Bol. Soc. Biol. Concepción, Chile. Tomo 59, pp. 57-67; 1988

CONSECUENCIAS DEMOGRAFICAS DE LA MANIPULACION EXPERIMENTAL EN LA COMPOSICION DE EDADES DE *AKODON OLIVACEUS* (RODENTIA, CRICETIDAE)

Demographic consequences of the experimental manipulation on the age composition of *Akodon olivaceus* (Rodentia, Cricetidae)

LUZ A. GONZALEZ*, R. MURUA*, P. MESERVE** Y C. JOFRE*

RESUMEN

Con el objeto de estudiar el efecto de la composición de edades del grupo reproductivo inicial (G.R.I.) sobre las características demográficas de una población de *Akodon olivaceus* se realizó una manipulación experimental de la población.

Se utilizaron seis encierros (100 x 30 m) ubicados en hábitats similares en el Bosque Experimental San Martín, Valdivia, Chile. Se colectaron animales pertenecientes a las cohortes presentes en la población para ser introducidos en los retículos experimentales.

El grupo reproductivo inicial, perteneciente a la cohorte Ko soporta el peso inicial de la reproducción hasta que los animales nacidos en la estación alcanzan la madurez sexual y se reproducen. Las hembras Ko se reproducen dos o tres veces durante el verano. Las hembras de las cohortes de verano (K1 + K2) se reproducen una o dos veces en la estación, siendo probablemente inseminadas por machos de la cohorte Ko. Los animales nacidos en la segunda parte del período reproductivo (K3 + K4) no se reproducen en la estación. Estas cohortes muestran una sobrevivencia mejor que las cohortes de verano.

ABSTRACT

In order to study the effect of the age composition of breeding stock on the demographic characteristics of the *Akodon olivaceus* population, an experimental manipulation was performed.

Six enclosures (100 x 30) located in similar habitats were established in San Martín Experimental Woods, Valdivia province, Chile. Animals belonging to the cohorts known to be present on the population were collected and introduced in the experimental enclosures.

The breeding stock (Ko) showed their importance, because they support the initial reproduction until the animals born in the season reach maturity and reproduce. Ko females reproduce two or three times during the summer. Females of summer cohorts (K1 + K2) reproduce one or twice in the period, being probably inseminated bi Ko males. Animals born in the second half of the reproductive period (K3 + K4) do not reproduce in the season. These cohorts showed a better survival than summer cohorts.

KEYWORDS: Rodentia Cricetidae. *Akodon*. Population ecology. Neotropics.

INTRODUCCION

Uno de los factores extrínsecos que podría influir en la regulación de los números de una población, es la composi-

*Instituto de Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia-Chile.
**Depart. Biological Sciences, De Kalb, Illinois 60115, U.S.A.

ción por edades del grupo que inicia la reproducción durante el año. Existen algunas evidencias en poblaciones de microtinos del hemisferio norte que muestran una relación entre esta característica demográfica y la densidad poblacional en un ciclo anual (Hansson, 1969; Gliwicz, 1975, 1980).

Hansson (1969) observó que en años de alta densidad poblacional, los animales que habían pasado el invierno eran los más jóvenes, mientras que en los años de bajos números, la mayor parte correspondía a animales reclutados en las primeras camadas de primavera de la estación precedente, es decir, eran más viejos. Por otra parte, Gliwicz (1975, 1980) identificó en *Clethrionomys glareolus* cuatro cohortes (K1, K2, K3 y K4) y señala que la magnitud de la fluctuación poblacional es generada por el grupo que sobrevive el invierno (Ko), ya que éste puede presentar distintas contribuciones relativas de las cohortes. Cuando hubo una mayor participación de las cohortes de otoño (K3 y K4), en dicho grupo se detectaron mayores densidades en años sucesivos.

Estas diferencias observadas se refuerzan por el hecho de mostrar las cohortes de otoño y verano diferencias en numerosos caracteres fisiológicos y ecológicos, siendo las cohortes de otoño fisiológicamente más jóvenes a la misma edad que las de verano (Fedyk, 1974). Gliwicz (1980) encontró que las cohortes de verano rápidamente alcanzaron la madurez sexual y se reprodujeron en la misma estación, no así las cohortes de otoño. También Pearson (1967) y Dalby (1975), señalan que jóvenes nacidos a fines del período no se reproducen sino hasta la estación siguiente.

En *Akodon olivaceus brachiotis*, roedor cricétido que domina los hábitats de bosque y pradera-matorral del sur de Chile, se han descrito cuatro cohortes según el desgaste dentario en un ciclo anual (Feito et al., 1981). Estas cohortes presentan una sobrevivencia diferencial que determina el grupo reproductivo inicial "breeding stock", formado por individuos que sobreviven el invierno. La proporción de las cohortes varía de año en año y estaría en relación con la densidad que se alcanza en el período siguiente (Murúa y González, 1986).

Este hecho motivó el objetivo central de este trabajo que consistió en manipular experimentalmente una población de *A. olivaceus* para establecer el grado de participación de las distintas cohortes en el éxito demográfico a lo largo de un ciclo anual.

MATERIAL Y METODO

El área de estudio se encuentra ubicada en el Bosque San Martín, a 74 Km. de la ciudad de Valdivia, X Región. El estudio se realizó entre noviembre de 1984 y septiembre de 1985.

Se utilizaron 6 encierros de 30 x 100 m (0,3 ha) provistos de un cerco eléctrico. Este cerco fue construido de malla fina de 100 cm de altura, enterrada a 20 cm del suelo, agregándose ripio y piedras, como una forma de evitar que los animales cavasen túneles. Sobre los 80 cm de malla libre se colgó una manga de plástico de 50 cm, que se unió al alambre. Completando el cerco se instaló un cable eléctrico tendido a una altura de 80 cm y separado por 5 cm de la malla (Fig. 1). Al trepar el animal por la malla debe forzosamente tocar el cable, produciéndose un puente con la descarga de 2.500 voltios. La cantidad de energía se entrega en forma de pulsos muy cortos y frecuentes que no alcanzan a producir daño a los animales. Los encierros cubren un área de hábitat mixto con bosque típico valdiviano y áreas más abiertas de pradera matorral. Este hábitat ha sido descrito anteriormente (Murúa y González, 1985).

En cada encierro se ubicaron 30 trampas Sherman medianas (10 x 3) una por estación, a 10 m de intervalo entre ellas, cebadas con avena, quáker; previo al estudio fueron removidos los animales del área para proceder a las introducciones.

Las introducciones de las diferentes cohortes fueron secuenciales de acuerdo al período en que ellas aparecen en la población natural de San Martín.

En septiembre y octubre de 1984 se colectaron 16 animales, considerados sobrevivientes del período anual y por lo tanto representantes del grupo reproductivo inicial (cohorte Ko), los cuales fueron introducidos en los encierros N° 2 y N° 4 (4 hembras y 4 machos) en noviembre, 1984. En febrero se introdujeron individuos de las cohortes K1 y K2 en los encierros N° 1 y N° 3 (4 hembras y 4 machos); posteriormente en abril los individuos de las cohortes K3 y K4 en los encierros N° 5 y N° 6 (4 machos y 4 hembras). Los animales introducidos fueron recolectados en sectores adyacentes al área de estudio y además fueron identificados en las distintas cohortes de acuerdo a la época de captura y al largo de la cola (Feito et al, 1981) y marcados con anillos numerados.

A partir de fines de noviembre se realizaron censos mensuales por cuatro noches. Los animales recapturados fueron medidos (longitud total y longitud de la cola), pesados y observada su condición reproductiva. Se ha considerado a los machos en condición reproductiva por la presencia de testículos escrotales, y a las hembras por presentar vagina perforada, signos evidentes de preñez o por la presencia de mamas lactogénicas. Posteriormente fueron liberados en el punto de captura. Simultáneamente se estudió una población de *A. olivaceus* en un retículo abierto con 144 trampas Sherman medianas, cubriendo un área de 1,21 has. (12 x 12 trampas, 1 por estación, 10 m de intervalo entre ellas) en un hábitat de pradera-matorral. Los animales fueron marcados con anillos numerados, registradas las medidas estándar y estimada su condición reproductiva. En este retículo se determinó mensualmente la densidad, la composición de edades, la actividad reproductiva y la sobrevivencia de los individuos.

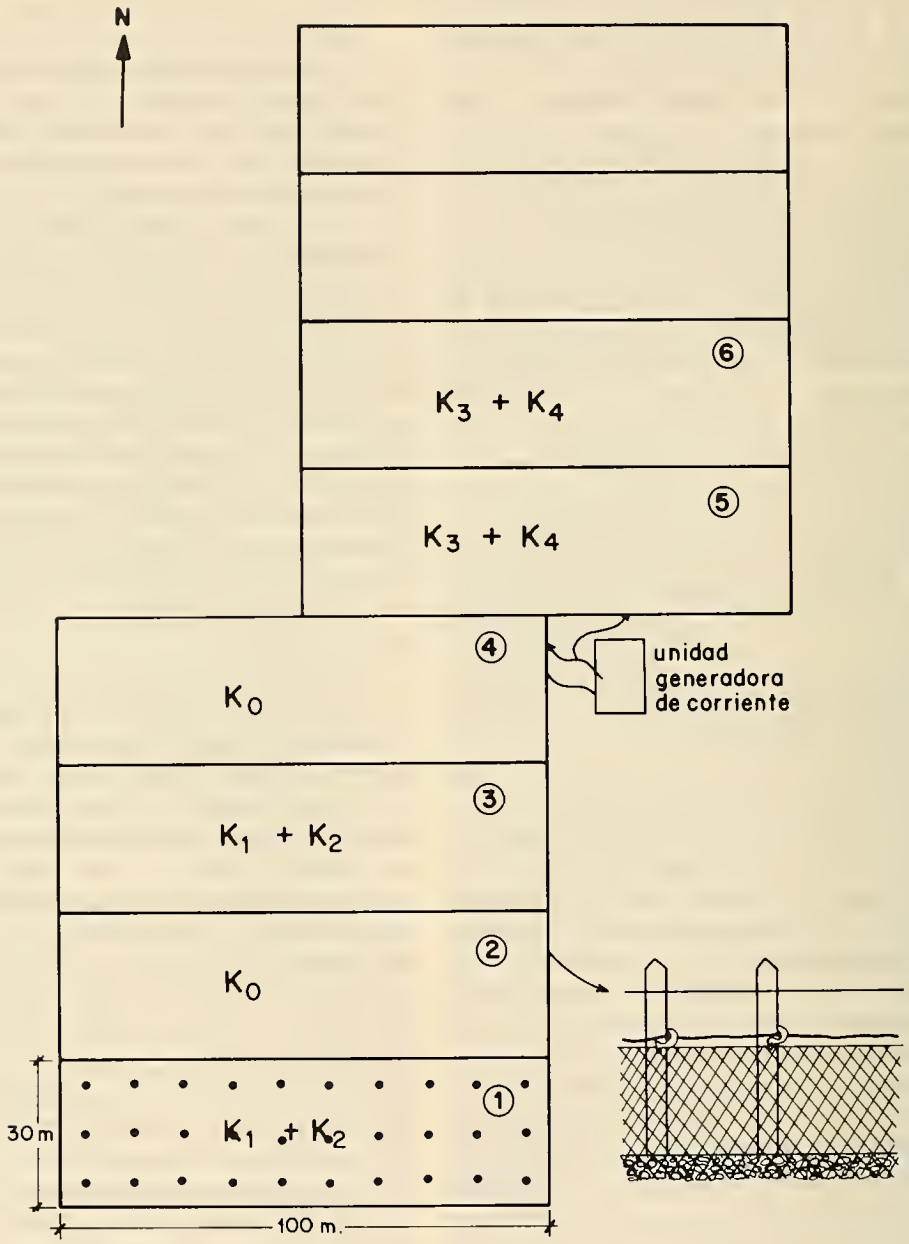
RESULTADOS

Cuando los animales fueron introducidos en los encierros N° 2 y N° 4 en noviembre de 1984, las hembras no estaban reproductivas y todos los machos presentaban testículos escrotales, lo cual constituye una indicación del inicio del período reproductivo. A fines de diciembre se realizó un censo de cuatro noches, recapturándose el 100% de los animales introducidos en ambos encierros experimentales. Los machos presentaban testículos escrotales y el 50% de las hembras presentaban una preñez evidente en el encierro N° 4 y un 25% en el encierro N° 2. En el censo de enero la preñez total, considerándose el número de individuos de ambos encierros, aumentó a un 62% y se observó una pérdida de animales en ambos encierros.

En el mes de febrero la preñez total descendió a un 50% con una mayor pérdida de individuos, es así como en el encierro N° 2 se recapturaron sólo 3 individuos introducidos, de los cuales dos eran hembras preñadas y en el encierro N° 4 se recapturaron 4 individuos, de los cuales dos eran hembras preñadas. Sólo un macho de la cohorte Ko que continuó reproductivo fue recapturado en el mes de mayo en el encierro N° 2, ya que prácticamente todos los restantes animales pertenecientes a la cohorte Ko introducidos en noviembre desaparecieron en el mes de marzo. Durante enero se empezaron a recolectar animales de la cohorte K1, nacidos en los encierros N° 2 y N° 4.

De los 16 animales que se introdujeron en febrero de las cohortes de verano (K1 y K2), en los encierros N° 1 y N° 3, en marzo se recapturó el 100% de ellos, declinando en abril en un encierro al 75% y al 12% en el otro. Las primeras hembras preñadas fueron detectadas durante el mes de abril, prolongándose la reproducción hasta mayo, donde en un encierro se encontró el 75% de las hembras preñadas.

En el mes de abril se introdujeron los animales de las cohortes de otoño (K3 y



• Estación de captura

K_0 = Cohorte formada por individuos que han sobrevivido el invierno pertenecientes a una generación anterior.

K_1 y K_2 =Cohortes de Verano individuos nacidos entre Diciembre y Febrero

K_3 y K_4 =Cohortes de Otoño, individuos nacidos entre Marzo y Mayo

Fig. 1. Diseño de los encierros experimentales.

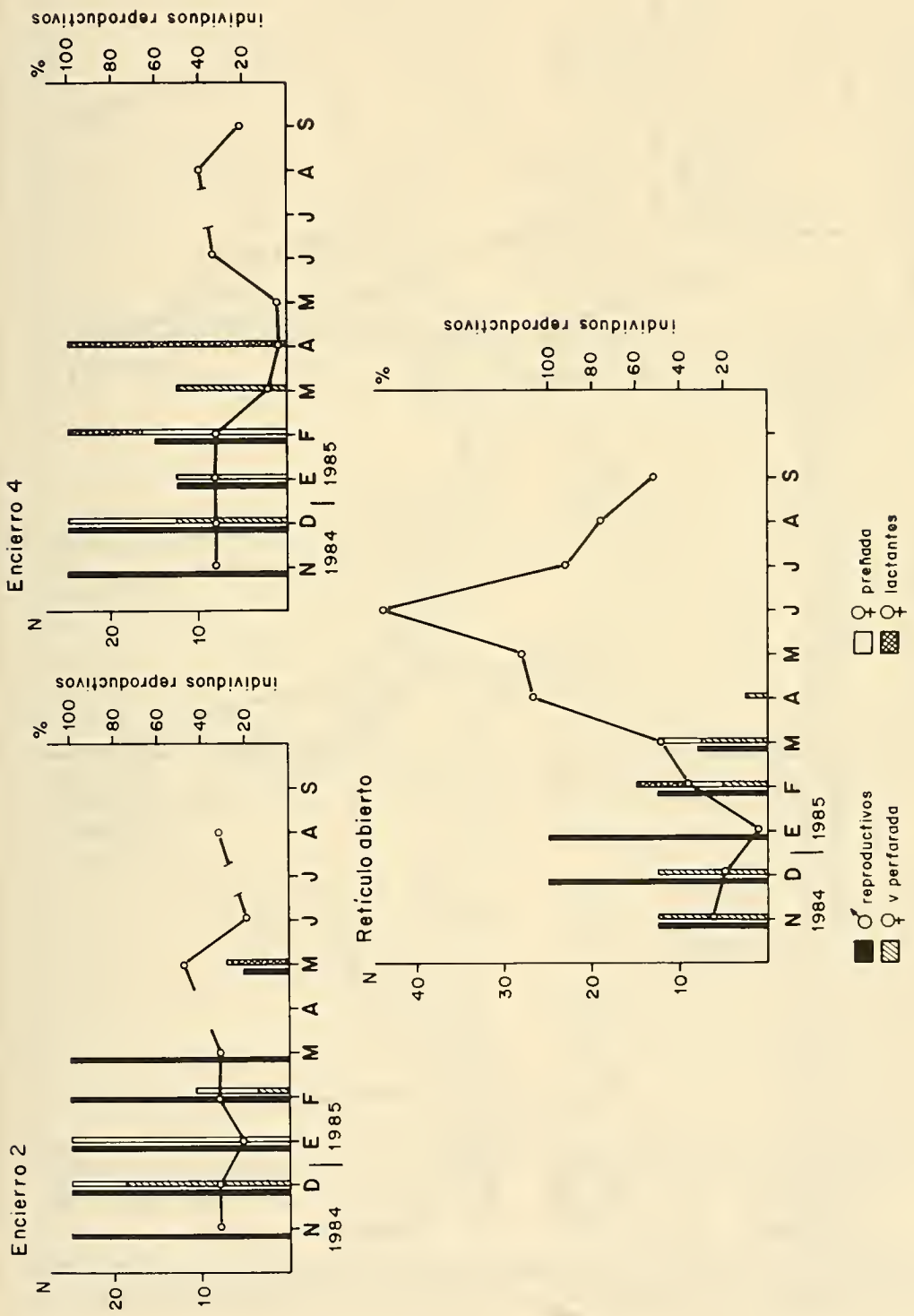


Fig. 2. Densidad (N° animales supuestos vivos) y porcentaje de animales reproductivos en los encierros experimentales y en el retículo abierto. La primera barra en cada mes corresponde a los machos, la segunda a las hembras.

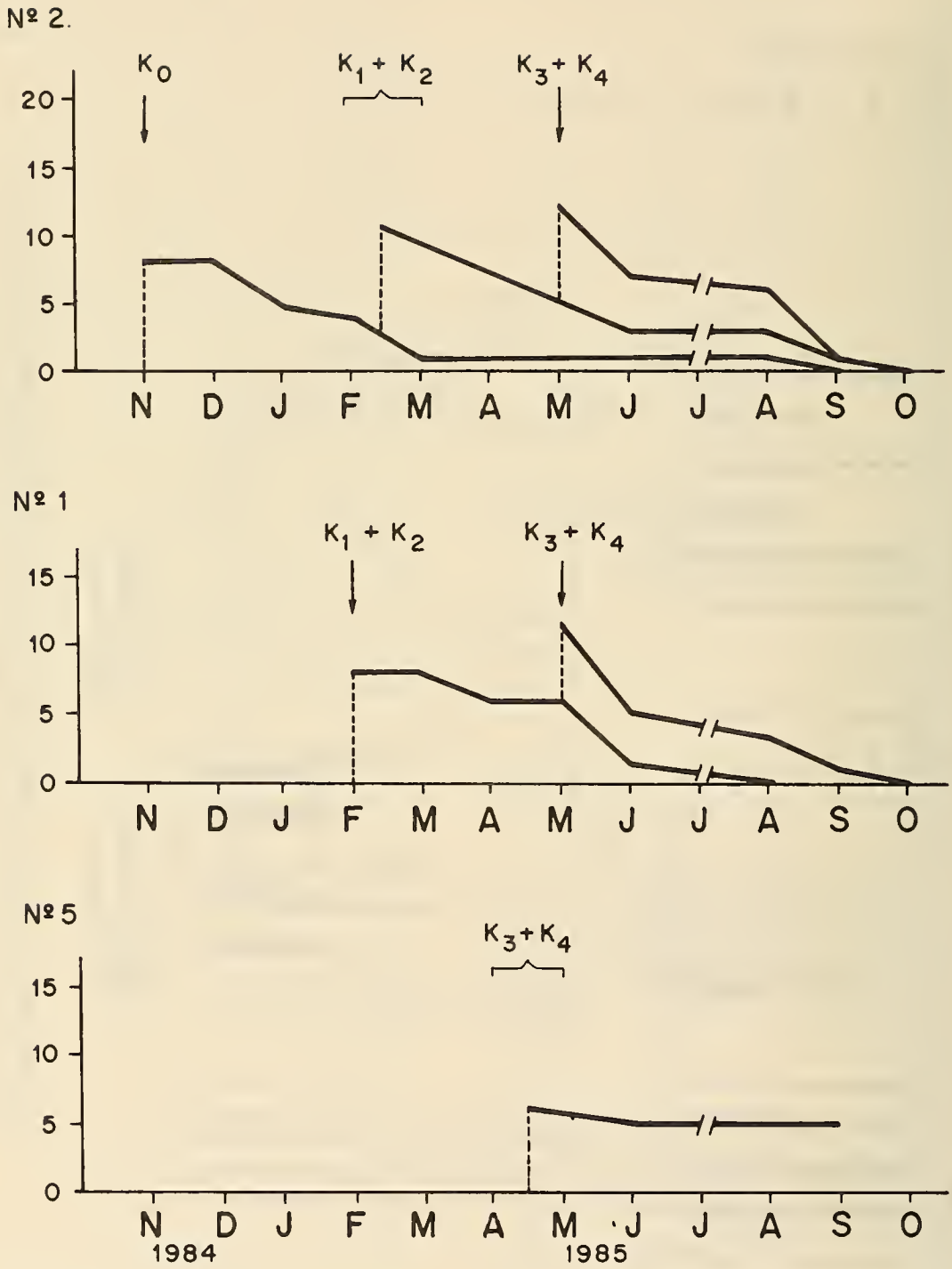


Fig. 3. Sobrevivencia de las cohortes en los encierros N° 2, N° 1 y N° 5. (Estos valores de sobrevivencia corresponden al porcentaje de individuos presentes en el período t del total presentes en el período t-1).

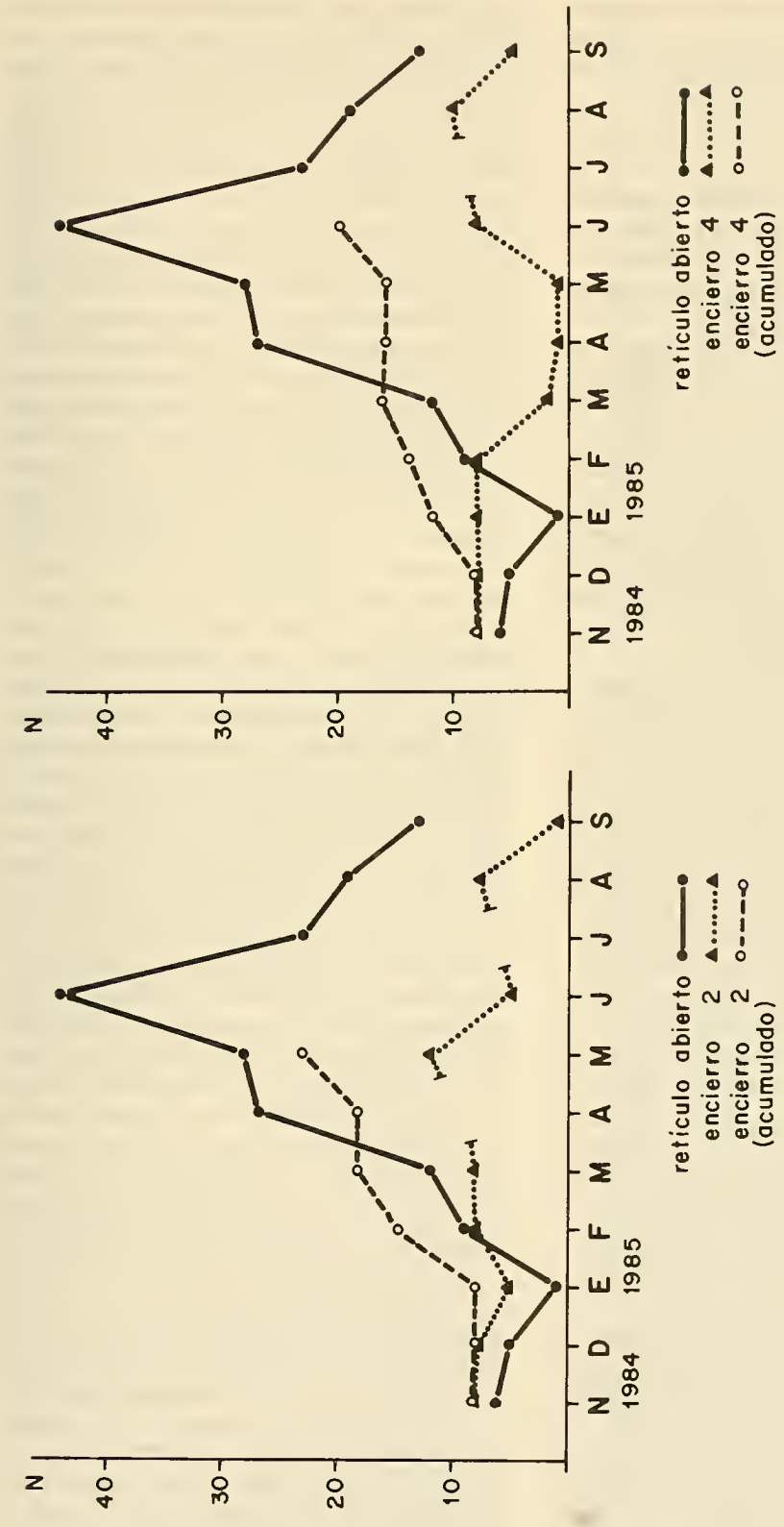


Fig. 4. Comparación de las densidades del retículo abierto y los encierros N° 2 y N° 4. En los encierros se indican las densidades de cada mes y la densidad acumulada, que se obtuvo sumando al número inicial de animales introducidos los nuevos nacidos.

K4) en los encierros N° 5 y N° 6, todos individuos juveniles de peso corporal ligero y ninguno en condición reproductiva. No se reclutaron nuevos individuos.

El período reproductivo se extendió desde noviembre, en que aparecen los primeros machos en condición reproductiva, hasta mayo tanto en los encierros N° 2 y N° 4 como en el retículo abierto, apareciendo en diciembre las primeras hembras preñadas (Fig. 2).

Como se indicó anteriormente, los primeros nacimientos en los encierros ocurrieron en enero. Similarmente, en el retículo abierto, a pesar de encontrarse hembras reproductivas en noviembre, también los primeros juveniles se incorporan a la población durante el mes de enero. En los encierros las hembras Ko inician su reproducción en diciembre con dos y tres pariciones durante el verano y un bajo incremento de peso.

Los animales K1 aumentan rápidamente de peso alcanzando las hembras la madurez sexual antes del mes de edad, reproduciéndose dos veces en la estación, en presencia de machos Ko, ya que los machos de su cohorte (K1) sólo alcanzan la competencia reproductiva un mes más tarde que las hembras. Sólo un 20% de las hembras nacidas en el verano en el encierro N° 2 y un 25% en el encierro N° 4, alcanzaron la madurez sexual durante la misma estación y sólo un 27,3% y 42,8% de los machos, respectivamente. En cambio, en los encierros en que sólo estuvieron animales K1 y K2, las primeras preñeces se observaron con 1 a 1,5 meses de retardo. Las cohortes nacidas en el otoño (K3 + K4) no mostraron reproducción durante la estación, a pesar de que ganaron peso rápidamente a fines de otoño.

Los animales de la cohorte Ko mostraron una sobrevivencia hasta de nueve meses en los encierros y si se considera que nacieron en abril o mayo del año anterior, presentarían longevidades que sobrepasan los 12 meses (Fig. 3); en cambio en el retículo abierto no se registraron sobrevivencias mayores a los seis meses. Los individuos de las cohortes K3 y K4 introducidos en los encierros N° 5 y N° 6, presentan mayores sobrevivencias que en los otros encierros (Fig. 3).

Las densidades promedios mensuales, determinadas de acuerdo a Petrusewicz (1983), mostraron valores mayores en los retículos iniciados con la cohorte Ko (Ko=6,3, 6,3; K1 + K2 = 5,7, 2,9; K3 + K4 = 2,3, 2,0). En la Fig. 4 se observa el número mínimo de supuestos vivos en el retículo abierto y en los encierros N° 2 y N° 4. En el retículo abierto se observa una mayor abundancia durante el otoño, describiéndose el ciclo anual característico de esta especie (Murúa y González, 1986). En este ciclo, el máximo reclutamiento se presenta en el otoño, posterior al período reproductivo, lo que explica sus mayores números, ocurriendo posteriormente una declinación de la población. Este ciclo que se muestra en el retículo abierto, no es tan evidente en los encierros. En el encierro N° 2 aumentó levemente el número de individuos hasta mayo con una disminución a partir de junio, en cambio en el N° 4 la situación es diferente ya que durante tres meses se mantuvo baja la densidad, aumentando en junio. En cambio, si se consideran las frecuencias acumuladas, que considera todos los nuevos individuos nacidos en los encierros, agregado al número inicial, las densidades mayores se presentan en mayo y junio en los encierros N° 2 y N° 4, respectivamente.

Por otra parte, si se comparan las densidades del mes de mayo en el retículo abierto con el encierro N° 2, se observa que en el primero es de 23,1 anim/has; en cambio en el segundo correspondería a 40 anim/has, y si consideramos la frecuencia acumulada, ésta sería de 76 anim/has. Estos resultados indicarían un mayor número relativo de animales en los encierros que en el retículo abierto.

Como una forma indirecta de conocer la natalidad y mortalidad ocurrida en los encierros, se estimó el número de animales nacidos en la estación, mediante la fórmula descrita por Bujalska et al,

(1968) en que r= Ñp (TL/tp), donde r es el número de nacidos en el tiempo T; Ñp es el promedio de hembras preñadas, T es el período de estudio, que en nuestro caso corresponde a la extensión del período reproductivo;; L el tamaño de la camada y tp es el período de gestación en días.

Se obtuvo valores de r = 35,8, 50,2 y 11,9 individuos en los encierros N° 2, N° 4 y N° 1, en los cuales sólo se capturaron 16, 18 y 7 individuos respectivamente. La diferencia entre el valor r y el número de individuos capturados podría indicar la pérdida de individuos ocurrida en los encierros, la cual podría ser atribuida a mortalidad y correspondería a un 55,4%, 62,2% y 41,5% en cada caso.

DISCUSION

Se ha descrito para *Akodon olivaceus brachiotis* un período reproductivo, por análisis de las condiciones externas de machos y hembras, que se extiende desde octubre a mayo en varios años consecutivos (González y Murúa, 1985), confirmado también por análisis histológico de las gónadas en machos (Murúa et al., 1987). Se observa una postergación de un mes en el inicio del período reproductivo en los animales que se introdujeron en los retículos experimentales, que puede ser explicado por la cautividad variable a que fueron sometidos los animales desde su recolección en septiembre-octubre. A pesar de esta posible desventaja se detectaron hembras preñadas en diciembre, un mes más tarde de la introducción experimental. Esto indica la capacidad reproductiva de la especie y particularmente la decisiva importancia que adquieren aquellos animales que forman el grupo reproductivo inicial (Ko) en la génesis de la población del año. En efecto, algunas hembras de este grupo tuvieron preñeces detectables durante todo el verano (diciembre, enero y febrero) y otras dos veces durante el verano (enero y febrero). Los machos pertenecientes a este grupo reproductivo inicial (Ko) alcanzan competencia reproductiva en primavera e inseminan no sólo a las hembras pertenecientes a su cohorte, sino también a hembras nacidas en diciembre (K1) y enero (K2). Es interesante hacer notar que hembras nacidas en enero exhibieron preñez en febrero, lo que indica claramente que las hembras alcanzan la madurez sexual dentro de los primeros 30 días de edad. Además, machos nacidos en diciembre presentaron la línea germinativa completa, lo que indica actividad reproductiva (Murúa et al., 1986).

Sin embargo, se ha observado una postergación del período reproductivo en algunos años por causas que aún no están claras (Murúa y González, 1986), en que los primeros reclutados aparecen en enero. Similar situación se observó en los encierros y retículo abierto praderamatorral, que a pesar de haber hembras reproductivas en noviembre, los primeros reclutados aparecieron en enero. Esta dilación en la aparición de los primeros nacidos en verano (K1) pudo haber afectado el grado de desarrollo del grupo de animales introducidos para la cohorte de verano en los encierros N° 1 y N° 3 (Fig. 1), que explicaría la consiguiente postergación de 1 a 1,5 meses en los nacimientos observados en estos encierros experimentales. Esta postergación afecta principalmente a los machos que demoran en alcanzar la competencia reproductiva, ya que las hembras de la misma cohorte en encierros en presencia de machos adultos del grupo reproductivo inicial (Ko), mostraron preñeces.

Sólo las cohortes nacidas en el verano se reproducen en la misma estación y los nacidos a fines del otoño no lo logran. Existe un gran esfuerzo reproductivo de las cohortes Ko y de las del verano (K1 y K2) que podría estar relacionado con la sobrevivencia. En efecto, a fines del verano (marzo) hay una gran desaparición de individuos del grupo reproductivo inicial (Ko), (15/16) que presumiblemente mueren. Por otra parte, se encontró en la misma época una importante caída en el

peso corporal de los individuos pertenecientes a esta cohorte, que ha sido interpretado como una disminución en su sobrevivencia (Murúa et al., 1986). De acuerdo a lo sustentado por Stenseth (1978), los individuos jóvenes que no se reproducen en la estación de su nacimiento tendrían una mayor sobrevivencia y se reproducirían con mayor éxito en la próxima estación. Esta proposición sería coincidente con los hallazgos empíricos tanto en poblaciones del Hemisferio Norte (Hansson, 1969; Gliwicz, 1975) como en este cricétido sudamericano, surgiendo la pregunta: ¿De qué manera cada año la composición por cohortes del grupo reproductivo inicial afecta el desarrollo de la actividad reproductiva del ciclo anual?

Si bien los animales del grupo reproductivo inicial (Ko) tienen gran importancia en todo el proceso demográfico de la especie, tienen influencias negativas sobre la sobrevivencia de las cohortes más jóvenes. Es así como se detectó los valores de mortalidad más elevados (55,4% y 62,2%) en los encierros con presencia de estos animales adultos, N° 2 y N° 4, respectivamente. Por otro lado, los animales nacidos a fines de la estación, en abril y mayo, presentaron una mayor sobrevivencia en los encierros donde no se introdujeron animales adultos (encierros N° 5 y N° 6).

Otro hecho importante de señalar, es lo que se refiere a las densidades de animales alcanzadas en el retículo abierto. Las elevadas densidades que se logran en los encierros experimentales son tres veces más grandes cuando se considera la frecuencia acumulada de individuos sin tomar en cuenta la mortalidad, que es también fuerte en los encierros experimentales. La mortalidad sería el mecanismo más importante de disminución del número de individuos, al estar bloqueados por el cerco los fenómenos dispersivos de gran importancia en esta especie (Murúa, 1983).

Si bien estos resultados deben ser considerados preliminares debido: 1) a una alta proporción de animales introducidos que desaparecen después de febrero, 1985; 2) a algunos movimientos que se detectaron entre encierros, y 3) a la variación de algunos resultados para encierros con igual tratamiento, que pudiesen ser explicados con diferencias específicas de hábitat (alimento, distribución); se hace evidente que la estructura de edades participa en la determinación de las características demográficas de la población en años sucesivos.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por la National Science Foundation, proyecto N° INT — 8302724 y parcialmente por la Dirección de Investigación, UACH, Proyecto N° RS — 83-50.

Agradecemos la colaboración del Sr. Freddy Mondaca y del Sr. Pedro Muñoz en el trabajo de campo.

BIBLIOGRAFIA

Bijalska, G. y Gliwicz, I. 1968. Productivity investigation of an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). III Individual growth curve. Acta Theriologica 13: 427-433.

Dalby, P.L. 1975. Biology of pampa rodents Balcarce area, Argentina. Publication Museum Biological Series, Michigan State University. 5: 149-152.

Fedyk, A. 1974. Gross body composition in postnatal development of the bank vole. II. Differentiation of seasonal generations. Acta Theriologica. 19 (27): 403-427.

Fedyk, A. y M. Gebczynski. 1980. Genetic changes in seasonal generations of the bank vole. Acta Theriologica, 25 (39): 475-485.

Feito, R., González, L.A. y R. Mondión. 1981. Determination of age classes of *Akodon olivaceus* in Southern Chile. Studies on neotropical fauna and environment. 16: 201-207.

Gliwicz, I. 1975. Age structure and dynamics of numbers in an island population of bank voles. Acta Theriologica. 20: 57-69.

Gliwicz, I. 1980. Island population of rodents: their organization and functioning. Biological Review 55: 109-138.

González, L.A, y R. Murúa. 1985. Caracteristicas del período reproductivo de tres especies de roedores cricétidos del bosque higrófilo templado. An. Mus. His. Nat. (Valparaíso). 16: 87-99.

Hansson, L. 1969. Spring populations of small mammals in central Sweden Lapland in 1964-1968. Oikos 20: 431-450.

Krebs, C.J., Keller, B.L. y R.H. Tamarin. 1969. *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* y *M. pennsylvanicus* in Southern Indiana. Ecology 50: 587-607.

Murúa, R. and L.A. González. 1985. A cycling population of *Akodon olivaceus* (Cricetidae) in a temperate raindorest in Chile Acta Zoologica Fennica. 173: 47-49.

Murúa, R. and L.A. González. 1986. Regulation of numbers in two neotropical rodent species in southern Chile. Revista Chilena Historia Natural. 59: 193-200.

Murúa, R., Rojas, M. y L.A. González. 1987. Ciclo reproductivo anual de *Akodon olivaceus* y *Oryzomys longicaudatus* (Rodentia, Cricetidae). Medio Ambiente. (En prensa).

Pearson, O.P. 1967. La estructura por edades y la dinámica reproductiva en una población de ratones de campo, *Akodon azarae*. Physis (Buenos Aires). 27: 53-58.

Stenseth, N. 1978. Energy Balance and the Malthusian Parameter m of grazing small rodents. Oecologia. 32: 37-55.