

Patrones de abundancia relativa en ensambles de pequeños roedores, de la región pampeana

David N. Bilenca y Fernando O. Kravetz

Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón 11, 4° Piso, 1428 Buenos Aires, Argentina

Resumen. *Se estudió la composición específica de 8 ensambles de pequeños roedores de la región pampeana en dos tipos de habitat: bordes de cultivo y pastizales. Akodon azarae fue la especie numéricamente dominante en 7 casos. Los ensambles muestreados en los bordes de cultivo contaron con mayores índices de diversidad y de equitatividad que los de pastizales. Los bordes presentaron una mayor representación de Mus y Calomys, en detrimento de Akodon y de Oxymycterus. Se ensayaron pruebas de bondad de ajuste entre los patrones de abundancia relativa de los ensambles y los modelos de “barra partida” (BP), expresión biológica de una distribución idealmente uniforme, y de la “serie geométrica”, que caracteriza a ensambles con estructuras jerarquizadas. Los ajustes fueron rechazados en todos los casos. En 7 de los 8 casos los ensambles presentaron una distribución más jerarquizada que la predicha por el modelo BP. Se proponen diversas interpretaciones de las causas de los desajustes observados: 1) una combinación de los factores de competencia y de variabilidad temporal en el tamaño de los nichos de las especies, 2) el número de recursos por los que las especies compiten, 3) el papel de la interferencia de las especies socialmente dominantes sobre la apropiación de los recursos, y 4) el reclutamiento en los bordes de cultivo de especies procedentes de los campos de cultivo (Calomys, Mus). La representación actual de Calomys en los agroecosistemas superaría a la que habrían tenido originalmente en los pastizales de la llanura pampeana.*

Abstract. *We studied the composition of 8 small-rodent communities in the Pampean region of Central Argentina in two different habitats: crop field borders and grasslands. Akodon azarae was the most abundant species in 7 communities. Species diversity and evenness were higher infield borders than in grasslands. Borders had higher proportion of Mus and Calomys and lower proportion of Akodon and Oxymycterus than grasslands.. We fit the data to species-abundance patterns expected according to the “broken stick” model (BS), which is the biological expression of an ideally uniform distribution, and to the “geometric series” model, which is related to communities with hierarchical structures. The goodness-of-fit tests were rejected in all cases. Moreover, in 7 of 8 cases, BS was rejected because the communities had a stronger hierarchical structure than predicted by the model. We propose several interpretations for this: 1) a combination of both competition and temporal variations of niche breadths in determining the species-abundance curves, 2) the number of resources for which the species are competing, 3) the role that interference competition may play in conferring the possession of resources to socially dominant species, and 4) the recruitment of species (Calomys, Mus) from crop areas to field borders. The present proportion of Calomys spp. in agroecosystems probably exceeds its original proportion in Pampean grasslands.*

Introducción

El estudio de los patrones de abundancia relativa de las especies ha estimulado el desarrollo de un vasto campo de investigación dentro de la ecología de comunidades. Se han desarrollado modelos teóricos para describir y explicar los patrones observados y se han realizado estudios empíricos cuyos resultados fueron cotejados con los modelos (Motomura 1932, Mac Arthur 1960; ver también revisiones de May 1975, Hughes 1986, Magurran 1988 y Tokeshi 1990). En ensamblajes relativamente simples, que comprenden un número limitado de especies similares en contacto competitivo unas con otras, y que habitan en ambientes relativamente homogéneos, los modelos de “barra partida” (“Broken Stick model”, de aquí en adelante BP, Mac Arthur 1960) y de la “serie geométrica” (“Geometric Series model”, de aquí en adelante SG, Motomura 1932) han sido los que tradicionalmente se han utilizado para ensayar el ajuste entre las frecuencias observadas y las esperadas para cada especie. Estos modelos ofrecen interpretaciones directas sobre los procesos que operan en la partición del espacio del nicho entre las especies, sin dar lugar a las ambigüedades teóricas que han surgido de otros modelos, como el de la serie logarítmica o el log-normal (Hughes 1986, Tokeshi 1990). Tanto BP como SG asumen que la abundancia relativa de cada especie es directamente proporcional a la porción con que cada una de ellas se apropia de un eje del nicho que es relevante para su éxito y persistencia en la comunidad (May 1975, Tokeshi 1990). Los modelos difieren esencialmente en cuanto al resultado del proceso de partición del nicho: mientras el modelo BP es la expresión biológica de una distribución idealmente uniforme, que refleja una partición estocástica del espacio del nicho entre las especies, el modelo SG es el reflejo de la situación opuesta, en donde una o pocas especies son muy abundantes y las restantes se hallan muy pobremente representadas (May 1975, Magurran 1988). Para Tokeshi (1990), el modelo BP puede ser interpretado como un modelo de partición secuencial del nicho (al igual que el SG), y no considerarlo necesariamente como de partición simultánea, como se lo ha hecho tradicionalmente (Mac Arthur 1960, May 1975). De acuerdo a esta interpretación, el modelo BP postula que una nueva especie que se integra a un dado ensamblaje tiene una mayor tendencia a invadir el nicho de la especie más abundante del mismo (Tokeshi 1990).

Los ensamblajes de pequeños roedores de la región pampeana constituyen un buen ejemplo para el estudio de los patrones de abundancia relativa. En los agroecosistemas que actualmente dominan el paisaje de esta región se observa una marcada diferenciación en el uso del hábitat entre las especies que integran los ensamblajes: *Calomys laucha*, *C. musculinus* y *Mus musculus* habitan mayormente en los campos de cultivo, en tanto que *Akodon azarae*, *Oligoryzomys flavescens* y *Bolomys obscurus* ocupan los bordes adyacentes a los cultivos (de Villafañe et al. 1977, Mills et al. 1991, Busch y Kravetz 1992 a y b). de Villafañe et al. (1973) han señalado la existencia de una estructura socialmente jerarquizada en estos ensamblajes, puesta de manifiesto por un marcado ordenamiento en la captura de las especies: las dominantes fueron capturadas en los primeros días de muestreo y las subordinadas en los últimos. Los estudios de remoción de especies efectuados por Busch y Kravetz (1992 b) detectaron experimentalmente que *A. azarae* domina competitivamente sobre *C. laucha* y *O. flavescens* en los bordes de cultivo. La cobertura vegetal y el alimento son algunos de los recursos limitantes que promueven la competencia entre las especies de pequeños roedores (Bonaventura et al. 1988, Cittadino et al. 1994). Esta serie de antecedentes sugiere que modelos como el BP o el SG, que asignan un importante papel a la competencia interespecífica en la estructuración de los ensamblajes, podrían llegar a describir adecuadamente los patrones de abundancia relativa de los ensamblajes de pequeños roedores pampeanos.

En este estudio hemos comparado la diversidad y las curvas de rango-abundancia de varios ensamblajes de pequeños roedores que se desarrollan en bordes de cultivos o pastizales de la región Pampeana, y establecido el grado de ajuste de los mismos a los modelos BP y SG. Nuestro objetivo fue evaluar si estos modelos describen adecuadamente los patrones de abundancia relativa de los ensamblajes, y analizar algunos factores no contemplados por los modelos que pudieran contribuir a explicar las causas de los posibles desajustes, y las diferencias entre las curvas de bordes y pastizales.

Tabla 1. Características generales de las comunidades de roedores. N=número de individuos, S=número de especies, H'= índice de diversidad de Shannon, J'= índice de equitatividad, k= coeficiente de apropiación del nicho (modelo SG).

Table 1. General features of the rodent communities. N=number of individuals, H'=Shannon's species diversity index, J'=equitativity, k=niche preemption coefficient (SG model).

Localidad	Ambiente	Trampas nocturnas	Duración (meses)	N	S	H'	J'	k	Ref.
Pergamino	Bordes	10800	12	798	6	1.57	0.88	0.33	1
Rojas	Bordes	2480	12	917	6	1.42	0.79	0.51	2
Laboulaye	Bordes	9000	36	718	6	1.39	0.78	0.40	2
Diego Gaynor I	Bordes	5400	12	369	5	1.20	0.74	0.64	3
Gral. Pueyrredón	Pastizal		12	471	5	1.00	0.62	0.77	4
P.N. El Palmar	Pastizal	3360	18	233	6	1.05	0.59	0.46	5
Diego gaynor II	Pastizal	20800	14	644	5	0.88	0.55	0.67	6
Balcarce	Pastizal	21600	12	190	5	0.71	0.44	0.60	7

Ref. 1=Mills et al. 1991, 2=Crespo et al. 1970, 3=Este estudio, 4=Reig 1965, 5=Marconi y Kravetz, 6=Zuleta 1989, 7=Dalby 1975.

Materiales y Métodos

A partir de la información bibliográfica y de nuevos estudios realizados en Diego Gaynor, provincia de Buenos Aires, hemos obtenido datos sobre las frecuencias de las especies de roedores en 7 ensambles ubicados en la región Pampeana y uno correspondiente a la región lindante del Espinal, en el P. N. El Palmar. Para poder ser incluidos en los análisis, los estudios debieron cumplir con dos condiciones: 1) que los datos correspondan a sitios muestreados en forma periódica durante al menos un año, manteniendo un esfuerzo de captura constante, y con aparatos de muestreo lo suficientemente grandes como para garantizar la representación en la muestra de las especies raras, y de que no hayan ocurrido saturaciones debidas a altas densidades puntuales de roedores en alguna época del año, y 2) que los datos provengan de ambientes relativamente homogéneos y poco alterados por las labores agrícolas, como bordes de cultivo o pastizales (Tabla 1).

En los estudios recolectados, los muestreos fueron realizados alternativamente mediante trapeos de captura muerta (trampas cazagañote o "snap-traps" en Rojas, Laboulaye, Gral. Pueyrredón), o viva (trampas Sherman en Pergamino, Diego Gaynor I y II, P.N. El Palmar, Balcarce), pero como no ha sido demostrada que exista una susceptibilidad diferencial entre las especies a caer en uno u otro tipo de trampa, asumimos que, a fines comparativos, el análisis de los patrones de abundancia relativa en los distintos ensambles no está afectado por el tipo de trampa utilizado. En el caso de Balcarce (Dalby 1975, Tabla 1), donde no pudo obtenerse el tamaño total de la muestra, se calculó la composición relativa de una muestra promedio de dicho ensamble, promediando las frecuencias de cada especie durante el período marzo 1969-febrero 1970.

Para el modelo BP, el número de individuos de la *i*-ésima especie más abundante se calculó mediante la fórmula:

$$N_i = \left(\frac{N_T}{S_T} \right) \cdot \sum_{n=i}^{S_T} (1/n)$$

donde N_T y S_T representan el número total de individuos y de especies en la muestra, respectivamente

(May 1975, Magurran 1988). Para el modelo SG el número de individuos de la i -ésima especie más abundante se calculó mediante la fórmula: $n_i = N C_k k (1-k)^{i-1}$, donde N es el número total de individuos en la muestra, k es el coeficiente que estima la proporción del eje del nicho remanente que se apropia cada especie a medida que ingresa en el ensamble ("niche preemption coefficient", May 1975, Magurran 1988), y C_k es un factor de corrección. El parámetro k fue estimado a partir de cada una de las muestras, mediante un procedimiento de iteración en él que se procuró igualar la ecuación:

$$\frac{N_{\min}}{N} = \frac{\left\{ \frac{k}{(1-k)} \right\} [(1-k)^S]}{[1-(1-k)^S]}$$

donde N_{\min} es el número de individuos de la especie menos abundante en la muestra y S representa el número total de especies (Magurran 1988). Una vez estimado k , C_k se calcula como:

$$C_k = [1-(1-k)^S]^{-1}$$

No se incluyeron en el análisis a los escasos ejemplares de aquellas especies que por su gran tamaño (> 100g) fueron hipocapturados por los aparatos de muestreo (*Cavia aperes*, *Holochilus brasiliensis*, *Reithrodon auritus*), y que por otra parte poseen modalidades de uso del habitat y dietas claramente distintas a las especies de talla pequeña (para una revisión ver Bilenca 1993).

Los ajustes entre las frecuencias observadas y las esperadas para cada sitio fueron analizados mediante la prueba de Chi- cuadrado. En el modelo de la serie geométrica se restó un grado de libertad debido a que el parámetro k fue estimado a partir de la muestra (Sokal y Rohlf 1979).

En rigor, mientras el modelo SG es determinístico (una vez determinado k no se admiten variaciones a los valores de abundancia relativa que puedan tomar las especies, Tokeshi 1990), el modelo BP incluye factores estocásticos (Tokeshi 1990), por lo cual la puesta a prueba de este modelo requiere idealmente de la recolección de varias réplicas independientes de curvas de rango-abundancia, preferentemente del mismo ensamble, y que contengan el mismo número de especies, para así poder comparar los datos de la media muestral de la i -ésima especie frente a los valores medios esperados con su correspondiente intervalo de confianza (Tokeshi 1990). La estocasticidad ha sido uno de los mayores inconvenientes para la puesta a prueba del modelo BP (Pielou 1975, en Tokeshi 1990). En nuestro caso, el número de especies por ensamble varió entre 5 y 6, por lo que un análisis como el anterior resulta impracticable (Tabla 1). Sin embargo, hemos procurado aliviar esta situación utilizando la prueba binomial a una cola (Sokal y Rohlf 1979), y, asignando en principio la misma probabilidad a que un modelo se ajuste o no a una muestra, calculamos si la probabilidad asociada al número de sitios observados que rechazaron un determinado modelo (y a los sucesos aún más extremos) se aparta de lo esperado por azar. Seguidamente, para poder interpretar las causas del rechazo a un dado modelo, adoptamos la siguiente regla de decisión: si la primera y/o la segunda especie más abundantes estaban sobrerrepresentadas en más de un 10% de acuerdo a lo esperado, y al menos una de las especies acompañantes estaban subrepresentadas en al menos un 10%, entonces consideramos que la muestra del ensamble analizado era más jerarquizada que lo predicho por el modelo; si no se cumplían ambas condiciones, entonces consideramos que el ensamble observado era más uniforme que lo predicho. De este modo, obtuvimos las frecuencias de los casos en que los modelos fueron rechazados por ser más jerarquizados o uniformes que lo predicho, y empleando nuevamente la prueba binomial, calculamos si tales frecuencias se apartan significativamente de lo esperado por azar.

Se calculó la diversidad de cada ensamble mediante el índice de Shannon: $H' = -\sum p_i \ln p_i$ donde p_i es la proporción de individuos de la especie i en la muestra. La equitividad de las comunidades fue estimada mediante el índice: $J' = H' / \ln S$ (Pielou, 1975 en Magurran, 1988).

Tabla 2. Composición porcentual promedio (desvíos estándar entre paréntesis) de los géneros de roedores en los ensambles de pastizales y de bordes de cultivo. F= estadístico del ANOVA (previa transformación angular de los datos).

Table 2. Mean percent contribution of different genera (S.D.) in grasslands and crop field borders. F= ANOVA test (after angular transformation).

Género	Pastizales	Bordes	F	P
<i>Akodon</i>	68.3 (12.0)	42.4 (4.9)	15.06	<0.01
<i>Oxymycterus</i>	12.1 (17.9)	0.0 (0.0)	--	--
<i>Oligoryzomys</i>	10.3 (5.0)	11.4 (9.8)	0.69	0.45
<i>Calomys</i>	7.3 (7.4)	29.6 (19.4)	5.03	0.06
<i>Bolomys</i>	1.3 (2.6)	9.7 (9.5)	3.09	0.13
<i>Mus</i>	0.9 (1.2)	7 (3.2)	15.63	< 0.01

Resultados

Se registró un total de 11 especies de pequeños roedores agrupadas en 6 géneros: *Akodon* (*A. azarae*), *Bolomys* (*B. obscurus* y *Bolomys* sp.), *Oxymycterus* (*O. rufus*), *Oligoryzomys* (*O. flavescens* y *O. delticola*), *Calomys* (*C. musculinus*, *C. laucha*, *C. callidus* y *Calomys* sp.) y *Mus* (*M. musculus*). Los ensambles de bordes de cultivo presentaron mayores índices de diversidad y de equitatividad que los de pastizales o de palmares con estrato gramíneo (ANOVA: $F_{1,6}=20.21$ y $F_{1,6}=26.73$; respectivamente, $P<0.01$; Tabla 1). En Diego Gaynor, única localidad en que se contó con datos de ambos tipos de habitat, el índice de diversidad en los bordes fue significativamente mayor que en el pastizal ($t=6.48$; $g.l.=824$; $P<0.001$; prueba de Hutcheson, 1970, descrita en Magurran, 1988, Tabla 1).

A. azarae fue la especie numéricamente dominante en 7 de los 8 ensambles estudiados, ocupando en el caso restante (Laboulaye) la segunda colocación detrás de *C. musculinus* (Fig. 1). En el extremo opuesto, el lugar de la especie menos abundante fue ocupado alternativamente por *C. laucha* (3 casos), *O. flavescens* (2 casos), *Mus musculus* (2 casos) o *C. musculinus* (1 caso) (Fig. 1). En los ensambles de pastizal (Fig. 1f-h), la especie numéricamente dominante representó entre el 52% y el 81% del total de individuos en la muestra; y las especies acompañantes se hallaron pobremente representadas, en tanto que en los bordes de cultivo (Fig. 1a-d) la especie más abundante nunca superó el 50%. Las representaciones porcentuales de *Mus* y de las especies de *Calomys* en los bordes fueron cerca de 8 y 4 veces superiores, respectivamente, a la registradas en los pastizales (en el caso de *Calomys* la diferencia fue marginalmente significativa, Tabla 2), en tanto que la representación de *Akodon* fue menor en los bordes (Tabla 2). *Oxymycterus* estuvo ausente de los ensambles de bordes (Tabla 2).

Los ajustes de los modelos BP y SG fueron rechazados en todos los casos (Chi-cuadrado $P<0.05$ - $P<0.001$, Fig. 1). La probabilidad de rechazar los modelos 8 veces sobre 8 posibles es de $P=0.004$ (prueba binomial a una cola). El análisis particular del modelo BP permitió detectar que a excepción del ensamble de Pergamino, el rechazo al modelo fue debido a que la distribuciones de frecuencias observadas fueron menos equitativas que las predichas (Fig. 1). La sobrerrepresentación de *A. azarae* en las muestras osciló entre un 13% en Rojas (Fig. 1b) y un 77% en Balcarce (Fig. 1h). En Diego Gaynor 1, *C. laucha* fue la especie sobrerrepresentada (Fig. 1d). La probabilidad de que en 7 de los 8 casos analizados, el desajuste a BP se haya debido a que los ensambles sean más jerarquizados que lo predicho es de $P=0.035$ (prueba binomial a una cola). En cuanto al modelo SG, las estimaciones realizadas del parámetro k en los distintos ensambles oscilaron entre 0.326 para Pergamino y 0.771 para Gral. Pueyrredón, con un coeficiente de variación de 27.4% (Tabla 1). En 3 de los 8 casos estudiados (Laboulaye, P.N. El Palmar y Balcarce, Fig. 1 c,f y h), las distribuciones de frecuencias

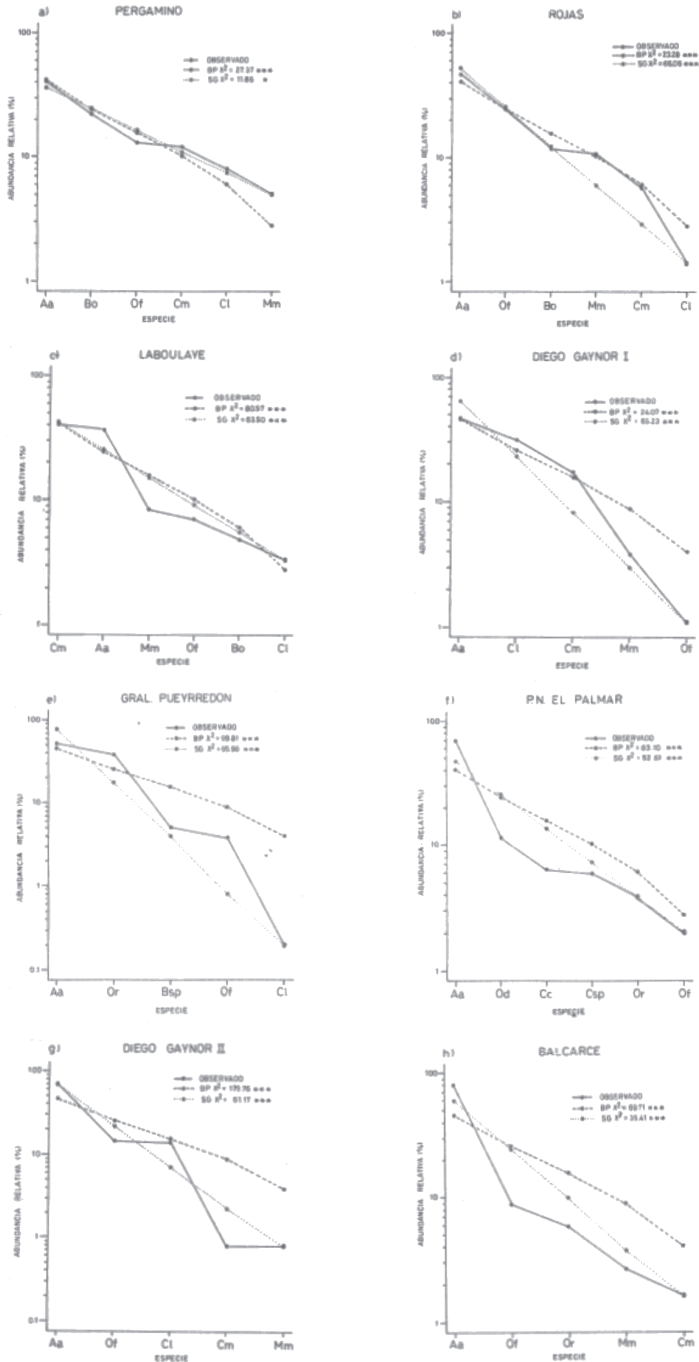


Figura 1. Curvas de rango-abundancia de 8 ensambles de pequeños roedores en pastizales y bordes de cultivo de la Región Pampeana. *= $P < 0.05$; ***= $P < 0.001$ (pruebas de bondad de ajuste de Chi-cuadrado). BP: modelo de “Barra Partida”; SG: modelo de la “Serie Geométrica”.

Figure 1. Rank-abundance curves of 8 small-rodent communities in grasslands and cropfield borders of the Pampean region. *= $P < 0.05$; ***= $P < 0.001$ (Chi-square goodness-of-fit tests). BP: “Broken Stick” model; SG: “Geometric Series” model.

Aa: *Akodon azarae* Mm: *Mus musculus* Bo: *Bolomys obscurus* Or: *Oxymycterus rufus* Of: *Oligoryzomys flavescens* Od: *O. delticola* Cm: *Calomys musculinus* Cl: *Calomys laucha* Cc: *Calomys callidus* Csp: *Calomys sp.* Bsp: *Bolomys sp.*

observadas fueron incluso más jerarquizadas que las esperadas por el modelo SG, aun cuando éste predice un patrón de abundancia menos uniforme que el modelo BP. La probabilidad de que en al menos 3 casos el rechazo al modelo SG sea debido a que las muestras son más jerarquizadas que lo predicho es de $P=0.855$ (prueba binomial a una cola).

Discusión

Los resultados permiten proponer que difícilmente los modelos BP o SG puedan estar describiendo adecuadamente los patrones de abundancia relativa observados en los ensambles de pequeños roedores pampeanos (Fig. 1). En principio podría admitirse que, por haber comparado a cada una las muestras por separado frente a valores esperados sin varianza, o por la sensibilidad de los modelos a la subrepresentación de las especies raras (Magurran 1988), resultaría más fácil rechazar un determinado modelo que aceptarlo. De todos modos, aun asumiendo que la probabilidad de rechazar el modelo fuera el doble que la de aceptarlo ($p=0.67$ y $q=0.33$), la probabilidad de rechazar el ajuste 8 veces sobre 8 posibles continúa siendo significativa ($P=0.039$). Más aún, el hecho de que en 7 de los 8 casos analizados, el desajuste a BP se haya debido a que los ensambles presentaron una distribución más jerarquizada que la predicha (Fig. 1), indica que estos ensambles distan de ser “idealmente uniformes” (May 1975).

En cuanto al modelo SG, si bien no hemos podido establecer si los rechazos se debieron a que los ensambles son más o menos jerarquizados de lo predicho, la alta dispersión de los valores del parámetro k (Tabla 1), con un intervalo de confianza al 95% que excede el rango que puede tomar dicho parámetro, $[(-0.446; 1.534)$, con un valor crítico $t=2.365$] sugiere que en este caso k no posee un significado claro, que sea común a todos los ensambles analizados (ver Tokeshi 1990).

Cabe analizar entonces cuáles podrían llegar a ser las causas de los desajustes de los modelos BP y SG, explorando algunas alternativas no contempladas por éstos. Recientemente, Tokeshi (1990) ha comparado los ajustes a los modelos BP y SG con otros en los que se asigna una escasa o nula influencia al papel de las interacciones entre especies. Dentro de este último tipo de modelos, uno de los más extremos es el conocido- como de “distribución o reparto aleatorio” (“Random Assortment model”, RA). El modelo RA apunta a reflejar aquellas situaciones en donde existe una partición dinámica y no jerarquizada del espacio del nicho, como la que tendría lugar en aquellos ambientes donde tanto el nicho total del ensamble como el de cada una de las especies sufren una alta variación temporal (Tokeshi 1990). Los cambios estacionales y las prácticas agrícolas conducen a que los ambientes pampeanos sufran una gran variación temporal en la disponibilidad y distribución de alimento y refugio para las poblaciones de roedores (de Villafañe et al. 1988, Mills et al. 1991, Bonaventura et al. 1992, Bilenca 1993). Los tamaños de los nichos de las especies también sufren una marcada variación estacional (Bilenca 1993). Cabría entonces la posibilidad de que tanto la competencia interespecífica (factor subyacente en los modelos BP y SG) como la alta variabilidad temporal en los tamaños de los nichos (factor propuesto por el RA) podrían estar operando conjuntamente a modelar los patrones de abundancia relativa, puesto que ambos factores son característicos de estos sistemas (Busch y Kravetz 1992 a y b, Bilenca 1993). Dado que el modelo RA también es estocástico (Tokeshi 1990), la puesta a prueba del modelo tiene las mismas limitaciones que el BP, pero a diferencia de éste, un apartamiento significativo respecto del modelo RA no tiene una interpretación clara, por lo cual no hemos incluido al modelo RA en los análisis anteriores.

Una segunda alternativa para explicar los desajustes a BP y SG podría estar vinculada al número de recursos por los cuales las especies compiten. Tanto BP como SG asumen que los patrones de abundancia relativa son el resultado de la partición a lo largo de una única dimensión del nicho (Motomura 1932, Mac Arthur 1960, May 1975), pero los trabajos de Bonaventura et al. (1988) y de Cittadino et al. (1994), han revelado que la cobertura vegetal y la disponibilidad de alimento son al menos dos de los ejes de recursos que promueven la competencia entre las especies de roedores pampeanos.

En la interpretación de la mayoría de los modelos de abundancia relativa (como los empleados

en este estudio) se asume, de manera tácita o explícita, que el porcentaje de cada especie es directamente proporcional a la porción del espacio del nicho que utiliza. Los fundamentos de esta interpretación se basan en que parece existir una correlación positiva, aunque no perfecta, entre la capacidad de carga, K , y la amplitud de nicho (En'den 1975), por lo que se asume que al aumentar el espectro de uso de recursos, se incrementa con ello la porción del espacio del nicho en las que se alcanzan condiciones aptas para el desarrollo poblacional (ver Pianka 1982).

Sin embargo, en nuestro caso, donde existe un considerable grado de superposición entre los nichos de las especies de roedores (Bilenca 1993), la dominancia social por interferencia es un factor que no está incorporado a los modelos analizados, y que posiblemente sea clave para determinar la apropiación efectiva de los recursos para cada especie (Morse 1974). Estudios realizados a campo y enfrentamientos interespecíficos realizados en cautividad indican que la dominancia social de *A. azarae* sobre *C. laucha* y *O. flavescens* se manifiesta a través de un mecanismo de interferencia, que operaría a una escala pequeña de nivel individual, y que le otorga a *A. azarae* la prioridad para acceder al alimento cuando éste está en baja disponibilidad (Busch y Kravetz 1992 a y b, G. Cueto, com. pers.). Los resultados de estas experiencias son consistentes con evidencias registradas a campo en estudios experimentales de adición de alimento, en los que *A. azarae* respondió al tratamiento mediante el incremento en densidad y sobrevida, mientras que *C. laucha* no evidenció respuesta alguna (Cittadino et al. 1994). Este conjunto de evidencias contribuye a explicar la dominancia numérica de *A. azarae* observada en la mayoría de los ensamblajes (Fig. 1), y sugiere que en estos sistemas la interferencia de las especies socialmente dominantes podría ser un factor determinante de la apropiación del espacio y de los recursos, que luego se traduciría en una marcada dominancia numérica, y en ensamblajes con patrones de abundancia relativa muy desiguales (Fig. 1).

Otro de los factores a tener en cuenta para la interpretación de los patrones de abundancia relativa, y en particular para esclarecer algunas de las diferencias observadas entre los ensamblajes de pastizales y de bordes, es el efecto que tiene el reclutamiento desde áreas vecinas sobre la dinámica de las comunidades, que es función de la composición del paisaje y de las relaciones topológicas entre sus elementos (Bowers y Dooley 1991, Dunning et al. 1992).

La alta relación perímetro/área de los bordes de cultivos y su contigüidad con los campos son dos factores que favorecen el reclutamiento en los bordes de individuos procedentes de los campos vecinos (Dunning et al. 1992), particularmente de *C. laucha*, *C. musculinus* y *M. musculus*, que son las especies que constituyen el grueso de las capturas en los campos (Kravetz 1977, Kravetz y Polop 1983, Milis et al. 1991). Los desplazamientos de *Calomys* desde los campos hacia los bordes han sido detectados en varias ocasiones (Manjón et al. 1983, Busch y Kravetz 1992 b). Este fenómeno conduciría a que los ensamblajes que se desarrollan en los bordes presenten una mayor representación de *Mus* y de *Calomys* (Tabla 2), y cuenten con índices más altos de diversidad y equitatividad (Tabla i). Debe destacarse que la mayor representación de *Calomys* y *Mus* en los bordes ocurre aparentemente en detrimento de *Akodon* (Tabla 2), lo cual recoge, al menos en su espíritu, la interpretación hecha por Tokeshi (1990) del modelo BP, en cuanto a que las especies invasoras tenderían a apropiarse de una fracción del nicho de la especie más abundante. Los bordes parecen ser ambientes inviables para el desarrollo de *Oxymycterus* (Tabla 2).

En los agroecosistemas pampeanos los bordes de cultivo representan menos del 5 % de la superficie, en tanto que los campos ocupan entre el 70% y el 95% (Crespo et al. 1970, Mills et al. 1991). Bowers y Dooley (1991) han propuesto que en estos casos donde existe un gran desbalance en la composición de los elementos que configuran el paisaje, las relaciones competitivas entre las especies y la dinámica de la comunidad pueden llegar a alterarse, a punto tal que una especie competitivamente dominante podría experimentar fuertes efectos competitivos si el paisaje está compuesto por una alta proporción de los parches más favorables a su competidor. Los resultados registrados en los bordes son consistentes en términos generales con las predicciones del modelo desarrollado por Bowers y Dooley (1991), particularmente en las localidades de Pergamino y Diego Gaynor 1 (Fig. 1a,d), donde el rechazo a BP y SG se debió fundamentalmente al aumento de las especies que habitan mayormente en los campos vecinos (*Calomys* spp.) en detrimento de algunas de las especies que habitan típicamente en los bordes (*B. obscurus*, *O. flavescens*), y en Laboulaye (Fig. 1c), donde *C. musculinus* superó numéricamente a *A. azarae*.

El alto nivel de reclutamiento desde áreas vecinas en los bordes de cultivo contribuiría a atenuar el efecto de la interferencia en la determinación de los patrones de abundancia relativa. La remoción de *A. azarae* de los bordes permitió detectar en este habitat una mayor permanencia de individuos de *C. laucha* procedentes del campo (Busch y Kravetz 1992 b, E.A. Cittadino, com. pers.). Nótese que en el P.N. El Palmar y en Balcarce, donde los muestreos se realizaron en habitats relativamente alejados de áreas cultivadas, los patrones de abundancia relativa resultaron incluso más jerarquizados que los esperados por el modelo jerárquico SG, con un marcado predominio de *A. azarae* en las muestras (70% y 81%, respectivamente), y en los que *Mus* y *Calomys* estuvieron prácticamente ausentes (Fig. 1 f,h).

Por último, resulta destacable que las especies de *Calomys* y *Mus* estén mejor representadas en los bordes que en los pastizales (Tabla 2), pese a que distintas evidencias señalan que en ausencia de competidores los pastizales constituyen el ambiente preferido por todas las especies (Bilenca 1993). Esta observación refuerza la hipótesis de que la competencia interespecífica tiene una fuerte influencia en la estructuración de los ensambles de roedores (de Villafañe et al. 1973, 1977, Busch y Kravetz 1992 a y b), que se pone particularmente de manifiesto en los pastizales, donde el efecto del reclutamiento desde áreas vecinas es mínimo. Esta proposición concuerda con estudios anteriores en los que se ha señalado que la incorporación de los campos de cultivo a la estructura del paisaje, que son ambientes alternativos explotados casi con exclusividad por *C. laucha*, *C. musculinus* y *M. musculus* (Mills et al. 1991), ha contribuido a incrementar la representación de dichas especies en el sistema (de Villafañe et al. 1977, Kravetz y Polop 1983). La proporción que tienen actualmente las especies de *Calomys* en los agroecosistemas superaría a la que habrían tenido originalmente en los pastizales de la llanura pampeana.

Agradecimientos. A María Busch y Gustavo Zuleta por haber cedido gentilmente algunos de los datos utilizados en este estudio. Nuevamente a María y a dos anónimos revisores, por sus oportunos comentarios del manuscrito. Este estudio ha sido realizado con el apoyo financiero del Consejo Nacional de Ciencia y Técnica (CONICET), y de la Universidad de Buenos Aires.

Bibliografía

- Bilenca, D.N. 1993. Caracterización de los nichos ecológicos y organización de las comunidades de roedores cricétidos de la Región Pampeana. Tesis Doctoral, Facultad de Cs. Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Bonaventura, S.M., M.I. Bellocq y F.O. Kravetz. 1988. Selección de habitat por roedores en campos de cultivo. Un estudio experimental. *Physis* [C] 46:61—66.
- Bonaventura, S.M., F.O. Kravetz y O.V. Suárez. 1992. The relationship between food availability, space use and territoriality in *Akodon azarae*. *Mammalia* 56:407-416.
- Bowers, M.A. y J.L. Dooley. 1991. Landscape composition and the intensity and outcome of two-species competition. *Oikos* 60:180-186.
- Busch, M. y F.O. Kravetz. 1992 a. Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *C. musculinus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two-habitat system. I. Spatial and numerical relationships. *Mammalia* 56:541-554.
- Busch, M. y F.O. Kravetz. 1992 b. Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *C. musculinus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two-habitat system. II. Effect of species removal. *Mammalia* 56:541-554.
- Cittadino, E.A., P. De Carli, M. Busch y F.O. Kravetz. 1994. Effect of food supplementation on rodents in winter. *Journal of Mammalogy* 75:446-453.
- Crespo, J.A., M.S. Sabattini, M.J. Piantanida, y G. de Villafañe. 1970. Estudios ecológicos sobre roedores silvestres. Publicación especial de la Secretaría de Estado de Salud Pública (Argentina), 45 págs.
- Dalby, P. 1975. Biology of Pampa rodents. Pubj, *Mus*. Michigan. Biol. Ser. 5:149-272.
- de Villafañe, G., F.O. Kravetz, M.J. Piantanida y J.A. Crespo. 1973. Dominancia, densidad e invasion en una comunidad de roedores en la localidad de Pergamino (Provincia de Buenos Aires). *Physis* 32:47-59.
- de Villafañe, G., F.O. Kravetz, O. Donadio, R.E. Percich, L. Knecher, M. Torres y N. Fernández. 1977. Dinámica de las comunidades de roedores en agroecosistemas pampásicos. *Medicina* (Argentina) 37:128-

140.

- de Villafañe, G., S.M. Bonaventura, M.I. Bellocq y R.E. Percich. 1988. Habitat selection, social structure, density and predation in populations of Cricetine rodents in the pampa region of Argentina and the effects of agricultural practices on them. *Mammalia* 52:339-359.
- Dunning, J.B., B.J. Danielson y H.R. Pulliam. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65:169-175.
- Emlen, J.M. 1975. Niches and genes. Some further thoughts. *Amer. Nat.* 109:472-476.
- Hughes, R.G. 1986. Theories and models of species abundance. *Amer. Nat.* 128:879-899.
- Kravetz, F.O. y J.J. Polop. 1983. Comunidades de roedores en agroecosistemas del departamento de Río IV, Córdoba. *Ecosur (Argentina)* 10:1-18.
- Mac Arthur, R.H. 1960. On the relative abundance of bird species. *Amer. Nat.* 94:25-36.
- Magurran, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurements. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 179 págs.
- Manjón, M.C., L. Camarasa, M.P. Torres, J.J. Polop y F.O. Kravetz. 1983. Estudio de la densidad y desplazamiento de roedores en un campo de girasol. Actas del Simposio "Zoología económica y vertebrados como plaga de la agricultura". IX Congreso Latinoamericano de Zoología, Arequipa, Perú:156-172.
- Marconi, P.N. y F.O. Kravetz. 1986. Comunidades de roedores del Parque Nacional El Palmar (Entre Ríos, Argentina) según la historia del fuego. *Rev. Chilena de Hist. Nat.* 59:47-57.
- May, R.M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. En: *Ecology and Evolution of Communities* (M.L. Cody y J.M. Diamond eds.). Harvard University Press, Cambridge, MA. Págs 81-120.
- Mills, J.N., B.A. Ellis, K.T. McKee Jr., J.I. Maiztegui y J.E. Childs. 1991. Habitat associations and relative densities of rodent populations in cultivated areas of central Argentina. *J. Mammalogy* 72:47-479.
- Morse, D.H. 1974. Niche breath as a function of social dominance. *Am. Nat.* 108:818-830.
- Motomura, I. 1932. A statistical treatment of associations [en japonés; citado en May 1975]. *Jpn. J. Zool.*, 44:379-383.
- Pianka, E.R. 1982. *Ecología evolutiva*. Ediciones Omega S. A., Barcelona. 365 pp.
- Reig, O.A. 1965. Datos sobre la comunidad de pequeños mamíferos de la región costera del partido de General Pueyrredón y de los partidos limítrofes (Prov. de Buenos Aires, Argentina). *Physis* 25:205-211.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1979. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Ed. Blume. Madrid. 832 pp.
- Tokeshi, M. 1990. Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. *J. Anim. Ecol.* 59:1129-1146.
- Zuleta, G.A. 1989. Historia de estrategia de vida en el ratón del pastizal pampeano (*Akodon azarae*). Tesis Doctoral, Facultad de Cs. Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Recibido: 1/3/94

Aceptado: 28/10/94