Revista Chilena de Historia Natural
63: 267-277, 1990

Nicho ecológico de micromamíferos en un agroecosistema forestal de Chile central

Ecological niche of small mammals in a forest agroecosystem of central Chile

ANDRES MUÑOZ-PEDREROS[1], ROBERTO MURUA[2] y LUZ GONZALEZ[2]

[1] Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Católica de Chile, sede Temuco. Casilla 15-D, Temuco, Chile;
[2] Instituto de Ecología y Evolución, Universidad Austral de Chile. Casilla 567, Valdivia, Chile.

RESUMEN

En un rodal de *Pinus radiata* con matorral esclerófilo asociado se estudiaron durante 18 meses los hábitos alimentarios y la selección de hábitat de seis micromamíferos (cuatro cricétidos, un octodóntido y un marsupial). Se planteó como hipótesis de trabajo que la asociación de micromamíferos, sometida a perturbaciones antrópicas, presentaría cambios en el uso del recurso alimento, espacio y tiempo. El objetivo fue determinar la existencia de estos cambios en un agroecosistema forestal y compararlos con lo documentado para el matorral semiárido costero de la zona centro-norte y el bosque higrófilo templado del sur de Chile. No se presentaron diferencias en la composición específica y períodos de actividad. Dos especies presentaron hábitos alimentarios similares y tres especies difirieron. La similitud trófica total fue más baja y hubo mayores diferencias a nivel interespecífico. Los micromamíferos estuvieron fuertemente asociados al estrato arbustivo aun cuando algunas especies lo estuvieron también al estrato arbóreo. Pese a la perturbación antrópica, las estrategias de uso del recurso alimento, tiempo y espacio fueron similares a los documentados en la zona centro-norte de Chile.

Palabras claves: Hábitos alimentarios, hábitat, selección de hábitat, nicho, micromamíferos, agroecosistema.

ABSTRACT

Food habits and habitat selection of six small mammals (four cricetids, one octodontid an one marsupial) were studied during eighteen months in a *Pinus radiata* stand associated with sclerophyllous scrub. The working hypothesis that human-related perturbations could affect the small mammal assemblage by changing the use of food, space and time resources was tested. The objective of the study was to determine the occurrence of changes in a forest agroecosystem as compared to findings from coastal semiarid shrublands of north-central Chile, and from the temperate rainforest of southern Chile. There were no differences in the specific composition of small mammals or in their activity periods. Two species showed similar food habits whereas three species differed markedly. Overall, trophic similarity was found to be low and with interspecific differences. Small mammals were associates with the shrub strata although some of them were also associated with the arboreal strata. Human-related perturbations did not change the resource use of small mammals substantially, so are that own results those reported from north-central Chile.

Key words: Food habits, habitat, habitat selection, niche, small mammal, agroecosystem.

INTRODUCCION

La zona central de Chile, entre la VI a la VII región, ha sufrido importantes cambios en el paisaje con el aumento sostenido de plantaciones de pino insigne (*Pinus radiata* D. Don), conífera exótica de gran importancia económica en Chile. El régimen de perturbación (*sensu* Sousa 1984) que genera esta actividad silvícola abarca vastas áreas de una gran magnitud, tanto en su intensidad (medida de fuerza, máxima en el caso del fuego) como en su severidad (medida del daño causado, también máximo en los roces con fuego). Respecto a la frecuencia, entendida como el número de perturbaciones por unidad de tiempo, es de aproximadamente 25 años (tiempo de rotación del cultivo). Considérese que la perturbación física por fuego puede ser la mayor causa de desequilibrio local, cuando destruye apreciable número de animales, a la vez que destruye los recursos alimentarios y de refugio (Recher & Christensen 1981, Sousa 1984). Por otro lado, Hauenstein *et al.* (1988)

(Recibido el 11 de julio de 1990.)

consideran el origen fitogeográfico y espectro biológico como una medida de perturbación humana en las comunidades vegetales; de este modo, el bosque de *P. radiata* se caracteriza por un alto grado de perturbación antrópica. Sin embargo, existen en los rodales parches de matorral degradado, restos del bosque esclerófilo siempreverde (véase Solbrig *et al.* 1977, Muñoz & Murúa 1989a) que presentan un régimen de perturbación que podría ser considerado intermedio. El objetivo de este trabajo es caracterizar el nicho ecológico de la asociación de micromamíferos presentes en un ecosistema fuertemente perturbado y secundariamente compararlo con asociaciones homólogas de ambientes menos perturbados.

MATERIALES Y METODOS

El estudio se realizó en la localidad de Burca (36°32'S; 72°55'O), VIII Región de Chile, en un área a 200 m.s.n.m. y a unos 3.500 m de distancia del mar. La topografía es de lomajes y cerros, surcados por quebradas muy abruptas. El clima corresponde al tipo templado-cálido con estación seca semejante a la lluviosa según Koeppen (1948). Las precipitaciones alcanzan los 1.292,8 mm (Fuenzalida 1965). El mes más cálido es enero (18°C promedio) y el más frío, en promedio, es julio (9,6°C). El predio en que se realizó el estudio (350 há) es de tipo forestal, dedicado al monocultivo de *P. radiata* desde hace unos 70 años, con un denso sotobosque dominado por retamilla (*Teline montpessulanus* C. Koch), especialmente en rodales menores de 10 años. También existen parches de matorral esclerófilo degradado, ubicado preferentemente en claros del rodal, a orillas de senderos, caminos, quebradas y aguadas. La edad del rodal de *P. radiata* era de siete años al inicio del período de este estudio.

En un área del rodal de *P. radiata*, que presentaba matorral degradado, se instaló una línea con 30 trampas de golpe del tipo Víctor y Museum Special (dispuestas cada 5 m), para extraer una muestra quincenal de los micromamíferos allí presentes, por un período de cuatro noches (noviembre 1983 a mayo de 1985). A cada ejemplar capturado (medido, pesado y sexado) se le conservó el estómago en alcohol de 75° para su análisis posterior, según la técnica descrita por González & Jofré (1978), identificándose células epidérmicas, hongos y restos animales, según Willner *et al.* (1975). Se utilizaron cuatro portaobjetos para cada muestra estomacal. En cada portaobjetos se observaron 20 campos con una grilla ocular de 25 cuadros y se determinó el número mínimo de campos a observar, analizando completamente una muestra de 10 estómagos para cada especie, comparándose la distribución obtenida con una prueba de Chi cuadrado. Se construyó una clave de identificación con material de referencia del área de estudio. Para comparación gráfica se agruparon los ítemes alimentarios en: hongos, vegetales y animales. Esta información fue procesada en la forma de diagramas de De Finetti, según procedimientos descritos en Glanz (1977). De este modo, la posición trófica de una especie se representa por un punto en un triángulo equilátero, denotando la tendencia alimentaria. Se han individualizado los hongos y agrupado vegetales, frutos y semillas para establecer el nivel de fungivoría de las especies, pese a lo sugerido por otros autores que separan las semillas (Meserve & Glanz 1978, Meserve *et al.* 1988). El tercer grupo corresponde a la categoría de animales, tanto invertebrados como vertebrados. Para la construcción de los diagramas de De Finetti se han ajustado los porcentajes al 100% y se ha excluido el material no identificado.

En el rodal de *P. radiata* se escogió otro lugar que presentó un 75% de renovales del original bosque nativo y un 25% de bosque monoespecífico de *P. radiata*, con escaso sotobosque, con el fin de establecer las asociaciones con el hábitat de las diferentes especies. En este sitio se instaló un retículo de 80 x 80 m, con 64 trampas del tipo Sherman, medianas (23 x 7,5 x 9,0 cm) y grandes (40 x 15 x 18 cm) equidistantes a 10 m entre ellas y cebadas con avena machacada (una trampa por estación). Se efectuaron censos mensuales

de cuatro noches con dos revisiones diarias, por espacio de 18 meses (diciembre de 1983 a mayo de 1985). Para los micromamíferos la nomenclatura sigue a Tamayo & Frassinetti (1980). La similitud trófica se calculó empleando el índice de Schoener ($PS = 1\text{-}1/2\ \Sigma\ [P_i - q_i]$, Schoener 1968). Se provee de intervalos de confianza para la docimación de hipótesis por el método de acuchillamiento de datos ("Jackknife") descrito en Jaksic & Medel (1987). Este método permite obtener estimadores de varianza y sesgo del índice de similitud. Por medio de eliminaciones secuenciales y posteriores reincorporaciones de datos, se generan "seudovalores" que son productos de la recomputación de la información. De este modo, los promedios aritméticos de estos "seudovalores" permiten el cómputo de la varianza, con la que se docima la hipótesis mediante una prueba de t de Student, descrita en Sokal & Rohlf (1981). La vegetación se analizó en otoño y primavera (1984), tanto en el matorral esclerófilo como en el bosque de *P. radiata*, aplicándose la técnica de análisis descrita por Cottam *et al.* (1953) para conocer la composición vegetacional (detalles de este análisis pueden verse en Muñoz & Murúa 1989b). La estructura de la vegetación se estableció según la técnica descrita en MacArthur & MacArthur (1961), analizándose las variables de los estratos herbáceos y arbustivos en torno a cada estación de muestreo en un radio de 5 y 10 m. Se estableció la densidad y diversidad de altura de follaje de los estratos herbáceos y arbustivos, además de perfiles de densidad de follaje. La diversidad de altura del follaje se calculó según la fórmula $(-\Sigma_i\ p_i \log_e p_i)$, en que p_i es la proporción del follaje total que está en la i ésima de las capas horizontales escogidas. Los perfiles se construyeron usando una tablilla cuadriculada con marcas a los 15, 30, 50 y 100 cm, la que se movió hasta que desapareció, a la vista del observador, la mitad de la superficie tapada por el follaje. A continuación se midió la distancia entre el observador y la tablilla. La densidad del follaje a las diferentes alturas fue estimada según la fórmula $K = 0{,}69312/D$, donde K es la densidad del follaje, 0,69312 es el $\log_e^2$ y D es la distancia observador-tablilla cuadriculada.

La asociación de los micromamíferos al hábitat se analizó según las variables densidad de árboles, densidad de arbustos y cubierta del suelo. De este modo se compararon variable por variable las estaciones con ausencia o presencia de individuos de cada especie. Se consideraron estaciones positivas (presencia) aquellas en las cuales hubo tres o más capturas para el caso de *Akodon olivaceus* (Waterhouse), dos o más para *Akodon longipilis* (Waterhouse), y una o más para las restantes especies: *Phyllotis darwini* (Waterhouse), *Oryzomys longicaudatus* (Bennett), *Octodon bridgesi* (Waterhouse) y *Marmosa elegans* (Waterhouse). Para el análisis estadístico se empleó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney descrita en Sokal & Rohlf (1981) y los resultados se entregan como valores z corregidos (para $n_2 > 20$). El período de actividad se estableció revisando las trampas por la mañana y al atardecer. De este modo las especies fueron clasificadas en "diurnas" (recolección vespertina) y "nocturnas" (recolección matutina). El ámbito de hogar se calculó según el método basado en la matriz de covarianza (ámbito de hogar elíptico) de los lugares de captura descrito por Mazurkiewicz (1969, 1970). Para el cálculo del ámbito de hogar sólo se emplearon individuos capturados dentro del retículo (excluyendo los de la periferia) y que registraban un mínimo de cuatro capturas.

Los resultados se compararon, principalmente, con trabajos sobre asociaciones de micromamíferos en la zona semiárida del centro-norte y en bosques higrófilos templados del sur de Chile. Se seleccionaron aquellas investigaciones realizadas con métodos homólogos o que aportaban información susceptible de ser recalculada.

RESULTADOS

Composición específica y hábitos alimentarios

En el área de estudio se capturaron cinco especies del orden Rodentia, los cricétidos

A. olivaceus, A. longipilis, P. darwini y *O. longicaudatus*; el octodóntido *O. bridgesi* y el múrido *Rattus norvegicus* (Berkenhout). Del orden Marsupicarnivora se capturó *M. elegans*. Para establecer los hábitos alimentarios se analizaron 334 estómagos con un alto porcentaje de identificación de los ítemes analizados ($\bar{x}$ = 94,8%). Se dispuso de muestras a lo largo del año, aun cuando fueron más numerosas en otoño.

Akodon longipilis presentó una dieta principalmente fungívora (Fig. 1), representando los hongos el 75% de los ítemes registrados. El consumo estacional de hongos varió en importancia relativa. En diciembre sólo constituyó el 20,1% de la dieta, con preponderancia de otros vegetales disponibles en el área (62,7% de los ítemes registrados). Ese mes consumió especialmente *T. monspessulanus* (56,7% del consumo total), en enero frutos de *Aristotelia chilensis* (Mol.) (23,5% del consumo total), y en febrero frutos de *Rubus ulmifolius* (Schott) (9,4% del consumo total). De esta forma, *A. longipilis* fue frugívoro en verano y se fue haciendo cada vez más fungívoro hacia el invierno, hasta que en julio los hongos constituyeron la totalidad de la dieta. Dentro del ítem vegetales, que constituyó el 20,4% del consumo anual, la especie más consumida fue *T. monspessulanus*, que presentó el mayor valor de importancia en la composición vegetacional del matorral. Una situación similar se plantea con

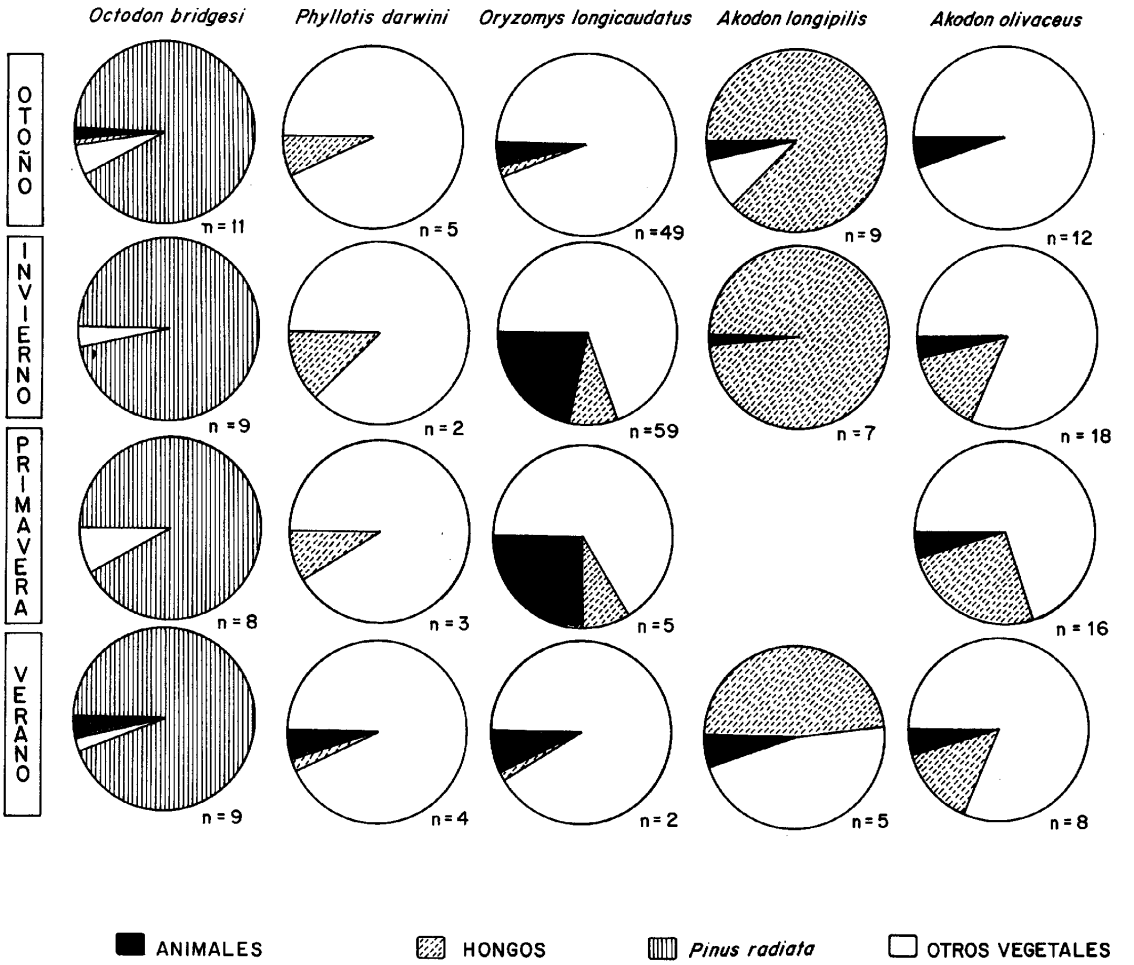

Fig. 1: Variación estacional de la composición dietaria de cinco micromamíferos en Burca (VIII Región, Chile). 1984-85.

Seasonal variation in the diet composition of five small mammals in Burca (VIII Región, Chile). 1984-85.

las otras especies pastoreadas, desprendiéndose que esta especie consumió los vegetales (frutos, hojas o tallos) de acuerdo a la disponibilidad ambiental en el período de estudio. Los artrópodos se presentan en bajo porcentaje (4,6%).

Oryzomys longicaudatus presentó una dieta, si bien mayoritariamente herbívora, con un cierto porcentaje de artrópodos en la dieta analizada (Fig. 1). Los vegetales fueron consumidos, preferentemente, en los meses de primavera-verano (frutos y semillas), constituyendo en el otoño el 89,4% de su dieta (25% de los cuales fueron semillas de *P. radiata*). Los artrópodos aportaron el 7,8% y los hongos sólo el 2,8%. Hacia el invierno, *O. longicaudatus* incrementó su consumo de artrópodos y de hongos, aunque estos últimos nunca sobrepasaron el 15%. En primavera, el consumo fúngico permaneció estable, pero se incrementó el de vegetales, en detrimento del ítem artrópodos.

La dieta de *O. bridgesi* fue claramente herbívora (Fig. 1), registrándose sobre el 99% de vegetales en los estómagos analizados durante todo el año. *Pinus radiata* fue el ítem más importante, compuesto tanto por acículas como por tejido conductor y por una escasa cantidad de semillas. En febrero, *P. radiata* representó sobre el 80% de su dieta total. Los artrópodos fueron consumidos en muy bajo porcentaje y estuvieron concentrados en los meses de febrero, abril y mayo. Finalmente, los hongos también fueron recursos alimentarios de escasa importancia, sólo registrados en los contenidos estomacales de abril, mes que presentó la mayor diversidad de ítemes.

Akodon olivaceus presentó una dieta herbívora con bajo consumo de insectos y una tendencia a la fungivoría en primavera (Fig. 1). En otoño consumió preferentemente vegetales (89%), de los cuales sólo un 3,0% fueron semillas o acículas de *P. radiata* y los insectos constituyeron un 11% de la dieta otoñal. En invierno consumió hongos (25%), disminuyendo la ingesta de insectos y de vegetales. En primavera disminuyó el consumo global de vegetales, pero dentro de este ítem aumentó el consumo de *P. radiata* y de hongos (50%). Los insectos disminuyeron su porcentaje a un 5%. En verano aumentó el consumo de vegetales (especialmente de acículas y semillas de *P. radiata*) e insectos.

Phyllotis darwini fue una especie esencialmente herbívora (Fig. 1). En otoño, su dieta estuvo constituida por un 83% de acículas y semillas de *P. radiata* (corteza en muy escasa proporción), y por un 17% de otros vegetales, especialmente de *Escallonia pulverulenta*. En primavera, disminuyó el consumo de *P. radiata*, se incrementó el de otras especies vegetales y apareció una pequeña proporción de insectos. En verano aumentó el consumo de insectos (10%) y el de *P. radiata*, que se hizo máximo con un 89%.

Marmosa elegans fue una especie esencialmente insectívora. No se dispuso de suficientes muestras, pero de las analizadas, un 92% estaba constituida por insectos y un 8% por vegetales, en su mayoría frutos y semillas.

La similitud trófica (Tabla 1) fue baja. Los índices mostraron cambios estacionales significativos en la similitud de *A. longipilis* versus *A. olivaceus* y *O. longicaudatus*, en que hubo un aumento de esta similitud en verano (A.l./A.o. Invierno-Verano PS = 2,81 g.l. = 6, $P < 0,05$; Otoño-Verano PS = 2,87 g.l. = 6, $P < 0,05$; A.l./O.l. Invierno-Verano PS = 2,81 g.l. = 6, $P < 0,05$) y con *P. darwini* en que hay un aumento en primavera (A.l./P.d. Invierno-Primavera PS = 2,84, g.l. = 6, $P < 0,05$). *Octodon bridgesi* no mostró cambios estacionales significativos. *Akodon olivaceus*, además del cambio estacional señalado, mostró un aumento significativo en la similitud con *O. longicaudatus* en verano (A.o./O.l. Primavera-Verano PS = 2,48 g.l. = 6, $P < 0,05$). Finalmente, *P. darwini* presentó mayor similitud en otoño con *O. longicaudatus* (P.d./O.l. Otoño-Invierno PS = 2,86, g.l. = 6, $P < 0,05$; Otoño-Primavera PS = 2,77 g.l. = 6, $P < 0,05$).

Ambito de hogar

Los valores promedio del tamaño del ámbito de hogar individual se agruparon

TABLA 1

Similitud trófica de cinco micromamíferos presentes en Burca, medida por el índice de Schoener (1968) (VIII Región de Chile) (± S.D.)
Trophic similarity indices (Schoener 1968) among five small mammals in Burca (VIII Región de Chile) (± S.D.)

	O. longicaudatus	*O. bridgesi*	*A. olivaceus*	*P. darwini*
Otoño:				
A. longipilis	0,32 ± 1,24	0,16 ± 0,11	0,31 ± 0,31	0,12 ± 0,07
O. longicaudatus	–	0,58 ± 0,19	0,73 ± 0,19	0,61 ± 0,18
O. bridgesi		–	0,31 ± 0,26	0,86 ± 0,13
A. olivaceus			–	0,38 ± 0,30
Invierno				
A. longipilis	0,29 ± 0,14	0,17 ± 0,20	0,38 ± 0,28	0,00 ± 0,00
O. longicaudatus	–	0,24 ± 0,18	0,62 ± 0,20	0,24 ± 0,13
O. bridgesi		–	0,31 ± 0,28	0,79 ± 0,17
A. olivaceus			–	0,30 ± 0,22
Primavera				
A. longipilis	0,58 ± 0,23	0,37 ± 0,21	0,75 ± 0,12	0,31 ± 0,29
O. longicaudatus	–	0,31 ± 0,11	0,52 ± 0,13	0,23 ± 0,15
O. bridgesi		–	0,47 ± 0,25	0,78 ± 0,17
A. olivaceus			–	0,29 ± 0,13
Verano				
A. longipilis	0,63 ± 0,14	0,37 ± 0,27	0,83 ± 0,03	0,10 ± 0,06
O. longicaudatus	–	0,51 ± 0,17	0,74 ± 0,08	0,25 ± 0,21
O. bridgesi		–	0,52 ± 0,25	0,64 ± 0,29
A. olivaceus			–	0,22 ± 0,07

estacionalmente. Las especies presentaron dos tendencias generales. *Akodon longipilis* y *A. olivaceus* registraron un ámbito de hogar mínimo en invierno (área promedio de 1.636 m^2, n = 14 y 1.779 m^2, n = 30, respectivamente), y un máximo en primavera (2.758 m^2, n = 15 y 2.776 m^2 n = 33). *Oryzomys longicaudatus* y *P. darwini* presentaron una segunda tendencia, que registró los valores máximos de área en verano (3.384 m^2, n = 4 y 3.781 m^2, n = 13, respectivamente) y los mínimos en otoño (677 m^2, n = 4 y 1.154 m^2, n = 8). De *O. bridgesi* no se dispuso de información en primavera, por las bajas recapturas existentes; sin embargo, se pudo establecer que esta especie era la más estable en cuanto al tamaño de sus ámbitos de hogar. No fue posible establecer promedios estacionales para *M. elegans* ni para *R. norvegicus*, por las bajas capturas y recapturas durante el período 1984-1985. En el caso de *M. elegans* se determinaron valores promedios en julio de 1.383 m^2 (n = 4) y en diciembre (1984) con 781 m^2 (n = 2). La especie con mayor tamaño y variación anual en el ámbito de hogar fue *M. elegans* ($\bar{x}$ = 4.878 m^2, n = 6, DE ± 3.022) y la especie con menor tamaño y variación anual fue *O. bridgesi* ($\bar{x}$ = 1.242 m^2, n = 16, DE ± 558). *Akodon longipilis* presentó un tamaño promedio anual de 2.659 m^2 (n = 53 DE ± 2.543), *A. olivaceus*, 2.553 m^2 (n = 81, DE ± 2.345), *O. longicaudatus*, 2.220 m^2 (n = 22, DE ± 1.427) y *P. darwini*, 2.575 m^2 (n = 29, DE ± 2.654).

Selección de hábitat

En la zona de matorral se identificaron 44 especies vegetales, de las cuales las de mayor valor de importancia fueron, en orden

decreciente: *T. monspessulanus, Ugni molinae* (Turcz), *Escallonia pulverulenta* (R. et P.), *Lithraea caustica* (Mol.), *A. chilensis, Gevuina avellana* (Mol.), *Luma apiculata* (Dc.), *Peumus boldus* (Mol.), *P. radiata, Quillaja saponaria* (Mol.), *Azara integrifolia* (R. et P.) y *Sphacele chamaedryoides* (Balbis). En el bosque monoespecífico se identificaron sólo tres especies: *P. radiata, T. monspessulanus* y, en forma muy aislada, manchones de *E. pulverulenta,* con algunas gramíneas asociadas. El suelo estaba completamente cubierto por acículas de *P. radiata. Teline monspessulanus* sólo se encontró en los pequeños claros del bosque y muy especialmente en los bordes de senderos. Durante el estudio se observó una gran cantidad de hongos en el suelo del bosque.

La estructura de la vegetación se analizó en otoño, en ambas zonas. En el bosque monoespecífico, el estrato herbáceo (15 y 30 cm de altura) ocupó un 62,0% del follaje total y el estrato arbustivo (50 y 100 cm de altura) el restante porcentaje de los estratos considerados (38,0%). Por el contrario, en la zona de matorral, el estrato predominante fue el arbustivo, con un 62,7%, y el estrato herbáceo sólo ocupó un 37,2%. Se evidenció el predominio del estrato herbáceo (K = 0,6736) en el matorral, cuya densidad disminuyó, pero vuelve a aumentar en el estrato a 50 cm (K = 0,360). El perfil del bosque monoespecífico se presentó más "comprimido", con una densidad de follaje concentrada en el estrato arbustivo.

Akodon longipilis se asoció a una baja densidad de árboles ($z = 2,76$; $P < 0,01$) y ocupó, indistintamente, zonas del suelo con y sin cubierta de pequeños troncos y ramas secas. Su asociación al estrato arbustivo no fue significativa. *Oryzomys longicaudatus* prefirió áreas con alta densidad de árboles ($z = 2,44$; $P < 0,01$) y áreas del suelo descubierto ($z = 2,35$; $P < 0,01$). Su asociación con el estrato arbustivo no fue significativa, al menos en lo que se refiere a densidad de arbustos. *Akodon olivaceus*, por el contrario, estuvo asociado al estrato arbustivo ("porcentaje de cobertura de arbustos", $z = 2,48$; $P < 0,01$). *Octodon bridgesi* optó por áreas con baja densidad de árboles, por lo tanto, con mayor espacio en el estrato arbustivo, prefiriendo zonas con un más alto porcentaje de cubierta arbustiva ("densidad de arbustos", $z = 2,56$; $P < 0,051$); sin embargo, se observó mayor distancia entre el centro de los distintos arbustos, por lo que existió más espacio de suelo libre. Finalmente, ocupó suelo cubierto por ramas secas y pequeños troncos ($z = 2,58$; $P < 0,01$). *Phyllotis darwini* se asoció al estrato arbóreo ("densidad de árboles", $z = 2,51$; $P < 0,01$) y prefirió áreas con estrato arbustivo denso ("distancia al arbusto más cercano", $z = 2,59$; $P < 0,01$). Para *M. elegans* no se pudo establecer estadísticamente la asociación con las variables del hábitat, por sus capturas muy bajas ($n = 6$).

Períodos de actividad

Marmosa elegans, P. darwini, O. longicaudatus y *O. bridgesi* fueron especies con actividad nocturna. *A. longipilis* presentó actividad nocturna y diurna. Esta última no fue uniforme a lo largo del año, siendo mayor en verano (38%), declinando hacia el otoño, hasta desaparecer en invierno. *Akodon olivaceus* también presentó actividad continua, aun cuando sus variaciones estacionales no fueron tan evidentes como en *A. longipilis.* Su mayor actividad diurna fue en verano (45%), disminuyendo en otoño y haciéndose mínima en invierno (27%).

DISCUSION

Relaciones tróficas

Los micromamíferos registrados en el matorral esclerófilo siempreverde y rodal de *P. radiata* concuerdan más con los descritos para el matorral subárido costero de la zona centro-norte por Meserve (1981b), que con los descritos para el bosque higrófilo templado del sur (Murúa *et al.* 1987; Meserve *et al.* 1988), con sólo tres modificaciones: el reemplazo de *Octodon degus* por *Octodon bridgesi*, la ausencia en las capturas de *Abrocoma bennetti* y la esporádica aparición de

Rattus norvegicus en verano. Las dos especies que mantienen similares hábitos alimentarios con el matorral esclerófilo de la zona central de Chile son: *A. olivaceus* y *M. elegans*, que confirman sus características de especies omnívoras e insectívoras, respectivamente (Glanz 1977, Castillo *et al.* 1978). Se observaron cambios en la dieta de *A. longipilis, P. darwini*, y en menor escala en la de *O. longicaudatus* (Fig. 2).

Akodon longipilis utiliza intensamente los recursos fúngicos, disponibles en gran abundancia en el bosque de *P. radiata*, llegando a un 75% de su dieta anual. Los artrópodos alcanzan sólo a un 4,6% en la dieta anual, que contrasta con lo descrito para el matorral semiárido, donde se presenta como una especie insectívora (Meserve 1981a). En el matorral esclerófilo de la zona central y en el bosque higrófilo templado del sur de Chile, *A. longipilis* es descrito como una especie omnívora. En los bosques del sur también consume hongos, pero en menor medida (29,9%) (Glanz 1977, Meserve & Glanz 1978, Meserve *et al.* 1988). *Oryzomys longicaudatus* aparece como especie omnívora con un fuerte componente de artrópodos y menor cantidad de hongos en su dieta, a diferencia de lo consignado por Meserve & Glanz (1978), Murúa *et al.* (1986) y Meserve *et al.* (1988), quienes la describen como primordialmente granívora. *Phyllotis darwini*, por su parte, utiliza las acículas y semillas de *P. radiata* y partes verdes de otros vegetales, que inclinan su especialización trófica hacia la herbivoría

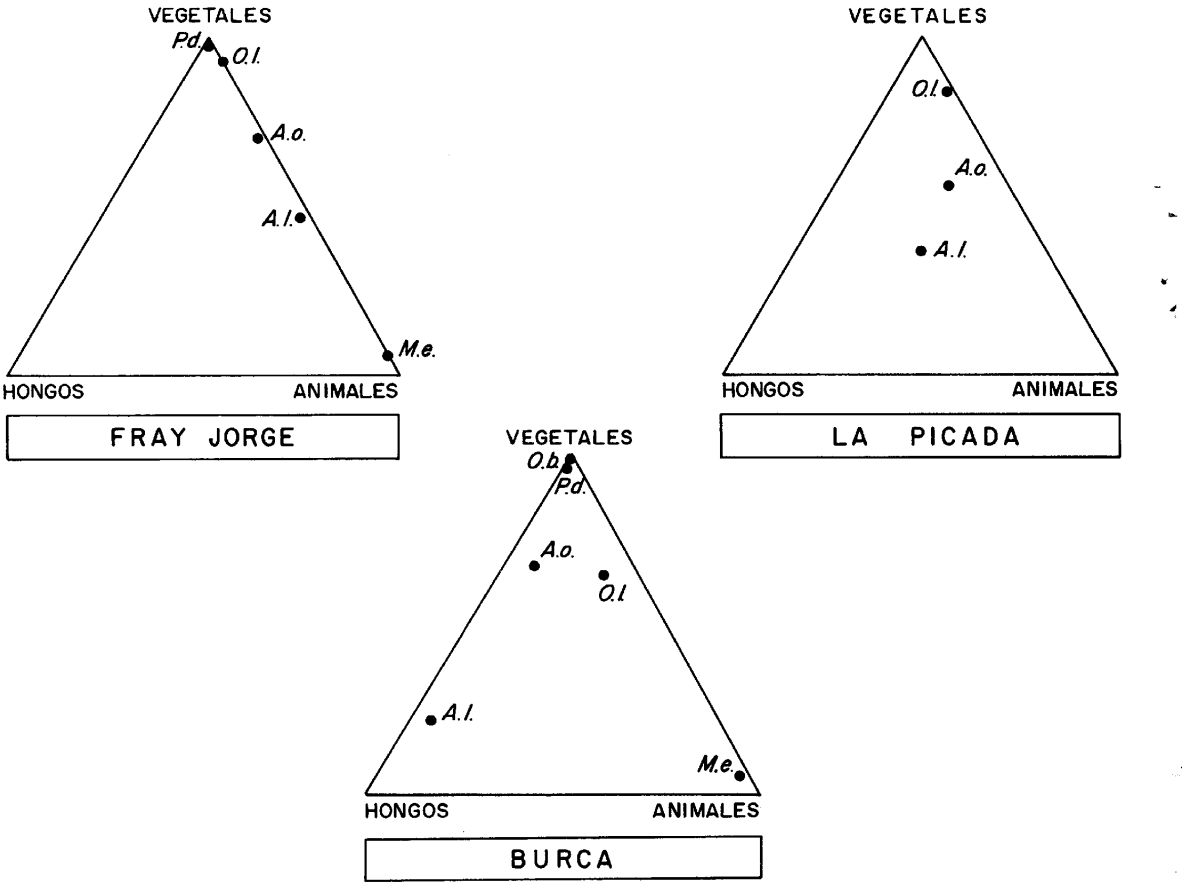

Fig. 2: Comparación de las posiciones tróficas de los micromamíferos presentes en Fray Jorge (Meserve 1981a), Burca (este estudio) y Volcán Osorno (Meserve *et al.* 1988). P.d. = *P. darwini;* O.l. = *O. longicaudatus;* A.o. = *A. olivaceus;* A.l. = *A. longipilis;* O.b. = *Octodon bridgesi* y M.e. = *M. elegans.*

Trophic relationships among small mammals present in Fray Jorge (Meserve 1981a), Burca (this study) and Volcán Osorno (Meserve *et al.* 1988). P.d. = *P. darwini;* O.l. = *O. longicaudatus;* A.o. = *A. olivaceus;* A.l. = *A. longipilis;* O.b. = *Octodon bridgesi* y M.e. = *M. elegans.*

más que a la granívora, como ha sido descrito en las comunidades del matorral semiárido (Glanz 1977; Meserve & Glanz 1978).

En la zona de Burca pareciera existir una disponibilidad más diversa y constante de recursos alimentarios, ya que no sólo el matorral esclerófilo siempreverde aporta alimentos, sino también el rodal de *P. radiata* contribuye con acículas, corteza y en forma muy especial con una gran disponibilidad de hongos. El intenso uso de los recursos fúngicos hace que *A. longipilis* se sobreponga sólo levemente con *A. olivaceus* y *O. longicaudatus* y muy escasamente con *O. bridgesi.* En cambio, en La Picada (X Región) *A. longipilis* muestra una mayor similitud trófica con *A. olivaceus* (x ± DE = 0,99 ± 0,03) y *O. longicaudatus* (0,95 ± 0,04), relacionada posiblemente con un menor consumo de hongos. En rodales de *P. radiata* en la VIII Región se han identificado sobre 40 especies de hongos del orden Agaricales (Garrido 1981). En bosques de coníferas de Norteamérica existen roedores (*Clethrionomys californicus*) que también usan intensamente estos recursos fúngicos, llegando a constituir el 74% de sus dietas (Maser *et al.* 1978). Getz (1968) plantea que los micromamíferos usan los hongos como fuente de agua, idea atendible en los rodales de *P. radiata* deficitarios en agua, especialmente en los meses estivales.

A diferencia de Burca, en que ocurre una similitud trófica relativamente baja, en los sitios en que se documenta una menor utilización de los hongos, se observa que *A. longipilis* mostró una similitud trófica mayor con las especies dominantes, como es el caso del matorral semiárido en Fray Jorge (A.l./A.o., PS = 0,99 ± 0,05 y A.l./P.d., PS = 0,88 ± 0,05; cálculos sobre datos de Meserve 1981a), el matorral siempreverde en la cuesta La Dormida (A.l./O.l., PS = 0,99 ± 0,08 y A.l./P.d., PS = 0,89 ± 0,05; cálculos sobre datos de Glanz 1977) y el bosque higrófilo templado de crecimiento primario en La Picada (A.l./A.o., PS = 0,99 ± 0,03 y A.l./O.l., PS = 0,95 ± 0,04; cálculos sobre datos de Meserve *et al.* 1988).

Octodon bridgesi adquiere una singular importancia en nuestro sitio de estudio, al utilizar diferentes partes de *P. radiata* en su dieta, en vez de otras especies vegetales nativas disponibles. El mayor uso de *P. radiata* ocurre al final del período deficitario en agua, común en la zona (Muñoz & Murúa 1987). Tanto este octodóntido como *P. darwini* emplean parte de *P. radiata* como alimento, lo que explica la alta similitud trófica entre estas especies. Sin embargo, *O. bridgesi* pareciera consumir preferentemente corteza y *P. darwini* acículas y semillas. *Octodon bridgesi* ha provocado diferentes tipos de daño en rodales de pino insigne, que van desde heridas con pérdida de corteza, hasta el anillamiento completo con muerte del árbol (Murúa & Rodríguez 1985). No existen antecedentes de daño por pérdida de acículas, pero queda abierta la posibilidad de que *P. darwini* también pueda adquirir relevancia como vertebrado plaga.

Selección de hábitat

Los micromamíferos presentes en el matorral esclerófilo de Burca estuvieron más fuertemente asociados al estrato arbustivo (*O. bridgesi, P. darwini, A. olivaceus*), aun cuando *O. longicaudatus* y *A. longipilis* lo estuvieron también al estrato arbóreo. Respecto al suelo, *O. bridgesi* y *P. darwini* lo prefirieron cubierto por troncos y ramas secas; en cambio, *O. longicaudatus* y *A. olivaceus* prefirieron suelos despejados. *Akodon longipilis* optó, indistintamente, por suelos cubiertos y descubiertos.

En el matorral de Chile central, los micromamíferos usan con mayor frecuencia los espacios cercanos a arbustos y rocas que aquellos abiertos, entre los arbustos (Simonetti & Otaíza 1982; Iriarte *et al.* 1989). El matorral esclerófilo en Burca presentó excelentes condiciones de refugio contra los depredadores, al ofrecer un denso tramado de ramillas secas sobre el suelo, de unos 30 cm de altura, producto del manejo silvícola que intentó controlar a *T. monspessulanus* cortándolo cuando las plantas de *P. radiata* eran sofocadas por esta maleza. Estas ramas conforman una

verdadera red de galerías naturales que defienden a los micromamíferos presentes de sus depredadores, especialmente de *Pseudalopex sp.* (Berta) y de *Tyto alba* (Scopoli). El bosque de *P. radiata*, en cambio, careció de sotobosque, y en estos espacios abiertos fueron más evidentes las señales de los depredadores, tanto por sus fecas como Egagrópilas (Muñoz & Murúa 1989a).

La similitud trófica total para las cinco especies de micromamíferos es baja y bastante menor que las documentadas por Meserve (1981b) para el matorral semiárido costero de la zona centro-norte de Chile. Las similitudes tróficas documentadas para la misma zona por Glanz (1977) son mayoritariamente bajas o medias y sólo un 28% son considerablemente altas. Por otro lado, existe una clara sobreposición en el uso del espacio de los micromamíferos de Chile central. Esto podría avalar la hipótesis de Glanz (1977), quien propuso que la repartición del recurso alimento compensaría la elevada sobreposición en microhábitat de los micromamíferos del matorral, disminuyendo de este modo los niveles de competencia interespecífica.

Organización espacial y períodos de actividad

En Burca, *A. olivaceus* es una especie de actividad continua, al igual que en el matorral semiárido del centro-norte chileno (Fulk 1975); sin embargo, en el matorral siempreverde de Chile central y en el bosque higrófilo templado del sur, se describe como crepuscular y nocturna (Murúa *et al.* 1978, Iriarte *et al.* 1989). *Akodon longipilis* se presentó con actividad continua, a diferencia de la zona central, en la que es descrita como nocturna (Fulk 1975, Iriarte *et al.* 1989) y del bosque higrófilo templado, en que presenta actividad crepuscular y nocturna (Murúa *et al.* 1978). *Oryzomys longicaudatus, P. darwini* y *O. bridgesi* mostraron un período de actividad similar a la documentada para el matorral semiárido por Glanz (1977) y para el bosque higrófilo templado, por Murúa *et al.* (1978). A *O. longicaudatus*, Iriarte *et al.* (1989) le atribuyen, además, un período de actividad diurno-crepuscular. *Marmosa elegans* tiene en Burca una actividad nocturna, igual a la descrita por Schamberger & Fulk (1974) en la zona centro-norte. Finalmente, *R. norvegicus* presentó actividad nocturna, situación que también ha sido descrita en Argentina por Quintanilla *et al.* (1973). En términos generales, se puede afirmar que los períodos de actividad son similares a los descritos para el matorral esclerófilo de la zona central. Respecto al ámbito de hogar, no se dispone de mucha información en el matorral semiárido costero. Para el caso de *A. olivaceus*, es similar a la documentada para el bosque valdiviano por González *et al.* (1982).

En conclusión, pese a la perturbación antrópica, las estrategias de uso del recurso alimento, espacio y tiempo, por los micromamíferos en Burca, son similares a las documentadas para el centro-norte de Chile.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el Proyecto 53-83 de la Universidad Austral de Chile. Los autores agradecen en forma especial a Eduardo Saavedra (guardabosque de Forestal Arauco), por su hospitalidad y ayuda en el trabajo de campo, y a Arístides Lavanderos (CONAF-Concepción), por su valioso apoyo logístico. También agradecen a Peter Meserve (Northern Illinois University), Carlos Ríos (Universidad de Magallanes), Patricia Moller (Centro de Estudios Agrarios) y a un revisor anónimo por la lectura crítica y sus enriquecedores aportes al manuscrito.

LITERATURA CITADA

CASTILLO H, D TORRES & M TAMAYO (1978) Los roedores chilenos y sus relaciones tróficas. Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 268: 3-10.

COTTAM G, JT CURTIS & B HALE (1953) Some sampling characteristics of a population of randomly dispersed individuals. Ecology 34: 741-757.

FUENZALIDA H (1965) Clima. En: CORFO (ed.) Geografía Económica de Chile: 99-152. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.

FULK GW (1975) Population ecology of rodents in the semi-arid shrublands of Chile. Occasional Papers The Museum, Texas Tech University 33: 1-40.

GARRIDO N (1981) Contribución al conocimiento de los agaricales (Mycota. Basidiomicetes) en plantaciones de *Pinus radiata* D. Don, en la VIII Región de Chile. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad de Concepción, Chile.

GETZ L (1968) Influence of water balance and microclimate on the local distribution of the red-backed vole and white-footed mouse. Ecology 49: 276-286.

GLANZ WE (1977) Comparative ecology of small mammal communities in California and Chile. Ph.D. dissertation, University of California, Berkeley. 300 pp.

GONZALEZ LA & C JOFRE (1978) Técnica para el análisis de contenido estomacal en roedores. Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 23: 3-5.

GONZALEZ LA, R MURUA & R FEITO (1982) Densidad poblacional y padrones de actividad espacial de *Akodon olivaceus* (Rodentia: Cricetidae) en hábitat diferentes: En: Salinas P (ed.) Actas VIII Congreso Latinoamericano de Zoología: 935-947. Zoología Neotropical Mérida, Venezuela.

HAUENSTEIN E, C RAMIREZ, M LATSAGE & D CONTRERAS (1988) Origen fitogeográfico y espectro biológico como medida del grado de intervención antrópica en comunidades vegetales. Medio Ambiente (Chile) 9: 140-142.

IRIARTE JA, LC CONTRERAS & FM JAKSIC (1989) A long-term study of a small-mammal assemblage in the central Chilean matorral. Journal of Mammalogy 70: 79-87.

JAKSIC FM & R MEDEL (1987) El acuchillamiento de datos como método de obtención de intervalos de confianza y de prueba de hipótesis para índices ecológicos. Medio Ambiente (Chile) 8: 95-103.

KOEPPEN W (1948) Climatología. Editorial de Cultura Económica. Ciudad de México, México.

MacARTHUR RH & J MacARTHUR (1961) On bird species diversity. Ecology 42: 594-598.

MASER C, J TRAPPE & R NUSSBAUM (1978) Fungal-small mammal interrelationships with emphasis on Oregon coniferous forest. Ecology 59: 799-809.

MAZURKIEWICZ M (1969) Elliptical modification of the home range pattern. Bulletin de L'Academie Polonaise des Sciences. Série des science biologiques 17: 427-431.

MAZURKIEWICZ M (1970) Analysis of home range directions based on the catch-mark-release method. Bulletin de L'Academie Polonaise des Sciences. Série des science biologiques 18: 465-468.

MESERVE PL (1981a) Trophic relationships among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. Journal of Mammalogy 62: 304-314.

MESERVE PL (1981b) Resource partitioning in a Chilean semi-arid small mammal community. Journal of Animal Ecology 50: 745-757.

MESERVE PL & WE GLANZ (1978) Geographical ecology of small mammals in the northern Chilean arid zone. Journal of Biogeography 5: 135-148.

MESERVE PL, BK LANG & B PATTERSON (1988) Trophic relationships of small mammals in a Chilean temperate rainforest. Journal of Mammalogy 69: 721-730.

MUÑOZ A & R MURUA (1987) Biología de *Octodon bridgesi bridgesi* en la zona costera de la VIII Región de Chile. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) 58: 107-117.

MUÑOZ A & R MURUA (1989a) Control of small mammals in a pine plantation (Central Chile) by modification of the habitat of predators (*Tyto alba* Strigiforme and *Pseudalopex sp* Canidae). Acta Oecologica (Paris) 11: 251-261.

MUÑOZ A & R MURUA (1989b) Efectos de la reforestación con *Pinus radiata* sobre la diversidad y abundancia de los micromamíferos en un agroecosistema de Chile central. Turrialba (Costa Rica) 39: 143-150.

MURUA R & J RODRIGUEZ (1985) Características del daño por roedores en plantaciones de pino (*Pinus radiata* D. Don). En: Olivares B & F Morales (eds.) *Pinus radiata:* investigaciones en Chile: 247-258. Universidad Austral de Chile.

MURUA R, LA GONZALEZ & C JOFRE (1978) Determinación de los ritmos de actividad en cinco especies de roedores silvestres en el laboratorio. Archivos de Biología y Medicina Experimentales (Chile) 11: 199-206.

MURUA R, LA GONZALEZ & PL MESERVE (1986) Population ecology of *Oryzomys longicaudatus* Phillipi (Rodentia: Cricetidae) in southern Chile. Journal of Animal Ecology 55: 281-293.

MURUA R, PL MESERVE, LA GONZALEZ & C JOFRE (1987) The small mammal community of a Chilean temperate rain forest: lack of evidence of competition between dominant species. Journal of Mammalogy 68: 729-738.

QUINTANILLA R, H RIZZO & C FRAGA (1973) Roedores perjudiciales para el agro en la República Argentina. Editorial Eudeba, Buenos Aires, Argentina.

RECHER HF & PE CHRISTENSEN (1981) Fire and the evolution of the Australian biota. In: Keast A (ed.) Ecological Biogeography of Australia: 135-162. The Hague: Junk.

SCHAMBERGER M & G FULK (1974) Mamíferos del Parque Nacional Fray Jorge. Idesia (Chile) 3: 167-179.

SCHOENER TW (1968) The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. Ecology 49: 704-726.

SIMONETTI JA & R OTAIZA (1982) Ecología de micromamíferos de Chile central: una revisión. Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 38: 61-103.

SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) Biometry. San Francisco, California, W.H. Freeman, 776 pp.

SOLBRIG O, M CODY, E FUENTES, W GLANZ, J HUNT & A MOLDENKE (1977) The origin of the biota. In: Mooney H (ed.) Convergent evolution in Chile and California: 13-26. Dowden, Hutchinson & Ross Inc. Stroudsburg, Pennsylvania, USA.

SOUSA WP (1984) The role of disturbance in natural communities Annual Review of Ecology and Systematics 15: 353-391.

TAMAYO M & D FRASSINETTI (1980) Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 37: 323-399.

WILLNER GR, JA CHAPMAN & JR GOLDSBERRY (1975) A study and review of muskrat food habits with special reference to Maryland wildlife. Ecology 1: 1-25.

GETZ L (1968) Influence of water balance and microclimate on the local distribution of the red-backed vole and white-footed mouse. Ecology 49: 276-286.

GLANZ WE (1977) Comparative ecology of small mammal communities in California and Chile. Ph.D. dissertation, University of California, Berkeley. 300 pp.

GONZALEZ LA & C JOFRE (1978) Técnica para el análisis de contenido estomacal en roedores. Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 23: 3-5.

GONZALEZ LA, R MURUA & R FEITO (1982) Densidad poblacional y padrones de actividad espacial de *Akodon olivaceus* (Rodentia: Cricetidae) en hábitat diferentes: En: Salinas P (ed.) Actas VIII Congreso Latinoamericano de Zoología: 935-947. Zoología Neotropical Mérida, Venezuela.

HAUENSTEIN E, C RAMIREZ, M LATSAGE & D CONTRERAS (1988) Origen fitogeográfico y espectro biológico como medida del grado de intervención antrópica en comunidades vegetales. Medio Ambiente (Chile) 9: 140-142.

IRIARTE JA, LC CONTRERAS & FM JAKSIC (1989) A long-term study of a small-mammal assemblage in the central Chilean matorral. Journal of Mammalogy 70: 79-87.

JAKSIC FM & R MEDEL (1987) El acuchillamiento de datos como método de obtención de intervalos de confianza y de prueba de hipótesis para índices ecológicos. Medio Ambiente (Chile) 8: 95-103.

KOEPPEN W (1948) Climatología. Editorial de Cultura Económica. Ciudad de México, México.

MacARTHUR RH & J MacARTHUR (1961) On bird species diversity. Ecology 42: 594-598.

MASER C, J TRAPPE & R NUSSBAUM (1978) Fungal-small mammal interrelationships with emphasis on Oregon coniferous forest. Ecology 59: 799-809.

MAZURKIEWICZ M (1969) Elliptical modification of the home range pattern. Bulletin de L'Academie Polonaise des Sciences. Série des science biologiques 17: 427-431.

MAZURKIEWICZ M (1970) Analysis of home range directions based on the catch-mark-release method. Bulletin de L'Academie Polonaise des Sciences. Série des science biologiques 18: 465-468.

MESERVE PL (1981a) Trophic relationships among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. Journal of Mammalogy 62: 304-314.

MESERVE PL (1981b) Resource partitioning in a Chilean semi-arid small mammal community. Journal of Animal Ecology 50: 745-757.

MESERVE PL & WE GLANZ (1978) Geographical ecology of small mammals in the northern Chilean arid zone. Journal of Biogeography 5: 135-148.

MESERVE PL, BK LANG & B PATTERSON (1988) Trophic relationships of small mammals in a Chilean temperate rainforest. Journal of Mammalogy 69: 721-730.

MUÑOZ A & R MURUA (1987) Biología de *Octodon bridgesi bridgesi* en la zona costera de la VIII Región de Chile. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) 58: 107-117.

MUÑOZ A & R MURUA (1989a) Control of small mammals in a pine plantation (Central Chile) by modification of the habitat of predators (*Tyto alba* Strigiforme and *Pseudalopex sp* Canidae). Acta Oecologica (Paris) 11: 251-261.

MUÑOZ A & R MURUA (1989b) Efectos de la reforestación con *Pinus radiata* sobre la diversidad y abundancia de los micromamíferos en un agroecosistema de Chile central. Turrialba (Costa Rica) 39: 143-150.

MURUA R & J RODRIGUEZ (1985) Características del daño por roedores en plantaciones de pino (*Pinus radiata* D. Don). En: Olivares B & F Morales (eds.) *Pinus radiata:* investigaciones en Chile: 247-258. Universidad Austral de Chile.

MURUA R, LA GONZALEZ & C JOFRE (1978) Determinación de los ritmos de actividad en cinco especies de roedores silvestres en el laboratorio. Archivos de Biología y Medicina Experimentales (Chile) 11: 199-206.

MURUA R, LA GONZALEZ & PL MESERVE (1986) Population ecology of *Oryzomys longicaudatus* Phillipi (Rodentia: Cricetidae) in southern Chile. Journal of Animal Ecology 55: 281-293.

MURUA R, PL MESERVE, LA GONZALEZ & C JOFRE (1987) The small mammal community of a Chilean temperate rain forest: lack of evidence of competition between dominant species. Journal of Mammalogy 68: 729-738.

QUINTANILLA R, H RIZZO & C FRAGA (1973) Roedores perjudiciales para el agro en la República Argentina. Editorial Eudeba, Buenos Aires, Argentina.

RECHER HF & PE CHRISTENSEN (1981) Fire and the evolution of the Australian biota. In: Keast A (ed.) Ecological Biogeography of Australia: 135-162. The Hague: Junk.

SCHAMBERGER M & G FULK (1974) Mamíferos del Parque Nacional Fray Jorge. Idesia (Chile) 3: 167-179.

SCHOENER TW (1968) The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. Ecology 49: 704-726.

SIMONETTI JA & R OTAIZA (1982) Ecología de micromamíferos de Chile central: una revisión. Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 38: 61-103.

SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) Biometry. San Francisco, California, W.H. Freeman, 776 pp.

SOLBRIG O, M CODY, E FUENTES, W GLANZ, J HUNT & A MOLDENKE (1977) The origin of the biota. In: Mooney H (ed.) Convergent evolution in Chile and California: 13-26. Dowden, Hutchinson & Ross Inc. Stroudsburg, Pennsylvania, USA.

SOUSA WP (1984) The role of disturbance in natural communities Annual Review of Ecology and Systematics 15: 353-391.

TAMAYO M & D FRASSINETTI (1980) Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 37: 323-399.

WILLNER GR, JA CHAPMAN & JR GOLDSBERRY (1975) A study and review of muskrat food habits with special reference to Maryland wildlife. Ecology 1: 1-25.