

DINAMICA POBLACIONAL Y ESTRUCTURA GENETICA DE LAS  
POBLACIONES DE Akodon olivaceus brachiotis y Oryzomys  
longicaudatus philippii ( Rodentia, Cricetidae ).

T.T.  
a Veloso  
/

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magister en Ciencias con Mención en Genética

Facultad de Ciencias.

por

Luz Angélica González León

Octubre, 1988

Patrocinante: Dr. Alberto Veloso



Facultad de Ciencias  
Universidad de Chile

INFORME DE APROBACION  
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Magister presentada por la candidata

LUZ ANGELICA GONZALEZ LEON

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito para optar al Grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Genética.

Patrocinante de tesis  
Dr. Alberto Veloso M.

Director de Tesis  
Dr. Eduardo del Solar O.

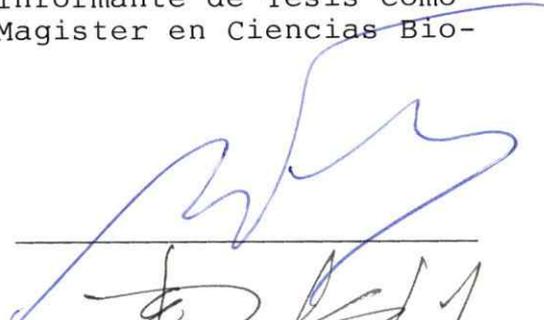
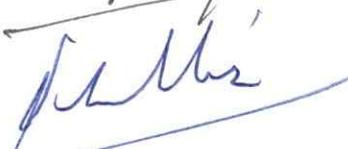
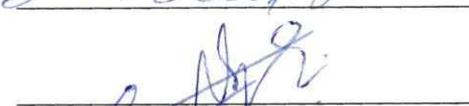
Comisión Informante de Tesis

Dr. Nelson Díaz

Dr. Lafayette Eaton

Dr. Angel Spotorno

Dr. José Valencia

  
\_\_\_\_\_  
  
\_\_\_\_\_  
  
\_\_\_\_\_  
  
\_\_\_\_\_  
  
\_\_\_\_\_  
  
\_\_\_\_\_



## AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer al Comité de Postgrado, por la oportunidad que se me otorgó al poder realizar esta tesis en mi lugar de trabajo, lo que me permitió trabajar con las especies de roedores silvestres, de las cuales conozco parte de su biología.

También deseo agradecer al Dr. Alberto Veloso, profesor patrocinante de esta tesis, por la revisión de los manuscritos y por sus innumerables sugerencias.

En especial forma agradezco a mi amiga tecnólogo médico Cecilia Jofré por el apoyo prestado en la electroforesis y con el procesador de textos; a don Juan Matus por la confección de las figuras y a don Pedro Muñoz cuidador del Bosque Experimental San Martín, por su silenciosa ayuda durante los muestreos de terreno en los fríos y lluviosos días de invierno en que intentábamos obtener muestras de sangre.

He dejado para el final un especial agradecimiento al colega Eduardo del Solar, director de esta tesis, por su confianza y la amplia autonomía en que me permitió desarrollar este trabajo, por su consejo oportuno y sus comentarios y sugerencias en la corrección del manuscrito.

## INDICE DE MATERIAS

1. INTRODUCCION .....	1
2. MATERIAL Y METODOS .....	9
2.1 AREA DE ESTUDIO .....	9
2.2 METODOLOGIA .....	9
2.3 ANALISIS DEMOGRAFICO .....	13
2.4 CARACTERIZACION DE LAS ESPECIES.POSICION TAXONOMICA...	14
2.5 TECNICAS ELECTROFORETICAS .....	16
2.6 CARACTERIZACION DE LOS POLIMORFISMOS EMZIMATICOS .....	16
2.7 ANALISIS DE LA COMPOSICION GENETICA .....	19
3. RESULTADOS .....	23
3.1 DINAMICA POBLACIONAL .....	23
3.1.1 Densidad .....	23
3.1.2 Período reproductivo y de reclutamiento .....	25
3.1.3 Proporción de sexos .....	30
3.1.4 Sobrevivencia .....	33
3.2 COMPOSICION GENETICA DE LAS POBLACIONES .....	36
3.2.1 Patrones temporales de variación genética .....	36
3.2.2 Estructura genética espacial .....	45
4. DISCUSION .....	51
5. CONCLUSIONES .....	67
6. BIBLIOGRAFIA .....	69
7. APENDICE .....	75

LISTA DE TABLAS

TABLA 1.	LISTA DE LOS CENSOS MENSUALES REALIZADOS DURANTE EL ESTUDIO.....	12
TABLA 2.	SISTEMAS ENZIMATICOS ESTUDIADOS EN <u>A. olivaceus</u> y <u>D. longicaudatus</u> .....	17
TABLA 3.	FRECUENCIA DEL ALELO PGD COMUN EN CADA PERIODO DE TRAMPEO EN <u>A. olivaceus</u> .....	76
TABLA 4.	FRECUENCIA DEL ALELO GPI COMUN EN CADA PERIODO DE TRAMPEO EN <u>A. olivaceus</u> .....	77
TABLA 5.	FRECUENCIA DEL ALELO TRF COMUN EN CADA PERIODO DE TRAMPEO EN <u>A. olivaceus</u> .....	78
TABLA 6.	FRECUENCIA DEL ALELO GOT-1 COMUN EN CADA PERIODO DE TRAMPEO EN <u>A. olivaceus</u> .....	79
TABLA 7.	FRECUENCIA DEL ALELO PGD COMUN EN CADA PERIODO DE TRAMPEO EN <u>D. longicaudatus</u> .....	80
TABLA 8.	FRECUENCIA DEL ALELO PGI COMUN EN CADA PERIODO DE TRAMPEO EN <u>D. longicaudatus</u> .....	81
TABLA 9.	FRECUENCIA DEL ALELO EST-1 COMUN EN CADA PERIODO DE TRAMPEO EN <u>D. longicaudatus</u> .....	82
TABLA 10.	FRECUENCIA DEL ALELO COMUN (p) PARA TODOS LOS ANIMALES CAPTURADOS EN LOS DOS RETICULOS Y PARA EL TOTAL EN LOS CUATRO PERIODOS, EN <u>A. olivaceus</u> .....	83
TABLA 11.	FRECUENCIA DEL ALELO COMUN (p) CAPTURADOS EN LOS DOS RETICULOS Y PARA EL TOTAL EN LOS TRES PERIODOS, EN <u>D. longicaudatus</u> .....	84

TABLA 12. VALORES DE JI CUADRADO PARA PROBAR LAS DESVIACIONES DE LAS PROPORCIONES DE HARDY-WEINBERG PARA TODOS LOS ANIMALES CAPTURADOS POR PERIODO EN <u>A. olivaceus</u> . Los valores para cada locus están dados para cada retículo individualmente y para la población total (* indica desviación significativa de las proporciones de acuerdo a Hardy-Weinberg al nivel del 0.05).....	42
TABLA 13. VALORES DE JI CUADRADO PARA PROBAR LAS DESVIACIONES DE LAS PROPORCIONES DE HARDY-WEINBERG PARA TODOS LOS ANIMALES CAPTURADOS POR PERIODO EN <u>O. longicaudatus</u> . Los valores para cada locus están dados para cada retículo individualmente y para la población total (* indica desviación significativa de las proporciones de acuerdo a Hardy-Weinberg al nivel del 0.05 ).....	43
TABLA 14. VALORES DE $\bar{A}$ Y $\bar{D}$ EN <u>A. olivaceus</u> EN LOS DISTINTOS PERIODOS DEL ESTUDIO.....	44
TABLA 15. VALORES DE $\bar{A}$ Y $\bar{D}$ EN <u>O. longicaudatus</u> EN LOS PERIODOS DEL ESTUDIO.....	44
TABLA 16. FRECUENCIAS ALELICAS DE LAS COHORTES EN CADA PERIODO EN <u>A. olivaceus</u> .....	85
TABLA 17. FRECUENCIAS ALELICAS DE LAS COHORTES EN CADA PERIODO EN <u>O. longicaudatus</u> .....	86
TABLA 18. PRUEBA DE LA HOMOGENEIDAD DE LAS FRECUENCIAS ALELICAS PARA CADA LOCUS POR PERIODO EN <u>A. olivaceus</u> Los valores de probabilidad están dados para aquellas pruebas que mostraron diferencias significativas al nivel del 0.05.....	46
TABLA 19. VALORES DE $F_{st}$ EN <u>A. olivaceus</u> PARA CADA PERIODO.....	47
TABLA 20. VALORES DE $F_{st}$ EN <u>O. longicaudatus</u> PARA CADA PERIODO.....	47

## LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1. UBICACION DEL AREA DE ESTUDIO EN EL BOSQUE EXPERIMENTAL SAN MARTIN , COMUNA DE SAN JOSE DE LA MARIQUINA, VALDIVIA, X REGION..... 11
- FIGURA 2. FLUCTUACIONES DE LA DENSIDAD POBLACIONAL ENTRE SEPTIEMBRE, 1985 A MAYO, 1987..... 24
- FIGURA 3. TASA FINITA DE INCREMENTO DE LA POBLACION CONSIDERANDO LA DENSIDAD POBLACIONAL..... 26
- FIGURA 4. PORCENTAJE DE INDIVIDUOS REPRODUCTIVOS EN EL PERIODO DE ESTUDIO EN AMBAS ESPECIES..... 27
- FIGURA 5. DISTRIBUCION DE LAS DISTINTAS COHORTES DE VERANO ( K1 Y K2 ) Y COHORTES DE OTOÑO ( K3 Y K4 ) EN EL PERIODO DE ESTUDIO..... 28
- FIGURA 6. CAMBIOS ESTACIONALES EN LA PROPORCION DE SEXOS.. 31
- FIGURA 7. COMPARACION DEL NUMERO DE RECAPTURAS DE MACHOS Y HEMBRAS SEPARADAMENTE EN AMBAS ESPECIES..... 32
- FIGURA 8. PORCENTAJE DE SOBREVIVENCIA TOTAL Y POR SEXO EN AMBAS ESPECIES..... 34
- FIGURA 9. FRECUENCIAS DEL ALELO MAS COMUN PGD, GPI, GOT-1 Y TRF EN A. olivaceus DURANTE EL PERIODO DE ESTUDIO... 37
- FIGURA 10. FRECUENCIAS DEL ALELO GOT-1 POR SEXO EN A. olivaceus..... 38
- FIGURA 11. FRECUENCIAS DEL ALELO MAS COMUN PGD, GPI Y ES-1 EN O. longicaudatus DURANTE EL PERIODO ESTUDIADO..... 40

FIGURA 12. VALORES DE  $F_{st}$  PARA CADA LOCUS EN  
A. olivaceus..... 48

FIGURA 13. VALORES DE  $F_{st}$  PARA CADA LOCUS EN  
O. longicaudatus..... 49

## RESUMEN

En las poblaciones de Akodon olivaceus y Oryzomys longicaudatus, roedores cricétidos del bosque higrófilo templado del Sur de Chile, ocurren tres eventos demográficos que podrían relacionarse con la estructura genética temporal y espacial de la población, similares a los descritos en roedores microtinos. Estos eventos se refieren a que en alguna etapas del ciclo anual se presentan muy bajos números, en otras un fuerte incremento de la densidad y una drástica disminución de esta una vez alcanzado su máximo.

En este estudio, las poblaciones fueron seguidas en dos áreas de habitats contrastantes, bosque típico valdiviano y un área abierta de pradera matorral en las cuales se instalaron retículos de trampeo con 144 trampas para captura de animales vivos entre Septiembre de 1985 y Mayo de 1987. Se utilizaron como marcadores para determinar la composición genética de la población, enzimas y proteínas obtenidas de muestras de sangre.

Las poblaciones de Akodon olivaceus y Oryzomys longicaudatus mostraron cambios estacionales de la densidad durante el ciclo anual, máximos números en otoño e invierno, declinando a fines de este y un bajo número de individuos durante la primavera y verano.

Los resultados mostraron que los eventos demográficos están asociados a cambios en la composición genética de las poblaciones. En A. olivaceus las frecuencias génicas fluctuaron con la densidad. La frecuencia del alelo común en los cuatro loci estudiados (PGD, GPI, GOT-1 y TRF) aumenta a medida que disminuye la densidad, con la consecuente disminución de los alelos poco frecuentes durante la primavera. Se encontró una correlación negativa entre GOT-1, el locus más polimórfico y la densidad. Se determinó sólo 10/84 desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg y no se encontraron diferencias en las frecuencias génicas entre las cohortes de verano (K1 y K2) y las cohortes de otoño (K3 y K4). Por otra parte, en A. olivaceus se muestra una heterogeneidad alélica entre subpoblaciones a través de las pruebas de homogeneidad y de los valores de  $F_{st}$ . Los valores de  $F_{st}$  son mayores en los períodos de menor densidad en que la población se distribuye en el habitat en parches discretos con bajo número de individuos. Los resultados encontrados en A. olivaceus no constituyen una prueba decisiva de la acción de la selección natural. Es posible que este mecanismo actúe cuando la población alcanza sus máximos números, en cambio factores estocásticos como la deriva podrían causar variación cuando el número de individuos es bajo, en algunas etapas del ciclo anual.

En O. longicaudatus los resultados mostraron que los cambios de las frecuencias génicas no están asociados con la

densidad a lo largo del ciclo anual y que no existen diferencias en la composición genética entre áreas. Se postula que las áreas muestreadas pertenecerían a una misma población no reconociéndose subunidades genéticas.

## S U M M A R Y

Two cricetid rodents inhabiting the temperate rainforest of Southern Chile, A. olivaceus y O. longicaudatus showed three demographic events in their annual cycle. These events are a few number of individuals during a phase of the cycle, a pronounced increase in density during the breeding season with a rapid decline in numbers that followed the peak. It is postulated that these events might affect the temporal and spatial genetic structure in both populations.

In this study, the populations were monitored in two contrasting habitats, a typical valdivian forest and an open area, a grassland with shrubland patches. In each area, there were established a grid with 144 living traps and were censused from September, 1985 to May, 1987. Blood samples were obtained to determine the genetic composition of the population with enzymatic and protein markers.

Both species exhibited seasonal changes in numbers during the annual cycle, with high densities during Autumn and Winter decreasing to a low number in Spring and Summer.

Demographic events are related with changes in the genetic composition in these populations. In A. olivaceus, allele frequency changes with density. Allele frequency of

the common allele in the four studied loci (PGD, GPI, GOT-1 and TRF) increased during Spring, when density decline, with the decrease of rare alleles. It was found a negative correlation between GOT-1, the most polymorphic locus and density. Only 10/84 deviations from Hardy-Weinberg equilibrium were found. No differences between the genic frequencies of summer cohorts (K1 and K2) and autumn cohorts (K3 and K4) were found. On the other hand, A. olivaceus showed a allele heterogeneity between grids, determined by homogeneity tests and Fst values. Fst values increased during low density periods when the population were distributed in discrete patches of a few individuals in the habitat. These results might not be considered as a decisive proof of the effect of natural selection. It is possible that this mechanism acts when the population reaches the highest numbers. By the contrary, genetic drift might cause the variations of the allele frequencies due to the small size of the population in some stages of the annual cycle.

In O. longicaudatus, no relation between the allele frequencies and the density was found. This species did not show differences between grids. It can be postulated that both grids belong to a single population with no different genetic subunits.

## I N T R O D U C C I O N

La ecología y la genética de poblaciones, ámbito en el que se inserta esta tesis, se han desarrollado en forma independiente. Pocos investigadores han reconocido las relaciones de estas dos disciplinas en el estudio de las poblaciones naturales (Dobzhansky, 1937; Ford, 1964). Es tan solo en los últimos 25 años que estas disciplinas se han unificado en la biología de poblaciones, con un mejor entendimiento de las interacciones genético-ecológicas que en ellas ocurren.

Dos han sido los enfoques utilizados en el estudio de las poblaciones naturales, por una parte, asociar los cambios demográficos con la variación en la composición genética de la población y buscar relaciones causales entre ambos procesos (Krebs et al., 1969; Bowen, 1982). En segundo lugar, estudiar la estructura o subestructura genética espacial (Selander et al., 1971; Kawata, 1985).

En especies de roedores, numerosas investigaciones han relacionado las fluctuaciones cíclicas de la densidad con cambios en las frecuencias génicas ( Semeonoff y Roberson, 1968; Krebs et al., 1969; Tamarín y Krebs, 1969; Gaines y Krebs, 1971; Myers y Krebs, 1971; Gaines et al., 1971; Krebs et al., 1976; Bowen, 1982). Se ha postulado que los cambios demográficos que ocurren en los ciclos de los roedores microtinos, obedecerían a la selección natural que operaría sobre los genotipos de la población cambiando su composición

genética (Chitty, 1960, 1967; Tamarín y Krebs, 1969; Gaines, 1970). Tamarín y Krebs (1969) señalan el efecto de la selección sobre el locus Trf, Gaines (1970) sobre los loci LAP y Trf y Semeonoff y Roberson (1968) sobre el locus ES. Por otra parte, Charlesworth y Giesel (1972) han demostrado que la variación de las frecuencias génicas puede obedecer a cambios en la estructura demográfica de la población en lugar de cambios en la densidad, es así como la estructura de edades de la población, determina cambios en la frecuencias génicas, debido a variaciones de las tasas de mortalidad y fecundidad.

El proceso de selección natural está operando cuando la población muestra variación entre los individuos en algún atributo o caracter heredable y una relación consistente entre el caracter y la habilidad para aparearse y/o la sobrevivencia. Por lo tanto, la distribución del rasgo difiere entre las clases de edad o etapas de la historia de vida, más de lo esperado por la ontogenia (Endler, 1986). Otra argumentación que intenta explicar la variación genética y los cambios demográficos observados se basa en los factores estocásticos producto del reducido tamaño poblacional, como es el efecto de deriva (Bowen, 1982; Endler, 1986).

Como se señala anteriormente, se ha estudiado la estructura genética espacial de diferentes especies intentado explicarla mediante modelos (Wright, 1943; Malecot, 1959; Kimura y Weiss, 1964; Weiss y Kimura, 1965; Crow y Kimura,

1970). En el modelo de aislamiento por distancia (Wright, 1943) se supone una distribución continua de los individuos con una densidad que puede variar de lugar a lugar, sin una clara división de la población en subunidades. Los límites de los grupos de apareamiento dependen de la distancia de dispersión de los individuos. En cambio, en el modelo de islas se supone que la población está constituida por un alto número de subpoblaciones independientes o demos. En estos demos pueden ocurrir cruzamientos al azar, pero entre los demos, las barreras físicas o la segregación conductual determinan que los cambios genéticos no puedan ser explicados por el simple azar. Se ha discutido los efectos del tamaño poblacional, de la migración y de la selección sobre el proceso de diferenciación genética entre las subpoblaciones (Wright, 1940). Por depender del ambiente local, los efectos de una selección fuerte pueden aumentar las diferencias entre subpoblaciones. En cambio, si la selección es débil, entonces el balance entre migración y tamaño efectivo de la población determinará la cantidad de diferenciación que ocurre. Con un tamaño efectivo pequeño, se espera que aumente la diferenciación no adaptativa entre subpoblaciones. La cantidad de diferenciación genética que ocurre depende del aislamiento entre las subpoblaciones, ya que la migración tiende a retardar la diferenciación. Además, el tamaño efectivo poblacional puede disminuir debido a la varianza en el número de la descendencia y a efectos de cuello de botella poblacionales. El tamaño efectivo de la población y la tasa de

incremento poblacional que sigue al cuello de botella son determinantes para el nivel de heterocigosidad génica en las poblaciones (Nei et al., 1975).

La estructura microgeográfica de la variación genética ha sido estudiada en roedores, especialmente en Mus musculus, revelándose que las poblaciones se subdividen en pequeños demos y que la distribución espacial de los genotipos no es al azar (Selander, 1970; Johnson y Selander, 1971; Myers, 1974). Por otra parte, en los microtininos cuyas poblaciones han sido consideradas como continuas, se ha ignorado usualmente los estudios de la distribución individual de los genotipos dentro de la población. Aún en una población continua, el patrón de distribución de los genotipos puede ser afectado no sólo por la dinámica de los cambios de las frecuencias génicas, sino también por la conducta social y por la dinámica poblacional (Charnov y Finerty, 1980; Michod, 1982; Kawata, 1985).

Esta tesis ha sido diseñada para establecer un nexo entre ambas categorías de cambio, tanto demográficos como genéticos, utilizando el hecho natural observado en las poblaciones de A. olivaceus brachiotis y O. longicaudatus philippii, ambos cricétidos del sur de Chile, los cuales experimentan fluctuaciones numéricas importantes durante su ciclo anual. Ambas especies exhiben un ciclo anual y fluctuaciones multianuales de densidad (González et al., 1982; Murúa y González, 1985; Murúa et al., 1986).

Akodon olivaceus brachiotis, especie dominante de la asociación de pequeños mamíferos del bosque higrófilo templado, se caracteriza por presentar una distribución agregada durante el año. El ciclo anual obedece a un período reproductivo limitado que se inicia con un número bajo de individuos distribuidos en parches discretos aislados, formados por pocos individuos; este número aumenta rápidamente siendo colonizadas las áreas desocupadas hasta alcanzar las máximas densidades durante el otoño, posteriormente las poblaciones declinan a fines del invierno y se rompe nuevamente en la primavera, en parches de animales sobrevivientes (González et al., 1982).

De acuerdo a Wiens (1976) es posible distinguir un habitat de sobrevivencia y un habitat de colonización para las especies. El primero correspondería a la pradera-matorral donde permanece durante todo el año y se reproduce, y el segundo al bosque que es recolonizado año a año. No se han detectado animales reproductivos en el bosque, pareciera ser que la pradera cumple con las condiciones de habitat requeridas para la reproducción (González et al., 1982).

Además, es importante señalar en esta especie la existencia de una composición de edades heterogénea, pudiendo distinguirse las cohortes de verano ( $K_1+K_2$ ) que se incorporan a la población en Diciembre y Enero principalmente y las cohortes de otoño en Marzo y Abril ( $K_3+K_4$ ) que presentan una

sobrevivencia y reproducción diferencial (diferente fecundidad, número de preñeces). Esto se evidencia en la sobrevivencia diferencial que presentan las distintas cohortes a lo largo del año y la composición por cohortes que presenta el linaje básico ("breeding stock" sensu Gliwicz, 1975). Este linaje básico está constituido por el grupo de individuos que sobreviven el invierno ( $K_0$ ) y dan origen a la generación siguiente. En esta generación están presentes las cohortes de verano ( $K_1+K_2$ ) y las cohortes de otoño ( $K_3+K_4$ ). La composición de edades del linaje básico se considera un factor importante en la regulación de los números en A. olivaceus (Murúa y González, 1985, 1986). Este grupo puede ser relativamente viejo si predominan en él las cohortes de verano. El factor crucial que afecta a las poblaciones está relacionado con la edad en la cual los animales inician la reproducción. En esta especie un cambio dramático en la composición de edades del grupo básico, se observó el año 1981 de alta densidad, en el cual en la composición del linaje básico de la primavera previa predominaron las cohortes de otoño (Murúa y González, 1985, 1986).

Oryzomys longicaudatus philippii muestra al igual que Akodon olivaceus, cambios en la densidad. Se observa en esta especie una alternancia de años de alta y baja densidad con fluctuaciones intraanuales en el número de individuos, con una desaparición durante el verano en el habitat (Murúa et al. , 1986). En esta especie la composición del linaje

básico no cambió durante los años estudiados y está formado principalmente por las cohortes K2 y K3 (Murúa et al., 1986).

En resumen tres eventos demográficos pueden afectar la composición genética de las poblaciones, a) la baja densidad en algunas etapas de su ciclo, b) el aumento de la densidad en el período reproductivo y c) la severa declinación de esta una vez alcanzado su máximo. En el caso de Akodon se agrega la diferencia en sobrevivencia y reproducción de las cohortes.

La declinación poblacional es la contingencia real que permite plantear una hipótesis de variación de la composición genética de la población, asociada a los cambios demográficos. Otras hipótesis que surgen de la ecología de estas especies son, que las cohortes que exhiben diferencias en su eficacia biológica mostrarían también diferencias en su composición genética; que la estructura del linaje básico (frecuencias génicas, proporciones genotípicas) diferiría significativamente de la etapa del ciclo con mayor tamaño relativo ya que las variaciones estacionales constituyen factores que modificarían las intensidades de selección. Ningun locus polimórfico puede ser considerado como parte de un mecanismo de control para las fluctuaciones cíclicas en poblaciones naturales, a menos que se demuestren interacciones intraespecíficas, producto de la selección en ese locus, que sean de una magnitud suficiente para causar una típica declinación de la densidad y que los genotipos seleccionados

a alta densidad sean favorecidos cuando la densidad es baja.

Si por otra parte, los linajes básicos difieren genética, temporal y/o espacialmente entre subpoblaciones, podría interpretarse como producto de deriva genética. Por lo tanto, se manejan dos hipótesis alternativas no excluyentes. Estas hipótesis están fundadas en los mecanismos preponderantes que explican la dinámica poblacional, la selectiva y la deriva genética. Sin embargo, no se desconoce que en la dinámica de estas poblaciones ocurren otros mecanismos compensatorios como el ordenamiento espacial y la migración.

Para poner a prueba las hipótesis planteadas, los objetivos de la presente tesis se centran en:

- 1) mostrar la existencia de variación en la composición genética de una población en los diferentes períodos del ciclo anual.
- 2) relacionar la variación genética temporal con los cambios demográficos y espaciales que ocurren en la población.
- 3) establecer comparaciones por cohortes de otoño y de verano entre los diferentes períodos.
- 4) determinar la ocurrencia de estructura genética entre las subpoblaciones ubicadas en dos habitats diferentes.

## MATERIALES Y METODOS

## 2.1. AREA DE ESTUDIO

El estudio se desarrolló en el Bosque Experimental San Martín ubicado a 74 km al norte de la ciudad de Valdivia (39°38'S, 73°7'O, comuna de Valdivia, X Región). El bosque valdiviano temperado se caracteriza por un clima de altas precipitaciones anuales (2000 - 3000 mm), inviernos suaves y húmedos y veranos cortos y secos (Di Castri y Hajek, 1976).

La vegetación ha sido descrita por Cárdenas (1976). Las especies dominantes de árboles son Aextoxicon punctatum (50% cubierta aprox.) y Gevuina avellana (10% cubierta). También están presentes Nothofagus obliqua, Eucryphia cordifolia, Myrceugenella apiculata, Laurelia sempervirens, Laurelia philippiana y Drimys winteri. Epífitas y enredaderas están presentes y el suelo muestra una gruesa capa de briófitas y hongos. En áreas abiertas del bosque existen parches de pradera matorral dominadas por vegetación herbácea, como Agrostis tenuis, Holcus lanatus, Bromus unioloides y Dactylis glomerata y arbustos tales como Greigia sphacelata, Rubus constrictus, Rosa moschata y Chusquea quila.

## 2.2. METODOLOGIA

Las poblaciones de A. olivaceus y D. longicaudatus fueron estudiadas en dos áreas con habitats diferentes, una

de bosque típico valdiviano y la otra, un área abierta o parche de pradera-matorral donde se instalaron retículos de trapeo de 110 x 110 m con estaciones fijas (estacas rotuladas a 10 m. de distancia entre ellas) cubriendo una superficie de 1.2 hectáreas cada retículo ( retículo No.1 y No.2 respectivamente) (Fig.1). En cada estación se instaló una trampa Sherman mediana (7.6 x 8.9 x 22.9 cm ) para capturar animales vivos, cebada con avena machacada y protegida de la lluvia con un techo de madera. En cada retículo se efectuó un censo mensual que abarcó 6 noches consecutivas durante 21 meses, desde Septiembre 1985 a Mayo 1987 ( Tabla 1). Las trampas fueron revisadas temprano en la mañana con el objeto de evitar la mortalidad por el frío. Se utilizó el método de captura, marcaje y recaptura (C.M.R.), de acuerdo al cual los animales una vez capturados y registrados sus datos, son liberados en el punto de captura. En terreno, los animales capturados fueron sometidos al siguiente procesamiento:

a) Marcaje. Se utilizaron anillos numerados o en su defecto fueron marcados empleando el método IBP por corte de falanges.

b) Medidas corporales. En hojas de campo se registraron la longitud total, longitud de la cola y peso corporal.

c) Condición reproductiva. Se sexaron los animales y se evaluó su estado reproductivo. En los machos, según la ubicación de los testículos ( escrotales o abdominales ), en las

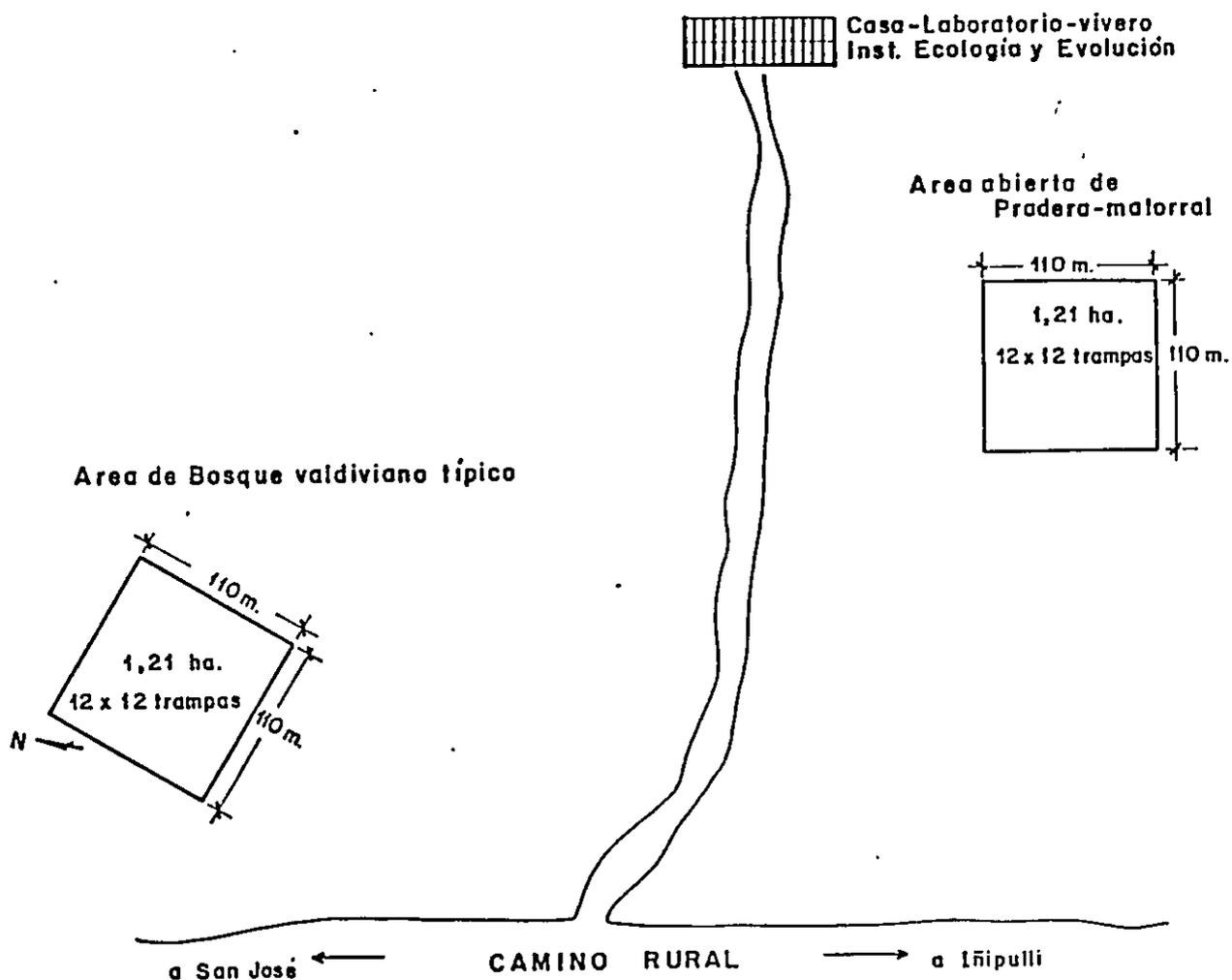


FIGURA 1. UBICACION DEL AREA DE ESTUDIO EN EL BOSQUE EXPERIMENTAL SAN MARTIN, COMUNA DE SAN JOSE DE LA MARIQUINA, X REGION.

TABLA 1. Lista de los censos mensuales realizados durante el estudio que se extendió por 21 meses.

MES	AÑO	FECHA
Septiembre	85	2 - 7
Octubre	85	30 Sept. - 5
Noviembre	85	4 - 9
Diciembre	85	9 - 14
Enero	86	6 - 11
Febrero	86	3 - 8
Marzo	86	3 - 8
Abril	86	7 - 12
Mayo	86	5 - 10
Junio	86	2 - 7
Julio	86	30 Junio -5
Agosto	86	4 - 9
Septiembre	86	1 - 6
Octubre	86	6 - 11
Noviembre	86	3 - 8
Diciembre	86	1 - 6
Enero	87	5 - 10
Febrero	87	2 - 7
Marzo	87	2 - 7
Abril	87	6 - 11
Mayo	87	4 - 9

hembras por la vagina cerrada o perforada, presencia de mamas lactogénicas y por signos evidentes de preñez.

d) Extracción de muestras de sangre. Las muestras de sangre fueron obtenidas por punción de la arteria caudal y colectadas en solución de 1 % de citrato de sodio y 0.9% de cloruro de sodio para prevenir la coagulación. Fueron llevadas al laboratorio en nitrógeno líquido, donde se separó el plasma de los glóbulos rojos por centrifugación, 2500 g por 5 minutos. Los glóbulos rojos fueron lavados y lisados y el plasma y el hemolizado guardados a  $-70^{\circ}\text{C}$  hasta ser analizados (Gaines, 1970).

De todos los animales capturados, fue sangrado el 89.8% de los animales de la especie A. olivaceus y el 96.9% de D. longicaudatus.

### 2.3. ANALISIS DEMOGRAFICO

La información obtenida en los retículos No.1 y No.2 permitió establecer los siguientes parámetros poblacionales de las especies.

a) Densidad específica. La densidad se calculó por el método de la enumeración directa descrita por Krebs (1966). Por este método, todos los animales capturados durante un período de trapeo ( $t$ ) más todos aquellos animales supuestos vivos, por encontrarse presentes en capturas anteriores período ( $t - 1$ ) y posteriores ( $t + 1$ ), son contabilizados. De esta forma se considera que la ausencia de un animal durante un período de

trampeo no se debe a ausencia de él en el retículo. Krebs (1966) estimó que en Microtus el número de animales capturados corresponde a alrededor del 90% del total de su población usando esta metodología. Este método requiere que se cumpla la presunción de una probabilidad de captura superior al 50%. Esta probabilidad se calculó considerando el número de capturas exitosas en relación al número de días de captura. En A. olivaceus esta condición se cumple en casi el 85% de los meses estudiados.

Se supone que los animales trampeados representan una muestra al azar de la población para todos los caracteres estudiados.

b) Estructura de edades. Se establecieron cuatro grupos etarios en base a cohortes móviles de acuerdo a Feito et al. (1981) y Santana (1981), considerando como criterio la longitud de la cola y además, la época de sus nacimientos.

c) Proporción de sexos. Se expresó como el porcentaje de hembras presentes. Se comparó el número de animales presentes por sexo con una relación 1 : 1, mediante la prueba de ji cuadrado.

d) Sobrevivencia. Se estimó como el cociente entre el número de individuos presentes en el período  $t$  que estuvieron presentes en el período  $t-1$ , expresado en porcentaje.

#### 2.4. CARACTERIZACION DE LAS ESPECIES. POSICION TAXONOMICA.

En el área de estudio, conjuntamente con las dos especies consideradas en la tesis, fueron capturadas otras

cuatro especies de roedores. A continuación, se precisa su posición taxonómica:

#### ORDEN RODENTIA

Familia Cricetidae Rochebrune, 1883.

- Género Akodon Meyen, 1833.

\* Akodon olivaceus brachiotis (Waterhouse), 1837.

Akodon longipilis apta Osgood

- Género Dryzomys Baird, 1858.

\* Dryzomys longicaudatus philippii (Lanbeck), 1858.

- Género Ausliscomys Osgood, 1915.

Ausliscomys micropus (Waterhouse), 1837.

- Género Irenomys Thomas, 1919.

Irenomys tarsalis tarsalis (Philippii), 1900.

- Género Geoxus Thomas, 1919.

Geoxus valdivianus (Philippii), 1858.

- Género Notiomys Thomas, 1890.

Notiomys sp.

No hay claridad respecto a la posición taxonómica de Akodon olivaceus brachiotis. Tamayo et al. (1987) lo clasifica dentro de Abrothrix, basándose en comunicación personal con el Dr. Angel Spotorno.

Esporádicamente se capturaron algunos ejemplares de Rattus rattus. Los hallazgos son coincidentes con las capturas realizadas por Murúa y González, (1986) y Murúa et al. (1986).

## 2.5. TECNICAS ELECTROFORETICAS

La electroforesis es el medio por el cual la corriente directa o un apropiado buffer permite la separación de proteínas con diferentes cargas eléctricas. Estas cargas moleculares resultan de las cargas eléctricas de los aminoácidos que forman las proteínas. Diferentes formas de una proteína polimórfica pueden distinguirse por electroforesis, pero solamente si difieren en sus cargas eléctricas netas. Un polimorfismo es el resultado de la sustitución de un aminoácido en la molécula de proteína debido a la mutación de un codón en el locus implicado.

Se realizaron geles horizontales de almidón para la electroforesis utilizando almidón hidrolizado (Connaught Medical Research Laboratories, Toronto, Ont. Canada), al 12.5%. Las tinciones de las enzimas se hicieron de acuerdo a la metodología descrita por Selander et al. (1971). Para la tinción de leucinoaminopeptidasa (LAP) y transferinas (TRF) se utilizó la metodología de Gaines (1970) (Tabla 2).

En el análisis de la composición genética de la población se utilizaron aquellos marcadores genéticos que reunían al menos dos condiciones a) presencia de sistemas polimórficos, b) una buena resolución de bandas, lo que significó utilizar cuatro sistemas en A. olivaceus y tres en O. longicaudatus. Además, se consideraron aquellos loci genéticamente interpretables de acuerdo al criterio del 1%

TABLA No.2. SISTEMAS ENZIMATICOS ESTUDIADOS EN A. olivaceus  
Y D. longicaudatus.

Nombre (1)	Enzima Proteína	Símbolo (2)	Buffer (3)	Tinción (4)	Tejido (5)
Fosfogluconato deshidrogenasa		PGD	7	S	P,H
Glutamato-oxalace- tato transaminasa		GOT-1	3,2	S	P,H
Esterasas		EST-1 EST-2 EST-3	2	S	P
Glucosa fosfato isomerasa		GPI	7	S	P,H
Leucino amino peptidasa		LAP	2	G	P
Transferrinas		TRF	2	G	P
Albúmina		ALB	2	S	P,H

(1) Nomenclatura Comisión Bioquímica, 1973.

(2) Harris y Hopkinson, 1976.

(3) Buffers de acuerdo a Selander et al., 1971.

(4) Referencia tinción: S = Selander et al., 1971; G = Gaines, 1970.

(5) Tejido: P = plasma, H = hemolizado.

de Lewontin (1967), de acuerdo al cual un locus es considerado polimórfico si la frecuencia del electromorfo más frecuente no es mayor que 0.99.

## 2.6. CARACTERIZACION DE LOS POLIMORFISMOS ENZIMATICOS

Se estudiaron los siguientes sistemas de enzimas y proteínas: fosfogluconato deshidrogenasa (PGD), oxalacetato transaminasa (GOT-1), leucinoaminopeptidasa (LAP), glucosa fosfato isomerasa (GPI), transferrinas (TRF), esterasas (ES) y albúmina (ALB).

En A. olivaceus se utilizaron los siguientes sistemas:  
GOT-1. Este locus codifica para una enzima dimérica que migra anódicamente; el alelo más común migra lentamente (GOT S) y otro de migración rápida es poco común (GOT F). La forma mitocondrial de esta enzima (GOT-2) migra catódicamente y es monomórfica.

PGI. Ambos, el alelo común y las variantes raras de esta proteína migran anódicamente en buffer discontinuo de litio. Los individuos homocigotos para cualquiera de los alelos expresan una sola banda en el gel, los heterocigotos muestran tres bandas como lo esperado para una proteína dimérica.

PGD. Esta enzima migra anódicamente y se tiñe con bandas azules alrededor de 3 cm. del origen. Se detectan dos alelos, uno común de migración rápida (PGD F) y un alelo raro de migración lenta (PGD S).

TRF. Esta proteína migra anódicamente y se obtiene debajo de ALB y son reconocibles tres alelos, uno común, que migra más

rápidamente (TRF F) y dos alelos más lentos poco frecuentes (TRF S).

En *O. longicaudatus* sólo se utilizaron tres sistemas: PGD. Se presenta en la población con dos alelos, migra anódicamente, siendo el alelo común de migración más lenta.

GPI. Para este locus se presentan tres alelos, siendo el más común el de migración más lenta y los otros dos alelos raros de migración más rápida.

EST-1. Se pueden distinguir tres sistemas de esterasas en esta especie, pero en el estudio se utilizará sólo la EST-1 por su mejor definición. EST-2 cuando está presente, aparece como una sola banda en el centro del campo de las esterasas estando ausente en algunos individuos. La EST-3 aparece como el sistema más anodal, por lo menos tres movilidades distintas es posible determinar en este sistema. Los heterocigotos muestran dos bandas como se espera para una proteína monomérica. La EST-1 que es el sistema utilizado muestra tres movilidades distintas; el alelo común es de migración más rápida y dos formas de migración más lenta.

## 2.7. ANALISIS DE LA COMPOSICION GENETICA

Una vez estandarizadas las corridas electroforéticas se determinaron los genotipos de los individuos, utilizándose aquellos loci polimórficos. Se determinaron las frecuencias génicas mensualmente para cada retículo y para el total con el objeto de correlacionarlas con los parámetros demográficos de las poblaciones estudiadas.

Para el análisis se dividió el ciclo anual en 4 períodos en A. olivaceus y en 3 en D. longicaudatus, con el objeto de aumentar el tamaño de la muestra y mejorar su validez estadística, al no repetir un mismo individuo que ha sido capturado en dos oportunidades diferentes, ya que de esta forma las muestras son independientes. En A. olivaceus el período No.1 comprende desde Septiembre a Diciembre y corresponde al período previo a la incorporación de juveniles en el área; en Diciembre se alcanza la menor densidad. El período No.2 entre Enero y Marzo, donde se concentra la mayor reproducción, mayor número de juveniles ( $K_1+K_2$ ). El período No.3 entre Abril y Mayo corresponde a las más altas densidades, continua la reproducción y se incorporan a la población atrapable las cohortes  $K_3$  y  $K_4$ . El período No.4 entre Junio y Agosto, es el período de declinación poblacional, durante el cual no ocurre reproducción. En D. longicaudatus el período No.1 se extiende entre Septiembre y Diciembre con las más bajas densidades, el período No.2 entre Enero y Abril, donde se incorporan individuos de las diferentes cohortes y período No.3, entre Mayo y Agosto, donde ocurren las máximas densidades.

Se utilizó la prueba de Ji cuadrado para determinar si la población se encuentra en equilibrio de Hardy-Weinberg para los loci estudiados. Además, para cada período de trampeo, se determinó la heterocigosidad promedio la cual se calculó dividiendo el porcentaje de individuos heterocigotos

en cada locus polimórfico por el número de loci. Se calculó el valor  $\bar{D}$  promedio para cada período de trampeo, sumando  $D$  de todos los períodos y dividiendo por el número de loci ( $D = H_o - H_e / H_e$ ) (Selander, 1970). Un valor de  $\bar{D}$  positivo o negativo indica exceso o deficiencia de heterocigotos respectivamente.

Se comparó la composición genética de las cohortes agrupadas como cohortes de verano ( $K_1 + k_2$ ) y cohortes de otoño ( $K_3 + K_4$ ) mediante la prueba de G para la homogeneidad de las frecuencias alélicas.

Al elegir un método para describir la estructura genética de una población, debe considerarse el tipo de dato disponible y escoger el método que resuma mejor esos datos. En este estudio se han escogido como los más apropiados dos métodos usados ampliamente, el test G para homogeneidad de las frecuencias alélicas entre áreas (Sokal y Rohlf, 1969) y el  $F_{st}$  de Wright componente de la estadística F (Wright 1951, 1965) que mide diferenciación genética entre grupos.  $F_{st}$  corresponde a la correlación entre los gametos dentro de subpoblaciones en relación a la población total y puede también expresarse como la varianza en la frecuencia alélica entre subpoblaciones. La varianza debido a las subdivisiones resulta en una disminución de la frecuencia de heterocigotos esperada en la población, proporcional a la varianza en la frecuencia alélica, siendo  $F_{st} = \sigma^2 / \bar{p}\bar{q}$ . Este efecto, producto de la subdivisión de la población, fue señalado

como el efecto de " Wahlund " ( Li, 1955 ). Los valores de  $F_{st}$  varían entre 0 y 1, donde los valores altos indican una alta varianza en la frecuencia alélica y valores bajos indican frecuencias alélicas uniformes entre las subpoblaciones. Cuando se comparan dos subpoblaciones un valor de 1 podría ocurrir si ellas tuviesen fijado un alelo alternativo para un locus.

## R E S U L T A D O S

## 3.1. DINAMICA POBLACIONAL

## 3.1.1. Densidad

La Fig.2 muestra la distribución de la densidad (número mínimo de supuestos vivos) de ambas especies entre Septiembre de 1985 y Mayo de 1987. Al inicio de las capturas en Septiembre de 1985, las densidades de ambas especies mostraron valores intermedios, estando las poblaciones distribuidas en parches de habitat.

En A. olivaceus, la densidad declinó en Noviembre de 1985, llegando a su valor mínimo durante el mes de Diciembre, aumentando en los meses de Enero y Febrero, disminuyendo nuevamente en Marzo y alcanzando el máximo durante los meses de Abril y Mayo de 1986. A partir de Junio las densidades comienzan a declinar nuevamente llegando a los valores más bajos en Octubre. A partir de Octubre se muestra un pequeño incremento en Noviembre y Diciembre, manteniendo valores bajos durante el verano empezando a aumentar en otoño. No se observaron diferencias en los patrones de densidad de ambos retículos. La densidad es similar a lo observado para esta especie en otros años de bajos números ( Murúa y González, 1985 ).

En O. longicaudatus, desde Septiembre hasta Diciembre se observa una fuerte declinación de la densidad con valores muy bajos durante el verano, siendo esta disminución crítica

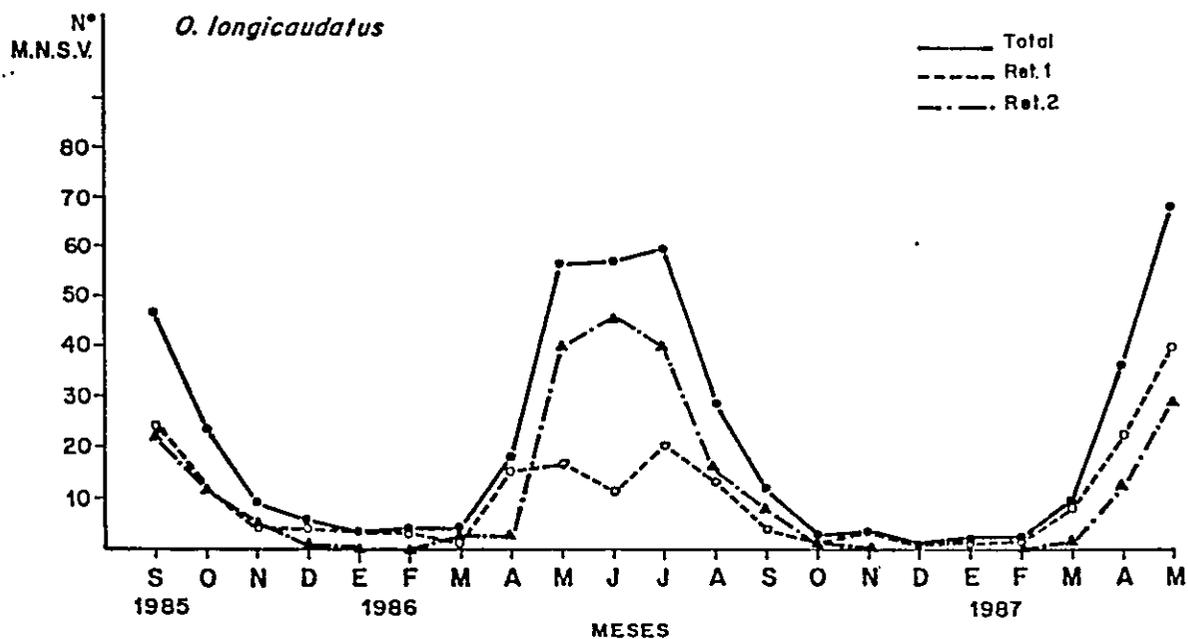
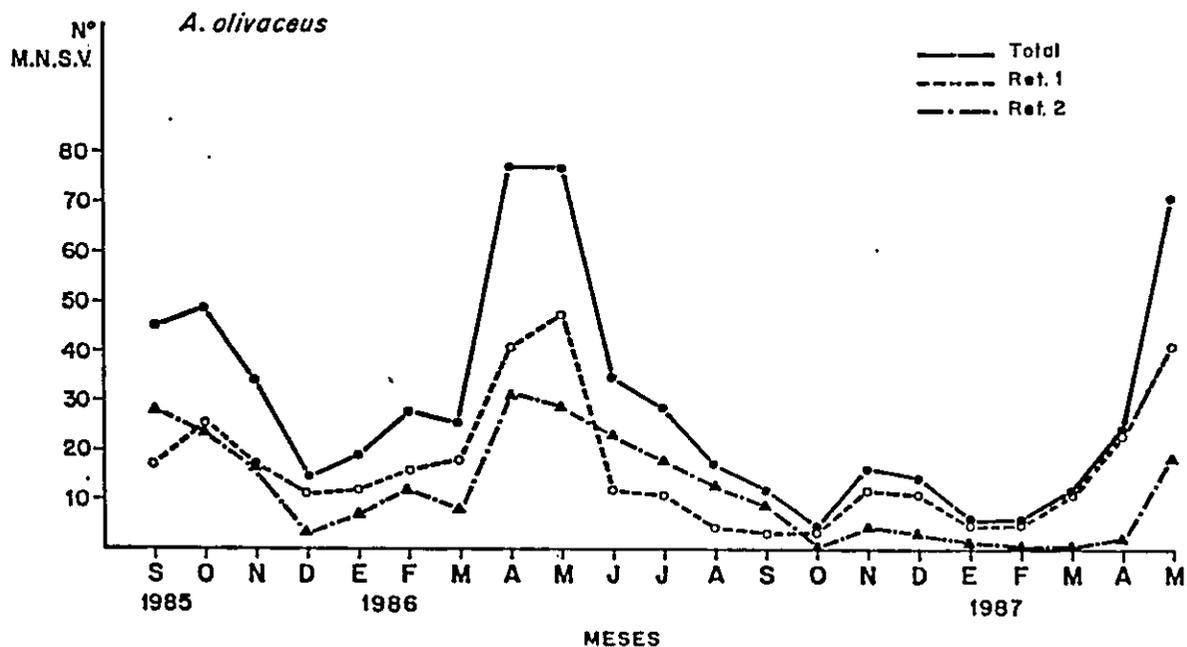


FIGURA 2. FLUCTUACIONES DE LA DENSIDAD POBLACIONAL ENTRE SEPTIEMBRE, 1985 A MAYO, 1987. La densidad corresponde al mínimo número de supuestos vivos en ambas especies.

en el retículo No.2 (bosque) donde los valores caen a cero; posteriormente la población comienza a aumentar a partir de Abril con el máximo durante el invierno (Julio), declinando a partir de Agosto y manteniéndose al igual que el año 1985, baja durante todo el verano y empieza de nuevo a aumentar en Abril de 1986, con valores muy bajos en el mes de Octubre. Los valores menores se encontraron en el retículo No.1 en los meses de invierno. Esto se explica posiblemente por ser O.longicaudatus una especie esencialmente granívora y por existir muy escaso recurso durante esta época.

La tasa finita de incremento de la población muestra que en ambas especies el mayor incremento ocurre en el otoño (Mayo-Abril). En A.olivaceus se observa otro marcado aumento al inicio de la estación reproductiva (Fig.3).

### 3.1.2 Período reproductivo y reclutamiento

En A.olivaceus el período reproductivo se inició en Octubre en ambos años (machos reproductivos) y se extendió hasta Mayo donde sólo aparecen hembras lactantes (Fig.4). Este período reproductivo limitado es similar al descrito por González y Murúa (1985) que abarca desde Noviembre a Abril, con algunas variaciones en su extensión. A pesar de que en Noviembre ya existían individuos reproductivos, solo aparecen las primeras hembras preñadas en Diciembre y además, los primeros juveniles aparecen en Enero (cohortes K1 y K2, 1986) (Fig.5), lo que hace presumir que la reproducción no fue

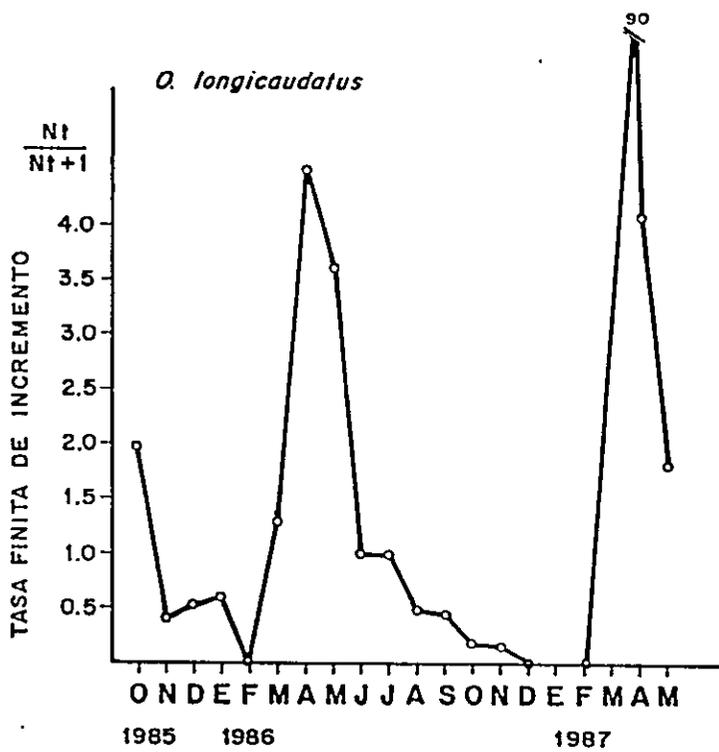
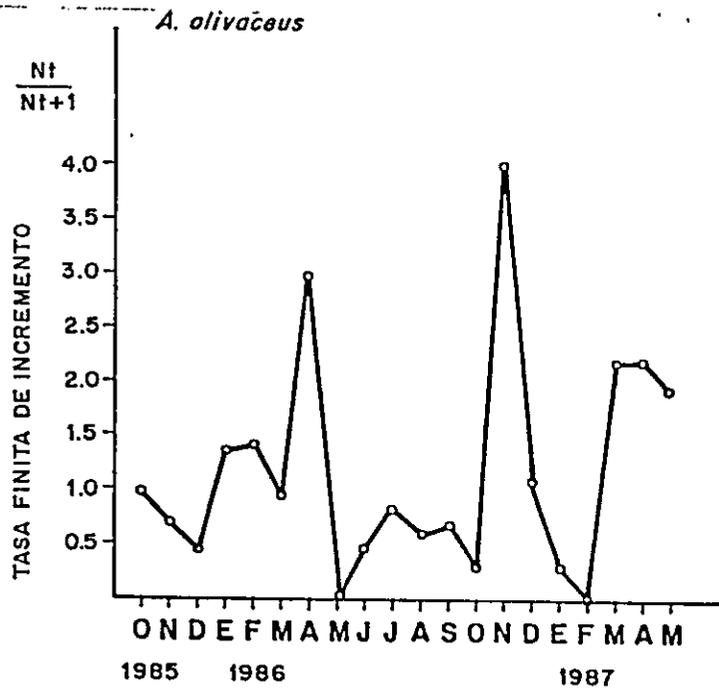


FIGURA 3. TASA FINITA DE INCREMENTO DE LA POBLACION CONSIDERANDO LA DENSIDAD POBLACIONAL

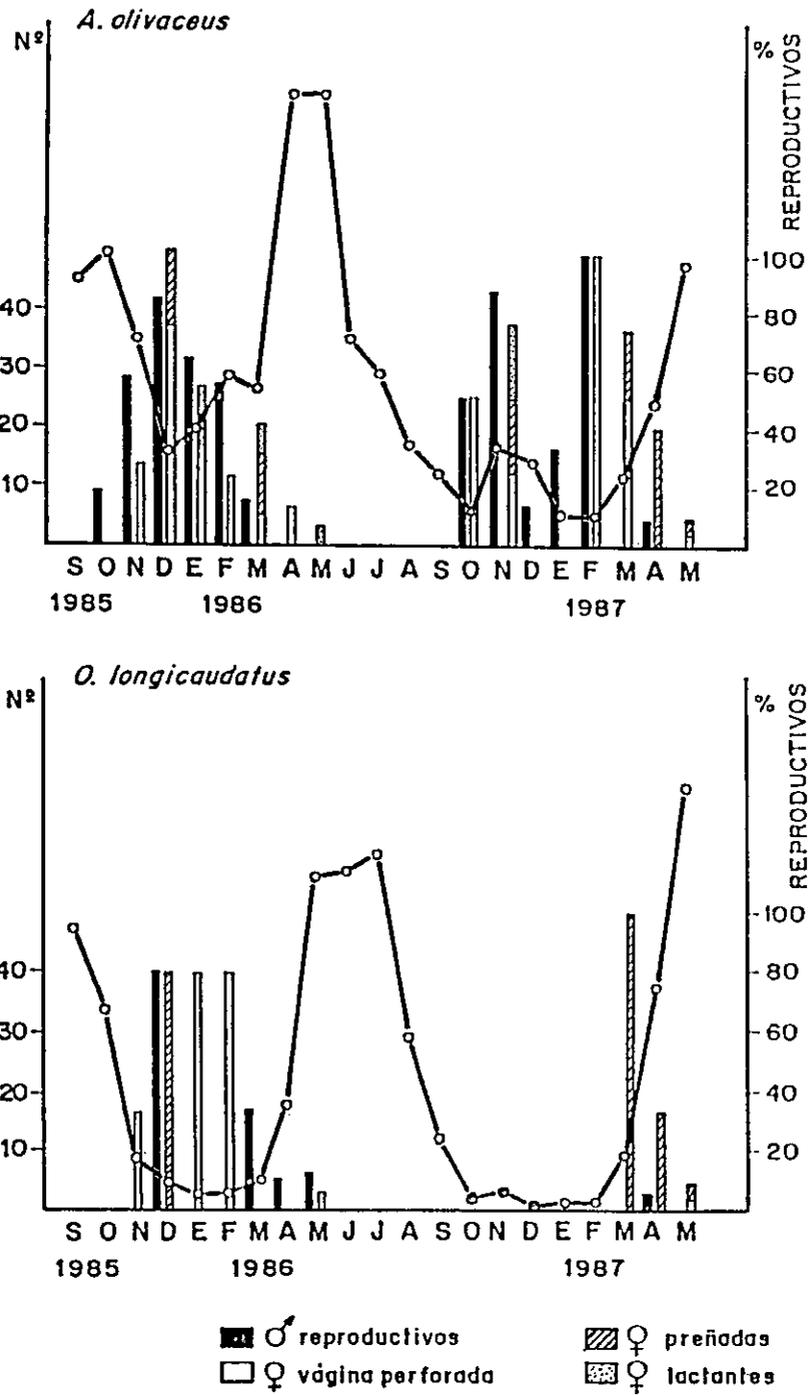


FIGURA 4. PORCENTAJE DE INDIVIDUOS REPRODUCTIVOS EN EL PERIODO DE ESTUDIO EN AMBAS ESPECIES. La línea sólida indica la densidad.

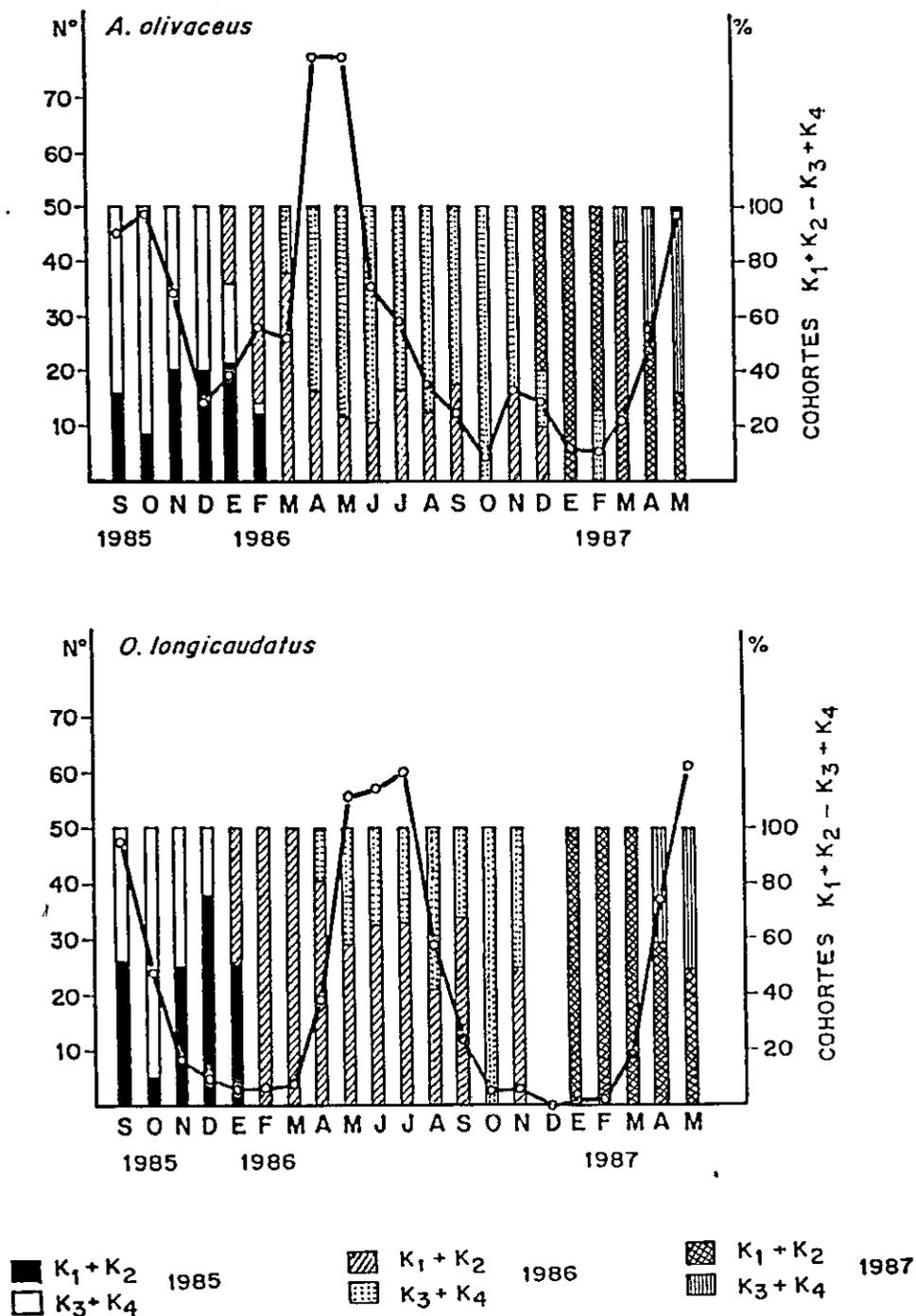


FIGURA 5. DISTRIBUCION DE LAS DISTINTAS COHORTES DE VERANO ( $K_1$  Y  $K_2$ ) Y COHORTES DE OTONO ( $K_3$  Y  $K_4$ ) EN EL PERIODO DE ESTUDIO. La línea sólida corresponde a la densidad.

exitosa, al inicio de la temporada. En cambio, las primeras hembras preñadas aparecen en Noviembre de 1986. La población creció lentamente hasta Marzo de 1986, aún cuando los juveniles estaban siendo reclutados durante los meses de verano (Enero-Febrero). Esto puede obedecer a mortalidad de los adultos que han sobrevivido el verano y a dispersión tanto de adultos como de juveniles. Los datos colectados no permiten distinguir entre estas dos alternativas ya que ambas estarían ocurriendo en la población.

Se observó que el índice de condición reproductiva en hembras presenta su valor más alto en Diciembre 1985 decreciendo en Enero y Febrero 1986, lo que puede obedecer tanto a reclutamiento de juveniles que no están sexualmente maduras y a la declinación reproductiva de hembras adultas. El índice de hembras aumentó nuevamente en Marzo, porque los animales nacidos en la estación están reproductivos. Durante el verano 1986-1987, los valores más altos del índice reproductivo de las hembras se presentaron en Noviembre y en Febrero, anticipándose a lo ocurrido en el verano 1985-1986.

En *D. longicaudatus* el período reproductivo se extendió desde Noviembre a Mayo, apareciendo las primeras hembras preñadas en Diciembre. En Enero, aparecen en la población los primeros juveniles correspondientes a las cohortes de verano K1 y K2, y en Abril se incorporaron animales de las cohortes de otoño, en ambos años.

### 3.1.3. Proporción de sexos

En A. olivaceus la proporción sexual de todas las capturas fue de 178 hembras: 229 machos (43.7% hembras), proporción significativamente distinta de la proporción sexual esperada 1:1.

La Fig.6 muestra la proporción de sexos a lo largo del estudio, la cual fue inferior al 50% en más del 70% de los meses estudiados. En Septiembre la proporción de sexos favoreció a los machos con un 35% de hembras. Este valor aumentó cuando se inició la reproducción, estando en un valor cercano al 50% entre Enero y Abril volviendo a decrecer en el invierno, incrementando nuevamente durante la declinación de la población para decrecer durante la primavera y el verano siguiente, estando cerca del 50% sólo en Marzo de 1987. La aparición de una mayor proporción de machos pudiese ser interpretada como una tendencia de los machos a ser capturados más veces que las hembras. La Fig.7 muestra la distribución del número de capturas por individuo y por sexo. No hubo diferencia en la proporción de sexos de los individuos con una sola captura. Sin embargo, en los capturados más de una vez (animales residentes) las hembras mostraron una tendencia a ser capturadas en mayor proporción que los machos. Esta diferencia puede obedecer a atrapabilidad diferencial o a sobrevivencia diferencial de los sexos.

En D. longicaudatus se capturaron 175 machos y 142

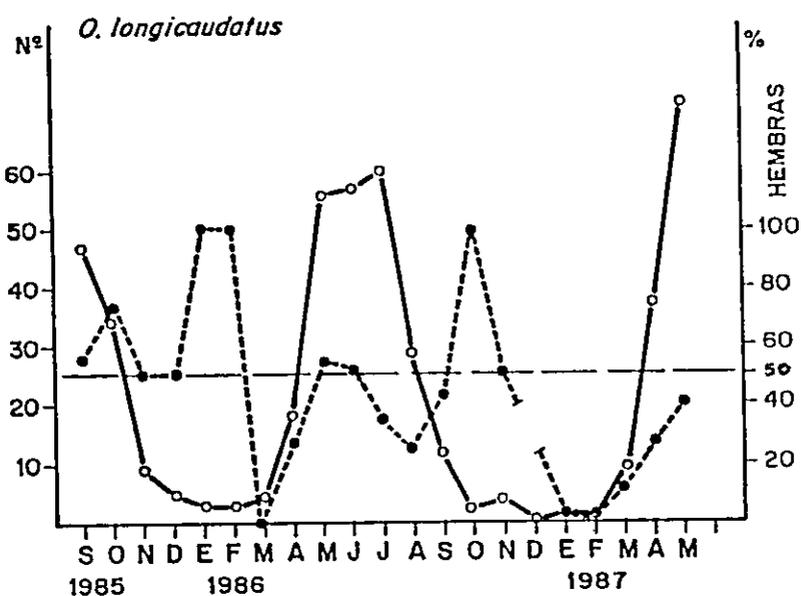
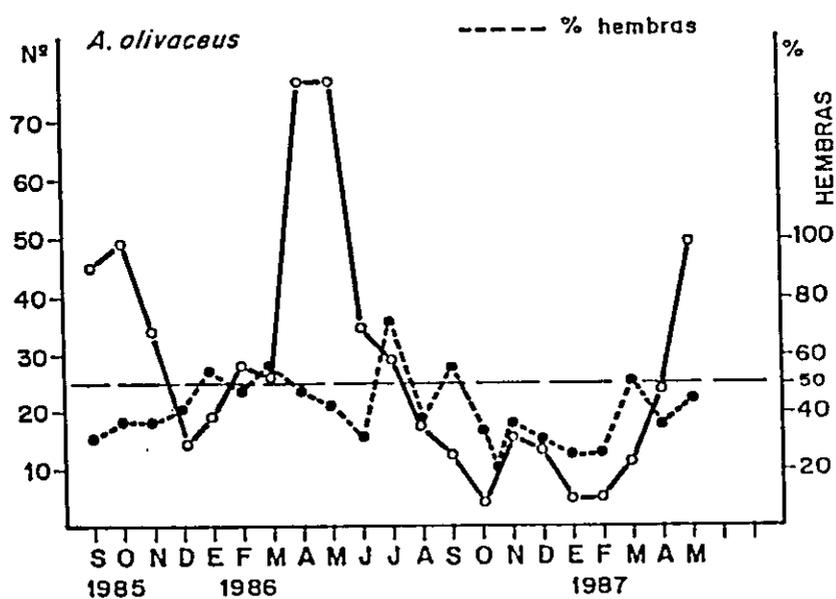


FIGURA 6. CAMBIOS ESTACIONALES EN LA PROPORCION DE SEXOS. Los círculos negros corresponden al porcentaje de hembras. La línea sólida corresponde a la densidad

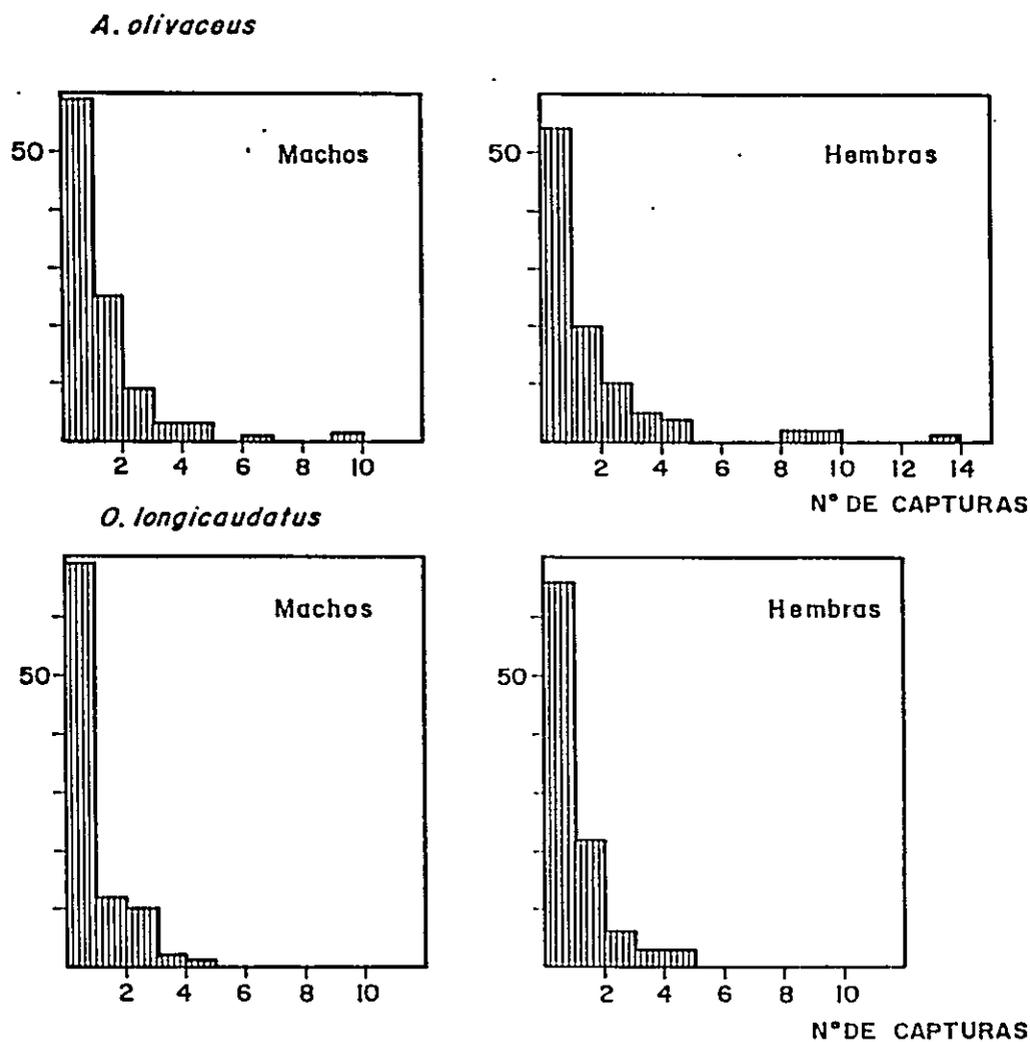


FIGURA 7. COMPARACION DEL NUMERO DE RECAPTURAS DE MACHOS Y HEMBRAS SEPARADAMENTE EN AMBAS ESPECIES

hembras ( 44.8% de hembras). Esta proporción sexual difiere del 50% significativamente ( $\chi^2 = 5.17$ ,  $P < 0.05$ ) siendo sólo en el 48% de los meses estudiados la proporción mayor o igual al 50%. Esta proporción favoreció a las hembras durante la estación reproductiva de 1985-1986 disminuyendo durante los meses de invierno, para volver a incrementar durante Octubre de 1986. No se observó lo mismo en el verano de 1986-1987, en que la proporción de hembras fue menor del 50%. Es importante señalar que durante los períodos reproductivos se observa en ambas especies un mayor número de machos, situación que ha sido observada en años de bajos números en A. olivaceus y O. longicaudatus (Murúa y González, 1985; Murúa et al., 1986). Este hecho podría estar relacionado con el sistema de apareamiento de la especie.

#### 3.1.4 Supervivencia.

La supervivencia corresponde al porcentaje de animales que están presentes en el período  $t$ , pero que también estuvieron presentes en el período  $t - 1$ . Se analiza como supervivencia a pesar de que, cuando un animal no es recapturado, no es posible distinguir si la causa de su desaparición del retículo es muerte o dispersión. En la Fig. 8 se observan los valores de la supervivencia de ambas especies. En A. olivaceus la supervivencia total fluctuó entre un 9 y 100%, en cambio en O. longicaudatus entre un 0 y 100%. En A. olivaceus la supervivencia disminuyó en los meses de verano y durante la declinación poblacional entre Julio y

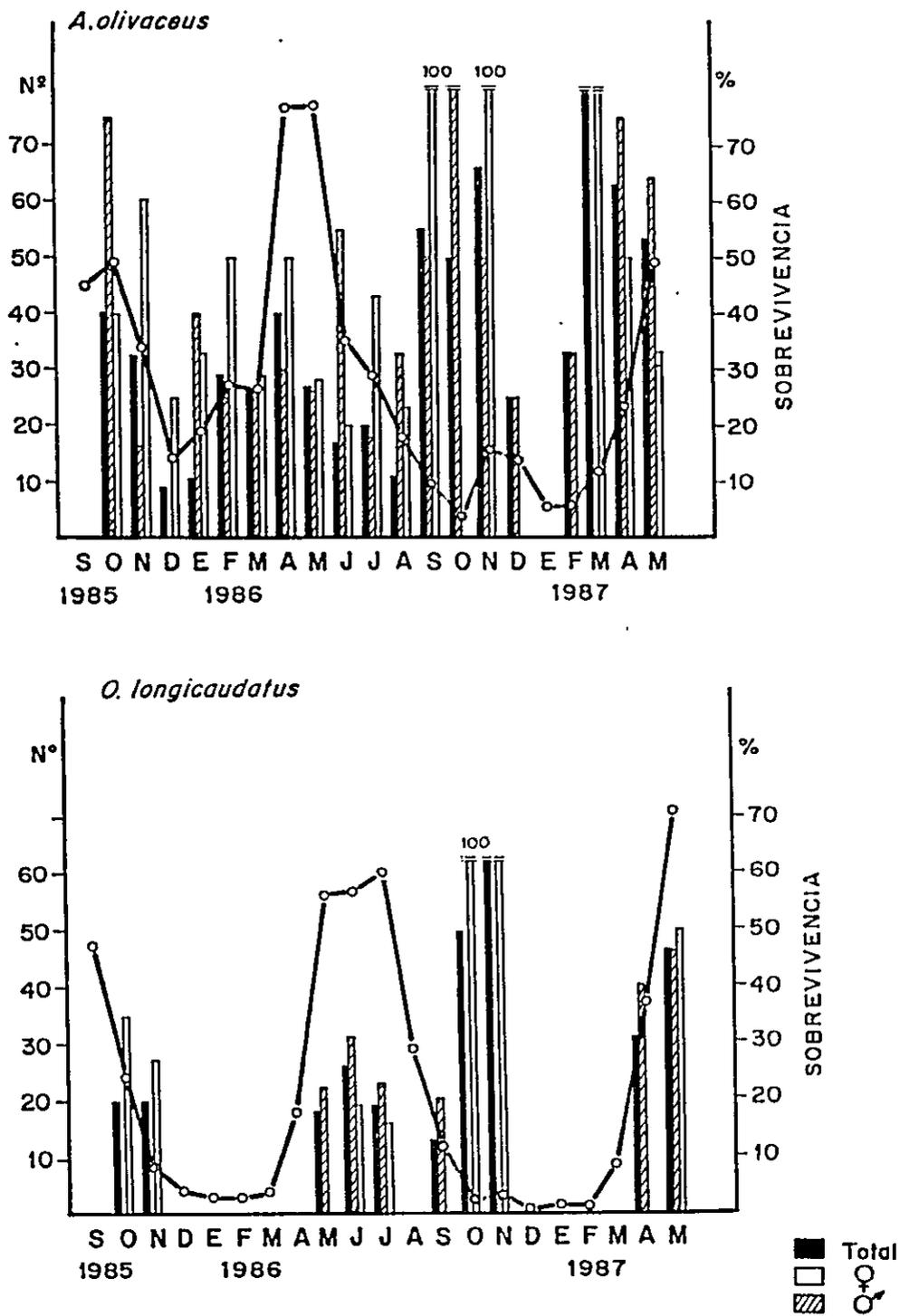


FIGURA 8. PORCENTAJE DE SOBREVIVENCIA TOTAL Y POR SEXO EN AMBAS ESPECIES. La línea sólida corresponde a la densidad

Agosto de 1986, aumentando nuevamente al inicio de la primavera, previo al período reproductivo. En general, se observó una mejor sobrevivencia de las hembras, a pesar que se encuentran en menor proporción en la población.

En *D. longicaudatus*, la mayor sobrevivencia se observó en invierno y al inicio del período reproductivo, en los meses de verano los individuos desaparecen de los retículos muestreados y al inicio del otoño la población está constituida sólo por nuevos individuos. *D. longicaudatus* se caracteriza por ser una especie altamente móvil y con grandes tamaños de sus ámbitos de hogar (Murúa et al., 1987).

Se midieron las tasas de sobrevivencia de los animales sangrados sólo para los dos períodos siguientes. Los animales tendieron a mostrar una sobrevivencia más baja pero no fue significativamente distinta para ninguna de las dos especies. Las diferencias en las tasas de sobrevivencia entre sangrados y no sangrados puede no ser consecuencia del sangrado mismo, sino obedecer a la estructura de edades de los dos grupos. Los sangrados, a pesar de considerarse un peso mínimo, consistieron de nuevos reclutas en la población capturados por primera vez y a menudo subadultos. Los no sangrados en general, corresponden a los animales más viejos, a menudo adultos, que han sobrevivido los dos períodos después del sangrado. No se tuvo un grupo control de animales no sangrados ya que se trató de obtener muestras de sangre del mayor número posible de animales para maximizar la

información genética.

### 3.2. COMPOSICION GENETICA DE LAS POBLACIONES.

#### 3.2.1. Patrones temporales de variación genética.

En A. olivaceus, las frecuencias del alelo común por retículo y total se presentan en las Tablas No.3 al 11 (Apéndice ). El locus más polimórfico en A. olivaceus fue GOT-1 con frecuencias para el alelo común entre 0.38 y 1.00. PGD, GPI y TRF mostraron un nivel menor de polimorfismo.

Es importante señalar que para el análisis de las frecuencias génicas en los loci donde se presentaba más de un alelo poco común, las frecuencias fueron acumuladas, considerándose sólo dos formas por loci.

En la Fig.9 se muestran los patrones temporales de variación de las frecuencias alélicas para cada locus en cada período de trampeo en A. olivaceus. En esta especie un patrón común se observa en los cuatro loci considerados, el alelo común aumenta en frecuencia gradualmente a medida que declina la densidad poblacional, perdiéndose los alelos raros de la población. Cuando se inicia la reproducción, aumenta la densidad poblacional aumentando simultáneamente la frecuencia del alelo poco común.

Las diferencias de las frecuencias alélicas en relación al sexo de los individuos sólo se analizaron para el locus GOT-1 en A. olivaceus (Fig.10). Aunque las frecuencias

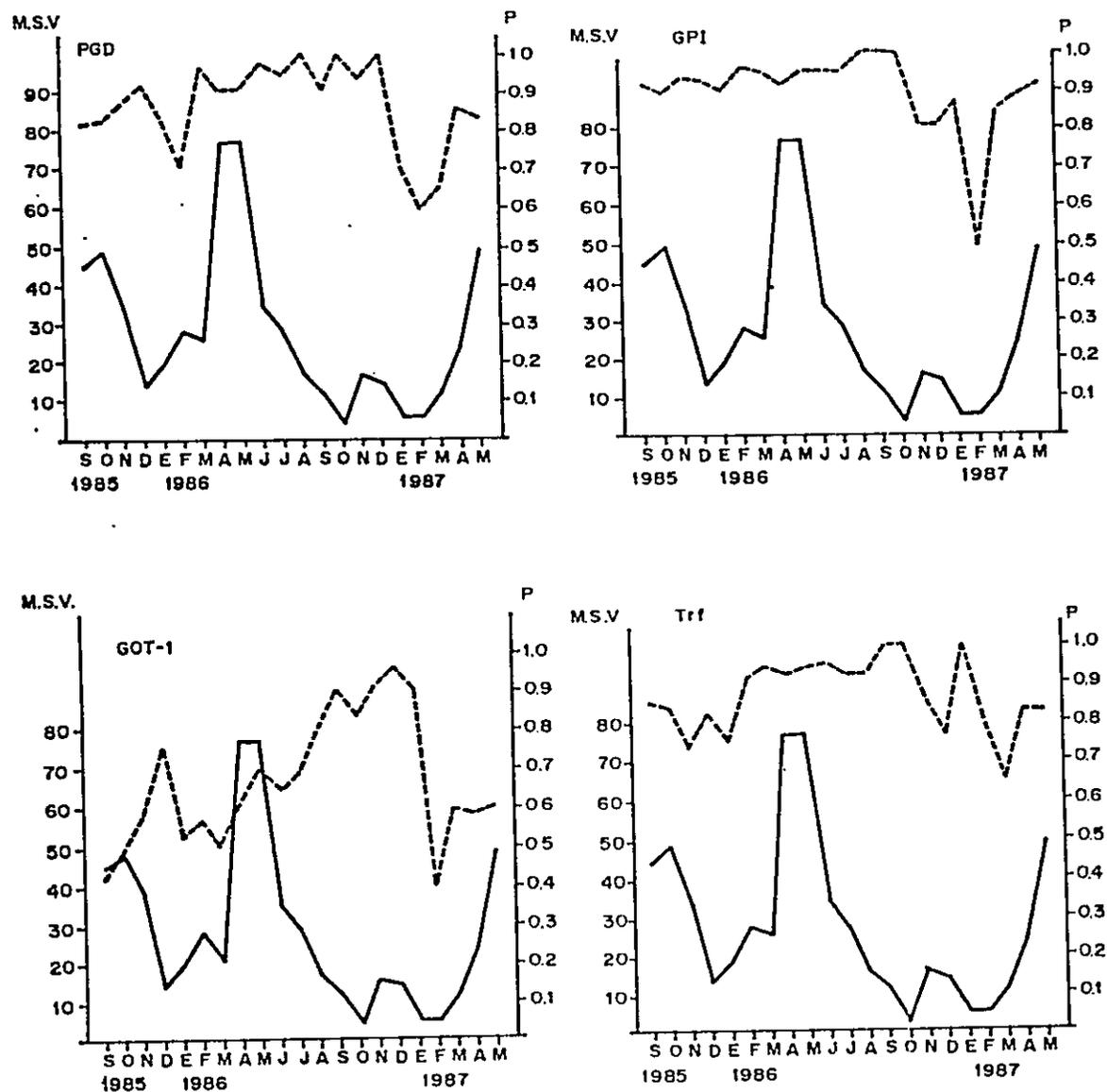


FIGURA 9. FRECUENCIAS DEL ALELO MAS COMUN PGD, GPI, GOT-1 Y TRF EN *A. olivaceus* DURANTE EL PERIODO DE ESTUDIO. La línea sólida corresponde a la densidad.

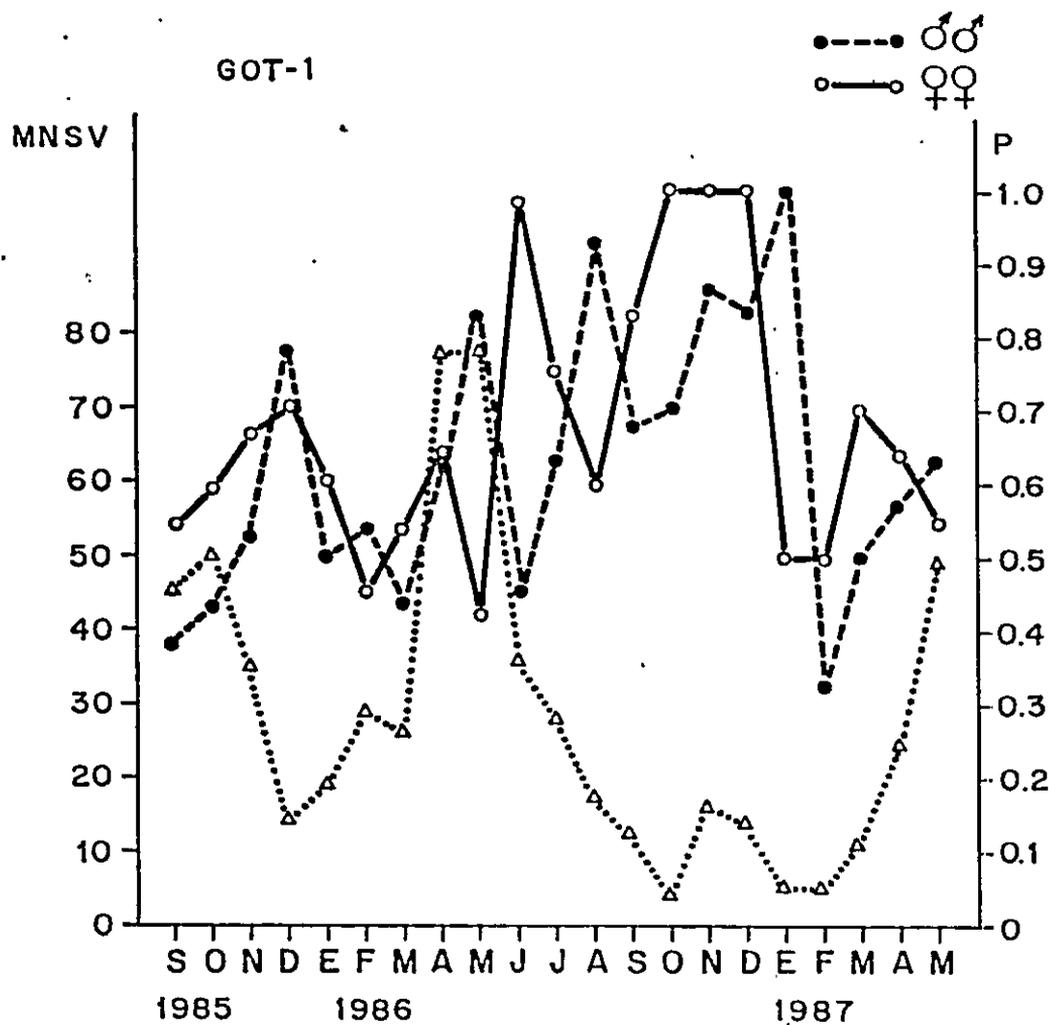


FIGURA 10. FRECUENCIAS DEL ALELO GOT-1 POR SEXO EN B. olivaceus. La línea de puntos corresponde a la densidad.

son inicialmente mayores en hembras, ellas convergen durante el período reproductivo entre Diciembre y Abril. Durante la mayor densidad se observa un aumento en la frecuencia del alelo GOT-1 común en los machos y una disminución en las hembras; posteriormente durante la declinación poblacional se observa un incremento de ambas frecuencias, mayor en hembras, disminuyendo nuevamente durante la declinación de la población. Debido al bajo número de individuos es difícil analizar estadísticamente estos resultados. No se realizó el análisis de los otros loci por el bajo nivel del polimorfismo en algunos meses y el bajo número de animales.

En *O. longicaudatus* los niveles de polimorfismo fueron similares en los tres loci analizados con valores de las frecuencias génicas que fluctuaron entre 0.42 y 1.00 para el alelo común. Sin embargo, en *O. longicaudatus* no aparece una tendencia clara en la variación temporal de las frecuencias alélicas, no relacionadas con la densidad poblacional (Fig. 11).

Se determinaron las correlaciones entre la densidad y las frecuencias génicas para cada locus por retículo y total, encontrándose sólo una correlación negativa significativa para el locus GOT-1 y la densidad total ( $r = -0.43$ ,  $P < 0.05$ ) en *A. olivaceus*. En *O. longicaudatus* no se obtuvieron correlaciones significativas.

Para probar si las proporciones genotípicas

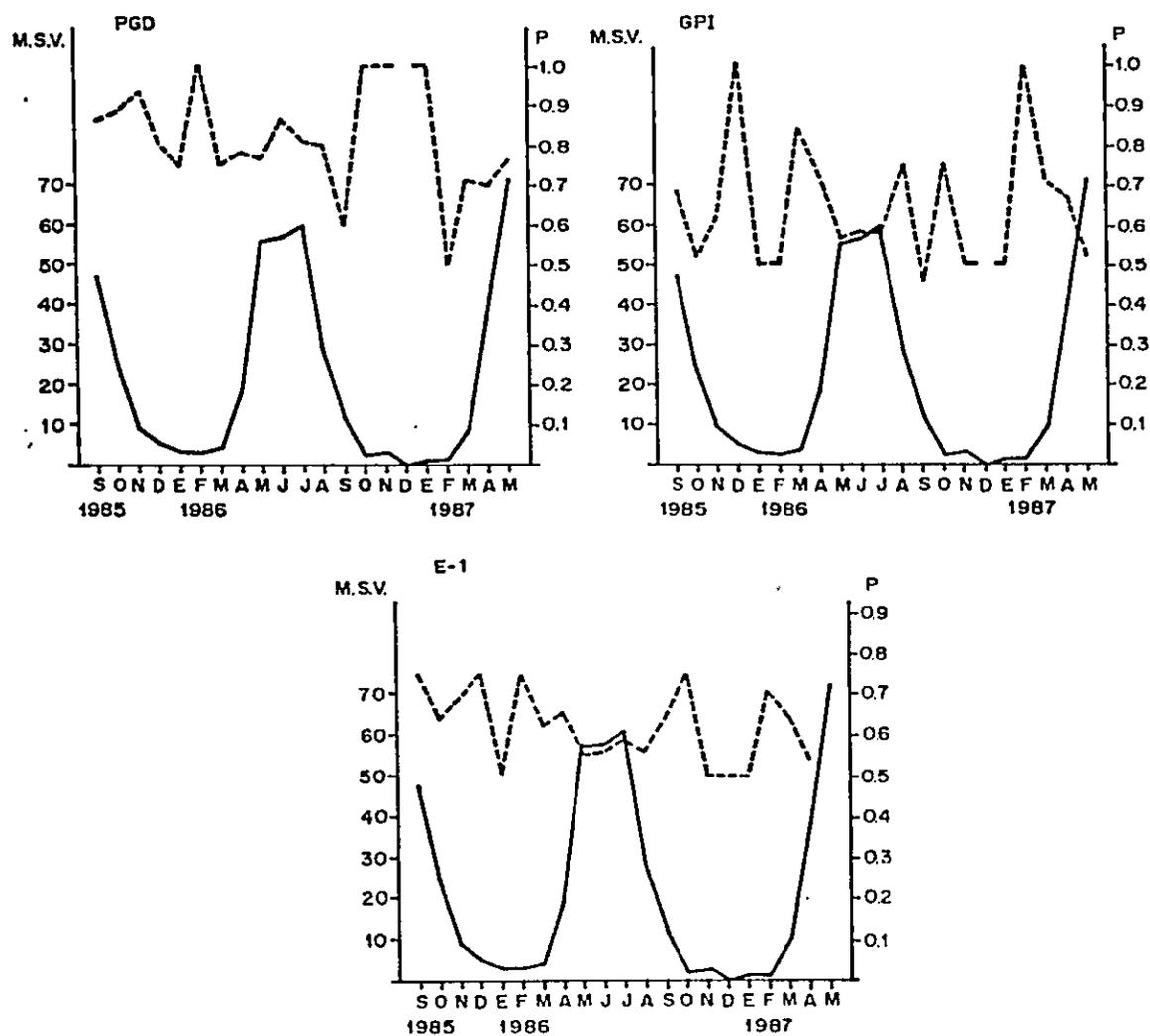


FIGURA 11. FRECUENCIAS DEL ALELO MAS COMUN PGD, GPI y ES-1 EN O. longicaudatus DURANTE EL PERIODO ESTUDIADO.

encontradas en la población están de acuerdo a las proporciones de equilibrio de Hardy-Weinberg, se utilizó la prueba de Ji cuadrado (Tablas No.12 y No.13).

El análisis de los valores de Ji cuadrado muestran desviaciones de las proporciones de equilibrio de Hardy-Weinberg en sólo 10/84 casos en A. olivaceus y en 5/48 en D. longicaudatus. Sin embargo estos resultados son comunes en estudios de poblaciones naturales y no estarían implicando que todas las presunciones de Hardy-Weinberg se cumplen en la población. Tales resultados pueden obedecer a fuerzas opuestas operando en su composición genética como podría ser el flujo génico que aumentaría la heterocigosis comparada con las proporciones esperadas y en sentido contrario, el endocruzamiento y la subdivisión de la población, los cuales decrecen la proporción de heterocigotos observados. Además, Ward y Sing (1970) muestran que grandes desviaciones de la heterocigosis o tamaños poblacionales muy grandes serían necesarios para detectar una desviación estadísticamente significativa de las proporciones de Hardy-Weinberg.

En las Tablas No.14 y No.15 se muestran los valores de la  $\bar{H}$  y  $\bar{D}$  para los distintos períodos del estudio que muestra que existe una deficiencia de heterocigotos muy acentuada, siendo esta mayor en la población de A. olivaceus, especialmente en los períodos 1 y 4 con un menor número de individuos.

TABLA No. 12. VALORES DE CHI CUADRADO PARA PROBAR LAS DESVIACIONES DE LAS PROPORCIONES DE HARDY-WEINBERG PARA TODOS LOS ANIMALES CAPTURADOS POR PERIODO EN *A. olivaceus*. LOS VALORES PARA CADA LOCUS ESTAN DADOS PARA CADA RETICULO INDIVIDUALMENTE Y PARA LA POBLACION TOTAL (\* INDICA DESVIACION SIGNIFICATIVA DE LAS PROPORCIONES DE ACUERDO A HARDY-WEINBERG AL NIVEL DEL 0.05 ).

Locus Retículo		Períodos						
		1	2	3	4	1	2	3
PGD	1	0.33	5.04	2.14	0.16	0.08	0.63	12.57*
	2	0.94	6.01	3.07	0.06	0.00	0.50	5.28
	1-2	1.90	16.92*	2.53	0.21	0.25	0.29	17.30*
GPI	1	0.83	0.14	13.02*	1.96	2.77	3.23	4.32
	2	0.62	0.11	1.62	15.78*	3.61	0.00	4.95
	1-2	3.30	0.21	15.42*	17.89*	6.13*	3.55	12.65*
Trf	1	0.48	1.40	1.42	0.01	1.44	2.18	7.98
	2	7.29	2.82	3.08	0.26	0.02	0.00	4.01
	1-2	4.54	4.62	3.77	0.22	3.44	2.34	12.20
GOT-1	1	0.91	0.89	1.74	1.36	0.34	0.51	2.05
	2	0.34	1.48	0.25	4.40	2.64	1.00	0.48
	1-2	0.86	2.94	1.32	7.09*	0.91	0.04	0.90

TABLA No. 13. VALORES DE CHI CUADRADO PARA PROBAR LAS DESVIACIONES DE LAS PROPORCIONES DE HARDY-WEINBERG PARA TODOS LOS ANIMALES CAPTURADOS POR PERIODO EN *D. longicaudatus*. LOS VALORES PARA CADA LOCUS ESTAN DADOS PARA CADA RETICULO INDIVIDUALMENTE Y PARA LA POBLACION TOTAL (\* INDICA DESVIACION SIGNIFICATIVA DE LAS PROPORCIONES DE ACUERDO A HARDY-WEINBERG AL NIVEL DEL 0.05 ).

Locus	Retículo	Períodos					
		1	2	3	1	2	3
PGD	1	4.44	1.48	5.71	0.06	0.002	1.24
	2	2.06	0.66	2.47	1.67	2.48	9.22*
	1-2	2.23	0.55	3.24	0.65	0.87	6.28
GPI	1	0.85	0.18	0.99	2.24	3.29	1.68
	2	12.31*	1.11	13.26*	0.44	0.75	5.55
	1-2	5.05	0.38	3.27	0.28	1.39	0.31
EST-1	1	7.30*	3.17	1.14	0.02	0.42	1.78
	2	7.65*	0.91	1.14	0.001	1.61	0.55
	1-2	15.37	0.95	0.18	0.001	1.68	0.32

TABLA No. 14. VALORES DE  $\bar{H}$  Y  $\bar{D}$  EN A. olivaceus EN LOS DISTINTOS PERIODOS DEL ESTUDIO

Períodos	Retículos					
	$\bar{H}$	<sup>1</sup> $\bar{D}$	$\bar{H}$	<sup>2</sup> $\bar{D}$	$\bar{H}$	<sup>1-2</sup> $\bar{D}$
1	0.276	0.027	0.260	-0.053	0.274	0.024
2	0.217	-0.121	0.143	-0.507	0.186	0.123
3	0.178	-0.165	0.175	-0.302	0.198	-0.297
4	0.097	-0.131	0.134	-0.156	0.122	-0.029
1	0.156	-0.323	0.062	-0.334	0.138	-0.276
2	0.320	-0.277	0.500	0.750	0.228	-0.256
3	0.192	-0.350	0.270	-0.174	0.260	-0.268

TABLA No. 15. VALORES DE  $\bar{H}$  Y  $\bar{D}$  EN D. longicaudatus EN LOS DISTINTOS PERIODOS DEL ESTUDIO.

Períodos	Retículos					
	$\bar{H}$	<sup>1</sup> $\bar{D}$	$\bar{H}$	<sup>2</sup> $\bar{D}$	$\bar{H}$	<sup>3</sup> $\bar{D}$
1	0.263	-0.254	0.222	0.418	0.251	-0.168
2	0.339	-0.216	0.533	0.365	0.386	-0.079
3	0.438	-0.111	0.369	-0.164	0.389	-0.001
1	0.499	0.200	0.481	0.307	0.448	-0.131
2	0.477	-0.0007	0.286	-0.198	0.419	-0.037
3	0.371	-0.091	0.417	-0.114	0.392	0.108

Los valores de las frecuencias génicas de las cohortes de verano (K1+K2) y otoño (K3+K4) agrupados por períodos se presentan en las Tablas 16 y 17 (ver Apéndice). Sólo 3/28 comparaciones fueron significativas al aplicar la prueba G de las frecuencias alélicas entre cohortes (GOT-1 en el período 1 y 2 de 1986, PGD en el período 3 de 1987).

En Q. longicaudatus 3/24 comparaciones fueron significativas (GPI en el período 2 de 1986 y 1987 y PGD en el período 1 de 1987).

### 3.2.2. Estructura genética espacial

Los resultados de los análisis de homogeneidad con las pruebas de contingencia de G entre los dos retículos comparadas por período en A. olivaceus se muestran en la Tabla No.18. Se observa que sólo en 8 casos de las 28 comparaciones se encontraron diferencias significativas, centrándose estas en el período 1, entre Septiembre y Diciembre en ambos años, el cual justamente corresponde al período con menor número de animales. En Q. longicaudatus sólo se obtuvo un valor significativo para el locus GPI en el año 1986.

Las Fig.12 y 13 muestran los patrones de Fst para los loci PGD, GPI, TRF y GOT-1 en A. olivaceus y PGD, PGI y EST-1 en Q. longicaudatus durante los períodos descritos anteriormente. Un resumen de los valores se presenta en las Tablas No.19 y 20. También se muestra el patrón de

TABLA No. 18. PRUEBA DE LA HOMOGENEIDAD DE LAS FRECUENCIAS ALELICAS PARA CADA LOCUS POR PERIODO EN A. olivaceus. Los valores de probabilidad están dados para aquellas pruebas que mostraron diferencias significativas al nivel del 0.05.

Locus	Período						
	1	2	3	4	1	2	3
GPD	0.003				0.01	0.02	
GPI	0.001	0.03			0.01		
TRF				0.01			
GOT-1	0.02						
N*	105	56	127	55	35	20	67

\* número de individuos

TABLA No. 19. VALORES DE  $F_{st}$  EN A. olivaceus PARA CADA PERIODO.

Locus	Períodos						
	1	2	3	4	1	2	3
PGD	0.081	0.038	0.013	0.016	0.051	0.063	0.026
GPI	0.076	0.068	0.010	0.024	0.031	0.030	0.012
Trf	0.039	0.009	0.016	0.013	0.032	0.016	0.011
GOT-1	0.058	0.033	0.015	0.051	0.036	0.010	0.010
Fst	0.064	0.037	0.014	0.026	0.038	0.029	0.015

TABLA No. 20. VALORES DE  $F_{st}$  DE D. longicaudatus PARA CADA PERIODO.

Locus	Períodos					
	1	2	3	1	2	3
PGD	0.0110	0.0050	0.0051	0.0091	0.0087	0.0370
GPI	0.0140	0.0062	0.0010	0.0047	0.0009	0.0171
EST-1	0.0120	0.0051	0.0049	0.0045	0.0100	0.0042
Fst	0.0120	0.0057	0.0067	0.0061	0.0065	0.0013

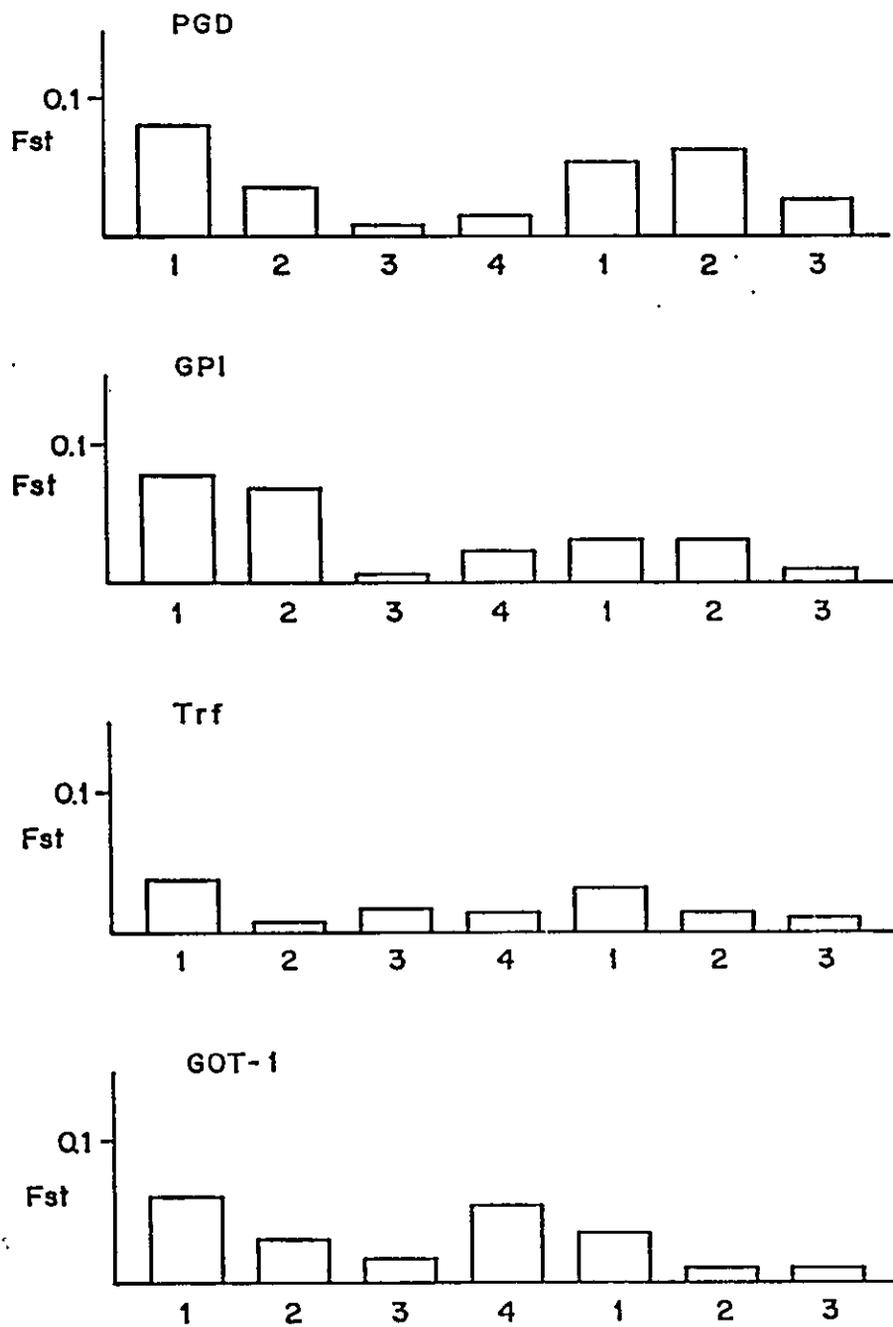


FIGURA 12. VALORES DE  $F_{st}$  PARA CADA LOCUS EN *A. olivaceus*.

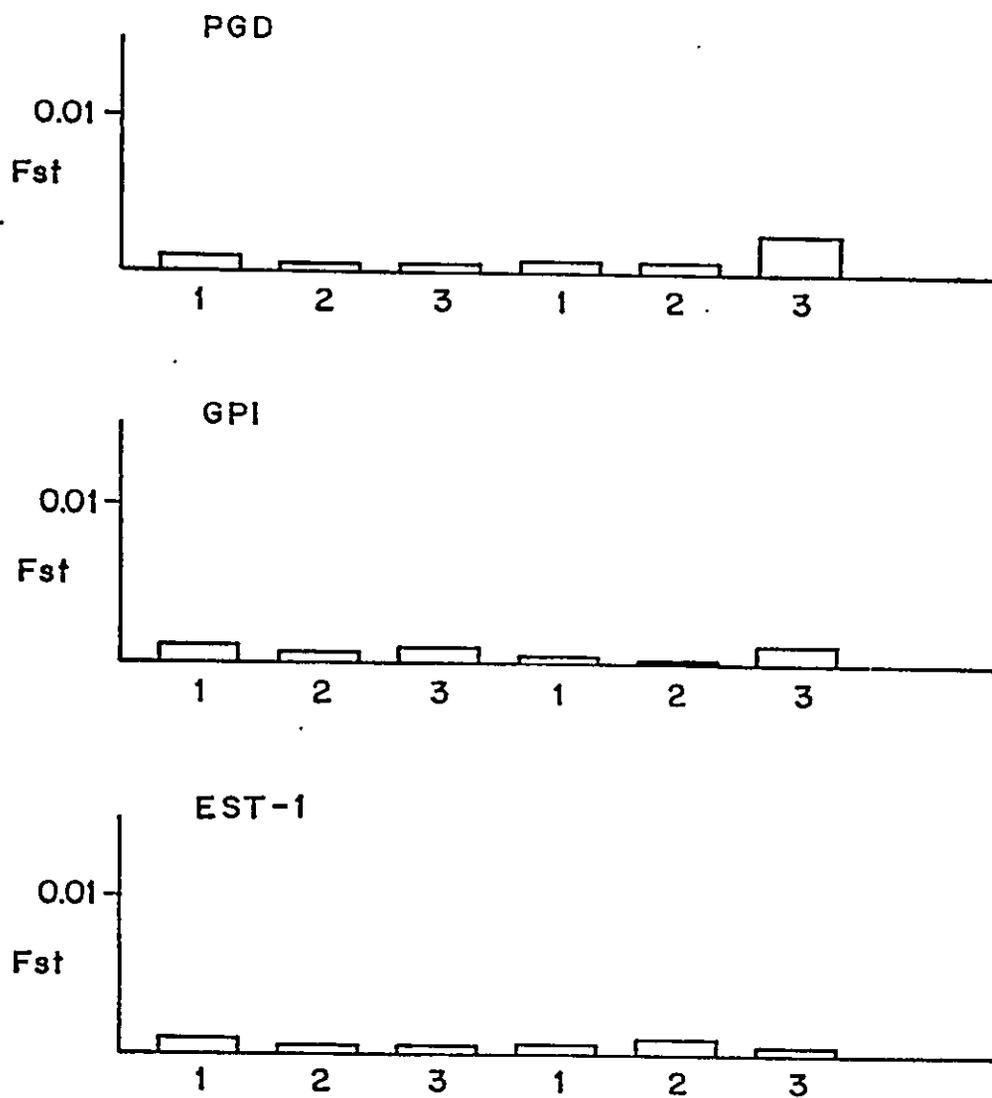


FIGURA 13. VALORES DE  $F_{st}$  PARA CADA LOCUS EN *O. longicaudatus*.

diferenciación entre áreas medida por el  $F_{st}$  promedio para los cuatro loci en A. olivaceus y por tres en O. longicaudatus. En A. olivaceus, durante el período 1, cuando la población presenta una densidad intermedia, en que se inicia la reproducción después de la declinación poblacional, se encontró una heterogeneidad relativamente alta para todos los loci. A medida que aumenta la reproducción y se incorporan nuevos reclutados, la heterogeneidad decrece. El valor más bajo de  $F_{st}$  se presentó durante la etapa de máxima densidad. En general, se observa que la heterogeneidad aumenta cuando la densidad declina. Los valores de  $F_{st}$  muestran un patrón en forma de U, con una heterogeneidad mayor al inicio y al final del ciclo poblacional con una homogeneidad aumentada durante la fase de mayor densidad. En O. longicaudatus se observa mayor homogeneidad entre los valores de  $F_{st}$  no existiendo diferencia entre las áreas en la mayor parte del estudio. Sólo se muestra un aumento durante el período de declinación de la población.

Dos factores pueden complicar los patrones observados mediante la estadística  $F_{st}$ : la desigual longitud de tiempo considerado en cada período y el número desigual de individuos en cada período. Bowen (1982) analizó la variación en los valores de  $F_{st}$  al cambiar la longitud de los períodos, no encontrando diferencias significativas.

## D I S C U S I O N

La tesis se orientó a investigar los efectos de los cambios demográficos sobre la composición genética en las poblaciones de A. olivaceus y D. longicaudatus.

Las dramáticas fluctuaciones de la densidad en los roedores microtinos han sido objeto de numerosas investigaciones en las cuales se han relacionado los cambios de la densidad poblacional con las fluctuaciones de las frecuencias alélicas para loci específicos. Además estas se han correlacionado con otros parámetros demográficos, tales como tasa de incremento y tamaño efectivo poblacional ( $N_e$ ) (Semeonoff y Roberson, 1968; Tamarín y Krebs, 1969; Selander, 1970; Gaines y Krebs, 1971; Berry, 1977; Bowen, 1982 ).

El marco referencial fue postulado por Chitty (1960, 1967), con una hipótesis en la cual propone que los cambios demográficos observados en estos ciclos afectan la composición genética de la población. En esta hipótesis está implícita la presunción de que los cambios que ocurren con la densidad tienen una base genética y se correlacionan con los cambios en la conducta de espaciamento. Por otra parte, Gaines (1985) arguyó que los cambios genéticos asociados a la conducta de espaciamento serían el efecto y no la causa de los cambios de densidad. Señala que, para concluir que los cambios en la conducta de espaciamento y

en los caracteres de la historia de vida de los organismos sean el resultado de cambios genéticos, debe demostrarse la base genética de la variación de los caracteres y la selección natural actuante sobre esta variación durante el curso de las fluctuaciones poblacionales.

Nuestros resultados, en ambas especies, evidencian que los eventos demográficos más importantes están asociados a los cambios en la composición genética de sus poblaciones. Ambas especies muestran un ciclo anual de densidad caracterizado por altos números en otoño e invierno, declinando severamente en primavera y verano. Estas fluctuaciones estacionales se relacionan con un período reproductivo limitado que se extiende de Octubre a Mayo en A. olivaceus y entre Noviembre a Mayo en O. longicaudatus ( Fig.4 ). Los cambios de la densidad, períodos reproductivos y otros parámetros demográficos observados en A. olivaceus y O. longicaudatus ( Fig.2-6 y 8 ) son similares a los descritos por Murúa, 1983 ; Murúa y González, 1985 ; González y Murúa, 1985; Murúa et al.,1986.

Durante el período reproductivo se observa en ambas especies un mayor número de machos, situación descrita para los años de bajos números en A. olivaceus por Murúa y González, 1985; Murúa et al.,1986.

Las poblaciones de A. olivaceus inician el ciclo anual con animales distribuidos en parches aislados. Grupos

pequeños, de uno a cinco animales habitan tales parches, esto es lo que se ha observado por la agrupación de sus ámbitos de hogar (Murúa, 1981; González et al., 1982). Además esta especie muestra una distribución agregada durante todo el año (Murúa y González, 1979). Como se ha señalado anteriormente A. olivaceus se reproduce durante todo el verano hasta el otoño, donde la población crece rápidamente. Es durante esta etapa de rápido crecimiento poblacional, cuando aumenta la dispersión de saturación sensu Lidicker (1978) (González et al., 1982). Después que la población alcanza su máximo numérico, declina nuevamente en una serie de parches de individuos sobrevivientes. Algunos de estos parches persistirán hasta la próxima estación reproductiva cuando el ciclo comience otra vez. Las poblaciones de O. longicaudatus muestran un ciclo anual con una secuencia similar a A. olivaceus pero con una completa desaparición de los individuos de los retículos muestreados durante el verano. Situación similar ha sido indicada por Murúa et al., 1986 quién atribuye este hecho a los hábitos escansoriales de la especie y posiblemente a la ubicación de los nidos en altura.

Coincidente con el ciclo anual, los resultados presentados (Figs. 9, 10; Tablas 3-6, 10) son concluyentes en mostrar una variación estacional de las frecuencias alélicas en A. olivaceus que se caracteriza por los siguientes hechos: a) tres de los loci analizados mostraron un bajo nivel de polimorfismo (PGD, GPI y TRF) desapareciendo prácticamente

los alelos poco frecuentes de los retículos muestreados,  
b) el locus con el más alto nivel de polimorfismo (GOT-1) mostró cambios en sus frecuencias alélicas durante la mayor parte del estudio, al igual que en los otros tres loci el alelo raro se presentó menos frecuentemente cuando la densidad poblacional era baja y  
c) las diferencias en las frecuencias alélicas entre áreas fueron más pronunciadas con una densidad poblacional baja, en cambio al aumentar la densidad la heterogeneidad en las frecuencias alélicas decreció y las subpoblaciones llegaron a ser mas homogéneas.

En cambio, en D. longicaudatus las frecuencias génicas mostraron fluctuaciones entre 0.42 y 1.00 sin mostrar una relación con los cambios de la densidad. Este hecho es corroborado por las correlaciones establecidas entre las frecuencias génicas y la densidad ( Fig.11; Tablas 7-9,11 ).

Sólo se obtuvo una correlación negativa significativa para GOT-1 en A. olivaceus.

Por otra parte, los valores de heterocigosidad promedio ( $\bar{H}$ ) y desviación de la homocigosis promedio ( $\bar{D}$ ) muestran una deficiencia de heterocigotos, la cual es mayor en A. olivaceus ( Tablas 14 y 15 ).

Los análisis de homogeneidad entre los retículos en A. olivaceus mostraron que en 8 sobre 28 comparaciones hay

diferencias significativas, que se centraron en el primer período del ciclo anual (este corresponde al de mayor número de individuos entre Septiembre y Diciembre en ambos años). Además, la estadística  $F_{st}$  de Wright que mide diferenciación entre áreas, mostró una heterogeneidad relativamente alta para todos los loci analizados durante el mismo período señalado anteriormente.

Por el contrario, en *D. longicaudatus* el análisis de homogeneidad mostró que sólo 1 de 18 comparaciones muestra diferencias significativas. Los valores de  $F_{st}$  sólo señalan diferencias entre áreas durante la declinación.

Las técnicas de análisis electroforéticos como lo señala Lewontin (1974), han sido aplicadas ampliamente para estimar la variación genética en poblaciones. Los pequeños roedores han sido el sujeto de numerosas investigaciones en las cuales la variación alozímica ha sido utilizada (Smith y Joule, 1981).

En la mayoría de los estudios se presume que: 1) cada polimorfismo es controlado por alelos codominantes en un locus autosómico simple y 2) los loci obedecen a la ley mendeliana de segregación y recombinación independiente (Kawata y Ueda, 1984).

El recuento de los genotipos en una población requiere que las diferencias en los fenotipos producidas por las

sustituciones alélicas sean lo suficientemente grandes para permitir una clasificación sin ambigüedades de los individuos en categorías genéticas. En este trabajo no se realizaron estudios preliminares para clarificar la herencia de la variación electroforética, empleándose sólo aquellos sistemas polimórficos con un alto grado de resolución del patrón de bandas y característico de un locus codominante. No ha sido posible estudiar el modo de herencia de la variación electroforética en estas especies por la dificultad de criarlas en el laboratorio. Además que, el seguimiento temporal de los animales implica que estos no pueden ser sacrificados, lo cual limita el uso a sólo sistemas enzimáticos y proteínas sanguíneas, por lo cual sólo fueron utilizados 4 sistemas en A. olivaceus y 3 en O. longicaudatus ( Tabla 2 ).

La existencia de variación tanto demográfica como genética nos lleva a intentar explicar las causas de estas variaciones. Los cambios recurrentes en la densidad afectan tanto a poblaciones de plantas como de animales. Haldane (1953) señaló que los organismos raramente llegan a extinguirse y nunca aumentan ilimitadamente, lo que sugiere que deben existir fuerzas reguladoras que favorecen el aumento de individuos en un área cuando la población es pequeña y a que decrezca cuando la población es grande. Por otra parte, cuando las fluctuaciones en número muestran alguna dependencia del ambiente, existirán condiciones favorables y desfavo-

rables para las poblaciones posibilitando la ocurrencia de diferentes intensidades de selección.

Los mecanismos preponderantes que permiten explicar la mantención de la variación electroforética y los cambios de la composición genética en las poblaciones de A. olivaceus (Tablas 12, 14 y 16) no son concordantes con una explicación basada exclusivamente en la selección natural.

Este es un proceso que resulta de diferencias biológicas entre individuos dado tres condiciones : a) variación del carácter b) diferencias de adecuación y c) herencia del carácter. En cambio para la deriva genética, que es sólo un proceso de muestreo aleatorio, sólo son necesarias y suficientes las condiciones a) y c) ( Endler, 1986). Es obvio que ambos procesos, la selección natural y la deriva genética ocurran simultáneamente en poblaciones pequeñas.

Muchos métodos han sido usados para detectar la selección natural; vgr. Endler, (1986) cita diez métodos diferentes utilizados en poblaciones naturales, aplicables todos a caracteres polimórficos y cuantitativos, cada uno con diferentes propiedades. Entre ellos menciona : las correlaciones con factores ambientales, comparaciones con otras especies simpátridas o con las mismas especies en habitats distintos, desviaciones de modelos nulos formales (equilibrio de Hardy-Weinberg, desequilibrio de ligamiento, Lewontin-Krakauer), estudios de largo plazo de la distribución del

rasgo, perturbaciones espontáneas o inducidas por el hombre de las poblaciones naturales, análisis demográfico de las cohortes, comparaciones entre clases de edad o etapas de la historia de vida, predicciones sobre la selección (modelos de equilibrio y no equilibrio de la distribución del carácter).

En esta tesis se resolvió poner a prueba la desviación posible entre datos empíricos y modelos nulos formales, en el cual, como se trata de un carácter polimórfico son predecibles por las frecuencias genotípicas de acuerdo a Hardy-Weinberg, considerando los supuestos inherentes al modelo. Sin embargo, el rechazar la hipótesis nula no constituye una prueba definitiva que este ocurriendo selección.

En este estudio se encontraron sólo algunas desviaciones significativas de las frecuencias genotípicas (Tabla 12). Entre las razones que pueden invocarse deben citarse : a) las limitaciones propias del material b) no se encontraron diferencias significativas para los loci analizados entre los dos grupos de cohortes, c) estas presentan diferencias demográficas importantes relacionadas con su eficacia biológica, como es la sobrevivencia y reproducción diferencial, d) las cohortes de verano (K1 y K2) derivan toda su energía en esfuerzo reproductivo en la estación de sus nacimientos y presentan una menor sobrevivencia que las cohortes de otoño (K3 y K4) que sólo rara vez se reproducen

(K3) en la misma estación; derivando su energía a una mayor sobrevivencia reproduciéndose al año siguiente (González et al., 1987).

Considerando las diferencias reproductivas y de sobrevivencia de las cohortes, era esperable encontrar diferencias en la composición genética de la población. Situación que ha sido descrita para poblaciones de otros roedores. En dos poblaciones de Mus se encontró que la sobrevivencia diferencial y reproducción favorece a diferentes genotipos en cada población (Myers, 1974). Además, en Clethrionomys glareolus, se encontró una mayor distancia genética entre individuos pertenecientes a las cohortes de otoño y primavera que entre los residentes y no residentes (Fedyk y Gebczynski, 1980). Estos dos grupos de cohortes presentan diferencias fisiológicas y de desarrollo (Fedyk, 1974).

La desviación de la heterocigosis encontrada en A. olivaceus (Tabla 14) es mayor que lo encontrado en otras especies de roedores (Nevo, 1978,). Los valores de heterocigosis en Clethrionomys glareolus calculado por locus por grupo son relativamente bajos entre 0.010 y 0.062, cuyo promedio ( $\bar{x}$  = 0.036), es cercano al valor que Nevo ha generalizado para los mamíferos (Nevo, 1978).

En el caso de A. olivaceus la desviación de la heterocigosis a lo largo del ciclo anual, puede ser explicada por

su distribución espacial agregada ( Murúa y González, 1979 ) y además, por la presencia de grupos familiares estables ( Murúa, 1981) al inicio del período reproductivo los cuales aumentarían las probabilidades de la endogamia.

Petras (1967) comunicó que en roedores con poblaciones pequeñas, como es el caso de Mus musculus existe una deficiencia de heterocigotos del 18% para el locus Est-2 y 13% para el locus Hbb, sugiriendo que los cambios estacionales de las frecuencias alélicas estarían asociados a la deficiencia observada de heterocigotos. En cambio, en poblaciones pequeñas de Thomomys se encontró que las poblaciones se caracterizan por una heterocigosidad más alta ( $\bar{H}=0.133$  promedio). Este valor de  $\bar{H}$ , es superior al típico de los mamíferos y se atribuye al hecho de que la descendencia permanece en su lugar natal o si la descendencia migra lo hace diferencialmente (Nevo, 1978). La heterocigosidad se debe a un equilibrio dinámico producto de la migración y del tamaño efectivo de la población que contribuyen al esfuerzo reproductivo en cada estación (Patton y Feder, 1981).

Selander (1970) sugiere que la desviación de heterocigotos (D) en Mus es dependiente del tamaño del área. Valores negativos obtenidos en poblaciones grandes resultan del endocruzamiento, producto de la subdivisión tribal y tal vez en menor grado del aislamiento por distancia entre

poblaciones.

Lo que definimos como declinación es una disminución brusca de la densidad y su efecto se observaría en una amplia área con unos pocos individuos sobrevivientes, lo cual es concordante con la tesis de Wright (1969) quién señala que cuando el tamaño efectivo de la población es bajo, se espera que el nivel de heterocigosidad sea bajo por la probabilidad de perder variantes escasas por efecto de la deriva.

Las inferencias que pueden extraerse en base a los cambios de la estructura espacial, cuando la población está distribuida en parches discretos son las siguientes a) podría esperarse que la deriva génica sea un mecanismo importante, ya que los números son bajos y el conjunto de animales en edad reproductiva también es pequeño, b) esta deriva podría ser el resultado del efecto fundador causado por el bajo número de animales distribuidos en una serie de parches, dando como resultado una varianza grande en las frecuencias alélicas (debido al pequeño tamaño efectivo de las unidades de reproducción,  $N_e = 3$  a  $5$  individuos). Lo anterior se evidenciaría por el aumento en los valores de  $F_{st}$  en A. olivaceus.

El modo de operación de este proceso sería el siguiente: como parches aislados estos demes se aproximan al modelo de islas y se espera que sean genéticamente distintos uno de otros. Una vez que la población comienza a

reproducirse y crecer, la dispersión y la inmigración pueden afectar la estructura genética de la población. Si los migrantes son capaces de entrar a los grupos existentes, entonces la cantidad de heterogeneidad entre demes se espera que decrezca bajo presión del flujo génico, que podría operar en nuestra población.

La teoría de la deriva genética de Wright es aplicable a aquellas poblaciones que permanecen pequeñas por largo tiempo y no considera las fluctuaciones recurrentes en número, que es un factor importante de las comunidades de plantas y animales. Tales fluctuaciones pueden reducir considerablemente una población en tal forma que los efectos del azar enmascaren temporalmente el efecto de la selección (Ford, 1975). Esta posibilidad ha sido considerada por Waddington (1957) con el nombre de deriva intermitente, diferenciándola de la deriva permanente. En esta última, los números permanecen por largos períodos suficientemente pequeños por cambios al azar en las frecuencias génicas que influyen en la evolución de las poblaciones. Es perfectamente claro que oportunidades para el trabajo de la deriva intermitente deben ocurrir cuando las poblaciones llegan a ser periódicamente muy pequeñas.

Lo anteriormente propuesto para explicar los cambios en la composición genética es la explicación más parsimoniosa y consistente con el conocimiento de la dinámica

poblacional de A. olivaceus. Hay sin embargo explicaciones alternativas para los patrones observados. Los efectos fundadores existen cuando la densidad poblacional es baja, pero cuando la densidad aumenta, la selección natural podría llevar las frecuencias alélicas en todos los demes, a valores de equilibrio. Esto está basado en la presunción de que los polimorfismos son mantenidos por una forma de selección natural que da como resultado un punto de equilibrio estable, a lo menos en altas densidades. Estudios en que se han manipulado las frecuencias alélicas en poblaciones experimentales no han encontrado efectos detectables en parámetros de eficacia biológica (Gaines et al., 1971) o en la dinámica poblacional (Le Duc y Krebs, 1975).

Por otra parte, también es posible que en las poblaciones de A. olivaceus este ocurriendo una selección de grupo, como es el caso de la selección interdeme. La idea básica que soporta la selección de grupo es que los genes son seleccionados por mecanismos de regulación poblacional ya que su función es prevenir la sobrepoblación. Estos genes benefician al grupo entero aunque sean detrimentales para la eficacia biológica de aquellos individuos excluidos de la reproducción (Hartl, 1980).

La selección interdeme está basada en diferencias genéticas entre demes, distinguiéndose dos formas 1) extin-

ción y recolonización y 2) sobrepoblación. En general, los demes, a menudo pequeños y no permanentes, están sujetos al efecto del clima, enfermedades, predación, entre otros. Consecuentemente un demo puede llegar a extinguirse por azar o razones genéticas. Eventualmente el habitat vacante puede repoblarse por colonizadores de otros demes más exitosos. Si el número de colonizadores es bajo, puede ocurrir un efecto fundador y tal vez puede conducir a un nuevo máximo (peak) selectivo. Si el número de colonizadores es grande, la estructura genética de la población original puede ser preservada casi intacta. La diferencia entre ambas formas, recolonización - extinción y sobrepoblación es que en el primer caso el demo que se extingue es totalmente reemplazado (Hartl, 1980; Slakin, 1987). Las extinciones locales pueden aumentar la probabilidad de endocruzamiento dentro de los demes sobrevivientes, así como pueden también mantener la heterogeneidad entre subdivisiones de una población (Wright, 1940).

A pesar de que la población de O. longicaudatus muestra una secuencia de eventos demográficos en su ciclo anual de densidad, similares a los descritos para A. olivaceus en este estudio, cabe señalar particularidades de la dinámica poblacional de esta especie. Los resultados demográficos mostraron un porcentaje alto de reclutamiento durante todo el año. Prácticamente la población del retículo se renueva en forma continua y en el verano desaparece de los

lugares muestreados. Además presenta una alta vagilidad, baja residencia y una distribución espacial al azar durante todo el año, a excepción del período reproductivo durante el cual su distribución es agregada (Murúa y González, 1979). Los ámbitos de hogar presentan valores mayores que A. olivaceus entre 2000 y 5000 m<sup>2</sup> (Gallardo, 1988) y no exhibe una distribución espacial en grupos.

Por otra parte, la variación genética temporal observada muestra una ausencia de relación con los cambios de la densidad y además no se presentan diferencias entre áreas ya que los valores de  $F_{st}$  y la prueba de homogeneidad de las frecuencias alélicas no son significativas.

El hecho que las poblaciones de O. longicaudatus no exhiben una variación genética en relación con cambios numéricos permiten concluir que los dos retículos muestreados pertenecerían a una misma población. Además, dada la alta vagilidad y considerando los tamaños de los ámbitos de hogar el flujo génico no se interrumpiría entre estos sitios de muestreo.

Lo encontrado concuerda con lo señalado por Patton y Feder, 1981) en el sentido de que una población caracterizada por un alto flujo génico debe ser menos estructurada que aquellas subdivididas en pequeñas y discretas unidades de apareamiento o demes donde la deriva genética y la extinción

démica puedan servir como fuerzas evolutivas fuertes.

Además es importante señalar que en forma similar a otras especies no existiría como es nuestro caso una correspondencia entre una unidad demográfica y genética en O. longicaudatus. ( Krone y Baccus, 1985 ).

Resumiendo lo discutido anteriormente sobre las variaciones en la composición genética temporal y espacial de las poblaciones de ambas especies, se puede concluir que A. olivaceus es una población subestructurada en la cual es posible establecer relaciones entre sus caracteres de historia de vida, dinámica poblacional y composición genética. En cambio, en las poblaciones de O. longicaudatus no se distinguen las áreas muestreadas como subunidades genéticas.

## CONCLUSIONES

Se comprueba la existencia de un ciclo anual de densidad en ambas especies, con altos números durante el otoño e invierno, una declinación severa a fines de este, determinando una densidad baja en primavera y verano.

Los resultados demostraron que los eventos demográficos están asociados a cambios en la composición genética de las poblaciones. Así, en A. olivaceus se presenta una variación temporal y espacial de las frecuencias génicas asociada a los cambios de la densidad demostrada por los siguientes hechos: las frecuencias del alelo común en los cuatro loci estudiados (PGD, GPI, GOT-1 y TRF) aumentan cuando disminuye la densidad, con la consecuente disminución de los alelos poco frecuentes; las diferencias en las frecuencias alélicas entre áreas fueron más pronunciadas con una densidad poblacional baja, al aumentar ésta, la heterogeneidad disminuye, haciéndose las subpoblaciones más homogéneas. Por otra parte, los resultados mostraron sólo algunas desviaciones significativas del equilibrio de Hardy -Weinberg y no se encontraron diferencias en la composición genética de las cohortes de verano (K1 y K2) y las cohortes de otoño (K3 y k4) para los loci estudiados. Estos hechos no constituyen una prueba definitiva de la ocurrencia de selección. Es posible que este mecanismo opere cuando la población alcance sus máximos números, en cambio el efecto de la deriva podría ser

relevante cuando el número de individuos es bajo, posterior a la severa declinación que ocurre previo al período reproductivo.

En O. longicaudatus los resultados muestran que las fluctuaciones de las frecuencias génicas no están asociados ni con los cambios de la densidad a lo largo del ciclo anual ni entre retículos. Dada la alta vagilidad y sus ámbitos de hogar grandes, se postula que las áreas muestreadas pertenecerían a una misma población, no reconociéndose subunidades genéticas.

En general, las variaciones observadas en la composición genética de las especies se relacionan con caracteres de historia de vida y de su dinámica poblacional.

## B I B L I O G R A F I A

- BERRY, R.J., 1977. The population genetics of the house mouse. *Sci. Prog. Oxf.* 64: 341-370.
- BOWEN, B.S. 1982. Temporal dynamics of microgeographic structure of genetic variation in Microtus californicus. *J. Mamm.* 63 : 625-658.
- CARDENAS, R. 1976. Flora y vegetación del Fundo San Martín, Valdivia, Chile. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias. Universidad Austral de Chile.
- CHARLESWORTH, B. y J.T.GIESEL. 1972. Selection in populations with overlapping generations. II Relations between gene frequency and demographic variables. *Am. Nat.* 106: 388-401.
- CHITTY, D. 1960. Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Can. J. Zool.* 38: 99-113.
- CHITTY, D. 1967. The nature selection of self regulatory behavior in animal populations. *Ecol. Soc. Austr. Proc.* 2:51-78.
- CROW, J.F. y M.KIMURA. 1970. An introduction to population genetics theory. Harper and Row. N.York. 591 pp.
- DI CASTRI, F. y E.HAJEK. 1976. Bioclimatología de Chile. Ediciones Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.
- DOBZHANSKY, Th. 1937. Genetics and the origin of species. Columbia University Press. No.4 3 Ed. 1951, 364 pp.
- ENDLER, J.A. 1986. Natural selection in the wild. Princeton Univ. Press., Princeton. N.Y.
- FEDYK, A. 1974. Gross body composition in postnatal development of the bank vole II. Differentiation of seasonal generations. *Acta Theriologica*19:403-427.
- FEDYK, A. Y M.GEBZYNSKI. 1980. Genetic changes in Seasonal generations of the Bank Vole. *Acta Theriologica*25,39: 475-485.
- FEITO, R., L.A. GONZALEZ y R. MONDION. 1981. Determination and age classes of Akodon olivaceus in southern Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment.* 16: 201-207.

- FORD, E.B. 1975. Ecological genetics. Chapman and Hall, London. ( 4 Ed. 1971, 410 pp.).
- GAINES, M.S. 1970. Genetics changes in fluctuating vole population. Thesis . Indiana Univ. Bloomington Ind. 95 pp.
- GAINES, M.S. y C.J. KREBS. 1971. Genetics changes in fluctuating vole populations. *Evolution* 25: 702-723.
- GAINES, M.S., J.H. MYERS y C.J. KREBS. 1971. Experimental analysis of relative fitness in transferrin genotypes of Microtus ochrogaster. *Evolution* 25: 443-450.
- GAINES, M.S. 1985. Biology of New World Microtus. Amer.Soc. Mammal. Stillwater.OK.
- GALLARDO, L.A. 1988. Distribución espacial de Oryzomys longicaudatus y Akodon longipilis (Rodentia,Cricetidae) en encierros y en áreas abiertas de bosque y pradera matorral.Tesis Profesor Estado. Facultad Filosofía y Humanidades.Universidad Austral de Chile.
- GLIWICZ, I. 1975. Age structure and dynamics of numbers in an island population of bank voles. *Acta Theriologica* 20:57-69.
- GONZALEZ, L.A., R.MURUA y R.FEITO. 1982. Densidad poblacional padrones de actividad espacial de A.olivaceus (Rodentia Cricetidae) en habitats diferentes. *Zoología Neotropical* (Ed.D. Salinas) : 935-947. Actas VIII Congreso Latinoamericano de Zoología, Mérida, Venezuela.
- GONZALEZ, L.A. y R. MURUA. 1985. Características del período reproductivo de tres especies de roedores cricétidos del bosque higrófilo templado. *An. Mus. Hist. Nat.* (16): 87-99.
- GONZALEZ, L.A., MURUA, R.,MESERVE,P. y C. JOFRE. 1988. Consecuencias demográficas de la manipulación experimental en la composición de edades de Akodon olivaceus(Rodentia, Cricetidae). *Bol.Soc.Biol. Concepcion.* 59: 57-67.
- HALDANE,J. 1953. Animal Populations and their Regulations. *New Biol.* 15: 9-24.
- HARTL, D.I. 1980. Principles of population genetics. Sinauer Associates, Sunderland.
- HARRIS, H. y D.A.HOPKINSON. 1976. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. North- Holland Publ. Co., Amsterdam.

- JOHNSON, W.E. y R.K. SELANDER. 1971. Protein variation and systematics in kangaroo rats (Genus Dipodomys). Syst. Zool. 20: 377-405.
- KAWATA, M. y J. UEDA. 1984. Protein polymorphisms and their genetic control in red-backed vole Clethrionomys rufocanus bedfordiae. Anim. Blood Group. Biochem. Genet. 15: 143-150.
- KAWATA, M. 1985. Sex differences in the spatial distribution of genotypes in the red backed vole Clethrionomys rufocanus bedfordiae. J. Mamm. 31:433-436.
- KIMURA, M. y G.H.WEISS. 1964. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. Genetics 49 : 561 - 576.
- KING, J. L. 1967. Continuously distributed factors affecting fitness. Genetics 55 : 483 - 492.
- KREBS, C.J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of Microtus californicus. Ecol. Monogr. 36: 229-273.
- KREBS, C., B.L.KELLER y R.H.TAMARIN. 1969. Microtus population biology: Demographic changes in fluctuating populations of M. ochrogaster and M. pennsylvanicus in southern Indiana. Ecology 50: 587-607.
- KREBS, C.J., T. WINGATE, J. LE DUC , J.A. REDFIELD, M. TAITT y R. HILBORN. 1976. Microtus population biology: dispersal in fluctuating populations of M. townsendii. Can. J. Zool. 54: 79-95.
- KROHNE, D.T. y R.BACCUS. 1985. Genetic and ecological structure of a population of Peromyscus leucopus. J. Mamm. 66(3): 529-537.
- LE DUC, J. y C.J. KREBS. 1975. Demographic consequences of artificial selection at the LAP locus in voles (Microtus townsendii). Can. J.Zool. 53: 1825-1840.
- LEWONTIN, R.C. 1967. Population genetics. Am. Rev. Genet. 1: 37-70.
- LEWONTIN, R.C. 1974. The genetic bases of evolutionary change Columbia Press. New York. U.S.A.
- LI, C.C. 1955. Population genetics. Univ. Chicago Press, Chicago, 366 pp.

- LIDICKER, W.Z., Jr. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals. Pag. 103-128 in : Petruszewicz, K., F.B. Golley y L. Ryszkowski, Ed. Small mammals: their productivity and population dynamics. International Biological Programme, Vol. 5. Cambridge.
- MALECOT, G. 1959. Les modèles stochastiques en génétique de population. Pub. Ins. Stat. Univ. de Paris 8 (3) : 173 - 210.
- MICHOD, R.E. 1982. The theory of kin selection. Ann. Rev. Ecol.
- MURUA, R. y L.A. GONZALEZ. 1979. Distribución de roedores silvestres en relación al habitat. Ann. Mus. Hist. Nat. (Valparaiso) 12: 69-75.
- MURUA, R. 1981. Cambios demográficos en la declinación de primavera en una población de Akodon olivaceus brachiotis. Arch. Biol. med. Exp. 12(3): 281.
- MURUA, R. 1983. Dinámica de los números en A. olivaceus (Rodentia, Cricetidae). Medio Ambiente 6(2): 10-16.
- MURUA, R. y L.A. GONZALEZ. 1985. A cycling population of Akodon olivaceus (Cricetidae) in a temperate rain forest in Chile. Acta Zoológica Fennica 173 : 47-49.
- MURUA, R., L.A. GONZALEZ y P.L. MESERVE. 1986. Population ecology of Oryzomys longicaudatus philippii (Rodentia: Cricetidae) in southern Chile. J. Anim. Ecol. 55: 281-293.
- MURUA, R. y L.A. GONZALEZ. 1986. Regulation of numbers in two neotropical rodents species in southern Chile. Rev. Ch. Hist. Nat. 59: 193-200.
- MYERS, J.H. y C.J. KREBS. 1971. Genetic, behavioral and reproductive attributes of dispersing field voles Microtus pennsylvanicus and Microtus ochrogaster. Ecol. Monogr. 41 : 53 - 78.
- MYERS, J.H. 1974. Genetic and social structure of feral house mouse populations on grizzly Island California. Ecology 57: 747-795.
- NEI, M., T. MARUYAMA y R. CHAKRABORTY. 1975. The bottleneck effect and genetics variability in populations. Evolution 29: 1-10.
- NEVO, E. 1978. Genetic variations in natural populations: patterns and theory. Theoret. Pop. Biol. 13: 121-177.

- PATTON, J.C. y J.H.FEDER, 1981. Microspatial genetic heterogeneity in pocket gophers: non random breeding and drift. *Evolution* 35(5): 912-920.
- PETRAS, M.L. 1967. Studies of natural populations of Mus. I. Biochemical polymorphism and their bearing on breeding structure. *Evolution* 21: 259-274.
- RIGGS, L.A. 1978. Experimental studies of dispersal in the California vole, Microtus californicus, Ph.D. Thesis. Univ. of California, Berkeley, U.S.A.
- SANTANA, A.M. 1981. Determinación de edad y clases en O. longicaudatus philippii, roedor silvestre del bosque higrófilo templado en el sur de Chile. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile.
- SELANDER, R.K. 1970. Behavior and genetic variation in natural populations. *Am. Zool.* 10: 53-66.
- SELANDER, R.K., M.H. SMITH, S.Y. YANG, W.E. JOHNSON y J.B. GENTRY. 1971. IV Biochemical polymorphism and systematics in the genus Peromyscus. I Variation in the old field mouse. (Peromyscus polionotus). *Studies in Genetics VI*. Univ. Texas Publ. 7103 : 49-90.
- SEMEONOFF, R. y F.W. ROBERSON. 1968. A bioquimical and ecological study of plasma esterase polymorphism in natural populations of the field vole, Microtus agréstitis. *L. Biochem. Genet.* 1: 205-227.
- SLAKIN, M. 1987. Gene Flow and the Geographic Structure of Natural Populations. *Science* 236: 787-792.
- SMITH, H. y J. JOULE. *Mammalian Population genetics*. The University of Georgia Press. Athens.
- SOKAL, R.R. y F.J. ROHLF. 1969. *Biometry*. W.H. Freeman and Co., San Francisco, 776 pp.
- TAMARIN, R.H. y C.J. KREBS. 1969. Microtus population biology. II. Genetics changes at the transferrin locus in fluctuating populations of two vole species. *Evolution* 23: 183-211.
- TAMAYO, M., H. NUNEZ y J. YANEZ. 1987. Lista sistemática actualizada de los mamíferos vivientes en Chile y sus nombres comunes. *Noticiero Mensual Mus. Mens. Nac. Hist. Nat.* 312: 1-13.

- WADDINGTON, J.B.S. 1957. The strategy of the genes. Allen and Unwin, London.
- WARD, R.H. y C.F.SING. 1970. Consideration of the power of the chi cuadrado test to detect inbreeding effects in natural populations. Am. Nat. 104: 355-365.
- WEISS, G.H. y M.KIMURA. 1965. A mathematical analysis of the stepping stone model of genetic correlation J.Appl.Prob. 2: 129 - 149.
- WIENS, J.A. 1976. Population responses to patchy environments. Ann.Rev.Ecol.Syst. 7: 81-120.
- WRIGHT, S. 1940. Breeding structure of populations in relation to speciation. Am. Nat. 74: 232-248.
- WRIGHT, S. 1943. Isolation by distance. Genetics 28 : 114-138.
- WRIGHT, S. 1951. The genetical structure of populations. Ann. Eugen. 15: 323-354.
- WRIGHT, S. 1965. The interpretation of population structure by F- statistics with special regard to systems of mating. Evolution 19: 395-420.
- WRIGHT, S. 1969. Evolution and the Genetics of Populations. Vol 2. The Theory of Gene frecuencies. Univ. Chicago Press. Chicago.

A P E N D I C E

TABLA No.3. FRECUENCIA DEL ALELO PGD COMUN EN CADA PERIODO DE TRAMPED EN A. olivaceus.

Fecha	Total		Ret. 1		Ret. 2	
	N	p	N	p	N	p
Sept. 1985	38	0.81	17	0.76	21	0.88
Octubre	33	0.83	18	0.83	15	0.83
Noviembre	24	0.87	12	0.87	12	0.87
Diciembre	12	0.92	10	0.95	2	0.75
Enero 1986	15	0.93	8	0.81	7	0.86
Febrero	25	0.77	12	0.75	11	0.77
Marzo	19	0.97	13	0.96	6	1.00
Abril	66	0.90	34	0.89	32	0.91
Mayo	61	0.91	36	0.84	25	0.94
Junio	24	0.98	8	0.94	16	1.00
Julio	22	0.95	7	0.93	15	0.97
Agosto	14	1.00	3	1.00	11	1.00
Septiembre	5	0.90	0	*	5	0.90
Octubre	3	1.00	3	1.00	0	*
Noviembre	16	0.94	12	0.92	4	1.00
Diciembre	13	1.00	10	1.00	3	1.00
Enero 1987	5	0.70	4	0.75	1	0.50
Febrero	5	0.60	5	0.60	0	*
Marzo	10	0.65	10	0.65	0	*
Abril	21	0.86	20	0.87	1	1.00
Mayo	48	0.84	30	0.87	18	0.80

\* no hay muestra

TABLA No.4. FRECUENCIA DEL ALELO GPI COMUN EN CADA PERIODO DE TRAMPEO EN A. olivaceus.

Fecha	Total		Ret. 1		Ret. 2	
	N	p	N	p	N	p
Sept. 1985	32	0.91	17	0.94	21	0.88
Octubre	27	0.89	18	0.86	15	0.93
Noviembre	20	0.92	12	0.92	12	0.83
Diciembre	10	0.92	10	0.95	2	0.75
Enero 198	12	0.90	8	0.88	7	0.93
Febrero	21	0.96	12	0.96	11	0.95
Marzo	17	0.95	13	0.96	6	0.92
Abril	57	0.92	34	0.94	3	0.91
Mayo	57	0.92	36	0.93	2	0.98
Junio	19	0.95	8	1.00	1	0.92
Julio	20	0.95	7	0.93	1	0.97
Agosto	14	1.00	3	1.00	1	1.00
Septiembre	5	1.00	0	*	5	1.00
Octubre	3	1.00	3	1.00	0	*
Noviembre	16	0.81	12	0.88	4	0.62
Diciembre	13	0.81	10	0.90	3	0.50
Enero 198	4	0.87	3	0.83	1	1.00
Febrero	3	0.50	3	0.50	0	*
Marzo	10	0.85	10	0.85	0	*
Abril	23	0.89	22	0.89	1	1.00
Mayo	45	0.91	29	0.91	16	0.91

\* no hay muestra

TABLA No.5. FRECUENCIA DEL ALELO TRF COMUN EN CADA PERIODO DE TRAMPEO EN Akodon olivaceus.

Fecha	Total		Ret. 1		Ret. 2	
	N	p	N	p	N	p
Sept. 1985	36	0.85	16	0.81	20	0.87
Octubre	32	0.84	18	0.78	15	0.86
Noviembre	23	0.74	11	0.78	12	0.79
Diciembre	12	0.83	10	0.85	2	0.75
Enero 1986	14	0.75	8	0.75	6	0.64
Febrero	24	0.92	12	0.92	11	0.95
Marzo	19	0.95	13	0.96	6	0.92
Abril	64	0.93	34	0.90	32	0.94
Mayo	60	0.95	35	0.96	25	0.94
Junio	24	0.96	8	1.00	16	0.94
Julio	22	0.93	7	1.00	15	0.90
Agosto	14	0.93	3	0.83	11	0.95
Septiembre	5	1.00	0	*	5	1.00
Octubre	3	1.00	3	1.00	0	*
Noviembre	14	0.86	10	0.65	4	0.88
Diciembre	13	0.77	10	0.70	3	1.00
Enero 1987	5	1.00	4	1.00	1	1.00
Febrero	5	0.80	5	0.80	0	*
Marzo	10	0.65	10	0.65	0	*
Abril	21	0.83	20	0.82	1	1.00
Mayo	46	0.83	29	0.88	17	0.79

\* no hay muestra

TABLA No. 6 FRECUENCIA DEL ALELO GOT-1 COMUN EN CADA PERIODO DE TRAMPEO EN A. olivaceus.

Fecha	Total		Ret. 1		Ret. 2	
	N	p	N	p	N	p
Sept. 1985	37	0.43	17	0.38	20	0.48
Octubre	33	0.49	18	0.39	15	0.60
Noviembre	24	0.58	12	0.50	12	0.67
Diciembre	12	0.75	10	0.75	2	0.75
Enero 1986	15	0.53	8	0.62	7	0.43
Febrero	22	0.57	11	0.59	11	0.55
Marzo	19	0.50	13	0.54	6	0.42
Abril	66	0.61	34	0.66	32	0.55
Mayo	61	0.70	36	0.68	25	0.72
Junio	20	0.65	8	0.87	12	0.67
Julio	21	0.69	7	0.86	14	0.86
Agosto	14	0.79	3	0.83	11	0.55
Septiembre	5	0.90	0	*	5	0.40
Octubre	3	0.83	3	0.83	0	*
Noviembre	16	0.91	12	0.92	4	0.88
Diciembre	13	0.96	10	0.86	3	1.00
Enero 1987	5	0.90	4	1.00	1	0.50
Febrero	5	0.40	5	0.40	0	*
Marzo	10	0.60	10	0.60	0	*
Abril	21	0.59	20	0.60	1	0.50
Mayo	47	0.60	29	0.62	18	0.55

\* no hay muestra

TABLA No.7. FRECUENCIA DEL ALELO PGD COMUN EN CADA PERIODO DE TRAMPEO EN O. longicaudatus.

Fecha	N	Total p	N	Ret. 1 p	N	Ret. 2 p
Sept. 1985	45	0.86	22	0.93	23	0.73
Octubre	21	0.88	10	1.00	11	0.77
Noviembre	7	0.93	3	1.00	4	0.87
Diciembre	5	0.80	4	0.63	1	1.00
Enero 1986	2	0.75	2	0.75	0	*
Febrero	2	1.00	2	1.00	0	*
Marzo	4	0.75	1	1.00	3	0.67
Abril	16	0.75	13	0.77	3	0.83
Mayo	53	0.77	14	0.75	39	0.78
Junio	54	0.86	10	0.75	44	0.89
Julio	55	0.81	19	0.76	36	0.83
Agosto	25	0.80	10	0.80	15	0.80
Septiembre	10	0.60	3	0.83	7	0.64
Octubre	2	1.00	1	1.00	1	1.00
Noviembre	0	*	2	1.00	0	*
Diciembre	0	*	0	*	0	*
Enero 1987	1	1.00	1	1.00	0	*
Febrero	1	0.50	1	0.50	0	*
Marzo	7	0.71	6	0.87	1	1.00
Abril	33	0.70	22	0.68	30	0.75
Mayo	70	0.76	40	0.78	30	0.75

\* no hay muestra

TABLA No. 8 FRECUENCIA DEL ALELO PGI COMUN EN CADA PERIODO DE TRAMPED EN G. longicaudatus.

Fecha	Total		Ret. 1		Ret. 2	
	N	p	N	p	N	p
Sept. 1985	45	0.68	23	0.67	23	0.69
Octubre	21	0.52	10	0.50	11	0.55
Noviembre	8	0.87	3	0.67	5	0.60
Diciembre	4	1.00	3	1.00	1	1.00
Enero 1986	3	0.50	3	0.50	0	*
Febrero	3	0.50	3	0.50	0	*
Marzo	3	0.83	1	0.54	2	0.75
Abril	15	0.57	13	0.81	2	0.75
Mayo	50	0.57	14	0.54	36	0.88
Junio	51	0.61	9	0.55	43	0.62
Julio	60	0.58	20	0.55	40	0.60
Agosto	26	0.75	11	0.73	11	0.77
Septiembre	10	0.45	3	0.33	7	0.50
Octubre	2	0.75	1	0.50	1	1.00
Noviembre	2	0.50	2	0.50	0	*
Diciembre	0	*	0	*	0	*
Enero 1987	1	0.50	1	0.50	0	*
Febrero	1	1.00	1	1.00	0	*
Marzo	7	0.71	6	0.67	1	1.00
Abril	32	0.67	20	0.60	12	0.79
Mayo	66	0.52	38	0.53	28	0.52

\* no hay muestra

TABLA No.9 FRECUENCIA DEL ALELO EST-1 COMUN EN CADA PERIODO DE TRAMPEO EN O. longicaudatus.

Fecha	Total		Ret. 1		Ret. 2	
	N	p	N	p	N	p
Sept. 1985	44	0.75	24	0.75	20	0.70
Octubre	21	0.83	10	0.70	11	0.59
Noviembre	8	0.69	3	0.83	5	0.60
Diciembre	4	0.75	3	0.67	1	1.00
Enero 1986	2	0.50	2	0.50	0	*
Febrero	2	0.75	2	0.75	0	*
Marzo	4	0.62	1	0.50	3	0.67
Abril	14	0.61	12	0.58	2	0.75
Mayo	50	0.55	13	0.61	37	0.53
Junio	51	0.57	9	0.61	43	0.55
Julio	58	0.59	18	0.67	40	0.59
Agosto	25	0.56	10	0.55	15	0.57
Septiembre	11	0.64	3	0.50	8	0.69
Octubre	2	0.75	1	1.00	1	0.50
Noviembre	2	0.50	2	0.50	0	*
Diciembre	0	*	0	*	0	*
Enero 1987	1	0.50	1	0.50	0	*
Febrero	1	0.50	1	0.50	0	*
Marzo	7	0.71	6	0.67	1	1.00
Abril	32	0.64	20	0.67	12	0.58
Mayo	67	0.54	38	0.51	29	0.59

\* no hay muestra

TABLA No.10. FRECUENCIA DEL ALELO COMUN (p) EN LOS DOS RETICULOS Y PARA EL TOTAL EN LOS CUATRO PERIODOS, EN Akodon olivaceus.

Locus	Retículo	Períodos							
		1		2		3		4	
		(Sept-Dic)		(Enero-marzo)		(Abril-Mayo)		(Junio-Ago)	
		1985		1986		1986		1986	
	p	N	p	N	p	N	p	N	
PGD	1	0.84	57	0.88	33	0.89	70	0.95	18
	2	0.85	50	0.85	24	0.92	57	0.98	42
	1-2	0.84	107	0.87	57	0.91	127	0.97	60
GPI	1	0.91	57	0.94	33	0.94	70	0.97	18
	2	0.90	50	0.94	24	0.94	57	0.96	38
	1-2	0.91	107	0.94	57	0.94	127	0.97	56
TRF	1	0.76	55	0.89	33	0.93	69	0.97	18
	2	0.87	49	0.90	24	0.94	57	0.93	42
	1-2	0.81	104	0.90	57	0.93	126	0.94	60
GOT-1	1	0.47	57	0.58	32	0.67	70	0.83	18
	2	0.57	49	0.46	24	0.62	57	0.62	37
	1-2	0.50	106	0.53	56	0.65	127	0.75	55

Locus	Retículo	Período					
		1		2		3	
		(Sept-Dic)		(Enero-Marzo)		(Abril-Mayo)	
		1986		1987		1987	
	p	N	p	N	p	N	
PGD	1	0.96	25	0.67	19	0.86	50
	2	1.00	11	0.50	1	0.82	19
	1-2	0.97	36	0.65	20	0.85	69
GPI	1	0.90	25	0.78	16	0.90	51
	2	0.75	12	1.00	1	0.91	17
	1-2	0.97	37	0.79	17	0.90	68
TRF	1	0.72	23	0.69	19	0.84	49
	2	0.96	12	1.00	1	0.81	18
	1-2	0.78	35	0.70	20	0.83	67
GOT-1	1	0.88	25	0.63	19	0.61	49
		0.92	12	0.50	1	0.55	19
		0.89	37	0.63	20	0.69	68

TABLA No.11 FRECUENCIA DEL ALELO COMUN ( p ) EN LOS DOS RETICULOS Y PARA EL TOTAL EN LOS TRES PERIODOS EN *O. longicaudatus*.

Locus	Retículo	1 (Sept-Dic) -----1985-----		2 (Enero-Abril) -----1986-----		3 (Mayo-Ago) -----1986-----		1 (Sept.-Ago) -----1986-----	
		p	N	p	N	p	N	p	N
PGD	1	0.88	39	0.81	18	0.74	53	0.92	6
	2	0.79	39	0.75	6	0.83	134	0.69	8
	1-2	0.86	78	0.79	24	0.81	187	0.78	14
GPI	1	0.65	39	0.65	20	0.57	54	0.42	6
	2	0.51	40	0.75	4	0.62	134	0.56	8
	1-2	0.58	79	0.67	24	0.61	188	0.50	14
EST-1	1	0.74	40	0.58	17	0.62	50	0.58	6
	2	0.66	37	0.70	5	0.58	135	0.67	9

Locus	Retículo	2 (Enero-Abril) -----1987-----		3 (Mayo solamente) -----1987-----	
		p	N	p	N
PGD	1	0.68	30	0.78	40
	2	0.79	12	0.75	30
	1-2	0.70	42	0.76	70
GPI	1	0.62	28	0.53	38
	2	0.81	13	0.52	28
	1-2	0.68	41	0.52	66
EST-1	1	0.66	28	0.51	38
	2	0.62	13	0.59	29
	1-2	0.65	41	0.54	67

TABLA 16. FRECUENCIAS ALELICAS DE LAS COHORTES EN CADA PERIODO EN Akodon olivaceus.

K1 + K2	PERIODOS												Total			
	1		2		3		4		1		2		3		N	P
LOCUS	N	P	N	P	N	P	N	P	N	P	N	P	N	P	N	P
PGD	26	0.83	21	0.84	32	0.86	19	1.00	13	0.97	13	0.69	31	0.76	155	0.94
GPI	24	0.90	23	0.94	30	0.93	15	0.97	14	0.87	15	0.83	30	0.90	151	0.91
Trf	25	0.80	28	0.89	33	0.91	16	0.91	14	0.80	15	0.80	21	0.76	152	0.86
GOT-1	22	0.63	24	0.52	34	0.66	20	0.65	15	0.87	15	0.64	28	0.64	158	0.64

K3 + K4	PERIODOS												Total			
	1		2		3		4		1		2		3		N	P
LOCUS	N	P	N	P	N	P	N	P	N	P	N	P	N	P	N	P
PGD	50	0.86	21	0.86	79	0.93	42	0.96	15	1.00	4	0.57	23	0.92	234	0.91
GPI	56	0.93	14	0.90	80	0.94	41	0.96	14	0.92	3	0.50	24	0.91	233	0.93
TRF	44	0.84	10	0.95	77	0.94	37	0.91	13	0.73	2	0.75	20	0.76	203	0.87
GOT-1	52	0.49	14	0.60	77	0.65	31	0.69	13	0.88	2	0.50	21	0.55	210	0.61

TABLA 17. FRECUENCIAS ALELICAS DE LAS COHORTES EN CADA PERIODO EN Dryomys longicaudatus.

K1 + K2	PERIODOS												Total							
	1			2			3			1			2			3			N	P
LOCUS	N	P	N	N	P	N	N	P	N	N	P	N	N	P	N	N	P	N	N	P
PGD	20	0.90	20	0.85	88	0.84	6	0.59	25	0.74	29	0.74	29	0.74	168	0.82				
GPI	21	0.73	20	0.58	93	0.60	7	0.50	26	0.70	29	0.53	176	0.61						
EST-1	20	0.72	18	0.67	90	0.57	6	0.67	24	0.68	28	0.56	168	0.61						

K3 + K4	PERIODOS												Total							
	1			2			3			1			2			3			N	P
LOCUS	N	P	N	N	P	N	N	P	N	N	P	N	N	P	N	N	P	N	N	P
PGD	27	0.84	3	0.67	64	0.79	3	0.92	11	0.62	27	0.79	135	0.82						
GPI	28	0.60	4	0.75	64	0.62	3	0.58	10	0.58	26	0.51	131	0.60						
EST-1	28	0.71	4	0.62	63	0.57	3	0.58	12	0.58	29	0.53	135	0.60						