

UNIVERSIDAD AUTONOMA METROPOLITANA



ECOLOGÍA DE COMUNIDADES Y POBLACIONES DE PEQUEÑOS  
MAMÍFEROS TERRESTRES EN TRES ESTADOS SUCESIONALES DE  
BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA EN LA SIERRA NORTE DE  
OAXACA, MÉXICO

TESIS

Que para obtener el grado de  
Doctor en Ciencias Biológicas

PRESENTA

José Antonio Santos Moreno

Comité Tutorial:

Cotutor: Dr. Ricardo López Wilchis

Cotutor: Dr. Miguel Ángel Briones Salas

Asesor: Dr. Joaquín Arroyo Cabrales

Mayo de 2008

El Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACyT y además cuenta con apoyo del mismo Consejo, con el convenio PFP-20-93

El jurado designado por las Divisiones de Ciencias Biológicas y de la Salud de las  
Unidades Iztapalapa y Xochimilco  
aprobó la tesis que presentó

José Antonio Santos Moreno

El día 26 de mayo del año de 2008

Jurado:

Cotutor: Dr. Ricardo López Wilchis

Cotutor: Dr. Miguel Ángel Briones Salas

Asesor: Dr. Joaquín Arroyo Cabrales

Sinodal: Dr. Enrique Martínez Meyer

Sinodal: Dr. Gerardo Sánchez Rojas

## RESUMEN

---

Se estudiaron las diferencias en parámetros demográficos, áreas de actividad y movimientos de las dos especies más abundantes y variaciones en la estructura de comunidades de pequeños mamíferos terrestres de una cronosecuencia constituida por tres estados sucesionales de 10 (Bosque Joven), 75 (Bosque Intermedio) y 100 años (Bosque Maduro) de bosque mesófilo de montaña en la región conocida como Sierra Norte de Oaxaca, en el Municipio de San Juan Juquila Vijanos.

Se estudiaron las diferencias en probabilidades de supervivencia y captura, proporción de sexos y tamaño poblacional en los roedores *Oryzomys chapmani* y *Peromyscus aztecus* con el método probabilístico de Cormack-Jolly-Sever. De la primera especie se capturaron, marcaron y liberaron 277 ejemplares adultos. Las probabilidades de supervivencia fueron similares en los bosques Joven e Intermedio, sin fluctuaciones a través del tiempo, mientras que en el Bosque Maduro se observó un valor más alto en la temporada seca. Las probabilidades de captura no mostraron variación a través del tiempo en los bosques Joven e Intermedio, pero en el Maduro difirieron entre temporadas, con valores más altos en la de lluvias. Los estados Intermedio y Maduro mostraron una proporción 1:1 entre sexos, mientras que el Joven se observó un predominio significativo de machos. El tamaño poblacional varió de 42 individuos por hectárea en la temporada de lluvias a 309 en la seca, ambos en el Bosque Maduro. Para *Peromyscus aztecus* el estudio incluyó datos de 323 ejemplares. La proporción de sexos no difirió significativamente de 1:1 en ninguno de los estados sucesionales. En el Bosque Joven las probabilidades de supervivencia

fueron de 0.822 en la temporada seca a 0.507 en la de lluvias, la probabilidad de captura fue constante a través del periodo de estudio. El tamaño poblacional estimado fue 60 individuos. Para el Bosque Intermedio el mejor modelo fue aquel en que la supervivencia es constante, y las probabilidades de captura varían a través del tiempo expresado en periodos de colecta, con valores que van de 0.134 al final de la temporada de lluvias a 1 en la parte media de la temporada seca. El tamaño poblacional fluctuó entre 10 y 255 individuos. Para el Bosque Maduro el mejor modelo fue aquel en que las probabilidades de supervivencia varían entre temporadas, con un valor de 0.7736 en la temporada seca y 0.480 en la de lluvias, mientras que las probabilidades de captura se mantienen constantes. El tamaño poblacional estimado en la temporada seca fue de 207 y en la de lluvias de 146.

Para *Oryzomys chapmani* se analizaron las áreas de actividad de 22 individuos. No se observaron diferencias estadísticamente significativas entre temporadas ni entre estados sucesionales. El tamaño promedio del área de actividad fue de 325 m<sup>2</sup>. El 37.24% de la variabilidad en áreas de actividad está asociada a la estacionalidad y 22% a las diferencias entre estados sucesionales. Las distancias promedio y distancias máximas recorridas tampoco muestran diferencias significativas entre temporadas ni entre estados sucesionales. En promedio los individuos recorren 68.21 m, con recorridos máximos de 100.49 m. Para *P. aztecus* no se observaron diferencias significativas en áreas de actividad entre sexos, temporadas o estados sucesionales. En promedio las áreas de actividad fueron de 277.1 m<sup>2</sup> y las fuentes de variación estudiadas en conjunto explican únicamente 3.19% de las variaciones. Las distancias máximas recorridas fueron de 27.79 m, y el

máximo de 100.49 m. Las variaciones entre sexos, temporadas y estados sucesionales explicaron en conjunto el 2% de las variaciones en distancias máximas recorridas. Las distancias promedio fueron mayores en el Bosque Joven, con 24.37 m, mientras que el Intermedio y el Maduro no difirieron significativamente, con un promedio de 16.7 m.

En la cronosecuencia se registraron un total de 1,714 ejemplares de mamíferos de talla pequeña que representan a dos ordenes, cuatro familias, seis géneros y 10 especies. El Bosque Joven mostró significativamente mayor diversidad que los otros dos estados sucesionales, en él se registró la presencia de todas las especies, incluyendo a *Oryzomys rostratus* y *Reithrodontomys fulvescens*, que fueron exclusivas de este estado sucesional, *R. sumichrasti* fue la especie dominante. En el Bosque Intermedio se registraron ocho especies, ninguna de ellas exclusiva, la especie dominante fue *Peromyscus aztecus*. En el Bosque Maduro se registró la menor riqueza de especies, con cinco, ninguna exclusiva y también la especie dominante fue *P. aztecus*. El Análisis de Componentes Principales mostró que el Bosque Joven es el más distintivo, debido principalmente a la presencia de *R. fulvescens* y *Cryptotis magna* y la mayor abundancia proporcional de *P. mexicanus* y *R. sumichrasti* que los otros dos estados sucesionales. La similitud promedio más alta (80%) se observó entre los bosques Intermedio y Maduro. La distribución de frecuencias en gremios tróficos, clases de tamaño y pares de especies con distribución mutuamente excluyente indican que la competencia no es un factor determinante en la estructura de la comunidad estudiada.

## ABSTRACT

---

We studied the differences in demographic parameters, activity areas and movements of the two most abundant species, as well as variations in community structure of small terrestrial mammals of one chronosequence made up three sucesional stages of 10 (Young Forest), 75 (Intermediate Forest), and 100 years (Mature Forest) of cloud forest at the region known as Sierra Norte de Oaxaca, in the Municipality of San Juan Juquila Vijanos.

We studied the differences in survival probabilities and capture, sex ratio and population size in the rodents *Oryzomys chapmani* and *Peromyscus aztecus*, with the Cormack-Jolly-Sever probabilistic method. In the first species were caught, tagged and released 277 adults. The survival probabilities were similar in forests Young and Intermediate, without fluctuations over time, while in the Mature Forest it was observed a higher value in the dry season than in rainy season. The capture probabilities showed no changes over time in the Young and Intermediate forests, but in the Mature Forest differed between seasons, with higher values in the rainy season. The forests Intermediate and Mature showed a 1:1 sex ratio, while the Young Forest had a significant preponderance of males. The estimated population size varied from 42 individuals per hectare in the rainy season to 309 in the dry season, both in Mature Forest. For *Peromyscus aztecus* the study included data from 323 individuals. The proportion of sexes did not differ significantly from 1:1 in any of the successional stages. In the Young Forest the survival probabilities were from 0,822 in the dry season to 0,507 in the rainy season, the capture probabilities were constant throughout the study period. The estimated population size was 60 individuals. For the Intermediate Forest the best model included survival as constant, and the capture probabilities varying over time expressed as a collection periods, with values ranging from 0,134 at the end of the rainy season to 1 in the middle of the dry season, and the population size fluctuated between 10 and 255 individuals. For the Mature Forest the best model survival probabilities vary between seasons, 0.7736 in the dry season and 0,480 in the rainy season, while the capture probabilities is likely to remain constant,

and the estimated population size in the dry season was 207 and in rainy season of 146.

For *Oryzomys chapmani* we analyzed activity areas of 22 individuals. There were no statistically significant differences between seasons or between successional stages. The average size of the activity area was 325 m<sup>2</sup>. The 37.24% of the variability in activity areas is associated with the seasonality, and 22% with differences between successional stages. Neither, average distances nor maximum distances traveled, shows significant differences between seasons or between successional stages. On average individuals travel 68.21 m, with maximum displacements of 100.49 m. For *P. aztecus* no significant differences were observed in activity areas between sexes, successional stages and seasons. On average the activity areas were 277.1 m<sup>2</sup> and sources of variation studied together only account for 3.19% of the variations. The maximum distance traveled was 27.79 m, with a maximum of 100.49 m. The variations between the sexes, seasons and successional stages explained as a whole 2% of the variations in maximum distances traveled. The average distances were higher in the Young Forest, with 24.37 m, while the Intermediate and Mature forests did not differ significantly, with an average of 16.7 m. In the chronosequence there were collected a total of 1,714 specimens of terrestrial small mammals representing two orders, four families, six genera, and 10 species. The Young Forest showed significantly greater diversity than the other two successional stages, it recorded the presence of all species, including *Oryzomys rostratus* and *Reithrodontomys fulvescens*, which were unique to this successional stage, *R. sumichrasti* was the dominant species. In the Intermediate Forest eight species were recorded, none of them exclusively, the dominant species was



*Peromyscus aztecus*. The Mature Forest show the smallest species richness, with five, no one exclusive, and the dominant species was *P. aztecus*. A Principal Component Analysis showed that the Young Forest is the most distinctive, mainly due to the presence of *R. fulvescens* and *Cryptotis magna*, and proportionally greater abundance of *P. mexicanus* and *R. sumichrasti* than the other two successional stages. The highest average similarity (80%) was observed between the Intermediate and Mature forests. The distribution of frequencies in trophic guilds, class size and species pairs with mutually exclusive distribution indicate that competition is not a determining factor in the structure of the community studied.

## AGRADECIMIENTOS

---

A los Doctores Miguel Ángel Briones Salas y Ricardo López Wilchis por su dirección y asesoría durante el desarrollo de este estudio. Al Doctor Joaquín Arroyo Cabrales por asesoría en distintos aspectos de este trabajo, pero sobretodo por su amistad durante toda mi carrera profesional. A los Doctores Gerardo Sánchez Rojas y Enrique Martínez Meyer les manifiesto mi más sincero agradecimiento por sus acertadas sugerencias e interesantes comentarios, los cuales me permitieron una visión alterna de las implicaciones de los resultados obtenidos en este trabajo, así como su amistad por tanto tiempo.

El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por medio de una beca para estudios de Doctorado me permitió realizar este trabajo y la *Darwin Initiative for the Survival of the Species* financio el trabajo en campo gracias a la invitación del Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez. Yuri Hernández, Ana Lilia Trujano, Raúl Rivera, Jaime Calderón y Claudia Leticia García proporcionaron un valioso apoyo para el trabajo de campo.

Agradezco a los Doctores Rubén Román y Reyna Carmen Fierro Pastrana, Coordinadores del Doctorado en Ciencias Biológicas de la UAM su asesoría, interés y apoyo para realizar los procedimientos administrativos.

Finalmente deseo manifiestan mi sincera gratitud a todos los estudiantes con los que he convivido durante mis años como asesor oficial o extraoficial, porque su inquietud, curiosidad y cuestionamientos continuos me han estimulado a fortalecer mi formación como biólogo.

## CONTENIDO

RESUMEN .....	i
ABSTRACT.....	iv
AGRADECIMIENTOS.....	vii
INDICE DE CUADROS Y FIGURAS .....	xii
CAPÍTULO I: LA ECOLOGIA DE POBLACIONES Y DE COMUNIDADES.....	1
<i>MARCO TEÓRICO .....</i>	<i>1</i>
<i>El Concepto de Comunidad .....</i>	<i>1</i>
<i>El paradigma Clemensoniano (Hipótesis Interactiva).....</i>	<i>2</i>
<i>El paradigma Gleasoniano (Hipótesis Individualista) .....</i>	<i>3</i>
<i>La Síntesis Moderna .....</i>	<i>4</i>
<i>Características de las Comunidades.....</i>	<i>6</i>
<i>Las Comunidades de Mamíferos .....</i>	<i>8</i>
<i>Estructura de Comunidades de Roedores .....</i>	<i>8</i>
<i>Importancia del Tamaño Corporal en la Estructura de las Comunidades de</i> <i>Roedores.....</i>	<i>9</i>
<i>Importancia de la Estructura de la Vegetación en la Estructura de las</i> <i>Comunidades de Roedores.....</i>	<i>11</i>
<i>La Depredación y la Estructura de Comunidades de Roedores.....</i>	<i>13</i>
<i>Efecto de la Competencia en las Comunidades.....</i>	<i>13</i>
<i>Efecto de la Perturbación en las Comunidades de Mamíferos.....</i>	<i>14</i>
<i>El Bosque Mesófilo de Montaña.....</i>	<i>15</i>
ANTECEDENTES.....	17
OBJETIVOS E HIPÓTESIS .....	18
MÉTODOS.....	23

CAPÍTULO II: ANÁLISIS DE DATOS DE CAPTURA-RECAPTURA DE <i>Oryzomys chapmani</i> Thomas, 1898 Y <i>Peromyscus aztecus</i> (Saussure, 1860) .....	25
INTRODUCCIÓN.....	25
Los Datos de Captura-Recaptura.....	25
El criterio de Máxima Verosimilitud (Maximum Likelihood) .....	30
Supuestos .....	34
Poblaciones Cerradas.....	35
El método de Lincoln-Petersen .....	36
Modelos de captura-recaptura .....	37
Modelos para Poblaciones Abiertas.....	39
Diseños Robustos .....	40
MÉTODOS.....	43
Modelo Probabilístico de Cormack-Jolly-Seber.....	44
Relación de la diversidad y de la estructura de la comunidad vegetal con los parámetros estimados en los modelos de captura-recaptura.....	48
Método de Enumeración del Mínimo Número de Individuos Vivos .....	48
RESULTADOS .....	49
<i>Oryzomys chapmani</i> Thomas, 1898.....	49
<i>Peromyscus aztecus</i> (Saussure, 1860).....	53
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	56
Modelos de Análisis de Datos de Captura-Recaptura.....	56
Supervivencia.....	59
Probabilidades de Captura.....	62
Proporción de Sexos.....	64
Tamaño Poblacional .....	65
CAPÍTULO III: ÁREAS DE ACTIVIDAD DE <i>Oryzomys chapmani</i> Thomas, 1898 Y <i>Peromyscus aztecus</i> (Saussure, 1860).....	69
INTRODUCCIÓN.....	69

<i>Los Conceptos de Ámbito Hogareño y Área de Actividad</i> .....	69
<i>Métodos para la Estimación del Área de Actividad y del Ámbito Hogareño</i> .....	72
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	77
<i>Áreas de Actividad</i> .....	77
<i>Distancia Promedio y Distancia Máxima Recorridas</i> .....	78
<i>Relación entre el Tamaño del Área de Actividad y el Peso Corporal</i> .....	79
<b>RESULTADOS</b> .....	79
<i>Oryzomys chapmani</i> Thomas, 1898.....	79
<i>Peromyscus aztecus</i> (Saussure, 1860).....	82
<b>DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN</b> .....	86
<i>La Captura de Ejemplares como Método para la Estimación de Ámbito Hogareño y Áreas de Actividad</i> .....	86
<i>Áreas de Actividad y Desplazamientos</i> .....	87
<i>El Peso Corporal y las Áreas de Actividad</i> .....	91
<b>CAPÍTULO VI: ESTRUCTURA DE COMUNIDADES</b> .....	93
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	93
<i>Las Comunidades, sus Propiedades y la Biodiversidad</i> .....	93
<i>Supuestos para la Estimación de la Diversidad</i> .....	96
<i>Métodos Cuantitativos para la Medición de la Biodiversidad</i> .....	97
<b>MÉTODOS</b> .....	117
<i>Análisis de Datos</i> .....	117
<b>RESULTADOS</b> .....	120
<i>Composición Taxonómica</i> .....	120
<i>Número de Especies</i> .....	121
<i>Dominancia</i> .....	121
<i>Índices de Equidad</i> .....	122
<i>Abundancia</i> .....	122
<i>Distribución de las Abundancias</i> .....	123

<i>Ordenación</i> .....	123
<i>Similitud</i> .....	124
<i>Tamaños</i> .....	124
<i>Gremios Tróficos</i> .....	125
<i>Co-ocurrencia</i> .....	125
<i>DISCUSIÓN</i> .....	126
<i>Estructura de Comunidades y Biodiversidad</i> .....	126
<i>Tamaños, Gremios Tróficos y Co-ocurrencia</i> .....	131
CAPÍTULO V: CONCLUSIONES .....	134
LITERATURA CITADA .....	139
CUADROS Y FIGURAS .....	155
APENDICE .....	187

## INDICE DE CUADROS Y FIGURAS

---

Cuadro 1. Parámetros descriptivos de la comunidad vegetal de tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 2. Fechas de muestreo agrupadas por periodo y temporada.

Cuadro 3. Descripción y notación de los 7 modelos estimados y comparados para cada estado sucesional.

Cuadro 4. Parámetros de bondad de ajuste de siete modelos candidatos para explicar la variación en historias de captura-recaptura de *Oryzomys chapmani* en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 5. Probabilidades de captura ( $p$ ), supervivencia ( $\Phi$ ) y tamaño poblacional ( $N$ ) de *Oryzomys chapmani* de acuerdo al mejor modelo para tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña. Para las probabilidades de supervivencia y captura se muestran entre paréntesis los límites del intervalo al 95% de confianza.

Cuadro 6. Estimaciones del tamaño poblacional y de la trapabilidad (método MNIV) de *Oryzomys chapmani* en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 7. Coeficientes de correlación de Spearman y nivel de significancia entre probabilidades supervivencia, recaptura y tamaño poblacional estimado de *Oryzomys chapmani* y riqueza de especies vegetales (S), valor del índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y densidad de árboles y arbustos en 0.1 ha de bosque (d) en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 8. Parámetros de bondad de ajuste de siete modelos candidatos para explicar la variación en historias de captura-recaptura de *Peromyscus aztecus* en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 9. Probabilidades de captura ( $p$ ), supervivencia ( $\Phi$ ) y tamaño poblacional ( $N$ ) de *Peromyscus aztecus* de acuerdo al mejor modelo para tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña. Para las probabilidades de supervivencia y captura se muestran entre paréntesis los límites del intervalo al 95% de confianza.

Cuadro 10. Estimaciones del tamaño poblacional ( $N$ ), ejemplares capturados ( $n$ ) y de la trapabilidad (método MNIV) de *Peromyscus aztecus* en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 11. Coeficientes de correlación de Spearman y nivel de significancia entre probabilidades supervivencia y recaptura y riqueza de especies vegetales (S), valor del índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) y densidad de árboles y arbustos en 0.1



ha de bosque (Densidad) para *Peromyscus aztecus* en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 12. Comparación de áreas de actividad, distancias máximas y distancias promedio recorridas entre sexos por temporada y estado sucesional para *Oryzomys chapmani*.

Cuadro 13. Descripción de las áreas de actividad, distancias máximas y distancias promedio recorridas de *Oryzomys chapmani* en un bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 14. Composición de la varianza en áreas de actividad, distancias máximas y distancias promedio recorridas de *Oryzomys chapmani*.

Cuadro 15. Comparación de áreas de actividad, distancias máximas y distancias promedio recorridas entre sexos por temporada y estado sucesional para *Peromyscus aztecus*.

Cuadro 16. Descripción de las áreas de actividad, distancias máximas y distancias promedio recorridas de *Peromyscus aztecus* en un bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 17. Composición de la varianza en áreas de actividad, distancias máximas y distancias promedio recorridas de *Oryzomys chapmani*.

Cuadro 18. Relación entre el peso corporal y el área de actividad (Modificado de Swihart *et al.* 1988).

Cuadro 19. Relación entre el peso corporal y el tamaño del ámbito hogareño (Modificado de McNab 1963).

Cuadro 20. Composición de especies y abundancias para tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 21. Parámetros del modelo de Dependencia Lineal para tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 22. Sumario de la diversidad alfa de tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 23. Comparación de índices de Shannon-Wiener por medio de la prueba  $t$  de Hutchenson y de técnicas de remuestreo.

Cuadro 24. Comparación de las abundancias de mamíferos de talla pequeña entre tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña (prueba de Kruskal-Wallis).

Cuadro 25. Bondad de ajuste de las abundancias de mamíferos de talla pequeña de tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña a cuatro modelos de distribución de abundancias.

Cuadro 26. Eigenvalores, eigenvectores y cargas obtenidas de una matriz de correlación de datos estandarizados.

Cuadro 27. Clases de tamaño y distribución de frecuencias (F) para tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 28. Estructura de tamaños (longitud craneal máxima promedio en mm y entre paréntesis el número de observaciones empleadas para calcular la media) y gremios tróficos.

Cuadro 29. Índices de similitud de Morisita y Sørensen entre tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña, así como número exclusivo de especies para cada estado sucesional.

Figura 1. Tamaño poblacional estimado con a) el método MNIV y b) método probalístico de Cormack-Jolly-Seber para *Oryzomys chapmani* en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Figura 2. Tamaño poblacional estimado con a) el método MNIV y b) método probabilístico de Cormack-Jolly-Seber para *Peromyscus aztecus* en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Figura 3. Áreas de actividad de *Oryzomys chapmani* en Bosque Joven.

Figura 4. Áreas de actividad de *Oryzomys chapmani* en Bosque Intermedio.

Figura 5. Áreas de actividad de *Oryzomys chapmani* en Bosque Maduro en la temporada lluviosa.

Figura 6. Áreas de actividad de *Peromyscus aztecus* en Bosque Joven en la temporada seca.

Figura 7. Áreas de actividad de *Peromyscus aztecus* en Bosque Intermedio.

Figura 8. Áreas de actividad de *Peromyscus aztecus* en Bosque Maduro por sexo en la temporada seca.

Figura 9. Medidas de diversidad alfa (tomado de Moreno 2001).

Figura 10. Curvas de acumulación aleatorizadas y modelos de acumulación de Dependencia Lineal para el Bosque Joven (a) Intermedio (b) y Maduro (c).

Figura 11. Ordenación de tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña en función de la abundancias de 10 especies de pequeños mamíferos terrestres.

# CAPÍTULO I: LA ECOLOGIA DE POBLACIONES Y DE COMUNIDADES

---

## MARCO TEÓRICO

### *El Concepto de Comunidad*

En su forma más simple, la ecología de comunidades se refiere a una colección de estudios y métodos que aplican a más de un organismo pero a escalas menores a la de paisaje (Keddy y Weiher 2001). La delimitación del objeto de estudio en los contextos geográfico, taxonómico y de uso de recursos permite el reconocimiento de cuatro términos, que comúnmente son empleados como sinónimos, ignorados o empleados erróneamente en la literatura de ecología de comunidades: comunidad, gremio, ensamblaje y ensamble. Específicamente una comunidad puede ser definida solo en función de la geografía como el conjunto de especies que habitan un área particular (Fauth *et al.* 1996). Una comunidad puede definirse como una colección de especies viviendo contemporáneamente en el mismo sitio y comprende poblaciones de individuos que están espacialmente entremezclados y, entre los cuales, pueden tener lugar potencialmente interacciones directas o indirectas. Esta definición inmediatamente deriva en la necesidad de reconocer los límites o fronteras. En la práctica, por lo menos en el caso de las comunidades vegetales, los límites son establecidos o reconocidos en función de la abundancia de las especies más comunes.

La visión o concepción sobre la naturaleza de las comunidades varía de acuerdo a diferentes tradiciones científicas: los ecólogos europeos tienden a ver a

las comunidades como unidades discretas, mientras que en Norteamérica predomina la concepción de que son entidades que se entremezclan continuamente. La controversia sobre la naturaleza de las comunidades es una de las más grandes en la historia de la ecología, que tiene por lo menos 100 años y en la que se pueden distinguir tres épocas históricas o paradigmas:

- a. El paradigma Clemensoniano
- b. El paradigma Gleasoniano
- c. La síntesis moderna

### *El paradigma Clemensoniano (Hipótesis Interactiva)*

Las bases de esta concepción pueden ubicarse en 1899 con la propuesta de Davis de ciclos geológicos, *i. e.* que las formaciones geológicas surgen a partir de un grupo ordenado de procesos, estos eran análogos al desarrollo de un ser humano: nacimiento, infancia, adolescencia, etc. Este concepto se difundió a través de la comunidad científica en la era post-Darwiniana y se le conoció como la metáfora organísmica.

Al mismo tiempo Cowles cambió su interés científico de la geología hacia la botánica, extendiendo el concepto de ciclos geológicos a ciclos de vegetación (ahora llamados sucesión). Clements (1926, 1936) tomó el trabajo de Cowles, proponiendo una teoría de la dinámica de la vegetación empleando la metáfora organísmica (las comunidades eran “superorganismos”) para demostrar que las

comunidades cambian a través del tiempo en formas discretas (igual que el desarrollo humano) terminando en un punto predecible o clímax.

De acuerdo a la teoría de Clements, la comunidad clímax era un punto estático en el desarrollo y se caracterizaba por una gran estabilidad, sobresaliendo dos propiedades: una estrecha interacción entre las poblaciones que la integran y cooperación de las poblaciones para el beneficio de la comunidad. En esta perspectiva las comunidades eran entidades espaciales distintivas que se desarrollaban como un superorganismo complejo que daba origen a otros, tanto en el espacio como en el tiempo. Los factores como competencia, mutualismo y depredación eran reconocidos como una influencia importante en determinar la estructura de la comunidad, así como ambiente, el sustrato y la historia.

### *El paradigma Gleasoniano (Hipótesis Individualista)*

La visión de Clements sobre las comunidades dominó la ecología hasta inicio de la década de 1960, pero muchos ecólogos estaban en desacuerdo con este concepto simple y predecible. Gleason en varios artículos (1917, 1926, 1939) argumentaba que las comunidades eran el resultado de interacciones entre especies individuales y el entorno (biótico y abiótico) en combinación con eventos históricos azarosos. Cada especie tiene su propia tolerancia y responde individualmente al ambiente. La visión de Gleason es conocida como el concepto individualista y es opuesto a la visión organísmica de Clements prácticamente en todos los aspectos.



Una de las implicaciones de la visión de Gleason es que las especies se distribuyen a lo largo de gradientes ambientales, con sus límites determinados por su tolerancia al ambiente, las comunidades no eran superorganismos delicadamente articulados, sino unidades arbitrariamente delimitadas por el observador.

La visión de Gleason fue fortalecida por los estudios de varios autores, particularmente los de trabajos de Whittaker (1956). La evidencia más sólida a favor de la teoría del continuo provino de la aparente falta de integración de las comunidades vegetales. Si las comunidades realmente fueran unidades totalmente integradas, la pérdida de la(s) especie(s) dominante(s) resultaría en el colapso total del sistema o por lo menos en modificaciones mayores. Sin embargo, se ha observado que al suceder esto en experimentos naturales los sitios dejados por estos individuos son colonizados por especies de los alrededores.

La carencia de integración en comunidades vegetales fue confirmada por una serie de experimentos con polen realizados en la década de 1970 por Davis y sus colaboradores (e. g., Davis 1973; Likens y Davis 1975), quienes mostraron que especies que co-ocurren actualmente no lo hacían durante el periodo glacial. Más aún, se observó que las especies estaban distribuidas en las comunidades en el pasado en combinaciones muy distintas a las que se observan actualmente.

### *La Síntesis Moderna*

En la actualidad muchos ecólogos toman una posición intermedia entre las dos visiones antes expuestas y en algunos aspectos ha surgido una visión

divergente. Existe una aceptación general de que las especies se distribuyen de forma individual y que la composición de las comunidades cambia a lo largo de gradientes ambientales. Los cambios abruptos que en ocasiones son observados regularmente están asociados con cambios en el ambiente, o bien con efectos históricos.

Los estudios contemporáneos sobre ecología de comunidades pueden agruparse en aquellos que estudian los patrones y los referentes a los procesos. El estudio de patrones se enfoca a comprender como las poblaciones y las comunidades se distribuyen en el paisaje. El estudio de los procesos se enfoca en comprender la importancia de aspectos como la competencia y la herbivoría en determinar los patrones observados.

Los elementos principales de la síntesis moderna son los siguientes:

- a) La estructura de las comunidades es un proceso de poblaciones
- b) Las comunidades son secciones de gradientes continuos
- c) Las comunidades muestran alguna direccionalidad y predecibilidad
- d) Las comunidades son influenciadas fuertemente por efectos históricos
- e) Las comunidades no se desarrollan hacia clímax estables
- f) Las comunidades son dinámicas e influenciadas por los disturbios

Muchos estudios han mostrado que excepto en los casos en que se presentan discontinuidades físicas abruptas, las comunidades no tienen límites discretos. Esto puede implicar que no existen en realidad procesos que se efectúen a nivel de comunidad. Por lo tanto, parece ser que el énfasis en el estudio de las comunidades debe enfocarse principalmente en los patrones.

En este estudio se considera a la Síntesis Moderna como el paradigma más adecuado para guiar las investigaciones contemporáneas e interpretar los patrones y tendencias observados.

### *Características de las Comunidades*

De acuerdo con Krebs (1985) las principales características de las comunidades son las siguientes:

*Riqueza de Especies.* Es una medida sencilla de la diversidad, es simplemente el número de taxa específicos que ocurren en un espacio y tiempo determinados.

*Predominio.* Se refiere al número o identidad de especies con un elevado éxito ecológico o bien que tienen una considerable importancia en determinar algunas de las propiedades más importantes de la comunidad.

*Abundancia Relativa.* Se refiere a las proporciones relativas de las diferentes especies que integran a la comunidad.

*Estructura Trófica.* Este aspecto es exclusivo de comunidades animales y es una estimación del flujo de energía entre las poblaciones que integran a la comunidad o bien de como se reparten los recursos un grupo de especies.

Prácticamente comunidades de todos los grupos, tanto animales como vegetales han sido objeto de análisis con la intención de comprender en que forma interactúan las especies y cuales son las fuerzas modeladoras de los patrones observados. En el caso de los vertebrados destacan los estudios con aves y mamíferos. A continuación se presenta una breve síntesis de estudios en aves y

posteriormente se describen con mayor detalle los avances en el conocimiento de la estructura de comunidades de mamíferos.

Se ha observado que la fisonomía de la vegetación es un importante determinante de las comunidades de aves (e. g., MacArthur 1964; Karr y Roth 1971; Anderson y Shugart 1974; Morrison y Meslow 1983). Por ejemplo, al analizar los patrones de forrajeo de 22 especies de aves insectívoras Colmes *et al.* (1979) pudieron distinguir cuatro grupos de especies o gremios, que explotan los recursos alimentarios en formas claramente distintivas. Las características que permiten esta diferenciación son la altura de forrajeo y características relacionadas con ella, el sitio de forrajeo en el dosel y uso diferencial de las especies arbóreas.

En forma similar, se ha observado que la diversidad de especies de aves está linealmente correlacionada con la altura y diversidad del follaje, y en forma no lineal con el porcentaje de cobertura vegetal total (Willson 1974). La altura del follaje puede estar correlacionada con la diversidad de especies tanto dentro de series de hábitat similares (e. g. MacArthur y MacArthur 1961; MacArthur 1964), en gradientes de vegetación (e. g. MacArthur 1964; Karr 1968; Karr y Roth 1971) y -al menos en ciertos grados de sucesión- los fragmentos horizontales de vegetación pueden estar asociados con la presencia de varias especies (MacArthur *et al.* 1962). Por otra parte, en algunos casos (e. g. Wiens 1974) no se ha encontrado relación entre la heterogeneidad del hábitat y la riqueza de especies.

Los datos empíricos derivados del estudio de comunidades de aves señalan que la selección de los sitios de forrajeo representa un balance entre el esfuerzo para acceder a los recursos y el beneficio energético obtenido. La combinación de

estos dos aspectos permite la separación de grupos de especies y probablemente es una estrategia que permite minimizar la competencia. Por ejemplo Ballance *et al.* (1997) al estudiar bandadas de aves marinas observaron que existen tres grupos de especies determinadas por la productividad marina de peces, la cual se refleja en isoclinas de profundidad y producción de clorofila. Las especies que se alimentan en las zonas de mayor productividad efectúan la mayor inversión energética, mientras que aquellas que invierten la menor cantidad de energía en arribar a las zonas de alimentación forrajean en zonas de poca productividad.

### *Las Comunidades de Mamíferos*

En mamíferos la estructura de comunidades ha sido ampliamente estudiada en murciélagos (*e. g.* Findley y Black 1979; Crome y Richards 1988; Arita 1997), en México también se puede observar esta tendencia (*e. g.* Arita 1997; Guerrero 1998), y primates (Peres 1993). Dentro del grupo de los roedores, las comunidades más estudiadas han sido las que habitan zonas desérticas (*e. g.* Brown y Lieberman 1973; Munger y Brown 1981; Bowers y Brown 1982), mientras que para las comunidades de zonas montañosas, el mayor número de estudios se han realizado en el norte del país (*e. g.* Gentry *et al.* 1971; Grant 1976; Dueser y Shugart 1979; V ickery 1981).

### *Estructura de Comunidades de Roedores*

Los roedores del desierto han sido un importante modelo para estudiar el efecto de la competencia y la depredación en la estructura de las comunidades

(Brown 1975; Rosenzweig 1977; Price y Brown 1983; Kotler y Brown 1988). Entre las características que han hecho de interés el estudio de estas comunidades están la existencia de una alta diversidad local de especies y la fisonomía relativamente simple del desierto, lo que hace factibles de estudio tanto a estos hábitat como a las comunidades de roedores que los habitan (Thompson 1982).

Varias propiedades de las comunidades animales están relacionadas de forma que reflejan la organización de éstas. El número de especies (diversidad), las características de nicho de cada una (funciones de utilización en gradientes de recursos) y la superposición de nicho pueden ser funciones de un rango de recursos y variaciones (M'Closkey 1976).

Entre los mecanismos que han sido propuestos para explicar la coexistencia entre especies están la separación de la dieta (Brown y Lieberman 1973), selección de hábitat (Rosenzweig y Winacur 1969; Brown y Lieberman 1973; Rosenzweig 1973), selección del tamaño del alimento (Reichman y Oberstein 1977; Hutto 1978; Price 1978) e interferencia agresiva (Frye 1983; Bowers et al. 1987). En la práctica, la mayoría de estudios en roedores se han encaminado a estudiar los efectos de la competencia, depredación, estructura de la vegetación y tamaño corporal como elemento determinante de la composición y estructura de las comunidades.

### *Importancia del Tamaño Corporal en la Estructura de las Comunidades de Roedores*

Una idea prevaleciente pero aún controversial en ecología es que las diferencias en tamaño corporal pueden facilitar la coexistencia de especies estrechamente relacionadas y, por lo tanto, incrementar la diversidad de la comunidad (Dickman 1988).

La importancia del tamaño corporal en las discusiones sobre estructura de comunidades es que animales de diferentes tamaños consumen presas de distinto tamaño, lo que reduce competencia potencial por este recurso (Wilson 1975), sin embargo, el tamaño corporal puede tener influencia en otros aspectos de la conducta de forrajeo, tales como la forma de forrajeo y la selección de microhábitat, lo que puede influenciar el tamaño y otras características de las presas encontradas (Huey y Pianka 1981; Price 1983; Paulissen 1987).

Una estrategia para disminuir la competencia interespecífica entre especies con tamaños similares (y en teoría con requerimientos similares) es el uso de nichos distintos. Por ejemplo, en el estudio de M'Closkey (1976) se observó que el par de especies con tamaños más similares fueron del género *Peromyscus*, pero este par de especies fueron quienes mostraron mayor separación estacional y diferencias en la estructura del nichos.

Los defensores de la estrategia de tamaños distintos para evitar la competencia señalan que regularmente existen diferencias en tamaño y sugieren que son necesarias relaciones mínimas de tamaño para reducir la competencia y mantener una coexistencia estable (Enders 1976; Bowers y Brown 1982). Otros autores dudan de la realidad biológica de las relaciones regulares de tamaño y argumentan que las relaciones entre especies en comunidades reales no difieren de lo esperado debido al azar (Roth 1981; Simberloff y Boecklen 1981). Además,

algunos autores cuestionan la importancia de la competencia en mantener las diferencias en tamaño corporal entre especies (Wiens 1982). Tonkyn y Cole (1986) concluyen que la relación entre tamaños por sí sola tienen un poder limitado para explicar los patrones de composición taxonómica de las comunidades, resaltando que se requiere de datos ecológicos detallados para determinar la importancia de las diferencias en tamaño corporal en permitir la coexistencia de especies particulares.

Para roedores granívoros del desierto algunas evidencias permiten rechazar la hipótesis de que las comunidades estén articuladas con respecto al tamaño solo por azar: las especies con tamaño similar (relación de masas corporales < 1.5) coexisten con menor frecuencia en localidades específicas y sus áreas de distribución se sobrepone menos de lo que se podría esperar debido al azar (Bowers y Brown 1982).

### *Importancia de la Estructura de la Vegetación en la Estructura de las Comunidades de Roedores*

Al estudiar la respuesta de los roedores *Pseudomys gracilicaudatus* y *Rattus lutreolus*, a un incendio, se observó que el tiempo de recolonización está asociado con la recuperación de la densidad de la vegetación, más que el tiempo por sí mismo (Monamy y Fox 2000).

Un modelo que explica este comportamiento es el de Acomodamiento de Hábitat, en el que se estudia la abundancia relativa de las especies a lo largo de un eje de regeneración después del disturbio (Fox 1982). Este modelo fue



derivado a partir del modelo de sucesión conocido como de facilitación, tolerancia e inhibición de Connell y Slatyer (1977).

Fox (1982) propone que, para el caso de comunidades de mamíferos, cada especie entra en la sucesión secundaria y alcanza su mayor densidad como los cambios en la vegetación (e. g., altura, estructura, composición de especies, cobertura relativa, etc.) van alcanzando los valores que requieren para satisfacer sus necesidades hasta alcanzar niveles óptimos. A medida que la sucesión secundaria de la vegetación procede, colonizadores especializados de estados sucesionales posteriores van apareciendo conforme sus requerimientos de recursos se van cumpliendo por la vegetación. A medida que esto sucede, las especies de estados sucesionales tempranos desaparecen o bien su densidad poblacional disminuye por interacciones interespecíficas y/o porque las condiciones físicas se alejan de las óptimas para éstas especies.

Es importante mencionar que la respuesta de las comunidades puede variar con las condiciones locales. Como ya se mencionó, la mayoría de estudios publicados se han realizado con roedores del desierto, e indican que la estructura del hábitat es un factor determinante en la estructura de las comunidades, sin embargo, un estudio en bosques tropicales de Panamá (Adler 2000) mostró que la densidad poblacional de la rata espinosa *Proechimys semispinosus* estuvo positivamente correlacionada con la densidad de árboles con frutos grandes, pero no hubo correlación con ningún aspecto de la estructura de la comunidad vegetal.

## *La Depredación y la Estructura de Comunidades de Roedores*

La manipulación del hábitat demuestra que una reducción en la distancia entre arbustos del desierto puede producir un marcado cambio en la estructura y composición del complejo de especies de roedores que lo habitan. El riesgo de depredación puede ser un importante determinante tanto de la estructura como de la composición de esta comunidad (Thompson 1982).

En experimentos de remoción del depredador *Onychomys leucogaster*, se observó que la depredación o interferencia agresiva de puede influenciar la abundancia local y la distribución de *Peromyscus maniculatus* y otras especies de roedores de talla pequeña donde las características del hábitat permiten la coexistencia (Stapp 1997).

## *Efecto de la Competencia en las Comunidades*

Las bases teóricas y empíricas de la evolución y la ecología de comunidades sugieren que las comunidades están compuestas de complejos de especies en patrones no aleatorios determinados principalmente por la disponibilidad de recursos limitados y de competencia entre especies por estos (Hutchinson 1959; Grant 1968; MacArthur 1972; Cody y Diamond 1975).

Los críticos han argumentado que los modelos que implican competencia en la estructura de comunidades están basados en supuestos cuestionables y que las evidencias que apoyan esto son circunstanciales o indirectas que pueden ser explicadas por otras alternativas (Connell 1975; Ricklefs 1975).

## *Efecto de la Perturbación en las Comunidades de Mamíferos*

Los resultados de estudios sobre el efecto de la perturbación en la diversidad de ecosistemas naturales son contradictorios e indican que la respuesta a alteraciones ambientales depende tanto del tipo e intensidad de esta como de características intrínsecas del taxón. Una de las respuestas más comunes es la reducción de la riqueza de especies (Lynam 1997; Laidlaw 2000).

En otros casos se ha observado que el efecto de la perturbación es a nivel de estructura y dinámica poblacional, modificando parámetros como estructura de edades, proporción de sexos y selección de microhábitat (Nupp y Swihart 1996; Vázquez *et al.* 1999-2000; García *et al.* 2002).

En otras situaciones la perturbación tiene menor impacto que las fluctuaciones ambientales, por ejemplo para *Peromyscus mexicanus* Martínez-Gallardo (1995) encontró que la variación en la densidad poblacional es mejor explicada por los cambios climático estacionales que por la perturbación antropogénica.

Los hábitos alimentarios, la talla del animal, las necesidades metabólicas (Gittleman y Harvey 1982), las relaciones intra e interespecíficas y la disponibilidad de los recursos (Gese *et al.* 1988b) pueden afectar el tamaño del ámbito hogareño, que se define como el área que un animal ocupa en sus actividades de alimentación, reproducción y cuidado de las crías, pero no incluye los viajes esporádicos (Burt 1943).

De esto se deduce que el estudio del impacto de la perturbación en las

comunidades animales, incluidas las de mamíferos debe considerar no solo la composición de especies, sino el efecto a nivel de las poblaciones que las componen.

### *El Bosque Mesófilo de Montaña*

El bosque mesófilo de montaña corresponde en México al clima húmedo de altura, y dentro del conjunto de las comunidades que viven en las zonas montañosas ocupa sitios más húmedos que los típicos de los bosques de *Quercus* y de *Pinus*, generalmente más cálidos que las propias del bosque de *Abies*, pero más frescos que los que condicionan la existencia de bosques tropicales (Rzedowski 1981).

Las condiciones climáticas que requiere este tipo de vegetación se presentan en zonas restringidas del territorio nacional y por consiguiente el bosque mesófilo de montaña tiene una distribución limitada y fragmentaria. En 1950 Leopold estimó que cubría el 0.5% del territorio de México, mientras que para 1971 Flores *et al.* estiman el 0.87%. Por unidad de superficie, es uno de los bosques más diversos, además de contar con una gran riqueza de especies endémicas o en peligro de extinción (Rzedowski 1991). Es también uno de los ecosistemas más amenazados en nuestro país (Williams-Linera 1992; Jardel *et al.* 1993; Ortega y Castillo 1996). De hecho, en 1971 este bosque ocupaba 1'716,110 hectáreas (0.86% de la superficie del país) y para 1991, sólo se registraron 142,371 hectáreas. Es decir, en 20 años su superficie se redujo a menos de un 10%, a una tasa promedio de 78,687 hectáreas por año (Ortega y Castillo 1996).

En el estado de Oaxaca este tipo de vegetación ocupa las partes altas, templadas y húmedas de la vertiente norte de la Sierra Madre de Oaxaca, entre los 1,400 y 2,250 m de altitud, en los distritos de Teotitlán, Ixtlán, Villa Alta, Mixe y Tehuantepec. En la vertiente sur de la Sierra Madre del Sur, se localizan manchones en los distritos de Tlaxiaco, Juxtlahuaca, Putla, Sola de Vega y Miahuatlán. En la Sierra Atravesada es posible encontrarlo a los 1,000 m de altitud en los distritos de Juchitán y Tehuantepec. (Campos *et al.* 1992).

Debido a que las zonas en que se ubica este tipo de vegetación presentan condiciones adecuadas para el cultivo de café, maíz y otros, los fragmentos de este tipo de vegetación están desapareciendo rápidamente, por lo que es de gran importancia el conocer la riqueza de especies que albergan, la dinámica de sus poblaciones, la estructura y la dinámica de esta comunidad a través del tiempo, los factores tanto ambientales como bióticos que determinan esta estructura y las consecuencias de perturbaciones externas.

El bosque mesófilo de montaña alberga a algunas especies reconocidas como relictos, muchos de ellos del Pleistoceno, cuya distribución está restringida a este tipo de vegetación, tales como los roedores *Peromyscus melanocarpus* y *Megadonthomys cryophilus* y la musaraña *Cryptotis magna*, especies consideradas con algún grado particular de amenaza por las leyes mexicanas y por organizaciones internacionales y de cuyos aspectos biológicos no se conoce prácticamente nada.

## ANTECEDENTES

Debido al alto grado de endemismo en el bosque mesófilo, se han realizado números estudios para documentar la distribución de distintos grupos taxonómicos, incluidos los mamíferos, tal y como lo indican los estudios de Hall (1981) y particularmente para el estado de Oaxaca el de Goodwin (1969).

Al nivel nacional existe una cantidad moderada de estudios sobre dinámica poblacional de roedores, sin embargo son muy pocos los estudios realizados en bosques mesófilos de montaña en condiciones naturales.

Rickart (1977) estudió algunas características reproductivas en condiciones de laboratorio de *Peromyscus melanocarpus* y *P. mexicanus* provenientes de la Sierra Juárez de Oaxaca, encontrando una temporada de actividad reproductiva prolongada en comparación con especies de distribución nortea, así como una correlación inversa entre el peso corporal de la madre y el de la camada. Modi (1984) encontró que *Megadontomys thomasi* tiene un tamaño de camada grande en comparación con especies de tamaño similar.

Bonilla Ruz (1999) estudió las fluctuaciones en el tamaño poblacional y el patrón reproductivo en roedores en un bosque mesófilo de montaña en el estado de Oaxaca, este autor no estudió aspectos a nivel de comunidad.

Vázquez *et al.* (1999-2000) compararon los hábitos alimentarios y tamaño poblacional en dos especies de roedores (*Peromyscus aztecus* y *Reithrodontomys fulvescens*) entre un bosque mesófilo de montaña bien conservado y uno perturbado en el estado de Jalisco. Encontraron que en el bosque conservado la proporción de sexos favorece a los machos, mientras que en las zonas

perturbadas favorece a las hembras, también se observó que tanto la composición de la dieta como la época reproductiva difieren en ambos bosques.

En los bosques mesófilos es común la presencia de especies de ratones del género *Oryzomys*, sin embargo, de acuerdo con Wolfe (1982), el único estudio ecológico a largo plazo para especies de este género es el de Negus *et al.* (1961) en la isla Breton, en Louisiana, E. U., aunque estos mismos autores reconocen que este hábitat no es típico de la especie, debido a que éstas poblaciones son introducidas en la isla. La relación de sexos no fue distinta de 1:1, la densidad poblacional varió de 0.1 a 3.3 individuos por hectárea y no se encontraron patrones de variación estacional de este parámetro.

## OBJETIVOS E HIPOTESIS

### Objetivo General

Conocer las diferencias en la estructura de comunidades y algunos aspectos poblacionales de pequeños mamíferos terrestres de en una cronosecuencia constituida por tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña en la Sierra Norte de Oaxaca, México.

### Objetivos Particulares:

1. Estimar el tamaño poblacional, las probabilidades de supervivencia y captura y su variación a través del tiempo de las especies más abundantes de pequeños mamíferos terrestres en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

2. Conocer la proporción de sexos y la estructura de edades de las especies más abundantes de pequeños mamíferos terrestres en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.
3. Estimar el tamaño del área de actividad, así como sus variaciones a través del tiempo, de las especies más abundantes de pequeños mamíferos terrestres en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.
4. Determinar la composición taxonómica, estructura de tamaños, riqueza de especies, la diversidad y abundancia de las especies de pequeños mamíferos terrestres en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

#### Hipótesis General

En términos generales se espera que como consecuencia de las condiciones particulares de cada estado sucesional, los parámetros estudiados tanto poblacionales como de comunidades muestren diferencias entre dichos estados sucesionales como una respuesta adaptativa de los individuos a estas variaciones ambientales. A continuación se presentan las hipótesis nulas ( $H_0$ ) y alternativas ( $H_A$ ) para cada uno de los objetivos particulares.



## Hipótesis Específicas

### Objetivo 1.

#### Tamaño Poblacional

$H_0$ : El tamaño poblacional estimado de las especies más ayudantes presentes en los tres estados sucesionales estudiados no difiere significativamente.

$H_A$ : En el Bosque Joven existe una mayor cantidad de recursos alimentarios, debido a la presencia de plántulas y semillas de especies pioneras, por lo que se espera que, de aquellas especies presentes en los tres estados sucesionales estudiados, exista una mayor abundancia en el Bosque Joven que en el Intermedio y en este que en el Maduro.

#### Probabilidades de supervivencia

$H_0$ : La probabilidad de sobrevivir es estadísticamente la misma para los mamíferos terrestres no voladores de talla pequeña que habitan en los tres estados sucesionales estudiados.

$H_A$ : Los individuos de las especies presentes en los tres estados sucesionales estudiados que habitan en el Bosque Maduro presentan probabilidades de supervivencia mayores que las de aquellos que habitan en el Bosque Joven y el Bosque Intermedio.

## Probabilidades de captura.

$H_0$ : La probabilidad de captura no difiere significativamente entre estados sucesionales.

$H_A$ : Como los estado sucesionales tempranos presentan una mayor cantidad de plántulas y semillas que representan una mayor disponibilidad de alimento que los estados más avanzados de sucesión, se espera que los movimientos, y por lo tanto la probabilidad de captura de los individuos que habitan en el Bosque Joven sean menores que los de aquellos presenten en el Intermedio y los de estos a su vez sean menores que los del Bosque Maduro.

## Objetivo 2.

$H_0$ : La proporción de sexos de las especies más abundantes presentes en los tres estados sucesionales estudiados no difiere estadísticamente de 1:1.

$H_A$ : Dado lo observado poblaciones de roedores en otros bosques mesófilos de montaña, se espera que la proporción de sexos de las especies presentes en los tres estados sucesionales estudiados favorezca a las hembras, al menos el Bosque Joven, mientras que en el Bosque Maduro se espera un predominio de machos.

### Objetivo 3.

$H_0$ : No existen diferencias estadísticamente significativas en el tamaño de las áreas de actividad entre los tres estados sucesionales estudiados.

$H_A$ : Como los estado sucesionales tempranos presentan una mayor cantidad de especies vegetales herbáceas y arbustos, se espera que estos representen una mayor disponibilidad de refugio, por lo que se espera que los movimientos de los individuos que habitan en el Bosque Joven presenten desplazamientos menores que aquellos de los bosques Intermedio y Maduro, particularmente en la temporada de lluvias en que se espera que exista una mayor disponibilidad de alimento en la zona.

### Objetivo 4.

#### Composición taxonómica.

$H_0$ : La composición de especies de la comunidad de mamíferos terrestres de talla pequeña presentes en los tres estados sucesionales estudiados es igual.

$H_A$ : La fauna de mamíferos terrestres de talla pequeña presente en el Bosque Joven incluirá una mayor cantidad de especies oportunistas que las de los bosques Intermedio y Maduro, y el Bosque Maduro presentará una mayor cantidad de especies típicas de bosques mesófilos.

Estructura de tamaños.

H<sub>0</sub>: Las comunidades de mamíferos de los tres estados sucesionales estudiados mostrarán la misma estructura de tamaños corporales.

H<sub>A</sub>: Debido a una composición taxonómica diferente de las comunidades de mamíferos terrestres de talla pequeña de los tres estados sucesionales estudiados mostrarán estructura de tamaños corporales diferentes.

Riqueza de especies y estimadores de diversidad

H<sub>0</sub>: La riqueza de especies y los otros estimadores de diversidad estudiados no difiere significativamente entre los tres estados sucesionales estudiados.

H<sub>A</sub>: El Bosque Maduro presentará riqueza de especies y valores de los otros estimadores de diversidad estudiados mayores que los del Bosque Intermedio y que los del Bosque Joven.

## MÉTODOS

Se realizaron visitas de cinco días cada una mensualmente durante 14 meses a tres parcelas de bosque mesófilo de montaña en estados sucesionales distintos: 15 años, 75 años y Bosque Maduro (100 años desde la última perturbación fuerte). El tiempo transcurrido desde la última perturbación fuerte (edad del estado sucesional) fue determinado por la composición florística y la presencia de algunos indicadores, particularmente la edad de *Pinus chapensis*,

que es uno de los primeros colonizadores después de un disturbio. La edad de los árboles fue estimada contando los anillos de crecimiento de muestras extraídas de árboles de altura promedio para cada estado sucesional (Bell *et al.* 1984; Blanco Macias 2001).

La estimación del grado de perturbación en la comunidad vegetal para cada estado sucesional será hecha a partir del número de especies vegetales (Blanco Macias 2001). Debido a que las especies de mamíferos terrestres de interés regularmente se encuentran en el sustrato o a alturas pequeñas en los árboles y arbustos, se consideró como estimador de complejidad estructural de la vegetación el número de arbustos de altura menor a 5 m que se encuentran ramificados desde la base, hierbas (organismos no lignificados con altura menor a 2 m), plantas gramíneas, así como plántulas e individuos jóvenes de árboles de altura menor a 2 m, así como lianas y bejucos. También se consideró la densidad (número de individuos en 0.1 ha) como otro estimador de la complejidad estructural para cada estado sucesional (Blanco Macias 2001).

En cada estado sucesional se establecieron dos cuadrantes (réplicas) de media hectárea, cada uno dividido en cuadrantes de 10 m x 10 m, en cada vértice se colocó una trampa tipo Sherman para capturar a los ejemplares vivos, cebándolas con una mezcla de hojuelas de avena y esencia de vainilla. Los ejemplares capturados fueron marcados por medio del método de ectomización de falanges, registrando en cada captura el sexo, la edad relativa, la condición reproductora (machos con testículos escrotados, hembras lactantes o preñadas), longitud corporal total, peso y la ubicación de la trampa en que fue capturado el ejemplar.

# CAPÍTULO II: ANÁLISIS DE DATOS DE CAPTURA- RECAPTURA DE *Oryzomys chapmani* Thomas, 1898 Y *Peromyscus aztecus* (Saussure, 1860)

---

## INTRODUCCIÓN

### *Los Datos de Captura-Recaptura*

El análisis de datos de captura-recaptura puede ser usado como método para evaluar el estado de las poblaciones y sus tendencias, permitiendo la aplicación oportuna de medidas correctivas cuando se detecten disminuciones drásticas del número de individuos o alteraciones sustanciales en la estructura de la población (proporción de sexos, distribución de clases de edad, etc.). El uso de animales marcados es análogo al uso de marcadores en estudios de fisiología, medicina y de reciclamiento de nutrientes.

Las técnicas de captura-recaptura son ampliamente utilizadas desde hace mucho tiempo. Desde principios de la década de 1930 ya se pueden encontrar publicaciones científicas dedicadas a la estimación de tamaños poblacionales de algunas especies con datos de captura-recaptura (e. g, Lincoln 1930; Jackson 1933), aunque es hasta la década de 1950 cuando este tipo de estudios se populariza. El objetivo de estos trabajos fue inicialmente la estimación de los tamaños poblacionales de las especies de interés y sus fluctuaciones a través del tiempo. Seber (1982, 1986, 1992) presenta compilaciones muy completas de este tipo de estudios. En una segunda fase, el énfasis pasa a ser la estimación de las

probabilidades de supervivencia y captura en distintas circunstancias. Schwarz y Seber (1999) presentan una amplia revisión de estos estudios. La tercera fase, que inicia desde hace aproximadamente dos décadas se caracteriza por el interés en modelar y comprender la importancia de aspectos ambientales y bióticos en la supervivencia de los individuos.

Los datos de captura-recaptura pueden ser de distintos tipos:

1. Recapturas. Los animales una vez marcados son liberados a la población, posteriormente son reencontrados o recapturados, generalmente de la misma forma en que se realiza la captura.
2. Recuperación. Los animales son capturados, marcados y liberados. El siguiente registro del animal es realizado por el hallazgo del animal muerto, caso común en aves por ejemplo, en las que los cazadores sacrifican a los ejemplares, algunos de ellos marcados con anillos y otros dispositivos y los entregan a investigadores.
3. Avistamientos. El ejemplar es observado, pero no manipulado, con la excepción de la captura inicial en la que se coloca el dispositivo de marca.
4. Encuentros de animales muertos y vivos. Estos datos son una mezcla de datos provenientes de la combinación de las tres formas antes mencionadas.
5. Destinos conocidos. Típicamente estos datos provienen de animales marcados con dispositivos radiotransmisores donde se asume que el investigador siempre conoce el destino del animal, es decir, si vive o no.

En este caso si el animal está vivo la probabilidad de reencuentro o avistamiento (radiolocalización) siempre es 1.

6. Capturas cerradas. Se presentan en situaciones en las que la supervivencia de los ejemplares siempre es 1, lo que varía son las probabilidades de recaptura.

Con estos tipos de datos y variantes en los objetivos del investigador, los estudios de captura-recaptura pueden clasificarse de acuerdo a los siguientes criterios:

1. Experimentos o estudio de dos muestras (un periodo de capturas y uno de recaptura) vs. experimentos con múltiples muestras (una captura y varios periodos de recaptura).
2. Estudios de recuperación de bandas (lotes de animales, típicamente aves o peces son marcados y liberados a intervalos regulares y algunas de estas bandas o marcas son recuperadas usualmente por medio de una cosecha comercial o deportiva) vs. estudios de recapturas y liberaciones múltiples (donde los ejemplares marcados son recapturados o vistos en múltiples ocasiones).
3. Estudios estratificados vs. no estratificados. El interés radica en conocer las diferencias de parámetros entre estratos de la población (por ejemplo áreas geográficas, cohortes, sexos, etc.).
4. Estudios que involucran datos de avistamientos así como recuperaciones y recapturas.
5. Estudios con poblaciones abiertas (el tamaño de la población cambia por nacimientos, muertes, inmigración y emigración) vs. estudios con



poblaciones cerradas (se asume que el tamaño de la población es constante durante el lapso de tiempo en que se realiza el estudio).

En su forma más simple un estudio de captura-marcaje-liberación-recaptura, conocidos simplemente como captura-recaptura, involucra la colecta de dos muestras de la población de interés. Los individuos que integran a la primera muestra o periodo de captura ( $S_1$ ) son marcados con algún dispositivo o método adecuado para el taxón (como pintura, etiquetas, anillos en las patas, cortando falanges en una secuencia particular, etc.) y liberados, permitiendo que se mezclen con el resto de la población.

Después de un tiempo, se recolecta la segunda muestra o periodo de recaptura ( $S_2$ ). Algunos de los individuos presentarán marcas ( $M$ ), es decir, son ejemplares recapturados.

La información obtenida con el proceso de captura-marcaje-liberación-recaptura puede ser resumida en una *historia de capturas*, que es simplemente una matriz de 0's (representando la no captura del ejemplar en un periodo de tiempo específico) y 1's (captura del ejemplar en ese mismo periodo).

Cuando se incrementa a dos el periodo de recapturas, es posible replantear la relación entre probabilidades de captura, supervivencia y recapturas de la siguiente forma:

$t_0$	$t_1$	$t_2$	<i>Historia</i>	<i>Expresión</i>	<i>N</i>
	$p_2$	$p_3$			
1	$\xrightarrow{\Phi_1} 1$	$\xrightarrow{\Phi_2} 1$	111	$\Phi_1 p_2 \Phi_2 p_3$	$N_1$
	$p_2$	$1-p_3$			
1	$\xrightarrow{\Phi_1} 1$	$\xrightarrow{1-\Phi_2} 0$	110	$\Phi_1 p_2 (1-\Phi_2 p_3)$	$N_2$
	$1-p_2$	$p_3$			
1	$\xrightarrow{1-\Phi_1} 0$	$\xrightarrow{\Phi_2} 1$	101	$\Phi_1 (1-p_2) \Phi_2 p_3$	$N_3$
	$1-p_2$	$1-p_3$			
1	$\xrightarrow{1-\Phi_1} 0$	$\xrightarrow{1-\Phi_2} 0$	100	$1-\Phi_1 p_2 - \Phi_1 (1-p_2) \Phi_2 p_3$	$N_4$

Debido a que se conocen  $N_1$ ,  $N_2$ ,  $N_3$  y  $N_4$  (número de ejemplares que presentan las historias de captura 1, 2, 3 y 4, respectivamente), es posible plantear sistemas de ecuaciones de la siguiente forma:

$$N_1/N_2 = \Phi_1 p_2 \Phi_2 p_3 / \Phi_1 (1-p_2) \Phi_2 p_3 = p_2 / (1-p_2)$$

Donde  $\Phi_1$  y  $\Phi_2$  son iguales a las probabilidades de supervivencia en el periodo de tiempo comprendido entre la captura y la primera recaptura, y la primera y segunda recapturas, respectivamente.  $p_2$  y  $p_3$  son iguales a las probabilidades de recaptura en los mismos.

Como  $N_1$  y  $N_2$  son valores numéricos conocidos, el valor de  $p_2$  puede ser calculado como:

$$p_2 = N_1 / (N_1 + N_2)$$

De la misma forma, es posible expresar todos los valores de probabilidades de supervivencia y captura en función de parámetros conocidos, que son fundamentalmente las frecuencias con que se presenta cada una de las historias de captura (Cooch y White 2002).

### *El criterio de Máxima Verosimilitud (Maximum Likelihood)*

Como ya se observó, muchos de los parámetros fundamentales en estudios de captura-recaptura son del tipo binario, es decir, sólo son posibles dos estados, por ejemplo capturar o no al ejemplar, que este sobreviva o no, etc. En casos muy simples como los ilustrados en la sección anterior, es factible encontrar el valor de  $p$  y otros parámetros manipulando las ecuaciones que describen las historias de captura, sin embargo, aún con conjuntos modestos de datos este proceso se vuelve prácticamente imposible de aplicar, por lo que es necesario implementar otra estrategia para calcular estos valores.

Una estrategia es analizar los datos aprovechando su naturaleza binaria por medio de la distribución binomial (Cooch y White 2002):

$$f(Y|N, p) = \sum_{r=0}^R \binom{N}{r} p^Y (1-p)^{N-Y}$$

Donde:

$p$  = Probabilidad de ocurrencia del evento  $Y$

$N$ =Número total de eventos

$Y$ =Número de veces que ocurre el evento de interés.

$\sum_{r=0}^R \binom{N}{r}$ =Número de combinaciones o muestras de tamaño  $r$

que se pueden obtener de una población de tamaño  $N$ . Esto puede calcularse de la siguiente forma:

$$\sum_{r=0}^R \binom{N}{r} = \frac{N!}{r!(N-r)!}$$

El símbolo ! o factorial es igual al producto de la sucesión de números desde 1 hasta  $N$ , por ejemplo  $4!=1*2*3*4=24$ .

En las situaciones típicas de la aplicación de la distribución binomial se conoce  $N$  y  $p$ , sin embargo, cuando se aplica a datos de captura recaptura, el investigador se enfrenta a la situación inversa, conoce  $N$  (el número de individuos marcados), pero  $p$  (la probabilidad de supervivencia) es precisamente el valor que se pretende calcular. Al final del estudio el investigador conoce también  $Y$ , el número de individuos que sobreviven durante todo el tiempo en que se realiza el estudio, el problema ahora es encontrar el valor de  $p$  que maximiza la probabilidad de observar el patrón encontrado en las historias de recaptura a partir  $Y$  y  $N$ .

Bajo estas condiciones, el coeficiente binomial puede expresarse de la siguiente forma:

$$f(p | N, Y) = \sum_{r=0}^R \binom{N}{r} p^Y (1-p)^{N-Y}$$

Una estrategia de búsqueda de los valores que maximizan la probabilidad de encontrar los datos tal y como el investigador los obtiene (historias de captura)

es probar con distintos valores para  $p$ , (como cualquier probabilidad toma valores entre 0 y 1), hasta encontrar aquellos que proporcionen los valores más altos para la función.

Este proceso de búsqueda de valores se denomina Máxima verosimilitud (*Maximum Likelihood*, Fisher 1925), aunque el análisis de cantidades grandes de datos con este procedimiento puede requerir considerables cantidades de tiempo, la disponibilidad de computadoras poderosas y programas especializados permiten efectuar rápidamente estos cálculos.

Este mismo problema puede ser resuelto calculando la primera derivada de la función, igualándola a cero y resolviendo para  $p$ , pero la ventaja de utilizar el método de máxima verosimilitud es que además de encontrar los valores que maximizan las probabilidades de observar las historias de vida, también permite estimar la varianza, estadístico necesario para la comparación entre distintos grupos.

En los casos en que varias de estas situaciones involucren más de dos estados es posible la extensión del análisis por medio de la distribución multinomial.

$$f(p_i | n_i, Y_i) = \sum_{i=1}^Y \binom{N}{r} p_1^{Y_1} p_2^{Y_2} p_3^{Y_3} \dots p_Y^{Y_i}$$

Lebreton *et al.* (1992) han demostrado que animales con la misma historia de recapturas tienen las mismas probabilidades de expresión, por lo que el número de individuos observados en cada historia de encuentros aparece como un exponente de la probabilidad correspondiente de verosimilitud.

Así por ejemplo, para las historias de captura ilustradas en la figura 1, los parámetros a calcular son las probabilidades de supervivencia ( $\theta_1$  y  $\theta_2$ ) y de captura ( $p_2$  y  $p_3$ ), supóngase que las historias de captura tienen las siguientes frecuencias (*i. e.*, número de individuos que presentan cada historia de captura):  $N_1=N(111)=20$ ,  $N_2=N_{110}=15$ ,  $N_3=N_{101}=18$  y  $N_4=N_{100}=25$ . La función de máxima verosimilitud puede expresarse como:

$$f(\theta_1 p_2 \theta_2 p_3) = (\theta_1 p_2 \theta_2 p_3)^{N_{111}} (\theta_1 p_2 (1 - \theta_2 p_3))^{N_{110}} (\theta_1 (1 - p_2) \theta_1 p_3)^{N_{101}} (1 - \theta_1 p_2 \cdot \theta_1 (1 - p_2) \theta_2 p_3)^{N_{100}}$$

El término referente a las combinaciones posibles de individuos sobrevivientes con respecto al total marcado es una constante y regularmente no se incluye en los cálculos. Para simplificar los cálculos es posible aplicar logaritmos y sus propiedades a ambos términos, razón por la que algunos autores se refieren a la función como log-verosimilitud (*log-likelihood*, Lebreton *et al.* 1992).

Como ya se mencionó, el estudio de datos de captura-recaptura en la última década se ha caracterizado por el interés en modelar la relación entre la supervivencia y variables ambientales o de aspectos relacionados con la condición, esfuerzo reproductivo, salud, etc. La generación de estos modelos puede hacerse estudiando la relación entre las variables que describen los aspectos ambientales o de otro tipo y los parámetros demográficos. Una vez resumida esta relación en una ecuación, esta se sustituye en las expresiones de

verosimilitud para calcular las probabilidades de supervivencia y de captura; a este tipo de estudios se les conoce como modelamiento ultraestructural (Nichols 1992).

Un ejemplo clásico de este tipo de estudios es el de North y Morgan (1979), quienes estudiaron la relación entre la tasa de supervivencia del primer año de edad y la temperatura invernal en la garza gris. Encontraron que esta relación puede ser descrita por medio de una regresión logística. Posteriormente incorporaron esta sustituyéndola directamente por la probabilidad de supervivencia en una expresión de máxima verosimilitud.

### *Supuestos*

Las estimaciones del tamaño y la densidad poblacional y de las probabilidades de captura y supervivencia serán más confiables si se cumplen varios supuestos, referentes tanto al diseño experimental como al análisis de los datos. Los supuestos involucrados en la inferencia a partir de datos de captura-recaptura varían en importancia y en términos de los objetivos del investigador. Burnham *et al.* (1987) señalan las siguientes en orden de importancia:

1. La muestra estudiada es representativa de la población de interés.
2. Las condiciones en las que se realiza el estudio son representativas de las condiciones propias en que se encuentra la población de interés.
3. La captura, manipulación y marcaje no afectan las probabilidades de supervivencia.
4. El número de especímenes liberados en cada ocasión se conoce exactamente.

5. Las marcas son adecuadas, no hay pérdida de ellas ni confusión en la identificación del ejemplar en las recapturas.
6. Los periodos de captura y recaptura se llevan a cabo en intervalos de tiempo relativamente cortos y los ejemplares son liberados inmediatamente.
7. El destino de cada ejemplar es independiente del de cualquier otro.
8. En los casos en que se emplean réplicas, los datos son estadísticamente independientes entre muestras.
9. El análisis estadístico de los datos está basado en el modelo correcto.

Es prácticamente imposible definir recomendaciones que sean aplicables a todos los protocolos y objetivos. Además, es importante recordar que ningún análisis, por sofisticado que sea, valida los resultados derivados de un diseño experimental incorrecto.

La dicotomía más importante en los estudios de captura-recaptura es entre poblaciones demográficamente cerradas y abiertas. A continuación se describen las características más importantes de cada una, así como una aproximación conocida como *Diseños Robustos*, que implica la combinación de las bondades de ambos grupos de modelos.

### ***Poblaciones Cerradas***

Como ya se mencionó, se entiende como poblaciones cerradas a aquellas en las que se asume que no existen nacimientos, muertes, emigración ni inmigración, o bien que estos se compensan manteniendo constante el tamaño de la población.



Por lo que los parámetros de interés son las probabilidades de captura y el tamaño de la población.

### *El método de Lincoln-Petersen*

Es común considerar este método fue utilizado por primera vez Petersen (1889), pero Bailey (1952) señala que aunque Petersen lo empleó posteriormente para estimar tasas de mortalidad (Petersen 1894) nunca usó recapturas para estimar tamaños poblacionales, por lo que Bailey (1952) consideró el trabajo de Lincoln (1930) como la primera publicación válida del método. Le Cren (1965) menciona que toda la bibliografía referente a métodos de captura-recaptura ha ignorado el trabajo de Dahl (1917, publicados en inglés en 1918), quién aplica el método con truchas.

Cuando sólo se realizan una captura y una recaptura, no es posible estimar las probabilidades de la supervivencia y de captura, sólo el tamaño de la población. El método involucra capturar una muestra inicial de  $n_1$  animales, aplicar marcas a cada uno ellos y liberar los animales para que se reintegren a la población. Posteriormente se extrae otra muestra de  $n_2$  ejemplares, una cantidad  $m_2$  de ellos estarán marcados. Si  $N$  denota el número total de individuos en el área, se puede expresar la fracción de la primera muestra como  $n_1/N$ . La proporción de animales marcados en la segunda muestra permite estimar la proporción de animales marcados en la población  $m_2/n_2 = n_1/N$ . Esta ecuación puede rearrreglarse para obtener una estimación del tamaño de la población ( $\bar{N}$ ) (Nichols 1992):

$$\bar{N} = n_1 n_2 / m_2$$

Este método fue desarrollado independientemente por Petersen (1896) y Lincoln (1930), por lo que se le conoce como el método de Lincoln-Petersen.

Tiene la ventaja de ser sencillo de comprender y aplicar, pero tiene dos inconvenientes: El primero es que regularmente sobreestima el tamaño poblacional. El segundo es que  $\bar{N}$  no está definido cuando no se recolectan ejemplares marcados ( $m_2=0$ ). Estos dos problemas pueden ser eliminados empleando la formula corregida:

$$N^* = (S_1 + 1)(S_2 + 1) / M$$

### *Modelos de captura-recaptura*

Los modelos más simples de captura-recaptura asumen que todos los organismos que integran la población presentan las mismas probabilidades de captura y recaptura a través del tiempo que dura el estudio. Aunque esto tiene la ventaja de simplificar el problema de modelar los datos, es muy poco probable que esta situación se presente en la naturaleza.

Aunque existe una considerable cantidad de factores que pueden promover diferencias en las probabilidades de captura y supervivencia, a la fecha son tres los más estudiados y para los cuales se han desarrollado modelos específicos, como ya se mencionó antes, debido a que se asume que no hay nacimientos, muertes ni migración, el único factor a analizar son las probabilidades de captura. Para estas situaciones se han generado los siguientes modelos:

1. Las probabilidades de captura varían con el tiempo u ocasión de trampeo. Esta situación puede presentarse, por ejemplo, cuando existen fluctuaciones como lluvias intensas, frío o calor extremos, etc.
2. Las probabilidades de captura varían por respuesta conductual a la captura. Esta variación implica que la conducta del animal (y por lo tanto las probabilidades de recaptura) después de la captura inicial, son distintas a las observadas en las recapturas posteriores. Este hecho es comúnmente conocido como síndromes de *trampofilia* y *trampofobia*.
3. Las probabilidades de captura varían en forma individual para cada animal. Esta situación puede surgir por distintas situaciones, como el sexo, la edad, la posición en la estructura social, el tamaño del ámbito hogareño, etc.

Además de estos tres factores, también se han desarrollado modelos que consideran simultáneamente todas las combinaciones de estos.

Un aspecto nuevo en el modelado de probabilidades de captura es la inclusión de covariables, así aspectos como la condición del ejemplar (peso, tamaño, tamaño de camadas, índices de condición física, estimadores de salud, etc.), variables ambientales, esfuerzos de colecta, estimadores de actividad reproductiva y otros aspectos cuantificables que se creen importantes, pueden incorporarse en los modelos para incrementar su poder para explicar los patrones de variación de los datos.

## *Modelos para Poblaciones Abiertas*

Cuando se considera que el tamaño de la población de interés cambia por la presencia de nacimientos, muertes, inmigración y emigración, se dice que es demográficamente abierta.

El modelo más conocido para poblaciones abiertas fue desarrollado en forma independiente por Cormack (1964), Jolly (1965) y Seber (1965), por lo que se le conoce como modelo de Cormack-Jolly-Seber.

Los parámetros fundamentales del modelo de Jolly-Seber son los siguientes:

$p_i$  Las probabilidad de captura de la muestra  $i$

$\theta_i$  Probabilidad de supervivencia de los animales en el tiempo  $i$  y hasta el periodo de recaptura  $i+1$ .

$B_i$  Número neto de nacimientos e inmigrantes entre los tiempos  $i$  e  $i+1$ , esto es, el número de individuos que se integran a la población susceptible de captura, incluye nacimientos e inmigración.

Como en el caso de los modelos para poblaciones cerradas, la familia de modelos de Jolly-Seber incluye variantes específicas para considerar distintas situaciones:

1. Modelo completo. Se denomina así a la situación en la que todos los parámetros varían con cada intervalo de tiempo. Un problema de este modelo es que debido a que el número de parámetros estimados es muy grande, la precisión es baja.

2. Modelos cerrados. Se conoce con este nombre a la situación en la que todos o por lo menos algunas de las  $\theta$  tienen o se asumen valores de 1, es decir, no hay muertes o emigración, sólo ocurren nacimientos e inmigración.
3. Modelos con capturas constantes. Se presentan en situaciones similares como en el caso anterior, pero ahora todas o por lo menos algunas de las probabilidades de captura  $p$  son o se asumen como constantes.
4. Modelos generalizados. En estos se incluyen parámetros adicionales, generalmente de grupos, tales como edad, sexo y otros, el objetivo es conocer las diferencias en probabilidades de supervivencia, captura y tamaño poblacional entre estos grupos, el análisis de estos grupos o estratos de la población se realiza en forma simultánea.
5. Modelos con covariables. Se incluyen variables auxiliares, generalmente del tipo continuo, como indicadores de condición o salud, calidad del hábitat o estimadores de la condición reproductiva para modelar los parámetros fundamentales de supervivencia y captura.

Una versión más simple del modelo Cormack-Jolly-Seber es el de Jolly-Seber, que únicamente considera dos parámetros: la supervivencia y las probabilidades de captura. Al incluir menos parámetros, tiene la ventaja de que los valores de dichos parámetros se estiman con mayor precisión.

### *Diseños Robustos*

En muchas situaciones puede ser conveniente utilizar tanto modelos para poblaciones cerradas como para abiertas (Pollock 1982; Kendall y Nichols 1995),

lo que se denomina como diseños robustos. Para estos se incluyen  $l$  periodos secundarios de muestreo dentro de cada uno de los  $k$  periodos primarios. El intervalo entre periodos secundarios sucesivos dentro de un periodo primario es corto, en muchos casos unos cuantos días, permitiendo analizar los datos con modelos desarrollados para poblaciones cerradas. Los periodos primarios consecutivos están separados entre sí por intervalos largos, probablemente uno o dos meses en muchos estudios, lo que hace necesario emplear modelos para poblaciones abiertas.

De acuerdo con Nichols (1992), la motivación original para este tipo de diseño es que las estimaciones de tamaño poblacional basadas en poblaciones abiertas se ven fuertemente sesgadas si los supuestos del modelo son violadas, mientras que existen numerosos modelos para poblaciones cerradas que, como se mencionó anteriormente, permiten estimaciones considerando varias fuentes de variación en las probabilidades de captura (Heterogeneidad individual, conducta, ocasión de trampeo).

Por otra parte, las estimaciones de supervivencia obtenidas con modelos para poblaciones abiertas son relativamente robustas o poco sensibles a desviaciones de los supuestos del modelo. Por estas razones Pollock (1982) recomienda estimar el tamaño de la población usando las historias de captura en periodos secundarios con modelos para poblaciones cerradas y las probabilidades de supervivencia usando las historias de captura en periodos primarios con modelos para poblaciones abiertas.

## *Los Métodos de Enumeración*

Las familias de métodos antes mencionados (para poblaciones demográficamente abiertas y demográficamente cerradas) son denominados métodos probabilísticos porque, como ya se mencionó, uno de los elementos es la determinación de las probabilidades de distintos aspectos, particularmente la supervivencia y la captura. Adicionalmente existe un conjunto de métodos que no estiman estas probabilidades, sino que se fundamentan en conteos progresivos de las capturas y recapturas, y se les denomina métodos de enumeración (Begon 1979). Entre estos métodos destaca el del Mínimo Número de Individuos Vivos (MNIV), propuesto por Krebs (1966). Los estudios en poblaciones de mamíferos de talla pequeña en México están basados principalmente en estos métodos (e. g. Chávez Tapia y Gallardo Villegas 1993, Sánchez-Cordero 1993, García-Estrada *et al.* 2002) y en algunos casos la descripción de la dinámica poblacional se ha fundamentado exclusivamente en la descripción de los datos de captura y recaptura (López-Wilchis y Torres Flores 2005).

Los métodos de enumeración y particularmente el MNIV tienen la ventaja de ser sencillos de aplicar. El principio es simple: los individuos pueden no ser capturados en uno o más periodos de tiempo específicos, pero si se sabe que estuvieron presentes en periodos previos o posteriores se asume que también lo están en el periodo o periodos en cuestión y se adicionan a los registrados en ese intervalo de tiempo, estimándose así el número total de individuos presentes (vivos). Un estimador de uso común para evaluar la exactitud de parámetros poblacionales cuando se emplea el MNIV es la trapabilidad. Se han propuesto por lo menos tres formas estimar la trapabilidad: la máxima (expresada como

porcentaje), mínima y la de Jolly (Krebs y Boonstra 1984). De estas tres medidas, la última parece poco adecuada en el caso de este estudio, porque uno de los objetivos es precisamente la comparación entre las estimaciones del método Cormack-Jolly-Seber y MNIV, de las otras dos opciones la trapabilidad máxima es el mejor estimador (Krebs y Boonstra 1984) y es el que se empleará en este estudio.

## MÉTODOS

Los 14 meses de muestreo (de diciembre de 1999 a mayo de 2001) definen un total de 13 periodos o intervalos de tiempo (Cuadro 2) para los bosques Intermedio y Maduro, en el caso del bosque recientemente perturbado (Joven), únicamente se contó con datos de 11 periodos. Se empleó el método probabilístico de Cormack-Jolly-Seber para estimar las probabilidades de supervivencia y captura para *Oryzomys chapmai* y *Peromyscus aztecus* en cada estado sucesional y, con fines de comparación, el método MNIV. Como el método MNIV no permite comparaciones entre distintos modelos (e. g. aquellos periodos pertenecientes a una misma temporada no difieren en tamaño poblacional vs. diferencias significativas entre meses de una temporada) se calcularon los tamaños poblacionales para cada periodo de muestreo con el método MNIV y con el método de Lindenmayer *et al.* (1998) que se describe más adelante, aún cuando el modelo Cormack-Jolly-Seber indique que otros modelos son más plausibles.



### *Modelo Probabilístico de Cormack-Jolly-Seber*

Debido a que en el Bosque Joven los tamaños muestrales (número de individuos) fueron relativamente pequeños, no fue posible un análisis que incluyera la variación en historias de capturas-recapturas debidas al sexo, ni a la edad. Tanto para *Oryzomys chapmani* como para *Peromyscus aztecus* se eliminó a los individuos juveniles y se consideró a machos y hembras como una sola categoría. Se construyeron y evaluaron un total de siete modelos para cada especie y estado sucesional. Estos siete modelos derivan de las combinaciones de considerar las probabilidades de captura y supervivencia como constantes o variables a través del tiempo, y en el segundo caso se estudiaron dos niveles de variación: el primero fue el análisis al nivel de periodo de colecta (igual al número de meses de muestreo en cada estado sucesional menos uno) y el segundo fue al nivel de temporada, para el que se agruparon los periodos de colecta en dos temporadas: la seca (de enero a mayo) y la de lluvias (de mayo a diciembre). En el Cuadro 3 se describe cada modelo y se señala la notación con la que se hace referencia a cada uno en el resto del texto.

#### *Selección del Modelo inicial*

Una vez generados todos los modelos, el criterio para seleccionar el mejor candidato (i. e., aquel que mejor se ajusta los datos) fue aquel que presenta el valor mas bajo de Criterio de Información de Akaike (AICc).

En algunos casos se ha sugerido usar la verosimilitud (*likelihood*) como criterio de selección, el cual se define como “La probabilidad hipotética de que un

evento que ya ha ocurrido produzca un resultado específico” La diferencia entre este concepto y el probabilidad de un evento es que este último se refiere a la predicción de un evento, en tanto que la verosimilitud se refiere a un evento ya ocurrido y del que se conoce el resultado. Lo que se hace es iniciar con un valor al azar para cada uno de los parámetros del modelo propuesto, evaluar que también se ajustan las predicciones con estos valores iniciales a los observados, se varían los valores iniciales, se verifica el grado de ajuste y, a partir de aquí, se van variando los valores iniciales hasta lograr el mejor ajuste posible. Es común calcular la verosimilitud como un logaritmo (*log-likelihood*), de la siguiente forma:

$$\ln(L) = -\left(\frac{n}{2}\right) \cdot [\ln 2\pi + (S^2) + 1]$$

Donde  $S^2 = \frac{SEE}{n}$ ,  $SEE = \sum_{i=1}^n e_i^2$  y  $e_i = y_i - \hat{y}_i = y_i - b_0 - b_1 x_i$

La verosimilitud tiene la desventaja de no considerar el número de parámetros del modelo. Es importante señalar que regularmente cuando se incrementa el número de parámetros aumenta la precisión con la que el modelo se ajusta a los datos, pero la precisión con que se estiman de los parámetros disminuye conforme aumenta el número de estos.

Una alternativa más robusta es el uso del *Criterio de Información de Akaike (AIC)*, el cual considera la verosimilitud del modelo más una “penalización” por cada parámetro que se incluye. Así aquellos modelos con alta verosimilitud pero que incluyen muchos parámetros serán penalizados más fuertemente que

aquellos que pudieran tener una verosimilitud moderada, pero alcanzada con relativamente pocos parámetros.

La tercera opción es el uso de la devianza, que se define como la diferencia entre  $-2\log(Likelihood)$  del modelo de interés y  $-2\log(Likelihood)$  del modelo saturado (aquel con un número de parámetros igual al tamaño muestral).

### *Estimación del grado de sobredispersión del modelo y Cálculo de factores de corrección*

Como ya se mencionó, la devianza es un estimador del grado de dispersión de los datos, una forma estandarizada de esta se obtiene al dividirla por sus grados de libertad (comúnmente designada como  $\hat{c}$ , o *c-hat*), se recomienda calcular ambas y, como una precaución, utilizar el valor más alto como estimador de sobredispersión. Una forma de estimar estos dos valores es el *bootstrap* paramétrico. Este es un método de remuestreo en el que se generan muestras de tamaño igual al de la muestra analizada, con la diferencia de que estos nuevos datos simulados *se ajustan perfectamente al modelo*, es decir, se generan historias de captura que cumplen exactamente con los parámetros derivados del modelo. Al dividir la devianza calculada de los datos originales por la media de la devianza de un número suficientemente grande de pseudomuestras generadas con el método de *bootstrap* paramétrico (en este estudio se utilizaron 1000) se obtienen un estimador de la dispersión de los datos originales, que puede ser usado como un factor de corrección para los parámetros del modelo.

### *Selección y descripción del modelo final, comparación con modelos alternativos*

Una vez corregidos los valores de los parámetros, se selecciona como el mejor aquel con el valor de Quasi-Criterio de Información de Akaike (Q-AIC) más bajo, se les denomina “*Quasi*” porque están corregidos para tamaños muestrales pequeños.

Una medida para estimar que tan bueno es un modelo en comparación con otro es el peso del Quasi-criterio de Información de Akaike (Peso Q-AIC). La relación entre el peso del modelo de interés y el del otro modelo con el que se desea comparar expresa directamente la proporción de bondad de ajuste del primero con respecto al otro.

### *Tamaño Poblacional*

Como ya se mencionó, el modelo Cormack-Jolly-Seber permite únicamente la estimación de dos parámetros: probabilidades de supervivencia y de captura. El tamaño poblacional se estimó con el método de Lindenmayer *et al.* (1998):

$$N=n/p$$

Donde  $N$  es el tamaño poblacional estimado,  $n$  es el número de animales capturados y  $p$  es la probabilidad estimada de captura.

## *Relación de la diversidad y de la estructura de la comunidad vegetal con los parámetros estimados en los modelos de captura-recaptura*

La relación entre las probabilidades de supervivencia y recaptura del mejor modelo y la riqueza de especies vegetales, la densidad de árboles y una medida de la diversidad basada en la abundancia proporcional, el índice de Shannon-Wiener se estimó con el coeficiente de correlación de rangos de Spearman (coeficiente no paramétrico). En el Cuadro 1 se muestran los valores que representan las características de la vegetación, tomados de Blanco Macias (2001).

### *Método de Enumeración del Mínimo Número de Individuos Vivos*

Además del tamaño poblacional (N) que se mencionó previamente, se estimó el porcentaje de trapabilidad máxima:

$$\text{Trapabilidad Máxima} = 100 * \sum_{i=1}^n \left( \frac{\text{no. capturado de la muestra } i}{\text{no. conocido de ejemplares vivos en la muestra } i} \right)$$

Donde  $n$  es el número de periodos de muestreo.

## RESULTADOS

### *Oryzomys chapmani* Thomas, 1898

#### *Método Probabilístico de Cormack-Jolly-Seber*

Se capturaron, marcaron y liberaron un total de 277 ejemplares adultos. Los hallazgos más relevantes fueron publicados, en el Apéndice se incluye una copia del artículo. El promedio de capturas por ejemplar fue bajo en los tres estados sucesionales y como muestran los intervalos de 95% de confianza para el número promedio (entre paréntesis), no difirieron significativamente entre sí: Bosque Joven 1.29 (1.10-1.47), Bosque Intermedio 1.17 (1.01-1.33) y Bosque Maduro 1.33 (1.19-1.47). A continuación se describen las variaciones en probabilidades de supervivencia, de captura, y proporción de sexos entre estado sucesionales.

*Bosque Joven.* Se marcaron un total de 73 ejemplares, de los que el 18% se capturó en dos ocasiones, 1% en tres y un individuo en siete periodos. No se observó efecto estadísticamente significativo de individuos transitorios ( $\chi^2=0.29204$ ;  $P=0.77025$ ) ni efecto del trampeo ( $\chi^2=0$ ;  $P=1$ ). De las 1000 simulaciones 298 ( $P=0.298$ ) mostraron una devianza mayor que la observada en el modelo con el valor más bajo de QAIC. Después de corregir los valores por sobredispersión el mejor modelo fue el reducido ( $\Phi, p$ ), esto es, aquel en el que tanto la supervivencia como las probabilidades de captura son constantes (Cuadro 3). Este modelo es apoyado por los datos en más de 450% que el segundo mejor modelo candidato. De acuerdo a este modelo la probabilidad de captura promedio de ejemplares en este estado sucesional es 0.46, mientras que la de supervivencia es de 0.369.

Se registraron 27 hembras y 46 machos, que determinan una proporción de 1:1.7, que difirió significativamente de 1:1 ( $X^2=4.94$ , g. l.=1,  $P=0.0261$ ). El tamaño poblacional estimado fue de 169 individuos/ha (Cuadro 3).

*Bosque Intermedio.* En este estado sucesional se marcaron 87 ejemplares, el 90.5% de ellos se capturaron una ocasión, 5% en dos y 2.35% en tres. La máxima permanencia la mostró un ejemplar capturado en siete periodos consecutivos. No se detectó efecto significativo de individuos transitorios ( $X^2=1.2863$ ;  $P=0.19832$ ) ni del trampeo ( $X^2=-0.96742$ ;  $P=0.3333$ ). De las 1000 simulaciones 198 ( $P=0.98$ ) mostraron devianzas mayores a la observada el mejor modelo candidato. Después del ajuste para eliminar el efecto de la sobredispersión el mejor modelo fue  $\Phi, p_t$ , con el tiempo agrupado en temporadas, aunque las historias de captura apoyan este modelo sólo ligeramente en grado mayor (104%) que el reducido. Debido a que ambos modelos están anidados aplicamos una prueba de relaciones de verosimilitud, no encontrándose diferencias estadísticamente significativas entre ambos modelos ( $X^2=2.219$ , g. l.=1,  $P=0.1363$ ), por lo que se seleccionó al modelo reducido como el más parsimonioso (Cuadro 3). La supervivencia en este estado sucesional mostró un valor un poco más alto que en el Bosque Joven, pero la probabilidad de captura fue 2.5 veces más pequeña (Cuadro 3). A partir de los valores de supervivencia y captura, y sus desviaciones estándar se construyeron intervalos del 95% de confianza para cada parámetro, los cuales muestran que tanto para la supervivencia como para las probabilidades de captura en los estados sucesionales Joven e Intermedio no existen diferencias significativas (Cuadro 1).

Las hembras estuvieron representadas por 35 ejemplares y los machos por 52. La proporción de sexos fue 1:1.48, que no es estadísticamente diferente de 1:1 ( $X^2=3.32$ , g. l.=1,  $P=0.0683$ ). Se estimó el tamaño poblacional en 230 individuos por hectárea.

*Bosque Maduro.* La muestra estuvo constituida por 117 ejemplares, 77.77% de los cuales se capturaron en una ocasión, 19% en dos, y el tiempo máximo de permanencia se observó en dos ejemplares capturados en cinco periodos. No se observaron diferencias significativas debidas a individuos transitorios ( $X^2=0.072779$ ;  $P=0.47099$ ) o al trampeo ( $X^2=-0.51471$ ;  $P=0.60675$ ). De las 1000 simulaciones 556 mostraron devianzas mayores que el mejor modelo candidato ( $P=0.556$ ). Los valores ajustados por sobredispersión indican que el modelo completo ( $\Phi_t, p_t$ ), con el tiempo expresado como temporadas, es el que mejor explica el patrón de las historias de captura en este estado sucesional. Este modelo fue apoyado fuertemente por los datos, once veces más que el segundo mejor modelo. La prueba de relación de verosimilitudes muestra diferencias significativas ( $X^2=7.052$ , g. l.=1;  $P=0.0079$ ) entre el modelo completo y el segundo mejor modelo ( $\Phi, p_t$ ), por lo que consideramos el primero como el más adecuado. La supervivencia varía de 0.509 en la temporada seca a menos de la mitad de este valor en la temporada lluviosa (0.2124). Las probabilidades de captura fluctuaron de 0.275 en la temporada seca a 0.99 en la de lluvias.

La muestra estuvo constituida por 57 hembras y 60 machos, que determinan una proporción de 1:1.05, que no difiere significativamente de 1:1 ( $X^2=0.7815$ , g. l.=1,  $P=0.7812$ ). Para la temporada seca se estimó el tamaño



poblacional de 309 individuos por hectárea, mientras que en la de lluvias fue de 42 (Cuadro 3).

#### *Método de Enumeración del Mínimo Número de Individuos Vivos*

Como se muestra en el Cuadro 6, el promedio estimado del número de individuos presentes va de 7.5 (Bosque Intermedio) a 11.14 (Bosque Maduro), con el Bosque Joven mostrando un valor prácticamente idéntico al del Intermedio (7.75). Además del promedio más alto de número de individuos, el Bosque Maduro muestra oscilaciones más pronunciadas que los otros dos estados sucesionales: de cuatro individuos en el periodo 1 a 24 en el segundo y después a seis en el tercero, de 35 individuos en los periodos seis, de cinco en el periodo cinco a 35 en el seis y después a 11 en el siete.

La tratabilidad mostró valores muy altos (más del 93%) y similares entre los tres estados sucesionales (Cuadro 6). Destaca el hecho de que en el periodo cinco en el Bosque Maduro el valor desciende hasta el 55.5% con una estimación de nueve individuos.

#### *Relación entre parámetros demográficos y características de la vegetación*

En el caso del Bosque Maduro en que las probabilidades de supervivencia y captura, y por lo tanto tamaño poblacional, mostraron diferencias a través del tiempo, se calcularon los promedios para cada parámetro y este valor fue el considerado en el cálculo del coeficiente de correlación de Spearman. El tamaño

poblacional mostró correlación estadísticamente significativa con la diversidad (índice de Shannon-Wiener) y la densidad arbustiva (Cuadro 7).

### *Peromyscus aztecus* (Saussure, 1860)

#### *Método Probabilístico de Cormack-Jolly-Seber*

Se incluyeron en el análisis un total de 323 ejemplares: 40 del Bosque Joven, 164 del Intermedio y 119 del Maduro. El promedio de recapturas en el Bosque Joven fue 2.125, para el Bosque Intermedio 1.86 ocasiones y 2.067 para el Maduro. El mayor tiempo de permanencia de de 11 meses.

*Bosque Joven.* - La muestra estuvo representada por 17 hembras y 23 machos, que definen una proporción 1:1.35, que no difiere significativamente de 1:1 ( $P=0.4295$ ). No se encontraron evidencias de efecto significativo de organismos transitorios ( $X^2=14.3314$ ,  $P=0.8893$ ) ni efectos por el trapeo ( $\text{Chi}^2=1.5243$ ,  $P=0.12743$ ).

El mejor modelo del conjunto de candidatos fue  $\Phi_{t(\text{temporadas})}, p$  (Cuadro 8) con un valor de *c-hat* de 7.209, y un valor de QAICc muy similar a los mostrados en el modelo completo con el tiempo expresado en temporadas. Después de 1000 simulaciones, 227 mostraron valores mayores ( $P>0.227$ ). El valor promedio de *c-hat* de las simulaciones fue 6.241, lo que genera un factor de corrección de 1.155. Al ajustar los parámetros de los modelos candidatos con este valor, el primer modelo se sigue manteniendo como el mejor candidato. De los siguientes modelos  $\Phi, p$  es el más relacionado y está anidado con el primero, pero la prueba de

relaciones de máxima verosimilitud muestra que significativamente difieren ( $\chi^2=6.338$ , g. l.=1,  $P= 0.0118$ ), por lo que se mantuvo como el mejor modelo aquel con variaciones a través del tiempo (expresado en temporadas) en la supervivencia y probabilidades de captura constantes. Las probabilidades de captura son de 0.54, las probabilidades de supervivencia en la temporada seca fueron de 0.822 mientras que en la de lluvias disminuye a 0.507 (Cuadro 9).

*Bosque Intermedio.*- En la muestra estuvieron incluidas 80 hembras y 84 machos, que representan una proporción 1:1.05, que no difiere significativamente de 1:1 ( $P=0.8148$ ). Las historias de captura no muestran efectos significativos de individuos transitorios ( $X^2=225.8004$ ,  $P=0.58402$ ) o efecto del trampeo sobre las frecuencias de captura y recaptura ( $X^2=-1.404$ ,  $P=0.052327$ ).

De los siete modelos candidatos a explicar las variaciones en historias de captura  $\Phi$ ,  $p_{t(Periodos)}$  se mostró como el más adecuado, con un valor de  $\hat{c}$  8.632. De 1000 simulaciones, 68 ( $P=0.068$ ) mostraron valores mayores al calculado para el modelo. Estos dos valores definen un factor de corrección de 1.1171 (Cuadro 8). Una vez ajustaos los valores de los parámetros del Criterio de Información de Akaike el mejor modelo fue aquel en que la supervivencia se mantiene como constante y las probabilidades de captura varían a través del tiempo expresado como periodos de colecta (Cuadro 9). La comparación del mejor modelo con el reducido (aquel en el que ambos parámetros son constantes) con la prueba de relación de verosimilitudes muestra que ambos modelos difieren significativamente ( $X^2=54.408$ , g.l.=12,  $P<.0001$ ), por lo que el modelo final seleccionado para este estado sucesional es  $\Phi$ ,  $p_{t(Periodos)}$ . La supervivencia de *Peromyscus aztecus* en el

Bosque Intermedio es de 0.679 y las probabilidades de captura son en promedio 0.559, con extremos de 0.134 al final de la temporada de lluvias (P9) a 1 a mediados de la temporada seca (P11) (Cuadro 9).

*Bosque Maduro.*- La muestra estuvo constituida por 66 hembras y 53 machos a diferencia de los otros dos estados sucesionales, el predominio es de hembras (1:0.8), aunque no difiere significativamente de 1:1 ( $P=0.2712$ ). Al igual que en los bosques Joven e Intermedio, tampoco se encontró efecto significativo de individuos transitorios ( $X^2=12.344$ ,  $P=0.97575$ ) o del trampeo ( $X^2=-1.9404$ ,  $P=0.069432$ ).

Una vez ajustados los parámetros para eliminar sobredispersión por variación extrabinomial (factor de corrección 1.322), el mejor modelo fue el completo con el tiempo agrupado en temporadas ( $\Phi_{t(Temporadas)}$ ,  $p_{t(Temporadas)}$ ). Sin embargo, las pruebas de relaciones de verosimilitud demuestran que no existen diferencias estadísticamente significativas entre este modelo y  $\Phi_{t(Temporadas)}$ ,  $p$  ( $X^2=3.513$ , g.l.=2,  $P=0.0609$ ), por lo que este último fue seleccionado como el más parsimonioso, ya que no difiere significativamente del mejor modelo e incluye menos parámetros (Cuadro 8). De acuerdo a este modelo en la temporada seca la probabilidad de supervivencia es de más del 75%, mientras que en la de lluvias se reduce a cerca al 48% y la probabilidad de captura es de 0.696 (Cuadro 9).

#### *Método de Enumeración del Mínimo Número de Individuos Vivos*

Los tamaños poblaciones estimados partir del MNIV muestra el mayor número de individuos en Bosque Intermedio (en promedio 24), con el Bosque Joven con la cantidad más baja, únicamente 8 individuos en promedio. El Bosque

Maduro mostró un promedio de 19 ejemplares (Cuadro 10). A pesar de las diferencias en las estimaciones, el patrón general de los tres estados sucesionales es similar: un incremento fuerte en la temporada seca desde noviembre hasta abril y un descenso a inicios de la temporada de lluvias en mayo (Figura 2).

La trapabilidad mostró valores similares en los tres estados sucesionales y no se aprecia algún patrón en la variación de este aspecto a través del tiempo (Cuadro 10).

#### *Relación entre Parámetros Demográficos y Características de la Vegetación*

Al igual que para *Oryzomys chapmani*, en aquellos parámetros en que el modelo seleccionado para explicar las variaciones en historias de captura-recaptura no fue el reducido, los valores correspondientes a meses o temporadas fueron promediados para obtener un valor único y fue el empleado para estudiar las correlaciones con los atributos de la vegetación. Para esta especie no se encontró correlación significativa entre ningún par de variables demográficas y características de la vegetación (Cuadro 11).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

### *Modelos de Análisis de Datos de Captura-Recaptura*

En México se ha publicado una cantidad considerable de estudios con base en los métodos de captura-recaptura, algunos de los cuales se retoman más adelante; el análisis de los datos ha sido principalmente por medio de los métodos

de enumeración, tales como el Mínimo Número de Individuos Vivos (MNIV) propuesto por Krebs (1966). Aunque este método presenta algunas ventajas importantes, como por ejemplo, que los cálculos son más sencillos en comparación con los métodos probabilísticos, varios estudios basados en simulaciones indican que los métodos de enumeración son estimadores con sesgos negativos (subestimación) del tamaño de la población (Nichols y Pollock 1983, Sánchez-Cordero *et al.* 1997), aunque las estimaciones son proporcionales a las obtenidas por métodos probabilísticos (Slade y Blair 2000).

Un problema adicional es que este sesgo no es consistente a lo largo del estudio, es más elevado al inicio y al final de los intervalos de tiempo que en los periodos intermedios (Pocock *et al.* 2004), por lo que es recomendable usar conteos más que las estimaciones del método MNIV, aunque los conteos a su vez no son apropiados para comparaciones interespecíficas de abundancias, aún con protocolos estandarizados de trampeo (Slade y Blair 2000). Por otra parte, el método MNIV fue propuesto como una alternativa a los métodos probabilísticos debido a la demostración de la violación del supuesto de igualdad de probabilidades de captura entre los individuos marcados y los que no lo estaban, específicamente en su estudio sobre *Microtus californicus*: un segmento de la población marcada que se recapturaba con mayor frecuencia (probablemente heterogeneidad o trampofilia). Este supuesto sí se cumplió en el presente estudio, lo cual determina que el método probabilístico de Cormack-Jolly-Seber es válido.

Una ventaja adicional de los métodos probabilísticos es que tienen asociadas pruebas para evaluar los efectos de tres fuentes de variación, o bien, incorporarlos a modelos específicos: variaciones a través del tiempo, efecto del

método de captura y de marca (síndromes de trampofilia y trampofobia) y heterogeneidad debida a que los individuos presentan probabilidades de captura dependientes de su edad, sexo, nivel social o alguna otra característica inherente (Menkens y Anderson 1988). Los métodos de enumeración no permiten esta evaluación y, cuando alguno de estos factores es significativo, no pueden ser incorporados en las estimaciones.

Por otra parte, aunque el tamaño poblacional es una característica muy importante y ha sido la variable de interés en muchas investigaciones ecológicas y en muchos programas que involucran el manejo y conservación de poblaciones animales (Nichols y MacKenzie. 2004) y es comúnmente estudiado en los casos en que se aplican métodos de enumeración, históricamente la estimación de este aspecto, junto con la de la tasa de nacimientos, han sido la debilidad más fuerte del modelo de Jolly-Seber clásico, debido a que estos parámetros están basados en supuestos no demostrables (Cooch y White 2002). El modelo de Cormack-Jolly-Seber no incluye estos parámetros, por lo que no adolece de este problema. La estimación del tamaño poblacional con el método de Lindenmayer *et al.* (1998), posterior a la aplicación del método Cormack-Jolly-Seber, minimiza este problema.

Una ventaja adicional en estudios como este, en que el tamaño de la muestra es moderado, es que al no incluir estos parámetros, la estimación de los restantes es más robusta. Por ejemplo, en el caso del modelo completo ( $\Phi_t p_t$ ) para el Bosque Maduro, considerando el tiempo como periodos de colecta (14), el modelo de Jolly-Seber requiere la estimación de 13 valores de supervivencia, 13 de captura, 13 de tasa de cambio del tamaño poblacional y uno de tamaño

poblacional inicial, es decir 40 parámetros. El modelo Cormack-Jolly-Seber para esta misma situación incluye 26 parámetros: 13 de supervivencia y 13 de captura.

### *Supervivencia*

Como ya se mencionó antes, debido a que la cantidad de ejemplares jóvenes capturados fue muy baja, tanto para *Oryzomys chapmani* como para *Peromyscus aztecus*, estos no fueron incluidos en el estudio, por lo que todos los ejemplares pueden ser considerados como adultos y probablemente residentes permanentes (*i. e.*, individuos establecidos en el área de estudio), supuesto que se ve fortalecido por el hecho de que para ambas especies en ninguno de los tres estados sucesionales se encontró efecto estadísticamente significativo de individuos transitorios. Como se discute con mayor detalle más adelante, la actividad reproductiva en *O. chapmani* en la zona de estudio ocurre principalmente entre febrero y mayo, con algunos eventos esporádicos en agosto. En *Peromyscus aztecus* ocurre algo similar, aunque las evidencias indican que el periodo reproductivo es un poco más amplio, registrándose evidencias de febrero a junio.

Tomando como referencia conservadora para ambas especies que la reproducción ocurra en abril y que, en promedio, los ejemplares fueron recapturados 1.26 ocasiones (meses) para *O. chapmani* y 2.05 para *P. aztecus*, a partir de diciembre, mes en que se inició el muestreo, se tiene que la vida promedio de un adulto es de 11 a 12 meses para la primera especie y un mes más para la segunda.



El valor promedio de 11 a 12 o 13 meses, según la especie, es similar a lo observado en *Peromyscus maniculatus*, para el que se indica que del 94 al 99% de la población no sobrevive más de un año (Terman 1968), para *Neotomon alstoni* en una zona templada del centro de México Chávez Tapia y Gallardo Villegas (1993) encontraron que la supervivencia del 50% de los adultos estuvo entre 75 y 105 días. Para *Heteromys desmarestianus* el 20% del total de individuos capturados por tres meses o más dentro del área de estudio (Sánchez-Cordero 1993), aunque esta estimación incluyó a ejemplares jóvenes que eventualmente se dispersan a otras zonas.

Como ya se mencionó, para *O. chapmani* en los estados sucesionales Joven e Intermedio (Cuadro 3) el mejor modelo indica que la supervivencia es constante a través del tiempo, mientras que en el Maduro existen diferencias entre temporadas, con un promedio de 0.3605. Los valores indican una relación inversamente proporcional entre supervivencia y grado de madurez del bosque. Para *P. aztecus* el patrón es más complejo y no se observa alguna tendencia o relación entre estos dos aspectos. Las diferencias observadas en las probabilidades de supervivencia pueden ser vistas como flexibilidad demográfica, similar a la que se ha observado en otras especies de mamíferos en ambientes naturalmente fragmentados y puede ser un importante atributo que permite la persistencia en hábitats de calidad pobre (Adler y Wilson 1987; Dickman y Doncaster 1989).

Otros estudios muestran relaciones diversas, lo que puede indicar sensibilidad diferencial de las especies a los efectos de la perturbación. Por ejemplo en *Peromyscus mexicanus* las variaciones en la densidad poblacional

corresponden mejor con cambios climáticos que a perturbaciones debidas a actividades humanas (Martínez-Gallardo 1995), mientras que *Apodemus sylvaticus* muestra mayor supervivencia en zonas sin disturbios (Dickman y Doncaster 1989).

La calidad del entorno para satisfacer los requerimientos de los animales pueden eventualmente afectar los parámetros de historia natural. Por ejemplo, Adler y Wilson (1987) desarrollaron un modelo simple que relaciona la demografía con lo adecuado del ambiente. De acuerdo con este modelo la supervivencia y otros parámetros se incrementan a lo largo de un gradiente de adecuación ambiental. Asumiendo que en el Bosque Maduro se presenten las condiciones más adecuadas para *O. chapmani* y *P. aztecus*, nuestros resultados concuerdan con este modelo para la primera especie (Cuadro 3), mostrando un incremento de las probabilidades de supervivencia entre el estado sucesional Joven (0.369) y los estados Intermedio (0.411) y Maduro, si se promedian los valores de las temporadas seca y de lluvias (0.509 y 0.212, respectivamente), mientras que *P. aztecus* no muestra concordancia con el modelo, el valor promedio de supervivencia más bajo es el del Bosque Maduro (0.626) y el más alto en el Intermedio (0.679).

Para otras especies de roedores de zonas templadas como por ejemplo *Phyllotis darwini* se sabe que las fluctuaciones climáticas tienen efecto en distintos aspectos demográficos (Lima *et al.* 2001), mientras que para aquellos que habitan en zonas más calidas como *Heteromys desmarestianus* se ha observado que el tamaño poblacional y la reproducción están limitados por la disponibilidad de alimento (Sánchez-Cordero 1993).

Los resultados no apoyan la hipótesis alternativa de mayor probabilidad de supervivencia en el Bosque Maduro que en el Joven para las dos especies estudiadas.

### *Probabilidades de Captura*

Las probabilidades de captura pueden ser un reflejo de la cantidad de movimiento de los individuos, lo que a su vez puede deberse a la necesidad de buscar alimento o bien una pareja reproductiva. Para *O. chapmani* la primera explicación no se ve apoyada por los resultados, ya que el bosque Maduro es el único estado sucesional en que se observó que las probabilidades de captura difieren entre temporadas, sin embargo el patrón es contrario a lo esperado si la disponibilidad de alimento fuera el factor determinante de la movilidad y eventual probabilidad de captura: en la temporada seca en que disminuye la cantidad de alimento se esperaría que la supervivencia disminuyera y las probabilidades de captura se incrementaran, pero las estimaciones de los parámetros muestran el patrón contrario (Cuadro 3).

La alternativa de alta movilidad y, por lo tanto, mayor probabilidad de captura asociada a actividad reproductiva, parece ser coherente con los valores observados de mayor probabilidad de captura en la temporada seca que en la de lluvias. En este estudio la mayor cantidad de evidencias de actividad reproductiva, particularmente machos con testículos escrotados se observó entre los meses de febrero y mayo en los estado sucesionales Intermedio y Maduro, aunque en Bosque Joven también se observaron a la mitad de la temporada de lluvias, en el

mes de agosto, aunque con baja frecuencia. Se capturaron ejemplares jóvenes principalmente en febrero y mayo y, algunos en junio y agosto. Este patrón de máxima actividad reproductiva y nacimiento de las crías en la temporada más favorable, al inicio de la temporada de lluvias se ha observado en otras especies y es una estrategia que maximiza la disponibilidad de recursos alimentarios para los individuos jóvenes (Chávez Tapia y Gallardo Villegas 1993). Para varias especies de *Peromyscus* se ha registrado el mismo patrón de actividad reproductiva elevada a partir de la primavera y a través del verano en correlación con los meses de mayor número de horas luz (Banks 1967, MacMillen 1964).

Para *P. aztecus* solo en el Bosque Intermedio el mejor modelo incluye diferencias en probabilidades de captura, aunque no al nivel de temporadas, sino de periodos. Agrupando y promediando estos valores por temporadas, se observa que a diferencia de *O. chapmani* en la temporada de lluvias las probabilidades de captura son del 33%, mientras que en la seca se incrementan a 55.9%. En los estados sucesionales Joven y Maduro las probabilidades de captura no varían a través del tiempo (Cuadro 9). A diferencia de *O. chapmani* las variaciones entre temporadas son compatibles con la hipótesis de que la movilidad está limitada o afectada por la disponibilidad de alimento. Aún cuando las evidencias reproductivas, principalmente la presencia de machos con testículos escrotados coincide con lo observado en *O. chapmani*, es decir, a finales de la temporada seca e inicio de la de lluvias, parece probable que para *P. aztecus* en el Bosque Intermedio es la búsqueda de alimento el elemento principal que determina la cantidad de desplazamientos, más que la actividad reproductiva.

Para *O. chapmani* la hipótesis alternativa es verdadera únicamente si se consideran las probabilidades de captura de los bosques Joven y Maduro, pero al incluir las del Intermedio, este muestra valores mucho más bajos que los dos anteriores, lo que no es coherente con la hipótesis alternativa ni con la nula. *P. aztecus* muestra valores consistentes con la hipótesis alternativa.

### *Proporción de Sexos*

La desviación de la proporción de sexos de 1:1 con exceso de machos observado únicamente en el estado sucesional Joven en *O. chapmani* parece ser una respuesta común de algunas especies de roedores a las perturbaciones, aunque el predominio de machos o hembras no parece una tendencia clara. Para el caso de *P. aztecus* aún cuando la proporción de sexos no mostró diferencias significativas, el Bosque Joven fue en el que se observó la diferencia más grande en dicha proporción (1:1.35). Los estudios acerca de *Peromyscus aztecus* y *Reithrodontomys fulvescens* en bosques mesófilos de montaña en el estado de Jalisco (Vázquez *et al.* 1999-2000) y *Oryzomys palustris* en ambientes templados (Joule y Jameson 1972, Park y Nowiowski-Slepowron 1972) muestran el mismo patrón. A diferencia de dichos estudios, en una selva baja caducifolia no se observaron diferencias en proporción de sexos en seis especies de roedores (no se registró a *O. chapmani* entre ellas) en hábitats perturbados y no perturbados en la sierra de Huautla, en el estado de Morelos (García-Estrada *et al.* 2002). Para *O. longicaudatus* en el sur de Chile se encontró que la proporción de sexos está sesgada hacia los machos (Murúa *et al.* 1986). La proporción de sexos 1:1 ha sido

señalada para *Peromyscus maniculatus* y *P. leucopus* (Gounddie y Vessey 1986, Wolff y Durr 1986).

Los resultados obtenidos para *P. aztecus* son contrastantes para especies del mismo género en los Estados Unidos, en las que típicamente existe un exceso de machos (Terman 1968), aunque es importante mencionar que estos estudios se han realizado en ambientes distintos a los de este estudio. La explicación más común de predominio de machos es que estos tienen áreas de actividad más grandes que las hembras y por lo tanto están más expuestos a la captura (Towsend 1935, citado en Terman 1968). Sin embargo estudios de una colonia de laboratorio de *P. maniculatus* mostró que nacen significativamente más machos que hembras (Terman y Sassaman 1966).

Los resultados contradicen lo esperado a partir de lo conocido en roedores de otros bosques mesófilos para las dos especies estudiadas, porque para *O. chapmani* el Bosque Joven fue el único que mostró diferencias significativas en la proporción de sexos, pero esta favorece a los machos, no a las hembras como se ha observado en otros estudios, mientras que para *P. aztecus* no se observaron diferencias en la proporción para ninguno de los estados sucesionales estudiados.

### *Tamaño Poblacional*

Como ya se mencionó, no existen muchos estudios con la aplicación de métodos de captura-recaptura para especies del género *Oryzomys*. En uno de ellos sobre *Oryzomys capito* en bosques de Panamá, al contrario de este estudio, se observó la densidad más alta en la temporada de lluvias (de 3.21 a 4.48

individuos por hectárea), mientras que en la seca fue de 0.247 (Fleming 1970), Las estimaciones anteriores a primera vista parecen muy bajas en comparación con las obtenidas en este estudio, incluidas las obtenidas para *P. aztecus* (Cuadro 9), particularmente con las del estado Maduro en la temporada seca para *O. chapmani* (309 individuos por hectárea) o 207 para *P. aztecus* en el Bosque Maduro, pero existen dos factores que pueden explicarlas. En primer lugar las estimaciones de Fleming (1970) son el resultado de la división del número de ejemplares capturados por unidad de superficie, mientras que en este estudio el número de individuos capturados en la temporada seca fue de 85, lo que incrementa la estimación es la división entre probabilidad de captura, la cual no es incluida en la estimación de Fleming (1970). El uso de los conteos totales presenta los mismos sesgos que las estimaciones de tamaño poblacional por el método MNIV ya mencionados, aunque no tiene el problema de la desigualdad del sesgo en los periodos iniciales y finales.

Por otra parte, debido a que en este estudio el modelo que mejor explica la variación en las historias de captura en varias situaciones (Bosques Joven y Maduro para *P. aztecus* y los tres en *O. chapmani*) es aquel en que no existen variaciones significativas entre temporadas o todo el lapso de tiempo comprendido en el estudio, los meses que integran cada temporada o el ciclo completo, respectivamente, el número de individuos capturados fue suma de los capturados en cada situación (Temporadas o todo el estudio). A diferencia de esto, Fleming (1970) menciona únicamente dos meses para cada una de sus estimaciones. Un patrón de este tipo, aún cuando existiera, no puede ser documentado por métodos

de enumeración porque no se ha desarrollado para ellos una estrategia para decidir la agrupación, a menos que las estimaciones fueran idénticas.

Como se muestra a continuación es probable que, al considerar las agrupaciones temporales y la ponderación entre probabilidades de captura, muchas de las estimaciones de estudios basados en métodos de enumeración arrojen estimaciones similares a las aquí mencionadas. Por ejemplo, para *Oryzomys alfaroi* y otras cuatro especies de roedores en una selva tropical en la Reserva de Biología Tropical Chamela en el estado de Jalisco (Sánchez-Cordero *et al.* 1997) se presentan datos de tamaño poblacional y algunos datos sobre recapturas. Desgraciadamente, para esta especie es para la única que no muestran probabilidades de captura, por lo que no es factible una comparación directa con los resultados aquí obtenidos, pero sí se toman los datos de *Peromyscus mexicanus* resulta que el número máximo de ejemplares capturados (no es claro si son capturas únicas o incluye recapturas) es 77 (se muestran datos por sesión de trampeo, no periodos, aunque las sesiones si estaban agrupadas en ellos, de 3 a 4 por mes), mientras que la probabilidad de captura para la misma sesión fue de 0.22, lo que da un total de 250 individuos por hectárea (los valores originales se mencionan para 1.4 ha), en una sola sesión (noche) de trampeo. De la misma forma, si se asume conservadoramente que el primer periodo o mes de muestreo incluye las primeras tres sesiones (noches de trampeo), sumando las capturas, ajustándolas a una hectárea y dividiéndolas entre el promedio de probabilidades de captura de las tres sesiones se obtienen 303.42 individuos por hectárea. Si como hemos encontrado para *O. chapmani* en este estudio, se demostrara que no existen diferencias entre los meses de cada temporada, habría



que calcular el número total de individuos capturados (sin incluir recapturas) en cada temporada y dividirlos entre las probabilidades de captura, lo que arrojaría un valor más alto aún.

Aunque las estimaciones numéricas son muy importantes, actualmente se está presentando un movimiento que hace énfasis en la prueba de hipótesis de interés biológico, por ejemplo la existencia de dimorfismo sexual en supervivencia o mayor supervivencia de ejemplares adultos que jóvenes, más que la estimación de cantidades numéricas como el tamaño de la población o la tasa de supervivencia (Lebreton *et al.* 1992, Nichols 1992, Shanker 2000).

Finalmente, existen otros factores que aunque no fueron evaluados en este estudio se sabe que afectan aspectos demográficos de los animales. Una de estas son las características físicas de los fragmentos, tales como su tamaño y forma, que indirectamente actúan sobre las poblaciones en diferentes formas. Como ya se mencionó, una de las características de los bosques mesófilos es que por las características climáticas en que se desarrollan se encuentran naturalmente fragmentados, a lo que se adiciona el efecto de las actividades antropogénicas. Las condiciones ambientales pueden variar con el tamaño del fragmento (Sousa 1984), por lo que las subpoblaciones que habitan diferentes regiones del fragmento pueden diferir en estructura de edades, composición genética y característica de las historias de vida (Thompson 1984).

Para las dos especies estudiadas las evidencias contradicen la hipótesis alternativa de mayor abundancia de roedores en el Bosque Joven como resultado de una mayor disponibilidad de alimento.

# CAPÍTULO III: ÁREAS DE ACTIVIDAD DE *Oryzomys chapmani* Thomas, 1898 Y *Peromyscus aztecus* (Saussure, 1860)

---

## INTRODUCCIÓN

### *Los Conceptos de Ámbito Hogareño y Área de Actividad*

Muchos animales no son nómadas, sino que viven en áreas confinadas donde realizan sus actividades diarias, tales áreas se denominan ámbito hogareño (Powell 2000), que puede ser visto como el concepto de hogar y las implicaciones asociadas a este termino en la experiencia humana aplicadas a la conducta de los animales silvestres (Stickel 1968). El estudio de los movimientos de los seres vivos es un tema que ha atraído la atención de los naturalistas de hace mucho tiempo. El ámbito hogareño, área de habitación, área de campeo o dominio vital se define como el área recorrida por los individuos en sus actividades normales de recolecta de alimento, apareamiento y cuidado de las crías (Burt 1943). Es importante mencionar que en este tema existen cierta confusión y polémica acerca de las diferencias entre los conceptos de ámbito hogareño y área de actividad. El ámbito hogareño se define como la suma de los sitios (áreas) en que se encuentra un animal en un ciclo de 24 horas (Harvey y Barbour 1965), cuando la estimación del tamaño de la superficie se realiza en otro intervalo de tiempo, es preferible referirse a ella como área de actividad. Las áreas de actividad animal han jugado un papel importante en los estudios ecológicos, iniciando con Seton 1909 (citado en Dixon y Chapman 1980).

La definición operacional de ámbito hogareño es problemática, sobretudo en lo que se refiere a los viajes ocasionales, quizá de naturaleza exploratoria, que por definición no se consideran como parte del ámbito hogareño. No existen estándares de cuando incluir en el ámbito hogareño de un animal áreas que el animal visita ocasionalmente o a las que nunca visita después de la exploración inicial. Muchos investigadores definen el ámbito hogareño operacionalmente para incluir únicamente áreas de uso (Powell 2000). Sin embargo, los animales pueden estar familiarizados con áreas que no usan. Las áreas con poca disponibilidad de alimento pueden no ser visitadas por ello, pero este conocimiento deriva de que el animal está familiarizado con ellas, y la polémica es si deben ser incluidas o no en el ámbito hogareño. Otras áreas con alimento pueden no ser visitadas en periodos específicos de tiempo únicamente por azar

El tamaño de ámbitos hogareños y áreas de actividad se ve influenciado por diversos factores, entre los que destacan hábitos alimentarios, tamaño corporal y requerimientos metabólicos (Swihart, Slade y Bergstrom 1988), relaciones entre conspecíficos y con miembros de otras especies, así como por la disponibilidad de recursos (Gittleman y Harvey 1982; Gese *et al.* 1988; Swihart *et al.* 1988), sexo y sistema de apareamiento (Ostfeld 1985; Clutton-Brock 1989), modo de locomoción (Eccards *et al.* 2004), nivel trófico (McNab 1963) y diferencias en la productividad del hábitat (Harestad y Bunnell 1979). El tamaño del ámbito hogareño y del área de actividad están fuertemente correlacionados con la estrategia de forrajeo del animal y, esta a su vez, con la naturaleza física de la distribución de los artículos alimentarios (Schroder 1979).

La importancia de estos factores varía en distintos grupos. Por ejemplo, comúnmente, pero no universalmente, el ámbito hogareño de los roedores decrece con el suplemento de alimento (Boutin 1990). En *Sigmodon hispidus* se observó que la adición de alimento no parece influenciar los movimientos diarios pero reduce la tendencia de los individuos a cambiar los centros de actividad en periodos largos de tiempo (Sulok, Slade y Donan 2004). A diferencia de esto, en los carnívoros probablemente el factor más importante en determinar el tamaño de las áreas de actividad, ámbito hogareño y patrones de movimiento probablemente sea la disponibilidad de presas. Se ha observado que el tamaño del ámbito hogareño en comadrejas está relacionado primariamente con la disponibilidad de presas, el tamaño del cuerpo y la estacionalidad (Erlinge y Sandell 1986; King 1989). En particular en *Mustela frenata* las áreas grandes se caracterizan por poca disponibilidad de presas (Gehring y Swihart 2004). Así mismo, la movilidad del depredador tiende a disminuir cuando la densidad de las presas es alta. Esta misma tendencia fue observada en la marta (*Martes pennanti*) en la que se observaron áreas menores en hábitat con mayor productividad (Zielinski *et al.* 2004).

Es factible que las variaciones en el tamaño del ámbito hogareño sean explicadas por los sistemas de apareamiento (Gaulin y Fitzgerald 1986). Los machos polígamos pueden tener áreas más grandes que las hembras, mientras que los machos monógamos presentan áreas de tamaño similar, al menos en roedores microtínicos. Por ejemplo, en *Microtus pennsylvanicus* se observó que hubo mayor emigración desde parches con alta calidad de alimento; una mayor proporción de emigrantes regreso a sitios de alta calidad que a los de de baja,

más emigrantes se movieron hacia sitios con alimento suplementario. Las hembras se establecieron en sitios suplementados con alimento. Las hembras responden a la disponibilidad de alimento, mientras que los machos lo hacen a la disponibilidad de las hembras (Lin y Batzli 2004).

El conocimiento del ámbito hogareño o de las áreas de actividad de un animal proporciona información acerca de los sistemas de apareamiento, organización social e interacciones, estrategias de forrajeo y selección de alimento, recursos limitantes, componentes importantes del hábitat y otros.

### *Métodos para la Estimación del Área de Actividad y del Ámbito*

#### *Hogareño*

En general, los métodos para calcular el área del ámbito hogareño pueden ser divididos en aquellos basados en una distribución estadística del área (conocidos como métodos estadísticos) y aquellos que no lo están. Los métodos no estadísticos incluyen el método del área mínima, el de bandas límite, longitud del rango, etc. Los métodos basados en la distribución del área incluyen diámetros estándar, círculos de probabilidad y elipses de probabilidad (Dixon y Chapman 1980). A continuación se describen los métodos más comunes.

#### *Distribuciones utilitarias*

A partir de localizaciones muchos estimadores del ámbito hogareño producen una distribución utilitaria que describe la intensidad del uso de diferentes áreas por un animal. La distribución utilitaria es un concepto tomado de la

economía. Una función, la función utilitaria, asigna un valor (la utilidad, que puede ser una medida de la importancia) a cada resultado posible (el resultado de una decisión, como la inclusión de un sitio dentro del ámbito hogareño de un animal; Ellner y Real 1989). Si la distribución de utilidad describe intensamente el uso del área, entonces puede ser transformada a una función de distribución de probabilidad que describe la probabilidad de que un animal esté en cualquier parte de su ámbito hogareño.

### *Rejillas*

Para evitar asumir que un conjunto de datos se ajusta a alguna distribución (por ejemplo que el uso del espacio de un animal es normal bivariado, muchos investigadores superponen una rejilla en las áreas de estudio y representan el ámbito hogareño como las celdas en la rejilla en que se realizaron localizaciones del animal (Horner y Powell 1990). Cada celda tiene una barra tan alta como el número de localizaciones o proporción de tiempo que se sabe o estima que el animal está dentro de ella y la superficie resultante es una estimación de la distribución del uso del espacio del animal.

### *Polígono Mínimo Convexo*

El método más viejo y más empleado para estimar el ámbito hogareño de un animal es dibujar el polígono convexo más pequeño posible que incluye todas las localizaciones conocidas o estimadas del animal (Hayne 1949). Este polígono mínimo es conceptualmente simple, fácil de representar y no está limitado a asumir algún tipo de distribución de los movimientos del animal o de su ámbito

hogareño, sin embargo, presenta varios problemas. El polígono mínimo convexo proporciona solo un bosquejo burdo del ámbito hogareño de un animal, es altamente sensible a observaciones extremas, ignora toda la información contenida en los puntos o localizaciones interiores, puede incluir áreas que nunca son utilizadas y las aproximaciones asintóticas al valor del ámbito hogareño se obtienen únicamente con tamaños muestrales grandes (100 o más localizaciones según Bekoff y Mech, 1984). Debido a que toda la información acerca del uso del espacio dentro de los bordes es ignorada cuando se emplea este método, los estudios que lo emplean implícitamente asumen que los animales usan su espacio en forma uniforme (*i. e.*, todos los sitios con igual intensidad), lo cual es claramente es muy poco probable. Una costumbre común es construir el polígono mínimo con el 95% de las observaciones, lo que elimina el efecto de las observaciones extremas, pero el resto de los problemas permanece.

### *La Media Armónica*

La densidad de la población humana muestra una media armónica inversa del centro de las áreas urbanas hacia las zonas rurales. Consecuentemente Dixon y Chapman (1980) proponen utilizar la distribución de la media armónica para describir ámbitos hogareños. Los contornos de la distribución de utilidad se desarrollan de la distancia media armónica de cada localización a cada uno de los puntos en una rejilla sobrepuesta. El estimador basado en la media armónica puede mostrar adecuadamente varios centros de actividad, pero cada distribución de utilidad estimada es única para cada posición y espacio de la rejilla sobrepuesta. Dependiendo de la rejilla y de los datos, este estimador puede

mostrar picos de actividad para cada localización o bien no mostrar ninguna resolución.

### *El Método del Kernel*

Es un método estadístico no paramétrico para estimar densidades. El estimador de densidad del Kernel produce estimaciones de densidad no sesgadas directamente a partir de los datos y no se ve afectado por el tamaño de la rejilla o su ubicación. El método produce una función de utilidad de la siguiente forma: En un plano x-y que representa el área de estudio, cubre cada localización estimada con un “cerro” tridimensional, el Kernel. Cuyo volumen es 1 y forma y anchura es escogida por el investigador. La anchura del Kernel, llamada anchura de banda y la forma del Kernel pueden ser escogidas a partir del error (incertidumbre) de las localizaciones, el radio de la percepción del animal u otra información pertinente. Afortunadamente la forma del Kernel tiene poco efecto en las estimaciones. La anchura de banda puede ser la misma para todos los datos (Kernel constante) o variar (Kernel adaptativo). La distribución de utilidad es una superficie resultante de la media a cada punto de los valores en cada punto para todos los Kerneles. La función de densidad de probabilidad se obtiene multiplicando el valor medio del Kernel de cada celda por el área de cada celda.

Aunque para muchos investigadores este es el mejor método para estimar el ámbito hogareño, presenta algunos problemas, entre ellos que estima la probabilidad de que un animal pueda encontrarse en alguna parte específica, pero no estima la importancia de las zonas del ámbito hogareño para el animal.



Muchos autores sugieren utilizar más de un método en la estimación del ámbito hogareño, y que uno de ellos sea el Polígono Mínimo Convexo, que es fácil de comparar entre estudios y es el más frecuentemente usado (Harris *et al.* 1990, White y Garrott 1990). Sin embargo, cuando todos los puntos o localizaciones son incluidos este método no indica que tan intensamente las diferentes partes del ámbito hogareño son usadas y la estimación de su tamaño está fuertemente relacionado con la distribución de los puntos extremos (Kenward 1987).

Por otra parte, tanto el método del Kernel como el de la media armónica permiten la determinación de más de un centro de actividad (Dixon y Chapman 1980, Worton 1989, Harris *et al.* 1990). Aunque el método de la media armónica ha sido uno de los más usados, el del Kernel se ve menos afectado por la escala o la densidad de la retícula en que se proyectan los puntos de las localizaciones y puede producir resultados más consistentes (Worton 1989, 1995; Kie *et al.* 1996). Como muchos aspectos de la biología de los seres vivos, el estudio del ámbito hogareño y de las áreas de actividad se ha visto fuertemente afectado por la disponibilidad de programas de computadora específicamente desarrollados para el estudio de los movimientos animales, Larkin y Halkin (1994) resumen la funcionalidad, interfase con el usuario y otras características de 11 programas usados para estimar el ámbito hogareño y Gallerani Lawson y Rodgers (1997) comparan las estimaciones obtenidas con distintos programas a partir del mismo conjunto de datos.

Como ya se mencionó, la información referente a aspectos ecológicos de especies que habitan en bosques montanos es muy escasa, por lo que el objetivo de este estudio es estimar el tamaño de las áreas de actividad y su variación en

los roedores *Oryzomys chapmani* y *Peromyscus aztecus* en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña en la sierra norte de Oaxaca, México, así como explorar la posibilidad de que sea el tamaño corporal la explicación de las variaciones en el tamaño del área de actividad.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Áreas de Actividad*

Se empleó el método del polígono mínimo convexo. Los requisitos para que las localizaciones de un ejemplar pudieran ser incluidas en el análisis son:

- Un mínimo de tres localizaciones por temporada (el tamaño muestral impidió un estudio al nivel de periodos de colecta, por lo que el tiempo fue estudiado directamente al nivel de temporadas: seca de enero a mayo y lluviosa de mayo a diciembre).
- Estas tres o más localizaciones deben ser distintas y no estar conformando una línea recta.

Un criterio común en la literatura científica para seleccionar las localizaciones que se considerarán dentro del área de actividad o ámbito hogareño consiste en eliminar el 5% de las **observaciones** más extremas. Este criterio es una medida de asegurar que la estimación del área no se vea afectada por desplazamientos extraños (atípicos).

En este estudio se optó por no seguir este criterio porque varios ejemplares estuvieron representados por solo tres localizaciones y al aplicar este criterio una alta proporción ellos serían descartados. Como una medida alterna para minimizar

la posibilidad que las localizaciones extremas afecten las estimaciones, una vez calculada el área de actividad de cada ejemplar *incluidas todas las localizaciones*, los conjuntó en cada nivel del análisis (comparación entre sexos por temporada por estado sucesional, entre temporadas por estado sucesional y entre estados sucesionales) fueron sujetos a análisis exploratorio, utilizando cajas con bigotes (Tukey 1977), aquellas **áreas** atípicas (*i. e.*, valores mayores o menores que el cuartíl inferior más o menos 1.5 la distancia intercuartílica) no fueron incluidas en el análisis. Esta aproximación permite eliminar áreas atípicas, por lo menos en comparación con la distribución de la mayoría de las estimaciones de áreas de actividad, con una eliminación mínima de los datos disponibles.

### *Distancia Promedio y Distancia Máxima Recorridas*

Una vez definidos los polígonos, se calculó el centro geométrico de cada uno, y todas las distancias desde ahí hasta cada una de las localizaciones, calculando la media de estas distancias (distancia promedio recorrida). La distancia máxima recorrida se consideró como el promedio de desplazamiento lineal más largo entre dos estaciones de trampeo recorrido por un individuo residente, dentro de un mismo periodo de captura (Fleming 1974, Hernández Betancourt *et al.* 2003).

Una vez depurado cada conjunto de datos, tanto de áreas de actividad como de distancias promedio recorridas fueron sujetos a comparaciones por métodos estadísticos. Cuando los conjuntos de datos fueron de tamaños pequeños ( $N \leq 6$ ), se empleó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. En los

casos en que se contó con tamaños muestrales mayores se empleó análisis de varianza paramétrico. En las situaciones en que el análisis de varianza mostró diferencias estadísticamente significativas ( $p \leq 0.05$ ) y estuvieron involucrados en la comparación más de dos grupos (e. g., tres estados sucesionales) se complementó el análisis con la prueba *a posteriori* de Tukey-Kramer para distinguir los subgrupos de mínima significancia (Day y Quinn 1989).

### *Relación entre el Tamaño del Área de Actividad y el Peso Corporal*

Como ya se mencionó, una de las posibles explicaciones de las variaciones en el tamaño del ámbito hogareño y del área de actividad pueden ser los requerimientos metabólicos, que pueden ser expresados en función del peso corporal. Con el fin de conocer si existe una relación entre el tamaño del área de actividad y el peso corporal se realizó un análisis de regresión lineal entre el tamaño del área de actividad y el peso corporal (ambas expresadas como logaritmos) para aquellos ejemplares para los que se contó con localizaciones suficientes para estimar la primera variable.

## RESULTADOS

### *Oryzomys chapmani* Thomas, 1898

Para este estudio se contó con datos adecuados para el análisis de áreas de actividad de un total de 22 individuos, 7 del bosque Joven, 7 del Intermedio y 8 del Maduro. De estos datos 9 correspondieron a hembras y 13 a machos. La

temporada seca estuvo representada por 15 conjuntos de datos y la lluviosa por siete. En las figuras 3, 4 y 5 se muestran los patrones de distribución estadística antes y después de depurarlos, así como la superposición de las áreas de actividad por temporada.

### *Áreas de Actividad*

Se observaron diferencias estadísticamente significativas entre temporadas y estados sucesionales (Cuadro 12). Al comparar entre temporadas para cada estado sucesional se encontró que el Bosque Joven es el único en que las áreas de actividad no difieren entre temporadas (Cuadro 12), sin embargo, la prueba de agrupación de medias indica que los estados sucesionales Joven y Maduro difieren entre sí, pero el Intermedio no muestra diferencias con ninguno de los dos, por lo que no es factible definir subgrupos. De la misma forma, al nivel de temporadas, a pesar de que el análisis de varianza mostró diferencias estadísticamente significativas, la prueba de Tukey-Kramer no detecta la formación de grupos (Cuadro 12). Por lo tanto a la luz de estos resultados puede concluirse que no es factible identificar diferencias entre estados sucesionales o temporadas y puede concluirse que el área de actividad promedio de *Oryzomys chapmani* en la zona de estudio es de 325 m<sup>2</sup> (Cuadro 13).

Los factores incluidos en este análisis en conjunto explican el 60.49% de la variación en las áreas de actividad, de estos, el factor más importante fue la variación estacional (37.24%), mientras que las diferencias asociadas al estado sucesional explican el 22% (Cuadro 14).

### *Distancias Promedio y Máxima Recorridas*

A diferencia del patrón observado en las áreas de actividad, ni las distancias máximas ni las promedio mostraron diferencias estadísticamente significativas en ninguno de los factores estudiados (Cuadro 12). En promedio los ejemplares de *Oryzomys chapmani* recorren 68.21 m, con recorridos máximos de 100.49 (Cuadro 13). La varianza explicada por el sexo, la temporada y el estado sucesional en conjunto explican el 11.08% de las variaciones en distancias máximas recorridas y 36.34 % de las distancias promedio (Cuadro 14).

### *Relación entre el Área de Actividad y las Probabilidades de Supervivencia y de Captura (Datos de Captura-Recaptura)*

Como se mencionó en el capítulo anterior, al estimar las probabilidades de captura y supervivencia para *Oryzomys chapmani*, los datos correspondientes a los bosques Joven e Intermedio se ajustan al mismo modelo ( $\Phi p$ , Cuadro 5), los cuales se observaron como constantes entre temporadas, mientras que en el bosque Maduro tanto la supervivencia como las probabilidades de captura mostraron diferencias entre temporadas. Este patrón no guarda relación con el obtenido a partir del análisis de las áreas de actividad y distancias máxima y promedio, que como ya se mencionó fueron iguales para los tres estados sucesionales, sin que se pudieran observar diferencias estacionales.

En el análisis de datos de captura-recaptura se mencionó que las probabilidades de captura y por lo tanto mayor movilidad fueron mayores en la temporada seca. Esto se ve confirmado únicamente en el bosque Intermedio, en que las áreas de actividad, distancias máximas y promedio fueron más altas en la

temporada seca. En el bosque Maduro se observó el patrón inverso y en el Joven no se pudo estimar por el tamaño muestral pequeño.

#### *Relación entre el Área de Actividad, Distancias Máximas y Promedio Recorridas y la Comunidad Vegetal*

Tanto las áreas de actividad como las distancias máximas y promedio recorridas muestran el mismo patrón entre estados sucesionales: incremento en la magnitud iniciando con el Bosque Joven y alcanzando el valor más alto en el Maduro (Cuadro 13), este mismo patrón se observa en la riqueza de especies vegetales (Cuadro 1). Los otros dos parámetros que caracterizan a la comunidad vegetal (índice de diversidad de Shannon-Wiener y número de árboles y arbustos en 0.1 ha) no siguen este patrón.

#### *Relación entre el Tamaño del Área de Actividad y el Peso Corporal*

La ecuación de la regresión entre los logaritmos del área de actividad y del peso es  $\text{LogÁrea de Actividad} = 3.0 - 0.372(\text{LogPeso})$ . Esta relación inversa entre el peso y el área de actividad no fue significativamente distinta de cero ( $P=0.65$ ). Esta falta de relación entre ambas variables queda de manifiesto por los valores del coeficiente de determinación y de correlación ( $R^2=0.0194$ ,  $r=-0.1393$ )

#### *Peromyscus aztecus (Saussure, 1860)*

A pesar de que para esta especie se contó con una cantidad mucho mayor de datos (inicialmente de 87 ejemplares), los machos estuvieron representados en

muy baja proporción (12 en total). La mayoría de las áreas estimadas correspondieron al Bosque Intermedio (45), mientras que en el Bosque Joven en total se contó con 12 áreas de actividad, de cuales únicamente una correspondió a la temporada lluviosa. Para el Bosque Maduro a pesar de tener datos suficientes para 26 individuos, solo uno correspondió a la temporada de lluvias. En las figuras 6, 7 y 8 se muestran los patrones de distribución estadística antes y después de depurarlos, así como la superposición de las áreas de actividad por temporada.

### *Áreas de Actividad*

No se observaron diferencias significativas en las áreas de actividad asociadas a sexo, temporada o estado sucesional (Cuadro 15). Las áreas de actividad promedio de *Peromyscus aztecus* en la zona de estudio son de 277.1 m<sup>2</sup> (Cuadro 16). La temporada y el estado sucesional explican cantidades similares de variación en las áreas de actividad, pero en conjunto solo representan el 3.19% del total (Cuadro 17).

### *Distancias Promedio y Máxima Recorridas*

Las distancias máximas recorridas mostraron diferencias estadísticamente significativas asociadas a la temporada y al estado sucesional (Cuadro 15), sin embargo la prueba de Tukey-Kramer no mostró la presencia de subgrupos para ninguno de los factores, por lo que después del análisis se concluye que no es factible reconocer ningún estado sucesional o temporada en alguno de ellos subgrupos. Los desplazamientos máximos de *Peromyscus aztecus* en los tres



estados sucesionales estudiados fueron en promedio de 29.79 m, valores extremos de 0 a 100.49 m (Cuadro 16). Los tres factores estudiados explican una cantidad muy baja de las variaciones en este tipo de desplazamientos, menos del 2% de la variación total de la muestra.

Las distancias promedio recorridas mostraron diferencias debidas al estado sucesional (Cuadro 15), con el Bosque Joven mostrando las distancias máximas recorridas más grandes, de 24.37 m con valores extremos de 6.66 a 63.31 m (Cuadro 16). Los bosques Intermedio y Maduro no mostraron diferencias entre sí (Cuadro 15), con valores promedio de 16.7 m y extremos de 0 a 57.08 m (Cuadro 16). Al igual que para las distancias máximas, los tres factores estudiados (sexo, temporada y estado sucesional) aún en conjunto explican un porcentaje muy bajo de la variación en distancias promedio, ya que más del 98% de esta es de tipo residual (Cuadro 17).

#### *Relación entre el Área de Actividad y las Probabilidades de Supervivencia y de Captura (Datos de Captura-Recaptura)*

En el análisis de datos de captura-recaptura para *Peromyscus aztecus* se encontraron modelos distintos para cada estados sucesional (Cuadro 9). Una de las diferencias más importantes con respecto al análisis de áreas de actividad es que para los bosques Intermedio y Maduro de acuerdo al modelo probabilístico de Jolly-Seber, la forma más adecuada de medir el tiempo es con periodos de colecta. Esta aproximación no pudo ser implementada para el análisis de áreas de actividad porque para mucho periodos no se contó con capturas suficientes para conformar polígonos para varios de los periodos de colecta en alguna de las

temporadas o para alguno de los sexos en los tres estados sucesionales, razón por la que se decidió aplicar el análisis agrupando directamente por temporada. Con esta aproximación no se observa correspondencia entre los parámetros de área de actividad y distancias promedio y máxima recorridas.

Como se mencionó en el capítulo anterior, las probabilidades de captura para *P. aztecus* en el Bosque Joven son más altas en la temporada seca, lo que es coherente con los patrones observados de variación en las áreas de actividad.

#### *Relación entre el Área de Actividad y la Comunidad Vegetal*

Aunque no exactamente coincidente, en general se observa un patrón de relación inversamente proporcional entre áreas de actividad, distancias máxima y promedio recorridas y las características de la comunidad vegetal (Cuadro 1), mientras que estos últimos se incrementan en forma inversa.

#### *Relación entre el Tamaño del Área de Actividad y el Peso Corporal*

La ecuación de regresión entre los logaritmos del área de actividad y peso corporal es  $\text{Log Área de Actividad} = 0.4918 + 1.1435(\text{LogPeso})$ . El intercepto no fue estadísticamente distinto de cero ( $P = 0.5799$ ), a diferencia de la pendiente ( $P = 0.0407$ ). La razón de cambio por cada gramo de peso es  $13.91 \text{ m}^2$ . Aunque tanto el coeficiente de correlación como el de determinación fueron significativamente distintos de cero ( $P = 0.0407$ ), los valores fueron bajos ( $r = 0.2353$  y  $R^2 = 0.0554$ ).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

### *La Captura de Ejemplares como Método para la Estimación de Ámbito Hogareño y Áreas de Actividad*

Existe una cantidad considerable de estudios sobre ámbito hogareño y áreas de actividad, aunque muchos de ellos están basados en radiotelemetría. Una diferencia importante con esta técnica y las capturas físicas como las empleadas en este estudio es que la cantidad de localizaciones es comparativamente muy baja, lo que se traduce en poca precisión en las estimaciones. Por ejemplo Servín Martínez (2000) en el estudio del ámbito hogareño de coyotes en Durango menciona 50 localizaciones como mínimo para tener representado confiablemente el ámbito hogareño estacional, número prácticamente imposible de obtener con un método de captura directa. Los periodos de colecta en este estudio fueron de cinco días al mes; si se deseara estudiar al nivel de temporada la variación en el tamaño del ámbito hogareño, el máximo número de captura que se podría obtener para un ejemplar (capturado todos los días en todos los periodos de muestreo de una temporada de cuatro meses) sería de 5 días de colecta por mes x cuatro meses=20 localizaciones.

El método de registrar las localizaciones sucesivas donde los animales marcados son capturados es simple, pero tiene varias limitantes. En primer lugar los individuos son registrados únicamente en los sitios de captura, sin que se tenga información de los movimientos entre capturas. En segundo lugar los patrones de conducta normal pueden ser alterados por el efecto del cebo y porque los ejemplares son removidos efectivamente durante el tiempo transcurrido entre

la captura y la liberación. Además las capturas pueden estar afectadas por pistas olfativas dejadas por animales que ocuparon previamente la trampa (Montgomery 1979). Estas dificultades permiten a los estudios de trampeo presentar sólo indicaciones generales de los patrones de movimiento (Wolton y Flowerdew 1985).

### *Áreas de Actividad y Desplazamientos*

Las diferencias entre los resultados obtenidos en tamaño y variación de las áreas de actividad en comparación con otros estudios pueden deberse a varios factores, uno de ellos es el método para ubicar la posición de los animales a través del tiempo. Un supuesto fundamental de los métodos para estimar el área de actividad es que cada localización es independiente de observaciones previas (Jennrich y Turner 1969), supuesto que no se cumple cuando se emplean técnicas como la radiotelemetría en que las observaciones o localizaciones son realizadas en forma continua (Dunn y Gibson 1977). En contraste con la radiotelemetría, el uso de cuadrículas de trampas fijas, como la empleada en este estudio tienen la ventaja de no estar afectadas por efectos de autocorrelación. Se han sugerido algunas estrategias para eliminar la autocorrelación en los estudios basados en radiotelemetría, tales como submuestreo (Worton 1987; Aeckerman *et al.* 1990) o bien restringir el protocolo de muestreo después de un estudio piloto (Swihart y Slade 1985). Sin embargo, eliminar la autocorrelación con estas estrategias no solo disminuye el tamaño de la muestra, sino que limitan la significancia biológica del análisis (De Solla *et al.* 1999).

Aunque a la fecha no existen estimaciones del tamaño del área de actividad o del ámbito hogareño para las especies de *Oryzomys*, si existen una cantidad considerable de estudios para especies de *Peromyscus*, aunque principalmente de los Estados Unidos, por lo que la discusión de los hallazgos se centrará principalmente en los resultados obtenidos para *Peromyscus aztecus*.

El tamaño del ámbito hogareño de *Peromyscus* es muy variable. En una compilación de 34 estudios, principalmente basados en capturas, Stickel (1968) encontró que varía de 404.68 m<sup>2</sup> a 40468 m<sup>2</sup>, por lo que el valor obtenido en este estudio de 277.1 m<sup>2</sup> (Cuadro 16) es el más pequeño hasta ahora conocido para el género. El tamaño del ámbito hogareño y, por lo tanto, del área de actividad puede estar influenciado por las características del hábitat, aunque no se puede separar del efecto de otros factores, como la disponibilidad del alimento y la densidad poblacional (Stickel 1968), así como la presencia de competidores y depredadores. En este estudio se observó que las áreas de actividad, distancias máximas y distancias promedio recorridas disminuyen conforme se incrementa la edad del bosque. Este patrón es opuesto a lo que se esperaría si el alimento fuera un factor limitante o determinante de los movimientos de los individuos, ya que es en los estados tempranos de sucesión en los que se presenta la mayor abundancia de plántulas y semillas.

Aunque es una idea bastante común el pensar que el incremento en el tamaño de la población esta asociada con cambios en la relación espacial de los individuos, algunos estudios indican que, al menos en algunos casos, pudiera no ser verdad. Por ejemplo, para *P. maniculatus* la dispersión no se ve afectada por

los incrementos en la densidad de la población, aún cuando esta se cuadriplique (Metzgar 1980).

Los cambios estacionales en el tamaño del ámbito hogareño son comunes en el género *Peromyscus*. La mayor actividad y el ámbito hogareño más grande parecen ocurrir en primavera, probablemente asociados a la actividad reproductiva, con una disminución en el invierno, debido probablemente a la disminución en la disponibilidad de alimento (Sticker 1968). A diferencia de estos estudios, en la Sierra Norte de Oaxaca la estacionalidad es menos drástica, con temporadas lluviosa y seca marcadas.

Los machos adultos de *Peromyscus* comúnmente tienen ámbitos hogareños más grandes que las hembras, aunque se conocen algunas excepciones. En la compilación de Sticker (1968) se enlistan 12 casos en que los machos tienen ámbitos más grandes que las hembras, un caso en que son las hembras quienes poseen ámbitos hogareños más grandes y seis en los que son de tamaño similar. Aunque *P. aztecus* no es una de las especies analizadas en dicho estudio, resalta el hecho de que para *P. boylii* un estudio (Drake 1958) señala el área mayor para los machos y, el único caso en que se invierte esta situación (Storer *et al.* 1944) también se presenta en esta especie, aunque en un ambiente muy diferente en la Sierra Nevada, en California y con un número mucho mas pequeños de ejemplares (13 machos y 15 hembras) que los incluidos en este estudio, además de que no se estudiaron las variaciones temporales. Cabe recordar que *P. aztecus* en un tiempo fue considerado una subespecie de *P. boylii* (Hall 1981, Hooper 1968, Osgood 1909) y, aunque actualmente se le incluye en el grupo *aztecus*, junto con *P. spicilegus* y *P. winkelmani* (Carleton 1989), es un

consenso general la relación con el grupo *boyllii*. Los resultados en este estudio en que no existen diferencias estadísticamente significativas en el área de actividad entre machos y hembras para *P. aztecus*, si bien no representa la situación más común, ya se ha documentado para otras especies del género.

En otros roedores los patrones de variación del tamaño del ámbito hogareño también son variados, por ejemplo en *Reithrodontomys fulvescens* en la planicie costera de Texas, donde el ámbito hogareño promedio fue significativamente más grandes para los machos (Spencer y Cameron 1988), mientras que *Heteromys gaumeri* no muestra diferencias significativas en áreas de actividad entre sexos, pero si entre hembras en distintos estados reproductivos (Hernández Betancourt *et al.* 2003). Aunque el tamaño muestral no permitió evaluar este tipo de relación para *O. chapmani* y *P. aztecus*, cabe la posibilidad de pudiera tener un efecto importante en las características de estas especies.

En cuanto a las distancias recorridas, los valores aquí registrados pueden ser considerados como pequeños (50.5 m para *O. chapmani* y 29.79 m para *P. aztecus*, Cuadros 13 y 16) sí se considera por ejemplo que para *Reithrodontomys megalotis*, los movimientos más largos (considerados en esta categoría aquellos desplazamientos lineales de más de 300 m) fueron de 375 a 3200 m con una mediana de 600, con los machos presentando movimientos más largos, aunque no más frecuentes que las hembras (Clark *et al.* 1988).

Los resultados apoyan la hipótesis nula de que no existen diferencias en áreas de actividad ni en los desplazamientos entre estado sucesionales ni entre temporadas para ninguna de las dos especies estudiadas.

## *El Peso Corporal y las Áreas de Actividad*

Por otra parte, en lo que respecta a la falta de correlación entre el peso corporal y el tamaño del área de actividad o el tamaño del ámbito hogareño, aunque se ha estudiado desde hace mucho tiempo (e. g. McNab 1963, Swihart *et al.* 1988), algunos trabajos recientes señalan que al presente se sabe menos del escalamiento del ámbito hogareño que acerca de la dependencia del tamaño con cualquier otra variable ecológica, anatómica o conductual (Reiss 1988). Uno de los problemas para estudiar esta relación puede ser metodológico, ya que típicamente se asume una relación lineal entre los logaritmos de ambas variables, como lo realizado en este estudio, pero es probable que muchas relaciones de tipo biológico sean no lineales (Kelt y Van Vuren 1999). Por otra parte, los trabajos en que se ha estudiado esta relación se han hecho al nivel de especie, aunque los valores obtenidos en este estudio se encuentran dentro de los observados para especies de talla similar (Cuadros 18 y 19) y, aunque no existe una razón obvia para pensar que no pudiera verificarse al nivel de individuo, también existe la posibilidad de que estos dos niveles de integración presenten respuestas distintas.

La escasa relación entre los patrones de variación observados en las áreas de actividad y la supervivencia pueden indicar que son otros los factores que determinan estos atributos. Uno de ellos son las interacciones con otras especies, principalmente la competencia y la depredación. En la zona de estudio se identificó la presencia de otras especies, incluido un depredador de roedores como *Oryzomys chapmani* y *Peromyscus aztecus*, la musaraña *Cryptotis magna*, que estuvo ausente de los bosques Maduro e Intermedio. Así mismo se deberá evaluar



el posible efecto de la presencia de especies como *Peromyscus mexicanus*, *P. levipes* y *Reithrodontomys sumichrasti*, miembros de la comunidad de pequeños mamíferos de la zona de estudio, todos con hábitos omnívoros y por lo menos *P. levipes* y *P. mexicanus* con tamaños corporales similares a *Oryzomys chapmani* y *P. aztecus* y, por lo tanto potenciales competidores directos, que únicamente se registraron en los bosques Intermedio y Maduro.

Una conclusión derivada de los patrones de variación de *Oryzomys chapmani* y *Peromyscus aztecus* tanto en áreas de actividad, supervivencia y la relación de estas características con algunas propiedades de la comunidad vegetal, es que existen respuestas diferenciales de cada especie a variaciones en distintos componentes del ambiente, probablemente determinadas por la capacidad de adaptación específica de cada especie.

# CAPÍTULO VI: ESTRUCTURA DE COMUNIDADES

---

## INTRODUCCIÓN

### *Las Comunidades, sus Propiedades y la Biodiversidad*

En su forma más simple, una comunidad puede definirse como un grupo de poblaciones que coexisten en espacio y tiempo e interactúan directa o indirectamente. Esta definición inmediatamente deriva en la necesidad de reconocer los límites o fronteras. En la práctica, por lo menos en el caso de las comunidades vegetales, los límites son establecidos o reconocidos en función de la abundancia de las especies más comunes. En el Capítulo I se presenta una discusión referente a las distintas escuelas de pensamiento acerca del concepto de comunidades.

De acuerdo con Krebs (1985), las principales características de las comunidades son las siguientes:

1. *Riqueza de Especies*. Es una medida sencilla de la diversidad, es simplemente el número de taxa específicos que ocurren en un espacio y tiempo determinados.
2. *Predominio*. Se refiere al número o identidad de especies con un elevado éxito ecológico, o bien, que tienen una considerable importancia en determinar algunas de las propiedades más importantes de la comunidad.
3. *Abundancia Relativa*. Se refiere a las proporciones relativas de las diferentes especies que integran a la comunidad.

4. *Estructura Trófica*. Este aspecto es exclusivo de comunidades animales y es una estimación del flujo de energía entre las poblaciones que integran a la comunidad o bien de como se reparten los recursos un grupo de especies.

En la actualidad aunque estas propiedades siguen siendo consideradas importantes, existen otros atributos susceptibles de ser medidos y, más aún, varios de ellos como la riqueza de especies o la dominancia pueden ser cuantificados de distintas formas. Magurran (1988) y Moreno (2001) presentan compilaciones muy completas de los atributos susceptibles de medición relacionados con la diversidad de una comunidad o biodiversidad, así como una serie de métodos alternativos para su cuantificación y ejemplos ilustrativos de los cálculos. En la Figura 9 se muestra la clasificación de los métodos de acuerdo a Moreno (2001).

La biodiversidad puede percibirse de distintas formas, por ejemplo, desde una perspectiva evolutiva el término se refiere a las distintas especies descendientes de un ancestro común. Otra forma de ver la biodiversidad es como una característica de las comunidades naturales, por ejemplo el número de especies de un bosque en particular. Una visión más de este fenómeno puede ser desde una perspectiva global y colectiva, describiéndola como el número de especies conocidas (Lovejoy 1996).

La biodiversidad puede ser medida en distintas escalas, una de ellas es la genética, en la que se reconocen los siguientes niveles: Las distintas variantes de un gen (alélos) que se encuentran en un organismo, las diferencias entre los

miembros de una misma población y las diferencias entre miembros de distintas poblaciones.

Desde una perspectiva geográfica, se reconocen tres niveles de diversidad: La que está presente en cada localidad, llamada diversidad alfa, la tasa de recambio entre distintos hábitats o diversidad beta y la diversidad de grandes unidades de paisaje o diversidad gama. En el caso de México es importante mencionar que aún las zonas más diversas, como la selva Lacandona en Chiapas, no son más ricas que algunas regiones con área similar en Centroamérica. Es decir, la diversidad alfa no es particularmente alta. Sin embargo, en el nivel beta, esto es, las diferencias en composición de especies entre distintas localidades son muy altas, es decir, que aunque localidades particulares no son extraordinariamente diversas, entre localidades se comparten relativamente pocas especies y es precisamente esta heterogeneidad la que ha propiciado una extraordinaria diversidad de especies.

La riqueza específica de una comunidad, resulta el patrón más simple para cuantificar la heterogeneidad de un sitio y es uno de los puntos de interés en la biología de la conservación (Moreno y Halffter, 2000). Una ventaja adicional de este nivel de organización es la facilidad con que se puede recabar la información relevante, a diferencia de por ejemplo los niveles genéticos.

Existen varias formas de cuantificar la biodiversidad, las más sencillas son expresiones como el número de especies total o con relación a algún parámetro del esfuerzo de colecta, como número total de individuos colectados o censados, biomasa, etc. En la actualidad, con computadoras cada vez más poderosas y a precios accesibles, se dispone de formas más elaboradas para estudiarla.

## *Supuestos para la Estimación de la Diversidad*

Las medidas de diversidad están basadas en tres supuestos fundamentales según Peet (1974):

1. Se asume que todas las especies son igualmente diferentes. Se ha sugerido que cuando se calcule la diversidad de especies, se emplee un factor para su evaluación individual por valor reproductivo.
2. Se asumen como iguales a todos los individuos asignados a una especie. Las formas diferentes de la misma especie (*e. g.* sexos, estadios larvarios, etc.) pueden tener papeles funcionales muy diferentes en la estructura de una comunidad dada.
3. Muchos organismos no se distribuyen al azar en una superficie dada o de muestra. Este hecho obliga a una cuidadosa metodología de muestreo que represente una verdadera muestra tomada al azar y el correcto uso de procedimientos estadísticos.

Adicionalmente Hair (1980) propone considerar los siguientes factores:

1. Se debe especificar los límites temporales durante los que se hicieron las observaciones, las fronteras espaciales del área que contiene a la comunidad, así como la forma en que se efectúa el muestreo.
2. La medida de la diversidad requiere de una clasificación taxonómica clara de los organismos que involucra. En la literatura de referencia se hace mención por lo general a la diversidad de especies, pero nada impide el tratamiento de cualquier nivel taxonómico, de componentes estructurales del hábitat y aún de diversidad trófica.

3. La mayoría de los índices de diversidad requieren una estimación de importancia. La abundancia no siempre es el mejor estimador de la importancia de una especie. Cuando resulta necesario, antes de la comparación de datos, éstos deben ser sopesados mediante el uso de factores apropiados de conversión (e. g. biomasa, peso seco, etc.).

A continuación se presenta una breve revisión de los métodos empleados para estimar distintos aspectos de la diversidad de las comunidades biológicas.

## *Métodos Cuantitativos para la Medición de la Biodiversidad*

### *Curvas de Acumulación de Especies*

Durante la realización de inventarios biológicos y la descripción de la composición de las comunidades, una de las cuestiones más importantes para la obtención de conclusiones robustas, es un muestreo adecuado que arroje resultados representativos de la diversidad biológica real de una zona o región, particularmente en cuanto al número de especies presentes. Sin embargo, el investigador regularmente cuenta con recursos limitados para la realización del trabajo de campo, así que mientras que por un lado, entre mayor esfuerzo se dedique al muestreo, este requiere de un incremento considerable de recursos, tanto económicos como humanos.

Una forma de definir cuando el esfuerzo de colecta es suficiente para estimar la diversidad biológica, por lo menos al nivel de riqueza de especies, es el uso de curvas de acumulación de especies. Estas curvas son básicamente una representación gráfica que permite observar la relación existente entre el esfuerzo

de recolecta y la adición al inventario de nuevas especies. Intuitivamente es de esperarse cuando inicia el inventario, que el registro de nuevas especies en la zona sea un evento relativamente común; sin embargo, conforme se continúe el trabajo, cada vez será más pequeña la probabilidad de registrar una nueva especie, aunque por lo menos estadísticamente nunca será cero. En el aspecto gráfico se observa una curva caracterizada por un incremento rápido (*i. e.*, una pendiente grande) y un eventual decrecimiento paulatino (la pendiente tiende a cero), en este punto se dice que la curva tiende a ser asintótica.

Esta forma de representar la relación entre el esfuerzo de recolecta y la riqueza de especies registradas es practicada desde hace tiempo, sin embargo, este método presenta algunas desventajas que han motivado innovaciones recientes. La desventaja más obvia es que el punto en el cual la curva alcanza la asíntota es subjetivo, debido a que no existe una determinación analítica, este punto es determinado por la apariencia de la curva. Por otra parte, la forma de la curva y, por lo tanto, el punto en que se alcanza la asíntota depende del orden en que ingresan los datos en la gráfica. Es decir, que los mismos datos graficados en orden distinto pueden inducir al investigador a señalar distintos puntos en los que se alcanza la asíntota y, por lo tanto, concluir cual es la riqueza de especies presente en la zona.

Para subsanar el problema de la subjetividad en la ubicación del punto de ubicación la asíntota, se ha propuesto la aplicación de modelos teóricos que se han generado en otras disciplinas para describir otros fenómenos y para los cuales se dispone de ecuaciones que permiten conocer con precisión el punto en que la curva alcanza la asíntota, entre ellos se han sugerido los de Dependencia Lineal,

de Dependencia Exponencial y de Clench (Soberón y Llorente, 1993; Moreno y Halffter, 2000), que se describen a continuación.

En el Modelo de Dependencia Lineal se asume que la función de colecta depende linealmente del tamaño de la lista y los parámetros son constantes a través del tiempo, lo que significa que la probabilidad de adicionar una especie al inventario en un intervalo de tiempo decrece en forma proporcional al tamaño actual de la lista, alcanzando eventualmente el punto cero. Este modelo es adecuado cuando se realizan inventarios en áreas relativamente pequeñas, en el caso de grupos taxonómicos bien conocidos, o ambos, y eventualmente todas las especies son registradas. La relación entre la riqueza de especies y el esfuerzo de recolecta se expresa como:

$$S(t) = a/b * [1 - e^{(-bt)}]$$

Donde  $S(t)$  representa la riqueza de especies esperada con un esfuerzo de colecta  $t$ ,  $a$  representa la tasa de incremento del inventario al inicio del estudio y  $b$  la tasa de acumulación de taxa. La asíntota esta representada por el punto  $a/b$ . Ambos parámetros son estimados por medio de una regresión no lineal. Una vez que se conoce estos parámetros es posible estimar el esfuerzo de colecta requerido para tener representado en el inventario alguna proporción específica  $q$  del total representado por la asíntota por medio de la ecuación:

$$t_q = -1/b \ln(1 - q)$$



En el Modelo de Dependencia Exponencial se asume que al incrementarse el tamaño de la colección decrece en forma no lineal la posibilidad de adicionar una nueva especie al inventario, y el número esperado de especies se calcula como:

$$S(t) = \frac{1}{z \ln(1 - zat)}$$

y

$$z = 1 - e^{-b}$$

El Modelo de Clench es recomendable cuando se trata de taxa con una taxonomía poco clara o bien en áreas geográficas amplias o de difícil delimitación. El número de especies esperado con un esfuerzo de colecta  $t$  es:

$$S(t) = \frac{at}{1 + bt}$$

Una vez que se ha seleccionado el modelo que mejor se ajusta a los datos, es posible estimar entre otras cosas, el esfuerzo de colecta requerido para tener representado en el inventario un porcentaje específico de la fauna total de la región o zona.

### *Índices de Riqueza Específica*

La forma más sencilla de cuantificar la biodiversidad es por medio de la riqueza específica, convencionalmente representada por la letra  $S$ .

## Índice de Margalef

Este índice fue por mucho tiempo muy utilizado

$$D = \frac{(S - 1)}{\ln N}$$

## Índice de Menhinick

$$D = \frac{S}{\sqrt{N}}$$

## *Abundancia*

Una forma común de comparar el grado de omnipresencia de un taxón es su relación numérica con respecto al resto de los integrantes de la comunidad, ya sea como proporción o absoluta cuando se trata de esfuerzos de colecta comparables entre comunidades.

## *Dominancia*

Una forma común de expresar la importancia numérica de la especie más abundante en la comunidad. Este valor expresa la importancia de la especie o las dos especies más abundantes de la comunidad. La dominancia es inversamente proporcional a la diversidad: aquellas comunidades en las que una o unas cuantas especies son muy comunes y el resto son raras se consideran como poco diversas, mientras que por el contrario, entre más uniformes sean las abundancias de todas las especies, la comunidad se considera con un valor más alto de diversidad.

El índice de Berger-Parker es una de las formas más comunes de expresar la dominancia en una comunidad, a pesar de ser notablemente simple es considerado como uno de los mejores por May (1975).

$$d=N_{max}/N$$

Donde  $N_{max}$  es el número de individuos de la especie más abundante y  $N$  es el número total de individuos en la muestra. Este índice puede presentarse como expresión relación porcentual (i. e.,  $100*d$ ) o bien como el inverso de  $d$  (i. e.,  $1/d$ ).

#### *Índices de diversidad Alfa*

En esta modalidad existen varios índices, los más conocidos de ellos son el de Simpson y el Shannon-Weiner, aunque existe una considerable variedad menos conocida.

#### Shannon-Wiener

También conocido como índice de Weaver. Esta función fue diseñada para determinar la cantidad de información en un código y el valor se calcula como:

$$H' = -\sum_{i=1}^n p_i \log_e p_i$$

Donde  $p_i$  es la proporción de individuos en la  $i$ -ésima especie. A pesar de su popularidad este no es el mejor índice de diversidad alfa. En la ecuación anterior

se muestra el cálculo considerando logaritmos naturales (base exponencial, 2.718), aunque algunos consideran más adecuado usar base 2 ó base 10.

En la actualidad este índice es el más utilizado para expresar en una sola medida la información contenida tanto en el número de especies como en la distribución de las abundancias entre comunidades.

Cuando una comunidad es muestreada a través del tiempo o del espacio, pueden observarse cambios en su estructura debidos únicamente a variaciones en el muestreo. Se ha desarrollado cierto número de métodos más o menos *ad hoc* para evaluar la significancia de los cambios en valores de índices de diversidad. Por ejemplo Hutchenson (1970) aplicó la prueba t-student para dos muestras utilizando los índices de diversidad de Shannon-Wiener. En otros casos se presentan resultados gráficos sin que se presente inferencia formal (e. g. Wu 1982). Solow (1993) propone una prueba basada en la aleatorización, que se describe a continuación.

Supóngase que dos muestras de tamaños  $m_1$  y  $m_2$  individuos se obtiene de una comunidad en los periodos de tiempo o ubicaciones geográficas 1 y 2 y se resumen las diferencias en la estructura de la comunidad en una medida general de cambio, por ejemplo el índice de Shannon-Wiener, como en este estudio, representada por  $\delta$ . Con la condición de que las muestras sean tomadas de tal manera que, bajo la hipótesis nula de que no existen cambios en la estructura de la comunidad, cada partición de la muestra total de  $m_1+m_2$  individuos tomados en subgrupos de tamaños  $m_1$  y  $m_2$  son de la misma forma similares y se presentan con la probabilidad:

$$p = \binom{m_1 + m_2}{m_1}^{-1}$$

La distribución empírica de  $\delta$  puede ser encontrada calculando el valor de  $p$  para cada partición o para una muestra aleatoria de estas particiones. La significancia del valor observado de  $\delta$  puede ser evaluada por su posición entre los valores ordenados obtenidos por las simulaciones. Específicamente, el valor estimado para una prueba de dos colas está determinado por la proporción de particiones aleatorias con valores absolutos mayores que el valor absoluto observado de  $\delta$ .

La validez de esta prueba se fundamenta en la suposición de que, bajo la hipótesis nula de que no existen cambios o diferencias en la estructura de la comunidad, todas las particiones del conjunto de datos en subconjuntos de tamaño  $m_1$  y  $m_2$  son similares. Una condición necesaria, pero no suficiente bajo la que esta suposición se cumple es cuando los individuos son muestreados al azar dentro de la comunidad.

#### D de Simpson

Este índice es uno de los más conocidos y aplicados, fue diseñado para describir la probabilidad de que un segundo individuo obtenido de una población pertenezca a la misma especie que el primero.

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

Donde  $p_i$  representa la proporción de individuos de la  $i$ -ésima especie.

## Los Índices D y U de McIntosh

Este índice fue desarrollado considerando la comunidad como un punto dentro de hipervolumen con dimensionalidad igual al número de especies y que la distancia Euclidiana desde el origen puede ser utilizada como una medida de diversidad.

$$D = \frac{N - U}{N - \sqrt{N}} \text{ y } U = \sqrt{\sum ni^2}$$

## La H de Brillouin

Este índice puede ser utilizado como una alternativa al de Shannon-Wiener cuando las especies difieren en probabilidades de captura.

$$H = \frac{\ln N! - \sum_{i=1}^s \ln ni!}{N}$$

## Alfa de Fisher

Este es un índice paramétrico que asume que la abundancia de las especies sigue una distribución del tipo de Series Logarítmicas

$$\alpha x, \frac{\alpha x^2}{2}, \frac{\alpha x^3}{3}, \dots, \frac{\alpha x^n}{n}$$

## El Estadístico Q

Este índice ha sido muy poco empleado en la literatura científica, una razón probable es que es difícil de calcular. Mide la pendiente intercuartílica de una curva acumulativa de abundancias

$$Q = \frac{\frac{1}{2}n_{R1} + \sum_{R1+1}^{R2-1} nR + \frac{1}{2}n_{R2}}{\log(R2/R1)}$$

## Series de Hill

Este método describe las relaciones entre varios índices, que van desde la riqueza específica hasta la abundancia de las especies más rara y más abundante.

$$N_a = (p^1_a + p^2_a + p^3_a \dots + p^n_a)^{1/(1-a)}$$

Los ordenes de la serie más comunes son  $N_{-\infty}$  que es el recíproco de la abundancia proporcional de la especie más rara,  $N_0$  es el número de especies,  $N_1$  es el exponencial del índice de Shannon-Wiener,  $N_2$  es el recíproco del índice de Simpson y  $N_{\infty}$  es el recíproco de la abundancia proporcional de la especie más abundante (recíproco del índice de Berger-Parker).

### *Equitatividad o Equidad*

La equitatividad o equidad puede expresarse de distintas formas, dependiendo del índice de diversidad alfa que se emplee, pero todos se expresan como:

$$H = H' / \log S$$

Donde  $H'$  representa el índice de diversidad seleccionado y  $S$  es el número de especies presentes en la muestra o comunidad. El logaritmo puede ser en base 10, base 2 o natural, dependiendo de la base empleada en el cálculo del índice de diversidad alfa. Generalmente  $\log S$  representa la diversidad teórica máxima posible en una comunidad en la que están presentes  $S$  especies. Es decir, la equitatividad expresa que la relación entre la diversidad observada o calculada en la comunidad y el valor teórico máximo posible de una comunidad representada por  $S$  especies.

### *Modelos de Distribución de Abundancias*

La forma más completa de describir los patrones de distribución de las abundancias de las especies de una comunidad, por lo menos desde el punto de vista estadístico, es con el uso de modelos de distribución. Aunque existen varios modelos, los más conocidos son cuatro: Series Geométricas, Series Logarítmicas, Series Log-normal y de la Vara Rota (Magurran, 1988, Moreno 2001). En este orden, se observa un patrón de menor a mayor equitatividad en la distribución de las abundancias de las especies que integran a la comunidad. El modelo de Series Geométricas se caracteriza porque una o unas pocas especies presentan una



elevada dominancia, mientras que el resto de especies, que regularmente son la mayoría, presentan abundancias bajas. En contraste, el modelo de la Vara Rota muestra que todas las especies de la comunidad tienen abundancias similares.

### Modelo de Series Geométricas

Este modelo es una representación basada en que en una comunidad la especie más abundante utiliza una proporción  $k$  de algún recurso limitado. Del total restante del recurso no empleado por la especie dominante, la segunda especie más dominante utiliza una proporción  $k$ . A continuación, del resto del recurso no empleado por las dos especies con mayor dominancia, la tercera especie en orden de dominancia utiliza una proporción  $k$ , y así sucesivamente hasta que todas las especies de la comunidad son ordenadas de esta misma forma, tomando una proporción  $k$  en cada ocasión del recurso disponible.

Debido a que la relación entre la abundancia de una especie y la que la precede al ordenarlas en forma decreciente de acuerdo a sus abundancias es constante, la curva de frecuencias de acumulaciones al ser expresada en forma logarítmica se observa como una línea recta, por lo que una forma rápida y sencilla de comprobar si las abundancias de las especies de una comunidad se distribuyen en forma de series geométricas es elaborar este tipo de gráficas.

Las abundancias de las especies arregladas de mayor a menor abundancia son:

$$n_i = NC_k(1 - k)^{i-1} \text{ y } Ck = [1 - (1 - k)^s]^{-1}$$

Donde  $n_i$  es el número de individuos de la  $i$ -ésima especie,  $N$  es el número total de individuos que representan a la comunidad,  $C_k$  es una constante que asegura que  $\sum n_i = N$  y  $s$  es el número total de especies presentes en la comunidad.

Los datos de distintos estudios muestran que el patrón mostrado por las series geométricas se encuentra principalmente en comunidades con poca diversidad de especies o en los primeros estados de sucesión, a medida que esta avanza el patrón de distribución de las abundancias tiende a ser más similar al representado por el modelo de las Series Logarítmicas. El modelo de Series geométricas puede aplicarse en situaciones tales como el arribo de especies a un hábitat no saturado a intervalos regulares de tiempo y ocupando fracciones las fracciones remantes del hiperespacio del nicho.

#### Modelo de Series Logarítmicas

Este modelo representa el primer intento por formalizar matemáticamente la relación entre el número de especies presentes en una comunidad y el número de individuos de cada especie. Este modelo está fuertemente relacionado con el de las Series Geométricas.

El patrón representado por las Series Logarítmicas puede presentarse en situaciones donde el arribo ocurre en forma aleatoria. El número reducido de especies abundantes y la proporción grande de especies raras que predice este modelo, al igual que las Series Geométricas, se aplica en situaciones donde uno o unos pocos factores dominan la ecología de la comunidad. La distribución de las

abundancias de las comunidades que se ajustan a este modelo toma la siguiente forma:

$$\alpha x, \frac{\alpha x^2}{2}, \frac{\alpha x^3}{3}, \dots, \frac{\alpha x^n}{n}$$

Donde  $\alpha x$  es el número de especies representadas por un individuo,  $\alpha x^2/2$  es el número de especies representadas por dos individuos y así sucesivamente.

### Modelo de Series Log-normal

La mayoría de las comunidades que se han realizado hasta la fecha muestran distribuciones de especies que se apegan a este modelo. Este modelo indica comunidades naturales grandes y variadas. El modelo de Series Log-normal fue aplicado a abundancias de especies por primera vez por Preston en 1948, quien denominó octavas a cada una de las clases que definió para tabular las abundancia.

La distribución se representa usualmente de la siguiente forma:

$$S(R) = S_0 \exp(-a^2 R^2)$$

Donde  $S(R)$  es el número de especies en la  $R$ -ava octava (clase), a la izquierda y derecha de la curva simétrica,  $S_0$  es el número de especies en la octava modal y  $a$  es el inverso de la amplitud de la distribución, típicamente toma un valor cercano a 0.2.

### Modelo de la Vara Rota

Este modelo fue propuesto por MacArthur en 1957, considerando la subdivisión del nicho ecológico como el rompimiento de una barra al azar en forma

simultánea en S piezas. A diferencia del modelo Log-normal, el de la Barra Rota considera que la división del nicho está relacionada únicamente con un factor único. Este modelo representa la distribución más equitativa de todas las representadas por otros modelos y se le considera como la representación biológicamente realista de una distribución uniforme.

Entre las desventajas más importantes se puede mencionar el que únicamente se basa en un parámetro, la riqueza específica y por lo tanto está fuertemente afectado por el esfuerzo de colecta y el método de muestreo. Sin embargo, si se observa que la distribución de las abundancias de las especies de una comunidad se ajusta a este modelo, es válido concluir que un factor importante en la comunidad está siendo utilizado o se distribuye en forma homogénea a entre las distintas especies que la integran. El número de individuos en la *i*-ésima especie S más abundante ( $N_i$ ) se obtiene de la siguiente forma:

$$N_i = N / S \sum_{n=i}^S 1/n$$

Donde  $N$  es el número total de individuos y  $S$  el número total de especies.

### *Índices de Diversidad Beta*

Aunque este concepto originalmente se utilizó para estudiar tasa de recambio entre comunidades, puede ser empleado para medir el grado de similitud o disimilitud al nivel macroecológico, puede ser empleado para la comparación a escalas más pequeñas. De los índices enlistados a continuación Wilson y Schmida (1984) concluyen que el índice que ellos proponen es el mejor estimador de este tipo de diversidad.

La *W* de Whittaker

$$\beta_w = \frac{S}{\alpha - 1}$$

Donde *S* es el número total de especies y  $\alpha$  es la riqueza específica promedio de todas las muestras.

La *C* de Cody

$$\beta_c = \frac{g(H) + l(H)}{2}$$

Donde  $g(H)$  es el número ganado y  $l(H)$  es el número perdido de especies a lo largo de un transecto o una serie de hábitat.

Los coeficientes de Routledge (*R*, *I* y *E*)

$$\beta_R = \frac{S^2}{2r + S} - 1$$

Donde *S* es el número total de especies para el transecto y *r* es el número de pares de especies con distribución sobrepuesta.

$$\beta_I = \log(T) - \left| \left( \frac{1}{T} \right) \sum e_i \log(e_i) \right| - \left| \left( \frac{1}{T} \right) \sum \alpha_j \log(\alpha_j) \right|$$

Donde  $e_i$  es el número de muestras a lo largo del transecto en los que la especie *i* está presente,  $\alpha_j$  es la riqueza específica de la muestra *j* y  $T = \sum e_i = \sum \alpha_j$

$$\beta_E = \exp^{(\beta_I)} - 1$$

La T de Wilson y Schmida

$$\beta_T = \frac{[g(H) + l(H)]}{2\alpha}$$

Donde  $g(H)$  y  $l(H)$  son los mismos términos empleados en el índice de Cody y  $\alpha$  es la riqueza específica promedio (número promedio de especies).

Una alternativa para cuantificar el grado de parecido entre comunidades son los índices de similitud, similitud o de disimilitud. El índice de Morisita (Morisita 1959) está diseñado para manejar datos de conteos números enteros), y para cada par de estados sucesionales se calcula como:

$$C_{ij} = \frac{\sum_K x_{ki} x_{kj}}{\sqrt{(\lambda_i \lambda_j) N_i N_j}}$$

Donde

$$\lambda_i = \sum_k x_{ki} (x_{ki} - 1) / N_i (N_i - 1)$$

Por otra parte, otro conjunto de índices entre los que se encuentra el de Sørensen (Sørensen 1948) solo consideran la presencia o ausencia, no la abundancia y la similitud entre dos estados sucesionales se calcula como:

$$C_{ij} = a / (a + b + c)$$

Donde  $a$ = Número de especies comunes a ambos estados sucesionales;  $b$ = Número de especies presentes en el estado sucesional dos, pero no en el uno;  $c$ = Número de especies en el estado sucesional uno pero no en el dos y  $d$ = Número de especies ausentes de estados sucesionales.

## Co-ocurrencia

Las matrices de presencia-ausencia son la unidad fundamental de análisis en la ecología de comunidades, aunque pocos aspectos son tan controversiales como su análisis estadístico (Gotelli 2000). La idea de que existen reglas determinísticas que gobiernan la forma en que las especies se asocian para conformar comunidades fueron propuestas por Diamond (1973, 1974), quién plantea tres preguntas fundamentales acerca de la estructura de las comunidades:

1. ¿Hasta que grado las especies que integran una comunidad mutuamente se seleccionan de un conjunto más amplio de tal forma que se adecuan unas a otras?
2. ¿La comunidad resultante resiste invasiones, y si es así, cómo?
3. ¿Hasta que grado es la composición de especies de una comunidad es determinada por pro las propiedades del ambiente y hasta que grado depende de eventos estocásticos?

Posteriormente Diamond (1975) al estudiar las comunidades de aves de del archipiélago Bismarck propuso que la matriz de co-ocurrencia, particularmente aquellas entradas en las que una especie está presente y otra ausente en un sitio y en otro se invierte el patrón (*checkerboard*), que se ilustra a continuación:

	Sitio1	Sitio 2
Especie 1	1	0
Especie 2	0	1

Según Diamond (*op. cit.*) esa distribución refleja reglas de estructuración de comunidades. En contraste con esta propuesta, Connor y Simberlof (1979) encontraron que muchos de los patrones de las matrices de presencia-ausencia no difieren estadísticamente de aquellos que podrían encontrarse solo por azar, concluyendo que no es factible evaluar reglas que determinen la estructuración de las comunidades. Stone y Roberts (1990) propusieron un coeficiente basado en los pares de especies con distribución mutuamente excluyente que presenta mayor confiabilidad en la detección de patrones de co-ocurrencia (Gotelli 2000). La fuerza fundamental que se asume que determina la estructura de comunidades y por lo tanto la explicación de los patrones no azarosos es la competencia.

Se han propuesto al menos cuatro formas para el análisis de patrones de co-ocurrencia: (1) número de pares de especies que forman sistemas de especies con distribuciones mutuamente excluyentes; (2) un coeficiente de especies con distribución mutuamente exclusiva; (3) relación de varianzas y (4) número de combinaciones de especies. Cada uno de estos índices es un número único que resume los patrones de co-ocurrencia de una matriz de presencia-ausencia (Gotelli 2000). El coeficiente de co-ocurrencia se estima como:

$$\sum \left( \frac{(S_i - Q)(S_k - Q)}{((R)(R-1) / 2)} \right)$$

Donde  $S_i$  es igual al total del renglón  $i$ ,  $R$  es el número total de especies en la matriz,  $Q$  es igual al número de sitios en que ambos miembros de un par de especies están presentes. Esta aproximación mide la segregación de especies pero no requiere distribución perfecta de pares con distribución mutuamente exclusiva.



Otra medida para estimar el grado de estructuración es el número promedio de especies con distribución superpuesta (e. g. Sale 1974; Joern y Lawlor 1980), pero presenta poca sensibilidad para detectar algunos cambios importantes (Thomson y Rusterholtz 1982).

### *Estructura de Tamaño*

En cuanto al tamaño, ha sido considerado como una característica que permite minimizar la competencia entre las especies que integran una comunidad. Su importancia en este sentido fue destacada ya desde 1959 por Hutchinson, quién notó que cuando las especies de escarabajos acuáticos de una piscina son ordenados de menor a mayor talla la relación de tamaños de cada especie con la siguiente más pequeña era de 1.3, por lo que propone que la relación 1.3 puede representar una diferencia de tamaño mínimo entre especies que es necesaria para asegurar la coexistencia. Especies que son muy similares en tamaño corporal pueden no ser capaces de coexistir por la amplia superposición en el uso de recursos compartidos. Así puede concluirse que existe una relación mínima de tamaños que es compatible con la coexistencia de especies ecológicamente similares y por otra parte tres o más especies ecológicamente similares en coexistencia tienden a presentar una relación de tamaños constante, aunque esta relación puede variar entre sitios. Simberloff y Boecklen (1981) presentan una compilación muy completa de los estudios hasta entonces publicados.

### *Estructura Trófica*

El estudio de la superposición de nicho tiene una larga historia en la ecología de comunidades. Las teorías de similitud limitante (MacArthur y Levins 1967) y de desplazamiento de caracteres ecológico (Bulmer 1974) predicen que la competencia interespecífica puede conducir a la reducción de la superposición del nicho de las especies en competencia. Demostrar estas ideas con datos empíricos conduce a tres cuestiones: (1) ¿Qué aspectos del nicho deben ser medidos?; (2) ¿Cómo se puede cuantificar el grado de superposición de nicho entre dos especies? y (3) ¿Cuánta superposición de nicho puede esperarse en la ausencia de competencia?

No existe una respuesta universalmente aceptada sobre la primera cuestión debido a que existe un número infinito de recursos que pueden ser particionados por las especies. Si dos especies muestran superposición completa de nicho siempre existe la posibilidad de que la partición ocurra en otro eje, no considerado en el estudio. Sin embargo, Schoener (1974) argumenta que el microhábitat, la dieta y el tiempo de actividad son los tres ejes del nicho más importantes y que la mayor diferenciación ocurre a lo largo de los dos primeros ejes.

## MÉTODOS

### *Análisis de Datos*

Con el fin de evaluar el grado al que el número de especies registradas en cada estado sucesional es una estimación aceptable del número real presente en cada uno de ellos calculamos el número esperado de especies de acuerdo al

modelo asintótico de acumulación de Dependencia Lineal (Soberón y Llorente, 1993) siguiendo el proceso descrito por Moreno y Halffter (2000), para calcular los parámetros del modelo se aleatorizaron 100 veces las muestras con el programa *EstimateS* (Colwell, 2005) siguiendo las recomendaciones de Moreno y Halffter (2000; 2001).

Al nivel alfa la diversidad fue estudiada en distintos aspectos: la riqueza de especies, dominancia por medio del índice de Berger-Parker, la equitatividad y el índice de Shannon-Wiener. Los valores de este último fueron comparados estadísticamente por medio de la prueba t-student modificada por Hutcheson (Zar, 1984) y como una alternativa el método propuesto por Solow (1993).

Las abundancias relativas (número de individuos de cada especie, dividido entre el esfuerzo de colecta invertido en cada zona) se compararon por medio de la prueba no paramétrica U de Mann-Witney.

Con la finalidad de conocer la importancia relativa de la presencia de las especies y su abundancia en la caracterización de los tres estados sucesionales se realizó un análisis de componentes principales sobre una matriz de correlación de datos previamente estandarizados (media cero y desviación estándar de 1).

Para conocer el grado de similitud total entre los estados que conforman la cronosecuencia se calcularon los índices de similitud de Morisita y de Sørensen entre todas las combinaciones de estados sucesionales.

### *Estructura de Tamaños*

Se empleó como estimador del tamaño la longitud máxima del cráneo, promediando las medidas individuales que para esta variable se presentan en Goodwin (1969) para cada una de las especies. A partir del valor más pequeño

(Cuadro 27) para cada estado sucesional y considerando amplitudes de intervalos correspondientes a 10% de este valor se construyeron intervalos regulares de tamaño. Posteriormente cada especie fue agrupada en la clase de tamaño correspondiente obteniéndose así una tabla de frecuencias cuyas frecuencias fueron comparadas con la prueba  $X^2$  entre estados sucesionales y contra una distribución al azar (1000 aleatorizaciones) para determinar si es posible que la distribución observada sea un efecto del azar.

### *Estructura Trófica*

Para conocer si los hábitos alimentarios tienen un papel determinante en la determinación de la estructura de la comunidad de pequeños mamíferos terrestres en los estados sucesionales estudiados construimos matrices de hábitos alimentarios por estado sucesional a partir de la información presentada en distintas fuentes sobre hábitos alimentarios de las especies presentes en la zona de estudio: No se encontró información específica sobre la dieta de *Oryzomys rostratus*, pero sí para *O. melanotis*, de talla similar y presente en ambientes tropicales, y del que previamente *O. rostratus* era considerado una subespecie, acepta en laboratorio una dieta de semillas principalmente (Ceballos 1990). Para *Reithrodontomys fulvescens* Kincaid y Cameron (1982) encontraron que el 88.9% de la dieta la constituyen invertebrados. *Liomys irroratus* es granívora (Ceballos 1990). *Marmosa mexicana* es frugívora, insectívora y devoran polluelos de pájaros silvestres (Villa y Cervantes 2003). *Peromyscus aztecus* se alimenta de semillas, hongos, brotes de algunas herbáceas y algunos insectos (Ceballos y Galindo 1984; Jiménez-Almaraz *et al.* 1993). *Peromyscus levipes* se alimenta de

artrópodos, semillas, hongos, partes verdes de plantas y frutos, anélidos, moluscos y pequeños vertebrados (Ceballos y Galindo 1984, Jiménez Almaráz *et al.* 1993, Reid 1997).

La forma común de estudiar este aspecto es la prueba  $X^2$ , considerando como clases cada uno de los hábitos alimentarios y contabilizando como frecuencias las especies que ejercen cada uno de dichos hábitos (Cuadro 28).

### *Co-ocurrencia*

La cuantificación de pares de especies con distribución mutuamente excluyente de la matriz de presencia-ausencia fue realizada por medio del coeficiente de Stone y Roberts (1990) y este valor observado comparado contra una distribución al azar (1000 combinaciones).

## RESULTADOS

### *Composición Taxonómica*

Se muestreó en forma mensual durante 14 meses por cuatro noches consecutivas cada mes. Se capturaron y marcaron un total de 1714 ejemplares pertenecientes a dos ordenes, cuatro familias, seis géneros y 10 especies (Cuadro 20). Destaca la presencia de la musaraña *Cryptotis maga*, endémica de la Sierra Juárez, en el estado de Oaxaca y *Oryzomys chapmani* endémico de México. A continuación se mencionan las variaciones en las distintas componentes de la diversidad medidos y comparados en los tres estados sucesionales.

## *Número de Especies*

En los tres estados sucesionales el número observado de especies fue prácticamente igual al valor esperado de la asíntota predicha por el modelo de Dependencia Lineal (Cuadro 21): En el Bosque Joven se registraron 10 especies y el modelo predice una asíntota de 9.782; en el Intermedio el valor esperado es de 7.318 y el observado de ocho; en el Maduro el modelo predice 4.984 mientras que en el muestreo se registraron cinco especies, por lo que puede concluirse en este aspecto que los números observados de especies derivados del muestreo son aproximaciones aceptables del número real de especies presentes en cada uno de los estados sucesionales. En la figura 10 se muestran las curvas teóricas de acumulación de acuerdo al modelo de Dependencia Lineal y la observada aleatorizada a través de los 14 periodos de muestreo para cada estado sucesional.

El Bosque Joven mostró el mayor número de especies con 10, de las cuales *Oryzomys rostratus* y *Reithrodontomys fulvescens* fueron exclusivas. En el Bosque Intermedio se registró la presencia de ocho especies y en el Maduro de cinco. Ni el Bosque Intermedio ni el Maduro mostraron alguna especie exclusiva.

## *Dominancia*

El índice de Berger-Parker indica que en el Bosque Joven existe un grado menor en casi un 50% de dominancia que la observada en los bosques Intermedios y Maduro, pero más importante aún, la especie con mayor predominio

es diferente: en el caso del Bosque Joven la especie más abundante es *Reithrodontomys sumichrasti*, que representa el 28.33% de los ejemplares registrados, mientras que en los otros dos estados sucesionales es *Peromyscus aztecus* (54.52% en el Bosque Intermedio y 45.03% en el Maduro) (Cuadro 22).

### *Índices de Equidad*

La comparación por medio de remuestreo (Cuadro 23) indica que el Bosque Joven difiere de los otros dos. De las 10,000 simulaciones realizadas ninguna presentó un valor mayor al del delta observado. Los estados Intermedio y Maduro no mostraron diferencias estadísticamente significativas, un total de 3711 de las 10,000 simulaciones arrojaron valores mayores a los observados de la diferencia entre los índices de Shannon-Wiener. La prueba t de Hutchenson (Cuadro 23) muestra el mismo patrón: no existen diferencias entre los estados Intermedio y Maduro, pero el Joven mostró un valor significativamente más alto. Este patrón se ve confirmado por el examen de los intervalos de confianza al 95% que muestran superposición entre el estado Intermedio y el Maduro (Cuadro 22).

### *Abundancia*

No se observaron diferencias significativas de abundancias entre estados sucesionales (Cuadro 24). Para toda la zona de estudio la especie más abundante fue *Peromyscus aztecus*, que representó más del 37% del total de ejemplares registrados, seguido de *Oryzomys chapmani* (19.65), mientras que *Marmosa*

*mexicana* y *Oryzomys rostratus* fueron muy poco abundantes (tres y seis ejemplares, respectivamente).

### *Distribución de las Abundancias*

La distribución de las abundancias en el Bosque Joven e Intermedio no difirió significativamente de las esperadas de acuerdo a los modelos de Series logarítmicas, Log-Normal y de la Vara Rota (Cuadro 25). El Bosque Maduro, en cambio, mostró una distribución que no difiere significativamente de las esperadas de acuerdo a los modelos de Series Geométricas y Logarítmicas.

### *Ordenación*

El 90.47 % de la variabilidad total de la muestra es explicada por los dos primeros componentes principales, el primero explica el 78.06 % y permite la separación de los dos cuadrantes de Bosque Joven de los otros dos estados sucesionales (figura 11). Destaca el hecho de que el cuadrante 1 de Bosque Joven muestra diferencias considerables con el resto de cuadrantes, incluido el cuadrante 2 de este mismo estado sucesional. Esta separación se debe a la presencia exclusiva de *Reithrodontomys fulvescens* y *Cryptotis magna* en el Bosque Joven, así como una mayor proporción de *Peromyscus mexicanus* y de *Reithrodontomys sumichrasti*, mientras que los estados Intermedio y Maduro se caracterizan por la ausencia de *Oryzomys rostratus* y, proporciones altas de *Peromyscus aztecus* (más del 45%) y *P. levipes* (más del 10%) (Cuadro 26).



El segundo Componente Principal explica 12.4 % de la varianza total y permite la separación de los dos cuadrantes de Bosques Maduro y el cuadrante 1 del Bosque Joven. En este Componente Principal el cuadrante 2 de Bosque Joven se observa muy similar a los dos de Bosque Intermedio (figura 11). Esta separación se deriva principalmente de la presencia de *Cryptotis magna* y *Liomys irroratus* en el estado Intermedio y la abundancia proporcionalmente más alta (27.20 %) de *Oryzomys chapmani* en el estado Maduro (Cuadro 26).

### *Similitud*

Como ya se mencionó antes, en el Bosque Joven se registró el mayor número de especies (10), dos de ellas exclusivas de este (*Oryzomys rostratus* y *Reithrodontomys fulvescens*). Considerando únicamente la presencia y/o ausencia de especies estimada con el índice de Sørensen (Cuadro 29), la similitud entre el Bosque Joven y los otros dos es la más pequeña (en promedio 52.7%), mientras que entre el Intermedio y el Maduro es del 80%. La estimación que incluye las abundancias (índice de Morisita, Cuadro 29), muestra un patrón similar con un mayor grado de similitud entre los bosques Intermedio y Maduro (96.3%).

### *Tamaños*

Ninguno de los tres estados sucesionales presentó una distribución de tamaños que significativamente difiriera del azar. Para el Bosque Joven el valor observado fue de 0.00030 y después de 1000 simulaciones, 296 presentaron valores mayores o iguales, para el estado Intermedio el valor observado fue de

0.00038 y 335 de las simulaciones arrojaron valores iguales o mayores.

Finalmente, para el estado Maduro el valor observado fue 0.00029 y 215 simulaciones mostraron valores iguales o mayores. La aproximación por medio de la prueba  $X^2$  no mostró que los patrones de frecuencias en las clases de tamaños difieran entre los tres estados sucesionales.

### *Gremios Tróficos*

En el conjunto de datos estuvieron representados tres gremios tróficos (Cuadro 28), con el grupo de los omnívoros como el predominante, con cinco especies, la granivoría y la insectivoría estuvieron representadas con dos especies cada uno y el grupo de los frugívoros con sólo una especie. Al nivel de estado sucesional los tres gremios estuvieron representados tanto en el Bosque Joven como en el Intermedio, mientras que en el Maduro no se registraron especies frugívoras. Al igual que en el caso de la estructura de tamaños, no se encontraron diferencias entre la estructura de gremios tróficos y patrones obtenidos al azar y, la prueba  $X^2$  indica que no existen diferencias estadísticamente significativas entre la distribución de las frecuencias de los tres estados sucesionales ( $\text{Chi}^2=0.8912$ , g.l.=6,  $P=0.9894$ ).

### *Co-ocurrencia*

No se observó algún par de especies con distribuciones mutuamente excluyentes (*checkerboards*) entre los tres estados sucesionales, por lo que no fue posible calcular el valor de co-ocurrencia ni la probabilidad de que este fuera observado únicamente por azar.

## DISCUSIÓN

### *Estructura de Comunidades y Biodiversidad*

La heterogeneidad representada en la cronosecuencia estudiada puede tener importantes implicaciones en la conservación de la diversidad biológica y en la comprensión de las características de los bosques mesófilos de montaña si se considera como punto de comparación el estudio de Bonilla Ruz (1999) en otro bosque mesófilo de montaña en Oaxaca, también en la Sierra Norte, en el municipio de Tanetze de Zaragoza, muy cerca de San Juan Juquila Vijanos. Este autor menciona que aunque algunos elementos vegetales indican algún grado pequeño de perturbación podría ser comparable al estado denominado aquí como Maduro. Con el mismo método de campo (trampas Sherman para la captura de ejemplares vivos, dispuestas en cuadrantes, visitas mensuales por un año) registró cuatro especies de pequeños mamíferos terrestres, número similar a las cinco observadas en el presente estudio en el Bosque Maduro. En ambos estudios se registró a *Peromyscus mexicanus*, *Oryzomys alfaroi* y *Liomys irroratus*.

En Tanetze se registró a *Reithrodontomys mexicanus*, que no se encontró en San Juan Juquila Vijanos, mientras que *R. sumichrasti* y *P. aztecus* no se mencionan en la primera localidad, a pesar de que esta última fue la especie más abundante tanto en el estado Maduro como en el Intermedio.

La necesidad de coleccionar en varios sitios para poder registrar a la mayor parte de las especies presentes en un área determinada ya ha sido señalada por Caro *et al.* (2001), quienes encontraron que en la reserva Chiquibul en el oeste de

Belice en un bosque subtropical de los cuatro sitios muestreados compartieron únicamente el 33% de las especies y más del 20% estuvieron restringidas a solo un sitio.

En la misma zona de San Juan Juquila Vijanos, Cordoba y del Castillo (2001) estudiaron los cambios en la cobertura de los troncos de los árboles por parte de plantas epifitas en los mismos estados sucesionales que los aquí estudiados, aunque no se estudiaron las diferencias al nivel de riqueza de especies encontraron que las mayores diferencias en la cantidad de superficie cubierta se encontró entre el Bosque Joven y los restantes, con los bosques Intermedio y Maduro con mayor similitud.

Vázquez *et al.* (1999-2000) mencionan únicamente la presencia de dos especies en un estudio comparativo entre un bosque mesófilo bien conservado y uno perturbado, *Peromyscus aztecus* y *Reithrodontomys fulvescens* en el estado de Jalisco, aunque cabe mencionar que el objetivo del estudio fue la comparación de parámetros demográficos, por lo que cabe la posibilidad de que hayan registrado otras especies, pero con abundancias bajas y por lo tanto no se mencionen.

En estudios con mamíferos en otros sitios y hábitats se han encontrado patrones similares a los aquí documentados. Medellín y Equihua (1998) compararon el número de especies de pequeños mamíferos en campos agrícolas abandonados (seis años en regeneración) y bosques tropicales no perturbados circundantes en la Selva Lacandona, Chiapas. La riqueza de especies no difirió entre ambas zonas, aunque algunas especies como *Heteromys desmarestianus*, *Didelphis marsupialis* y *Ototylomys phyllotis* seleccionaron el bosque como hábitat

primario. En bosques con distintos tipos de disturbio en Uganda la riqueza de especies de roedores fue más alta en bosque talados que en aquellos no perturbados (Isabirye-Basuta y Kasenene 1987).

Lopes y Ferrari (2000) encontraron que la diversidad de especies, abundancia, biomasa total y promedio de mamíferos de talla mediana y grande como primates, edentados, artiodáctilos y perisodáctilos en el este de la selva amazónica brasileña tienden a disminuir en forma inversamente proporcional con el disturbio antropogénico, aunque cabe destacar que uno de los factores que estos autores estudiaron es la cacería y un patrón derivado de este efecto es que aquellas especies que no son aprovechadas por los cazadores incrementan su abundancia conforme se incrementan los disturbios en la selva, particularmente fragmentación y tala.

Es probable que algunas comunidades estén adaptadas a perturbaciones fuertes de ocurrencia regular, por ejemplo en Belice los huracanes de alta intensidad que pueden devastar proporciones considerables de la cobertura vegetal se presentan aproximadamente cada siete años (Friesner 1993, citado en Lewis 2001), por lo que la corta selectiva de algunos árboles (seis por hectárea) no representa comparativamente un cambio drástico para la fauna de la zona.

Para los mamíferos de ecosistemas templados se han observado patrones similares a los de este estudio. En Columbia Británica, Canadá, Sullivan *et al.* (1999) al comparar algunos parámetros demográficos, abundancia y la diversidad de pequeños mamíferos terrestres de bosques de pino no alterados, con cortes y quemas. Al nivel de especie observaron distintos patrones, algunas especies como *Peromyscus maniculatus*, *Microtus pennsylvanicus*, *M. longicaudus* y

*Tamias amoenus* incrementaron su abundancia en los bosques alterados, otras como *Clethrionomys gapperi* disminuyeron en el bosque sin manejo y otras como *Sorex sp.* mantuvieron abundancias similares en todos los bosques estudiados. El número promedio de especies del bosque no alterado mostró un valor muy similar al que sufrió aclareos y quema, mientras que aquel en que solo se practico aclareo se observo el mayor número de especies. La diversidad (índices de Shannon-Wiener y de Simpson) no difirió estadísticamente entre los sitios, aunque aquellos con aclareo mostraron los valores más altos. En contraste, para *Clethrionomys gapperi* Keinath y Hayward (2003) encontraron mayor preferencia por bosques bien conservados

Malcolm y Ray (2000) mencionan cambios en la estructura de comunidades de roedores en África Central debidos a la presencia de caminos primarios (permanentes) y secundarios (únicamente activos para la explotación forestal) en comparación con bosques primarios. La riqueza de especies y la diversidad (índice de Shannon-Wiener) no difirieron significativamente entre zonas con caminos primarios y secundarios de distinta edad (12 y 19 años), pero ambos mostraron valores más altos que las zonas no perturbadas.

Este patrón no parece ser exclusivo de los mamíferos, otros taxa muestran una respuesta similar. Mardsen (1998) al comparar la diversidad (estimada con el índice de Shannon-Wiener) de la comunidad de aves en una zona recientemente talada y otra no perturbada, encontró que en la selva talada existe mayor diversidad que en el fragmento conservado.

Es probable que la respuesta de la comunidad en su conjunto a distintas fuentes de perturbación sea dependiente de la naturaleza misma del taxa en

cuestión. Por ejemplo Lewis (2001) encontró que en Belice una comunidad de mariposas de una selva tropical no se vio afectada en su riqueza de especies, la abundancia individual de especies o el patrón de la distribución de las especies en zonas de aprovechamiento forestal selectivo, la comunidad de aves de la misma zona mostró el mismo patrón (Mallory y Brokaw 1997 citado en Lewis 2001).

Thiollay (1992) estudio la estructura y composición de la comunidad de aves de bosques en que tenían uno y 100 años de haber sido talados, así como de bosques no perturbados en Guyana Francesa. Los efectos de la tala fueron considerables: aunque solo se taló un poco más del 3% de los árboles, después de la tala se produjo un descenso en 27-33% de la riqueza de especies, abundancia y frecuencia de avistamientos. Los índices de diversidad también mostraron valores más bajos, aunque no en forma tan marcada, se incrementó la dominancia y la diferencia en la composición específica entre estas comunidades se incrementó hasta el 45%. Asimismo se modificó la distribución de los gremios tróficos.

La literatura acerca de la relación entre la diversidad de especies y la productividad es abundante, pero contradictoria. Algunos autores confirman una relación positiva entre estos dos aspectos. Owen (1988) encontró que en Texas los datos tanto de roedores como de carnívoros apoyan la hipótesis de que en zonas de productividad baja, la riqueza de especies se incrementa, apoyando la hipótesis de que Tilman (1982) desarrolló para las plantas. En el modelo Tilman la riqueza de especies y la riqueza de los recursos o productividad son simétricos y se caracteriza por un ascenso, un máximo y una fase de descenso dependiendo de la cantidad de recursos disponibles. La diversidad alcanza valores máximos a

niveles moderadamente bajos de disponibilidad de recurso, comenzando a decrecer conforme el medio se vuelve más rico en recursos.

Los resultados de este estudio indican que de los tres estados sucesionales analizados, el Bosque Joven es el más divergente, con mayor número de especies, menor dominancia, la especie dominante (*Reithrodontomys sumichrasti*) es distinta a aquella de los bosques Intermedio y Maduro (*Peromyscus aztecus*), menor dominancia y mayor equidad, mientras que los bosques Intermedio y Maduro presentan una considerable similitud entre sí. Para la misma zona Bautista-Cruz y del Castillo (2005) encontraron que las características del suelo muestran el mismo patrón: Después de los 75 años (Bosque Intermedio y Bosque Maduro) las propiedades del suelo cambió poco. Para la comunidad vegetal Blanco Macias (2001) encontró que el Bosque Intermedio presenta la mayor diversidad (estimada con el índice de Shannon-Wiener), pero el mayor número de especies se encontró en el Bosque Maduro (Cuadro 22).

Los patrones mostrados por los distintos aspectos de la diversidad biológica estudiados no apoyan la hipótesis alternativa del Bosque Maduro como aquel con mayor diversidad, porque a diferencia de lo esperado, todos señalan al Bosque Joven como el más diverso.

### *Tamaños, Gremios Tróficos y Co-ocurrencia*

La aproximación empleada en este estudio indica que la posibilidad de que la competencia constituya un elemento determinante modelador no está apoyada. Los resultados en este aspecto son contradictorios, aún en casos en que se



estudio el mismo grupo en zonas geográficas similares. Por ejemplo Gainsbury y Colli (2003) encontraron que de cuatro comunidades de lagartijas en la Amazonia, dos presentan una estructura definida (no explicada por el azar) en su composición de gremios tróficos, las otras dos no y ninguna con respecto a la distribución de tamaños. Pleasants (1990) consideró que varios de los resultados, particularmente en aquellos casos en que se concluye que la estructura observada de las comunidades no difiere significativamente de aquellas obtenidas al azar son inadecuadas porque únicamente se fundamentan en el examen de la distribución de las co-ocurrencias y no incluyen a la comunidad en su totalidad.

Gotelli y McCabe (2002) revisaron y reanalizaron datos de 96 publicaciones, considerando si estos mostraban o no una composición o estructura distinta a la esperada solo por azar. Encontraron que en general en la mayoría de los casos las composiciones observadas no son explicables por efectos al azar, asimismo, las estructuras no explicables por el azar se observan con mayor frecuencia en homeotermos que en poiquilotermos y, en general, consideran que sus resultados apoyan la idea de Diamond de estructuras no azarosas en la constitución de las comunidades biológicas.

Wilson y colaboradores (2000) emplearon una aproximación cuantitativa para estudiar la estructura de comunidades en Nueva Zelanda con datos cuantitativos (no pares de especies con distribución mutuamente exclusiva), pero no encontró evidencias de una estructura distinta la esperada solo por azar.

Simberloff y Boecklen (1981) presentan una compilación y reanálisis de estudios cuyo objetivo fue determinar si existen relaciones de tamaños mínimos y si estos son constantes en distintas comunidades, entre ellos destacan varios de

los estudios ya clásicos de J. Brown (casos 5 y 6 del Cuadro 1 de Simberloff y Boecklen 1981) en comunidades de roedores del desierto, en los que parece haber una relación significativa y constante de tamaños, pero en otros mamíferos como murciélagos los resultados son contradictorios, con casos que apoyan la existencia tanto de relaciones mínimas y constantes de tamaño (casos 1, 2 y 3 del Cuadro 1 de Simberloff y Boecklen 1981) y otros en los que no se encuentran estas características (caso 4). Para los mamíferos en su conjunto (caso 7) se presentó como significativa solo la relación de tamaños constante, pero no un valor mínimo. Cabe destacar que en la mayoría de los estudios de con invertebrados (casos 23, 24, 28-31) no se encontró esta relación constante.

Finalmente, otra forma no abordada en este estudio para conocer los patrones de estructura en las comunidades es a partir del estudio morfométrico de los individuos, aproximación que permite comprender o al menos generar hipótesis sobre la relación entre la anatomía de los organismos y su relación con algún atributo o función específica.

Los resultados no apoyan la hipótesis alternativa de estructura de tamaños diferentes en los tres estados sucesionales estudiados.

## CAPÍTULO V: CONCLUSIONES

---

Los resultados del modelamiento de datos de captura-recaptura y otros parámetros poblacionales indican una respuesta diferencial a las condiciones presentes en cada uno de los tres estados sucesionales estudiados, al menos para las dos especies para las que se contó con datos suficientes: mientras que *Oryzomys chapmani* muestra probabilidades de supervivencia estadísticamente iguales en los bosques Joven e Intermedio y en el Bosque Maduro un valor más alto en la temporada seca que en la de lluvias, *Peromyscus aztecus* muestra un patrón mas complejo, con los bosques Joven y Maduro con los valores más altos en la temporada seca y el Intermedio sin variaciones. Las probabilidades de captura muestran un patrón similar: *O. chapmani* no presentó diferencias estadísticamente significativas entre los Bosques Joven e Intermedio, mientras que en el Maduro se observó un valor mas alto en la temporada de lluvias, por otra parte *P. aztecus* presentó valores similares entre los bosques Joven y Maduro, con variaciones significativas en el Intermedio, que mostró el valor más alto en la parte media de la temporada seca.

Cabe mencionar que la posibilidad de encontrar modelos específicos para explicar las variaciones en historias de captura-recaptura para cada estado sucesional, temporada, periodo, especie y otras fuentes de variación es factible con el empleo de modelos probabilísticos y con criterios de selección de los modelos candidatos. Esta metodología permite desarrollar una serie de modelos candidatos que pueden explicar potencialmente la variación observada en las

historias de captura-recaptura, ya sea a partir de hipótesis específicas o bien explorando distintas combinaciones de las fuentes de variación. Una vez contruidos, la aplicación de estrategias de selección de modelos, como el Criterio de Información de Akaike, permite seleccionar con objetividad cual de las hipótesis representadas por cada modelo candidato es la explicación más probable de los patrones de las historias de captura-recaptura. Aunque el procedimiento es complejo y operativamente difícil de ejecutar con las herramientas disponibles actualmente y requiere de tamaños muestrales relativamente grandes, presenta ventajas considerables sobre los métodos de enumeración convencionales, como el del Mínimo Número de Individuos Vivos. Además de los problemas técnicos de este último método que se discutieron en el Capítulo II, la limitante más importante de este método es que, aunque se pueden estimar el tamaño poblacional y la trapabilidad para distintos niveles de variación tanto temporal como espacial, no es posible determinar cual de ellos es el más adecuado, porque no existen para ello métodos análogos a los de Máxima Verosimilitud, Criterios de Información, Parsimonia u otros más.

En lo que respecta a las áreas de actividad y distancias recorridas, aunque los valores estimados en este estudio son comparables a los conocidos para otras especies de roedores, resaltan por una parte las limitantes técnicas, a pesar del número relativamente alto de ejemplares registrados, el número de individuos para los que se contó con dos o más recapturas en estaciones de trapeo diferentes, que es mínimo requerido para definir un área, fueron muy limitadas, lo que tuvo como consecuencias, por una parte una representatividad muy limitada de las áreas de actividad y movimientos reales de *O. chapmani* y *P. aztecus* y, por otra

parte, también excluye la posibilidad de aplicar métodos más poderosos para este tipo de atributos, como el del Kernel. Una contribución relevante en este sentido es la aplicación de Análisis Exploratorios, específicamente Diagramas de Tallo y Hoja, que representan una alternativa al criterio de la exclusión del 5% de las localizaciones extremas para estimaciones más conservadoras, pero más confiables de las áreas de actividad. La aplicación de este criterio a conjuntos de datos como los aquí estudiados, caracterizados por una alta proporción de individuos con únicamente tres localizaciones disponibles, resultaría en una cantidad muy pequeña de datos para el análisis. La estrategia de calcular las áreas de actividad de todos los individuos con todas las localizaciones disponibles para cada uno de ellos, y después aplicar Análisis Exploratorio para eliminar áreas atípicas, más que localizaciones atípicas, permite maximizar el número de áreas para el estudio, a la vez que garantiza la exclusión de áreas atípicas.

Por otra parte, al igual que en el caso del análisis de las historias de captura-recaptura, las áreas de actividad muestran diferencias importantes en los patrones de variación entre las dos especies estudiadas: mientras que en el caso de *O. chapmani* las diferencias entre estados sucesionales y la variación entre temporadas explican casi el 60% de la varianza en las áreas de actividad, *P. aztecus* explican apenas un poco más del 3%.

La riqueza de especies de la cronosecuencia estudiada es moderada, pero incluye especies de alta importancia para la conservación de la diversidad biológica de la región y del país, como *Cryptotis magna*, musaraña endémica de la Sierra Juárez, Oaxaca y *O. chapmani*, endémico de México. De los tres estados sucesionales estudiados, el Bosque Joven mostró la mayor diversidad en todas

sus variantes: mayor riqueza de especies, fue el único que mostró especies exclusivas, presentó menor dominancia y mayor equitatividad y, la distribución de las abundancias que están presentes en él se ajusto mejor que los otros dos al modelo de la Vara Rota, que de los cuatro estudiados es el que predice la mayor homogeneidad en la distribución de las abundancias. La caracterización multivariada revela que las diferencias con los otros dos estados sucesionales no son únicamente de tipo cualitativo por la presencia exclusiva de *C. magna* y *Reithrodontomys fulvescens*, sino también por una mayor abundancia proporcional de *P. mexicanus* y *R. sumichrasti*, ambas presentes en los tres estados sucesionales. Así mismo, se observa una notable variabilidad entre los dos cuadrantes de Bosque Joven, mientras que los de Intermedio y Maduro se observan muy similares entre si.

La similitud promedio más alta se observó entre los bosques Intermedio y Maduro, con un valor de 80%, mientras que el Bosque Joven es en promedio similar en un 50% a los dos primeros. Esto significa que se requiere de al menos 75 años de regeneración para que un fragmento de bosque mesófilo de montaña que ha sido eliminado con fines de uso agrícola por el método tradicional de roza, tumba y quema, alcance una estructura en la composición de la fauna de mamíferos de talla pequeña similar a la de los bosques maduros típicos de la zona.

Los datos indican que la distribución de frecuencias en clases de tamaño y gremios tróficos observadas no difiere estadísticamente de aquellas que podrían obtenerse solo por azar, así mismo, no se observaron pares de especies con distribución mutuamente excluyente. Las evidencias anteriores indican que la

competencia no es un factor determinante en la composición de la fauna de mamíferos de la cronosecuencia estudiada, al menos en los aspectos estudiados.

Finalmente, la similitud de los patrones de diversidad de las comunidades de mamíferos terrestres de talla pequeña y los observados en grupos como los microorganismos del suelo o las plantas epifitas en los mismos sitios y al mismo tiempo que los aquí estudiados, indica que es probable que las condiciones locales tengan un mayor impacto en la determinación de dichos patrones que lo observado en comunidades de ambientes templados.

## LITERATURA CITADA

---

- Adler, G. H. 2000. Tropical tree diversity, forest structure and the demography of a frugivorous rodent, the spiny rat (*Proechimys semispinosus*). *Journal of Zoology* 250:57-74.
- Adler, G. H. y M. L. Wilson. 1987. Demography of habitat generalist, the white-footed mouse, in a heterogeneous environment. *Ecology* 68:1785-1796.
- Aeckerman, B. B., F. A. Leban, M. D. Samuel y E. O Garton. 1990. User's manual of f the program Home Range , 2<sup>nd</sup>. edn. Technical report 15, Forestry, Wildlife and Range Experimental Station, University of Idaho.
- Anderson, S. H. y S. S. Shugart. 1974. Habitat selection of breeding birds in east Tennessee deciduous forest. *Ecology* 55:828-837.
- Arita W, H. T. 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatán, México. *Journal of Animal Ecology* 66:83-97.
- Bailey, N. T. J. 1952. Improvements in the interpretation of recapture data. *Journal of Animal Ecology* 21:120-127.
- Ballance, L. T., R. L. Pitman y S. B. Reilly. 1997. Seabird community structure along a productivity gradient: importance of competition and energetic constraint. *Ecology* 78:1502-1518.
- Banks, R. C. 1997. The *Peromyscus guardia-interparietalis* complex. *Journal of Mammalogy* 48:210-218.
- Bautista-Cruz, A. y R. F. del Castillo. 2005. Soil changes during secondary succession in a tropical montane forest area. *Soil Science Society of America Journal* 69:906-914.
- Begon, B. 1979. investigating animal abundance: capture-recapture for biologists. Eduard Arnold. 97 p.
- Begon, M. 1989. Ecología animal. Modelos de cuantificación de poblaciones. Trillas. 134 p.
- Begon, M., J. L. Harper y C. Townsend. 1999. Ecología. Ed. Omega.
- Bekoff, M. y L. D. Mech. 1984. Computer simulation: Simulation analysis of space use: Home range estimates, variability and sample size. *Behaviour Research Methods, Instruments, and Computers* 16:32-37.
- Bell, J. F., H. C. K. I. Hitchcock, C. I. MacMillan, C. I. Miller, J. M. Moser, D. S. Tuck y L. C. Wensel. 1984. Timber measurements. En: *Forestry handbook* (K. F. Wenger. Ed.). 2a. ed. John Wiley & Sons.
- Blanco Macias, A. M. 2001. Análisis sucesional del bosque mesófilo de montaña en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México.



- Bonilla Ruz, C. 1999. Estudio poblacional de roedores en un bosque mesófilo de montaña en el estado de Oaxaca. Tesis de Maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Boutin, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems and the future. *Canadian Journal of Zoology* 68:203-220.
- Bowers, M. A. y J. H. Brown. 1982. Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure?. *Ecology* 63:391-400.
- Bowers, M. A., D. B. Thompson y J. H. Brown. 1987. Foraging and microhabitat use in desert rodents: the role of a dominant competitor. *Oecologia* 72:77-82.
- Brown, J. S. 1975. Geographical ecology of desert rodents. Pp. 315-341. En: Ecology and evolution of communities (M. L. Cody y J. M. Diamond, eds.). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Brown, J. H. y G. A. Lieberman. 1973. Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54:788-977.
- Bulmer, M. G. 1974. Density-dependent selection and character displacement. *The American Naturalist* 108: 45-58.
- Burnham, K. P., D. R. Anderson, G. C. White, C. Brownie y K. H. Pollock. 1987. Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. *American Fisheries Society Monographs* 5:1-437.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concept as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24:346-352.
- Caro, T. M., M. J. Nelly, N. Bol y S. Matola. 2001. Inventorying mammals at multiple sites in the Maya mountains of Belize. *Journal of Mammalogy* 82:43-50.
- Campos V., A., L. Cortés A., P. Dávila A., A. García M., J. Reyes S., G. Toriz A., L. Torres C. y R. Torres C. 1992. Plantas y flores de Oaxaca. Cuadernos del Instituto de Biología No. 18, 62 p.
- Carleton, M. D. 1989. Systematics and evolution. Pp. 7-141. En: Advances in the study of *Peromyscus* (Rodentia) (G. L. Kirkland, Jr. y J. N. Layne, eds.). Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. vi+367 pp.
- Ceballos, G. 1990. Comparative natural history of small mammals from tropical forest in western Mexico. *Journal of Mammalogy* 71:263-266.
- Ceballos, G. G. y G. Galindo. 1984. Mamíferos Silvestres de la Cuenca de México. Editorial Limusa, México, D. F.
- Chávez Tapia, C. B. y R. Gallardo Villegas. 1993. Demografía y reproducción de *Neotomodon alstoni* en la Sierra del Ajusco, México. Pp. 317-334. En: Avances en el estudio de los mamíferos de México (R. A. Medellín y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, Publicación Especial 1:1-464.

- Clark, B. K., D. W. Kaufman, G. A. Kaufman, E. J. Finck y S. S. Hand. 1988. Long-distance movements by *Reithrodontomys megalotis* in tallgrass prairie. *American Midland Naturalist* 20:276-281.
- Clements, F. E. 1926. *Plant succession and indicators*. Hafner Publishing Company. New York.
- Clements, F. E. 1936. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24:252-284.
- Clutton-Brock, T. H. 1989. Mammalian mating systems. *Proceeding of the Royal Society of London B. Biological Sciences* 236:339-372.
- Cody, M. L. y J. M. Diamond (eds.). 1975. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Colmes, R. T., R. E. Bonney, Jr. y S. W. Pacala. 1979. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach. *Ecology* 60:512-520.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's Guide and application published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.
- Connell, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. Pp. 460-491. En: *Ecology and evolution of communities* (M. L. Cody y J. M. Diamond, eds.). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Connell, H. J. y O. H. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalists* 111:1119-1144.
- Connor, R. E. F. y D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: chance or competition?. *Ecology* 60:1132-1140.
- Cooch, E. y G. White. 2002. *Program MARK. Analysis of data from marked individuals. A gentle introduction*. 2d. ed.
- Cordoba, J. y R. del Castillo. 2001. Changes in epiphyte cover in three chronosequences in a tropical montane cloud forest in Mexico. Pp. 79-98. En: *Life Forms and Dynamics in Tropical Forests* (G. Gottsberger y L. Sigrid, eds.). Berlin.
- Cormack, R. M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51:429-438.
- Crome, F. H. J. y G. C. Richards. 1988. Bats and gaps: microchiropteran community structure in Queensland rain forest. *Ecology* 69:1960-1969.
- Dahl, K. 1918. Studies of trout and trout waters in Norway. *Salmon and Trout Magazine* 17:58-59.
- Davis, M. B. 1973. Redeposition of pollen grains in lake sediment. *Limnology and Oceanography* 18:44-52.

- Day, R. W. y G. P. Quinn. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecological Monographs* 59:433-463.
- De Soola, S. R., R. Bonduriansky y R. J. Brooks. 1999. Eliminating autocorrelation reduces biological relevance of home range estimates. *Journal of Animal Ecology* 68:221-234.
- Diamond, J. M. 1973. Distributional ecology of New Guinea birds. *Science* 179:759-769.
- Diamond, J. M. 1974. Colonization of exploded volcanic islands by birds: the supertramp strategy. *Science* 184:803-803.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. Pp. 342-444. En: Ecology and evolution of communities (M. L. Cody y J. M. Diamond, eds.). Harvard University Press, Massachusetts.
- Dickman, C. R. 1988. Body size, prey size, and community structure in insectivorous mammals. *Ecology* 69:569-580.
- Dickman, C. R. y C. P. Doncaster 1989. The ecology of small mammals in urban habitats. II. Demography and dispersal. *Journal of Animal Ecology* 58:119-127.
- Dixon, K. R. y J. A. Chapman. 1980. Harmonic mean measure of animal activity areas. *Ecology* 61:1040-1044.
- Drake, J. J. 1958. The brush mouse *Peromyscus boylii* in southern Durango, Michican State University, Publications of The Museum, Biological Series 1:99-132.
- Dueser, R. D. y H. H. Shugart, Jr. 1979. Niche pattern in a forest-floor small mammal community. *Ecology* 60:108-118.
- Dunn, J. E. y P. S. Gibson. 1977. Analysis of radio telemetry data in studies of home range. *Biometrics* 33:85-101.
- Ellner, S. y L. A. Real 1989. Optimal foraging models for stochastic environments: Are we missing the point?. *Theoretical Biology* 1:129-158.
- Enders, F. 1976. Size, food-finding, and Dyar's constant. *Environmental Entomology* 5:1-10.
- Erlinge, S. y M. Sandell. 1986. Seasonal changes in the social organization of male stoats, *Mustela erminea* L.: an effect of shifts between two decisive resources. *Oikos* 47:57-62.
- .Fauth, J. E., J. Bernardo, M. Camara, W. J. Resetarits, Jr., J. Van Buskirk y S. A. McCollum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist* 147:282-286.
- Findley, S. J. y H. L. Black. 1979. Ecological and morphological aspects of community structure in bats. *The American Zoologist* 19:989.

- Fisher, R. A. 1925. Theory of statistical estimation. Proceedings of the Cambridge Philosophical Society 22:700-725.
- Fleming, T. H. 1970. Comparative biology of two temperate tropical rodent counterparts. American Midland Naturalist 83:462-471.
- Fleming, T. H. 1974. Social organization in two species of Costa Rican heteromyid rodents. Journal of Mammalogy 55:543-561.
- Flores M., G., J. Jiménez L., X. Madrigal S., F. Moncayo R. y F. Takaki T. 1971. Memoria del mapa de tipos de vegetación de la República Mexicana. Secretaria de Recursos Hidráulicos, México 59 p.
- Fox, B. J. 1982. Fire and mammalian secondary succession in an Australian coastal heath. Ecology 63:1332-1341.
- Friesner, J. 1993. Hurricanes and the forests of Belize. Forest Planning and Management project, Ministry of natural resources, Belmopan, Belize.
- Frye, R. J. 1983. Experimental field evidence of interspecific aggression between two species of kangaroo rat *Dipodomys*. Oecologia 59:74-78.
- Gainsbury, A. M. y G. R. Colli. 2003. Lizard assemblages from natural Cerrado enclaves in southwestern Amazonia: the role of stochastic extinctions and isolation. Biotropica 35:503-519.
- Gallerani Lawson, E. L. y A. R. Rodgers. 1997. Differences in home-range size computed in commonly used software programs. Wildlife Society Bulletin 25:721-729.
- García-Estrada, C., M. L. Romero-Almaraz y C. Sánchez-Hernández. 2002. Comparison of rodent communities in sites with different degrees of disturbance in deciduous forest of southeastern Morelos, Mexico. Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) 85:153-168.
- Gaulin, S. J. y R. W. Fitzgerald. 1986. Sex differences in spatial ability: an evolutionary hypothesis and test. American Naturalists 127:74-88.
- Gehring, T. M y R. K. Swihart. 2004. Home range and movements of long-tailed weasels in a landscape fragmented by agriculture. Journal of Mammalogy 85:79-86.
- Gentry, J. B., F. B. Golley y M. H. Smith. 1971. Yearly fluctuations in small mammal populations in a southeastern United States hardwood forest. Acta Theriologica 16:179-190.
- Gese, E. M., O. J. Rongstad y W. R. Mytton. 1988a. Home range and habitat use of coyotes in southeastern Colorado. Journal of Wildlife Management 52:640-646.
- Gese, E. M., O. J. Rongstad y W. R. Mytton. 1988b. Relationship between coyote size and diet in southeastern Colorado. Journal of Wildlife Management 52:647-653.
- Gittleman, J. L y P. H. Harvey. 1982. Carnivore home range size, metabolic needs ecology. Behaviour Ecology and Sociobiology 10:57-63.

- Gleason, H. A. 1917. The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 43:463-481.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53:7-53.
- Gleason, H. A. 1939. The individualistic concept of the plant association. *American Midland Naturalist* 21:92-110.
- Goodwin, G. G. 1969. Mammals from the state of Oaxaca, Mexico, in the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 141:1-269.
- Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81:2606-2621.
- Gotelli, N. J. y D. J. McCabe. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83:2091-2096.
- Goundie, T. y S. H. Vessey. 1986. Survival and dispersal of young white-footed mice born in nest boxes. *Journal of Mammalogy* 67:53-59.
- Grant, P. R. 1968. Bill size and the ecological adaptations of bird species to competitive situations on islands. *Systematic Zoology* 17:319-333.
- Grant, P. R. 1976. An 11-year study of small mammal populations at Mont Saint Hilaire, Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 54:2156-2173.
- Guerrero, P. G. 1998. Estructura morfológica de la comunidad de murciélagos de Yucatán, México. Tesis profesional. Facultad de biología, UMSNH. 62 p.
- Hair, J. D. 1980. Medida de la diversidad ecológica. Pp. 283-289. En: Manual de técnicas de gestión de vida silvestre (R. Rodríguez-Tarres, ed.). The Wildlife Society, México. 703 pp.
- Hall, E. R. 1981. The Mammals of North America. John Wiley & Sons, New York. Vol. 2:601-1175.
- Harestad, A. S. y F. L. Bunnell. 1979. Home range and body weight –a reevaluation. *Ecology* 60:389-402.
- Harris, S., W. J. Cresswell, P. G. Forde, W. J. Trehwella, T. Woollard y S. Wray. 1990. Home-range analysis using radiotracking data –a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review* 20:97-123.
- Hernández Betancourt, S. F., R. López-Wilchis, J. A. Cimé Pool y S. Medina Peralta. 2003. Área de actividad, movimiento y organización social de *Heteromys gaumeri* Allen y Chapman, 1897 (Rodentia: Heteromyidae) en una selva mediana subcaducifolia de Yucatán, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 90:77-91.

- Harvey, M. J. y R. Barbour. 1965. Home range of *Microtus ochrogaster* as determined by a modified minimum area method. *Journal of Mammalogy* 46:389-402.
- Hayne, D. W. 1949. Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy* 30:1-18.
- Hooper, E. T. 1968. Classification. Pp. 27-74. En; *Biology of Peromyscus* (Rodentia) (J. A. King, ed.). Special Publications, American Society of Mammalogists 2:1-593.
- Horner, M. A. y R. A. Powell. 1990. Internal structure of home ranges o black bears and analysis of home-range overlap. *Journal of Mammalogy* 71:402-410.
- Osgood, W. H. 1909. Revision of the mice of the American genus *Peromyscus*. *North American Fauna* 28:1-285.
- Huey, R. B. y E. R. Pianka. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62:991-999.
- Hutchenson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology* 29:151-154.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals?. *American Naturalist* 93:145-159.
- Hutto, R. L. 1978. A mechanism for resource allocation among sympatric heteromyid species. *Oecologia* 33:115-126.
- Isabirye-Basuta, G. y J. M. Kasenene. 1987. Small rodent populations in selectively felled and mature tracts of Kibale Forest, Uganda. *Biotropica* 19:260-266.
- Jackson, C. H. N. 1933. On the true density of tsetse flies. *Journal of Animal Ecology* 2:204-209.
- Jardel, E., A. L. Santiago y M. Muñoz. 1993. El bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán. *Tiempos de Ciencia* 30:20-28.
- Jennrich, J. I. y F. B. Turner 1969. Measurements of noncircular home range. *Journal of Theoretical Biology* 22:227-237.
- Jiménez, A. T., J. Juárez G. y L. León P. 1993. Mamíferos. Pp. 503-549. En: *Historia natural del Parque Ecológico Estatal de Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México* (I. Luna V. y J. Llorente B., eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Joern, A. y R. L. Lawlor. 1980. Food and microhabitat utilization by grasshoppers from arid grasslands: comparisons with neutral models. *Ecology* 61:591-599.
- Jolly, G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52:225-247.
- Joule, J. y D. L. Jameson. 1972. Experimental manipulation of population density in three sympatric rodents. *Ecology* 53:653-660.

- Karr, J. R. 1968. Habitat and avian diversity on strip-mined land in east-central Illinois. *Condor* 70: 348-357.
- Karr, J. R. y R. R. Roth. 1971. Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. *American Naturalist* 105:423-435.
- Keddy, K. y E. Weiher. 2001. Introduction: the scope and goals of research on assembly rules. Pp 1-20. En: *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. (E. Weiher y P. Keddy, eds.). Cambridge University Press.
- Keinath, D. A. y G. D. Hayward. 2003. Red-backed vole (*Clethrionomis gapperi*) response to disturbance in subalpine forests: use of regenerating patches. *Journal of Mammalogy* 84:956-966.
- Kelt, D. A. y D. Van Vuren. 1999. Energetic constraints and the relationship between body size and home range area in mammals. *Ecology* 80:337-340.
- Kendall, W. L. y J. D. Nichols. 1995. On the use of secondary capture-recapture samples to estimate temporary emigration and breeding proportions. *Journal of Applied Statistics* 22:751-762.
- Kenward, R. E. 1990. RANGES IV: software for analysing animal location data. User manual. Institute of Terrestrial Ecology, Furzebrook Research Station, Wareham, U. K. 33 pp.
- Kie, J. G., J. A. Baldwin y C. J. Evans. 1996. CALHOME: a program for estimating animal home ranges. *Wildlife Society Bulletin* 24: 342-344.
- Kincaid, W. B. y G. N. Cameron 1982. Dietary variation in three sympatric rodents on the Texas coastal prairie. *Journal of Mammalogy* 63:668-672.
- King, C. 1989. *The natural history of weasels and stoats*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York.
- Kotler, B. P. y J. H. Brown. 1988. Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:281-307.
- Krebs, Ch. J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs* 36:239-73.
- Krebs, Ch. J. 1985. *Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia*. 2ª. ed. Harla, México.
- Krebs, Ch. J. y R. Boonstra. 1984. Trappability estimates for mark-recapture data. *Canadian Journal of Zoology* 62:2440-2444.
- Laidlaw, R. K. 2000. Effects of habitat disturbance and Protected Areas on mammals of Peninsular Malaysia. *Conservation Biology* 14:1639-1648.
- Le Cren, E. D. 1965. A note on the history of mark-recapture population estimates. *The Journal of Animal Ecology* 34:453-454.

- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert y D. R. Anderson. 1992. Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67-118.
- Leopold, A. S. 1950. Vegetation zones of Mexico. *Ecology* 31:507-518.
- Lewis, T. O. 2001. Effect of experimental selective logging on tropical butterflies. *Conservation Biology* 15:389-400.
- Likens, G. E. y M. B. Davis. 1975. Post-Glacial History of Mirror Lake and Its Watershed In New Hampshire, U.S.A.: An Initial Report. *Verhandlungen Internationale Vereinigung Limnologie* 19:982-993.
- Lima, M., R. Julliard, N. Chr. Stenseth y F. M. Jaksic. 2001. Demographic dynamics of a neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): feedback structure, predation and climatic factors. *Journal of Animal Ecology* 70:761-775.
- Lin, Y. K. y G. O. Batzli. 2004. Movement of voles across habitat boundaries: effects of food and cover. *Journal of Mammalogy* 85:216-224.
- Lincoln, F. C. 1930. Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns. *Circular of the U. S. Department of Agriculture No. 118*:1-4.
- Lindenmayer, D. B., R. C. Lacy y K. L. Viggers. 1998. Modelling survival and capture probabilities of the mountain brushtail possum (*Trichosurus caninus*) in the forests of southeastern Australia using trap-recapture data. *Journal of Zoology* 245:1-13.
- Lopes, M. A. y S. F. Ferrari. 2000. Effects of human colonization on the abundance and diversity of mammals in eastern Brazilian Amazonia. *Conservation Biology* 14:1658-1665.
- López-Wilchis, R. y J. W. Torres Flores. 2005. Reproducción, preferencias alimenticias y dinámica poblacional, en un microtínido neotropical endémico de México: *Microtus quasiater* (Rodentia: Muridae). Pp. 299-316. En: *Contribuciones Mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa* (V. Sánchez-Cordero y R. A. Medellín, eds.). Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM. México. 500 p.
- Lovejoy, T. H. 1996. Biodiversity: what is it?. Pp. 7-14. En: *Biodiversity II* (M. L. Reaka-Kudla, D. E. Wilson y E. O. Wilson, eds.). Joseph Henry Press, Washington. 551 p.
- Lynam, A. J. 1997. Rapid decline of small mammal diversity in Monsoon Evergreen Forest fragments in Thailand. Pp 222-239. En: *Tropical Forests Remnants. Ecology management and Conservation of fragmented communities* (W.F. Laurance y R.O. Bierregaard, eds.). The University of Chicago Press. Chicago.
- M'Closkey, R. T. 1976. Community structure in sympatric rodents. *Ecology* 57:728-739.
- MacArthur, R. H. 1964. Environmental factors affecting bird species diversity. *American Naturalist* 98:387-397.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology*. Harper and Row, New York.



- MacArthur, R. H. y R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101:377-385.
- MacArthur, R. H. y J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42:594-598.
- MacArthur, R. H., J. W. MacArthur y J. Preer. 1962. On bird species diversity. II. Prediction of bird census from measurements. *American Naturalists* 96:167-174.
- MacMillen, R. E. 1964. Population ecology, water relations, and social behavior of a southern California semidesert rodent fauna. *University of California Publications, Zoology* 71:1-66.
- McNab, B. K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *The American Naturalist* 97:133-140.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey.
- Malcolm, J. R. y J. C. Ray. 2000. Influence of timber extraction routes on Central African small-mammal communities, forest structure, and tree diversity. *Conservation Biology* 14:1623-1638.
- McNab, B. K. 1963. Bioenergetics and the determination of the home range size. *American Naturalists* 97:133-140.
- Mallory, E. P. y N. V. L. Brokaw. 1997. Impacts of silvicultural trials on birds and tree regeneration in the Chiquibul forest reserve, Belize. *Forest Planning and Management project*, Ministry of natural resources, Belmopan, Belize.
- Manly, B. F. J. 1997. *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. 2a. ed. Chapman and Hall. Nueva York.
- Mardsen, S. J. 1998. Changes in bird abundante following selective logging on Seram, Indonesia. *Conservation Biology* 12:605-611.
- Martínez-Gallardo, R. 1995. Remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos en diferentes grados de perturbación antropogénica de la selva alta perennifolia de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM. 116 p.
- Mech, L. D. 1983. *Handbook of animal radio-tracking*. University of Minnesota Press. Mineapolis.
- Medellín, R. A. y M. Equihua. 1998. Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. *Journal of Applied Ecology* 35:13-23.
- Menkens, G. E., Jr. y S. H. Anderson. 1988. Estimation of small mammal population size. *Ecology* 69:1952-1959.
- Metzgar, L. H. 1980. Dispersion and numbers in *Peromyscus* populations. *American Midland Naturalist* 103:26.31.

- Modi, W. S. 1984. Reproductive tactics among deer mice of the genus *Peromyscus*. *Canadian Journal of Zoology* 62:2576-2581.
- Monamy, V. y B. Fox. 2000. Small mammals succession is determined by vegetation density rather than time elapsed since disturbance. *Austral Ecology* 25:580-587.
- Montgomery, W. I. 1979. An examination of interspecific, sexual and individual biases affecting rodent capture in Longworth traps. *Acta Theriologica* 24:35-45.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis Sociedad Entomológica Aragonesa 1:1-83.
- Moreno, C. E. y G. Halffter. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 37:149-158.
- Moreno, C. E. y G. Halffter. 2001. Spatial and temporal analysis of the alpha, beta and gamma diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation* 10:367-382.
- Morisita M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Memories of the Faculty of Sciences of Kyushu University Serie E (Biology)* 3:65-80.
- Morrison, M. L. y E. C. Meslow. 1983. Bird community structure on early-growth clearcuts in western Oregon. *The American Midland Naturalist* 110:129-137.
- Munger, J. C. y J. H. Brown. 1981. Competition in desert rodents: an experiment with semipermeable enclosures. *Science* 211:510-512.
- Murúa, R., L. A. González y P. L. Meserve. 1986. Population ecology of *Oryzomys longicaudatus philippii* (Rodentia: Cricetidae) in southern Chile. *Journal of Animal Ecology* 55:281-293.
- Negus, N. C., E. Gould y R. K. Chipman. 1961. Ecology of the rice rat, *Oryzomys palustris* (Harlan) on Breton Island, Gulf of Mexico, with a critique of social stress theory. *Tulane Studies of Zoology* 8:3-123.
- Nichols, J. D. 1992. Capture-recapture models. *BioScience* 42:94-102.
- Nichols, J. D. y D. I. MacKenzie. 2004. Abundance estimation and conservation biology. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:437-439.
- Nichols, J. D. y K. H. Pollock. 1983. Estimation methodology in contemporary small mammal capture-recapture studies. *Journal of Mammalogy* 64:256-261.
- North, P. M. y B. J. T. Morgan. 1979. Modelling heron survival using weather data. *Biometrics* 35:667-681.
- Nupp, T. E. y R. K. Swihart. 1996. Effect of forest patch area in population attributes of white-footed mice *Peromyscus leucopus* in fragmented landscapes. *Canadian Journal of Zoology* 74:467-472.

- Ortega, E. S. y C. G. Castillo. 1996. El bosque mesófilo de montaña y su importancia forestal. *Ciencias (UNAM)* 43:32-39.
- Ostfeld, R. S. 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *American Naturalists* 129:1-15.
- Owen, J. G. 1988. On productivity as a predictor of rodent and carnivore diversity. *Ecology* 69:1161-1165.
- Park, A. W. y B. J. A. Nowiński-Slepówron. 1972. Biology of the rice rat (*Oryzomys palustris natator*) in a laboratory environment. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 37:42-51.
- Paulissen, M. A. 1987. Optimal foraging and intraspecific diet differences in the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *Oecologia* 71:439-446.
- Peet, R. K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:285-307.
- Peres, C. A. 1993. Structure and spatial organization of an Amazonian terra firme forest primate community. *Journal of Tropical Ecology* 9:259-276.
- Pleasants, J. M. 1990. Null-model tests for competitive displacement: the fallacy of not focusing on the whole community. *Ecology* 71:1078-1084.
- Pocock, M. J. O, A. C. Frantz, D. P. Cowan, P. C. L. White y J. B. Searle. 2004. Tapering bias inherent in minimum number alive (MNA) population indices. *Journal of Mammalogy* 85:956-962.
- Pollock, K. H. 1982. A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management* 46:757-760.
- Powell, R. A. 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. Pp. 65-110. En: *Research techniques in animal ecology* (L. Boitani y T. K. Fuller, eds.). Columbia University Press, New York.
- Price, M. V. 1978. Seed dispersion preferences of coexisting desert rodent species. *Journal of Mammalogy* 59:624-626.
- Price, M. V. 1983. Ecological consequences of body size: a model for patch choice in desert rodents. *Oecologia* 59:384-392.
- Price, M. V. y J. H. Brown. 1983. Patterns of morphology and resource use in North American desert rodents communities. *Great Basin Naturalist Memoirs* 7:117-134.
- Reichman, O. J. y D. Oberstein. 1977. Selection of seed distribution types by *Dipodomys merriami* and *Perognathus amplus*. *Ecology* 58:636-643.
- Reid, F. 1997. A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico. Oxford University Press. New York.
- Reiss, M. 1988. Scaling of home range size: body size, metabolic needs and ecology.

Trends in Ecology and Evolution 3:85–86.

- Rickart, E. A. 1977. Reproduction, growth, and development in two species of cloud forest *Peromyscus* from southern Mexico. Occasional Papers, Museum of Natural History, University of Kansas 67:1-22.
- Ricklefs, R. 1975. Competition and the structure of bird communities. *Evolution* 29:581-584.
- Rosenzweig, M. L. 1973. Habitat selection experiments with a pair of coexisting heteromyid rodent species. *Ecology* 62:327-335.
- Rosenzweig, M. L. 1977. Coexistence and diversity in heteromyid rodents. Pp. 89-99. En: *Evolutionary ecology* (B. Stonehouse y C. Perrins, eds.). McMillan, Londres.
- Rosenzweig, M. L. y J. Winacur. 1969. Population ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. *Ecology* 50:558-572.
- Roth, V. L. 1981. Constancy in the size ratios of sympatric species. *American Naturalist* 118:394-404.
- Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa. 432 p.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14:3-22.
- Sale, P. 1974. Overlap in resource use and interpecific competition. *Oecologia* 17:245-256.
- Sánchez-Cordero, V. 1993. Estudio poblacional de la rata espinoza *Heteromys desmarestianus* en la selva húmeda en Veracruz, México. Pp. 301-316. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (R. A. Medellín y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, publicación Especial 1:1-464.
- Sánchez-Cordero, V., G. Magaña C. y M. A. Briones. 1997. Modelos de captura y recaptura en cinco especies de roedores. Pp. 297-324. En: *Homenaje al profesor Ticul Álvarez* (J. Arroyo-Cabrales y O. J. Polaco, Coords.). Instituto Nacional de Antropología e Historia. Colección Científica. 391 p.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Schroder, G. D. 1979. Foraging behavior and home range utilization of the bannertail kangaroo rat (*Dipodomys spectabilis*). *Ecology* 60:357-665.
- Schwarz, C. J. y G. A. F. Seber. 1999. Estimating animal abundance: review III. *Statistical Science* 14:427-456.
- Seber, G. A. F. 1965. A note in multiple recapture census. *Biometrika* 52:249-259.
- Seber, G. A. F. 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters*. Charles Griffin & Co., Londres.

- Seber, G. A. F. 1986. A review of estimating animal abundance. *Biometrics* 42:267-292.
- Seber, G. A. F. 1992. A review of estimating animal abundance. II. *International Statistical Review* 60:129-166.
- Servín Martínez, J. I., 2000. *Ecología conductual del coyote en el sureste de Durango*. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM. 211 p.
- Shanker, K. 2000. Small mammal trapping in tropical montane forest of the Upper Nilgiris, southern India: an evaluation of capture-recapture models in estimating abundance. *Journal of Bioscience* 25:99-111.
- Simberloff, D. y W. Boecklen. 1981. Sanra Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution* 35:1206-1228.
- Slade, N. y S. M. Blair. 2000. An empirical test of using counts of individuals captured as indices of population size. *Journal of Mammalogy* 81:1035-1045.
- Soberón M., J y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7:480-488.
- Sørensen, T. 1948. A method of establishing groups of equivalent amplitude in plant sociology based on the similarity of species contents and its application to analysis of the vegetation of Danish Commons. *Biol. Skr.* 5: 1-34.
- Solow, A. R. 1993. A simple test for change in community structure. *Journal of Animal Ecology* 62:191-193.
- Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:353-391.
- Spencer, S. R. y G. N. Cameron. 1988. Home range of the fulvous harvest mouse (*Reithrodontomys fulvescens*) on the Texas Coastal Pacific. *American Midland Naturalist* 120:250-257.
- Stapp, P. 1997. Community structure of short-grass-prairie rodents: competition or risk of intraguild predation?. *Ecology* 78:1519-1530.
- Stickel, L. F. 1968. Home range and travels. Pp. 373-411. En; *Biology of Peromyscus* (Rodentia) (J. A. King, ed.). Special Publications, American Society of Mammalogists 2:1-593.
- Stone, L. y A. Roberts. 1990. The checkboard score and species distributions. *Oecologia* 85:74-79.
- Storer, T. I., F. C. Evans y F. G. Palmer. 1958. Some rodent populations in the Sierra Nevada of California. *Ecological Monographs* 14:165-192.
- Sullivan, T. P., R. A. Lautenschlager y R. G. Wagner. 1999. Clearcutting of northern spruce-fir forests: implications for small mammals communities. *Journal of Applied Ecology* 36:327-344.

- Sulok, M., N. A. Slade y T. J. Donan. 2004. Effects of supplemental food on movements of cotton rats (*Sigmodon hispidus*) in northeastern Kansas. *Journal of Mammalogy* 85:1102-1105.
- Swihart, R. K. y N. A. Slade. 1985. Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology* 66:1176-1184.
- Swihart, R. K. N. A. Slade y B. J. Bergstrom, 1988. Relating body size to the rate of home range use in mammals. *Ecology* 69:393-399.
- Terman, C. R. 1968. Population dynamics. Pp. 412-445. En: *Biology of Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae) (J. A. King, ed.). Special Publications, American Society of Mammalogists 2:1-593.
- Terman, C. R. y J. F. Sassaman. 1966. Sex ratio in *Peromyscus* populations. *Virginia Journal of Science* 17:284.
- Thiollay, J. M. 1992. Influence of selective logging on bird species diversity in a Guianan rain forest. *Conservation Biology* 6:47-63.
- Thompson, J. M. 1984. Within-patch dynamics of life histories, populations and interactions: selection over time in small spaces. En: *Natural disturbance: the patch dynamics perspective* (S. T. A. Pickett y P. S. White, eds.). Academic Press. New York.
- Thompson, S. D. 1982. Structure and species composition of desert heteromyid rodent species assemblages: effects of a simple habitat manipulation. *Ecology* 63:1313-1321.
- Thomson, J. D. y K. A. Rusterholtz. 1982. Overlap summary and the detection of community structure. *Ecology* 63:274-277.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, New Jersey.
- Tilman, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalists* 125:827-852.
- Tonkyn, D. W. y B. J. Cole. 1986. The statistical analysis of size ratios. *American Naturalist* 128: 66-81.
- Tukey, J. W. 1977. *Exploratory data analysis*. Addison-Wesley Publ. Co.
- Vázquez, L. B., G. N. Cameron y R. A. Medellín. 1999-2000. Hábitos alimentarios y biología poblacional de dos especies de roedores en el occidente de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 4:5-21.
- Vickery, W. L. 1981. Habitat use by northeastern forest rodents. *The American Midland Naturalists* 106:111-118.
- Villa-R., B. y F. A. Cervantes. 2003. *Los mamíferos de México*. Instituto de Biología, UNAM. Grupo Editorial Iberoamérica, S. A. de C. V. México.

- Wiens, J. A. 1974. Habitat heterogeneity and avian community structure in North American grassland. *The American Midland Naturalists* 91:195-213.
- Wiens, J. A. 1982. On size ratios and sequences in ecological communities: are there no rules?. *Annales Zoologici Fennici* 19:297-308.
- White, G. C. y R. A. Garrot. 1990. Analysis of wildlife radiotracking data. Academic Press, Inc., Toronto, Canada 383 pp.
- Whittaker, R. H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 26:1-80.
- Williams-Linera, G. 1992. Ecología del paisaje y el bosque mesófilo en el centro de Veracruz. *Ciencia y Desarrollo* 105:133-138.
- Willson, M. F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55:1017-1029.
- Wilson, D. S. 1975. The adequacy of body size as a niche difference. *American Naturalist* 109:769-784.
- Wilson, J. B. J. B. Steel, J. E. Newman y W. M. C. G. King. 2000. Quantitative aspects of community structure examined in a semi-arid grassland. *Journal of Ecology* 88:749-756.
- Wolfe, J. L. 1982. *Oryzomys palustris*. *Mammalian Species* 176:1-5.
- Wolff, J. O. y D. S. Durr. 1986. Winter nesting behavior of *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Journal of Mammalogy* 67:409-412.
- Wolton, R. J. y J. R. Flowerdew. 1985. Spatial distribution and movements of wood mice, yellow-necked mice and bank voles. *Symposium of the Zoological Society of London* 55:249-275.
- Worton, B. J. 1987. A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modeling* 38:277-298.
- Worton, B. J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies. *Ecology* 70:164-168.
- Worton, B. J. 1995. Using Monte Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *Journal of Wildlife Management* 59:794-800.
- Wu, R. S. S. 1982. Periodic defaunation and recovery in a subtropical epibenthic community, in relation with to organic pollution. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 64:253-269.
- Zar, J. H. 1988. *Biostatistical Análisis*. Prentice-Hall.
- Zielinski, W. J., R. L. Truex, G. A. Schmidt, F. V. Schlexer, K. N. Schmidt y R. H. Barrett. 2004. Home range characteristics of fishers. *Journal of Mammalogy* 85:649-657.

## CUADROS Y FIGURAS

Cuadro 1. Parámetros descriptivos de la comunidad vegetal de tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Estado sucesional (tiempo en regeneración)	Riqueza de especies	Índice de Shannon-Wiener	Densidad de árboles y arbustos en 0.1 ha
1 (10 años)	21	2.35	45.4
2 (75 años)	33	2.9	64.26
3 (100 años)	37	2.88	48.68

Cuadro 2. Fechas de muestreo agrupadas por periodo y temporada.

Fechas de colecta	Periodo	Temporada
(17-19Dic99)-(01-04-Feb00)	1	Seca
(01-04-Feb00)-(29-Feb-02-Mar00)	2	Seca
(29-Feb02-Mar00)-(05-08-Abr00)	3	Seca
(05-08-Abr00)-(26-29-Abr00)	4	Seca
(26-29-Abr00)-(23-26-May00)	5	Lluvias
(23-26-May00)-(27-30-Jun00)	6	Lluvias
(27-30-Jun00)-(29-31-Ago00-01-Sep00)	7	Lluvias
(29-31-Ago-01-Sep00)-(05-08-Oct00)	8	Lluvias
(05-08-Oct00)-(30-Nov-03-Dic00)	9	Lluvias
(30-Nov-03-Dic00)-(13-16-Feb01)	10	Seca
(13-16-Feb01)-(14-17-Mar01)	11	Seca
(14-17-Mar01)-(19-22-Abr01)	12	Seca
(19-22-Abr01)-(22-25-May01)	13	Lluvias

Cuadro 3. Descripción y notación de los siete modelos estimados y comparados para cada estado sucesional.

Modelo	Descripción
$\Phi, \rho$	Probabilidades de supervivencia y captura constantes
$\Phi, \rho_{t(\text{Periodos})}$	Supervivencia constante, captura variable entre periodos
$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho$	Supervivencia variable entre temporadas, captura constante
$\Phi, \rho_{t(\text{Temporadas})}$	Supervivencia constante, captura variable entre temporadas
$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho_{t(\text{Temporadas})}$	Supervivencia y captura variables entre temporadas
$\Phi_{t(\text{Periodos})}, \rho$	Supervivencia variable entre periodos, captura constante
$\Phi_{t(\text{Periodos})}, \rho_{t(\text{Periodos})}$	Supervivencia y captura variables entre periodos



Cuadro 4. Parámetros de bondad de ajuste de siete modelos candidatos para explicar la variación en historias de captura-recaptura de *Oryzomys chapmani* en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Estado Sucesional	Modelo	QAICc	$\Delta_c$	$\delta$ QAICc	Peso QAICc	No. de parámetros	QDevianza
Joven	$\Phi, \rho$	87.9907	1.26	0	0.4244	2	32.4268413
	$\Phi, \rho_{t(\text{Periodos})}$	89.4213		1.4306	0.20755	11	12.4802802
	$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho$	90.023		2.0323	0.15363	3	32.3128151
	$\Phi, \rho_{t(\text{Temporadas})}$	90.0806		2.0899	0.14927	3	32.3704492
	$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho_{t(\text{Temporadas})}$	92.2216		4.2309	0.05117	4	32.3128056
	$\Phi_{t(\text{Periodos})}, \rho$	94.8579		6.8672	0.0137	11	17.9168563
	$\Phi_{t(\text{Periodos})}, \rho_{t(\text{Periodos})}$	102.6109		14.6202	0.00028	17	8.3202905
Intermedio	$\Phi, \rho_{t(\text{Temporadas})}$	68.9384	1.2769	0	0.35671	3	29.6040066
	$\Phi, \rho$	69.0239		0.0855	0.34178	2	31.8227189
	$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho$	70.3253		1.3869	0.1783	3	30.99083
	$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho_{t(\text{Temporadas})}$	71.0667		2.1283	0.12307	4	29.551583
	$\Phi, \rho_{t(\text{Temporadas})}$	85.1578		16.2194	0.00011	14	18.8370738
	$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho$	87.6493		18.7109	0.00003	14	21.3286101
	$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho_{t(\text{Temporadas})}$	97.3348		28.3964	0	20	12.9127857
Maduro	$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho_{t(\text{Temporadas})}$	194.9511	0.9555	0	0.85964	4	42.319045
	$\Phi, \rho_{t(\text{Temporadas})}$	199.8856		4.9345	0.07291	3	49.3707971
	$\Phi, \rho$	201.2033		6.2522	0.03773	2	52.7753625
	$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho$	202.8795		7.9284	0.01632	3	52.3646303
	$\Phi, \rho_{t(\text{Periodos})}$	204.1221		9.171	0.00877	14	28.4986494
	$\Phi_{t(\text{Periodos})}, \rho$	205.4087		10.4576	0.00461	14	29.7852238
	$\Phi_{t(\text{Periodos})}, \rho_{t(\text{Periodos})}$	216.1593		21.2082	0.00002	22	19.3837731

Cuadro 5. Probabilidades de captura ( $p$ ), supervivencia ( $\Phi$ ) y tamaño poblacional ( $N$ ) de *Oryzomys chapmani* de acuerdo al mejor modelo para tres estados sucesionales de boque mesófilo de montaña. Para las probabilidades de supervivencia y captura se muestran entre paréntesis los límites del intervalo al 95% de confianza.

Estado Sucesional	Modelo Final	Parámetro	Valor (Intervalos del 95% de confianza)
Joven	$\Phi, p$	$p$	0.426(0.164-0.737)
		$\Phi$	0.369 (0.205-0.571)
		$N$	169
Intermedio	$\Phi, p$	$p$	0.169 (0.048-0.452)
		$\Phi$	0.411 (0.195-0.667)
		$N$	230
Maduro	$\Phi_{t(\text{Temporadas})},$ $p_{t(\text{Temporadas})}$	$p_{\text{Temporada seca}}$	0.275 (0.133-0.484)
		$p_{\text{Temporada de lluvias}}$	0.989 (0.989-1)
		$\Phi_{\text{Temporada seca}}$	0.509 (0.319-0.696)
		$\Phi_{\text{Temporada de lluvias}}$	0.212 (0.134-0.318)
		$n_{\text{Temporada seca}}$	85
		$n_{\text{Temporada de lluvias}}$	42
		$N_{\text{Temporada seca}}$	309
		$N_{\text{Temporada de lluvias}}$	42

Cuadro 6. Estimaciones del tamaño poblacional y de la trapabilidad (método MNIV) de *Oryzomys chapmani* en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

	Periodo														Promedio
	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9	P10	P11	P12	P13	P14	
	Bosque Joven														
N	11	21	11	5	3	10	4	7	13	5	1	2			7.75
n	11	21	10	4	2	9	4	7	13	5	1	2			7.42
Trapabilidad	100	100	90.91	80	66.67	90	100	100	100	100	100	100			93.96
	Bosque Intermedio														
N	10	20	4	11	7	10	10	9	7	6	4	1	1		7.50
n	10	20	3	10	6	9	10	9	7	5	4	1	1		7.08
Trapabilidad	100	100	75	90.91	85.71	90	100	100	100	83.33	100	100	100		93.75
	Bosque Maduro														
N	4	24	8	27	9	35	11	3	1	8	7	4	10	5	11.14
n	4	24	6	25	5	35	11	3	1	8	7	4	10	5	10.57
Trapabilidad	100	100	75	92.59	55.56	100	100	100	100	100	100	100	100	100	94.51

Cuadro 7. Coeficientes de correlación de Spearman (primera línea) y nivel de significancia (segunda línea) entre probabilidades supervivencia, recaptura y tamaño poblacional estimado de *Oryzomys chapmani* y riqueza de especies vegetales (S), valor del índice de Shannon-Wiener (H') y densidad de árboles y arbustos en 0.1 ha de bosque (d) en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

	S	H	d
$\phi$	-0.5	0.5	0.5
	0.666667	0.666667	0.666667
p	0.5	-0.5	-0.5
	0.666667	0.666667	0.666667
N	0.5	1	1
	0.666667	0	0

Cuadro 8. Parámetros de bondad de ajuste de siete modelos candidatos para explicar la variación en historias de captura-recaptura de *Peromyscus aztecus* en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Estado sucesional	Modelo	QAICc	$\hat{c}$	$\delta$ QAICc	Peso QAICc	No. de parámetros	QDevianza
Joven	$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho$	184.661	1.1551	0	0.63201	3	93.719
	$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho_{t(\text{Temporadas})}$	186.142		1.48	0.30141	4	92.988
	$\Phi, \rho$	189.826		5.16	0.04777	2	101.04
	$\Phi, \rho_{t(\text{Temporadas})}$	191.712		7.05	0.0186	3	100.77
	$\Phi_{t(\text{Periodos})}, \rho$	200.772		16.11	0.0002	12	87.617
	$\Phi, \rho_{t(\text{Periodos})}$	208.522		23.86	0	12	95.367
	$\Phi_{t(\text{Periodos})}, \rho_{t(\text{Periodos})}$	225.306		40.65	0	21	83.273
Intermedio	$\Phi, \rho_{t(\text{Periodos})}$	503.365	1.1171	0	0.95392	14	131.407
	$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho_{t(\text{Temporadas})}$	511.569		8.2	0.01578	4	160.968
	$\Phi_{t(\text{Periodos})}, \rho_{t(\text{Periodos})}$	511.762		8.4	0.01433	25	114.484
	$\Phi_{t(\text{Periodos})}, \rho$	511.851		8.49	0.01371	14	139.892
	$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho$	516.727		13.36	0.0012	3	168.181
	$\Phi, \rho_{t(\text{Temporadas})}$	516.943		13.58	0.00107	3	168.397
	$\Phi, \rho$	538.691		35.33	0	2	192.187
Maduro	$\Phi, \rho_{t(\text{Periodos})}$	416.363	1.3221	0	0.91764	14	94.953
	$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho_{t(\text{Temporadas})}$	422.323		5.96	0.04661	4	122.705
	$\Phi_{t(\text{Periodos})}, \rho_{t(\text{Periodos})}$	423.966		7.6	0.0205	25	76.091
	$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho$	424.896		8.53	0.01288	3	127.35
	$\Phi_{t(\text{Periodos})}, \rho$	429.299		12.94	0.00142	14	107.888
	$\Phi, \rho_{t(\text{Temporadas})}$	430.155		13.79	0.00093	3	132.608
	$\Phi, \rho$	438.911		22.55	0.00001	2	143.419

Cuadro 9. Probabilidades de captura ( $p$ ), supervivencia ( $\Phi$ ) y tamaño poblacional ( $N$ ) de *Peromyscus aztecus* de acuerdo al mejor modelo para tres estados sucesionales de boque mesófilo de montaña. Para las probabilidades de supervivencia y captura se muestran entre paréntesis los límites del intervalo al 95% de confianza.

Estado Sucesional	Modelo Final	Parámetro	Valor (Intervalos del 95% de confianza)
Joven	$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, p$	$p$	0.5445 (0.391-0.689)
		$\Phi_{\text{Temporada seca}}$	0.822 (0.668-0.914)
		$\Phi_{\text{Temporada de lluvias}}$	0.507 (0.391-0.689)
		$N$	61
Intermedio	$\Phi, p_{t(\text{Periodos})}$	$P1$	0.8447 (0.5299-0.9633)
		$P2$	0.9163 (0.5739-0.9888)
		$P3$	0.4937 (0.2328-0.7581)
		$P4$	0.7841 (0.4978-0.9300)
		$P5$	0.6021 (0.2905-0.8483)
		$P6$	0.7796 (0.3999-0.9494)
		$P7$	0.3416 (0.1407-0.6217)
		$P8$	0.1677 (0.0355-0.5245)
		$P9$	0.1347 (0.0146-0.6198)
		$P10$	0.3856 (0.0683-0.8431)
		$P11$	1 (0.9999-1.0000)
		$P12$	0.6308 (0.4374-0.7897)
		$P13$	0.1960 (0.0956-0.3597)
		$\Phi$	0.6796 (0.6089-0.7429)

Cuadro 9. (Continuación).

Estado Sucesional	Modelo Final	Parámetro	Valor (Intervalos del 95% de confianza)
Intermedio	$\Phi, \rho_{t(\text{Periodos})}$	$N1$	191
		$N2$	23
		$N3$	36
		$N4$	19
		$N5$	27
		$N6$	29
		$N7$	67
		$N8$	48
		$N9$	30
		$N10$	10
		$N11$	29
		$N12$	109
		$N13$	255
Maduro	$\Phi_{t(\text{Temporadas})}, \rho$	$\Phi_{\text{Temporada seca}}$	0.7736 (0.665-0.854)
		$\Phi_{\text{Temporada de lluvias}}$	0.480 (0.355-0.609)
		$\rho$	0.696 (0.573-0.796)
		$N_{\text{Temporada seca}}$	207
		$N_{\text{Temporada de lluvias}}$	146

Cuadro 10. Estimaciones del tamaño poblacional (N), ejemplares capturados (n) y de la trapabilidad (método MNIV) de *Peromyscus aztecus* en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

	Periodo														Promedio
	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9	P10	P11	P12	P13	P14	
	Bosque Joven														
N	11	9	8	9	14	8	4	-	-	4	10	12	9	3	8.42
n	11	7	7	6	12	7	4			3	9	9	7	3	7.08
Trapabilidad	100	77.78	87.50	66.67	85.71	87.50	100	-	-	75	90	75	77.78	100	85.24
	Bosque Intermedio														
N	16	23	19	20	19	26	24	11	6	5	30	69	53	9	23.57
n	16	21	18	15	16	23	23	8	4	4	29	69	50	9	21.79
Trapabilidad	100	91.30	94.74	75	84.21	88.46	95.83	72.73	66.67	80	96.67	100	94.34	100	88.57
	Bosque Maduro														
N	3	12	8	11	15	20	8	6	4	11	62	53	39	18	19.29
n	3	12	6	9	13	19	8	5	1	8	61	45	38	18	17.57
Trapabilidad	100	100	75	81.82	86.67	95	100	83.33	25	72.73	98.39	84.91	97.44	100	85.73



Cuadro 11. Coeficientes de correlación de Spearman (primera línea) y nivel de significancia (segunda línea) entre probabilidades supervivencia y recaptura y riqueza de especies vegetales (S), valor del índice de Shannon-Wiener (H') y densidad de árboles y arbustos en 0.1 ha de bosque (Densidad) para *Peromyscus aztecus* en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

	S	H'	d
$\phi$	-0.5	0.5	0.5
	0.666667	0.666667	0.666667
	1	0.5	0.5
p	0	0.666667	0.666667
	0.5	-0.5	-0.5
	0.666667	0.666667	0.666667
N	-0.5	0.5	0.5
	0.666667	0.666667	0.666667

Cuadro 12. Comparación de áreas de actividad, distancias máximas y distancias promedio recorridas entre sexos por temporada y estado sucesional para *Oryzomys chapmani*. GL=grados de libertad, SC=suma de cuadrados, CM=Cuadrado medio, F=estadístico F, P=nivel de significancia, H=estadístico de la prueba de Kruskal-Wallis, N=número de observaciones, MEDIA=valor promedio.

Áreas de Actividad					
Factor	GL	SC	CM	F	P
Sexo	1	15306.96	15306.96	0.42	0.527995
Temporada	1	472522.3	472522.3	12.81	0.002309
Bosque	2	279679.3	139839.7	3.79	0.043473
Total	21	1268750			

Comparación entre temporadas por estado sucesional				
	GL	H	P	Grupo
Bosque Joven	1	1.076923	0.299387	A
Bosque Intermedio	1	4.581818	0.032313	AB
Bosque Maduro	1	5.060241	0.024481	B

Comparación entre temporadas					
	GL	SC	CM	F	P
Bosque	4	619011.9	154753	4.05	0.017424

Grupo	N	Media	Grupo
Bosque Intermedio temporada lluviosa	3	150	A
Bosque Maduro temporada seca	3	166.6667	A
Bosque Intermedio temporada seca	7	214.2857	A
Bosque Joven	4	475	A
Bosque Maduro temporada lluviosa	5	560	A

Distancia Máxima Recorrida					
Factor	GL	SC	CM	F	P
SEXO	1	325.1371	325.1371	0.51	0.478858
TEMPORADA	2	799.7668	399.8834	0.63	0.538223
EDAD BOSQUE	2	1618.588	809.2938	1.28	0.292796

Distancia Promedio Recorrida					
Factor	GL	SC	CM	F	P
SEXO	1	222.678	222.678	0.86	0.360356
TEMPORADA		456.4948	228.2474	0.88	0.423441
BOSQUE	2	874.3485	437.1743	1.69	0.200892

Cuadro 13. Descripción de las áreas de actividad, distancias máximas y distancias promedio recorridas de *Oryzomys chapmani* en un bosque mesófilo de montaña. N=Tamaño muestral; MEDIA=Promedio; DE=Desviación estándar; EE=Error estándar, Min=valor mínimo y Max=valor máximo.

Parámetro	N	Media	DE	EE	Min	Max
Áreas de Actividad	22	325	245.79	52.40	50	800
Bosque Joven	7	214.28	247.84	93.67	50	700
Bosque Intermedio	7	335.71	228.60	86.40	100	750
Bosque Maduro	8	412.5	250.35	88.51	50	800
Distancias máximas	36	50.50	25.28	4.21	10	100.49
Bosque Joven	12	44.69	27.67	7.99	10	89.44
Bosque Intermedio	11	44.50	18.19	5.48	14.14	70.710
Bosque Maduro	13	60.93	26.49	7.34	22.36	100.49
Distancias Promedio	36	33.28	16.56	2.76	6	68.21
Bosque Joven	12	27.95	18.64	5.38	6	66.24
Bosque Intermedio	11	30.36	12.37	3.73	11.38	49.56
Bosque Maduro	13	40.67	16.08	4.45	15.50	68.21

Cuadro 14. Composición de la varianza en áreas de actividad, distancias máximas y distancias promedio recorridas de *Oryzomys chapmani*.

Parámetro	Factor	% Var Exp..
Áreas de Actividad	Sexo	1.2064599
	Temporada	37.2431369
	Edad del Bosque	22.0436887
	Residual	39.5067145
Distancias Máximas	Sexo	2.62672224
	Temporada	1.74225781
	Edad del bosque	6.70375444
	Residual	88.9272655
Distancias Promedio	Sexo	3.85514368
	Temporada	1.04728567
	Edad del bosque	7.8922366
	Residual	63.6680182

Cuadro 15. Comparación de áreas de actividad, distancias máximas y distancias promedio recorridas entre sexos por temporada y estado sucesional para *Peromyscus aztecus*. GL=grados de libertad, SC=suma de cuadrados, CM=Cuadrado medio, F=estadístico F, P=nivel de significancia, N=número de observaciones, MEDIA=valor promedio.

Áreas de Actividad					
	GL	SC	CM	F	P
Sexo	1	9053.199	9053.199	0.16	0.6862
Temporada	1	175066.7	175066.7	3.18	0.0784
Bosque	2	229249.6	114624.8	2.08	0.1315
Total	82	4751506			

Distancia Máxima Recorrida					
Factor	GL	SC	CM	F	P
Sexo	1	299.6839	299.6839	0.81	0.3691
Temporada	2	2451.845	1225.923	3.32	0.0392
Edad del bosque	2	2578.592	1289.296	3.49	0.0333
Comparación entre temporadas	5	2134.701	426.9401	1.1	0.362057

	N	Media	Grupo
Bosque Maduro temporada lluviosa	3	26.28783	A
Bosque Intermedio temporada seca	54	27.27183	A
Bosque Maduro temporada seca	44	28.24578	A
Bosque Joven temporada lluviosa	5	32.45354	A
Bosque Intermedio temporada lluviosa	14	34.51977	A
Bosque Joven temporada seca	14	39.43327	A

Comparación entre Bosques			
Bosque	N	Media	Grupo
Maduro	47	23.82331	A
Intermedio	70	30.41066	A
Joven	17	39.30818	A

Distancia Promedio Recorrida					
	GL	SC	CM	F	P
Sexo	1	191.4599	191.4599	1.64	0.2025
Temporada	2	513.5999	256.7999	2.2	0.1149
Edad del Bosque	2	1065.575	532.7876	4.57	0.0121

	N	Media	Grupo
Edad del Bosque Maduro	47	15.42	A
Intermedio	70	18.26	A
Joven	17	25.25	B

Cuadro 16. Descripción de las áreas de actividad, distancias máximas y distancias promedio recorridas de *Peromyscus aztecus* en un bosque mesófilo de montaña. N=Tamaño muestral; MEDIA=Promedio; DE=Desviación estándar; EE=Error estándar, Min=valor mínimo y Max=valor máximo.

Parámetro	N	Media	DE	EE	Min	Max
Area de Actividad	83	277.10	240.71	26.42	50	1250
Bosque Joven	12	379.16	295.00	85.15	50	900
Bosque Intermedio	44	290.90	253.41	38.20	50	1250
Bosque Maduro	27	209.25	172.66	33.23	50	700
 Distancias Máximas recorridas	134	29.79	19.71	1.70	0	100.49
Bosque Joven	17	38.49	22.51	5.45	10	94.86
Bosque Intermedio	70	28.79	18.70	2.23	0	92.19
Bosque Maduro	47	28.12	19.74	2.88	0	100.49
 Distancias Promedio Recorridas	134	17.67	11.19	0.96	0	63.31
Bosque Joven	17	24.37	15.48	3.75	6.66	63.31
Bosque Intermedio	70	17.25	10.77	1.28	0	57.08
Bosque Maduro	47	15.88	9.19	1.34	0	35.31
Bosques Intermedio+Maduro	117	16.70	10.14	0.93	0	57.08

Cuadro 17. Composición de la varianza en áreas de actividad, distancias máximas y distancias promedio recorridas de *Oryzomys chapmani*.

Parámetro	Factor	% Var Exp.
Áreas de Actividad	Temporada	1.49669073
	Edad del Bosque	1.68947382
	Residual	96.8138354
Distancias Máximas	Factor	
	Temporada	3.21E-05
	Edad del bosque	1.26E+00
	Residual	9.87E+01
Distancias Promedio	Temporada	0.24831417
	Edad del bosque	1.70776871
	Residual	98.0439171

Cuadro 18. Relación entre el peso corporal y el área de actividad (Modificado de Swihart *et al.* 1988).

Especie	N	Peso (Kg)	Área de actividad
			Media (DE)
<i>Ursus americanus</i>	2	69.2	2285 (1577)
<i>Antilocapra americana</i>	3	50.3	1142 (437)
<i>Canis latrans</i>	9	12.6	618.5 (252)
<i>Cercocebus albigena</i>	6	8.5	126.9 (97.4)
<i>Procyon lotor</i>	5	8.0	430.2 (149)
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	5	2.8	548.0 (274)
<i>Lepus californicus</i>	5	2.7	156.0 (38)
<i>Lepus americanus</i>	6	1.5	53.8 (56.4)
<i>Cynomys ludovicianus</i>	3	1.1	1.33 (0.41)
<i>Spermophilus columbianus</i>	3	0.4	1.4 (0.18)
<i>Spermophilus beecheyi</i>	4	0.3	0.17 (0.04)
<i>Geomys attwateri</i>	4	0.2	0.01 (0.01)
<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>	2	0.2	0.49 (0.01)
<i>Ochotona princeps</i>	4	0.15	0.16 (0.16)
<i>Sigmodon hispidus</i>	2	0.12	0.59 (0.21)
<i>Dipodomys ingens</i>	2	0.11	0.05 (0.01)
<i>Tamias quadrivittatus</i>	2	0.07	6.73 (6.85)
<i>Tamias umbrinus</i>	4	0.06	4.55 (2.64)
<i>Tamias minimus</i>	2	0.04	2.10 (0.09)
<i>Tamias striatus</i>	1	0.09	0.08
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	2	0.04	0.02 (0.01)
<i>Microtus ochrogaster</i>	4	0.04	0.11 (0.04)
<i>Synaptomys cooperi</i>	1	0.04	0.05
<i>Oryzomys chapmani</i>		0.031	0.089
<i>Peromyscus aztecus</i>		0.041	0.07803

Cuadro 19. Relación entre el peso corporal y el tamaño del ámbito hogareño (Modificado de McNab 1963).

Especie	Peso (Kilogramos)	Ámbito Hogareño (acres)
<i>Didelphis virginiana</i>	3.63	25
<i>Didelphys virginiana</i>	3.63	28.9
<i>Sorex vagrans</i>	0.005	0.09
<i>Blarina brevicauda</i>	0.018	0.5
<i>Blarina brevicauda</i>	0.018	0.87
<i>Mustela rixosa</i>	0.05	2
<i>Procyon lotor</i>	10.89	386
<i>Vulpes fulva</i>	5.45	25
<i>Tamias striatus</i>	0.09	1.6
<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>	0.185	6.3
<i>Sciurus niger</i>	0.953	25
<i>Sciurus niger</i>	0.953	13.7
<i>Glaucomys volans</i>	0.061	4
<i>Peromyscus maniculatus</i>	0.02	1.85
<i>Peromyscus maniculatus</i>	0.02	0.74
<i>Peromyscus leucopus</i>	0.02	0.4
<i>Peromyscus leucopus</i>	0.02	0.25
<i>Reithrodontomys megalotis</i>	0.01	0.58
<i>Reithrodontomys megalotis</i>	0.01	0.52
<i>Reithrodontomys montanus</i>	0.01	0.5
<i>Zapus hudsonicus</i>	0.02	0.9
<i>Zapus hudsonicus</i>	0.02	2
<i>Napaeozapus insignis</i>	0.024	1.5
<i>Mus musculus</i>	0.018	0.41
<i>Castor canadensis</i>	20.41	8
<i>Synaptomys cooperi</i>	0.02	0.3
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	0.045	0.25
<i>Microtus ochrogaster</i>	0.03	0.18
<i>Pitymys pinetorum</i>	0.028	0.3
<i>Pitymys pinetorum</i>	0.028	0.09
<i>Sigmodon hispidus</i>	0.12	0.55
<i>Sylvilagus floridanus</i>	1.58	8.34
<i>Sylvilagus floridanus</i>	1.58	15
<i>Sylvilagus floridanus</i>	1.36	5
<i>Lepus americanus</i>	1.587	10
<i>Alces americana</i>	358.3	100

Cuadro 20. Composición de especies y abundancias para tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Especie	Joven	Intermedio	Maduro	Total
<i>Cryptotis magna</i>	27	5	0	32
<i>Liomys irroratus</i>	22	1	0	23
<i>Marmosa mexicana</i>	2	1	0	3
<i>Oryzomys chapmani</i>	93	95	148	336
<i>Oryzomys rostratus</i>	6	0	0	6
<i>Peromyscus aztecus</i>	85	307	245	637
<i>Peromyscus levipes</i>	30	66	80	176
<i>Peromyscus mexicanus</i>	130	25	45	200
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	40	0	0	40
<i>Reithrodontomys sumichrasti</i>	172	63	26	261
Total	607	563	544	<b>1714</b>

Cuadro 21. Parámetros del modelo de Dependencia Lineal para tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Parámetro	Joven	Intermedio	Maduro
a	10.525(9.35-11.69)	5.072(2.92-7.22)	8.949(8.82-9.07)
b	1.076 (0.95-1.20)	0.693(0.50-0.88)	1.796 (1.69-1.89)
Asintota	9.782	7.318	4.984



Cuadro 22. Sumario de la diversidad alfa de tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña. S=número de especies, H'=índice de Shannon-Wiener con intervalo de confianza del 95% entre paréntesis, J=Equitatividad de Shannon-Wiener, d=Índice de dominancia de Berger-Parker y especie dominante en cada estado sucesional.

Parámetro	Joven	Intermedio	Maduro
S	10	8	5
H'	1.901 (1.835-1.949)	1.330(1.250-1.394)	1.346(1.285-1.396)
J	0.82563	0.57764	0.58491
d	0.283	0.54529	0.45037
Especie dominante	<i>Reithrodontomys sumichrasti</i>	<i>Peromyscus aztecus</i>	

Cuadro 23. Comparación de índices de Shannon-Wiener. La parte por arriba de la diagonal principal de la matriz se muestra los resultados de la prueba t de Hutchenson. La primera línea muestra el valor de t y la segunda los grados de libertad. En la parte inferior se muestra la comparación de índices de abundancia proporcional por medio de remuestreo (10000 simulaciones). La primera línea indica el valor de delta (diferencia entre los dos valores de Shannon-Wiener de la comparación correspondiente) y la segunda la probabilidad de obtener un mayor a delta.  $p < 0.005$

	Joven	Intermedio	Maduro
Joven		11.9*	13.7*
		581	1.23E+03
Intermedio	-0.571019		0.352
	0		1.72E+03
Maduro	-0.554274	-0.016744	
	0	0.3711	

Cuadro 24. Comparación de las abundancias de mamíferos de talla pequeña entre tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña (prueba de Kruskal-Wallis).

	H	g.l.	p
Estado sucesional	2.135466	2	0.343787

Cuadro 25. Bondad de ajuste de las abundancias de mamíferos de talla pequeña de tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña a cuatro modelos de distribución de abundancias.

Estado Sucesional	Series Geométricas	Series Logarítmicas	Log-Normal Truncada	Vara Rota
Joven	140.426	3.48564	0.627575	0.529712
	9	1	2	1
	8.43E-26	0.0619035	0.730674	0.466728
Intermedio	78.9096	0.230923	0.00916849	0.097316
	7	1	1	1
	2.30E-14	0.63084	0.923717	0.755075
Maduro	0.372864	0.230923	NCI	NCI
	4	1	NCI	NCI
	0.984638	0.63084	NCI	NCI

Cuadro 26. Eigenvalores, eigenvectores y cargas obtenidas de una matriz de correlación de datos estandarizados.

Especie	Componente		Componete	
	Principal 1	Cargas	Principal 2	Cargas
<i>Cryptotis magna</i>	-0.333748	-0.9324	-0.3153	-0.3511
<i>Liomys irroratus</i>	0.308911	0.8631	0.2749	0.3062
<i>Marmosa mexicana</i>	0.346152	0.9671	-0.1827	-0.2035
<i>Oryzomys chapmani</i>	0.176037	0.4918	0.6409	0.7138
<i>Oryzomys rostratus</i>	0.347252	0.9702	0.1228	0.1368
<i>Peromyscus aztecus</i>	0.310407	0.8672	-0.4262	-0.4746
<i>Peromyscus levipes</i>	0.293493	0.8200	-0.2525	-0.2811
<i>Peromyscus mexicanus</i>	-0.350277	-0.97867	0.0735	0.0818
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	-0.351687	-0.9826	-0.1287	-0.1433
<i>Reithrodontomys sumichrasti</i>	-0.304835	-0.8517	0.3133	0.3489
Eigenvalor	7.8064		1.2401	
% de varianza explicada	78.06		12.4	
% de varianza explicada acumulada	78.06		90.47	

Cuadro 27. Clases de tamaño y distribución de frecuencias (F) para tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

Joven		Intermedio		Maduro	
Linf-Lsup	F	Linf-Lsup	F	Linf-Lsup	F
21.41-23.551	2	22.48-24.728	1	22.48-24.728	1
23.551-25.692	1	24.728-26.976	2	24.728-26.976	1
25.692-27.833	2	26.976-29.224	1	26.976-29.224	1
27.833-29.974	1	29.224-31.472	2	29.224-31.472	1
29.974-32.115	2	31.472-33.72	1	31.472-33.72	1
32.115-34.256	1	33.72-35.968	1		
34.256-36.397	1				

Cuadro 28. Estructura de tamaños (longitud craneal máxima promedio en mm y entre paréntesis el número de observaciones empleadas para calcular la media) y gremios tróficos. Los valores para calcular la longitud craneal se obtuvieron de Goodwin (1969), el número entre paréntesis es el tamaño muestral.

Especie	Gremio Trófico	Longitud Craneal Máxima Promedio
<i>Cryptotis magna</i>	Omnívoro	24.06 (3)
<i>Liomys irroratus</i>	Granívoro	34.48 (6)
<i>Marmosa mexicana</i>	Frugívoro	31.06 (5)
<i>Oryzomys chapmani</i>	Omnívoro	26.86 (3)
<i>Oryzomys rostratus</i>	Omnívoro	29.0 (2)
<i>Peromyscus aztecus</i>	Granívoro	31.12 (9)
<i>Peromyscus levipes</i>	Insectívoro	27.8 (16)
<i>Peromyscus mexicanus</i>	Omnívoro	33.36 (12)
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	Insectívoro	21.41 (6)
<i>Reithrodontomys sumichrasti</i>	Omnívoro	22.48 (5)

Cuadro 29. Similitud entre estados sucesionales. La diagonal principal muestra el número de especies exclusivas, los valores por arriba de la diagonal principal muestran los valores del índice de Morisita y los de la parte por debajo de la diagonal principal muestra los valores del índice de Sørensen.

Estado Sucesional	Joven	Intermedio	Maduro
Joven	2	0.5637	0.5916
Intermedio	0.549	0	0.9639
Maduro	0.505	0.801	0

Figura 1. Tamaño poblacional estimado con a) el método MNIV y b) método probabilístico de Cormack-Jolly-Seber para *Oryzomys chapmani* en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

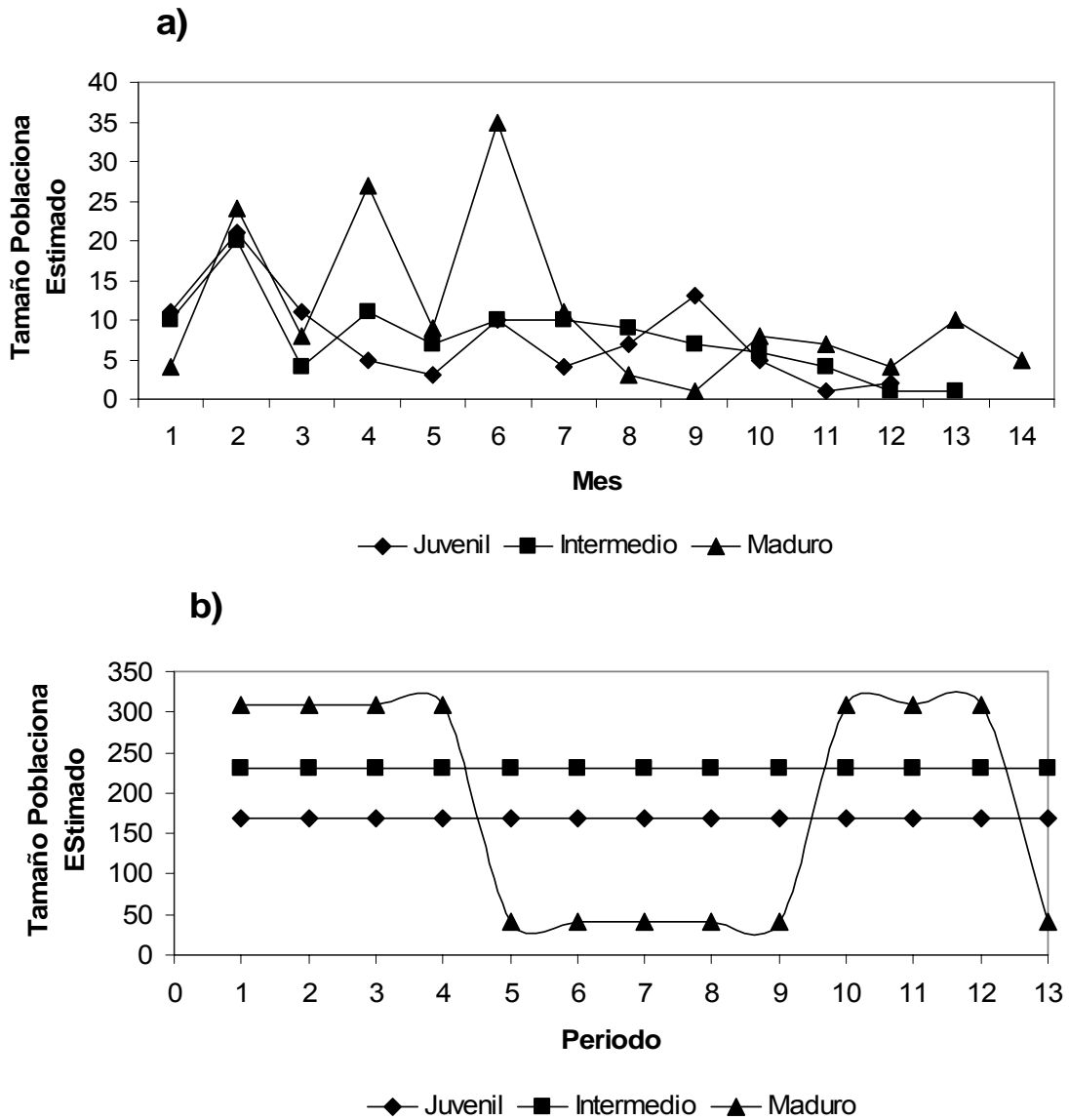


Figura 2. Tamaño poblacional estimado con a) el método MNIV y b) método probalístico de Cormack-Jolly-Seber para *Peromyscus aztecus* en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña.

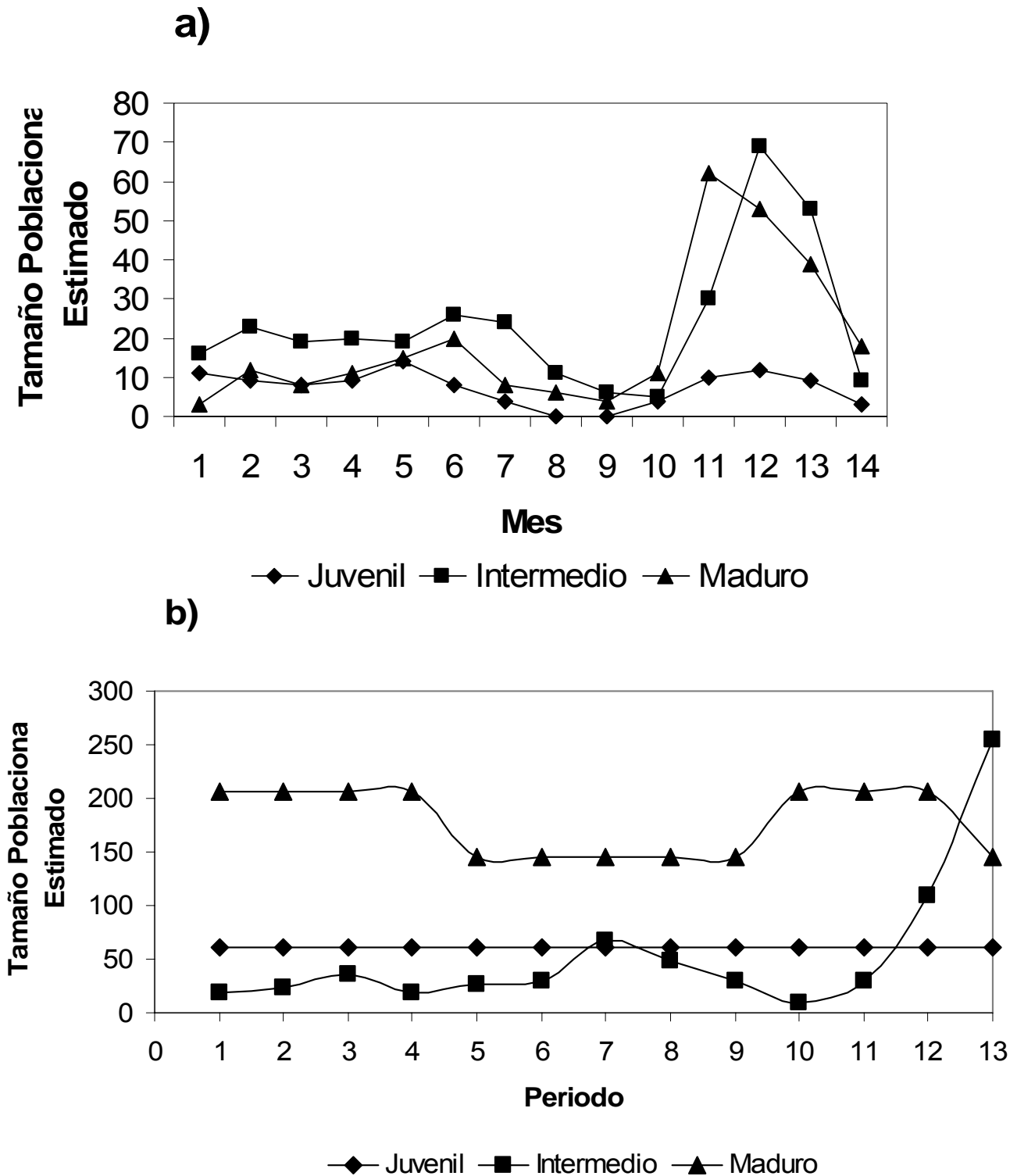


Figura 3. Áreas de actividad de *Oryzomys chapmani* en Bosque Joven. La gráfica muestra la distribución de las áreas de actividad en la temporada seca.

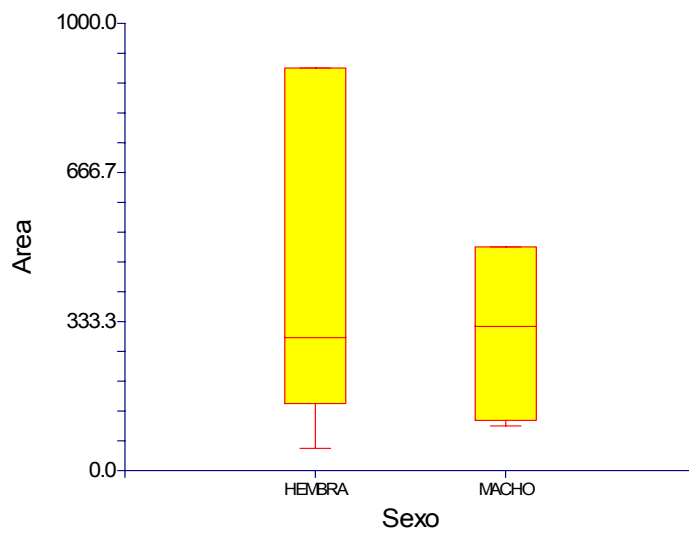
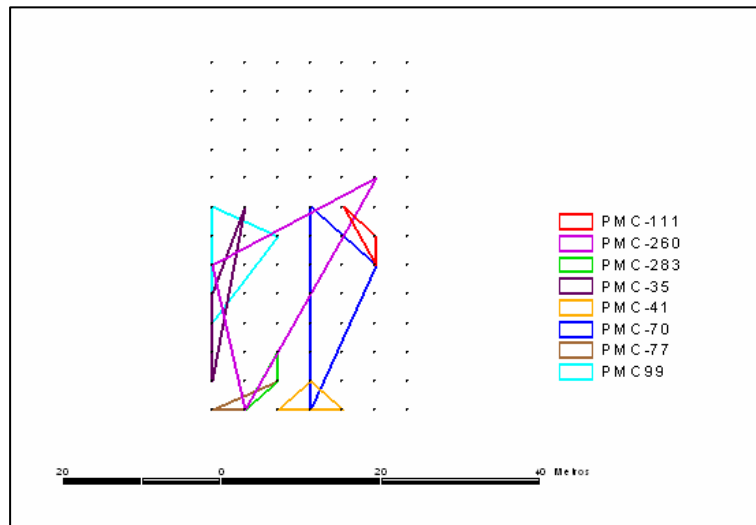


Figura 4. Áreas de actividad de *Oryzomys chapmani* en Bosque Intermedio. La gráfica de la izquierda muestra la distribución de los valores de áreas de actividad por sexos en la temporada seca y la de la derecha en la temporada de lluvias.

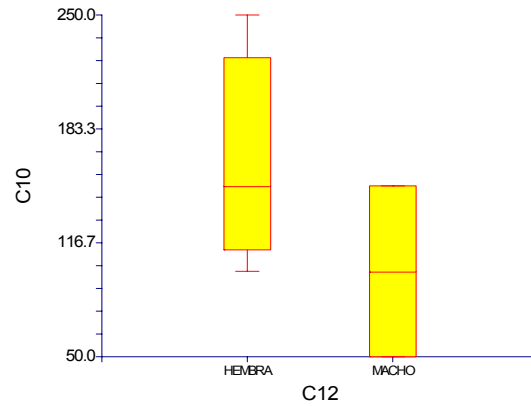
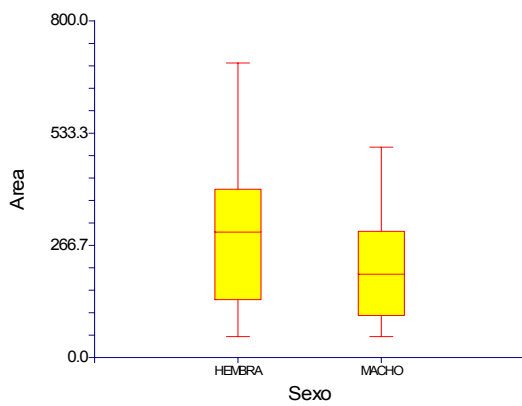
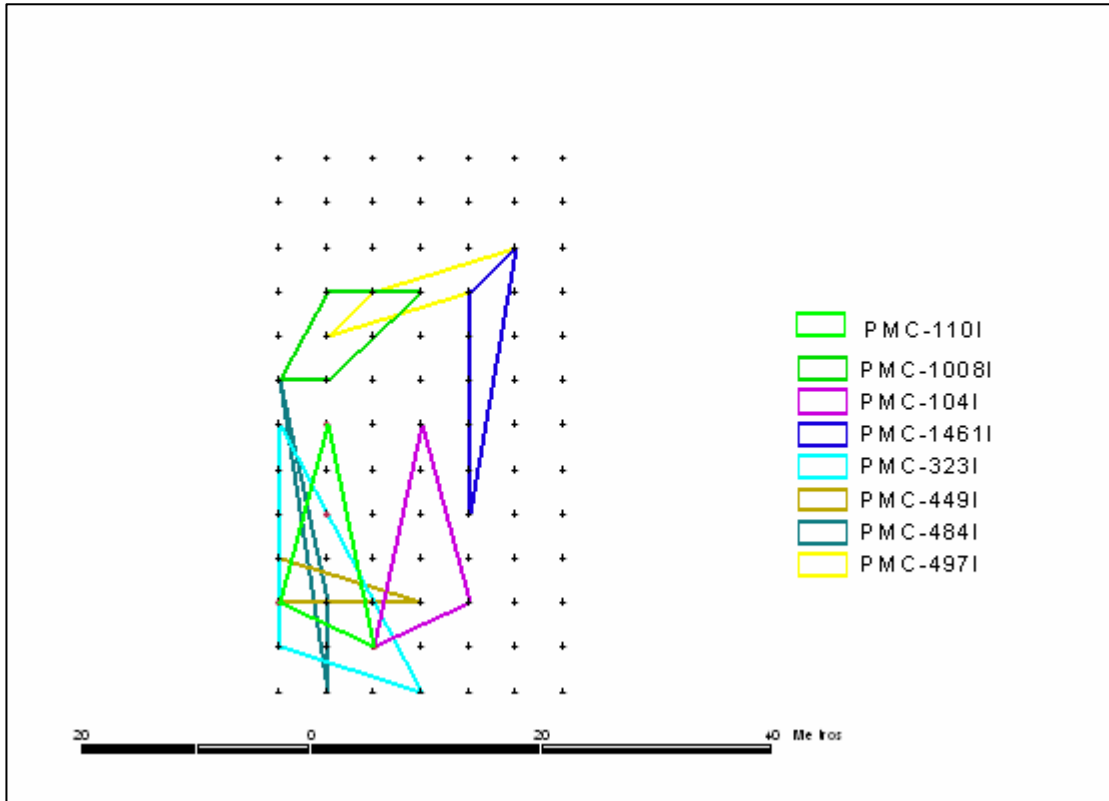




Figura 5. Áreas de actividad de *Oryzomys chapmani* en Bosque Maduro en la temporada lluviosa. La gráfica de la izquierda muestra la distribución de todos los datos, incluidos observaciones atípicas (puntos proyectándose por encima de la caja), la de la derecha muestra la distribución de las observaciones una vez removidas las observaciones atípicas.

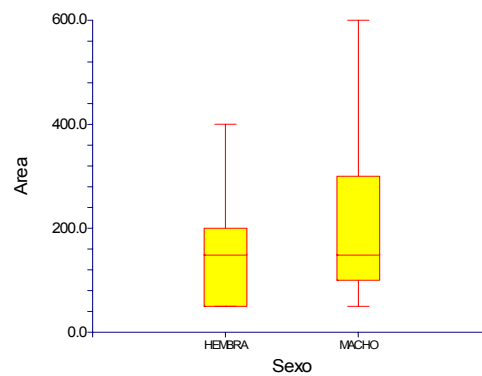
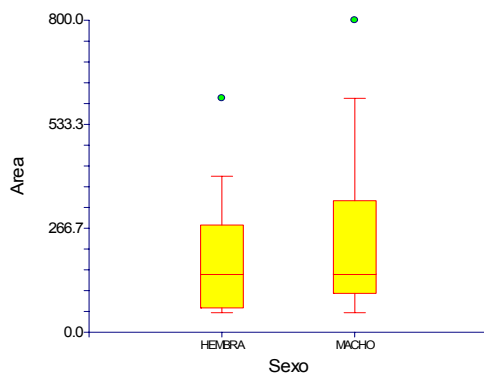
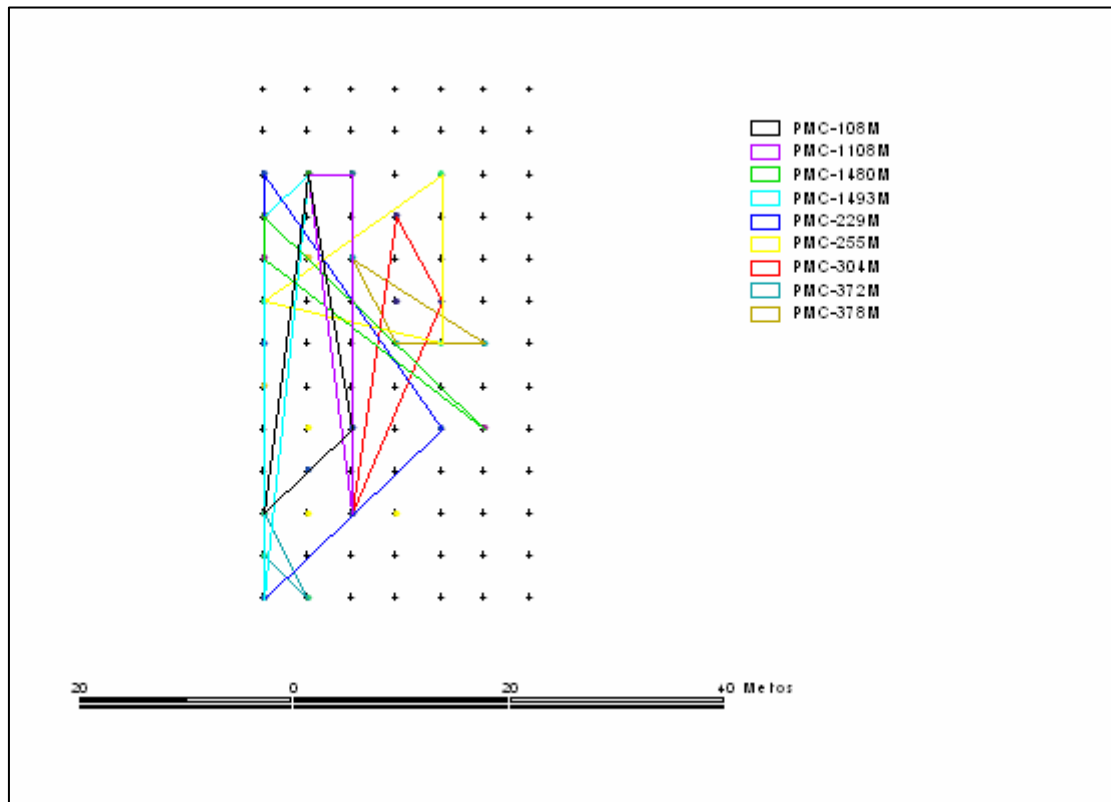


Figura 6. Áreas de actividad de *Peromyscus aztecus* en Bosque Joven en la temporada seca.

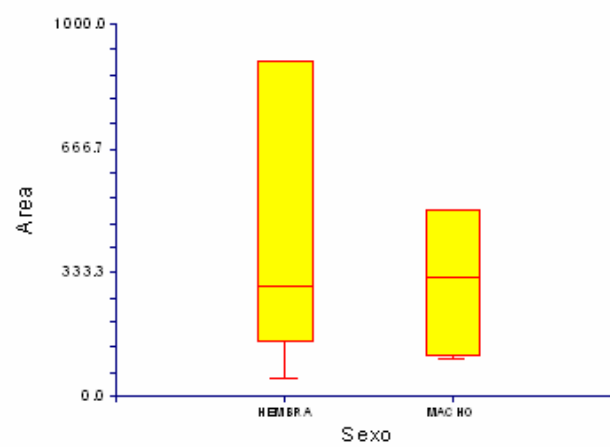
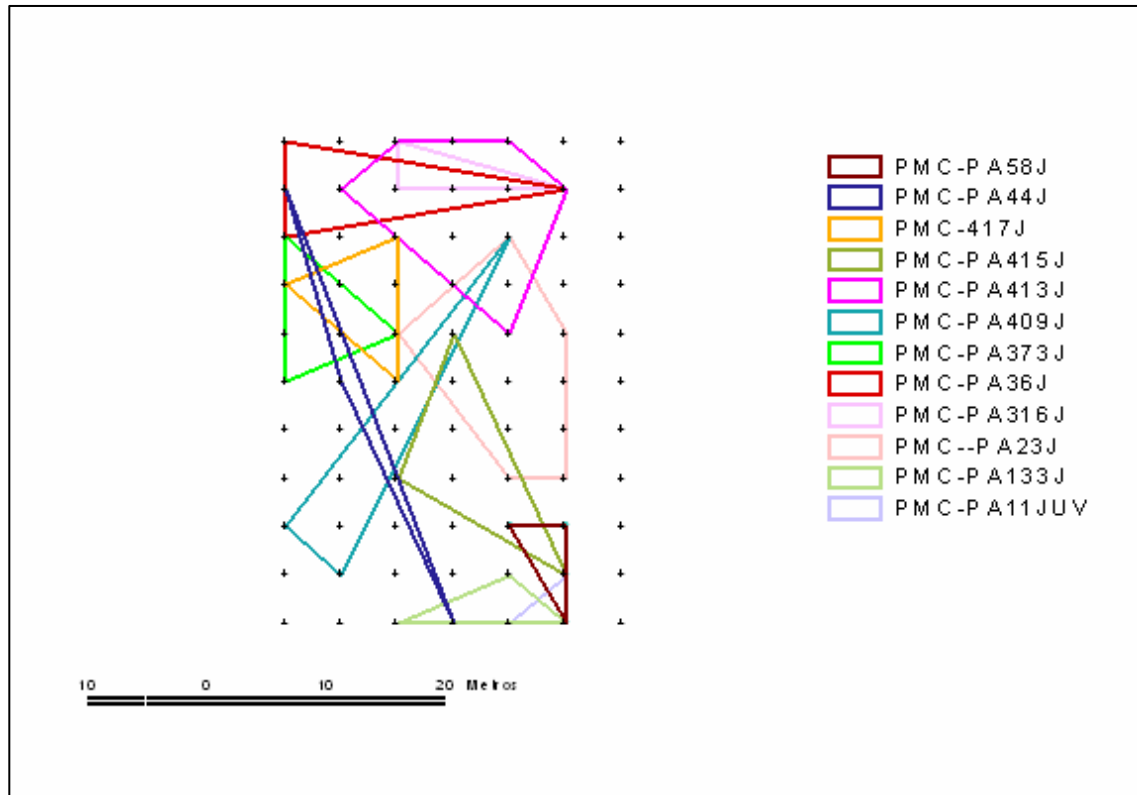
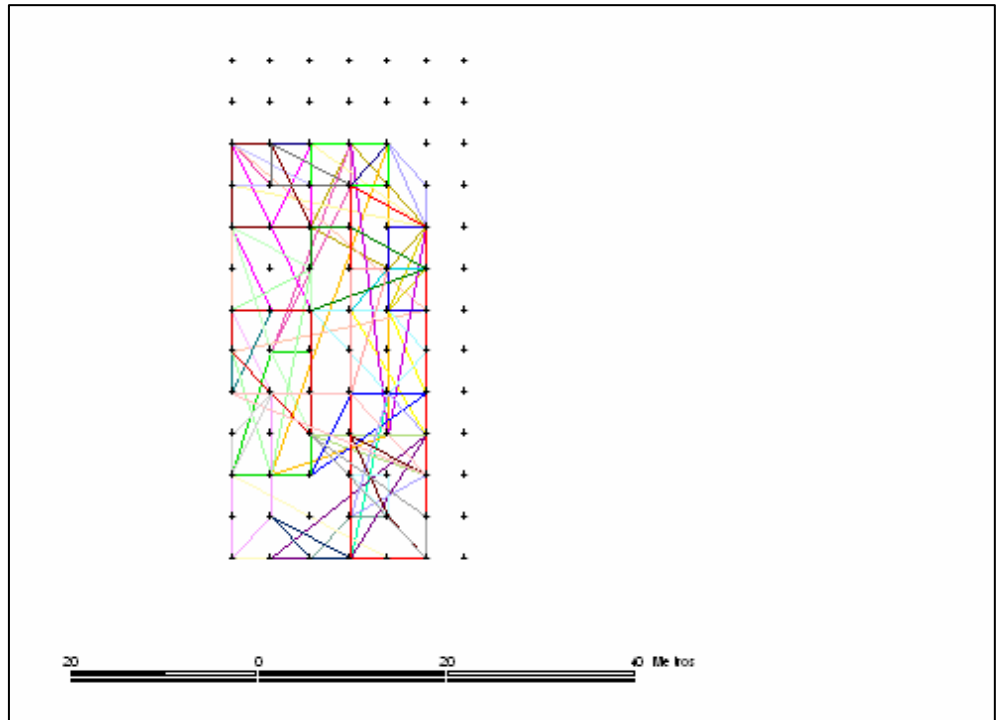
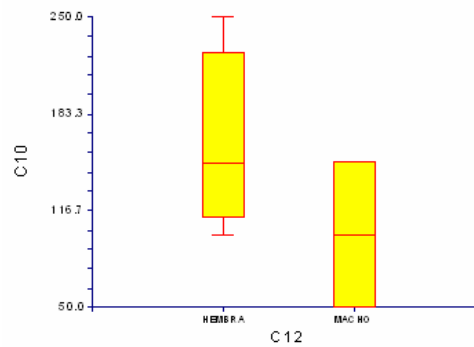


Figura 7. Áreas de actividad de *Peromyscus aztecus* en Bosque Intermedio. La gráfica superior muestra la distribución del tamaño de las áreas de actividad en la temporada seca. En la temporada de lluvias se muestra la distribución total de los datos (izquierda) y después de eliminar las observaciones atípicas.



Temporada seca



Temporada lluviosa

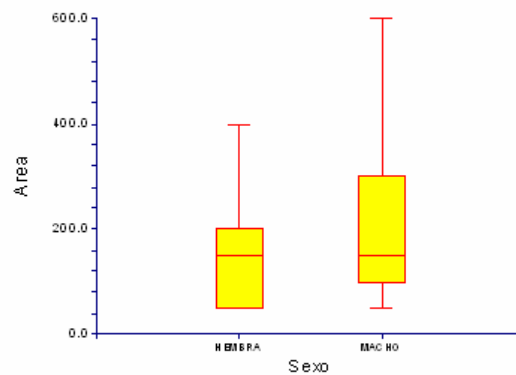
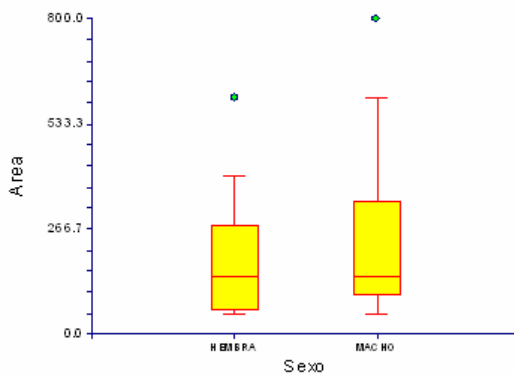


Figura 8. Áreas de actividad *de Peromyscus aztecus* en Bosque Maduro por sexo en la temporada seca.

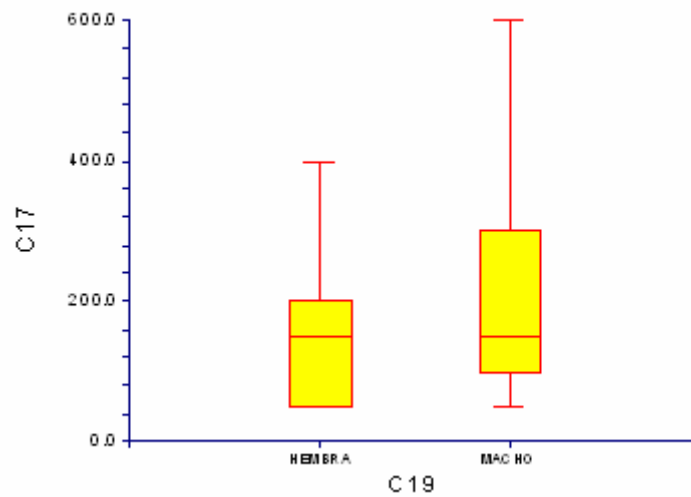
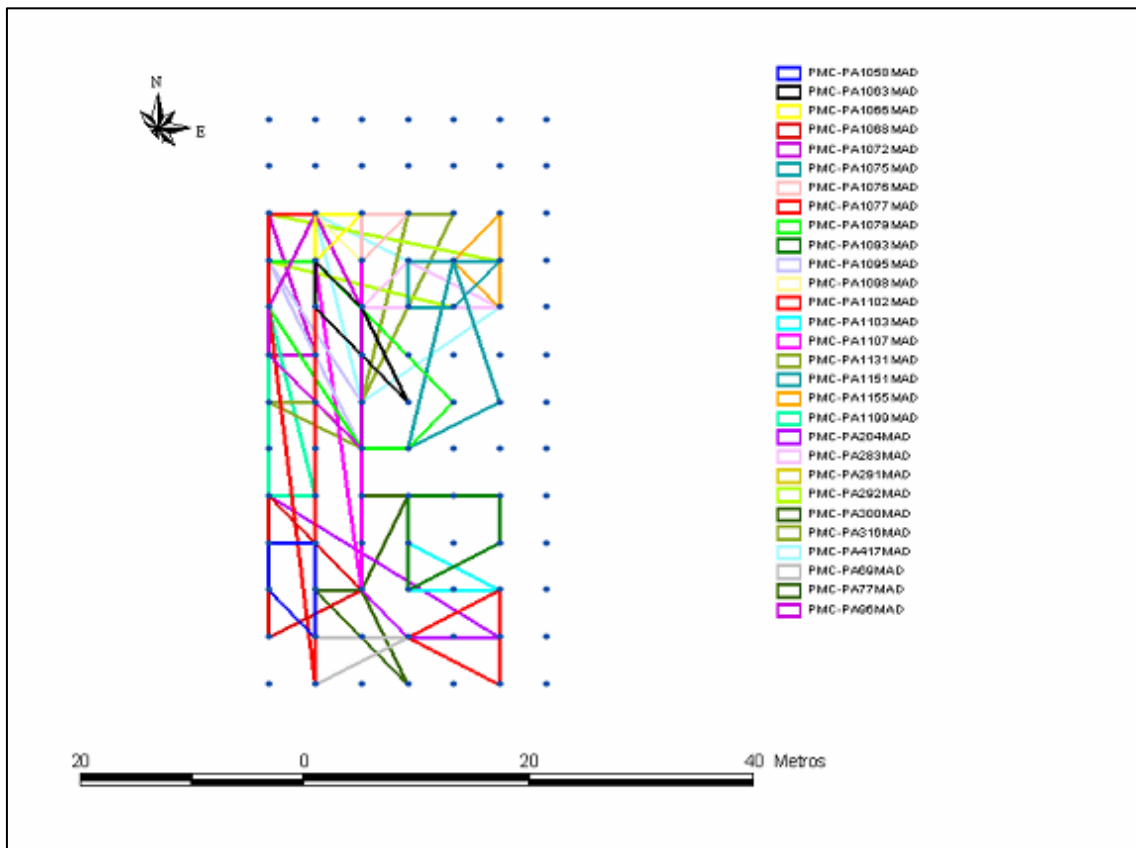


Figura 9. Medidas de diversidad alfa (tomado de Moreno 2001).

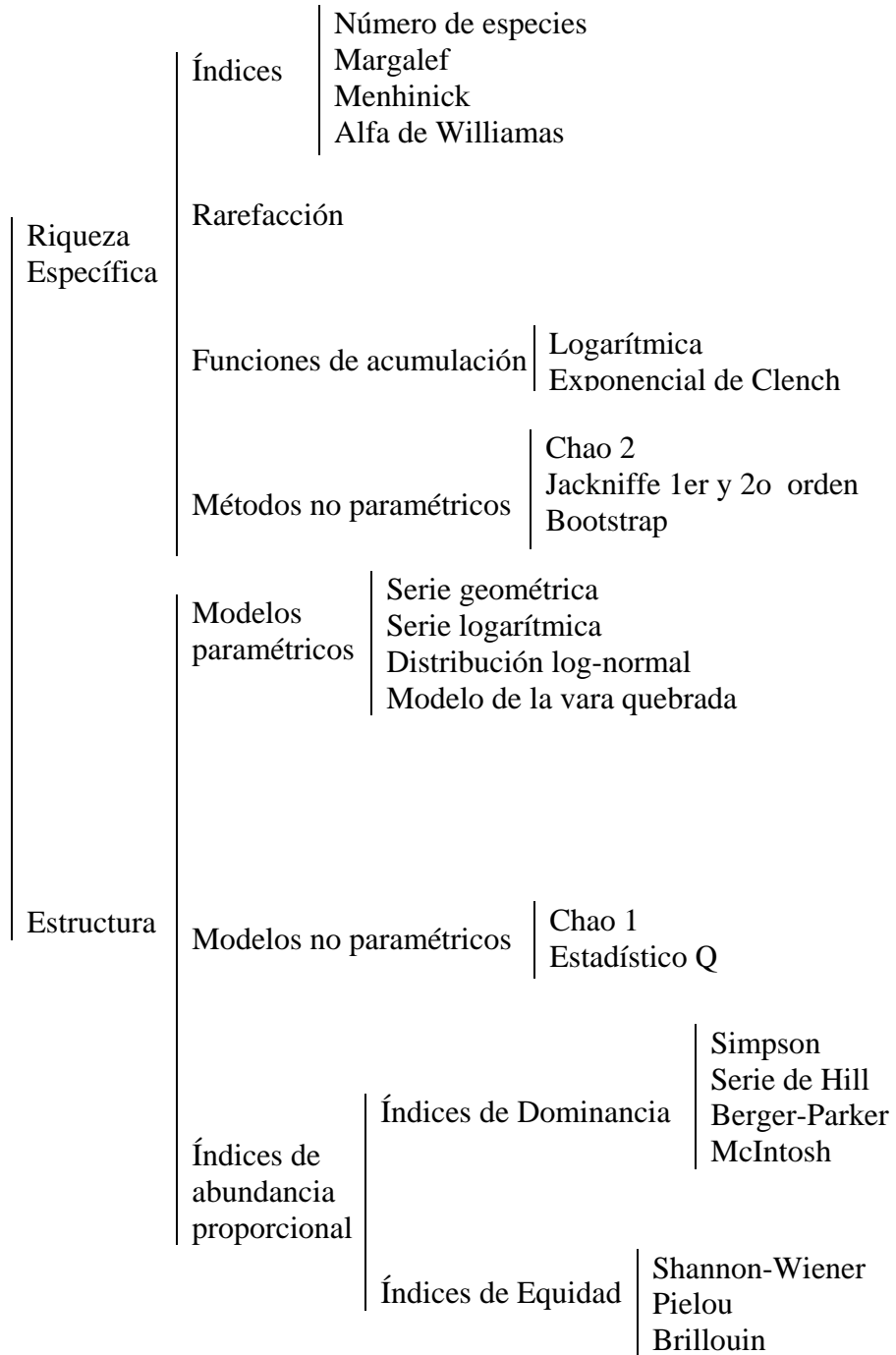


Figura 10. Curvas de acumulación aleatorizadas y modelos de acumulación de Dependencia Lineal para el Bosque Joven (a), Intermedio (b) y Maduro (c).

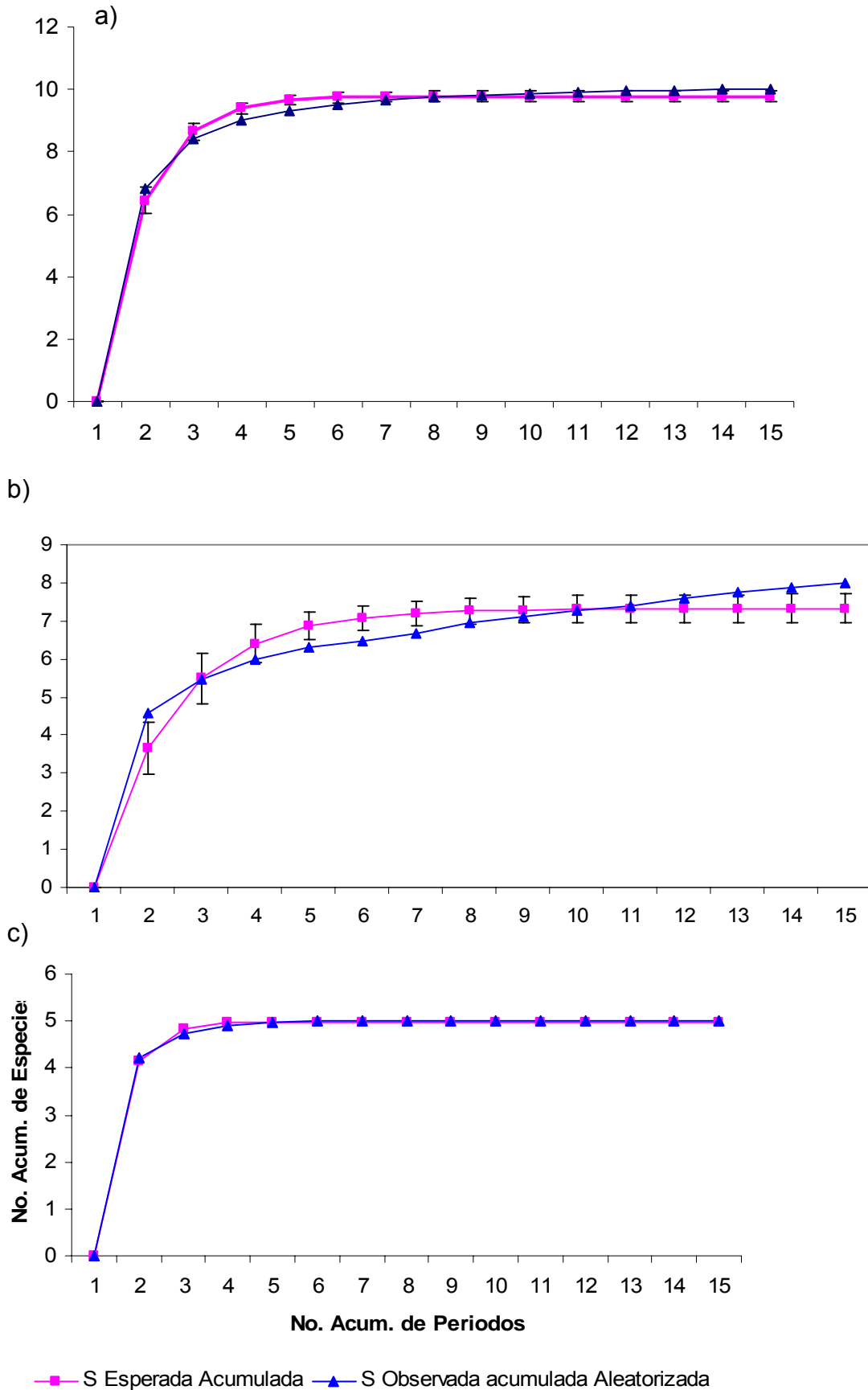
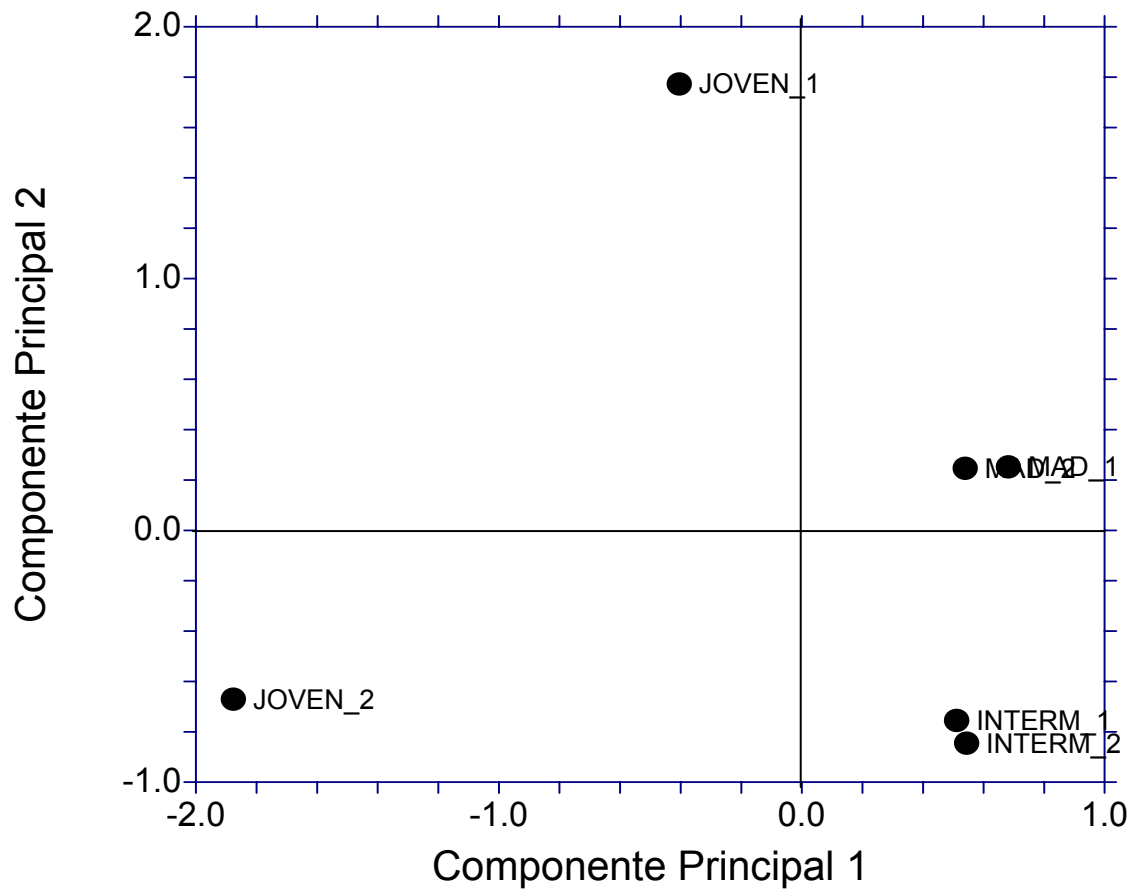


Figura 11. Ordenación de tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña en función de las abundancia de 10 especies de pequeños mamíferos terrestres (JOVE\_1yJOVEN\_2=Bosque Joven cudrante 1 y 2; INTERM\_1 e INTERM\_2=Bosque Intermedio cuadrantes 1 y 2; MAD\_1 y MAD\_2=Bosque Maduro cuadrantes y 2).



# APÉNDICE

---

Artículo publicado en Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) con los resultados del análisis de datos de captura-recaptura de *Oryzomys chapmani*.

*Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 23(1): 123-137 (2007)*

## DIFERENCIAS EN ALGUNOS PARÁMETROS DEMOGRÁFICOS DE *ORYZOMYS CHAPMANI* (RODENTIA: MURIDAE) ASOCIADAS A TRES ESTADOS SUCESIONALES DE BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA EN OAXACA, MÉXICO

Antonio SANTOS-MORENO<sup>1</sup>, Miguel Ángel BRIONES-SALAS<sup>1</sup> y Ricardo LÓPEZ-WILCHIS<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIDIIR-OAXACA), Instituto Politécnico Nacional. Calle Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, C. P. 71230 Oaxaca, Oaxaca, MÉXICO. asantosm90@hotmail.com

<sup>2</sup>Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. Apartado Postal 55-535, México 09340, D. F., MÉXICO

### RESUMEN

Se estudiaron las diferencias en probabilidades de supervivencia y captura, proporción de sexos y tamaño poblacional en el roedor endémico de México *Oryzomys chapmani* asociadas a una cronosecuencia constituida por tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña. El estudio se realizó en la región Sierra Norte de Oaxaca y los tiempos de regeneración de los fragmentos de bosque estudiados fueron 15 (Joven), 40 (Intermedio) y 100 (maduro) años. Se capturaron, marcaron y liberaron 277 ejemplares adultos durante 14 meses. Las probabilidades de supervivencia fueron similares en los bosques Joven e Intermedio, sin fluctuaciones a través del tiempo, mientras que en el Maduro se observó un valor más alto en la temporada seca. Las probabilidades de captura no mostraron variación a través del tiempo en los estados Joven e Intermedio, pero en el Maduro difirieron entre temporadas, con valores más altos en la de lluvias. Los estados Intermedio y Maduro muestran una proporción 1:1 entre sexos, mientras que el Joven se observó un predominio significativo de machos. El tamaño poblacional varío de 42 individuos por hectárea en la temporada de lluvias a 309 en la seca, ambos en el Bosque Maduro.

**Palabras Clave:** *Oryzomys chapmani*, supervivencia, proporción de sexos, captura-recaptura, bosque mesófilo, Oaxaca.

### ABSTRACT

We studied the differences among apparent survival and capture probabilities, sex ratio, and population size of the Mexican endemic rodent *Oryzomys chapmani* associated to a chronosequence integrated by three successional stages of cloud forest. The study was made at the Sierra Norte de Oaxaca region, and the regeneration times of the forests studied were 15 (Young), 40 (Medium), and 100 (Mature) years. 277 adult specimens were capture, marked, and released by 14 months. The apparent survival probabilities were similar in the Young and Medium forests, without fluctuations across time, whereas in the Mature Forest the dry season shows higher value. The capture probabilities did not show variation across time in the Young and Medium forests, but in the Mature Forest showed difference, with higher value in the rainy season. The Young Forest shows a significant excess of males, whereas the Medium and Mature Forest do not differ significantly from the 1:1 sex ratio. The population size was from 42 individuals by hectares in the rainy season to 302 in the dry season, both in the Mature Forest.

**Key Words:** *Oryzomys chapmani*, survival, sex ratio, capture-recapture, cloud forest, Oaxaca.



## INTRODUCCIÓN

El género *Oryzomys* (Muridae: Sigmodontinae) está representado por 36 especies (Myers et al. 2005), nueve de ellas ocurren en México (Ceballos et al. 2002, Ramírez-Pulido et al. 2005). Aunque los miembros de este género son comunes en varios ambientes de Norte América, los estudios sobre aspectos ecológicos de estas especies son escasos, con excepción de *O. palustris*, que ha sido estudiada con cierta profundidad, particularmente en ambientes insulares de los Estados Unidos (Forys & Dueser 1993, Hamilton 1946, Kruchek 2004, Negus et al. 1961, Wolfe 1982). En contraste, las especies que se distribuyen en ambientes tropicales han sido muy poco estudiadas. Una de ellas, *Oryzomys chapmani* Thomas, 1898, es endémica de México, habita bosques mesófilos de la Sierra Madre Oriental (desde Tamaulipas hasta Veracruz), el Sistema Montañoso (norte de Oaxaca) y Sierra Madre del Sur (sur de Oaxaca y Guerrero) (Musser & Carleton 2005).

Los bosques mesófilos en México se ubican en climas húmedos, en lugares más húmedos que los habitados por *Quercus* y más frescos que los habitados por *Abies*, pero más frescos que aquellos de los boques tropicales (Rzedowski 1991). Debido a las condiciones climáticas particulares que requieren, tienen una distribución limitada y fragmentada. Los bosques nublados de México ocupan aproximadamente el 0.89% de la superficie territorial del país (SEMARNAP, INEGI & UNAM 2000). Por unidad de superficie es uno de los más diversos, albergando un número considerable de especies endémicas o amenazadas (Rzedowski 1991). Desafortunadamente también es uno de los ecosistemas mexicanos con mayor grado de amenaza, debido principalmente a las altas tasas de conversión con fines agrícolas. Por ejemplo, de 1971 a 1991 su superficie se redujo a menos del 10% a una tasa promedio de 78,687 hectáreas por año (Ortega & Castillo 1996).

Los cambios que sufren las comunidades vegetales en los bosques tropicales de México a través del proceso de sucesión han sido documentados (e.g. Gómez-Pompa & Vázquez-Yañez 1976), así como las consecuencias de la pérdida de hábitat y de la fragmentación en distintos ambientes en una amplia variedad de taxa (Fahring 2003), incluidas las comunidades de pequeños mamíferos (e.g. Vázquez et al. 1999-2000, García-Estrada et al. 2002). Sin embargo, las diferencias en parámetros demográficos de poblaciones animales que habitan distintos estados sucesionales de vegetación son poco conocidas. Algunos estudios muestran, por ejemplo, como la abundancia de algunas especies de pequeños mamíferos es afectada por la densidad y estratificación del follaje, de acuerdo al grado de madurez de las comunidades vegetales (Malcolm 1995, Pardini 2004, Pardini et al. 2005).

Algunos aspectos de primera importancia en el conocimiento de la demografía de las poblaciones de mamíferos terrestres pequeños son la supervivencia, el tamaño de la población, la proporción de sexos y la estructura de edades. Estos pueden ser estimados a partir de la captura, marcaje, liberación y su recaptura, método conocido simplemente como captura-recaptura. Los primeros estudios de captura-recaptura fueron realizados a principios de la década de 1930 para estimar el tamaño poblacional (e.g., Jackson 1933,

Lincoln 1930), siendo a partir de la década de 1950 cuando este tipo de estudios se popularizó. La información obtenida con el proceso de captura-marcaje-liberación-recaptura puede ser resumida en una historia de capturas, las cuales son susceptibles de análisis por una amplia variedad de modelos y métodos, que dependiendo de los supuestos en que se basan pueden dividirse en tres grupos (Begon 1979): 1) métodos de enumeración (conteos progresivos de las capturas y recapturas); 2) modelos para poblaciones demográficamente cerradas, en las que se asume que durante las sesiones de trapeo no existe variación en la población por reclutamiento (nacimientos o inmigración) o dilución (mortalidad o emigración) (Otis *et al.* 1978, White *et al.* 1982); y 3) modelos para poblaciones demográficamente abiertas en las que se asumen y modelan las magnitudes del reclutamiento y la dilución; modelos complejos pero más realistas, por ejemplo, el método probabilístico de Jolly y Sever (Nichols & Pollock 1983, Schwarz & Arnason 1996). En México los estudios de poblaciones de mamíferos típicamente emplean métodos de enumeración (e.g. Chávez Tapia & Gallardo Villegas 1993, Sánchez-Cordero 1993, García-Estrada *et al.* 2002), en muy pocos se han empleado métodos probabilísticos (e.g. Zalapa *et al.* 2005). Una ventaja de estos métodos sobre otros como los de enumeración (e.g., el del Mínimo Número de Individuos Vivos propuesto por Krebs en 1966) es que tienen asociadas pruebas para evaluar los efectos de tres fuentes de variación, o bien incorporarlas a modelos específicos: variaciones a través del tiempo, efecto del método de captura y de marca (síndromes de trampofilia y trampofobia) y heterogeneidad debida a que los individuos presentan probabilidades de captura dependientes de su edad, sexo, nivel social o alguna otra característica inherente (Menkens & Anderson 1988). Los métodos de enumeración no permiten esta evaluación y cuando alguno de estos factores es significativo, no pueden ser incorporados en las estimaciones.

Debido a que se conoce poco como varían los aspectos demográficos de las poblaciones de roedores asociados a distintos estados sucesionales en bosques mesófilos de montaña, el objetivo de este trabajo es conocer las diferencias en probabilidades de supervivencia, de captura, proporción de sexos y tamaño poblacional en *Oryzomys chapmani* en un bosque mesófilo de montaña con diferente grado de regeneración.

## MATERIAL Y MÉTODOS

**Área de Estudio.**- La zona de estudio es conocida como El Rincón, en el municipio San Juan Juquila Vijanos (Fig. 1), en la región Sierras Norte de Oaxaca-Mixe. Esta región tiene una alta diversidad de hábitats interconectados y fisiografía compleja, baja fragmentación y la presencia de los bosques mesófilos más extensa y mejor conservados de México (Arriaga-Cabrera *et al.* 2000). Córdova & Del Castillo (2001) proporcionan una descripción detallada del área de estudio. La cronosecuencia estudiada está constituida por tres estados sucesionales: 15 años de regeneración (Bosque Joven), 40 años (Bosque Intermedio) y 100 años (Bosque Maduro). Los tiempos de regeneración se estimaron por medio de especies indicadoras (*Pinus chiapensis*) (Blanco-Macias 2001).

Aunque no se registraron datos climáticos sincrónicos con el trabajo de campo, se compiló una base de datos de las estaciones climáticas del Servicio Meteorológico

Nacional, a partir de las precipitaciones mensuales de un periodo de 10 años de la estación climatológica Talea de Castro que es la más próxima a la zona de estudio (96.22°N, 17.35°W) de 1978 a 1984 y 1992-1993. Estos datos indican que la temporada de lluvias comprende los meses de junio a diciembre (precipitación mensual promedio 189.72 mm, desviación estándar 90.65; temperatura media promedio 16.3 °C, desviación estándar 2.33) y alcanza su mayor intensidad de junio a septiembre. La temporada seca va de enero a mayo, con una precipitación mensual promedio de 45.61 mm (desviación estándar 31.14) y temperatura media promedio de 16.8 °C (desviación estándar 3.83).

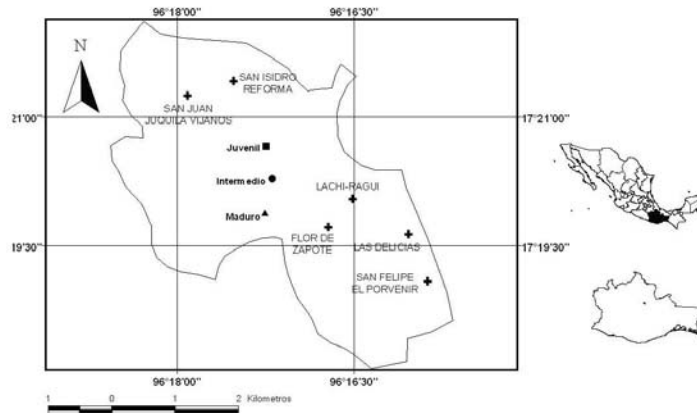


Figura 1

Ubicación geográfica de tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña en la región de El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca, México.

**Datos de Campo.-** Se realizaron muestreos mensuales en cada estado sucesional, cada uno de cuatro noches. Los bosques Intermedio y Maduro se visitaron 14 meses, desde diciembre de 1999 hasta mayo del 2001. Para el Bosque Joven se contó con datos de 12 meses (de diciembre de 1999 a septiembre del 2000 y de enero a marzo del 2001). De cada estado sucesional se muestrearon dos áreas contiguas de media hectárea cada una, separadas aproximadamente por 300 m. La distancia entre el Bosque Joven y el Intermedio fue de 750 m y entre el Bosque Intermedio y el Maduro de 1.5 km (Fig. 1). Aunque las distancias son relativamente pequeñas, no se observó el tránsito de individuos marcados entre estados sucesionales o entre áreas del mismo estado sucesional. Cada área se dividió en una cuadrícula de 10 m, colocando en el vértice de cada cuadro una trampa Sherman (7.5 x 7.5 x 25 cm), dando un total de 66 trampas por área y una hectárea por estado sucesional. Se utilizaron esencia de vainilla y hojuelas de avena

como cebo. Los ejemplares capturados fueron marcados con el método de ectomización de falanges (Rudran 1996) y liberados inmediatamente en el mismo sitio de la captura.

De cada ejemplar capturado se registró la siguiente información: sexo, condición reproductiva (se consideró como individuos activos en el caso de los machos, a aquellos individuos con testículos escrotados, y en el de las hembras, cuando estaban preñadas o mostraban pezones con leche o con el área periférica carente de pelo. Cuando no se observó ninguna de estas características se registró al individuo como inactivo), edad (jóvenes aquellos individuos de talla pequeña, de pelaje poco denso y de color oscuro, sin evidencias de actividad reproductiva y o adultos) y las medidas corporales convencionales para mamíferos: longitudes máxima corporal, de la cola vertebral, de la pata derecha, de la oreja y el peso. Cuando se trató de ejemplares recapturados se registraron la fecha, el número asignado al ejemplar y la condición reproductiva.

**Análisis de Datos.-** El tamaño relativamente pequeño de la muestra para cada estado sucesional (73 ejemplares en el Bosque Joven, 87 en el Intermedio y 117 en el Maduro) impidió un análisis por sexos o edad. Por lo tanto, los machos y las hembras adultos se consideraron como un grupo, excluyendo del análisis a los individuos jóvenes.

Las probabilidades de captura ( $p$ ) y supervivencia ( $\phi$ ) para cada estado sucesional se estimaron con el modelo probabilístico de Cormack-Jolly-Sever (Cormack 1964, Jolly 1965, Seber 1965, 1982, 1986). Este modelo permite la posibilidad de cada uno de los parámetros sea constante o bien varíe a través del tiempo (denotado con subíndice  $t$ , e.g., el modelo en que la probabilidad de supervivencia es constante y la de captura variable se representa como  $\phi p_t$ ). El tiempo puede ser expresado de dos formas: como periodos de colecta o agrupando estos en temporadas. La combinación de estas dos condiciones, variación o no de cada uno de los parámetros, y en el segundo caso, el tiempo expresado como periodos de colecta o como temporadas (de lluvias y seca), produjo siete modelos candidatos para explicar la variación de historias de captura en cada estado sucesional (Cuadro 1). La construcción de los modelos y la estimación de los valores de los parámetros se realizó con el programa MARK 4.0 (Cooch & White 2002). La selección del mejor modelo candidato para cada estado sucesional se realizó con el quasi-Criterio de Información de Akaike (QAIC) (Burnham & Anderson 2002). Debido a que las historias de captura pueden ser afectadas por factores adicionales a la supervivencia y probabilidad de captura (variación extrabinomial), los valores de los parámetros de todos los modelos fueron ajustados dividiendo su devianza (grado de discrepancia entre el modelo y los datos) entre el promedio de una simulación con 1000 repeticiones.

El modelo probabilístico de Cormack-Jolly-Sever asume que la presencia de individuos transitorios (de paso por la zona, probablemente en proceso de dispersión) no afecta significativamente las estimaciones de supervivencia de los individuos residentes y que el método de captura no tiene un efecto significativo en las probabilidades de recaptura posteriores. Ambos supuestos fueron evaluados empleando el programa U-Care (Choquet *et al.* 2003). Este programa, a diferencia de otros de uso más común como RELEASE (Burnham *et al.* 1987), tiene implementados algoritmos diseñados para situaciones en que se cuenta con cantidades moderadas de datos y la aplicación de las pruebas es más sencilla.

La estimación del tamaño poblacional se obtuvo siguiendo el procedimiento propuesto por Lindenmayer *et al.* (1998) como:  $N=n/p$  donde  $N$  es el tamaño poblacional estimado,  $n$  es el número de animales capturados y  $p$  es la probabilidad de captura, estimada a partir del modelo Cormack-Jolly-Seaver. La proporción de sexos para cada estado sucesional se expresó como el número de machos por cada hembra. La significancia de la diferencia entre ésta proporción y una relación 1 a 1 se analizó con la prueba para una proporción basada en coeficientes binomiales (Zar 1999).

Cuadro 1

Descripción de siete modelos candidatos en tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña, donde  $\Phi$ =probabilidad de supervivencia,  $p$ =probabilidad de captura, QAICc=quasi-criterio de información de Akaike corregido, = quasi-verosimilitud (factor de corrección para sobredispersión debida a variación extrabiomial),  $\delta$ QAICc=diferencias entre QAICc del modelo respectivo y el más parsimonioso, Peso-QAICc=contribución relativa a QAICc del modelo particular al QAICc del conjunto total de modelos.

Estado Sucesional	Modelo	QAICc	$\epsilon$	$\delta$ QAICc	Peso-QAICc	No. de parámetros	QDevianza
Joven	$\Phi p$	87.990	1.26	0	0.424	2	32.426
	$\Phi p_{(Períodos)}$	89.421		1.430	0.207	11	12.480
	$\Phi_{(Temporadas)} p$	90.023		2.032	0.1536	3	32.312
	$\Phi p_{(Temporadas)}$	90.080		2.089	0.149	3	32.370
	$\Phi_{(Temporadas)} p_{(Temporadas)}$	92.221		4.230	0.051	4	32.312
	$\Phi_{(Períodos)} p$	94.857		6.867	0.013	11	17.916
	$\Phi_{(Períodos)} p_{(Períodos)}$	102.610		14.620	0.0002	17	8.320
Intermedio	$\Phi p_{(Temporadas)}$	68.938	1.2769	0	0.356	3	29.604
	$\Phi p$	69.023		0.085	0.341	2	31.822
	$\Phi_{(Temporadas)} p$	70.325		1.386	0.178	3	30.990
	$\Phi_{(Temporadas)} p_{(Temporadas)}$	71.066		2.128	0.123	4	29.551
	$\Phi p_{(Temporadas)}$	85.157		16.219	0.0001	14	18.837
	$\Phi_{(Temporadas)} p$	87.649		18.710	0.00003	14	21.328
	$\Phi_{(Temporadas)} p_{(Temporadas)}$	97.334		28.396	0	20	12.912
Maduro	$\Phi_{(Temporadas)} p_{(Temporadas)}$	194.951	0.9555	0	0.859	4	42.319
	$\Phi p_{(Temporadas)}$	199.885		4.934	0.072	3	49.370
	$\Phi p$	201.203		6.252	0.037	2	52.775
	$\Phi_{(Temporadas)} p$	202.879		7.928	0.016	3	52.364
	$\Phi p_{(Períodos)}$	204.122		9.171	0.008	14	28.498
	$\Phi_{(Períodos)} p$	205.408		10.457	0.004	14	29.785
	$\Phi_{(Períodos)} p_{(Períodos)}$	216.159		21.208	0.00002	22	19.383

## RESULTADOS

Se capturaron, marcaron y liberaron 277 ratones adultos. El promedio de capturas por ejemplar fue bajo en los tres estados sucesionales y no se observaron diferencias significativas entre ellos: a continuación se muestra el valor promedio y entre paréntesis los límites del intervalo del 95 % de confianza para la media: Bosque Joven 1.29 (1.10-1.47), Bosque Intermedio 1.17 (1.01-1.33), Bosque Maduro 1.33 (1.19-1.47).

**Selección de Modelos.-** Para el Bosque Joven después de 1000 simulaciones solo 298 mostraron una devianza mayor que la observada en el modelo con el valor más bajo de QAIC. Después de corregir los valores por sobredispersión el mejor modelo fue el reducido ( $\phi_p$ ) esto es, aquel en el que tanto la supervivencia como las probabilidades de captura son constantes (Cuadro 1). Este modelo es apoyado por los datos en más de 450 % que el segundo mejor modelo candidato.

Para el Bosque Intermedio 198 simulaciones mostraron valores de devianza mayores a la observada para el mejor modelo candidato. Después del ajuste para eliminar el efecto de la sobredispersión el mejor modelo fue  $\phi_{p_i}$ , con el tiempo agrupado en estaciones, aunque las historias de captura apoyan este modelo solo ligeramente en grado mayor (104 %) que el reducido. Debido a que ambos modelos están anidados (i.e., la transformación de un modelo en el otro requiere de la adición o sustracción de uno o más factores, pero no ambas, en este caso la dependencia del tiempo), se aplicó una prueba de relaciones de verosimilitud, no encontrando diferencias estadísticamente significativas entre ambos ( $X^2 = 2.219$ ,  $gl = 1$ ,  $P = 0.14$ ), por lo que seleccionamos al modelo reducido como el más parsimonioso (Cuadro 1).

Para el Bosque Maduro 556 de las 1000 simulaciones mostraron devianzas mayores que el mejor modelo candidato. Los valores ajustados por sobredispersión indican que el modelo completo ( $\phi_p$ ), con el tiempo expresado como temporadas, es el que mejor explica el patrón de las historias de captura en este estado sucesional. Este modelo fue apoyado fuertemente por los datos, once veces más que el segundo mejor modelo. La prueba de relación de verosimilitudes muestra diferencias significativas ( $X^2 = 7.05$ ,  $gl = 1$ ,  $P = 0.008$ ) entre el modelo completo y el segundo mejor modelo ( $\phi_{p_i}$ ), por lo que consideramos el primero como el más adecuado.

**Tamaño Poblacional.-** En el Bosque Joven se marcaron 73 ejemplares, de los cuales solo el 18 % se capturó en dos ocasiones, 1 % en tres y 1.36 % en siete periodos. No se observó efecto estadísticamente significativo de individuos transitorios ( $X^2 = -0.292$ ,  $P = 0.77$ ) ni efecto del trampeo ( $X^2 = 0$ ,  $P=1$ ). El tamaño poblacional estimado fue de 169 individuos/ha (Cuadro 2).

En el Bosque Intermedio se marcaron 87 ejemplares; el 90.5 % de ellos se capturaron una ocasión, 5 % en dos y 2.35 % en tres. La máxima permanencia la mostró un ejemplar capturado en siete periodos consecutivos. No se detectó efecto significativo de individuos transitorios ( $X^2 = 1.28$ ,  $P = 0.19$ ) ni del trampeo ( $X^2 = -0.96$ ,  $P = 0.33$ ). Se estimó el tamaño poblacional como 230 individuos por hectárea.

Para el Bosque Maduro la muestra estuvo constituida por 117 ejemplares, 77.77 % de los cuales se capturó en una ocasión, 19 % en dos, y el tiempo máximo de permanencia se observó en dos ejemplares, los cuales fueron capturados en cinco periodos. No hubo diferencias significativas debidas a individuos transitorios ( $X^2 = 0.07$ ,  $P = 0.47$ ) o al trampeo ( $X^2 = -0.51$ ,  $P = 0.60$ ). Para la temporada seca se estimó un tamaño poblacional de 309 individuos por hectárea, mientras que en la de lluvias fue de 42 (Cuadro 2).

**Probabilidad de Captura.-** Para el Bosque Joven de acuerdo al mejor modelo la probabilidad de captura promedio de ejemplares es baja, 0.46, para el Bosque Intermedio fue 2.5 veces menor, los intervalos de confianza del 95% construidos a partir de las desviaciones estándar, muestran que no existen diferencias significativas entre los bosques Joven e Intermedio (Cuadro 1). Para el Bosque Maduro fluctuaron de 0.275 en la temporada seca a 0.99 en la de lluvias (Cuadro 2).

**Cuadro 2**

Probabilidades de captura ( $p$ ), supervivencia ( $\Phi$ ), número de ejemplares capturados ( $n$ ) y tamaño poblacional estimado ( $N$ ) de *Oryzomys chapmani* de acuerdo al mejor modelo para tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña. Para cada parámetro se muestra el valor y entre paréntesis los límites del intervalo al 95 % de confianza.

Estado Sucesional	Modelo Final	Parámetro	Valor (intervalos del 95 % de confianza)
Joven	$\Phi p$	$p$	0.426(0.164-0.737)
		$\Phi$	0.369 (0.205-0.571)
		$n$	72
		$N$	169
Intermedio	$\Phi p$	$p$	0.169 (0.048-0.452)
		$\Phi$	0.411 (0.195-0.667)
		$n$	85
		$N$	230
Maduro	$\Phi_{(Temporadas)} p_{(Temporadas)}$	$p_{Temporada\ seca}$	0.275 (0.133-0.484)
		$p_{Temporada\ de\ lluvias}$	0.989 (0.989-1)
		$\Phi_{Temporada\ seca}$	0.509 (0.319-0.696)
		$\Phi_{Temporada\ de\ lluvias}$	0.212 (0.134-0.318)
		$n_{Temporada\ seca}$	85
		$n_{Temporada\ de\ lluvias}$	42
		$N_{temporada\ seca}$	309
		$N_{Temporada\ de\ lluvias}$	42

**Probabilidad de Supervivencia** - En el Bosque Joven se obtuvo un valor de 0.369, en el Bosque Intermedio se observó un valor un poco más alto que en el Bosque Joven (0.411), al igual que para las probabilidades de captura, los intervalos del 95% de confianza indican que las diferencias no son significativas en este parámetro entre los bosques Joven e Intermedio. En el Bosque Maduro para la temporada seca el valor fue de 0.509 y 0.2124 para la temporada lluviosa.

**Proporción de Sexos.**- En el Bosque Joven se registraron 27 hembras y 46 machos, que determinan una proporción de 1:1.7, que difirió significativamente de 1:1 ( $X^2 = 4.94$ ,

gl = 1, P = 0.02). En el Bosque Intermedio se registraron 35 hembras y 52 machos, que determinan una proporción de sexos de 1:1.48, que no es estadísticamente diferente de 1:1 ( $X^2 = 3.32$ , gl = 1, P = 0.06). Para el Bosque Maduro la muestra estuvo constituida por 57 hembras y 60 machos, que determinan una proporción de 1:1.05, que no difiere significativamente de 1:1 ( $X^2 = 0.7815$ , gl = 1, P = 0.78). Para la temporada seca se obtuvo un tamaño poblacional de 309 individuos por hectárea, mientras que en la de lluvias fue de 42 (Cuadro 2).

## DISCUSIÓN

**Supervivencia.**- La actividad reproductiva de *O. chapmani* en la zona de estudio ocurre principalmente entre febrero y mayo, con algunos eventos esporádicos en agosto. Si se toma como referencia el mes de abril, y que en promedio los ejemplares fueron recapturados 1.26 ocasiones (meses) a partir de diciembre, que es el mes en que se inició el muestreo, se tiene que la vida promedio de un adulto es de 11 a 12 meses, sin diferencias significativas entre estados sucesionales y con un valor máximo de 15 meses. El valor promedio de 11 a 12 meses es similar a lo observado en *Peromyscus maniculatus*, para el que se indica que del 94 al 99 % de la población no sobrevive más de un año (Terman 1968), aunque para *Neotomodon alstoni* en una zona templada del centro de México Chávez Tapia y Gallardo Villegas (1993) encontraron que la supervivencia del 50 % de los adultos estuvo entre 75 a 105 días. Para *Heteromys desmarestianus* solo el 20 % del total de individuos capturados permanecieron por tres meses o más dentro del área de estudio (Sánchez-Cordero 1993), aunque esta estimación incluyó a ejemplares jóvenes que eventualmente se dispersan a otras zonas.

Las diferencias observadas en las probabilidades de supervivencia pueden ser vistas como flexibilidad demográfica, similar a la que se ha observado en otras especies de mamíferos en ambientes naturalmente fragmentados y puede ser un importante atributo que permite la persistencia en hábitat de calidad pobre (Adler & Wilson 1987, Dickman & Doncaster 1989). Por ejemplo, en los estados sucesionales Joven e Intermedio el modelo indicó que la supervivencia es constante a través del tiempo, mientras que en el Maduro existen diferencias entre estaciones, con un promedio de 0.36. Los valores indican una relación inversamente proporcional entre supervivencia y grado de madurez del Bosque. Otros estudios muestran relaciones diversas, lo que puede indicar sensibilidad diferencial de las especies a los efectos de la perturbación. Por ejemplo en *Peromyscus mexicanus* las variaciones en la densidad poblacional corresponde mejor a cambios climáticos que a perturbaciones debidas a actividades humanas (Martínez-Gallardo 1995), mientras que *Apodemus sylvaticus* muestra mayor supervivencia en zonas sin disturbios (Dickman & Doncaster 1989).

Por otra parte, los parámetros demográficos pueden ser afectados por la disponibilidad de recursos. Por ejemplo, Adler y Wilson (1987) desarrollaron un modelo simple que relaciona la demografía con lo adecuado del ambiente. De acuerdo con este modelo la supervivencia y otros parámetros se incrementan a lo largo de un gradiente de ade-



cuación ambiental. Asumiendo que en el Bosque Maduro se presenten las condiciones más adecuadas para *O. chapmani*, nuestros resultados concuerdan con este modelo, mostrando un incremento de las probabilidades de supervivencia entre el estado sucesional Joven (0.369) y los estados Intermedio (0.411) y Maduro, solo si se promedian los valores de las temporadas seca y de lluvias (0.509 y 0.212, respectivamente).

Para otras especies de roedores de zonas templadas como por ejemplo *Phyllotis darwini* se sabe que las fluctuaciones climáticas tienen efecto en distintos aspectos demográficos (Lima et al. 2001), mientras que para aquellos que habitan en zonas más cálidas como *Heteromys desmarestianus* se ha observado que el tamaño poblacional y la reproducción están limitados por la disponibilidad de alimento (Sánchez-Cordero 1993).

**Probabilidades de Captura.-** Las probabilidades de captura pueden ser un reflejo de la cantidad de movimiento de los individuos, lo que a su vez puede deberse a la necesidad de buscar alimento o bien una pareja reproductiva. La primera explicación no se ve apoyada por nuestros resultados, ya que el Bosque Maduro es el único estado sucesional en que se observó que las probabilidades de captura difieren entre temporadas, sin embargo, el patrón es contrario a lo esperado si la disponibilidad de alimento fuera el factor determinante de la movilidad y eventual probabilidad de captura: en la temporada seca en que disminuye la cantidad de alimento se esperaría que en ella la supervivencia disminuyera y las probabilidades de captura se incrementarían, pero las estimaciones de los parámetros muestran el patrón contrario.

La alternativa de alta movilidad y por lo tanto, mayor probabilidad de captura asociada a la actividad reproductiva parece ser coherente con los valores observados de mayor probabilidad de captura en la temporada seca que en la de lluvias. En este estudio la mayor cantidad de evidencias de actividad reproductiva, particularmente machos con testículos escrotados, se observó en los meses de febrero y mayo en los estados sucesionales Intermedio y Maduro, aunque en el estado Joven también se observaron a la mitad de la temporada de lluvias en el mes de agosto, aunque con baja frecuencia. Se capturaron ejemplares jóvenes principalmente en febrero y mayo y algunos en junio y agosto. Este patrón de máxima actividad reproductiva y nacimiento de las crías en la temporada más favorable a inicios de la temporada de lluvias se ha observado en otras especies y es una estrategia que maximiza la disponibilidad de alimentos para los individuos jóvenes (Chávez Tapia & Gallardo Villegas 1993). Para varias especies de *Peromyscus* se ha registrado el mismo patrón de actividad reproductiva elevada a partir de la primavera y durante el verano, coincidiendo con los meses de mayor número de horas luz (Banks 1967, MacMillen 1964).

**Proporción de Sexos.-** La desviación de la proporción de sexos de 1:1 con exceso de machos observado únicamente en el estado sucesional Joven parece ser una respuesta común de algunas especies de roedores a las perturbaciones, aunque el predominio de machos o hembras no parece una tendencia clara. Estudios en *Peromyscus aztecus* y *Reithrodontomys fulvescens* en bosques mesófilos de montaña en el estado de Jalisco (Vázquez et al. 1999-2000) y *Oryzomys palustris* en ambientes templados (Joule &

Jameson 1972, Park & Nowiński-Slepowron 1972) muestran el mismo patrón. A diferencia de estos estudios, en una selva baja caducifolia no se observaron diferencias en proporción de sexos en seis especies de roedores (no se registró a *O. chapmani* entre ellas) en hábitat perturbados y no perturbados en la sierra de Huautla, en el estado de Morelos (García-Estrada *et al.* 2002). Para *O. longicaudatus* en el sur de Chile se encontró que la proporción de sexos está sesgada hacia los machos (Murúa *et al.* 1986). La proporción de sexos 1:1 ha sido señalada para *Peromyscus maniculatus* y *P. leucopus* (Goundie & Vessey 1986, Wolff & Durr 1986).

**Tamaño Poblacional.-** Como ya se mencionó, no existen muchos estudios con la aplicación de métodos de captura-recaptura para especies del género *Oryzomys*. En uno de ellos sobre *O. capito* en bosques de Panamá, al contrario de este estudio, se observó la densidad más alta en la temporada de lluvias (de 3.21 a 4.48 individuos por hectárea), mientras que en la seca fue de 0.247 (Fleming 1970). Las estimaciones anteriores parecen muy bajas en comparación con las obtenidas en este estudio, particularmente con las del estado Maduro en temporada seca (309 individuos por hectárea), pero existen dos factores que pueden explicarlas. En primer lugar, las estimaciones de Fleming (1970) son el resultado de la división del número de ejemplares capturados por unidad de superficie, mientras que en este estudio el número de individuos capturados en la temporada seca fue de 85, lo que incrementa la estimación es la división entre probabilidad de captura, la cual no es incluida en la estimación de Fleming (1970). El uso de los conteos totales presenta los mismos sesgos que las estimaciones de tamaño poblacional por el método MNIV, aunque no tiene el problema de la desigualdad del sesgo en los periodos iniciales y finales.

Por otra parte, debido a que en este estudio el modelo que mejor explicó la variación en las historias de captura en el Bosque Maduro fue aquel en que no existen variaciones significativas entre los meses que integran cada temporada, por lo que el número de individuos capturados corresponde a la suma de las capturas en los seis meses correspondientes a dicha estación. A diferencia de esto, Fleming (1970) menciona únicamente dos meses para cada una de sus estimaciones.

Es probable que al considerar las agrupaciones temporales y la ponderación entre probabilidades de captura muchas de las estimaciones de estudios basados en métodos de enumeración arrojen estimaciones similares a las aquí mencionadas. Por ejemplo, para *Oryzomys alfaroi* y otras cuatro especies de roedores en una selva tropical en la Reserva de Biología Tropical Chamela en el estado de Jalisco (Sánchez-Cordero *et al.* 1997) presentan datos de tamaño poblacional y algunos datos sobre recapturas. Desgraciadamente para esta especie no muestran probabilidades de captura, por lo que no es factible una comparación directa con los resultados aquí obtenidos, pero sí se toman los datos de *Peromyscus mexicanus* del mismo estudio, resulta que el número máximo de ejemplares capturados es 77, mientras que la probabilidad de captura para la misma sesión fue de 0.22, lo que da un total de 250 individuos por hectárea en una sola sesión (noche) de trampeo.

Existen otros factores que aunque no fueron evaluados en este estudio se sabe que afectan aspectos demográficos de los animales. Una de estas son las características físicas de los fragmentos, tales como su tamaño y forma, que indirectamente actúan sobre las poblaciones en diferentes formas. Como ya se mencionó, una de las características de los bosques mesófilos es que se encuentran naturalmente fragmentados, a lo que se adiciona el efecto de las actividades antropogénicas. Las condiciones ambientales pueden variar con el tamaño del fragmento (Sousa 1984), por lo que las subpoblaciones que habitan diferentes regiones del fragmento pueden diferir en estructura de edades, composición genética y característica de las historias de vida (Thompson 1984).

#### AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo es parte de los resultados de la tesis del primer autor para obtener el grado de Doctor en el Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana (UAM), México. La Secretaría de Educación y Posgrado del Instituto Politécnico Nacional, el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y la Darwin Initiative for the Survival of the Species otorgaron apoyo económico. Y. Hernández, A. L. Trujano, R. Rivera, J. Calderón y C. L. García proporcionaron apoyo para el trabajo de campo. A. Alfaro y dos revisores anónimos hicieron valiosos comentarios y sugerencias al manuscrito.

#### LITERATURA CITADA

- Adler, G. H. & M. L. Wilson. 1987. Demography of habitat generalist, the white-footed mouse, in a heterogeneous environment. *Ecology* 68: 1785-1796.
- Arriaga Cabrera, L., J. M. Espinoza-Rodríguez, C. Aguilar-Zuñiga, E. Martínez-Romero, L. Gómez-Mendoza & E. Loa Loza (Coords.). 2000. *Regiones Terrestres Prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 608 p.
- Banks, R. C. 1967. The *Peromyscus guardia-interparietalis* complex. *J. Mamm.* 48: 210-218.
- Begon, B. 1979. *Investigating Animal Abundance: Capture-Recapture for Biologists*. University Park Press, Baltimore. 97 p.
- Blanco Macías, A. M. 2001. *Análisis sucesional del bosque mesófilo de montaña en El Rincón, Sierra Norte de Oaxaca*. Tesis Profesional, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, México.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Inference –A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag, New York. 488 p.
- Burnham, K. P., D. R. Anderson, G. C. White, C. Brownie & K. H. Pollock. 1987. Design and Analysis Methods for Fish Survival Experiments Based on Release-Recapture. *Amer. Fish. Soc. Monogr.* 5: 1-436.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales & R. A. Medellín. 2002. The mammals of Mexico: composition, distribution, and conservation status. *Occas. Papers Mus. Texas Tech Univ.* 218: 1-27.
- Chávez Tapia, C. B. y R. Gallardo Villegas. 1993. Demografía y reproducción de *Neotomodon alstoni* en la Sierra del Ajusco, México. Pp. 317-334, In: R. A. Medellín & G. Ceballos (Eds.). *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. Publ. Esp. 1: 1-464.

- Choquet, R., A. M. Reboulet, R. Pradel, O. Gimenez & J. D. Lebreton. 2003. *User's Manual for U-Care, Utilities-Capture-REcapture, V2.02*, CEFE/CNRS, Montpellier ([ftp://ftp.cefe.cnrs.fr/biom/U-CARE](http://ftp.cefe.cnrs.fr/biom/U-CARE)).
- Cooch, E. & G. White. 2002. *Program MARK. Analysis of Data from Marked Individuals. A Gentle Introduction*. 2d. ed. Ithaca, New York. 284 p.
- Córdova, J. & R. Del Castillo. 2001. Changes in epiphyte cover in three cronosequences in a tropical montane cloud forest in Mexico. Pp. 79-94. *In*: G. Gottsberger & S. Liede (Eds.), *Life Forms and Dynamics in Tropical Forests*. J. Cramer Gerbrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung. Berlin.
- Cormack, R. M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51: 429-438.
- Dickman, C. R. & C. P. Doncaster. 1989. The ecology of small mammals in urban habitats. II. Demography and dispersal. *J. Anim. Ecol.* 58: 119-127.
- Fahring, L. 2003. Effects of habitat loss and fragmentation on biodiversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 34: 487-515.
- Fleming, T. H. 1970. Comparative biology of two temperate-tropical rodent counterparts. *Am. Midl. Nat.* 83: 462-471.
- Forys, E. A. & R. D. Dueser. 1993. Inter-island movements of rice rats (*Oryzomys palustris*). *Am. Midl. Nat.* 130: 408-412.
- García-Estrada, C., M. L. Romero-Almaráz & C. Sánchez-Hernández. 2002. Comparison of rodent communities in sites with different degrees of disturbance in deciduous forest of southeastern Morelos, Mexico. *Acta Zool. Mex. (n. s.)* 85: 153-168.
- Gómez-Pompa, A. & C. Vásquez-Yañez. 1976. Estudios sobre sucesión secundaria en los trópicos cálidos-húmedos: el ciclo de vida de las especies secundarias. Pp. 579-593. *In*: A. Gómez-Pompa, C. Vásquez-Yañez, R. S. del Amo & A. C. Butanda (Eds.), *Investigaciones Sobre la Regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México*. Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología.
- Gounddie, T. & S. H. Vessey. 1986. Survival and dispersal of young white-footed mice born in nest boxes. *J. Mamm.* 67: 53-59.
- Hamilton, W. J., Jr. 1946. Habits of swamp rice rat *Oryzomys palustris palustris* (Harlan). *Am. Midl. Nat.* 36: 730-736.
- Jackson, C. H. N. 1933. On the true density of tsetse flies. *J. Anim. Ecol.* 2: 204-209.
- Jolly, G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52: 225-247.
- Joule, J. & D. L. Jameson. 1972. Experimental manipulation of population density in three sympatric rodents. *Ecology* 53: 653-660.
- Krebs, C. J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecol. Monogr.* 36: 239-73.
- Kruchek, B. L. 2004. Use of tidal marsh and upland habitats by the marsh rice rat (*Oryzomys palustris*). *J. Mamm.* 85: 569-575.
- Lima, M., R. Julliard, N. Chr. Stenseth & F. M. Jaksic. 2001. Demographic dynamics of a neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): feedback structure, predation and climatic factors. *J. Anim. Ecol.* 70: 761-775.
- Lincoln, F. C. 1930. *Calculating Waterfowl Abundance on the Basis of Ganding Returns*. Circular of the U. S. Department of Agriculture No. 118: 1-4.
- Lindenmayer, D. B., R. C. Lacy & K. L. Viggers. 1998. Modelling survival and capture probabilities of the mountain brushtail possum (*Trichosurus caninus*) in the forests of southeastern Australia using trap-recapture data. *J. Zool.* 245: 1-13.

- MacMillen, R. E. 1964. Population ecology, water relations, and social behavior of a southern California semidesert rodent fauna. *Univ. California Publ., Zool.* 71: 1-66.
- Malcolm, J. R. 1995. Forest structure and the abundance and diversity of Neotropical small mammals. Pp. 179-197, *In*: M. D. Lowman & N. M. Nadkarni (Eds.), *Forest Canopies* Academic Press. New York.
- Martínez-Gallardo, R. 1995. *Remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos en diferentes grados de perturbación antropogénica de la selva alta perennifolia de la región de Los Tuxtlas, Veracruz*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 116 p.
- Menkens, G. E., Jr. & S. H. Anderson. 1988. Estimation of small mammal population size. *Ecology* 69: 1952-1959.
- Murúa, R., L. A. González & P. L. Meserve. 1986. Population ecology of *Oryzomys longicaudatus philippii* (Rodentia: Cricetidae) in southern Chile. *J. Anim. Ecol.* 55: 281-293.
- Musser, G. C. & M. D. Carleton. 2005. Superfamily Muroidea. Pp. 894-1531, *In*: D. E. Wilson & D. A. M. Reeder (Eds.), *Mammal Species of the World. Taxonomic and Geographic Reference* 3a. ed. The Johns Hopkins University Press. Baltimore. xxxv+1-743 + xvii+745-2142 pp.
- Myers, P., R. Espinosa, C. S. Parr, T. Jones, G. S. Hammond & T. A. Dewey. 2005. The Animal Diversity Web (online). Acceso Noviembre de 2005. URL: <http://animaldiversity.org>.
- Negus, N. C., E. Gould & R. K. Chipman. 1961. Ecology of the rice rat, *Oryzomys palustris* (Harlan), on Breton Island, Gulf of Mexico, with a critique of social stress theory. *Tulane Stud. Zool.* 8: 3-123.
- Nichols, J. D. & K. H. Pollock. 1983. Estimation methodology in contemporary small mammal capture-recapture studies. *J. Mamm.* 64: 256-261.
- Ortega, E. S. & C. G. Castillo. 1996. El bosque mesófilo de montaña y su importancia forestal. *Ciencias* 43: 32-39.
- Otis, D. L., K. P. Burnham, G. C. White & D. R. Anderson. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildl. Monogr.* 62: 1-137.
- Pardini, R. 2004. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodiv. Conserv.* 13: 2567-2586.
- Pardini, R., S. Marques de Souza, R. Braga-Neto & J. P. Metzger. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biol. Conserv.* 124: 253-566.
- Park, A. W. & B. J. A. Nowiński-Slepówron. 1972. Biology of the rice rat (*Oryzomys palustris natator*) in a laboratory environment. *Z. Saugetierk.* 37: 42-51.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales & A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zool. Mex. (n. s.)* 21: 21-82.
- Rudran, R. 1996. Methods for marking mammals. Pp. 299-310, *In*: D. E. Wilson, F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran & M. S. Foster (Eds.), *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. XXVII+409 p.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerógama de México. *Acta Bot. Mex.* 14: 3-22.
- Sánchez-Cordero, V. 1993. Estudio poblacional de la rata espinosa *Heteromys desmarestianus* en la selva húmeda en Veracruz, México. Pp. 301-316, *In*: R. A. Medellín & G. Ceballos (Eds.), *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. Publ. Esp. 1: 1-464.

- Sánchez-Cordero, V., G. Magaña C. & M. A. Briones. 1997. Modelos de captura y recaptura en cinco especies de roedores. Pp. 297-324, In: J. Arroyo-Cabrales y O. J. Polaco (Coords.). *Homenaje al Profesor Ticul Álvarez* Inst. Nal. Antropología e Hist., Colección Científica. 391 p.
- Schwarz, C. J. & A. N. Amason. 1996. A general methodology for the analysis of capture-recapture experiments in open populations. *Biometrics* 52: 860-873.
- Seber, G. A. F. 1965. A note in multiple recapture census. *Biometrika* 52: 249-259.
- \_\_\_\_\_. 1982. *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*. Charles Griffin & Co., London.
- \_\_\_\_\_. 1986. A review of estimating animal abundance. *Biometrics* 42: 267-292.
- Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP), Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI) e Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). 2000. Inventario Forestal Nacional 2000-2001. Escala 1:250000. Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Sousa, W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353-391.
- Terman, C. R. 1968. Population dynamics. Pp. 412-445. In: J. A. King (Ed.), *Biology of Peromyscus (Rodentia: Cricetidae)*. Spec. Publ., Amer. Soc. Mamm. 2: 1-593
- Thompson, J. M. 1984. Within-patch dynamics of life histories, populations and interactions: selection over time in small spaces. Pp. 253-265, In: S. T. A. Pickett & P. S. White (Edits.). *Natural Disturbance: The Patch Dynamics Perspective*. Academic Press. New York. 472 p.
- Vázquez, L. B., G. N. Cameron & R. A. Medellín. 1999-2000. Hábitos alimentarios y biología poblacional de dos especies de roedores en el occidente de México. *Rev. Mex. Mastozool.* 4: 5-21.
- White, G. C., D. R. Anderson, K. P. Burnham & D. L. Otis. 1982. *Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations*. Los Alamos National Laboratory LA-8787-NERP. Los Alamos, Nuevo Mexico.
- Wolfe, J. L. 1982. *Oryzomys palustris*. *Mammalian Species* 176: 1-5.
- Wolff, J. O. & D. S. Durr. 1986. Winter nesting behavior of *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *J. Mamm.* 67: 409-412.
- Zalapa, S. S., M. H. Badii, F. A. Cervantes & S. Guerrero. 2005. Ecología poblacional de *Liomys pictus* en tres áreas de bosques tropical subcaducifolio con diferente tiempo de regeneración, en la costa Norte de Jalisco, México. *Acta Zool. Mex. (n. s.)* 21: 1-14.
- Zar, H. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4ª. ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey. xii+663+212+11+23 p.

Recibido: 15 de enero 2006

Aceptado: 14 de octubre 2006

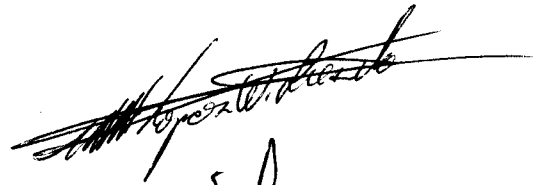
El jurado designado por las Divisiones de Ciencias Biológicas y de la Salud de las  
Unidades Iztapalapa y Xochimilco  
aprobó la tesis que presentó

José Antonio Santos Moreno

El día 26 de mayo del año de 2008

Jurado:

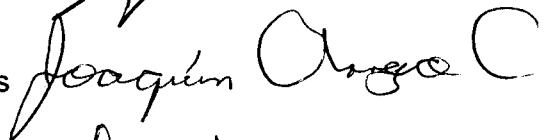
Cotutor: Dr. Ricardo López Wilchis



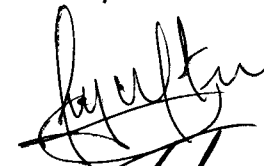
Cotutor: Dr. Miguel Ángel Briones Salas



Asesor: Dr. Joaquín Arroyo Cabrales



Sinodal: Dr. Enrique Martínez Meyer



Sinodal: Dr. Gerardo Sánchez Rojas

