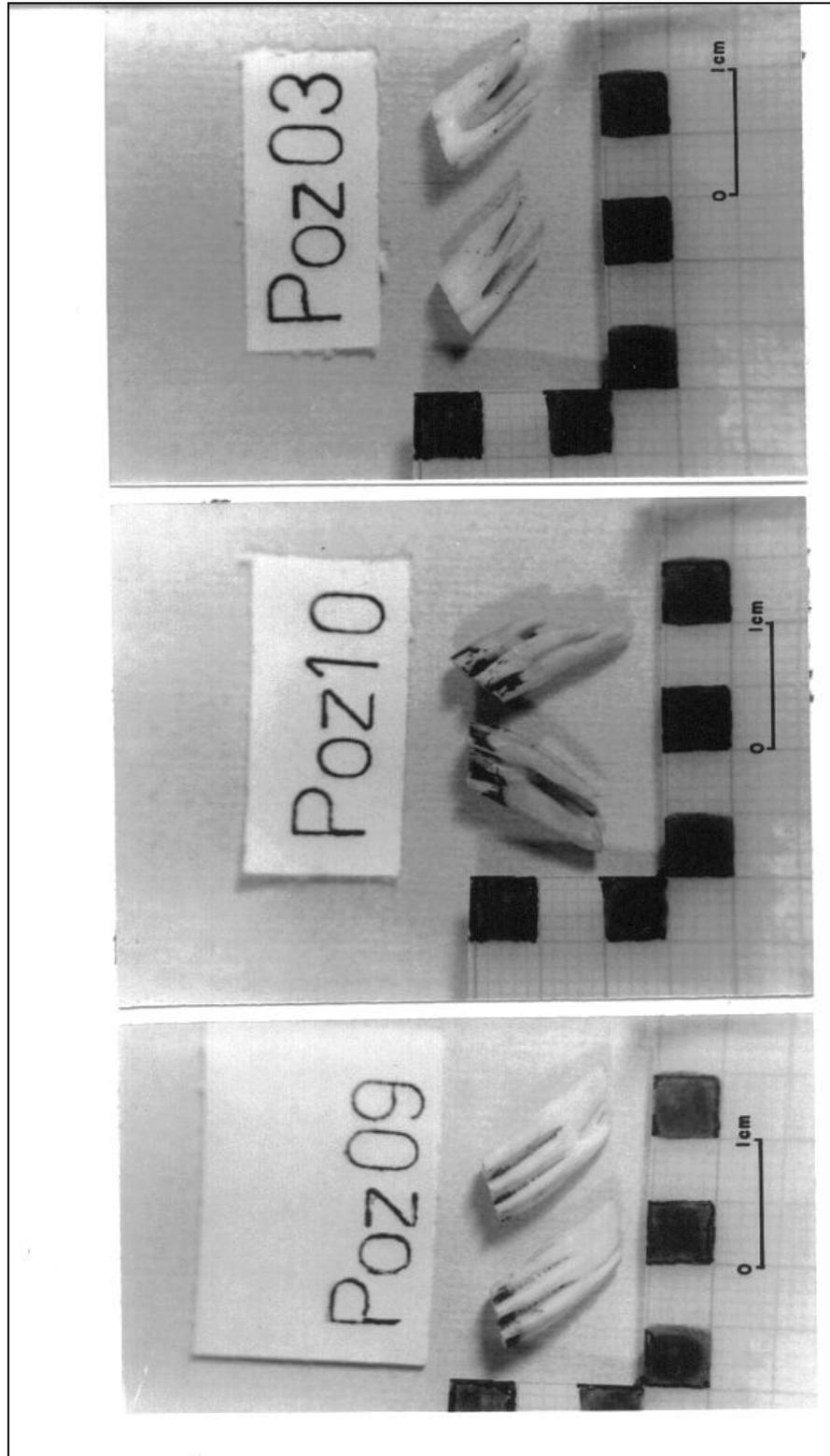
Donde A (I.M.) expresa la distancia A-B -Altura de la corona- como porcentaje de la distancia A-C -Altura total del diente- (Figura 14). De acuerdo a Doude van Troostwijk la adición de un mes en la fórmula es

necesaria dado que durante el primer mes los molares no emergieron y por consiguiente no sufren desgaste.



**Figura 14:** Determinación de la edad en *Ondatra* en base al desgaste dentario (ver texto).

La fórmula dentaria en *Ondatra* consta de un incisivo y tres molares por hemimandíbula. En los individuos jóvenes, los molares consisten solamente de una corona prismática y al ir envejeciendo el animal, la corona se desgasta siendo este desgaste compensado por el crecimiento de la raíz (Figura 15).

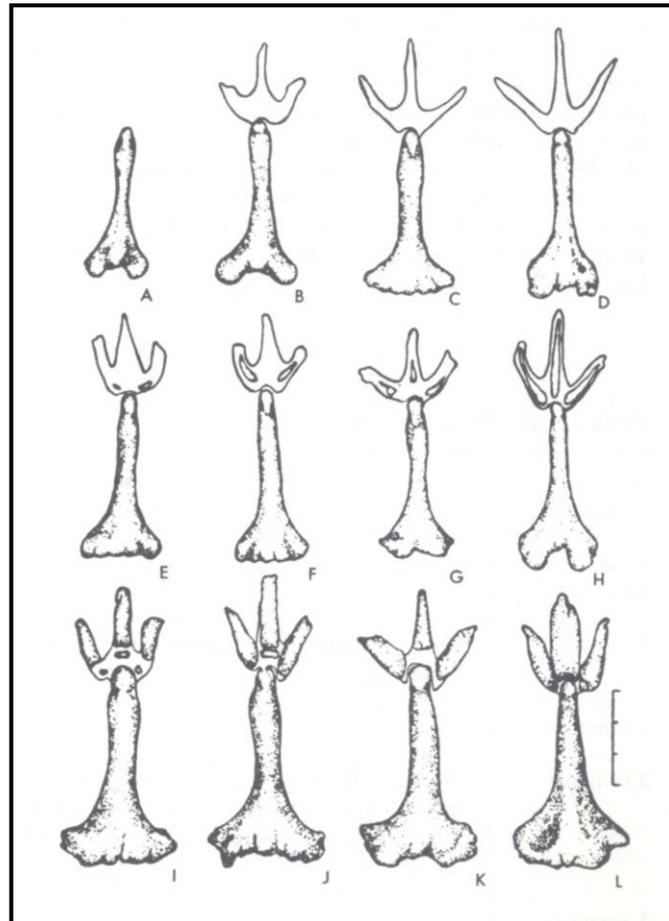


**Figura 15:** Variación del desgaste dentario en *Ondatra*.

Los primeros molares superiores fueron extraídos mediante la utilización de pinzas luego de que el cráneo fuera hervido para su limpieza. Las mediciones de alto de corona y raíz se realizaron bajo lupa estereoscópica con la ayuda de un ocular graduado (Deferrari et al., 1993).

Para separar las clases de edad, se siguió el criterio de Virgl y Messier (1992) considerando juveniles a aquellos individuos menores de un año y adultos a los mayores. Este criterio es seguido por otros autores como Parker y Maxwell (1984)

Un dato utilizado para complementar la determinación de la clase de edad de los individuos fue el grado de osificación del báculum o hueso peneano (Elder y Shanks, 1962). El mismo cambia a medida que los individuos crecen como se ve en la figura 16.



**Figura 16:** Desarrollo del báculum a lo largo del ciclo de vida.  
(Larson y Taber, 1980)



---

## INTRODUCCION

### Morfología

El estudio tradicional de la morfología es a través de la morfometría que es un estudio de la dimensión del organismo mediante la medición lineal de varias partes. La separación y caracterización del tamaño y forma de los animales a través de medidas lineales es ampliamente utilizado para determinar la estructura y función de una población en el campo de la sistemática y para estudios de transformación evolutiva (Varela et al., 1991). El método clásico de obtener este tipo de información es la medición de varios componentes de la estructura bajo estudio, de lo cual es posible derivar índices de proporcionalidad que puedan servir para establecer un esquema de estabilidad de tipo fenético, taxonómico o alométrico del grupo estudiado. La morfología es un instrumento fundamental para la distinción de especies en lugares donde la genética de poblaciones no es aplicable, como por ejemplo en las colecciones de museos. Asimismo, los caracteres morfométricos continuos han sido importante herramienta para analizar la variación existente entre las distintas poblaciones, subespecies y especies sean estas fósiles y/ o actuales (Tolosa, 2003)

### Caracteres craneanos métricos, no métricos e índice de asimetría.

La utilidad del conocimiento profundo de los rasgos esqueléticos y corporales, métricos y no métricos es importante dada su aplicación como se hizo referencia anteriormente, en sistemática, ecología y en el análisis de transformaciones evolutivas (Varela y Polop, 1991). Como medida del tamaño corporal a menudo es utilizado el peso de los individuos, sin embargo esta medida muestra un alto grado de variabilidad ya que puede cambiar de acuerdo a la estación, condición física del animal, tiempo desde la última ingesta etc, siendo las medidas esqueléticas mejores indicadores del tamaño corporal.

Además de las características métricas, otras no-métricas o "epigenéticas" son registradas en algunas especies, especialmente en roedores (Bachau, 1988). Dichos caracteres son discontinuos porque pueden o no estar presentes en el esqueleto y son no-métricos porque no pueden ser determinados por mediciones (Dahinten, 1988). Las variables no-métricas son producidas fundamentalmente por la variación genética en poblaciones naturales (Berry, 1963; Berry et al., 1978; Bachau, 1988). Los rasgos discontinuos no métricos o epigenéticos, son definidos como formaciones óseas que aparecen circunstancialmente en el cráneo y

esqueleto post-craneano del hombre (Berry y Berry, 1967) primates (Cheverud y Buikstra, 1981); pinnípedos (Berry, 1969); roedores (Berry y Searle, 1963; Berry et al., 1967) y otros vertebrados.

Por otra parte, la variación dentro y entre poblaciones de mamíferos es usualmente caracterizada mediante medidas del cráneo (Pankakoski y Hanski, 1989). El cráneo es una de las estructuras anatómicas y morfológicas más importantes y características de los vertebrados ya que es el principal centro neuroanatómico del cuerpo, el que coordina toda la actividad del organismo y adonde llega la mayor recepción sensorial. La variación de la estructura craneana se refleja en el organismo como respuesta a los diversos factores del medio. Una de esas respuestas consiste en las distintas formas de asimetría, las cuales pueden ser valoradas por el índice de asimetría.

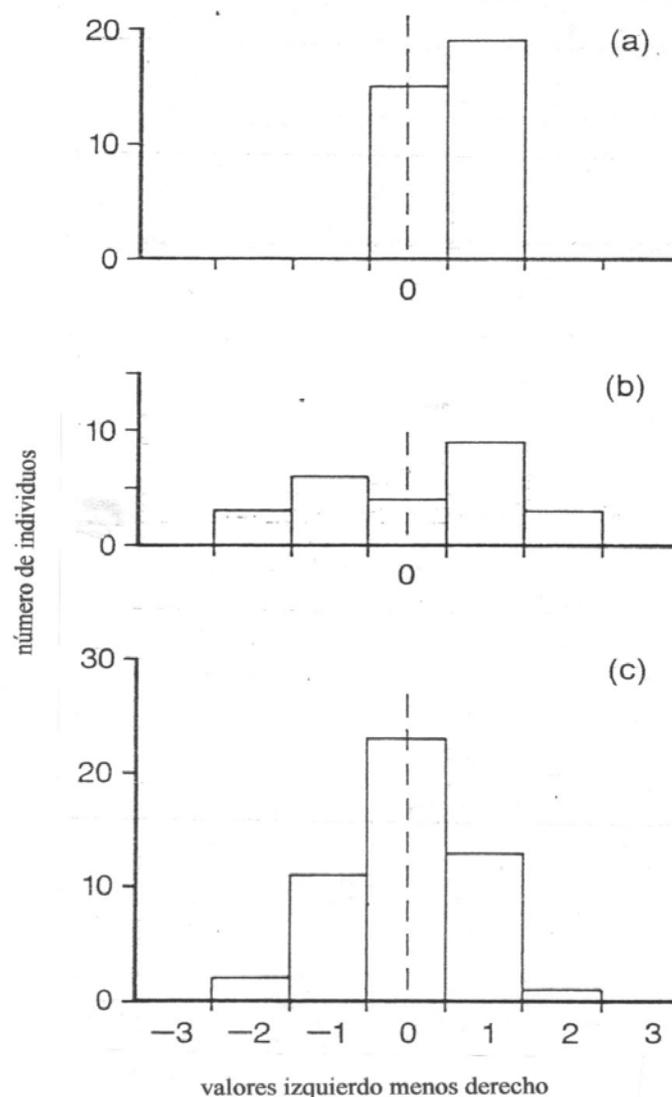
Se han descrito tres modalidades de asimetría en estructuras morfológicas bilaterales (Van Valen, 1962) de acuerdo a la distinta distribución de la diferencia entre los valores izquierdo y derecho de un carácter entre individuos (figura 17): antisimetría, asimetría direccional y asimetría fluctuante (AF). Es importante subrayar que, si bien la estabilidad del desarrollo y la asimetría son características individuales, dichos patrones de variación bilateral solamente pueden ser definidos en términos estadísticos dentro de un contexto poblacional.

La antisimetría constituye una modalidad de asimetría bilateral en la que existen diferencias morfológicas significativas entre lados, independientemente del flanco donde se registra el carácter de mayor magnitud, el cual varía al azar. Por ejemplo, la gran pinza del cangrejo macho del género *Uca*, ocurre con igual frecuencia tanto del lado derecho como del izquierdo (Palmer y Strobeck, 1986). La antisimetría se detecta mediante pruebas estadísticas aplicadas a la distribución de la diferencia entre los valores de los lados derecho e izquierdo (D-I) y que evalúan las desviaciones de la normalidad hacia la platicurtosis o hacia la bimodalidad; la media de (D-I) tiende a cero.

La asimetría direccional es un patrón de variación en el que también se registran diferencias significativas entre ambos lados, pero el costado con el carácter de mayor magnitud siempre es el mismo. Por ejemplo, las gónadas derechas en humanos son mayores que las del lado izquierdo (Mittwoch, 1988). Valgan también como ejemplos, la asimetría corporal de los lenguados, la de la cola de algunas aves y la de muchos órganos internos de los mamíferos. Los valores de (D-I) presentan una distribución normal alrededor de una media fluctuante, por cuanto es tanto mayor como menor que cero.

Tanto la asimetría direccional como la antisimetría generalmente resultan de un desarrollo normal y no son utilizadas como indicadoras de un desarrollo perturbado (Leary y Allendorf, 1989).

La asimetría fluctuante (FA) ocurre cuando la simetría es el estado normal y no hay una tendencia definida para que el valor de un lado sea mayor que el otro. Se trata de una asimetría sutil en la que la media de (D-I) es cero y la variación de dicha diferencia se distribuye normalmente alrededor de dicho valor. Resulta de la incapacidad de presentar un desarrollo idéntico en ambos flancos y constituye un patrón de variación que puede tener orígenes diversos.



**Figura 17:** Tipos de asimetría: (a) Direccional  
(b) Antisimetría (c) Fluctuante

Las estructuras bilaterales en organismos bilateralmente simétricos, ofrecen una forma con la que pueden compararse las distintas desviaciones. La asimetría de estas estructuras proporciona un método muy adecuado para calcular desviaciones de la norma y estudiar los factores que pueden influir en tales desviaciones.

Puesto que el desarrollo de las estructuras bilaterales en ambos lados del cuerpo está bajo el control de un mismo conjunto de genes que, además, actúan en las mismas condiciones ambientales, la asimetría puede constituir un reflejo de la existencia de accidentes en el desarrollo inicialmente programado (Hochwender y Fritz, 1999). No obstante, la relación que guarda la inestabilidad del desarrollo (ID) con los diferentes tipos de asimetría bilateral es de distinto orden. Cuando existen asimetría direccional o antisimetría los individuos están dirigidos genéticamente o durante el desarrollo a ser asimétricos, por lo que en ambas situaciones la variación de (D-I) es el resultado de una mezcla compleja de causas genéticas y no genéticas. De este modo, ambos patrones de variación resultan ser estimadores poco efectivos de la inestabilidad de desarrollo. Sin embargo, algunos autores han sugerido que estas modalidades de asimetría bilateral pueden ser usadas también a tal efecto. En particular, existen estudios que demuestran que, bajo una intensa selección direccional, la asimetría puede cambiar sus propiedades estadísticas de asimetría fluctuante a asimetría direccional o a antisimetría. Consecuentemente, puesto que estos dos últimos patrones de variación bilateral pueden ser el resultado de un desarrollo alterado, es posible que en esas circunstancias constituyan un reflejo de ID. En una tesis distinta se encuentra la AF, ya que existe un importante consenso en que sus niveles son indicativos de la magnitud de las pequeñas perturbaciones al azar que acontecen durante el desarrollo (Wauters et al., 1996; Eeva et al., 2000; Valentine y Soulé, 1973; Trinkaus, 1978; Leary et al., 1985).

Así, se considera que la evaluación de los valores de AF es un procedimiento adecuado para la detección de ID, en el sentido de que ambos factores están correlacionados positivamente. Las investigaciones realizadas en diversos ámbitos de la biología han puesto de manifiesto que los niveles de AF pueden variar significativamente como respuesta a la acción de diversos factores de carácter extrínseco (ambiental) o intrínseco (genético).

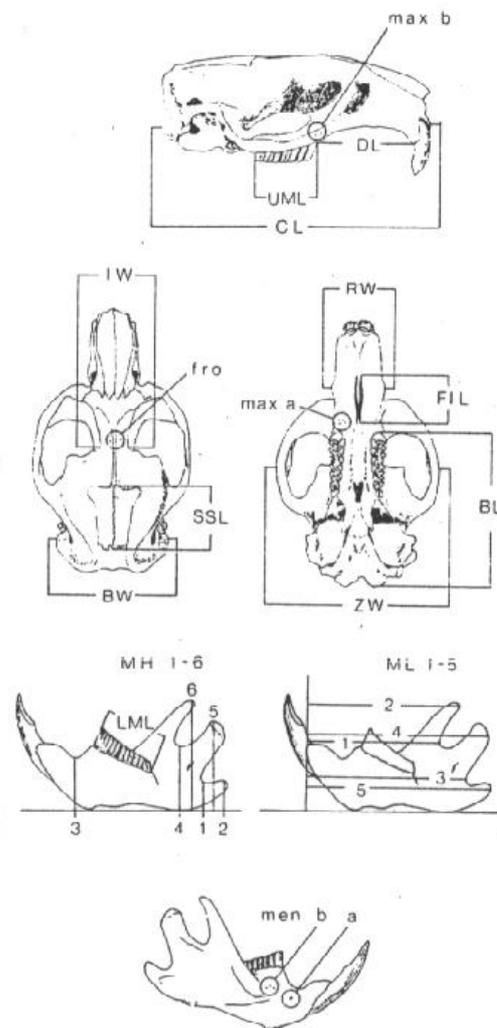
Los objetivos para este capítulo de la tesis son los siguientes:

- Analizar los principales caracteres morfométricos de los ejemplares comprendidos en este estudio.
- Comparar las características morfológicas entre sexos y edades.
- Comparar caracteres morfológicos entre hábitats.
- Comparar los niveles de asimetría entre las poblaciones sometidas a diferentes condiciones ecológicas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Caracteres craneanos métricos, no métricos e índice de asimetría

De acuerdo a Pankakoski (1985) y Dahinten (1988) se seleccionaron diferentes rasgos craneanos métricos en las diferentes normas craneanas (figura 18).

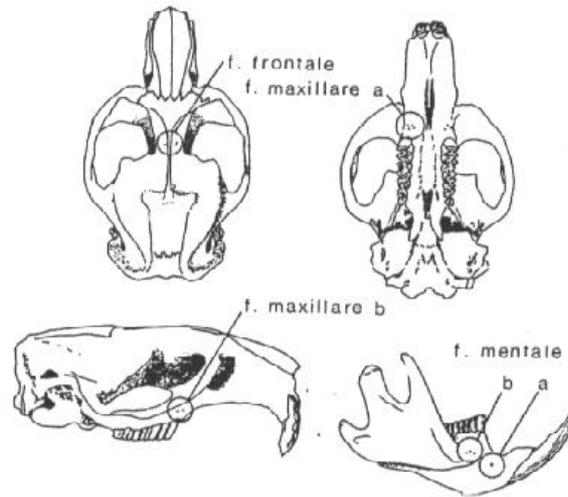


**Figura 18:** Rasgos craneanos métricos (Pankakoski, 1985).

- Longitud condilibasal. (CL): Desde el punto medio del foramen occipital al punto medio inferior de la abertura nasal.
- Ancho rostral. (RW): Tomado por sobre la sutura maxilo-premaxilar.
- Ancho zigomático. (ZW): Ancho máximo entre los arcos zigomáticos.
- Ancho interorbitario. (IW): Ancho mínimo de los frontales al nivel de la órbita.
- Ancho del neurocráneo. (BW): Ancho entre las bulas timpánicas en su reborde superior.
- Longitud del neurocráneo. (BL): Desde la cara anterior del  $M^1$ , al cóndilo externo del occipital.
- Longitud de la sutura sagital. (SSL): Longitud de la sutura interparietal.
- Longitud del foramen incisivo. (FIL): Desde el punto anterior al posterior del foramen incisivo.
- Longitud del diastema. (DL): Desde la base del incisivo, a la cara interna del  $M^1$ .
- Longitud de la superficie dental superior. (UML): Desde la cara anterior del  $M^1$  de la maxila, hasta la cara posterior del  $M^3$ .
- Longitud de la superficie dental inferior. (LML): Desde la cara anterior del  $M_1$ , hasta la cara posterior del  $M_3$ .
- Longitud del esplacnocráneo. (LES): Desde el punto medio de la sutura interfrontal e internasal a la base de la abertura nasal.
- Altura foramen magnum. (ALFM): Medido interiormente del techo a la base.
- Ancho del foramen magnum. (AFM): Medido interiormente desde donde empieza el cóndilo.

También se seleccionaron como caracteres no métricos diferentes forámenes craneanos (figura 19) correspondientes a aberturas para nervios y vasos sanguíneos (Pankakoski, 1985; Dahinten, 1988). A continuación se detallan los mismos siguiendo la nomenclatura de Berry (1963).

- Foramen frontal. (FF): Sobre el frontal y entre las órbitas.
- Foramen maxilar a. (FMa): En la parte anterior del primer molar superior.
- Foramen maxilar b. (FMb): En la raíz zigomática anterior.
- Foramen mentoniano a (FMENa): En la cara externa mandibular, en la diastema.
- Foramen mentoniano b (FMENb): Se ubica sobre la cresta masetérica y por debajo del primer molar.



**Figura 19:** Rasgos craneanos no métricos (Pankakoski, 1985).

Para el estudio craneométrico fue empleado un calibre digital Mitutoyo de 0.01 mm de precisión. Para el relevamiento de forámenes craneanos fue empleada una lupa binocular, para cada caso fue determinado el número de forámenes en los lados Izquierdo y Derecho. Los datos fueron transformados en valores de asimetría individual a fin de trabajar con datos continuos. La asimetría relativa de un carácter se define por el valor absoluto de la diferencia entre el lado derecho e izquierdo de un carácter bilateral  $[|D-I|]$ . La utilización de este valor suele ser más apropiado que la varianza de la diferencia entre el lado derecho e izquierdo u otros índices alternativos (Palmer, 1994). La normalidad de la distribución de los valores (derecho - izquierdo) de cada carácter en la muestra fue analizada por el estadístico de Kolmogorov-Smirnov (Sokal y Rohlf, 1979). Se analizó mediante el análisis de Kruskal-Wallis las diferencias entre sexo y clases de edad en cada sitio de muestreo

Se aplicó la prueba de t de Student para evidenciar diferencias entre las medias de cada lado, lo que indicaría la existencia de asimetría direccional. La existencia de antisimetría fue analizada a través de la prueba de Chi-cuadrado. Al realizar las pruebas de asimetría, se trataron separadamente los datos de los juveniles de los de adultos.

Se calculó la media del valor absoluto de la diferencia entre los pares de forámenes a cada lado, siendo este valor el que estima la asimetría poblacional para cada carácter. Finalmente, para hacer comparables los datos de los distintos sitios, cada media del índice de asimetría fue dividida por el carácter medio de la población para el lado derecho a fin de eliminar

el efecto escala (Soulé, 1967). La normalidad de la distribución de los valores fue analizada por el estadístico de Kolmogorov-Smirnov.

Las diferencias entre sexos, clases etareas y sitios de muestreo se analizaron mediante el análisis de la varianza al nivel de significación  $P < 0.05$ . Por último se correlacionó el índice de asimetría con el índice de crecimiento para cada sitio.

### **Peso corporal y variables externas**

Los individuos capturados fueron inmovilizados con Ketamina (0.2 ml x Kg.), pesados en una balanza electrónica de 0,01 gramos de precisión y medidos con cinta métrica. Las medidas tomadas fueron longitud corporal (desde el hocico hasta la punta de la cola), largo y ancho de la cola y perímetro axilar (por debajo de las patas delanteras). Todas las medidas fueron registradas en fichas individuales con su procedencia, fecha de captura y sexo.

Complementariamente, se determinaron índices específicos como el Factor de Condición (F.C.) -indicador de robustez- y el Índice de Crecimiento (I.C.) -peso ganado por unidad de desgaste molar- de acuerdo a Pankakoski (1980, 1983).

### **Factor de Condición e Índice de Crecimiento**

El Factor de Condición indica la "robustez" del animal, dividiendo el peso del mismo por la tercera potencia de la longitud del cráneo. Su expresión matemática es:

$$FC = \frac{\text{PESO} \times 1000}{[\text{LONG.CRANEEO}]^3}$$

El Índice de Crecimiento correlaciona negativamente el peso del cuerpo y el desgaste molar e indica una mayor eficiencia en el crecimiento. De esta forma, cuando la situación alimentaria es buena las ratas almizcleras serían capaces de seleccionar el alimento más nutritivo, entre especies y partes blandas de plantas. Estos individuos tendrían un mayor crecimiento en tamaño a igual desgaste dentario. De otra manera, bajo condiciones menos favorables, las ratas almizcleras se verían forzadas a consumir una gran cantidad de alimentos de baja calidad para obtener el mismo rendimiento energético.

Matemáticamente se expresa como:

$$IC = \frac{\text{PESO}}{(100\% - \text{índice molar})}$$

Aplicando estos índices, es posible inferir, cuál de los ambientes es de mayor calidad para la especie.

## RESULTADOS

### Caracteres craneanos métricos

La tabla 3 nos muestra el resultado del análisis de varianza, para los factores sexo y clase de edad, realizado para los caracteres métricos relevados sobre los cráneos de los individuos capturados. El total de los caracteres presentó diferencias no significativas entre sexos, aunque la mayoría de ellos si presentó diferencia en el análisis por edad.

Variable	(n)	sexo	edad
CL	47	0.55 (0.47) ns	16.78 (0.002) **
RW	52	0.001 (0.99) ns	12.49 (0.009) **
ZW	53	0.64 (0.43) ns	9.32 (0.003) **
IW	53	1.10 (0.29) ns	0.18 (0.67) ns
BW	49	1.09 (0.30) ns	10.83 (0.001) **
BL	48	1.31 (0.25) ns	10.77 (0.001) **
SSL	52	0.66 (0.43) ns	1.88 (0.18) ns
FIL	52	0.001 (0.99) ns	10.20 (0.002) **
DL	52	0.05 (0.82) ns	18.05 (0.001) **
UML	53	1.85 (0.18) ns	1.69 (0.19) ns
LML	53	1.70 (0.19) ns	0.48 (0.49) ns
LES	53	0.16 (0.69) ns	15.85 (0.002) **
AFM	48	0.71 (0.41) ns	0.04 (0.83) ns
ALFM	48	4.03 (0.05) ns	0.21 (0.64) ns
H1	49	1.23 (0.27) ns	0.001 (0.98) ns
H2	49	0.31 (0.58) ns	0.91 (0.35) ns
H3	49	1.04 (0.31) ns	0.63 (0.44) ns
H4	49	1.14 (0.29) ns	6.21 (0.01) **
H5	49	0.70 (0.41) ns	15.18 (0.003) **
H6	47	0.48 (0.49) ns	10.51 (0.002) **
A1	48	0.46 (0.50) ns	9.13 (0.004) **

<b>A2</b>	48	0.49 (0.49) ns	4.42 (0.04) *
<b>A3</b>	48	0.71 (0.41) ns	7.70 (0.007) **
<b>A4</b>	48	0.98 (0.33) ns	9.54 (0.003) **
<b>A5</b>	48	0.64 (0.43) ns	9.81 (0.002) **

**Tabla 3:** Análisis de varianza (F y significancia) para los caracteres métricos respecto, sexo y edad. \*= significativo a  $P > 0,05$ , \*\*= significativo  $P > 0,01$  ns= no significativo.

De acuerdo a estos resultados se decidió incluir las medidas posibles de ser tomadas de los 52 cráneos recolectados en el campo sin sexo determinado.

Asimismo, dado que la mayoría de los caracteres reveló una diferencia altamente significativa entre juveniles y adultos, se decidió trabajar en forma separada con ambos grupos etareos. Las tablas 4 y 5 presentan los promedios de la totalidad de los datos obtenidos para caracteres métricos del cráneo y mandíbula para adultos y juveniles.

<b>Variable</b>	<b>(n)</b>	<b>X</b>	<b>SD</b>
<b>CL</b>	33	64.03	2.12
<b>RW</b>	46	13.66	0.78
<b>ZW</b>	35	38.65	1.93
<b>IW</b>	46	6.05	0.54
<b>BW</b>	29	28.47	1.03
<b>BL</b>	34	37.59	1.20
<b>SSL</b>	44	12.04	0.74
<b>FIL</b>	46	12.16	0.83
<b>DL</b>	46	22.74	1.32
<b>UML</b>	46	15.19	0.63
<b>LML</b>	24	15.40	1.60
<b>LES</b>	44	23.16	1.27
<b>AFM</b>	33	8.06	0.32
<b>ALFM</b>	33	8.46	0.57
<b>H1</b>	21	4.42	0.70
<b>H2</b>	21	5.24	0.76
<b>H3</b>	21	10.56	0.34
<b>H4</b>	21	13.02	0.50
<b>H5</b>	21	18.30	1.20
<b>H6</b>	20	22.03	1.32
<b>A1</b>	21	31.77	1.82
<b>A2</b>	20	36.80	2.37
<b>A3</b>	21	36.20	1.95
<b>A4</b>	21	42.28	2.34

---

**A5**                      21                      41.85                      2.13

---

**Tabla 4:** Número (n), media (x) y desvío (SD) de los caracteres métricos en Adultos. Los valores de media y desvío están expresados en mm.

<b>Variable</b>	<b>(n)</b>	<b>X</b>	<b>SD</b>
<b>CL</b>	44	59.82	3.88
<b>RW</b>	57	12.43	1.14
<b>ZW</b>	45	35.81	3.33
<b>IW</b>	61	6.13	0.40
<b>BW</b>	40	26.70	1.80
<b>BL</b>	44	35.67	2.03
<b>SSL</b>	58	11.63	0.72
<b>FIL</b>	60	11.38	1.23
<b>DL</b>	60	20.6	1.94
<b>UML</b>	61	14.94	0.88
<b>LML</b>	40	14.92	0.74
<b>LES</b>	55	20.99	2.03
<b>AFM</b>	44	8.14	0.33
<b>ALFM</b>	44	8.56	0.52
<b>H1</b>	34	4.37	0.51
<b>H2</b>	34	4.97	0.68
<b>H3</b>	35	10.33	0.55
<b>H4</b>	35	12.41	0.86
<b>H5</b>	35	16.86	1.24
<b>H6</b>	33	20.56	1.51
<b>A1</b>	34	30.08	1.83
<b>A2</b>	32	35.06	2.45
<b>A3</b>	34	34.41	2.01
<b>A4</b>	34	40.00	2.25
<b>A5</b>	33	39.46	2.58

---

**Tabla 5:** Número (n), media (x) y desvío (SD) de los caracteres métricos en Juveniles. Los valores de media y desvío están expresados en mm.

Se realizó un análisis de varianza por sitio para cada uno de los caracteres cuyos resultados se muestran en la Tabla 6, en el caso de los juveniles y en la Tabla 8 en el caso de los adultos.

<b>Variable</b>	<b>(n)</b>	<b>F (p) grado significancia</b>
<b>CL</b>	38	0.03 (0.97) ns
<b>RW</b>	51	0.17 (0.84) ns
<b>ZW</b>	41	0.45 (0.64) ns
<b>IW</b>	55	1.07 (0.34) ns
<b>BW</b>	35	1.79 (0.18) ns
<b>BL</b>	38	0.39 (0.67) ns
<b>SSL</b>	52	1.71 (0.19) ns
<b>FIL</b>	54	0.39 (0.67) ns
<b>DL</b>	54	0.003 (0.99) ns
<b>UML</b>	55	0.68 (0.51) ns
<b>LML</b>	35	1.15 (0.32) ns
<b>LES</b>	51	0.13 (0.88) ns
<b>AFM</b>	38	5.73 (0.006) **
<b>ALFM</b>	38	0.08 (0.91) ns
<b>H1</b>	30	2.51 (0.09) ns
<b>H2</b>	30	0.04 (0.96) ns
<b>H3</b>	31	0.62 (0.54) ns
<b>H4</b>	31	0.87 (0.43) ns
<b>H5</b>	31	0.05 (0.95) ns
<b>H6</b>	29	0.21 (0.81) ns
<b>A1</b>	30	0.006 (0.99) ns
<b>A2</b>	28	0.75 (0.48) ns
<b>A3</b>	30	0.40 (0.67) ns
<b>A4</b>	30	0.84 (0.44) ns
<b>A5</b>	29	0.31 (0.73) ns

**Tabla 6:** Analisis de varianza de los caracteres métricos en Juveniles por sitio.

\*= significativo a  $P > 0,05$ , \*\*= significativo  $P > 0,01$  ns= no significativo.

El valor de AFM de los juveniles fue el único carácter con diferencia significativa entre sitios. De acuerdo a este resultado se realizó la prueba de Tukey que diferenció significativamente al S.K. (Tabla 7)

<b>Sitio</b>	<b>AFM</b>
<b>SU</b>	8.01 a
<b>SI</b>	8.06 a
<b>SK</b>	8.38 b

**Tabla 7:** Medias (en mm) para el carácter AFM para cada sitio,

Letras diferentes indican diferencias significativas para  $P < 0,05$ .

Letras iguales indican grupos homogéneos

<b>Variable</b>	<b>(n)</b>	<b>F (p) grado significancia</b>
<b>CL</b>	27	3.67 (0.04) *
<b>RW</b>	38	0.95 (0.39) ns
<b>ZW</b>	28	1.88 (0.17) ns
<b>IW</b>	38	1.02 (0.37) ns
<b>BW</b>	24	2.96 (0.07) ns
<b>BL</b>	28	3.35 (0.05) ns
<b>SSL</b>	36	0.68 (0.51) ns
<b>FIL</b>	38	2.74 (0.07) ns
<b>DL</b>	38	2.82 (0.07) ns
<b>UML</b>	38	1.85 (0.17) ns
<b>LML</b>	19	0.82 (0.45) ns
<b>LES</b>	37	2.31 (0.11) ns
<b>AFM</b>	27	1.20 (0.31) ns
<b>ALFM</b>	27	4.77 (0.016) *
<b>H1</b>	17	2.58 (0.10) ns
<b>H2</b>	17	1.40 (0.27) ns
<b>H3</b>	17	1.44 (0.26) ns
<b>H4</b>	17	1.95 (0.17) ns
<b>H5</b>	17	0.85 (0.44) ns
<b>H6</b>	16	0.69 (0.51) ns
<b>A1</b>	17	1.86 (0.18) ns
<b>A2</b>	16	0.68 (0.51) ns
<b>A3</b>	17	1.72 (0.20) ns
<b>A4</b>	17	1.49 (0.25) ns
<b>A5</b>	17	0.56 (0.58) ns

**Tabla 8:** Analisis de varianza de los caracteres métricos en Adultos por sitio.

\*= significativo a  $P > 0,05$ , \*\*= significativo  $P > 0,01$  ns= no significativo.

El valor de ALFM de los adultos presentó diferencias significativas entre sitios por lo que fue analizado por la prueba de Tukey diferenciando significativamente al S.U. (TABLA 9)

<b>Sitio</b>	<b>ALFM</b>
<b>SU</b>	8.14 a
<b>SI</b>	8.72 b
<b>SK</b>	8.82 b

**Tabla 9:** Medias (en mm) para el carácter AFM para cada sitio,

En la prueba de Tukey Letras diferentes indican diferencias significativas para  $P < 0,05$ .

Letras iguales indican grupos homogéneos

Del total de caracteres medidos, se seleccionaron 6 para realizar un análisis más ajustado sobre la base de las siguientes propiedades:

1- Que caracterizaran al cráneo en general, al neurocráneo (asociado a funciones neurológicas) y al esplanocráneo (asociado a funciones viscerales).

2 -Que caracterizaran las dimensiones largo y ancho para cada uno de los aspectos mencionados.

Los caracteres seleccionados fueron CL (Longitud craneana) y ZW (Ancho zigomático) por el complejo craneofacial, LES (Longitud del esplanocráneo) y RW (Ancho rostral) por el esplanocráneo y BL (Longitud de las bulas timpánicas) y BW (Ancho de las bulas timpánicas) por el neurocráneo.

Para estos caracteres, se realizó un análisis de varianza multifactorial utilizando tres factores: sexo, sitio (S.I., S.K. y S.U.) y clases de edad (juveniles y adultos), con un total de 18 tratamientos (Tabla 10).

	CL	ZW	BL	BW	LES	RW
<b>Sitio</b>	0,63 ns	1,51 ns	1,28 ns	2,23 ns	0,70 ns	0,34 ns
<b>Sexo</b>	0,41 ns	0,34 ns	1,00 ns	0,91 ns	0,20 ns	0,01 ns
<b>Edad</b>	18,89 **	11,93 *	13,70 *	11,11 *	19,89**	12,19 ns

**Tabla 10:** Análisis de varianza (F y significancia) para las variables CL, ZW, BL, BW, LES y RW respecto del sitio, sexo y edad.

\*= significativo a  $P > 0,05$ , \*\*= significativo  $P > 0,01$  ns= no significativo.

Las interacciones Sitio x Sexo, Sitio x Edad y Edad x Sexo fueron en todos los casos no significativas.

Estos resultados muestran diferencias significativas y altamente significativas entre juveniles y adultos, para todas las variables con excepción de RW. Los valores promedio de las seis variables analizadas para los distintos sitios de muestreo, se presentan discriminados por sexo para juveniles (Tabla 11) y adultos (Tabla 12).

	CL	ZW	LES	RW	BL	BW
<b>Ushuaia</b>						
Hembras	58,38	34,73	20,48	12,11	34,91	27,04
Machos	59,58	35,91	21,10	12,97	35,19	27,09
<b>Islas</b>						
Hembras	60,57	36,31	21,60	12,64	36,26	26,45
Machos	55,92	31,91	18,29	10,95	33,83	25,18
<b>Kaiken</b>						
Hembras	60,39	37,30	21,60	12,60	36,36	27,24
Machos	58,94	35,55	20,69	11,98	35,36	26,30

**Tabla 11:** Valores promedio en mm para las variables CL, ZW, LES, RW, BL, BW de los individuos Juveniles discriminados por sitio y sexo.

	CL	ZW	LES	RW	BL	BW
<b>Ushuaia</b>						
Hembras	64,72	37,71	22,27	13,28	37,24	29,07
Machos	62,94	37,98	23,23	13,51	36,97	28,72
<b>Islas</b>						
Hembras	63,99	38,60	24,29	13,28	37,33	27,23
Machos	64,16	38,86	23,73	14,06	37,17	27,49
<b>Kaiken</b>						
Hembras	66,32	40,19	23,74	13,34	39,33	28,78
Machos	-----	-----	-----	-----	-----	-----

**Tabla 12:** Valores promedio en mm para las variables CL, ZW, LES, RW, BL, BW de los individuos adultos discriminados por sitio y sexo.

Por lo tanto y a fin de eliminar diferencias en el tratamiento global de los datos, se utilizaron índices que relacionan dos variables entre sí. En este sentido, se seleccionaron los índices CL/ZW para caracterizar las dimensiones del cráneo en general, BL/BW para el neurocráneo y LES/RW para el esplancocráneo asumiendo que estas relaciones se mantendrían más estables durante el crecimiento de los individuos permitiendo un mejor análisis de la forma de los mismos.

De acuerdo a esto, los resultados obtenidos a partir de estos índices aplicados en un análisis de varianza con tres factores principales (sitio, sexo y edad) se expresan en la Tabla 13.

	CL/ZW	BL/BW	LES/RW
<b>Sitio</b>	0,33 ns	15,72 **	3,57 **
<b>Sexo</b>	0,01 ns	0,12 ns	0,94 ns
<b>Edad</b>	0,13 ns	0,02 ns	3,62 ns

**Tabla 13:** Valores de F y grado de significancia del Anova multifactorial para los índices CL/ZW, LES/RW y BL/BW respecto al sitio, sexo y edad.

ns= no significativo \*= significativo a  $P < 0,05$ , \*\*= significativo a  $P < 0,01$ .

Las interacciones Sitio x Sexo, Sitio x Edad y Edad x Sexo fueron en todos los casos no significativas.

A partir de estos resultados se observa que con la utilización de los índices no se encuentran diferencias significativas para la edad ni el sexo. Por otra parte, los índices BL/BW y LES/RW que relacionan largo y ancho del neurocráneo y esplancocráneo respectivamente, diferenciaron significativamente el lugar. Un análisis de rangos múltiples permitió diferenciar definitivamente al sitio S.U. de los sitios S.K. y S.I.

Las medias de los tratamientos para los índices se indican en la Tabla 14, junto con la prueba de medias de Tukey para el efecto sitio.

variable	CL/ZW	LES/RW	BL/BW
<b>Sitio Ushuaia</b>	1,64	1,68 a	1,29 a
<b>Sitio Islas</b>	1,64	1,71 ab	1,35 b
<b>Sitio Kaiken</b>	1,63	1,74 b	1,33 b
<b>Juveniles</b>	1,63	1,69	1,32
<b>Adultos</b>	1,64	1,73	1,32
<b>Hembras</b>	1,63	1,72	1,32
<b>Machos</b>	1,64	1,70	1,32

**Tabla 14:** Medias (en cm) para los índices CL/ZW, LES/RW, BL/BW para cada sitio, sexo y clase de edad. En la prueba de Tukey Letras diferentes indican diferencias significativas para  $P < 0,05$ . Letras iguales indican grupos homogéneos.

### Caracteres no métricos e Índice de Asimetría

Los valores de cada variable a ambos lados del cráneo fueron normales a excepción del FMENa, atribuido esto a que el 72% de los datos eran valores de 1.

Las Tablas 15 y 16 muestran los resultados de la prueba t de Student entre los lados derecho e izquierdo para todas las variables de juveniles y adultos. No hubo diferencias significativas en ningún caso, por lo que se descarta un tipo de asimetría direccional.

Variable	Media I	Media D	t	P	N
<b>FF</b>	1,35	1,54	-0,90	0,36 (ns)	48
<b>FMa</b>	4,91	4,62	0,93	0,35 (ns)	47
<b>FMb</b>	4,56	4,50	0,22	0,82 (ns)	44
<b>FH</b>	2,78	2,82	-0,36	0,71 (ns)	41
<b>FMENa</b>	1,32	1,60	-1,25	0,21 (ns)	40
<b>FMENb</b>	4,10	4,62	-1,55	0,12 (ns)	38

**Tabla 15:** Prueba de student para individuos Juveniles.

n= número de individuos I=Izquierdo D=Derecho ns=no significativo

Variable	Media I	Media D	t	P	N
<b>FF</b>	1,10	1,03	0,31	0,75(ns)	30
<b>FMa</b>	4,56	5,00	-0,92	0,35 (ns)	26
<b>FMb</b>	4,28	4,89	-1,29	0,20 (ns)	29
<b>FH</b>	2,59	2,77	-1,35	0,18 (ns)	27
<b>FMENb</b>	4,00	4,20	-0,05	0,58 (ns)	20

**Tabla 16:** Prueba de Student para los individuos Adultos.

I=Izquierdo D=Derecho ns=no significativo n=número de individuos.

La Tabla 17 muestra los resultados de la prueba de chi-cuadrado. En todos los casos los valores fueron no significativos para ambas clases de edades por lo cual se descartó la existencia de antisimetría (Pankakoski, 1985).

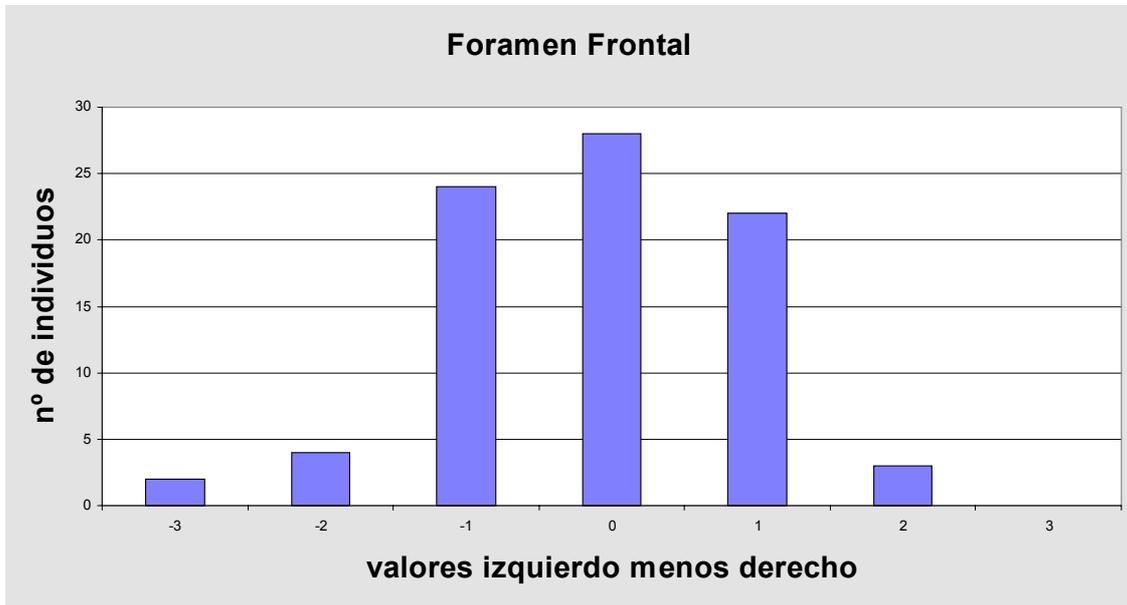
Variables	Juveniles			Adultos		
	X <sup>2</sup>	d.f.	P	X <sup>2</sup>	d.f.	P
<b>FFI</b>	7,057	31	0,99 (ns)	3,630	15	0,99 (ns)
<b>FFD</b>	7,787	37	1,00 (ns)	2,236	20	1,00 (ns)
<b>FMaI</b>	6,248	43	1,00 (ns)	5,531	23	0,99 (ns)
<b>FMaD</b>	6,487	43	1,00 (ns)	5,742	23	0,99 (ns)
<b>FMbI</b>	5,967	42	1,00 (ns)	4,605	27	1,00 (ns)
<b>FMbD</b>	5,814	42	1,00 (ns)	4,486	27	1,00 (ns)
<b>FHI</b>	1,569	40	1,00 (ns)	0,810	26	1,00 (ns)
<b>FHD</b>	1,481	40	1,00 (ns)	0,765	26	1,00 (ns)
<b>FMENaI</b>	2,370	24	1,00 (ns)	0,143	9	1,00 (ns)
<b>FMENaD</b>	2,380	39	1,00 (ns)	0,186	19	1,00 (ns)
<b>FMENbI</b>	3,932	36	1,00 (ns)	2,079	16	0,99 (ns)
<b>FMENbD</b>	3,634	36	1,00 (ns)	1,922	16	0,99 (ns)

**Tabla 17:** Valores de X<sup>2</sup> para todos los forámenes de cada lado del cráneo en individuos Juveniles y Adultos.

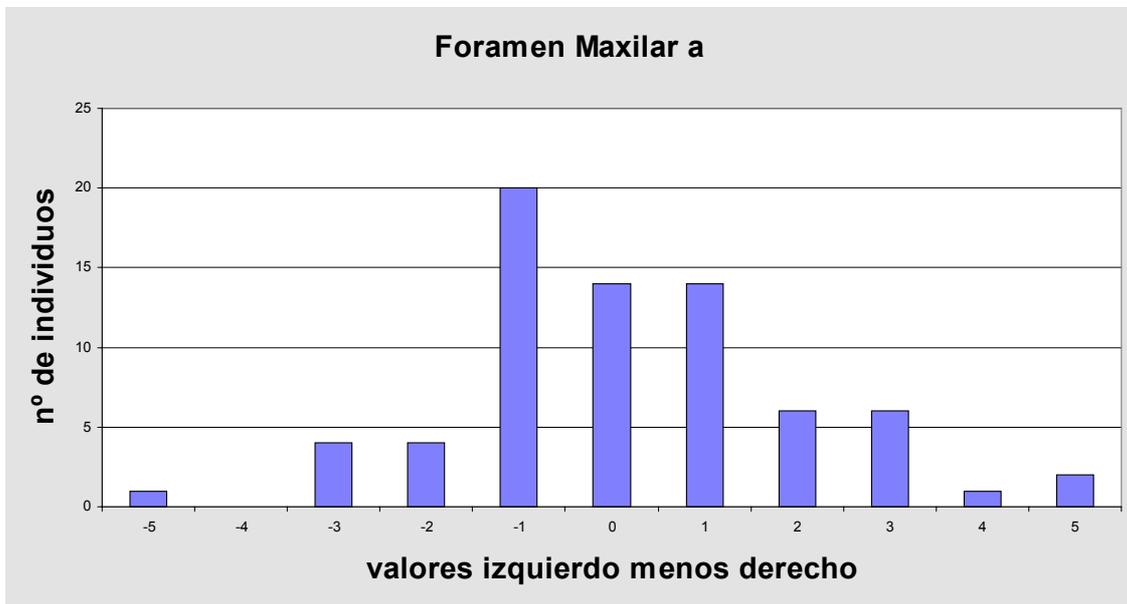
d.f.= grados de libertad. P=probabilidad. ns= no significativo.

El siguiente procedimiento fue usado para calcular un valor que represente la asimetría fluctuante individual. Dado que las poblaciones difieren en números de forámenes, el efecto escala (Soulé, 1967) fue eliminado calculando el valor relativo de asimetría para cada individuo. La diferencia absoluta en el número de forámenes presentes entre ambos lados, fue expresada en porcentaje del valor medio de forámenes del lado derecho de la población. Esto se realizó para cada uno de los forámenes.

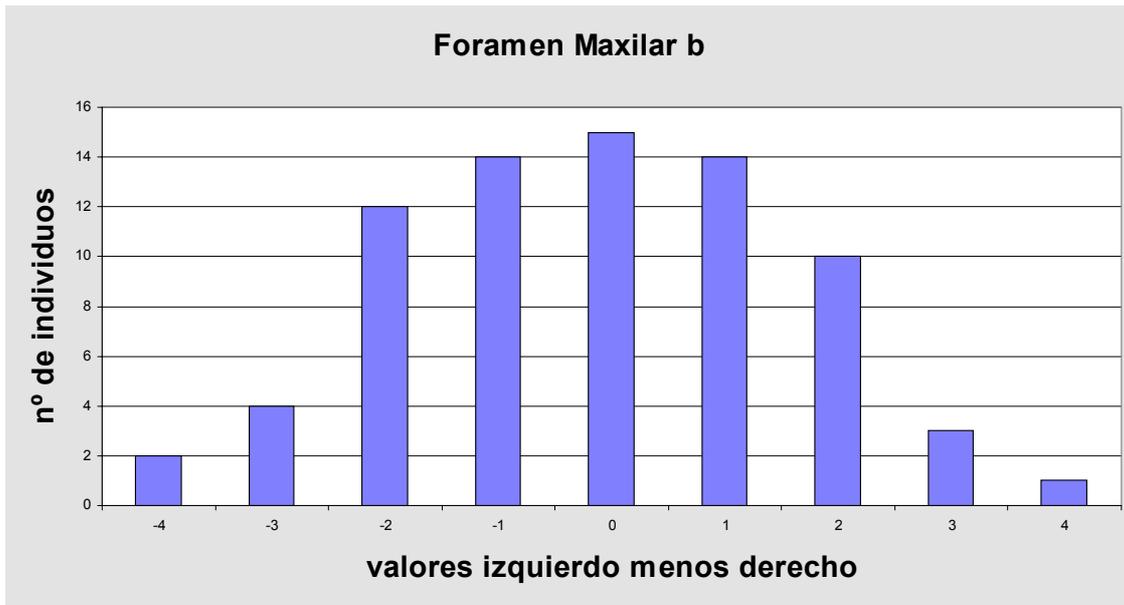
Las figuras 20 a 25 grafican el tipo de asimetría encontrado para cada foramen. En ellas se observa una clara correspondencia con lo esperado para la asimetría fluctuante.



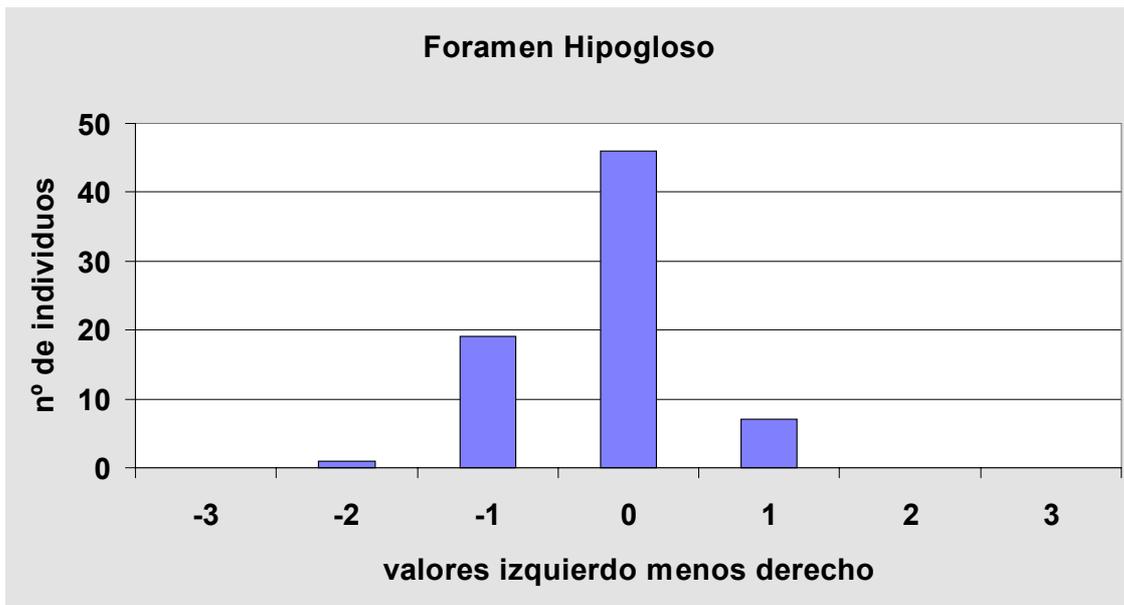
**Figura 20:** Asimetría Foramen Frontal.



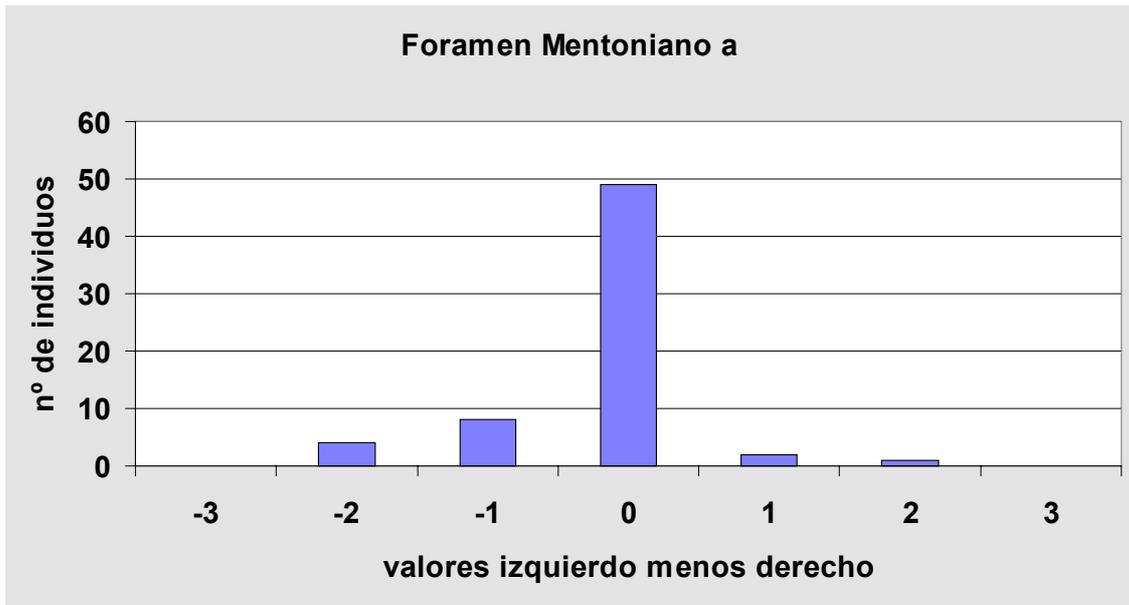
**Figura 21:** Asimetría Foramen Maxilar a.



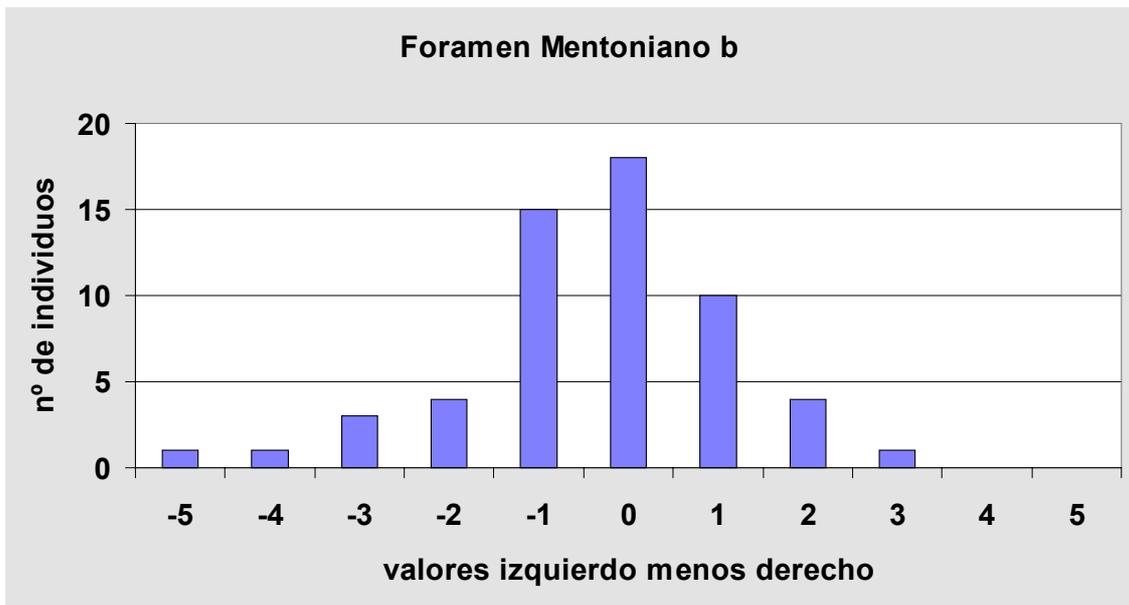
**Figura 22:** Asimetría Foramen Maxilar b.



**Figura 23:** Asimetría Foramen Hipogloso.



**Figura 24:** Asimetría Foramen Mentoniano a.



**Figura 25:** Asimetría Foramen Mentoniano b.

No todos los valores de asimetría dentro de cada sitio cumplieron los supuestos de normalidad. Solo el Fmb para el Sitio Ushuaia, los Fmb, Fmena y Fmenb para el Sitio Islas y todos los forámenes a excepción del FH en el Sitio Kaiken. De acuerdo a estos resultados, se realizó el análisis de Kruskal-Wallis dentro de cada sitio en busca de diferencias entre sexos o clases de edad.

En el S.I. no se tuvieron diferencias significativas respecto del sexo a excepción del FH. Al unificar los datos de ambos sexos, no se encontraron diferencias significativas respecto de la clase de edad. En los sitios S.U. y S.K. no hubo diferencias significativas respecto al sexo ni a la clase de edad (Tablas 18) por lo que se unificaron los tres sitios para el análisis por edad (Tabla 19).

Foramen	Juveniles	Adultos
	F (n) significancia	F (n) significancia
<b>Sitio Islas</b>		
FF	1,73 (15) ns	0,15 (12) ns
FMa	0,24 (15) ns	0,06 (09) ns
FMb	1,88 (13) ns	0,00 (11) ns
FH	5,72 (13) *	0,42 (10) ns
FMENa	0,85 (15) ns	1,00 (11) ns
FMENb	1,62 (15) ns	0,30 (09) ns
<b>Sitio Ushuaia</b>		
FF	1,59 (08) ns	0,66 (05) ns
FMa	1,37 (08) ns	2,00 (05) ns
FMb	2,07 (08) ns	0,09 (05) ns
FH	1,50 (05) ns	0,11 (05) ns
FMENa	1,21 (08) ns	1,00 (05) ns
FMENb	0,00 (06) ns	0,16 (05) ns
<b>Sitio Kaiken</b>		
FF	1,47 (13) ns	
FMa	0,66 (13) ns	
FMb	0,92 (12) ns	
FH	3,08 (12) ns	
FMENa	2,41 (13) ns	
FMENb	0,39 (13) ns	

**Tabla 18:** Análisis de Kruskal-Wallis para Juveniles y Adultos respecto al sexo para los sitios Islas (S.I.), Ushuaia (S.U.) y Kaiken (S.K.).

ns= no significativo a  $p < 0,05$ \* = significativo a  $p < 0,05$ . En el S.K. no se analizaron los adultos dado el bajo tamaño de la muestra.

Foramen	S.U.	S.I.	S.K.
	F (n) significancia	F (n) significancia	F (n) significancia
<b>FF</b>	1,77 (31) ns	0,45 (29) ns	0,29 (15) ns
<b>FMa</b>	0,03 (26) ns	0,01 (24) ns	1,31 (15) ns
<b>FMb</b>	0,73 (26) ns	0,10 (26) ns	0,009 (14) ns
<b>FH</b>	1,16 (25) ns	0,44 (25) ns	0,36 (14) ns
<b>FMENa</b>	0,86 (28) ns	2,22 (13) ns	1,73 (15) ns
<b>FMENb</b>	1,49 (25) ns	0,03 (11) ns	0,008 (15) ns

**Tabla 19:** Análisis de Kruskall-Wallis para los sitios Ushuaia, Islas y Kaiken respecto de la clase de edad. ns= no significativo a  $p < 0,05$ \* = significativo a  $p < 0,05$ .

Dado que no se encontraron diferencias significativas por sexo, al igual que ocurrió con los caracteres métricos, se incorporó al total de la muestra los cráneos recolectados en el campo con edad conocida pero sin sexo determinado, incrementando así el número total de la misma.

Un posterior análisis de Kruskall-Wallis con los datos de los tres sitios unificados (Tabla 20), no indicó diferencias significativas entre sexos. Al analizar los datos de ambos sexos unificados, encontramos diferencias significativas respecto a la clase de edad sólo en el Fmena, por lo que al realizar el análisis por sitio el Fmena fue tratado separadamente para juveniles y adultos.

Foramen	Sexo	Edad	Sitio
	F(n) significancia	F(n) significancia	F (n) significancia
<b>FF</b>	0,02 (62) ns	2,38 (77) ns	0,20 (80) ns
<b>FMa</b>	2,15 (56) ns	0,34 (69) ns	2,67 (70) ns
<b>FMb</b>	0,05 (57) ns	0,12 (70) ns	2,00 (72) ns
<b>FH</b>	0,14 (54) ns	0,46 (67) ns	3,73 (71) ns
<b>FMENa</b>	0,002 (60) ns	6,43 (60) *	<b>(J)</b> 10,86 (41) ** <b>(A)</b> 3,75 (20) ns
<b>FMENb</b>	0,64 (55) ns	1,02 (55) ns	0,27 (56) ns

**Tabla 20:** Análisis de Kruskall-Wallis para los distintos forámenes respecto del sexo, clase de edad y sitio. (J)= juveniles (A)= adultos ns= no significativo a  $p < 0,05$ \* = significativo a  $p < 0,05$  \* \*= significativo a  $p < 0,01$ .

En el análisis por sitio, sólo se notaron diferencias significativas en el Fmena de los juveniles en donde el S.U. se diferenció significativamente por presentar la menor asimetría, siendo los individuos del S.I. los que presentaban una mayor para el foramen.

El índice total de asimetría es la media de los porcentajes de todos los forámenes. Estos valores para cada foramen y cada sitio se presentan en la Tabla 21 donde se puede ver un mayor valor de asimetría en S.K. y el menor valor en S.U.

<b>SITIO</b>	<b>FF</b>	<b>FMa</b>	<b>FMb</b>	<b>FH</b>	<b>FMENa</b>	<b>FMENb</b>	<b>TOTAL</b>
<b>Ushuaia</b>	58,74	26,65	33,37	13,87	2,25	23,14	158,05
<b>Islas</b>	51,96	34,68	27,86	12,80	48,14	27,50	202,97
<b>Kaiken</b>	74,56	31,57	31,62	6,21	40,62	23,74	208,34
<b>Total</b>	58,77	30,29	30,57	12,42	22,22	24,24	

**Tabla 21:** Índices de Asimetría para los diferentes forámenes en los tres sitios de muestreo.

La normalidad de los datos nos permitió realizar un análisis de varianza multifactorial para el índice de asimetría respecto del sitio y la clase de edad. Se obtuvieron diferencias significativas en el último caso, en donde los juveniles presentaban un mayor índice de asimetría que los adultos, sin poder determinar diferencias significativas entre los sitios (Tabla 22).

<b>Efectos principales</b>		<b>F(significancia)</b>
	Edad	4,543 (*)
	Sitio	0,025 (ns)
	Edad x Sitio	0,661 (ns)
<b>Efectos principales</b>		<b>Medias (n)</b>
Edad	Juveniles	181,89 (45)
	Adultos	123,13 (34)
Sitio	Ushuaia	148,81 (33)
	Islas	152,24 (31)
	Kaiken	156,48 (15)

**Tabla 22:** Análisis de varianza multifactorial para el Índice de Asimetría respecto del sitio y clase de edad.

\* significativo a  $P < 0,05$ . ns= no significativo

En la Tabla 23 se expresan los resultados del análisis de la varianza para la asimetría de juveniles y adultos respecto del sexo y el lugar.

	<b>Juveniles</b>	<b>Adultos</b>
	F (n) significancia	F (n) significancia
Sexo	0,46 (36) ns	0,55 (19) ns
Sitio	2,89 (36) ns	0,26 (19) ns
<b>Efectos principales</b>	<b>Medias ± SD (n)</b>	<b>Medias ± SD (n)</b>
Hembras	197,92 ± 22,50 (18)	111,66 ± 27,75 (08)
Machos	218,98 ± 21,74 (18)	134,87 ± 21,40 (11)
S.U.	160,19 ± 25,71 (15)	111,81 ± 18,41 (12)
S.I.	255,10 ± 32,66 (08)	165,86 ± 28,40 (05)
S.K.	210,06 ± 25,47 (13)	92,11 ± 47,27 (02)

**Tabla 23:** Análisis de varianza y tabla de efectos principales para el Índice de Asimetría de Juveniles y Adultos de acuerdo al sexo y sitio.

Prueba de F: \*\* significativo a  $P < 0,01$ ; \* significativo a  $P < 0,05$ ; ns no significativo para  $P > 0,05$ .

De los resultados se desprende que las diferencias halladas entre sexo y entre los sitios no son significativas. No obstante dentro de los juveniles, los valores discriminados por sitio, alcanzan valores cercanos al grado de significancia elegido ( $P_{sit} = 0,06$ ). Como resultado del mismo análisis encontramos el mayor valor promedio para el índice de asimetría en el S.I. tanto para adultos como para juveniles.

El valor de correlación entre Índice de Crecimiento e Índice de Asimetría totales fue no significativo (Tabla 36).

	<b>Coefficiente de correlación (n)</b>	<b>significancia</b>
<b>Total</b>	0,22 (58)	0,08 ns
<b>Sitio Ushuaia</b>	0,04 (26)	0,81 ns
<b>Sitio Islas</b>	0,63 (14)	0,015 *
<b>Sitio Kaiken</b>	-0,21 (14)	0,46 ns
<b>Machos</b>	0,46 (27)	0,014 *
<b>Hembras</b>	0,008 (28)	0,96 ns
<b>Juveniles</b>	0,13 (35)	0,42 ns
<b>Adultos</b>	0,09 (20)	0,67 ns

**Tabla 24:** Coeficientes de correlación entre I.C. e I.A. total y discriminados por edad, sexo y sitios de muestreo. ns=no significativo \*=Significativo a  $P < 0,05$ .

Al discriminar por sexo, edad y sitios, las correlaciones significativas entre I.C. y I.A. se hallaron en el Sitio Islas y entre los machos. Se puede observar que tanto en los sitios S.U. y S.I. la correlación es positiva, en cambio en el S.K. a pesar de no ser significativa la correlación es negativa, o sea que al aumentar el I.C. el I.A. disminuye.

### Morfología.

Se realizó un análisis de la varianza multifactorial de dos factores (sexo y clase de edad) para los caracteres largo total, peso, largo del cráneo, índice molar (ver capítulo 2) y perímetro axilar. Los resultados demuestran una ausencia de diferencias significativas en el análisis por sexo para todos los caracteres analizados, y una diferencia significativa o altamente significativa entre los mismos para la clase de edad. (Tabla 25). De acuerdo a esto se procede a analizar los caracteres de los juveniles y adultos por separado.

	LT(cm)	P(gr)	LC(mm)	IM	PA
<b>Sexo</b>	0,26(ns)	0,63(ns)	0,54(ns)	0,32(ns)	1,22(ns)
<b>edad</b>	11,54(**)	5,08(*)	19,71(**)	103,23(**)	7,30(**)

**Tabla 25:** Valores de F y grado de significancia del Análisis de la varianza para el efecto del sexo y la edad sobre: Longitud Corporal Total (LT), Peso (P), Longitud Craneana (LC), Índice Molar (IM) y Perímetro Axilar (PA).

\*\* Significativo a  $P < 0,001$ . \* Significativo a  $P < 0,005$  ns= no significativo

Se determinó un grado significativo de correlación entre la longitud craneana, el peso corporal y la longitud total de los individuos independiente de la clase de edad (Tabla 26).

	Peso	Longitud Craneana
<b>Juveniles</b>		
Largo total	0,84 (35) **	0,89 (35) **
Peso	-----	0,85 (35) **
<b>Adultos</b>		
Largo total	0,88 (45) **	0,93 (27) **
Peso	-----	0,78 (26) **

**Tabla 26:** Coeficientes de correlación simple, tamaño de la muestra y significancia para las diferentes clases de edad sobre el Peso, Longitud Craneana y Largo Total.

\*\*= significativo a  $P < 0.01$ .

Para cada clase de edad se realizó un análisis de varianza unifactorial por sexo y por sitio para cada uno de los caracteres analizados. Los resultados del análisis de varianza junto a las medias de los tratamientos para juveniles se muestran en la Tabla 27.

	LT(cm)	P(gr)	LC(mm)	IM	PA(cm)
<b>Juveniles</b>					
<b>Sexo</b>	0,15(44)ns	0,19(41)ns	0,33(34)ns	0,53(42)ns	0,46(24)ns
<b>Sitio</b>	9,44(39)**	6,75(39)**	0,005(43)ns	0,70(64)ns	6,73(23)**
<b>Medias</b>					
<b>Sexo</b>					
Hembras	47,20 a	762,42 a	59,56 a	75,45 a	16,26 a
machos	46,26 a	714,52 a	58,76 a	78,76 a	15,40 a
<b>Sitio</b>					
SU	46,71 b	696,16 ab	59,29 a	72,83 a	15,42 ab
SI	38,88 a	465,05 a	59,32 a	76,15 a	12,50 a
SK	51,25 b	951,78 b	59,42 a	77,94 a	17,37 b

**Tabla 27:** Valores de F (grados de libertad) y significancia del Análisis de la varianza para el efecto del sitio y el sexo sobre, Peso (P), Longitud Corporal Total (LT), Longitud Craneana (LC), Índice Molar (IM) y Perímetro Axilar (PA) en Juveniles.

Tabla de medias y prueba de Tukey. Letras iguales indican grupos homogéneos. Letras diferentes indican diferencias significativas para  $P < 0,05$ . \*\* Significativo a  $P < 0,001$ . ns= no significativo

Ninguna de las variables analizadas demostró diferencia por sexo dentro de los juveniles. La diferenciación entre sitios determinó diferencias significativas en los caracteres largo corporal total, peso y perímetro axilar. Los juveniles más largos y pesados se encontraron en el S.K. mientras que en el S.I. se encontraron los individuos de menor longitud y peso. Asimismo el perímetro axilar diferencia significativamente a los individuos del S.I. del S.K.

La Tabla 28 muestra los valores promedio, desvíos y número de individuos discriminados por sexo y sitio para los caracteres peso, largo corporal total y perímetro axilar de los individuos juveniles.

	<b>Peso</b>	<b>Largo total</b>	<b>Perímetro axilar</b>
<b>Ushuaia</b>			
Hembras	688,37 ± 97,21 (11)	46,50 ± 2,07 (11)	15,58 ± 1,02 (6)
Machos	706,88 ± 113,99 (8)	47,00 ± 2,43 (8)	14,50 ± 2,51 (1)
Total	697,63 ± 74,90 (19)	46,75 ± 1,59 (19)	15,04 ± 1,35 (7)
<b>Islas</b>			
Hembras	466,82 ± 161,20 (4)	40,00 ± 3,43 (4)	13,33 ± 1,45 (3)
Machos	463,64 ± 144,19 (5)	38,00 ± 3,07 (5)	11,25 ± 1,77 (2)
Total	465,23 ± 108,14 (9)	39,00 ± 2,30 (9)	12,29 ± 1,14 (5)
<b>Kaiken</b>			
Hembras	1047,71 ± 121,86 (7)	52,42 ± 2,59 (7)	18,41 ± 1,02 (6)
Machos	855,85 ± 121,86 (7)	50,07 ± 2,59 (7)	16,33 ± 1,02 (6)
Total	951,78 ± 86,17 (14)	51,25 ± 1,83 (14)	17,37 ± 0,72 (12)

**Tabla 28:** Valores promedio discriminados por sexo para Peso, Longitud Corporal total y Perímetro Axilar de los Adultos en cada sitio de muestreo. Media ± ES (n)

Los resultados del análisis de varianza junto a las medias de los tratamientos para adultos se muestran en la Tabla 29.

	<b>LT(cm)</b>	<b>P(gr)</b>	<b>LC(mm)</b>	<b>IM</b>	<b>PA(cm)</b>
<b>Adultos</b>					
<b>Sexo</b>	3,23(43)ns	6,92(43)**	1,60(24)ns	0,03(20)ns	1,85(23)ns
<b>Sitio</b>	2,14(42)ns	3,49(43)*	3,96(38) *	0,88(47)ns	3,20(21)ns
<b>Medias</b>					
<b>Sexo</b>					
Hembras	50,80 a	836,99 a	63,24 a	40,42 a	17,37 a
machos	45,98 a	579,80 b	60,78 a	39,53 a	15,43 a
<b>Sitio</b>					
S.U.	50,95 a	836,08 a	61,21 a	42,20 a	18,90 a
S.I.	44,87 a	545,40 b	64,39 b	41,02 a	14,83 a
S.K.	48,74 a	741,20 a b	66,05 b	29,96 a	17,48 a

**Tabla 29:** Valores de F (grados de libertad) y significancia del Análisis de la varianza para el efecto del sitio y el sexo sobre, peso (P), Longitud Corporal Total (LT), Longitud Craneana (LC), Índice Molar (IM) y Perímetro Axilar (PA) en Adultos.

Tabla de medias y prueba de Tukey. Letras iguales indican grupos homogéneos, letras diferentes indican diferencias significativas para P < 0,05. \*\* Significativo a P < 0,001. ns= no significativo

No se encontraron diferencias significativas por sitios ni sexo para los caracteres perímetro axilar, largo corporal total e índice molar. El largo de cráneo no diferenció entre sexos pero sí por sitio, de acuerdo a la prueba de medias de Tukey se encontró diferencia significativa entre los sitios S.U. y S.I. El carácter peso demostró diferencias significativas en ambos análisis, diferenciándose significativamente el S.I. por los individuos de menor peso.

La Tabla 30 muestra los valores promedio, desvíos y número de individuos discriminados por sexo y sitio para los caracteres peso, largo corporal total y perímetro axilar de los individuos adultos.

	<b>Peso (grs)</b>	<b>Largo total (cm)</b>	<b>Perímetro axilar (cm)</b>
<b>Ushuaia</b>			
Hembras	911,15 ± 90,12 (11)	51,68 ± 2,68 (11)	19,25 ± 2,20 (2)
Machos	724,67 ± 99,63 (9)	49,72 ± 2,97 (9)	18,16 ± 1,79 (3)
Total	817,91 ± 67,17 (20)	50,70 ± 2,00 (20)	18,95 ± 1,42 (5)
<b>Islas</b>			
Hembras	596,45 ± 112,97 (7)	47,14 ± 3,36 (7)	15,20 ± 1,39 (7)
Machos	505,69 ± 99,63 (9)	43,11 ± 2,97 (9)	14,57 ± 1,17 (9)
Total	551,07 ± 75,31 (16)	45,12 ± 2,24 (16)	14,88 ± 0,91 (12)
<b>Kaiken</b>			
Hembras	1271,00 ± 211,35 (2)	58,75 ± 6,30 (3)	20,95 ± 2,20 (3)
Machos	389,00 ± 172,56 (3)	42,06 ± 5,14 (2)	15,16 ± 0,91 (2)
Total	829,50 ± 136,42 (5)	50,40 ± 4,06 (5)	18,05 ± 1,42 (5)

**Tabla 30:** Valores promedio discriminados por sexo para Peso, Longitud Corporal total y Perímetro Axilar de los Adultos en cada sitio de muestreo. Media ± ES (n)

La longitud promedio de las hembras superó a la de los machos en los tres sitios de estudio. Asimismo las hembras fueron más pesadas que los machos en todos los sitios encontrándose una significativa diferencia entre S.I. y S.K. El peso promedio de los individuos fue mayor en la zona de Kaiken aunque en promedio decae dada la presencia de machos de corta edad. En este sitio se obtuvo el individuo de mayor peso de toda la muestra (1500 g).

Los valores de I.C. no cumplieron con los supuestos de normalidad por lo que se les realizó un análisis de Kruskal-Wallis con sexo, sitio y edad como factores. Los resultados se expresan en la Tabla 31.

factor	Índice de crecimiento (I.C.)
Sexo	0,16 (62) ns
Sitio	13,85 (61) **
edad	28,92 (63) **

**Tabla 31:** Valor del Análisis de Kruskal-Wallis (grado de libertad) y significancia para el I.C. respecto al sexo, sitio y clase de edad.

\*\* Significativo a  $P < 0,001$ . ns= no significativo

Tanto el I.C. como el F.C. fueron discriminados por sitio, sexo y clase de edad en la Tabla 32.

		Hembras	Machos	Total
<b>Ushuaia</b>				
F.C.	J	2,90 ± 0,72 (9)	2,86 ± 0,95 (6)	2,89 ± 0,78 (15)
	A	3,38 ± 0,57 (6)	2,85 ± 0,38 (5)	3,14 ± 0,55 (11)
I.C.	J	25,60 ± 17,91 (10)	31,02 ± 22,80 (8)	28,17 ± 19,76 (18)
	A	13,33 ± 5,31 (8)	13,31 ± 2,74 (5)	13,33 ± 4,36 (13)
<b>Islas</b>				
F.C.	J	2,54 ± 1,29 (3)	2,55 ± 1,30 (3)	2,68 ± 0,91 (6)
	A	2,79 ± 0,14 (2)	2,82 ± 0,58 (3)	2,81 ± 0,42 (5)
I.C.	J	24,30 ± 6,55 (3)	25,95 ± 9,10 (3)	25,15 ± 7,14 (6)
	A	11,93 ± 1,48 (2)	10,01 ± 1,96 (3)	10,77 ± 1,89 (5)
<b>Kaiken</b>				
F.C.	J	3,79 ± 0,59 (7)	3,40 ± 0,72 (7)	3,60 ± 0,66 (14)
	A	3,57 ± 0,10 (2)	-----	3,57 ± 0,10 (2)
I.C.	J	42,54 ± 20,66 (7)	47,14 ± 19,22 (7)	44,84 ± 19,32 (14)
	A	18,23 ± 3,02 (2)	-----	18,23 ± 3,02 (2)

**Tabla 32:** Valores de Índice de crecimiento (I.C.) en g/% y Factor de condición (F.C.) de acuerdo a los diferentes sitios, clases de edad y sexo.

media ± ES (n). J=Juvenil . A=Adulto

El índice de crecimiento es mucho mayor en juveniles que en adultos, no encontrándose diferencias significativas entre sexos. Las diferencias significativas halladas por sitio son visibles en la tabla de medias (Tabla 32) donde los mayores valores se encuentran en el S.K. y los menores en el S.I.

Dado que el F. C. cumplía con los requisitos de normalidad se realizó un análisis de varianza unifactorial con los factores sexo, edad y sitio. La

Tabla 33 nos muestra los resultados del mismo donde no se encuentran diferencias significativas por sexo ni edad para el factor analizado.

<b>Factor</b>	<b>Factor de condición (FC)</b>
<b>Sexo</b>	1,56 (62) ns
<b>edad</b>	0,72 (63) ns
<b>Sitio</b>	6,21 (61) *
<b>medias</b>	
<b>S.I.</b>	2.74 ± 0.21 a
<b>S.U.</b>	2.98 ± 0.13 a
<b>S.K.</b>	3.64 ± 0.18 b

**Tabla 33:** Valores de F (grados de libertad) y significancia del Análisis de la varianza para el efecto del sitio, la edad y el sexo, sobre el Factor de Condición (F.C.).

Tabla de medias y prueba de Tukey. Letras iguales indican grupos homogéneos, letras diferentes indican diferencias significativas para  $P < 0,05$ . \* Significativo a  $P < 0,005$ . ns= no significativo

Un análisis de rangos múltiples del F.C. nos diferencia dos grupos homogéneos, por un lado los individuos de Kaiken (más robustos) y por otro los de Ushuaia e Islas. Por consiguiente para el F.C. de cada sitio se realizó un análisis de la varianza respecto al sexo y clase de edad (Tabla 34) no encontrándose diferencias significativas.

<b>Variable</b>	<b>Sitio Ushuaia</b>	<b>Sitio Islas</b>	<b>Sitio Kaiken</b>
<b>Edad</b>	0.569 (ns)	0.137 (ns)	0.124 (ns)
<b>Sexo</b>	1.614 (ns)	0.001 (ns)	1.184 (ns)

**Tabla 34:** Valores de F y significancia del análisis de la varianza simple para los efectos sexo y clase de edad respecto del Factor de Condición en los diferentes sitios.

ns= no significativo. Las interacción Edad x Sexo resultó no significativa

## DISCUSIÓN

Actualmente se considera que la interpretación de los patrones de diferenciación morfológica dentro y entre los distintos grupos constituye una herramienta relevante para la toma de decisiones taxonómicas. Asimismo, como en el caso de algunos roedores, el análisis debe considerar las diferencias relativas existentes entre los individuos, el dimorfismo sexual, y las clases de edad a la hora de evaluar dichas diferencias.

De acuerdo a los resultados del estudio, se puede concluir que para *Ondatra* en Tierra del Fuego, no se encontró dimorfismo sexual a nivel de caracteres métricos del cráneo, dado que tratadas las variables separadamente o en forma de índices, no mostraron diferencias significativas entre machos y hembras. Pankakoski y Nurmi (1986) hablan de dimorfismo sexual en las medidas craneanas de ratas almizcleras de Finlandia aunque ésta referencia está hecha en base a variables analizadas en forma individual. Este dimorfismo también es documentado en trabajos de Ruprecht (1974), Boyce (1978), Sather (1956) para la especie en el Hemisferio Norte. Otros autores como Pietsch (1970) y Le Boulengé et al. (1996) no encuentran diferencias significativas coincidiendo con nuestros resultados.

El análisis de los caracteres métricos del cráneo y mandíbulas evaluados, demostró que más de la mitad de estos caracteres se diferenciaron por edad. Dentro de las medidas que presentaron diferencia encontramos la totalidad de las medidas del cráneo con excepción de IW, SSL y longitud de los molares.

Estas 3 medidas coinciden con lo encontrado por Pankakoski (1986) en las ratas almizcleras de Finlandia. Pankakoski (1986) determina al IW como una de las medidas del cráneo más estables junto con la longitud de la sutura sagital y la longitud de los molares. La estabilidad del IW en ratas de diferente edad implica la posibilidad que esta medida esté conectada fuertemente con el sentido del olfato. Esto ha sido indicado como una generalidad entre los *microtinae* (Gebzyska, 1964; 1967 y Wasilewski, 1960 en Pankakoski, 1986). La estabilidad de este carácter no sería exclusiva del género *Ondatra*, ya que también ha sido documentada en zorro (*Vulpes vulpes*) por Huson y Page (1980). El IW demuestra ser una medida muy estable y poco influenciada por el ambiente por lo que es un efectivo discriminante entre poblaciones (Pankakoski y Nurmi, 1986).

Por otro lado la estabilidad en el crecimiento de la longitud de los molares es una característica de los roedores. El tamaño de los dientes es determinado en las etapas tempranas de la ontogénesis por lo que cambios en otras medidas del cráneo no la modifican. La ausencia de dimorfismo en

la longitud de los molares sugiere una similitud en la dieta de ambos sexos. Esto concuerda con la ausencia en la literatura de diferencia entre sexos en cuanto a la selección de la comida.

Dentro del análisis de los caracteres por sitio, sólo el AFM diferencia significativamente por sitio a los juveniles teniendo un valor más alto en promedio en el S.K. Del mismo modo, el ALFM fue dentro de los adultos el carácter que diferenció significativamente los sitios, diferenciando al S.U. con los valores promedios más bajos. No se encontró mucha información sobre este carácter en particular, sin embargo Radinsky (1967) correlaciona el tamaño del foramen mágnum con el tamaño del cerebro de los individuos, planteando que esto está altamente correlacionado con el tamaño del cuerpo. Una relación similar se vería reflejada en los resultados de nuestro estudio, ya que el mayor valor para el AFM en los cráneos del S.K. coincide con el mayor tamaño encontrado en el largo de los cráneos del sitio. Lo mismo ocurre con el bajo valor del ALFM y el bajo tamaño de los cráneos del S.U.. Por consiguiente el foramen mágnum aparenta ser un buen indicador para el estudio de variación intraespecífica.

La utilización de los índices craneales permitió trabajar sin diferencias entre clases de edad y sexo, y un análisis de la forma de los mismos entre los sitios. Los cráneos del Sitio Ushuaia se diferenciaron significativamente de los del Sitio Islas y Sitio Kaiken por su bajo valor en los índices BL/BW y LES/RW siendo cráneos más anchos tanto para el esplanocráneo como para el neurocráneo.

Nuestros resultados coinciden con lo reportado por Pankakoski (1983), Boyce (1978), Pankakoski y Nurmi (1986) y Le Boulengé et al. (1996), e indican que las condiciones ambientales estarían afectando principalmente el tamaño más que la forma del cráneo, por lo que las diferencias en la forma del mismo serían principalmente de orden genético. Poblaciones aisladas como las provocadas por barreras fisiogeográficas, factores como la territorialidad o la dispersión diferencial como así también los cuellos de botella poblacionales incrementan la deriva genética. A escala pequeña la heterogeneidad de ambientes puede estar ausente o al menos fuertemente reducida, por lo que en este caso la diferenciación fenotípica debe ser de orden genético antes que ambiental.

## **Morfología.**

Existe una correlación positiva entre el largo corporal total, peso y largo del cráneo de los individuos acorde al proceso natural de crecimiento de los mismos.

El resultado del análisis de los caracteres morfológicos (largo corporal total, peso, largo del cráneo, índice molar y perímetro axilar) está corroborando la ausencia de dimorfismo sexual demostrada por los

caracteres métricos del cráneo, ya que no demuestran diferencias significativas para el total de los individuos en el análisis de sexo.

El resultado del análisis de la morfología de los individuos juveniles nos indica diferencia entre los distintos sitios. En el S.I. encontramos individuos más pequeños lo que se ve reflejado por un menor promedio en peso, largo total y menor perímetro axilar, en individuos que tienen un cráneo de similar tamaño y con un I.M. similar que estaría reflejando edades equivalentes. De manera opuesta, el S.K. tiene los mayores valores en estos caracteres.

En los adultos de *Ondatra*, las hembras fueron significativamente más pesadas que los machos en individuos con similares largos corporales, largo de cráneo, I.M y P.A. Este sería el único indicio de dimorfismo sexual aunque el escaso número de individuos analizados y lo observado en las otras variables ponen en duda esta conclusión. El análisis por sitio nos indica, como anteriormente los juveniles, a los individuos de S.I. como los menos pesados. La diferencia por sitio se dio también en el Largo del cráneo en donde en el S.K. se encontraron los cráneos más largos.

El análisis ambiental nos permite afirmar que existe un efecto del ambiente sobre características morfológicas de *Ondatra* en Tierra del Fuego. De los resultados obtenidos se desprende que los individuos de Kaiken son los de mayor peso, los más largos, los que presentan un mayor perímetro axilar, un menor desgaste molar y los mayores índices de crecimiento y de robustez. En el lado opuesto encontramos al S.I. donde sus individuos se caracterizan por presentar un menor peso, y los valores más bajos de F.C. e I.C.. Los juveniles del S.I. son los de menor largo corporal y menor perímetro axilar, diferencias no significativas en los adultos que posiblemente sean atribuibles al bajo número de individuos.

A modo de encontrar una explicación a estas diferencias, Proulx y Gilbert, (1983) y Errington et al., (1963) observan que el tamaño del cuerpo y el peso está relacionado con la abundancia de alimento, en este caso la presencia de una mayor oferta alimenticia, en especial la vegetación acuática, podría ser un factor importante en el crecimiento de los individuos del S.K. dado que los animales más grandes requieren de un mayor consumo energético. Errington (1963b), Dossier et al. (1948); Alexander (1955) y Boyce (1978), señalan que el tamaño corporal decrece como respuesta adaptativa a ambientes con baja disponibilidad en la cantidad y calidad del alimento, lo que coincidiría con nuestros resultados. El bajo peso encontrado en S.I. puede coincidir con la hipótesis de Boyce, el bajo peso y tamaño puede ser una adaptación a un largo período de baja disponibilidad de alimento. Del mismo modo, Boyce (1978) propone que los ambientes con condiciones climáticas favorables permiten que los individuos crezcan rápidamente hasta alcanzar un gran tamaño, esto se halla directamente asociado con la respuesta a la alimentación, ya que los

factores climáticos estarían condicionando el nivel de agua del sitio y el desarrollo de la vegetación acuática.

Simpson y Boutin, (1993) señalan un menor tamaño a menor latitud debido a una menor tasa de crecimiento, algo que podría reflejarse en nuestros resultados, dado que los individuos que se encuentran a menor latitud son los del S.I.. Sin embargo la bibliografía en este aspecto es bastante contradictoria y encontramos tamaños del cráneo que aumentan de Norte a Sur en Norteamérica y centro de Europa (Pietsch, 1970) o de Sur a Norte en Europa del Este (Ruprecht, 1974). Por otra parte, Pankakoski y Nurmi (1986) plantean que la diferencia entre individuos son mayores cuanto mayor es la distancia entre los mismos, algo que sucede en muchos de los caracteres analizados para Tierra del Fuego.

### **Caracteres no métricos e Índice de asimetría**

De acuerdo a estos resultados, los caracteres no métricos demostraron al igual que en los caracteres métricos, una ausencia de dimorfismo sexual. La ausencia de diferencias significativas en el índice de asimetría entre sexos, coincide con lo que ocurre usualmente en otros estudios (Jackson, 1973; Leamy, 1984; Perzigian, 1977; Pankakoski, 1985), en donde las diferencias son leves o inexistentes. La ausencia de diferencia de forámenes entre las diferentes clases de edad encontrada en nuestro trabajo también fue documentada por Pankakoski y Nurmi (1986), quienes consideran la presencia de dichos forámenes independientes de la edad del individuo. Si bien dichos forámenes pueden ser afectados por efectos maternos como el estrés en la ontogenia, una vez que nacen permanecen mayormente sin cambios (Pankakoski, 1985), no obstante se observaron cambios en distintas especies producto de la edad (Sikorski, 1982 y Hanski y Kuitunen, 1986 citados en Pankakoski y Nurmi, 1986). En nuestro estudio dentro del análisis de forámenes por sitio, sólo se notaron diferencias significativas en el Fmena de los Juveniles, siendo los del S.I. los individuos con mayor asimetría. Según Pucciarelli (1980) este foramen es de variación nutricional por lo que se podría considerar como un buen indicador de calidad ambiental.

De los resultados del índice total de asimetría se desprende que las diferencias halladas entre los sitios no son significativas. No obstante dentro de los juveniles, los valores discriminados por sitio, alcanzan valores cercanos al grado de significancia elegido ( $P_{sit}=0,06$ ) posiblemente debido al Fmena anteriormente mencionado.

Contrariamente a lo esperado el S.K. presenta el mayor índice total de asimetría. La explicación estaría dada en el alto valor de asimetría dado para el FF en este sitio ya que en todos los demás forámenes siempre encontramos valores de asimetría mayores en otros sitios. Si elimináramos

el valor de este foramen el sitio de mayor asimetría sería como era de esperar el S.I.. Esto podría deberse a un artefacto en el proceso de conteo de los forámenes o a que el Foramen frontal es un rasgo de variación inespecífica (Pucciarelli, 1980) y por lo tanto varía por efecto simultáneo de más de un factor.

Las correlaciones significativas entre I.A. y I.C. se hallaron en el Sitio Islas y en los machos, contrariamente con lo hallado por Pankakoski (1985) que encuentra una correlación significativa en las hembras al relacionar estos factores. Se puede observar que tanto en los sitios S.U. y S.I. la correlación es positiva, en cambio en el S.K. la correlación es negativa, o sea que al aumentar el I.C. el I.A. disminuye, coincidiendo con nuestra hipótesis para un sitio óptimo para la especie. No obstante, los índices ambientales como el Factor de Condición e Índice de Crecimiento, parecen ser mejores indicadores de calidad de hábitat que los valores de asimetría fluctuante.

Los factores ambientales y genéticos parecen ser importantes en el control de las características epigenéticas (Berry, 1963). Sin embargo Pankakoski (1985) duda de la importancia de las diferencias genéticas a la hora de observar las diferencias de asimetría, haciendo referencia a tres consideraciones:

- 1) El poco tiempo transcurrido desde la introducción de la especie en Finlandia.
- 2) La presión de selección no forzaría la asimetría en distintas poblaciones luego de la introducción de la especie.
- 3) Se ampara en la significativa correlación que encuentra entre el Índice de asimetría y el Índice de crecimiento como indicador de calidad de hábitat.

Para Soulé (1979) las diferencias de asimetría no deben atribuirse a factores físicos ambientales e intenta relacionar niveles de asimetría con ambientes genéticos en los que la población funciona, hipotetizando en particular algunos factores que destruyen la coadaptación de genes complejos. Un régimen de selección estable, mínimo flujo de genes foráneos y largos períodos de evolución resultarían en una mayor coadaptación genética y una baja asimetría.

En Tierra del Fuego el tiempo transcurrido desde la introducción de *Ondatra* es similar al transcurrido en Finlandia a la fecha del trabajo de Pankakoski (50 años aproximadamente) y no es tan clara la correlación entre los Índices de asimetría y de Crecimiento. Desechando que esto se deba al tamaño muestral entre ambos trabajos, sería conveniente analizar la importancia genética en estos aspectos.



## INTRODUCCION

La estructura genética de una población o de una serie de poblaciones es el resultado de la interrelación de múltiples atributos demográficos que actúan sobre el reservorio de variación genética disponible. Los principales atributos son: la longevidad de los animales de ambos sexos, la relación de sexos de los individuos que se reproducen, la tasa de cambio poblacional, los patrones de dispersión de los individuos en poblaciones locales, y las distancias de dispersión de los juveniles y la de los adultos establecidos (Steinberg y Patton, 2000).

El conocimiento de la estructura genética de las poblaciones silvestres es sin duda uno de los avances más importantes en los temas de conservación y manejo de la biodiversidad. En ausencia del proceso de migración, la mutación o la selección, las frecuencias génicas y las frecuencias genotípicas permanecen sin alterarse de generación en generación. Sin embargo, esta situación no se mantiene en una población natural, dado que las frecuencias génicas están sujetas a fluctuaciones al azar en las gametas, que son las que transmiten los genes a la siguiente generación. En poblaciones pequeñas y aisladas los cambios entre una generación y la siguiente producen diferenciación entre poblaciones, reducción de la variación genética y aumento en la frecuencia de homocigotas en detrimento de los heterocigotas.

En particular, la introducción de *Ondatra zibethicus* la Isla Grande de Tierra del Fuego plantea el desarrollo de un estudio poblacional sumamente informativo no sólo desde el punto de vista ecológico sino también porque permite analizar la estructura genética de poblaciones pequeñas y aisladas. En líneas generales, las especies introducidas son en su mayoría especies generalistas y oportunistas que se adaptan más fácilmente y llegan a incrementar rápidamente su población y uso de hábitats. Los estudios genéticos encarados tienden a caracterizar citogenéticamente a la población de Tierra del Fuego, avanzando preliminarmente en los estudios de variabilidad molecular y la detección de polimorfismos.

### Objetivos específicos

- Caracterizar el cariotipo de las poblaciones de *Ondatra zibethicus* de la Provincia de Tierra del Fuego.
- Analizar citogenéticamente las poblaciones de *Ondatra zibethicus* de la Provincia de Tierra del Fuego.
- Comenzar estudios exploratorios de variabilidad molecular

## MATERIALES Y METODOS

### Análisis citogenético

A fin de realizar una caracterización genética de la especie, y obtener su cariotipo, se analizaron 29 ejemplares, 19 machos y 10 hembras procedentes de los tres sitios, 14 del S.U., 11 del S.I. y 4 del S.K. Para la obtención de cromosomas para los análisis se realizaron cultivos de médula ósea y de sangre por métodos utilizados convencionalmente.

A continuación se detallan las técnicas aplicadas:

❖ **Técnica de médula ósea** (Bianchi y Molina, 1966):

\* *In vivo*: Dos a tres horas antes del sacrificio, el animal fue inyectado intraperitonealmente con una solución de Colchicina 10% en una dilución de 1 µgr/ gr de peso corporal. Posteriormente, el ejemplar fue sacrificado por sobreenestesia de éter sulfúrico para la extracción de ambos fémures.

El conducto medular fue lavado 2 veces consecutivas con una solución hipotónica de CL K 0,07M. El material obtenido se disgregó con una pipeta Pasteur y la solución fue incubada a 37°C durante 15 min. El sobrenadante se eliminó y fue reemplazado por la solución fijadora (alcohol metílico: ácido acético 3:1). Las preparaciones se fijaron de 2 a 24 horas, luego el material fue resuspendido y centrifugado.

Una vez renovado el fijador, se realizaron los extendidos cromosómicos por la técnica de secado al aire.

\* *In Vitro*: La extracción de los fémures y la preparación de los mismos para la obtención del material medular, se efectuó según lo descrito anteriormente. El conducto medular fue lavado con 8 ml de medio de cultivo (TC 199 Gibco + 20% de suero fetal bovino Gibco) y 2 ml de una solución de Colchicina al 1% (Gibco) en una dilución final de 1 gr/ ml de medio de cultivo.

El material fue resuspendido e incubado durante 5 a 8 horas a 37°C, centrifugándose las suspensiones durante 5 minutos a 800-1000 rpm para eliminar el medio de cultivo. Posteriormente se realizó el mismo procedimiento que el descrito para la técnica in vivo.

❖ **Técnica de cultivo de linfocitos**: Consistió en el cultivo de sangre entera, estimulada mediante Fito-hemaglutinina (Gibco) o Pockewed (Gibco) para aumentar la proliferación de las células linfoides, a partir de las cuales se realizó el estudio citogenético.

Se utilizó Heparina, medio de cultivo (HAM F-10, TC 199 o RPMI) suero fetal bovino (SFB), solución hipotónica (CLK), Colchicina, fijador (3:1) y fito-hemaglutinina M.

Se trabajó bajo flujo laminar a fin de otorgar condiciones de esterilidad. Se extrajeron 2 o 3 ml. de sangre periférica y en algunos casos se utilizó punción cardíaca. Se distribuyeron 10 ml. del medio suplementado con 15% de SFB en frascos Falcon, adicionándose 0,2 % de fito-hemaglutinina M, y se cultivó durante 2 horas a 37°C.

Previo al sacrificio del cultivo, se adicionó Colchicina (Colcemid®, Gibco) dejando actuar durante una hora. Seguidamente se pasó a tubo de centrífuga y se centrifugó durante 10 minutos a 150 g descartándose mediante pipeta el sobrenadante. Posteriormente se adicionaron 10ml de solución hipotónica y se resuspendió nuevamente.

Tras 20 minutos de incubación a 37°C, se agregaron 2 o 3 gotas de fijador y se centrifugó durante 10 minutos, descartándose el sobrenadante, se adicionó 5 ml. de fijador guardando en heladera durante 45 min. Finalmente se hicieron tres cambios sucesivos de fijador para después hacer los extendidos sobre portaobjetos, y se aplicó Giemsa 6% durante 5 minutos para su coloración.

#### ❖ Metodología de Bando:

A pesar de la aparente homogeneidad estructural de los brazos cromosómicos observable en las preparaciones convencionales, existen técnicas que han permitido caracterizar a cada cromosoma en forma individual, mediante el reconocimiento de patrones de bandas que son específicos y constantes, y que revelan regiones con tinción diferencial a lo largo de los brazos cromosómicos. Estas bandas ponen de manifiesto la diferenciación longitudinal de los cromosomas, la cual representa diferencias en su compleja organización a nivel molecular.

Los bandeos cromosómicos hacen posible que se tenga un mayor conocimiento acerca de la estructura cromosómica y de los reordenamientos que se producen en las distintas alteraciones tales como: fusiones y fisiones céntricas, translocaciones; inversiones; deleciones; duplicaciones; constricciones secundarias; gaps, fracturas cromosómicas, etc. Por otro lado el estudio detallado de los reordenamientos cromosómicos permite la realización de estudios filogenéticos.

A continuación se describen los pasos seguidos durante las técnicas de bandedo C y G y con enzimas de restricción.

**❖ Bando C:**

El método de bando "C" revela heterocromatina constitutiva cuya identidad química es el ADN altamente repetitivo y el agrupamiento de las secuencias repetidas (Summer, 1972). Esta característica no se pierde cuando la heterocromatina constitutiva se descondensa, por ello se le puede identificar en los núcleos interfásicos, revelándose a la tinción Giemsa después de un proceso de denaturación-renaturación en los cúmulos de heterocromatina intensamente teñidos. Esta técnica permite caracterizar cada especie por el número de bandas, localización y cantidad de heterocromatina C. Debido a ésta característica, mediante este marcador es posible diferenciar especies, determinar relaciones evolutivas e incluso detectar variabilidad poblacional.

Los pasos realizados fueron los siguientes:

- 1- Se colocaron preparados con 10-20 días de envejecimiento en HCL 0,2N durante una hora a temperatura ambiente.
- 2- Se lavó con agua destilada.
- 3- Se incubó en OH<sub>2</sub>BA octahidratado a 50°C. El tiempo de incubación fue variando de acuerdo al material hasta encontrar el tiempo óptimo.
- 4- Se lavó nuevamente con agua destilada.
- 5- Se incubó en solución 2X SSL a 60° durante una hora.
- 6- Se tiñó en Giemsa al 2% en buffer fosfato 30 minutos.
- 7- Se lavó con agua corriente y se dejó secar antes de observar.

**❖ Bando G:**

El método de bando "G" es una Técnica de rutina para teñir cromosomas metafásicos. Los cromosomas se tratan con enzimas proteolíticas y se tiñen con el colorante de Giemsa produciéndose un patrón de bando. Las bandas se relacionan con regiones ricas en adeninas y timinas. Debido a ésta característica, mediante este marcador es posible diferenciar especies, determinar relaciones evolutivas e incluso detectar variabilidad poblacional.

Los pasos realizados fueron los siguientes:

- 1- Se sumergieron los preparados con 10-20 días de envejecimiento en Tripsina 0.1% (diluida en C1Na 9‰ y Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> 0,1N en partes iguales) a 37°C probando tiempos tentativos.
- 2- Se interrumpió la acción de la Tripsina sumergiendo el preparado en C1Na 1.8‰.
- 3- Se coloreó con Giemsa 1/10 en buffer fosfato durante 3 minutos.
- 4- Se lavó con agua corriente y secó al aire.

### ❖ **Bandeo de restricción:**

Una enzima de restricción es una enzima que puede reconocer una secuencia característica de nucleótidos dentro de una molécula de ADN y cortar el ADN en ese punto en concreto, llamado sitio o diana de restricción, o en un sitio no muy lejano a este dependiendo de la enzima. Las enzimas de restricción con una alta frecuencia de sitios de reconocimiento en el ADN producen un gran número de fragmentos cortos de ADN, los cuales son extraídos de los cromosomas durante el proceso de incubación con la enzima. Esta pérdida de ADN resulta en un decrecimiento de la coloración cromosómica la cual no ocurre en las regiones resistentes a la digestión de la enzima de restricción. Por ende se produce un bandeo producido por la coloración diferencial de las regiones digeridas y de las resistentes.

Las enzimas de restricción inducen la digestión cromatínica y el bandeo en los cromosomas en fase G1 y metafase y además producen la aparición de cromocentros en los núcleos en interfase (Bianchi et al. 1985). El patrón de bandeo cromosómico inducido por las enzimas es característico para cada endonucleasa (Mezzanote et al., 1983; Lima de Faria et al., 1980), inclusive han sido detectados polimorfismos de enzimas de restricción no encontrados con bandeo C convencional.

Las enzimas testeadas en este estudio fueron Mbo I, Dde I, Hae III, Eco RI, Hinf, Hpa II, Alu I, Taq I (Gibco BRL Life Technologies® y Promega Corp.®). Se utilizó la técnica de digestión de células en metafase con enzimas de restricción descrita por Bianchi et al. (1985) y Bianchi y Bianchi (1987) con algunas modificaciones. La enzima fue diluida en el buffer específico incluido en el Kit comercial según las especificaciones del fabricante para realizar la mezcla de reacción. Se realizaron dos diluciones para diferentes tiempos de incubación.

1. Dilución de 30 U en 20  $\mu$ l de buffer (1,5 a 2 U de enzima/ $\mu$ l), con un período de incubación de 2 a 4 horas.
2. Dilución de 10 U en 20  $\mu$ l de buffer (0,6 U de enzima/ $\mu$ l), con un período de incubación de 18 a 20 horas.

La mezcla de reacción fue goteada (20  $\mu$ l) sobre los portaobjetos y cubiertos con un cubreobjeto evitando la formación de burbujas de aire. Los preparados cromosómicos fueron entonces ubicados en una cámara húmeda para evitar la evaporación e incubados a 37 o 65°C (dependiendo de las condiciones especificadas para la enzima utilizada) por 2 horas o durante toda la noche según la dilución realizada. Después de la incubación, el cubreobjeto fue removido y los portaobjetos lavados sucesivamente en tres pasos de buffer salino (PBE) a 37°C y temperatura ambiente y finalmente un enjuague en agua destilada. Luego fueron coloreados en Giemsa al 5% (3 o 5 minutos) en buffer Sorensen.

## **Análisis microscópico**

Una vez realizados los preparados, se analizaron bajo microscopio DMRB (Leica Leitz) 20 metafases por animal, de un total de 30 animales, se dibujaron y se determinó el número cromosómico y la existencia o ausencia de polimorfismos

## **Extracción y purificación del ADN**

El ADN se extrajo de órganos frescos o fijados en alcohol etílico y metílico en proporción 1:1 v/v donde permanecieron conservados a -20°C. La extracción se realizó principalmente de hígado y bazo aunque también se obtuvieron muestras de músculo. La ventaja de trabajar con material fijado radica en que pueden permanecer almacenados por tiempo indefinido sin sufrir modificaciones, lo que nos permitió, crear un banco de muestras de tejido para su posterior utilización. Asimismo, las propiedades físico químicas del ADN se mantienen sin alteraciones y el tejido no sufre modificaciones que puedan interferir con la extracción de ADN. El ADN fue extraído por el método de Sodio-duodecyl sulfato / Proteinasa K / fenol-cloroformo / RNAsa (Sambrock et al., 1989) que se resume en los siguientes pasos:

### **DIA 1**

- 1- Trozado y lavado de 400gr de tejido con 2ml de EDTA salina (015M).
- 2- Descartar el EDTA y adicionar 200 µl de SDS.
- 3- Triturar al máximo con tijera y adicionar 3 ml de EDTA.
- 4- Pasar a tubo de polipropileno.
- 5- Adicionar 200 µl Proteinasa K (500 µg/ml).
- 6- Llevar a estufa 37°C y permitir la digestión enzimática por 24 hs agitando cada 2 Hs.

### **DIA 2**

- 7- para la extracción con fenol cloroformo, adicionar 3 ml de fenol.
- 8- rotar durante 10 minutos.
- 9- centrifugar 10 minutos a 2500 rpm.
- 10- Eliminar sobrenadante.
- 11- Repetir pasos 7, 8 y 9 con 1,5 ml de fenol y 1,5 ml de cloroformo-isoamílico (1:24).
- 12- Repetir con 3ml de cloroformo-isoamílico.
- 13- Adicionar 6 ml de alcohol absoluto frío y 300 µl de acetato de sodio 3M.
- 14- Extraer el precipitado con pipeta Pasteur y secar al aire.
- 15- Diluir en 500 µl de Buffer TE.

## Técnica de PCR

La Reacción en Cadena de la Polimerasa, más conocida como PCR, constituye la técnica analítica principal en el ámbito del Diagnóstico Molecular (Erlich, 1989). Es una técnica que permite duplicar un número ilimitado de veces un fragmento de ADN. Mediante esta técnica pueden generarse millones de moléculas idénticas, a partir de una molécula de ADN o de un fragmento de éste y se puede conseguir en unas horas. La reacción es sencilla, necesita cantidades de ADN muy pequeñas y sólo se precisan algunos reactivos, una fuente de calor y unas pequeñas cadenas de nucleótidos que actúan como cebadores o primers. El volumen final de 50 ml se alcanzó con 5 ml de buffer 10x, 1,5 ml de  $CL_2MG$ , 0,8 ml de nucleótidos, 0,5 ml de primer, 0,25 ml de Taq polimerasa, completándose con agua el volumen final. El ADN fue amplificado en un ciclador marca Sontec.

Cada ciclo de reacción se constituye de tres pasos básicos:

- 1- desnaturalización a 92° a 94°C por 1 minuto.
- 2- unión de iniciadores (hibridación) a 54°C a 65°C por un minuto y
- 3- extensión a 72°C por un minuto.

El tiempo de desnaturalización inicial fue de 3 a 4 minutos a 92°C y el de la extensión final de 6 minutos a 72°C. La sucesión de los tres pasos mencionados desnaturalización, hibridación y extensión, constituyen 1 ciclo de PCR. La verdadera amplificación ocurre cuando las reacciones se someten a varios ciclos (para este estudio cada ciclo se repitió 40 veces). Con cada ciclo la concentración de DNA se duplica mientras que la de primers disminuye, razón por la cual los primers deben estar en exceso.

La reacción de PCR se visualiza en un gel de agarosa, cuya concentración puede variar entre 1 a 2%. La electroforesis de los fragmentos de ADN permiten la separación de los mismos según su peso molecular, por lo cual la muestra amplificada se corre a 80- 100 voltios durante dos horas usando buffer tampón TBE con 15 µl de Bromuro de Etidio. Previo a la siembra de las muestras en el gel, se agrega a cada tubo el 10% del volumen de buffer de carga para incrementar la densidad y colorear la misma, lo que facilita el proceso de visualización (Sambrook, et al., 1989). Junto con las muestras se siembra un marcador de peso molecular a fin de estimar el tamaño de los fragmentos de ADN amplificados. Los fragmentos se detectan por fluorescencia, excitando los geles por transiluminación con luz ultravioleta. En este estudio, se fotografiaron luego usando una cámara de Polaroid MP4 empleando cartuchos de película de alta densidad en blanco y negro tipo Polaroid 667.

## Marcadores moleculares

El gen completo del Citocromo b (aproximadamente 1200 pb) se amplificó por la técnica de PCR en una muestra de 10 ejemplares de *O. zibethicus* usando la combinación de primers MVZ 05 (L14115) (5'CGAAGCTTGATATGAAAAACCATCGTTG 3') y MVZ 14 (H15825) (5'GGTCTTCATCTYHGGYTTACAAGAC 3') (Smith y Patton 1993). Las letras L y H de las secuencias de los primers se refieren a las cadenas liviana y pesada y el número se refiere a la posición del primer en la secuencia completa del ADN mt del ratón (Bibb et al., 1981).

La amplificación del doble producto se realizó en volúmenes de reacción de 50 ul en la PCR, utilizando 1,25 U de Tag DNA polimerasa (Invitrogen ®) cada 25 ul de reacción y usando un termociclador MJ ®. El perfil termal para la desnaturalización del Citocromo b fue de 1 min a 94° C, hibridación de 1.5 min a 55 °C y una extensión de 2-6 min a 72° C. El ciclo se repitió 40 veces. Los productos de PCR se purificaron con un kit comercial (Qiaquick Purification Kit, Qiagen™). Se verificó la amplificación del gen utilizando un gel de agarosa al 1%. La secuenciación se realizó en forma automática en un secuenciador ABI Prism™ (Modelo 3100) perteneciente al Servicio de Secuenciación de la Universidad de Minnesota (USA). Las secuencias fueron alineadas usando el software Clustal W (Thompson et al., 1994). La alineación se corrigió manualmente.

## RESULTADOS

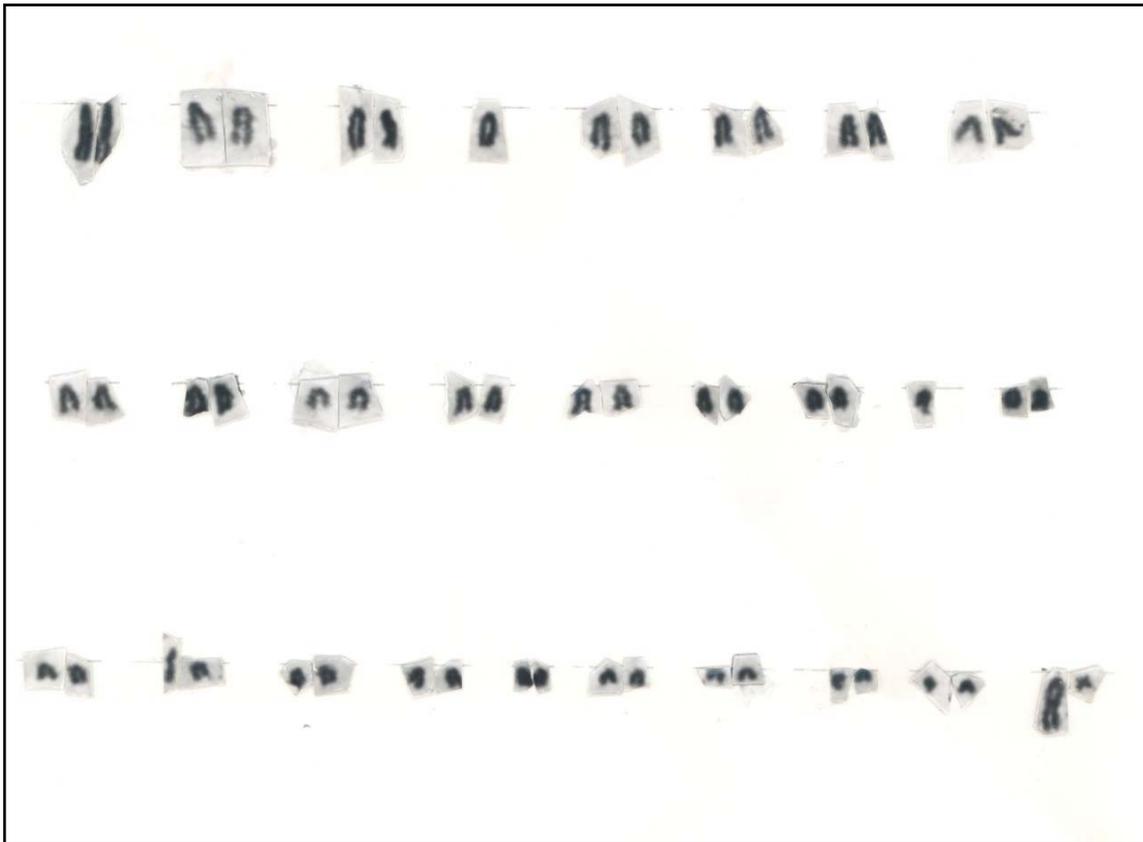
### Características citogenéticas

*Ondatra* mostró un número cromosómico diploide  $2n=54$  con todos los autosomas acrocéntricos y unos pocos subtelocéntricos (figura 26). El cromosoma X es acrocéntrico grande y el Y un meta o submetacéntrico pequeño con brazos claramente distinguibles. No se registró ningún polimorfismo cromosómico en la muestra total de ejemplares analizados citogenéticamente.



**Figura 26:** metafase.

El cariotipo coloreado convencionalmente (Figura 27), concuerda con el publicado por Hsu y Benirschke (1971) para la población de *Ondatra zibethicus* del Hemisferio Norte.



**Figura 27:** cariotipo de *Ondatra*.

Los bandeos cromosómicos por técnicas convencionales y de restricción no permitieron efectuar comparaciones exitosas por la escasa resolución de las bandas obtenidas y por el pequeño tamaño de la mayoría de los cromosomas del cariotipo. No obstante, los núcleos parcialmente digeridos y teñidos con cromocentros intensamente coloreados indican que la técnica de bandeo "C", modificada para la especie, es positiva. Sin embargo, aún no se puede presentar un patrón de Bandas C debido principalmente a que no se han podido obtener metafases con cromosomas adecuadamente individualizados.

Las diferentes enzimas de Restricción utilizadas presentaron escasa digestión, no evidenciándose un claro patrón de bandeo.

### **Estudios de marcadores moleculares**

La extracción del ADN fue en la mayoría de los casos satisfactoria tanto en extracción de hígado como en la de muestras de bazo, en algunos casos, el ADN se obtuvo en forma fraccionada pero en estos casos el material se centrifugó, se dejó secar y se diluyó en buffer TE.

**PCR:**

En todos los casos los resultados de las amplificaciones fueron satisfactorios (Figuras 28)



**Figura 28:** corrida de ADN en Gel de Agarosa

El gen Citocromo b se amplificó con los primers MVZ05-MVZ14. Las secuencias de 619 pares de bases fueron obtenidas en 6 de los 10 individuos procedentes de sitios de muestreo representativos de la distribución. Se detectaron 3 haplotipos en la muestra (Tabla 35), cuyas secuencias fueron depositadas en el GeneBank (N. Acceso DQ145547-DQ145548 y DQ145549).

Nº de individuo (nº colección)	Haplotipo Citocromo b	LOCALIDAD
1 (Poz 190)	A	Isla Despart
2 (Poz 143)	A	Isla Martillo
3 (Poz 206)	A	Ushuaia
4 (Poz 56)	B	Ushuaia
5 (Poz 201)	C	Isla Despart
6 (Poz 43)	A	Ushuaia
7 (Poz 159)	-	Ushuaia
8 (Poz 39)	-	Ushuaia
9 (Poz 189)	-	Kaikén
10 (Poz 107)	-	Ushuaia

**Tabla 35:** Haplotipos de rata almizclera

La variación de la secuencia dentro de 619 pb analizadas (Tabla 36) consistió en 9 sitios variables, 7 de los cuales fueron transiciones (C/T) (77,77 %), una transversión G/C (11,11%) y una inversión G/A (11,11 %). La proporción de transiciones dentro de las muestras de los tres sitios descriptos resultó similar a otros datos de mamíferos, con un fuerte sesgo para transiciones del C/T (71,42 %).

Muestra	transiciones	transversiones	inversiones
<b>O. zibethicus</b>			
1 (Poz 190)	0.48 %	-	-
2 (Poz 143)	0.48 %	-	-
3 (Poz 206)	0.48 %	-	-
4 (Poz 56)	0.64 %	-	-
5 (Poz 201)	0.80 %	-	0.16 %
6 (Poz 43)	0.64 %	0.16 %	-

**Tabla 36:** Porcentajes de mutaciones puntuales para cada muestra de 619 pb.

La comparación de la secuencia nucleotídica de Citocromo b de *O. zibethicus* de Tierra del Fuego con el único haplotipo depositado en GeneBank reveló que 4 de los sitios variables son filogenéticamente informativos, principalmente las transiciones de sitios 77, 96, 125 y 351, también la inversión del sitio 290-291.

La composición de bases del gen Citocromo b en los especímenes examinados de *O. zibethicus* de TDF (Tabla 37), fue similar a otros datos. La abundancia de Gs fue baja (12,92 % a 13,08%) considerando que los porcentajes de A, T y C fue bastante similar (26,66% a 32,64%). Aunque se utilizó un par de primers para secuenciar un fragmento de mayor longitud (de 1200 pb), el porcentaje se estimó sobre las primeras 619 pb por ser las de mayor fidelidad en la lectura de la secuenciación. Por ese motivo sólo se analizó la muestra a partir de la ubicación del primer de la cadena (L MVZ05 que comienza en el ARNTGlu), excluyéndose el primer del fragmento final. (H MVZ14 que finaliza en el ARNTTre).

Muestra	G	A	T	C
<b>O. zibethicus</b>				
1 (Poz 190)	13.08 %	32.47 %	27.62 %	26.82 %
2 (Poz 143)	13.08 %	32.47 %	27.62 %	26.82 %
3 (Poz 206)	13.08 %	32.47 %	27.62 %	26.82 %
4 (Poz 56)	13.08 %	32.47 %	27.47 %	26.98 %
5 (Poz 201)	12.92 %	32.64 %	27.78 %	26.66 %
6 (Poz 43)	13.08 %	32.64 %	27.62 %	26.66 %

**Tabla 37:** Porcentaje de la composición de bases del fragmento (619 pb) del gen citocromo b para las muestras de *O. zibethicus*.

## DISCUSIÓN

Desde el punto citogenético la población examinada de la especie, no ha reportado diferencia en el número cromosómico de acuerdo a lo descrito por Hsu y Benirschke (1971). El análisis del cariotipo nos permite descartar la presencia de polimorfismos aunque no fue posible avanzar en la puesta a punto de las técnicas de Bandeos cromosómicos. Dada las dificultades de poner a punto dichas técnicas se prefirió en avanzar con los estudios moleculares para la especie.

La comparación de la secuencia nucleotídica de Citocromo b de *O. zibethicus* de Tierra del Fuego con el único haplotipo depositado en GeneBank reveló que 4 de los sitios variables son filogenéticamente informativos, principalmente las transiciones de sitios 77, 96, 125 y 351, también la inversión del sitio 290-291. Los resultados obtenidos muestran la existencia de 3 haplotipos diferentes de Citocromo b en la muestra de rata almizclera analizada. Dicha variabilidad podría deberse a diversos procesos poblacionales favorecidos por las características y localización geográfica de los sitios de muestreo. La variabilidad del Citocromo b detectada en este estudio, no permite afirmar si existe ruptura o no del flujo génico entre las poblaciones parentales y las de Tierra del Fuego. Los datos obtenidos indican que existe una variabilidad 0,02 (2,28%) de haplotipos mitocondriales de dicho gen para rata almizclera, pero no permiten discernir si esos haplotipos son representativos y están fijados en las poblaciones fueguinas. Estos datos sugieren que podrían existir diferencias reales entre las poblaciones del Hemisferio Sur y el Hemisferio Norte que deben ser testeadas en estudios futuros. Asimismo estos estudios deben considerar estudiar en base a la comparación genética de las poblaciones, las distintas versiones sobre la introducción de la especie intentando dar una respuesta al patrón de dispersión de la misma en la Provincia de Tierra del Fuego, Argentina.



## INTRODUCCION

El conjunto de parámetros relacionados a la vida de un individuo desde su nacimiento hasta su muerte, que determinan su capacidad para sobrevivir y dejar descendencia fértil es lo que denominamos la Historia de Vida de un organismo. En este capítulo se abordarán algunas características de la historia de vida de *Ondatra zibethicus* en la provincia de Tierra del Fuego. En una primer parte abordaremos la distribución y abundancia de la especie y posteriormente se caracterizarán algunos parámetros poblacionales, como son la estructura de edad y sexo, la fecundidad, la alimentación y los parásitos de la especie.

Los estudios de distribución y de abundancia de las poblaciones animales engloban, en cierta medida, la parte más esencial de toda la ecología animal debido a su posición intermedia y a la relación que se tiene con el nivel de individuo y el nivel de comunidades (Rabinovich, 1978). La abundancia de individuos de una población animal dada, es índice importante de una serie de problemas ecológicos, tanto del carácter físico e histórico del ambiente, como de sus relaciones con otras poblaciones. Dado que las ratas almizcleras construyen sus casas durante el período invernal, y luego abandonan algunas de ellas para luego reocuparlas, asumimos que la presencia de casas en un momento determinado refleja la selección de hábitat por parte de la población utilizando esta característica para nuestro análisis de abundancia.

En cuanto a la estructura poblacional que más interesa en la dinámica de poblaciones es la que se refiere a la frecuencia de clases de edad o tamaño segregadas por sexo. Para caracterizar estos parámetros ecológicos en la población de *Ondatra*, se evaluó la edad y sexo de los individuos, como así también su condición reproductiva. Tanto el sexo como la edad, constituyen una información básica importante para poder determinar la condición de una población animal dada, y para poder predecir a corto plazo el futuro de esa población (Larson and Taber, 1980). La proporción de sexos permite verificar que se está dentro de los valores necesarios para un proceso de reproducción normal, a fin de ello, el examen de los órganos sexuales (caracteres sexuales primarios de los mamíferos), permite una determinación definitiva del sexo.

Por otra parte, la reproducción en su sentido más amplio, implica la aparición de nuevos individuos en la población, resultado de una producción de la misma y no por inmigración. La mayor parte de la producción de la progenie en una población suele limitarse a un intervalo, generalmente corto, del período de vida de los animales. El proceso de reproducción presenta modalidades íntimamente ligadas a las características de las especies, su ciclo de vida, su comportamiento y a factores relacionados con el medio ambiente (Rabinovich, 1978). El

sistema social en *Ondatra* aún no es muy claro, se dice que son monógamos pero sin embargo muchos machos demuestran tener más de una hembra (Marinelli et al., 1997). Marinelli y Messier (1993 y 1995) demuestran mediante estudios de radiotelemetría y de ADN una estrategia reproductiva mixta en esta especie, encontrando una amplia plasticidad en su sistema social, siendo principalmente monógamos aunque puede haber casos de poligamia cuando la relación de sexos se inclina hacia las hembras. Una de las medidas más simples de reproducción es el tamaño de camada de los animales, sin embargo medir adecuadamente el valor de una camada no siempre es fácil. En el caso particular de los mamíferos, tienden a reproducirse en un período del año en que las condiciones ambientales sean óptimas para la supervivencia tanto de las madres como de las crías. Por eso el período de apareamiento y cópula suele ocurrir en momentos en que los riesgos son mínimos. Un requisito básico para comprender la dinámica de las poblaciones de una especie silvestre es conocer la natalidad o cantidad de crías producidas en un determinado período de tiempo. Sin embargo, es difícil obtener buenas estimaciones sobre la cantidad de crías que ingresan en una población, ya que en muchos casos la mortalidad de las crías recién nacidas es elevada y los grupos más jóvenes son difíciles de censar. Consecuentemente, la estimación de la capacidad reproductora se obtiene por lo general, del examen del tracto reproductor de la hembra, infiriéndose de las estructuras allí encontradas, el número de crías producidas. Uno de los métodos para estimar el número de crías es el recuento de cicatrices de placenta. Estas son áreas pigmentadas del tejido uterino que constituyen marcas de lugares donde estuvieron adheridas placentas con anterioridad. Dentro de los roedores, Sooter (1946) lo señala como índice reproductivo para la rata almizclera y diversos autores lo utilizan como indicador de juveniles nacidos por hembra (Proulx and Buckland, 1985, 1986; Le Boulenge, 1972; Le Boulenge y Le Boulenge, 1981; Clay y Clark, 1985; Parker y Maxwell, 1984; Simpson y Boutin, 1993; Brooks y Dodge, 1986). Para el caso de la rata almizclera, numerosos autores (Simpson y Boutin, 1993; Danell, 1977, 1978; Errington, 1963; Le Boulenge y Le Boulenge, 1981 y Vincent y Quere, 1972) hablan de un gradiente latitudinal que afectaría no sólo al número de crías por camada, sino también al número de camadas por hembra.

Al finalizar el capítulo, se abordará el estudio de la alimentación y parásitos de la especie. En relación con la vida silvestre la nutrición cubre no solo los procesos de absorción de sustancias, sino también el estudio de las fuentes de alimentos y la calidad de los mismos. Es de suma importancia para cualquier especie un lugar donde cobijarse y asegurarse un acceso continuo al agua y alimento. En general, la fauna que tiene acceso a fuentes adecuadas de alimento alcanza un mayor tamaño, produce

un mayor número de crías y sus individuos son más vigorosos y saludables dado que son más resistentes a enfermedades causadas por una mala nutrición (Nagy and Haufler, 1980). Para *Ondatra*, la densidad de vegetación, el nivel del agua y el estado fenológico del crecimiento de las plantas son factores que influyen en el grado de utilización de las mismas, siendo la raíz y base de varias hidrófitas la porción más importante de la dieta en Norteamérica y Europa (Danell, 1978). Esta dieta no sería solamente vegetariana ya que se menciona el consumo de un importante porcentaje de materia animal, Danell (1978b,c,d y e), Convey et al. (1989), Hanson *et al.* (1989), Neves (1989) y Parmalee (1989) observan predación sobre peces, moluscos y tortugas cuando la población de estos es alta o cuando los otros alimentos escasean.

La importancia de los estudios parasitológicos radica en que permiten elaborar medidas preventivas que afectan tanto al hombre como a los animales domésticos y cultivos de plantas, permitiendo dilucidar los patrones complejos de relación e interacción con su huésped. La organización de cada nivel dentro del sistema de parásitos es caracterizada por su estructura, función específica, relación entre sus componentes y un constante intercambio de materia y energía con el hospedador y con el medio ambiente externo (Markevich, 1989). Existen numerosos trabajos sobre parásitos de *Ondatra* en el Hemisferio Norte pero ninguno en la población de Tierra del Fuego. En los mismos se mencionan especies de 7 géneros que parasitan a *Ondatra* (Whitaker, 1988; Smith y Whitaker, 1988; Tipton, 1960; Fain y Hyland, 1974) de las cuales encontramos algunos específicos de la especie y otros que parasitan diversos grupos de pequeños roedores. Dada la condición exótica de *Ondatra* dentro del ecosistema fueguino, la introducción de la especie pudo haber sido acompañada de la introducción de sus parásitos de origen, no conocidos hasta el momento en la provincia. La identificación de los mismos permitirá detectar una posible trama de relaciones entre estos parásitos y hospedadores autóctonos y exóticos.

Los objetivos de este capítulo son:

- Registro de la distribución regional y por sitios de la especie.
- Determinación de la abundancia de la especie.
- Estudio de la estructura de Edad y Relación de sexo.
- Determinación de la fecundidad.
- Determinación de la composición de la dieta.
- Descripción de los parásitos de la especie.

---

## MATERIALES Y METODOS

### Distribución.

Para determinar la distribución regional de la especie, se recopiló información histórica existente en la Subsecretaría de Recursos Naturales y Ambiente Humano de la Provincia, y se realizó una encuesta en todos los establecimientos rurales de la Provincia a fin de obtener datos actualizados. La utilización de encuestas para determinar la distribución de la especie ya fue utilizada por Dannel en Suecia (Dannel, 1977) y es utilizada en la Provincia para el seguimiento de la distribución de otras especies.

A fin de detectar la distribución de *Ondatra* en los sitios de estudio mencionados anteriormente, se llevaron a cabo relevamientos de campo para detectar indicios de actividad de la especie. En estos relevamientos de campo se consideraron los siguientes aspectos como indicativos de la presencia de ratas almizcleras:

- \* Presencia de casas o madrigueras.
- \* Presencia de canales de tránsito de la especie.
- \* Presencia de heces.
- \* Observación directa de individuos.

### Caracterización de las casas

Para la caracterización de las casas se midieron largo, ancho y alto de las mismas, como así también la profundidad del agua en un radio de 2 metros a su alrededor.

Para determinar si las casas estaban ocupadas, se utilizaron los siguientes criterios:

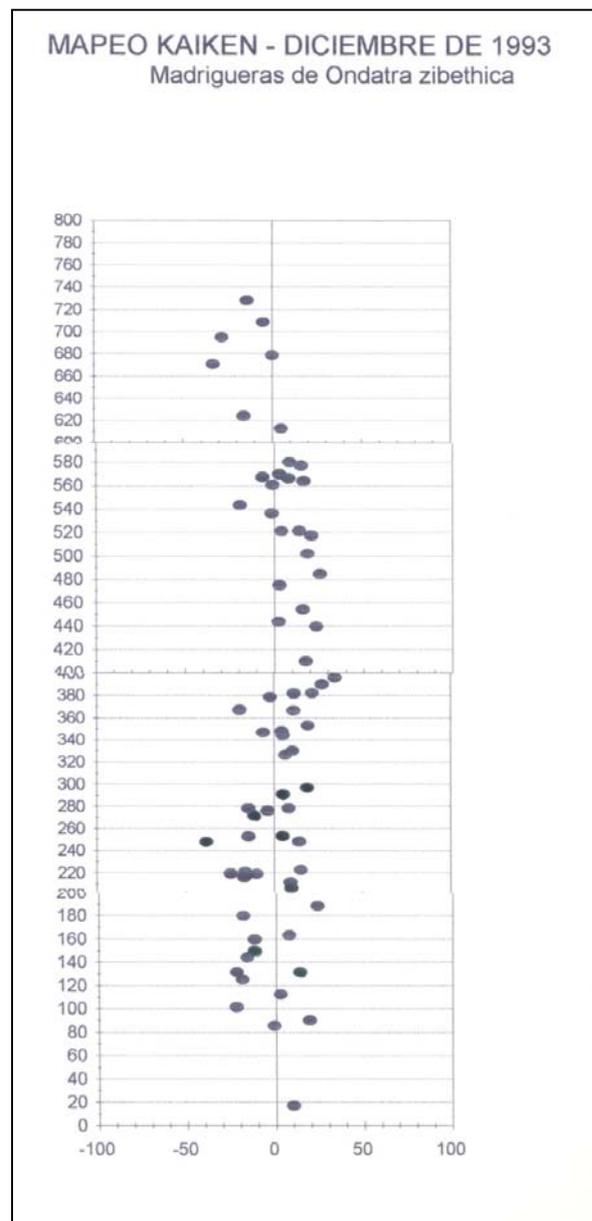
- 1) Presencia de juveniles en su interior.
- 2) Presencia de remanentes de alimento fresco.
- 3) Percepción de calor en el interior de la casa.
- 4) Presencia de material fresco en las paredes de las casas.

En muchas ocasiones, las casas fueron cuidadosamente abiertas y luego reparadas para determinar el número de cavidades internas.

### Abundancia

La densidad de la especie fue estimada en número de individuos por hectárea en el S.K. de acuerdo al conteo de casas (Berner, 1980; Danell, 1977, 1978; 1978e; Dossier, 1948; Proulx y Gilbert, 1984). Para dicha determinación, se eligieron las casas a las madrigueras dado que son las

más evidentes como indicadores ambientales de abundancia de la especie (Messier, et al.1990; Messier y Virgl, 1992). El S.K. fue seleccionado por ser el sitio de estudio con la presencia de este tipo de construcciones. Dicha estimación se realizó sobre una grilla de 750 m de largo y 50 m de ancho con estacas cada 50 metros. El conteo de casas se realizó entre Abril de 1994 y Abril de 1995 con una periodicidad aproximada de dos meses a fin de realizar un seguimiento anual en el número de casas. Cada madriguera fue posicionada en base a la distancia y ángulo a las estacas de referencia en un diagrama de la zona (Figura 29) para determinar la posible variación y movimiento de la población en el área de estudio.



**Figura 29:** Ubicación de madrigueras activas.

## Alimentación

Se analizó la alimentación por medio del examen de heces recolectadas en el campo y de la disección de estómagos de individuos capturados en los tres sitios de muestreo. Los datos obtenidos fueron corroborados con observaciones de campo sobre el forrajeo de la especie. Las heces son fácilmente recolectables ya que las ratas almizcleras defecan a menudo sobre objetos sólidos como rocas o troncos cercanos al agua (Danell, 1977, 1978c) Las heces recolectadas (Figura 30) fueron fijadas en alcohol 70 % o congeladas para su posterior análisis. Además de las heces, se almacenaron en formol 10%, 32 estómagos de individuos de los distintos sitios para su posterior estudio.



**Figura 30:** Heces recolectadas en campo.

Para su análisis, las heces se disgregaron con agua en una cápsula de Petri y luego la suspensión obtenida fue observada bajo lupa binocular. Se identificaron así los restos vegetales y animales. Con los estómagos se procedió de una forma similar, se abrieron con bisturí y se extrajo el contenido de los mismos con el que se procedió a su análisis bajo lupa binocular.

Se recorrieron las tres zonas en búsqueda de acumulaciones de valvas, que son el registro del uso de las mismas en el hemisferio Norte, a fin de corroborar si existe el consumo de moluscos documentado en la bibliografía (Convey et al., 1989; Hanson et al., 1989; Neves, 1989).

## Parásitos

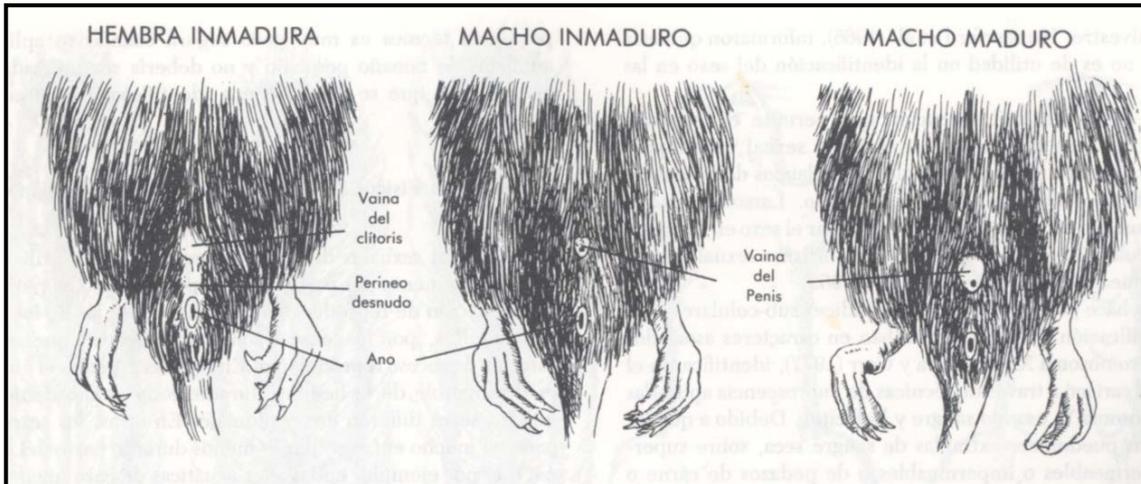
Durante la disección de los ejemplares se buscó la presencia de parásitos internos. Además se analizaron 32 sistemas digestivos completos, los cuales fueron abiertos con bisturí registrándose las paredes y el contenido de los mismos. Las pieles de los individuos capturados fueron peinadas en el laboratorio para la extracción de ectoparásitos por técnicas utilizadas corrientemente. El material fue fijado en una solución de Glicerina: etanol 95°: Ácido Acético Glacial (1:1:1) para su posterior análisis. Previo al montaje en portaobjetos, se realizó la diafanización con Ácido Láctico a 50°C durante 48-72 horas. El montaje se realizó en líquido de Gater modificado. La determinación de los individuos fue realizada en forma conjunta con la división de Entomología del Museo de la ciudad de La Plata.

## Estructura de edad y sexo.

Como fue explicado en el capítulo 2, la edad de los individuos se determinó en base al desgaste dentario y se siguió el criterio de Virgl y Messier (1992) para separar las clases de edad. El cálculo de la edad nos permitió también determinar la longevidad de la especie.

El sexo de los individuos fue fácil de determinar externamente en los individuos adultos, y en muchos casos se corroboró durante la disección del ejemplar. En *Ondatra* si se aprieta la papila urinaria entre los dedos índice y pulgar, se descubrirá y palpará el pene si el mismo está presente. En las ratas muy jóvenes que no han alcanzado el pelaje completo, la presencia o ausencia de pezones también indicará el sexo.

En la figura 31 se presentan las características de los genitales externos utilizadas para la determinación del sexo en *Ondatra*. La hembra inmadura presenta el perineo desnudo, mientras que la diferencia entre machos inmaduros y maduros se haya en el tamaño de la vaina del pene. De acuerdo con Thurber et al. (1991) se midió la distancia entre el ano y la papila urinaria a fin de determinar diferencia entre sexos.



**Figura 31:** Caracteres sexuales externos en *Ondatra* (Larson y Taber, 1980).

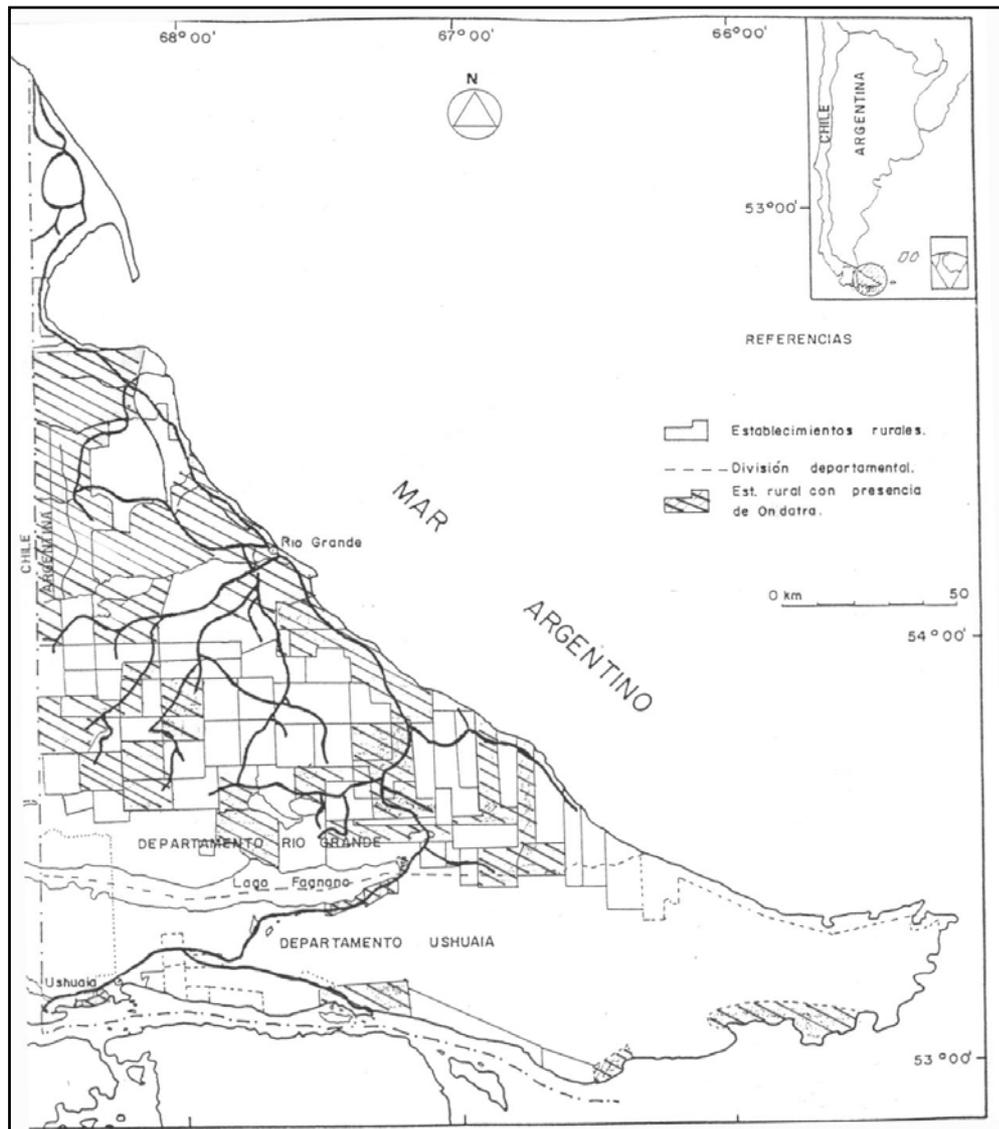
### Fecundidad

En las hembras capturadas se extrajo todo el sistema reproductor durante la disección para determinar el estado reproductivo del mismo y la presencia o ausencia de cicatrices de placenta. Siguiendo la técnica de Provost (1962), los órganos reproductivos fueron fijados en AFA (Alcohol: Formol: Ácido Acético; 1:1:1) y almacenados indistintamente en alcohol 70% o formol al 10%. Para estimar el número promedio de embriones producidos se utilizaron los números de cicatrices de placenta y fetos obtenidos del recuento bajo lupa binocular. Dado que el color de las cicatrices va desvaneciéndose continuamente (Smith et al., 1981), en la observación del tracto reproductivo de las hembras, se buscaron diferencias en la forma, tamaño y coloración de las cicatrices endometriales, las cuales indicarían más de una parición por temporada. En los machos se extrajeron los testículos para ser pesados, teniéndose en cuenta su posición escrotal o abdominal para determinar el grado de madurez sexual de los individuos.

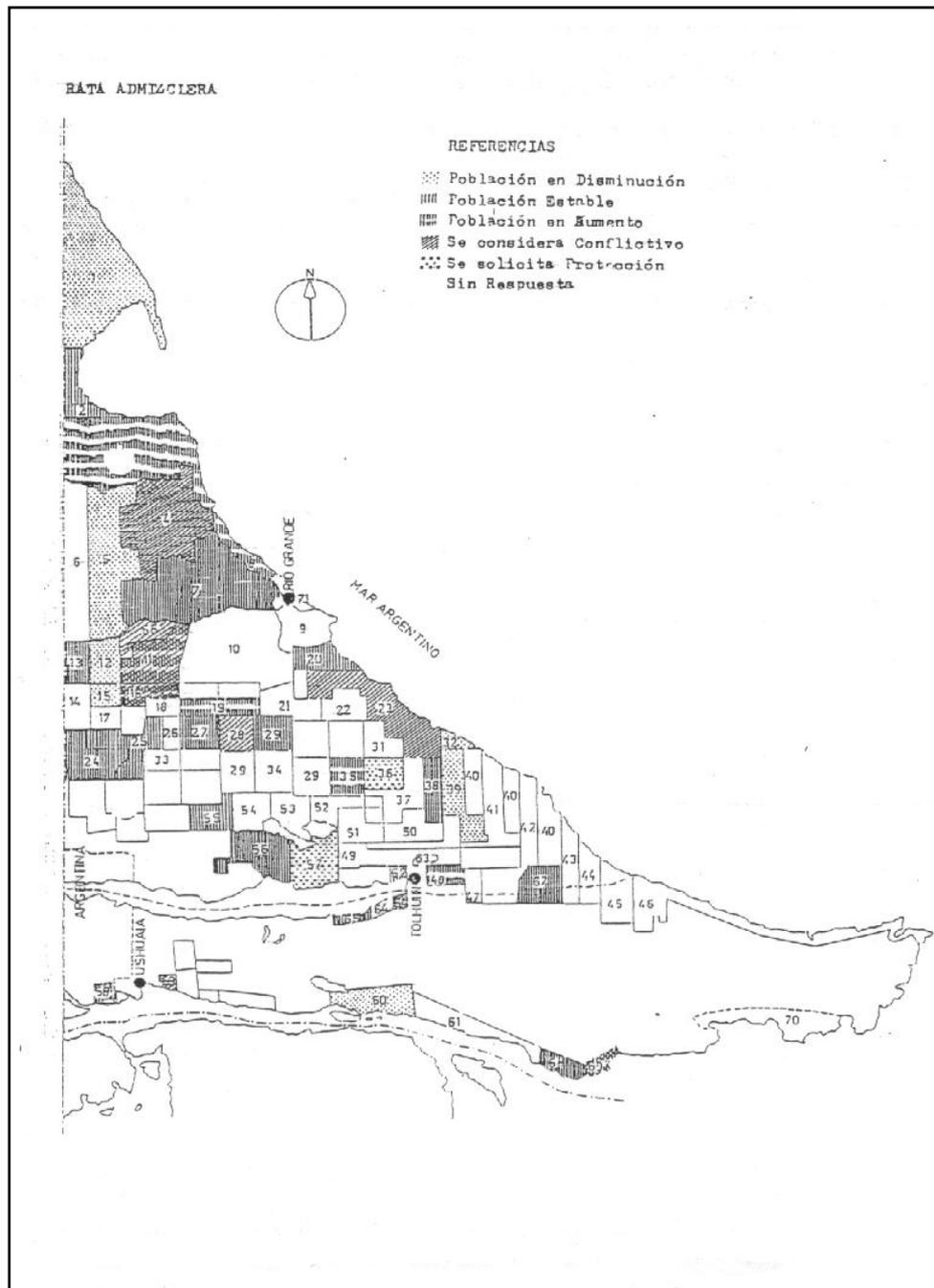
## RESULTADOS

### Distribución

Las figuras 32 y 33 muestran los resultados obtenidos en las encuestas realizadas en 1989 y 1994 respectivamente distribuidos geográficamente.



**Figura 32:** Presencia de *Ondatra* de acuerdo a encuesta agropecuaria 1989.



**Figura 33:** Presencia de *Ondatra* de acuerdo a encuesta agropecuaria 1994.

El resultado de estas encuestas fue corroborado por relevamientos de campo que permitieron determinar la distribución regional de la rata almizclera. La especie se distribuye en todos los cursos de agua de la Provincia, incluyendo no sólo ambientes lénticos (lagos, lagunas, estanques y zonas turbosas) sino también aquellos ambientes lóticos como ríos, arroyos y "chorrillos" (Pequeños cursos de agua temporarios). Su límite Norte de distribución está dado por el río Cullen, siendo el límite Este el de más conflictiva corroboración debido a la ausencia de caminos y el difícil

acceso a Península Mitre. El acceso por tierra debe ser realizado a caballo o de lo contrario es necesario hacerlo por vía aérea o marítima.

Asimismo, la especie fue encontrada en casi todas las islas del canal Beagle relevadas, con excepción de la Isla Mary Ann. No deben excluirse de la distribución las islas del sector Chileno como Isla Dawson (Pissano, comunicación personal), Navarino (observación personal) y Hoste (Sielfeld, 1977). También se recolectaron ejemplares en sitios junto a casas y galpones en Barrios de la ciudad, siendo incluso algunos ejemplares capturados por perros domésticos en jardines particulares.

### **Caracterización de casas y madrigueras**

De acuerdo a las observaciones realizadas en el campo, los ambientes colonizados por la rata almizclera en la Isla Grande de Tierra del Fuego se caracterizan al igual que en el Hemisferio Norte, por dos tipos de construcciones: una principal donde habitan y otro montículo de vegetación utilizado para alimentarse. En cuanto a la construcción principal, éstas presentaron forma de cúpula o elevación cónica construida con remanentes de la vegetación acuática o palustre (Figura 34), y también en forma de cavidades bajo tierra comunicadas por túneles o canales subterráneos en zonas turbosas o de riberas (Figuras 35 y 36). A estos dos tipos de refugios principales se los denominó en este estudio casas y madrigueras respectivamente.

Para la construcción de las casas, las ratas almizcleras no cuentan con una amplia variedad de plantas acuáticas en Tierra del Fuego. Entre las plantas utilizadas se detectó a *Hippuris vulgaris* principalmente en el sitio Kaiken, donde en menor medida se encuentra *Myriophyllum quitense*. En zonas turbosas hay utilización de *Sphagnum* y en zonas más secas como en las islas utilizan especies *gramineas*, *juncaceas* o *cyperaceas* como *Festuca*, *Carex* y *Marsippospermum* entre otras.



**Figura 34:** Casa de ratas almizcleras.



**Figura 35:** Madrigueras de ratas almizcleras.



**Figura 36:** Túneles y canales de paso entre madrigueras.

En el presente estudio, las casas fueron características del sitio Kaiken (S.K.), mientras que los sitios S.U. y S.I. fueron caracterizados por la presencia de madrigueras. En estos últimos sitios la aparición de alguna casa fue ocasional y estuvo relacionada a la presencia temporaria de agua, ya sea por deshielo o lluvia. Las casas poseían una o más entradas por debajo del nivel de agua y en aquellas que fueron abiertas, la cámara estaba limpia de heces pudiéndose hallar solo vegetación fresca que utiliza para su alimentación.

Las madrigueras son cavadas en la orilla de los ríos y en zonas húmedas como pueden ser las pendientes de drenaje de turbales o de escorrentía, donde generalmente también abunda la vegetación. Las madrigueras son comunicadas por amplias galerías de canales de unos 10 cm. de ancho aproximadamente bajo tierra, o a veces, expuestos presumiblemente por el desmoronamiento del techo a través de los años de uso. En el caso de algunas islas se detectaron canales que llegan hasta la orilla del mar.

La Tabla 38 muestra los valores obtenidos para el largo, ancho y altura sobre el nivel de agua de las casas principales para un total de 395 casos.

	<b>PROMEDIO</b>	<b>MÍNIMO</b>	<b>MÁXIMO</b>
<b>LARGO (m)</b>	1,02	0,46	2,2
<b>ANCHO (m)</b>	0,86	0,4	1,6
<b>ALTO (m)</b>	0,43	0,27	0,7

**Tabla 38:** Promedio, rango mínimo y máximo de las dimensiones de las casas. Largo, ancho y alto expresados en metros (N=395).

La Tabla 39 muestra la variación en el número de casas activas en el S.K. a lo largo de un año de relevamiento.

<b>MES</b>	<b>n° de casas activas</b>
Abril 94	53
Junio 94	62
Agosto 94	62
Octubre 94	43
Marzo 95	22
Abril 95	62

**Tabla 39:** Abundancia de casas en el sitio Kaiken.

El número máximo de casas activas identificadas en el S.K. fue de 62 hallándose el 70% de las mismas entre los 30 y 40 cm. de profundidad del agua circundante.

## Densidad

Se consideró el número máximo de casas relevadas en el S.K. (62) para la estimación indirecta de la abundancia de individuos en el área. Este número de madrigueras relevadas en las hectáreas de ribera nos da una abundancia de 12.4 mad/ha. Dado que en aquellas casas que fueron abiertas se registró una única cámara interior, se asumió que durante el período pre-reproductivo (otoño/ invierno) las mismas están ocupadas por dos ejemplares constituyendo una pareja. De acuerdo a esto se estimó una abundancia mínima de 25 ejemplares por hectárea para el S.K.. Posteriormente, se estimó una densidad máxima posterior a los nacimientos teniendo en cuenta el tamaño promedio de camada de 4.2 individuos para el sitio y suponiendo la ausencia de canibalismo y que todas las hembras son exitosas en la preñez. Por consiguiente, si integramos las estimaciones de los períodos pre y post-reproductivos podríamos asumir una densidad

máxima de 75 ejemplares por hectárea en el sitio Kaiken después de los nacimientos y antes de la dispersión de los juveniles.

### Estructura de edad y sexo

La relación de sexos en la totalidad de los animales capturados fue próxima al 1:1. En la discriminación por sitio existió la misma cantidad de machos que de hembras en los sitios Islas y Kaiken, mientras que en el Sitio Ushuaia hubo predominio de hembras (Tabla 40).

	<b>S.U.</b>	<b>S.I.</b>	<b>S.K.</b>	<b>Total</b>
<b>Hembras</b>	22	10	9	41
<b>Machos</b>	15	11	9	35

**Tabla 40:** relación de sexos en los diferentes sitios.

S.U.=Sitio Ushuaia S.I.=Sitio Islas S.K.=Sitio Kaiken

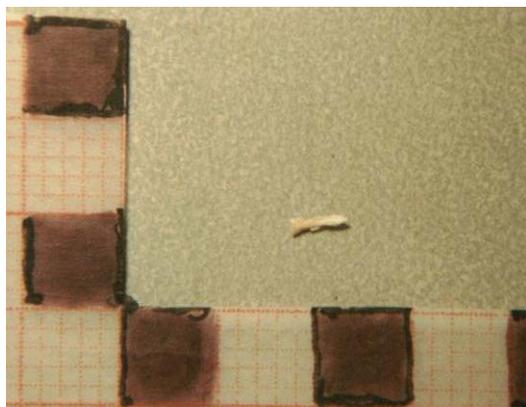
En muchos casos fue imposible determinar la edad de los individuos dado que los dientes se rompían al ser extraídos. Por lo tanto la Tabla 41 muestra la distribución de edad y sexo por sitio de forma parcial y no de la totalidad de los individuos.

	<b>Hembras</b>	<b>Machos</b>	<b>Total</b>
<b>Ushuaia</b>			
<b>Juveniles</b>	11	8	19
<b>Adultos</b>	8	5	13
<b>Total</b>	19	13	31
<b>Islas</b>			
<b>Juveniles</b>	5	8	13
<b>Adultos</b>	2	3	5
<b>Total</b>	7	11	18
<b>Kaiken</b>			
<b>Juveniles</b>	6	9	15
<b>Adultos</b>	3	0	3
<b>Total</b>	9	9	18

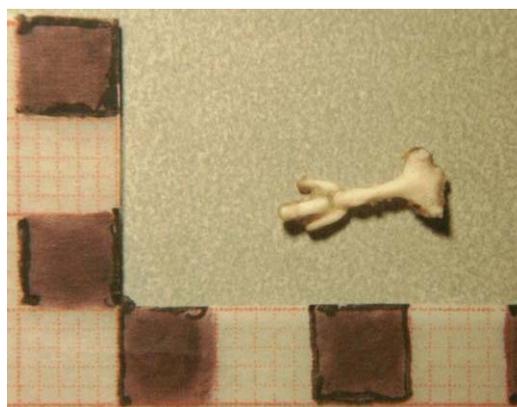
**Tabla 41:** Relación de sexos en los diferentes sitios discriminados por edad.

Entre los juveniles de Tierra del Fuego, se obtuvo igual que con los adultos, una relación cercana al 1:1 con una leve preponderancia de machos en los sitios S.I. y S.K. y de hembras en el S.U.

Se observó para el total de individuos un predominio de ejemplares juveniles (67,74%) respecto del de adultos siendo la relación juvenil: adulto aproximadamente 2:1 (47:21).



**Figura 37:** Báculo juvenil.



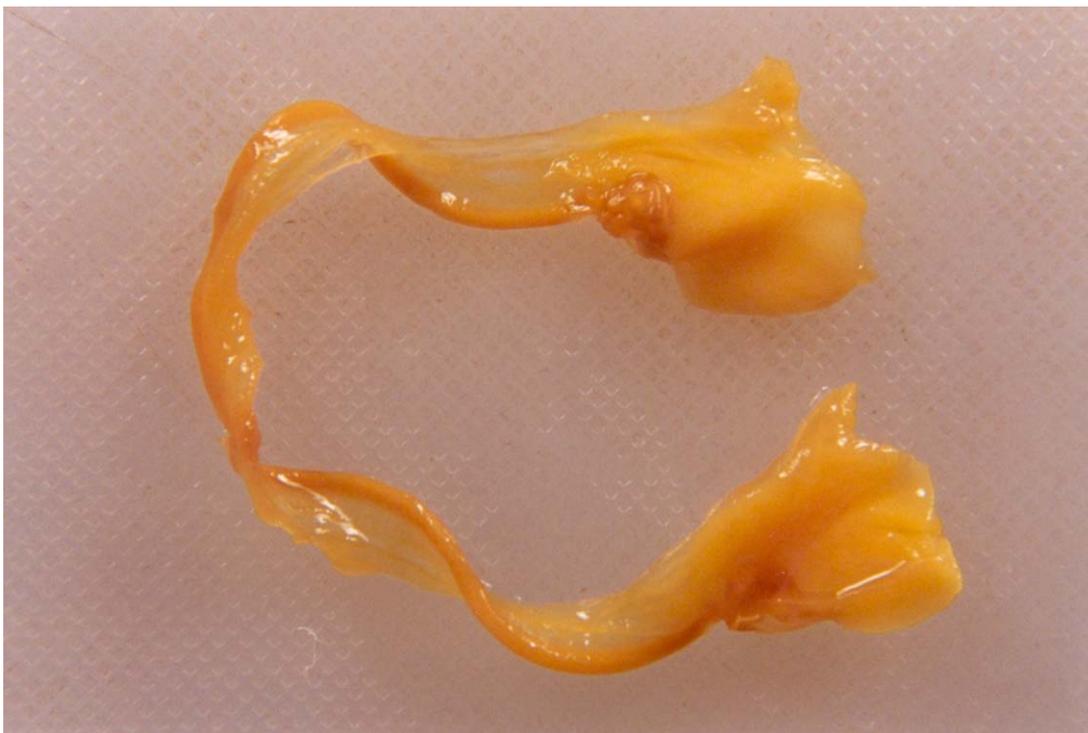
**Figura 38:** Báculo adulto.

Las figuras 37 y 38 demuestran las diferencias de osificación del báculo que sirvió para confirmar si los individuos eran juveniles o adultos. Asimismo la distancia ano-papila urinaria demostró diferencia altamente significativa entre sexos ( $P < 0.01$ ) bajo un análisis de t. El valor promedio en hembras fue de 1,72 cm ( $sd= 0,237333$ ) y el de los machos fue de 3,26 cm ( $sd= 0,312410$ ).

## Fecundidad

Se analizaron las estructuras reproductivas en 31 hembras, con edad conocida, capturadas en los distintos sitios de estudio, de las cuales 15 eran adultas (mayores de 1 año) y 16 juveniles. Las cicatrices de la placenta fueron evidentes sin tratamiento especial destacándose como manchas oscuras en el útero producto del crecimiento del nuevo endometrio uterino por sobre las heridas producidas por el parto. La hemoglobina atrapada es trasformada en hemosiderina que es visible por un largo período como cicatriz de la placenta.

Las hembras con cicatrices en los cuernos uterinos (figura 39) fueron 13, de las cuales 3 fueron individuos juveniles. Los individuos sin cicatrices (figura 40) fueron 18, de los cuales 5 fueron ejemplares adultos.



**Figura 39:** Reproductor femenino con útero sin cicatrices.



**Figura 40:** Reproductor femenino con útero con cicatrices.

El hecho de realizarse las capturas de los ejemplares para el estudio durante el verano asociado a la ausencia de cicatrices placentales diferentes en dicho período, sugiere que todas las cicatrices observadas corresponden a la última estación de cría. Sólo se encontraron dos hembras con la existencia de marcas de distinta coloración que fueron consideradas como preñeces sucesivas en la temporada reproductiva. Uno de los casos fue una hembra juvenil del S.U y el otro, una hembra adulta, procedente de Isla Martillo (S.I). En los demás casos, las marcas placentales fueron idénticas en cuanto a su coloración y tamaño, lo que se consideró producto de una sola parición en el año.

De acuerdo al conteo de cicatrices endometriales se estableció un promedio de 5,46 embriones por camada, resultando de 5,42 (n=7, sd=1,39), 4,2(n=5; sd=2.28) y 6,8(n=5; sd=1,3) para los sitios S.U., S.K. e S.I. respectivamente, no encontrando diferencias significativas entre los sitios mediante un test de “t de student”(Tabla 42).

<b>Sitio</b>	<b>Promedio</b>	<b>Desvio estandard</b>	<b>Número</b>	<b>T Student</b>
S.U.	5,42	1,39	7	2,365
S.K.	4,2	2,28	5	2,571
S.I.	6,8	1,30	5	2,571

**Tabla 42:** Análisis de t de student para el número de cicatrices de placenta por sitio.

En aquellas hembras en que se detectó una segunda camada, el tamaño promedio de la misma resultó de 5.5 individuos, valor similar al promedio total para la primera camada.

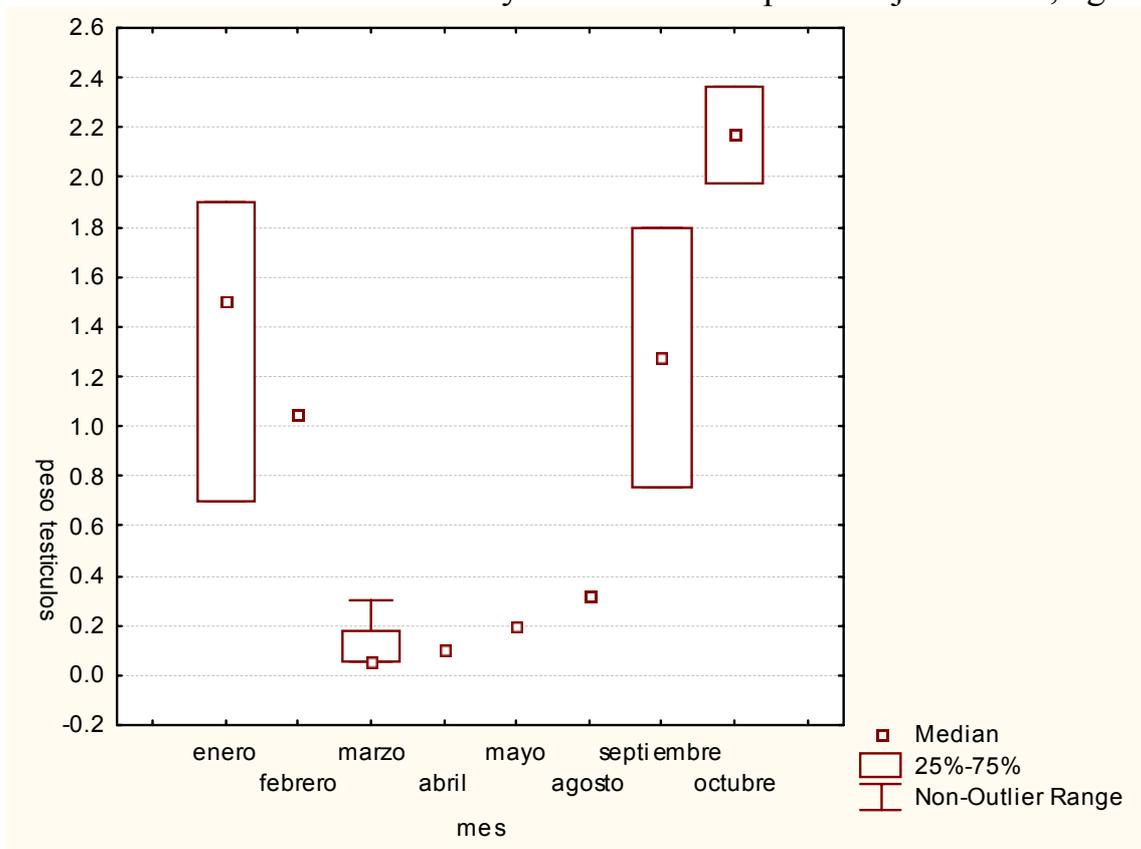
Dentro de la totalidad de los individuos capturados en los tres sitios, se capturaron 13 juveniles con un peso cercano a los 200 grs. (Tabla 43), de los cuales 3 fueron capturados en la misma trampa que la madre. Los juveniles generalmente alcanzan ese peso a los 30 días (Parker y Maxwell, 1984; Le Boulenge y Le Boulenge, 1981), fecha en la que abandonan por primera vez la madriguera, por lo que este dato se utilizó para predecir fechas de pariciones en base a la regresión de la fecha desde el día de captura (Parker y Maxwell, 1984).

Otro dato relevante fue la captura de dos hembras lactantes, una en el S.K. en el mes de Febrero (1995) y la otra en el S.I. en el mes de enero (1994) como así también, la presencia de 7 fetos en una hembra capturada en el mes de Enero (1996) en el S.K..

Sitio	Peso (grs)	Fecha de captura	Longitud (cms)	Fecha estimada nacimiento
S.U.	147	11/03/ 93	31	Febrero
S.I.	179	05/01/94	30	Diciembre
S.I.	190	05/01/94	29	Diciembre
S.I.	264	23/12/93	35	Noviembre
S.I.	130	05/01/94	27	Diciembre
S.I.	196	05/01/94	39	Diciembre
S.I.	116	05/01/94	25	Diciembre
S.I.	116	05/01/94	25,5	Diciembre
S.I.	128	05/01/94	25,6	Diciembre
S.I.	240	10/01/94	34	Diciembre
S.I.	230	23/01/94	35,5	Diciembre
S.I.	250	24/01/94	36	Diciembre
S.K.	191	30/03/95	38	Febrero

**Tabla 43:** Fecha estimada de nacimiento de juveniles capturados en los diferentes sitios de muestreo.

En la figura 41 se puede ver en forma gráfica que el peso de los testículos en los individuos analizados aumenta a partir del mes de Septiembre decreciendo en el mes de Marzo y manteniéndose por debajo de los 0,5 grs.



**Figura 41:** Peso de los testículos a lo largo del año.

## Alimentación

Las fecas obtenidas son de entre 13 y 18 mm de largo y entre 5 y 7 mm de ancho y de color oscuro. En los sitios más secos como S.I. y S.U. se las recolectó sobre montículos, entre el pastizal y en los bordes e interior de los canales de paso. En las zonas inundadas (S.K), fueron recolectadas en zonas altas como montículos o rocas.

El resultado del análisis de estas fecas indica que en Tierra del Fuego la dieta es un 100% vegetariana, no registrándose remanentes animales en las heces ni en los contenidos estomacales. Ocasionalmente, se hallaron restos de ácaros, colémbolos y larvas de insectos como así también escamas de peces.

En la observación a campo se detectó el forrajeo de diferentes especies vegetales, dependiendo el grado de utilización a la presencia de las mismas producto del tipo de ambiente. En el S.K., el único con vegetación acuática, la utilización de la misma como parte de la dieta fue registrada en forma visual y también al encontrarse restos de vegetación dentro de las madrigueras. Las especies acuáticas utilizadas en este sitio son de los géneros *Hippuris* y *Ceratophilum*. En S.U., y S.I. se observó el forrajeo sobre especies de gramíneas y cortezas de arbustos que crecen cerca del agua o de las zonas húmedas, entre estas especies se pueden enumerar los géneros *Sphagnum*, *Carex*, *Juncus*, *Rhumex*, *Phalaris*, *Chiloticum*.

Durante la rotura de algunas madrigueras en el S.K., se hallaron entre la vegetación de las mismas, escasas valvas de moluscos (familia *sphaeridae*) aunque no se encontraron durante el análisis de los pellets. En cuanto al S.I., el cual sí posee grandes bancos de mejillones (*Mytilus edulis*) en zonas costeras o cercanas a las mismas, no se detectaron montículos de valvas ni signos de predación por parte de *Ondatra*.

## Parásitos

En el análisis de la totalidad de las muestras, no se encontraron parásitos internos ni en estómagos ni en tractos digestivos.

Como resultado de las muestras analizadas para ectoparásitos en el presente trabajo, se encontraron individuos pertenecientes a los géneros *Listrophorus*, *Laelaps*, *Radfordia*, *Zibethacarus* y *Euchoengastia*.

---

## DISCUSION

### Distribución

Existen pocos registros de la especie en décadas anteriores, pero se conoce su presencia en Bahía Sloguet, en el Sur de península Mitre (Difilipo, comunicación personal) desde 1984. Dos posibilidades pueden explicar su hallazgo en el extremo Este de la Península Mitre: (1) es producto de la suelta originaria en dicha área o (2) de la dispersión desde la cuenca del Lago Fagnano en los años siguientes a la suelta original. Dannel (1977) considera una tasa de dispersión que varía entre 4-15 Km<sup>2</sup>/año o 25-50 Km<sup>2</sup>/año dependiendo del tipo de ambiente. Stevens (1953) indica para el Delta Mackenzie en Canadá 6 Km. de recorrido por la especie entre un verano y la primavera siguiente. Sin duda, la Península Mitre es la mayor zona de humedales, con abundantes lagunas de turbal que posiblemente también hayan facilitado el acceso de la especie. Debido a encontrarse esta zona aguas debajo de la cuenca, no sería raro que la especie haya recorrido los 100 Km. que la separan del lago Fagnano en poco tiempo. Dannel (1977), señala que la dispersión es mayor siguiendo la dirección de las corrientes y en cursos ricos en lagos, como los que se acabamos de señalar.

Asimismo, la especie fue encontrada en todas las islas del canal Beagle relevadas con excepción de la Isla Mary Ann que en la actualidad presenta una marcada actividad de conejos (*Oryctolagus cuniculus*). Este hallazgo confirma que la salinidad no afecta a *Ondatra*, permitiendo su desplazamiento en el canal Beagle, lo que a ya fue documentado por Dannel (1978b) para el hemisferio Norte, en donde la especie ha colonizado archipiélagos marinos. Si bien el agua salada no es un factor limitante para su dispersión, Dannel (1978b) plantea que pequeños cambios en la salinidad podrían afectar indirectamente su área de distribución, al modificar la distribución de ciertas plantas utilizadas por la especie. La presencia en algunas islas de canales que llegaban hasta la orilla del mar sería un indicio de la posible movilidad entre islas.

La distribución de la rata almizclera coincide casi en su totalidad con la distribución del castor en Tierra del Fuego, lo que indica que los ambientes modificados por el castor son propicios para el desarrollo de esta especie. No deben excluirse de la distribución las islas del sector Chileno como Isla Dawson (Pissano, comunicación personal), Navarino (observación personal) y Hoste (Sielfeld, 1977). McKinstry et al. (1997), hablan de la utilización de madrigueras de castor por *Ondatra* como protección contra predadores y a condiciones ambientales extremas. Un dato que demuestra el uso compartido de hábitats entre estas especies, es el hecho de haber sido capturados, por personal del Parque Nacional Tierra

del Fuego, en forma conjunta un ejemplar de cada especie en una trampa de castor.

Su distribución tampoco parece verse influenciada por la presencia humana, de acuerdo a los ejemplares recolectados en sitios junto a casas y galpones de la ciudad. El amplio crecimiento de las ciudades de Ushuaia, Río Grande y Tolhuin produce superposición entre la distribución de *Ondatra* y ambientes poblados, sector que hasta hace unas décadas era muy acotado. Esta superposición con la actividad humana puede llevar a crear conflictos debido a los efectos negativos producidos por la especie documentados en otras partes del mundo (Barends, 2002; Errington et al., 1963; Van Melckebe, 1988; Dannel, 1977). Entre los problemas mencionados se encuentra el socavamiento de riberas, perforaciones en diques artificiales, e impacto en zonas agrícolas. Nada de eso ha sido denunciado hasta ahora por los pobladores fueguinos. Por otra parte la utilización de plantas acuáticas por parte de la especie genera cambios en la comunidad de macrófitas (Smirnov y Tretyakov, 1998), como así también alteraciones de las condiciones abióticas y en la comunidad de invertebrados que puede afectar estos recursos alimenticios para el consumo de otras especies que se alimentan del mismo (De Szalay y Cassidy, 2001). No obstante estos efectos negativos, Dannel (1977b y 1978d) y Clark (1994) señalan también efectos positivos. La creación de aguas abiertas en zona de plantas acuáticas beneficia el asentamiento de aves acuáticas al permitir un mejor acceso a los invertebrados. El disturbio entre la vegetación acuática ayuda a dispersar plantas y a la germinación y establecimiento de otras como así también interfiere en su descomposición. Por su parte Connors et al. (2000) señalan a la rata almizclera como un potencial incrementador de la mineralización del nitrógeno y de la tasa de nitrificación.

### **Caracterización de casas y madrigueras**

Los ambientes colonizados por la rata almizclera en la Isla Grande de Tierra del Fuego, se caracterizan por dos tipos de construcciones principales y la utilización de casas o madrigueras depende de diversos factores que se discutirán a continuación. El grado de utilización de casas o madrigueras varía en la bibliografía, algunos estudios como los de Mac Arthur y Alesksiuk (1979) y Proulx y Gilbert (1984) demostraron que las ratas almizcleras utilizan las madrigueras en verano y las casas en otoño; sin embargo, otros estudios citados por Proulx y Gilbert, (Mizelle, 1936; Wragg, 1953 y Olsen, 1959) han demostrado que *Ondatra* también utiliza casas en verano (Proulx y Gilbert, 1987). Proulx y Gilbert (1983)

encuentran que las ratas almizcleras sólo usan las madrigueras como una alternativa en el verano, cuando la vegetación está ausente o cuando la profundidad del agua es menor a 15 centímetros, sin embargo Messier y Virgl (1992) notan una preferencia por el uso de las madrigueras, siendo las casas una alternativa de uso en niveles altos de población. En el presente estudio, ambas construcciones juegan probablemente un mismo rol ecológico siendo el medio el que condiciona la selección de una u otra. Un ambiente de aguas quietas con presencia de vegetación acuática facilitaría la construcción de casas durante el otoño. Ambientes lóticos con menos vegetación acuática o ambientes sin agua o con agua temporaria, serían más propicios para la construcción de madrigueras.

El mecanismo de selección de hábitat para la construcción de las casas se basa en pocas reglas: (1) El nivel de agua profunda que además facilita el acceso a rizomas y tubérculos en invierno y puede ser usado como refugio para evadir predadores. (2) El tipo de vegetación presente en el área. (3) La relación entre los factores anteriores y con un tercer factor, el climático, siendo importantes la lluvia, la temperatura y la duración de luz.

La utilización de las casas no es constante a lo largo del año, el censo anual de casas reflejó que las ratas almizcleras construyen sus casas durante los meses de otoño declinando el número de las mismas durante la primavera. La construcción de las casas en esta época sería para refugio durante los meses de invierno y sitio de protección de las crías durante los primeros meses de vida. También Smith y Jordan (1976) indican para el Hemisferio Norte una actividad estacional en la construcción de casas en otoño, coincidiendo con lo hallado en la Isla Grande de Tierra del Fuego, en donde se observa un número estable de casas durante la estación invernal. El decrecimiento del número de casas observado en los meses posteriores al invierno es atribuible a varias causas, una es el menor riesgo de predación que las ratas encuentran en las madrigueras o túneles a diferencia de las casas donde los predadores acceden con mayor facilidad. Otra causa sería el alto costo de mantenimiento de las casas dado que son estructuras dinámicas que requieren un continuo mantenimiento. Como indican Messier y Virgl (1992), constantemente se le debe agregar material fresco a la estructura para evitar el colapso de la misma. Otro factor que actuaría en favor de la utilización de madrigueras en el verano, es el calor externo que junto a la fermentación producto de la descomposición de la vegetación, elevaría notablemente la temperatura interior de las casas (Mac Arthur y Aleksyuk, 1979), resultando esas condiciones sumamente estresantes para la supervivencia de los individuos. Un tercer factor es el aumento en el nivel de agua producto del deshielo de primavera. La importancia del nivel de agua para la localización de las casas ya fue puesta de manifiesto por

Bellrose y Brown (1941), Clark (1986), Sather (1958) y Dannel (1977, 1978b, 1978e) quienes encontraron que las ratas almizcleras eran más abundantes en lagos con niveles de agua estable que en lagos con niveles fluctuantes, y que las poblaciones se vieron más afectadas por cambios en el nivel de agua que por los tipos de vegetación emergente presentes. También Danell (1978b) afirma que en primavera las casas se pierden por la inundación y que las mismas vuelven a ser construidas o reocupadas en otoño cuando el nivel de agua vuelve a ser estable. En este estudio el nivel de agua alrededor de las casas varió entre 19 y 55 cm. de profundidad, hallándose el 70% de las casas entre los 30 y 40 cm. de profundidad. Estos datos coinciden con los de Bellrose y Brown (1941), Proulx y Gilbert (1983), Clay y Clark (1985) y Dannel (1978e). La profundidad en que realizan las casas es un factor del que dependen la predación, tiempo de congelamiento y espesor de la capa de hielo. Clay y Clark (1985) encuentran una mayor densidad de casas en sitios de aguas abiertas que en aguas poco profundas. Otros autores (Danell, 1978d; Aldous, 1947; Hjalten, 1991) indican como lugares propicios para la construcción de casas a aquellos sitios altos rodeados por agua que dificultan el acceso de los predadores. En este caso se observaron casas sobre las márgenes de los ríos o en medio de un pastizal, pero fueron aquellas rodeadas por agua las que perduraron en el tiempo, manteniéndose año a año, dato que también nos indica la reutilización de una misma casa durante años sucesivos. Del mismo modo, la eficacia del uso de trampas Conibear en las bocas de las casas durante los muestreos de verano demuestra que a pesar de ser menos numerosas, las casas que permanecen durante el verano dentro de un rango de nivel de agua propicio, siguen siendo utilizadas

En este estudio la presencia de casas estuvo muy influenciada por la vegetación circundante. Al parecer, en el S.K. la mayor presencia de vegetación acuática, más fácil de transportar por el agua y más fácil de manejar para la construcción, determinó un mayor uso de este tipo de construcciones. De todas maneras, aún no es posible responder con exactitud al interrogante de si la construcción de las casas está influenciada por la profundidad del agua, por la presencia de cierto tipo de vegetación o a la combinación de estos factores

## Densidad

Un número alto de casas en un ambiente nos está indicando un lugar de alta densidad de individuos, permitiendo determinar indirectamente áreas con distinta abundancia de la especie como sucede en el S.K. La presencia de casas ocasionales en S.I. y S.U. se debería más a la presencia de un nivel de agua permanente en un momento del año que a la alta densidad de la especie.

La observación de una única cámara interior indicaría la presencia dentro de las casas de dos ejemplares constituyendo una pareja, lo que coincide con lo reportado por Proulx y Gilbert (1984), Proulx (1989), Sather (1958), Erickson (1963), Le Boulenge (1972) y Messier et al., (1990) quienes proponen un sistema de monogamia temporal, en contraposición con Errington (1963) y Neal (1968) que consideran la existencia de poligamia. La presencia de una sola cámara en la madriguera coincide con lo reportado por Mac Arthur y Aleksyuk (1979), quienes lo reportan como el número más común para Canadá, pudiendo observar más de una cámara a finales de la temporada de invierno.

La abundancia mínima estimada en el S.K. de 25 ejemplares por hectárea está dentro de los valores citados en la literatura. Esta estimación de densidad en otoño no indica el valor máximo de densidad para el área ya que es anterior a los nacimientos, sin embargo estima el máximo de animales independientes disponibles para trapeo. Para el Hemisferio Norte durante el invierno los valores de densidad determinados variaron de 86 animales/Ha a 25 animales/Ha en hábitats menos favorables de la región de Iowa en Estados Unidos (Errington, 1948 en Hjalten 1991). Los datos de densidad para Suecia son aún mucho más bajos, 3-6 animales/Ha (Danell, 1978). La Tabla 44 muestra valores de densidad en otras regiones.

<b>Autor</b>	<b>Año</b>	<b>Promedio</b>	<b>lugar</b>
Errington	1948	25 - 86	Iowa (EEUU)
Pelikan	1970	28 - 55	Checoslovaquia
Vincent and Quere	1972	55	Francia
Dannel	1978	3 - 6	Suecia
Gilbert & Proulx	1983	21	Ontario (Canadá)
Smith et al.	1988	23 - 38	Connecticut (EEUU)
Clark & Kroeker	1993	0.4 - 21.3	Manitoba (Canadá)

**Tabla 44:** Densidad de *Ondatra* expresada en n<sup>a</sup> de animales/ hectárea.

Dossier (1945) y Berner (1980) utilizan un promedio de 5 animales por casa para el cálculo de densidad. Thurber et al. (1991) encuentran entre 2 y 4.7 individuos por casa en diferentes poblaciones de Minnesota. Brooks y Dodge (1986) utilizan entre 3 y 5 animales por casa para su cálculo de densidad. Para Proulx (1984) este número varía entre 2.8 y 5 animales/casa. Nuestros valores de abundancia serían óptimos de acuerdo a Elton y Nicholson (1942), para quienes la abundancia óptima sería de 27-32 familias por hectárea, ya que consideran “sobrepoblación” valores superiores a las 40 familias por hectárea. A grandes densidades, el hambre y las enfermedades llevan a una importante reducción en la reproducción disminuyendo la cantidad de individuos que nacen y aumentando la mortalidad de los recién nacidos. El acceso a la comida en invierno depende de la perforación de agujeros en el hielo y de su manutención dada por su uso. Según Simpson y Boutin (1989), bajas densidades de individuos limitarían el uso de agujeros y el acceso a la comida. En estos casos, valores altos de densidad serían beneficiosos para la población.

Para Stevens (1953) la principal causa de la reducción del número de almizcleras es debido a condiciones climáticas extremas, dado que la luz y la temperatura gobiernan el crecimiento de las plantas, la nieve y el espesor del hielo tornan el sitio menos habitable y el deshielo arrastra las casas al subir el nivel del agua. Clark y Kroeker (1993) señalan que la variación espacio-temporal en la respuesta de la vegetación a las inundaciones, contribuye a la variación de factores denso-dependientes como la supervivencia y el reclutamiento de individuos. Siguiendo a los cambios en la sucesión de la vegetación, como consecuencia de la variación en el nivel del agua, los individuos tienen un uso preferencial del hábitat para asegurar su supervivencia y reproducción (Clark, 1994). La selección de buenos hábitats decrece con el aumento en la densidad de la población mientras que aumenta la selección de ambientes pobres o marginales. Esto se refleja en la ubicación de las casas, para las que se eligen sitios con aguas profundas, acceso al alimento y posibilidad de escape a los predadores, factores importantes para la supervivencia al invierno. Por otra parte, los sitios más marginales con altas densidades de población tienen un mayor riesgo de mortalidad, y de acuerdo con Messier et al. (1990) representan a la población excedente.

## Estructura de edad y sexo

La utilización de la distancia ano-papila urinaria demostró ser útil en la diferenciación de sexos corroborando lo expuesto por Thurber et al. (1991). La relación de sexos en los animales capturados fue próxima al 1:1 y diferenciando por sitio, en S.I. y S.K. la proporción se mantiene, mientras que en el S.U. hubo un leve predominio de hembras tanto en adultos como en juveniles. Entre estos últimos, de los S.I. y S.K. existió un leve predominio de machos aunque siempre dentro de un número bajo de individuos. Esto sin embargo coincide con datos para el Hemisferio Norte. Errington et al. (1963) y Smith y Jordan (1976) encuentran común un mayor número de hembras entre los adultos como así también una leve mayoría de machos entre los juveniles. Stevens (1953) y Parker y Maxwell (1984) también encuentran más machos entre los juveniles en Canadá. Sin embargo Dossier (1945), Thurber et al. (1991) y Proulx (1989) obtienen más machos que hembras en sus capturas en Nueva York y Minnesota, dentro de EEUU y Ontario en Canadá respectivamente. Le Boulenge y Le Boulenge (1981) registran para Bélgica una relación que no difiere del 1:1 aunque con una leve superioridad de las hembras y menciona que los machos solamente llegan a ser más entre los juveniles. Es importante tener en cuenta el período en que se realizan los trampeos ya que Le Boulenge y Le Boulenge también señalan que la leve superioridad de hembras que ellos encuentran entre los adultos, disminuye de primavera a otoño

## Fecundidad

Son numerosos los autores que señalan la variación en el número y tamaño de camada para esta especie en el Hemisferio Norte. Errington (1951) y Olsen (1959) en Simpson y Boutin (1989) relacionan este incremento con la disminución del tamaño de la población. Otros autores como Proulx y Gilbert (1983), McLeod y Bondar (1952), Le Boulenge (1972), sugieren que el tamaño de camada puede variar con las condiciones ambientales. El mismo Le Boulenge concuerda con la hipótesis de Gashwiler (1950) en que el número de camadas decrece con la latitud mientras que el número de individuos por camada aumenta. De esta manera la especie mantiene un alto rango de productividad.

Como ocurre con todos los indicadores, las cicatrices de la placenta sólo dan una aproximación al número real de crías, siendo una causa común de error el hecho de que la reabsorción de fetos también deja marca no diferenciable de aquellos que llegan a término. Sin embargo Proulx y Buckland (1986) consideran a la reabsorción de embriones en *Ondatra* como algo raro. Asumiendo esto en nuestro estudio y al no encontrarse

diferencias significativas entre sitios de acuerdo al conteo de cicatrices, se estableció un promedio de 5,46 animales por camada para la población fueguina analizada no encontrándose diferencia entre sitios que difieren en latitud. Este valor de camada, coincide con diferentes estimaciones reportadas para el Hemisferio Norte (Tabla 45).

<b>Autor</b>	<b>Año</b>	<b>Promedio</b>	<b>lugar</b>
Alexander	1951	5.6	N.York (EEUU)
Errington	1963	6.4	Iowa (EEUU)
Dannel	1978	4.5	Suecia
Le Boulenge	1981	6 - 8	Belgica
Gilbert & Proulx	1983	5.0 – 5.7	Ontario (Canadá)
Proulx	1984	6.3	Ontario (Canadá)
Parker & Maxwell	1984	8.4	New scotia (Canadá)
Smith et al	1988	6.4	Connecticut (EEUU)
Hjalten	1991	3.9	Suecia
Simpson & Boutin	1993	6.7 – 7.8	Alberta (Canadá)

**Tabla 45:** valores promedio del tamaño de camadas en el Hemisferio Norte.

En aquellas hembras en que se detectó una segunda camada, se obtuvo el tamaño promedio de la misma similar al promedio total para la primera camada. Esto difiere con lo señalado por Parker y Maxwell (1984) para quienes el promedio de la segunda camada, es inferior al promedio de la primera. De acuerdo a nuestros resultados, en Tierra del Fuego, puede ocurrir más de una parición sucesiva con un tamaño de camada de 5- 6 animales. Datos similares a los del presente estudios son reportados por Van Melckebeke, (1985) quien determina en 6 o 7 el número máximo de individuos por camada.

Un dato interesante de nuestro estudio es el alto número de hembras juveniles con cicatrices, más del 20% de las hembras analizadas. Este porcentaje es mayor al porcentaje reportado para el Hemisferio Norte, aunque este valor puede variar al aumentar el tamaño muestral. Del análisis de estos datos podría inferirse que las hembras pueden tener su primera camada antes del primer año de vida. Errington (1963) señala que las ratas almizcleras son capaces de reproducirse en la misma temporada en la que nacen pero que difícilmente esto ocurre. También señala que la madurez sexual raramente comienza antes de los 8 meses de vida pudiendo reproducirse entre los 9 y 12 meses de edad. Por otra parte, Smith y Withaker (1988) señalan que de acuerdo a Errington (1939) la tasa de madurez también se vería afectada por la calidad de hábitat, diferencia no encontrada en el presente trabajo. Hay diversos casos citados en la

bibliografía que sugieren la existencia de hembras precoces. Parquer y Maxwell (1984) citan un 5% de nacimientos en hembras no adultas; Errington (1963) da valores de 5,3% en tanto que Smith et al. (1981) y Simpson y Boutin (1989) no detectan crías precoces. Para Proulx (1985) este fenómeno no ocurre frecuentemente, mientras que Parker y Maxwell (1984), lo mencionan como una respuesta atribuible a compensar la alta pérdida de individuos de la población. Valores altos en el porcentaje de hembras precoces son asociados por Smith et al. (1988) para rata almizclera y por Boyce (1974), para poblaciones de castor, a poblaciones con alta tasa de extracción por caza. En poblaciones que soportan una tasa de extracción por caza de hasta un 75%, la mayor contribución a la recuperación parece estar dado por la inmigración desde áreas subexplotadas. Cuando la inmigración esta compensada por la emigración actúa la preñez en juveniles. Esta respuesta no estaría fundamentada para el caso de *Ondatra* en Tierra del Fuego donde la explotación es a muy baja escala. No obstante tenemos que tomar estos datos como una primera aproximación dado el pequeño tamaño muestral y al posible error dado por el cálculo inexacto de la edad de los individuos

El cálculo realizado para estimar la fecha de nacimiento de las crías capturadas nos indica nacimientos entre los meses de Noviembre y Febrero. Este dato, sumado a la presencia de hembras con fetos en Febrero y de hembras lactantes en Enero y Febrero nos está indicando que hay actividad reproductiva de la especie durante éste periodo. Por otra parte, el peso de los testículos de los individuos analizados, nos estaría indicando el comienzo de la maduración reproductiva de los machos a partir del mes de Septiembre, coincidiendo con Mc Leon y Bondar (1952), Stevens (1953) y Thurber et al. (1991), quienes proponen que la actividad sexual de los machos es máxima en primavera.

De acuerdo a estos resultados podríamos indicar en forma preliminar que el período reproductivo en la Isla Grande de Tierra del Fuego se extiende desde Septiembre hasta inicios del otoño, con un pico de nacimientos durante fines de la primavera y comienzo del verano, datos que deben ser corroborados en futuros estudios específicos de natalidad de la especie. Estas fechas, sin embargo, estarían coincidiendo con los datos del Hemisferio Norte ya que a las fechas de maduración de los machos citadas previamente, podemos agregar que Danell (1978) sitúa los primeros nacimientos en Suecia en los meses de Mayo y Junio y los últimos para Agosto- Septiembre, lo que concuerda con nuestros datos para el Hemisferio Sur. Datos similares a los del presente estudio son reportados por Van Melckebeke, (1985) quien sitúa el período reproductivo en Bélgica desde Marzo hasta Septiembre, Clay y Clark (1985) indican el período reproductivo entre fines de Marzo y comienzo de Septiembre y Virgl y Messier (1993) entre Abril y Agosto del Hemisferio Norte.

## Alimentación

El análisis de las fecas junto con la información de la vegetación forrajada indica que en Tierra del Fuego, *Ondatra* se alimenta con exclusividad de vegetales. La utilización de las especies vegetales depende del tipo de ambiente y de la presencia o ausencia de agua, siendo característica la ausencia de vegetación acuática en los sitios S.I. y S.U. donde la dieta se basa en plantas terrestres. En contraposición, dada la presencia del sustrato inundado en el S.K., habría un mayor consumo de vegetación acuática. Es posible que el consumo de la vegetación en este sitio varíe entre las estaciones del año como lo indica Jelinsky (1989), para quien hay un marcado uso de hidrófitas emergentes durante el verano y un mayor uso de plantas acuáticas sumergidas durante el invierno. Asimismo, de la lista de vegetación señalada por Dannel (1978c) para Suecia, en Tierra del Fuego encontramos los géneros *Epilobium*, *Callitriche*, *Galium*, *Potamogeton*, *Eleocharis*, *Schoenoplectus* además de los nombrados *Carex*, *Juncus*, *Hippuris* y *Miriophyllum*, por lo que es factible que todos estos géneros constituyan parte de la dieta de la especie en Tierra del Fuego.

En Tierra del Fuego, la dieta resultó en un 100% vegetariana, no registrándose remanentes animales en las heces ni en los contenidos estomacales. Ocasionalmente, se hallaron restos de ácaros, colémbolos y larvas de insectos que se habrían fijado con posteridad a la deposición de los pellets ya que se trataba de especies micrófagas y detritívoras. También se hallaron aunque en forma ocasional escamas de peces, hecho que podría deberse a la retención de las mismas por parte de la vegetación acuática, ya que no hubo rastros de otras estructuras que indicaran una ingestión de los mismos (Deferrari et al. 1993).

Chu Ching y Yien Chih Tang (1965, citado en Le Boulenger, 1972) mencionan que la dieta está compuesta aproximadamente por un 93,4% de alimento vegetal y 6,6% de alimento animal. Danell (1978), Convey et al. (1989), Hanson et al. (1989) y Neves (1989) citan la predación sobre distintos grupos de moluscos bivalvos e incluso Parmalee (1989) cita la predación de *Ondatra* sobre tortugas. Hanson menciona la predación de 37000 almejas en un año para su sitio de estudio, lo que equivale a una biomasa de 677 kg. De acuerdo con Hanson y Convey existe una preferencia por los tamaños mayores, y al alimentarse rompen una mitad de la valva dejando la otra intacta formándose así, acumulaciones particulares denominadas montículos de alimentación. Estos característicos montículos no fueron hallados en ninguno de nuestros sitios de muestreo. Durante la rotura de algunas madrigueras en el S.K., se hallaron entre la vegetación de las mismas, escasas valvas de moluscos (familia *sphaeridae*) aunque no se

encontraron durante el análisis de los pellets. No existen estudios previos que informen sobre las especies de bivalvos de agua dulce en las cuencas de Tierra del Fuego. Sin embargo observaciones personales permitirían afirmar que el número de especies es bajo y de tamaño pequeño por lo cual no se consideran parte importante dentro de la disponibilidad de alimento. En cuanto al S.I., el cual sí posee grandes bancos de mejillones (*Mytilus edulis*) en zonas costeras o cercanas a las mismas, no se detectaron montículos de valvas ni signos de predación por parte de *Ondatra*.

Coincidiendo con Le Boulenge (1972), quien menciona la posible predación sobre aves, se observaron algunas carcadas de aves sobre las casas en el sitio Kaiken (S.K.). Sin embargo, lo más probable es señalar a las mismas como consecuencia de la predación sobre dichas aves por parte del visón (*Mustela vison*) especie introducida en la Isla Grande que ha aumentado en los últimos años su registro de abundancia en el área. La utilización por parte del visón de las casas de almizcleras como sustrato para su alimentación fue documentada por Earhart (1969). Por otra parte la existencia de los canales que llegan al mar en el S.I. plantea un posible acceso al consumo de algas marinas, hecho que no fue observado ni pudo ser documentado por el análisis de pellets.

## Parásitos

La ausencia de parásitos internos para las poblaciones de Tierra del Fuego contrasta con lo señalado en la bibliografía. Le Boulenge y Le Boulenge (1981) y Boussinesq et al. (1986), mencionan la presencia de *Taenia* sp, señalándose en el primero de los casos para el 67% de los individuos de una población. Greaves et al. (1988) reportan al cestode *Hymenolepis evaginata*, como un parásito común en el intestino de las ratas almizcleras de Canadá y Gran Bretaña. Erlandsen et al. (1990) determinaron el predominio de protozoos del género *Giardia* en intestinos de castores y ratas almizcleras de Minnesota. Ambas especies serían reservorios potenciales de *Giardia* sp, resultando de esta forma eventuales transmisores de este parásito al ser humano. Particularmente para ésta especie no fueron hechos análisis específicos en Tierra del Fuego aunque si se tiene conocimiento de casos de giardiasis en pacientes tratados en el Hospital Regional de Ushuaia.

Con relación a los ectoparásitos, este estudio permitió detectar diversas especies de ácaros pertenecientes a los géneros *Listrophorus*, *Laelaps*, *Radfordia*, *Zibethacarus* y *Euchoengastia*. Estos han sido citados previamente únicamente para el Hemisferio Norte, no conociéndose datos previos de estas especies para la República Argentina, asociándose con

fases predatoras y en otros casos trasmisoras de enfermedades como la Tularemia (Deferrari et al., 1995).

Dentro de los ejemplares encontrados figuran algunos estrictamente específicos como el género *Laelaps*. La importancia de los miembros de la subfamilia Laelaptinae en la salud humana y animal estuvo largamente sujeta a especulación, ya que la mayoría de las distintas especies de roedores servirían de reservorios y por ende serían transmisoras y receptoras de enfermedades, plagas e infecciones. En el caso de la rata almizclera fue señalada como reservorio natural de Tularemia en Estados Unidos y en Rusia (Tipton, 1960). La Tularemia es causada por la bacteria *Francisella tularensis*. (Melendez, 2001), siendo *Laelaps multispinosus* la especie trasmisora más común en este roedor. Esta especie ocupa todo el rango de distribución geográfica de *Ondatra* y aparentemente no registra otro hospedador. La enfermedad se transmite al hombre por contacto directo con el animal enfermo o muerto, inhalación, ingestión de carne de animal enfermo o por picadura de artrópodos. Una importancia adicional es la dada por la descripción de esta enfermedad en animales domésticos como perros y gatos (Inzana et al., 2004 y Meinkoth et al., 2004), ya que hemos visto que los perros predan sobre *Ondatra* y podrían ser un vínculo en la transmisión de la enfermedad al hombre. Dentro de los ectoparásitos permanentes y estrictamente específicos se encontraron individuos pertenecientes al género *Radfordia*, siendo *Radfordia zibethicalis* la especie citada como parásita de *Ondatra*.

Entre los géneros no específicos encontrados figuran *Zibethacarus* y *Euschoengastia*. *Zibethacarus ondatrae* es una especie de amplia distribución entre los parásitos de *Ondatra zibethicus*, no obstante fue encontrada en otros hospedadores como por ejemplo visón (*Mustela vison*) y la rata marrón (*Rattus norvegicus*) dos especies que también se encuentran en Tierra del Fuego. La rata almizclera se encuentra entre los hospedadores de la especie *Euschoengastia peromysci* especie que pertenece a la familia Trombiculidae poseyendo larvas hematófagas y ninfas y adultos predatoras.

Las especies *Marsupialichus brasiliensis* y *Androlaelaps fahrenheitsi* son citadas como parásitos para la especie en el Hemisferio Norte pero no fueron registradas hasta el momento en nuestros estudios. Sin embargo, estas dos especies no sólo parasitan a *Ondatra* sino que ambas tienen como hospedador a *Mustela visón* y *Androlaelaps* lo tiene en *Rattus norvegicus*, ambas especies del ecosistema fueguino. La falta de estudios de ectoparásitos de otras especies exóticas y el hecho de haber encontrado nuevos ectoparásitos no específicos de *Ondatra* en la provincia, plantea un interesante punto para ver las relaciones que puedan darse entre los nuevos parásitos con el resto de las posibles especies potenciales de ser parasitadas

como el castor, el visón y el resto de los roedores autóctonos e introducidos.

La incorporación de estos ectoparásitos al ecosistema fueguino plantea la continuidad de su estudio no sólo desde el punto de vista evolutivo sino también desde el punto de vista sanitario dada su relación con enfermedades de posible ocurrencia en Tierra del Fuego.



---

## CONSIDERACIONES FINALES

La presente tesis representa un avance en el conocimiento de la especie *Ondatra zibethicus* en la provincia de Tierra del Fuego, siendo estos los primeros datos obtenidos para la especie en Argentina, por lo tanto, toda inferencia o comparación fue hecha con datos bibliográficos de la especie en el Hemisferio Norte ya que no existían datos previos de donde partir para nuestra región.

En la actualidad la rata almizclera se distribuye en todos los cursos de agua de la Provincia, incluyendo no sólo ambientes lénticos como lagos, lagunas, estanques y zonas turbosas sino también ríos y chorrillos. El éxito adaptativo de la población en estos nuevos ambientes colonizados parece estar influenciado por las siguientes características:

- a) Las ratas almizcleras toleran una amplia diversidad de ambientes,
- b) Son 100 % vegetarianas consumiendo preferentemente plantas acuáticas, y terrestres de acuerdo al ambiente en el que se encuentran.
- c) La baja densidad de predadores entre los que se encontraría principalmente el visón (*Mustela vison*) y en menor medida los zorros *Pseudalopex griseus* y *Pseudalopex culpaeus*.
- d) La no utilización de la especie como recurso peletero.

Dado que en esta clase de muestreo no se analizaron animales de edades conocida, sin duda el principal problema a solucionar es que mediante el método utilizado no se puede estimar con precisión la edad de los individuos. Este hecho no invalida que el método sea considerado como un criterio estimador ya que permite ordenar una población por clases de edades. Siempre que ese ordenamiento sea congruente con lo observado en la naturaleza será válido y, de acuerdo con los errores de estimación en que se incurra, sólo se subestimarán o sobreestimarán la pirámide de población (Persich y Hodara, 1993). De todos modos, no debería utilizarse un criterio único para determinar la edad de los animales capturados.

Las principales conclusiones respecto a las hipótesis planteadas originalmente son:

- Las características morfológicas se vieron influenciadas por las condiciones ambientales. En sitios más favorables los individuos demostraron poseer un mayor peso, ser más largos y poseer un mayor Factor de condición e Índice de crecimiento. De la misma manera, las condiciones de un ambiente menos favorable, se ven reflejadas en los valores menores para las variables estudiadas.

- Las condiciones ambientales no sólo afectan el tamaño corporal sino que también ejercen influencia sobre el cráneo. En este sentido, estarían afectando principalmente el tamaño más que la forma del mismo.
- No se encontró asimetría direccional, ni antisimetría en los caracteres estudiados. Dadas las diferencias significativas halladas en el índice de asimetría del Fmena de los Juveniles y a la variación nutricional del mismo, se podría considerar este foramen como un buen indicador de calidad ambiental.
- En Tierra del Fuego el tiempo transcurrido desde la introducción de *Ondatra* es similar al transcurrido en Finlandia a la fecha del trabajo de Pankakoski (50 años aproximadamente) y no es tan clara la correlación entre los Índices de Asimetría y de Crecimiento. Desechando que esto se deba al tamaño muestral entre ambos trabajos, sería conveniente analizar la importancia genética en estos aspectos.

Por otra parte, el análisis exploratorio de la historia de vida de la especie nos lleva a concluir que:

- De acuerdo al tipo de ambiente las ratas construyen diferentes tipos de refugios: casas en ambientes lénticos y zonas inundadas con vegetación acuática, y madrigueras en zonas húmedas sin vegetación acuática y orilla de los ríos. Probablemente ambas construcciones jueguen un mismo rol ecológico y sea el medio el que condicione la selección de una u otra. De todas ellas las mencionadas en primer término son las más evidentes como indicadores ambientales de abundancia de la especie.
- El uso del recurso por parte de la especie se asocia a la sucesión de los ambientes inundados, particularmente a los cambios en la profundidad del agua y asociado a la heterogeneidad de la vegetación emergente. La profundidad del agua y la vegetación puede particularmente influenciar la supervivencia de invierno, cuando el acceso al alimento y la disponibilidad de predadores son críticos.
- No se detectó dimorfismo sexual para la especie en base a caracteres métricos o epigenéticos, siendo la relación de sexos próxima al 1:1.

- Se estimó una abundancia de 24,8 ejemplares por hectárea en zonas de alta productividad y anterior al período reproductivo, considerándose un máximo de 75 ejemplares por hectárea en el período post reproductivo.
- Se registró actividad reproductiva entre los meses de Septiembre y Febrero, estimándose una o dos camadas por año y una media de 5,33 individuos por camada.
- El análisis citogenético y la estabilidad demostrada por un carácter discriminante entre poblaciones como el IW, demuestran una ausencia de diferenciación genética entre los individuos analizados.
- La incorporación junto con *Ondatra* de sus ectoparásitos al ecosistema fueguino plantea la continuidad de su estudio no sólo desde el punto de vista evolutivo sino también desde el punto de vista sanitario dada su relación con enfermedades de posible ocurrencia en Tierra del Fuego.

La mayoría de los resultados obtenidos en estos primeros estudios de la especie se encuentran dentro de valores similares a los hallados en el Hemisferio Norte. De acuerdo a esto podemos concluir que la especie se ha adaptado a los ambientes presentes en Tierra del Fuego luego de su introducción. Sitios similares a S.I. y S.K. serían, de acuerdo a las características ambientales, los ambientes menos y más propicio respectivamente que encuentra *Ondatra zibethicus* a lo largo de su distribución en el Archipiélago de Tierra del Fuego. Encontramos reflejado en los valores del Sitio Ushuaia las características de un ambiente intermedio en los que a pesar de no tener los beneficios de un lugar con agua y vegetación acuática permanente, tampoco posee las características insulares extremas del S.I.

Considerando la respuesta de los organismos y de las poblaciones a las presiones que imponen los cambios ambientales locales, es posible distinguir la existencia de dos tipos de variaciones, por un lado se observan cambios en características que tienen una base genética, de manera que si éstas presentan variabilidad a nivel poblacional, irán variando conforme al proceso de selección natural. Por otro lado, se manifiestan variaciones dadas por la plasticidad fenotípica de cada organismo, lo cual permite una variedad de respuestas a lo largo de la vida de cada individuo, que traen aparejadas importantes consecuencias ecológicas (ej., tamaño corporal) Ambos aspectos de la variación deben ser distinguidos a la hora de analizar la dinámica del cambio morfológico.

La asimetría puede proveer un medio poderoso de monitorear la eficacia con la cual la variación genética se mantiene en poblaciones en cautiverio. Diferencias intraespecíficas en diferentes características resultan de diferencias genéticas o de respuestas fenotípicas a factores ambientales. De acuerdo con Leary et al. (1985) es imposible determinar si las diferencias de asimetría entre poblaciones de diferentes ambientes son debidas a efectos ambientales o genéticos. Distinguir entre estas causas requiere de la evaluación del genotipo y de la interacción del mismo con el medioambiente, lo que exigiría realizar experimentos con individuos bajo condiciones uniformes, como sucede en nuestro estudio, sin embargo podemos demostrar que diferentes características pueden variar entre diferentes localidades geográficas y no siempre de acuerdo con lo observado en otros estudios o lugares. Disturbios ambientales humanos a menudo crean hábitats transitorios o ecotonos en los cuales la hibridación es especialmente común. En esta situación los cambios ambientales y la hibridación reciente pueden perturbar el desarrollo y el incremento de la asimetría fluctuante. Esto puede ser difícil de decidir si además, se considera que el incremento de asimetría fluctuante es de origen ambiental o genético.

En este estudio no fue muy clara la correlación entre los índices de asimetría y el índice de crecimiento, según lo esperado en la hipótesis de trabajo. Teniendo en cuenta los resultados previos hallados a nivel genético que indicarían un comienzo de diferenciación genética respecto a las poblaciones parentales se cree conveniente analizar la asimetría en su relación con la variabilidad genética de la especie. Sin dudas sería muy interesante poder definir mediante estudios genéticos los sitios originales de introducción de la especie, si fueron varios o unos pocos y donde estuvieron localizados a fin de poder interpretar mejor las variaciones encontradas a nivel morfológico.

## PERSPECTIVAS

Como objetivo a largo plazo se espera que los resultados ecológicos y genéticos obtenidos formen las bases para programas colaborativos vinculados al mantenimiento de la biodiversidad de los ecosistemas de Tierra del Fuego y permitan diseñar programas de manejo y control de las especies invasoras o poblaciones silvestres en función de su interés económico. El monitoreo continuo de las poblaciones silvestres como así también la aplicación de políticas de manejo a largo plazo será indispensable para que la provincia tenga un efectivo control ya no sólo de la rata almizclera sino también del resto de la fauna invasora.

Un aspecto importante a tener en cuenta de la introducción de *Ondatra* es el sanitario, dada la introducción conjunta al ecosistema fueguino de nuevos parásitos. La inclusión de los mismos podría traer aparejado el aumento de enfermedades o el surgimiento de las mismas. Sería importante realizar un seguimiento en la población del índice de enfermedades como por ejemplo la Giardiasis y la Tularemia citadas en la Bibliografía. Considerando los casos de Tularemia en perros y gatos citados para el hemisferio Norte y la relación doméstica de estos animales con el hombre, sería de suma importancia evaluar el rol que pueda tener la rata almizclera en la transmisión de esta enfermedad en Tierra del Fuego. Igualmente sería importante profundizar los estudios de ectoparásitos y analizar como funciona la nueva trama de relaciones entre las micropoblaciones de parásitos y con sus especies hospedadoras.

Sin duda este primer estudio sobre la especie en Sudamérica requiere la continuidad de los análisis, a fin de completar información de estructura y dinámica poblacional y asimismo poder corroborar los resultados obtenidos hasta el momento.



---

**BIBLIOGRAFIA**

- **Aldous, S. 1947.**  
Muskrat trapping on Sand Lake National Wildlife Refuge, South Dakota. *Journal Wildlife Management* 11: 77-90.
- **Alexander, M. 1951.**  
The aging of Muskrats on the Montezuma National Wildlife Refuge. *Journal Wildlife Management* 15:175-186.
- **Alexander, M. 1955.**  
Variations in winter muskrats habitats and harvest. *American Midland Naturalist*. 53: 61-70.
- **Bachau, R. 1988.**  
Non metrical variation in wild mammals: a bibliography. *Mammal Review* 18 (4): 195-200
- **Bader, R. 1965.**  
Fluctuating asymmetry in the dentition of the house mouse. *Growth* 29: 291-300.
- **Barends, F. 2002.**  
The Muskrat (*Ondatra zibethicus*): expansion and control in the Netherlands. *Lutra* 45 (2): 97- 104.
- **Bellrose, F y L. Brown. 1941.**  
The effect of fluctuating water levels on the muskrats population of the Illinois River Valley. *Journal Wildlife Management* 5 (2): 206-212.
- **Berner, A. 1980.**  
Effect of trapping regulations on muskrats population recovering from a drought. *Minnesota Wildlife Research Q* 40 (1).
- **Berry, R. 1963.**  
Epigenetic polymorphism in wild populations of *mus musculus*. *Genetical Research* 4: 193-220.
- **Berry, A y A.Searle. 1963.**  
Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton. *Proceedings of the zoological Society London*, 174, 325-331.
- **Berry, A y R.Berry. 1967.**  
Epigenetic variation in the human cranium. *Journal of Anatomy*.101:361-379.
- **Berry, R., Evans, J. y B. Sennitt. 1967.**  
The relationships and ecology of *A. sylvaticus* from the small isles of the hebrides, Scotland. *Journal of Zoology (London)*. 152:333-346.
- **Berry, R. 1969.**  
Non metrical skull variation in two scottish colonies of Grey Seal. *Journal of Zoology (London)*. 157:11-18.

- 
- **Berry, R., Jakobson, M., y J.Peters. 1978.**  
The house mice of the Faroe Island: a study in microdifferentiation. Journal of zoology (London) 185: 73-92
- **Bianchi, N. y J. Molina. 1966.**  
Autosomal polymorphism in a laboratory strain of rat. Journal of Heredity. 57: 231.
- **Bianchi MS, Bianchi N, Pantelias G y S. Wolf 1985.**  
The mechanism and pattern of banding induced by restriction endonucleases in human chromosomes. Chromosoma (Berl) 91: 131-136.
- **Bianchi NO y MS Bianchi. 1987.**  
Analysis of the eukaryotic chromosome organization with restriction endonucleases, pag. 280 en Cytogenetics Ed G.Obe and A.Blaser, Springer Verlag (Berlín).
- **Bibb, M., Van Etten, R., Wright, C., Walberg, M. y D. Clayton. 1981.**  
Sequence and gene organization of mouse mitochondrial DNA Cell 26. 167-180.
- **Bondel, C. 1985.**  
Tierra del Fuego: La organización del espacio. Contribución científica CADIC. 56 pp.
- **Bondel, C. 1988.**  
Geografía de Tierra del Fuego. Museo Territorial. Gobierno de Tierra del Fuego. 164 pp.
- **Boussinesq, M., S. Bresson, M. Liance, y R. Houin. 1986.**  
Un nouvel hôte intermédiaire naturel d'*Echinococcus multilocularis* en France: Le rat musqué (*Ondatra zibethicus* L). Annales de parasitologie humaine et comparée 61 (4): 431-434.
- **Boyce, M. 1974.**  
Beaver population ecology in interior Alaska. M.S. Thesis, University Alaska, Fairbanks. 161 pp.
- **Boyce, M. 1978.**  
Climatic Variability and body size Variation in the Muskrats (*Ondatra zibethicus*) of North America. Oecologia 36: 1-19.
- **Brooks, R. y W. Dodge. 1986.**  
Estimation of habitat quality and summer population density for muskrats on a watershed basis. Journal Wildlife Management 50 (2): 269- 273.
- **Bulmer, M. 1974.**  
A statistical analysis of the 10-year cycle in Canadá. Journal of Animal Ecology 43: 701-718.
- **Bulmer, M. 1975.**  
Phase relations in the ten-year cycle. Journal of Animal Ecology 44: 609-621.

- 
- **Butler, L. 1962.**  
Periodicities in the annual muskrats population figures for the province of Saskatchewan. Canadian Journal of zoology. 40: 1277- 1286.
- **Cheverud, J. y J. Buikstra. 1981.**  
Quantitative genetics of the skeletal non-metric traits in the *Rhesus macaques* on Cayo Santiago. Phenotypic, genetic and environmental correlations. American Journal of Physical Anthropology. 54:51-58.
- **Clark, W. 1986.**  
Influence of open season and weather on the harvest of muskrats. Wildlife Society Bulletin 14: 376-380.
- **Clark, W. 1994.**  
Habitat selection by muskrats in experimental marshes undergoing succession. Canadian Journal of zoology. 72: 675-680.
- **Clark, W. y D. Kroeker. 1994.**  
Population dynamics of muskrats in experimental marshes at delta, Manitoba. Canadian Journal of zoology. 71: 1620-1628.
- **Clay, R. y W. Clark. 1985.**  
Demography of muskrats on the upper Mississippi River. Journal Wildlife Management 49 (4): 883-890.
- **Connors, L., Kiviat, E., Groffman, P. y R Ostfeld. 2000.**  
Muskrat (*Ondatra zibethicus*) disturbance to vegetation and potential net nitrogen mineralization and nitrification rates in a freshwater tidal marsh. American Midland Naturalist, 143(1): 53-63.
- **Convey, L., Hanson J. y W. Mac kay. 1989.**  
Size-selective predation on unionid clams by muskrats. Journal Wildlife Management 53(3):654-657
- **Daciuk, J. 1978.**  
Notas faunísticas y bioecológicas de Península Valdés y Patagonia. IV. Estado actual de las especies de mamíferos introducidos en la subregión araucana (República Argentina) y del grado de coacción ejercido en el ecosistema. Anales de Parques Nacionales. XIV: 105-132, Bs. As.
- **Dahinten, S. 1988**  
Influencia de la malnutrición proteico-calórica sobre la diferenciación del fenotipo craneano. Un estudio de Antropología Biológica Experimental. Tesis Doctoral. Universidad de La Plata. 171 pp
- **Danell, K. 1977.**  
Dispersal and distribution of the muskrat in Sweden. Viltvery 10: 1-26.
- **Danell, K. 1977 b.**  
Short-term plant succession following the colonization of Northern Swedish lake by muskrats. Journal of Applied Ecology 14: 933- 947.
- **Danell, K. 1978.**  
Population dynamics of the muskrats in a shallow Swedish lake. Journal of Animal Ecology. 47:697-709.

- 
- **Danell, K. 1978 b.**  
Use by muskrats of an area in Sweden containing highly. Report from the National Swedish Environment Protection Board.
- **Danell, K. 1978 c.**  
Food habits of the muskrat in a Swedish lake. Report from the National Swedish Environment Protection Board.
- **Danell, K. 1978 d.**  
Reduction of aquatic vegetation following the colonization of northern Swedish lake by muskrat. *Oecologia* 38: 101-106.
- **Danell, K. 1978 e.**  
Intra and interannual changes in habitat selection by the muskrat. *Journal Wildlife Management* 42 (3): 540- 549.
- **Deferrari, G., Lizarralde, M., Dahinten, S. y J. Escobar. 1993.**  
Influencia del hábitat en el desgaste dentario de la rata almizclera de Tierra del Fuego. Resumen XVI Reunión Argentina de Ecología. Pg 273.
- **Deferrari, G., Cichino, A., Lizarralde, M. y S. Alvarez. 1995.**  
Parásitos introducidos en Tierra del Fuego. Resumen XVII Reunión Argentina de Ecología. Pg 5.
- **De Szalay, F. y W. Cassidy. 2001.**  
Effects of muskrat (*Ondatra zibethicus*) lodge construction on invertebrate communities in a great lakes coastal wetland. *Midland Naturalist*, 146(2): 300-310.
- **Doude Van Troostwijk, W. 1976.**  
The Muskrat (*Ondatra zibethicus* L.) in the Netherlands, its ecological aspects and there consequences for man. *Verh, Rijksinst Natuurbeheer*, 7: 1-136.
- **Dozier, H. 1945.**  
Sex ratio and weights of muskrats from the Montezuma National Wildlife Refuge. *Journal of wildlife Management* 9 (3): 232- 237.
- **Dozier, H., Markley, M. y L. Llewellyn. 1948.**  
Muskrats investigations on the Blackwater National Wildlife Refuge, Maryland 1941-1945. *Journal of wildlife Management* 12: 177- 190.
- **Earhart, C. 1969.**  
The influence of soil texture on the structure, durability, and occupancy of muskrats burrows in farm ponds. *California Fish and Game*, 55 (3): 179-196.
- **Eeva, T., Tanhuanpaa, S., Raberger, C., Airaksinen, S., Nikinmaa, M. y E. Lehikoinen. 2000.**  
Biomarkers and fluctuating asymmetry as indicators of pollution-induced stress in two hole-nesting passerines. *Functional Ecology* 14: 235- 243.
- **Elder, W. and C. Shanks. 1962.**  
Age changes in tooth wear and morphology of the baculum in muskrats. *Journal of Mammalogy* 43: 144-149.

- 
- **Elton, C. y M. Nicholson. 1942.**  
Fluctuations in numbers of the muskrats (*Ondatra zibethica*) in Canada. *Journal of Animal Ecology*. 11: 96-126.
- **Endlicher W. y A. Santana. 1988.**  
El clima del Sur de la Patagonia y sus aspectos ecológicos. *Anales del Instituto de la Patagonia. Serie Ciencias Naturales. Vol 18. Punta Arenas. Chile.*
- **Erb, J., Stenseth, N. y M. Boyce. 2000.**  
Geographic variation in population cycles of Canadian muskrats (*Ondatra zibethicus*). *Canadian Journal of Zoology*, 78 (6): 1009-1016.
- **Erickson, H. 1963.**  
Production, growth, and movements of muskrats inhabiting small water areas in New York state. *New York Fish and Game Journal* 10: 90-117.
- **Erlandsen, S., Sherlock, L., Bemrick, W., Ghobrial, H. y W. Jakubowski. 1990.**  
Prevalence of *Giardia* spp. in beaver and muskrat population in Northeastern States and Minnesota: Detection of intestinal trophozoites at necropsy provides greater sensitivity than detection of cysts in fecal samples. *Applied and Environmental Microbiology* 56 (1): 31-36.
- **Erlich, H. 1989.**  
PCR technology: principles and applications for DNA Amplification. Stockton press.
- **Errington, P. 1963.**  
Muskrat populations. Iowa State University Press, Ames Iowa.
- **Errington P., Siglin R. y R. Clark. 1963.**  
The decline of a muskrat population. *The journal of wildlife management* 27 (1): 1-8.
- **Errington, P. 1963b.**  
The Relationship of muskrats population, vegetation to various marsh and aquatic plants. *The journal of wildlife management* 14: 292-315.
- **Fain, A. y K. Hyland. 1974.**  
The Listrophoroid mites in North America. II- The Family Listrophoridae Megnin and Trouessart (Acarina: Sarcoptiformes). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 50 1- 69.
- **Gashwiler, J. 1950.**  
Sex ratios and age classes of Maine muskrats. *The journal of wildlife management* 14: 348.
- **Godoy, J C. 1963.**  
Fauna Silvestre. Volumen 1. Serie Evaluación de los Recursos Naturales en la Argentina Tomo VIII. Consejo Federal de Inversiones.

- **Greaves, T., L. Jarecka y M. Burt. 1988.**  
On the life cycle of *Hymenolepis evaginata* Barker and Andrews, 1915 (Cestoda: Cyclophyllidae), a parasite of muskrats, *Ondatra zibethica* (L., 1766). Canadian Journal of zoology. 67: 502-504.
- **Hanson J., Mackay W. y E Prepas. 1989.**  
Effect of size-selective predation by muskrats (*Ondatra zibethicus*) on a population of unionid clams (*Anodonta grandis simpsoniana*). Journal of Animal Ecology 58: 15-28
- **Hjalten, J. 1991.**  
Muskrat (*Ondatra zibethica*) territoriality, and the impact of territorial choice on reproduction and predation risk. Annales Zoologici Fennici 28: 15-21.
- **Hochwender, C. y R. Fritz. 1999.**  
Fluctuating asymmetry in a salix hybrid system: the importance of genetic versus environmental causes. Evolution 53 (2): 402- 416.
- **Hoolbrook, S. 1982.**  
Ecological inferences from mandibular morphology of *Peromyscus maniculatus*. Journal of Mammalogy 63: 399-408.
- **Hsu, T. y K. Benirschke. 1971.**  
An atlas of Mammalian chromosomes, 5:folio 224, 2 pp.
- **Huson, L y R. Page. 1980.**  
**Age related variability in cranial measurements in the red fox (*Vulpes vulpes*).** Journal of Zoology (London). 191: 427-429.
- **Iturraspe, R., Sottini, R., Schroeder, C. y J. Escobar. 1989.**  
Generación de información Hidroclimática en Tierra del Fuego. CADIC. Contribución científica n°7, Ushuaia, 196 pp.
- **Inzana, T., Glindemann, G., Snider, G., Gardner, S., Crofton, L., Byrne, B. y J. Harper. 2004.**  
Characterization of a wild-type strain of *Francisella tularensis* isolated from a cat. Journal of veterinary diagnostic investigation. 16(5):374-81.
- **Jackson, J. 1973.**  
A search for the population asymmetry parameter. Systematic Zoology., 22:166-170.
- **Jelinsky, D. 1989.**  
Seasonal differences in habitat use and fat reserves in an arctic muskrat population. Canadian Journal of zoology. 67: 305-313.
- **Larson, J. y R. Taber. 1980.**  
Criterios de determinación de sexo y edad. Manual de técnicas de Gestión de Vida Silvestre. Sandford Editor. 703pp. Capítulo XI.
- **Leamy, L. 1984.**  
Morphometric studies in inbred and hybrid house mice. V. Directional and fluctuating asymmetry. The American Naturalist 123 (5): 579- 593.

- 
- **Leary, R. y W. Allendorf. 1989.**  
Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. *Tree* 4 (7): 214-217.
- **Leary, R., Allendorf, W. y K Knudsen. 1985.**  
Developmental instability and high meristic counts in interspecific hybrids of salmonid fishes. *Evolution* 39 (6): 1318-1326.
- **Le Boulenge, E. 1972.**  
Etat de nos connaissances sur l'ecologie du rat musqué *Ondatra zibethica* L. *Terre et Vie*, 1: 3-37.
- **Le Boulenge, E y P Le Boulenge. 1981.**  
Ecological study of a muskrat population. *Acta Theriologica* 26 (4): 47-82.
- **Le Boulenge, E., Legendre, P., Court, C., Le Boulenge, P y M. Languy. 1996.**  
Microgeographic morphological differentiation in muskrats. *Journal of Mammalogy* 77 (3): 684- 701.
- **Lima de Faria, A., Isaksson, M. y E. Olsson. 1980.**  
Action of restriction endonucleases on the DNA and chromosomes of *Muntiacus muntjak*. *Hereditas* 92: 267-273.
- **Lizarralde, M. 1993.**  
Current status of the introduced beaver (*Castor canadensis*) in Tierra del Fuego. *AMBIO* 22: 351-358.
- **Losos, J. 1990.**  
Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian *Anolis* lizard: an evolutionary analysis. *Ecological Monographs*, 60 (3): 369-388.
- **Maglia, A. 1996.**  
Ontogeny and Feeding Ecology of the Red-Backed Salamander, *Plethodon cinereus*. *Copeia* (3): 576- 586.
- **Massoia E. y J. Chevez. 1993.**  
Mamíferos silvestres del archipiélago fueguino. Editorial LOLA. 261 pg.
- **McKinstry M., Karhu R. y H. Anderson. 1997.**  
Muskrats in Wyoming use active beaver lodges. *Canadian Field-Naturalist*, 111(2): 310-311.
- **Marinelli, L. y F. Messier. 1993.**  
Space use and the social system of muskrats. *Canadian Journal of zoology* 71: 869- 875.
- **Marinelli, L. y F. Messier. 1995.**  
Strategies of parental care among muskrats in a female-biased population. *Canadian Journal of zoology*, 73: 1503-1510.
- **Marinelli, L., Messier, F. y Y. Plante. 1997.**  
Consequences of following a mixed reproductive strategy in muskrats. *Journal of Mammalogy* 78 (1): 163-172.

- 
- **Markevich, A. 1989.**  
Parasitocenology as the source of integrative parasitology. *Parasitología Hungarica*. 22: 21- 27.
- **Mc Arthur, R. 1978.**  
Winter movements and home range of the muskrats. *The Canadian Field Naturalist* 92 (4): 345- 349.
- **Mc Arthur, R. y M. Aleksiuik. 1979.**  
Seasonal microenvironments of the muskrats (*Ondatra zibethicus*) in a northern marsh. *Journal of Mammalogy* 60:146-154.
- **Mc Leod, J. 1950.**  
A consideration of muskrat populations and population trends in Manitoba. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Canada*, 44: 69-79.
- **Mc Leod, J y G, Bondar.1952.**  
Studies on the biology of the muskrats in Manitoba. *Canadian Journal of zoology* 30: 243-253.
- **Meinkoth, K., Morton, R. y J Meinkoth. 2004.**  
Naturally occurring tularemia in a dog. *Journal of American Veterinary Medical Association* 225 (4): 545-547.
- **Melendez, R. 2001.**  
<http://www.percano.com.mx/prescripcionmedica/especialidades/infectologia.htm>
- Mezzanote, R., Bianchi, U., Vanni, R. y L. Ferruci. 1983.  
Chromatin organization and restriction endonuclease activity on human metaphase chromosomes. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 36, 562-566.
- **Messier, F., Virgl, J. y L. Marinelli. 1990.**  
Density-dependent habitat selection in muskrats: a test of the ideal free distribution model. *Oecologia* 84: 380-385.
- **Messier, F. y J. Virgl. 1992.**  
Differential use of bank burrows and lodges by muskrats, *Ondatra zibethicus*, in a northern marsh environment. *Canadian Journal of zoology* 70: 1180- 1184.
- **Mittwoch, U. 1988.**  
The race to be male. *New Scientist*. 120, 38-40.
- **Moore, D. 1983.**  
*Flora of Tierra del Fuego*. Antony Nelson- Missouri. Botánica Garden. 396pp.
- **Moses, R. y S. Boutin. 1986.**  
Molar fluting and pelt primeness techniques for distinguishing age classes of muskrats: an reevaluation. *Wildlife Society Bulletin* 14: 403-406.
- **Nagy, J y J. Haufler. 1980.**  
Nutrición de los animales silvestres. *Manual de técnicas de Gestión de Vida Silvestre*. Sandford Editor 703pp. Capítulo X.

- 
- **Neal, T. 1968.**  
A comparison of two muskrats populations. Iowa State Journal of Science. 43: 193-210.
- **Neves, R. 1989.**  
Muskrats predation on endangered freshwater mussels in virginia. Journal of Wildlife Management 53 (4):934-941.
- **Ojasti, J. 2000.**  
Manejo de Fauna Silvestre Neotropical. Dallmeier (ed). SIMAB serie n°5. Smithsonian Institution/ MAB Biodiversity Program. Washington DC.
- **Palmer, A. y C. Strobeck. 1986.**  
Fluctuating Asymmetry: measurement, analysis, patterns. Annual Review of Ecology and Systematics. 17: 391-421.
- **Palmer, A. 1994.**  
Fluctuating asymmetry analyses: A primer, pp. 335-364. In T. A. Markow (ed.), Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications. Kluwer, Dordrecht, Netherlands.
- **Pankakoski, E. 1980.**  
An improved method for age determination in the muskrat. Annales Zoologici Fennici. 17: 113-121.
- **Pankakoski, E. 1983.**  
Morphological variation and population structure of finish muskrats *Ondatra zibethica* (L.). Annales Zoologici Fennici. 20: 207-222.
- **Pankakoski, E. 1985.**  
Epigenetic asymmetry as an ecological indicator in muskrat. Journal of Mammalogy 66:52-57.
- **Pankakoski, E. 1986.**  
Ecological morphology of Finnish muskrat population. Doctoral Thesis, University of Helsinki.
- **Pankakoski, E., Vaisanen, R. y K Nurmi. 1987.**  
Variability of muskrat skulls: measurement error, environmental modification and size allometry. Systematic Zoology. 36 (1): 35-51.
- **Pankakoski, E y I. Hanski. 1989.**  
Metrical and non-metrical skull traits of the common shrew *Sorex araneus* and their use in population studies. Annales Zoologici Fennici 26: 433-444.
- **Pankakoski, E y K. Nurmi. 1986.**  
Skull morphology of Finnish muskrat: geographic variation, age differences and sexual dimorphism. Annales Zoologici Fennici 23: 1-32.
- **Parker, G. 1983**  
An evaluation of trap types for harvesting muskrats in New Brunswick. The wildlife society Bulletin 11(4) 339:343

- 
- **Parker, G. y J. Maxwell. 1984.**  
An evaluation of Spring and Autumn trapping seasons for Muskrat, *Ondatra zibethicus*, in eastern Canada. Canadian Field Naturalist 98: 293-304.
- **Parmalee, P. 1989.**  
Muskrats predation on softshell turtles. Journal of the Tennessee Academy of Science 64 (4): 225-227.
- **Pelikan, j., Svoboda, j. y kvet, J. 1970.**  
On some relation between the production of *Thypa latifolia* and a muskrat population. Zoologicke listy 19, 303-320
- **Percich, R. y V. Hodara. 1993.**  
Crecimiento en laboratorio de roedores cricétidos: variables craneanas y peso de cristalino de *Calomys callidus*. Physis 48C (114-115): 7-14.
- **Perizonius, W. 1979 a.**  
Non metric cranial traits: symmetry and size difference. Proceeding Kon Nederland. Akademy Wetensch. Amsterdam. 82:91-112.
- **Perizonius, W. 1979 b.**  
Non metric cranial traits: sex difference and age dependence. Journal of Human Evolution 8: 679-684.
- **Perzigian, A. 1977.**  
Fluctuating dental asymmetry: variation among skeletal populations. American Journal of Physiology and Anthropology, 47: 81-88.
- **Piana, E. 1999.**  
La vida material y social de los Yámana. Ed Eudeba. 567 pp.
- **Pietsch, M. 1970.**  
Vergleichende Untersuchungen an Schadeln nordamerikanischer und europaischer Bisamratten. Z. Säugetierk. 35, 257-288 (1970).
- **Proulx, G. y F. Gilbert. 1983.**  
The ecology of the muskrat (*Ondatra zibethicus*) at Luther Marsh, Ontario. Canadian Field Naturalist. 97: 377-390.
- **Proulx, G. y F. Gilbert. 1984.**  
Estimating Muskrat population trends by houses counts. Journal Wildlife Management 48 (3): 917-922.
- **Proulx, G. y B. Buckland 1985.**  
Precocial Breeding in a Southern Ontario Muskrats, *Ondatra zibethicus*, Population. Canadian Field Naturalist 99(3): 377-378.
- **Proulx, G. y B. Buckland 1986.**  
Productivity and Mortality Rate of Southern Ontario pond-and Stream-Dwelling Muskrat, *Ondatra zibethicus*, Population. Canadian Field Naturalist 100 (3) 378-380.
- **Proulx, G. 1989.**  
Consideration sur les blessures des rats musques adultes males en saison de reproduction. Mammalia 53(1): 19-23.

- 
- **Provenzal y Polop. 1993.**  
Growth and determination of age in *calomys musculus*. *Mammalia* 57 (2): 245- 254.
- **Provost, E. 1962.**  
Morphological characteristic of the beaver ovary. *Journal Wildlife Management* 26 (3): 272-278.
- **Pucciarelli, H. 1980.**  
The effects of race, sex and nutrition on craniofacial differentiation in rats. A multivariate analysis. *American Journal of Physical Anthropology*. 53:359-368.
- **Radinsky, L. 1967.**  
Relative Brain size: A new measure. *Science* 17 (155): 836 – 838.
- **Ravinobich, J. 1978.**  
Ecología de poblaciones animales. Monografía 21. serie de Biología . OEA
- **Roig, F. 2000.**  
Comunidades vegetales productoras de turba en Tierra del Fuego. En *Conservación de ecosistemas a nivel mundial con énfasis en las turberas de Tierra del Fuego*. Coronato y Roig eds. Pp 33-44.
- Ruprecht, A. 1974.**  
Cranio-metric variations in Central European population of *Ondatra zibethica* (Linnaeus, 1766). *Acta Theriologica* 19: 463- 507.
- **Sambrook, K., Fritsch, E. y Maniatis, T. (ed) 1989.**  
*Molecular cloning: A laboratory manual*, 2º edición. Cold Spring Harbor Laboratory Press, cold Spring Harbor, NY.
- **Sather, J. 1958.**  
Skull dimensions of the Great Plains muskrat. *Journal of Mammalogy* 37: 501-505.
- **Sather, J. 1958.**  
Biology of the Great Plains muskrats in Nebraska. *Wildlife Monographs* Nº2 .35pp.
- **Sielfeld, K. 1977.**  
Reconocimiento macrofaunístico terrestre en el área de Seno Ponsonby (Isla Hoste). *An. Inst. Patag.* VIII: 275- 296. Punta Arenas.
- **Simpson, M. y S. Boutin. 1989.**  
Muskrat, *Ondatra zibethicus*, Population Responses to Harvest on the Old Crow Flats, Yukon Territory. *Canadian Field Naturalist* 103 (3): 420- 422.
- **Simpson, M. y S. Boutin. 1993.**  
Muskrat life history: a comparison of a northern and southern population. *Ecography* 16: 5-10.
- **Smith, H. y P. Jordan. 1976.**  
An Exploited Population of Muskrats with Unusual Biomass, Productivity, and body size. Report nº 7. State Geological and natural History Survey of Connecticut. 16 pp.

- 
- **Smith, H. y J. Patton. 1993.**  
The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society* 50: 149-177
- **Smith, H., R. Sloan y G. Walton. 1981.**  
Some management implications between harvest rate and population resiliency of the Muskrat (*Ondatra zibethicus*). In *World Furbearing Conference Proceeding*, August 2-11, 1980. Edited by J. Chapman and D. Pursley.
- **Smith, M., Chesser, R., Cothran, E. y P. Johns. 1983.**  
Genetic variability and antler growth in a natural population of white-tailed deer. *Antler development in cervidae*, R. Brown ed. 365- 387
- **Smith, M y J. Whitaker Jr. 1988.**  
Ectoparasites of the Round-tailed Muskrat (*Neofiber alleni*) with special emphasis on mites of the Family Listrophoridae. *American Midland Naturalist* 120 (2): 268-275.
- **Smirnov, V. y K. Tretyakov. 1998.**  
Changes in aquatic plant communities on the island of Valaam due to invasion by the muskrats *Ondatra zibethicus* L. (Rodentia, Mammalia). *Biodiversity and Conservation* 7, 673-690.
- **Sokal, R. y F. J. Rohlf. 1979.**  
*Biometría*. Editorial Blume, Madrid, 832pp.
- **Sooter, C. A. 1946.**  
Muskrats of Tule Lake Refuge, California. *Journal Wildlife Management* 10 (1): 68-70.
- **Soulé, M. 1967.**  
Asymmetry and evolution in a Lizard. *American Naturalist* 101: 141-160.
- **Soulé, M. 1979.**  
Heterozygosity and developmental stability: another look. *Evolution* 33 (1): 396-401.
- **Steinberg, E. y J. Patton. 2000.**  
Genetic Structure and the Geography of Speciation in Subterranean Rodents: Opportunities and Constraints for evolutionary diversification. In *Life underground: The Biology of Subterranean Rodents*. Ed. by E. A. Lacey, J.L. Patton and G.N. Cameron. University of Chicago press, Chicago. Pp.301-331
- **Stevens, W. 1953.**  
The Northwestern muskrats of the mackenzie Delta, Northwest territories. *Wildlife management bulletin serie* 1(8) 45pp.
- **Summer, A. 1972.**  
A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. *Experimental cell research* 75: 304-306.

- 
- **Thurber, J., R. Peterson y T. Drummer. 1991.**  
The effect of regulated Lake Levels on Muskrats, *Ondatra zibethicus*, in Voyageur National Park, Minnesota. Canadian Field Naturalist 105 (1): 34-40.
- **Thompson J.D., Higgins, D.G., Gibson T.J. 1994.**  
CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. Nucleic Acids Research. 22:4673-4680
- **Tolosa, A. 2003.**  
Análisis Citogenético y Morfométrico de poblaciones de roedores subterráneos del género *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae) de las Provincias de Buenos Aires y de Salta. Trabajo de seminario. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad de Bs As. 91 pp.
- **Trinkaus, E. 1978.**  
Bilateral asymmetry of human skeletal non-metrical traits. American Journal of Physical Anthropology. 49: 315-318.
- **Tripton, v. 1960.**  
The Genus Laelaps. With a review of the Laelaptine and New subfamily Alphalaelaptinae (Acarina: laelaptidae). University of California Publications in Entomology 16 (6): 233-356.
- **Tuhkanen, S. 1992.**  
The climate of Tierra del Fuego from a vegetation geographical point of view and its ecoclimatic counterparts elsewhere. Acta Botánica Fennica 145: 1- 64.
- **Valentine, D. y M. Soulé. 1973.**  
Effect of p,p' DDT on developmental stability of pectoral fin rays in the grunion, *Leuresthes tenuis*. United States National Marine Fisheries Service. Fishery Bulletin. 71: 921-926.
- **Van Melckebeke, J. y R. Moermans. 1985.**  
La fécondité du rat musqué (*Ondatra zibethicus*). Revue de l'Agriculture n°6. Vol 38. 1457-1467.
- **Van Melckebeke, J. 1988.**  
Comparaison des pièges à appart de Kerschel et de Geissler dans la lutte contre le rat musqué (*Ondatra zibethicus* L.) Revue de l'Agriculture 41 (2).
- **Varela, H., Provenzal C. y J. Polop. 1991.**  
Determinación de la edad en *Akodon dolores* (Rodentia, cricetidae) por caracteres morfométricos a través de técnicas de análisis multivariado. Revista Universidad Nacional de Rio Cuarto 11 (2): 123- 131.
- **Varela, H. y J. Polop. 1991.**  
Variación morfométrica por edad y sexo en *akodon dolores*. Revista Universidad Nacional de Rio Cuarto 11 (1): 51- 61.

- **Van Valen, L. (1962).**  
A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16: 125-142.
- **Vincent, J. y J.Quere, 1972.**  
Quelques donnees sur la reproduction et sur la dynamique des populations du rat musque *Ondatra zibethica* L. dans le nord de la France. *Annales de zoologie Ecologie animale* 4 (3) : 395- 415.
- **Virgl, J y F.Messier. 1992.**  
The Ontogeny of body composition and gut morphology in free-ranging muskrats. *Canadian Journal of zoology.* 70: 1381-1388.
- **Virgl, J y F.Messier. 1993.**  
Evaluation of body size and body conditions indices in muskrats. *Journal Wildlife Management* 57 (4): 854-860.
- **Wauters, L., Dhont, A., Knothe, H. y D. Parkin. 1996.**  
Fluctuating asymmetry and body size as indicators of stress in red squirrel population in woodland fragments. *Journal of Applied Ecology* 33: 735-740.
- **Westneat, M. 1995.**  
Phylogenetic systematics and biomechanics in ecomorphology. *Environmental Biology of Fishes* 44: 263-283.
- **Willner, G., Feldhamer, G. Zucker E. y J. Chapman. 1980.**  
*Ondatra zibethicus*. *Mammalian Species* 141: 1-8.
- **Withaker, J. 1988.**  
Listrophorid mites and other ectoparasites of muskrats, *Ondatra zibethicus*, from the Chena River, Alaska. *The Murrelet* 69: 54-56.

