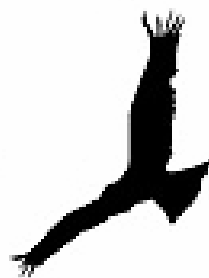


Tesis para optar por el título de Doctor
Área Biología



**Impacto de la depredación de aves
rapaces sobre micromamíferos en el
sudeste bonaerense**



Alejandro V. Baladrón

Director: Dra. Ana I. Malizia (UNMdP)

Codirector: Dr. Marc J. Bechard (Boise State University)

2010

ÍNDICE

	Pag.
Resumen	1
Capítulo 1. Introducción general	
1.1. Marco teórico	
1.1.1. <i>El nicho y las dimensiones de recursos</i>	4
1.1.2. <i>La depredación como factor estructurador de las comunidades naturales</i>	5
1.1.3. <i>Características de los predadores</i>	6
1.1.4. <i>Características de las presas</i>	7
1.1.5. <i>El sistema rapaces – micromamíferos</i>	7
1.2. Objetivos del trabajo	
1.2.1. <i>Objetivo general</i>	9
1.2.2. <i>Objetivos particulares</i>	9
1.3. Descripción del sistema de estudio	
1.3.1. <i>Ubicación y características biogeográficas generales del área de estudio</i>	10
1.3.2. <i>Clima</i>	12
1.3.3. <i>Flora</i>	12
1.3.4. <i>Fauna</i>	14
1.3.5. <i>Uso de la tierra</i>	15
1.3.6. <i>Los ensambles de rapaces y micromamíferos en el área</i>	15
Capítulo 2. Composición del ensamble de rapaces: asociación con ambientes y variación estacional	
2.1. Introducción	20
2.2. Materiales y Métodos	
2.2.1. <i>Composición del ensamble de rapaces en el área de estudio</i>	21
2.2.2. <i>Variación espacial de la composición del ensamble de rapaces</i>	24
2.2.3. <i>Variación estacional de la composición del ensamble de rapaces</i>	25
2.3. Resultados	
2.3.1. <i>Composición del ensamble de rapaces</i>	25
2.3.2. <i>Variación espacial de la composición del ensamble de rapaces</i>	27
2.3.3. <i>Variación estacional de la composición del ensamble de rapaces</i>	29
2.4. Discusión	32

2.5. Apéndices	40
----------------	----

Capítulo 3. Composición del ensamble de micromamíferos: asociación con ambientes y variación estacional

3.1. Introducción	46
3.2. Materiales y Métodos	
3.2.1. <i>Metodología de captura y ubicación de los sitios de trampeo</i>	47
3.2.2. <i>Análisis de datos</i>	51
3.3. Resultados	
3.3.1. <i>Composición del ensamble de micromamíferos</i>	53
3.3.2. <i>Variación espacial de la composición del ensamble de micromamíferos</i>	54
3.3.3. <i>Variación estacional de la composición del ensamble de micromamíferos</i>	56
3.3.4. <i>Características reproductivas de las especies de micromamíferos</i>	60
3.4. Discusión	63
3.5. Apéndices	69

Capítulo 4. Composición de la dieta, amplitud de nicho y solapamiento trófico de las rapaces

4.1. Introducción	76
4.2. Materiales y Métodos	
4.2.1. <i>Recolección y procesamiento de muestras</i>	77
4.2.2. <i>Identificación de presas</i>	77
4.2.3. <i>Análisis de los parámetros tróficos de las rapaces del gremio</i>	78
4.3. Resultados	
4.3.1. <i>Composición de la dieta de las rapaces del gremio</i>	81
4.3.2. <i>Amplitud de nicho trófico, equitatividad y diversidad de presas</i>	87
4.3.3. <i>Solapamiento trófico de las rapaces del gremio</i>	88
4.4. Discusión	89
4.5. Apéndices	95

Capítulo 5. Patrones de actividad, estrategias de forrajeo y tácticas de caza de las rapaces

5.1. Introducción	97
-------------------	----

5.2. Materiales y Métodos	
5.2.1. <i>Registros puntuales de actividad</i>	99
5.2.2. <i>Presupuesto de tiempo</i>	99
5.2.3. <i>Estrategias de forrajeo y tácticas de caza</i>	100
5.3. Resultados	
5.3.1. <i>Registros puntuales de actividad</i>	101
5.3.2. <i>Presupuesto de tiempo</i>	102
5.3.3. <i>Estrategias de forrajeo y tácticas de caza</i>	103
5.4. Discusión	108
5.5. Apéndices	113
Capítulo 6. Interacción predador-presa: síntesis final	
6.1. Introducción	119
6.2. Materiales y métodos	
6.2.1. <i>Vulnerabilidad a la depredación de las especies de micromamíferos</i>	120
6.2.2. <i>Selectividad de presas</i>	121
6.2.3. <i>Respuesta numérica</i>	121
6.2.4. <i>Respuesta funcional</i>	122
6.3. Resultados	
6.3.1. <i>Vulnerabilidad a la depredación de las especies de micromamíferos</i>	123
6.3.2. <i>Selectividad de presas</i>	123
6.3.3. <i>Respuesta numérica</i>	127
6.3.4. <i>Respuesta funcional</i>	128
6.4. Discusión y síntesis final	130
Bibliografía	140

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no hubiera sido posible sin la colaboración y buena predisposición de mucha gente. Más allá del agradecimiento por la ayuda para el laburo en el campo, agradezco a todos los compañeros, familiares y amigos que me acompañaron en este viaje de varios años. A continuación una lista que espero no incurra en demasiadas omisiones derivadas de una memoria un tanto ineficaz.

- A mis directores, Ana y Marc, que me dieron la posibilidad de realizar esta tesis y me brindaron su experiencia.
- A los miembros del jurado, Ana Trejo, Daniel Antenuchi y David Bilenca, por sus constructivos comentarios que permitieron mejorar el trabajo presentado.
- Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por subsidiar mi trabajo y a las fundaciones IdeaWild y Neotropical Grassland Conservancy por sus oportunos aportes.
- Un agradecimiento muy especial a María Susana Bó, que no sólo ha tenido la generosidad de compartir conmigo su inconmensurable conocimiento sobre la ecología de las rapaces sino que, además, me ha brindado su guía, afecto y consejo sincero.
- A mi vieja, Gladys, que ha cumplido con creces la difícil función de ser madre, padre y quien sabe cuantas cosas más: una *grossa*. A María Emilia y Pantaleón.
- A toda la gente del Laboratorio de Vertebrados, mejores compañeros dudo que se encuentren en otros lados. En especial a Sole, Lau, Arbusto, Yoguer, Oski y Popper.
- A la miríada de personajes que me dieron una mano en el campo y en el labo: Agustina, Seco, Big y Medium Porrinis, Julieta, Miguel, Fercho, Cásper, Moto, LechuMati y LechuGuada. A la gente de Nahuel-Rucá: Pedro, Rodolfo, Sabañón y su jauría.
- Y especialmente a Lorena, por su amor incondicional y porque sin ella nada de esto hubiera sido posible. Ah, y por su intermedio (léase cordón umbilical) un agradecimiento a Martina que, sin proponérselo, inspiró esta última etapa.

RESUMEN

En este trabajo se estudió la interacción predador-presa entre el ensamble de aves rapaces y de micromamíferos presentes en el área de la Reserva Mar Chiquita y zonas circundantes (Sudeste de la Provincia de Buenos Aires). En primer lugar, se analizó la composición de especies del ensamble de rapaces y de micromamíferos presente en el área de estudio, su asociación con los diferentes ambientes y su variabilidad con las estaciones del año. Posteriormente, se determinó y comparó la composición de la dieta de las rapaces mediante el análisis de egagrópilas y restos presa, conjuntamente con el análisis de los patrones de actividad de estos predadores haciendo énfasis en las actividades relacionadas con el forrajeo. A partir de estos datos, se analizó la relación trófica entre las rapaces y los micromamíferos, evaluando la preferencia trófica de los predadores, así como su respuesta numérica y funcional a las fluctuaciones en las poblaciones de estas presas.

La presencia y el número de individuos de las especies de rapaces se registraron mediante censos estacionales en los distintos ambientes del área de estudio. Un total de 16 especies de rapaces fueron identificadas, con 12 de ellas como potenciales consumidores de micromamíferos. Entre éstas se encontraron ocho falconiformes: el gavilán planeador (*Circus buffoni*), el gavilán ceniciento (*C. cinereus*), el milano blanco (*Elanus leucurus*), el taguató común (*Buteo magnirostris*), el aguilucho común (*B. polyosoma*), el águila mora (*Geranoaetus melanoleucus*), el halconcito colorado (*Falco sparverius*) y el halcón plumizo (*F. femoralis*), y cuatro estrigiformes: la lechucita de las vizcacheras (*Athene cunicularia*), la lechuza de campanario (*Tyto alba*), el lechuzón de campo (*Asio flammeus*) y el lechuzón orejudo (*Asio clamator*). La mayor diversidad de especies de rapaces se observó en los ambientes de pastura y, estacionalmente, durante primavera-verano.

La presencia y el número de individuos de las especies de micromamíferos se registraron mediante censos estacionales en los ambientes más representativos del área, utilizando la técnica de captura-marcado-recaptura. El ensamble de micromamíferos estuvo compuesto en su mayor parte por especies de roedores múridos, siendo el ratón de campo (*Akodon azarae*) y el hocicudo colorado (*Oxymycterus rufus*) las especies más frecuentes en los muestreos. El colicorto pampeano (*Monodelphis dimidiata*), único marsupial capturado, fue la tercera especie en orden de importancia, y además, fueron capturados esporádicamente ejemplares de colilargo chico (*Oligoryzomys flavescens*), laucha (*Calomys* spp.) y rata marrón (*Rattus norvegicus*). La composición de especies del ensamble de micromamíferos presentó pocas variaciones entre los distintos ambientes relevados y la abundancia de individuos mostró valores bajos en primavera pero con un aumento gradual hasta alcanzar valores máximos en otoño.

En base a la composición de la dieta, se identificaron cinco especies de rapaces que conformaron un gremio trófico especialistas en el consumo de micromamíferos: el lechuzón orejudo, el taguató, el aguilucho común y la lechuza de campanario. Para el gremio completo, las especies presa que realizaron el mayor aporte numérico fueron las lauchas, el ratón de campo y el colilargo chico, mientras que las ratas (*Rattus* spp.) y el ratón de campo realizaron el mayor aporte en biomasa. Para el taguató y la lechuza de campanario dominaron los roedores pequeños en número y biomasa, para el milano blanco y el aguilucho común dominaron los roedores pequeños en número y los grandes en biomasa, mientras que para el lechuzón orejudo los roedores grandes fueron dominantes en número y biomasa. El solapamiento trófico entre las rapaces del gremio presentó valores intermedios a altos, con excepción del lechuzón orejudo que presentó bajo solapamiento con el resto de las especies. Por otra parte, las especies de rapaces mostraron diferencias en sus patrones de actividad temporal, estrategias de forrajeo y tácticas de caza. Se diferenciaron tres grupos por su

comportamiento de forrajeo, en base al predominio de los diferentes tipos de táctica de caza. La búsqueda activa fue dominante para el gavilán planeador y el gavilán ceniciento, la búsqueda pasiva predominó para el halcón plumizo, el lechuzón de campo, el aguilucho común, el taguató y el águila mora, mientras que el milano blanco y el halconcito colorado presentaron una táctica mixta.

Con respecto a la preferencia trófica de las rapaces, en general, el ratón de campo fue consumido de forma oportunista, el hocicudo colorado y el colicorto pampeano estuvieron mayormente subrepresentados en la dieta de estos predadores, mientras que el colilargo chico y la laucha fueron consumidos de forma selectiva. Asimismo, el ensamble de rapaces evidenció una respuesta numérica desfasada respecto a la variación en las poblaciones de micromamíferos, que sería el resultado de movimientos locales de individuos. Coincidentemente, se registró una marcada respuesta funcional, con una alta relación entre los patrones de variación estacional del ensamble de micromamíferos y la tasa de depredación del gremio trófico. Estos resultados en conjunto indican la estrecha relación trófica entre las rapaces del gremio y el ensamble de micromamíferos en el área de estudio, que podría considerarse como una interacción de dos vías. Por un lado, las rapaces responderían a las variaciones en las densidades de micromamíferos ajustando el consumo de estas presas, pero también regulando la densidad de individuos del gremio trófico. Por otro lado, los micromamíferos serían controlados por la presión de depredación de las rapaces, que podría actuar como un agente atenuante de eventuales incrementos desmedidos de sus números poblacionales.

La implementación de medidas tales como la conservación de hábitats de importancia ecológica para las rapaces, la fomentación de la nidificación de estas aves y la concientización de su importante rol ecológico, aparecen como algunos de los factores clave para preservar la biodiversidad de estos predadores y sus presas en los ambientes pampeanos.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Marco teórico

1.1.1. *El nicho y las dimensiones de recursos*

La ecología de comunidades consiste en el estudio de los organismos que conviven en un lugar determinado respecto del uso que éstos hacen de los recursos, tales como el alimento, el espacio y el tiempo (Pianka 1982, Jaksic y Marone 2007). La forma diferencial que presenta el nicho ecológico de las especies simpátricas en estas tres principales dimensiones de recursos determina lo que se conoce como patrón comunitario. Así, la ecología de comunidades tiene como objetivo predecir la distribución y abundancia de las diferentes especies en base al patrón comunitario del ensamble de organismos (Gravel et al. 2006). Sin embargo, por cuestiones logísticas, no siempre pueden estudiarse estas tres dimensiones ecológicas simultáneamente (i.e. dimensión trófica: dieta o alimento, dimensión espacial: hábitat, dimensión temporal: periodo de actividad), por lo cual los estudios suelen enfatizar en una sola de ellas o una combinación de pares de dimensiones (Jaksic et al. 1981).

Dado que las comunidades naturales incluyen las poblaciones interactuantes de todos los niveles tróficos, resulta imposible realizar investigaciones que abarquen todos sus componentes. Es por ello que las aproximaciones sobre el funcionamiento de la estructura comunitaria suelen ser realizadas a través del estudio de ensambles y gremios (Pianka 1982, Jaksic 2001). Los ensambles son grupos de especies filogenéticamente emparentadas que coinciden en espacio y tiempo, y que pueden o no interactuar, directa o indirectamente (Jaksic 1985). Los gremios, en cambio, son grupos de especies que explotan un recurso común de manera similar y que pueden o no estar emparentados filogenéticamente (Begon et al. 1988, Morin 1999). De este modo, los gremios quedan definidos por su función en la comunidad. Esta perspectiva funcional, con base en la Teoría del Nicho, es la que más ha contribuido a la

comprensión de la estructura de las comunidades naturales (Jaksic 2001).

1.1.2. La depredación como factor estructurador de las comunidades naturales

La depredación es considerada como uno de los principales factores que determina la estructura de las comunidades naturales (Begon et al. 1988, Jaksic y Marone 2007). En este sentido, la depredación es importante como proceso ecológico y evolutivo, ya que afecta la morfología y el comportamiento tanto de los predadores como de sus presas (Marti 1987, Rytönen et al. 1998, Abrams 2000, Lima 2002). Por un lado, el predador optimiza el compromiso entre maximizar la ganancia de energía neta, seleccionando la presa más beneficiosa, y minimizar el tiempo invertido en la búsqueda y la manipulación de la misma (Marti 1987). Por otro lado, la presa optimiza el compromiso entre reducir la vulnerabilidad a la depredación y solventar las demandas impuestas por su fisiología, ecología y rasgos de historia de vida (Jaksic et al. 1993).

Por lo tanto, la depredación puede ser considerada como una interacción dirigida en dos sentidos (Kotler et al. 2004). En uno de ellos, los predadores pueden tener efectos directos e indirectos sobre las poblaciones presa. Los efectos directos se verifican sobre las presas individuales (por ej. lesiones o muerte, descenso en la adecuación biológica), mientras que los efectos indirectos se manifiestan sobre la estructura de la población (por ej. seleccionando fenotipos particulares) (Jaksic y Simmonetti 1987). En el otro sentido, las presas pueden afectar de diferentes maneras la diversidad y abundancia relativa de las especies predadoras, determinado indirectamente la presencia de predadores particulares, y proporcionando una dimensión de recursos a lo largo de la cual los predadores pueden congregarse o segregarse (Schoener 1974, Jaksic y Marone 2007).

Se ha observado que los predadores tienden a diferenciarse en la dimensión espacial o temporal, antes que en la dimensión trófica. Esto significa que las especies competidoras se

segregarán en el tipo de hábitat donde capturan a sus presas o en el momento del día en que cazan, antes que en el tipo de alimento que consumen (Jaksic y Marone 2007). El resultado de este proceso es la conformación de gremios tróficos, es decir, conjuntos de predadores que explotan un recurso alimentario común de forma similar (Begon et al. 1988, Morin 1999).

1.1.3. Características de los predadores

Los hábitos alimentarios han sido frecuentemente usados para entender mejor los parámetros tróficos del nicho de los predadores (Marti 1987). En este sentido, los predadores pueden ser clasificados según los cuatro componentes que determinan su ecología trófica: la conducta de caza, la estrategia de forrajeo, la dieta y el nicho trófico.

La conducta de caza se relaciona con el uso que realiza el predador sobre el recurso alimentario. Así, un predador es oportunista si consume las presas en proporciones semejantes a las que se encuentran en el ambiente, mientras que un predador es selectivo si realiza un consumo de presas en proporciones diferentes a las que se encuentran en los parches donde caza (Jaksic y Marone 2007). La estrategia de forrajeo se relaciona con la estrategia del predador para optimizar la obtención del alimento. Un predador puede consumir muchas presas de bajo valor energético en el menor tiempo posible, siendo un minimizador de tiempo, o bien dedicar más tiempo a alimentarse de pocas presas de alto valor energético, siendo un maximizador de energía (Schoener 1974). Asimismo, la conducta de caza y la estrategia de forrajeo se reflejan en la dieta del predador. Se considera a un predador como generalista cuando consume una amplia variedad de presas, o como especialista si consume en forma desproporcionada un tipo de presa particular (Andersson y Erlinge 1977). Todos estos atributos se reflejan en la amplitud del nicho trófico, que puede ser amplio o estrecho (Jaksic y Marone 2007).

Si bien existe una importante asociación entre las condiciones de oportunista,

minimizador de tiempo, generalista y amplio nicho trófico por un lado, y las de selectivo, maximizador de energía, especialista, y nicho estrecho por el otro, esto no constituye una regla y se han observado numerosas variaciones a estos casos. Mas bien, deben considerarse tales condiciones como extremos de un continuo (Marti 1987, Jaksic y Marone 2007).

1.1.4. Características de las presas

Las presas, por su parte, dependen de diferentes atributos que determinan su vulnerabilidad a la depredación. Entre ellos el tamaño, la abundancia y los rasgos de historia de vida son los más importantes.

La relación de tamaño predador/presa es un factor determinante, ya que restringe la habilidad de un predador para capturar y matar a las presas (Marti 1987, Jaksic et al. 1993). La abundancia puede generar un efecto de dilución o bien que el predador cree una imagen de búsqueda, es decir, que se especialice en las presas más abundantes localmente (Rytönen et al. 1998). La edad de la presa es otro factor determinante en la susceptibilidad de ésta a la depredación, ya que los individuos juveniles suelen ser más vulnerables, debido a la falta de experiencia para evitar a los predadores y a la exclusión espacial producto de las bajas jerarquías que ocupan en la población (Bellocq 1997, Kittlein et al. 2001). Finalmente, la susceptibilidad a la depredación resulta notablemente influenciada por los hábitos de las presas, tanto en relación a los refugios existentes en el ambiente donde habitan (cobertura vegetal, cuevas, construcciones) como la hora del día en la que presentan mayor actividad (especies diurnas, crepusculares y nocturnas) (Rytönen et al. 1998).

1.1.5. El sistema rapaces – micromamíferos

La asociación trófica entre rapaces y micromamíferos constituye uno de los sistemas más interesantes para el análisis comparativo del impacto de la depredación (Jaksic 1983), ya

que las rapaces cumplen el rol de predadores tope y los micromamíferos el de consumidores primarios. Los predadores tope son un eslabón fundamental de las cadenas tróficas, ya que ocupan los niveles más altos y su actividad influye sobre la estructura de toda la comunidad (Menge et al. 1994, Litvaitis y Villafuerte 1996, Serrano 2000).

Son poco comunes los estudios que han intentado evaluar la depredación de rapaces sobre micromamíferos en forma colectiva, a nivel de ensamblajes o gremios (Jaksic et al. 1993). Más comúnmente pueden encontrarse trabajos que consideran la influencia de la actividad de un predador particular sobre varias presas (por ej. Nilsson 1981, Steenhof y Kochert 1985, 1988, Korpimäki y Nordall 1991), o de varios predadores sobre una especie presa (por ej. Janes y Barss 1985, Sinclair et al. 1990). Los trabajos que toman conjuntamente ambos grupos son más numerosos en el Hemisferio Norte, en especial en América del Norte (por ej. Kotler 1984, Marti 1987) y en los países escandinavos (por ej. Andersson y Erlinge 1977, Korpimäki 1986, Hanski et al. 1991, 2001, Korpimäki y Krebs 1996, Korpimäki et al. 2005). En Sudamérica se han realizado algunos análisis colectivos principalmente en Chile (por ej. Jaksic 1983, 1986, Jaksic y Simmonetti 1987, Jaksic et al. 1993). En el caso de Argentina, los estudios sobre la ecología trófica de rapaces se encuentran en un nivel intermedio de complejidad, dado que aún persiste un vacío de información de un gran número de especies de rapaces, así como también de estudios a nivel de gremios o ensamblajes (Bó et al. 2007).

1.2. Objetivos del trabajo

1.2.1. Objetivo general

Estudiar la interacción predador-presa, mediante un análisis comparativo del impacto de la depredación ejercida por un ensamble de aves rapaces sobre un ensamble de micromamíferos en el Sudeste bonaerense.

1.2.2. Objetivos particulares

- Determinar la composición de especies del ensamble de rapaces y de micromamíferos presente en el área de estudio, su asociación con los diferentes ambientes y su variabilidad con las estaciones del año.
- Determinar los principales parámetros tróficos y las estrategias de forrajeo de las rapaces integrantes del gremio de consumidores de micromamíferos.
- Analizar la respuesta numérica y funcional del gremio a las variaciones en el ensamble de micromamíferos.

1.3. Descripción del sistema de estudio

1.3.1. Ubicación y características biogeográficas generales del área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Reserva Mar Chiquita (Partido de Mar Chiquita, 37° 32' a 37° 45' S, 57° 19' a 57° 26' W) y áreas circundantes (Fig. 1). El área de estudio se encuentra emplazada en el sudeste de la provincia de Buenos Aires, a 37 km al NE de la ciudad de Mar del Plata. Se caracteriza por la presencia de una gran laguna costera (la laguna Mar Chiquita), con una superficie media de 46 km² y una cuenca tributaria de alrededor de 10.000 km² (Fasano et al. 1982). Esta laguna se destaca por tener incidencia marina y continental, por lo cual presenta grandes variaciones de salinidad (Vervoorst 1967, Isacch 2001). Asociados a la laguna y sus alrededores existe una diversidad de ambientes naturales y modificados. El paisaje es llano con una suave pendiente hacia el E, pero con médanos de arena que forman una barrera litoral por el E y dunas de limo hacia el O. Además, se encuentran numerosas depresiones de menores dimensiones que la laguna Mar Chiquita, como las lagunas Nahuel-Rucá e Hinojales, como también canales construidos con el fin de evitar inundaciones (Isla y Gaido 2001).

El área de estudio se encuentra emplazada dentro del bioma conocido como Pastizales del Río de la Plata. Éstos son pastizales templados subhúmedos que se extienden en la parte E de América del Sur desde los 28° a 38° S, cubriendo amplias llanuras del Centro-Este de Argentina, Uruguay y del Sur de Brasil (Soriano et al. 1991). En Argentina, estos pastizales abarcan un área de más de 300.000 km² en la Región Pampeana, la cual se divide en cinco subregiones diferentes considerando su heterogeneidad climática, geomorfológica y de vegetación (Ghersa y León 2001). El área de estudio comprende la subregión de la Pampa Deprimida, una de las áreas de pastizales naturales de mayor extensión del mundo (Chaneton et al. 2002). Ésta se extiende en una ancha faja a lo largo del canal del río Salado, desde la región oriental de la Provincia de Buenos Aires, continuando por el Oeste en dirección a las

provincias de La Pampa, Santa Fé y Córdoba, y quedando delimitada por las sierras de Tandil, la bahía de Samborombón y el Océano Atlántico (Vervoorst 1967). El paisaje se caracteriza por un relieve plano y la ocurrencia periódica de inundaciones, cuya intensidad y duración cambia con la posición topográfica. Las áreas bajas inundables presentan suelos arcillosos formando complejos hidro-halomórficos, mientras que las áreas más altas tienen suelos arenosos bien drenados (Batista et al. 2005). Estos pastizales son manejados por pastoreo vacuno en potreros de gran extensión (Chaneton et al. 2002).



Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio.

1.3.2. Clima

El área de estudio se ubica dentro de los climas templados con influencia oceánica, los cuales se caracterizan por un continuo intercambio de masas de aire en la interfase tierra-mar (Barry y Chorley 1980). El clima es clasificado como subhúmedo-húmedo mesotermal, con escasa o nula deficiencia de agua y con concentración de la eficacia térmica durante los meses del verano (Burgos y Vidal 1951). Las precipitaciones presentan un valor promedio de 921 mm/año, siendo otoño la estación más lluviosa e invierno la menos lluviosa (Fasano et al. 1982). La temperatura media anual es de 14° C y la humedad relativa media anual de 80% (Servicio Meteorológico Nacional 1981–1990). Los vientos presentan velocidades medias entre 19 y 21 km/h y provienen frecuentemente del N, O, S, NO y E (Reta et al. 2001).

1.3.3 Flora

En el área de la laguna Mar Chiquita, los pastizales comprenden un mosaico de comunidades vegetales, con una marcada zonación determinada por las propiedades químicas del suelo y el relieve del terreno (Vervoorst 1967, Olivier et al. 1972, Perelman et al. 2001, Chaneton et al. 2002).

La llanura alta comprende las comunidades vegetales conocidas como flechillar y pradera húmeda, caracterizadas por el predominio de pastos cortos (en invierno) y cobertura pronunciada (Vervoorst 1967, Olivier et al. 1972). El flechillar es una estepa de poáceas entre las que crecen numerosas dicotiledóneas herbáceas (por ej. *Piptochaetium montevidense*, *Stipa* spp., *Bothriochloa laguroides* y *Aristida murina*) que se desarrolla en campos altos, de suelos negros algo arenosos (Vervoorst 1967, Olivier et al. 1972, Stutz 2001). La pradera húmeda es una comunidad dominada por ciperáceas (por ej. *Cyperus* spp., *Carex* spp., *Schoenoplectus americanus*) y poáceas (por ej. *Paspalum* spp., *Stipa* spp., *Panicum milioides*) que se desarrolla en zona de terrenos arcillosos, más bajos e inundables, donde la humedad se

mantiene más tiempo (Vervoorst 1967, Olivier et al. 1972). Estas comunidades han sido muy impactadas debido a las intensas actividades agrícolas y ganaderas que se practican en el área, quedando sólo relictos en zonas de bajos y en las proximidades de las lagunas (Fasano 1991, Violante 1992). Además, en los terrenos arenosos donde la napa freática está próxima a la superficie, se encuentran pajonales de cortadera o cortaderales, comunidad vegetal donde la especie dominante es *Cortaderia selloana* (Vervoorst 1967, Olivier et al. 1972).

La vegetación halófila es la comunidad que se desarrolla sobre los terrenos arcillosos y salobres de la llanura marginal de la laguna Mar Chiquita y la marisma que la rodea (Fasano 1991, Violante 1992, Stutz 2001). En los terrenos húmedos, salados y arenosos de las partes más altas, afectadas solo por las inundaciones temporarias, se desarrolla el hunquillar, comunidad caracterizada por *Juncus acutus* (hunco) que se dispone aislada o formando poblaciones puras (Vervoorst 1967, Olivier et al. 1972, Fasano 1991, Violante 1992, Stutz 2001). En los relieves intermedios se encuentra la pradera salada, comunidad dominada por las poáceas *Distichlis spicata* y *D. scoparia* (pastos salados), que se desarrolla en suelos arcillosos con gran cantidad de sales solubles (Vervoorst 1967, Stutz 2001). En los terrenos más bajos, rodeando como una banda definida a la laguna Mar Chiquita, se encuentra el espartillar, comunidad dominada por *Spartina densiflora* (espartillo) (Stutz 2001, Isacch et al. 2006). Estas áreas marginales son invadidas con frecuencia por las aguas de la laguna, principalmente en períodos de lluvias copiosas, quedando temporalmente o permanentemente inundadas (Vervoorst 1967, Olivier et al. 1972). El espartillar se presenta habitualmente en poblaciones puras, pero en determinados lugares deja abras donde se establece *Sarcocornia perennis* formando los llamado campos de salicornia (Fasano 1991, Violante 1992, Isacch et al. 2006).

Los únicos montes naturales de la zona son los talaes, en los cuales la especie dominante es *Celtis tala* (tala), un árbol espinoso y deciduo de denso follaje (Fasano 1991,

Violante 1992). El talar es una comunidad extrazonal que crece de preferencia sobre viejos cordones de conchillas o en terrenos altos y con adecuado suministro de agua (Vervoort 1967, Cabrera 1971, Stutz 2001). Estos árboles se pueden encontrar solitarios o formando bosques de no mucha extensión (Vervoort 1967) y representan el extremo meridional empobrecido de la comunidad del talar que se desarrolla hacia el NO de la provincia de Buenos Aires (Cabrera 1971). Además, en toda el área crecen especies arbóreas exóticas que fueron introducidas a principios del Siglo XX, plantaciones de *Pinus* spp., *Cedros* spp., *Cupressus* spp, *Eucalyptus* spp y *Acacia longifolia* (Fasano 1991, Violante 1992).

1.3.4. Fauna

Los ambientes estuariales y las lagunas costeras son importantes desde el punto de vista faunístico, porque se encuentran entre los ecosistemas naturales más productivos del mundo, ya que generan la mayor cantidad de alimento potencial por unidad tiempo. El área de estudio presenta, además, diversas características que incrementan su interés en este sentido. En primer lugar, desde el punto de vista biogeográfico, representa un área de transición entre el Dominio Subtropical y el Dominio Central-Patagónico y, en segundo lugar, porque concentra una gran diversidad de ambientes en un área relativamente pequeña, los cuales son en gran parte representativos de la llanura pampeana (Martínez 2001).

Las aves constituyen uno de los grupos más conspicuos del área. En la región de Mar Chiquita, considerando la laguna y ambientes relacionados (playas, pastizales, bañados, talares y montes artificiales), se registraron 182 especies de aves, distribuidas en 47 familias, entre las que se destacan Emberizidae, Anatidae, Tyrannidae, Scolopacidae, Laridae, Furnariidae, Charadriidae, Ardeidae y Rallidae. Se observó que del total de especies, 81 nidifican en la zona (Martínez 2001).

Por otra parte, pocos ecosistemas naturales sudamericanos concentran en un área relativamente poco extensa tan alta diversidad de mamíferos con modos de vida tan contrastantes. Un total de 28 especies de mamíferos están citadas para la reserva y zonas aledañas, siendo los roedores el grupo mejor representado con 16 especies agrupadas en 7 familias: Muridae, Cricetidae, Caviidae, Chinchillidae, Hydrochaeridae, Myocastoridae y Ctenomyidae (Bó et al. 2002). Además, la zona cuenta con una importante diversidad específica de otras clases de vertebrados (Vega 2001) e invertebrados (por ej., Spivak et al. 2001, Canepuccia et al. 2009).

1.3.5. Uso de la tierra

Desde la colonización europea, la región se convirtió progresivamente en una de las principales áreas de producción agropecuaria del mundo. La introducción del ganado en el siglo XVI y de la agricultura a partir de fines del siglo XIX y comienzos del XX trajo aparejada una profunda transformación del paisaje, que llevó a la pérdida de gran parte de los pastizales, al menos en su forma prístina (León et al. 1984, Bilenca y Miñarro 2004).

La ganadería es la actividad más desarrollada en la zona de Mar Chiquita, por lo que son dominantes los campos de pastoreo con distinto grado de desarrollo, pero también se encuentran campos de cultivo, principalmente maíz, trigo, girasol y soja, así como plantaciones de árboles en menores proporciones (Isacch 2001). Además, se presentan asentamientos urbanos, de los cuales el principal corresponde a la Villa Mar Chiquita, contando también con poblaciones menores ubicadas en la zona rural circundante (Stutz 2001).

1.3.6. Los ensambles de rapaces y micromamíferos en el área

En el Sudeste bonaerense el ensamble de rapaces está constituido por 22 especies de

rapaces, 18 falconiformes y 6 estrigiformes (Narosky e Izurieta 2006, Martínez 2001). Los falconiformes son las especies mejor conocidas y más abundantes, destacándose como las más conspicuas el chimango *Milvago chimango* y el carancho *Caracara plancus*. Otros falconiformes menos abundantes pero frecuentes son el milano blanco *Elanus leucurus*, el taguató común *Buteo magnirostris*, el halconcito colorado *Falco sparverius* y el gavilán planeador *Circus buffoni*. Entre las especies menos frecuentes están el gavilán ceniciento *Circus cinereus*, el halcón plumizo *Falco femoralis*, el águila mora *Geranoaetus melanoleucus* y el gavilán caracolero *Rosthramus sociabilis*, así como también visitantes estacionales como el aguilucho común *Buteo polyosoma* y el aguilucho langostero *B. swainsoni*. Entre las estrigiformes se destacan como más abundantes la lechucita de las vizcacheras *Athene cunicularia* y la lechuza de campanario *Tyto alba* y como menos comunes el lechuzón de campo *Asio flammeus* y el lechuzón orejudo *Asio clamator* (Canevari et al. 1991, De la Peña 1992, Narosky y Di Giácomo 1993, Isacch et al. 2001).

Estas especies muestran notorias diferencias en sus hábitos alimentarios (Isacch et al. 2001, Bó et al. 2007), lo cual redundo en la conformación de gremios tróficos locales integrados por especies con marcada diversidad taxonómica. Esta diversidad se refleja también en una variedad de tamaños corporales, incluyendo especies pequeñas (<300g), pequeñas-medianas (300-500 g), medianas (500-1000 g), medianas-grandes (1000-1700 g) y grandes (>1700 g).

Las rapaces que se alimentan principalmente de mamíferos conforman un gremio trófico integrado por especies con una diversidad de tamaños, hábitos y uso de ambientes (Bó et al. 2007). El miembro más conocido del gremio es la lechuza de campanario, una especie tamaño mediano con distribución cosmopolita (Marti et al. 2005). Esta rapaz es la más estudiada en Argentina y ha sido categorizada como especialista en micromamíferos para varias regiones del país (Bellocq 2000). El lechuzón de campo es una especie de tamaño

pequeño-mediano y amplia distribución mundial (Wiggins et al. 2006) cuyos hábitos alimentarios han sido documentado para Argentina (Massoia 1985, Cirignoli et al. 2001) aunque no existen registros de su dieta para el área de estudio. Otro miembro conspicuo del gremio es el milano blanco, otra especie de tamaño pequeño-mediano cuya distribución abarca toda América (Dunk 1995) y presenta una dieta con altas proporciones de micromamíferos en todo su rango de distribución (Scheibler 2004), incluyendo la provincia de Buenos Aires (Leveau et al. 2002). Las tres especies restantes de este gremio son el lechuzón orejudo, el aguilucho común y el águila mora, todas ellas con distribución sudamericana (Marks et al. 1994, Thiollay 1994). El lechuzón orejudo es una especie mediana y su dieta ha sido relevada tanto en el área de estudio (Martínez et al. 1996, Isacch et al. 2000) como en otras zonas de su rango de distribución (Massoia 1988, Pautasso 2006, Aguiar y Naiff 2008). El aguilucho común es una rapaz de tamaño mediano-grande, para la cual se ha indicado un consumo casi exclusivo de roedores en la zona (Baladrón et al. 2006) y también en su área de residencia en Patagonia (Montserrat et al. 2005). Finalmente, el águila mora es la única especie de tamaño grande de este gremio. Es considerada como un importante consumidor de mamíferos en Argentina (Massoia 1986, Hiraldo et al. 1995, Bustamante et al. 1997, Montserrat et al. 2005, Trejo et al. 2006), pero su dieta no ha sido registrada en el área de estudio.

Además, pueden reconocerse otros dos gremios tróficos definidos en el área. El grupo de rapaces que se alimentan principalmente de insectos incluye especies medianas-grandes como el carancho y el aguilucho langostero, medianas como el taguató común y el chimango y pequeñas como la lechucita de las vizcacheras y el halconcito colorado. El grupo de rapaces que se alimentan principalmente de aves incluye especies grandes como el gavilán planeador y el gavilán ceniciento y pequeñas-medianas como el halcón plumizo. Separado de estos grupos se ubica el gavilán caracolero, una especie de tamaño mediano que es especialista en

moluscos (Bó et al. 2007).

El ensamble de micromamíferos en el área de estudio está constituido principalmente por roedores, de los cuales los múridos constituyen el grupo más abundante y diverso, con especies presentes en pastizales naturales, campos de cultivo y pastoreo, ambientes de borde y zonas urbanizadas (Malizia et al. 2001, Bó et al. 2002). Entre los pequeños roedores (< 50 g) se destacan el ratón de campo *Akodon azarae*, ratón colilargo chico *Oligoryzomys flavescens*, y las lauchas *Calomys musculus* y *C. laucha*. El ratón de campo y el colilargo chico son especies asociadas a ambientes menos perturbados, en comparación con las lauchas que prosperan en cultivos cíclicos (de Villafañe et al. 1992, Gómez Villafañe et al. 2005). Entre los roedores medianos a grandes (> 50 g) se encuentra el hocicudo colorado *Oxymycterus rufus*, una especie asociada a pastizales y con poblaciones estables todo el año dependiendo del área (Dalby 1975, Redford y Eisenberg 1992). Las ratas negra y marrón *Rattus rattus* y *R. norvegicus* son especies introducidas que prosperan en ambientes antropizados y su presencia y abundancia depende de la disponibilidad de recursos alimentarios (Gómez Villafañe et al. 2005). Por su parte, la rata de agua *Holochilus brasiliensis* es una especie de gran tamaño asociada fuertemente a cuerpos de agua permanentes o esporádicos, cuyo ciclo reproductivo se encuentra ligado a los regímenes de lluvias (Redford y Eisenberg 1992, Gómez Villafañe et al. 2005). Dentro del grupo de los caviomorfos predominan el cuis *Cavia aperea* y el tuco-tuco *Ctenomys talarum* (Malizia et al. 2001). El cuis es una de las especies de mayor tamaño, asociada a pastizales y bordes de agroecosistemas (Gómez Villafañe et al. 2005), mientras que el tuco-tuco, una especie endémica de la costa medanosa bonaerense, es dominante en el ambiente subterráneo (Malizia et al. 2001). Entre los marsupiales se destacan la comadreja overa *Didelphis albiventris*, la comadreja colorada *Lutreolina crassicaudata* y el colicorto pampeano *Monodelphis dimidiata* (Massoia et al. 2000, Bó et al. 2002). La comadreja colorada es una especie terrestre de tamaño mediano asociada a cuerpos de agua. La

comadreja overa es una especie común, de tamaño grande y con hábitos más arborícolas y suele estar asociada a ambientes más antropizados. El colicorto pampeano es la comadreja mas pequeña en la zona, presenta hábitos terrestres y se encuentra asociada a pastizales y pantanos (Massoia et al. 2000). Todas estas especies de mamíferos han sido reportadas formando parte de la dieta de rapaces en la zona (por ej. Bó et al. 1996, 2000, 2002, Bó 1999, Cáceres 1996, Isacch et al. 2000, Kittlein et al. 2001, Baladrón et al. 2006, Vargas et al. 2007, Sánchez et al. 2008).

CAPÍTULO 2. COMPOSICIÓN DEL ENSAMBLE DE RAPACES: ASOCIACIÓN CON AMBIENTES Y VARIACIÓN ESTACIONAL

2.1. Introducción

La dimensión espacial es uno de los principales ejes a través del cual pueden segregarse los predadores, por lo que el uso de hábitat será uno de los factores determinantes para la conformación de los ensambles (Jaksic 2001). En particular, entre las aves rapaces hay numerosos aspectos que afectan la selección del hábitat y su distribución en el ambiente (Janes 1985). Los factores más importantes son los relacionados con el comportamiento de forrajeo, la detección y captura de presas (Thirgood et al. 2003), la localización de sitios de nidificación (Newton 1979, 1998) y la presencia de competidores o predadores (Preston 1990). Asimismo, las variaciones estacionales en estos factores generarán también cambios en la estructura y composición de los ensambles y gremios tróficos.

A diferencia de otros grupos de aves, las rapaces se encuentran frecuentemente dispersas y tienen densidades poblacionales relativamente bajas a lo largo de los ambientes que ocupan (Andersen 2007). Además, este grupo de predadores se caracteriza por tener amplios rangos de acción y rápidos movimientos, por lo que frecuentemente muchas especies suelen ser difíciles de detectar y censar (Fuller y Mosher 1981). Estas características particulares, sumado a que las aves rapaces son predadores tope, hacen que constituyan un grupo particularmente sensible a las perturbaciones ambientales, como la fragmentación y la pérdida de hábitat (Bierregaard 1998, Trejo et al. 2007). A su vez, la influencia de estas perturbaciones dependerá de los requerimientos de las especies particulares y de la escala considerada (Pedrana et al. 2008).

El objetivo de este capítulo es determinar la composición del ensamble de rapaces presente en el área de estudio, así como también la asociación con los ambientes y la variación estacional de las especies que lo componen.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Composición del ensamble de rapaces en el área de estudio

Se registraron la presencia de las rapaces mediante avistajes ocasionales, censos de ruta y censos de punto (Fuller y Mosher 1981, Andersen 2007). En cada caso, se determinó la especie y el tipo de ambiente donde se encontraba el individuo, utilizando las principales unidades ambientales presentes en el área como categorías: cultivo, pastura, borde, monte, pastizal natural y semiurbano.

Si bien existen numerosos métodos para el censado de rapaces, la elección de la técnica más adecuada para cada tipo de muestreo dependerá de los objetivos planteados, de las características del ambiente y de las especies bajo estudio (Fuller y Mosher 1981, Ellis et al. 1990). Cuando el área de estudio es amplia y la densidad de las especies objetivo es baja, la metodología más adecuada es el censado a lo largo de rutas. Esta técnica es particularmente útil para realizar una estimación de la densidad de las especies y su asociación con los ambientes en áreas amplias (Donázar et al. 1993, Andersen 2007). Además, por su carácter sistemático, esta técnica permite la aplicación de análisis estadísticos y la comparación espacio-temporal. Sin embargo, resulta conveniente complementar esta técnica con datos obtenidos mediante otros métodos, tales como censos de punto y avistajes, ya que muchas especies pueden quedar excluidas del muestreo debido a su baja asociación con las rutas o los ambientes atravesados por éstas (Ellis et al. 1990, Aumman 2001a).

Los censos de ruta se efectuaron en un trayecto de 90 km a través de la ruta provincial 11 y caminos vecinales (Fig. 2.1). El trayecto fue recorrido en 13 ocasiones con dirección Sur-Norte, en cada estación del año desde primavera de 2006 hasta otoño de 2009. En estos censos, dos observadores registraron todas las especies en un rango promedio de 150 m hacia cada lado de la dirección de marcha (dependiendo de la visibilidad en cada sector), a una velocidad del vehículo de 50 km/h (Fuller y Mosher 1981). Cuando fue necesario, se hicieron paradas para facilitar la identificación de especies. De esta manera, se cubrieron en cada

recorrido aproximadamente 27 km² a través de los principales ambientes naturales y modificados.

Los datos registrados durante los censos de ruta fueron utilizados para determinar la composición del ensamble de rapaces en toda el área de estudio. Para este fin se calculó la frecuencia numérica (%N) promedio de cada rapaz para el periodo completo, el porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO_{*i*}) para cada especie, como el porcentaje del número de censos donde estuvo presente la especie *i* dividido por el número total de censos, y la densidad de individuos (δ_i) como el número de individuos de la especie *i* dividido por el tamaño del área censada (km²).

Los censos de punto fueron realizados en puntos fijos distribuidos estratificadamente (Fuller y Mosher 1981). En cada punto se contaron todas las rapaces en un radio de 150 m aproximadamente, por un periodo de 15 minutos. Esta metodología de muestreo resultó muy poco provechosa, por lo que fue discontinuada y realizada en forma aislada y esporádica. En compensación, se utilizó como método alternativo el de avistajes ocasionales. Estos avistajes se efectuaron desde vehículos durante los viajes de traslado entre diferentes puntos y mediante recorridas a pie por los ambientes (Aumann 2001a). De este modo se optimizó el registro de especies poco susceptibles de ser observadas a través de los censos de ruta (Fuller y Mosher 1981, Andersen 2007). Ambos tipos de registro fueron realizados en forma no sistemática, por lo que los datos provenientes de estos censos fueron utilizados mayormente para fines descriptivos.

Si bien durante los censos se registraron todas las rapaces observadas, los análisis posteriores se focalizaron en las especies con probable participación como consumidores de micromamíferos. Por este motivo, se excluyeron de los análisis al chimango y al carancho, ya que ambas especies tienen una dieta insectívora en el área de estudio (Biondi et al. 2005, Vargas et al. 2007). Además, la exclusión de estas especies superabundantes facilitó las

comparaciones entre las restantes especies del ensamble (Pedrana et al. 2008).

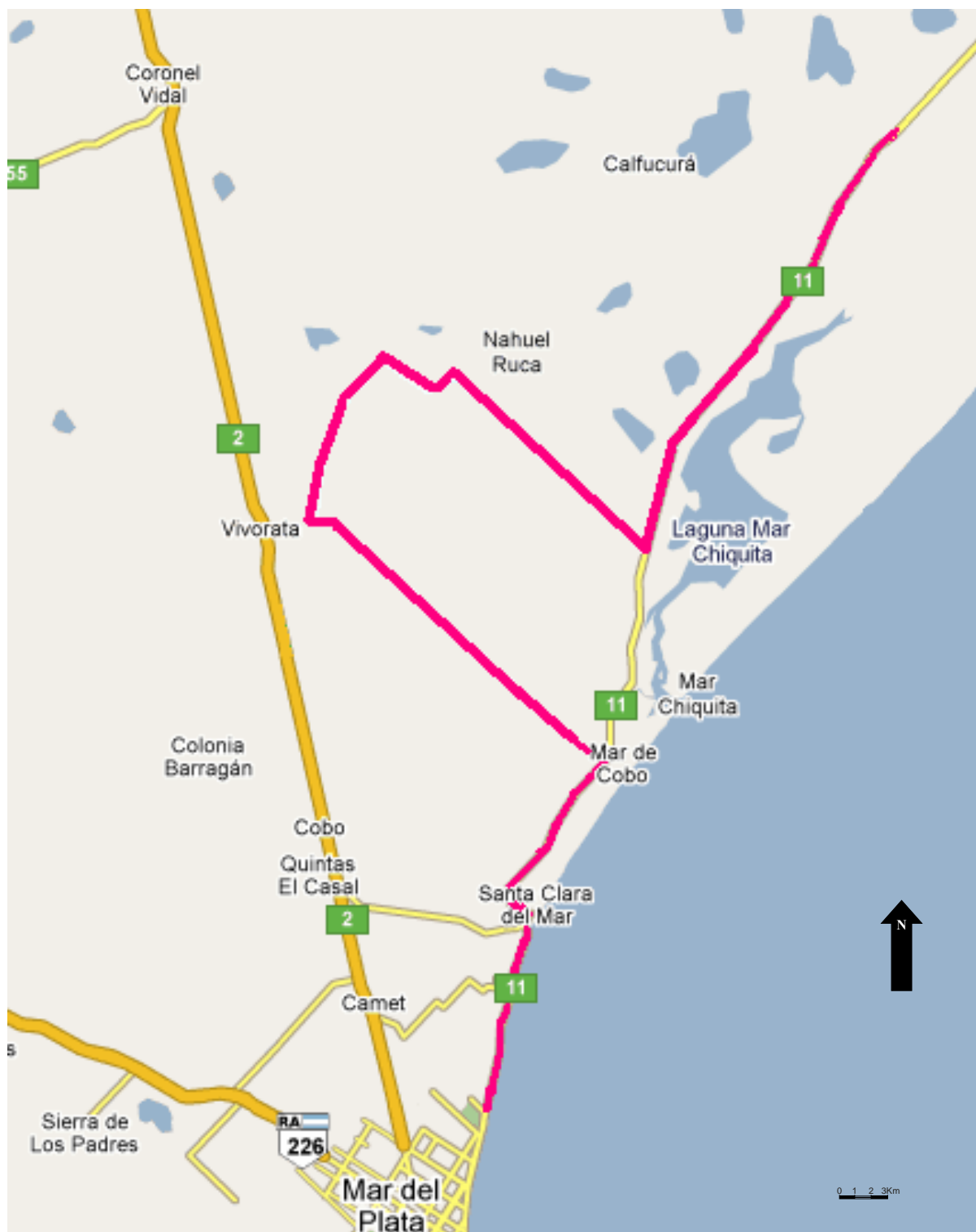


Figura 2.1. Mapa de ubicación mostrando el derrotero seguido durante los censos de ruta (indicado con línea roja) en el área de estudio. La dirección de desplazamiento fue Sur-Norte.

2.2.2. Variación espacial de la composición del ensamble de rapaces

Utilizando los datos provenientes de los censos de ruta, se calcularon los índices de diversidad y equitatividad. Para estimar la diversidad específica en cada ambiente se calculó el índice de Shannon-Wiener (H'), expresado según la fórmula (Krebs 1989):

$$H' = - \sum_{i=1}^S (n_i/N) \ln(n_i/N)$$

donde n_i es el número de individuos de la especie i en el ambiente considerado; N es el número total de individuos en el ambiente y S es el número de especies. El valor del índice H' se incrementa con el número de especies y para comunidades biológicas no excede el valor de 5 (Krebs 1989).

Como medida de heterogeneidad, el índice H' toma en cuenta la equitatividad de la abundancia de especies, por lo que es posible calcular una medida adicional de equitatividad. El máximo de diversidad (H_{\max}) ocurre cuando todas las especies son igualmente abundantes. La relación entre la diversidad observada (H') y la diversidad máxima (H_{\max}) puede ser tomada entonces como medida de equitatividad y calculada como (Krebs 1989):

$$J = H' / H_{\max}$$

donde J es el índice de equitatividad de Pielou y H_{\max} es el $\ln(S)$. El valor de J varía entre 0 y 1 (1 = todas las especies equitativamente distribuidas).

Los índices de diversidad y equitatividad medios se calcularon por el método de *bootstrap*, realizando 100 iteraciones sobre la matriz de datos (Krebs 1989). Posteriormente, se realizó un análisis de varianza de una vía por rangos (prueba de Kruskal-Wallis; Zar 1999) para evaluar diferencias de los índices entre ambientes. En aquellas situaciones en que se encontraron diferencias se realizó un prueba de Dunn para evaluar cuáles ambientes difirieron entre sí (Zar 1999).

A fin de realizar una descripción más consistente del uso de ambientes de todas las

especies de rapaces registradas, se combinaron los datos provenientes de las diferentes técnicas de registro (censos de ruta, censos de punto y avistajes). Se determinó la asociación de las especies de rapaces con los distintos ambientes comparando la frecuencia de individuos por especie en cada ambiente.

2.2.3. Variación estacional de la composición del ensamble de rapaces

Utilizando los datos provenientes de los censos de ruta, se estimó la diversidad específica y la equitatividad para cada estación del año por medio del índice de Shannon-Wiener (H') y el índice de equitatividad de Pielou (J), respectivamente (Krebs 1989). Los índices de diversidad y equitatividad medios se calcularon por el método de *bootstrap* con 100 iteraciones (Krebs 1989). Luego, se realizó un análisis de varianza de una vía por rangos (prueba de Kruskal-Wallis) para evaluar diferencias de los índices entre las estaciones del año, utilizando posteriormente la prueba de Dunn en el caso de ser necesario determinar entre qué estaciones existieron diferencias (Zar 1999). Además, usando también los datos provenientes de los censos de ruta, se calculó los valores medios de δ_i para cada especie en cada una de las cuatro estaciones del año. Para cada rapaz, estos valores medios fueron comparados entre estaciones mediante la prueba de Kruskal-Wallis (Zar 1999).

Finalmente, se realizó una descripción detallada de la variación estacional del número de individuos de las especies de rapaces registradas. Utilizando también los datos de censos de ruta, se estimó para cada estación del año en cada ambiente la frecuencia numérica relativa ($\%N_{ij}$), como el porcentaje del número de individuos de la especie i en la estación j , dividido por el número total de individuos en el ambiente considerado. También se calculó la $\%FO_i$ para cada especie para cada estación del año en cada ambiente.

2.3. Resultados

2.3.1. Composición del ensamble de rapaces

A través de los censos de ruta se registró un total de 3544 individuos pertenecientes a 12 especies de rapaces falconiformes y estrigiformes. Las especies más abundantes en los censos fueron el chimango y el carancho, con casi el 90% del total de individuos.

Excluyendo el chimango y el carancho, las especies más abundantes dentro del ensamble fueron la lechucita de las vizcacheras y el taguató, seguidos por el milano blanco, el halconcito colorado y el gavilán planeador; estas tres últimas especies presentaron proporciones similares (Fig. 2.2). Con una frecuencia marcadamente más baja se registraron el halcón plumizo, el gavilán ceniciento y el lechuzón de campo. Además, se registraron muy raramente al esparvero común (*Accipiter erythronemius*) y al gavilán caracolero, contándose solo un individuo de cada especie para todo el periodo.

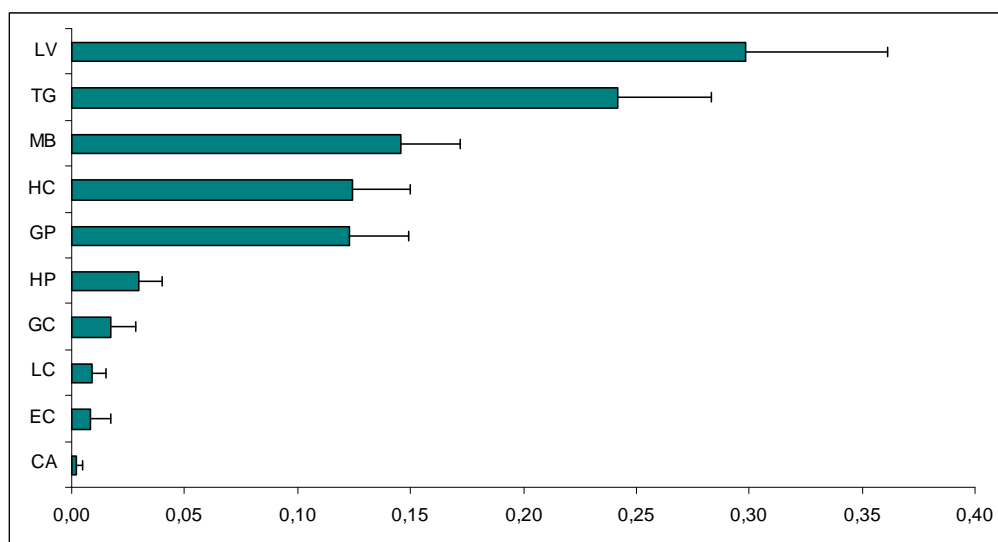


Figura 2.2. Proporción del número de individuos de las especies de rapaces avistadas durante los censos de ruta. LV: lechucita de las vizcacheras, TG: taguató, MB: milano blanco, HC: halconcito colorado, GP: gavilán planeador, HP: halcón plumizo, GC: gavilán ceniciento, LC: lechuzón de campo, EC: esparvero común, CA: caracolero.

La frecuencia de ocurrencia fue máxima para el taguató y el halconcito colorado, mientras que la lechucita de las vizcacheras, el milano blanco y el gavilán planeador también mostraron valores altos (Tabla 2.1). En cuanto a la densidad de individuos, el valor máximo fue también para el taguató, seguido por la lechucita de las vizcacheras y el halconcito colorado (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Frecuencia de ocurrencia (%FO_i) y densidad relativa (δ_i , expresado como individuos/Km² ±DE) de las especies de rapaces registradas en los censos de ruta.

Especie	%FO_i	δ_i	
Taguató	100	0,339	±0,253
Milano blanco	92,31	0,137	±0,075
Lechuzón de campo	15,38	0,011	±0,028
Lechucita de las vizcacheras	92,31	0,259	±0,239
Gavilán planeador	92,31	0,097	±0,081
Gavilán ceniciento	23,08	0,017	±0,042
Halconcito colorado	100	0,177	±0,160
Halcón plumizo	53,85	0,037	±0,045
Esparvero común	7,69	0,003	±0,010
Caracolero	7,69	0,003	±0,010

El registro a través de censos de punto fue el método menos eficaz para realizar un efectivo registro de las especies del ensamble. En contraste, los avistajes ocasionales resultaron ser más efectivos para el registro de las especies menos comunes. A partir de estas dos metodologías combinadas, se observaron 173 individuos de 12 especies que son potenciales integrantes del gremio, 4 estrigiformes y 8 falconiformes. Si bien las especies más frecuentes fueron las mismas que en los muestreos sistemáticos, esta metodología permitió registrar otras cuatro especies no contadas en los censos de ruta: el lechuzón orejudo, el aguilucho común, el águila mora y la lechuza de campanario.

2.3.2. Variación espacial de la composición del ensamble de rapaces

Considerando la diversidad de especies por ambiente, los valores más elevados fueron registrados en pasturas y los más bajos en ambientes semiurbanos (Fig. 2.4). Todos los ambientes mostraron diferencias entre los valores de H' ($H = 530,5$; $gl = 5$; $P \leq 0,001$), excepto entre montes y pastizales naturales (Fig. 2.4). Los valores de equitatividad también fueron máximos en pasturas y los más bajos se registraron en ambientes semiurbanos. Se encontraron diferencias en los valores de J entre los ambientes ($H = 376$; $gl = 5$; $P \leq 0,001$),

excepto entre monte, pastizal y borde (Fig. 2.4).

Las especies de estrigiformes evidenciaron notorias diferencias en el uso del ambiente (Fig. 2.5). El lechuzón de campo sólo estuvo presente en agroecosistemas (pasturas y cultivos) y bordes, mientras que la lechucita de las vizcacheras fue encontrada predominantemente en ambientes semiurbanos. A su vez, la lechuza de campanario y el lechuzón orejado predominaron en ambientes de monte.

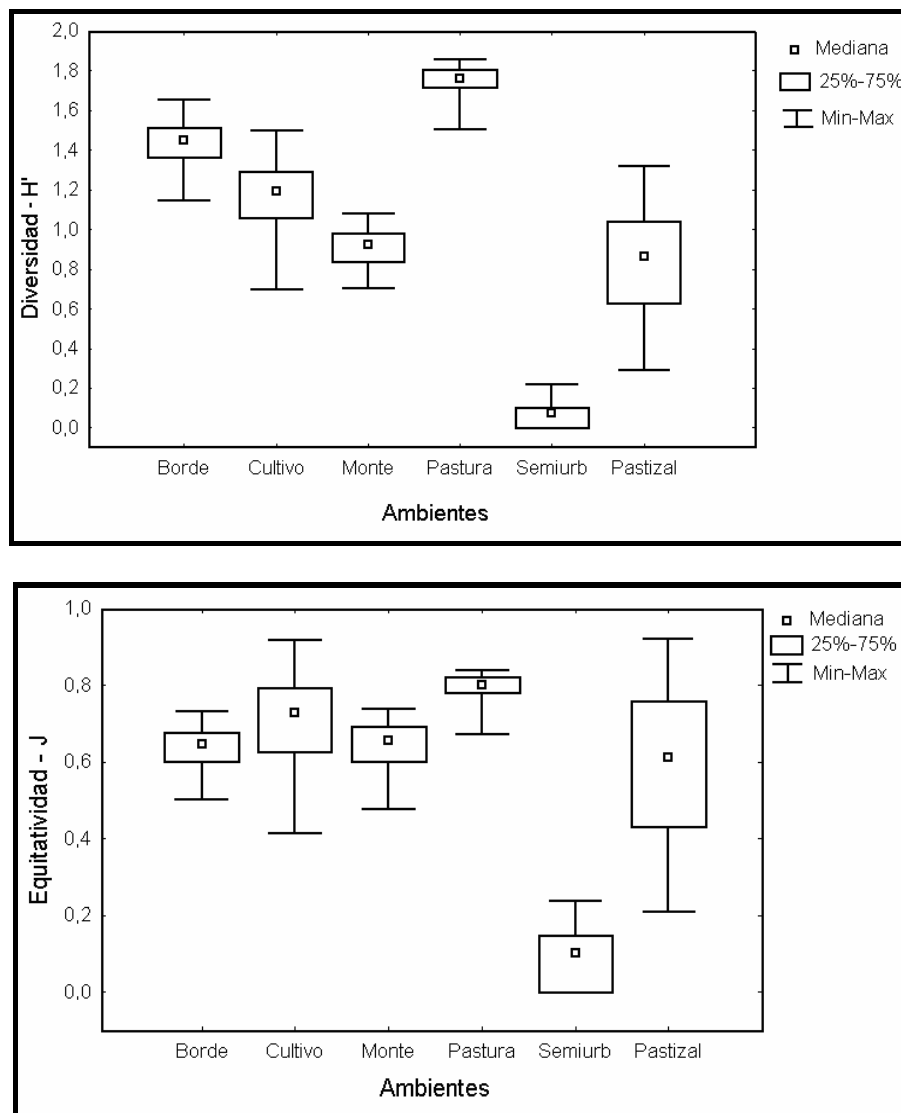


Figura 2.4. Diversidad y equitatividad en la composición de especies en cada ambiente relevado durante los censos de ruta, expresada mediante el índice de Shannon-Wiener (H') y el índice de Pielou (J), respectivamente

Las especies de falconiformes también mostraron un uso diferencial de ambientes (Fig. 2.5). El milano blanco y el taguató fueron las dos especies de falconiformes que presentaron mayor asociación con ambientes de monte, aunque fueron registrados frecuentemente también en agroecosistemas, especialmente pasturas y sus bordes.

Las dos especies de halcones hicieron un alto uso de los agroecosistemas de pastura y sus bordes, aunque el halcón plumizo fue también habitualmente registrado en pastizales naturales y áreas semiurbanas. Por su parte, los gavilanes hicieron un uso similar del ambiente, siendo las especies con mayor número de registros en pastizales naturales, aunque el gavilán planeador estuvo más asociado a agroecosistemas de pastura que el ceniciento. Las cuatro especies restantes de falconiformes tuvieron un muy bajo número de observaciones y se encontraron en un solo ambiente (por ej. el águila mora en pastizal) o dos ambientes, como en el caso del aguilucho común (Fig. 2.5).

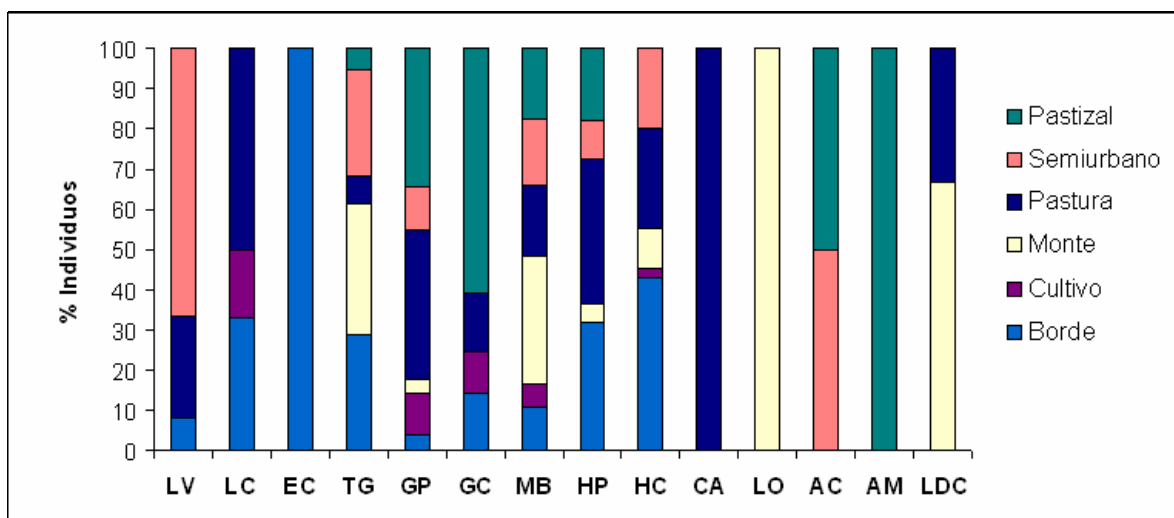


Figura 2.5. Variación de la proporción de individuos registrados en cada ambiente para cada especie de rapaz. LV: lechucita de las vizcacheras, LC: lechuzón de campo, EC: esparvero común, TG: taguató, GP: gavilán planeador, GC: gavilán ceniciento, MB: milano blanco, HP: halcón plumizo, HC: halconcito colorado, CA: caracolero, LO: Lechuzón orejudo, AC: aguilucho común, AM: águila mora, LDC lechuza de campanario.

2.3.3. Variación estacional de la composición del ensamble de rapaces

Los valores de diversidad y equitatividad mostraron variaciones en las distintas estaciones. Los valores más altos de H' se registraron en verano y primavera ($1,77 \pm 0,07$ y

1,72 ± 0,07, respectivamente) y fueron significativamente mayores que los registrados en otoño e invierno (1,53 ± 0,15 y 1,51 ± 0,06, respectivamente; $H = 274,96$; $gl = 3$; $P < 0,001$). Asimismo, se registraron valores significativamente mayores de J en otoño (0,86 ± 0,08) y verano (0,85 ± 0,03) respecto a primavera, que presentó valores intermedios (0,83 ± 0,03), e invierno, que presentó los valores mas bajos (0,77 ± 0,03; $H = 171,08$; $gl = 3$; $P < 0,001$).

El taguató, la lechucita de las vizcacheras y el halconcito colorado mostraron un patrón similar, con los mayores valores de densidad en invierno, intermedios en verano y otoño y los más bajos en primavera (Fig. 2.6). En contraste, el gavilán planeador presentó la densidad más baja en invierno y la más alta en verano. El milano blanco mantuvo densidades aproximadamente constantes en todas las estaciones. El halcón plumizo y el gavilán ceniciento presentaron mayores valores de densidad promedio en verano. Las especies menos frecuentes solo estuvieron representadas en primavera y verano (Fig. 2.6).

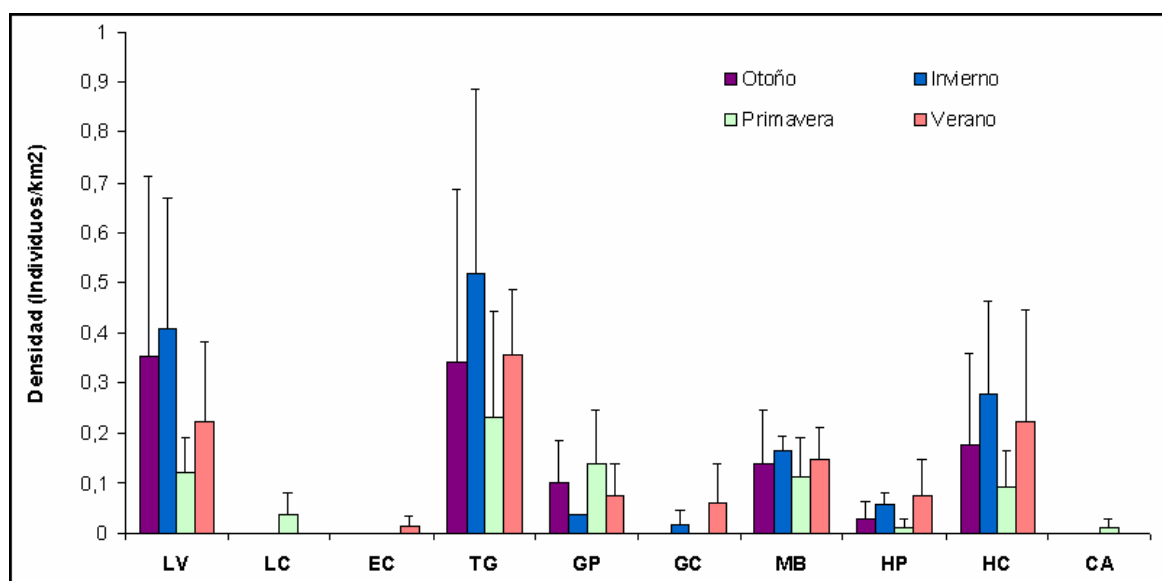


Figura 2.6. Densidad promedio en las distintas estaciones del año para las especies de rapaces del ensamble.

El taguató, la lechucita de las vizcacheras, halconcito colorado, el gavilán planeador y el milano blanco representaron la mayor parte de las especies observadas en todas las estaciones del año censadas (Fig. 2.7). Para estas especies las proporciones variaron

estacionalmente, aunque estas no de manera significativa (Kruskall Wallis; $P > 0,10$). Consecuentemente, la abundancia del ensamble completo también mostró marcadas variaciones estacionales (Apéndice 2.5.1).

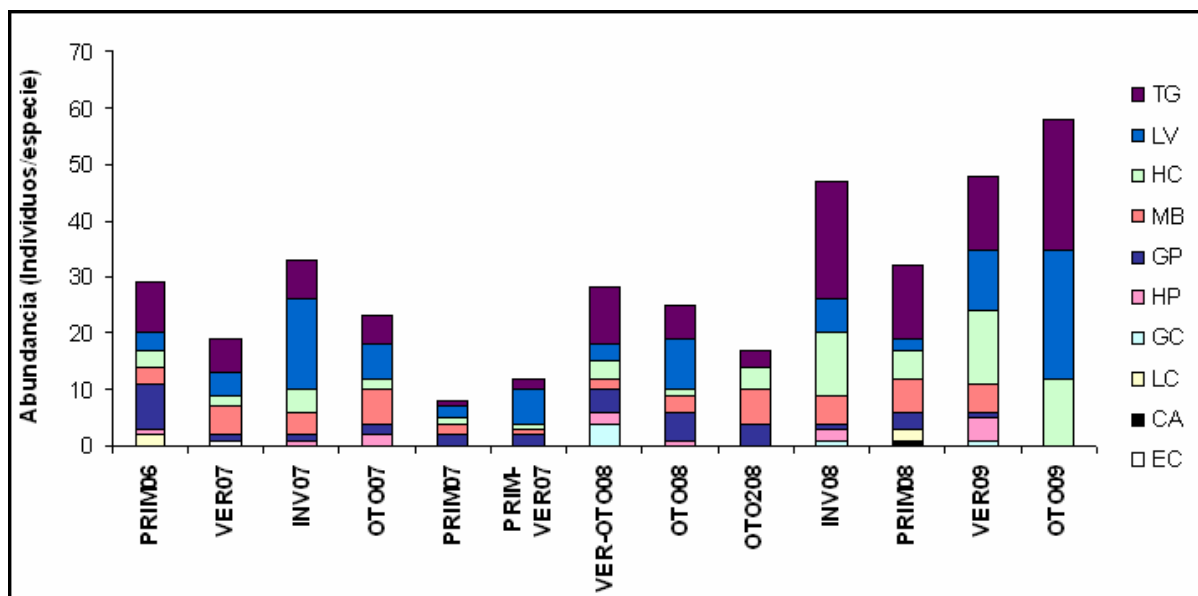


Figura 2.7. Variación estacional del número de individuos de las rapaces registradas durante los censos de ruta.

Estos patrones mostraron variaciones considerando cada ambiente en particular (Apéndice 2.5.2). En los ambientes de borde, los valores más altos de %N y %FO se registraron en primavera de 2008 y verano de 2009, respectivamente, siendo el taguató y el halconcito colorado las especies que realizaron el mayor aporte. En montes, las especies más representativas fueron el taguató y el milano blanco, con altos valores en verano-otoño de 2008 e invierno de 2008. En pasturas, las estaciones más importantes para el aporte en %FO y %N fueron la primavera de 2006 y el invierno de 2008; varias especies realizaron un importante aporte, como el gavilán planeador, el milano blanco, el taguató y la lechucita de las vizcacheras.

En ambientes de pastizal natural, se observaron los mayores valores en primavera de 2006 y otoño e invierno de 2007, en este caso la especie que realizó el mayor aporte fue el gavilán planeador. En ambientes de cultivo, las frecuencias más altas se observaron en verano

y otoño de 2008, con el mayor aporte realizado por el gavilán planeador y el milano blanco. En ambientes semiurbanos, se observaron los valores más altos de frecuencias en primavera-verano de 2007, invierno de 2007 y otoño de 2009, siendo la especie representativa la lechucita de las vizcacheras (Apéndice 2.5.2).

2.4. Discusión

De las 22 especies de rapaces (18 falconiformes y 6 estrigiformes) cuya distribución abarca el sudeste de la provincia de Buenos Aires (Narosky e Izurieta 2006, Martínez 2001), 16 especies se registraron formando parte del ensamble en el área estudio, 12 falconiformes y 4 estrigiformes. La mayor parte de las especies fueron registradas durante los censos sistemáticos a lo largo de rutas. El uso de este método presenta ventajas para realizar estimaciones generales del ensamble de rapaces, ya que permite realizar comparaciones a nivel estacional mediante el cálculo de frecuencias, densidades e índices. Sin embargo, para la interpretación de los datos obtenidos a través de esta metodología debe considerarse que pueden no reflejar la variabilidad en el ensamble, dado que no poseen una medida de error asociada. Por otra parte, algunas especies menos comunes o poco conspicuas solo fueron registradas mediante métodos no sistemáticos como avistajes ocasionales (Aumann 2001a). En este sentido, el uso conjunto de la información proveniente de los diversos métodos de censado permitió realizar una caracterización más precisa de la composición del ensamble de rapaces presente en el área de estudio.

De las 16 especies que integran el ensamble de rapaces en el área de estudio, 12 de ellas tendrían potencialmente participación en el gremio trófico de consumidores de micromamíferos, al menos en una época del año. Entre éstas se cuentan: el milano blanco y el lechuzón de campo, dos especies que formarían parte del gremio durante todo el año; el gavilán planeador y el gavilán ceniciento, que sólo participarían del gremio en forma estacional

durante el período no reproductivo; y el halcón plumizo, el halconcito colorado y la lechucita de las vizcacheras, que ocasionalmente podrían hacer un importante consumo de roedores en determinados periodos (Bó et al. 2007). A su vez, de acuerdo a la bibliografía existente (Martínez et al. 1996, Monserrat et al. 2005, Baladrón et al. 2006, 2009, Trejo et al. 2006) y los datos de dietas obtenidos en el presente trabajo (ver Capítulo 4), el taguató, el águila mora, el aguilucho común, el lechuzón orejudo y la lechuza de campanario serían importantes especies del gremio. Las cuatro especies restantes (el chimango, el carancho, el caracolero y el esparvero común) presentarían no serían consumidores de micromamíferos, por lo que fueron excluidos de los análisis que se realizan los capítulos subsiguientes.

El taguató fue una de las especies más representativas del gremio, tanto por su abundancia como por ser una de las pocas especies que estuvo presente en todas las estaciones censadas. Estos resultados contrastan con los antecedentes sobre esta especie, ya que es considerada rara en el área de estudio (Martínez 2001). Sin embargo, parece probable que en los años más recientes el taguató haya ampliado su rango de distribución desde el Norte de la provincia de Buenos Aires, donde es considerada una especie común (Narosky y Di Giácomo 1993), hacia el Sur de la provincia y las zonas costeras. En el área de estudio, esta especie fue una de las más frecuentes en montes y con importante presencia en bordes de agroecosistemas, pero en este último caso siempre en asociación con montes o arboledas (Canevari et al. 1991, Thiollay 1994).

El milano blanco fue la otra rapaz más representativa del gremio en los muestreos sistemáticos por su abundancia y ocurrencia. Esta especie presentó una abundancia relativamente constante a lo largo del año, lo cual se relacionaría con que es una especie conspicua por su actividad de captura mediante halconeos o por el tránsito entre parches de alimentación (Canevari et al. 1991). Si bien el milano blanco fue encontrado con mayor frecuencia en ambiente de monte, en especial el talar (Narosky y Di Giácomo 1993), fue

también una de las especies más asociadas a agroecosistemas (Thiollay 1994, Dunk 1995).

El lechuzón de campo, es otra de las especies que pertenecería al gremio pero que solo fue registrado esporádicamente, durante la primavera en dos años diferentes. Esta especie es considerada común para la provincia de Buenos Aires provincia de Buenos Aires (Narosky y Di Giácomo 1993) y ha sido se ha indicada como una rapaz regularmente observada en el área de estudio (Martínez 2001, Isacch et al. 2001). Estos antecedentes contrastan con el escaso número de individuos registrados en este trabajo, lo cual podría indicar una retracción en las poblaciones de esta rapaz. Se han observado importantes variaciones estacionales en las poblaciones del lechuzón de campo que parecen depender de la abundancia de alimento (Wiggins et al. 2006). En coincidencia con los antecedentes para esta especie, el lechuzón de campo mostró una fuerte asociación con bordes de pasturas (Canevari et al. 1991, Marks et al. 1994, König et al. 1999, Wiggins et al. 2006).

El lechuzón orejudo y la lechuza de campanario son dos especies de gran importancia para el gremio (Bó et al. 2007), pero que fueron únicamente registrados a través de avistajes ocasionales en el área de estudio, ya que su mayor periodo de actividad es durante la noche (Bruce 1994, Marks et al. 1994, König et al. 1999). El lechuzón orejudo es considerada una especie rara en la zona (Narosky y Di Giácomo 1993, Martínez 2001) y mostró una fuerte asociación con el talar, único ambiente donde fue observado (Canevari et al. 1991, Isacch et al. 2001). La lechuza de campanario es una especie más frecuente (Martínez 2001), que fue registrada mayormente en el monte de tala, pero en registros previos también en refugios dentro de áreas de pastizal y pastura, asociada a construcciones abandonadas (Narosky y Di Giácomo 1993, Bruce 1994, Marti et al. 2005).

Las restantes especies pertenecientes al gremio serían el aguilucho común y el águila mora. Ambas especie fueron registradas muy ocasionalmente, por lo que no resulta posible un análisis profundo de sus patrones de uso de hábitat. A pesar de su baja abundancia, resulta

importante mencionar su presencia en el área de estudio por diferentes motivos. El aguilucho común es una especie que parece ser cada vez más infrecuente en la zona durante los últimos años (obs. pers.), pero sería un miembro importante del gremio de consumidores de micromamíferos (Isacch et al. 2001, Baladrón et al. 2006, 2009). El águila mora también sería importante para el gremio (Monserrat et al. 2005) y resulta relevante mencionar su presencia en pastizales naturales, dado que es una especie escasa en la provincia de Buenos Aires (Narosky y Di Giácomo 1993), siendo más comunes los registros en zonas serranas y en el sur de la provincia (Canevari et al. 1991).

La lechucita de las vizcacheras mostró la segunda frecuencia en importancia en el ensamble de rapaces del área, aunque por su carácter de insectívoro durante la mayor parte del año no sería un miembro importante del gremio de consumidores de mamíferos (Isacch et al. 2001, Sánchez et al. 2008). Esta fue la especie dominante en ambientes semiurbanos, aunque estuvo presente también en pasturas y bordes (Haug et al. 1993).

Las otras cuatro especies que no tendrían una participación importante en el gremio son los gavilanes y los halcones, debido a que son consumidores ocasionales de micromamíferos (Bó et al. 2007). Las dos especies de gavilanes mostraron patrones similares de uso de ambientes, aunque con abundancias marcadamente diferentes. El gavilán planeador fue una especie regularmente observada durante todo el periodo de muestreo, en concordancia con su categorización para la zona (Narosky y Di Giácomo 1993, Isacch et al. 2001). Esta rapaz estuvo asociada con las pasturas y tuvo una importante representación en pastizales naturales (Pedrana et al. 2008). Por su parte, el gavilán ceniciento fue solo ocasionalmente registrado, ya que se trata de una especie considerada escasa o rara en el área (Narosky y Di Giácomo 1993, Martínez 2001). Esta fue una de las especies más asociada con ambientes de pastizal natural (Pedrana et al. 2008).

En forma similar, las dos especies de halcones registradas mostraron patrones

coincidentes pero marcadas diferencias en abundancia. El halconcito colorado fue una de las rapaces más abundante en los censos de ruta, en contraste con los antecedentes que la consideran una especie rara en el área (Martínez 2001). Mostró una fuerte asociación con bordes de agroecosistemas, lo cual estaría relacionado con el acceso a sitios de perchado para esta especie (Canevari et al. 1991, Smallwood y Bird 2002). El halcón plumizo presentó una abundancia relativamente baja en el área, coincidiendo con su categorización como escaso en la zona (Narosky y Di Giácomo 1993, Martínez 2001, Isacch et al. 2001). Si bien presentó predominio en bordes de agroecosistemas al igual que el halconcito colorado, también fue registrado con frecuencia en pastizales naturales y ambientes semiurbanos (White et al. 1994, Keddy-Hector 2000).

El esparvero común y el gavián caracolero fueron dos especies en extremo infrecuentes durante todo el periodo de muestreo y no serían consumidores de micromamíferos (Thiollay 1994). Ambas especies fueron excluidas de los análisis en los capítulos subsiguientes. Sin embargo, es importante mencionar su presencia en el área de estudio, ya que el esparvero común es considerado una especie rara en la provincia de Buenos Aires (Narosky y Di Giácomo 1993) y no ha sido registrado en relevamientos previos en el área (p. ej. Martínez 2001), mientras que para el caracolero es su presencia en la zona es importante porque representa el límite sur de su distribución (Narosky y Di Giácomo 1993, Thiollay 1994).

Los ambientes de pastura constituyen el paisaje dominante en la zona (Isacch 2001), por lo cual no resulta extraña la importante cantidad de especies registrada en este ambiente. Aunque fue el ambiente principal solo para una especie, el gavián planeador, fue muy importante como ambiente secundario para muchas otras. Consecuentemente, las pasturas presentaron la mayor diversidad y equitatividad de especies de todos los ambientes relevados. Los ambientes de borde también fueron importantes para gran parte de las especies del

ensamble, lo cual estaría asociado con el acceso a sitios de perchado, como postes y alambrados. Además, estos ambientes lineales constituyen sitios altamente productivos para la captura de presas, ya que actúan como corredores y reservorios para el sostenimiento de los ensambles de micromamíferos (Ellis et al. 1997, Bilenca et al. 2007) y de refugio para muchas aves (Solari y Zacagnini 2009).

Los ambientes de pastizal natural que fueran dominantes originalmente hoy constituyen el elemento menos común del paisaje en el área relevada (Isacch 2001). Sin embargo, presentaron una importante diversidad de especies y permitieron el registro de algunas rapaces no relevadas en otros ambientes, como al águila mora. Asimismo, los ambientes de monte fueron importantes para las especies más arborícolas. Cabe destacar la importancia en la cantidad de especies registradas en el talar sobre las pequeñas arboledas naturales y exóticas asociadas a los agroecosistemas (Martínez 2001).

En contraste con su representatividad, los ambientes semiurbanos fueron los menos productivos, presentando los valores más bajos de diversidad y equitatividad. Solo dos especies mostraron asociación con este ambiente en los censos sistemáticos, el milano blanco y la lechucita de las vizcacheras, siendo dominante esta última especie. Otras especies presentes en este ambiente fueron registradas mediante avistajes ocasionales. Esta situación se relacionaría con la baja capacidad de las especies de rapaces para adaptarse a los cambios relacionados con los avances de la urbanización, como las variaciones en la disponibilidad de presas y sitios de nidificación (Chace y Walsh 2006).

El ensamble de rapaces mostró, además, una marcada variabilidad temporal. Aunque, en general, cuatro especies (taguató, lechucita de las vizcacheras, halconcito colorado y milano blanco) dominaron en todas las estaciones, hubo marcadas diferencias en abundancia, densidad y equitatividad entre estaciones. Si bien no se observó un patrón claro de variación anual o estacional, algunas especies mostraron una disminución en su representatividad

durante el periodo reproductivo, en especial durante inicio del mismo en primavera, como fue el caso del taguató, la lechucita de las vizcacheras y el halconcito colorado. Esta disminución estaría relacionada con una reducción del área de acción y forrajeo, producto de la defensa del territorio de nidificación, las labores reproductivas y el cuidado parental (Newton 1979).

La variedad de ambientes utilizados por las especies de rapaces hace evidente que la preservación de la diversidad de hábitats es una medida indispensable para que las especies puedan satisfacer sus requerimientos ecológicos. En este sentido, el avance de la agricultura sobre los ambientes naturales representa una amenaza importante para las especies menos tolerantes a los cambios en el uso de la tierra (Bilenca y Miñarro 2004, Carrete et al. 2009). En especial para las especies que nidifican en pastizales o que utilizan este ambiente como principal hábitat de forrajeo, el mantenimiento de parches de pastizal natural dentro del mosaico de paisaje sería una medida adecuada para asegurar la conservación de estas rapaces (Pedrana et al. 2008).

Conclusiones

- De las 16 especies que componen el ensamble de rapaces en el área de estudio, se registraron 12 especies que podrían realizar potencialmente un consumo de micromamíferos: ocho falconiformes (taguató, milano blanco, gavilán planeador, gavilán ceniciento, halconcito colorado, halcón plumizo, aguilucho común y águila mora) y cuatro estrigiformes (lechuzita de campanario, lechucita de las vizcacheras, lechuzón de campo y lechuzón orejudo). Estas especies serán las que se considerarán para realizar los análisis en el resto de los capítulos.
- Las especies más comúnmente registradas mediante métodos sistemáticos de censo fueron el taguató, la lechucita de las vizcacheras, el milano blanco, el halconcito colorado

y el gavilán planeador. Con menor frecuencia se registraron el halcón plumizo, el gavilán ceniciento y el lechuzón de campo.

- Además, mediante métodos no sistemáticos se pudieron registrar cuatro especies con potencial participación en el gremio trófico que no fueron registradas durante los censos de ruta: la lechuza de campanario, el lechuzón orejudo, el aguilucho común y el águila mora.
- Los ambientes de pastura, que constituyen la unidad dominante del paisaje, presentaron la mayor diversidad de especies, mientras que los ambientes urbanizados fueron los que tuvieron menor diversidad. Además, los ambientes de bordes de agroecosistemas, montes y pastizales naturales fueron importantes para la mayor parte de las especies.
- Se registraron, además, variaciones estacionales en el ensamble, con mayor diversidad de especies durante primavera y verano y mas baja en otoño e invierno.

2.5. Apéndices

Apéndice 2.5.1. Porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO) y frecuencia numérica (%N) de las especies de rapaces para cada estación y año de muestreo. EC: esparvero común, CA: caracolero, LC: lechuzón de campo, GC: gavilán ceniciento, HP: halcón plumizo, GP: gavilán planeador, MB: milano blanco, HC: halconcito colorado, LV: lechucita de las vizcacheras, TG: taguató.

Especie	PRIM06		VER07		INV07		OTO07		PRIM07		PRIM-VER07		VER-OTO08	
	%FO _i	%N _i	%FO _i	%N _i	%FO _i	%N _i	%FO _i	%N _i	%FO _i	%N _i	%FO _i	%N _i	%FO _i	%N _i
EC	0,00	0,00	7,69	0,26	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
CA	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
LC	7,69	0,53	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
GC	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	1,06
HP	7,69	0,26	0,00	0,00	7,69	0,26	7,69	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	0,53
GP	7,69	2,11	7,69	0,26	7,69	0,26	7,69	0,01	0,08	0,01	7,69	0,53	7,69	1,06
MB	7,69	0,79	7,69	1,32	7,69	1,06	7,69	0,02	0,08	0,01	7,69	0,26	7,69	0,53
HC	7,69	0,79	7,69	0,53	7,69	1,06	7,69	0,01	0,08	0,00	7,69	0,26	7,69	0,79
LV	7,69	0,79	7,69	1,06	7,69	4,22	7,69	0,02	0,08	0,01	7,69	1,58	7,69	0,79
TG	7,69	2,37	7,69	1,58	7,69	1,85	7,69	0,01	0,08	0,00	7,69	0,53	7,69	2,64
Total	53,85	7,65	46,15	5,01	46,15	8,71	46,15	0,06	0,38	0,02	38,46	3,17	53,85	7,39

Especie	OTO08		OTO208		INV08		PRIM08		VER09		OTO09	
	%FO _i	%N _i	%FO _i	%N _i	%FO _i	%N _i	%FO _i	%N _i	%FO _i	%N _i	%FO _i	%N _i
EC	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
CA	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	0,26	0,00	0,00	0,00	0,00
LC	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	0,53	0,00	0,00	0,00	0,00
GC	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	0,26	0,00	0,00	7,69	0,26	0,00	0,00
HP	7,69	0,26	0,00	0,00	7,69	0,53	0,00	0,00	7,69	1,06	0,00	0,00
GP	7,69	1,32	7,69	1,06	7,69	0,26	7,69	0,79	7,69	0,26	0,00	0,00
MB	7,69	0,79	7,69	1,58	7,69	1,32	7,69	1,58	7,69	1,32	0,00	0,00
HC	7,69	0,26	7,69	1,06	7,69	2,90	7,69	1,32	7,69	3,43	7,69	3,17
LV	7,69	2,37	0,00	0,00	7,69	1,58	7,69	0,53	7,69	2,90	7,69	6,07
TG	7,69	1,58	7,69	0,79	7,69	5,54	7,69	3,43	7,69	3,43	7,69	6,07
Total	46,15	6,60	30,77	4,49	53,85	12,40	53,85	8,44	53,85	12,66	23,08	15,30

Apéndice 2.5.2. Porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO_i) y frecuencia numérica (%N_i) de las especies de rapaces para cada estación y año de muestreo en los diferentes ambientes.

Borde (N = 141)		Especie									Total
Estación		EC	LC	GC	HP	GP	MB	HC	LV	TG	
PRIM06	%FO _i	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69	0,00	7,69	0,00	7,69	30,77
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,71	1,42	0,00	0,71	0,00	0,71	3,55
VER07	%FO _i	7,69	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69	0,00	7,69	30,77
	%N _i	0,71	0,00	0,00	0,00	0,00	0,71	1,42	0,00	2,13	4,96
INV07	%FO _i	0,00	0,00	0,00	7,69	0,00	7,69	7,69	0,00	7,69	30,77
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,71	0,00	1,42	2,84	0,00	2,13	7,09
OTO07	%FO _i	0,00	0,00	0,00	7,69	0,00	7,69	7,69	0,00	0,00	23,08
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,71	0,00	0,71	0,71	0,00	0,00	2,13
PRIM07	%FO _i	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,08
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,71	0,71
PRIM-VER07	%FO _i	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69	0,00	15,38
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,71	0,71	0,00	1,42
VER-OTO08	%FO _i	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69	0,00	7,69	7,69	7,69	38,46
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,71	0,71	0,00	2,13	0,71	3,55	7,80
OTO08	%FO _i	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69	15,38
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,71	1,42	2,13
OTO208	%FO _i	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69	7,69	0,00	7,69	30,77
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,00	1,42	2,13	2,84	0,00	1,42	7,80
INV08	%FO _i	0,00	0,00	7,69	0,00	0,00	7,69	7,69	0,00	7,69	30,77
	%N _i	0,00	0,00	0,71	0,00	0,00	0,71	3,55	0,00	7,09	12,06
PRIM08	%FO _i	0,00	7,69	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69	7,69	7,69	38,46
	%N _i	0,00	1,42	0,00	0,00	0,00	2,13	2,84	0,71	5,67	12,77
VER09	%FO _i	0,00	0,00	0,00	7,69	0,00	7,69	7,69	0,00	7,69	30,77
	%N _i	0,00	0,00	0,00	2,84	0,00	1,42	7,80	0,00	7,80	19,86
OTO09	%FO _i	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	0,00	7,69	15,38
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,96	0,00	12,77	17,73
Total general	%FO _i	7,69	7,69	7,69	38,46	23,08	53,85	84,62	30,77	84,62	100,00
	%N _i	0,71	1,42	0,71	5,67	3,55	9,22	30,50	2,84	45,39	100,00

Apéndice 2.5.2. (Cont.)

Monte (N=54)		Especie				Total
Estación		HP	MB	HC	TG	
PRIM06	%FO _i	0,00	0,00	7,69	7,69	15,38
	%N _i	0,00	0,00	1,85	11,11	12,96
VER07	%FO _i	0,00	7,69	0,00	7,69	15,38
	%N _i	0,00	3,70	0,00	5,56	9,26
INV07	%FO _i	0,00	7,69	0,00	7,69	15,38
	%N _i	0,00	1,85	0,00	1,85	3,70
OTO07	%FO _i	0,00	7,69	0,00	7,69	15,38
	%N _i	0,00	3,70	0,00	5,56	9,26
PRIM07	%FO _i	0,00	7,69	7,69	0,00	15,38
	%N _i	0,00	3,70	1,85	0,00	5,56
PRIM-VER07	%FO _i	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69
	%N _i	0,00	0,00	0,00	3,70	3,70
VER-OTO08	%FO _i	7,69	7,69	0,00	7,69	23,08
	%N _i	1,85	1,85	0,00	9,26	12,96
OTO08	%FO _i	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69
	%N _i	0,00	0,00	0,00	3,70	3,70
OTO208	%FO _i	0,00	7,69	0,00	7,69	15,38
	%N _i	0,00	1,85	0,00	1,85	3,70
INV08	%FO _i	0,00	0,00	7,69	7,69	15,38
	%N _i	0,00	0,00	1,85	12,96	14,81
PRIM08	%FO _i	0,00	7,69	0,00	7,69	15,38
	%N _i	0,00	1,85	0,00	5,56	7,41
VER09	%FO _i	0,00	7,69	0,00	7,69	15,38
	%N _i	0,00	3,70	0,00	1,85	5,56
OTO09	%FO _i	0,00	0,00	7,69	7,69	15,38
	%N _i	0,00	0,00	5,56	1,85	7,41
Total general	%FO _i	7,69	61,54	30,77	92,31	100,00
	%N _i	1,85	22,22	11,11	64,81	100,00

Apéndice 2.5.2. (Cont.)

Pastura (N=92)		Especie									Total
Estación		CA	LC	GC	HP	GP	MB	HC	LV	TG	
PRIM06	%FO _i	0,00	7,69	0,00	0,00	7,69	7,69	7,69	7,69	7,69	46,15
	%N _i	0,00	1,09	0,00	0,00	3,26	3,26	1,09	2,17	2,17	13,04
VER07	%FO _i	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69	0,00	0,00	0,00	15,38
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,00	1,09	1,09	0,00	0,00	0,00	2,17
INV07	%FO _i	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69	15,38
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,35	2,17	6,52
OTO07	%FO _i	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69	7,69	7,69	30,77
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,26	1,09	1,09	1,09	6,52
PRIM07	%FO _i	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	0,00
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,00	1,09	0,00	0,00	0,00	0,00	1,09
PRIM-VER07	%FO _i	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,00	2,17	0,00	0,00	0,00	0,00	2,17
VER-OTO08	%FO _i	0,00	0,00	0,00	7,69	0,00	0,00	7,69	0,00	15,38	0,00
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,00	2,17	0,00	0,00	1,09	0,00	3,26
OTO08	%FO _i	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69	7,69	7,69	7,69	7,69	46,15
	%N _i	0,00	0,00	0,00	1,09	1,09	1,09	1,09	2,17	2,17	8,70
OTO208	%FO _i	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69	0,00	0,00	0,00	15,38
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,00	1,09	1,09	0,00	0,00	0,00	2,17
INV08	%FO _i	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69	7,69	7,69	7,69	7,69	46,15
	%N _i	0,00	0,00	0,00	2,17	1,09	4,35	5,43	4,35	4,35	21,74
PRIM08	%FO _i	7,69	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69	7,69	7,69	7,69	46,15
	%N _i	1,09	0,00	0,00	0,00	1,09	2,17	1,09	1,09	2,17	8,70
VER09	%FO _i	0,00	0,00	7,69	0,00	7,69	7,69	7,69	7,69	7,69	46,15
	%N _i	0,00	0,00	1,09	0,00	1,09	1,09	2,17	3,26	1,09	9,78
OTO09	%FO _i	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69	7,69	7,69	23,08
	%N _i	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,17	7,61	4,35	14,13
Total general	%FO _i	7,69	7,69	7,69	15,38	76,92	61,54	53,85	69,23	61,54	100,00
	%N _i	1,09	1,09	1,09	3,26	15,22	17,39	14,13	27,17	19,57	100,00

Apéndice 2.5.2. (Cont.)

Pastizal (N=9)		Especie				Total
Estación		GC	HP	GP	TG	
PRIM06	%FO _i	0,00	0,00	7,69	0,00	7,69
	%N _i	0,00	0,00	33,33	0,00	33,33
INV07	%FO _i	0,00	0,00	7,69	7,69	15,38
	%N _i	0,00	0,00	11,11	11,11	22,22
OTO07	%FO _i	0,00	7,69	7,69	0,00	15,38
	%N _i	0,00	11,11	11,11	0,00	22,22
PRIM07	%FO _i	0,00	0,00	7,69	0,00	7,69
	%N _i	0,00	0,00	11,11	0,00	11,11
VER-OTO08	%FO _i	7,69	0,00	0,00	0,00	7,69
	%N _i	11,11	0,00	0,00	0,00	11,11
Total general	%FO _i	7,69	7,69	30,77	7,69	100,00
	%N _i	11,11	11,11	66,67	11,11	100,00

Cultivo (N=20)		Especie					Total
Estación		LC	GC	GP	MB	TG	
PRIM06	%FO _i	7,69	0,00	0,00	0,00	0,00	7,69
	%N _i	5,00	0,00	0,00	0,00	0,00	5,00
VER07	%FO _i	0,00	0,00	0,00	7,69	0,00	7,69
	%N _i	0,00	0,00	0,00	5,00	0,00	5,00
INV07	%FO _i	0,00	0,00	0,00	7,69	0,00	7,69
	%N _i	0,00	0,00	0,00	5,00	0,00	5,00
OTO07	%FO _i	0,00	0,00	7,69	0,00	7,69	15,38
	%N _i	0,00	0,00	5,00	0,00	5,00	10,00
VER-OTO08	%FO _i	0,00	7,69	7,69	7,69	0,00	23,08
	%N _i	0,00	15,00	5,00	5,00	0,00	25,00
OTO08	%FO _i	0,00	0,00	7,69	7,69	0,00	15,38
	%N _i	0,00	0,00	20,00	10,00	0,00	30,00
OTO208	%FO _i	0,00	0,00	7,69	7,69	0,00	15,38
	%N _i	0,00	0,00	5,00	5,00	0,00	10,00
PRIM08	%FO _i	0,00	0,00	7,69	0,00	0,00	7,69
	%N _i	0,00	0,00	10,00	0,00	0,00	10,00
Total general	%FO _i	7,69	7,69	38,46	38,46	7,69	100,00
	%N _i	5,00	15,00	45,00	30,00	5,00	100,00

Apéndice 2.5.2. (Cont.)

Semiurbano (N=63)		Especie		Total
Estación		MB	LV	
PRIM06	%FO _i	0,00	7,69	7,69
	%N _i	0,00	1,59	1,59
VER07	%FO _i	0,00	7,69	7,69
	%N _i	0,00	6,35	6,35
INV07	%FO _i	0,00	7,69	7,69
	%N _i	0,00	19,05	19,05
OTO07	%FO _i	0,00	7,69	7,69
	%N _i	0,00	7,94	7,94
PRIM07	%FO _i	0,00	7,69	7,69
	%N _i	0,00	3,17	3,17
PRIM-VER07	%FO _i	7,69	7,69	15,38
	%N _i	1,59	7,94	9,52
VER-OTO08	%FO _i	0,00	7,69	7,69
	%N _i	0,00	1,59	1,59
OTO08	%FO _i	0,00	7,69	7,69
	%N _i	0,00	9,52	9,52
INV08	%FO _i	0,00	7,69	7,69
	%N _i	0,00	3,17	3,17
VER09	%FO _i	0,00	7,69	7,69
	%N _i	0,00	12,70	12,70
OTO09	%FO _i	0,00	7,69	7,69
	%N _i	0,00	25,40	25,40
Total general	%FO _i	7,69	84,62	100,00
	%N _i	1,59	98,41	100,00

CAPÍTULO 3. COMPOSICIÓN DEL ENSAMBLE DE MICROMAMÍFEROS: ASOCIACIÓN CON AMBIENTES Y VARIACIÓN ESTACIONAL

3.1. Introducción

Los micromamíferos, en especial los roedores, constituyen importantes componentes de los ecosistemas terrestres en los que cumplen un papel fundamental como consumidores primarios (Dalby 1975). Este grupo exhibe un espectro de adaptaciones más amplio que cualquier otro ensamble de mamíferos, lo cual le ha permitido la ocupación de la mayor parte de los hábitats terrestres (Mills y Hes 1997). Es por ello que las distintas especies se diferencian entre sí principalmente por sus patrones de utilización del hábitat, pero también resulta importante su diversidad de periodos de actividad, rasgos morfológicos y de comportamiento (Kittlein 1994, Ellis et al. 1997).

Los micromamíferos han sido fundamentales como objeto de estudio para diferentes temáticas relacionadas principalmente con el desarrollo de modelos de dinámica poblacional (por ej. Swihart y Slade 1990, Boonstra et al. 1998, Heinsohn y Heinsohn 1999, Hanski et al. 2001, Krebs et al. 2002, Sundell 2006, Krebs 2009), ecológicos y evolutivos (por ej. Dalby 1975, Hanski y Korpimäki 1995, Norrdahl y Korpimäki 2002, Korpimäki et al. 2002), teóricos (por ej. Stenseth 1977, Ims y Steen 1990) y epidemiológicos (por ej. Mills et al. 1998), entre otros muchos aspectos. Además, es importante destacar que los micromamíferos son integrantes principales de la dieta de una variedad de especies de carnívoros y aves rapaces, por lo cual representan importantes componentes para la supervivencia de estos predadores (Andersson y Erlinge 1977, Jaksic et al. 1993, York et al. 2002). Por este motivo, el estudio de los ensambles de micromamíferos no solo tiene importancia en sí mismo, sino que además realiza notables aportes al desarrollo del conocimiento de los modelos para la interpretación de las interacciones predador- presa.

En Argentina los estudios sobre demografía y dinámica de micromamíferos han sido

intensamente desarrollados en la región pampeana. Éstos se han enfocado principalmente en los ensambles que habitan en agroecosistemas (p. ej. de Villafañe et al. 1988, 1992, Busch y Kravetz 1992, Mills et al. 1991, 1992, Ellis et al. 1997, Bilenca y Kravetz 1998, 1999, Hodara et al. 2000, Busch et al. 2000, 2001, Bilenca et al. 2007, Andreo et al. 2009). La información disponible para la región indica que las distintas especies se diferencian principalmente por los microambientes que utilizan, por sus preferencias tróficas y por sus variaciones temporales en abundancia y densidad (Ellis et al. 1997, Bilenca et al. 2007). No obstante, son escasos los trabajos que reportan información referida a la composición de especies y dinámica de los ensambles de micromamíferos en los ambientes naturales de la región (Reig 1965, Dalby 1975, Comparatore et al. 1996).

Para el área de estudio, existe sólo un antecedente que reporta características reproductivas y demográficas de las poblaciones de roedores en pastizales de la Reserva Mar Chiquita (Malizia 1984). En este trabajo se identificaron cuatro especies de roedores múridos de las cuales la más abundante fue el ratón de campo, por lo que el estudio se limitó a reportar fundamentalmente las características poblacionales de esa especie. Más recientemente, se publicaron una revisión a nivel sistemático y de uso de ambientes de las especies de micromamíferos en la zona de la Reserva (Malizia et al. 2001), como también una lista comentada de los mamíferos presentes en la misma (Bó et al. 2002).

El objetivo de este capítulo es determinar la composición del ensamble de micromamíferos presente en el área de estudio y analizar la variación espacial y temporal en abundancia, estructura de edades y aspectos reproductivo de las especies que lo componen.

3.2. Materiales y Métodos

3.2.1. Metodología de captura, ubicación de los sitios de muestreo y registro de datos

Durante un periodo de tres años se realizaron censos de captura viva de

micromamíferos utilizando la técnica de captura-marcado-recaptura (Gurnell y Flowerdew 1994). Las sesiones de captura se efectuaron con una frecuencia estacional, completando 12 estaciones de trapeo desde invierno de 2005 a otoño de 2008. Se utilizaron 180 trampas Sherman distribuidas en grillas cuadradas de 6x6 trampas, espaciadas 10 m entre sí (3600 m²). En cada punto de la grilla se colocó una trampa sobre el suelo oculta entre la vegetación. Las trampas fueron cebadas con una mezcla de grasa vacuna y avena arrollada y en los meses de frío se colocó un colchón de estopa. Las trampas se mantuvieron activas durante tres días y tres noches consecutivos en cada estación y fueron revisadas todos los días por la mañana, renovándose el cebo cuando fue necesario. De este modo, se realizó un esfuerzo de muestreo equivalente a 8640 trampas-noche (Gurnell y Flowerdew 1994).

Esta metodología de trapeo presenta algunas limitaciones según el tamaño de las especies y sus hábitos. Esto ocurre porque el tamaño de las trampas restringe el acceso de especies de gran tamaño como el cuis o la rata de agua o de especies cavadoras como el tuco-tuco. Es por eso que los resultados se consideran para las especies susceptibles de ser capturadas mediante el método utilizado.

A fin de obtener una representación de la fauna de micromamíferos presente en el área de estudio, se seleccionaron cinco sitios de muestreo. Estos incluyeron ambientes de pastizales naturales y agroecosistemas, de manera tal de abarcar los ambientes naturales y modificados más representativos de la heterogeneidad ambiental en el área. Las grillas 1, 2 y 3 se emplazaron en ambientes de pastizal natural dentro del predio CELPA (*Centro de Experimentación y Lanzamiento de proyectiles Autopropulsados*), dependiente de la Fuerza Aérea Argentina (Fig. 3.1a). Las unidades relevadas fueron: 1) Espartillar: sitio bajo inundable, compuesto casi exclusivamente de espartillo, con alta cobertura y altura media aproximada de la vegetación de 0,5 m, con presencia de *Sarcocornia* spp. como especie acompañante ocasional; 2) Cortaderal: sitio con alta dominancia de cortadera, muy alta

cobertura y altura media aproximada de 1 m; 3) Hunquillar: sitio con dominancia del hunco, con alta cobertura y una altura promedio aproximada de 0,75 m; durante el periodo de muestreo fue paulatinamente ocupado por cortadera. Las grillas 4 y 5 fueron ubicadas en la estancia Nahuel Rucá (Fig. 3.1b). Los ambientes relevados fueron: 4) Maizal: sitio con cultivo de maíz (*Zea mais*), variando la altura y la cobertura según la estación, con un máximo en otoño (altura promedio de 2 m y cobertura 100%) y nula cobertura en invierno; 5) Pastura: pastura de gramíneas (*Lolium spp.*), con variación marcada en la cobertura y altura de la vegetación según el grado de pastoreo.

Los ejemplares capturados fueron extraídos de las trampas y anestesiados con éter. Para cada individuo se registraron los siguientes datos: localización en la grilla donde se realizó la captura, especie, sexo y condición reproductiva. La condición de maduro o inmaduro se determinó en base a caracteres sexuales externos. Para las hembras se consideraron las características de las mamas y de la vagina y la preñez se identificó por palpación del abdomen. En los machos se consideró la posición de los testículos como indicador del grado de madurez sexual (Gurnell y Flowerdew 1994). Se registraron medidas morfométricas estándares de tamaño corporal para todos los individuos capturados. Se midieron la longitud total (LT), considerado desde el extremo del hocico a la punta de la cola utilizando una regla plástica (precisión 1 mm), y el peso (P) del individuo, utilizando una balanza de campo (precisión 1g). Los ejemplares capturados fueron marcados mediante amputación de falanges utilizando un código preestablecido (Rodríguez Tarres 1987). En los casos en que se capturaron pequeños marsupiales, se colocaron caravanas numeradas en las orejas con el objeto de minimizar el estrés del individuo (Gurnell y Flowerdew 1994). Posteriormente, cada individuo fue liberado en el sitio donde fue capturado. Cabe destacar que se utilizó equipamiento de protección y se siguieron las normas de bioseguridad estándares indicadas para este tipo de captura de roedores silvestres (Mills et al. 1995).



Figura 3.1. Ubicación geográfica de las grillas de trapeo de micromamíferos. a) Predio CELPA. Grilla 1: espartillar, Grilla 2: cortaderal, Grilla 3: hunquillar. b) Estancia Nahuel Rucá. Grilla 4: maizal, Grilla 5: pastura. Imágenes extraídas de Google Earth.

La metodología de muestreo utilizada permite realizar una estimación amplia de la composición de especies de micromamíferos en los distintos ambientes presentes en el área de estudio y su variación a través de las estaciones del año. Sin embargo, debe considerarse para una adecuada interpretación de los datos que los resultados pueden no reflejar la variabilidad en el ensamble de micromamíferos, dado que se carece de réplicas para los diferentes ambientes.

3.2.3. *Análisis de datos*

a) Composición del ensamble de micromamíferos

Se determinó la composición de especies del ensamble de micromamíferos presentes en el área, analizando el porcentaje de frecuencia numérica relativa ($\%N_i$) de cada especie representada en las capturas. Se determinó la tasa de recaptura para cada especie como el cociente entre el número de individuos recapturados sobre el número total de individuos capturados, expresado en porcentaje (D'Andrea et al. 1999). Asimismo, para cada especie se analizaron las diferencias en las medidas corporales de los individuos (LT y P), realizando comparaciones para las distintas combinaciones de sexo y condición reproductiva. Estas comparaciones fueron realizadas mediante la prueba de Kruskal-Wallis, utilizando posteriormente una prueba de Dunn para evaluar diferencias entre pares de combinaciones de estas variables (Zar 1999).

b) Asociación con los ambientes de las especies del ensamble de micromamíferos

Se analizaron las variaciones espaciales en la composición de especies del ensamble de micromamíferos comparando entre los distintos ambiente relevados. Para esto se calcularon los $\%N_i$ de las especies capturadas para el total del área y para cada ambiente.

La composición de especies entre los distintos ambientes fue comparada utilizando el

índice de solapamiento de Pianka (O) según la fórmula (Marti et al. 2007):

$$O = \sum p_{ij} p_{ik} / (\sum p_{ij}^2 p_{ik}^2)^{1/2}$$

donde p_{ij} and p_{ik} son las proporciones del taxón i en el ambiente j y k , respectivamente. Los valores de O fluctúan entre 0 y 1, con los mayores valores indicando mayor similitud.

Por otra parte, la diversidad y equitatividad de las especies de micromamíferos capturados en cada ambiente fue calculada mediante los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') y de equitatividad de Pielou (J). Los valores promedio de estos índices se calcularon por el método de *bootstrap* (con 100 iteraciones; Krebs 1989). Posteriormente, se evaluaron las diferencias de los índices entre ambientes y estaciones del año mediante la prueba de Kruskal-Wallis, con comparaciones de Dunn (Zar 1999).

c) Variación estacional en la composición del ensamble de micromamíferos

Para cada estación del año se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') y de equitatividad de Pielou (J). Se utilizó el método de *bootstrap* (100 iteraciones) para calcular los valores medios de los índices (Krebs 1989) y se evaluaron las diferencias entre las estaciones del año mediante la prueba de Kruskal-Wallis, con comparaciones de Dunn (Zar 1999).

Además, se compararon los valores medios de la densidad relativa (número de individuos por hectárea) de las especies capturadas entre las distintas estaciones de trapeo y entre las cuatro estaciones del año. Las variaciones en densidad entre estaciones fueron comparadas mediante un análisis de varianza (ANOVA) con comparaciones de Tukey (Zar 1999). Se analizaron las variaciones estacionales en la composición del ensamble de micromamíferos en cada ambiente en particular mediante el cálculo del porcentaje de

frecuencia de ocurrencia (%FO_i) y el %N_i estacional para cada especie capturada.

d) Características reproductivas de las especies de micromamíferos

Debido al tamaño muestral y la baja representatividad de algunas especies de roedores a lo largo del período de estudio, la estimación de las características reproductivas se analizó solamente para las especies mejor representadas en los muestreos. Para esto se analizaron las variaciones estacionales en la condición reproductiva para cada especie considerando las proporciones de individuos sexualmente maduros e inmaduros. Asimismo, se analizó la variación estacional en las proporciones de sexos de cada especie utilizando la prueba de Chi-cuadrado con corrección de Yates para determinar el desvío de la proporción esperada 1:1 (Zar 1999). Finalmente, se analizaron las variaciones estacionales en las medidas morfométricas (LT y P) obtenidas para cada especie. Todas estas comparaciones fueron realizadas mediante la prueba de Kruskal-Wallis con comparaciones múltiples (Zar 1999).

3.3. Resultados

3.3.1. Composición del ensamble de micromamíferos

Durante el período de muestreo completo se capturó un total de 813 individuos (1498 capturas), de los cuales el 90,8% estuvo representado por roedores múridos: el ratón de campo (*Akodon azarae*), el hocicudo colorado (*Oxymycterus rufus*), el colilargo chico (*Oligoryzomys flavescens*) y la laucha (*Calomys* spp.). El porcentaje restante correspondió a una especie de marsupial, el colicorto pampeano (*Monodelphis dimidiata*). El hocicudo colorado y el ratón de campo fueron las especies con mayor representación en las capturas (45,6 %N y 43,5 %N, respectivamente). Ambos roedores mostraron una tasa de recaptura similar, siendo de 35,1% para el hocicudo colorado y de 34% para el ratón de campo. Las restantes especies de múridos fueron capturadas en bajas proporciones. El colilargo chico y las lauchas mostraron una baja

representatividad en los trampeos (ambas 0,7 %N) y solo se capturó un ejemplar de rata marrón (0,1 %N). La tasa de recaptura fue nula para estas especies de baja representatividad. Por su parte, el colicorto pampeano representó el 9,2 %N y su tasa de recaptura fue baja (1,3%). Teniendo en cuenta estos resultados, el análisis de algunos aspectos de este capítulo se basa exclusivamente en las tres especies con mayor representación en las capturas (hocicudo colorado, ratón de campo y colicorto pampeano).

Se observó una marcada variación en la LT y el P de los individuos entre las cinco especies de micromamíferos capturadas (Apéndice 3.5.1). A su vez, el hocicudo colorado, el ratón de campo y el colilargo pampeano mostraron diferencias en las medidas corporales en relación con el sexo y estadio de madurez. Para el ratón de campo, los machos maduros presentaron los valores más altos de LT y las hembras inmaduras los más bajos, mientras que las hembras maduras y machos inmaduros presentaron valores intermedios que no fueron diferentes entre sí ($H = 105,81$; $gl = 3$; $P < 0,0001$). Los valores de P fueron significativamente diferentes para todas las combinaciones de sexo-estadio de madurez ($H = 149,08$; $gl = 3$; $P < 0,0001$). Para el hocicudo colorado, también se registraron diferencias en las medidas corporales para las combinaciones de sexo y estadio, observándose el mismo patrón de variación en la LT que para el ratón de campo ($H = 138,59$; $gl = 3$; $P < 0,001$). Por otro lado, los valores de P fueron significativamente diferentes para todas las combinaciones de sexo-estadio de madurez, excepto entre hembras maduras y machos maduros ($H = 179,41$; $gl = 3$; $P < 0,001$). Para el colicorto pampeano, se registraron diferencias entre estadios de madurez pero no entre sexos para el mismo estadio, tanto en LT ($H = 46,03$; $gl = 3$; $P < 0,0001$) como en P ($H = 44,35$; $gl = 3$; $P < 0,0001$).

3.3.2. Variación espacial de la composición del ensamble de micromamíferos

En los pastizales naturales predominaron las tres especies principales, siendo el ratón

de campo dominante en el espartillar, mientras que en el hunquillar y en el cortaderal se observó un ligero predominio del hociado colorado. El colicorto pampeano fue capturado con mayor frecuencia en el cortaderal, aunque fue registrada también en los otros pastizales relevados (Fig. 3.2). En los ambientes modificados la composición de especies fue ligeramente diferente. En el maizal dominó el ratón de campo, en especial en los bordes, mientras que el hociado colorado mostró la frecuencia más baja de todos los ambientes. En este ambiente se registró la mayor presencia de especies menos habituales como las lauchas y el colilargo chico. En el ambiente de pastura la composición de especies fue más parecida a la observada en los pastizales naturales, con predominio del ratón de campo y el hociado (Fig. 3.2).

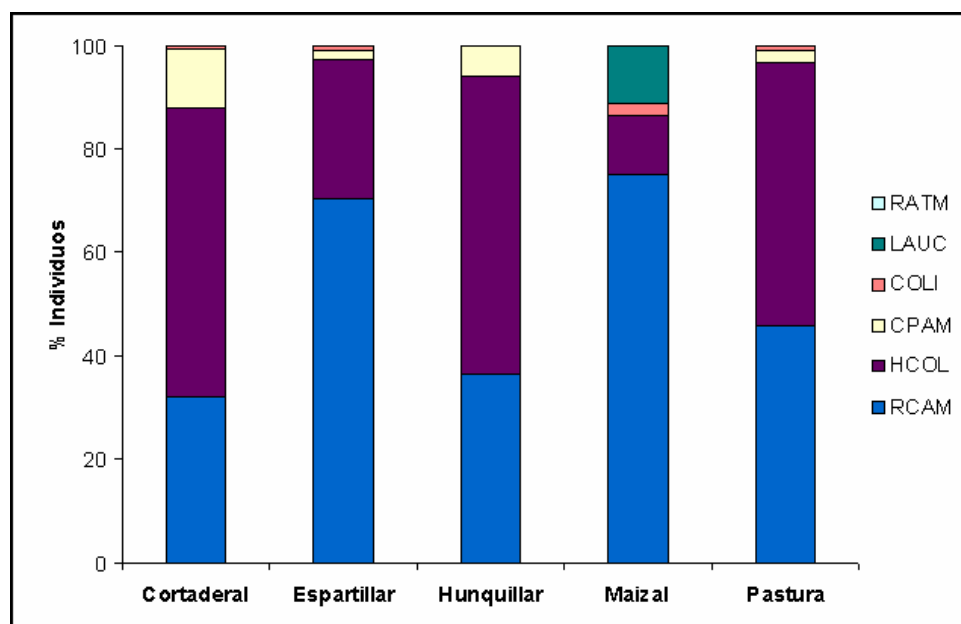


Figura 3.2. Proporción de individuos de las especies de roedores capturadas en cada ambiente. RATM: rata marrón, LAUC: lauchas, COLI: colilargo chico, CPAM: colicorto pampeano, HCOL: hociado colorado, RCAM: ratón de campo.

Estos resultados se reflejaron en los índices de solapamiento que indican la similitud en la composición de especies entre los ambientes muestreados (Tabla 3.1). Los tres ambientes de pastizal natural presentaron entre sí valores de solapamiento mayores al 80%, siendo notoriamente elevado el valor del índice entre el hunquillar y el cortaderal. El ambiente

de pastura presentó una composición de especies muy similar a la de los pastizales naturales (> 90%), mientras que el maizal fue el ambiente que mostró los valores más bajos de solapamiento con todos los ambientes excepto con el espartillar.

Tabla 3.1. Matriz de solapamiento (índice de Pianka) de la composición de especies de micromamíferos entre los distintos ambientes relevados.

	Cortaderal	Espartillar	Hunquillar	Maizal	Pastura
Cortaderal	1	0,819	0,989	0,621	0,961
Espartillar		1	0,838	0,947	0,909
Hunquillar			1	0,639	0,985
Maizal				1	0,744
Pastura					1

El cortaderal presentó una diversidad significativamente mayor que el resto de los ambientes, mientras que el espartillar fue el ambiente que mostró el valor mas bajo ($H = 318,9$; $gl = 4$; $P < 0,05$). El hunquillar, el maizal y la pastura mostraron valores intermedios de H' , siendo significativamente diferente sólo entre los dos primeros ambientes ($P < 0,05$; Tabla 3.2). En cuanto a la equitatividad, se registraron los valores más altos en el hunquillar seguido del cortaderal, ambos fueron significativamente diferentes del resto y entre sí ($H = 381,6$; $gl = 4$; $P < 0,05$). El espartillar presentó un valor significativamente mas bajo de J que los restantes ambientes, mientras que los ambientes modificados (maizal y pastura) presentaron valores intermedios similares entre sí (Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Índices de diversidad (H') y equitatividad (J) promedio de especies de micromamíferos en los diferentes ambientes relevados.

	Cortaderal	Espartillar	Hunquillar	Maizal	Pastura
H'	0,959 ±0,045	0,671 ±0,038	0,834 ±0,028	0,769 ±0,135	0,791 ±0,077
J	0,598 ±0,031	0,415 ±0,027	0,765 ±0,023	0,550 ±0,090	0,563 ±0,053

3.3.3. Variación estacional en la composición del ensamble de micromamíferos

La composición de especies fue similar entre las diferentes sesiones de trampeo, con predominio del ratón de campo y el hocicudo colorado y con el colicorto pampeano como

tercera especie en importancia (Fig. 3.3).

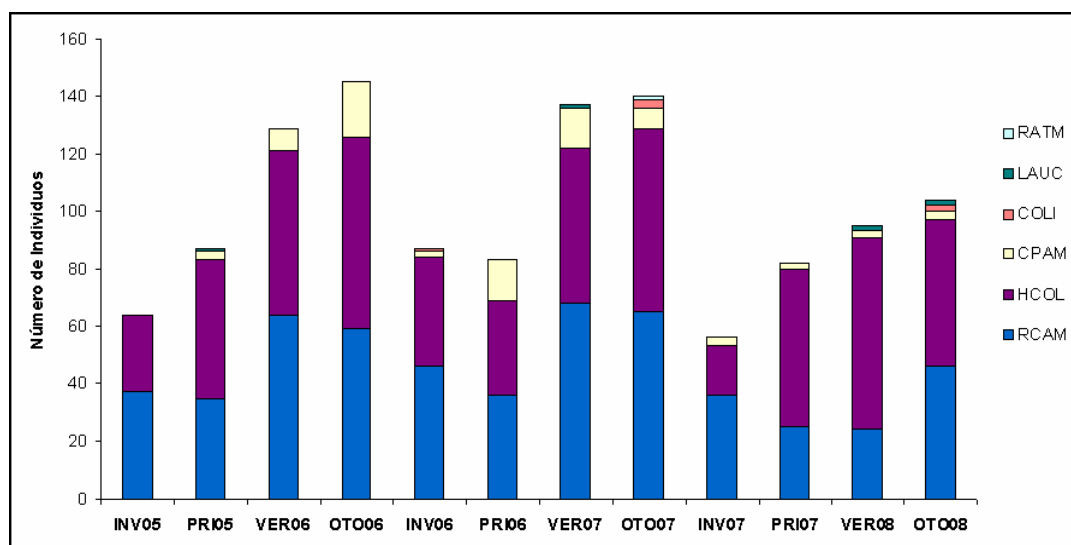


Figura 3.3. Variación estacional en la composición de especies de micromamíferos en las distintas sesiones de trapeo

El otoño fue la estación en la cual se registró la mayor diversidad de especies y el invierno fue la estación con la más baja diversidad, ambos con valores promedio de H' significativamente diferentes entre sí y del resto de las estaciones ($H = 268$; $gl = 3$; $P < 0,05$). Primavera y verano mostraron valores intermedios que no difirieron entre sí ($P > 0,05$). Las estaciones de otoño e invierno presentaron valores bajos de equitatividad promedio y similares entre sí, mientras que las estaciones de verano y primavera presentaron los valores más altos y similares entre sí. Se registraron diferencias significativas entre los valores de J en otoño-invierno respecto a los de primavera-verano ($H = 261,6$; $gl = 3$; $P < 0,05$).

Tabla 3.2. Índices de diversidad (H') y equitatividad (J) promedio de especies de micromamíferos en las diferentes estaciones del año.

	Invierno	Primavera	Verano	Otoño
H'	0,757 ±0,044	0,915 ±0,066	0,900 ±0,046	0,960 ±0,020
J	0,546 ±0,030	0,653 ±0,050	0,649 ±0,033	0,537 ±0,011

Se observaron marcadas variaciones en la abundancia de las especies de

micromamíferos entre estaciones de trapeo (Apéndice 3.5.2) y estaciones del año (Fig. 3.4). El ratón de campo presentó una densidad promedio de 25 ind/ha ($\pm 8,6$). Los valores de densidad mostraron una tendencia similar durante los tres años, con valores mas bajos en primavera que se incrementaron hasta mostrar un máximo en otoño, aunque no se observaron diferencias significativas entre las estaciones (ANOVA; $P > 0,10$). Para el hocicudo colorado la densidad promedio para todo el periodo de muestreo fue de 26,8 ind/ha (± 9). Para esta especie se observaron los valores más bajos en el invierno mientras que los valores máximos fueron registrados durante el otoño, siendo significativamente diferentes entre estas estaciones ($F = 8,14$; $gl = 11$; $P < 0,05$). Por su parte, el colicorto pampeano presentó una densidad promedio de 3,6 ind/ha ($\pm 3,4$). La variabilidad estacional en la densidad de este marsupial fue extremadamente marcada pero con un patrón de variación menos evidente que las otras especies. Presentó los valores mínimos durante el invierno, pero en general sus densidades fueron bajas en todas las estaciones, por lo que no se encontraron diferencias significativas (ANOVA; $P > 0,40$; Fig. 3.4).

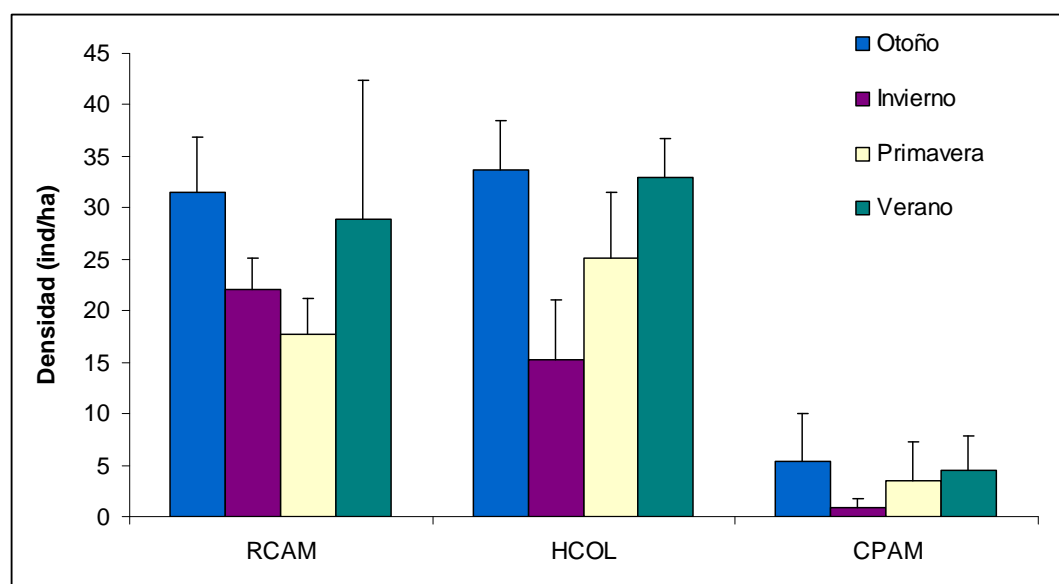


Figura 3.4. Variación en la densidad promedio de individuos entre estaciones del año para las tres especies de micromamíferos más representativas en los trampeos.

Las otras especies capturadas fueron registradas esporádicamente durante el periodo de muestreo y en densidades muy bajas. El colilargo chico presentó una densidad promedio de 0,28 ind/ha ($\pm 0,56$) y fue registrada solamente en otoño e invierno. En una situación similar se presentaron las lauchas, con una densidad promedio de 0,28 ind/ha ($\pm 0,44$) y con capturas solamente en primavera y verano. Por su parte, la rata marrón fue muy escasamente registrada (0,05 ind/ha $\pm 0,16$) y solamente en una estación (Apéndice 3.5.2).

Esta variabilidad estacional también se reflejó en el análisis de cada ambiente en particular (Apéndice 3.5.3). Los ambientes de pastizal natural mostraron, en general, una estructura similar en cuanto al aporte e importancia relativa de las especies a nivel estacional. En el cortaderal se registraron altos valores %FO en todas las estaciones, debido principalmente al aporte del hocicudo colorado que estuvo presente en todas las estaciones y que también fue la especie que realizó el mayor aporte en %N, con del ratón de campo como segunda especie en importancia. En primavera de 2005 y otoño de 2008 los valores de %FO fueron máximos, a causa de las contribuciones de la laucha y el colilargo chico, respectivamente. En el espartillar la especie que realizó el mayor aporte en %FO y %N fue el ratón de campo, que estuvo presente en todas las estaciones. La segunda especie en importancia fue el hocicudo colorado, que solo estuvo ausente en una estación. En otoño de 2006 se registró el mayor valor de %N, mientras que en otoño de 2007 se registró el mayor valor de %FO debido a la presencia simultánea del colicorto pampeano, el colilargo chico y la rata marrón. El hunquillar fue el ambiente más estable en cuanto a las variaciones estacionales en %N y %FO. La especie que realizó el mayor aporte fue el hocicudo colorado junto con el ratón de campo, ya que ambos estuvieron presentes en todas las estaciones (Apéndice 3.5.3).

Los ambientes modificados mostraron una variabilidad mayor que los naturales, con registro de capturas solo para algunas estaciones. En el maizal las capturas se concentraron principalmente en verano y otoño en todos los años, de modo que solo se registraron capturas

en siete sesiones de trapeo. En este ambiente la especie que realizó el mayor aporte fue el ratón de campo. En la pastura también se registró variabilidad en la captura de individuos con registros para diez estaciones, ya que en 2005 no se capturaron ejemplares en este ambiente. El mayor aporte lo hicieron el ratón de campo y el hociquito colorado, en proporciones aproximadamente similares. Los mayores valores de %N y %FO se registraron en verano de 2006 y 2007 (Apéndice 3.5.3).

3.3.4. Características reproductivas de las especies de micromamíferos

Las proporciones de sexos no fueron en general significativamente diferentes de la relación esperada 1:1 (Fig. 3.6). Para el ratón de campo se encontró una mayor proporción total de hembras que machos con una relación 1,2:1, la cual no fue significativa ($\chi^2 = 2,08$; $P = 0,15$). Estacionalmente solo fue favorable a las hembras en otoño cuando se registró una relación 1,7:1 ($\chi^2 = 5,64$; $P = 0,018$). Para el hociquito colorado la proporción de sexos no difirió significativamente del esperado ($\chi^2 = 0,07$; $P = 0,79$) y no fue significativa para ninguna estación ($P > 0,05$). En contraste, el colicorto pampeano mostró una proporción de sexos sesgada hacia los machos (1:1,8), pero no se registraron diferencias significativas en las proporciones totales ni en las estacionales ($P > 0,05$).

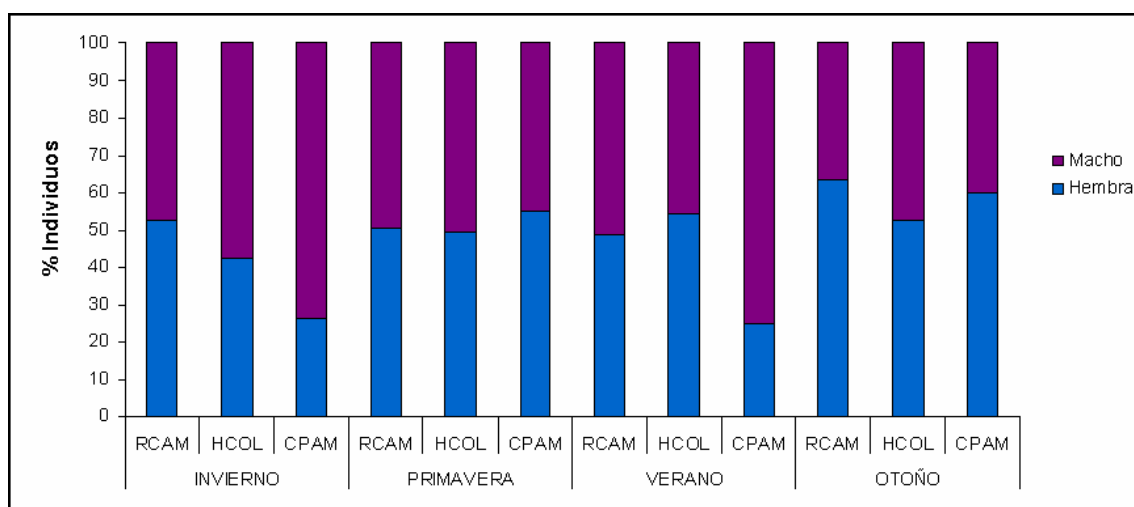


Figura 3.6. Proporciones de machos y hembras en las distintas estaciones del año, para las tres especies de micromamíferos con mayor representación en los trapeos.

Para el ratón de campo y el hocicudo colorado se observó un patrón similar en la variación de la proporción de individuos maduros e inmaduros para los tres años de muestreo (Fig. 3.5).

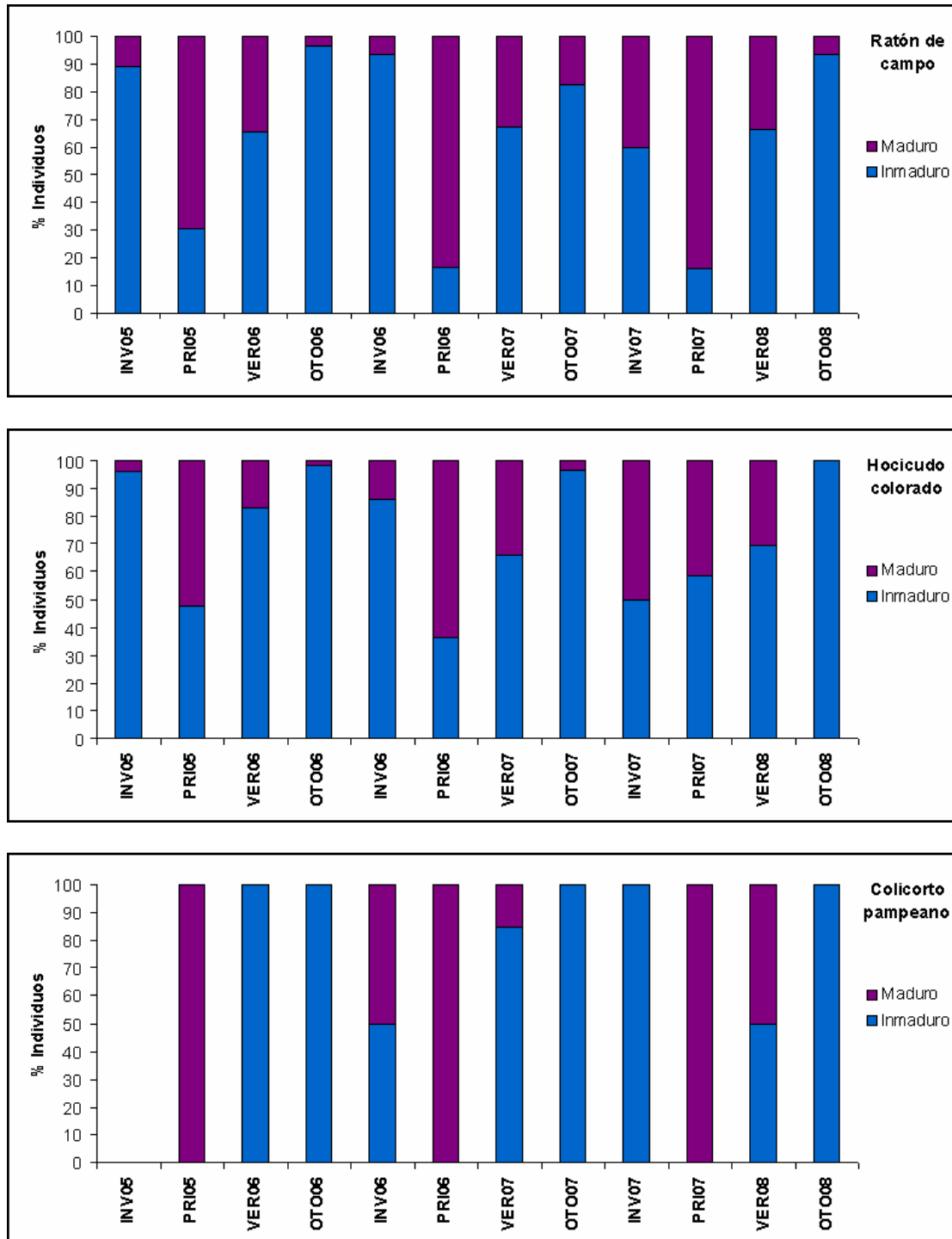


Figura 3.5. Variación estacional en las proporciones de individuos maduros e inmaduros para el ratón de campo, hocicudo colorado y colicorto pampeano

Ambas especies mostraron un aumento gradual en la proporción de maduros desde el otoño, cuando se registró el mínimo, hasta la primavera, estación en la cual se registró la mayor proporción de individuos reproductivamente activos. El colicorto pampeano mostró un patrón algo diferente ya que, si bien fue primavera la estación con mayor proporción de maduros, esta especie no mostró un patrón gradual sino abrupto (Fig. 3.5).

Para el ratón de campo se observaron picos estacionales en el tamaño, encontrándose individuos más grandes durante la primavera, tanto para la LT ($H = 63,21$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) como el P ($H = 122,12$; $gl = 11$; $P < 0,0001$) (Fig. 3.7).

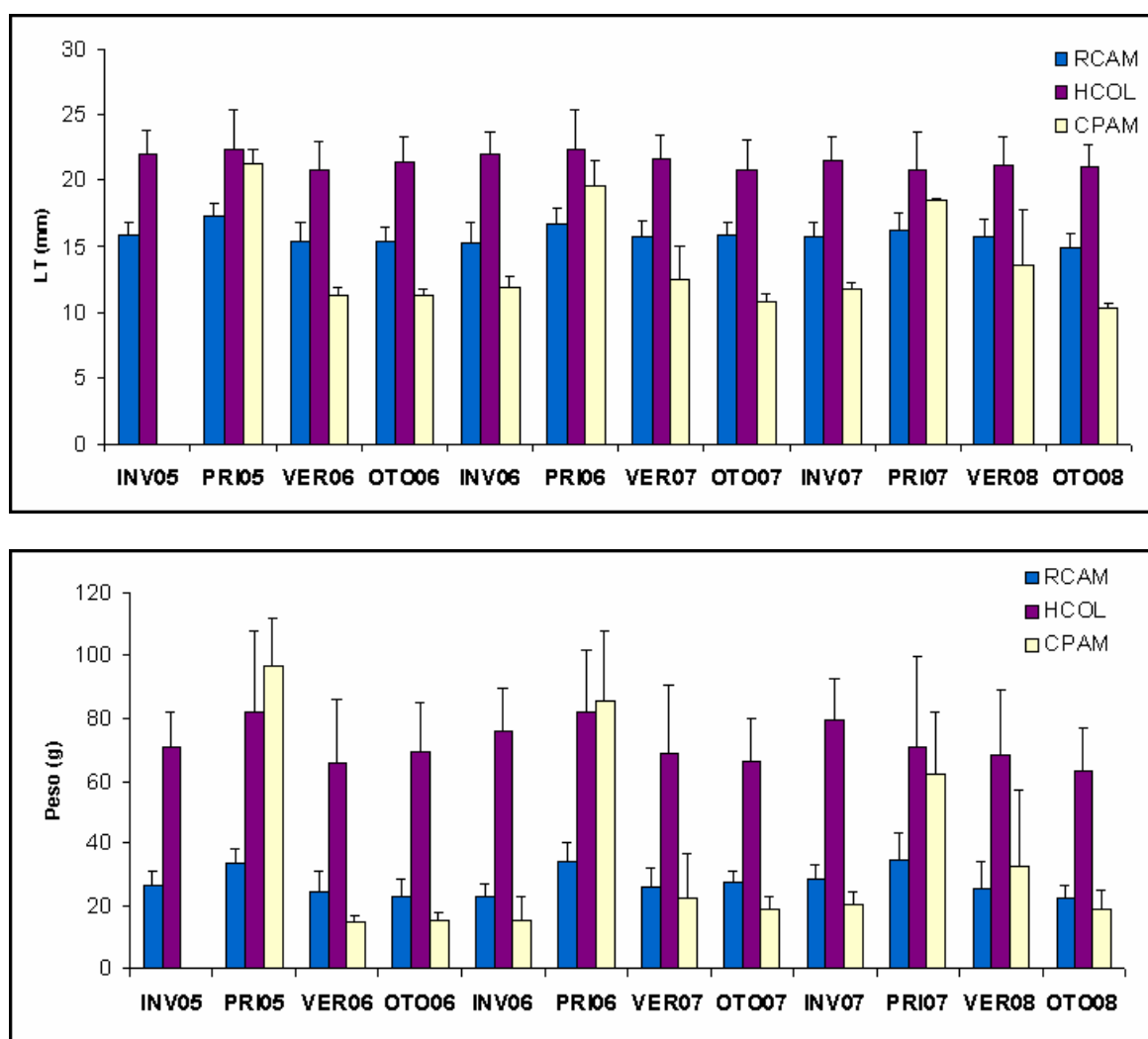


Figura 3.7. Variación estacional en la longitud total y el peso de los individuos para el ratón de campo (RCAM), hocicudo colorado (HCOL) y colicorto pampeano (CPAM) en las distintas sesiones de trampeo de micromamíferos.

Un patrón similar siguió el hocicudo colorado, aunque los picos no fueron tan marcados y en el tercer año se verificó el aumento del tamaño corporal al final del invierno. Los individuos presentaron valores significativamente más bajos de LT y P en otoño y mayores en invierno y primavera (LT: $H = 15,14$; $gl = 11$; $P < 0,0017$; P: $H = 18,65$; $gl = 11$; $P < 0,0003$). El caso más llamativo fue el del colicorto pampeano, ya que esta especie evidenció marcadas diferencias entre los periodos reproductivo y no reproductivo, mostrando un incremento abrupto del tamaño corporal en la primavera para todas las medidas registradas (LT: $H = 36,65$; $gl = 10$; $P < 0,0001$; y P: $H = 39,45$; $gl = 10$; $P < 0,0001$; Fig. 3.7).

3.4. Discusión

El ensamble de roedores presentes en el área de estudio estuvo compuesto mayormente por roedores múridos, siendo las especies dominantes el ratón de campo y el hocicudo colorado y con un bajo aporte del colilargo chico, la laucha y la rata marrón. El colicorto pampeano, único marsupial del ensamble, fue la tercera especie en importancia. No se registraron variaciones importantes en la composición del ensamble entre los diferentes ambientes relevados ni entre las distintas estaciones muestreadas. Por otro lado, las medidas corporales obtenidas para las diferentes especies capturadas fueron ligeramente inferiores o estuvieron dentro de los rangos previamente reportados por Redford y Eisenberg (1992), Gómez Villafañe et al. (2005) y Massoia et al. (2000).

El ratón de campo fue una de las especies dominantes durante todo el periodo de muestreo. Estuvo presente en todos los ambientes relevados, aunque mostró mayor abundancia en pastizales naturales con alta cobertura. Este roedor es común en la región pampeana donde se lo ha encontrado en una diversidad de ambientes (Barlow 1969, Dalby 1975, Zuleta et al. 1988, Bilenca et al. 2007), pero muestra preferencia por aquellos más estables como pastizales y bordes. En el área de estudio se lo considera como la especie más

abundante, aunque los valores de densidad reportados previamente (250 ind/ha; Malizia 1984) difieren ostensiblemente de los encontrados en este estudio (25 ind/ha). Los valores máximos de abundancia y densidad fueron registrados en verano-otoño y los mínimos en invierno-primavera, en coincidencia con los antecedentes para la especie (Dalby 1975, Zuleta et al. 1988, Gómez Villafañe et al. 2005).

El hociquito colorado fue la otra especie dominante durante todo el periodo de muestreo. Este roedor presentó una alta representación en los pastizales de las partes más altas de la marisma (cortaderal y hunquillar) y en menor medida en los otros ambientes relevados. Aunque no existen datos cuantitativos y poco se conoce de esta especie, Malizia et al. (2001) han indicado que es común en el área de estudio especialmente en zonas de pajonales. Los resultados muestran que el hociquito colorado mantiene una abundancia aproximadamente estable todo el año con picos de densidad en verano-otoño. Coincidentemente, Dalby (1975) destaca la estabilidad de esta especie en el área de Balcarce y considera que los aumentos poblacionales se verificarían en distintas estaciones dependiendo del área.

Para el colicorto pampeano se observó una tendencia a una mayor abundancia en los sitios con mayor cobertura vegetal. La densidad máxima se encontró en el cortaderal, el sitio de mayor cobertura, y decreció escalonadamente según la cobertura en cada sitio, hasta hacerse nula en el maizal donde la cobertura es baja la mayor parte del año. Si bien poco se conoce de esta especie, es considerada como una comadreja típica de pastizales donde ocurre en bajas densidades (Redford y Eisenberg 1992), aunque ha sido reportada esporádicamente en otros ambientes como campos de cultivo y pasturas, bordes de arroyos y ambientes rocosos (Reig 1965, Pine et al. 1985, Redford y Eisenberg 1992, Comparatore et al. 1996, Morando y Polop 1997, Pardiñas et al. 2004). Los resultados encontrados muestran una marcada estacionalidad poblacional con picos en otoño y verano.

El colilargo chico fue una especie capturada de manera ocasional durante el periodo de

muestreo. La mayor parte de los individuos fueron encontrados en pastizales naturales, en proporción similar en el cortaderal y el espartillar. Solo una tercera parte de los individuos fueron capturados en ambientes modificados, lo cual contrasta con su registro más frecuente en agroecosistemas pampeanos y ambientes perturbados (Barlow 1969, Gómez Villafañe et al. 2005). En el área de estudio, se considera que el colilargo presenta baja densidad (13 ind/ha, Malizia 1984), aunque este valor resulta muy superior al aquí reportado. Estacionalmente, la captura de individuos estuvo limitada a otoño e invierno. Este resultado coincide con los picos estacionales de abundancia reportados para esta especie, que serían entre marzo y julio (Dalby 1975), y con la abundancia baja a muy baja en todos los otros meses (Belloq 1988).

Para la laucha la mayor parte de las capturas fueron registradas en el maizal durante verano y otoño, que son las estaciones en las que este cultivo presenta su mayor grado de maduración y cobertura. Este roedor granívoro está típicamente asociado a cultivos cíclicos (Belloq 1988, de Villafañe et al. 1992, Gómez Villafañe et al. 2005) y se ha indicado que experimenta periódicamente dramáticos incrementos poblacionales con mínimos en primavera y máximos hacia finales del otoño (Herskovitz 1962, Belloq 1988). Esta especie presentó muy bajas densidades en pastizales naturales, en coincidencia con los antecedentes para la región (Barlow 1969, Bilenca et al. 2007) y para el área de estudio (4 ind/ha; Malizia 1984, Malizia et al. 2001).

Finalmente, solo se capturó un individuo de rata marrón (o rata noruega), la única especie introducida encontrada durante el periodo de muestreo. Este es un roedor terrestre cuyos hábitos se relacionan con la actividad antrópica, por lo que está típicamente asociado a hábitats disturbados (Gómez Villafañe et al. 2005). Sólo de manera infrecuente ha sido reportado para ambientes naturales (Redford y Eisenberg 1992), por lo que resulta curioso que el único ejemplar encontrado haya sido capturado en el espartillar.

Los ambientes de pastizales naturales y los modificados no evidenciaron diferencias importantes en la composición del ensamble de micromamíferos. Esto es resultado de la dominancia del ratón de campo y del hocicudo colorado en todos los ambientes relevados, sumados a la presencia de especies típicas de ambientes con mayor grado de disturbio (laucha, colilargo chico y rata marrón) en los pastizales. Sin embargo, se encontraron diferencias en la diversidad y equitatividad entre los ambientes. Los ambientes naturales mostraron los valores más extremos, ya que se registraron los valores más altos en el cortaderal y el hunquillar y los más bajos en el espartillar, mientras que los ambientes modificados mostraron valores intermedios. Cabe destacar también que los ambientes naturales mostraron una variación estacional en la abundancia de especies que fue mucho más atenuada que la observada en los ambientes modificados. Esto guarda relación con los marcados cambios en cobertura y disponibilidad de refugios y alimento que experimentan los ambientes modificados a lo largo del año (Hodara et al. 2000, Bilenca et al. 2007). En las pasturas la mayor parte de las capturas se efectuaron cerca o dentro de los bordes, donde la cobertura vegetal no sufre tanto el efecto del pastoreo vacuno, mientras que en el maizal el aumento en el éxito de captura dependió del avance en el estado de maduración del cultivo.

Las diferencias a nivel estacional mostraron un patrón repetitivo a lo largo del periodo de muestreo, con los valores más bajos en abundancia y densidad en invierno y primavera y con los más altos en verano y otoño. Coincidentemente, el otoño fue la estación con mayor diversidad de especies, mientras que el invierno fue la estación con menor diversidad. En general, las especies capturadas mostraron también coincidencias en la estacionalidad de sus ciclos reproductivos. La primavera fue la estación reproductiva para el ratón de campo, el hocicudo colorado y el colicorto pampeano, ya que fue en esta estación cuando se verificó la mayor proporción de individuos maduros y el pico de tamaño corporal. En consecuencia, el pico de reproducción durante la primavera para las especies del ensamble derivaría en un

incremento en la abundancia de individuos en las estaciones siguientes, dando como resultado un aumento en la tasa de reclutamiento en otoño.

Este resultado coincide con el reportado para el ratón de campo (Barlow 1969, de Villafañe et al. 1988) y para el hocicudo colorado (Barlow 1969, Redford y Eisenberg 1992), aunque este último presentaría un periodo reproductivo más prolongado que se intensificaría entre septiembre y mayo (Gómez Villafañe et al. 2005). Un patrón similar se observó para el colicorto pampeano, aunque esta especie evidenció cambios abruptos en tamaño y maduración de los individuos durante la primavera. Estas comadrejas tienen un lapso de vida bastante corto (Redford y Eisenberg 1992) y se ha hipotetizado que se trata de una especie semélpara (Pine et al. 1985), lo cual significa que se reproduce por única vez y muere corto tiempo después, como ocurre en algunas comadrejas neotropicales (Rademaker y Cerqueira 2006, Leiner et al. 2008). Los resultados obtenidos en este trabajo, como la baja tasa de recaptura, los marcados cambios estacionales en la proporción de individuos maduros y las variaciones en la proporción de sexos apoyarían esta hipótesis.

El ensamble de micromamíferos presente en el área de estudio presentó en general patrones uniformes en composición de especies y variaciones estacionales en abundancia y densidad. Los ambientes naturales actuarían como reservorios de la biodiversidad de los micromamíferos, la cual se vería reflejada en los ambientes modificados en menor escala. La notable reducción de los ambientes de pastizal hace que la presencia de ambientes con vegetación espontánea como los bordes y el mantenimiento de áreas excluidas de la explotación antrópica dentro de los agroecosistemas aparezcan como los factores fundamentales para el mantenimiento del ensamble de micromamíferos en el área (Ellis et al. 1997, Bilenca et al. 2007).

Conclusiones

- El ensamble de micromamíferos en el área de estudio estuvo compuesto en su mayor parte por especies de roedores múridos.
- El ratón de campo y el hocicudo colorado fueron las especies más frecuentes en los muestreos. El colicorto pampeano, único marsupial capturado, fue la tercera especie en orden de importancia. Además, se capturaron con baja frecuencia ejemplares de colilargo chico, laucha y rata marrón.
- Se registraron pocas variaciones en la composición de especies entre los distintos ambientes relevados. Los ambientes de pastizales naturales presentaron los valores de diversidad de especies más altos (cortaderal y hunquillar) pero también los más bajos (espartillar), mientras que los ambientes modificados de agroecosistemas (maizal y pastura) presentaron valores de diversidad intermedios.
- Se registró un patrón de variación estacional en la abundancia y densidad de micromamíferos, con mínimos en primavera y un aumento gradual hasta el otoño, estación en la cual se registraron los valores más altos. Los ambientes naturales presentaron variaciones estacionales menos marcadas que los modificados, lo cual guardaría relación con las variaciones en cobertura resultante de la explotación productiva en estos últimos.
- Para las tres especies más abundantes se verificó un ciclo reproductivo anual, con máximos en la actividad reproductiva en primavera, cuando se registraron los mayores porcentajes de madurez reproductiva y valores máximos en el tamaño corporal de los individuos. Esto derivaría en un aumento en la tasa de reclutamiento durante el otoño.

3.5. Apéndices

Apéndice 3.5.1. Medidas morfométricas de los roedores capturados, indicando valor promedio \pm DE para las distintas combinaciones de sexo y condición reproductiva.

Especie	Sexo	n	Longitud Total (mm)			Peso (g)		
			Inmaduro	Maduro	Prom. general	Inmaduro	Maduro	Prom. general
Ratón de Campo	Hembra	291	152,3 \pm 11,6	159,2 \pm 10,6	154,5 \pm 11,7	23,6 \pm 4,6	30,1 \pm 7,4	25,7 \pm 6,4
	Macho	243	157,2 \pm 13,0	171,0 \pm 11,0	161,1 \pm 13,9	25,8 \pm 5,3	34,1 \pm 6,9	28,2 \pm 6,8
	Prom. Gral.		154,6 \pm 12,5	164,1 \pm 12,2	157,5 \pm 13,2	24,6 \pm 5,1	31,8 \pm 7,4	26,8 \pm 6,7
Hocicudo colorado	Hembra	286	204,9 \pm 19,5	217,6 \pm 23,7	207,1 \pm 20,8	59,6 \pm 15,8	84,8 \pm 12,6	63,9 \pm 18,0
	Macho	275	215,1 \pm 20,9	234,2 \pm 22,1	220,9 \pm 23,0	69,0 \pm 16,2	95,4 \pm 17,0	77,0 \pm 20,4
	Prom. Gral.		209,6 \pm 20,8	228,3 \pm 23,9	214,1 \pm 23,0	63,9 \pm 16,6	91,6 \pm 16,3	70,5 \pm 20,3
Colicorto pampeano	Hembra	26	108,5 \pm 7,3	172,6 \pm 9,1	129,0 \pm 31,5	16,7 \pm 3,5	50,4 \pm 5,8	27,5 \pm 16,6
	Macho	46	112,9 \pm 6,6	200,8 \pm 24,4	140,3 \pm 43,6	16,4 \pm 3,1	91,3 \pm 22,4	39,7 \pm 37,2
	Prom. Gral.		111,4 \pm 7,1	190,5 \pm 24,3	136,2 \pm 39,8	16,5 \pm 3,3	76,4 \pm 27,0	35,3 \pm 31,9
Colilargo chico	Hembra	1	164,0		164,0	18,0		18,0
	Macho	5	182,4 \pm 9,1		182,4 \pm 9,1	17,9 \pm 2,9		17,9 \pm 2,9
	Prom. Gral.		179,3 \pm 11,1		179,3 \pm 11,1	17,9 \pm 2,6		17,9 \pm 2,6
Lauchas	Hembra	3	127,0 \pm 19,9		127,0 \pm 19,9	13,3 \pm 3,8		13,3 \pm 3,8
	Macho	3	140,0	153,0	146,5 \pm 9,2	11,0		11,0
	Prom. Gral.		130,3 \pm 17,5	153,0	134,8 \pm 18,3	12,8 \pm 3,3		12,8 \pm 3,3
Rata marrón	Hembra	1	380,0		380,0	138,0		138,0
	Prom. Gral.		380,0		380,0	138,0		138,0

Apéndice 3.5.2. Variación en el porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO_i), frecuencia numérica (%N_i) y densidad (δ_i) de las especies de micromamíferos capturadas durante el periodo de muestreo completo.

Especie	INV05			PRI05			VER06			OTO06			INV06			PRI06		
	%FO _i	%N _i	δ _i	%FO _i	%N _i	δ _i	%FO _i	%N _i	δ _i	%FO _i	%N _i	δ _i	%FO _i	%N _i	δ _i	%FO _i	%N _i	δ _i
Ratón de campo	8,33	3,06	20,56	8,33	2,89	19,44	8,33	5,29	35,56	8,33	4,88	32,78	8,33	3,80	25,56	8,33	2,98	20,00
Hocicudo colorado	8,33	2,23	15,00	8,33	3,97	26,67	8,33	4,71	31,67	8,33	5,54	37,22	8,33	3,14	21,11	8,33	2,73	18,33
Colicorto pampeano	0,00	0,00	0,00	8,33	0,25	1,67	8,33	0,66	4,44	8,33	1,57	10,56	8,33	0,17	1,11	8,33	1,16	7,78
Colilargo chico	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,08	0,56	0,00	0,00	0,00
Lauchas	0,00	0,00	0,00	8,33	0,08	0,56	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Rata marrón	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Total	16,67	5,29	56,11	33,33	7,20	58,89	25,00	10,67	80,00	25,00	11,99	95,00	33,33	7,20	68,33	25,00	6,87	55,00

Especie	VER07			OTO07			INV07			PRI07			VER08			OTO08		
	%FO _i	%N _i	δ _i	%FO _i	%N _i	δ _i	%FO _i	%N _i	δ _i	%FO _i	%N _i	δ _i	%FO _i	%N _i	δ _i	%FO _i	%N _i	δ _i
Ratón de campo	8,33	5,62	37,78	8,33	5,38	36,11	8,33	2,98	20,00	8,33	2,07	13,89	8,33	1,99	13,33	8,33	3,80	25,56
Hocicudo colorado	8,33	4,47	30,00	8,33	5,29	35,56	8,33	1,41	9,44	8,33	4,55	30,56	8,33	5,54	37,22	8,33	4,22	28,33
Colicorto pampeano	8,33	1,16	7,78	8,33	0,58	3,89	8,33	0,25	1,67	8,33	0,17	1,11	8,33	0,17	1,11	8,33	0,25	1,67
Colilargo chico	0,00	0,00	0,00	8,33	0,25	1,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,17	1,11
Lauchas	8,33	0,08	0,56	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33	0,17	1,11	8,33	0,17	1,11
Rata marrón	0,00	0,00	0,00	8,33	0,08	0,56	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Total	33,33	11,33	84,44	41,67	11,58	105,0	25,00	4,63	40,60	25,00	6,78	60,00	33,33	7,86	60,56	41,67	8,60	68,33

Apéndice 3.5.3. Variación estacional en el porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO_i) y frecuencia numérica (%N_i) de las especies de micromamíferos capturadas en cada ambiente relevado durante el periodo de muestreo completo. RCAM: ratón de campo, HCOL: hociudo colorado, CPAM: colicorto pampeano, COLI: colilargo chico, LAUC: lauchas, RATM: rata marrón.

Cortaderal (N = 269)		Especie					Total
Estación		RCAM	HCOL	CPAM	COLI	LAUC	
INV05	%FO _i	8,33	8,33	0,00	0,00	0,00	16,67
	%N _i	5,20	4,46	0,00	0,00	0,00	9,67
PRI05	%FO _i	8,33	8,33	8,33	0,00	8,33	33,33
	%N _i	1,86	4,46	0,74	0,00	0,37	7,43
VER06	%FO _i	8,33	8,33	8,33	0,00	0,00	25,00
	%N _i	3,35	5,58	2,23	0,00	0,00	11,15
OTO06	%FO _i	8,33	8,33	8,33	0,00	0,00	25,00
	%N _i	2,97	6,69	4,09	0,00	0,00	13,75
INV06	%FO _i	8,33	8,33	0,00	0,00	0,00	16,67
	%N _i	2,60	0,74	0,00	0,00	0,00	3,35
PRI06	%FO _i	8,33	8,33	8,33	0,00	0,00	25,00
	%N _i	0,37	2,23	3,72	0,00	0,00	6,32
VER07	%FO _i	8,33	8,33	8,33	0,00	0,00	25,00
	%N _i	6,69	4,46	3,35	0,00	0,00	14,50
OTO07	%FO _i	8,33	8,33	8,33	0,00	0,00	25,00
	%N _i	1,49	4,46	0,74	0,00	0,00	6,69
INV07	%FO _i	8,33	8,33	8,33	0,00	0,00	25,00
	%N _i	0,37	0,74	1,12	0,00	0,00	2,23
PRI07	%FO _i	8,33	8,33	8,33	0,00	0,00	25,00
	%N _i	0,74	8,92	0,74	0,00	0,00	10,41
VER08	%FO _i	8,33	8,33	0,00	0,00	0,00	16,67
	%N _i	1,49	3,72	0,00	0,00	0,00	5,20
OTO08	%FO _i	8,33	8,33	8,33	8,33	0,00	33,33
	%N _i	4,46	3,72	0,37	0,74	0,00	9,29
Total general	%FO _i	100,00	100,00	75,00	8,33	8,33	100,00
	%N _i	31,60	50,19	17,10	0,74	0,37	100,00

Apéndice 3.5.3. (Cont.)

Espartillar (N = 180)		Especie					Total
Estación		RCAM	HCOL	CPAM	COLI	RATM	
INV05	%FO _i	8,33	8,33	0,00	0,00	0,00	16,67
	%N _i	5,56	1,67	0,00	0,00	0,00	7,22
PRI05	%FO _i	8,33	8,33	0,00	0,00	0,00	16,67
	%N _i	3,89	3,89	0,00	0,00	0,00	7,78
VER06	%FO _i	8,33	8,33	0,00	0,00	0,00	16,67
	%N _i	6,67	2,78	0,00	0,00	0,00	9,44
OTO06	%FO _i	8,33	8,33	8,33	0,00	0,00	25,00
	%N _i	9,44	6,11	0,56	0,00	0,00	16,11
INV06	%FO _i	8,33	8,33	8,33	0,00	0,00	25,00
	%N _i	3,89	1,11	0,56	0,00	0,00	5,56
PRI06	%FO _i	8,33	8,33	8,33	0,00	0,00	25,00
	%N _i	5,00	2,22	1,11	0,00	0,00	8,33
VER07	%FO _i	8,33	8,33	0,00	0,00	0,00	16,67
	%N _i	7,22	2,78	0,00	0,00	0,00	10,00
OTO07	%FO _i	8,33	8,33	8,33	8,33	8,33	41,67
	%N _i	7,22	1,67	0,56	1,11	0,56	11,11
INV07	%FO _i	8,33	8,33	0,00	0,00	0,00	16,67
	%N _i	3,89	1,11	0,00	0,00	0,00	5,00
PRI07	%FO _i	8,33	8,33	0,00	0,00	0,00	16,67
	%N _i	3,33	2,78	0,00	0,00	0,00	6,11
VER08	%FO _i	8,33	8,33	0,00	0,00	0,00	16,67
	%N _i	5,56	4,44	0,00	0,00	0,00	10,00
OTO08	%FO _i	8,33	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33
	%N _i	3,33	0,00	0,00	0,00	0,00	3,33
Total general	%FO _i	100,00	91,67	33,33	8,33	8,33	100,00
	%N _i	65,00	30,56	2,78	1,11	0,56	100,00

Apéndice 3.5.3. (Cont.)

Hunquillar (N = 245)		Especie			Total
Estación		RCAM	HCOL	CPAM	
INV05	%FO _i	8,33	8,33	0,00	16,67
	%N _i	5,31	4,90	0,00	10,20
PRI05	%FO _i	8,33	8,33	8,33	25,00
	%N _i	2,45	6,12	0,41	8,98
VER06	%FO _i	8,33	8,33	8,33	25,00
	%N _i	2,45	6,94	0,41	9,80
OTO06	%FO _i	8,33	8,33	8,33	25,00
	%N _i	3,67	5,31	2,86	11,84
INV06	%FO _i	8,33	8,33	0,00	16,67
	%N _i	1,63	2,86	0,00	4,49
PRI06	%FO _i	8,33	8,33	8,33	25,00
	%N _i	2,45	3,67	0,82	6,94
VER07	%FO _i	8,33	8,33	8,33	25,00
	%N _i	2,45	6,94	1,63	11,02
OTO07	%FO _i	8,33	8,33	8,33	25,00
	%N _i	6,94	5,31	1,22	13,47
INV07	%FO _i	8,33	8,33	0,00	16,67
	%N _i	1,63	2,86	0,00	4,49
PRI07	%FO _i	8,33	8,33	0,00	16,67
	%N _i	1,63	3,27	0,00	4,90
VER08	%FO _i	8,33	8,33	8,33	25,00
	%N _i	1,63	4,08	0,82	6,53
OTO08	%FO _i	8,33	8,33	8,33	25,00
	%N _i	2,86	3,67	0,82	7,35
Total general	%FO _i	100,00	100,00	66,67	100,00
	%N _i	35,10	55,92	8,98	100,00

Apéndice 3.5.3. (Cont.)

Maizal (N = 44)		Especie				Total
Estación		RCAM	HCOL	COLI	LAUC	
VER06	%FO _i	8,33	8,33	0,00	0,00	16,67
	%N _i	34,09	6,82	0,00	0,00	40,91
OTO06	%FO _i	8,33	0,00	0,00	0,00	8,33
	%N _i	2,27	0,00	0,00	0,00	2,27
INV06	%FO _i	8,33	0,00	0,00	0,00	8,33
	%N _i	2,27	0,00	0,00	0,00	2,27
VER07	%FO _i	8,33	8,33	0,00	8,33	25,00
	%N _i	22,73	4,55	0,00	2,27	29,55
OTO07	%FO _i	0,00	0,00	8,33	0,00	8,33
	%N _i	0,00	0,00	2,27	0,00	2,27
VER08	%FO _i	0,00	0,00	0,00	8,33	8,33
	%N _i	0,00	0,00	0,00	4,55	4,55
OTO08	%FO _i	8,33	0,00	0,00	8,33	16,67
	%N _i	13,64	0,00	0,00	4,55	18,18
Total general	%FO _i	41,67	16,67	8,33	25,00	100,00
	%N _i	75,00	11,36	2,27	11,36	100,00

Apéndice 3.5.3. (Cont.)

Pastura (N = 75)		Especie				Total
Estación		RCAM	HCOL	CPAM	COLI	
VER06	%FO _i	8,33	8,33	8,33	0,00	25,00
	%N _i	17,33	2,67	1,33	0,00	21,33
OTO06	%FO _i	8,33	0,00	0,00	0,00	8,33
	%N _i	5,33	0,00	0,00	0,00	5,33
INV06	%FO _i	8,33	0,00	0,00	8,33	16,67
	%N _i	1,33	0,00	0,00	1,33	2,67
PRI06	%FO _i	8,33	8,33	0,00	0,00	16,67
	%N _i	1,33	4,00	0,00	0,00	5,33
VER07	%FO _i	8,33	8,33	8,33	0,00	25,00
	%N _i	5,33	6,67	1,33	0,00	13,33
OTO07	%FO _i	8,33	8,33	0,00	0,00	16,67
	%N _i	6,67	1,33	0,00	0,00	8,00
INV07	%FO _i	8,33	8,33	0,00	0,00	16,67
	%N _i	1,33	1,33	0,00	0,00	2,67
PRI07	%FO _i	8,33	8,33	0,00	0,00	16,67
	%N _i	1,33	18,67	0,00	0,00	20,00
VER08	%FO _i	0,00	8,33	0,00	0,00	8,33
	%N _i	0,00	10,67	0,00	0,00	10,67
OTO08	%FO _i	8,33	8,33	0,00	0,00	16,67
	%N _i	4,00	6,67	0,00	0,00	10,67
Total general	%FO _i	75,00	66,67	16,67	8,33	100,00
	%N _i	44,00	52,00	2,67	1,33	100,00

CAPÍTULO 4. COMPOSICIÓN DE LA DIETA, AMPLITUD DE NICHOS Y SOLAPAMIENTO TRÓFICO DE LAS RAPACES

4.1. Introducción

La dimensión trófica del nicho es uno de los componentes más importantes para entender como funciona un gremio de predadores en su conjunto. Se ha registrado que las especies que explotan un recurso trófico similar suelen segregarse más comúnmente en el espacio (forrajeando en diferentes hábitats) y en el tiempo (cazando a diferentes horas) que en el tipo de presa que consumen (Jaksic y Marone 2007). Esto ocurre porque habitualmente el espectro de presas potenciales está limitado a la disponibilidad local. En consecuencia, es esperable que se encuentre un mayor agrupamiento de las especies de predadores en el eje alimentario que en el espacio-temporal.

El conocimiento de la ecología trófica es fundamental para entender las estrategias de alimentación y la dinámica del nicho de las aves rapaces (Marti 1987, Bellocq 2000). En este sentido, resulta importante considerar los parámetros que determinan el nicho trófico de las especies para una mejor caracterización de cada predador y del gremio en su conjunto. Cada rapaz se distingue principalmente por la composición de su dieta, la amplitud de su nicho y el tamaño promedio de presa consumida (Marti et al. 2007). Asimismo, se ha observado que estos parámetros no son propiedades fijas de cada especie, sino que varían dentro del rango de distribución y que a partir del estudio de la ecología del gremio trófico se podría reflejar la disponibilidad local de recursos alimentarios (Jaksic 1983). En consecuencia, la depredación conjunta del gremio puede evaluarse a través de los consumos particulares de los miembros que lo componen, considerando de qué modo se superponen los nichos de las especies interactuantes a lo largo del eje trófico.

El objetivo de este capítulo es determinar la estructura del gremio de rapaces que consumen micromamíferos en el área de estudio, en base a la composición de la dieta, la

amplitud del nicho trófico y el grado de solapamiento trófico de las especies que lo componen.

4.2. Materiales y Métodos

4.2.1. Recolección y procesamiento de muestras

Se recolectaron muestras de alimentación (egagrópilas y restos presa) de las especies de rapaces con una frecuencia de 1 a 2 semanas, en perchas identificadas, desde febrero de 2005 hasta agosto de 2008. Las muestras fueron colocadas en bolsas plásticas rotuladas, indicando especie, lugar y fecha. Posteriormente en el laboratorio, las egagrópilas fueron medidas utilizando un calibre digital (precisión 0,01 mm), tomándose la longitud máxima de la egagrópila y el ancho máximo perpendicular a la longitud medida. Para favorecer la separación de los restos, las muestras fueron sumergidas en agua durante 30 minutos y luego disgregadas con ayuda de una pinza de disección. Para cada muestra se separaron todos los materiales óseos y quitinosos, con ayuda de un tamiz (Marti et al. 2007).

4.2.2. Identificación de presas

Se cuantificó el número máximo, mínimo y promedio de ítems presa por egagrópila para cada rapaz. Cada ítem presa fue determinado hasta el último nivel taxonómico posible. La determinación se realizó en base a las series dentarias y huesos largos en el caso de los micromamíferos, utilizando claves y guías (Belloq y Kravetz 1983, Massoia et al. 2000, Gómez Villafañe et al. 2005) y colecciones de referencia de especímenes capturados en el área de estudio (Laboratorio de Vertebrados, FCEyN-UNMDP). Los roedores se clasificaron en cuatro clases de edad en base al desgaste de los molares: cría (tercer molar no emergido), juvenil (tercer molar emergido y bajo grado desgaste de los molares), adulto (moderado-alto nivel de desgaste molar) y viejo (alto-muy alto grado de desgaste de los molares). Este criterio

toma como base los patrones establecidos por Bellocq y Kravetz (1983) y Malizia (1984). Las aves se identificaron en base a cráneos, picos, coracoides y plumas, a través de comparaciones con colecciones de referencia del Laboratorio de Vertebrados (FCEyN-UNMdP). Por último, los anfibios se identificaron en base a mandíbulas y cráneos y los artrópodos en base a élitros y mandíbulas, en ambos casos se realizaron consultas con especialistas para sus determinaciones. Se excluyeron de los análisis aquellas especies de rapaces para las cuales los micromamíferos no fueron la presa principal, tomando como criterio de exclusión que la frecuencia de ocurrencia (proporción de muestras con presas mamíferas) fuese menor al 25%.

La composición de la dieta de cada especie y del gremio en general fue analizada a dos niveles: 1) utilizando el mayor nivel de determinación taxonómica posible y 2) agrupando todas las presas en categorías ecológicas: roedores grandes (>50g adulto), roedores pequeños (<50g adulto), marsupiales, aves, artrópodos y anfibios. Se analizó estadísticamente la composición de la dieta de cada rapaz respecto a una composición equiprobable mediante la prueba de G, utilizando el nivel 2 de agrupamiento de las presas dado que fue el único que permitió una efectiva comparación de las dietas.

4.2.3. Análisis de los parámetros tróficos de las rapaces del gremio

a) Porcentaje de frecuencia numérica y en biomasa de cada ítem presa

El porcentaje de frecuencia numérica (%N_i) es la frecuencia de individuos de la presa *i* expresada como porcentaje del número total de presas identificadas al máximo nivel de determinación taxonómica posible:

$$\%N_i = \left(n_i / \sum_{i=1}^m n_i \right) \cdot 100$$

siendo n_i el número de individuos del ítem presa *i* y m el número total de ítems presentes.

El porcentaje de frecuencia en biomasa (%B_i) es el aporte en biomasa de cada ítem presa dividido por la sumatoria de los aportes en biomasa de todos los ítems presa, expresado

en porcentaje:

$$\%B_i = (B_i / \sum_{i=1}^m B_i) \cdot 100 \quad \text{donde } B_i = n_i \cdot W_i$$

donde B_i representa el aporte en biomasa del ítem presa i , W_i el peso promedio del ítem presa i (discriminado por edades para los micromamíferos) y n_i el número individuos del ítem presa i . Los valores de peso de las presas fueron obtenidos a partir de datos propios o de valores de referencia en el caso de las aves y micromamíferos (Salvador 1988, 1990, Redford y Eisenberg 1992, Gómez Villafaña et al. 2005). Se asignó un peso de 10 g a los anfibios y de 1 g a los artrópodos.

b) Peso promedio de las presas para cada rapaz

Para obtener el valor promedio de peso de presas se utilizó la media geométrica (MG), según la fórmula (Marti et al. 2007):

$$\mathbf{MG}: (X_1 \cdot X_2 \cdot X_3 \cdot \dots \cdot X_n)^{1/n}$$

donde X_i es el peso de cada individuo presa (discriminado por clases de edad para los micromamíferos). Se utilizó una prueba de Kruskal-Wallis para evaluar diferencias de los pesos de las presas entre las especies de rapaces y cuando se encontraron diferencias se realizó una prueba de Dunn para evaluar cuáles especies difirieron entre sí (Zar 1999).

c) Composición de edades de las presas de micromamíferos

A fin de comparar la composición de edades de los roedores presa se agruparon las clases de edad en dos categorías: inmaduros (crías y juveniles) y maduros (adultos y viejos). Se analizó estadísticamente mediante la prueba de G el desvío de la composición de edades para cada rapaz respecto a una composición equiprobable (Zar 1999).

d) Amplitud de Nicho Trófico de cada predator

Se calculó el índice de Levins (B), según la fórmula (Marti et al. 2007):

$$B = 1 / \sum_{i=1}^n p_i^2$$

donde p_i es la frecuencia de cada especie presa y n el número de ítems presa. Los valores de este índice reflejan el uso total de los recursos, independientemente de su disponibilidad relativa y varían entre 1 y n .

Posteriormente, se calculó el índice de Levins Estandarizado (B_{est}), según la fórmula (Marti et al. 2007):

$$B_{est} = (B - 1) / (n - 1)$$

donde B es el índice de Levins y n el número de ítems presa. Este índice es independiente del número de recursos disponibles o reconocidos y es utilizado para realizar comparaciones entre especies, ya que sus valores fluctúan entre 0 y 1 (máxima amplitud de la dieta) (Marti et al. 2007). Los valores de B_{est} promedio se calcularon por el método de *bootstrap*, realizando 100 iteraciones sobre la matriz de datos (Krebs 1989) y se evaluaron las diferencias entre especies mediante un análisis de varianza de una vía por rangos (prueba de Kruskal-Wallis con comparación de Dunn; Zar 1999).

e) Diversidad y equitatividad dietaria de las especies

Se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') y el índice de equitatividad de Pielou (J) para la dieta de cada rapaz tomando en cuenta la composición general de presas al máximo nivel de determinación taxonómica (Krebs 1989). Los valores de H' y J promedio se calcularon por el método de *bootstrap*, realizando 100 iteraciones sobre la matriz de datos (Krebs 1989). Posteriormente, se realizó un análisis de varianza de una vía por rangos (prueba de Kruskal-Wallis con comparación de Dunn; Zar 1999) para evaluar diferencias de los índices entre especies.

f) Solapamiento de Nicho Trófico entre las especies del gremio

Se estimó el solapamiento trófico entre pares de especies, utilizando el máximo nivel de determinación taxonómica, mediante el índice de Pianka (Marti et al. 2007). Se calcularon los valores del índice para las distintas combinaciones de especies para el periodo de muestreo completo y para dos épocas del año, otoño-invierno y primavera-verano.

4.3. Resultados

4.3.1. Composición de la dieta de las rapaces del gremio

Se colectaron muestras de alimentación de 7 especies del ensamble de rapaces en el área de estudio, pero con marcada asimetría en el tamaño muestral (Figura 4.1 y Tabla 4.1). En este sentido, la lechuza de campanario fue la especie mejor representada y la única para la que se tienen registros permanentes de su dieta. Las dietas del lechuzón orejudo, el taguató, el milano blanco y el aguilucho común estuvieron menos representadas y sólo se contó con registros de algunas estaciones o años particulares. Además, se pudieron recolectar escasas muestras alimentarias del halcón plumizo y el gavilán ceniciento.

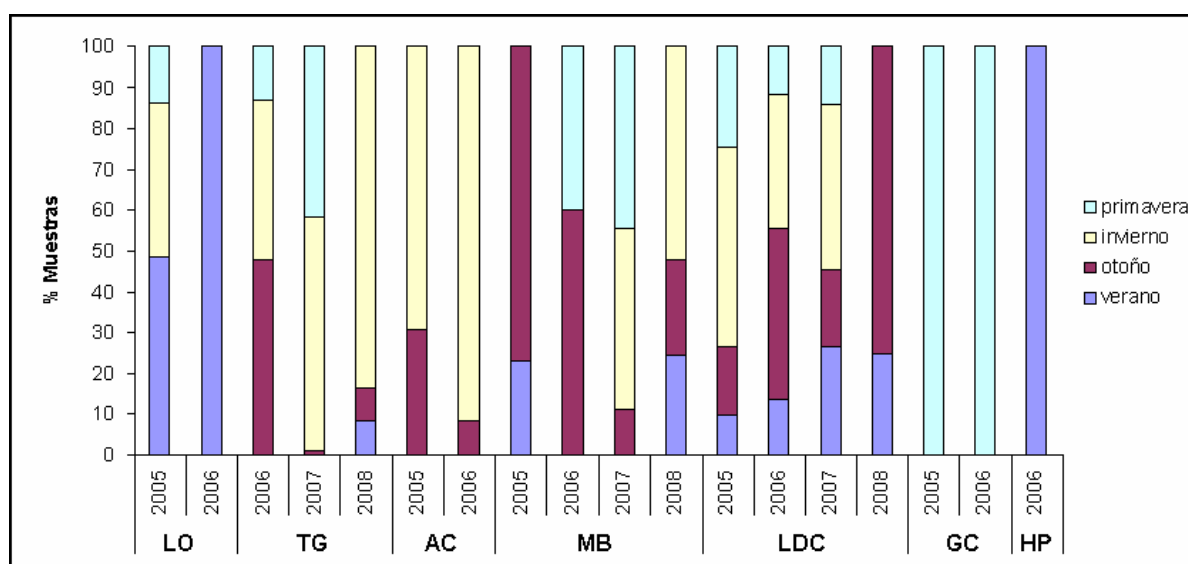


Figura 4.1. Proporción de las muestras obtenidas para cada especie de rapaz en relación al año y la estación en que fueron recolectadas. LO: lechuzón orejudo, TG: taguató, AC: aguilucho común, MB: milano blanco, LDC: lechuza de campanario, GC: gavilán ceniciento, HP: halcón plumizo.

Las egagrópilas de todas las especies fueron de forma oblonga, muy similares entre sí, siendo levemente más redondeada las pertenecientes al taguató. Las egagrópilas de mayor longitud fueron las del lechuzón orejado, el aguilucho común y la lechuza del campanario y las egragrópilas que presentaron mayor número de ítems presa fueron las de la lechuza de campanario y el taguató (Tabla 4.1).

El halcón plumizo y el gavilán ceniciento se excluyeron de los análisis posteriores debido a que los micromamíferos no fueron su presa principal (frecuencia de ocurrencia de mamíferos para ambas especies del 18%), ya que ambas presentaron una dieta básicamente ornitófaga.

Tabla 4.1. Número de individuos aproximado (N_{ind}), número de sitios de recolección (N_{sit}), y número de egagrópilas (N_{ega}), medidas promedio y número de ítems por egagrópila para cada especie de rapaz. Valor promedio \pm desvío estándar.

Especie	N_{ind}	N_{sit}	N_{ega}	Longitud (mm)	Ancho (mm)	Ítems presa/egagrópila		
						Promedio	Máximo	Mínimo
LO	4	2	124	39,8 \pm 7,6	25,5 \pm 5,12	1,59 \pm 0,91	5	1
TG	10	4	262	34 \pm 5,1	26,2 \pm 4,13	2,19 \pm 1,07	7	1
AC	5	2	26	41,3 \pm 13	24,9 \pm 7,67	1,50 \pm 0,98	5	1
MB	12	5	118	34,3 \pm 8,2	21,4 \pm 3,78	1,54 \pm 0,96	4	1
LDC	10	4	991	39,1 \pm 9,7	25,9 \pm 4,95	3,25 \pm 2,10	20	1
HP	1	1	21	31,9 \pm 8,9	19,1 \pm 3,31	1,16 \pm 0,37	2	1
GC	1	1	11	33,4 \pm 9,7	16,1 \pm 2,08	-	-	-

Considerando las cinco especies de rapaces analizadas, se identificó un total de 3931 presas agrupadas en 40 ítems presa: 17 ítems correspondieron a mamíferos, 18 a aves, 4 a artrópodos y uno a anfibios (Apéndice 4.5.1). Conjuntamente, los micromamíferos representaron el 91,2% de las presas totales, con 89,7% de roedores (81,9% de roedores pequeños y 7,8% grandes) y 1,3% de marsupiales. Las aves (4,3%) y los artrópodos (4,3%) presentaron valores relativamente bajos, mientras que los anfibios mostraron valores muy bajos (0,4%). Las especies de rapaces analizadas mostraron una estructura trófica similar, consumiendo aproximadamente dentro del mismo espectro de ítems presa.

Dentro de los falconiformes, el taguató evidenció una alta preferencia por los roedores pequeños que, en conjunto, representaron el 94,4% del número total de presas de esta rapaz ($G = 305,96$; $P < 0,0001$). Las otras presas realizaron un escaso aporte, destacándose los marsupiales con el 2,9%. En cuanto al aporte en biomasa, siguió un patrón similar que el aporte numérico, con los roedores pequeños representando el 86% de la biomasa total (Apéndice 4.5.1).

El aguilucho común también mostró una mayor proporción de roedores pequeños, que representaron el 59,5% del número total de presas. Sin embargo, esta especie también mostró representatividad de roedores grandes que sumaron el 37,8% de las presas totales, por lo cual esta rapaz no presentó una presa significativamente dominante ($G = 0,66$; $P = 0,42$). El mayor aporte en biomasa lo hicieron los roedores grandes (80,4%) y los roedores pequeños contribuyeron solamente con el 18,1% de la biomasa total, a pesar de su dominancia numérica (Apéndice 4.5.1).

Por su parte, el milano blanco mostró una dieta dominada por roedores pequeños ($G = 35,04$; $P < 0,0001$) que sumaron el 80,7% de las presas, aunque también presentó un 15,7% de roedores grandes. En este caso, el mayor aporte a la biomasa la hicieron los grandes roedores (77%), mientras que los pequeños solo aportaron el 21,5% (Apéndice 4.5.1).

Entre los estrigiformes, la lechuza de campanario tuvo una estructura dietaria similar a los falconiformes anteriormente mencionados. La dominancia para esta especie también estuvo marcada por los roedores pequeños con el 84,8% del número total de presas ($G = 855,92$; $P < 0,0001$). Esta fue la rapaz que mostró mayor número de ítems presa y también una alta diversidad, con un aporte importante de artrópodos y aves (5,5 y 3,9%, respectivamente). Los roedores pequeños representaron el 64,1% de la biomasa, mientras que los roedores grandes aportaron el 31,9% (Apéndice 4.5.1).

Finalmente, el lechuzón orejudo mostró un patrón diferente de consumo de presas a

todas las otras especies. En la dieta de esta rapaz predominaron los roedores grandes, con el 55,9% de las presas ($G = 20,73$; $P < 0,0001$). Además, fue importante el aporte de aves y marsupiales (21,6 y 10,3%, respectivamente). Los roedores pequeños representaron apenas el 12,7% del número total de presas. En consecuencia, los roedores grandes también hicieron el mayor aporte en biomasa con un 76,4%. Además, esta especie fue la única para la cual se registró el consumo de marsupiales grandes, como la comadreja colorada y la comadreja overa, que hicieron un importante aporte en número (10,3%) y en biomasa (14,4%) (Apéndice 4.5.1).

El tamaño promedio de presas fue variable entre las rapaces del gremio (Tabla 4.2). El lechuzón orejudo fue la especie que consumió presas más grandes, segregándose del resto de las rapaces estudiadas. Por otra parte, el milano blanco y el aguilucho común mostraron los mayores rangos de pesos de presas consumidas, en especial abarcando las especies de tamaño medio. La lechuza de campanario y el taguató mostraron un rango más restringido de tamaños de presa, depredando preferentemente sobre las especies de menor tamaño. Se registraron diferencias significativas en los pesos promedio de las presas consumidas entre todas las especies de rapaces, excepto entre el milano blanco y la lechuza de campanario y entre el taguató y el milano blanco ($H = 426,77$; $gl = 4$; $P < 0,0001$).

Tabla 4.2. Peso promedio de las presas consumidas por las rapaces estudiadas. Los valores corresponden a la media geométrica \pm error estándar.

Especie	Peso de presas
Lechuzón orejudo	157,3 \pm 9,2
Taguató	24,6 \pm 0,6
Aguilucho común	46,4 \pm 18,2
Milano blanco	35,3 \pm 15,2
Lechuza de campanario	21,5 \pm 0,8

Considerando solamente los mamíferos consumidos los valores de pesos promedio no mostraron importantes variaciones. El peso de los mamíferos capturados por el lechuzón

orejudo y el aguilucho común difirieron significativamente de todas las otras especies, pero no se registraron diferencias en los pesos de las presas consumidas por el taguató, el milano blanco y la lechuza de campanario ($H = 356,45$; $gl = 4$; $P < 0,001$; Fig. 4.2).

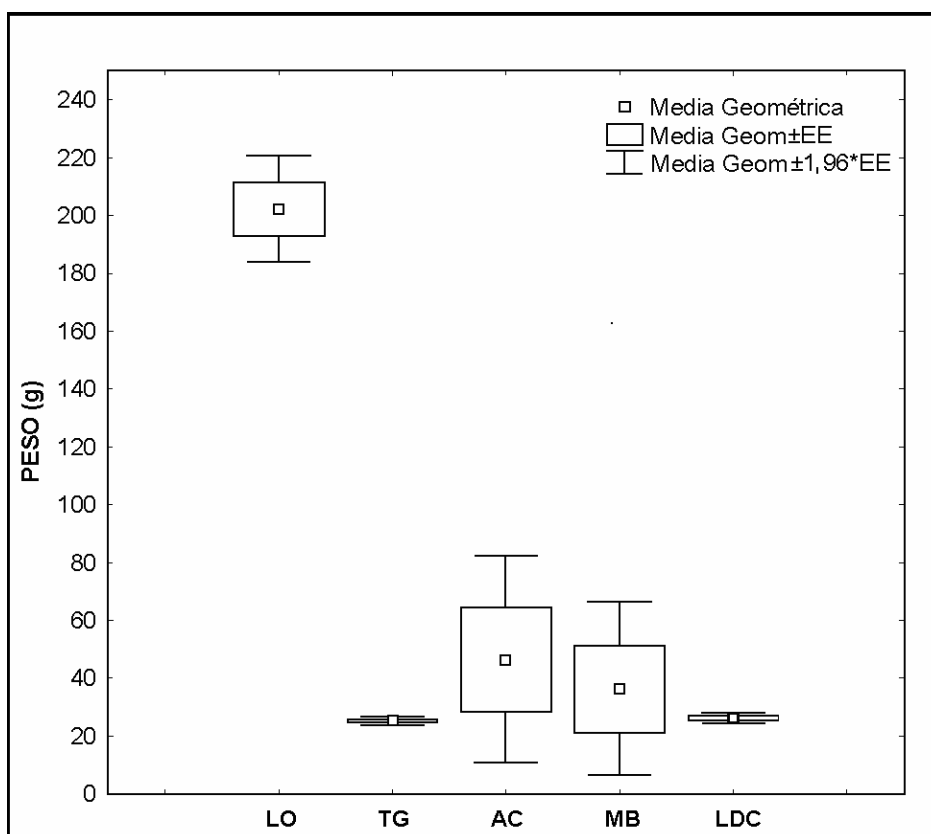


Figura 4.2. Gráfico de cajas mostrando los valores promedio de los pesos de las presas mamíferas para cada especie de rapaz estudiada. LO: lechuzón orejudo, TG: taguató, AC: aguilucho común, MB: milano blanco, LDC: lechuza de campanario

En particular, tres especies de roedores pequeños fueron las que representaron la mayor proporción numérica de las presas (76,9% del total de presas): las lauchas, el ratón de campo y el colilargo chico. La importancia de los mamíferos fue aún más notoria en el aporte a la biomasa (95,8% del total de presas), mayormente por la contribución de los roedores (91,2%). Los ítems más importantes en biomasa fueron las ratas (21,2%) y el ratón de campo (19,8%). El ratón de campo hizo la mayor contribución numérica a la dieta del taguató, el aguilucho común y el milano blanco y fue la segunda presa más importante en la dieta de la

lechuza de campanario. Las lauchas fueron las presas numéricamente más importantes para la lechuza de campanario y la segunda para el taguató y el milano blanco. El colilargo chico fue la tercera presa en importancia para el aguilucho común, la lechuza de campanario y el taguató (Fig. 4.3). Entre los roedores grandes, se destacaron la rata común dominante en la dieta del lechuzón orejudo, el cuis que realizó el mayor aporte en biomasa en la dieta del milano blanco y el aguilucho común y el tuco-tuco que fue el segundo ítem presa en número y biomasa para el aguilucho común (Fig. 4.3).

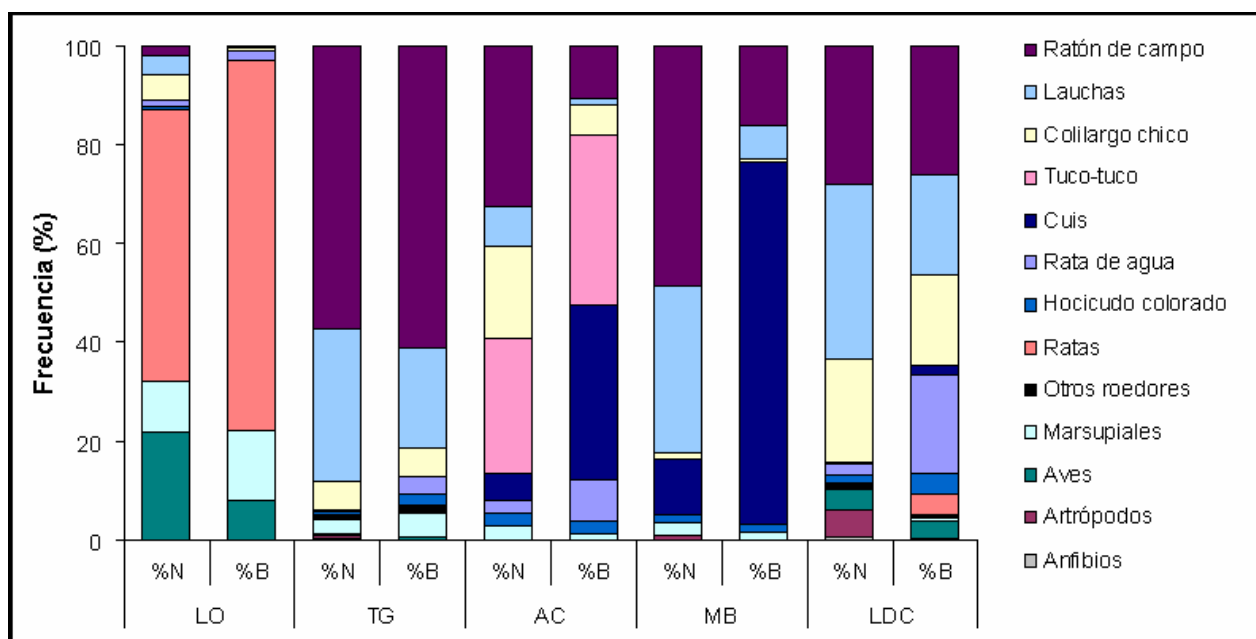


Figura 4.3. Porcentaje de frecuencia numérica y en biomasa de las presas presentes en la dieta de las especies de rapaces estudiadas.

La composición de edades de los mamíferos consumidos por las rapaces también evidenció las diferencias tróficas entre el lechuzón orejudo y el resto de las especies. Para el lechuzón orejudo, los individuos maduros representaron el 81% de las presas entre los roedores pequeños ($G = 4,4$; $P < 0,04$), mientras que entre los roedores grandes y marsupiales la proporción de maduros fue del 70% ($G = 6,2$; $P < 0,02$).

El resto de las especies mostró un patrón similar, con mayor proporción de maduros

entre los roedores pequeños y de inmaduros entre los roedores grandes. En la dieta del taguató el 71,1% de roedores pequeños fueron maduros ($G = 46,7$; $P < 0,001$), mientras que la totalidad de los roedores grandes fueron inmaduros. La misma tendencia se observó en la dieta del aguilucho común, dominando los individuos maduros entre los roedores pequeños (77,3%) aunque no de manera significativa ($G = 3,47$; $P = 0,06$), mientras que el 85% de los roedores grandes fueron inmaduros ($G = 4,01$; $P < 0,05$). El milano blanco y la lechuza de campanario presentaron leves variaciones a este patrón. El milano consumió proporciones similares de maduros e inmaduros para los roedores pequeños (52,3% y 47,7%, respectivamente; $G = 0,11$; $P = 0,74$) y presentó mayor proporción de inmaduros para los roedores grandes (87,5%), aunque ésta no fue significativa ($G = 2,5$; $P = 0,16$). En contraste, la lechuza de campanario presentó predominio de maduros para los roedores pequeños (64,4%; $G = 99,7$; $P < 0,0001$), pero proporciones similares de ambas categorías de edad para roedores grandes (52,9% de maduros y 47,1% de inmaduros, $G = 0,23$; $P = 0,63$).

4.3.2. Amplitud de nicho trófico, equitatividad y diversidad de presas

Los índices de amplitud de nicho trófico fueron variables entre las especies (Tabla 4.3). El lechuzón orejudo, el taguató y la lechuza de campanario mostraron valores de amplitud de nicho bajos, mientras que para el aguilucho común y el milano blanco los valores fueron intermedios. Estos valores reflejan la ausencia de dominancia de algún ítem en la dieta del aguilucho y el milano que, si bien tuvieron menor número de ítems presa, mostraron proporciones aproximadamente similares entre los mismos. Además, las dos especies de estrigiformes mostraron mayores valores de diversidad en sus dietas que las tres especies de falconiformes (Tabla 4.3).

Estos resultados se reflejaron claramente en las comparaciones estadísticas de los índices, que mostraron diferencias significativas entre las distintas combinaciones de pares de

especies en los valores de B_{est} promedio ($H = 405,46$; $gl = 4$; $P < 0,001$), de H' promedio ($H = 411,74$; $gl = 4$; $P < 0,001$) y de J promedio ($H = 435,84$; $gl = 4$; $P < 0,001$), con las siguientes excepciones: el lechuzón orejudo y la lechuza de campanario no mostraron diferencias en los valores de B_{est} ni en los de H' , mientras que el aguilucho común y el milano no mostraron diferencias en los valores de H' ni en los de J ($P < 0,05$).

Tabla 4.3. Valores de los índices de amplitud de nicho trófico (Levins: B y Levins estandarizado: B_{est}) y de diversidad de presas (Shannon-Wiener: H') para la dieta de las especies estudiadas. Valor promedio \pm DE. Letras iguales indican los valores de los índices que no mostraron diferencias significativas entre las especies.

	LO	TG	AC	MB	LDC
N ítems	22	14	8	9	32
Amplitud Nicho					
B	3,26	2,51	4,43	3,00	4,46
B_{est}	0,11 \pm 0,02 ^a	0,12 \pm 0,01	0,45 \pm 0,09	0,30 \pm 0,04	0,11 \pm 0,004 ^d
Diversidad y equitatividad					
H'	1,89 \pm 0,13 ^b	1,31 \pm 0,05	1,56 \pm 0,15 ^c	1,49 \pm 0,08 ^c	1,88 \pm 0,03 ^b
J	0,62 \pm 0,03	0,49 \pm 0,02	0,74 \pm 0,07 ^d	0,69 \pm 0,04 ^d	0,54 \pm 0,01

4.3.3. Solapamiento trófico de las rapaces del gremio

En concordancia con los datos de dieta a nivel específico, el solapamiento entre las rapaces estudiadas fue también variable (Tabla 4.4). El lechuzón orejudo mostró muy bajo solapamiento con todas las otras especies del gremio. El aguilucho común mostró un solapamiento alto con la otra especie del género *Buteo*, el taguató, y valores intermedios con el milano y la lechuza de campanario. Los valores de solapamiento de nicho más altos se registraron entre el taguató, el milano blanco y la lechuza de campanario (Tabla 4.4).

Los patrones generales de solapamiento entre las distintas combinaciones de las especies analizadas fueron similares en los periodos otoño-invierno y primavera-verano, aunque en todas las combinaciones se encontraron mayores valores de solapamiento para otoño-invierno (Tabla 4.4)

Tabla 4.4. Matriz de solapamiento de la dieta de las rapaces (índice de Pianka), para el periodo de muestreo completo, y para dos épocas del año (otoño-invierno y primavera-verano)

<i>Periodo completo</i>	LO	TG	AC	MB	LDC
LO	1	0,074	0,076	0,071	0,124
TG		1	0,716	0,972	0,859
AC			1	0,68	0,669
MB				1	0,851
LDC					1

Otoño-Invierno	LO	TG	AC	MB	LDC
LO	1	0,207	0,132	0,192	0,199
TG		1	0,680	0,979	0,888
AC			1	0,676	0,695
MB				1	0,831
LDC					1

Primavera-Verano	LO	TG	MB	LDC
LO	1	0,017	0,033	0,093
TG		1	0,668	0,600
MB			1	0,795
LDC				1

4.4. Discusión

Las especies de rapaces que consumen micromamíferos en el área de estudio conformaron un gremio trófico con una estructura consolidada. Este gremio estuvo integrado por tres especies de falconiformes, el milano blanco, el taguató y el aguilucho común, y dos de estrigiformes, la lechuza de campanario y el lechuzón orejudo. Para estas especies los roedores fueron en todos los casos las presas más importantes, tanto en número como en biomasa. El halcón plumizo y el gavián ceniciento quedaron excluidos del análisis, ya que los escasos datos obtenidos para estas especies mostraron una dieta eminentemente ornitófaga consistentemente con los antecedentes para la zona (Bó 1999, Bó et al. 2000). Por otra parte, la escasa diferenciación en las medidas de las egagrópilas de las distintas especies indica lo inadecuado de utilizar el tamaño para discriminar la procedencia de estas muestras

alimentarias. En este sentido, la textura y principalmente la correcta identificación de los sitios de perchado y descanso de las rapaces son las herramientas más adecuadas para asignarlas a una especie en particular.

La mayor parte de las especies analizadas consumieron dentro del mismo grupo de presas mamíferas y tuvieron importantes similitudes en los principales parámetros tróficos. Estos resultados deben, sin embargo, ser interpretados con precaución, debido a la asimetría en la cantidad de muestras entre las rapaces consideradas y la variabilidad estacional en la representatividad para cada especie.

La lechuza de campanario realizó un alto consumo de micromamíferos en el área de estudio, con una dominancia numérica de roedores pequeños, pero a la vez fue la especie con el mayor número de ítems presa y con altos valores de diversidad. Estos resultados coinciden con la categorización de la especie como especialista en el consumo de micromamíferos (Herrera y Jaksic 1980, Taylor 1994, Bellocq 2000). Esta especie consume micromamíferos en la mayor parte de su distribución, reflejando así la disponibilidad local de los recursos alimentarios (Taylor 1994, Andrade et al. 2002, Marti et al. 2005). El ratón de campo, el colilargo chico y las lauchas fueron las principales presas en el área de estudio, en concordancia con trabajos anteriores sobre la especie en la región pampeana (Bellocq 1998, 2000, Leveau et al. 2004). Asimismo, el tamaño de las presas concuerda con los valores habitualmente reportados para esta especie (González Acuña et al. 2004).

La otra especie de estrigiforme estudiada, el lechuzón orejudo, mostró una dieta especializada en roedores grandes, con un consumo particularmente alto sobre las ratas. Los resultados concuerdan con los reportados para la zona (Martínez et al. 1996, Isacch et al. 2000) y para otras regiones en cuanto al consumo de roedores grandes (Massoia 1988, Pautasso 2006, Aguiar y Naiff 2008). A su vez, el lechuzón fue la única rapaz en el área de estudio que presentó una proporción significativamente mayor de individuos adultos

independientemente del tamaño de la especie presa. Además, fue la rapaz que presentó mayor proporción de marsupiales en su dieta, siendo la única especie que consumió individuos adultos de especies de grandes como la comadreja overa. Esta composición de la dieta generó una marcada diferencia con las otras rapaces analizadas.

El taguató es una rapaz muy poco estudiada (Haverschmidt 1962, Panasci y Whitacre 2000), pero que ha sido categorizada como insectívoro y con un muy bajo consumo de roedores (<5 %N) en el único trabajo sobre la dieta de la especie realizado en Argentina en la región del espinal (Beltzer 1990). Los resultados obtenidos difieren con esta categorización ya que, al menos para el periodo no reproductivo (otoño e invierno), los micromamíferos fueron la presa principal del taguató en el área de estudio, dominando especialmente los roedores pequeños como el ratón de campo y la laucha. Sin embargo, la presencia de artrópodos a comienzos y finales del periodo invernal hace plausible que esta rapaz pueda cambiar su dieta estacionalmente, con una dieta más insectívora en los meses cálidos.

El aguilucho común ha sido definido como un importante consumidor de micromamíferos en toda su área de distribución (Schlatter et al. 1980, Jiménez 1995, Figueroa Rojas et al. 2003, Baladrón et al. 2006). Los resultados obtenidos aquí muestran una marcada especialización hacia los micromamíferos, con un valor alto de amplitud de nicho trófico dentro de esta categoría de presa. La dominancia numérica de pequeños roedores y la importancia de los tuco-tucos en el aporte en biomasa coinciden también con los reportes previos para la zona (Baladrón et al. 2006).

El milano blanco es otra especie tipificada como especialista en el consumo de micromamíferos en todo su rango de distribución (Dixon et al. 1957, Meserve 1977, Dunk 1995, Schlatter et al. 1997, Scheibler 2004, González Acuña et al. 2009). En concordancia con estos antecedentes, los resultados de la dieta de esta especie muestran un importante consumo de roedores, tanto pequeños como grandes, en todas las estaciones del año. Los

resultados son consistentes con los reportados para agroecosistemas pampeanos (Leveau et al. 2002), con el ratón de campo y la laucha como especies dominantes en la dieta. Asimismo, la contribución de juveniles de cuis a la dieta del milano evidencian la importancia de los roedores grandes para esta rapaz en el presente estudio, lo cual concuerda con los registros de la región del espinal (Sarasola et al. 2007) donde encontraron un alto aporte de juveniles de tuco-tuco en la dieta de esta especie. El rango de presas consumido coincide con los reportados previamente (Dunk 1995, González Acuña et al. 2009) y concuerda la tipificación de esta rapaz como un importante consumidor de pequeños roedores pero con capacidad para capturar grandes (Meserve 1977). Estas características sumadas al alto valor de amplitud de nicho trófico, evidencian un marcado generalismo del milano blanco en el consumo de micromamíferos.

Los resultados muestran que la segregación a través de la dimensión de recursos tróficos de las especies estudiadas no fue muy marcada. El solapamiento entre las especies mostró valores intermedios, siendo más altos en otoño-invierno que en primavera-verano, probablemente como resultado del mayor consumo de roedores por parte de todas las especies en dicho periodo. El consumo de presas alternativas (aves o insectos) durante primavera y verano atenuaría el solapamiento entre las especies del gremio.

En particular, se observó una alta similitud en la dieta de la lechuza de campanario, el milano blanco y el taguató, que mostraron los más altos valores de solapamiento trófico y no difirieron en el tamaño de presas consumidas. El lechuzón orejado fue la única especie que mostró marcadas diferencias dentro del gremio, ya que presentó un bajo grado de solapamiento dietario con todas las otras especies. Esta segregación es el resultado de su consumo diferencial sobre roedores grandes. Además, el lechuzón consumió significativamente mayor proporción de individuos adultos independientemente del tamaño de la presa, mientras que las otras cuatro especies de rapaces mostraron una tendencia hacia el

consumo de una mayor proporción de adultos de los roedores pequeños y de juveniles de los roedores grandes. Consecuentemente, esta rapaz mostró también segregación respecto al tamaño de presas consumidas, con un valor promedio de peso de presas que fue entre 4 y 7,5 veces más grande que para las restantes especies analizadas.

Cabe destacar que las especies relacionadas a nivel filogenético no mostraron una tendencia a presentar similitud en sus parámetros tróficos. Por ejemplo, el taguató mostró mayor solapamiento en su dieta con la lechuza de campanario que con la especie congénere, al aguilucho común, mientras que las dos estrigiformes mostraron muy bajo solapamiento entre sí. Esto indica que al menos a nivel trófico, la proximidad taxonómica entre dos especies no implica una similitud ecológica entre ellas (Losos 2008).

La estructura de los gremios tróficos suele variar tanto espacial como temporalmente (Jaksic 1997). En este sentido, el gremio de rapaces especialistas en micromamíferos presente en el área de estudio presentó algunos rasgos que merecen ser destacados. En primer lugar, estuvo conformado por especies de falconiformes y estrigiformes, por lo que las relaciones taxonómicas no serían determinante para la conformación del mismo (Jaksic 1983). En segundo lugar, la participación de especies diurnas y nocturnas evidencia que las diferencias en los tiempos de actividad no son suficientes para producir segregación dietaria, indicando que las dimensiones trófica y temporal no representan ejes ortogonales (Jaksic 1982, 1997). En tercer lugar, la participación de un visitante invernal, como el aguilucho común que solo pertenece al gremio durante el periodo no reproductivo, indica que la membresía al gremio varía en forma estacional. Posiblemente, la variación estacional en la membresía se verifique también para otras especies. Tal es el caso del taguató, que cambiaría su dieta a una más insectívora durante el periodo reproductivo (M.S. Bó, com. pers.) y lo mismo sucedería probablemente con otras rapaces no representadas en este estudio, como los gavilanes o la lechucita de las vizcacheras que consumirían mayor proporción de mamíferos durante el

periodo no reproductivo (Haug et al. 1993, Simmons 2000).

Conclusiones

- El gremio de consumidores de micromamíferos estuvo conformado por cinco especies de rapaces, dos estrigiformes y tres falconiformes
- Los roedores fueron dominantes en la dieta de todas las especies analizadas tanto en frecuencia numérica como en el aporte a la biomasa
- La dimensión trófica mostró un importante grado de agregación de las especies, mostrando un gradiente relacionado principalmente con el tamaño de la presa. Para el taguató y la lechuza de campanario dominaron los roedores pequeños en número y biomasa, para el milano blanco y el aguilucho común los roedores pequeños dominaron en número y los roedores grandes en biomasa, mientras que para el lechuzón orejado los roedores grandes fueron dominantes en número y biomasa.
- Las especies de roedores que realizaron el mayor aporte numérico a la dieta de las rapaces fueron las lauchas, el ratón de campo y el colilargo chico, mientras que las ratas y el ratón de campo realizaron el mayor aporte en biomasa.
- El aguilucho común y el milano blanco presentaron los valores intermedios de amplitud de nicho trófico, mientras que el lechuzón orejado, el taguató y la lechuza de campanario presentaron valores bajos.
- El solapamiento trófico entre las rapaces presentó valores intermedios. Se registraron altos valores de solapamiento entre la lechuza de campanario, el taguató y el milano blanco. El lechuzón orejado presentó bajo solapamiento con el resto de las especies.
- La participación de especies diurnas y nocturnas en el gremio indica que las diferencias en los tiempos de actividad de los predadores no son suficientes para producir segregación dietaria

4.5. Apéndices

Apéndice 4.5.1. Tabla de presas de las especies de rapaces del gremio. Se consigna el peso promedio de cada ítem presa, el número de individuos (N), el porcentaje de frecuencia numérica (N%), el aporte en biomasa en gramos (B) y el porcentaje de frecuencia en biomasa (B%) en la dieta de cada especie de rapaz. N.I.: ítems presa no identificados. * roedor pequeño, ** roedor grande.

Ítem presa	Peso (g)	Lechuzón orejudo				Taguató				Aguilucho común				Milano blanco				Lechuza de campanario				Total			
		N _i	%N _i	B _i	%B _i	N _i	%N _i	B _i	%B _i	N _i	%N _i	B _i	%B _i	N _i	%N _i	B _i	%B _i	N _i	%N _i	B _i	%B _i	N _i	%N _i	B _i	%B _i
MAMÍFEROS																									
Roedores																									
<i>Akodon azarae</i> *	28,3	4	2,0	113,2	0,3	307	55,3	8688,1	57,4	12	32,4	339,6	10,6	65	46,4	1839,5	14,6	787	26,3	22272,1	23,8	1175	29,9	33252,5	19,8
<i>Calomys</i> spp.*	17,4	8	3,9	139,2	0,3	165	29,7	2871,0	19,0	3	8,1	52,2	1,6	45	32,1	783,0	6,2	988	33,0	17191,2	18,4	1209	30,8	21036,6	12,6
<i>Cavia aperea</i> **	560	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	2	5,4	1120,0	35,1	15	10,7	8400,0	66,7	3	0,1	1680,0	1,8	20	0,5	11200	6,7
<i>Ctenomys talarum</i> **	110,2	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	10	27,0	1102,0	34,5	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	10	0,3	1102	0,7
<i>Holochilus brasiliensis</i> **	266,7	3	1,5	800,1	1,9	2	0,4	533,4	3,5	1	2,7	266,7	8,4	0	0,0	0,0	0,0	63	2,1	16802,1	18,0	69	1,8	18402,3	11,0
<i>Mus musculus</i> *	25	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	2	0,1	50,0	0,1	2	0,1	50	0,0
<i>Necromys</i> spp.*	40	0	0,0	0,0	0,0	5	0,9	200,0	1,3	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	5	0,1	200	0,1
<i>Oligoryzomys flavescens</i> *	26,5	10	4,9	265,0	0,6	30	5,4	795,0	5,3	7	18,9	185,5	5,8	2	1,4	53,0	0,4	588	19,6	15582,0	16,7	637	16,2	16880,5	10,1
<i>Oxymycterus rufus</i> **	77,7	1	0,5	77,7	0,2	4	0,7	310,8	2,1	1	2,7	77,7	2,4	2	1,4	155,4	1,2	48	1,6	3729,6	4,0	56	1,4	4351,2	2,6
<i>Rattus</i> spp.**	291,8	110	53,9	32098	74,3	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	12	0,4	3501,6	3,7	122	3,1	35599,6	21,2
<i>Reithrodon auritus</i> **	66,7	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	9	0,3	600,3	0,6	9	0,2	600,3	0,4
Muridos N.I. **	27,4	4	2,0	109,6	0,3	17	3,1	465,8	3,1	0	0,0	0,0	0,0	1	0,7	27,4	0,2	168	5,6	4603,2	4,9	190	4,8	5206	3,1
Roedores N.I. *	228,8	0	0,0	0,0	0,0	2	0,4	457,6	3,0	0	0,0	0,0	0,0	5	3,6	1144,0	9,1	15	0,5	3432,0	3,7	22	0,6	5033,6	3,0
Marsupiales																									
<i>Didelphis albiventris</i>	390	13	6,4	5070	11,7	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	13	0,3	5070	3,0
<i>Monodelphis dimidiata</i>	46,5	0	0,0	0,0	0,0	16	2,9	744,0	4,9	1	2,7	46,5	1,5	4	2,9	186,0	1,5	9	0,3	418,5	0,4	30	0,8	1395	0,8
<i>Lutreolina crassicaudata</i>	160	4	2,0	640,0	1,5	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	4	0,1	640	0,4
Marsupiales N.I.	121,7	4	2,0	486,8	1,1	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	4	0,1	486,8	0,3
AVES																									
<i>Sicalis</i> spp.	15	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	40	1,3	600,0	0,6	40	1,0	600	0,4
<i>Zonotrichia capensis</i>	22,5	7	3,4	157,5	0,4	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	21	0,7	472,5	0,5	28	0,7	630	0,4
<i>Hymenops perspicillata</i>	26	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	5	0,2	130,0	0,1	5	0,1	130	0,1

Apéndice 4.1. (Cont.)

<i>Asthenes hudsoni</i>	14	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	2	0,1	28,0	0,0	2	0,1	28	0,0
<i>Spartonoica maluroides</i>	13	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	15	0,5	195,0	0,2	15	0,4	195	0,1
<i>Embernagra platensis</i>	46	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	3	0,1	138,0	0,1	3	0,1	138	0,1
<i>Pirocephalus rubinus</i>	13	1	0,5	13,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	2	0,1	26,0	0,0	3	0,1	39	0,0
<i>Carduelis magellanica</i>	15	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	2	0,1	30,0	0,0	2	0,1	30	0,0
<i>Pitangus sulfuratus</i>	70	1	0,5	70,0	0,2	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	1	0,0	70	0,0
<i>Furnarius rufus</i>	64	1	0,5	64,0	0,1	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	1	0,0	64	0,0
<i>Anthus correndera</i>	20	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	1	0,0	20,0	0,0	1	0,0	20	0,0
<i>Passer domesticus</i>	31	5	2,5	155,0	0,4	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	2	0,1	62,0	0,1	7	0,2	217	0,1
<i>Molothrus spp.</i>	52,5	1	0,5	52,5	0,1	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	2	0,1	105,0	0,1	3	0,1	157,5	0,1
<i>Pseudoleistes virescens</i>	71	1	0,5	71,0	0,2	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	1	0,0	71,0	0,1	2	0,1	142	0,1
<i>Zenaida auriculata</i>	135	1	0,5	135,0	0,3	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	1	0,0	135	0,1
<i>Columba picazuro</i>	213	1	0,5	213,0	0,5	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	1	0,0	213	0,1
<i>Myiopsitta monacha</i>	124	16	7,8	1984,0	4,6	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	16	0,4	1984	1,2
Aves N.I.	51,7	9	4,4	465,3	1,1	1	0,2	51,7	0,3	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	28	0,9	1447,6	1,5	38	1,0	1964,6	1,2
ARTROPODOS																									
Quelicerados	1	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	1	0,0	1,0	0,0	1	0,0	1	0,0
Insectos																									
Ortópteros	1	0	0,0	0,0	0,0	4	0,7	4,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	146	4,9	146,0	0,2	150	3,8	150	0,1
Coleópteros	1	0	0,0	0,0	0,0	1	0,2	1,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	8	0,3	8,0	0,0	9	0,2	9	0,0
Insectos N.I.	1	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	1	0,7	1,0	0,0	8	0,3	8,0	0,0	9	0,2	9	0,0
ANFIBIOS																									
Anfibios N.I.	10	0	0,0	0,0	0,0	1	0,2	10,0	0,1	0	0,0	0,0	0,0	0	0,0	0,0	0,0	15	0,5	150,0	0,2	16	0,4	160	0,1
TOTAL		204		43179		555		15132		37		3190		140		12589		2994		93500		3931		167592	

CAPÍTULO 5. PATRONES DE ACTIVIDAD, ESTRATEGIAS DE FORRAJE Y TÁCTICAS DE CAZA DE LAS RAPACES

5.1. Introducción

Los gremios tróficos en las aves rapaces están generalmente compuestos por especies que presentan diferentes periodos de actividad a lo largo del día, ya que incluyen predadores de hábitos diurnos y nocturnos (Marti et al. 1993). Se ha asumido que las diferencias en el tiempo de actividad reducen la competencia por recursos, tales como el hábitat o el alimento (Schoener 1974). Sin embargo, numerosos trabajos han demostrado que la diferenciación en la dimensión temporal del nicho no es suficiente para producir segregación en la dimensión trófica entre predadores simpátricos (por ej. Jaksic 1982, 1983, Jaksic y Carothers 1985, Marti et al. 1993). Es por eso que, además de la determinación del tiempo de actividad, la caracterización y cuantificación del comportamiento de caza de los predadores permiten obtener información valiosa sobre la estructura de dichos gremios (Jaksic 1985).

Del mismo modo, se ha considerado tradicionalmente a los ensambles locales de rapaces diurnas y de rapaces nocturnas como contrapartes ecológicas que cazan a diferentes horas del día (Grossman y Hamlet 1964, Marti y Kochert 1995). Sin embargo, la escasa diferenciación trófica entre ambos grupos parece indicar que la segregación temporal estaría más relacionada con disminuir las interacciones de interferencia que la competencia por el alimento (Jaksic 1983). En este sentido, la inversión del tiempo durante el periodo de actividad, la estrategia de forrajeo y la eficiencia de captura son parámetros importantes para determinar el grado de solapamiento entre las rapaces, aunque éstos son infrecuentemente reportados en la literatura (por ej. Warner y Rudd 1975, Jaksic y Carothers 1985, Toland 1986, Plumpton y Andersen 1997, Aumann 2001b).

La forma en que cada especie de rapaz busca y captura sus presas se relaciona con un

balance entre costos y beneficios de cada estrategia de forrajeo y táctica de caza (Wakeley 1978). Así, estos predadores pueden definirse según dos categorías principales en cuanto a las estrategias de forrajeo (Perry y Pianka 1997). Un predador puede consumir muchas presas de bajo valor energético en el menor tiempo posible, siendo un minimizador de tiempo, o bien dedicar un tiempo más extenso a la actividad de forrajeo y consumir pocas presas de alto valor energético, siendo un maximizador de energía (Schoener 1974, Jaksic 1985). Los minimizadores de tiempo están asociados con la táctica de caza de búsqueda activa. Estos predadores se caracterizan por moverse continuamente y tener amplios rangos de acción y una tasa alta de encuentro con la presa. Usualmente cazan presas pequeñas y abundantes, fáciles de capturar, por lo que suelen presentar una mayor tasa de captura (White et al. 1994, Perry y Pianka 1997). En el otro extremo, los maximizadores de energía se asocian con la búsqueda pasiva desde perchas. Se caracterizan por ser predadores con un rango de acción más estrecho, una movilidad más reducida y una baja tasa de encuentro con la presa (Griffiths 1980, Jaksic y Carothers 1985, Perry y Pianka 1997). Esta táctica es energéticamente menos costosa pero también la tasa de captura suele ser más baja y con un mayor consumo de presas menos numerosas y más grandes (White et al. 1994). Estas categorías no son propiedades fijas de los predadores sino que representan extremos de un continuo (Jaksic y Carothers 1985). Asimismo, la utilización de las estrategias está influenciada por una variedad de factores, tales como el hábitat, el tipo de presa, la disponibilidad de alimento y las condiciones climáticas, pero también hay que tener en cuenta la especie considerada, la edad y el sexo del individuo (Toland 1986, Collopy y Bildstein 1987, Thiollay 1994). La eficiencia del predador será entonces la resultante de la combinación de estos factores (Jaksic 1985).

El objetivo de este capítulo es caracterizar el comportamiento de depredación de las especies del ensamble de rapaces en el área de estudio, mediante la cuantificación de sus presupuestos de tiempo y la descripción de sus estrategias de forrajeo y tácticas de caza.

5.2. Materiales y Métodos

5.2.1. Registros puntuales de actividad

Se evaluaron los patrones generales de actividad de las especies de rapaces mediante registros puntuales de la actividad de los individuos. Los datos fueron obtenidos durante los censos de ruta utilizados para determinar la abundancia y la asociación con los ambientes de las especies del ensamble (Capítulo 2), en los cuales se registró también la actividad de las rapaces observadas. Para estos registros de actividad se consideraron tres grandes categorías preestablecidas: forrajeo, vuelo y perchado (Apéndice 5.5.1). Se estableció la asociación de las especies con cada tipo de actividad comparando los registros de individuos por especie en cada categoría. Las diferencias fueron analizadas mediante la prueba de G, agrupando las frecuencias más bajas cuando fue necesario (Zar 1999).

5.2.2. Presupuestos de tiempo

Se realizaron censos semanales específicos para la cuantificación de actividad de las rapaces a través de los presupuestos de tiempo. Se utilizó el método de registro continuo, mediante el cual las rapaces observadas fueron seguidas en forma continua registrándose sus actividades hasta que eran perdidas de vista (Martin y Bateson 1993). Se anotó el tiempo de inicio y finalización de cada actividad realizada por los individuos y posteriormente se calculó la duración de cada tipo de actividad para cada registro realizado. Se utilizó como unidad muestral cada jornada de observación (episodio), obteniéndose el presupuesto diario (proporción del tiempo destinado a cada actividad), y luego promediando entre todos los episodios para cada especie. En cada caso, se utilizaron las categorías y subcategorías de actividad predefinidas (Apéndice 5.5.1) para establecer los presupuestos de tiempo de cada especie observada (Gaibani y Csermely 2007). Para cada especie, se compararon los valores de la duración promedio de las actividades mediante la prueba de Kruskal-Wallis, con comparaciones de Dunn (Zar 1999).

5.2.2. Estrategias de forrajeo y tácticas de caza

Para analizar las estrategias y tácticas desarrolladas para la captura de presas por parte de cada una de las especies de rapaces, se utilizaron técnicas de ordenamiento sobre los datos de los presupuestos de tiempo destinados al forrajeo. En este caso, se utilizó la información de las proporciones destinadas a los diferentes detalles de las subcategorías de búsqueda activa y búsqueda pasiva de presas (Apéndice 5.5.1), que fueron exploradas mediante análisis de conglomerados. Para esto se utilizaron las distancias euclidianas y el algoritmo de encadenamiento completo de los datos previamente estandarizados (Krebs 1989). De este modo, se obtuvieron ordenamientos de las especies en grupos distintivos según los patrones generales de sus estrategias de forrajeo. Asimismo, se realizó una exploración descriptiva de los datos, detallando el patrón de comportamiento de cada especie con énfasis en las actividades relacionadas con el forrajeo. Para cada detalle de cada subcategoría de actividad se calculó el tiempo promedio destinado a cada uno. Además, cuando fue posible, se cuantificaron los eventos de interacción y vocalizaciones.

Se compararon las tasas de ataques sobre presas para las tácticas de búsqueda pasiva y activa. Para cada tipo de táctica se obtuvo el valor de la tasa de ataques totales y de la tasa de ataques exitosos, promediando los valores de las tasas para las diferentes especies. Las tasas se calcularon como la frecuencia de intentos de captura (totales, fallidos o exitosos) respecto del tiempo destinado a cada táctica, considerando desde el comienzo de la actividad de búsqueda (activa o pasiva) hasta que el individuo dejaba de forrajear (Toland 1986). Se analizaron las diferencias para los valores promedio de las tasas entre ambas tácticas mediante la prueba de t, utilizando los valores transformados para cumplir los supuestos de normalidad y homoscedasticidad (transformación arco seno raíz cuadrada) (Zar 1999). Además, se calculó la eficiencia general de captura para cada táctica, como la relación entre la cantidad de ataques exitosos y la cantidad de ataques totales (Wakeley 1978, Jaksic 1985, Collopy y

Bildstein 1987).

5.3. Resultados

5.3.1. Registros puntuales de actividad

Se observaron marcadas diferencias en las actividades desarrolladas por las rapaces del ensamble a partir de los registros puntuales durante los censos de ruta (Fig. 5.1). Cuatro especies mostraron un predominio de la actividad de perchado por sobre las de vuelo y forrajeo: el halconcito colorado, halcón plumizo y el taguató que fueron registradas mayormente en postes y cableados, y la lechucita de las vizcacheras, que fue registrada casi siempre en el suelo cerca de su cueva (Fig. 5.1). Las dos especies de gavilanes registraron una mayor actividad de vuelo y forrajeo por sobre la de perchado. El milano blanco y el lechuzón de campo fueron registrados realizando todos los tipos de actividad, siendo predominante para estas rapaces las actividades de perchado y forrajeo por sobre la de vuelo. Para la mayor parte de las rapaces registradas los ambientes de borde fueron importantes durante la actividad de forrajeo, en especial para el taguató, el lechuzón de campo y el milano blanco.

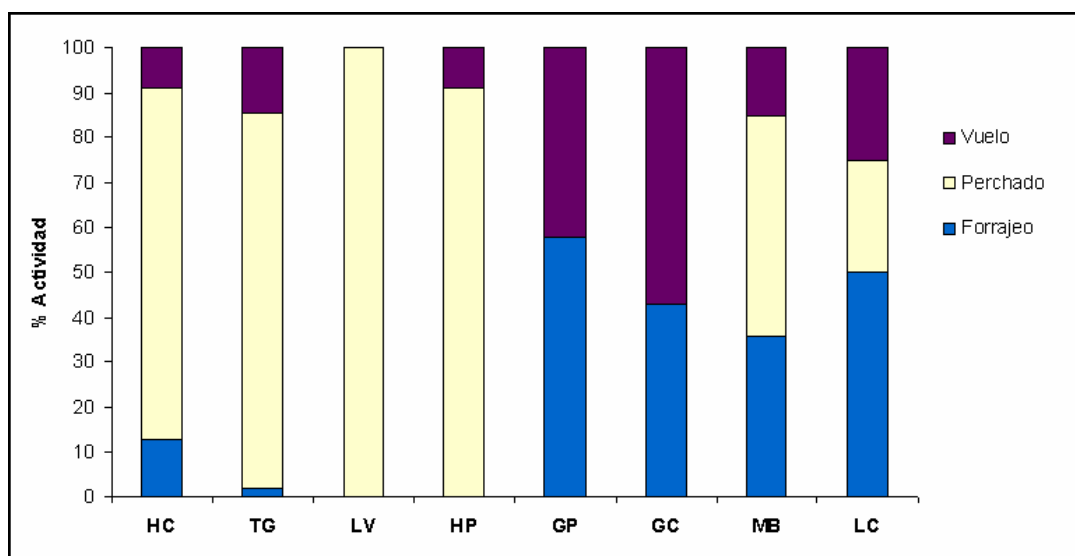


Figura 5.1. Frecuencia de las categorías de actividad registradas para las rapaces en los censos de ruta. HC: halconcito colorado, TG: taguató, LV: lechucita de las vizcacheras, HP: halcón plumizo, GP: gavilán planeador, GC: gavilán ceniciento, MB: milano blanco, LC: lechuzón de campo.

5.3.2. Presupuestos de tiempo

En los registros específicos de actividad se observó una variación entre las distintas especies respecto al número de episodios registrados y al tiempo total cuantificado para cada especie (Tabla 5.1). El milano blanco fue la especie más comúnmente registrada, seguida por el taguató y el gavián planeador, que conjuntamente representaron el 87% del tiempo total registrado. Las demás especies fueron encontradas con menor frecuencia. El esfuerzo de muestreo fue similar en todas las franjas horarias.

Tabla 5.1. Número de episodios para cada especie en los distintos horarios y tiempo total registrado de la actividad de las rapaces.

Especie	Episodios			Total	Actividad (min)
	Mañana	Mediodía	Tarde		
Milano blanco	12	6	6	24	2032
Taguató	10	7	1	18	463
Gavián planeador	10	4	3	17	305
Águila mora		1		1	124
Halcón plumizo	2	1	1	4	117
Aguilucho común			1	1	55
Lechuzón de campo	2			2	37
Gavián ceniciento	3	1	1	5	45
Halconcito colorado	2			2	18
Total	41	20	13	74	3196

Las tres especies con mayor cantidad de registros de actividad, el milano blanco, el taguató y el gavián planeador, presentaron marcadas diferencias en sus patrones de comportamiento (Apéndice 5.5.2). Para el milano blanco, el perchado fue la actividad predominante por sobre la mayor parte de las otras actividades registradas, aunque fueron importantes para esta especie la actividad de forrajeo y el vuelo de tránsito ($H = 79,8$; $gl = 9$; $P < 0,001$). La búsqueda activa fue su principal táctica de caza pero esta especie también desarrolló búsqueda pasiva de presas. El taguató fue mayormente observado durante la actividad de perchado y escasamente durante las otras actividades ($H = 86,8$; $gl = 9$; $P < 0,0001$). La búsqueda pasiva fue dominante como táctica de caza para esta rapaz y utilizó,

además, variadas formas de vuelo. Por su parte, el gavilán planeador, a diferencia de la mayor parte de las rapaces registradas, fue observado con mayor frecuencia durante la actividad de forrajeo, con la búsqueda activa de presas como táctica dominante ($H = 56,5$; $gl = 10$; $P < 0,0001$). Además, mostró una gran variedad de tipos de vuelo, predominado el vuelo de tránsito y el planeado recto y circular (Apéndice 5.5.2).

El gavilán ceniciento fue observado mayormente durante la actividad de vuelo, con predominio del tránsito sobre otras modalidades de vuelo, aunque sólo de manera significativa sobre el vuelo batido ($H = 12,93$; $gl = 5$; $P = 0,024$). Durante el forrajeo esta especie utilizó únicamente la búsqueda activa. Para el lechuzón de campo predominó la actividad de perchado, mayormente en postes de alambrado, y la actividad de forrajeo, aunque no se registraron diferencias significativas ($H = 5,46$; $gl = 4$; $P = 0,243$). Para el halcón plumizo se observó un patrón de comportamiento en el cual predominó la actividad de perchado y, concomitantemente, la búsqueda pasiva como táctica de caza, aunque esta tendencia no fue significativa ($H = 10,35$; $gl = 5$; $P = 0,066$). Un patrón similar presentó el halconcito colorado, que utilizó una táctica mixta para la captura de presas, pero con predominio de búsqueda pasiva, aunque tampoco se registraron diferencias significativas entre las distintas actividades ($H = 7,91$; $gl = 7$; $P = 0,341$). Por su parte, el águila mora sólo fue observada en un episodio, en el cual predominó la actividad de perchado en postes y la búsqueda pasiva como táctica de caza. El aguilucho común también fue registrado en un solo episodio, desarrollando predominantemente la actividad de forrajeo mediante búsqueda pasiva de presas desde perchas altas (Apéndice 5.2).

5.3.3. Estrategias de forrajeo y tácticas de caza

El análisis de conglomerados permitió una categorización de tres grupos principales en base a la diferenciación en el uso de las diferentes tácticas de caza (distancia cofenética =

0,938; Fig. 5.2). En principio, se diferenció el grupo correspondiente a los buscadores activos, integrado por las dos especies de gavilanes, de otro grupo que comprende el resto de las especies. A su vez, este segundo grupo quedó separado en dos subgrupos. Uno de ellos correspondiente a los buscadores mixtos (que pueden utilizar tanto búsqueda activa como pasiva), integrado por el milano blanco y el halconcito colorado, y otro subgrupo integrado por las especies con predominio de búsqueda pasiva (aguilucho común, halcón plumizo, taguató, lechuzón de campo y águila mora) (Fig. 5.2).

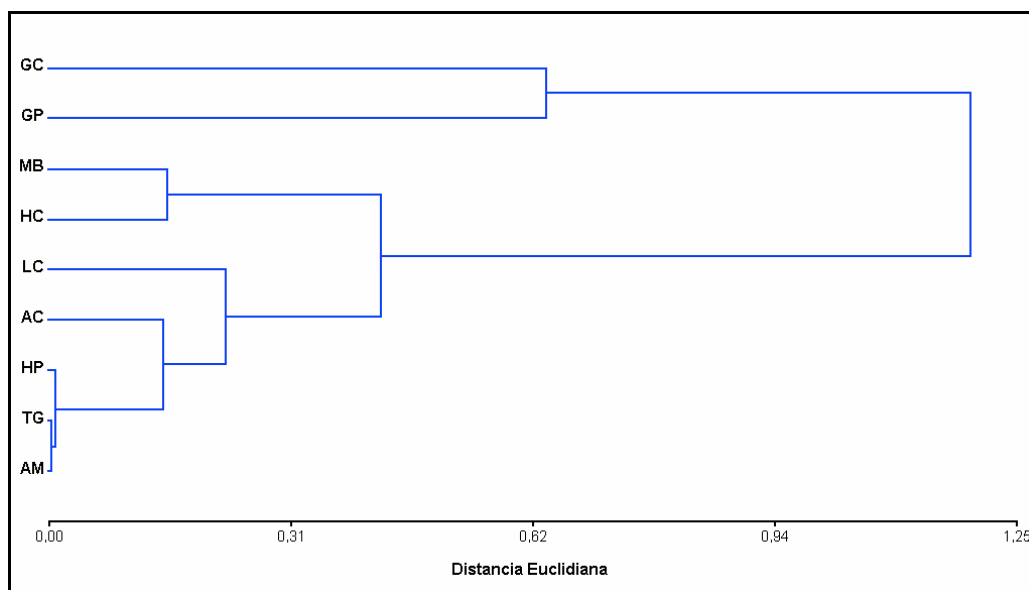


Figura 5.2. Dendrograma mostrando los resultados del análisis de conglomerados generado a partir de los presupuestos de tiempo de forrajeo de las especies de rapaces.

Existieron notorias diferencias en las tácticas de caza utilizadas por las especies, aún para aquellas agrupadas estrechamente en el análisis de conglomerados, que pueden observarse mediante la descripción del comportamiento de captura de cada una.

Una de las especies con mejor registro de actividad de forrajeo fue el gavilán planeador. Para esta especie predominó la búsqueda activa, con episodios de 1,29 min ($\pm 1,2$) de duración promedio. La táctica de caza estuvo caracterizada por vuelo planeado bajo y lento sobre la vegetación ($0,26 \pm 0,26$ min), alternado con vuelos rasantes ($0,25 \pm 0,27$ min). La búsqueda activa de presas finalizó mayormente cuando el individuo inicio el ataque sobre la

presa (29% de los casos), cuando éste se posaba (24%), realizaba interacciones con otras aves (4%) o bien cuando el individuo se alejaba mucho y era perdido de vista (22%). A pesar del abundante número de episodios registrados, fue raro observar esta especie capturando, pudiéndose solo determinar la presa en un caso cuando una hembra adulta capturó un juvenil de liebre (*Lepus europaeus*). Al momento de la captura, los individuos realizaron una suerte de vuelo invertido, arrojándose hasta el suelo para permanecer allí por breves instantes.

La búsqueda activa fue también dominante para la otra especie del género *Circus*, el gavilán ceniciento, pero las técnicas de persecución y captura fueron algo diferentes. El gavilán ceniciento realizó la búsqueda de sus presas mediante vuelo batido veloz sobre la vegetación, con episodios de 2,97 min ($\pm 1,05$). Estos vuelos fueron alternados con vuelos rasantes ($1,24 \pm 1,53$ min) y ocasionalmente con vuelos circulares sobre el parche ($0,65 \pm 0,39$ min).

Para el milano blanco predominó la búsqueda activa sobre la pasiva. Los episodios de búsqueda activa tuvieron una duración promedio de 8,52 min ($\pm 8,03$), utilizando una técnica de halconeo breve ($0,137 \pm 0,14$ min) combinados con traslados cortos en vuelo batido ($0,095 \pm 0,09$ min) o planeado ($0,076 \pm 0,05$ min). Las capturas consistieron en vuelos veloces en picada hasta el suelo ($0,032 \pm 0,015$ min), permaneciendo solo breves instantes en éste ($0,056 \pm 0,042$ min). Las presas fueron generalmente manipuladas en una percha cercana o más raramente en el suelo y fueron ingeridas en 5,34 min ($\pm 5,14$). Se observó un caso en que un milano mató su presa con el pico durante el vuelo. En todas las ocasiones en las que se observaron capturas, las presas fueron pequeños roedores. En varias ocasiones esta especie realizó vuelos circulares de exploración sobre el parche ($0,803 \pm 1,24$ min) y sólo ocasionalmente buscó a sus presas desde perchas ($7,3 \pm 9,98$ min).

El halconcito colorado utilizó predominantemente la búsqueda pasiva sobre la activa. Los episodios de búsqueda pasiva desde perchas fueron de corta duración ($1,48 \pm 1,6$ min). La

búsqueda activa la realizó en episodios de 0,85 min ($\pm 0,84$), utilizando principalmente la técnica de halconeos ($0,15 \pm 0,66$ min) y vuelos en picada ($0,04 \pm 0,57$ min). Esta especie fue raramente observada capturando presas y en las escasas ocasiones donde se observó captura éstas fueron sobre insectos. El halcón plumizo también utilizó con mayor frecuencia la búsqueda pasiva para capturar sus presas, en episodios de 4,91 min ($\pm 3,9$) de duración, alternadas con cambios de percha ($0,44 \pm 0,67$ min), generalmente en postes bajos de alambrados. Las escasas ocasiones en que se observaron capturas para esta especie, las mismas fueron sobre insectos (por ej. odonatos). Para la captura de estas presas realizó ataques breves desde perchas ($0,203 \pm 0,021$ min), realizando la ingesta de la presa en 0,93 min ($\pm 0,65$).

El taguató es una de las especies en la que se registró también un mayor predominio de la búsqueda pasiva. Los episodios de esta actividad duraron en promedio 9,46 min ($\pm 10,1$), interrumpiendo la búsqueda para realizar cambios de percha ($0,138 \pm 0,062$ min) o más raramente para acicalarse o por interacciones con otras especies. Durante la búsqueda pasiva esta especie realizó numerosas vocalizaciones, con una frecuencia promedio de 4,14 ($\pm 2,97$) vocalizaciones por minuto. Se observaron individuos de esta especie persiguiendo aves en una ocasión, y consumiendo pequeños roedores y aves.

El lechuzón de campo cuenta con escasos registros de sus actividades, sin embargo durante éstas desarrolló mayormente actividades de forrajeo. Esta especie fue observada siempre capturando en bordes (cunetas), acechando a sus presas desde los postes de alambrados asociados a este ambiente. Estos episodios de búsqueda pasiva tuvieron una duración de 6,87 min ($\pm 7,26$) y solo muy ocasionalmente realizó búsqueda activa ($1,50 \pm 1,64$ min). El lechuzón capturó sus presas mediante halconeos (0,58 min) y vuelos en picada (0,18 min).

Una de las especies donde se observó con mayor frecuencia el modo de búsqueda

pasiva de presas fue el aguilucho común. Esta especie acechó sus presas desde perchas altas durante lapsos de 2,99 min (\pm 3,16), realizando ataques esporádicos (0,69 min \pm 1,39). Ocasionalmente la búsqueda fue combinada con otras actividades como acicalamientos y cambios de percha. Esta especie fue observada en varias ocasiones capturando roedores grandes (tuco-tucos) que fueron consumidos siempre sobre perchas altas. Finalmente, el águila mora buscó sus presas acechando desde perchas altas (postes de tendido eléctrico). Los episodios de búsqueda pasiva tuvieron una duración de 4,9 min (\pm 5,5), siendo interrumpidos generalmente debido a ataques de otras aves.

Se registraron numerosos eventos de interacción entre las rapaces y otras aves (N = 108). Estas interacciones tuvieron la forma de ataques directos (vuelos en picada), pero también se registraron aproximaciones y hostigamientos (bandadas en vuelo o perchadas en torno al individuo atacado) y eventos de cleptoparasitismo. El águila mora fue la especie para la cual se registraron la mayor cantidad de interacciones (39,8%), seguida por el taguató (25%), el gavián planeador (19,4%), el gavián ceniciento (8,3%), el milano blanco (5,6%), el halconcito colorado y el aguilucho común (ambos < 1%). Las principales especies agresoras fueron el tero (*Vanellus chilensis*) y el chimango. El tero realizó ataques en grupo, en particular sobre las dos especies de mayor tamaño, el águila mora (55%) y el gavián planeador (43%). El chimango realizó ataques sobre casi todas las especies en proporciones similares y, además, actuó como cleptoparásito del gavián planeador y el milano blanco. Otras especies agresoras fueron el carancho que solo realizó ataques sobre el águila mora y el halconcito colorado que atacó en varias ocasiones al taguató. También se registraron ocasionalmente ataques y hostigamientos de calandrias (*Mimus saturninus*), cotorras (*Myiopsitta monachus*) y varios passeriformes no identificados.

En base a los resultados obtenidos hasta aquí se realizaron comparaciones de las tasas de ataques para las tácticas de caza de búsqueda activa y pasiva. Para calcular las tasas de los

buscadores pasivos se consideraron episodios del taguató, el aguilucho común, el halcón plumizo, el lechuzón de campo, el halconcito colorado y el milano blanco, mientras que para las tasas de buscadores activos se consideraron episodios del milano blanco, el gavián planeador, el gavián ceniciento y el halconcito colorado.

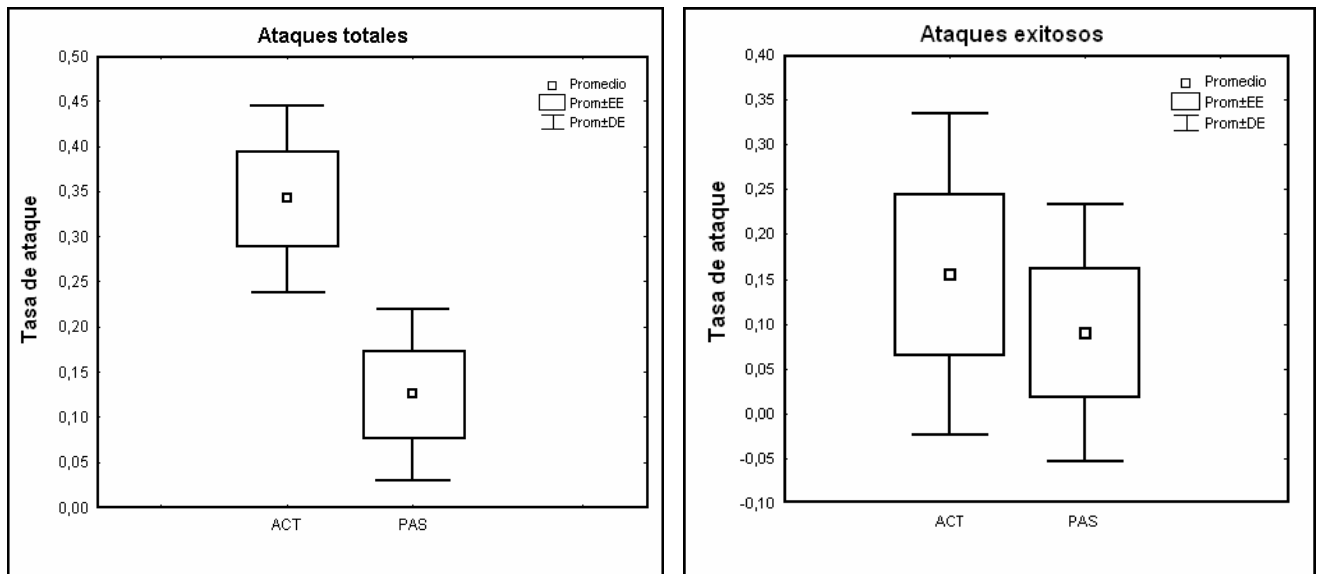


Figura 5.3. Tasa de ataques totales y exitosos de los predadores activos (ACT) y pasivos (PAS).

La tasa de ataques totales fue significativamente mayor para los buscadores activos que para los buscadores pasivos ($0,34 \pm 0,11$ ataques/min y $0,13 \pm 0,12$ ataques/min, respectivamente; $t = 2,94$; g.l. = 8; $P = 0,019$). La tasa promedio de ataques exitosos presentó una tendencia a ser más alta para los buscadores activos ($0,09 \pm 0,14$ ataques exitosos/min) que para los pasivos ($0,03 \pm 0,03$ ataques exitosos/min), pero ésta diferencia no fue significativa ($t = -0,86$; g.l. = 8; $P = 0,47$; Fig. 5.3). La eficiencia general de captura fue mayor para los buscadores pasivos (59%) que para los activos (16%).

5.4. Discusión

Una primera aproximación a la partición del nicho a través de la dimensión temporal corresponde a la diferenciación de los predadores en base a la hora del día en que obtienen el

alimento. Así, puede diferenciarse, en principio, a los predadores diurnos de los nocturnos. En el caso de las rapaces, la mayor parte de los estrigiformes son cazadores nocturnos, mientras que todos los falconiformes y ciertas especies de estrigiformes son cazadores diurnos. No obstante, se ha observado que esta diferenciación temporal no resulta suficiente para una segregación efectiva en la dimensión trófica, ya que el solapamiento entre ambos grupos puede ser alto (Jaksic 1983, Leveau et al. 2004). El ensamble de rapaces en el área estudio estuvo integrado por especies con ambos periodos de actividad (lechucita de la vizcachera y lechuzón de campo), cazadores nocturnos (lechuza de campanario y lechuzón orejudo) y cazadores diurnos (el resto de las rapaces registradas en el presente estudio). Sin embargo, por motivos de logística en este trabajo sólo pudo explorarse la actividad diurna de las rapaces.

Los patrones generales de actividad obtenidos a partir del análisis de los presupuestos de tiempo de las rapaces permiten hacer una primera diferenciación de las especies según la inversión del tiempo en las diferentes actividades. Así se obtuvieron patrones que indican que algunas especies destinaron gran parte de su tiempo a la actividad de perchado y de forrajeo mediante búsqueda pasiva en un extremo (por ej. taguató, águila mora y halcón plomizo) y otras que dedicaron la mayor parte de su tiempo al vuelo y al forrajeo mediante la búsqueda activa en el otro extremo (por ej. los gavilanes), pero la mayor parte de las especies registradas presentaron situaciones intermedias.

Las estrategias de forrajeo de las especies analizadas también presentaron una marcada variabilidad. Sin embargo, un análisis más detallado de las estrategias, mediante la caracterización pormenorizada de las tácticas de caza de las rapaces, permitió separar las especies en grupos definidos. Por un lado, un grupo integrado por los buscadores activos que capturaron sus presas mediante vuelos bajos y rasantes, que incluye al gavilán planeador y al gavilán ceniciento. Esta técnica es común en las especies del género *Circus* que capturan presas en pastizales y áreas abiertas (Collopy y Bildstein 1987, Kitowski 2003, Simmons et

al. 2000). Estas rapaces utilizan el planeo lento para facilitar la detección de presas poco conspicuas como es el caso del gavilán planeador (Thiollay 1994) o el vuelo veloz rasante para generar comportamiento de huída de las presas como es el caso del gavilán ceniciento (Hudson 1984, Jiménez y Jaksic 1988).

El segundo grupo, integrado por predadores con táctica de caza mixta, incluye al milano blanco y el halconcito colorado. Este grupo se diferenciaría del anterior por la utilización de la técnica del halconeo para la captura de presas durante la búsqueda activa. La técnica de halconeo tiene ventajas similares al planeo lento para la detección de presas en ambientes abiertos y es particularmente efectiva en ambientes distribuidos en parches (Thiollay 1994). Esta caracterización para el milano coincide con reportes previos en Sudamérica (Jaksic et al. 1987) y Norteamérica (Warner y Rudd 1975, Dunk 1995) y para otras especies del género en distintas partes del mundo (Mendelsohn y Jaksic 1989). Para el halconcito colorado, los resultados son similares a los encontrados en otros lugares de su rango de distribución (Collopy 1973, Smallwood y Bird 2002) y en general para varias especies del género (por ej. *F. columbaris*, Sodhi et al. 1991).

Un tercer grupo integraría el resto de las especies, en las cuales predomina la táctica de búsqueda pasiva. Este grupo fue el más diverso, ya que incluyó una especie de estrigiforme (el lechuzón de campo) y cuatro falconiformes (el aguilucho común, el taguató, el halcón plumizo y el águila mora). El lechuzón de campo utilizó predominantemente la búsqueda pasiva, una táctica que ha sido registrada en la mayor parte de los estrígidos (Marks et al. 1994). Sin embargo, utilizó también ocasionalmente la búsqueda activa que sería una táctica frecuente para esta especie (Toland 1986, Marks et al. 1994, Wiggins et al. 2006). El aguilucho común, el taguató y el águila mora presentaron una táctica similar, con la búsqueda desde posiciones elevadas en perchas altas como principal técnica para la captura de presas. Este comportamiento es típicamente asociado a los buteoninos en general (Toland 1986,

Leyhe y Ritchison 2004, Wuczynski 2005) y concuerdan con los reportados para el aguilucho común en el área de estudio (Baladrón et al. 2006) y para el taguató en Centroamérica (Panasci y Whitacre 2000), pero contrastan con los reportados para el águila mora en Chile (Jiménez y Jaksic 1991) que consideran a esta especie como un buscador activo mediante planeos altos y secundariamente como buscador pasivo. Por su parte, el halcón plumizo sería una especie versátil en cuanto a su comportamiento de forrajeo, ya que ha sido registrado utilizando una diversidad de técnicas de caza que parecen depender del tipo de presa capturada (Keddy-Hector 2000).

La comparación de las estrategias de forrajeo a partir del análisis de las tasas de captura mostraron dos patrones claros. Los buscadores activos fueron minimizadores de tiempo, ya que presentaron una tasa mayor de ataques sobre presas pero con una baja eficiencia de captura. Esta estrategia implica un mayor costo energético en la actividad de búsqueda, pero que se compensaría con una mayor tasa de encuentro de presas potenciales (White et al. 1994), resultando en un menor tiempo dedicado al forrajeo (Jaksic 1985, Toland 1986). En contraste, los buscadores pasivos fueron maximizadores de energía, ya que presentaron una baja tasa de ataques pero con una eficiencia marcadamente mayor. Esta estrategia demandaría un menor costo energético en la actividad de búsqueda, pero la tasa de encuentro de presas potenciales sería más baja, por lo que aumentaría el tiempo dedicado al forrajeo (Toland 1986, White et al. 1994).

Se registraron numerosos eventos de interacciones agonísticas entre las especies estudiadas y otras aves. Esta es una respuesta habitual de las aves de menor tamaño ante la presencia de un predador potencial, ya sea como una respuesta territorial o de defensa durante el periodo reproductivo (Newton 1979, Gaibani y Csermely 2007). Estas interacciones se produjeron principalmente sobre las especies de mayor porte (por ej. águila mora y gavilanes) que además son potenciales predadores de aves (Hiraldó et al. 1995, Bó et al. 1996). Es

destacable también la participación del chimango en las interacciones, las cuales estén probablemente más ligadas al comensalismo y cleptoparasitismo (Copello y Favero 2001, Baladrón et al. 2009).

Conclusiones

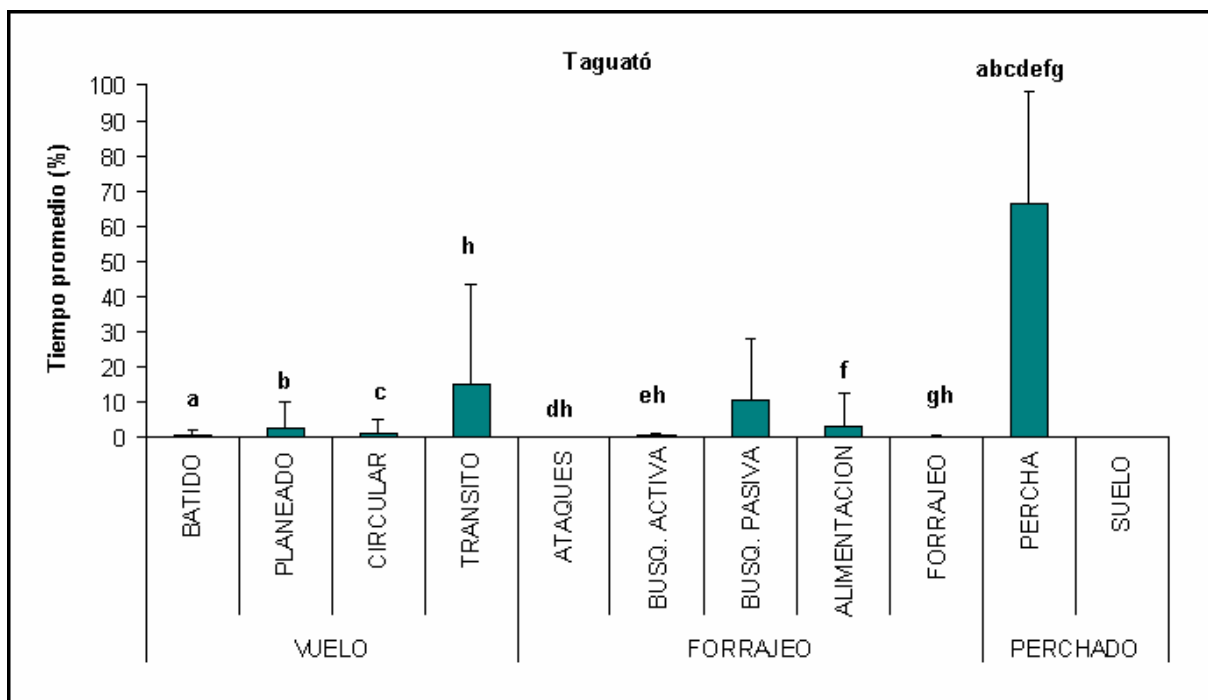
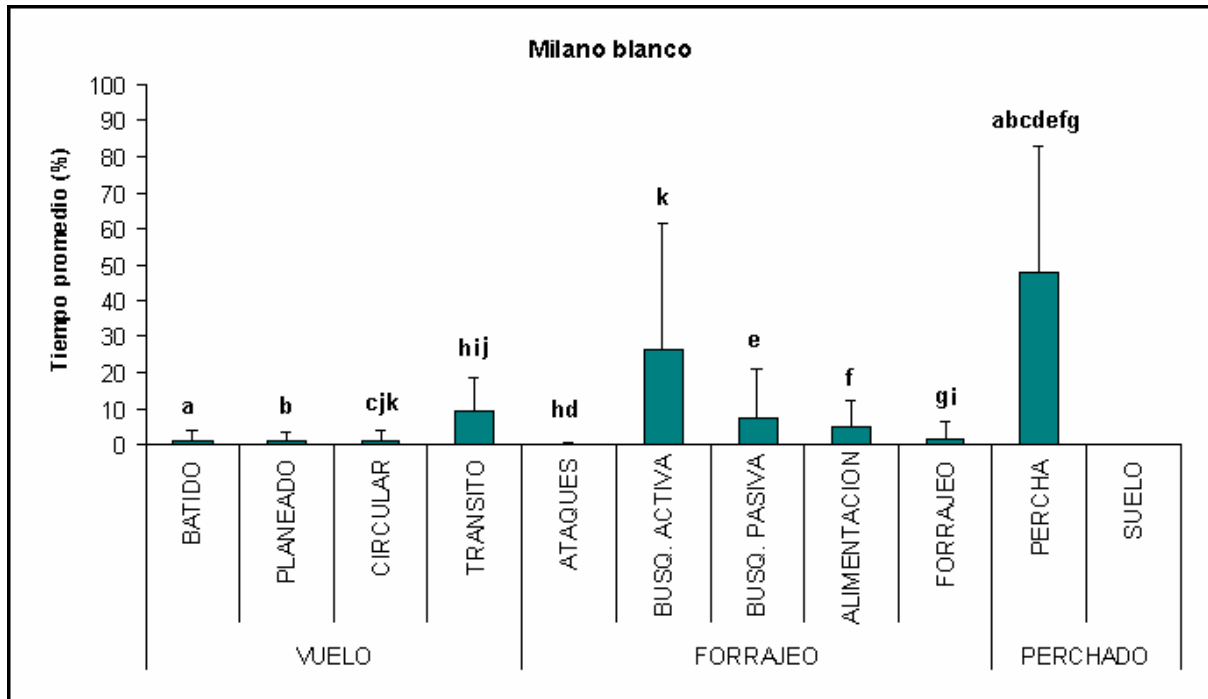
- Los registros de la actividad de las rapaces indicaron que el perchado fue dominante en el patrón de actividad del milano blanco, el taguató y la lechucita de las vizcacheras.
- Las actividades de perchado y forrajeo fueron conjuntamente predominantes para varias especies, como el halconcito colorado, el halcón plumizo, el lechuzón de campo, el aguilucho común y el águila mora.
- La actividad de vuelo y forrajeo fueron especialmente importante para el gavilán ceniciento y para el gavilán planeador.
- Se diferenciaron tres grupos en relación a su comportamiento de forrajeo, según el predominio de la táctica de caza de búsqueda activa de presas, de búsqueda pasiva o de una táctica mixta.
- Las especies para las cuales predominó la búsqueda activa fueron el gavilán planeador y el gavilán ceniciento.
- Las especies para las cuales predominó la búsqueda pasiva fueron el halcón plumizo, el lechuzón de campo, el aguilucho común, el taguató y el águila mora.
- Entre los buscadores mixtos con predominio de búsqueda activa se registraron el milano blanco y el halconcito colorado.
- Los buscadores activos presentaron una mayor tasa de ataque sobre presas y una menor eficiencia que los buscadores pasivos.

5.5. Apéndices

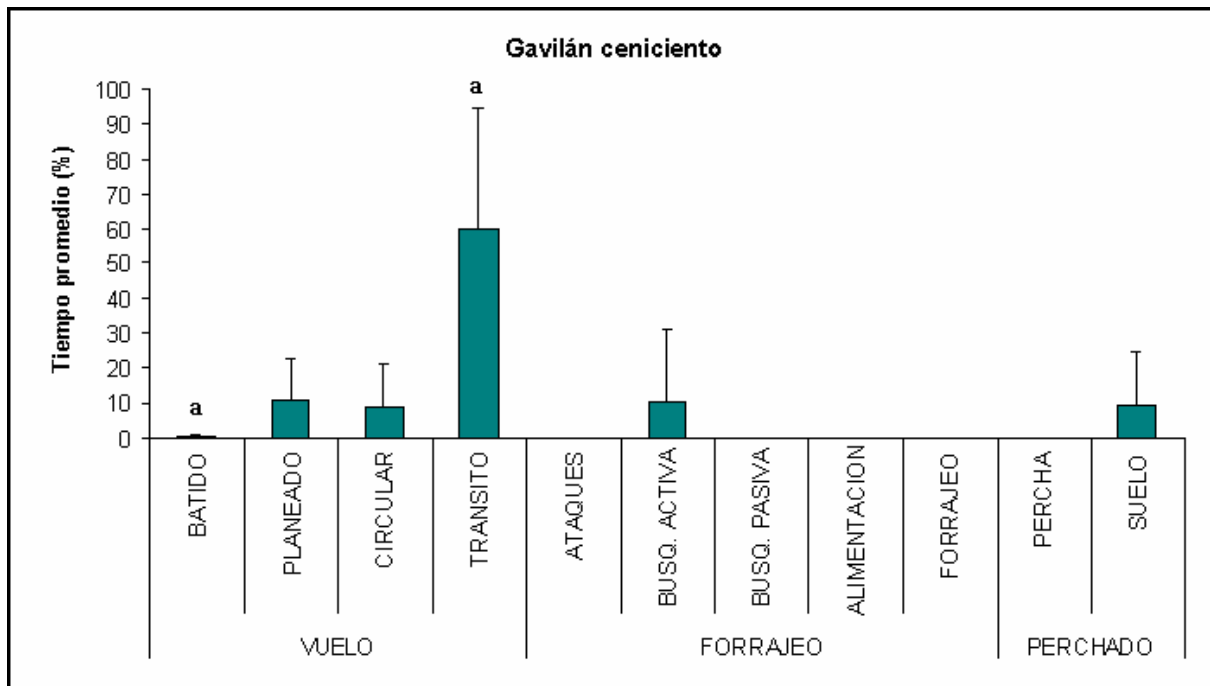
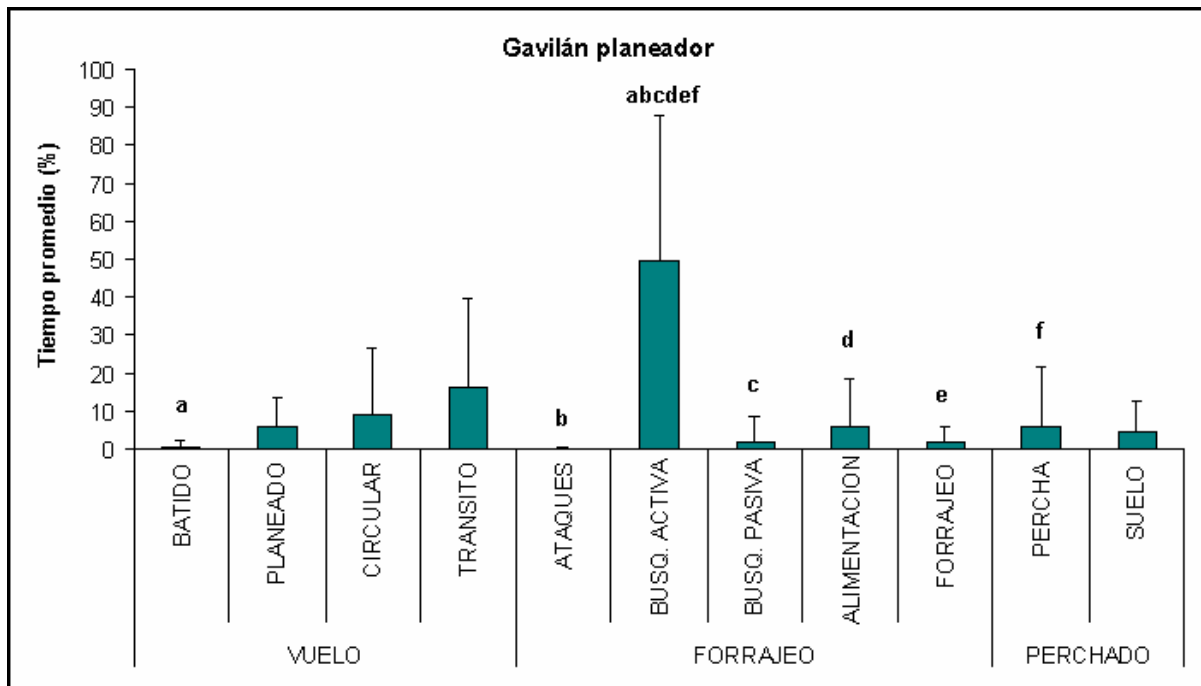
Apéndice 5.5.1. Categorías, subcategorías y detalle de actividad utilizados para los registros puntuales y describir el presupuestos de tiempo y las estrategias de forrajeo de las rapaces.

CATEGORÍA	SUBCATEGORÍA	DETALLE	
En vuelo	<i>Planeado</i>		
	<i>Batido</i>		
<i>Tránsito</i>			
<i>Circular</i>			
Perchado	<i>Percha</i>		
	<i>Suelo</i>		
Forrajeo	<i>Búsqueda activa</i>	<i>En vuelo</i>	<i>Combinado (cazando)</i>
			<i>Planeado recto</i>
		<i>Planeado circular</i>	
		<i>Batido</i>	
		<i>Ascendente</i>	
	<i>Descendente</i>		
	<i>En picada</i>		
	<i>Rasante</i>		
	<i>Halconeo</i>		
		<i>Perchado</i>	
	<i>Búsqueda pasiva</i>	<i>Perchado</i>	<i>En percha</i>
			<i>En suelo</i>
		<i>En vuelo</i>	<i>Cazando</i>
			<i>Cambio de percha</i>
	<i>Ataque</i>	<i>Exitoso</i>	
		<i>Fallido</i>	
	<i>Alimentación</i>	<i>Manipulando</i>	<i>En percha</i>
			<i>En suelo</i>
		<i>En vuelo (transporte)</i>	
		<i>Comiendo</i>	
	<i>Forrajeo (otros)</i>		

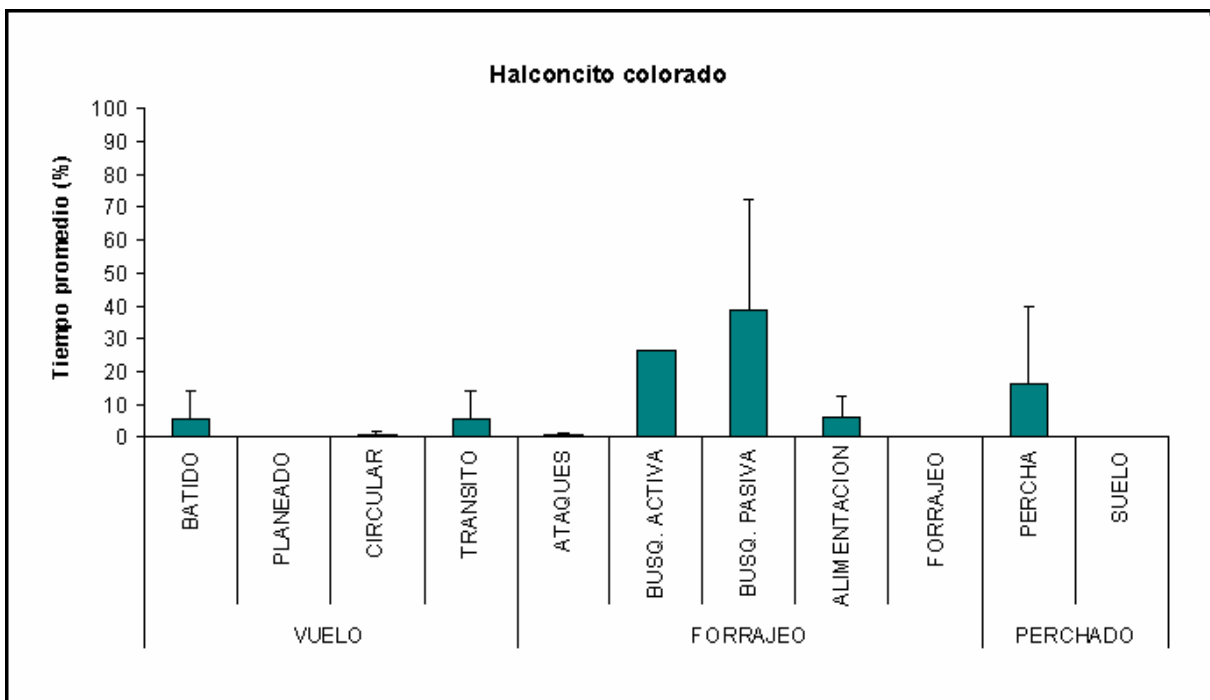
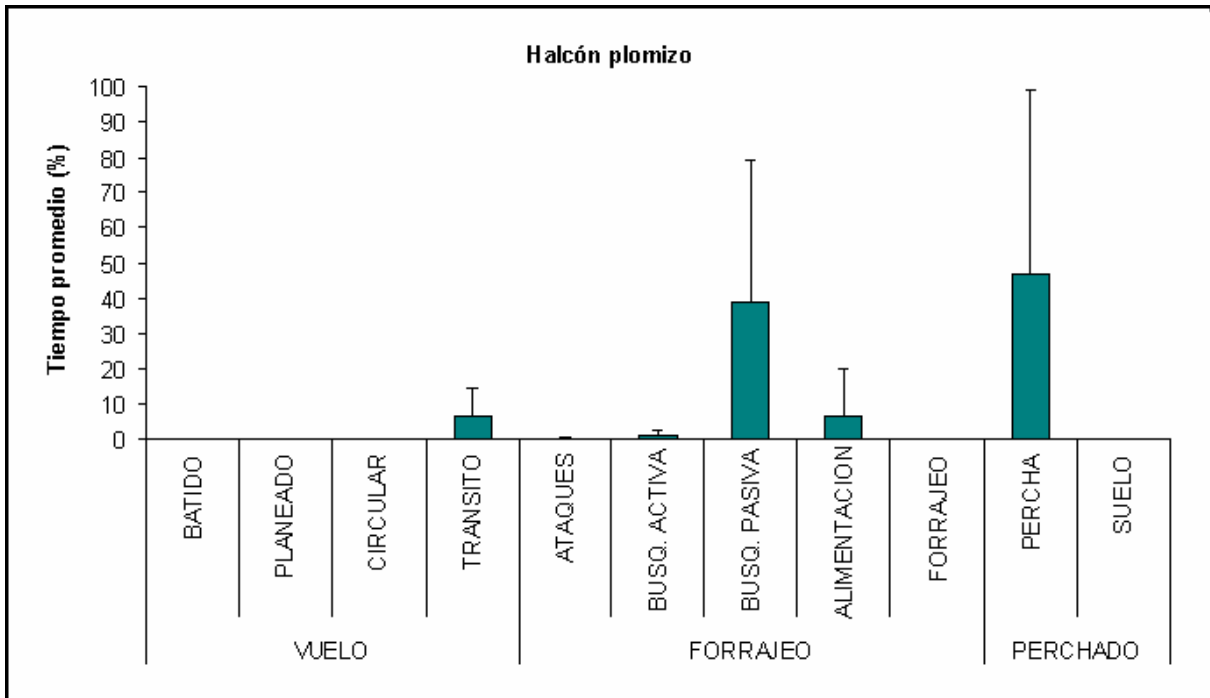
Apéndice. 5.5.2. Presupuestos de tiempo de las especies de rapaces registradas. Los valores se expresan como proporción de tiempo promedio (\pm DE), excepto para el águila mora para los cuales se observó un episodio para cada subcategoría registrada. Letras iguales indican diferencias significativas (Kruskall-Wallis; $P < 0,05$).



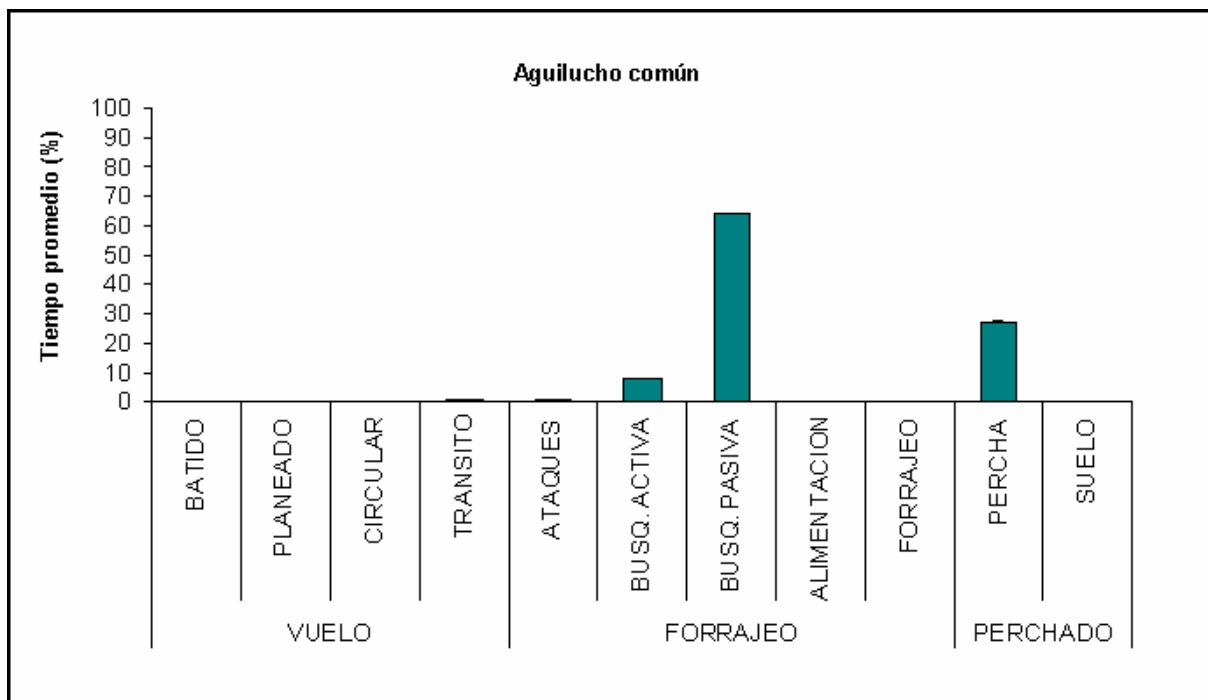
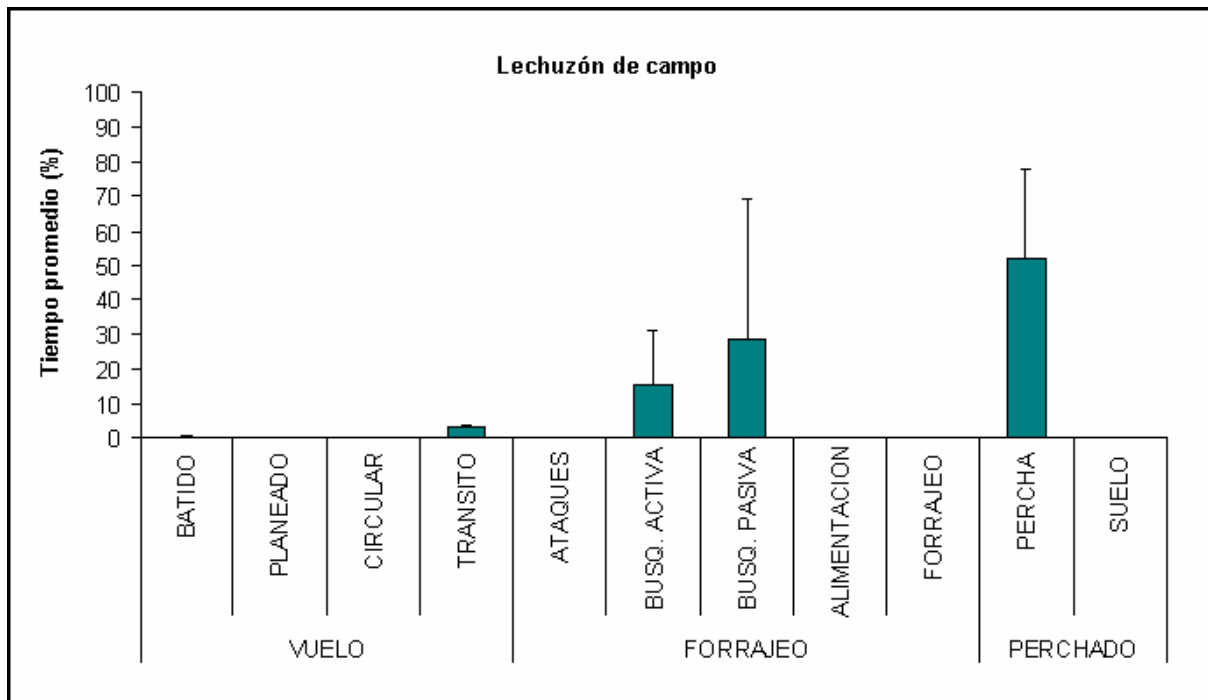
Apéndice. 5.5.2. (Cont.).



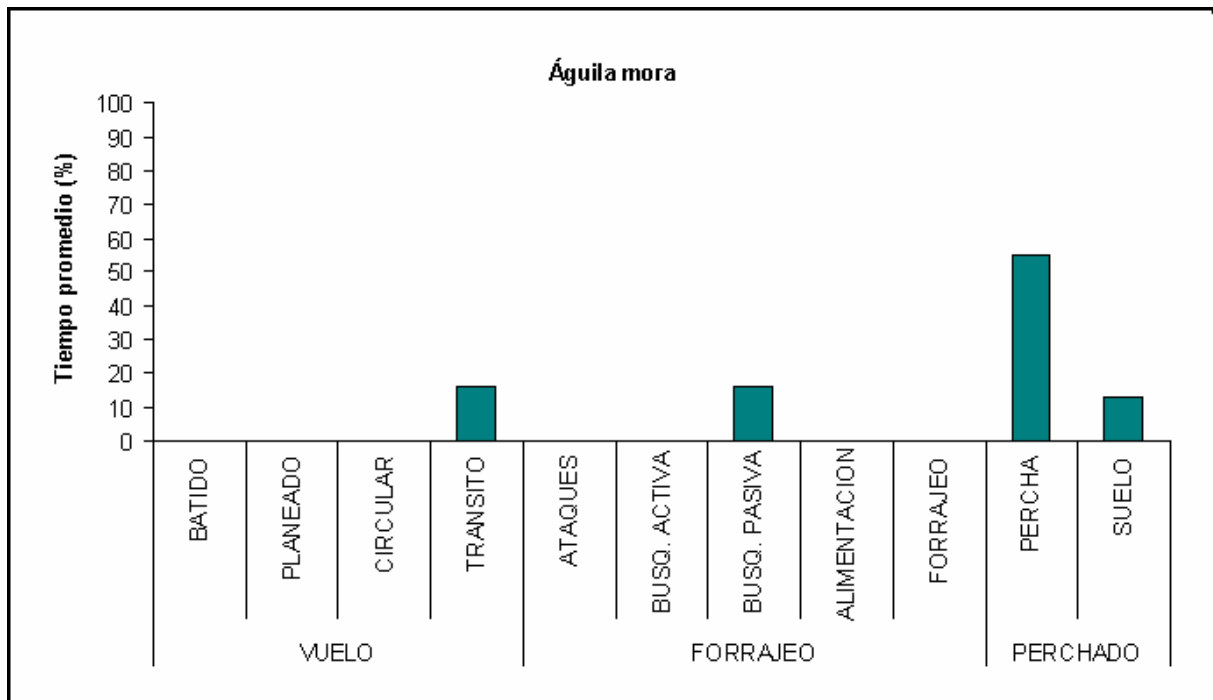
Apéndice. 5.5.2. (Cont.).



Apéndice. 5.5.2. (Cont.).



Apéndice. 5.5.2. (Cont.).



CAPÍTULO 6. INTERACCIÓN PREDADOR-PRESA ENTRE RAPACES Y MICROMAMÍFEROS: SÍNTESIS FINAL

6.1. Introducción

Las interacciones predador-presa son complejas ya que están conformadas por diferentes componentes que son determinados por las características particulares del sistema de estudio. Es por eso que para entender mejor el funcionamiento de la interacción es necesario caracterizar correctamente a los predadores y a las presas y establecer sus variaciones espaciales y temporales. A su vez, también es fundamental analizar el consumo de presas por parte de los predadores y el comportamiento desplegado por éstos para capturarlas. Esto permite determinar aspectos importantes de la interacción, como la conducta de caza, la estrategia de forrajeo y la amplitud del nicho trófico por parte de los predadores, pero también la vulnerabilidad a la depredación por parte de las presas (Jaksic et al. 1993).

Asimismo, estos aspectos se reflejan en la forma en que los predadores reaccionan ante las fluctuaciones en la densidad de presas. Estas reacciones se clasifican en dos tipos: respuesta funcional y respuesta numérica (Solomon 1949). La respuesta numérica es una reacción en número de individuos de las especies predatoras a la variación en los números poblacionales de las presas. La respuesta funcional es una respuesta comportamental del predador que consume las presas según su variación en cuanto a disponibilidad y abundancia (Pianka 1982). Esto implica que la tasa de depredación por predador es directamente proporcional a la abundancia de la presa, aunque la forma de las curvas de respuesta funcional varía con las características del predador (Holling 1959).

Las respuestas numérica y funcional parecen ser dos componentes desacoplados de la depredación de vertebrados sobre micromamíferos. Esto significa que ambas respuestas pueden estar presentes, ambas ausentes o solo actuar una de ellas (Jaksic et al. 1993). Sin embargo, la acción simultánea de las respuestas numérica y funcional parece ser una

condición para que los predadores sean efectivos controladores de la abundancia de los micromamíferos (Sinclair et al. 1990, Hanski et al. 1991).

A lo largo de los capítulos precedentes se determinaron en forma aislada diferentes aspectos de la relación predador-presa entre las rapaces y los micromamíferos. Se estableció la composición del ensamble de rapaces y micromamíferos en el área de estudio, su asociación con los distintos ambientes y su variabilidad estacional. También se analizaron el consumo de presas por parte de las rapaces y el comportamiento desplegado por estos predadores para capturarlas. En este capítulo se integran los principales resultados hasta aquí obtenidos para rapaces y micromamíferos a fin de determinar los componentes de la interacción trófica entre ambos, analizando además las respuestas numérica y funcional del ensamble de predadores a las variaciones en el ensamble de presas.

6.2. Materiales y métodos

6.2.1. Vulnerabilidad a la depredación de las especies de micromamíferos

Para estimar el grado de vulnerabilidad de las especies que componen el ensamble de micromamíferos en el área de estudio (Capítulo 3) se calculó el Índice de Vulnerabilidad (IV), según la fórmula (Newton 1986):

$$IV = \%N_i / \%D_i$$

donde $\%N_i$ representa la frecuencia numérica de la presa i en la dieta y $\%D_i$ es la disponibilidad de la presa i en el ambiente, expresado como frecuencia porcentual numérica. Dado que no se estimó la disponibilidad de las presas, se utilizó la abundancia como parámetro. Los valores mayores a 1 indican que la presa presenta una vulnerabilidad alta en relación a su abundancia y los menores a 1 indican que presenta una vulnerabilidad baja en relación a su abundancia. Los valores cercanos a 1 indican que la vulnerabilidad de la presa es acorde a su abundancia (Newton 1986). La única especie del ensamble de micromamíferos

para la cual no se calculó el IV fue la rata común, ya que se capturó un solo individuo durante todo el periodo de muestreo (ver Capítulo 3).

6.2.2. *Selectividad de presas*

Se evaluó la selectividad de las rapaces en el consumo de presas mediante la comparación de la frecuencia de las especies de micromamíferos en la dieta de las rapaces (Capítulo 4) respecto a las frecuencias de micromamíferos encontradas en los censos a campo (Capítulo 3). Para estimar la selectividad se calculó el Índice de Preferencia por Rangos (IPR) (Krebs 1989). El primer paso para calcular el IPR consiste en determinar para cada predador el rango de uso de cada ítem presa considerado (r_i), con valores que van desde 1 (más frecuente) a m (menos frecuente), donde m es el número total de ítems presa considerados. El segundo paso consiste en determinar el rango de abundancia de los ítems presa (s_i) de las m especies en el ambiente. En el tercer paso se calculan las diferencias de rango (IPR_i) para cada una de las m especies presa por parte de cada predador:

$$IPR_i = r_i - s_i$$

Finalmente, con estos valores se establece un orden de preferencia, donde los valores más bajos indican los recursos más preferidos y los más altos lo menos preferidos (Krebs 1989). Los valores del IPR para cada especie predatora fueron promediados para obtener un orden de preferencia para el gremio trófico de las rapaces en el área de estudio. Asimismo, utilizando este índice se evaluó la variación estacional en la relación entre la abundancia a campo de las especies de micromamíferos y su frecuencia en la dieta de cada especie de rapaz.

6.2.3. *Respuesta numérica*

Se analizaron las relaciones de la variación numérica de predadores y presas en forma

estacional. Este análisis se efectuó a partir de los datos de densidad del ensamble de rapaces obtenidos mediante censos de ruta, ya que este método permite realizar comparaciones a nivel estacional (Capítulo 2), y los datos de densidad del ensamble de micromamíferos obtenidos a partir del trapeo de micromamíferos (Capítulo 3). La superposición de ambas variables permitió la caracterización del patrón de variación del sistema predador-presa bajo estudio para un periodo de seis estaciones, desde primavera de 2006 a otoño 2008. La variación conjunta de los valores estacionales de densidad de rapaces y micromamíferos fueron contrastados mediante una regresión lineal simple, analizando su significancia mediante la prueba de ANOVA (Zar 1999). Es necesario señalar que esta es una estimación amplia de los patrones de variación entre ambos ensambles, ya que se utilizan datos del ensamble completo de rapaces (excluyendo de la estimación a las especies que no tendrían implicancia en el gremio: chimango, carancho, caracolero y esparvero común) y del ensamble completo de micromamíferos.

6.2.4. Respuesta funcional

La respuesta funcional está determinada por la relación entre la tasa de depredación del predador y la abundancia de la presa, lo cual resulta en una curva cuya forma varía con las características del predador (Pianka 1982). Se calculó la tasa de depredación (TD) para el gremio trófico en forma estacional, la cual queda representada por la fórmula:

$$TD = MRE \cdot a$$

donde MRE es la Media de Roedores por Egagrópila en una estación dada y “a” es el valor promedio de regurgitación diaria de las rapaces (Bellocq 1988). Como el cálculo de la tasa fue realizado para el conjunto de los predadores se ponderó el valor de “a” según el número de egagrópilas aportada por cada rapaz en el periodo. Los valores de “a” fueron obtenidos de la bibliografía (Errington 1930, Balgooyen 1971, Marti 1973, Thiollay 1994, Dunk 1995,

Ramanujam 2000, Marti et al. 2005), siendo promediados de distintas fuentes cuando había más de un valor para una sola especie o a partir del promedio de las especies taxonómicamente más cercanas. Los valores de TD estacionales fueron graficados versus los valores de densidad de roedores obtenidos a partir del trapeo de micromamíferos (Capítulo 3), abarcando el periodo invierno de 2005 a otoño de 2008. Asimismo, se realizaron regresiones para determinar el tipo de respuesta funcional y la significancia de las relaciones observadas (Zar 1999).

6.3. Resultados

6.2.1. Vulnerabilidad a la depredación de las especies de micromamíferos

El IV indicó que las lauchas fueron el ítem presa más vulnerable a la depredación por las rapaces del gremio, mientras que el hocicudo colorado fue la especie menos vulnerable (Tabla 6.1). El ratón de campo fue la especie que presentó valores más cercanos a 1, indicando que su vulnerabilidad es acorde a su abundancia.

Tabla 6.1. Valores del índice de vulnerabilidad (IV) para las especies del ensamble de micromamíferos presente en el área de estudio.

Especie	IV
Ratón de campo	0,63
Lauchas	76,79
Colilargo chico	40,52
Hocicudo colorado	0,03
Colicorto pampeano	0,14

6.2.2. Selectividad de presas

Para el periodo de muestro completo, el IPR indicó que el gremio de rapaces en el área de estudio mostró preferencia por las lauchas, mientras que la especie menos preferida fue el hocicudo colorado (Fig. 6.1). Por otra parte, el ratón de campo y el colicorto pampeano presentaron valores intermedios (Fig. 6.1), indicando que son consumidos en proporciones aproximadamente similares a las que indica su abundancia a campo.

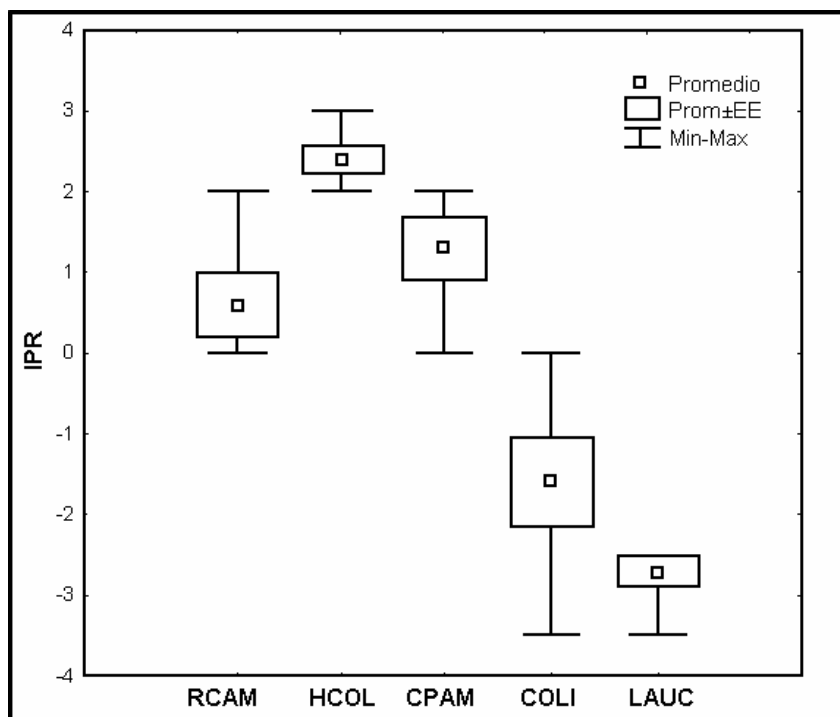


Figura 6.1. Valores del Índice de Preferencia por Rangos (IPR) del gremio de rapaces para cada una de las especies del ensamble de micromamíferos presente en el área de estudio. RCAM: ratón de campo, HCOL: hocicudo colorado, CPAM: colicorto pampeano, COLI: colilargo chico, LAUC: lauchas.

Se observaron variaciones estacionales en la selectividad de las especies de rapaces sobre las cinco especies del ensamble de micromamíferos (Fig. 6.2). El ratón de campo fue consumido por debajo de su abundancia por el lechuzón orejudo y la lechuza de campanario en todas las estaciones. Esta especie estuvo subrepresentada en la dieta del taguató en invierno, pero estuvo sobrerrepresentada en otoño, primavera y verano. El milano blanco evidenció oportunismo en el consumo del ratón de campo en invierno y verano y un bajo grado de selectividad en otoño y primavera, mientras que el aguilucho común consumió esta presa en forma oportunista en invierno. El hocicudo colorado estuvo subrepresentado en la dieta de todas las especies y en todas las estaciones. Un patrón similar se encontró para el colicorto pampeano, aunque se observó oportunismo en el consumo de esta especie por parte del lechuzón orejudo en invierno. El milano blanco fue la única rapaz que mostró selectividad por esta presa, pero solamente durante la primavera (Fig. 6.2).

El colilargo chico estuvo en general sobrerrepresentado en la dieta de las rapaces en relación a su abundancia. Como excepciones, este roedor estuvo subrepresentado en la dieta del lechuzón orejudo en invierno, mientras que el milano blanco lo consumió de manera oportunista en primavera. Las lauchas fueron consumidas en forma selectiva por todas las especies y en todas las estaciones, con la única excepción del milano blanco que durante la primavera evidenció oportunismo hacia esta presa (Fig. 6.2).

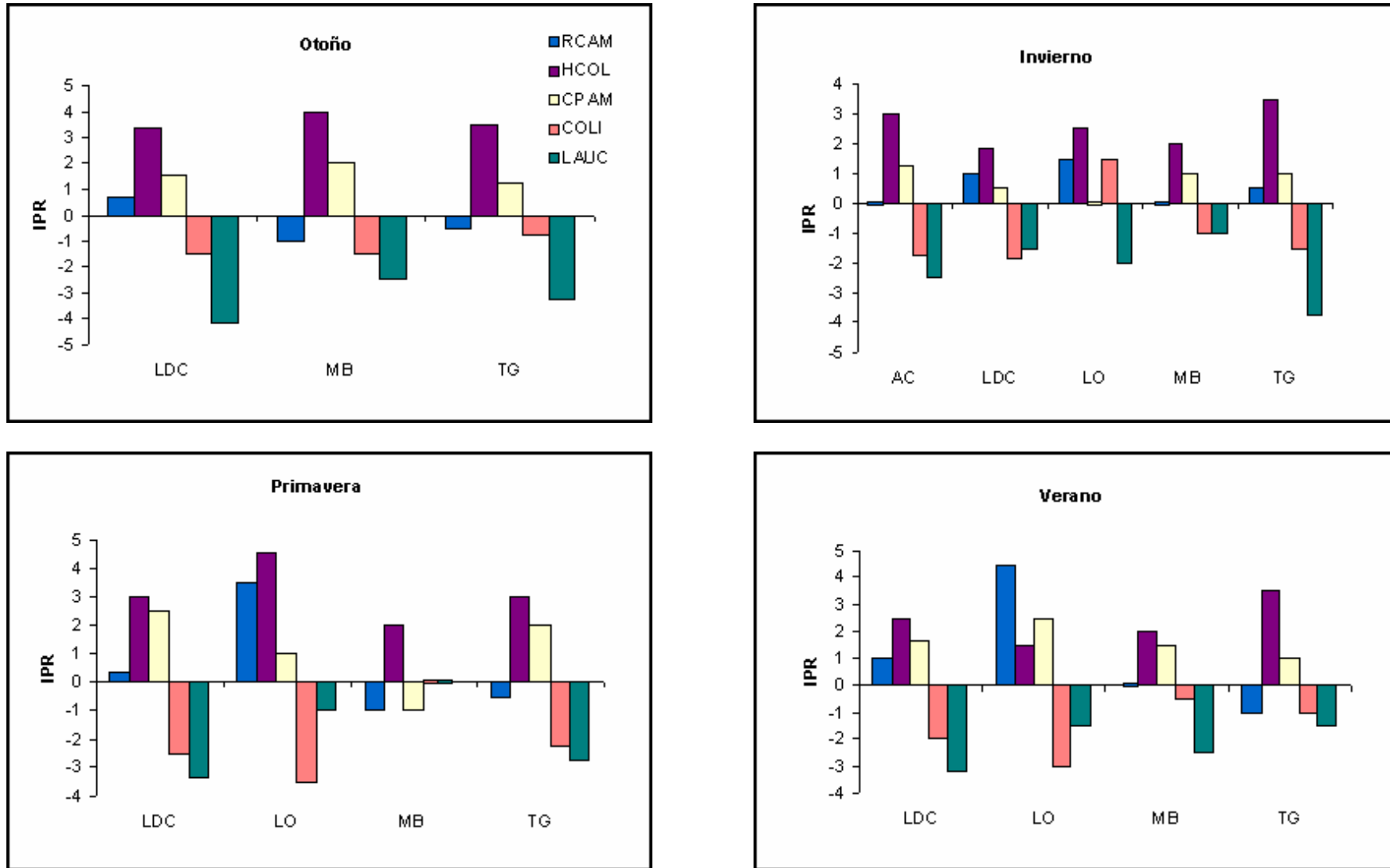


Figura 6.2. Variación estacional en el Índice de Preferencia por Rangos (IPR) de cada rapaz para cada una de las especies del ensamble de micromamíferos presente en el área de estudio. AC: aguilucho común, LDC: lechuza de campanario, LO: lechuzón orejado, MB: milano blanco, TG: taguató.

6.3.1. Respuesta numérica

Se registró una tendencia estacional a un cambio en la densidad de rapaces como respuesta al cambio en la densidad de roedores (Fig. 6.3). En general se observó un desfase entre ambas variables, es decir, que la densidad de rapaces mostró variaciones que reflejaron la fluctuación en la densidad de roedores en la estación precedente (Fig. 6.3). La regresión entre estas dos variables no fue significativamente distinta de cero ($r^2 = 0,06$; $F = 0,32$; g.l. = 6; $P = 0,60$; Fig. 6.3).

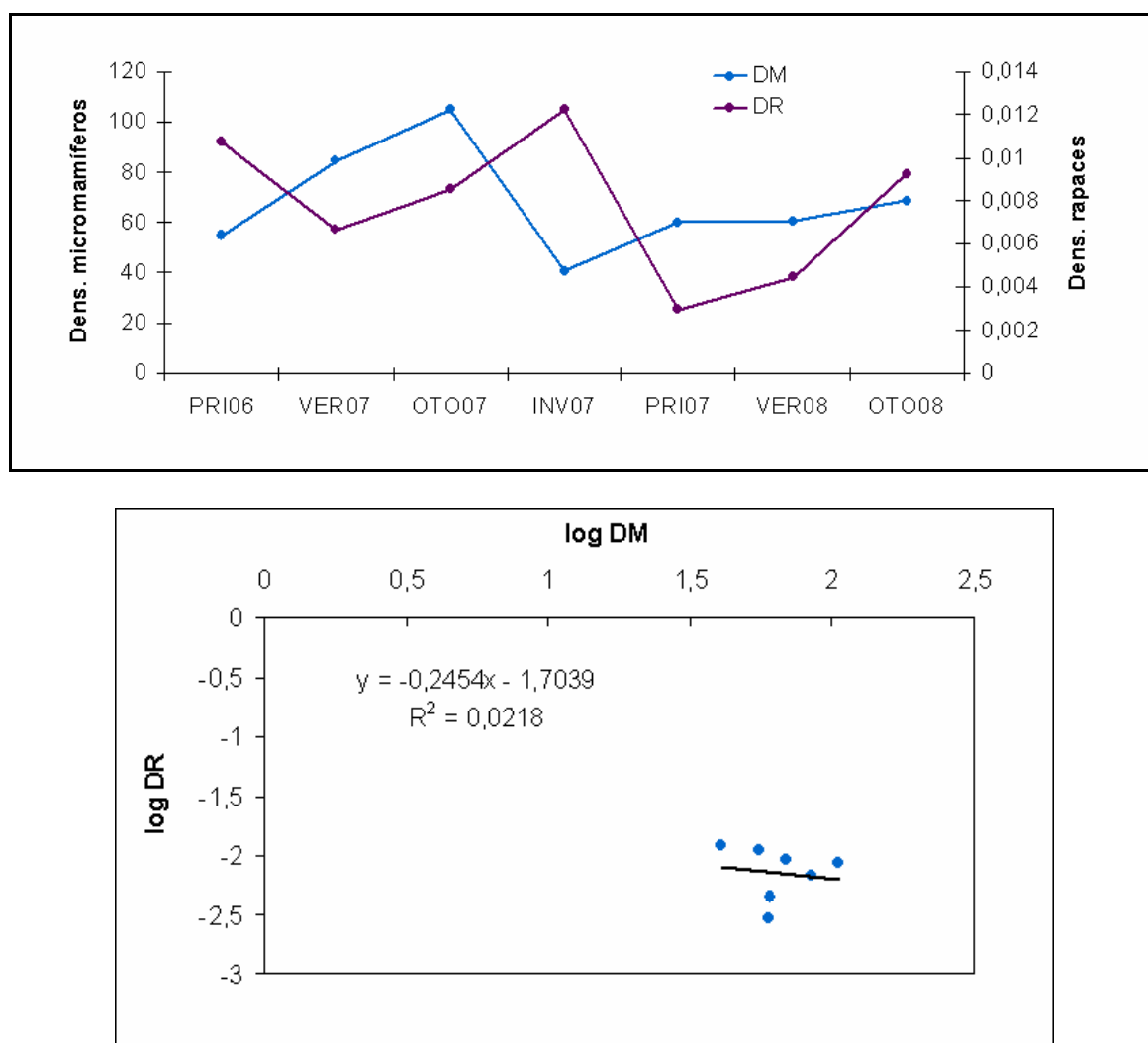


Figura 6.3. Variación estacional de la densidad de rapaces (DR) y micromamíferos (DM). Regresión entre ambas variables logaritmizadas. Ambas densidades se expresan como número de individuos/hectárea.

Al inducir un cambio de fase entre ambas variables (retrasando una estación la densidad de roedores o adelantando una estación la de rapaces) se observa claramente la relación entre las densidades de predadores y presas (Fig. 6.4). Asimismo, estas variables desfasadas presentaron una regresión lineal significativa ($r^2 = 0,69$; $F= 8,83$; $g.l.= 5$; $P < 0,05$; Fig. 6.4).

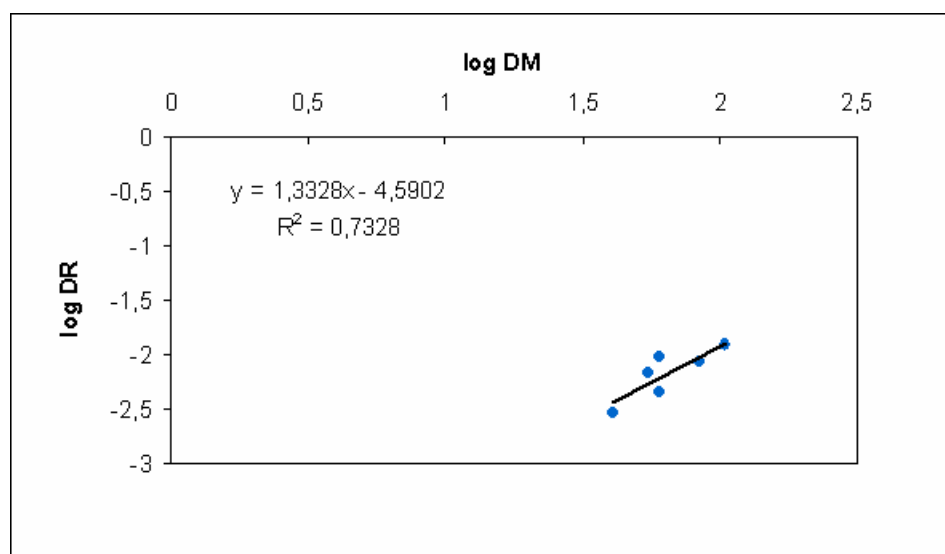
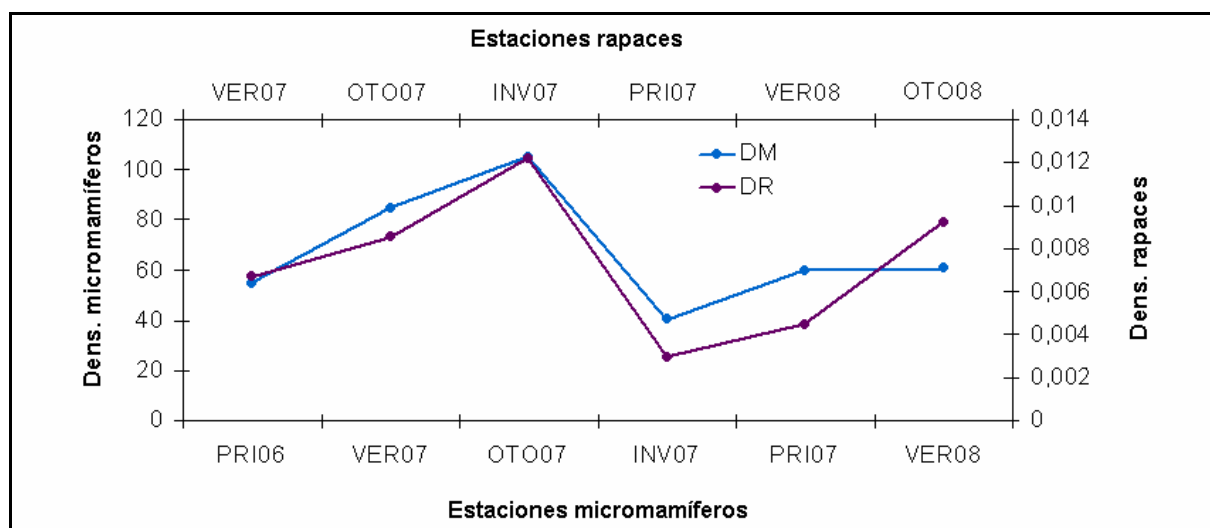


Figura 6.4. Variación estacional de la densidad de rapaces (DR) y micromamíferos (DM) con desfase en una estación. Regresión entre ambas variables logaritmizadas. Ambas densidades se expresan como número de individuos/hectárea

6.3.2. Respuesta funcional

Para el conjunto del gremio trófico se observó una importante respuesta funcional a la

variación en la densidad de los micromamíferos. La tasa de depredación estacional de las rapaces mostró un patrón similar al de variación estacional en la densidad de micromamíferos (Fig. 6.5). Esta similitud entre ambos patrones se vio reflejada en la regresión significativa ($r^2 = 0,57$; $F = 13,5$; $P < 0,004$), siendo la respuesta funcional tipo I según Holling (1959), es decir, respuesta del tipo lineal simple la que mejor se ajustó al comportamiento de las variables ($TD = 0,357 + 0,0523 * DM$; Fig. 6.5).

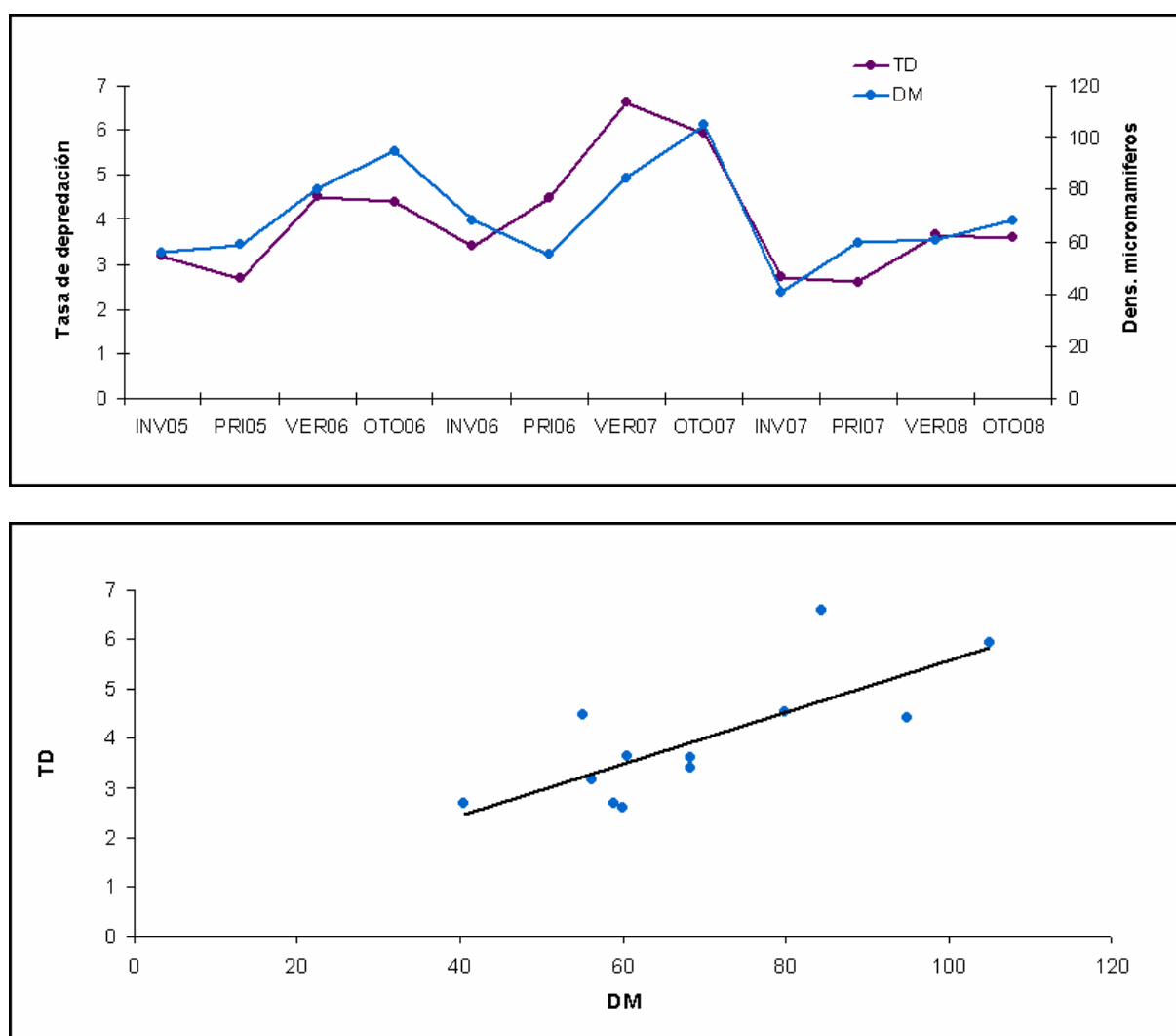


Figura 6.5. Variación estacional de la tasa de depredación (TD) de las rapaces y en la densidad de micromamíferos (DM) y regresión entre ambas variables logaritmizadas. La densidad de micromamíferos se expresa en número de individuos por hectárea.

6.4. Discusión y síntesis final

El gremio trófico de rapaces que se especializan en el consumo de micromamíferos estuvo compuesto por especies que mostraron una diversidad de hábitos, con variaciones en la composición específica de sus dietas, el momento del día en que capturaron sus presas, la estrategia de forrajeo y la táctica de caza que utilizaron y el tipo de ambiente donde buscaron su alimento. Esta heterogeneidad en las características ecológicas probablemente es el resultado de adaptaciones morfológicas particulares y de complejas interacciones interespecíficas, entre las cuales serían determinantes la competencia y la interferencia.

Del ensamble de rapaces presente en el área de estudio, se identificaron cinco especies que presentaron una dieta especializada en micromamíferos, dos estrigiformes: el lechuzón orejudo y la lechuza de campanario, y tres falconiformes: el taguató, el milano blanco y el aguilucho común. A este grupo deberían sumarse también al lechuzón de campo y el águila mora, dos especies que han sido tipificadas como especialistas en mamíferos pero cuya dieta no pudo ser examinada en este estudio.

Estas especies de rapaces presentaron notorias diferencias en abundancia. El taguató y el milano blanco fueron las dos especies más abundantes en el área de estudio, la lechuza de campanario y el lechuzón de campo presentaron baja abundancia, mientras que el lechuzón orejudo, el aguilucho común y el águila mora fueron especies infrecuentemente observadas. Además, el aguilucho común y el taguató pertenecerían al gremio trófico solamente durante el periodo no reproductivo, el primero por ser un visitante invernal en la zona (Narosky y Di Giácomo 1993) y el segundo (que es residente) por un cambio en sus hábitos alimentarios (M.S. Bó com. pers.).

Las especies analizadas presentaron poca diferenciación en la dimensión trófica, con excepción del lechuzón orejudo que fue la única rapaz que presentó un solapamiento trófico bajo con las especies restantes. Esta diferencia dietaria estuvo relacionada con el tamaño de las presas consumidas por las rapaces, dado que el lechuzón orejudo se diferenció del resto

del grupo por el consumo de micromamíferos de tamaño grande. Probablemente, el águila mora también presentaría una tendencia hacia el consumo de mamíferos grandes (Jiménez y Jaksic 1989, Hiraldo et al. 1995, Trejo et al. 2006). En el otro extremo, la lechuza de campanario y el taguató se especializaron en el consumo de micromamíferos pequeños. El lechuzón de campo integraría probablemente también este grupo, ya que los reportes coinciden en indicar que consume pequeños roedores, tanto en Argentina (Massoia 1985, Cirignoli et al. 2001) como en la mayor parte de su distribución (Wiggins et al. 2006). El milano blanco y el aguilucho común presentaron una situación intermedia en cuanto al tamaño de los micromamíferos que consumieron, mostrando además un rango más amplio de tamaño de presas.

Las rapaces del gremio también mostraron diferencias en la dimensión espacial, respecto al uso del ambiente que realizaron. El lechuzón orejudo y el águila mora se segregaron del resto de las rapaces del gremio por ser las únicas especies que solo estuvieron presentes en ambientes naturales, ya que el lechuzón fue registrado únicamente en el monte de tala y el águila en pastizales. No obstante, el consumo de presas de origen típicamente peridomiciliario, como las ratas, por parte del lechuzón indica que éste utilizaría también ambientes modificados para cazar. Las especies restantes mostraron una mayor variedad de ambientes utilizados, estando presentes en ambientes naturales y modificados. Este es el caso de la lechuza de campanario, cuya diversidad en el uso de ambientes también se reflejó en su dieta, ya que la misma estuvo compuesta por presas de diferentes procedencias. En forma similar, el aguilucho común fue registrado tanto en pastizales naturales como en ambientes urbanizados, lo cual se reflejó en su dieta que presentó especies típicas de pastizales, como el ratón de campo, pero también un alto porcentaje de tuco-tucos, especie de micromamífero que esta rapaz captura en ambientes urbanizados en el área de estudio (Baladrón et al. 2009). Por su parte, el milano blanco y el taguató se encontraron tanto en ambientes modificados como

en agroecosistemas, con una importante asociación a montes. Esta similitud entre ambas especies en la dimensión espacial se reflejó también en la dimensión trófica, ya que ambas rapaces presentaron una composición dietaria con dominancia de una especie de pastizal, como ratón de campo, y otra de ambientes modificados, como las lauchas. Finalmente, el lechuzón de campo fue la única especie registrada exclusivamente en ambientes modificados, especialmente en agroecosistemas de pastura y sus bordes.

En el presente trabajo sólo pudo explorarse la actividad diurna de las rapaces del gremio, sin embargo, en base a la bibliografía existente puede analizarse la diferenciación en sus periodos de actividad y así obtener una aproximación a la segregación de las especies del gremio a través de la dimensión temporal. La lechuza de campanario y el lechuzón orejado son las dos únicas especies del gremio trófico que presentan hábitos principalmente nocturnos (Marks et al. 1994, Marti et al. 2005). El alto consumo de micromamíferos nocturnos, como las ratas, por parte del lechuzón concuerda con esta tipificación. Sin embargo, en la dieta de la lechuza se registraron roedores con una amplia diversidad de hábitos, lo cual hace inferir que esta especie podría presentar actividad crepuscular o diurna en el área de estudio, como ha sido reportado en otros ambientes (Marti et al. 2005). De estas dos estrigiformes se diferenciaron claramente el taguató, el aguilucho común y el águila mora, que serían tres especies de hábitos estrictamente diurnos. Las presas consumidas por el taguató y el aguilucho parecen coincidir con esta caracterización, aunque la presencia de especies nocturnas (por ej. la rata de agua) en la dieta de ambas rapaces indicaría también actividad de caza durante el crepúsculo. En una situación intermedia de la dimensión temporal quedarían el lechuzón de campo y probablemente también el milano blanco. El lechuzón ha sido reportado como una especie que presenta actividad nocturna, crepuscular y diurna (Wiggins et al. 2006). Para el milano blanco se ha reportado actividad crepuscular (Mendelsohn y Jaksic 1989, Negro et al. 2006), lo que constituye una condición común de las especies del género

(Pavey et al. 2008). Coincidentemente, la presencia del cuis, especie típicamente crepuscular-nocturna, en la dieta del milano parece indicar un extenso periodo en la actividad de caza de esta rapaz en el área de estudio.

En consecuencia, en base a los resultados obtenidos en el presente trabajo, las especies de rapaces que mostraron tendencia a agruparse a través de una dimensión del nicho tendieron a divergir en otra dimensión. Así, en el eje de la dimensión trófica se presentó un amplio espectro que abarcó a los consumidores de micromamíferos pequeños (lechuza de campanario, taguató y lechuzón de campo), medianos (aguilucho común y milano blanco) y grandes (lechuzón orejudo y águila mora). En el eje de la dimensión espacial del nicho se observaron rapaces que utilizarían únicamente ambientes naturales (águila mora), aquellas que hicieron uso de ambientes naturales y modificados (lechuzón orejudo, lechuza de campanario, taguató, aguilucho común y milano blanco) y especies que solo utilizaron ambientes modificados (lechuzón de campo). En el eje de la dimensión temporal del nicho se registraron predadores estrictamente nocturnos (lechuzón orejudo), con actividad diurna o crepuscular y nocturna (lechuza de campanario, lechuzón de campo, milano blanco, taguató y aguilucho común) y especies con hábitos estrictamente diurnos (águila mora). Sin embargo, la dieta de las especies de rapaces diurnas y nocturnas no mostró necesariamente diferencias marcadas, excepto para el lechuzón orejudo que consumió presas más grandes que el resto (Capítulo 4) Esto indicaría que el tamaño de la presa es más importante que la composición específica de la dieta para producir segregación en esta dimensión. Además, dado que la mayor parte de las especies fueron generalistas en el uso del ambiente y mostraron amplitud en sus periodos de actividad, puede inferirse que la diferenciación en las dimensiones espacial y temporal no serían mecanismos efectivos para producir segregación de nicho trófico entre las especies (Jaksic et al. 1981).

Asimismo, existieron diferencias también en las estrategias de forrajeo y tácticas de caza entre las rapaces del gremio trófico, que en cierta medida contribuyen a reducir la interferencia entre estos predadores. Estas diferencias dependen de adaptaciones morfológicas específicas para desarrollar un tipo particular de técnica de captura, pero también de las características del ambiente donde cada rapaz busca su alimento, como la cobertura y altura de la vegetación y la disponibilidad de perchas adecuadas, y de diferentes características de la presa capturada, como los ritmos circadianos y comportamientos de escape (Bechard 1982, Toland 1986). Para la mayor parte de las especies, la maximización de energía sería la estrategia de caza predominante. Entre éstas, el águila mora, el taguató y el aguilucho común fueron las especies que más utilizaron la táctica de búsqueda pasiva, con la probable participación en este grupo del lechuzón orejudo (Marks et al. 1994). En relación con esta estrategia y táctica, se esperaría para estas especies el consumo de presas de gran tamaño. Esto pudo registrarse para el aguilucho común que realizó un importante consumo de tuco-tucos y para el lechuzón orejudo que depredó fuertemente sobre las ratas. Parece factible que la ausencia de presas de gran tamaño en la dieta del taguató se relacione con restricciones vinculadas con el tamaño corporal de esta rapaz, pero también con el uso ocasional de búsqueda activa de presas (Panasci y Whitacre 2000) que no pudo ser registrada en este estudio.

En el otro extremo, el milano blanco, y seguramente la lechuza de campanario (Marti et al. 2005), se comportarían como minimizadores de tiempo. El milano fue la especie que presentó mayor utilización de la búsqueda activa entre los miembros del gremio trófico, aunque los antecedentes indican que sería también la táctica predominante para la lechuza de campanario (Jaksic y Carothers 1985, Marti et al. 2005). La captura de pequeños roedores por parte del milano blanco concuerda con esta clasificación, aunque la presencia de grandes roedores, como los cuisés, en su dieta podría indicar un cambio a una estrategia de

maximización de energía durante la actividad de caza crepuscular. La diversidad de presas y el tamaño de los roedores consumidos por la lechuza de campanario parecen coincidir con la tipificación de esta rapaz como un minimizador de tiempo, a la vez que es un indicador de oportunismo en la alimentación de esta especie. Finalmente, para el lechuzón de campo se observó un uso aproximadamente similar de ambas tácticas de caza, lo cual indicaría una estrategia de forrajeo mixta para esta rapaz. Los antecedentes indican que la búsqueda activa sería predominante para el lechuzón de campo (Wiggins et al. 2006), pero los escasos registros de actividad obtenidos y la ausencia de datos sobre su dieta en este estudio no permiten contrastar adecuadamente esta información.

La selectividad de los predadores y la vulnerabilidad de las presas son dos componentes de gran relevancia para evaluar el impacto de la depredación. Los resultados muestran una vulnerabilidad diferencial de las especies del ensamble de micromamíferos que concuerda con la preferencia de los predadores. El ratón de campo fue consumido en forma oportunista por las rapaces, con excepción de las dos especies principalmente nocturnas (el lechuzón orejudo y la lechuza de campanario) que mostraron evitación hacia esta presa en todas las estaciones del año, lo cual podría relacionarse con los hábitos diurnos del ratón de campo. El hocicudo colorado mostró una escasa vulnerabilidad a la depredación, con un fuerte contraste entre su alta abundancia en el área y su baja representatividad en la dieta de todas las especies de rapaces en todas las estaciones del año. Una situación similar se registró para el colicorto pampeano aunque la evitación no fue tan evidente. La marcada asociación de estas dos últimas especies de micromamíferos a pastizales densos es probablemente la explicación para la baja depredación sobre las mismas y, en el caso del hocicudo, también el tamaño corporal podría ser una restricción para algunos predadores. El colilargo chico y las lauchas mostraron una alta vulnerabilidad a la depredación y altos valores de selectividad por parte de las rapaces en casi todas las estaciones. Este resultado refleja el fuerte contraste entre

la escasa representatividad de estas especies en el ensamble de micromamíferos y su importancia en la dieta de las rapaces.

La respuesta numérica mostrada por el ensamble de rapaces frente a la variación en las densidades de roedores en el área de estudio presentaría un desfase estacional. Se observó una tendencia del gremio a mostrar un incremento en densidad cuando la densidad de roedores presentaba un aumento en la estación anterior y un decremento cuando los roedores descendieron en su densidad en la estación precedente. Cabe considerar que estos son resultados que se basan en comparaciones a nivel de ensambles y que el periodo abarcado (seis estaciones) no es lo suficientemente amplio como para obtener conclusiones más consistentes en este aspecto. Sin embargo, en base a los resultados que se pudieron obtener en el presente trabajo podría interpretarse que los cambios en la densidad de rapaces sean el resultado de movimientos locales de inmigración y emigración de individuos en respuesta a las variaciones en la densidad de presas (Korpimäki y Krebs 1996). La marcada relación entre las rapaces y los micromamíferos se hizo evidente también en la respuesta funcional. La coincidencia en los patrones de variación entre la densidad del ensamble de micromamíferos y la tasa de depredación del gremio trófico sumada a la alta relación entre ambas variables, indican que estos predadores dependen fuertemente de estas presas para su alimentación. Se han observado patrones similares para predadores especialistas, que muestran una respuesta funcional inmediata ante las fluctuaciones de presa y un retardo en la respuesta numérica (Hanski et al. 2001, Thirgood et al. 2003, Sundell 2006). A su vez, tanto en la respuesta numérica como en la funcional se observó que la densidad de micromamíferos alcanzó su máximo durante el otoño. Posiblemente esto se relacione con que el pico en actividad reproductiva de los micromamíferos del ensamble ocurre en primavera, dando como resultado un incremento del número de individuos (aumento en el reclutamiento).

Los resultados obtenidos en el presente trabajo son indicadores de la estrecha relación trófica entre las rapaces del gremio y el ensamble de micromamíferos en el área de estudio. Esta relación representaría una interacción de dos vías. Por un lado, las rapaces responderían a las variaciones en las densidades de micromamíferos ajustando el consumo de estas presas, pero a su vez, regulando también la densidad de individuos del gremio trófico. Por otro lado, los micromamíferos estarían siendo controlados por la presión de depredación ejercida por las rapaces, que podría actuar como un agente atenuante de eventuales incrementos desmedidos de sus números poblacionales (Andersson y Erlinge 1977). Estos aspectos resultan relevantes si se considera que muchas especies de micromamíferos, y en especial de roedores, son consideradas plagas para la agricultura (Jackson 1988) y pueden actuar además como vectores de importantes enfermedades zoonóticas, como la Fiebre Hemorrágica Argentina y el Síndrome Pulmonar por Hantavirus (Malizia et al. 2001, Suárez et al. 2003, Murúa y Padula 2004). Las medidas utilizadas para reducir estos efectos perjudiciales de los roedores, como la quema de pastizales y el uso de pesticidas, son poco recomendables debido a su evidente riesgo ecológico y humano. En este sentido, la implementación de medidas tales como la conservación de hábitats de importancia ecológica para las rapaces como los pastizales naturales (Bilenca y Miñarro 2004), la fomentación de la nidificación de estas aves (Muñoz y Murúa 1990) y la concientización de su importante rol ecológico (Bierregaard 1998), aparecen como algunos de los factores clave para preservar la biodiversidad de estos predadores y sus presas en los ambientes pampeanos.

Conclusiones generales

- El ensamble de rapaces presente en el área de estudio estuvo conformado por 16 especies de rapaces, de las cuales 12 tendrían participación en el gremio trófico de consumidores de micromamíferos.

- A su vez, entre éstas, 7 especies serían importantes para el gremio: 4 falconiformes (taguató, milano blanco, águila mora, aguilucho común) y 3 estrigiformes (lechuzón de campo, lechuza de campanario y lechuzón orejudo).
- El ensamble de micromamíferos estuvo conformado mayormente por roedores múridos (ratón de campo, hociquito colorado, colilargo chico, lauchas y rata marrón) y por una especie de marsupial (colicorto pampeano).
- Los ambientes de pastura mostraron la diversidad de rapaces más alta. Los bordes fueron importantes para la mayor parte de las especies como sitios de perchado y alimentación.
- La composición de especies del ensamble de micromamíferos fue similar en ambientes naturales y modificados. Los ambientes de pastizal fueron más estables que los modificados y podrían actuar como reservorios.
- **Segregación espacial:** la mayor parte de las especies del gremio estuvieron presentes tanto en ambientes naturales como en modificados.
- **Segregación trófica:** las rapaces del gremio consumieron dentro del mismo espectro de presas mamíferas. Se registró mayor segregación en el tamaño de la presa consumida que en la composición específica de la dieta
- **Segregación temporal:** el gremio estuvo compuesto por especies de hábitos diurnos y nocturnos. Las diferencias en el periodo de actividad no se reflejaron en diferencias a nivel trófico.
- Las especies de rapaces que mostraron tendencia a agruparse a través de una dimensión del nicho tendieron a divergir en otra dimensión.
- El gremio estuvo compuesto mayormente por buscadores pasivos que capturaron a sus presas mediante la técnica de sentarse y esperar, pero también por buscadores activos que utilizaron la técnica de halconeo.

- Se registró respuesta funcional y numérica del ensamble de rapaces ante la variación en la densidad del ensamble de micromamíferos. La respuesta funcional mostraría una relación directa entre la tasa de depredación y la densidad de micromamíferos. La respuesta numérica de las rapaces estaría desfasada, mostrando un retardo de una estación.
- Estos resultados indican una estrecha relación trófica entre las rapaces y los micromamíferos en el área de estudio, que podría considerarse como una interacción de dos vías.
- Por un lado, las rapaces responderían a las variaciones en las densidades de micromamíferos ajustando el consumo de estas presas, pero a su vez, regulando también la densidad de individuos del gremio trófico.
- Por otro lado, los micromamíferos serían controlados por la presión de depredación de las rapaces, que podría actuar como un agente atenuante de eventuales incrementos desmedidos de sus números poblacionales

BIBLIOGRAFÍA

- Abrams P. 2000 The evolution of predator–prey interactions: theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:79–105.
- Aguiar KMO y RH Naiff. 2009. Aspectos reproductivos e dieta alimentar dos ninhegos de *Rhinoptynx clamator* (Aves: Strigidae) no campus Marco Zero da Universidade Federal do Amapá, Macapá-AP. *Acta Amazonica* 39:1. doi: 10.1590/S0044-59672009000100024.
- Andersen DE. 2007. Survey techniques. En: Bird DM y KL Bildstein (Eds.) *Raptor Research and Management Techniques*. Hancock House, WA. Pp 89-100.
- Andersson M y S Erlinge. 1977. Influence of predation on rodent populations. *Oikos* 29: 591–597.
- Andrade A, PV Teta y C Panti. 2002. Oferta de presas y composición de la dieta de *Tyto alba* (Aves: Tytonidae) en el sudoeste de la Provincia de Río Negro, Argentina. *Historia Natural (Segunda Serie)* 1:9-15.
- Andreo V, M Lima, C Provencal, J Priotto y J Polop. 2009. Population dynamics of two rodent species in agro-ecosystems of central Argentina: intra-specific competition, land-use, and climate effects. *Population Ecology* 51:297-306.
- Aumman T. 2001a. The structure of raptor assemblages in riparian environments in the south-west of the Northern Territory, Australia. *Emu* 101:293-304.
- Aumann T. 2001b. Habitat use, temporal activity patterns and foraging behaviour of raptors in the south-west of the Northern Territory, Australia. *Wildlife Research* 28:365–378.
- Baladrón AV, MS Bó y AI Malizia. 2006. Winter diet and time-activity budgets of Red-backed Hawk (*Buteo polyosoma*) in the coastal grasslands of Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of Raptor Research* 40:65-70.

- Baladrón AV, A Malizia y MS Bó. 2009. Predation upon tuco-tucos (*Ctenomys talarum*) by red-backed hawks (*Buteo polyosoma*) in coastal grasslands of Buenos Aires Province, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 44:61-65.
- Balgooyen TG. 1971. Pellet regurgitation by captive Sparrow Hawks (*Falco sparverius*). *Condor* 73: 382–385.
- Batista WB, MA Tabeada, RS Lavado, SB Perelman y RJC León. 2005. Asociación entre comunidades vegetales y suelos en el pastizal de la Pampa Deprimida. En: Oesterheld M, MR Aguilar, CM Ghera y JM Paruelo (Eds). *La heterogeneidad de la vegetación en los agroecosistemas*. Ed. Facultad Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. Pp 113-127.
- Barlow JC. 1969. Observations on the biology of rodents in Uruguay. *Life Sciences Contributions, Royal Ontario Museum* 75:1-59.
- Barry RG y R Chorley. 1980. *Atmósfera, tiempo y clima*. Editorial Omega, Barcelona.
- Begon M, J Harper y C Townsend. 1988. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Editorial Omega, Barcelona.
- Belloq MI. 1988. *Predación de roedores por aves en ecosistemas agrarios*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Buenos Aires.
- Belloq MI y FO Kravetz. 1983. Identificación de especies, sexo, y edad relativa a partir de restos óseos de roedores de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Historia Natural* 3:101–112.
- Bechard M.J. 1982. Effect of vegetative cover on foraging site selection by Swainson's hawk. *Condor* 84:153-159.
- Belloq MI. 2000. A review of the trophic ecology of the Barn Owl in Argentina. *Journal of Raptor Research* 34:108-119.

- Beltzer AH. 1990. Biología alimentaria del Gavilán Común *Buteo magnirostris saturatus* (Aves: Accipitridae) en el valle aluvial del Río Paraná Medio, Argentina. *Ornitología Neotropical* 1:3-8.
- Bierregaard RO Jr. 1998. Conservation status of birds of prey in the South American Tropics *Journal of Raptor Research* 32:19-27.
- Bilenca DN y FO Kravetz. 1998. Seasonal variations in microhabitat use and feeding habits of the pampas mouse *Akodon azarae* in agroecosystems of central Argentina. *Acta Theriologica* 43:195-203.
- Bilenca DN y FO Kravetz. 1999. Seasonal changes in microhabitat use and niche overlap between *Akodon azarae* and *Calomys laucha* (Rodentia, Muridae) in agroecosystems of Central Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 34:129-136.
- Bilenca DN, CM Gonzalez-Fischer, P Teta y M Zamero. 2007. Agricultural intensification and small mammal assemblages in agroecosystems of the Rolling Pampas, central Argentina. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 121:371-375.
- Bilenca DN y F Miñarro. 2004. Identificación de áreas valiosas de pastizal en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y Sur de Brasil. Fundación Vida silvestre Argentina, Argentina.
- Biondi LM, Bó MS y Favero M. 2005. Dieta del Chimango (*Milvago chimango*) durante el periodo reproductivo en el sudeste de la Provincia de Buenos Aires. *Ornitología Neotropical* 15:31-42.
- Bó MS, AV Baladrón y LM Biondi. 2007. Ecología Trófica de Falconiformes y Estrigiformes: Tiempo de Síntesis. *Hornero* 22:97-115.
- Bó MS, Cicchino SM y Martinez MM. 1996. Diet of Long-winged Harrier (*Circus buffoni*) in southeastern Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of Raptor Research* 30:237-239.

- Bó MS, JP Isacch, AI Malizia y MM Martínez. 2002. Lista comentada de los mamíferos de la Reserva de Biosfera Mar Chiquita, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 9:5-11.
- Bó MS, SM Cicchino y MM Martínez. 2000. Diet of breeding Cinereous Harriers (*Circus cinereus*) in southeastern Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of Raptor Research* 34:237-241.
- Bó MS. 1999. Dieta del Halcón Plomizo (*Falco femoralis*) en el sudeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ornitología Neotropical* 10:95-99.
- Boonstra R, CJ Krebs y NChr Stenseth. 1998. Population cycles in small mammals: The problem of explaining the low phase. *Ecology* 79:1479-1488.
- Bruce M. 1994. Family Tytonidae (Barn-owls). En: J del Hoyo, A Elliott y J Sargatal (Eds.). *Handbook of the Birds of the World. Vol. 5. Barn owls to Hummingbirds*. Lynx Edicions, Barcelona. Pp 34-75.
- Burgos JJ y AL Vidal. 1951. Los climas de la República Argentina según la nueva clasificación de Thornthwaite. *Meteoros* 1:3-32.
- Busch C, CD Antinuchi, JC Del Valle, MJ Kittlein, AI Malizia, AI Vassallo y RR Zenuto. 2000. Population ecology of subterranean rodents. En: Patton JL, Lacey E, Cameron GN (Eds.). *Life Underground: The biology of subterranean rodents*. Chicago University Press, Chicago. Pp 183-226.
- Busch M y FO Kravetz. 1992. Competitive interactions among rodents (*Akodon azarae*, *Calomys laucha*, *C. musculus* and *Oligoryzomys flavescens*) in a two-habitat system. Spatial and numerical relationships. *Mammalia* 56:45-56.
- Busch M, MH Miño, JR Dadon y K Hodara. 2001. Habitat selection by *Akodon azarae* and *Calomys laucha* (Rodentia, Muridae) in pampean agroecosystems. *Mammalia* 65:29-48.

- Bustamante J, JA Donázar, F Hiraldo, O Ceballos y A Travaini. 1997. Differential habitat selection by immature and adult Grey Eagle-buzzards *Geranoetus melanoleucus*. *Ibis* 139:322-330.
- Cabrera AL. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 19:1-42.
- Cáceres RM. 1996. Ecología trófica de dos especies de gavilanes (*Circus buffoni* y *C. cinereus*) en la Reserva Municipal de Mar Chiquita (Prov. de Buenos Aires) durante el periodo de cría. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Mar del Plata.
- Canepuccia AD, A Cicchino, A Escalante, A Novaro y JP Isacch. 2009. Differential responses of marsh arthropods to rainfall-induced habitat loss. *Zoological Studies* 48:174-183.
- Canevari M, P Canevari, R Carrizo, G Harris, J Rodríguez Mata y R Straneck. 1991. Nueva guía de las aves argentinas. Fundación Acindar, Buenos Aires, Argentina.
- Carrete M, JL Tella, G Blanco y M Bertellotti. 2009. Effects of habitat degradation on the abundance, richness and diversity of raptors across Neotropical biomes. *Biological Conservation* 142:2002-2011.
- Chace JF y Walsh JJ. 2006. Urban effects on native avifauna: a review. *Landscape Urban Planning* 74: 46-69.
- Chaneton E, SB Perelman, M Omacini y RJC León. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* 4:7-24.
- Cirignoli S, D Podestá y U Pardiñas. 2001. Diet of the Short-eared Owl in Northwestern Argentina. *Journal of Raptor Research* 35: 68-69.
- Collopy MW. 1973. Predatory efficiency of American Kestrels wintering in northwestern California. *Raptor Research* 7:25-31.

- Collopy MW y KL Bildstein. 1987. Foraging behavior of Northern Harriers wintering in southeastern salt and freshwater marshes. *Auk* 104:11-16.
- Comparatore V, MM Martínez, AI Vasallo, M Barg y JP Isacch. 1996. Abundancia y relaciones con el hábitat de aves y mamíferos en pastizales de *Paspalum quadrifarium* (paja colorada) manejados con fuego (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Interciencia* 21:228-237.
- Copello S y M Favero. 2001. Foraging ecology of Olrog's Gull *Larus atlanticus* in Mar Chiquita Lagoon (Buenos Aires, Argentina): are there age-related differences? *Bird Conservation International* 11:175-188.
- D'andrea PS, R Gentile, R Cerqueira, CEV Grelle, C Horta y L Rey. 1999. Ecology of small mammals in a Brazilian rural area. *Revista Brasileira de Zoologia* 16:611-620
- Dalby PL. 1975. Biology of the pampa rodents: Balcarce Area, Argentina. Michigan State University. *Biological Series* 5: 149-272.
- De la Peña MR. 1992. Guía de aves argentinas. Tomo II. Martín R. de la Peña (ed.), Santa Fé, Argentina.
- de Villafañe G, Bonaventura SM, Bellocq MI y RE 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.
- de Villafañe G, J Merler, R Quintana y R Bo. 1992. Habitat selection in cricetine rodent population on maize field in the Pampa region of Argentina. *Mammalia* 56:215-229.
- Dixon JB, RE Dixon y JE Dixon. 1957. Natural history of the White-tailed Kite in San Diego County, California. *Condor* 59:156-165.
- Donazar JA, O Ceballos, A Travaini y F Hiraldo. 1993. Roadside raptor surveys in the Argentinian Patagonia. *Journal of Raptor Research* 27:106-110.

- Dunk, JR. 1995. White-tailed Kite (*Elanus leucurus*), The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/178>.
- Ellis BA, Mills JN, JE Childs, MC Muzzini, T Mckee, Jr DA Enria y GE Glass. 1997. Structure and floristics of habitats associated with five rodent species in an agroecosystem in Central Argentina. *Journal of Zoology* 243: 437-460.
- Ellis DH, RL Glinski y DG Smith. 1990. Raptor road surveys in South America. *Journal of Raptor Research* 24:98-106.
- Errington PL. 1930. The pellet analysis method of raptor food habits study. *Condor* 32: 292–296.
- Fasano JL. 1991. Geología y geomorfología, Región III, Faro Querandí - Mar de Cobo, provincia de Buenos Aires. Informe Final para la Evaluación del Recurso Hídrico Subterráneo de la Región Costanera Atlántica de la Provincia de Buenos Aires. Consejo Federal de Inversiones – Universidad Nacional de Mar del Plata, 118p.
- Fasano JL, MA Hernandez, FI Isla y EJ Schnak. 1982. Aspectos evolutivos y ambientales de la Laguna Mar Chiquita., Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Oceanologica Acta*, Vol. Especial: 282-285.
- Figueroa Rojas RA, SE Corales Stappung y S Alvarado. 2003. Diet of the Red-backed hawk (*Buteo polyosoma*) in a forested area of the Chilean Patagonia and its relation to the abundance of rodent prey. *Hornero* 18:43-52.
- Fuller M y J Mosher. 1981. Methods of detecting and counting raptors: a review. *Studies on Avian Biology* 6: 235-246.
- Gaibani G y D Csermely. 2007. Behavioral Studies. En: DM Bird and KL Bildstein (Eds.). *Raptor Research and Management Techniques*. Hancock House, WA. Pp 129-151.

- Ghersa C y R León. 2001. Ecología del paisaje pampeano, consideraciones para su manejo y conservación. En: Naveh Z, A Lieberman, F Sarmiento, C Ghersa y R León. Ecología de Paisajes. Ed. Facultad de Agronomía, UBA, Buenos Aires. Pp 471-513.
- Gómez Villafañe IE, M Miño, R Cavia, K Hodara, P Courtalón, O Suárez y M Busch. 2005. Guía de Roedores de la Provincia de Buenos Aires. Editorial L.O.L.A., Buenos Aires, Argentina.
- González-Acuña D, E Briones, K Ardiles, G Valenzuela-Dellarossa, S Corales y RA Figueroa. 2009. Seasonal variation in the diet of the White-Tailed Kite (*Elanus leucurus*) in a suburban area of Southern Chile. *Journal of Raptor Research* 43:134-141.
- González-Acuña D, M Ausset Salgado, O Skewes Ramm y RA Figueroa Rojas. 2004. Variación estacional en el consumo de roedores por la Lechuza de Campanario (*Tyto alba*) en un área suburbana de Chillán, centro-sur de Chile. *Hornero* 19:61-68.
- Gravel D, CD Canham, M Beaudet, y C Messier. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9:399–409.
- Griffiths D. 1980. Foraging costs and relative prey size. *American Naturalist* 116:743-75.2
- Grossman ML y J Hamlet. 1964. *Birds of prey of the world*. Clarkson N. Potter, Inc., NY.
- Gurnell J y JR Flowerdew. 1994. *Live trapping small mammals: A practical guide*. The Mammal Society, Londres, RU.
- Hanski I y E Korpimäki. 1995. Microtine rodent dynamics in northern Europe: parameterized models for the predator-prey interaction. *Ecology* 76:840-850.
- Hanski I, H Henttonen, E Korpimaki, L Oksanen y P Turchin. 2001. Small-rodent dynamics and predation. *Ecology* 82:1505–1520.
- Hanski I, L Hansson y H Henttonen. 1991. Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *Journal of Animal Ecology* 60:353-367.

- Haug EA, BA Millsap y MS Martell. 1993. Burrowing Owl (*Athene cunicularia*). The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/061>.
- Haverschmidt F. 1962. Notes on the Feeding Habits and Food of Some Hawks of Surinam. *Condor* 64:154-158.
- Heinsohn GE y R Heinsohn. 1999. Long term dynamics of a rodent community in an Australian tropical rainforest. *Wildlife Research* 26:187-198.
- Herrera CM y FM Jaksic. 1980. Feeding Ecology of the Barn Owl in Central Chile and Southern Spain: A Comparative Study. *Auk* 97:760-767.
- Hershkovitz P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae), with special reference to the Phyllotine group. *Fieldiana: Zoology* 46:1-524.
- Hiraldó F, JA Donázar, O Ceballos, A Traviani, J Bustamante y M Funes. 1995. Breeding biology of a Grey Eagle-Buzzard population in Patagonia. *Wilson Bulletin* 107:675-685.
- Hodara K, M Busch, MJ Kittlein y FO Kravetz. 2000. Density-dependent habitat selection between maize cropfields and their borders in two rodent species (*Akodon azarae* and *Calomys laucha*) of Pampean agroecosystems. *Evolutionary Ecology* 14:571-593.
- Holling CS. 1959. Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. *Canadian Entomologist* 91:385-398.
- Hudson GE. 1984. Aves del Plata. Libros de Hispanoamérica, Buenos Aires, Argentina.
- Ims RA y H Steen. 1990. Geographical synchrony in microtine population cycles: a theoretical evaluation of the role of nomadic avian predators. *Oikos* 57:381-387.
- Isaach JP, MS Bó y MM Martínez. 2000. Food habits of the Striped Owl (*Asio clamator*) in Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of Raptor Research* 34: 235-237.
- Isaach JP, MS Bó, V Comparatore, L Herrera, R Vargas y MM Martínez. 2001. Las aves de los pastizales costeros del Sudeste de la Provincia de Buenos Aires. En: Iribarne O. (Ed.).

- Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martin, Mar del Plata. Pp 269-286.
- Isacch JP, CS Costa, L Rodríguez-Gallego, D Conde, M Escapa, D Gagliardini y O Iribarne. 2006. Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the south-west Atlantic coast. *Journal of Biogeography* 33:888-900.
- Isacch JP. 2001. Mapa de vegetación de la reserva Mar Chiquita y áreas circundantes. En: Iribarne O. (Ed.). Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martin, Mar Del Plata. Pp 79-80.
- Isla FI y ES Gaido. 2001. Evolución geológica de la laguna Mar Chiquita. En: Iribarne O. (Ed.). Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martin, Mar Del Plata. Pp 19-30.
- Jackson JE. 1988. Terrestrial mammalian pests in Argentina: An overview. En: Crabb AC y Marsh RE (Eds). *Proceedings of Vertebrate Pest Conference*. University of California, California. Pp 196-198.
- Jaksic FM y JH Carothers. 1985. Ecological, morphological and bioenergetic correlates of hunting mode in hawks and owls. *Ornis Scandinavica* 16: 165-172.
- Jaksic FM y L Marone. 2007. *Ecología de comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Jaksic FM, HW Greene y JL Yáñez. 1981. The guild structure of a community of predatory vertebrates in central Chile. *Oecologia* 49: 21-28.
- Jaksic FM, P Meserve, JR Gutierrez y E Tabilo. 1993. The components of predation on small mammals in semiarid Chile: preliminary results. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 305-321.

- Jaksic FM, R Rozzi, A Labra y JE Jiménez. 1987. The hunting behavior of Black-shouldered Kites (*Elanus caeruleus leucurus*) in central Chile. *Condor* 89: 907-911.
- Jaksic FM y JA Simonetti. 1987. Predator/prey relationship among terrestrial vertebrates: An exhaustive review of studies conducted in Southern South America. *Revista Chilena de Historia Natural* 60:221-244.
- Jaksic FM. 1982. Inadequacy of activity time as a niche difference: the case of diurnal and nocturnal raptors. *Oecologia* 52: 171-175.
- Jaksic FM. 1983. The trophic structure of sympatric assemblages of diurnal and nocturnal birds of prey. *American Midland Naturalist* 109:152-162.
- Jaksic FM. 1985. Toward raptor community ecology: behavior bases of assemblage structure. *Journal of Raptor Research* 19:107-112.
- Jaksic FM. 1986. Predation upon small mammals in shrublands and grasslands of South America: Ecological correlates and presumable consequences. *Revista Chilena de Historia Natural* 59:209-221.
- Jaksic FM. 1997 *Ecología de los vertebrados de Chile*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Jaksic FM. 2001. *Ecología de comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- Janes SW y JM Barss. 1985. Predation by three owl species on northern pocket gopher of different body mass. *Oecologia* 67:76-81.
- Janes SW. 1985. Habitat selection in raptorial birds. En: ML Cody (Ed). *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando, EEUU. Pp 159-188.
- Jimenez J y F Jaksic. 1988. Ecology and behavior of southern South American Cinereous Harriers, *Circus cinereus*. *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 199-208.

- Jiménez J. 1995. Historia natural del Aguilucho *Buteo polyosoma*: Una revisión. *Hornero* 14:1-9.
- Jiménez JE y FM Jaksic. 1991. Behavioral ecology of Red-backed Hawks in central Chile. *Wilson Bulletin* 103:132-137.
- Keddy-Hector DP. 2000. Aplomado Falcon (*Falco femoralis*). *The Birds of North America Online* (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/549>.
- Kitowski I. 2003. Age-related differences in foraging behavior of Montagu's harrier *Circus pygargus* males in south-east Poland. *Acta ethologica* 6:35-38.
- Kittlein MJ, AI Vassallo y C Busch. 2001. Differential predation upon sex and age classes of tuco-tucos (*Ctenomys talarum*, Rodentia: Octodontidae) by owls. *Z Säugetierkunde* 66:281-289.
- Kittlein MJ. 1994. Predación por lechuzas sobre poblaciones de roedores. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Mar del Plata.
- König C, F Wieck y JH Becking. 1999. *Owls: a guide to the owls of the world*. Pica Press, The Banks, Sussex, UK.
- Korpimäki E y CJ Krebs. 1996. Predation and population cycles of small mammals. *BioScience* 46:754-764.
- Korpimäki E y K Norrdahl. 1991. Numerical and functional responses of Kestrels, Short eared Owls, and Long eared Owls to vole densities. *Ecology* 72:814-826.
- Korpimäki E, K Norrdahl, T Klemola, T Pettersen y N Stenseth. 2002. Dynamic effects of predators on cyclic voles: field experimentation and model extrapolation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269:991-997.

- Korpimäki E, L Oksanen, T Oksanen, T Klemola, K Norrdahl y P Banks. 2005. Vole cycles and predation in temperate and boreal zones of Europe. *Journal of Animal Ecology* 74:1150-1159.
- Korpimäki E. 1986. Predation causing synchronous decline phases in microtine and shrew populations in western Finland. *Oikos* 46:124-127.
- Kotler BP, JS Brown, A Bouskila, S Mukherjee y T Goldberg. 2004. Foraging games between gerbils and their predators: seasonal changes in schedules of activity and apprehension. *Israel Journal of Zoology* 50:255–271.
- Kotler BP. 1984. Risk of Predation and the Structure of Desert Rodent Communities. *Ecology* 65:689-701.
- Krebs CJ, AJ Kenney, S Gilbert, K Danell, A Angerbjörn, S Erlinge, RG Bromley, C Shank y S Carriere. 2002. Synchrony in lemming and vole populations in the Canadian arctic. *Canadian Journal of Zoology* 80:1323-1333.
- Krebs CJ. 1989. *Ecological methodology*. Addison & Wesley Longman, California, EEUU.
- Krebs CJ. 2009. Population dynamics of large and small mammals: Graeme Caughley's Grand Vision. *Wildlife Research* 36: 1-7.
- Leiner NO, EZF Setz y WR Silva. 2008. Semelparity and factors affecting the reproductive activity of the brasilian slender opossum (*Marmosops paulensis*) in souhteastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 89:153-158.
- León RJC, GM Rusch y M Oesterheld. 1984. Pastizales pampeanos - impacto agropecuario. *Phytocoenologia* 12: 201–218.
- Leveau LM, CM Leveau y UFJ Pardiñas. 2002. Dieta del Milano Blanco (*Elanus leucurus*) en Argentina. *Ornitología Neotropical* 13:307-311.

- Leveau LM, CM Leveau y UFJ Pardiñas .2004. Trophic relationships between White-tailed Kites (*Elanus leucurus*) and Barn Owls (*Tyto alba*) in southern Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of Raptor Research* 38:178-181.
- Leyhe JE y G Ritchison. 2004. Perch sites and hunting behavior of Red-tailed hawks (*Buteo jamaicensis*). *Journal of Raptor Research* 38:19–25.
- Lima SL. 2002. Putting predators back into behavioral predator–prey interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 70–75.
- Litvaitis JA y R Villafuerte. 1996. Intraguild predation, mesopredator release, and prey stability. *Conservation Biology* 10:676-677.
- Malizia AI, D Antinuchi y AI Vassallo. 2001. Aspectos ecológicos de la comunidad de roedores de la reserva de Mar Chiquita con énfasis en el roedor subterráneo *Ctenomys talarum*. En: Iribarne O. (Ed.). *Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martin, Mar del Plata, Argentina. Pp 287-302.
- Malizia AI. 1984. Dinámica de población, selección de hábitat y otros aspectos bioecológicos en una comunidad de micromamíferos en el Partido de Mar Chiquita, Prov. de Buenos Aires. Tesis de Grado. Universidad Nacional de Mar del Plata.
- Marks JS, RJ Cannings y H Mikkola. 1994. Family Strigidae (typical owls). En: del Hoyo J, A Elliott y J Sargatal (Eds). *Handbook of the birds of the world. Volume 5. Barn owls to hummingbirds*. Lynx Edicions, Barcelona. Pp. 76-242.
- Marti CD y MN Kochert. 1995. Are Red-Tailed Hawks and Great Horned Owls diurnal-nocturnal dietary counterparts? *The Wilson Bulletin* 107:615-628.
- Marti CD, AF Poole y LR Bevier. 2005. Barn Owl (*Tyto alba*). *The Birds of North America Online* (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/001>.

- Marti CD, MJ Bechard y FM Jaksic. 2007. Food Habits. En: Bird DM y KL Bildstein (Eds.). Raptor Research and Management Techniques. Hancock House, WA. Pp 129-151.
- Marti CD, K Steenhof, MN Kochert y JS Marks. 1993. Community trophic structure: The roles of diet, body size, and activity time in vertebrate predators. *Oikos* 67:6-18.
- Marti CD. 1973. Food consumption and pellet formation rates in four sympatric owl species. *Wilson Bulletin*. 85: 178-81.
- Marti CD. 1987. Predator-prey interactions: A selective review of North American research results. *Revista Chilena de Historia Natural* 60:203-219.
- Martin P y P Bateson. 1993. Measuring behavior. An introductory guide. Sec. Ed. Cambridge University Press, RU.
- Martínez MM, JP Isacch y F Donatti. 1996. Aspectos de la distribución y biología reproductiva de *Asio clamator* en la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ornitología Neotropical* 7:157-161.
- Martínez, M.M. 2001. Avifauna de Mar chiquita: Síntesis de la tesis doctoral de M.M. Martínez. En: Iribarne O. (Ed.). Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martin, Mar del Plata, Argentina. Pp 227-250.
- Massoia E (1985) Análisis de regurgitados de *Asio flammeus* del arroyo Chasicó. *Acintacnia* 2:7-10.
- Massoia E. 1988. Análisis de regurgitados de *Rhinoptynx clamator* del Partido de Marcos Paz, Provincia de Buenos Aires. *APRONA* 9:4-9.
- Massoia E, A Forasiepi y P Teta. 2000. Los marsupiales de la Argentina. Editorial L.O.L.A., Buenos Aires, Argentina.
- Massoia E. 1986. Pequeños mamíferos predados por *Genaroetus melanoleucus* en el Paraje Confluencia, Departamento Collon Cura, Provincia de Neuquén. *APRONA* 9:13-18.

- Mendelsohn JM y FM Jaksic. 1989. Hunting behaviour of Black shouldered Kites in the Americas, Europe, Africa and Australia. *Ostrich* 60:1-12.
- Menge BA, EL Berlow, CA Blanchette, SA Navarrete y SB Yamada. 1994. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monographs* 64:249-286.
- Meserve PL. 1977. Food habits of a White-tailed Kite population in central Chile. *Condor* 79:263-265.
- Mills JN, BA Ellis, KT McKee, JI Maiztegui y JE Childs. 1991. Habitat associations and relative densities of rodent populations in cultivated areas of central Argentina. *Journal of Mammalogy* 72:470-479.
- Mills JN, BA Ellis, KT McKee, JI Maiztegui y JE Childs. 1992. Reproductive characteristics of rodent assemblages in cultivated regions of Central Argentina. *Journal of Mammalogy* 73:515-526.
- Mills JN, JM Johnson, TG Ksiazek, BA Ellis, PE Rollin, TL Yates, et al. 1998. A survey of hantavirus antibody in small-mammal populations in selected United States national parks. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 58:525-32.
- Mills JN., TL Yates, JE Childs, RR Parmenter, TG Ksiazek, PE Rollin y CJ Peters. 1995. Guidelines for working with rodents potentially infected with hantavirus. *Journal of Mammalogy* 76: 716– 722.
- Mills MGL y L Hes. 1997. *The complete book of Southern African mammals*. Winchester, Cape Town.
- Monserrat AL, MC Funes y AJ Novaro. 2005. Dietary response of three raptor species to an introduced prey in Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 78:425-439.
- Morando M y J Polop, 1997. Annotated checklist of mammal species of Córdoba Province, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 4:129-136.

- Morin PJ. 1999. Community Ecology. Blackwell Science Inc, Malden, EEUU.
- Muñoz A y R Murúa. 1990. Control of small mammals in a pine plantation (central Chile) by modification of the habitat of predators. *Acta Oecologica* 11: 251-261.
- Murúa R y P Padula. 2004. Ecología y evolución de hantavirus en el cono sur de América. *Archivos de medicina veterinaria* 36: 1-20.
- Narosky T y A Di Giácomo. 1993. Las aves de la provincia de Buenos Aires: distribución y estatus. Asociación Ornitológica del Plata, Vázquez Massini and L.O.L.A., Buenos Aires, Argentina.
- Narosky T y N Yzurieta. 2006. Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay. Vázquez-Mazzini, Buenos Aires, Argentina.
- Negro JJ, C Pertoldi, E Randi, JJ Ferrero, JM López-Caballero, D Rivera y E. Korpimäki. 2006. Convergent evolution of *Elanus* kites and the owls. *Journal of Raptor Research* 40:222-225.
- Newton I. 1979. Population ecology of raptors. Buteo Books, Vermillion, SD, EEUU.
- Newton I. 1986. The Sparrowhawk. Poyser, RU.
- Newton I. 1998. Population Limitation in Birds. Academic Press, London.
- Nilsson IN. 1981. Seasonal changes in food of the long-eared owl in southern Sweden. *Ornis Scandinavica* 12:216-223.
- Norrdahl K y E Korpimäki. 2002. Seasonal changes in the numerical response of predators to cyclic vole populations. *Ecography* 25:428-438.
- Olivier SR, A Escofet, P Penchaszadeh y JM Orensanz. 1972. Estudios ecológicos de la región estuarial de Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina). II. Relaciones tróficas interespecíficas. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 194:89-104.
- Panasci T y D Whitacre. 2000. Diet and Foraging Behavior of Nesting Roadside Hawks in Petén, Guatemala. *Willson Bulletin* 112: 555-558.

- Pavey CR, J Gorman y M Heywood. 2008. Dietary overlap between the nocturnal letter-winged kite *Elanus scriptus* and barn owl *Tyto alba* during a rodent outbreak in arid Australia. *Journal of Arid Environments* 73: 2282–2286.
- Pardiñas UFJ, AM Abba y LM Merino. 2004. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) del Sudoeste de la Provincia de Buenos Aires (Argentina): Taxonomía y distribución. *Mastozoología Neotropical* 11:211-232.
- Pautasso AA. 2006. Dieta del Lechuzón Orejudo (*Asio clamator*) en el centro y este de la provincia de Santa Fe, Argentina. *Ornitología Neotropical* 17:289–293.
- Pedrana J, JP Isacch y MS Bó. 2008. Habitat relationships of diurnal raptors at local and landscape scales in southern temperate grasslands of Argentina. *Emu* 108:301–310.
- Perelman SB, RJ León y M Oesterheld. 2001. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 89: 562-577.
- Perry G y ER Pianka. 1997. Animal foraging: Past, present and future. *Trends in Ecology & Evolution* 12:360-364.
- Pianka ER. 1982. *Ecología evolutiva*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Pine RH, PL Dalby y JO Matson. 1985. Ecology, postnatal development, morphometrics, and taxonomic status of the short-tailed opossum, *Monodelphis dimidiata*, an apparently semelparous annual marsupial. *Annals of Carnegie Museum* 54: 195-231.
- Plumpton DL y DE Andersen. 1997. Habitat use and time budgeting by wintering ferruginous hawks. *Condor* 99:888–893.
- Preston CR. 1990. Distribution of raptor foraging in relation to prey biomass and habitat structure. *Condor* 92:107-112.
- Rademaker V and R Cerqueira. 2006. Variations in the latitudinal reproductive patterns of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Austral Ecology* 31:337-342.

- Ramanujam ME. 2000. Food consumption and pellet regurgitation rates in a captive Indian Eagle Owl (*Bubo bubo bengalensis*). *Zoos' Print Journal* 15: 289-291.
- Redford KH y JF Eisenberg. 1992. *Mammals of the Neotropics: The Southern Cone. Volume 2*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Reig OA. 1965. Datos sobre la comunidad de pequeños mamíferos de la región costera del Partido de General Pueyrredón y los partidos limítrofes. *Physis* 25: 205-211.
- Reta R, P Martos, GME Perillo, MC Piccolo y A Ferrante. 2001. Características hidrográficas del estuario de la laguna Mar Chiquita. En: Iribarne O. (ed.). *Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martin, Mar del Plata. Pp 31-52.
- Rodríguez Tarrés R. 1987. *Manual de técnicas de gestión de vida silvestre*. Wildlife Society, 4ta ed.(español), EEUU.
- Rytkönen S, P Kuokkanen, M Hukkanen y K Huhtala. 1998. Prey selection by Sparrowhawks *Accipiter nisus* and characteristics of vulnerable prey. *Ornis Fennica* 75:77-87.
- Salvador SA. 1988. Datos de pesos de aves argentinas. *Hornero* 13:78-83.
- Salvador SA. 1990. Datos de pesos de aves argentinas II. *Hornero* 13:169-171.
- Sánchez KB, AI Malizia y MS Bó. 2008. Trophic ecology of the Burrowing Owl (*Athene cunicularia*) in urban environments of Mar Chiquita Biosphere Reserve (Buenos Aires Province, Argentina). *Ornitología Neotropical* 19:71-80.
- Sarasola JH, MA Santillán y M Galmes. 2007. Comparison of foods habits and prey selection of the white-tailed kite, *Elanus leucurus*, between natural and disturbed area in central Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 42:85-91.
- Scheibler DR. 2004. Geographic variation in the size of mammalian prey taken by White-tailed Kite in the Americas. *Journal of Field Ornithology* 75: 218-222.

- Schlatter RP, JL Yáñez y FM Jaksic. 1980. Food-niche Relationships between Chilean Eagles and Red-backed Buzzards in Central Chile. *Auk* 97:897-898.
- Schoener TW. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Serrano D. 2000. Relationship between raptors and rabbits in the diet of Eagle Owls in southwestern Europe: competition removal or food stress? *Journal of Raptor Research* 34:305-310.
- Servicio Meteorológico Nacional 1951–1980. Estadísticas climáticas, Buenos Aires. <http://www.smn.gov.ar/?mod=clima&id=30&provincia=Buenos%20Aires&ciudad=Mar%20del%20Plata>
- Simmons RE. 2000. *Harriers of the World*. Oxford: Oxford University Press, NY.
- Sinclair ARE, PD Olsen y TD Redhead. 1990. Can predators regulate small mammal populations? *Oikos* 59:382-392.
- Smallwood JA y DM Bird. 2002. American Kestrel (*Falco sparverius*). *The Birds of North America Online* (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the *Birds of North America Online*: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/602>.
- Sodhi NS, IG Warkentin y LW Oliphant. 1991. Hunting techniques and success rates of urban Merlins (*Falco columbarius*). *Journal of Raptor Research* 25:127-131.
- Solari LM y ME Zaccagnini. 2009. Efecto de bordes arbóreos y terrazas sobre la riqueza y densidad de aves en lotes de soja de Entre Ríos, Argentina. *BioScriba* 2:90-100.
- Solomon ME. 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18:1–35.
- Soriano A, RJ León, OE Sala, RS Lavado, VA Deregibus, MA Cauhépé, OA Scaglia, CA Velásquez y JH Lemcoff. 1991. Río de la Plata grasslands. En: Coupland RT (Ed.). *Natural Grasslands*. Elsevier, NY. Pp 367–407.

- Spivak E, T Luppi y C Bas. 2001. Cangrejos y Camarones: las relaciones organismo-ambiente en las distintas fases del ciclo de vida. En: Iribarne O. (Ed.). Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martin, Mar del Plata. Pp 129-151.
- Steenhof K y MN Kochert. 1985. Dietary Shifts of Sympatric Buteos during a Prey Decline. *Oecologia* 66:6-16.
- Steenhof K y MN Kochert. 1988. Dietary responses of three raptor species to changing prey densities in a natural environment. *Journal of Animal Ecology* 57:37-48.
- Stenseth NC. 1977. Evolutionary aspects of demographic cycles: the relevance of some models of cycles for microtine fluctuations. *Oikos* 29:525-538.
- Stutz, S. 2001. Vegetación del área de la Laguna Mar Chiquita. En: Iribarne O. (Ed.). Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martin, Mar del Plata. Pp 75-78.
- Suárez OV, GR Cueto, R Cavia, IE Gómez Villafañe, DN Bilenca, A Edelstein, P Martínez, S Miguel, C Bellomo, K Hodara, PJ Padula y M Busch. 2003. Prevalence of infection with Hantavirus in rodent populations of central Argentina. *Memoria do Instituto Oswaldo Cruz*. 98:727-732.
- Sundell J. 2006. Experimental tests of the role of predation in the population dynamics of voles and lemmings. *Mammal Reviews* 36:107-141.
- Swihart RK y NA Slade. 1990. Long-term Dynamics of an Early Successional Small Mammal Community. *American Midland Naturalist* 123:372-382.
- Taylor IR. 1994. *Barn Owls: Predator-Prey Relationships*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Thiollay JM. 1994. Family Accipitridae (Hawks and Eagles). En Del Hoyo J, A. Elliott y J. Sargatal (Eds.). Handbook of birds of the world. Vol. 2. New world vultures to Guinea-fowl. Lynx Editions. Barcelona.
- Thirgood S, S Redpath y I Graham. 2003. What determines the foraging distribution of raptors on heather moorland? *Oikos* 100: 15-24.
- Toland, B. 1986. Hunting success of some Missouri raptors. *Wilson Bulletin* 98:116–125.
- Trejo A, M Kun y S Seijas. 2006. Dieta del Águila Mora (*Geranoaetus melanoleucus*) en una transecta oeste–este en el ecotono norpatagónico. *Hornero* 21:31-36.
- Trejo A, MS Bó, MI Bellocq y J López de Casenave. 2007. Ecología y conservación de aves rapaces en Argentina. *Hornero* 22:81-83.
- Vargas RJ, MS Bó y M Favero. 2007. Diet of the southern Caracara (*Caracara plancus*) in Mar Chiquita Reserve, Southern Argentina. *Journal of Raptor Research* 41:113-121.
- Vega L. 2001. Herpetofauna: diversidad, ecología e historia natural. En: Iribarne O. (Ed.). Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martin. Mar del Plata. Pp. 213-226.
- Vervoorst FB. 1967. La vegetación de la República Argentina VII. Las comunidades de la depresión del Salado (Prov. de Buenos Aires). *Inta, Serie Fitogeográfica* N° 7. Buenos Aires, Argentina.
- Violante RA. 1992. Ambientes sedimentarios asociados a un sistema de barrera litoral del Holoceno en la llanura costera al sur de Villa Gesell, Provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 47: 201-214.
- Wakeley JS. 1978. Factors affecting the use of hunting sites by Ferruginous Hawks. *Condor* 80:316–334.
- Warner JS y RL Rudd. 1975. Hunting by the White-tailed Hawk *Elanus leucurus*. *Condor* 77:226-230.

- White CM, PD Olsen y LF Cliff. 1994. Family Falconidae. En: del Hoyo J, A Elliot y J Sargatal (Eds.). Handbook of the birds of the world. Vol 2: New World Vultures to Guineafowl, Lynx Editions, Barcelona. Pp 216–247.
- Wiggins DA, DW Holt y SM Leasure. 2006. Short-eared Owl (*Asio flammeus*). The Birds of North America Online (A. Poole, Ed.). Ithaca: Cornell Lab of Ornithology; Retrieved from the Birds of North America Online: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/062doi:10.2173/bna.62>.
- Wuczynski A. 2005. Habitat use and hunting behaviour of Common Buzzards *Buteo buteo* wintering in south-western Poland. Acta Ornitologica 40:147-154.
- York M, DK Rosenberg y KK Sturm. 2002. Diet and food-niche breadth of Burrowing Owls (*Athene cunicularia*) in the Imperial Valley, California. Western North American Naturalist 62:280–287.
- Zar JH. 1999. Biostatistical analysis. US: Prentice Hall Inc, Englewood Cliffs, NJ.
- Zuleta GA, FO Kravetz, M Busch y RE Percich. 1988. Dinámica poblacional del ratón del pastizal pampeano (*Akodon azarae*) en ecosistemas agrarios de Argentina. Revista Chilena de Historia Natural 61: 231-244.