

327571



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS



Instituto de Ecología
Departamento de Ecología de los Recursos Naturales

BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

Ecología de los ratones de Cozumel y su
relación con el sotobosque

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

Gabriel Gutiérrez Granados

Director de tesis:
Dr. Alfredo D. Cuarón Orozco.

MEXICO, D. F.



SEPTIEMBRE-2003

COORDINACIÓN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
COORDINACIÓN**

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 11 de junio de 2003, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno(a) **Gutiérrez Granados Gabriel**, con número de cuenta 90370249, con la tesis titulada: **"Ecología de los ratones de Cozumel y su relación con el sotobosque."**, bajo la dirección del(a) **Dr. Alfredo A. Cuarón Orozco**.

Presidente:	Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo
Vocal:	Dra. Ella Gloria Vázquez Domínguez
Secretario:	Dr. Alfredo Cuarón Orozco
Suplente:	Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez
Suplente:	Dr. Víctor Sánchez-Cordero Dávila

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 27 de agosto de 2003.

Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

INDICE

Agradecimientos	I
Resumen	II
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
Marco teórico	1
Interacciones Planta-Mamífero y efectos descendentes en las selvas tropicales	2
Roedores y el uso del hábitat	5
Objetivo general	6
Objetivos particulares	6
Zona de estudio	7
2. ECOLOGÍA DE LOS RATONES DE LA ISLA COZUMEL	11
Introducción	11
Métodos	13
Recursos limitantes: <i>Oryzomys couesi cozumelae</i>	14
Análisis estadísticos	15
Resultados	15
Descripción de la comunidad de ratones	16
Ecología de los ratones de Cozumel	16
<i>Reithrodontomys spectabilis</i>	16
<i>Oryzomys couesi cozumelae</i>	16
Recursos limitantes: <i>Oryzomys couesi cozumelae</i>	17
Discusión	20
La comunidad de ratones	20
<i>Oryzomys couesi cozumelae</i>	22
3. INTERACCIONES PLANTA-RATÓN EN EL SOTOBOSQUE DE COZUMEL	28
Introducción	28
Métodos	31
Análisis estadísticos	32
Resultados	33
Remoción de semillas	33
Plántulas y ratones	34
Fisonomía de los sitios	35
Discusión	36
Remoción de semillas	36
Plántulas y ratones	38
Fisonomía de la selva	40
4. DISCUSIÓN GENERAL	42
Posibles razones de las bajas densidades de los ratones en Cozumel	42
La introducción de especies: una amenaza potencial para la biota de Cozumel	44
<i>Boa constrictor</i> y los ratones de Cozumel	45
Conservación	46
5. CONCLUSIONES	49
6. LITERATURA CITADA	51

*La solución a la pérdida de la diversidad requiere
de la cooperación de profesiones ampliamente
separadas por una tradición académica y práctica*

E. O. Wilson

*En las comunidades hay pequeños jugadores,
grandes jugadores y los más grandes de todos son
los jugadores clave. Como el nombre implica la
remoción de una especie clave causa que una
parte substancial de la comunidad cambie
drásticamente.*

E. O. Wilson

*La extinción de especies es un problema que debe
de resolverse con la cabeza...
...y no precisamente a topes.*

AGRADECIMIENTOS

Un sinnúmero de personas han contribuido de una u otra forma en la realización y culminación de esta tesis, lamentablemente, casi siempre mi memoria me traiciona y olvidaré mencionar a alguien en esta sección, debido a esto gracias a todos los que me ayudaron.

Pero como esta es la parte de una tesis que todos leemos y luego la regresamos a los anaqueles, quiero hacer explícito mi agradecimiento a ~~Alfredo Cuarón~~, el responsable de que haya tenido que viajar a Cozumel en tantas ocasiones y quien tuvo que lidiar con mis escritos una y otra vez. Alfredo gracias por ser un amigo, y siempre hablar conmigo con todas las cartas sobre la mesa.

También quiero agradecer a Rodolfo Dirzo y Gerardo Herrera por todos sus comentarios y cuestionamientos en los tutorales y al final de la tesis, esto hizo de mi escrito algo respetable. Además de ellos también leyeron este documento: Catalina Chávez, gracias por el tiempo dedicado, el soporte académico y la amistad que me has dejado sentir; Ella Vázquez, tus comentarios me regresaron a la objetividad que debe de existir en la ciencia y Víctor Sánchez-Cordero gracias por toda la ayuda. Aun no se bien cuál es el fin de la Maestría pero yo he crecido un poco en el campo de la ecología tropical gracias a ustedes.

Como alguna vez alguien me dijo que no importa del tipo de gente que se trate siempre se puede aprender algo de ellas, también le doy las gracias al Plus Doctor. Chrisgo, gracias por las pláticas tan agradables que tuvimos en Cozumel mientras hacíamos parcelitas o buscábamos boas, de ti aprendí cosas muy importantes, de las que ya no me acuerdo (y por lo tanto no aplico), y por cierto ¿Dónde quedo el Unicornio Azul?

También durante el trabajo de campo recibí ayuda de Iris, Denise, Lupis, Irene, Rafa, Charly, Ramón, Juan Pablo, José Carlos, gracias a todos. Raúl de nuevo me sacaste de apuros en estadística, gracias.

Logísticamente éste trabajo se hubiera complicado sin el apoyo incondicional de Comisión de Agua Potable y Alcantarillado de Cozumel. El CONACyT apoyó económicamente este trabajo como parte del proyecto “Efectos ecológicos de la introducción de la boa (*Boa constrictor*) sobre la biota de Cozumel” (No. 33635-V). Agradezco también a COPARMEX la donación de los boletos de avión que hicieron posibles muchos de los viajes. El CONACyT y DGEP-UNAM, me apoyaron mediante una beca de estudios y un complemento de la misma, respectivamente.

Finalmente agradezco a todos aquellos que me dieron un soporte diferente al académico, pero igual de importante, MI FAMILIA, gracias por preguntar como iba mi tesis o como me había ido en el campo. Tere gracias por tu apoyo, y aún no puedo entender, tanto tiempo, tanto espacio y coincidir.

RESUMEN

Más de la mitad de las especies de mamíferos de México son consideradas pequeñas. De éstas, el 18% de las especies de roedores tienen poblaciones o son exclusivamente residentes de islas. Sin embargo, los estudios ecológicos con roedores insulares en México se restringen a algunas islas del Golfo de California, mientras que en las islas del Caribe hay pocas investigaciones de este tipo. Cozumel es la isla más grande del Caribe mexicano. En la isla, entre otras especies de mamíferos, existen una especie endémica (*Reithrodontomys spectabilis*), y dos subespecies endémicas (*Oryzomys couesi cozumelae* y *Peromyscus leucopus cozumelae*) de roedores. Dado que los roedores generalmente interactúan con diferentes elementos del sotobosque, en este trabajo tuve como objetivo general: evaluar la abundancia de roedores de la selva de la Isla Cozumel y su relación con algunos recursos limitantes (disponibilidad de refugio y alimento), con la diversidad y cobertura de la comunidad de plántulas y con la densidad de árboles de la selva. Estimé la abundancia de los roedores mediante trampas Sherman, con un esfuerzo de muestreo de aproximadamente 17,000 trampas-noche. La disponibilidad de refugio la evalué mediante una modificación del método de Greigh-Smith. También utilicé este método para estimar la cobertura y la riqueza de morfoespecies de plántulas. La estimación de la densidad de árboles la hice mediante el método de cuadrante centrado en un punto. Este es el primer trabajo sobre la ecología de los roedores de Cozumel y documento la presencia de *Oryzomys couesi cozumelae*, *O. alfaroi* (no confirmada) y *Reithrodontomys spectabilis*, así como, la ausencia de *Peromyscus leucopus cozumelae*, roedor posiblemente extinto. En general, existen bajas densidades de *Oryzomys couesi cozumelae* y *Reithrodontomys spectabilis*, resultado opuesto a lo que se ha documentado como una característica de las poblaciones insulares de roedores. En cuanto a las relaciones de los ratones con el sotobosque, no existió correlación alguna entre los elementos evaluados y tampoco hubo correlación entre los roedores y la densidad de los árboles. La única relación significativa (positiva) se registró entre la abundancia de ratones y la riqueza de morfoespecies de plántulas. Este resultado refleja una aparente interacción entre los roedores y la riqueza de especies vegetales del sotobosque en Cozumel. Las densidades bajas de los roedores en la isla pueden ser resultado de diferentes procesos que se desarrollan a diferentes escalas temporales y espaciales. Sin embargo, estas pueden ser afectadas, junto con las interacciones que establecen, por diferentes presiones de origen humano como puede ser la introducción de *Boa constrictor* u otras especies de vertebrados a la isla.

Palabras clave: Cozumel, roedores, interacción planta-animal, plántulas, sotobosque.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM

ABSTRACT

More than one half of mammal species in Mexico are considered small. Among these, 18% of rodent species have populations or live only in islands. Nevertheless, ecological studies with island rodents in Mexico are restricted to islands in the Gulf of California, while in the Caribbean islands there are few studies. Cozumel is the largest island in the of Mexican Caribbean. In this island, among other species of mammals, there are one endemic rodent species (*Reithrodontomys spectabilis*), and two endemic subspecies (*Oryzomys couesi cozumelae* y *Peromyscus leucopus cozumelae*). Given that rodents interact with different elements of the understory, my goal was: to evaluate the rodent abundance in Cozumel and their relationship with some limiting resources (refuge and food availability), with seedling diversity and cover, and with tree density. I trapped rodents with Sherman live-traps to estimate their abundance (sampling effort *ca.* 17,000 trap-nights). Refuge availability was measured by a modification of Greigh-Smith's method. I also used this method to estimate seedling cover and morphospecies richness. Tree density was assessed using the point quadrant method. This is the first study about the ecology of Cozumel rodents, and I document the presence of *Oryzomys couesi cozumelae*, *O. alfaroi* (unconfirmed) and *Reithrodontomys spectabilis*, as well as the absence of *Peromyscus leucopus cozumelae*, which is possibly extinct. In general, there were low densities of *O. c. cozumelae*, and *R. spectabilis*, in contrast with what has been documented for insular rodent populations. With regards to the relationships of rodents with the understory, there were no correlation between the assessed variables nor between rodents and tree density. The only significant relationship was a positive correlation between rodent abundance and seedling morphospecies richness. This result suggests an apparent interaction between rodents and plant species richness in Cozumel's understory. Low rodent densities on the island may be the result of processes that operate at different spatio-temporal scales. These may be affected, however, along with the interactions involved, by different anthropogenic pressures, such as the introduction onto the island of *Boa constrictor* or other vertebrate species.

Key words: Cozumel Island, rodents, plant-animal interactions, seedlings, understory.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Los estudios sobre ecología de roedores insulares en México se restringen a unas cuantas islas en el Golfo de California (*v.gr.*, Smith *et al.* 1993, Mellink *et al.* 2002, Alvarez-Castañeda y Ortega-Rubio 2003), mientras que en las islas del Caribe hay pocas investigaciones de este tipo. Cozumel es la isla más grande del Caribe mexicano y alberga una gran riqueza biológica. Dentro de esta riqueza los mamíferos son un componente importante, como resultado de la alta endemidad que presentan, tanto a nivel específico como subespecífico (Martínez-Morales y Cuarón 1999, Cuarón *et al.* en prensa). Por esta particularidad de la mastofauna, es importante generar conocimientos ecológicos básicos de las tres especies de roedores (*Oryzomys couesi cozumelae*, *Peromyscus leucopus cozumelae* y *Reithrodontomys spectabilis*) que han sido registradas en la isla (Jones y Lawlor 1965, Reid 1997). Además, debido a que los ratones en general interactúan con diferentes elementos del sotobosque (Adler 1998, Gutiérrez 1999), es de interés identificar las posibles relaciones entre ratones, semillas, plántulas y elementos arbóreos en una isla oceánica como es la Isla Cozumel.

Marco teórico

La fauna de mamíferos de México es una de las más diversas del mundo, pues ocupa el segundo lugar mundial en riqueza de especies (Mittermeier y Goettsch 1992). Este grupo incluye un total de 525 especies nativas clasificadas en 188 géneros y 45 familias (Ceballos *et al.* 2002). De éstas el 71% está conformado por lo que podemos considerar mamíferos pequeños (< 200 g), agrupados principalmente en dos órdenes: Chiroptera (26%) y Rodentia (44%); de estos últimos, 40 especies (18%) tienen poblaciones o son residentes exclusivos en islas (Ceballos *et al.* 2002). Sin embargo, esta riqueza de especies se encuentra bajo una presión cada vez más severa. Por lo menos 12 especies de mamíferos (insulares y/o continentales) se han extinto o han sido extirpadas del país (Cuadro 1) y 202 (38%) se encuentran en alguna categoría de riesgo (SEMARNAT 2002, UICN 2002).

Se han identificado tres actividades relacionadas con los humanos que han alterado de manera drástica la distribución y abundancia de los organismos, así como la estructura y función de los ecosistemas, de manera global: 1) el cambio de uso de suelo, 2) la extracción

y apropiación exagerada de los recursos físicos y bióticos de la tierra y 3) la introducción de especies exóticas, lo que ha provocado la pérdida de la diversidad biológica a través de la extinción de especies (Brown 1989). De éstas, la pérdida de hábitat y la introducción de especies se han considerado como las principales causas de extinción en el mundo (Myers 1997, MacPhee y Flemming 1999). Si particularizamos a las extinciones de vertebrados que han tenido lugar en islas, el principal medio de extirpación ha sido la introducción de especies exóticas (MacPhee y Flemming 1999).

En las islas existen una gran cantidad de taxa endémicos, como resultado del aislamiento geográfico, la especiación y subespeciación. En estos ecosistemas la biota presenta características particulares. Las plantas por lo general no presentan defensas químicas y los vertebrados tienen pocos depredadores o competidores (Coblentz 1990). Esto en conjunto los hace más susceptibles a la extinción por la presencia de especies exóticas (MacPhee y Flemming 1999), lo que puede traer consecuencias inesperadas y de graves repercusiones para los ecosistemas (Soulé 1990, Primack 1993, D'Antonio y Dudley 1995).

En México las seis extinciones documentadas de roedores insulares (ver Cuadro 1), han tenido como agente principal del decaimiento de sus poblaciones a la introducción de gatos y ratas domésticas que se alimentan o desplazan a los roedores nativos (Smith *et al.* 1993, Arita y Ceballos 1997, Mellink *et al.* 2002).

La existencia de depredadores exóticos que compiten con los depredadores nativos, es una de las principales consecuencias de la introducción de especies. El caso extremo de esto ocurre cuando los segundos (depredadores nativos), se convierten en presa, lo que conlleva a su extinción. Los efectos de la introducción de vertebrados sobre las especies de fauna y flora residentes son diversos, causando que diferentes procesos ecológicos se alteren (Stiling 1996).

Interacciones Planta-Mamífero y Efectos descendentes en las Selvas Tropicales

En las selvas tropicales los mamíferos juegan un papel importante en diversos procesos ecológicos como son: la dispersión y depredación de semillas y el herbivorismo (Janzen 1981, Bodmer 1991, Gautier-Hion *et al.* 1993, Pizo 1997), de esta manera participan activamente en la estructuración de la vegetación.

Los agentes principales de la remoción de semillas en el dosel son los primates (Gautier-Hion 1990). Los mamíferos medianos y grandes (v. g. *Tapirus* spp., *Tayassu* spp., *Mazama* spp. y *Dasyprocta* spp.) han sido considerados dispersores de semillas en el sotobosque (Howe 1980, Bodmer 1991). Los ratones, en cambio, tradicionalmente han sido considerados depredadores de semillas (Terborgh *et al.* 1993, Terborgh y Wright 1994, Hulme y Hunt 1999, Gutiérrez 1999). Sin embargo, su papel como dispersores es cada vez es más estudiado, documentando que son importantes removedores de semillas que se encuentran dentro de las heces de diferentes especies de monos (Andresen 1999).

Cuadro 1. Especies de mamíferos extintas o extirpadas de México (Ceballos *et al.* 2002).

Orden	Especie	Motivo principal de la extirpación-extinción
Rodentia	<i>Peromyscus pembertoni</i>	Introducción de especies
Rodentia	<i>Neotoma anthonyi</i>	Introducción de especies
Rodentia	<i>Neotoma bunkeri</i>	Introducción de especies
Rodentia	<i>Oryzomys nelsoni</i>	Introducción de especies
Rodentia	<i>Peromyscus guardia</i>	Introducción de especies
Rodentia	<i>Dipodomys gravipes</i>	Introducción de especies
Carnívora	<i>Enhydra lutris</i>	Cacería
Carnívora	<i>Lontra canadensis</i>	Cacería
Carnívora	<i>Ursus arctos</i>	Cacería
Carnívora	<i>Canis lupus baileyi</i>	Cacería
Pinnípedia	<i>Monachus tropicalis</i>	Sobreexplotación
Artiodactyla	<i>Cervus elephus</i>	Cacería

En la dinámica de las plántulas de igual manera ha sido documentada la participación activa de los mamíferos en el reclutamiento, sobrevivencia, diversidad y estructura de la comunidad de plántulas en las selvas tropicales (Janzen 1981, Coley y Barone 1996, Dirzo 2001).

Este "trabajo activo" de los depredadores y en particular de los mamíferos, sobre la comunidad vegetal, toma una particular importancia si se consideran los efectos que se pueden presentar por el hecho de que la fauna simplemente no se encuentre presente (Dirzo

y Miranda 1990, Leigh *et al.* 1993, Dirzo 2001). Al respecto, Terborgh (1988, 1992) llamó la atención sobre la importancia que tiene el control descendente (*top-down control*) en la estructuración de las comunidades bióticas en las selvas tropicales; tal y como se ha documentado en algunos ecosistemas acuáticos (Paine 1966) y en los desiertos (Brown *et al.* 1986). Su hipótesis sustenta que la pérdida de los grandes depredadores, como son los jaguares (*Panthera onca*), pumas (*Puma concolor*) y aves de presa, como respuesta a la caza, la fragmentación y/o reducción de sus hábitat, provoca abundancias altas en los granívoros de talla mediana. Este aumento de removedores de semillas puede llegar a tener un efecto en la reducción de las especies de árboles que producen semillas relativamente grandes (>1 cm).

Este tipo de control descendente se puede dar de manera artificial por las actividades humanas, al introducir depredadores a sistemas donde no existían, como puede ser una isla, y siguiendo el orden de ideas de Terborgh (1992), cuando se extirpan los depredadores nativos en estos sitios.

Diversos estudios han evaluado la importancia de la fauna en el establecimiento de diferentes especies vegetales (Terborgh *et al.* 1993, Terborgh y Wright 1994). Uno de los primeros estudios empíricos que llamó la atención acerca del efecto de la depauperación de la fauna sobre la diversidad vegetal es el realizado por Dirzo y Miranda (1990). Ellos compararon dos selvas tropicales: Los Tuxtlas, una selva con la fauna depauperada, y Montes Azules, una selva en buen estado de conservación. Los autores encontraron que en Los Tuxtlas se presenta una alteración en la diversidad y dominancia en las plántulas del sotobosque en comparación con Montes Azules, que presentó mayor diversidad.

En la actualidad no sólo los grandes depredadores han sufrido las presiones humanas. Los mamíferos pequeños también han sido afectados de manera drástica. La introducción de especies, disminución de su hábitat y fragmentación son considerados como los principales factores (MacPhee y Flemming 1999). Aunado a esto, si consideramos que la mayor parte de las extinciones de mamíferos por introducción de especies se han dado en el grupo de los roedores (Smith *et al.* 1993, MacPhee y Flemming 1999) (Fig. 1), y que éste grupo participa activamente en la remoción de semillas (Andresen 1999, Brewer y Marcel 1999, Gutiérrez 1999, Brewer 2001),

Roedores y el uso del hábitat

La estructura de una población de roedores puede ser un reflejo de la variación temporal y espacial del ambiente, debido a que los individuos responden a la composición de los elementos disponibles en cada temporada a lo largo del año, lo que determinará la selección de micrositios donde los roedores desempeñaran sus diferentes actividades (Kelt *et al.* 1999). Además, éste uso del hábitat por los organismos tiene un significado adaptativo, como una característica sobre la cual la selección natural va a actuar y entonces adquirir un significado demográfico como un determinante de la estructura de una población (Schoener 1974). La selección de un sitio óptimo (tamaño y calidad) para el desarrollo de cada especie de roedor es determinada por diferentes factores, como pueden ser el alimento o la disponibilidad de pareja (Ostfeld 1985). En el caso de los roedores neotropicales, la disponibilidad de frutos y semillas es una de las fuerzas que determinan las relaciones de estos organismos con el ambiente (Seamon y Adler 1999) afectando directamente la distribución espacial de los organismos.

La repartición del uso de los recursos es uno de los principales mecanismos de coexistencia de las especies (Schoener 1974). Es decir, la separación de las especies a lo largo de los ejes de un nicho, que usualmente involucran hábitat, comida y tiempo, tiene como resultado un decremento en el grado de solapamiento en el uso de los recursos y por lo tanto una menor competencia interespecífica. En este sentido, no sólo la disponibilidad de alimento afectará la dinámica poblacional de los roedores neotropicales, también la disponibilidad de diferentes elementos del hábitat para la construcción de sitios donde pasar momentos de inactividad (*v.gr.*, gestación o hibernación) y/o de refugio contra depredadores será determinante (Seamon y Adler 1999).

En las islas se esperaría existieran los mismos elementos ambientales que actúan sobre las poblaciones en el continente (Sullivan 1977, Adler y Beatty 1997), y por lo tanto la dinámica poblacional de los roedores responderá a la disponibilidad de los recursos que utilizan a lo largo del año.

Cozumel es una isla oceánica y alberga 15 especies de mamíferos. De éstas, tres especies son roedores (*Oryzomys couesi cozumelae*, *Peromyscus leucopus cozumelae* y *Reithrodontomys spectabilis*) considerados en alguna categoría de riesgo (SEMARNAT

2002). Considerando que en la isla existen potenciales riesgos para la conservación de estos roedores, como son las actividades turísticas, perros y gatos ferales, además de que existe evidencia de la introducción de *Boa constrictor* (Martínez-Morales y Cuarón 1999), es relevante realizar un estudio del estado de la comunidad de roedores y de algunos de los posibles determinantes ambientales que controlen sus poblaciones, más las posibles implicaciones de un decaimiento de las densidades poblacionales de los roedores sobre la dinámica vegetal. De acuerdo con lo expuesto anteriormente mis objetivos fueron:

Objetivo general

Evaluar la abundancia de los roedores de la selva de la Isla Cozumel y su relación con algunos recursos limitantes (disponibilidad de alimento y refugio), con la diversidad y cobertura de la comunidad de plántulas y con la densidad de árboles de la selva.

Objetivos particulares

- 1 Estimar la abundancia de los roedores de la selva de Cozumel.
- 2 Cuantificar la disponibilidad natural de semillas para los roedores en la selva y evaluar si hay relación entre la abundancia de los roedores y la cantidad de alimento disponible.
- 3 Caracterizar la disponibilidad de refugio como un determinante de la abundancia de los roedores
- 4 Evaluar si hay relación entre la abundancia de los roedores y la cobertura y diversidad de plántulas
- 5 Explorar si hay relación entre la abundancia de los roedores y la densidad de árboles de dos estratos en la selva de Cozumel.

El trabajo está estructurado en cinco secciones 1) Introducción general, 2) Ecología de los roedores de Cozumel, 3) Interacciones planta-ratón en el sotobosque de Cozumel, 4) una discusión general y finalmente 5) una serie de conclusiones generales.

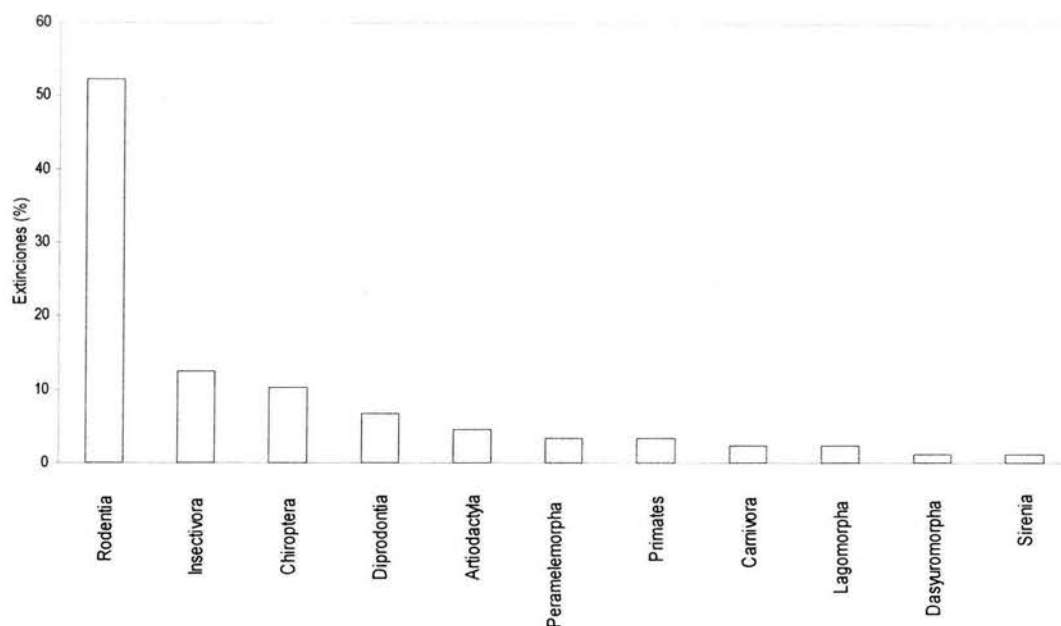


Figura 1. Porcentaje de extinciones confirmadas, desde 1500 a la fecha, de los diferentes ordenes de mamíferos. Modificado de MacPhee y Flemming 1999.

Zona de estudio

La Isla Cozumel es una isla oceánica del estado de Quintana Roo, localizada a 17 km de la costa noreste de la península de Yucatán (Fig. 2). Presenta un clima del tipo Am(f)iw" tropical lluvioso de monzón, con lluvias de más de 1,600 mm anuales. La temperatura media anual es de 25.5 °C (García 1988) (Fig. 3).

La flora de Cozumel representa aproximadamente el 40% de la registrada para todo el estado de Quintana Roo (Téllez *et al.* 1989). Esto es muy significativo si se toma en cuenta que la isla representa tan sólo el 1% del área total del estado (CONABIO 1998).

En la isla se distinguen principalmente tres tipos de vegetación (Téllez *et al.* 1989): 1) Selva mediana subcaducifolia, que presenta una altura entre los 15-20 m; las especies dominantes en este tipo de vegetación son *Manilkara zapota*, *Bursera simaruba*, *Metopium brownei*, *Lysiloma latisiliqua* y *Gliricida sepium*; 2) Selva baja caducifolia, con una altura de 10 a 15 m; las especies dominantes incluyen *Esenbeckia berlandieri*, *Guettarda elliptica*

y *Coccoloba cozumelensis*; y 3) Manglares, que se encuentran principalmente en la porción sur y norte de la isla; los elementos vegetales que dominan son *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Metopium brownei*, *Batis maritima* y *Acrostichum denaeifolium*.

Los reptiles y anfibios son los grupos menos representados en la isla (23 especies entre ambos) de las cuales destacan una especie de lagartija endémica (*Cnemidophorus cozumela*), tres especies de tortugas marinas (*Caretta caretta*, *Eretmochelys imbricata* y *Chelonia mydas*), el cocodrilo de río (*Crocodylus acutus*) y la boa (*Boa constrictor*), serpiente considerada introducida (Martínez-Morales y Cuarón 1999, Lee 2000).

En cuanto a las aves, Cozumel es considerada como un Área de Importancia para la Conservación de las Aves (AICA, No. 178; Macouzet *et al.* 1999). Se reportan para el sitio, poblaciones de espátula rosada (*Ajaia ajaja*), paloma cabeza blanca (*Columba leucocephala*) y de águila pescadora (*Pandium haliaetus*). Además, existen tres especies de aves endémicas (*Toxostoma guttatum*, *Troglodytes beani* y *Vireo bairdi*) y 16 subespecies endémicas, de las que destacan *Crax rubra griscomi* y *Melanoptila glabrirostris cozumelana* (Macouzet *et al.* 1999, Martínez-Morales 1999).

Los mamíferos están representados por 15 especies. La isla tiene especies endémicas como el roedor *Reithrodontomys spectabilis*, el tejón enano *Nasua nelsoni* y el mapache enano (*Procyon pygmaeus*) (Martínez-Morales y Cuarón 1999, Cuarón *et al.* en prensa). Varias subespecies endémicas como los ratones *Oryzomys couesi cozumelae* y *Peromyscus leucopus cozumelae*, además del Tlacuache (*Didelphis marsupialis cozumelae*) y el pecarí de collar enano (*Pecari tajacu nanus*). De estas, y debido al tema de mi tesis, es importante resaltar que las tres especies de roedores se encuentran consideradas en alguna categoría de conservación en la NOM-ECOL-059-2001 (SEMARNAT 2002) o como en el caso de *R.spectabilis* en la lista roja de la UICN (UICN 2002).

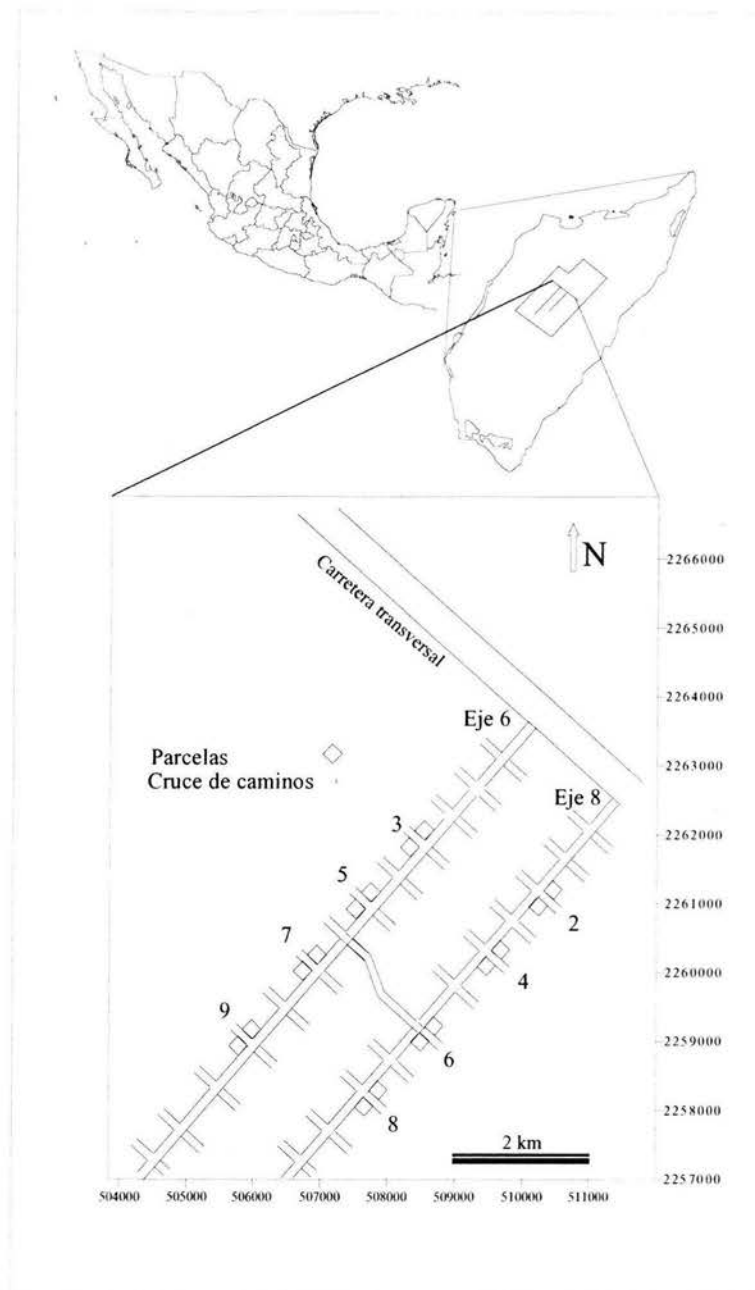


Figura 2. Ubicación de la Isla Cozumel y del área en el centro de la isla donde se estudio a los roedores. Las parcelas de muestreo de roedores fueron colocadas en las instalaciones de la Comisión de Agua Potable y Alcantarillado (CAPA).

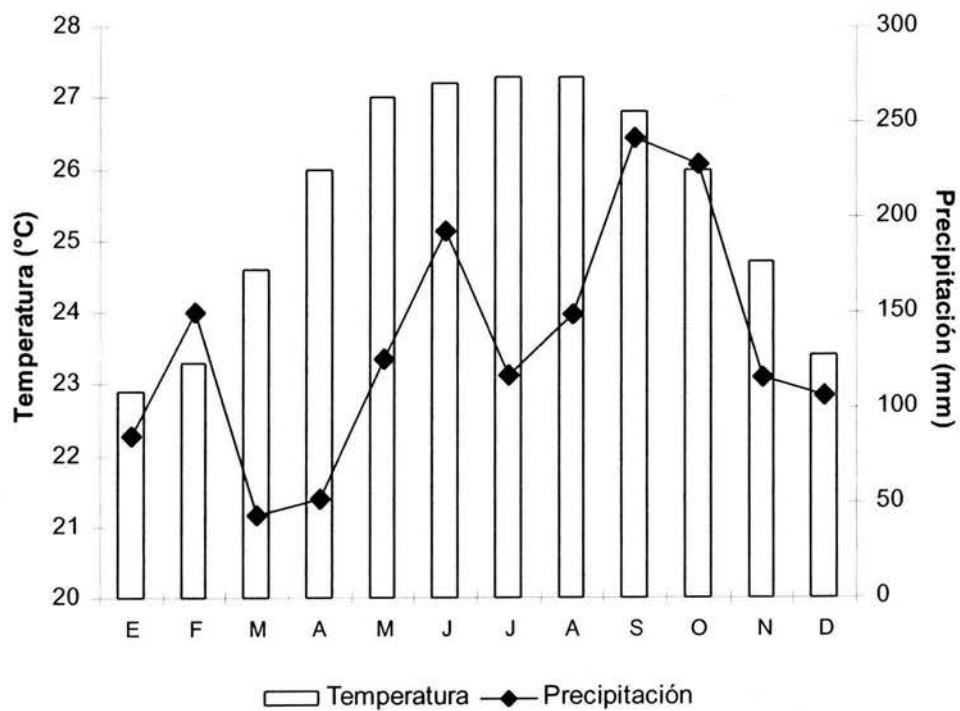


Figura 3. Temperatura y precipitación de la Isla Cozumel. Datos recopilados por 49 y 48 años respectivamente (García 1988).

2. ECOLOGÍA DE LOS RATONES DE LA ISLA COZUMEL

Introducción

Una cuestión fundamental en ecología de poblaciones y comunidades es determinar la distribución y abundancia de los organismos. Estos dos aspectos responden principalmente a la capacidad de tolerar las condiciones imperantes por parte de los organismos, a la adquisición de los recursos esenciales (Brown 1984, Begon *et al.* 1990) y a la habilidad de lidiar con los depredadores (Iriarte *et al.* 1989).

Las respuestas que exhiben los organismos son el resultado de la interacción con el medio y las características del individuo. Un individuo sobrevivirá y se reproducirá en ciertos ambientes favorables. Sin embargo, su densidad poblacional depende de la eficiencia con la que utilice los recursos con respecto a otros integrantes de la comunidad.

En el caso de roedores con poblaciones insulares, es importante también considerar las características inherentes a la especie como son la capacidad de cruzar barreras (McNab 2002), el desarrollo de cuerpos relativamente más grandes que en el continente, la capacidad de tener una alimentación generalista, y por lo mismo ser más eficientes en el consumo de alimento (Lawlor 1982). Estas características juntas permiten a las especies de roedores insulares coexistir.

Los roedores son un grupo comúnmente utilizado para responder preguntas básicas sobre ecología de poblaciones y la respuesta de los organismos a la disponibilidad de recursos (Brown y Lieberman 1973, Meserve 1981, Brown y Munger 1985, Ostfeld 1985, Madsen y Shine 1996, Meserve *et al.* 1996).

Varios estudios se han realizado sobre el ensamblaje de los mamíferos pequeños con otras especies en diferentes ecosistemas (Fleming 1970, Meserve 1981, Brown y Munger 1985, Davidson y Samson 1985, Iriarte *et al.* 1989, Meserve *et al.* 1996), más no así en ecosistemas insulares, donde los trabajos se limitan a islas artificiales (Adler 1996, Adler y Beatty 1997) o a estimaciones de riqueza de especies (Downs y Wirminghaus 1997).

De los estudios en islas artificiales se pueden generalizar dos puntos básicos (Gliwicz 1984, Adler 1996): 1) las poblaciones en islas presentan densidades mayores a las

estimadas para las mismas especies en el continente y 2) poblacionalmente son más estables.

Se han identificado mecanismos intrínsecos y extrínsecos que regulan las poblaciones animales (Erb *et al.* 2001). Se dice que las poblaciones son reguladas por factores extrínsecos, si las enfermedades o interacciones tróficas son los principales mecanismos reguladores. Si los factores que regulan una población están asociados con el comportamiento o la fisiología, se dice que el mecanismo es intrínseco. Debido a que esta serie de factores, más los de origen humano, afectan el tamaño de una población, se considera que existe un mínimo de organismos presentes a un mismo tiempo, para considerar que una población es viable. Este número mínimo ha sido llamado *tamaño efectivo de la población* y considera al número de machos y hembras que se reproducen exitosamente en cada generación (Reed *et al.* 1986, 2003).

Aunado a esto, elementos inherentes a las poblaciones como la densidad, la vagilidad y la permanencia en un sitio son determinantes de la dinámica poblacional (Kesner y Linzey 1997, Seamon y Adler 1999) y de la resistencia de la especie ante eventualidades ajenas a la especie (*v.gr.*, eventos catastróficos naturales o de origen humano) (Wilson 1997, Malcom y Ray 2000). Cuando estos eventos ocurren en islas el impacto puede ser mayor y las consecuencias sobre la dinámica de los roedores llegar a ser de grandes magnitudes.

En la Isla de Barro Colorado, una isla artificial en Panamá, las poblaciones del roedor *Peromyscus semispinosus* presentan significativamente mayor densidad y estabilidad con respecto a las de la tierra firme, lo que coincide con otros sitios tropicales (Adler 1996). Si se considera esta característica que presentan las poblaciones de roedores en las islas, se puede esperar que un depredador externo altere la estabilidad de las poblaciones de roedores. La presencia de este depredador puede provocar un cambio en la estructura y la densidad de diferentes grupos, como ha sido documentado en otros sistemas (Paine 1966).

En esta parte de mi trabajo los objetivos fueron 1) Estimar la abundancia de los roedores de la selva de Cozumel, 2) Caracterizar la disponibilidad de refugio para los roedores y 3) cuantificar la relación entre la disponibilidad natural de semillas y la abundancia de los roedores en la selva de la Isla.

Métodos

El trabajo de campo lo desarrollé de julio de 2001 a agosto de 2002 en la parte central de la selva de la Isla Cozumel, dentro del área a cargo de la Comisión de Agua Potable y Alcantarillado (CAPA; Fig. 2), la cual tiene acceso restringido, lo que permitió tener un muestreo sistemático y poco sesgo por pérdida de trampas. En esta zona la vegetación dominante es la selva mediana subperennifolia (nomenclatura según Téllez *et al.* 1993). El estrato arbóreo presenta entre 8 y 20 m de altura y los elementos dominantes son *Manilkara zapota*, *Bursera simaruba*, *Metopium brownei* y *Psidium guajava* y abundantes lianas.

Con el fin de muestrear la mayor parte del área de estudio decidí hacer las diferentes partes del trabajo en los dos ejes principales de esta parte de CAPA (6 y 8, nomenclatura dada por su posición con respecto al kilometraje de la carretera transversal). En estos ejes seleccione al azar la posición del primer sitio (8; eje 8), y a partir de éste, se intercalaron los demás con respecto a los ejes. El nombre que utilicé para cada sitio es el que previamente había asignado CAPA y es resultado de la numeración de los diferentes postes de luz que se encuentran en la zona (2,3,4,5,6,7,8 y 9). Cada uno de estos sitios se compone de dos parcelas de muestreo (norte y sur; Fig. 2).

Para llevar a cabo el muestreo de roedores establecí 16 parcelas de trampeo de aproximadamente 0.5 ha cada una (*ca.* 71 x 71 m). Cada una constó de una cuadrícula de siete por siete líneas para un total de 49 estaciones terrestres en la que se colocó una trampa Sherman por estación. Las estaciones estuvieron separadas cada 8.5 m, iniciando a 10 m del borde de la parcela. Además, establecí 16 estaciones en los árboles (*ca.* 1.5-2 m de altura) por parcela, éstas solo se utilizaron en la última fase del muestreo (dos sesiones) colocando seis trampas Sherman por sitio. Las trampas fueron cebadas con una mezcla de avena, crema de cacahuete y vainilla. El trabajo se realizó durante tres noches seguidas por sitio, muestreando dos sitios a la vez, los cuales fueron seleccionados al azar. Cada muestreo lo realicé alrededor de la luna nueva.

Los animales capturados se identificaron hasta especie, se determinó el sexo, la condición reproductiva y se tomaron varias medidas morfométricas: peso (0.1g), longitud total (para los análisis utilizó la longitud del cuerpo; longitud total – longitud de la cola), longitud de la cola y longitud de la oreja y pata derecha (0.001m). Cada individuo fue

marcado mediante ectomización de falanges asignándoles números consecutivos por sexo y por especie. En el caso de *Oryzomys couesi cozumelae*, que fue la especie con mayor número de individuos capturados, estimé: 1) la densidad mediante el método de numeración directa y el número mínimo de animales conocidos (Krebs 1966). Utilicé este método debido a la facilidad de sus cálculos y a que una gran parte de los trabajos con roedores estiman densidades mediante este método lo que me permitió realizar comparaciones; 2) la abundancia relativa expresada como el número de organismos por 100 trampas-noche, para ponderar el esfuerzo de muestreo entre sitios; 3) la biomasa, definida como el producto de la masa promedio de todos los individuos capturados y la densidad estimada en cada sitio (Aguilera 1999); 4) la relación de sexos, y 5) el tamaño efectivo de la población (N_e) (Frankel y Soulé 1981, Reed *et al.* 1986) estimado como:

$$N_e = 4N_m N_f / (N_m + N_f)$$

donde:

N_m = Número de machos reproductivos

N_f = Número de hembras reproductivas

Para obtener este resultado consideré como adultos a todos los individuos que pesaran más de 40g (Wolfe 1982, Gliwicks 1983) y tuvieran características físicas que evidenciaran una madurez sexual. (testículos escrotados para machos y sínfisis abierta para las hembras). En *Reithrodontomys spectabilis* sólo estime la densidad y la biomasa con los mismos métodos que utilicé para *O. c. cozumelae*.

Recursos limitantes: Oryzomys couesi cozumelae

Alimento- En los sitios de muestreo de ratones cuantifiqué la cantidad de alimento disponible para los roedores mediante trampas de semillas. Coloqué en cada sitio de muestreo 32 trampas (0.25 m²) estratificadas al azar (16 por parcela norte y sur). La posición de la trampa se determinó de forma estratificada en cuanto a la posición con respecto al borde del sitio de muestreo; es decir, de la esquina con exposición a los dos caminos hacia adentro, y al azar con respecto a la posición que ocupó dentro del sitio. En total coloqué 256 trampas de semillas en las que registré el número y peso de las semillas.



Consideré que era necesario estimar la cantidad de semillas, a pesar de que *O. couesi cozumelae* es considerado generalista (omnívoro), debido a que en la época del año (otoño-invierno) que realicé el muestro se ha reportado que el género se alimenta principalmente de semillas (Wolfe 1982).

Disponibilidad de refugio-. Caractericé la disponibilidad de refugio para los ratones mediante una modificación del método de punto-cuadrante (Greigh-Smith 1983). En este método cada muestra consiste de 10 puntos de submuestreo. En cada uno de estos puntos se hace bajar en línea recta una varilla y se registra si toca o no el elemento a evaluar (originalmente vegetación). Para esta parte del trabajo realicé 32 estimaciones o puntos de muestreo por sitio de colecta de roedores. Cada punto de muestreo lo realicé de forma estratificada, caracterizando los posibles sitios de refugio para los roedores como son troncos caídos, huecos en el suelo, piedras móviles y ramas caídas. Seleccioné estas variables dada la característica que tiene el género de construir madrigueras con distintos elementos disponibles en el hábitat (Wolfe 1982)

Análisis estadísticos

Para analizar los datos de capturas entre sitios y ejes usé solamente estadística descriptiva. En el caso del análisis de las capturas a través del tiempo utilicé un análisis de varianza (ANDEVA) de medidas repetidas no paramétrica (prueba de Friedman). Para comparar las características corporales de los ratones utilicé una prueba de *t* paramétrica y la proporción de sexos dentro de las especies la comparé mediante una prueba de *G* (Likelihood Ratio Test). Mediante correlaciones de Pearson exploré las relaciones entre la abundancia de roedores y la disponibilidad de refugio y alimento. En el caso de las variables expresadas como porcentajes realicé una transformación basada en el arcoseno de los datos (Siegel y Castellan 1988, Sokal y Rohlf 1995). Los análisis los realicé con el programa STATISTICA ver. 6.

Resultados

Con un esfuerzo de muestreo de 16,794 trampas-noche, capturé un total de 371 individuos (incluyendo recapturas) de tres especies: *Oryzomys couesi cozumelae* (363 capturas; 97.8%), *Reithrodontomys spectabilis* (6 capturas; 1.6%) y *Oryzomys alfaroi* (2 capturas;

0.5%). El éxito de muestreo para las especies encontradas fue del 1.9%, 0.03% y 0.01%, respectivamente. *Peromyscus leucopus cozumelae*, ratón registrado con anterioridad en la isla (Engstrom 1989), no se capturó.

Descripción de la comunidad de ratones

La comunidad de roedores de la selva de Cozumel está compuesta por las tres especies antes mencionadas. Sin embargo, es evidente que la especie más común es *O. c. cozumelae* y las otras dos especies se pueden considerar como raras (*sensu* Ceballos 1989).

Las 363 capturas de *O. c. cozumelae* durante el muestreo son el resultado de las recapturas consecutivas de 60 hembras y 62 machos. En el caso de *R. spectabilis* los individuos numerados son cuatro hembras y un macho, y de *O. alfaroi* (registro aún no confirmado) sólo se capturaron dos machos y no se tuvieron recapturas. Las capturas de los diferentes individuos de *O. c. cozumelae* se realizaron en todas las parcelas, mientras que *R. spectabilis* fue capturado en dos sitios (4 y 8) y *O. alfaroi* sólo fue registrado en un sitio (6).

Ecología de los ratones de Cozumel

Reithrodontomys spectabilis

Reithrodontomys spectabilis tuvo un peso promedio de 17.8 ± 5.2 g (media \pm D. E.) y una longitud del cuerpo de 76.3 ± 5.4 mm. El número de capturas entre los diferentes sitios tiene un ámbito de 0 a 4 organismos con una moda de cero ratones. *R. spectabilis* presentó una densidad promedio de 0.6 ind/ha y una biomasa de 10.7 g/ha. De manera global, la proporción de sexos fue de 4 hembras por 1 macho.

Oryzomys couesi cozumelae

Oryzomys couesi cozumelae fue la especie con el mayor número de capturas en el periodo de estudio. En las 375 capturas de esta especie 174 corresponden a capturas de hembras y 189 a capturas de machos. De los 375 individuos, 122 fueron individuos nuevos y el resto fueron recapturas. El alcanzar la asíntota en el número de ratones nuevos indica que probablemente se capturó una gran parte de la población de ratones presentes en el periodo de estudio (Fig. 4). Las capturas de individuos marcados entre ejes fueron de 162 y 161 en el eje 6 y 8 respectivamente, con una relación de sexos global de 1:1 ($G = 1.2$, 1 g. l.; $P >$

0.05). El número de capturas entre los diferentes periodos de muestreo presentó diferencias significativas (Friedman $X^2 = 22.4$; g.l. = 6; $P = 0.001$). En este caso cada uno de los datos fue ponderado por el esfuerzo de muestreo.

En promedio las hembras de esta especie pesaron significativamente menos que los machos ($t = 6.85$; g.l. = 256; $P = 0.001$). En cuanto a la longitud corporal promedio las hembras también midieron estadísticamente menos que los machos ($t = 2.27$; g.l. = 256; $P = 0.023$)(Cuadro 3).

La densidad promedio de *O. c. cozumelae* en la Isla Cozumel fue de 16.5 ± 8.3 individuos por hectárea, con una amplia variación entre los ocho sitios de muestreo (3 - 29 ind/ha). La abundancia promedio de los ocho sitios fue de 2.7 ± 1.3 individuos/100 trampas noche, presentándose abundancias desde 0.5 individuos/100 trampas noche en el sitio con menos capturas hasta 5.1 individuos/100 trampas noche en el que más roedores se capturaron (Cuadro 4). En los ocho sitios de muestreo encontré en promedio 6.8 ± 3.1 individuos por sitio que se pueden considerar permanentes, ya que fueron muestreados por lo menos en dos sesiones, y estas no necesariamente fueron continuas. En mi área de muestreo encontré que un tamaño efectivo de la población para no tener problemas a nivel genético sería de 140 organismos de *O. c. cozumelae*.

Recursos limitantes: *Oryzomys couesi cozumelae*

Se determinaron dos tipos de recursos limitantes que pudieran influir directamente en las abundancias de *O. c. cozumelae*: disponibilidad de refugio y disponibilidad de alimento.

En cuanto a los cuatro elementos que elegí como posibles sitios de refugio, encontré que no existe relación entre la abundancia de roedores y el porcentaje de troncos caídos ($r = 0.16$; $P = 0.68$, $n = 8$), ni entre la proporción de ramas en el suelo y la abundancia de roedores ($r = 0.06$; $P = 0.87$, $n = 8$). Lo mismo sucede en el caso de las rocas móviles ($r = 0.06$; $P = 0.88$, $n = 8$) y el porcentaje de cavidades en el suelo ($r = 0.40$; $P = 0.31$, $n = 8$).

Cuadro 3. Peso y longitud del cuerpo por sexo de tres especies de roedores de la Isla Cozumel. Los datos corresponden al promedio \pm desviación estándar.

Especie	Peso (g)		Longitud del cuerpo (mm)	
	Hembra	Macho	Hembra	Macho
<i>Oryzomys couesi cozumelae</i>	48.5 \pm 10.8 n = 60	57.8 \pm 14.1 n = 62	112.9 \pm 31.5 n = 60	119.2 \pm 19.3 n = 62
<i>Reithrodontomys spectabilis</i>	19.1 \pm 4.4 n = 4	11.5 n = 1	78.0 \pm 4 n = 4	68 n = 1
<i>Oryzomys alfaroi</i>	---	41.0 \pm 28.2 n = 2	---	100.0 \pm 21.2 n = 2

Cuadro 4. Abundancia, densidad y biomasa de *O. c. cozumelae* en los ocho sitios de muestreo.

SITIO	ABUNDANCIA ind/100 trampasnoche	DENSIDAD (Ind/ha)	BIOMASA (g/ha)
2	1.9	6	319.8
3	5.1	19	1012.8
4	3.6	16	852.9
5	3.6	29	1545.9
6	2.8	20	1066.2
7	2.6	18	959.5
8	1.8	21	1119.5
9	0.5	3	159.9

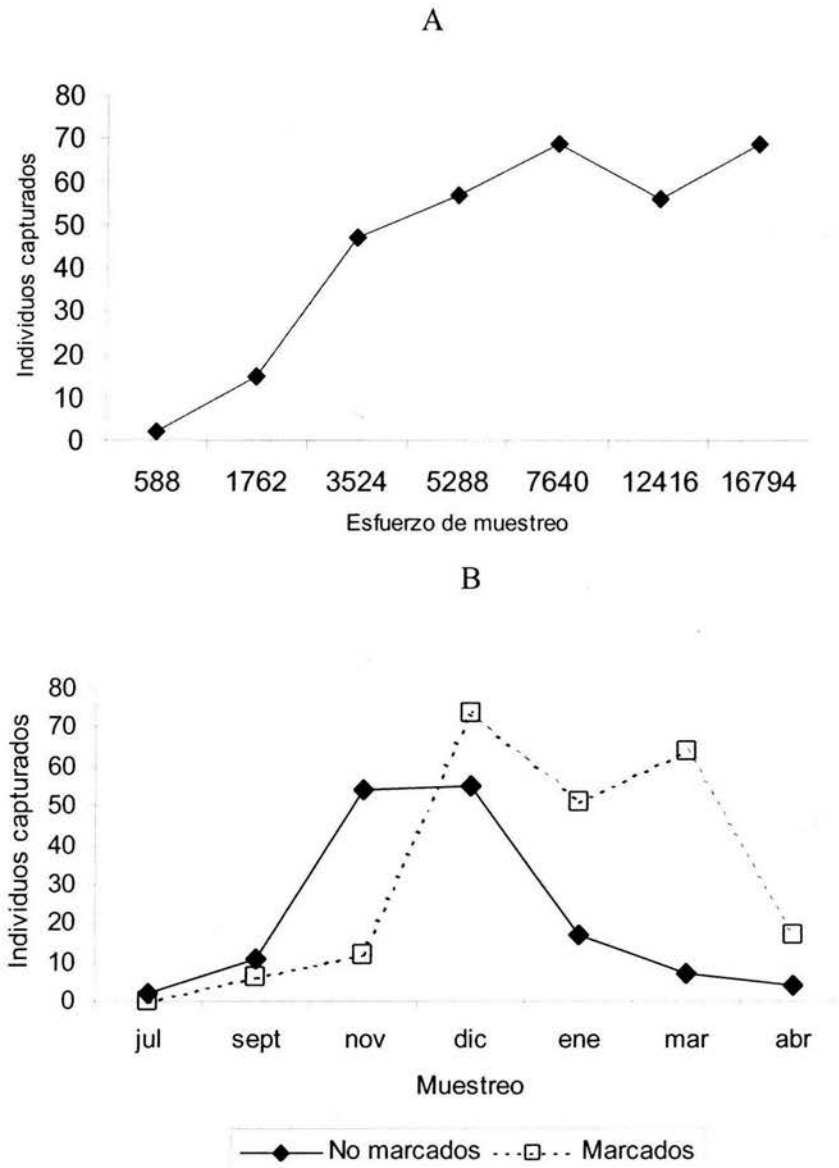


Figura 4. Total de individuos capturados de *O. c cozumelae* en función del esfuerzo de muestreo expresado como trampas/noche (A). Relación de organismos sin marcar capturados en cada sesión de muestreo.

En cuanto a la disponibilidad de alimento, la biomasa estimada tuvo un ámbito de 319.8 g/ha en el sitio con manos producción de semillas (sitio 2) y de 1545.9 g/ha (sitio 5) y tampoco existió relación entre la abundancia de roedores y la biomasa de semillas estimada ($r = 0.59$; $P = 0.12$, $n = 8$). Lo mismo ocurrió cuando dividí el efecto de la disponibilidad de alimento entre machos y hembras ($r = 0.48$ en las hembras y 0.44 en los machos; $P > 0.05$, $n = 8$).

Discusión

La comunidad de ratones

La comunidad de roedores en la selva de la Isla Cozumel está compuesta por tres especies: *Oryzomys couesi cozumelae*, subespecie endémica de la isla, *Reithrodontomys spectabilis* especie endémica a la Isla Cozumel (Reid 1997) y *Oryzomys alfaroi* especie documentada por primera vez en la isla (sin embargo, el registro de esta última especie no se ha confirmado).

En cuanto a datos de riqueza de especies de roedores en islas, Adler (1996) reportó en la Isla de Barro Colorado, la presencia de tres especies de roedores. En islas "verdaderas" Everard y Tikasingh (1973), reportan 2 especies, mientras que Downs y Wirminghaus (1997) encontraron cinco especies en Bazaruto, tres en Benguerua y una en Santa Catarina, todas islas de Mozambique. Sin embargo, se debe tener en cuenta que el número de especies de vertebrados en islas generalmente es bajo, con respecto al continente. Esto debido principalmente a la barrera física que constituye el océano (McNab 2002).

Realizar una comparación histórica de la fauna de roedores de Cozumel se complica cuando se toma en cuenta que éste trabajo es el primero de tipo ecológico que se hace en la isla. No obstante, se han realizado expediciones de colecta (*v. gr.*, Jones y Lawlor 1965, Engstrom *et al.* 1989), y Reid (1997) da referencia cuantitativa de al menos dos especies de roedores. De ésta recopilación de datos de mamíferos neotropicales, destaca que en Cozumel está reportada la presencia de *Peromyscus leucopus cozumelae*, ratón endémico considerado amenazado (SEMARNAT 2002). Reid (1997) lo registro como una especie presente en la selva mediana (nomenclatura según Téllez *et al.* 1998), que es el tipo de

vegetación donde realicé los muestreos, mientras que Engstrom y colaboradores (1989), lo reportan como el ratón más abundante de la isla. Sin embargo, incluso con el amplio esfuerzo de muestreo realizado no fue recolectado en este estudio. Esta situación sale de lo esperado si se considera el hecho que los roedores de este género son de los más comunes del neotropico (Reid 1997, Brewer 2001). Esto puede ser una indicación de que esta especie de sea el primer roedor extinto en Cozumel.

En cuanto a *R. spectabilis*, Engstrom y colaboradores (1989) y Reid (1997) mencionan que es una especie común en los bosques semicaducifolios secundarios con abundantes lianas. Esta descripción concuerda con al menos siete de los ocho sitios de estudio (excepto el sitio nueve). Sin embargo, *R. spectabilis* sólo se recolectó en cinco ocasiones. Es importante mencionar que esta especie ha sido considerada semiarborícola (Jones y Lawlor 1965), y que el esfuerzo de muestreo en los árboles fue restringido en mi trabajo. Sin embargo, las cinco capturas y las recapturas de los ratones de esta especie fueron realizadas en trampas terrestres. También es importante considerar que otras especies de éste genero, en particular en ecosistemas templados, sufren procesos de extinciones temporales en ciertas áreas, y a continuación éstas áreas son repobladas con organismos de una población fuente (Skupski 1995). Sin dejar de considerar esto. Este podría ser el proceso de extinción de esta especie endémica con las subsecuentes repercusiones en la estructura de la comunidad de roedores de Cozumel.

Bowers y Brown (1982) demostraron que especies de roedores granívoros de tamaño similar ocurren de manera menos frecuente a lo esperado estadísticamente, de esta manera evitan una competencia interespecífica facilitando la coexistencia. Una consecuencia de esto es que especies de diferentes tamaños forrajeen selectivamente en diferentes microhábitat (Price 1978), favoreciendo la estructuración de la comunidad. En mi trabajo observé a *R. spectabilis* caminar a más de dos metros de altura (ver Engstrom *et al.* 1989), y a *O. c. cozumelae* a nivel del suelo, esto aunque anecdótico, da un indicio de una separación de sitios donde realizan sus actividades como puede ser el forrajeo (Price 1978, Jones *et al.* 2001), pero definitivamente son necesarias observaciones sistemáticas adicionales que documenten la posible separación de sitios de actividad. El uso diferencial del recurso también se ha tomado como explicación para la coexistencia de especies

similares pero con una diferenciación de microhábitat en los trópicos (Tomblin y Adler 1998).

Es importante resaltar que si bien una especie se considera extinta cuando no queda ninguna duda razonable de que el último individuo de la especie ha muerto (UICN 2002) o cuando después de una búsqueda intensiva no se localiza un individuo (SEMARNAT 2002). Las dos definiciones resultan obvias, más no prácticas, ya que lo que proponen mucho depende del muestreo. Un segundo tipo de extinción es la ecológica que es aquella donde aún y cuando existen los organismos se encuentran en un número tan bajo que no realizan los procesos ecológicos en los que originalmente estaban involucrados (Janzen 1986, Pimm 1986).

Oryzomys couesi cozumelae

- En el caso de *O. c. cozumelae*, el número de capturas de machos y hembras entre sitios, fue muy similar y presentó una relación de sexos global estadísticamente indistinguible de 1:1. Esto concuerda con lo documentado para *Oryzomys palustris* (Wolfe 1982) y otras especies tanto en los trópicos como en otros ecosistemas (Krebs 1966, Everard y Tikasingh 1973, Galindo-Leal y Krebs 1998, Aguilera 1999).

Durante el trabajo de campo observé que el número de capturas nuevas fue menor con relación a las recapturas (Fig. 4), lo que indica de alguna manera que gran parte de la población fue recolectada. Dado que la capturabilidad depende de múltiples factores, entre los que destacan el tipo de cebo, el hábitat, las condiciones climáticas y la disponibilidad de alimento (Krebs y Boonstra 1984, Wilson y Anderson 1985, Jones *et al.* 1996), se debe tener esto en cuenta para la comparación con futuros muestreos en la isla.

La densidad poblacional es un buen indicador de la situación de la especie bajo estudio. En mi caso utilicé el método del Número Mínimo de Organismos Conocidos, el cual se considera que subestima la densidad poblacional debido a que sólo intervienen los organismos capturados y recapturados (Hilborn *et al.* 1976). Sin embargo, otros métodos basados en modelos matemáticos y que permiten hacer estimaciones de la situación poblacional, han caído en desuso (Krebs 1966, Wilson y Anderson 1985), no obstante que son lo suficientemente robustos.

En la selva de Cozumel encontré densidades de *O. c. cozumelae* que van de 3 a 29 organismos por hectárea. No obstante, estos datos son difíciles de confrontar con otros estudios, debido principalmente a la disponibilidad de datos sobre roedores en islas. En Los Tuxtlas, un ecosistema altamente modificado, esta especie presenta densidades que van de 1 a 40 ind/ha. (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero 1997). Vázquez *et al.* (2000) reportan una densidad de 3 ind/ha, en Sierra de Manantlan. Zarza (2001) documentó en un área conservada de selva alta perennifolia, en la selva Lacandona una densidad de 0.1 ind/ha.

La densidad promedio que encontré es más alta que lo reportado para la misma especie en el continente. Esto podría ser considerado como uno de los síndromes de los ratones en islas que menciona Adler (1996). No existen datos de poblaciones de esta especie para la Península de Yucatán que permitan una correcta corroboración de esta hipótesis. Sin embargo, datos de otras selvas de México, podrían estar indicando que este patrón se cumple (Cuadro 5).

En Cozumel existió en promedio 16 ind/ha, menos de la mitad de las densidades documentadas por Everard y Tikasingh (1973), en el sistema insular de trinidad, documentado un promedio de 40.7 ind/ha de *O. capito velutinus*. Aun y cuando, los autores utilizaron un método diferente para la estimación de la densidad de *O. capito velutinus* en Trinidad. Así mismo, la abundancia de roedores en Cozumel, es cinco meses mayor (3 ind/ha) que la encontrada en algunas islas artificiales del Canal de Panamá (Gliwicz 1984, Adler 1996, Adler y Beatty 1997, Seamon y Adler 1999, Lambert y Adler 2000). Sin embargo, dentro de la comparación se debe de considerar el tamaño de las islas, y en general estas islas son más chicas que Cozumel.

Un punto importante a considerar es que probablemente *O. c. cozumelae* se haya favorecido con el declive de *R. spectabilis* y la posible extinción de *P. l. cozumelae*. Este patrón se ha documentado de manera experimental en poblaciones de roedores en humedales subtropicales (Cameron 1977), ecosistemas templados en Chile (Meserve 1981, Meserve *et al.* 1996) y en el desierto de Sonora (Brown 1986). En estos sitios, las densidades de las especies subordinadas aumentan, cuando la especie dominante es removida.

Por otro lado, la densidad promedio, es más baja que lo reportado para el género *Oryzomys* en otra isla del Caribe (Trinidad) (Everard y Tikasingh 1973) y *Peromyscus* en Isla Saturna (Sullivan 1977) (Cuadro 5).

Es importante resaltar la amplia variación que existe entre sitios en Cozumel (3 - 29 ind/ha), las razones de esto pueden ser múltiples. Al analizar la disponibilidad de refugio para los roedores encontré que las cuatro variables consideradas no tienen una influencia directa en la abundancia de los roedores. Esto contrasta con lo encontrado por Galindo-Leal y Krebs (1997) en Durango, quienes encontraron una respuesta positiva entre la abundancia de *Peromyscus difficilis* y sitios con una alta complejidad ambiental, lo que se refleja en una alta disponibilidad de sitios de refugio. Asimismo, *Peromyscus semispinosus* y *Hopломys gimnurus* muestran una fuerte relación con las características del microhábitat en el que desarrollan sus actividades (Tomblin y Adler 1998), al igual que *Proechimys semispinosus* en Panamá (Lambert y Adler 2000).

Se considera que la disponibilidad de alimento es un elemento determinante de la abundancia de roedores (Meserve 1981, Skupski 1995). En mis resultados las densidades tanto de hembras como de machos no presentaron una relación significativa con la disponibilidad de alimento. Esto coincide con lo encontrado por Galindo-Leal y Krebs (1998), quienes reportan que no hay un aumento significativo en la densidad poblacional al aumentar de manera experimental la cantidad de alimento disponible para *P. difficilis*.

El bajo número de capturas nuevas y la alta tasa de recapturas indican que en el momento del muestreo se saturó el número de individuos posibles a atrapar. Esto, junto con la baja movilidad de los individuos entre parcelas y entre sitios (datos no presentados), indica que son poblaciones relativamente cerradas y estables; esto coincide con lo encontrado por Adler (1996) en algunas islas del canal de Panamá.

Aunado a esto, y si bien el tamaño efectivo de la población no es el único parámetro que tiene influencia en las probabilidades de extinción de una especie y que se deriva de un modelo (Gilpin y Soulé 1996), es un buen estimador de la cantidad mínima de organismos adultos necesaria para mantener una población capaz de responder a eventualidades ambientales (Reed *et al.* 1986). Franklin (1980) fue el primero en sugerir un número de 500 organismos para prevenir la pérdida de variación a través de la deriva génica. Más recientemente Lande (1995) sugiere que el tamaño mínimo para que una población sea

viable a largo plazo es de 5000 individuos. En mi área de muestreo encontré que hay un tamaño efectivo de la población de 140 organismos de *O. c. cozumelae*, esto sin duda está por debajo de lo estimado por Franklin (1980) o Lande (1995), es importante considerar que yo estoy obteniendo datos de una subpoblación de esta especie y sería necesario un muestreo en toda la isla para tener valores que tuvieran un valor predictivo para toda la isla.

El valor que obtengo como tamaño mínimo, es mayor al número de organismos marcados, si se considera que en este valor sólo intervienen los individuos adultos, este valor estaría indicando un serio problema en el tamaño real de la población de *O. c. cozumelae* que se manifestaría en la capacidad reproductiva de la especie (Reed *et al.* 1986). A pesar de que este valor ha sido ampliamente criticado, puede ser un indicador del potencial de tener problemas relacionados con la variabilidad genética con el paso del tiempo (Reed *et al.* 2003), lo que hace importante un estudio de ello para esta especie. Por ejemplo, Jiménez *et al.* (1994) encontraron mayor mortalidad en organismos de *Peromyscus leucopus*, como respuesta a una depresión endogámica experimental. Los autores introdujeron 367 ratones obtenidos de parejas de hermanos los que tuvieron una menor tasa de sobrevivencia que organismos producidos por parejas no emparentadas (Jiménez *et al.* 1994). Brewer *et al.* (1990) encontraron que una población insular de *Peromyscus maniculatus* contenía una menor carga genética que los encontrados en tierra firme.

En Cozumel los ratones están sometidos a eventos como catástrofes periódicas (huracanes), pérdida moderada de cobertura forestal, a la introducción de un depredador (*Boa constrictor*) (Martínez-Morales y Cuarón 1999) y la presencia de perros y gatos ferales (Cuarón *et al.* en prensa), por lo que un número bajo de elementos reproductivos junto con una baja movilidad puede provocar un decaimiento en las poblaciones de *O. c. cozumelae*.

Un elemento no considerado en este trabajo es la regulación de poblaciones de roedores por depredadores (Meserve 1981, Smith 1992, Meserve *et al.* 1993, Reid *et al.* 1995). Con la introducción de *Boa constrictor* a Cozumel en 1971, la fauna endémica de la isla está amenazada (Martínez-Morales y Cuarón 1999). Lamentablemente no existen datos cuantitativos anteriores a los míos, sin embargo, la nula captura de *P. leucopus cozumelae*, la mínima captura *R. spectabilis* y las bajas densidades en general de *O. c. cozumelae*,

comparado con densidades de roedores en otras islas, aunado al especial gusto de los reptiles de la familia Boidae por los mamíferos (Mushinsky 1987, Madsen y Shine 1996), estaría indicando una posible relación entre la disminución de las poblaciones de ratones en la Isla Cozumel y la presencia de especies introducidas como la boa, perros y gatos ferales (Cuarón *et al.* en prensa). Sin embargo, hace falta realizar experimentos que demuestren de manera contundente esta relación causa – efecto.

Cuadro 5. Densidades estimadas para diferentes especies de roedores, en islas con diferentes tipos de hábitat, se muestra los métodos con los que se estimó la densidad poblacional en cada caso.

ESPECIE	SITIO	TIPO DE HABITAT	DENSIDAD (ind/ha)	METODO DE ESTIMACION	CITA
<i>Proechemiys semispinosus</i>	Islas del Canal de Panamá Panamá	Selva húmeda	13.1 – 43.1	NMIC	Adler 1996
<i>Proechemiys semispinosus</i>	Isla Orquídea Panamá	Selva húmeda	7.2 -9.7	NMIC	Gliwicz 1984
<i>Proechemiys semispinosus</i>	Isla de Trinidad Trinidad	Vegetación inundable	9.2 – 13.2	Modelo de Schumacher-Eschmeyer	Everard y Tikasingh 1973
<i>Oryzomys capito velutinus</i>	Isla de Trinidad Trinidad	Vegetación inundable	40.7	Modelo de Schumacher-Eschmeyer	Everard y Tikasingh 1973
<i>Peromyscus maniculatus</i>	Isla Saturna EUA	Bosque de Abeto y cedro	43.5	NMIC	Sullivan 1977
<i>Reithrodontomys spectabilis</i>	Isla Cozumel México	Selva mediana	0.6	NMIC	Este estudio
<i>Oryzomys couesi cozumelae</i>	Isla Cozumel México	Selva mediana	15.6	NMIC	Este estudio

*NMIC: Número Mínimo de Individuos Conocidos



3. INTERACCIONES PLANTA-RATÓN EN EL SOTOBOSQUE DE COZUMEL

Introducción

Una de las interacciones más importantes que se dan entre las plantas y animales de las selvas es la remoción de semillas. Es decir el cambio de posición espacial de una semilla, que implica su depredación o dispersión. Las semillas son el principal medio de propagación sexual de las plantas. Por ello la remoción de semillas es un proceso importante en el establecimiento de diferentes especies vegetales, afectando a las selvas desde un punto de vista poblacional y comunitario.

Diversos trabajos han documentado la relación que existe desde el punto de vista evolutivo entre las plantas que producen frutos y los vertebrados (Janzen 1983). Algunos autores consideran que ambos grupos han evolucionado paralelamente, y que incluso este proceso ha contribuido a la diversificación de las angiospermas (Janzen 1983, Tiffney 1984, Thompsom 1989). Herrera (1989), por otra parte, se apoya en tres puntos clave para concluir que no hay una prueba que soporte *per se* el papel de los vertebrados en la diversificación de las angiospermas. Estos puntos son: 1) la no exclusividad de la dispersión por vertebrados en las angiospermas, 2) los grupos hermanos de plantas que presentan dispersión por vertebrados no son más diversos en el número de especies por género y 3) la aparición, en el registro fósil, de evidencia de las características vegetales que se comportan funcionalmente como frutos que permiten ser dispersadas por vertebrados.

Desde el punto de vista ecológico se perciben escenarios donde plantas y animales desarrollan distintos mecanismos de atracción y recompensa con el fin de establecer relaciones entre ellos (Janzen 1984, Bawa 1995). Dentro de estas relaciones, la remoción de semillas por vertebrados es una interacción de crucial importancia. Aproximadamente el 75% de las plantas que se desarrollan en los neotrópicos producen frutos adaptados para ser consumidos y potencialmente dispersados por vertebrados (Howe 1980).

La semilla, como unidad fundamental de dispersión, juega un importante papel en la dinámica de las poblaciones vegetales, al favorecer la colonización de nuevos hábitat y el mantenimiento de las poblaciones ya establecidas. En este sentido, Howe y Smallwood

(1982) sintetizan el papel que juegan las semillas en el reclutamiento de las plantas mediante dos hipótesis generales:

1.- *Hipótesis del escape* (Janzen 1970, Connell 1971, Howe y Smallwood 1982): hace referencia a la elevada mortalidad de semillas y plántulas que ocurre bajo el árbol madre y como se reduce conforme se alejan los propágulos de éste. La mortalidad es causada por depredadores y patógenos específicos de ciertos hospederos que generalmente están cerca de los adultos reproductivos donde los recursos que usan son abundantes. Bajo este escenario, la hipótesis de escape establece que la dispersión disminuye la mortalidad de la progenie asociada a la vecindad de la planta progenitora. En otras palabras, la dispersión aumenta la probabilidad de que las semillas lleguen a sitios donde las presiones de depredación son menores.

2.- *Hipótesis de la dispersión dirigida* (Howe y Smallwood 1982): las semillas dispersadas son llevadas por su vector (exclusivamente zoocoro) a sitios donde la probabilidad de establecimiento y desarrollo de las plantas es óptima. Se puede decir que las semillas tienen una direccionalidad que depende de los hábitos del dispersor.

Bajo estas dos hipótesis la remoción de las semillas confiere varias ventajas ecológicas: 1) reduce los riesgos de mortalidad que la progenie puede experimentar cerca del árbol madre (Janzen 1970, Connell 1971); 2) aumenta la probabilidad que tiene la progenie de colonizar lugares donde la disponibilidad de recursos es elevada, lo que favorece que no existan efectos por endogamia y denso-dependientes negativos (Murray 1988); y 3) reduce la posibilidad de interacciones competitivas madre-hijo y entre plantas hermanas (Dirzo y Domínguez 1986).

Los frutos y semillas constituyen los principales recursos vegetales que los vertebrados explotan y donde encuentran los diferentes requerimientos alimenticios que necesitan para realizar sus actividades (Smythe 1986). Al alimentarse de frutos y semillas los animales constituyen una fuerte presión poblacional para las plantas (Schupp 1983). Sin embargo, una parte de las semillas logran pasar intactas por el sistema digestivo de los animales dispersándose.

Diferentes estrategias son usadas en la dispersión (Charles-Domique 1993). Algunas semillas presentan cubiertas comestibles (arilos o pulpas) que son ingeridas por los dispersores, quienes regurgitan o expulsan las semillas posteriormente. Otras presentan

estructuras que les permiten adherirse y de esta manera ser trasladadas al sitio de establecimiento.

Batzli (1994) dividió a las interacciones planta-vertebrado en dos grupos, según el nivel de respuesta. El primer grupo es aquel donde la calidad y cantidad del recurso vegetal como alimento contribuye en la determinación de los patrones de distribución y abundancia de los vertebrados herbívoros. El segundo grupo se da cuando las actividades de los vertebrados cambian las características vegetales en cuanto a fisiología, desarrollo y reproducción (Janzen 1970, Batzli 1994), lo que afecta y determina la abundancia y distribución de las plantas.

La remoción, el desarrollo y el paso de semilla a plántula se ve afectado por factores ambientales como la disponibilidad de luz y agua e interacciones bióticas, como son la depredación por invertebrados y vertebrados y el daño por patógenos (Hammond 1995). Dentro de esta dinámica los frugívoros y folívoros, juegan un papel importante en la distribución de las plántulas. Esto ha sido evaluado en diferentes lugares del trópico en los que han documentado el patrón de distribución espacial y la sobrevivencia de las plántulas (DeSteven y Putz 1984, Forget 1996, Julliot 1997, Benítez-Malvido 1998).

El establecimiento de las plántulas es el reflejo de diferentes procesos bióticos y abióticos. Entre los procesos biológicos dos elementos son particularmente importantes. Por un lado, las plántulas responden a la actividad que presentan los diferentes removedores de semillas (Howe 1984), los cuales influyen directamente en la demografía de las plantas (Pizo 1992). Por el otro, la herbivoría en las plántulas es una de las presiones de selección más importantes en las etapas tempranas de las plantas (Dirzo 1982). En cuanto a los aspectos abióticos, uno de los más importantes tiene que ver con las características del suelo (*v.gr.*, pH y compactación). Factores como el tiempo de insolación y la exposición al viento tienen también efectos considerables (Kapos *et al.* 1997).

En esta parte del trabajo mis objetivos fueron 1) evaluar de manera experimental la remoción de semillas por roedores, 2) identificar la relación entre la abundancia de roedores y la cobertura y riqueza de especies vegetales del sotobosque de Cozumel y 3) identificar la existencia de una asociación entre los roedores y los árboles del estrato alto y bajo de la selva de Cozumel.

Métodos

El trabajo constó de tres partes: un experimento de remoción de semillas, la cuantificación de la cobertura y riqueza de especies del sotobosque y la estimación de la densidad de los árboles en cada uno de los sitios. Para realizar la primera parte colecté 274 vainas de diferentes árboles de *Lysiloma latisiliqua* (Leguminosae), un árbol común en la selva mediana y baja subcaducifolia de Cozumel (Téllez *et al.* 1989). Del total de semillas que obtuve seleccioné las que no presentaban evidencia aparente de estar depredadas. El experimento de remoción de semillas lo realicé sólo en cinco sitios (2, 4, 7, 8 y 9). En cada uno de los sitios coloque sobre el suelo seis grupos de 12 semillas, cada uno distribuido en la orilla, centro y parte interna de cada parcela (N y S). El experimento tuvo dos tratamientos con un total de 30 cuadros de malla por tratamiento. En el primero las semillas fueron protegidas por un cuadro hecho con malla de gallinero de 10 x 10 x 5 cm. Para asegurar que las semillas no fueran removidas por hormigas la malla fue envuelta con cinta adherible, de esta manera las hormigas al intentar entra o salir quedaban pegadas. En el segundo tratamiento, el cuadro de malla estaba cerrado con un techo, de manera que se impedía el acceso de los ratones a las semillas. En cada uno de los sitios coloque sobre el suelo seis grupos de 12 semillas cada uno distribuidos en la orilla, centro y parte interna de cada parcela (N y S). Para cada grupo de semillas registré el número de semillas remanentes. Esto lo realicé a los 2, 3, 29 y 36 días de haber colocado las semillas.

La segunda parte del trabajo consistió de una evaluación de la cobertura y riqueza de especies del sotobosque (registradas como morfoespecies), no mayores a 30 cm de altura, mediante el método de punto cuadrante (ver capítulo 2; Greigh-Smith 1983). Además realice una estimación de la densidad de árboles, esto debido a que existen trabajos que documentan una relación entre la densidad de árboles y la densidad de roedores. Para realizar esta evaluación dividí los árboles en dos tallas: árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) menor de 10 cm y mayor de 5 cm (chicos) y árboles con un DAP mayor de 10 cm (grandes). Esto se debió a que en la zona existen al menos dos estratos identificables. El primero lo componen los árboles grandes que dan la fisonomía a la selva. El segundo son los árboles chicos que crecen en un estrato por debajo del dosel y que le dan estructura al sotobosque medio (1-3 metros de altura).

La estimación de la densidad de árboles la realicé mediante el método de cuadrante centrado en un punto (Cottam y Curtis 1956). El método consiste en establecer en cada uno de los puntos de muestreo, dos ejes a partir de los cuales se dividen cuatro cuadrantes y se miden los árboles más cercanos al centro de los ejes. En el caso de los árboles grandes (>10 cm DAP), modifiqué ligeramente el método y consideré solamente los dos árboles mas cercanos a cada lado (derecha e izquierda) del centro de los ejes. Mueller-Dombois y Ellenberg (1974) recomiendan tener al menos 20 puntos de muestreo; en mi trabajo establecí 32 puntos de muestreo por sitio (256 en total). El muestreo se hizo asociado a las estaciones de trampeo de roedores (capítulo 2).

Con los datos obtenidos calculé la densidad de árboles de los dos estratos por sitio, para esto utilicé la media de la distancia del punto a la planta (d) calculada de la forma siguiente:

$$d = \Sigma d_i / \Sigma n_i$$

Donde d_i es la distancia entre un individuo y el centro de los ejes y n_i representa a cada individuo medido. Dado que el área (A) que ocupa un individuo es igual al cuadrado de la distancia entre el eje y el individuo tenemos que:

$$A = d^2$$

Como A representa el área promedio por planta y es el inverso de la densidad total (DT) tenemos que:

$$DT = u/A$$

donde u es la unidad de área que deseamos utilizar para expresar nuestros datos.

Análisis estadísticos

En el caso del experimento de semillas usé el conjunto de semillas colocadas por sitio (72) como unidad de muestreo. Para comparar los resultados que obtuve en la remoción de semillas entre sitios utilicé un análisis de varianza no paramétrico (prueba de Kruskal-Wallis). Para probar si existían diferencias en el consumo de semillas a través del tiempo utilicé un ANDEVA de medidas repetidas no paramétrico (prueba de Friedman). Para probar si existían diferencias entre la remoción de semillas protegidas y no protegidas de ratones, utilicé la prueba de Mann – Whitney. Para comparar las densidades de árboles

chicos y grandes entre sitios utilicé una prueba de *t* paramétrica. Usé una serie de correlaciones de Pearson para analizar las relaciones entre los roedores y la cobertura y riqueza de especies del sotobosque y las densidades de los árboles chicos y grandes. En el caso de las variables expresadas como porcentajes realicé una transformación basada en el arcoseno de los datos (Sokal y Rohlf 1995).

Resultados

Remoción de semillas

En promedio hubo $8\% \pm 3.05$ semillas remanentes en los cinco sitios, con un ámbito de 5% a 14 %, no se presentaron diferencias significativas entre sitios (Kruskal-Wallis $H = 5.39$; g.l. = 4; $P = 0.24$ (Fig. 5) en cuanto a las semillas removidas, mientras que en la remoción de semillas a través del tiempo existieron diferencias significativas (Friedman $X^2 = 19.8$; g.l. = 4; $P = 0.0005$);).

La remoción de semillas de *Lysiloma latisiliqua* fue significativamente mayor en las semillas que no estaban protegidas del consumo de los ratones (Mann-Whitney $U = 2.79$; $P = 0.005$) (Fig. 6). No hubo una relación significativa entre la abundancia de roedores y la cantidad de semillas removidas ($r = 0.26$; $P = 0.25$, $n = 5$), tampoco hubo una relación significativa entre la disponibilidad de alimento y el número de semillas removidas por sitio ($r = 0.28$; $P = 0.65$, $n = 5$).

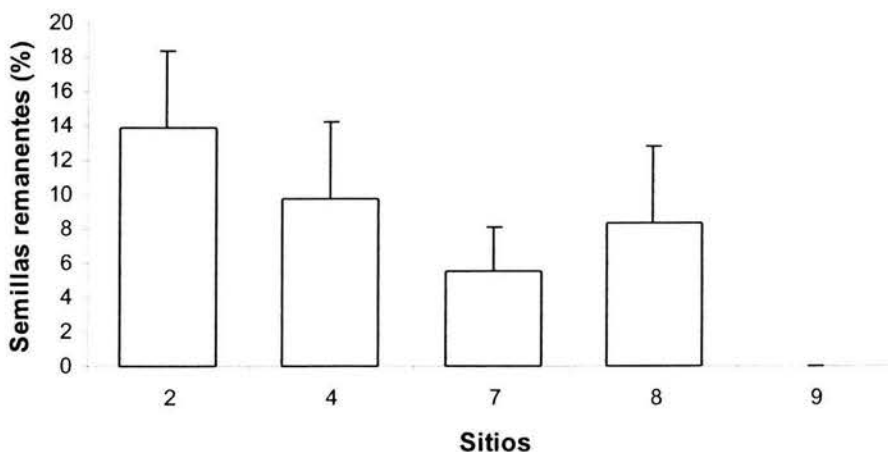


Figura 5. Semillas sin remover por sitio de estudio (\pm desviación estándar), en el sotobosque de la selva de Cozumel.

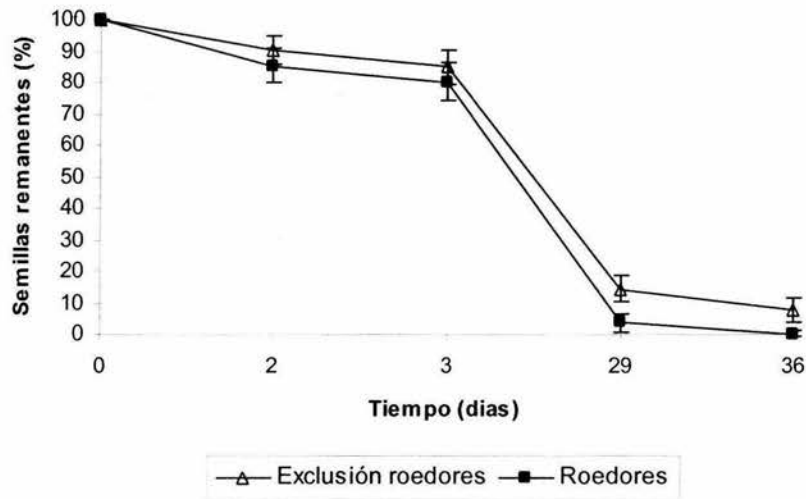


Figura 6. Semillas remanentes a través del tiempo (\pm desviación estándar), en el sotobosque de la selva de Cozumel.

Plántulas y ratones

El sotobosque de Cozumel está compuesto por al menos 35 morfoespecies de plántulas. Entre sitios existe un promedio de 17.25 ± 2.8 morfoespecies, con un ámbito de 14 a 23. En conjunto para los 8 sitios las plántulas tienen una cobertura promedio del $20\% \pm 2.71$ con un ámbito que va de 16.2% a 23.8%.

No existió una relación significativa entre la abundancia de roedores y la cobertura vegetal del sotobosque ($r = -0.47$; $P = 0.23$), pero si hubo una relación positiva significativa entre la riqueza de morfoespecies de plántulas y la abundancia de roedores ($r = 0.62$; $P = 0.05$) (Fig. 7).

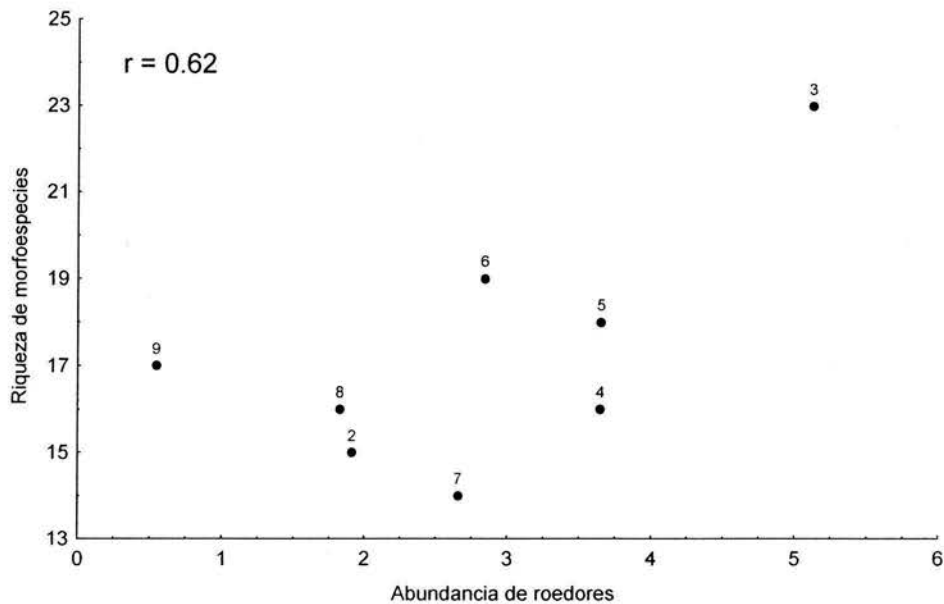


Figura 7. Riqueza de morfoespecies de plántulas en función de la abundancia de roedores. La abundancia de roedores está expresada como ind/100 trampas-noche. Los números indican el sitio de estudio.

Fisonomía de los sitios

La densidad promedio de árboles chicos ($5 \text{ cm} < x < 10 \text{ cm}$ de DAP) fue de 1613.6 ± 263.8 individuos por hectárea y para los árboles mayores de 10 cm de DAP fue de 1736.3 ± 343.5 árboles por hectárea, con un ámbito de $1049\text{-}1959.7$ y $1295\text{-}2393.6$, respectivamente. No existieron diferencias significativas entre las densidades de los dos tipos de árboles ($t = -0.43$; $P = 0.8$). Entre sitios muestreados tampoco hubo diferencias significativas, tanto para los árboles chicos (Kruskal-Wallis $H = 7$; $P = 0.42$), como para los árboles grandes (Kruskal-Wallis $H = 8$; $P = 0.33$).

No existió relación entre la densidad de árboles chicos y la abundancia de ratones ($r = 0.15$; $P = 0.73$, $n = 8$), al igual que entre la densidad de árboles grandes y los ratones ($r = 0.56$; $P = 0.14$, $n = 8$).

Discusión

Remoción de semillas

La remoción de semillas es uno de los procesos que tienen mayor influencia en los estadios tempranos de las plantas (Janzen 1970, Terborgh y Wright 1994, Gutiérrez 1999). En la selva de la Isla Cozumel la remoción de semillas de *L. latisiliqua* fue alta ya que en promedio las semillas remanentes fueron el $8\% \pm 3.05$ del total. Esto contrasta con lo encontrado por Forget *et al.* (2000), Forget (1996) y Forget y Milleron (1991), en la Guyana Francesa, quienes encontraron un porcentaje de permanencia de semillas superior al 50%. Adler y Kestell (1998) en diferentes islas (artificiales) del canal de Panamá encontraron que las semillas de *Calophyllum longifolium* y *Scheelea zonensis* presentan una permanencia del 47% y 84% respectivamente. De manera semejante Holl y Lulow (1997) obtuvieron altos porcentajes (70% - 80%) de permanencia de tres especies tropicales en Costa Rica. Sin embargo, también documentaron baja permanencia de semillas como es el caso de *Prunus annularis* que fue totalmente removida. En la Isla de Barro Colorado, Asquith *et al.* (1997) encontraron una permanencia del 0% en las tres especies que utilizaron en su estudio, al igual que Terborgh y Wright (1994) con semillas de *Dipterix sp* (ver Cuadro 6).

En Cozumel tenemos que *Lysiloma latisiliqua* presenta una baja permanencia o, lo que es lo mismo, una alta remoción de semillas atribuible a roedores. Los trabajos que han realizado experimentos de remoción de semillas con especies de la familia Leguminosae presentan resultados contradictorios. Mientras que *D. micrantha* y *D. panamensis* presentaron una persistencia baja (Terborgh *et al.* 1993, Asquit *et al.* 1997), *H. courbaril* presenta una permanencia del 31% (Terborgh *et al.* 1993). Es importante en este caso tener en cuenta que las semillas de ésta última especie son grandes para ser removidas por ratones.

Es importante resaltar que en el sitio 9 la remoción de semillas fue total, lo que coincide con el sitio donde menos roedores se registraron (0.54 ind./100 trampas noche), pero también con el sitio que menos disponibilidad de semillas tuvo con respecto a los otros sitios. Este resultado, por un lado, puede estar indicando que son otros organismos diferentes a los ratones los que consumen las semillas. En la isla habitan diferentes especies

de palomas y hormigas, que potencialmente pueden estar consumiendo las semillas. Típicamente, la repartición en el consumo de semillas por insectos, aves y roedores granívoros, está determinado por el tamaño de semilla (Brown et al. 1986, Forget 2000). En mi caso, la especie que utilicé puede ser transportada por hormigas, por esto, en el tratamiento que permite el acceso a los ratones (tratamiento 1), utilicé cinta adherible para impedir el acceso de éstas. Sin embargo no puedo descartar que el consumo de las semillas se de por aves, ya que tenían la misma posibilidad de acceso a las semillas que los ratones (tratamiento 2). Por otro lado, podría estar mostrando que los ratones al pasar por un momento de baja disponibilidad de alimento; consumieron las semillas disponibles en su totalidad.

Esta situación de baja densidad de ratones y alto consumo de semillas contrasta con lo encontrado por Brewer y Marcel (1999) en Belice para *Ampelocera hottlei* (Ulmaceae), especie con semillas de tamaño similar a las que yo utilicé pero de diferente familia taxonómica. Los autores encontraron altas densidades de roedores asociadas a una alta remoción de semilla. Este resultado es similar a lo encontrado en Los Tuxtlas, Veracruz (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero 1993). Por el contrario, Adler y Kestell (1998) documentaron que en algunas islas del Canal de Panamá un aproximado de tres individuos de *Peromyscus semispinosus* removieron el 68% de las semillas colocadas.

Como mencioné anteriormente (Capítulo 2), se ha demostrado que existe una fuerte relación entre la disponibilidad de alimento y la abundancia de roedores (Meserve 1981, Skupski 1995, Galindo-Leal y Krebs 1997), sin embargo, este comportamiento no se repite en Cozumel.

Al analizar el comportamiento de las semillas removidas en función de la disponibilidad de alimento para los roedores no se presentó ninguna tendencia entre los sitios con mayor remoción de semillas y los sitios donde existe una menor disponibilidad de alimento. Sin embargo, en el sitio siete existe una alta disponibilidad de alimento y también una alta remoción de semillas. Sin duda hace falta realizar un análisis comunitario de las preferencias en la remoción de semillas por los roedores y otros grupos (*v.gr.*, hormigas y aves) para poder asociar este proceso con otros niveles de desarrollo vegetal.

Cuadro 6. Porcentaje de semillas remanentes en experimentos de remoción de semillas con diferentes especies de plantas neotropicales.

ESPECIE	SEMILLAS REMANENTES (%)	REMOVEDOR	CITA
<i>Viola novilis</i>	52	Roedor	Forget y Milleron 1991
<i>Dipterix micrantha</i> #	2.8	Mamíferos	Terborgh <i>et al.</i> 1993
<i>Hymenea courbaril</i> #	31.2	Mamíferos	Terborgh <i>et al.</i> 1993
<i>Calatola venezuelense</i>	100	Mamíferos	Terborgh <i>et al.</i> 1993
<i>Bertholletia excelsa</i>	0	Mamíferos	Terborgh <i>et al.</i> 1993
<i>Astrocaryum macrocalyx</i>	2.6	Mamíferos	Terborgh <i>et al.</i> 1993
<i>Dipterix sp</i> #	0	Mamíferos	Terborgh y Wright 1994*
<i>Carapa procera</i>	66	Roedor	Forget 1996
<i>Dipterix panamensis</i> #	0	Mamíferos	Asquith <i>et al.</i> 1997*
<i>Gustabia superba</i>	0	Mamíferos	Asquith <i>et al.</i> 1997*
<i>Viola nobilis</i>	0	Mamíferos	Asquith <i>et al.</i> 1997*
<i>Prunus annularis</i>	0	Mamíferos	Holl y Lulow 1997
<i>Ocotea floribunda</i>	80	Mamíferos	Holl y Lulow 1997
<i>Sideroxyllum portoricence</i>	80	Mamíferos	Holl y Lulow 1997
<i>Calophyllum brasiliense</i>	69	Mamíferos	Holl y Lulow 1997
<i>Pseudolmedia spuria</i>	18	Mamíferos	Holl y Lulow 1997
<i>Calophyllum longifolium</i>	47.6	Roedor	Adler y Kestell 1998*
<i>Scheelea zonensis</i>	84.3	Roedor	Adler y Kestell 1998*
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	32.2	Roedores	Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998
<i>Omphalea oleifera</i>	100	Roedores	Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998
<i>Viola michelli</i>	43.6	Roedor	Forget <i>et al.</i> 2000
<i>Lysiloma latisiliqua</i> #	8	Roedores	Este trabajo

*Islas del Canal de Panamá

Familia Leguminosae

Plántulas y ratones

En el sotobosque de Cozumel registré 35 morfoespecies de plántulas. Este número es bajo si lo comparamos con las 69 especies que Gentry y Emmons (1987) registraron en cinco sitios con suelos ricos del neotrópico. Los mismos autores documentaron 43 especies en promedio para las zonas del neotrópico con suelos pobres. Núñez-Farfán y Dirzo (1988) registraron 72 especies para la zona de las raíces y 33 para el área de la copa en los espacios

libres que deja un árbol al caer en Los Tuxtlas, Veracruz. En Chajul, Chiapas, Benítez-Malvido *et al.* (2001) registraron 73 especies de plántulas.

Gentry y Emmons (1987) documentaron que existen pocas especies de plántulas en sotobosques establecidos en suelos pobres al norte de Manaus, Brasil. Ellos registraron 23 especies que es aún menos que el número de morfoespecies que yo registré en Cozumel. Los autores probaron que existe una fuerte relación positiva entre la precipitación y la riqueza de especies del sotobosque. Además sugieren que esta riqueza también es influenciada por la disponibilidad de luz y nutrientes que hay en el sotobosque. En Cozumel pueden estar jugando un papel importante estos factores abióticos y por eso encontré un número bajo de morfoespecies con relación a otros sitios del neotrópico, sin embargo esto no está sustentado en observaciones sistemáticas. No obstante, la riqueza de especies del sotobosque también pudiera estar relacionada con las interacciones entre plantas y animales como se ha documentado en diferentes sitios del neotrópico (Dirzo y Miranda 1991, Forget y Milleron 1991, Terborgh y Wright 1994).

No encontré una relación entre la abundancia de roedores y la cobertura de plántulas en la selva de Cozumel. Sin embargo, en otras partes del trópico de manera experimental se ha demostrado que existe una mayor permanencia de plántulas cuando están protegidas de la depredación de mamíferos (Sork 1987, Terborgh *et al.* 1993, Terborgh y Wright 1994, Forget *et al.* 2000), mis resultados indican que los roedores son removedores de semillas, pero hace falta un análisis de remoción de semillas comunitario, para tener elementos que apoyaran una tendencia de tener una mayor cobertura de plántulas donde existen menos roedores (Manson *et al.* 1998). La riqueza de morfoespecies de plántulas en Cozumel presentó una tendencia contraria, es decir, a mayor abundancia de roedores mayor es la riqueza de morfoespecies encontrada en la selva. Esto coincide con la hipótesis de Janzen (1970) y Connell (1971). Por un lado, observamos que donde hay bajos números de roedores la cobertura de plántulas es alta; y esto apoya la primera parte de la hipótesis que enuncia que los depredadores son una fuerte presión en los estadios tempranos de las plantas y tiene un componente densodependiente (Janzen 1970, Connell 1971, Howe y Smalwood 1982). El segundo componente de la hipótesis argumenta que la depredación de propágulos no sólo disminuye los efectos adversos que se pueden dar debido a las altas densidades, sino que también provoca que se libere el monopolio sobre el espacio

disponible y se favorezca el establecimiento de especies diferentes (Janzen 1970, Howe y Smalwood 1992), fenómeno que se refleja en el sotobosque de la selva de Cozumel.

El comportamiento que presentaron mis datos tiene otro componente importante y que podemos estimar gracias a la variación natural en la abundancia de los roedores. La pregunta obvia es ¿qué pasa si los ratones de Cozumel no realizan la remoción de semillas? En los nueve sitios de estudio hubo una densidad de ratones que va de 3 a 29 ratones por hectárea. Estas densidades pueden deberse a varias razones (ver Capítulo 2). Una que destaca por sus implicaciones, es que las densidades bajas de roedores sean resultado de la introducción de *Boa constrictor* o especies ferales como perros y gatos.

En el sitio de estudio tenemos varios escenarios que van de un sitio depauperado hasta uno con relativamente alta densidad. Tomando en cuenta que los roedores son el grupo donde más extinciones se han dado (MacPhee y Flemming 1999), y que en Cozumel tienen la presión de un depredador introducido, el resultado a largo plazo de la disminución de las poblaciones de roedores en la isla puede tener repercusiones importantes en la riqueza de especies del sotobosque dado que existe una relación significativa entre estos dos elementos.

Terborgh (1988), hizo referencia al efecto indirecto de los grandes depredadores (jaguar y puma) sobre las plantas con semillas relativamente grandes y el resultado de que los depredadores no existan. Dirzo y Miranda (1990) concluyeron que la defaunación contemporánea de los mamíferos herbívoros tiene consecuencias en la dinámica de las plántulas. Ambos trabajos destacan el papel de mamíferos grandes > 500 g, sin embargo diversos reportes destacan la importancia de los roedores como promotores de la diversidad vegetal del sotobosque (Forget y Milleron 1991, Terborgh y Wright 1994, Forget *et al.* 2000, Gutiérrez 1999).

Fisionomía de la selva y los ratones

En mi trabajo encontré que no existen diferencias en las densidades de árboles chicos (estrato bajo) y árboles grandes (dosel). Esto coincide con lo encontrado en Los Tuxtlas para *Nectandra ambigens* que es un importante componente del sotobosque y del dosel (Martínez 1991).

Aparentemente los roedores no tienen relación alguna con la densidad de árboles del estrato bajo. Esto sugiere que existen otros factores que determinan la composición y estructura del sotobosque como pueden ser los cambios en el ambiente, debidos a la apertura de claros (Strong 1977, Denslow 1980, Martínez 1991). Sin embargo, Malcom y Ray (2000) documentaron en África Central que un incremento en la densidad del sotobosque (plantas con un DAP > 2 cm) esta asociado a una mayor abundancia y diversidad de roedores.

Tampoco existió una relación entre los roedores y los árboles que le dan estructura al dosel, contrario a lo que documentó Malcom en Brasil (1997), donde encontró que existe una fuerte relación entre la diversidad y abundancia de roedores y los sitios más cerrados y con árboles más grandes.

Mis resultados indican que existe una relación planta-roedor en el sotobosque de Cozumel. Sin embargo, esta relación es compleja y diversos mecanismos bióticos y abióticos tienen influencia directa tanto en el comportamiento de la interacción como en los integrantes de la misma. Debido a esto, es necesario hacer experimentos más detallados, de largo plazo y con un tamaño de muestra mayor, para establecer los patrones que se dan en el sotobosque de la selva de Cozumel, y así tener las herramientas para la conservación de los roedores y sus interacciones en la isla.

4. DISCUSIÓN GENERAL

Posibles razones de las bajas densidades de los ratones en Cozumel

En el Capítulo 2 realicé un análisis de la abundancia de roedores y su relación con la disponibilidad de alimento y sitios de refugio en Cozumel. Un elemento que salta a la vista de manera inmediata es la nula captura de *Peromyscus leucopus cozumelae*, la muy baja captura de *Reithrodontomys spectabilis* y las relativamente bajas densidades comparadas con otras islas de *Oryzomys couesi cozumelae*. Esto puede ser resultado de diversos factores que estén actuando ya sea por separado o en conjunto. Debido a lo complejo que pueden ser las interacciones de los factores y para hacer más fácil el análisis de estos voy a considerar por separado factores naturales y de origen antropogénico.

El primer grupo de factores considera las fluctuaciones naturales en las poblaciones de roedores (Krebs 1966). De los trabajos publicados que evalúan por más de un año el comportamiento poblacional de los roedores (*v.gr.*, Brown *et al.* 1986, Iriarte *et al.* 1989, Meserve *et al.* 1996, Lewellen y Vessey 1999, Meserve *et al.* 1999, Manson 2001), se ha obtenido valiosa información acerca de la ecología de los roedores. Dentro de esta dinámica uno de los elementos que con más detalle se ha estudiado es la competencia interespecífica. Brown *et al.* (1986) hacen una excelente recopilación del trabajo experimental que han realizado por más de una década en el desierto chihuahuense y sonoreense.

Mediante los experimentos que realizaron Munger y Brown (1981) y Brown y Munger (1985) documentaron la existencia de un aumento en las densidades poblacionales de cuatro especies de roedores cuando realizaron una exclusión selectiva de *Dipodomys*. Esto lo interpretaron como una evidencia de competencia por alimento entre diferentes especies de roedores granívoros. Apoyados en experimentos realizados en el desierto Sonoreense, Brown *et al.* (1979) documentaron la aparente competencia entre roedores y otros granívoros (hormigas). En este caso su experimento tiene problemas de replicas por lo que su poder predictivo disminuye, sin embargo, las tendencias que observan apoya la idea de que existe competencia entre los roedores y otros granívoros lo que provoca un serie de fluctuaciones poblacionales (Brown *et al.* 1979, Davidson *et al.* 1984, Brown *et al.* 1986).

En este mismo sentido en Chile se han realizado experimentos de largo plazo (Iriarte *et al.* 1989, Jaksic 1992, Meserve *et al.* 1996). Iriarte *et al.* (1989), reportan

variaciones en las densidades poblacionales de 6 especies diferentes de roedores; asociadas principalmente a disturbios en el hábitat. Meserve *et al.* (1996) en un experimento de 5 años de duración encontraron variaciones en la densidad poblacional de *Octodon degus* entre diferentes temporadas del año existiendo las mayores densidades en primavera. Aunado a esto, y gracias a un enfoque experimental, los autores reportan que sin importar la temporada del año en ausencia de depredadores las poblaciones de *O. degus* y *Phyllotis darwini* aumentan. Esto es relevante ya que incorpora a la depredación como un elemento más que influye en las fluctuaciones poblacionales de los mamíferos pequeños (Meserve *et al.* 1993, Meserve *et al.* 1996).

Otros elementos que tienen influencia en la dinámica poblacional de los roedores son las interacciones sociales (Healey 1967, Otsfeld 1985), la heterogeneidad del hábitat (Galindo-Leal y Krebs 1997) y la disponibilidad de alimento (Hansen y Batzli 1978, Galindo-Leal y Krebs 1998).

En cuanto a la disponibilidad de alimento se ha documentado que la abundancia de los diferentes grupos de removedores de semillas depende en gran parte de la temporalidad del recurso alimenticio que explotan (Smythe 1986). En este sentido los picos de fructificación determinan en gran parte la actividad de los mamíferos y aves frugívoras (Gautier-Hion 1990). Esta fructificación muchas veces presenta una distribución bimodal de abundancia alternados con periodos de escasez. Estos ciclos en la disponibilidad del alimento, en conjunto, determinan la abundancia de la fauna que explota el recurso (Smythe 1970).

Algunos factores ambientales pueden tener influencia en el comportamiento de las poblaciones de roedores, ya sea por sí solas o afectando las interacciones bióticas. Meserve *et al.* (1999), encontraron que cinco especies de roedores se vieron influenciados por un episodio de "El Niño", aumentando significativamente sus poblaciones con respecto a temporadas pre y post "El Niño".

En el caso de mis resultados, estos pueden estar fuertemente influenciados por este tipo de cambios cíclicos descritos arriba, lo que sugiere que el establecimiento de un monitoreo a largo plazo de los roedores de Cozumel, será importante para determinar en que grado cada uno de los elementos mencionados participa en las fluctuaciones temporales y entre sitios que existen en las abundancias de los roedores de la isla.

El segundo grupo de factores son los de origen humano. Dentro de estos, la introducción de especies es la principal amenaza a la biota de las islas (MacPhee y Flemming 1999). Dada su importancia es pertinente hacer un breve análisis de esto, siempre tomando en cuenta el contexto general de mi trabajo y como un factor determinante de cambios en los niveles poblacionales de las especies nativas.

La introducción de especies: una amenaza potencial para la biota de Cozumel

La introducción de especies ha sido una de las principales causas de extinción de especies en el mundo (MacPhee y Flemming 1999). Este proceso se intensificó a partir de la colonización europea, cuando los emigrantes que arribaron a Nueva Zelanda, Australia y Sudáfrica, introdujeron animales para cazar y hacer más familiar el paisaje. Asimismo, en muchos otros lugares la gente transportó especies animales de un lugar a otro con diferentes fines. De esta forma se ha dado la introducción de fauna intencional o accidental, tanto en zonas continentales como en islas, y junto con estas, las enfermedades que padecen y transmiten a la fauna residente (Primack 1993).

Como consecuencia de esto, la biota de la tierra esta siendo homogeneizada rápidamente. Las actividades humanas han favorecido que diferentes especies amplíen su rango natural de distribución. Por ello, a partir de la década de los ochenta una gran cantidad de publicaciones se han enfocado hacia la documentación de diferentes eventos de introducción de especies (Diamond y Case 1986, Drake *et al.* 1989, Fritts y Rodda 1998, Sakai *et al.* 2001).

El impacto de las especies exóticas sobre las especies nativas, comunidades y ecosistemas ha sido reconocido desde hace más de cuatro décadas (Elton 1958). Últimamente, también se ha considerado su relación con el cambio climático, así como las consecuencias económicas de la introducción de especies (Huenneke 1988, Dukes y Mooney 1999). Enfatizando que los impactos de las especies exóticas son mayores en los ecosistemas insulares (Diamond y Case 1986, Stiling 1996, Primack 1993, D'Antonio y Dudley 1995).

La introducción de especies afecta de manera general las interacciones de depredación, competencia, herbivoría, parasitismo, mutualismo y el proceso de transmisión de enfermedades (Diamond y Case 1986). Una de las introducciones de especies que tiene

mayores impactos sobre la biodiversidad es la introducción de depredadores en el sentido amplio de la palabra (carnívoros, herbívoros y granívoros). Esto tiene como consecuencia que las presas (especies nativas) vean reducidas sus poblaciones y en muchos casos sean extintas o extirpadas del sistema invadido (Savidge 1987, Rodda and Fritts 1992, Rodda *et al.* 1997, Martínez-Morales y Cuarón 1999).

Las razones para considerar que la boa es introducida son (Martínez-Morales y Cuarón 1999): 1) la isla a fue visitada de manera intensa el siglo pasado y antepasado por distintos naturalistas destacados y ninguno la reporta, 2) la filmación de una película en 1971 (El jardín de la Tía Isabel) en la isla, se considera como el momento de la introducción, participantes de la película aceptan haber soltado animales al medio silvestre, 3) testimonios de la población local residente de la isla aseguran que “antes” no había boa y que ahora se la encuentran constantemente y 4) existe un estudio detallado realizado por Hamblin (1984) en el cual documenta el uso por los antiguos mayas de 77 especies de animales de diferentes grupos. Los peces fueron el elemento que se presentó con mayor frecuencia, seguido de los mamíferos, reptiles, aves y anfibios. Cabe destacar que los grupos de reptiles más usados son las tortugas y las iguanas y que no existen rastros de haber existido el uso de serpientes (Hamblin 1984). Esto resulta fuera de lo común, si tomamos en cuenta que estos organismos tienen una fuerte presencia en la cultura Maya, cuando menos en la que se desarrollo en la parte continental. Sin duda, el elemento que hace falta es un análisis genético de la boa para determinar el sitio de procedencia de los individuos de Cozumel de manera que se descarte la invasión natural.

Boa constrictor y los ratones de Cozumel

Los roedores de Cozumel son un grupo potencialmente amenazado por la introducción de la boa. Sin embargo y considerando el enanismo que presentan los carnívoros que habitan la isla, estos también son susceptibles a la depredación por boa en particular sus crías (Cuarón *et al.* en prensa).

El impacto de la boa sobre los roedores de Cozumel es difícil de evaluar ya que no existen estudios que permitan hacer una comparación antes y después de la invasión. A pesar de esta limitante, existen elementos teóricos que se han generado en otros ecosistemas que facilitan el desarrollo de un modelo conceptual del impacto ecológico de la

introducción de la boa (Fig. 9). Dentro del grupo de las serpientes la familia Boidae presenta una alimentación sesgada hacia los mamíferos, y dentro de estos existe preferencia por los mamíferos pequeños en particular los roedores (Mushinsky 1987)(Fig. 10). Considerando esto, la presencia de la boa en Cozumel, un sitio donde los roedores no estaban expuestos a un depredador, el impacto de la boa puede ser de grandes repercusiones. En mi trabajo no encontré evidencia de la presencia de *P. leucopus cozumelae*; encontré en bajas densidades a *R. spectabilis* y *O. couesi cozumelae* presenta en general bajas densidades y en algunos sitios son mínimas, lo que puede estar reflejando el impacto de *B. constrictor* en los roedores de Cozumel.

En mis resultados encontré que existe remoción de semillas, presumiblemente realizada por los ratones. Sin embargo no puedo descartar que la remoción la hayan realizado otros grupos, como hormigas y aves; quienes realizan también remoción de semillas. En cuanto a las plántulas, existe una relación positiva entre la riqueza de especies del sotobosque y las abundancias de los roedores, lo que está apoyado por trabajos en otras selvas tropicales (Forget 1996, Adler y Kestell 1998, Brewer 2001).

Estos resultados sugieren que la extinción ecológica de los roedores de Cozumel traería consigo una serie de alteraciones en procesos ecológicos. Los roedores, junto con otros mamíferos, juegan un importante papel como dispersores (Bodmer 1991, Gautier-Hion *et al.* 1993, Galindo-González 1998) y depredadores de semillas (Pizo 1997), además de ser considerados dispersores secundarios (Andresen 1999; Brewer y Marcel 1999, Brewer 2001) por lo que su extinción tendría profundas consecuencias en la isla.

Conservación

Gran parte de los esfuerzos mundiales de conservación se han dirigido en su mayoría a mantener íntegra la cobertura vegetal como reflejo de ecosistemas bien conservados. Sin embargo, reportes recientes han demostrado que esto no es garantía de que los procesos ecológicos y evolutivos sigan llevándose a cabo (Redford 1992, Dirzo 2001). Dentro de las principales amenazas para las selvas se encuentran los cambios en la cobertura forestal y la defaunación, que se puede definir como el proceso de extirpación parcial o total de la fauna de un lugar en particular. Lo que lleva a que las funciones

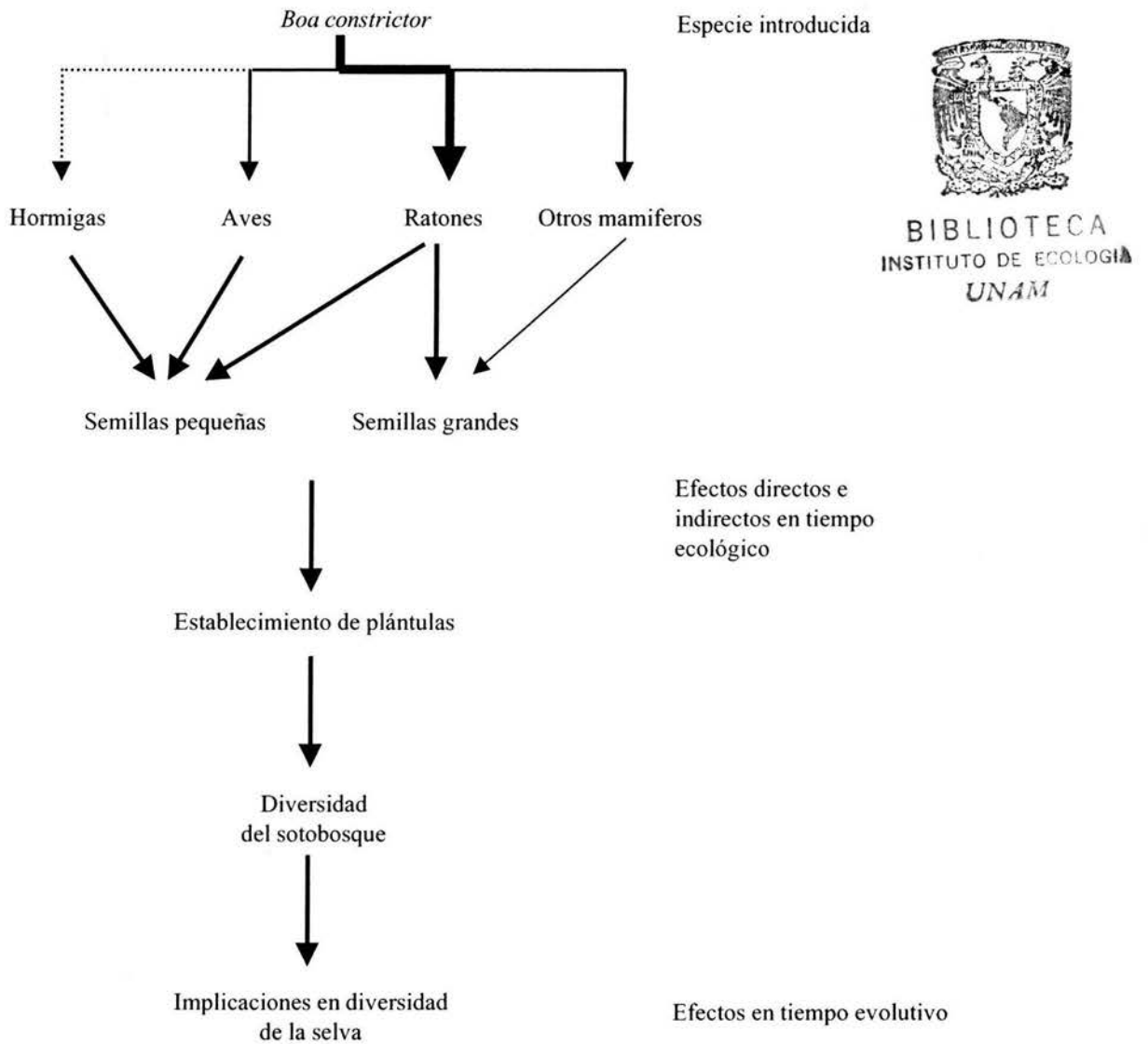


Figura 9. Modelo conceptual de los efectos ecológicos de la introducción de *Boa constrictor* en la Isla Cozumel. El grosor de las líneas indica la intensidad del efecto, y las líneas punteadas una posible interacción indirecta.

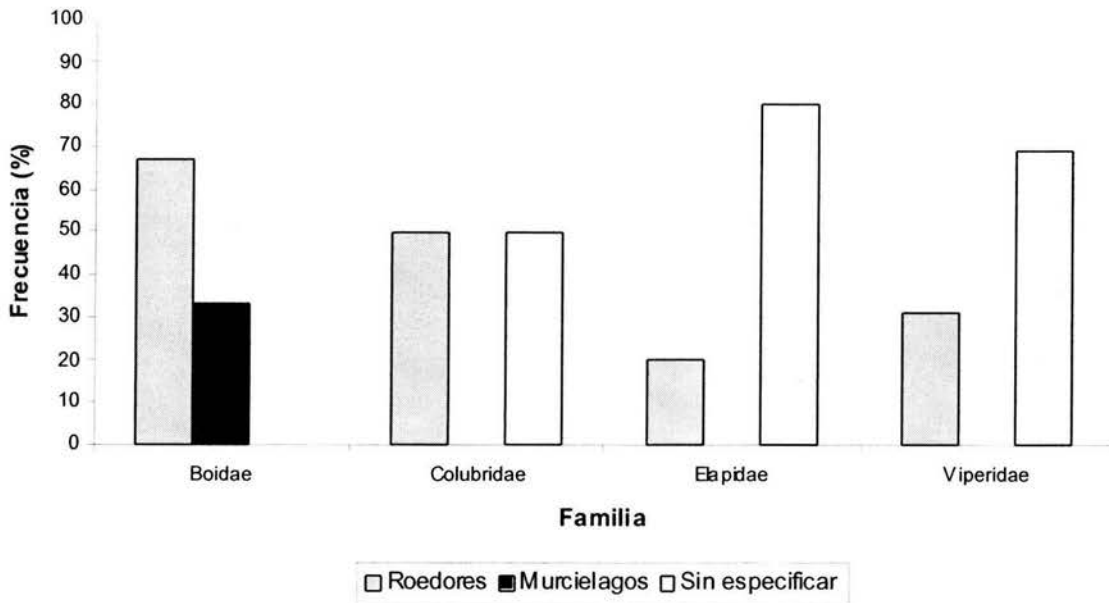


Figura 10. Proporción de consumo de mamíferos por diferentes familias de serpientes. Datos tomados de Mushinski (1987)

ecológicas que estos desempeñan se vean alteradas, como es el caso de la herbivoría o la depredación a distintos niveles (Dirzo y Miranda 1990, Terbogh y Wright 1994, Pizo 1997, Redford 1992, Dirzo 2001),

En Cozumel es una realidad que *B. constrictor* fue introducida, esto hace urgente el establecimiento de diferentes estrategias de manejo. Las cuales por un lado, deben estar encaminadas a un estudio de largo plazo de la ecología de las diferentes especies de mamíferos y en particular de roedores, y por el otro hacia un análisis de las consecuencias próximas y distales de la introducción tanto de la boa, como de otras especies tales como perros y gatos ferales.

Un segundo paso en la conservación de los ratones de Cozumel, debe ser el establecimiento de una estrategia de manejo y erradicación de las especies introducidas, lo que debe ir sin duda acompañado de un programa de educación ambiental.

Por último sería importante establecer como zonas de reserva el centro de la isla, ya que éste constituye un continuo de vegetación, lo que en general es hábitat disponible para los roedores, a parte de ser estratégica su conservación ya que de esta parte de la isla se extrae el agua dulce que se consume en la isla.

5. CONCLUSIONES

Este trabajo es el primero de tipo ecológico que se realiza con los roedores de Cozumel y su asociación con el sotobosque. A partir de mi trabajo puedo concluir que:

- 1) Existen en Cozumel tres especies de roedores: *Oryzomys couesi cozumelae*, *Oryzomys alfaroi* (aun no confirmada) y *Reithrodontomys spectabilis*. Mientras que no encontré a *Peromyscus leucopus cozumelae*, ratón antes considerado común en la isla (Reid 1997).
- 2) Después de aproximadamente 17,000 trampas-noche en la selva mediana subperennifolia, que constituye el principal tipo de vegetación de la isla, *Peromyscus leucopus cozumelae* no fue recolectado. Esta subespecie está en alto riesgo de extinción o posiblemente extinta.
- 3) *Reithrodontomys spectabilis* presentó densidades muy bajas y sólo fue registrado en dos sitios de los ocho de muestreo. Esto me hace concluir que también esta especie tiene serios problemas de conservación.
- 4) *Oryzomys couesi cozumelae* es el roedor más abundante en la selva de Cozumel. Esta especie presentó considerable variación en el tamaño de sus poblaciones entre los sitios de muestreo. Esta variación en la abundancia no está correlacionada con ninguna de las variables medidas sobre disponibilidad de refugio o alimento.
- 5) Existe una relación positiva significativa entre la abundancia de ratones y la riqueza de morfoespecies de plántulas. Esto sugiere que existe una interacción entre roedores y las plántulas que podría estar determinando la composición del sotobosque de la selva de Cozumel.
- 6) La nula captura y bajas densidades de los roedores de Cozumel pueden ser en respuesta a una presión de origen humana. En 1971 fue introducido a la Isla Cozumel *B. constrictor*, un depredador de mamíferos pequeños. Esto, más los perros y gatos ferales, podría estar provocando la depauperación de las poblaciones de roedores de Cozumel.
- 7) Mis resultados sugieren que la extinción de los roedores en Cozumel puede tener implicaciones en la riqueza de especies de la selva de Cozumel, lo que tendría consecuencias a largo plazo en la estructura de la selva

- 8) Definitivamente hacen falta más trabajos para poder desglosar las causas de las fluctuaciones poblacionales de los roedores de Cozumel. Sin embargo, este trabajo es un buen punto de partida para realizar estudios más detallados sobre las interacciones entre los roedores y las plantas en la isla Cozumel y a partir de esto tener elementos para interpretar las consecuencias ecológicas de la invasión de la boa a la Isla Cozumel y establecer programas para la conservación de los roedores y de la selva de Cozumel.

6. LITERATURA CITADA

- Adler, G. H. 1996. The island syndrome in isolated populations of a tropical forest rodent. *Oecologia* **108**:694-700.
- Adler, G. H. y Beatty, R. P. 1997. Changing reproductive rates in a Neotropical forest rodent, *Proechimys semispinosus*. *Journal of Animal Ecology* **66**:472-480.
- Adler, G. H. y Kestell, D. W. 1998. Fates of Neotropical tree seeds influenced by spiny rats (*Proechimys semispinosus*). *Biotropica* **30**:677-681.
- Alvarez-Castañeda, S. y Ortega-Rubio, A. 2003. Current status of rodents on islands in the Gulf of California. *Biological Conservation* **109**:157-163.
- Aguilera, M. M. 1999. Population ecology of *Proechimys guairae* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of Mammalogy* **80**:487-498.
- Andresen, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica* **31**: 145-158.
- Angerbjorn, A. 1985. The evolution of body size in mammals on islands some comments. *American Naturalist* **125**:304-309.
- Arita, H. T. y Ceballos, G. 1997. Los mamíferos de México: distribución y estado de conservación. *Revista Mexicana de Mastozoología* **2**:33-71.
- Asquit, N. M., Wright, S. J. y M. J. Clauss. 1997. Does mammal community composition control recruitment in Neotropical forests? Evidence from Panama. *Ecology* **78**:941-946.
- Batzli, G. 1994. Mammal-plant interactions. *Journal of Mammalogy* **75**:813-815.
- Bawa, K. S. 1995. Pollination, seed dispersal and diversification of angiosperms. *Trends in Ecology and Evolution* **10**:311-312.
- Begon, M. Herper, J. L. y C. R. Townsend 1990. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* **12**:380-389.
- Benítez-Malvido, J., Martínez-Ramos, M. y E. Ceccon. 2001. Seed rain vs. seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. 1-17 pp. *In* Gottsberger, G. y Liede, S. (eds.). *Life forms and dynamics in tropical forests*. Verlagsbuchhandlung. Berlin - Stuttgart.
- Bodmer, R. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotropica* **23**: 255-261.
- Bowers, M. A. y Brown, J. H. 1982. Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure. *Ecology* **63**:391-400.
- Brewer, S. W. y Marcel, R. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science* **10**:165-174.
- Brewer, S. W. 2001. Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *Oikos* **92**: 245-255.
- Brewer, B. A., Lacy, R. C., Foster, M. L. y G. Alaks. 1990. Inbreeding depression in insular and central populations of *Peromyscus* mice. *Journal of Heredity* **81**:257-266.
- Brown, J. H. 1973. Species diversity of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* **54**:775-787.

- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* **124**:255-279.
- Brown, J. H. 1989. Patterns, modes and extents of invasions by vertebrates. 85-109 pp. In J. A. Drake, H. A. Mooney, F. Di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmanek y M. Williamson (eds.). *Biological invasions: a global perspective*. SCOPE 37, John Wiley and Sons, Londres.
- Brown, J. H. y Lieberman, G. A. 1973. Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* **54**:788-797.
- Brown, J. H. y Munger, J. C. 1985. Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. *Ecology* **66**:1545-1563.
- Brown, J. H., Davidson, D. W., Munger, J. C. y R. S. Inouye. 1986. Experimental community ecology: the desert granivore system. 41-61 pp. *In* J. Diamond and T. J. Case (eds.). *Community ecology*. Harper and Row, Nueva York.
- Cameron, G. N. 1977. Experimental species removal: demographic responses by *Sigmodon hispidus* and *Reithrodontomys fulvescens*. *Journal of Mammalogy* **58**:489-506.
- Carricart, G. J y Puga, G. H. 1993. Arrecifes de coral de México. En *Biodiversidad Marina y Costera*, CIQRO-CONABIO, México.
- Ceballos, G. 1989. Population and community ecology of small mammals from tropical deciduous and arroyo forests in western Mexico. Ph. D. dissertation. University of Arizona.
- Ceballos, G., Arrollo-Cabrales, J. y Medellín, R. A. 2002. The mammals of Mexico: composition, distribution, and conservation status. *Occasional Papers Museum of Texas Tech University* **218**:1-27.
- Ceballos, G., Rodríguez, P. y R. A. Medellín. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: Mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Ecological Applications* **8**:8-17.
- Coblentz, B. E. 1990. Exotic organisms: A dilemma for conservation biology. *Conservation Biology* **4**:261-265.
- Coley, P. D. y Barone, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forest. *Annual Review in Ecology and Systematics* **27**:305-335.
- CONABIO. 1998. *Regiones Marinas Prioritarias de México*. Ed. CONABIO, México.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and rain forest trees 298-312 pp. *In* den Boer, P. J. and Gradwell, G. R. (eds.) *Dynamics of number in populations*. Center for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen.
- Cottam, G. y Curtis, J. T. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* **37**:451-460.
- Cuarón, A. D., Martínez-Morales, M. A., McFadden, K.W., Valenzuela, D. y M. E. Gompper. En prensa. The status of dwarf carnivores on Cozumel Island, Mexico. *Biodiversity and Conservation*.
- Charles-Dominique, P. 1993. Speciation and coevolution: an interpretation of frugivory phenomena. *Vegetatio*. **107/108**:75-84.
- D'Antonio, C. y Dudley, T. 1995. Biological invasions agents of change on island versus mainlands. 237-246 pp. *In*: Vitousek, P., Loope, L. and Andersen, H. (Eds). *Islands biological diversity and ecosystem function*. Springer-Verlag. Berlin.

- Davidson, D. W. y Samson D. A. 1985. Granivory in the Chihuahuan desert: interactions within and between trophic levels. *Ecology* **66**:486-502.
- DeSteven, D. y Putz, F.. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipterix panamensis*, in Panama. *Oikos* **43**:207-216.
- Diamond, J. y Case, T. J. 1986. Overview: introductions, extinctions, exterminations, and invasions. Experimental community ecology: the desert granivore system 65-79 pp. *In* J. Diamond and T. J. Case (eds.). *Community ecology*. Harper and Row, Nueva York.
- Dirzo, R. 2001. Plant-mammal interactions: lessons for our understanding of nature, and implications for biodiversity conservation. 319-335 pp. *In*: M. C. Press, N. J. Huntly y S. Levin (Ed.). *Ecology: Achievement and Challenge*. Blackwell, Londres.
- Dirzo, R. y Domínguez, C. 1986. Seed shadow, seed predation and the advantages of dispersal. *In* A. Estrada, T. Fleming (Eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. J. W. publishers. Nueva York.
- Dirzo, R. y Miranda, A. 1990. Altered patterns of herbivory in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. 273-287 pp. *In*: P. W. Price, T. W. Lewinsohn, W. M. Benson, y G. W. Fernandes (Eds.). *Herbivory: tropical and temperate perspectives*. John Wiley & Sons, E.U.A.
- Downs, C. T. y Wirminghaus, J. O. 1997. The terrestrial vertebrates of the Bazaruto Archipelago, Mozambique: a biogeographical perspective. *Journal of Biogeography* **24**:591-602.
- Drake, J. A., Mooney, H. A., Di Castri, F., Groves, R. H., Kruger, F. J., Rejmanek, M. y M. Williamson. 1989. *Biological invasions: A global perspective*. John Wiley and Sons. Chichester.
- Dukes, J. S. y Mooney, H. A. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution* **14**:135-139.
- Elton, C. S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Chapman and Hall Press. Londres.
- Engstrom, M. D., Schmidt, C. A., Morales, J. C. y R. C. Dowler. 1989. Records of mammals from Isla Cozumel, Quintana Roo, Mexico. *Southwestern Naturalist* **34**:413-415.
- Erb, J., Boyce, M. S. y N. C. Stenseth. 2001. Population dynamics of large and small mammals. *Oecología* **92**:3-12.
- Everard, C. O. y Tikasingh, E. S. 1973. Ecology of the rodents *Proechimys guyannensis trinitatis* y *Oryzomys capito velutinus*, on Trinidad. *Journal of Mammalogy* **54**:875-886.
- Fleming, T. H. 1970. Notes on the rodent faunas of two Panamanian forests. *Journal of Mammalogy* **51**:473-490.
- Forget, P-M. 1996. Removal of seed of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 751-761.
- Forget, P-M. 2000. Effects of dispersal pattern and mammalian herbivores on seedling recruitment for *Virola michelli* (Myristicaceae) in French Guiana. *Biotropica* **33**:452-462.
- Forget, P-M. y T. Milleron. 1991. Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama. *Oecología* **87**:596-599.
- Frankel, O. H. y Soulé, M. E. 1981. *Conservation and Evolution*. Cambridge University

- Press. Cambridge.
- Franklin, I. R. 1980. Evolutionary changes in small populations. 135-149 pp. *In* M. E. Soulé y B. A. Wilcox (eds.). Conservation Biology: an evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Massachusetts.
- Fritts, T. H. y Rodda, G. H. 1998. The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: A case history of Guam. *Annual Review in Ecology and Systematics* **29**:113-140.
- Galindo-González, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana* **73**:57-75
- Galindo-Leal, C. y Krebs, C. J. 1997. Habitat structure and demographic variability of a habitat specialist: the rock mouse (*Peromyscus difficilis*). *Revista Mexicana de Mastozoología* **2**:72-89.
- Galindo-Leal, C. y Krebs, C. J. 1998. Effects of food abundance on individuals and populations of the rock mouse (*Peromyscus difficilis*). *Journal of Mammalogy* **79**:1131-1142.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen en México. SIGSA, México D. F.
- Gautier-Hion, A. 1990. Interactions among fruit and vertebrate fruit-eaters in an African tropical rain forest. 219-230 pp. *In* K. S. Bawa and M. Hadley (eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants. Serie Hombre y la Biosfera, Vol. 7. UNESCO y Parthenon Publishing Group, Paris.
- Gautier-Hion, A. Gautier, J. y F. Maisels 1993. Seed dispersal versus seed predation: an inter-site comparison of two related African monkeys. *Vegetatio* **107/108**: 237-244.
- Gentry, A. H. y Emmons, L. H. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of Neotropical forests. *Biotropica* **19**:216-227.
- Gilpin, M. E. y Soulé, M. E. 1996. Minimum viable populations: processes of species extinction. 19-34 pp. *In* Michael E. Soulé (ed). Conservation Biology. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Massachusetts.
- Glazier, D. S. y Eckert, S. E. 2002. Competitive ability, body size and geographical range size in small mammals. *Journal of Biogeography* **29**:81-92.
- Gliwicz, J. 1983. Age indicators in spiny rat *Proechimys semispinosus*. *Tropical Ecology* **24**:299-304
- Gliwicz, J. 1984. Population dynamics of the spiny rat *Proechimys semispinosus* on Orchid Island (Panama). *Biotropica* **16**:73-78.
- Greig-Smith, P. 1983. Quantitative plant ecology. University of California Press. California.
- Gutiérrez Granados, G. 1999. Un análisis experimental de la depredación de semillas por vertebrados terrestres en la Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Licenciatura, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hamblin, N. L. 1984. Animal use by the Cozumel Maya. The University of Arizona Press. Arizona.
- Hammond, D. 1995. Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **11**:295-313.

- Hansen, L. P. y Batzli, G. O. 1978. The influence of food availability on the white-footed mouse: populations on isolated woodlots. *Journal of Mammalogy* **60**:335-342.
- Healey, M. C. 1967. Aggression and self-regulation of population size in deer mice. *Ecology* **48**:377-392.
- Herrera, C. M. 1989. Seed dispersal by animals: A role in angiosperm diversification? *American Naturalist* **133**:309-322.
- Holl, K. D. y Lulow, M. E. 1997. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* **29**:459-468.
- Howe, H. F. 1980. Monkey dispersal and waste of a Neotropical fruit. *Ecology* **64**:944-959.
- Howe, H. y Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review in Ecology and Systematic* **13**:201-228.
- Huenneke, L. 1988. SCOPE program on biological invasions: a status report. *Conservation Biology* **2**:8-9.
- Hulme, P. y Hunt, M. 1999. Rodent post-dispersal seed predation in deciduous woodland: Predator response to absolute and relative abundance of prey. *Ecology* **68**:417 – 428.
- Iriarte, J. A., Contreras, L. C. y F. M. Jaksic. 1989. A long-term study of a small-mammal assemblage in the central Chilean matorral. *Journal of Mammalogy* **70**:79-87.
- Jaksic, F. M., Jiménez, J. E., Castro, S. A. y P. Feinsinger 1992. Numerical and functional response of predators to a long-term decline in mammalian prey at a semi-arid Neotropical site. *Oecologia* **89**:90-101.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* **104**:501-524.
- Janzen, D. H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* **13**: 271-282.
- Janzen, D. H. 1983. Dispersal of seeds by vertebrate guts. 232-292pp. *In* D. Futuyma y M. Slatkin. (eds.). *Coevolution*. Sinauer Associates Inc. Publishers. Massachusetts.
- Janzen, D. H. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: Foliage is the fruit. *American Naturalist* **123**:338-353.
- Janzen, D. H. 1986. The eternal external threat. 286-303 pp. *In* Michael E. Soulé (ed). *Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Massachusetts.
- Jiménez, J. A., Hughes, K. A. Alaks, G., Graham, L. y R. C. Lacy. 1994. An experimental study of inbreeding depression in a natural habitat. *Science* **266**:271-273.
- Jones, J. K. y Lawlor, T. E. 1965. Mammals from Isla Cozumel, Mexico, with description of a new species of harvest mouse. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History* **16**:409-419.
- Jones, C., McShea, W. J., Conroy, M. y T. H. Kunz. 1996. Capturing mammals. 115-155 pp. *In* O. E. Wilson, F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rodran y M. S. Foster (eds.). *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals*. Smithsonian Institution Press. Washington y Londres.
- Jones, M., Mandelik, Y. y T. Dayan. 2001. Coexistence of temporally partitioned spiny mice: roles of habitat structure and foraging behavior. *Ecology* **82**:2164-2176.
- Julliot, C. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understory of tropical rain forest. *Journal of Ecology* **85**:431-440.

- Kapos, V., Wandelli, E., Camargo, J. L. y G. Ganade. 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in central Amazonian. 33-44 pp. *In* W. F. Laurence y R. O. Bierregaard (eds.). Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press. Chicago.
- Kelt, D. A., Meserve, P. L., Patterson, B. D. y B. K. Lang. 1999. Scale dependence and scale independence in habitat associations of small mammals in southern temperate rain forest. *Oikos* 85:320-334.
- Kesner, M. H. y Linzey, A. V. 1997. Modeling population variation in *Peromyscus leucopus*: an exploratory analysis. *Journal of Mammalogy* 78:643-654.
- Krebs, C. J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs* 36:239-273.
- Krebs, C. J. y Boonstra, R. 1984. Trappability estimates for mark-recapture data. *Canadian Journal of Zoology* 62:2440-2444.
- Lande, R. 1995. Mutation and conservation. *Conservation Biology* 9:782-791.
- Lee, J. C. 2000. A field guide to the amphibians and reptiles of the Maya world. The lowlands of Mexico, northern Guatemala and Belize. Cornell University Press.
- Leigh, E. G., Wright, S. J., Herrera, E. A. y F. E. Putz. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands: a test of a null hypothesis and some implications. *Evolutionary Ecology* 7:76-102.
- Lewellen, R. H. y Vessey, S. H. 1999. Estimating densities of *Peromyscus leucopus* using live-trap and nestbox censuses. *Journal of Mammalogy* 80:400-409.
- Macouzet, F. T. M., Escalante, P. P., Martínez, M. A., Pozo, C. y de Alba, A. 2000. Isla Cozumel, AICA 178. 95 p. *In* Arizmendi, M. y Márquez, V. L. (eds.). Areas de importancia para la conservación de las aves en México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D. F.
- MacPhee, R. D. E. y Flemming, C. 1999. Requiem æternal: The last five hundred years of mammalian species extinctions. 333-371 pp. *In*: R. D. E. Mac Phee (ed.). Extinctions in near time. Causes, contexts and consequences. Kluwer Academic / Plenum Publishers, Nueva York.
- Madsen, T. y Shine, R. 1996. Seasonal migration of predators and prey - A study of pythons and rats in tropical Australia. *Ecology*. 77:149-156.
- Malcom, J. R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. 207-221 pp. *In* W. F. Laurence y R. O. Bierregaard (eds.). Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of a fragmented communities. University of Chicago Press. Chicago.
- Malcom, J. R. y Ray, J. C. 2000. Influence of timber extraction routes on Central African small-mammal communities, forest structure, and tree diversity. *Conservation Biology* 14:1623-1638.
- Manson, R. H., Ostfeld, R. S. y C. D. Canham. 1998. The effects of tree seed and seedling density on predation rates by rodents in old fields. *Ecoscience* 5:183-190.
- Manson, R. H., Ostfeld, R. S. y C. D. Canham. 2001. Long-term effects of rodent herbivores on tree invasion dynamics along forest-field edges. *Ecology* 82:3320-3329.

- Martínez, R. M. 1991. Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda neotropical. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Martínez-Morales, M. A. 1999. Conservation status and habitat preferences of the Cozumel Curassow. *The Condor* 101:14-20
- Martínez-Morales, M. A. y Cuarón, A. D. 1999. *Boa constrictor*, an introduced predator threatening the endemic fauna on Cozumel Island, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 8: 957-963.
- Mellink, E., Ceballos, G. y M. Luévano. 2002. Population demise and extinction threat of the Angel de la Guarda deer mouse (*Peromyscus guardia*). *Biological Conservation* 108:107-111.
- Meserve, P. 1981. Trophic relationships among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy* 62:304-314.
- Meserve, P. L., Gutiérrez, J. R. y F. M. Jaksic. 1993. Effects of vertebrate predation on a caviomorph rodent, the degu (*Octodon degus*), in a semiarid thorn scrub community in Chile. *Oecologia* 94:153-158.
- Meserve, P. L., Gutiérrez, J. R., Yunger, J. A., Contreras, L. C. y F. M. Jaksic. 1996. Role of biotic interactions in a small mammal assemblage in semiarid Chile. *Ecology* 77:133-148.
- Meserve, P. L., Milstead, W. B., Gutiérrez, J. R. y F. M. Jaksic. 1999. The interplay of biotic and abiotic factors in a semiarid Chilean mammal assemblage: results of a long-term experiment. *Oikos* 85:364-372.
- Mittermeier, R. A. y Goettsch, C. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. 63-73 pp. *In* J. Sarukhán y R. Dirzo (eds.). México ante los retos de la biodiversidad. CONABIO, México.
- Mueller-Dombois, D. y ElleMBERG, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons, Nueva York.
- Munger, J. C. y Brown, J. H. 1981. Competition in desert rodents: an experiment with semipermeable exclosures. *Science* 211:510-512.
- Murray, K. 1988. Avian seed dispersal of three Neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monographs* 58:271-298.
- Mushinsky, H. R. 1987. Foraging ecology. 302-334 pp. *In* R. A. Seigel, J. T. Collins y S. S. Novak (eds.). Snakes, ecology and evolutionary biology. McGraw-Hill, Nueva York.
- Myers, N. 1997. Global Biodiversity II. Losses and Threats. 123-158 pp. *In* G. K. Meffe y C. R. Carroll (eds.) Principles of Conservation Biology. Sinauer Associates, Inc. E.U.A.
- Núñez-Farfán, J. y Dirzo, R. 1988. Whithin-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. *Oikos* 51:274-284.
- Ostfeld, R. S. 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *American Naturalist* 126:1-15
- Paine, R. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100: 65-75.
- Pimm, S. L. 1996. Community stability and structure. 309-329 pp. *In* Michael E. Soulé (ed). Conservation Biology. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Massachusetts.
- Pizo, M. 1997. Seed dispersal and predation in two populations of *Cabrlea canjerana*

- (Meliaceae) in the Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **13**:559-578.
- Price, M. V. 1978. The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. *Ecology* **59**:910-921.
- Primack, R. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates Inc, E. U. A.
- Reed, J. M., Doerr, P. D. y J. R. Walters. 1986. Determining minimum population size for birds and mammals. *Wildlife Society Bulletin* **14** :255-261.
- Reid, D. G., Krebs C. J. y A. Kenney. 1995. Limitation of collared lemming population growth at low densities by predation mortality. *Oikos* **73**:387-398.
- Reid, F. A. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico*. Oxford University Press. Nueva York.
- Rodda, G. H. y Fritts, T. H. 1992. The impact of the introduction of the colubrid snake *Boiga irregularis* on Guam's lizards. *Journal of Herpetology* **26**:166-174.
- Rodda, G. H., Fritts, T. H. y D. Chiszar. 1997. The disappearance of Guam's wildlife. *BioScience* **47**:565-574.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., Baughman, S., Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O'Neil, P., Parker, I. M., Thompson, J. N., y S. G. Weller. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review in Ecology and Systematics* **32**:305-332.
- Sánchez-Cordero, V. y Martínez-Gallardo R. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **14**:139-151.
- Savidge, J. A. 1987. Extinction of an island forest avifauna by an introduced snake. *Ecology* **68**:660-668
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* **185**:1046-1042.
- Schupp, E. W. 1983. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* **76**:525-530.
- Seamon, J. O. y Adler, G. H. 1999. Short-term use of a space by a Neotropical forest rodent, *Proechimys semispinosus*. *Journal of Mammalogy* **80**:899-904.
- SEMARNAT. 2002. NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental, Especies nativas de México de flora y fauna silvestres -Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación* **marzo**:1-85. México D. F.
- Siegel, S. y Castellan, N. J. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill. Singapur.
- Skupski, M. P. 1985. Population ecology of the western harvest mouse, *Reithrodontomys megalotis*: A long-term perspective. *Journal of Mammalogy* **76**:358-367.
- Smith, F. A. 1992. Evolution of body size among woodrats from Baja California, Mexico. *Functional Ecology* **6**:265-273.
- Smith, F. A., Bestelmeyer, B. T. Biardi, J. y M. Strong. 1993. Anthropogenic extinction of the endemic woodrat, *Neotoma bunkerii* Burt. *Biodiversity Letters* **1**:149-155.
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a Neotropical forest. *American Naturalist* **104**:25-35.

- Smythe, N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of Neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Annual Review in Ecology and Systematic* **17**:169-188.
- Sork, V. L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology* **68**:1341-1350.
- Soulé, M. 1990. The onslaught of alien species, and other challenges in the coming decades. *Conservation Biology* **4**:233-239.
- Stiling, P. 1996. *Ecology: Theories and applications*. 2ª ed. Prentice Hall, E. U. A.
- Strong, D. R. 1977. Epiphyte loads, treefalls and perennial forest disruption: a mechanism for maintaining higher species richness in the tropics without animals. *Journal of Biogeography* **4**:215-218.
- Sullivan, T. P. 1977. Demography and dispersal in island and mainland populations of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. *Ecology* **58**:964-978.
- Téllez, V. O., Cabrera, E., Linares, E. y Bye, R. 1993. *Las plantas de Cozumel. Guía botánico-turística de la Isla de Cozumel, Quintana Roo*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Terborgh, J. 1988. The big things that run the world - A sequel to E. O. Wilson. *Conservation Biology* **2**:402-403.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forest. *Biotropica* **24**:283-292.
- Terborgh, J. y Wright, J. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two Neotropical forests. *Ecology* **75**: 1829-1833.
- Terborgh, J., Losos, E., Riley, M. P. y M. B. Riley 1993. Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an Amazonian forest. *Vegetatio* **107/108**:375-386.
- Thompson, J. 1989. Concepts of coevolution. *Trends in Ecology and Evolution* **4**:179-183.
- Tiffney, B. H. 1984. Seed size, dispersal syndromes, and the rise of the angiosperms: evidence and hypothesis. *Annals of the Missouri Botanical Gardens*. **71**:551-576.
- Tomblin, D. C. y Adler, G. H. 1998. Differences in habitat use between two morphologically similar tropical forest rodents. *Journal of Mammalogy* **79**:953-961.
- UICN. 2002. The 2000 IUCN red list of threatened species. www.redlist.org.
- Vázquez, L. B., Medellín, R. A. y Cameron, G. N. 2000. Population and community ecology of small rodents in montane forest of western Mexico. *Journal of Mammalogy* **81**:77-85.
- Wilson, E. O. 1992. *The diversity of life*. W. W, Norton & Company. Nueva York.
- Wilson, K. R. y Anderson, D. R. 1985. Evaluation of two density estimators of small mammal population size. *Journal of Mammalogy* **66**:13-21.
- Wolfe, B. L. 1982. *Oryzomys palustris*. *Mammalian species* **176**:1-5.
- Zarza, V. H. 2001. *Estructura de la comunidad de pequeños mamíferos en diversos hábitats en la Selva Lacandona, Chiapas, México*. Tesis de Licenciatura, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.