



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**
Instituto de Ecología

**Estructura de comunidades y uso de
hábitat de pequeños mamíferos de una
selva baja en el Oeste de México.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(Biología Ambiental)**

PRESENTA

Yolanda Domínguez Castellanos

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Gerardo Jorge Ceballos González

México, D. F.

2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

La realización de esta tesis fue gracias al apoyo financiero de CONACyT, DGEP, Fundación Telmex e Idea Wild.

Chamela, muchas gracias por los 10 años agradables en donde me dejaste crecer y conocer la vida en el campo, por sentirme un integrante más en esa inmensa tierra en ese lugar tan bello, con tus paisajes, animales y plantas. Por dejarme ver y recrearme en los mas bellos y por los más puros y sublimes colores de los amaneceres y atardeces... Muchas gracias.

AGRADECIMIENTOS

Primeramente, agradezco a CONACyT, DGEP, Fundación Telmex por el apoyo financiero para la realización de la tesis y por el material otorgado por la Fundación Idea Wild ya que con su apoyo pude realizar dicha tesis.

Agradezco a mi tutor el Dr. Gerardo Ceballos por su apoyo y confianza para la realización de la tesis. Asimismo a mi comité tutorial el Dr. Gerardo Ceballos, el Dr. Rodrigo Medellín y al Dr. Joaquín Arroyo por los comentarios y observaciones realizadas al manuscrito. A los miembros del jurado el Dr. Victor Sánchez-Cordero, el Dr. Gerardo Ceballos, el Dr. Joaquín Arroyo, la M. en C. Livia León y al Dr. Rodrigo Medellín.

Agradezco también a todos mis amigos y colaboradores de campo que compartieron de alguna manera los días de cansancio y noches de desvelos (Carlos Domínguez, Juan Cruzado, Javier Flores, Elizabeth Martínez, Beatriz Hernández, Melissa López) por la donación gratuita de sangre a los mosquitos y garrapatas, por las caídas y tropezones en el campo, además de las agradables tardes en la playa. Muchas gracias a todos ellos porque sin su colaboración no podría haber rastreado a todos los ratoncitos en el campo.

Gracias a todas las personas que compartieron momentos agradables conmigo en Chamela y me hicieron sentirme como en casa, a la Sra. Elena, Lucia, Sra. Eva, Ricardo, Enrique, al Sr. Landin, al Sr. Vidrio y a todos por su apoyo y una disculpa a los que de alguna manera omiti su mencionarlos pero siempre les estare agradecida.

Agradezco a mis amigos y compañeros del laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre: Andrea, María, Betty, Luli, Melissa, Juan, Heliot,

Cuau, Chucho, Pablo y Rurik. También agradezco a mis amigos de la escuela que de igual manera me han dado animos para seguir en este caminar y llegar a la meta: Gaby, Paty, Angeles (gracias por mis dibujos, no hubiera terminado yo sola), Bety, Gisselle, Toño, Francisco, Fernando y Xavier.

Agradezco a mi familia principalmente a mi mamá que después de tantos años de salir al campo por fin puede sentirse tranquila de saber que ya no corro aventuras riesgosas en la inmensidad de la selva. Igualmente a mi hermano por su esfuerzo y tenacidad, gracias por no rendirte a pesar del cansancio aunque se cayera el cielo, hiciera demasiado calor o estuvieras muy desvelado siempre me estuviste apoyando.

Finalmente y en especial quiero dar las gracias a la persona que hace que mis días nublados se vuelvan soleados, que hace que mis momentos tristes se conviertan en los más felices y que mi corazón lo tiene guardado en un lugar muy especial, junto al suyo con todo mi amor... al amigo incondicional y compañero que deseo tener en mi vida, Alam.

ÍNDICE

RESUMEN

ABSTRACT

INTRODUCCIÓN GENERAL **1**

Literatura Citada **3**

CAPÍTULO I. Variabilidad Temporal y Espacial en la Estructura de la Comunidad

Introducción 6

Objetivo e Hipótesis 9

Métodos y Área de Estudio 10

Resultados 14

Discusión 20

Conclusión 28

Literatura Citada 30

CAPÍTULO II. Uso de Hábitat de los Roedores Arborícolas en Chamela, Jalisco.

Introducción 36

Objetivos e Hipótesis 38

Métodos y Área de Estudio 39

Resultados 41

Discusión 50

Conclusión 55

Literatura Citada 56

CONCLUSIÓN GENERAL **62**

Apéndice I. (Capítulo II) Mapas de los recorridos de cada especie. 63

Apéndice II. (Capítulo II) Fotografías de cada una de las especies arborícolas y rastros.65

RESUMEN

La estructura de una comunidad afectada por cambios temporales y espaciales se refleja en la composición y abundancia de especies. Evalué la variabilidad temporal y espacial de la comunidad de pequeños mamíferos y el uso de hábitat de roedores arborícolas en Chamela, Jalisco. Considerando dos tipos de vegetación predominantes. Utilicé una base de datos con información de la precipitación y de roedores de 15 años, además use polvos fluorescentes para el uso de hábitat. Encontré una abundancia anual de 1,625 individuos, las especies fueron *Tlacuatzin canescens*, *Megasorex gigas*, *Spilogale pygmaea*, *Liomys pictus*, *Oryzomys melanotis*, *O. couesi*, *Nyctomys sumichrasti*, *Reithrodontomys fulvescens*, *Osgoodomys banderanus*, *Peromyscus perfulvus*, *Baiomys musculus*, *Sigmodon mascotensis* y *Xenomys nelsoni*. La composición fue igual para ambas selvas, selva mediana fue más rica y diversa en especies que selva baja. La variabilidad temporal fue significativa en poslluvias y la espacial en selva mediana. Capturé 124 individuos de *O. banderanus*, *N. sumichrasti*, *P. perfulvus* y *X. nelsoni* obteniendo 136 rastros. En distancias máximas, *O. banderanus* recorrió 45 m, *N. sumichrasti* 49.5 m, *P. perfulvus* 38 m y *X. nelsoni* 30 m. En selva baja, durante secas recorrieron en suelo y en lluvias en árboles. En selva mediana tanto en secas como en lluvias recorrieron en suelo y en árboles. En secas los usos de hábitat fueron iguales; en lluvias, buscaron refugios y escapaban. La estructura de la comunidad mostró variación a largo plazo en composición y riqueza. Chamela, por sus características permitió que las especies presentaran uso diferencial del hábitat.

ABSTRACT

The community structure is affected by temporal and spatial changes in composition and abundance of species. I evaluated the temporal and spatial variability of the community of small mammals and the habitat use of arboreal rodents in Chamela, Jalisco. In the tropical semideciduous forest (TSF) and tropical dry forest (TDF). I used a data base of the last 15 years of precipitation and rodents and also fluorescent pigments for the habitat use. I found an abundance of 1,625 individuals; the species were *Tlacuatzin canescens*, *Megasorex gigas*, *Spilogale pygmaea*, *Liomys pictus*, *Oryzomys melanotis*, *O. couesi*, *Nyctomys sumichrasti*, *Reithrodontomys fulvescens*, *Osgoodomys banderanus*, *Peromyscus perfulvus*, *Baiomys musculus*, *Sigmodon mascotensis* and *Xenomys nelsoni*. The composition was similar for two forests; the TSF was more rich and diverse in species than TDF. The temporal variability was significant in post-rainfall and the spatial in TSF. I captured 124 individuals of *O. banderanus*, *N. sumichrasti*, *P. perfulvus* and *X. nelsoni*, obtaining 136 trails. In maximum distances *O. banderanus* crossed 45 m, *N. sumichrasti* 49.5 m, *P. perfulvus* 38 m and *X. nelsoni* 30 m. During dry season in TDF, there were more trails in the ground than in the trees and during the rainfall there were more trails in the trees than in the ground. In the TSF the trails were the same, during two seasons in ground and trees. In dry season, the habitat use was the same and the rainfall season they searched refuges and escaped. The community structure showed a long-term variation in composition and richness. Chamela by its characteristic allowed that species showed differential use of the habitat.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los bosques secos del Neotrópico, abarcan una gran porción del Continente Americano, desde México hasta Argentina, se diferencian de los bosques lluviosos y de los semidecíduos por la cantidad de precipitación anual y por el tipo de estacionalidad (Ceballos, 1995). Los bosques secos se caracterizan por presentar una marcada estacionalidad y una baja cantidad de lluvia durante la temporada seca, las plantas cesan sus actividades vegetativas pero muchas especies de árboles con flor maduran sus frutos y dispersan sus semillas. En la temporada de lluvias el bosque aparentemente es uniformemente verde y las especies de animales pueden migrar a refugios para protegerse de los depredadores (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Ceballos, 1995; Janzen, 1988).

La introducción de especies exóticas y el incremento de las actividades agrícolas y ganaderas han contribuido a que la distribución de todos los bosques sea reducida y fragmentada, representando ahora el 42% de la cobertura vegetal mundial (Ehrlich y Ceballos, 1997; Murphy y Lugo, 1986; Ceballos, 1993; Harrington *et al.*, 2001; Jhonson *et al.*, 2002; Soulé, 1986). Dentro de los más afectados se encuentran los manglares, los bosques mesófilos y las selvas bajas o bosques secos (Ceballos *et al.*, 2002; Velásquez *et al.*, 2000). En México es uno de los ecosistemas con una diversidad biológica alta, las cuales representan el 17% de la cobertura vegetal (Rzedowski, 1998). Su distribución es en la vertiente del Pacífico desde el sur de Sonora hasta Chiapas, con áreas ricas en especies endémicas del país. Se caracterizan por presentar una

marcada estacionalidad la cual varía con el régimen de lluvia (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Castellanos *et al.*, 1989).

Por serias amenazas de destrucción y fragmentación no se encuentra adecuadamente protegida. En ellos se encuentran aproximadamente 161 especies endémicas de México de las cuales 40 son exclusivamente de las selvas bajas. Las especies representativas son el ratón tlacuache (*Tlacuatzin canescens*), el ratón (*Osgoodomys banderanus*), la rata (*Hodomys alleni*), la musaraña mexicana (*Megasorex gigas*), los murciélagos (*Balantiopteryx plicata*, *Musonycteris harrisoni*, *Artibeus hirsutus* y *Rhogeessa alleni*), la tuza (*Pappogeomys bulleri*); el zorrillo pigmeo (*Spilogale pygmaea*), la ardilla de Colima (*Sciurus colliae*), la rata de Magdalena (*Xenomys nelsoni*) y la liebre tropical (*Lepus flavigularis*; Ceballos *et al.*, 2005; Ceballos y Miranda, 2000). En particular en la región del Pacífico, la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, es una de las reservas que alberga a la mayoría de estas especies que conforman a una comunidad de 13 pequeños mamíferos en los dos tipos de vegetación predominantes del área, los cuales son la selva baja caducifolia y la selva mediana subperennifolia.

Por una parte el conocer como se encuentran las comunidades de pequeños mamíferos en diferentes sitios como los bosques templados, selvas altas, selvas secas, sitios perturbados o sitios sometidos a un tipo de manipulación se llevado a cabo estudios en periodos cortos de tiempo de uno o dos años observando como es el comportamiento de la comunidad cuando se adiciona alimento, manipular el tipo de recursos alimenticios, el uso de hábitat con el grado de perturbación por un fenómeno climático o por la actividad humana (Ceballos, 1989; Collet *et al.*, 1975; Medellín, 1992; Mendoza, 1997; Vázquez *et al.*, 2000; Zarza, 2001; Gómez, 2004 y Mena, 2004).

Cuando se cuenta con el financiamiento, la perseverancia e infraestructura adecuadas se pueden realizar estudios con mayor número de años. Un estudio ecológico a largo plazo requiere mínimo 20 años o un tiempo adecuado para conocer los cambios de las respuestas de la comunidad a estudiar (Towsend *et al.*, 2000). Es así, que la importancia de llevar a cabo estudios a largo plazo permiten conocer los cambios temporales de la abundancia de las especies que ocurren a lo largo del tiempo y que estas difieren en los patrones estacionales por ser no cíclicos (Brown *et al.*, 2001; Morin, 1999). Estos patrones a largo plazo ocurren sobre escalas de tiempo de muchos años en donde se observa como las especies crecen y menguan en abundancia durante la sucesión del sitio o en respuesta a los cambios climáticos. Es así que las especies frecuentemente difieren en el tiempo de llegada o en actividad máxima dentro de la comunidad y las diferencias fenológicas, en conjunto crean interacciones interespecíficas que dependen de los patrones temporales de estas especies animales (Lomnicki, 1988).

Por lo que es importante estudiar a largo plazo, durante 15 años, el efecto de la heterogeneidad ambiental en la estructura de la comunidad de pequeños mamíferos y el uso de hábitat de las especies de roedores arborícolas en dos principales temporadas del año en las selvas secas del Pacífico en Chamela, Jalisco.

LITERATURA CITADA

- Bullock, S. H. y J. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22:22-35.
- Brown, J. H., T. G. Whitham, S.K.M. Ernest y C. A. Gehring. 2001. Complex species interactions and the dynamics of the ecological systems: Long-Term experiments. *Science*, 293:643-650.
- Castellanos, A. E., H. A. Mooney, S. H. Bullock, C. Jones y R. Robichaux. 1989. Leaf, stem, and metamer characteristics of vines in a tropical deciduous forest in Jalisco, Mexico. *Biotropica*, 21:41-49.
- Ceballos, G. 1993. Especies en peligro de extinción. *Ciencias*, 7:5-10.

- Ceballos, G. 1989. *Population and community ecology of small mammal from tropical deciduous and arroyo forest in western Mexico*. Unpublished Ph. D. Thesis, University of Arizona, Tucson, Arizona.
- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in neotropical dry forests. Pp. 195-220. en: *Tropical Deciduous Forest* (S., Bullock, E.; Medina y H. Mooney, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 2000. *Guía de campo de los Mamíferos de la Costa de Jalisco, México*. Fundación Ecológica de Cuixmala, A. C. Instituto de Ecología e Instituto de Biología, UNAM. México.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y R. Medellín. 2002. Mamíferos de México. Pp. 377-413. en: *Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales* (G. Ceballos y J. A. Simonetti, eds.). CONABIO-UNAM, México.
- Ceballos, G. J. Arroyo-Cabrales, R. A. Medellín, L. Medrano y G. Oliva. 2005. Diversidad y Conservación de los mamíferos de México. Pp. 21-49 en: *Los mamíferos silvestres de México*. (Ceballos, G. y G. Oliva, coords.) Fondo de Cultura Económica y CONABIO.
- Collett S. F., C. Sánchez Hernández, K. A. Shum Jr., W. R. Teska y R. H. Baker. 1975. Algunas características poblacionales demográficas de pequeños mamíferos en dos hábitats mexicanos. *Anales del Instituto de Biología Serie Zoología, UNAM*. (1):101-124.
- Ehrlich, P. y G. Ceballos. 1997. Población y medio ambiente ¿Qué nos espera?. *Revista Ciencia*, 48:19-30.
- Gómez N. A. 2004. *Ecología de pequeños mamíferos post fenómeno "El Niño" en la Selva Lacandona, Chiapas*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Harrington, G. N., A. N. D. Freeman y F. H. J. Crome. 2001. The effects of fragmentations of an Australian tropical rain forest on populations and assemblages of small mammals. *Journal of Tropical Ecology*, 17:225-240.
- Janzen, D. H. 1988. Tropical Dry Forest. The most endangered major tropical ecosystem. Pp. 130-137. en: *Biodiversity*. (Wilson, E. ed.). National Academic Press.
- Jhonson, R., J. W. H. Ferguson, A. S. Van Jaarsveld, G. N. Bronner y C. T. Chimimba. 2002. Delayed responses of small mammal assemblages subject to afforestation-induced grassland fragmentation. *Journal of Mammalogy*, 83:290-300.
- Lomnicki, A. 1987. Spatial and temporal heterogeneity and stability of ecological systems. Pp. 189-204. *Population ecology of individuals*. (R. M. May, ed.) Princeton University Press, Lawrenceville.
- Medellin, R. A. 1992. *Community ecology and conservation of mammals in a Mayan tropical rainforest and abandoned agricultural field*. Tesis de Doctorado. University of Florida, Gainesville, Florida.
- Mena, A. J. L. 2004. *Diversidad y distribución de mamíferos pequeños no voladores en un gradiente altitudinal en la vertiente del Pacífico de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM.

- Mendoza, M. A. D. 1997. Efecto de la adición de alimento en la dinámica de poblaciones y estructura de comunidades de pequeños mamíferos en un bosque tropical caducifolio. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Morin, P.J. 1999. *Community Ecology*. Blackwell Science, Inc. Massachusetts.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review Ecology and Systematics*, 17:67-88.
- Soulé, M. 1986. Patterns of diversity and rarity. Pp. 117-121. en: *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. (M. Soulé, ed.). Sinauer Associates, Sunderland, M.A.
- Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Pp. 129-145. en: *Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución*. (T.P. Ramamoorthy; R. Bye; A. Lot y J. Fa, eds.). Instituto de Biología, UNAM.
- Townsend, C. R., J. L. Harper y M. Begon. 2000. *Essentials of Ecology*. Blackwell Science, Inc. Massachusetts.
- Vázquez L. B., R. A. Medellín y G. N. Cameron. 2000. Population and community ecology of small rodents in montane forest of Western México. *Journal of Mammalogy*, 8(1):77-85.
- Velázquez, A., V. Toledo y I. Luna. 2000. Mexican Temperate Vegetation. Pp. 573-592. en: *North American Terrestrial Vegetation*. (M. G. Barbour y W. D. Billings, eds.). Cambridge, University Press, USA.
- Zarza, H. V. 2001. Estructura de las comunidades de pequeños mamíferos en diversos hábitats en la selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. FES Iztacala, UNAM.

CAPÍTULO I. VARIACIÓN TEMPORAL Y ESPACIAL EN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

INTRODUCCIÓN

En una comunidad ecológica, la estructura está conformada por atributos como la composición, la riqueza y la abundancia de las especies, que son afectadas por los cambios temporales y espaciales que ocurren por el efecto de las condiciones ambientales (Brown *et al.*, 2001; Brown y Heske, 1990; Diffendorfer *et al.*, 1996; Krebs, 1985; Lekve *et al.*, 2002).

Particularmente, en los ambientes terrestres, se presenta una heterogeneidad ambiental, que esta generada principalmente por las variaciones temporales y espaciales tanto en el clima como en la geomorfología. La variabilidad generada en las condiciones abióticas, limita la distribución de las poblaciones animales, directamente afecta sus ciclos de vida e indirectamente los tipos de estructura, fenología y productividad de la vegetación (Watkins y Wilson, 1994; Wolda, 1988).

La estacionalidad climática y la complejidad del hábitat originan una influencia en las condiciones del sitio; ya que la fuerza ecológica y evolutiva se va dando a través del tiempo (Andrewartha y Birch, 1954; August, 1983). En estudios recientes, tanto teóricos como empíricos, la heterogeneidad climática juega un papel preponderante en los niveles poblacionales, de comunidades y de ecosistemas (Ceballos, 1989; Lomnicki, 1988; Townsend *et al.*, 2000). Para entender la naturaleza de las relaciones entre la heterogeneidad y los procesos en estos niveles ecológicos es importante identificar cómo sus componentes responden a las variabilidades temporal y espacial (Brown *et al.*, 2001; Lomnicki, 1988; Morin, 1999).

Estas dinámicas están fuertemente influenciadas por las condiciones abióticas como la precipitación o bióticas como la disponibilidad de alimento y las interacciones de competencia, depredación y parasitismo (Ernest *et al.*, 2000; Flowerdew *et al.*, 2004; Jhonson *et al.*, 2002; Lima *et al.*, 2002; Townsend *et al.*, 2000).

Específicamente, la heterogeneidad puede afectar la diversidad, la coexistencia de especies y las interacciones depredador-presa (Townsend *et al.*, 2000), la selección de hábitat y el uso de espacio (Gentile y Cerqueira, 1995; Meserve, 1977; Wells *et al.*, 2004), las dinámicas poblacionales y la demografía (Lima *et al.*, 2003), la reproducción, las historias de vida y las redes tróficas (Ernest *et al.*, 2000).

Con ésta estacionalidad climática, surgen cambios tanto en la fenología como en la disponibilidad de alimento, específicamente en la estación de lluvias, ya que los cambios en la cantidad y en los patrones de distribución temporal originan que la reproducción, los movimientos locales, los cambios en la dieta y la migración, generen respuestas comunes en los mamíferos tropicales. Es así, que la reproducción es altamente estacional aún más en los bosques tropicales deciduos ya que tienden a estar más relacionados con la estacionalidad a diferencia de los bosques lluviosos que se encuentran climáticamente más estables (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Ceballos, 1989, 1990; Owen, 1990; M'Closkey, 1972). Asimismo, las fluctuaciones de la comunidad son más severas y la probabilidad de la extinción local es aún más grande en los hábitats estructuralmente más complejos, estables y más productivos (Viveiros, 2003; Wells *et al.*, 2004).

En los años en que el Fenómeno de El Niño se presenta, en intervalos de 2 a 7 años los patrones climáticos se modifican del sitio, es decir, durante periodos de 12 a 18 meses se muestran intensas sequías o lluvias (Brown y Ernest, 2002; Lima *et al.*, 1999; Stenseth *et al.*, 2002). Esta variación tiene importantes consecuencias en la dinámica de las poblaciones de una comunidad, con implicaciones inclusive para su conservación.

Los estudios realizados en ambientes templados, que también presentan una heterogeneidad que afecta a las comunidades ecológicas, sin embargo, en los trópicos éstos son pobremente conocidos. Una de las razones es la falta de estudios en las zonas tropicales ya que los ecólogos asumen que los organismos tropicales, experimentan una estabilidad climática en los ambientes y presentan interacciones bióticas semejantes a la competencia y a la depredación (Ceballos, 1995; M'Closkey, 1972). Esto ha cambiado en las últimas décadas ya que el conocimiento se ha incrementado en las regiones tropicales, ecosistemas con una estacionalidad marcada muy particular y anualmente una sequía prolongada más que una sequía temporal.

Como se ha mencionado la estacionalidad, en las regiones templadas es generada principalmente por la temperatura permitiendo que los ritmos temporales de plantas y los ciclos de vida animal sean más estables y tengan un flujo constante dentro de la comunidad permitiendo que las especies se especialicen en varios nichos (Owen, 1990) a diferencia de las regiones tropicales donde afectadas por la precipitación y afecta los animales presentan movimientos locales o regionales, cambian sus patrones de actividad, de dieta, la acumulación de recursos y con adaptaciones fisiológicas para la obtención de agua (Ceballos, 1995; Townsend *et al.*, 2000).

Específicamente en México, las regiones tropicales se encuentran en la vertiente del Pacífico, estas son denominadas como bosques tropicales deciduos o selvas bajas que se encuentran localizados principalmente en las laderas y bosques subperennifolios o selvas medianas asociadas a los cursos de agua temporal o permanente, ambos sitios están sometidos a las mismas condiciones climáticas, pero la diferencia está dada por su estructura, composición taxonómica, productividad, fenología y topografía que generan que la precipitación esté limitada y pueda acumularse en los arroyos profundos.

Objetivos e Hipótesis

Por lo tanto, la variabilidad de las selvas no simplemente es por un gradiente del incremento de la complejidad estructural espacial sino por un decremento temporal estacional debido a la variabilidad en la cantidad de agua en la región de la selva mediana. Esto provee de un ambiente con una heterogeneidad en la cual se puede comparar y evaluar los impactos en los procesos de las poblaciones y la comunidad.

El interés de este estudio es describir como la heterogeneidad del hábitat tiene una influencia en la comunidad de pequeños mamíferos en dos tipos de selvas con características diferentes sometidas a las mismas condiciones climáticas durante 15 años. Conociendo como es la variación temporal y espacial de la estructura de la comunidad de las especies considerando la abundancia, la riqueza y la composición de especies de las dos selvas adyacentes.

También, se ha mencionado que las selvas tropicales de la región del Pacífico, en especial en Chamela, Jalisco; presentan diferencias en su distribución, estructura de la vegetación, diferencia en especies, características específicas y tipo de selva presentando una variación estacionalidad climática lo que conlleva a que si la variación temporal y espacial de la estructura de la comunidad se da en periodos cortos de igual manera se puede ver reflejada en periodos largos.

Las selvas del trópico están sometidas al mismo cambio climático lo que propician una estacionalidad marcada entre la temporada de secas, de lluvias y de poslluvias, y además las condiciones de ambas selvas no son las mismas y responden de diferente manera. Esta estacionalidad se refleja principalmente en la disponibilidad de recursos generando cambios mayores a nivel espacial que a nivel temporal en la composición y riqueza de especies. En

cambio el efecto de la estacionalidad en la abundancia de individuos por especie será mayor a nivel temporal que espacial.

Finalmente, como la variación en la estructura de la comunidad esta influenciada principalmente por la precipitación, se podrá observar que durante los 15 años, habrá una variación en los patrones estacionales y anuales de la estructura considerando si se registran años secos o los años lluviosos.

MÉTODO

Área de estudio

El estudio se desarrolló en la Estación de Biología Chamela, que forma parte de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, en el estado de Jalisco. La estación tiene un área de 3,370 hectáreas y se localiza a los 19° 30' N y 105° 03' O (Bullock, 1986; Ceballos y Miranda, 2000; Lott *et al.*, 1987). La altitud varia de 20 a 500 m.s.n.m., la topografía consiste de laderas y cursos de agua temporales. El clima se caracteriza por una marcada estacionalidad y a lo largo del año se presentan tres temporadas: lluvias (julio a octubre), poslluvias (noviembre a febrero) y secas (marzo a junio), cabe aclarar que las temporadas pueden variar de acuerdo a la cantidad de lluvia. La temperatura promedio es de 24.9° C y la precipitación promedio mensual es de 748 mm (Bullock, 1986; Castellanos *et al.*, 1989; Ceballos *et al.*, 1999). Los tipos de vegetación predominante son: la selva baja caducifolia, que se encuentra distribuida en lomeríos; con un estrato arbóreo que alcanza alturas entre los 4 y 15 mts, un estrato arbustivo que se presenta sobre todo en las laderas y un estrato herbáceo que se desarrolla solamente durante la temporada de lluvias; el otro tipo, la selva mediana subperennifolia se encuentra en las cercanías de los arroyos permanentes y de

temporal, presenta dos estratos arbóreos: uno hasta 15 mts y otro entre 25 y 40 mts (Ceballos y Miranda, 1986, 2000; Lott *et al.*, 1987; Martínez-Yrizar *et al.*, 1996). Además cuenta con los estratos arbustivo, herbáceo y enredaderas leñosas que difieren de los presentes en la selva baja (Lott, 1985; Bullock y Solís-Magallanes, 1990).

Muestreo

Se utilizaron seis cuadrantes de media hectárea, 4 en la selva baja con 64 trampas y 2 en la selva mediana de 95 y 85 trampas, respectivamente. Las trampas tenían una disposición espacial de 8 x 8 metros de separación. Se colocaron sólo en suelo para la selva baja y tanto en suelo como en árboles para la selva mediana. Las trampas se cebaron con una mezcla de crema de cacahuate, avena y vainilla. Se dejaron en los sitios por tres noches consecutivas durante la fase de la luna nueva. A los individuos capturados se les tomó datos de la fecha y sitio de captura, especie, peso, sexo, condición reproductiva, para hembras: si se encontraron preñadas o lactantes, en el caso de los machos: con testículos semiescrotados o escrotados; finalmente se marcaron con la técnica de ectomización de falanges siguiendo un número progresivo para cada una de las especies (Mendoza, 1997).

En cada una de las figuras los años estarán identificados por un número progresivo, por ejemplo para 1990 corresponde el número uno y así consecutivamente.

Variación temporal y espacial

Para conocer los patrones temporales y espaciales de la comunidad de los pequeños mamíferos, se utilizó una base de datos de 15 años (1990 a 2004), la cual contiene registros de datos mensuales (1990 a 1994) y bimensuales (1995 a 2004). Asimismo, se contó con los

datos de los registros de precipitación para la estación más cercana durante estos años (Estación Meteorológica de Chamela).

Se calcularon los esfuerzos de muestreo y los éxitos de captura para cada uno de los años. Para determinar si los datos presentaban una distribución normal o no, se realizó un análisis preliminar con la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Posteriormente se compararon las abundancias por hábitat y el número de especies por hábitat mediante un análisis de variancia y, al encontrar diferencias significativas, se utilizó la prueba de comparación múltiple de Tukey (HSD) para comparar cual es el grupo que mostró la diferencia (Statistica 6.0).

Diversidad y Riqueza de especies

Para calcular la diversidad (α) de las especies de roedores de cada tipo de vegetación, se utilizó el Índice de Diversidad de Shannon–Wiener (H'), el cual asume que los individuos fueron muestreados al azar y que todas las especies estuvieron representadas en la muestra, además, de la riqueza de especies (S) y la equitatividad (J') (Biodiversity Pro Versión 2, 1997; Magurran, 1988).

También se calculó la diversidad máxima (H' máx) que representó la diversidad de todas las especies de la comunidad con igual abundancia, mientras que la equitatividad (J') indica como están distribuidos los individuos entre las especies y representó el valor entre la diversidad observada y la diversidad máxima (Krebs, 1985). Para probar si las diversidades de las dos poblaciones son iguales se utilizó la prueba de t de Hutchenson (Zar, 1984; Magurran, 1988).

Se realizaron correlaciones de Spearman (r^2) para observar que variable era la más afectada por la precipitación, se consideró la precipitación acumulada y la precipitación promedio con la abundancia absoluta, la riqueza, la diversidad y la diversidad máxima. Se

realizó una clasificación de acuerdo a los datos históricos que se tienen de las temporadas, es decir, en secas se consideraron los meses de febrero a mayo, en lluvias de junio a septiembre y en poslluvias de octubre a enero. Las correlaciones que se realizaron fueron para todos los 15 años, por las tres temporadas, los dos hábitats, además se realizó una separación de los años más secos y de los más lluviosos, considerando una precipitación anual acumulada mayor de 3,000 mm (SPSSWIN 11.0.0, 2001).

Posteriormente, se observó que para obtener algo más real de cómo afecta la precipitación a la comunidad, se consideró los meses más lluviosos y así reacomodar las tres categorías de las temporadas, los meses fueron secos (2 a 4 meses), lluviosos (5 a 6 meses) y de poslluvias (3 a 4 meses). Igualmente se consideraron las variables anteriormente mencionadas realizando las correlaciones para los 15 años, los años secos y años lluviosos, las tres temporadas y los dos hábitats (SPSSWIN 11.0.0, 2001).

Para calcular la Diversidad β , que es una medida de la similitud o reemplazamiento de las especies entre hábitats, se mide la tasa de cambio de las especies cuando pasan de un hábitat a otro (Magurran, 1988; Moreno, 2001). Se utilizaron dos métodos para la similitud de especies: el cuantitativo (Índice de Similitud de Morisita-Horn) el cual estuvo fuertemente influenciado por la riqueza de especies y al tamaño de las muestras que son altamente sensibles a la abundancia de las especies más abundantes (Magurran, 1988), y el método cualitativo (o radio de correlación) que compara la composición de especies en los dos tipos de vegetación (Morales, 2000).

RESULTADOS

Composición de especies

Dentro de los 15 años de muestreo, se observó que 1997 registró el mayor éxito de captura. Se capturaron 13 especies, las cuales fueron: un marsupial (*Tlacuatzin canescens*), un insectívoro (*Megasorex gigas*), un carnívoro (*Spilogale pygmaea*) y 10 roedores (*Liomys pictus*, *Oryzomys melanotis*, *O. couesi*, *Nyctomys sumichrasti*, *Reithrodontomys fulvescens*, *Osgoodomys banderanus*, *Peromyscus perfulvus*, *Baiomys musculus*, *Sigmodon mascotensis* y *Xenomys nelsoni*). El mayor número de especies se presentó en 1995 con 12 especies. La curva acumulativa de especies mostró que el 66.6% de los años presentaron un total de 13 especies mientras que el resto se encontró entre 8 y 12 especies correspondiendo al 33.3 %; indicando que la mayoría de las especies registradas son las que se han reportado hasta el momento en el área de estudio (Figura 1).

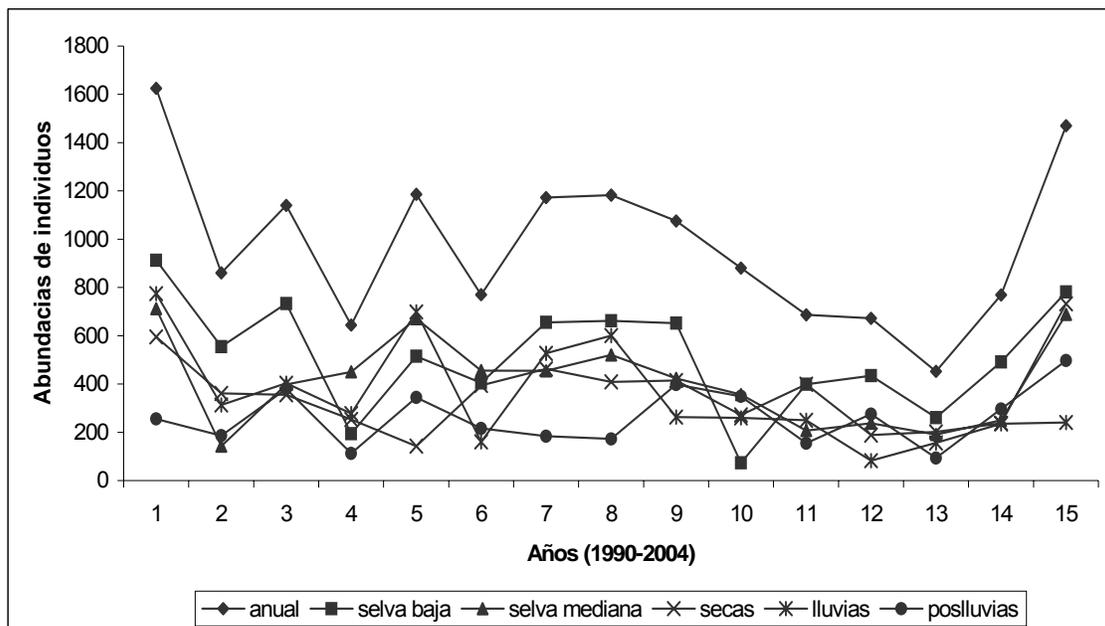


Figura 1. Curva acumulativa de las 13 especies de pequeños mamíferos que integran la comunidad en Chamela, Jalisco. Los números indican cada uno de los años (ej: 1 = 1990).

Variabilidad temporal y espacial

La mayor abundancia anual se obtuvo en 1990 con 1,625 individuos en este año la precipitación fue de 584 mm. Para 1993 la abundancia fue de 644 individuos cuando la precipitación anual fue de 1,213.35 mm. Por hábitats, la selva baja presentó en 1990 un máximo de 913 individuos y un promedio de 515, para la selva mediana, el máximo fue de 712 individuos en el mismo año con un promedio de 411.

Por temporadas, se obtuvo que en secas el máximo fue de 732 individuos con un promedio de 361 en el 2004, para la temporada de lluvias se presentó un máximo de 775 individuos con un promedio de 350 en 1990 y en poslluvias un máximo de 497 individuos con un promedio de 261 (Figura 2).

La abundancia anual, en la selva baja y en la selva mediana estuvo afectada por la presencia de *L. pictus* que es la especie abundante del sitio, principalmente en la selva baja, sin embargo, también es común en selva mediana. Durante los 15 años se observó que al haber años muy lluviosos la abundancia disminuye y cuando hay años secos o con poca lluvia anual la abundancia aumenta. Este patrón se puede esta asociar a que los años lluviosos se encontraron antes de los años secos y permitió que en los años secos las selvas se mantuvieran más húmedas propiciando que la abundancia aumentara.

En el recambio de especies por hábitats, se observó que *L. pictus* fue la especie más abundante para ambos sitios, pero se registró más en la selva baja, a diferencia de *M. gigas*, *N. sumichrasti*, *S. pygmaea* y *X. nelsoni* que fueron las especies raras para ambos sitios. De acuerdo a la similitud se muestra que la composición de ambas selvas fue igual. En el método cualitativo, se obtuvo un radio de correlación de 7.85 (Figura 3).

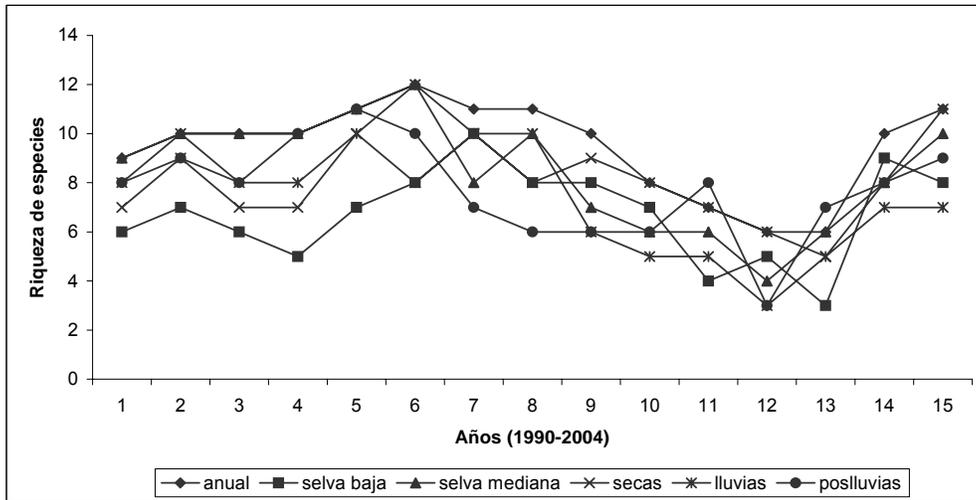


Figura 2. Abundancia de individuos por especie anual, selva baja, selva mediana, por temporadas (secas, lluvias y poslluvias) para los 15 años.

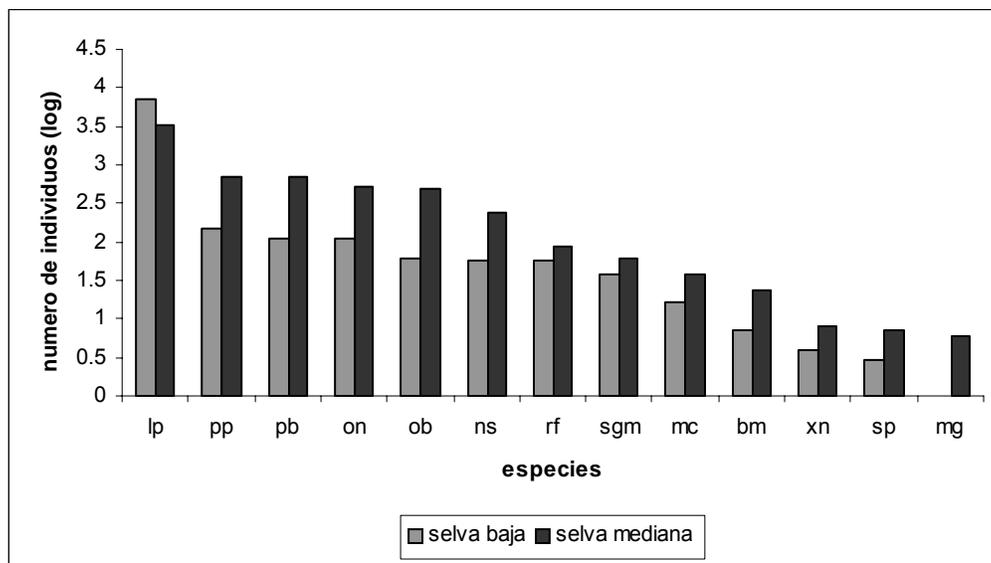


Figura 3. Comparación de las 13 especies de pequeños mamíferos en los dos tipos de vegetación. Especies ordenadas de mayor a menor abundancia. *Liomys pictus* (lp), *Osgoodomys banderanus* (pb), *Peromyscus perfulvus* (pp), *Oryzomys melanotis* (on), *Reithrodontomys fulvescens* (rf), *Sigmodon mascotensis* (sm), *O. couesi* (ob), *Nyctomys sumichrasti* (ns), *Tlacuatzin canescens* (mc), *Baiomys musculus* (bm), *Xenomys nelsoni* (xn), *Spilogale pygmaea* (sp), *Megasorex gigas* (mg).

Diversidad y riqueza de especies

La riqueza presentó un rango de 6 a 12 especies con un máximo de 12 en 1995 y con un promedio de 8. En las dos selvas, se presentó un máximo de 10 especies en 1996 para la selva baja y 12 en 1995 para la selva mediana. Se presentó una riqueza anual promedio de 9.5 especies, en la selva baja la riqueza promedio fue de 6.7 y en la selva mediana de 8.5 especies.

Por temporadas, se obtuvo que la riqueza en secas presentó un rango de 5 a 12 especies con un máximo de 12 para 1995, en lluvias el intervalo fue de 3 a 10 especies con un máximo en los años 1991, 1994, 1996 y 1997, y en poslluvias el rango fue de 3 a 11 especies con el máximo en 1994 (Figura 4). La riqueza promedio fue en secas de 8.3, lluvias 7 y en poslluvias de 8 especies.

La diversidad anual se encontraba en los rangos de 0.26 y 0.261, el valor máximo fue de 0.621 para 1993 y se presentó una diversidad promedio de 0.407. Por hábitats, se encontró que la selva baja tuvo un valor máximo de 0.433 en 1999 con un rango entre 0.023 y 0.433, el promedio fue de 0.179. Para la selva mediana el valor máximo se obtuvo en 1991 y fue de 0.821, el rango que presentó fue de 0.365 a 0.821 con una diversidad promedio de 0.595. Por temporadas, se consideró la diversidad promedio para cada uno de los años, encontrando que la temporada seca obtuvo un promedio de 0.396, en lluvias de 0.295 y en poslluvias 0.353 (Figura 5).

La prueba t de Hutchenson presentó diferencias significativas encontrando que entre los dos tipos de selvas para cada uno de los años, la selva baja, presentó menor composición de especies que la selva mediana.

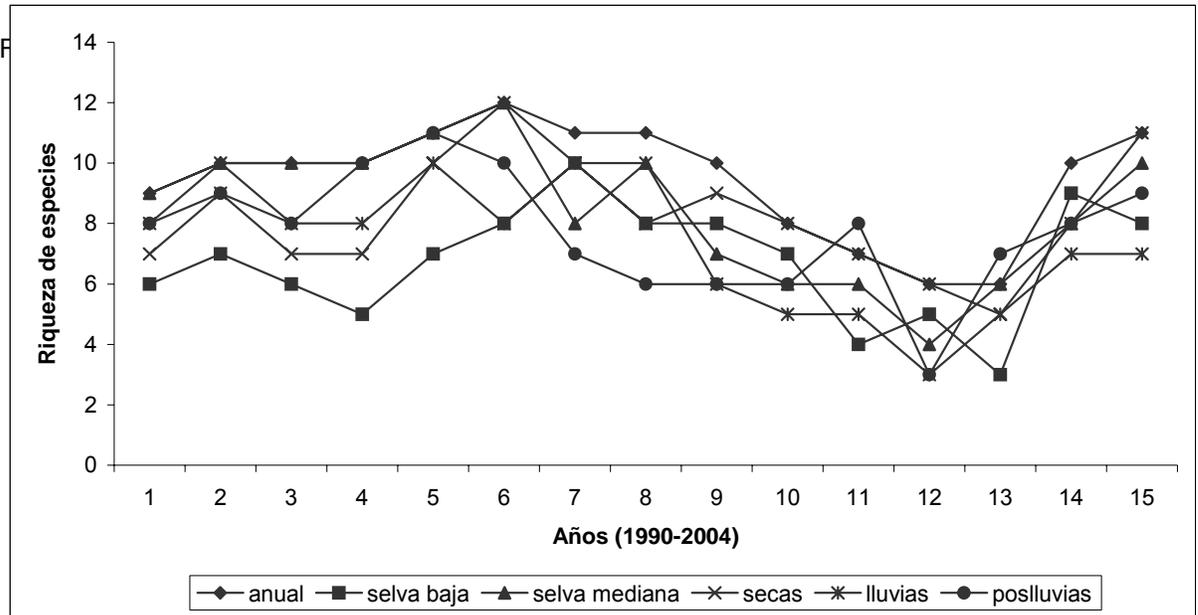


Figura 4. Riqueza anual, en la selva baja, en la selva mediana, por las temporadas (secas, lluvias y poslluvias) de las especies de pequeños mamíferos para cada uno de los años.

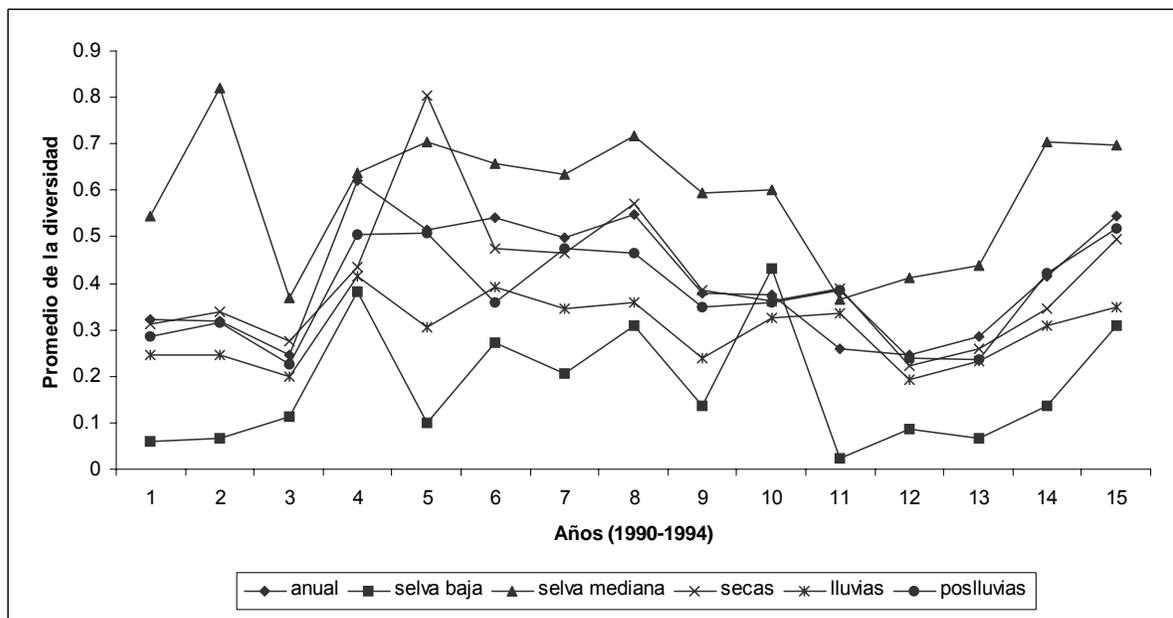


Figura 5. Diversidad anual, diversidad de la selva baja, de la selva mediana y diversidad promedio para cada una de las temporadas (secas, lluvias y poslluvias) para cada uno de los 15 años.

Se encontraron relaciones significativas en la primera clasificación de las temporadas, obteniendo que para los años secos se presentó una relación significativa entre la precipitación mensual y la diversidad máxima ($r^2 = -0.240$, $n = 151$, $P = 0.003$). Durante la temporada de poslluvias, se encontró entre la precipitación promedio anual con la riqueza promedio siendo una relación significativa ($r^2 = 0.447$, $n = 22$, $P = 0.37$).

Para la segunda clasificación, en la que se consideró a los meses de lluvia, se obtuvo relaciones significativas en la temporada de poslluvias entre la precipitación promedio anual con la abundancia promedio ($r^2 = -0.613$, $n = 30$, $P = 0.000$) y en la precipitación promedio con la abundancia ($r^2 = -0.612$, $n = 30$, $P = 0.000$). Por hábitats, se encontró que la selva mediana presentó una relación significativa entre la precipitación promedio acumulada con la riqueza promedio ($r^2 = -0.416$, $n = 45$, $P = 0.005$).

Para los años lluviosos, se presentaron relaciones significativas en la temporada de poslluvias, entre la precipitación promedio acumulada con la abundancia promedio ($r^2 = -0.711$, $n = 22$, $P = 0.000$).

En la selva baja, se encontró también que la temporada de poslluvias presentó una relación significativa entre la precipitación promedio acumulada y la riqueza promedio ($r^2 = -0.738$, $n = 11$, $P = 0.009$). La selva mediana, presentó relaciones significativas entre la precipitación promedio acumulada con la riqueza promedio ($r^2 = -0.499$, $n = 33$, $P = 0.003$) y la precipitación promedio acumulada con la diversidad promedio ($r^2 = -0.669$, $n = 33$, $P = 0.000$). Para las temporadas en la selva mediana, secas y poslluvias presentaron relaciones significativas. Entre la precipitación promedio acumulada y la riqueza promedio ($r^2 = -0.668$, $n = 11$, $P = 0.025$) para la temporada seca y entre la precipitación promedio acumulada con la abundancia promedio ($r^2 = -0.758$, $n = 11$, $P = 0.007$) para la temporada de poslluvias.

Para los años secos, se presentaron relaciones significativas en la temporada de lluvias entre la precipitación promedio acumulada y la riqueza promedio ($r^2 = -0.878$, $n = 8$, $P = 0.004$).

En la selva baja, la temporada de lluvias presentó una relación significativa entre la precipitación promedio acumulada y la riqueza promedio ($r^2 = 1$, $n = 4$, $P = 0.01$) y en la selva mediana, la temporada de poslluvias entre la precipitación promedio acumulada con la riqueza promedio ($r^2 = 1$, $n = 4$, $P = 0.01$).

De las 13 especies endémicas de México, cinco son exclusivas de la región de Chamela. La mayoría de éstas se encontraron en la selva mediana (11 especies) representando el 84.61 % y las especies restantes (2 especies) con el 15.38 % encontrándose en la selva baja. Sin embargo, las especies comparten ambos sitios. De estas especies la más abundante fue *L. pictus*, las comunes *O. couesi*, *O. melanotis*, *O. banderanus* y *P. perfulvus*, no tan comunes *N. sumichrasti*, *S. mascotensis* y las raras *R. fulvescens*, *B. musculus*, *T. canescens*, *M. gigas*, *S. pygmaea* y *X. nelsoni*.

En cuanto al número de especies y de individuos, por hábitat, anualmente no presentaron una distribución normal. No se encontraron diferencias significativas al comparar la abundancia de individuos por hábitats y tampoco en el número de especies por hábitats ($F = 1.603$, g.l. = 7; $P = 0.274$).

DISCUSIÓN

Composición de especies

En Chamela, de los estudios realizados con pequeños mamíferos, Ceballos (1989) en un año capturó 13 especies que incluían a un marsupial (*Tlacuatzin canescens*), una tuza

(*Pappogeomys bulleri*), una ardilla (*Sciurus colliaei*) y 11 roedores (*Liomys pictus*, *Baiomys musculus*, *Hodomys alleni*, *Nyctomys sumichrasti*, *Oryzomys melanotis*, *O. couesi*, *Osgoodomys banderanus*, *Peromyscus perfulvus*, *Reithrodontomys fulvescens*, *Sigmodon mascotensis* y *Xenomys nelsoni*). Durante la realización de este trabajo igualmente se registraron 13 especies que incluyeron a un marsupial (*T. canescens*), un insectívoro (*M. gigas*), un carnívoro (*S. pygmaea*) y 10 roedores (*L. pictus*, *B. musculus*, *N. sumichrasti*, *O. melanotis*, *O. couesi*, *O. banderanus*, *P. perfulvus*, *R. fulvescens*, *S. mascotensis* y *X. nelsoni*) la mayor parte de las especies se encontraron en los dos trabajos. Se observó una variación en la presencia de las especies que estuvo determinada por la dispersión, la migración y la disponibilidad de recursos en el sitio.

Bullock y Solís-Magallanes (1990); Ceballos (1989, 1990); Collet *et al.* (1975) y Romero (1993) observaron que el nivel poblacional en Chamela, se asocia al periodo de fructificación y a la productividad del hábitat, en particular los factores climáticos como la precipitación, determinan la presencia de las especies (Brown y Heske, 1990; Getz *et al.*, 2001; Ives y Klopfer, 1997; Kelt, 2000; Lambert y Adler, 2000; Rehmeier *et al.*, 2005). Especies de otros hábitats como en Brasil, también presentan una variabilidad en su abundancia ejemplos claros son *Oryzomys intermedius* que presentan una tasa de sobrevivencia la cual disminuye con el incremento de la precipitación mientras que la tasa de sobrevivencia de *Nectomys squamipes* aumenta por la disponibilidad de alimento (Bergallo y Magnusson, 1999). En el caso de Chamela, el número de individuos se vio favorecido por la disminución de la precipitación, ya que los años muy lluviosos anteceden a los años secos favoreciendo a que la abundancia aumentara. Este patrón puede estar asociado a que hay patrones cíclicos de precipitación y de sequía, al menos para Chamela se observó durante los 15 años, la presencia de dos años continuos de precipitación y antecederan a cuatro a cinco años de sequía o de baja precipitación.

La composición de especies durante los 15 años fue mayor en la selva mediana debido a la presencia de especies que habitan en varios estratos de la selva, aunque la presencia de *L. pictus* aquí es una especie común comparte el sitio con las demás especies. En cambio en la selva baja, *L. pictus*, es la especie más abundante, presentando rangos de 54 y 893 individuos, Ceballos (1989) la reportó con 324 individuos para el mismo sitio. Chamela es altamente productivo con un amplio rango de recursos disponibles que favorece a las especies y permite que incrementen el número de individuos por especies (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Ceballos, 1989, 1990; Collet *et al.*, 1975; Townsend *et al.*, 2000). Para ejemplificar esto se ha encontrado estudios en los que se reporta que especies abundantes como *Sigmodon hispidus* en los pastizales de Oklahoma (Clark *et al.*, 1998), *Akodon cursor* y *Bolomys lasiurus* de bosques húmedos fragmentados en Brasil (Feliciano *et al.*, 2002) son especies específicas del hábitat ya que esos sitios les proporcionan los recursos necesarios para sobrevivir.

En la selva mediana, la abundancia fue mayor debido a que *L. pictus* al ser en selva baja una especie abundante, aquí fue una especie común que comparte el sitio con otras especies, de hábitos arborícolas y terrestres, éstas especies fueron: *M. gigas*, *O. melanotis*, *O. couesi*, *N. sumichrasti*, *R. fulvescens*, *O. banderanus*, *P. perfulvus*, *B. musculus*, *S. mascotensis* y *X. nelsoni*. La selva mediana al ser un sitio con mayor disponibilidad de agua en las partes profundas del suelo permitió que las plantas con hojas en la temporada seca se mantuvieran más tiempo, haciendo de la temporada seca fuera menos marcada. Además el incremento de la productividad y la complejidad estructural del hábitat, originaron el resguardo de un gran número de especies y no sólo de pequeños mamíferos sino de otros grupos de vertebrados (Bullock, 1986; Ceballos, 1990, 1995; Ceballos *et al.*, 1999; Ceballos y García, 1995; Lott *et al.*, 1987; Ochoa, 2000; Zarza, 2000).

Es así que la selva mediana funciona como un gran refugio para un sin número de especies animales en la temporada seca (Viveiros, 2003; Gillesberg y Carey, 1991; Letnic y Drickman, 2005; Meserve, 1977; Wells *et al.*, 2004).

Variabilidad temporal y espacial

De acuerdo a la variación espacial y temporal Chamela presentó una estacionalidad determinada por la precipitación que modificó la abundancia, la presencia y la diversidad de especies en los dos sitios. La abundancia de especies disminuyó al aumentar la precipitación y viceversa. Se observó que los datos de precipitación anual se presentaron al parecer periodos cíclicos tanto de lluvia como de abundancia de individuos en determinado tiempo, es decir, los años secos abarcaron de cuatro a cinco años posteriores a dos años de lluvia. También esta variación puedes hacerse notar en cada uno de los hábitats, como por ejemplo en la selva mediana, la cual está cercana a los arroyos por la acumulación de agua que permite que se mantenga más húmeda y provea de recursos a las especies. En este caso la selva baja ve favorecida porque en algunas partes del sitio se formaban riachuelos pero en menor número que en la selva mediana. (obs. pers.).

En general las dos categorías utilizadas para la división de las temporadas hace resaltar que tanto la temporada de poslluvias y la selva mediana fueron las que marcaron las diferencias tanto para la riqueza como para la diversidad del sitio se vieran afectadas por la lluvia. Para la primera clasificación, en los meses de poslluvias, se observó que la riqueza aumentó conforme la precipitación incrementó o al contrario la precipitación pudo disminuir la riqueza. En la segunda clasificación, se considera los meses de lluvia se encontró que hubo una disminución de la abundancia, la riqueza y la diversidad ya que fueron afectadas por la cantidad de lluvia.

Por hábitats, la selva mediana presentó relaciones significativas en la abundancia y la riqueza con la precipitación promedio acumulada, al haber una mayor cantidad de lluvia la abundancia y la riqueza disminuyen conforme hay un aumento de la cantidad de lluvia.

En los años lluviosos, la precipitación acumulada también afectó a la abundancia y a la riqueza específicamente en la temporada de poslluvias y también en la selva baja, esto se observó en las correlaciones obtenidas en donde aumenta la precipitación o llueve aún más en los meses de poslluvias causando que la abundancia total y la riqueza de la selva baja disminuyeran. De igual manera la selva mediana, la riqueza y la diversidad de especies fueron afectadas ya que entre más lluvia se precipite, la selva se mantiene más tiempo verde y puede dar más refugio a las especies.

Ahora por temporadas, la precipitación principalmente afecta a la riqueza en la temporada de secas y en segunda en la temporada de poslluvias a la abundancia, esto ocurre siempre y cuando la precipitación de los meses de lluvia hayan sido entre dos y cuatro meses, y en los meses de poslluvias se haya presentado lluvias moderadas.

A diferencia de los años lluviosos, los años secos, presentaron un aumento en la riqueza de especies en la temporada de lluvias, tanto para las dos temporadas como para la selva baja. En la selva mediana tanto secas como en lluvias, no se observó cambio en la riqueza por la cantidad de lluvia. Sin embargo, en la temporada de poslluvias la riqueza si aumento por la precipitación.

Las condiciones climáticas severas como las sequías o los huracanes conllevan a que las poblaciones naturales desaparezcan, causando una extinción local o dispersión a otros sitios en donde no pueden ser afectadas por estas condiciones (Ernest *et al.*, 2000; Diffendorfer *et al.*, 1996; Fleharty *et al.*, 1972; Lambert y Adler, 2000; Levke *et al.*, 2002; Lima *et al.*, 1999). También en algunos casos esto se puede asociar a fenómenos climáticos cíclicos como el “Fenómeno del Niño”, que se presenta con intervalos entre 2 y 7 años que

causan modificaciones en los patrones climáticos con patrones de 12 a 18 meses que durante este tiempo se presentan intensas sequías o intensas lluvias (Brown y Ernest, 2002; Lima *et al.*, 1999; Stenseth *et al.*, 2002; Zarza, 2000).

En Chamela, este fenómeno no pasa desapercibido, ya que durante los 15 años de muestreo se registraron precipitaciones muy altas, por ejemplo en 1992 (1,393.62 mm) y 1998 (1,291.52 mm), además de que mostró la presencia de dos Fenómenos del Niño, que afectan tanto la abundancia como la riqueza de las especies del sitio. Es así que en los años lluviosos las especies se dispersan a las partes menos húmedas y se pueden registrar especies que no habían aparecido en el sitio y que no son comunes de capturar. Cuando se presentan los años más secos nuevamente las especies retornan al sitio en donde los recursos son abundantes. Esta es una forma de observar como los cambios temporales en la abundancia de las especies ocurre a largo tiempo y pueden diferir de los patrones estacionales (Morin, 1999).

Se ha mencionado a varias especies de pequeños mamíferos y sus características morfológicas y adaptativas que les permite ser específicas de cada tipo de selva. Empezando con *L. pictus*, la especie más abundante del sitio, común de las selvas secas y principalmente de la selva baja, su alimentación se basa principalmente de semillas las cuales almacena en sus madrigueras que construye en el suelo y además es el mayor dispersor de un sin número de semillas de la selva baja (Ceballos y Miranda, 2000; Mendoza, 1997; Domínguez y Ceballos, 2005; Sánchez-Rojas *et al.*, 2004). Las especies raras u ocasionales del sitio tanto de la selva baja como de la selva mediana son: *M. gigas*, *N. sumichrasti*, *S. pygmaea* y *X. nelsoni*, la primera de la lista se encontró exclusivamente en la selva mediana debido a que es el sitio que le provee de una mayor cantidad de alimento como son los insectos (Ceballos y Miranda, 2000) y las tres siguientes se pueden encontrar en ambos sitios aunque *N. sumichrasti* y *X. nelsoni* por su capacidad arborícola puede

encontrarse más en la selva mediana y alimentarse de frutos, hojas e insectos de las partes altas de los árboles (Ceballos, 2005; Ceballos y Miranda, 2000; Peña *et al.*, 2005).

Dentro de esta comunidad se encontraron especies que presentan una distribución restringida y son endémicas de la región como *M. gigas*, *O. banderanus*, *S. pygmaea*, *T. canescens* y *X. nelsoni* (Ceballos 1989, 1990; Ceballos y Miranda, 2000; Ceballos y Oliva, 2005). *S. pygmaea* y *T. canescens* son exclusivas de la selva baja en donde la vegetación les proporcionó los recursos necesarios para subsistir (Ceballos, 2005; Ceballos y Oliva, 2005). *M. gigas*, *O. banderanus* y *X. nelsoni* se encontraron en los dos tipos de selvas (Ceballos y Miranda, 2000). También hubo especies ocasionales que se han capturado en ambas selvas como *S. mascotensis* que en la mayoría de los casos se capturó en sitios perturbados por el aumento de los pastos o en la temporada de mayor lluvia (obs. pers.) o en pastizales (Ceballos, 1989); otros autores reportan que son exclusivos de selvas bajas (Ramírez y Chávez, 2005). Finalmente, están las dos especies de *Orizomys* (*O. couesi* y *O. melanotis*) cuya presencia es exclusiva de zonas inundables como humedales y manglares, se han capturado en ambos sitios pero en la mayoría de los casos cuando estos sitios se encontraron inundados, ya que en los sitios de captura en la temporada de lluvias se forman pequeños arroyos (Ceballos 1989; Ceballos y Miranda, 2000; Medellín y Medellín, 2005; Téllez y Medellín, 2005).

Aunque algunas especies fueron exclusivas de un tipo de selva, todas las especies en temporadas distintas del año comparten las dos selvas, resultando así que tanto la selva baja como la selva mediana en Chamela, formarán un hábitat rico en especies de pequeños mamíferos (Ceballos, 1989), además de que esta complejidad y particularidad de flora y fauna hicieron que las selvas secas sean especiales para los neotrópicos (Ceballos, 1995; Vázquez *et al.*, 2000). Es así que la similitud de especies en ambas selvas fuera alta originando un recambio de especies que permite la coexistencia de las especies en ambos

sitios presentando características fisonómicas y estructurales específicas que los hacen obtener los recursos necesarios para subsistir.

Diversidad y riqueza de especies

Las selvas de Chamela presentaron un promedio anual alto en número de especies, en los trópicos se puede aseverar que al ser sitios con alta productividad se encuentra un mayor número de especies a diferencia de otras regiones. Estos sitios por presentar una estacionalidad ambiental pueden afectar la disponibilidad de los recursos, la abundancia y riqueza de las especies, a diferencia de otros ambientes menos variables, las especies pueden especializarse en determinados recursos que pueden obtener temporalmente (Morin, 1999; Owen, 1990; Townsend *et al.*, 2000).

Chamela presenta una complejidad y estructura del hábitat específica, en donde la selva baja, es la que cuenta con una mayor área y la selva mediana funciona como sitio de resguardo para un gran número de especies durante la temporada de secas, además de ser el sitio ideal con mayor cantidad de recursos pueden mantener a un gran número de especies (Ceballos, 1989; Zarza, 2000; Morales, 2002).

August (1983), Viveiros (2003) y Wells *et al.* (2004), mencionan que al existir hábitats con mayor complejidad, productividad y estructura, los hábitat son característicos en riqueza de especies y tienen la finalidad de funcionar como sitios de refugio para una gran cantidad de especies de mamíferos y más aún durante la temporada seca. Por lo que en Chamela, la selva mediana que está restringida a los arroyos, es un sitio limitado en distribución pero rica en recursos y permite una estratificación vertical presenta una riqueza de especies igual a la mayoría de los sitios cercanos a los trópicos (Cunha y Vieira, 2002; Passamani, 1995).

La diversidad anual fue alta, más aún en la selva mediana y en la temporada seca, ya que se ha venido mencionando que Chamela es rica en especies y cuenta con características adecuadas para el resguardo de las mismas. En la temporada seca aún cuando la selva mediana es también afectada por la falta de lluvia no pierde tanto sus hojas como la selva baja.

La comunidad de pequeños mamíferos integrada por 13 especies son endémicas de México de las cuales cinco son endémicas de la región, es importante que el conservar las selvas secas debido a que están sometidas a varias amenazas como la destrucción y fragmentación del área no se encuentren adecuadamente protegidas (Ceballos *et al.*, 2005). En el trabajo de M'Closkey (1972) observó que entre la diversidad y el número de especies, al haber grandes muestras se tiene un mayor número de especies, por lo que se obtuvo una mayor diversidad, presentando así una mayor relación.

Al ver el gran número de especies y un mayor número de endemismos, se considera que a partir de los eventos históricos, evolutivos y biogeográficos de la región, se originaron que las características estructurales de las selvas secas permitieron el establecimiento de estas especies, así como de las plantas y de otras especies de animales (Ceballos, 1989, 1995; Cunha y Vieira, 2002; Graipel, 2003; Viveiros, 2003; M'Closkey, 1972; Morales, 2002; Vieira y Monteiro-Filho, 2003).

CONCLUSIONES

La heterogeneidad ambiental tuvo una gran influencia en la estructura de la comunidad de pequeños mamíferos en periodos cortos como se pudo observar por un año a periodos largos durante los 15 años. Esta variación se vio reflejada en la abundancia, la composición y la riqueza de especies, para ambas selvas. Ya que al presentarse años secos la abundancia

y riqueza de especies incrementaba posteriormente de años lluviosos además de que en estos últimos años se presentaban especies que no eran comunes en el sitio y que al momento de aparecer la lluvia obtenían recursos que les favorecían.

La composición y la riqueza de especies presentó una mayor variación en los 15 años y ocurriendo más aún en la selva mediana que en la selva baja, debido a que la selva mediana funcionó como un sitio de resguardo que presentaba una mayor cantidad de recursos permitiendo que las especies coexistieran durante las temporadas de poslluvias y secas.

La abundancia de especies si presentó una variación temporal y espacial debido a la gran influencia de la precipitación ya que al haber un mayor número de meses lluviosos, originó el establecimiento y la dispersión de las especies no tan comunes en los sitios donde los recursos estaban disponibles.

Como se mencionó anteriormente, la estructura de la comunidad si estuvo afectada por la precipitación debido que permitió que la selva se encontrara con mayor disponibilidad de recursos, tanto de refugio como de alimentos, aunque en otras ocasiones, ocurrieran las extinciones locales o dispersiones a sitios con mejores condiciones.

Es así que los estudios a largo plazo, son de gran relevancia para conocer las variaciones temporales y espaciales de la dinámica de las comunidades, principalmente porque zonas como las selvas secas sirven para el establecimiento de un gran número de especies endémicas con distribución restringida, por lo que al realizar trabajos en Chamela permite un seguimiento continuo de este tipo de comunidades.

LITERATURA CITADA

- Andrewartha, H. G. y L.C. Birch. 1954. *The distribution and abundance of animals*. University Chicago Press, Chicago.
- August, P. V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammals communities. *Ecology*, 64(6): 1495-1507.
- Bergallo, H. G. Y W. E. Magnusson. 1999. Effects of climate and food availability on four rodent species in Southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 80(2):472-486.
- Biodiversity Pro Version 2 1997.
- Brown, J. H. y E. J. Heske. 1990. Temporal changes in a Chihuahuan Desert rodent community. *Oikos*, 59:290-302.
- Brown, J. H. y S.K.M. Ernest. 2002. Rain and rodents: Complex dynamics of desert consumers. *BioScience*, 52 (11):979-987.
- Brown, J. H., T. G. Whitham, S.K.M. Ernest y C. A. Gehring. 2001. Complex species interactions and the dynamics of the ecological systems: Long-Term experiments. *Science*, 293:643-650.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of the Chamela Jalisco and trends in south coastal region of Mexico. *Arch. Met. Geoph. Biocl., Ser. B*, 36:297-316.
- Bullock, S. H. y J. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22:22-35.
- Castellanos, A. E., H. A. Mooney, S. H. Bullock, C. Jones y R. Robichaux. 1989. Leaf, stem, and metamer characteristics of vines in a tropical deciduous forest in Jalisco, Mexico. *Biotropica*, 21:41-49.
- Ceballos, G. 1989. *Population and community ecology of small mammal from tropical deciduous and arroyo forest in western Mexico*. Unpublished Ph. D. Thesis, University of Arizona, Tucson, Arizona.
- Ceballos, G. 1990. Comparative natural history of small mammals from tropical forest in western Mexico. *Journal of Mammalogy*, 71:263-266.
- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in neotropical dry forests. Pp. 195-220. en: *Tropical Deciduous Forest* (S., Bullock, E.; Medina y H. Mooney, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.

- Ceballos, G. 2005. *Tlacuatzin canescens*. Pp. 100-101. en: *Los mamíferos silvestres de México*. (Ceballos, G. y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica y CONABIO.
- Ceballos, G. y A. García. 1995. Conserving neotropical biodiversity: the role of dry forest in western Mexico. *Conservation Biology*, 9:1349-1356.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. *Los Mamíferos de Chamela, Jalisco*. Instituto de Ecología, UNAM, 436pp.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 2000. *Guía de campo de los Mamíferos de la Costa de Jalisco, México*. Fundación Ecológica de Cuixmala, A. C. Instituto de Ecología e Instituto de Biología, UNAM. México.
- Ceballos, G. y G. Oliva, coords. 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. Fondo de Cultura Económica y CONABIO.
- Ceballos, G., A. Zsekeli, A. García, P. Rodríguez y F. Noguera. 1999. *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala*. Instituto de Ecología, SEMARNAP, México, D. F.
- Ceballos, G. J. Arroyo-Cabrales, R. A. Medellín, L. Medrano y G. Oliva. 2005. Diversidad y Conservación de los mamíferos de México. Pp. 21-49 en: *Los mamíferos silvestres de México*. (Ceballos, G. y G. Oliva, coords.) Fondo de Cultura Económica y CONABIO.
- Clark, B. K., B. S. Clark, T. R. Homerding y W. E. Munsterman. 1998. Communities of small mammals in six grass-dominated habitats of southeastern Oklahoma. *The American Midland Naturalist*, 139:262-268.
- Collet, S. F., C. Sánchez, K. A. Shum Jr., W. R. Teska, R. H. Baker. 1975. Algunas características poblacionales demográficas de pequeños mamíferos en dos hábitats mexicanos. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología*. Universidad Nacional Autónoma de México. 46(1):101-124.
- Cunha, A. A. y M. V. Vieira. 2002. Support diameter, incline, and vertical movements of four didelphid marsupials in the Atlantic forest of Brazil. *Journal Zoology of London*, 258:419-426.
- Diffendorfer, J. E., R. D. Holt, N. A. Slade y M. S. Gaines. 1996. Small mammal community patterns in old field. Pp. 421-466, en: *Long-Term Studies of Vertebrate Communities*. (Cody, M. L. y J. A. Smallwood, eds.). Academic Press Inc.
- Domínguez, Y. y G. Ceballos. 2005. *Liomys pictus*. Pp 629-631. en: *Los mamíferos silvestres de México*. (Ceballos, G. y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica y CONABIO.
- Ernest, S. K. M., J. H. Brown y R. R. Parmenter. 2000. Rodents, plants, and precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos*, 88:470-482.

- Feliciano, B. R., F. A. S. Fernández, D. De Freitas y M. S. L. Figueiredo. 2002. Population dynamics of small rodents in a grassland between fragments of Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Mammalian Biology*, 67:304-314.
- Fleaharty, E. D., J. R. Choate y M. A. Mares. 1972. Fluctuations in a population density of the hispid cotton rat: factors influencing a "crash". *Bulletin of the Southern California Academy of Science*, 71:132-138.
- Flowerdew, J. R., R. F. Shore, S. M. C. Poulton y T. H. Sparks. 2004. Live trapping to monitor small mammals in Britain. *Mammal Rev.*, 34(1):31-50.
- Gentile R. Y R. Cerqueira. 1995. Movements patterns of five species of small mammals in a Brazilian restinga. *Journal of Tropical Ecology*, 11:671-677.
- Getz, L. L., J. E. Hoffman, B. McGuire y T. W. Dolan III. 2001. Twenty-five years of population fluctuations of *Microtus ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in three habitats in East-Central Illinois. *Journal of Mammalogy*, 82(1):22-34.
- Gillesberg, A. M. y A. B. Carey. 1991. Arboreal nests of *Phenacomys longicaudus* in Oregon. *Journal of Mammalogy*, 72(4):784-787.
- Graipel, M. E. 2003. A simple ground-based method for trapping small mammals in the forest canopy. *Mastozoología Neotropical*, 10(1): 177-181.
- Ives, A. R. y E. D. Klopfer. 1997. Spatial variation in abundance created by stochastic temporal variation. *Ecology*, 78(6):1907-1913.
- Johnson, R., J. W. H. Ferguson, A. S. Van Jaarsveld, G. N. Bronner y C. T. Chimimba. 2002. Delayed responses of small mammal assemblages subject to afforestation-induced grassland fragmentation. *Journal of Mammalogy*, 83:290-300.
- Kelt, D. A. 2000. Small mammal communities in rainforest fragments in Central Southern Chile. *Biological Conservation*, 92:345-358.
- Krebs, Ch. J. 1985. *Ecología – Estudio de la Distribución y Abundancia*. Ed. Harla. México.
- Lambert, T. D. y G. H. Adler. 2000. Microhabitat use by a tropical forest rodent, *Proechimys semispinosus*, in Central Panama. *Journal of Mammalogy*, 81(1):70-76.
- Lekve, K., T. Boulinier, N. Chs. Stenseth, J. Gjøsæter, J. Fromentin, J. E. Hines y J. D. Nichols. 2002. Spatio-temporal dynamics of species richness in coastal fish communities. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 269, 1781-1789.

- Letnic, M. y C. R. Dickman. 2005. The responses of small mammals to patches regenerating after fire and rainfall in the Simpson Desert, central Australia. *Austral Ecology*, 30:24-39.
- Lima, M., J. E. Keymer y F. M. Jaksic. 1999. El Niño-southern oscillation-driven rainfall variability and delayed density dependence cause rodent outbreaks in western South America: Linking demography and population dynamics. *American Naturalist*, 153(5):476-491.
- Lima, M., N. C. Stenseth, F. M. Jaksic. 2002. Food web structure and climate effects in the dynamics of small mammals and owls in semiarid Chile. *Ecology Letters*, 5:273-284.
- Lomnicki, A. 1987. Spatial and temporal heterogeneity and stability of ecological systems. Pp. 189-204. *Population ecology of individuals*. (R. M. May, ed.) Princeton University Press, Lawrenceville.
- Lott, E. J. 1985. *Listados Florísticos de México III*. La Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, UNAM, 47pp.
- Lott, E. J., S. H. Bullock y A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of Coastal Jalisco. *Biotropica*, 19(3):228-235.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. Princeton University Press, New Jersey.
- Martínez-Yrizar, A., J. M. Mass, L. A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhan. 1996. Net productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12:169-175.
- M'Closkey, R. T. 1972. Temporal changes in populations and species diversity in a California rodents community. *Journal of Mammalogy*, 53(4):657-676.
- Medellín X. L. y R. Medellín. 2005. *Orizomys couesi*. Pp. 709-710. en: *Los mamíferos silvestres de México*. (Ceballos, G. y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica y CONABIO.
- Mendoza D., M. A. 1997. *Efecto de la adición de alimento en la dinámica de poblaciones y estructura de comunidades de pequeños mamíferos en un bosque caducifolio*. Facultad de ciencias. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM.
- Meserve, P. L. 1977. Three dimensional home ranges of cricetid rodents. *Journal of Mammalogy*, 58(4): 549-558.
- Morales P. L. 2002. *Efectos de la modificación sobre la avifauna terrestre de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y sus alrededores*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias UNAM. 103 pp.
- Morin, P.J. 1999. *Community Ecology*. Blackwell Science, Inc. Massachusetts.
- Ochoa, G. J. 2000. Efectos de la Extracción de Maderas sobre la Diversidad de Mamíferos Pequeños en Bosques de Tierras Bajas de la Guayana Venezolana. *Biotropica*, 32(1):146-164.

- Owen, J. G. 1990. Patterns of mammalian species richness in relation to temperature, productivity and variance in elevation. *Journal of Mammalogy*, 71(1):1-13.
- Passamani, M. 1995. Vertical stratification of small mammals in Atlantic Hill forest. *Mammalia*, 59(2):276-279.
- Peña, L. A., Y. Domínguez y B. Hernández. *Nyctomys sumichrasti*. Pp. 701-702. en: *Los mamíferos silvestres de México*. (Ceballos, G. y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica y CONABIO.
- Ramírez, J. y J. C. T. Chávez. 2005. *Sigmodon mascotensis*. Pp. 803-804. en: *Los mamíferos silvestres de México*. (Ceballos, G. y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica y CONABIO.
- Rehmeier, R. L., G. A. Kaufman, D. W. Kaufman y B. R. McMillan. 2005. Long-term study of abundance of the hispid cotton rat in native tallgrass prairie. *Journal of Mammalogy*, 86(4):670-676.
- Romero-Almaraz, M. de L. 1993. *Biología de Liomys pictus*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Sánchez-Rojas, G., V. Sánchez-Cordero y M. Briones. 2004. Effect of plant species, fruit density and habitat on post-dispersal fruit and seed removal by spiny pocket mice (*Liomys pictus*, Heteromyidae) in a tropical dry forest in Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 39(1):1-6.
- Stenseth, N. Chr., A. Mysterud, G. Ottersen, J. W. Hurrell, K. Chan, M. Lima. 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 297:1292-1296.
- SPSSWIN 11.0.0 2001.
- Téllez, G. y R. Medellín. 2005. *Orizomys melanotis*. Pp. 711-712. en: *Los mamíferos silvestres de México*. (Ceballos, G. y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica y CONABIO.
- Townsend, C. R., J. L. Harper y M. Begon. 2000. *Essentials of Ecology*. Blackwell Science, Inc. Massachusetts.
- Vázquez L. B., R. A. Medellín y G. N. Cameron. 2000. Population and community ecology of small rodents in montane forest of Western México. *Journal of Mammalogy*, 8(1):77-85.
- Vieira, E. M. y E. L. A. Monteiro-Filho. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 19:501-507.
- Viveiros, C. E. 2003. Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic Forest, Southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38(2):81-85.
- Wells, K., M. Pfeiffer, M. B. Lakim y K.E. Linsenmair. 2004. Use arboreal and terrestrial space by a small mammal community in a tropical rain forest in Borneo, Malaysia. *Journal of Biogeography*, 31:641-652.
- Watkins, A. J. y J. B. Wilson. 1994. Plant community structure, and its relation to the vertical complexity of communities: dominance/diversity and spatial rank consistency. *Oikos*, 70:91-98.

- Wolda, H. 1988. Seasonality and the community. Pp. 69-95, en: *Organization of Communities* (Gee, J.H. y P.S. Giller, eds.) Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. 2^a. Edición. Prentice Hall, Englenwood Cliffs, New Jersey.
- Zarza, H. V. 2001. Estructura de las comunidades de pequeños mamíferos en diversos hábitats en la selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. FES Iztacala, UNAM.

CAPÍTULO II. USO DE HABITÁT DE LOS ROEDORES ARBORÍCOLAS EN CHAMELA, JALISCO.

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales secos se caracterizan por ser sitios estructuralmente más complejos que los bosques templados, lo que permite el establecimiento de una alta diversidad de especies de roedores que presentan hábitos arborícolas y terrestres con la posibilidad de ocupar diferentes estratos desde el suelo hasta la parte alta de los árboles (Adler *et al.*, 1999; August, 1983; Cunha y Vieira, 2002; Graipel, 2003; Viveiros, 2003; Vieira y Monteiro-Filho, 2003). Esta estratificación, permite que las especies arborícolas se establezcan en las partes altas o intermedias y con pocas probabilidades de frecuentar las partes bajas encontrando una mayor disponibilidad de alimento (Gallardo-Santis *et al.*, 2005; Lowman y Wittman, 1996; Wells *et al.*, 2004).

Las especies al encontrar sitios adecuados para refugiarse pueden construir sus madrigueras en diferentes sitios como en las raíces o en las ramas de los árboles (Gillesberg y Carey, 1991; Harney y Dueser, 1987; Meserve, 1977). Por otra parte, las diferencias que existen en el hábitat y en los recursos alimenticios son importantes para definir la composición y la coexistencia de estas especies (Gentile y Cerqueira, 1995; Meserve, 1977; Passamani, 1995) como resultado creando una estratificación vertical del sitio en hábitats con espacios que son limitados (Cunha y Vieira, 2002; Passamani, 1995; Viveiros, 2003).

Los movimientos de los roedores se han evaluado, en el plano horizontal aunque en algunas ocasiones se considera el estudiar la actividad arbórea con trampeos a nivel del suelo, que pueden generar una representación errónea de la densidad y de la actividad de

los roedores (Delany, 1971). En cambio, el empleo de las observaciones directas y de la captura de los individuos en diferentes niveles o estratos permite conocer los movimientos verticales generando un conocimiento amplio de cómo las especies se reparten el hábitat tanto en el plano horizontal como vertical (Malcolm, 1991; Vieira, 1998).

Esta estratificación vertical, se ha estudiado más en los bosques lluviosos, y no se ha explorado el uso de hábitat en los bosques tropicales secos. El inicio de estos estudios podrá permitir el conocimiento de la repartición del hábitat y de cómo les afecta la estacionalidad al uso y disponibilidad del hábitat. Los bosques tropicales secos del oeste de México representan el 17% del territorio nacional y se distribuyen en la vertiente del Pacífico desde el sur de Sonora hasta Chiapas (Rzedowski, 1998). Estos hábitats se caracterizan porque los árboles pierden la gran mayoría de sus hojas en la temporada de secas y presentan una marcada estacionalidad la que varía de acuerdo al régimen de lluvia pero lo más importante del sitio es que alberga a una gran diversidad biológica (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Castellanos *et al.*, 1989; Ceballos, 1995). Dentro de esta gran diversidad se encuentra un gran número de especies endémicas incluyendo los roedores que presentan hábitos terrestres y arborícolas (Ceballos, 2005).

La ecología de hoy día, se ha interesado en estudiar las áreas de actividad de estos organismos y hasta el momento se ha estimado la superposición espacial de los individuos con la utilización de los recursos y los requerimientos dentro del hábitat (Gentile y Cerqueira, 1995; Meserve, 1977; Wells *et al.*, 2004). En muchos estudios los movimientos de los individuos de algunas especies de roedores son difíciles de conocer, tanto horizontal como verticalmente, por lo que en algunos casos se auxilian de diversas técnicas para conocer las actividades de los sitios de visita, refugio y alimentación (Delany, 1971; Douglass, 1989; Laakkonen, 2003; Malcolm, 1991) y que en la mayoría de los casos estas técnicas pueden tener ventajas o desventajas unas de otras (Kaufman, 1989; Halfpenny, 1992; Mikesic y

Drickamer, 1992; Mullican, 1988), aunque nos permiten conocer parte del uso que dan los roedores al sitio (Jike *et al.*, 1988; Metzgar, 1973) también el conocer los movimientos como la actividad y el comportamiento del individuo en el territorio (Jike *et al.*, 1988; Mikesic y Drickamer, 1992; Mullican, 1988).

Actualmente, se pueden obtener registros continuos de los movimientos y determinar el tamaño del área de actividad, conocer los sitios de refugio y de forrajeo (Halfpenny, 1992; Lemen y Freeman, 1985; Mikesic y Drickamer, 1992), en algunos sitios se puede controlar las plagas (Frantz, 1972) o conocer a detalle las interacciones de los individuos en un mismo hábitat (Jike *et al.*, 1988; Kaufman, 1989; Longland y Clements, 1995; McCay; 2000; Mullican, 1988).

Objetivos e Hipótesis

Por lo que al carecer de estudios de movimientos y de uso de hábitat de las especies arborícolas en el bosque tropical seco de México, se propone estudiar el uso de hábitat en los dos tipos de vegetación predominantes mismos que presentan características particulares en fenología, composición florística y estructura, pero con iguales condiciones climáticas, en las dos temporadas principales del año y al mismo tiempo el uso del sitio en los dos tipos de selvas.

Si el uso del hábitat es afectado por la estacionalidad entonces afectará directamente el uso a los roedores arborícolas y a la disponibilidad de recursos del hábitat, lo cual conducirá a que las especies presentarán diferentes usos de acuerdo al tipo de selva, entre las especies y los sexos.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se desarrolló en la Estación de Biología Chamela, que forma parte de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, en el Estado de Jalisco. La estación tiene un área de 3,370 hectáreas y se localiza a los 19° 30' N y 105° 03' O (Bullock, 1986; Ceballos y Miranda, 2000; Lott *et al.*, 1987). La altitud varía de 20 a 500 m.s.n.m., la topografía consiste de laderas y cursos de agua temporales. El clima se caracteriza por una marcada estacionalidad y a lo largo del año se presentan tres temporadas: lluvias (julio a octubre), poslluvias (noviembre a febrero) y secas (marzo a junio), aunque esta estacionalidad puede estar marcada por la cantidad de lluvia mensual en el año. La temperatura promedio es de 24.9° C y la precipitación promedio mensual es de 748 mm (Bullock, 1986; Castellanos *et al.*, 1989; Ceballos *et al.*, 1999). Los tipos de vegetación predominante son: la selva baja caducifolia, se encuentra distribuida en lomeríos; con un estrato arbóreo que alcanza alturas entre los 4 y 15 mts, un estrato arbustivo que se presenta sobre todo en las laderas y un estrato herbáceo que se desarrolla solamente durante la temporada de lluvias y el otro tipo, la selva mediana subperennifolia se encuentra en las cercanías de los arroyos permanentes y de temporal, presenta dos estratos arbóreos: uno de 15 mts y otro entre 25 y 40 mts (Ceballos y Miranda, 1986, 2000; Lott *et al.*, 1987; Martínez-Yrizar *et al.*, 1996). Además cuenta con los estratos arbustivo, herbáceo y enredaderas leñosas que difieren de los presentes en la selva baja (Lott, 1985; Bullock y Solís-Magallanes, 1990).

Uso de hábitat

El muestreo consistió de cuatro salidas en el año 2004, contemplando principalmente las dos temporadas (secas y lluvias) durante la fase de luna nueva que es el periodo de menor luminosidad considerando un periodo de 10 días. Se utilizaron dos cuadrantes en la selva mediana y dos en la selva baja, cada cuadrante de una hectárea. Se colocaron 100 trampas tipo Sherman para animales vivos, en un arreglo de 10 hileras x 10 filas, con 10 metros de separación, las trampas fueron colocadas en los árboles, a una altura de uno, dos y dos y medio metros del suelo (Ceballos, 1989, 1990; García, 2000; Holbrook, 1979a, 1979b), al igual que en los arbustos y los troncos caídos (Holbrook, 1979a, 1979b). Como cebo se empleó una mezcla de avena, crema de cacahuete y vainilla, con la finalidad de atrapar a las especies arborícolas y semiarborícolas en los diferentes estratos.

Se tomaron los datos de fecha, sitio de captura, tipo de especie, peso y para la distinción en el sexo se consideró su condición reproductiva (a las hembras; preñadas o lactantes y a los machos; testículos semiescrotados o escrotados), finalmente, se marcaron con un arete individual que indicaba una secuencia numérica, para llevar un control de individuos capturados (McCay, 2000).

Para definir el uso de hábitat de cada individuo, se empleó la técnica de polvos fluorescentes (Kaufman, 1989; Lemen y Freeman, 1985). Cada individuo se colocó en una bolsa de plástico que contenía 3.5 gramos de polvo, el color no representaba a una especie en específico (Radiant Color Company). Los ratones fueron liberados después de la colecta y a partir de las 3:00 a.m., se realizó un seguimiento del rastro de cada individuo, con una lámpara de luz ultravioleta LM-49 "Blakray" (Mineralogical Research Co.). Se colocaron numerosas señales en el suelo, indicando la dirección del recorrido y, cuando era perceptible, el cambio de dirección en el trayecto. Al término del seguimiento se realizó un

mapa del área recorrida por cada ratón (Lemen y Freeman, 1985; McCay, 2000; Mullican, 1988), se registró la vegetación herbácea, arbustiva y arbórea, en donde se evidencia el rastro de cada ratón para definir el posible uso de hábitat y refugio (Holbrook, 1979a, 1979b).

Los tipos de recorridos se clasificaron en cuatro criterios:

- Forrajeo, es el sitio en donde el ratón se detuvo y solo buscaba en el suelo
- Refugio, es el sitio de resguardo o localización de una madriguera
- Perder pista, incluye todos los recorridos de forma irregular y sin dirección determinada
- Escape, los de forma lineal o zigzagueante y con un dirección no específica.

Para los estadísticos se utilizó un análisis de varianza para comparar cada sección de recorrido con la distancia total, el número de recorridos y el porcentaje de recorrido; así como también para las secciones registradas (suelo, troncos, lianas y árboles) entre las especies y sexos. Al encontrar diferencias significativas se realizó la prueba de Tukey (HSD) para conocer el grupo que marcó las diferencias más significativas (Statistica 6.0, 1998).

RESULTADOS

Distancias recorridas

Se capturó un total de 124 individuos de cinco especies, cuatro roedores (*Osgoodomys banderanus*, *Nyctomys sumichrasti*, *Peromyscus perfulvus* y *Xenomys nelsoni*) y un marsupial (*Tlacuatzin canescens*) este último no se consideró para los análisis, de los cuales se obtuvieron 136 rastros. De acuerdo a estos registros, *O. banderanus* y *P. perfulvus* fueron las especies más abundantes además representaron el mayor número de individuos (Cuadro

1). Por especies y proporción de sexos, en las distancias totales *O. banderanus* recorrió 45 mts, *N. sumichrasti* 49.5 mts y *P. perfulvus* 38 mts, de esas especies, los tres individuos eran machos y *X. nelsoni* recorrió 30 mts el individuo capturado fue una hembra (Cuadro 2, Figura 1). No se encontraron diferencias significativas en las distancias totales por especies ni por sexos.

Cuadro 1. Número de individuos y de rastros de las especies de roedores arborícolas por cada tipo de selva en la región de Chamela. El número de rastros incluyen a los individuos recapturados. Los números máximos se marcan en negritas.

Especies	Selva Baja		Selva Mediana	
	No. Inds.	No. Rastros	No. Inds.	No. Rastros
<i>Nyctomys sumichrasti</i>	9	9	10	8
<i>Osgoodomys banderanus</i>	8	7	27	18
<i>Peromyscus perfulvus</i>	3	3	47	40
<i>Tlacuatzin canescens</i>	1	0	0	0
<i>Xenomys nelsoni</i>	1	1	2	2

Por temporadas, se presentaron diferencias significativas en las distancias totales ($F = 7.949$, g.l.1, $P = 0.005$) y por hábitats en las distancias totales ($F = 17.416$, g.l.1, $P = 0.000$) de acuerdo a la prueba de Tukey, la temporada de lluvias ($q_{136,2} = 0.005^{**}$ $\alpha = 0.05$) y la selva mediana ($q_{136,2} = 0.000^{**}$ $\alpha = 0.05$) fueron las que presentaron las diferencias significativas. En las distancias totales promedio *X. nelsoni* sólo fue la especie que presentó el máximo valor (19.083 mts).

Por secciones (suelo, tronco, liana y árbol) en las distancias totales por hábitat las especies recorrieron más en la selva mediana, en el suelo (48 recorridos) y por temporadas recorren más en la temporada de secas también en el suelo (Cuadro 3).

Cuadro 2. Número total de individuos, número de individuos sin rastros, con rastros, distancias promedio, distancias máximas y mínimas de las especies de ratones arborícolas en la región de Chamela.

Especies de ratones arborícolas			
<i>Nyctomys sumichrasti</i>	Hembras	Machos	totales
Individuos	7	12	19
s/rastro	2	0	2
c/rastro	5	12	17
dist min – dist máx	7.23 – 29.43	5.24 - 49.5	
distancia promedio			16.249
<i>Osgoodomys banderanus</i>	Hembras	Machos	totales
Individuos	35	27	62
s/rastro	15	8	23
c/rastro	20	19	39
dist min – dist máx	1.54 – 22.5	2.75 – 32.2	
distancia promedio			12.295
<i>Peromyscus perfulvus</i>	Hembras	Machos	totales
Individuos	42	83	125
s/rastro	14	34	48
c/rastro	28	49	77
dist min – dist máx	4 – 21.81	2.15 – 26.76	
distancia promedio			12.660
<i>Xenomys nelsoni</i>	Hembras	Machos	totales
Individuos	2	1	3
s/rastro	0	0	0
c/rastro	2	1	3
dist min – dist máx	16.5 - 30	10.75	
distancia promedio			19.083

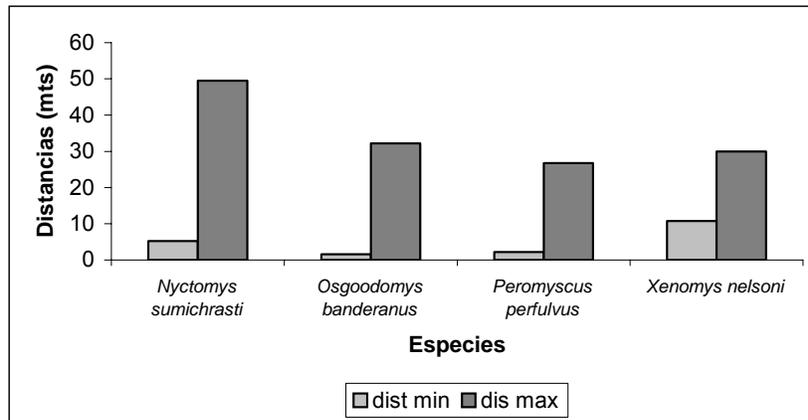


Figura 1. Distancias máximas y mínimas recorridas en metros por cada una de las especies de roedores arborícolas en ambos tipos de selvas en Chamela, Jalisco.

Cuadro 3 Número de distancias recorridas (metros) por tipos de hábitat y por temporada en cada sección por los roedores arborícolas en Chamela. Los números máximos se marcan en negritas.

Sección	Selva Baja	Selva Mediana
Suelo	14	35
Troncos	2	3
Lianas	1	4
Árboles	3	6
Total por hábitat	20	48

Sección	Secas	Lluvias
Suelo	26	23
Troncos	3	2
Lianas	2	3
Árboles	5	4
Total por temporada	36	32

Rastros por temporada y por hábitat

En el número de individuos y rastros totales por especie, para la temporada de secas, *P. perfulvus* y *O. banderanus* fueron los que presentaron un mayor número de individuos así

como de rastros (Figura 2) en esta temporada se capturó al individuo de *T. canescens*. En la temporada de lluvias, el mayor número de individuos y de rastros registrados fueron de *P. perfulvus*, *O. banderanus* aquí presentó un menor número de registros que en la temporada anterior, las dos especies se encontraron en la selva mediana (Figura 3).

Recorridos por sección

Por temporadas, los recorridos por sección presentaron diferencias significativas (en suelo $F = 5.578$, g.l.1, $P = 0.019$ y en troncos $F = 4.752$, g.l.1, $P = 0.031$). En ambos casos la temporada de lluvias fue la que mostró las diferencias en suelo ($q_{136,2} = 0.018^{**}$, $\alpha = 0.005$) y en troncos ($q_{136,2} = 0.029^{**}$, $\alpha = 0.005$).

Por hábitats, se encontraron diferencias significativas en suelo $F = 18.784$, g.l.1, $P = 0.000$, siendo la selva mediana significativa en la prueba de Tukey ($q_{136,2} = 0.000^{**}$, $\alpha = 0.005$).

Por las especies, se presentaron tres diferencias significativas en suelo ($F = 2.896$, g.l.3, $P = 0.037$), troncos ($F = 3.050$, g.l.3, $P = 0.309$) y árboles ($F = 5.647$, g.l.3, $P = 0.001$); las especies que presentaron las diferencias significativas fueron *N. sumichrasti* en árboles ($q_{136,4} = 0.001^{**}$, $\alpha = 0.005$), *O. banderanus* en troncos ($q_{136,4} = 0.016^{**}$, $\alpha = 0.005$) y *P. perfulvus* en árboles ($q_{136,4} = 0.003^{**}$, $\alpha = 0.005$; Apéndice 1).

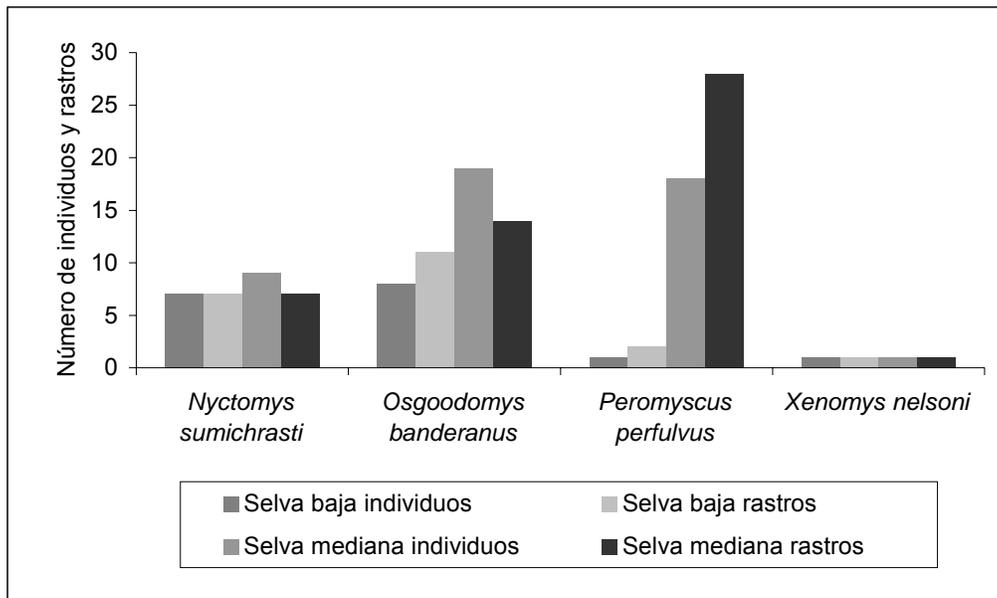


Figura 2. Número de individuos capturados, recapturados y de rastros para las especies de roedores arborícolas en la temporada de secas.

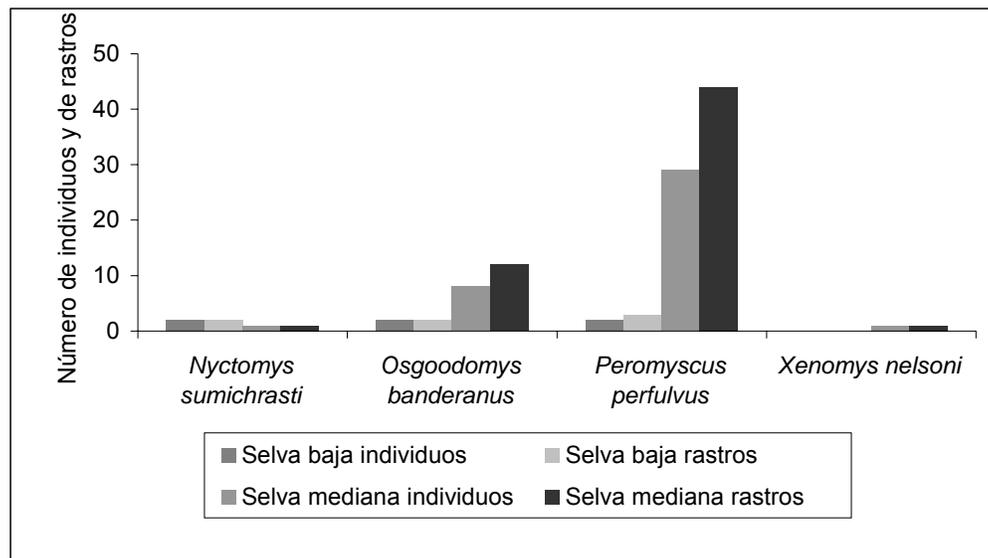


Figura 3. Número de individuos capturados, recapturados y de rastros totales para las especies de roedores arborícolas en la temporada de lluvias.

De los recorridos realizados en los dos hábitats, en la selva baja se registraron recorridos en suelo durante secas (21 recorridos) y en lluvias (7 recorridos). En selva

mediana, los recorridos fueron en suelo (44) y en árboles (27) para la temporada de secas, y en suelo (56) y en árboles (35) para lluvias (Cuadro 4).

Se encontraron diferencias significativas entre el número de recorridos por hábitat en lianas ($F = 50.00$, g.l. 1, $P = 0.019$) y en árboles ($F = 46.620$, g.l. 1, $P = 0.020$), la selva mediana fue el sitio que presentó las diferencias en lianas ($q_{136,4} = 0.019^{**}$, $\alpha = 0.005$) y en árboles ($q_{136,4} = 0.021^{**}$, $\alpha = 0.005$).

Por temporadas, se observó que recorren más en suelo y árboles tanto para secas (suelo 65 y árboles 34) como para lluvias (suelo 63 y árboles 39; Cuadro 10) y no se presentaron diferencias significativas.

En los porcentajes de recorridos por sección, *N. sumichrasti* fue la única especie que presentó el valor máximo de recorridos (61.13 %) y no se presentaron diferencias significativas.

Uso de hábitat

De acuerdo a los cuatro criterios de clasificación del uso de hábitat, los roedores en la temporada de secas, realizaron los cuatro tipos de recorridos (Figura 4), es decir, los roedores utilizan de igual manera todo el hábitat para explotar los recursos. En cambio durante la temporada de lluvias, los roedores buscaban refugio y escapan de los depredadores (Figura 5), cabe suponer que durante la temporada seca utilizaron los recursos almacenados para evitar así el salir de su madriguera.

Cuadro 4. Número de recorridos y porcentaje (%) en paréntesis por cada sección recorrida por los roedores arborícolas en la región de Chamela. Los números máximos se marcan en negritas.

Sección	Selva baja		Selva mediana	
	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias
Suelo	21 (67.7)	7 (50)	44 (53.6)	56 (57.2)
Troncos	3 (9.6)	2 (14.30)	5 (6.09)	1 (1.02)
Lianas	0 (0)	1 (7.15)	5 (6.1)	3 (3.06)
Árboles	7 (22.6)	4 (28.59)	27 (33)	35 (35.71)
Total por hábitat por temporada	31	14	81	95

Temporadas		
Sección	Secas	Lluvias
Suelo	65 (57.5)	63 (56.2)
Troncos	8 (7.07)	3 (2.67)
Lianas	5 (4.4)	4 (3.5)
Árboles	34 (30)	39 (34.8)
Total por hábitat	102	109

En las especies, para ambas temporadas *P. perfulvus* fue la más abundante (en secas, 29 individuos y en lluvias, 47 individuos). En lluvias, *P. perfulvus* a diferencias de las otras especies fue la que realizó tres tipos de usos, exceptuando el forrajeo. Durante secas, *O. banderanus* realizó más recorridos de forrajeo (8) y de refugio (10) mientras que *P. perfulvus* presentó más recorridos en varias direcciones (8) y de escape (12). No se encontraron diferencias significativas entre los tipos de uso de hábitat por temporadas ni entre las especies.

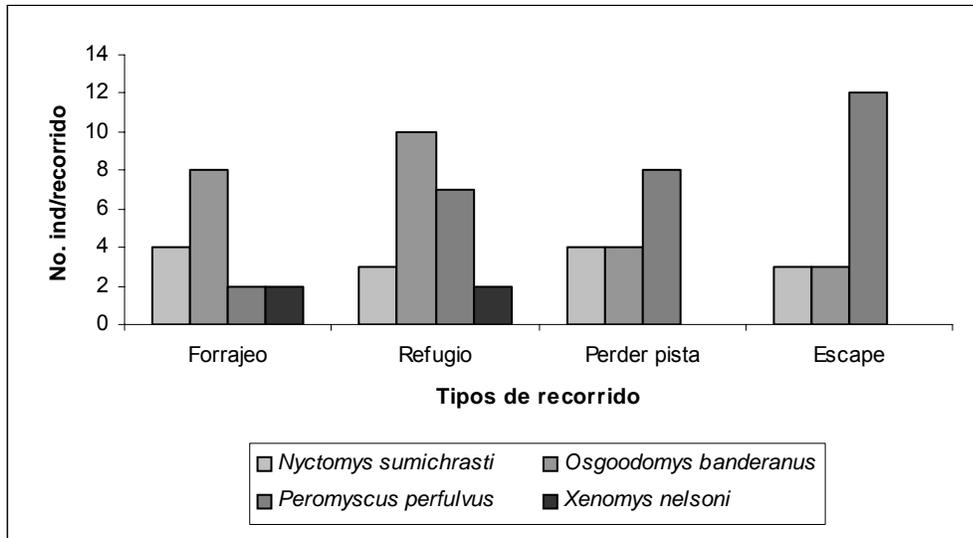


Figura 4. Número de individuos por especie de los roedores arborícolas que realizaron los cuatro tipos de uso de hábitat en la temporada de secas.

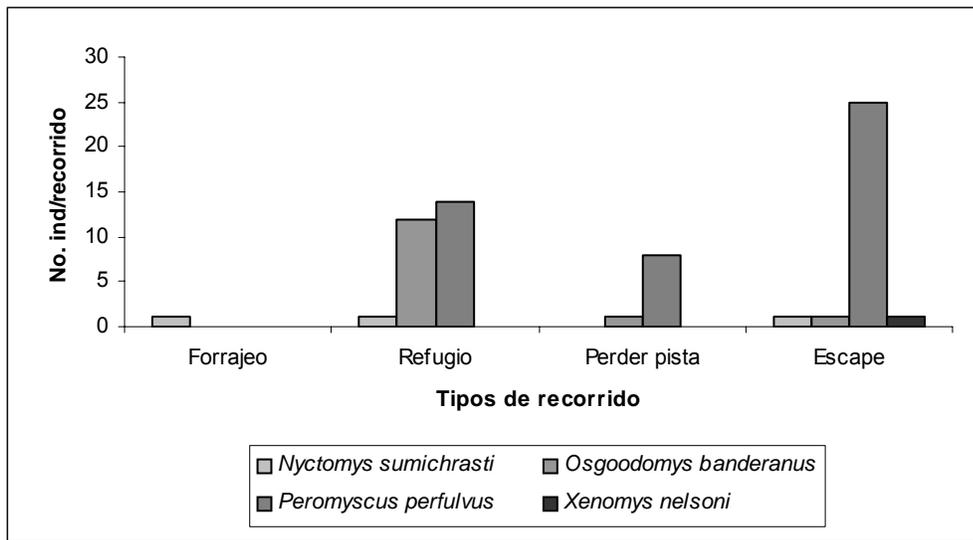


Figura 5. Número de individuos por especie de los roedores arborícolas que realizaron los cuatro tipos de uso de hábitat en la temporada de lluvias.

DISCUSIÓN

Especies arborícolas

De las cuatro especies de roedores arborícolas (*N. sumichrasti*, *P. perfulvus* y *X. nelsoni*) y semiarborícolas (*O. banderanus*) registradas en Chamela, *O. banderanus* y *P. perfulvus* fueron las que se capturaron en mayor número, ya que son las especies más comunes del área, principalmente en la selva mediana. De acuerdo a las características de ambas especies y a sus hábitos éstas presentaron una estratificación vertical, ya que en la mayoría de las ocasiones *O. banderanus* se capturó en el suelo pero también realizaba recorridos en las partes intermedias de los árboles, sus madrigueras se localizaban en troncos, en las raíces de los árboles o en hoyos del suelo, en cambio *P. perfulvus* por ser arborícola se capturó principalmente en los árboles y la mayoría de las veces sus madrigueras se encontraban en oquedades de los árboles que usan como refugio (Ceballos y Miranda, 2000; Ceballos y Oliva, 2005). Se capturó a un individuo de *T. canescens* una especie semiarborícola que es exclusiva de la selva baja, con frecuencia le gusta anidar en los troncos huecos formando sus nidos con ramitas y hojarasca u ocupa los nidos abandonados de algunas aves (Ceballos y Miranda, 2000). Debido a que sólo se trabajó con los roedores arborícolas no se realizó un registro de esta especie.

En el caso de las especies no tan comunes como *N. sumichrasti* y *X. nelsoni* son estrictamente arborícolas. *N. sumichrasti* se desplaza muy bien entre las ramas, lianas y troncos de los árboles, los individuos capturados de esta especie fueron en los árboles, se sabe que construye sus nidos en ramas y hojas en las horquetas de los árboles (Peña *et al.*, 2005), estas especies suben hasta la parte más alta de los árboles alcanzando los 12 metros de alto (com. pers.). En el caso de *X. nelsoni* hace sus madrigueras en los troncos, huecos y

ramas de los árboles, en algunas ocasiones tiene sus nidos en termiteros (Ceballos, 2005; Ceballos y Miranda; 2000) los recorridos los realiza combinándolos en el suelo, lianas y árboles alcanzando la distancia máxima de 30 metros a diferencia de las otras especies (com. pers.)

Como se ha estado comentando que los bosques tropicales, presenta una mayor estructura y complejidad, pueden presentar una alta productividad que permite el mantenimiento de una mayor diversidad de especies a diferencia de los bosques templados, es así que las especies en la selva mediana tuvieron mayores posibilidades de encontrar recursos (Dalmagro y Vieira, 2005; Viveiros, 2003; Harney y Dueser, 1987; Leite *et al.*, 1996; Vieira y Monteiro-Filho, 2003).

Distancias recorridas

En las distancias recorridas, hubo tres individuos que eran machos siendo sus recorridos las mayores distancias a diferencia de las hembras de estas especies, en el caso de *X. nelsoni* el individuo fue una hembra. En otros trabajos se ha visto que los machos recorren más que las hembras ya que requieren buscar pareja durante su periodo reproductivo y las hembras sólo se limitan a pequeños espacios ya que es el momento en que pueden cuidar a sus crías (Diffendorfer y Slade, 2002; Douglass, 1989; Maza *et al.*, 1973; Metzgar, 1973; Rehmeier *et al.*, 2004). También se ha observado que hembras de *Mus musculus* pueden tener mayor actividad que los machos o los juveniles (Mikesic y Drickamer, 1992); otro ejemplo es *Neotoma fuscipes*, las hembras estacionalmente tienen mayor área de actividad que los machos ya que requieren buscar alimento o refugio (Cranford, 1977); en cambio a las hembras de *Dicrostonyx groenlandicus* tienen una similar área de actividad que los juveniles (Predavec y Krebs, 2000).

Por temporadas, lluvias fue la que presentó el mayor número de distancias totales cabe suponer que estuvo en relación a la disponibilidad de recursos, permitiendo que los roedores arborícolas realizarán una búsqueda de refugios en las partes altas de los árboles y búsqueda de recursos alimenticios (frutos, hojas, insectos) o construir nidos (Bakker y Kelt, 2000; Leite *et al.*, 1996; Vieira y Monteiro-Filho, 2003). Las especies semiarborícolas, como *O. banderanus*, en lluvias pudo obtener alimento de la hojarasca en el suelo, consumir los frutos caídos y poder construir sus madrigueras (Ceballos, 1989; Arroyo-Cabrales, 2005). Tanto las especies arborícolas como semiarborícolas presentaron una actividad en el suelo y así obtener una mayor cantidad de frutos que llevaron a sus madrigueras las cuales se encontraron en el suelo o en las raíces (Dalmagro y Vieira, 2005; Wells *et al.*, 2004). La selva mediana durante la temporada seca funciona como refugio para un gran número de especies, lo que permite su coexistencia sin llegar a competir por recursos (Barry *et al.*, 1984; Gentile y Cerqueira, 1995; Laakkonen, 2003; Meserve, 1977; Passamani, 1995).

En las distancias totales registradas por sección (suelo, tronco, liana y árbol) en las dos temporadas fueron en el suelo. La selva baja y la selva mediana al estar sometidas a la misma condición climática afectó el desplazamiento de los roedores originando que ellos buscaran recursos en el suelo, aún más en la temporada seca buscando semillas (Mendoza, 1997) o buscando insectos y frutos caídos en la temporada de lluvias (Domínguez, 2000), en estudios de remoción se ha observado que algunas especies de roedores pueden dispersar de un 22 a 57 % de semillas y frutos (Sánchez-Rojas *et al.*, 2004). Así las especies al forrajear buscan sus sitios de almacenamiento en el suelo.

Rastros por temporadas y por hábitat

En la temporada de secas, *P. perfulvus* fue la especie que se encontró más en la selva mediana ya que es una especie común en este tipo de hábitat y con hábitos arborícolas (Ceballos y Castro-Arellano, 2005). En un estudio con *P. leucopus* y *P. maniculatus* se observó que ambas especies durante el día utilizaron los árboles para refugiarse o buscaron alimento y, durante la noche, tienen madrigueras en el suelo o en las raíces de los árboles (Barry *et al.*, 1984; Manville *et al.*, 1992) se observó que algunos individuos de *P. perfulvus* realizaron recorridos tanto en árboles como en suelo buscando alimento y refugio, y no se descarta que sea una particularidad del género.

Durante la temporada de lluvias, las especies que se capturaron más fueron *P. perfulvus* y *O. banderanus*, ambas se encontraron en la selva mediana, ya que esta les ofreció refugio durante esta temporada. En Chamela, la abundancia y la riqueza de especies fue más alta en selva mediana, los además los estudios sustentan que es un sitio con alta productividad y que refleja una amplia variedad de recursos (Bullock y Solís-Magallanes, 1990), ya que los recursos alimenticios más empleados por las especies incluyen frutos, semillas, hojas e insectos. Además, no sólo es un refugio para las pequeñas especies sino también de otras de mayor tamaño que tienen la facilidad de desplazarse de la selva baja a la selva mediana (Ceballos, 1989).

Recorridos por sección

En cuanto a los recorridos por sección (suelo, troncos, lianas y árboles), en ambos tipos de selvas las especies recorrieron más en suelo. Los recorridos por secciones, a diferencia de la selva baja la selva mediana fue la que presentó mayores recorridos en el

suelo, ya que al iniciaban su recorrido principalmente en el suelo y posteriormente subían hasta llegar a las partes altas de los árboles donde podrían resguardarse. En algunas ocasiones se han utilizado trampas en el suelo que pueden afectar el desplazamiento de las especies dentro del área de actividad (Graipel, 2003; Malcolm, 1991), muchas especies arborícolas se han atrapado de esta manera. Ello comprueba que las especies en la selva mediana utilizan más las partes altas (lianas y árboles) para refugiarse que en la selva baja y rara vez visitan los sitios bajos de la selva sólo para buscar alimento.

En la selva mediana, al ser un sitio limitado pero asociado a los arroyos, permitió que las especies se desplazaran de forma vertical y mantuvieran una coexistencia que pudiera variar con la estacionalidad y la disponibilidad de alimento (Bakker y Kelt, 2000; Barry *et al.*, 1984; Gentile y Cerqueira, 1995; Holbrook, 1979a y 1979b; Meserve, 1977). Durante las lluvias, los recorridos fueron tanto en suelo como en los troncos, ya que podían realizar la búsqueda de alimento cerca de sus madrigueras (Cunha y Vieira, 2002). *O. banderanus* y *P. perfulvus*, que realizaron sus recorridos en el suelo, en los troncos y los árboles, mostraron adaptaciones de comportamiento y de morfología que les permitió adaptarse a los diferentes sitios y así explorar en busca de recursos (August, 1983; Harney y Dueser, 1987), estando en ventaja de las especies terrestres. Para *N. sumichrasti* y *X. nelsoni*, a pesar de que son especies netamente arborícolas no presentaron muchas capturas, debido a que frecuentan sitios más altos de los árboles en donde no fue posible colocar las trampas.

Uso de hábitat

En los usos del hábitat, se obtuvo que por temporadas las cuatro especies, realizaron en secas los cuatro recorridos de igual forma, cualquier sitio es explotado para la búsqueda de

recursos durante esa temporada. En cambio, en lluvias se observaron sólo dos tipos de uso ya que requirieron salir en busca de alimento que está disponible mayor tiempo.

El uso diferencial de la vegetación es un mecanismo de coexistencia de las especies, y son patrones similares que se han encontrado en especies arborícolas de hábitats templados y de otros sitios tropicales (Harney y Dueser, 1987; Holbrook, 1979a, 1979b), claros ejemplo son las dos especies comunes *P perfulvus* y *O banderanus* que realizan los mismos recorridos en las dos temporadas.

Finalmente, Chamela es un sitio que esta sometido a una gran estacionalidad, la cual no sólo afecta a las especies animales sino también a las especies de plantas y trae como consecuencia cambios en la disponibilidad de alimento, por lo que el uso del hábitat durante secas, las especies de ratones en la parte baja de las selvas en busca de alimento como frutos secos o semillas (Mendoza, 1997) o, en algunos casos, las especies recorren estos sitios para buscar refugios tanto a nivel del suelo como en las parte altas de los árboles (Bakker y Kelt, 2000; Barry *et al.*, 1984; McCay, 2000). Mientras que en la temporada de lluvias las especies buscan frutos y vegetación fresca en las partes altas de los árboles y en la mayoría de los casos hacen sus nidos en las ramas intermedias de los mismos (Gillesberg y Carey, 1991; Wells *et al.*, 2004).

CONCLUSIONES

Las especies arborícolas presentaron un uso diferencial del hábitat tanto en los dos tipos de selvas como en las dos temporadas, ya que durante la temporada seca las especies podía obtener más alimento como semillas y en la temporada de lluvias frutos e insectos, además la estructura y la composición de cada tipo de selva les proporciona un sitio adecuado para poder sobrevivir.

Esto sugiere que la repartición de recursos y la selección espacial del hábitat fueron importante para la coexistencia de las especies. Se presentó una separación en cada nivel de utilización de recursos, aunque cabe resaltar que todas las especies respondieron de igual manera a la estacionalidad ya que esta afecta a la disponibilidad de alimento y origina una selección temporal en el hábitat, indicando que las especies en la temporada seca puedan desplazarse a la selva mediana en donde se mantiene la vegetación verde y los refugios disponibles para ser mejor explotados.

Las diferencias en el uso del hábitat por las especies y por sexos, esta dada por sus características morfológicas y de comportamiento ya que pueden coexistir en el sitio y limitar su competencia interespecífica.

LITERATURA CITADA

- Adler, G. H., S. A. Mangan y V. Suntsov. 1999. Richness, abundance, and habitat relations of rodents in the lang bian mountains of Southern Viet Nam. *Journal of Mammalogy*, 80(3):891-898.
- Arroyo-Cabrales, J. 2005. *Osgoodomys banderanus*. Pp. 717-718. en: *Los mamíferos silvestres de México*. (Ceballos, G. y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica y CONABIO.
- August, P. V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammals communities. *Ecology*, 64(6): 1495-1507.
- Barry, R. E, Jr., M. A. Botje y L. B. Grantham. 1984. Vertical stratification *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus* in Southwestern Virginia. *Journal of Mammalogy*, 65(1):145-148.
- Bakker, V. J. y D. A. Kelt. Scale – dependent patterns in body size distribution of neotropical mammals. *Ecology*, 81(12):3530-3547.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of the Chamela Jalisco and trends in south coastal region of Mexico. *Arch. Met. Geoph. Biocl., Ser. B*, 36:297-316.
- Bullock, S. H. y J. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22:22-35.

- Castellanos, A. E., H. A. Mooney, S. H. Bullock, C. Jones y R. Robichaux. 1989. Leaf, stem, and metamer characteristics of vines in a tropical deciduous forest in Jalisco, Mexico. *Biotropica*, 21:41-49.
- Cranford, J. A. 1977. Home range and habitat utilization by *Neotoma fuscipes* as determined by radiotelemetry. *Journal of Mammalogy*, 58(2):165-172.
- Ceballos, G. 1989. *Population and community ecology of small mammal from tropical deciduous and arroyo forest in western Mexico*. Unpublished Ph. D. Thesis, University of Arizona, Tucson, Arizona.
- Ceballos, G. 1990. Comparative natural history of small mammals from tropical forest in western Mexico. *Journal of Mammalogy*, 71:263-266.
- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in neotropical dry forests. Pp. 195-220. en: *Tropical Deciduous Forest* (S., Bullock, E.; Medina y H. Mooney, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Ceballos, G. 2005. *Tlacuatzin canescens*. Pp. 100-101. en: *Los mamíferos silvestres de México*. (Ceballos, G. y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica y CONABIO.
- Ceballos, G. e I. Castro-Arellano. 2005. *Peromyscus perfulvus*. Pp. 764-765. en: *Los mamíferos silvestres de México*. (Ceballos, G. y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica y CONABIO.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. *Los Mamíferos de Chamela, Jalisco*. Instituto de Ecología, UNAM, 436pp.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 2000. *Guía de campo de los Mamíferos de la Costa de Jalisco, México*. Fundación Ecológica de Cuixmala, A. C. Instituto de Ecología e Instituto de Biología, UNAM. México.
- Ceballos, G. y G. Oliva, coords. 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. Fondo de Cultura Económica y CONABIO.
- Ceballos, G., A. Zsekeli, A. García, P. Rodríguez y F. Noguera. 1999. *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala*. Instituto de Ecología, SEMARNAP, México, D. F.
- Cunha, A. A. y M. V. Vieira. 2002. Support diameter, incline, and vertical movements of four didelphid marsupials in the Atlantic forest of Brazil. *Journal Zoology of London*, 258:419-426.
- Dalmagro, A. D. y E. M. Vieira. 2005. Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of Araucaria forest in Southern Brazil. *Austral Ecology*, 30:353-362.
- Delany, M. J. 1971. The biology of small rodents in Mayanja Forest, Uganda. *Journal Zoology of London*, 165:85-129.

- Diffendorfer, J. E. y N. A. Slade. 2002. Long-distance movements in cotton rats (*Sigmodon hispidus*) and prairie voles (*Microtus ochrogaster*) in Northeast Kansas. *American Midland Naturalist*, 148:309-319.
- Douglass, R. J. 1989. The use of radio-telemetry to evaluate microhabitat selection by deer mice. *Journal of Mammalogy*, 70(3):648-652.
- Domínguez, C. Y. 2000. *Estructura y contenido de las madrigueras de Liomys pictus en selva mediana subperennifolia de la estación de Biología Chamela, Jalisco*. Tesis de Licenciatura. Iztacala, UNAM
- Frantz, S. C. 1972. Fluorescent pigments for studying movements and home ranges of small mammals. *Journal of Mammalogy*, 53(1):218-223.
- Gallardo-Santis, A., J. A. Simonetti y R. A. Vásquez. 2005. Influence of tree diameter on climbing ability of small mammals. *Journal of Mammalogy*, 86(5):969-973.
- García, R. G. 2000. Mamíferos silvestres de la región noroccidental del estado de Colima, México. Tesis de Licenciatura. FES Iztacala, UNAM. 122 pp.
- Gentile R. Y R. Cerqueira. 1995. Movements patterns of five species of small mammals in a Brazilian restinga. *Journal of Tropical Ecology*, 11:671-677.
- Gillesberg, A. M. y A. B. Carey. 1991. Arboreal nests of *Phenacomys longicaudus* in Oregon. *Journal of Mammalogy*, 72(4):784-787.
- Graipel, M. E. 2003. A simple ground-based method for trapping small mammals in the forest canopy. *Mastozoología Neotropical*, 10(1): 177-181.
- Halfpenny, J. C. 1992. Environmental impacts of powdertracking using fluorescent pigments. *Journal of Mammalogy*, 73(3):680-682.
- Harney, B. A. y R. D. Dueser. 1987. Vertical stratification of activity of two *Peromyscus* species: An experimental analysis. *Ecology*, 68(4):1084-1091.
- Holbrook, S. J. 1979a. Vegetational affinities, arboreal activity, and coexistence on three species of rodents. *Journal of Mammalogy*, 60:528-542.
- Holbrook, S. J. 1979b. Habitat utilization, competitive interactions, and coexistence of three species of cricetine rodents in east-central Arizona. *Ecology*, 60:758-769.
- Jike, L., G. O. Batzli y L. L. Getz. 1988. Home range of prairie voles as determined by radiotracking and by powdertracking. *Journal of Mammalogy*, 69(1):183-186.

- Kaufman, G. 1989. Use of fluorescent pigments to study social interactions in a small nocturnal rodents, *Peromyscus maniculatus*. *Journal of Mammalogy*, 70:171-174.
- Laakkonen, J. 2003. Effect of arboreal activity on species composition and abundance estimates of rodents in a chaparral habitat in Southern California. *The American Midland Naturalist*, 150:348-351.
- Leite, Y. L. R.; L. P. Costa y J. R. Stallings. 1996. Diet and vertical space use of trees sympatric opossums in a Brazilian Atlantic forest reserve. *Journal of Tropical Ecology*, 12:435-440.
- Lemen, C. A. y P. W. Freeman, 1985. Tracking mammals with fluorescent pigments: A new technique. *Journal of Mammalogy*. 66:134-136.
- Longland W. S. y C. Clements. 1995. Use of fluorescent pigments in studies of seed caching by rodents. *Journal of Mammalogy*, 76(4):1260-1266.
- Lott, E. J. 1985. *Listados Florísticos de México III*. La Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, UNAM, 47pp.
- Lott, E. J., S. H. Bullock y A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of Coastal Jalisco. *Biotropica*, 19(3):228-235.
- Lowman, M. D. y P. K. Wittman. 1996. Forest canopies: methods, hypothesis, and future directions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27:55-81.
- Malcolm, J. R. 1991. Comparative abundances of neotropical small mammals by trap height. *Journal of Mammalogy*, 72(1):188-192.
- Manville, C. J., S. A. Barnum y J. R. Tester. 1992. Influence of bait on arboreal behavior of *Peromyscus leucopus*. *Journal of Mammalogy*, 73(2):335-336.
- Martínez-Yrizar, A., J. M. Mass, L. A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhan. 1996. Net productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12:169-175.
- Maza, B. G., N. R. French y A. P. Aschwanden. 1973. Home range dynamics in a populations of heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy*, 54(2):405-425.
- McCay, T. S. 2000. Use of woody debris by cotton mice (*Peromyscus gossypinus*) in a Southeastern forest. *Journal of Mammalogy*, 81(2):527-535.
- Mendoza D., M. A. 1997. *Efecto de la adición de alimento en la dinámica de poblaciones y estructura de comunidades de pequeños mamíferos en un bosque caducifolio*. Facultad de ciencias. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM.

- Meserve, P. L. 1977. Three dimensional home ranges of cricetid rodents. *Journal of Mammalogy*, 58(4): 549-558.
- Metzgar, L. H. 1973. A comparison of trap- and track- revealed home ranges in *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy*, 54(2):513-515.
- Mikesic, D. G. y L. C. Drickamer. 1992. Effects of radiotransmitters and fluorescent powders on activity of wild house mice (*Mus musculus*). *Journal of Mammalogy*, 73(3):663-667.
- Mullican, T. R. 1988. Radio telemetry and fluorescent pigments: a comparison of techniques. *Journal of Wildlife Management*, 52:627-631.
- Passamani, M. 1995. Vertical stratification of small mammals in Atlantic Hill forest. *Mammalia*, 59(2):276-279.
- Peña, L. A., Y. Domínguez y B. Hernández. *Nyctomys sumichrasti*. Pp. 701-702. en: *Los mamíferos silvestres de México*. (Ceballos, G. y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica y CONABIO.
- Predavec, M. y Ch. J. Krebs. 2000. Microhabitat utilization, home ranges, and movement patterns of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) in the central Canadian Arctic. *Canadian Journal of Zoology*, 78(11):1885-1890.
- Rehmeier, R. L., G. A. Kaufman, D. W. Kaufman. 2004. Long-distance movements of the deer mouse in tallgrass prairie. *Journal of Mammalogy*, 85(3):562-568.
- Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Pp. 129-145. en: *Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución*. (T.P. Ramamoorthy; R. Bye; A. Lot y J. Fa, eds.). Instituto de Biología, UNAM.
- Sánchez-Rojas, G., V. Sánchez-Cordero y M. Briones. 2004. Effect of plant species, fruit density and habitat on post-dispersal fruit and seed removal by spiny pocket mice (*Liomys pictus*, Heteromyidae) in a tropical dry forest in Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 39(1):1-6.
- Statistica 6.0 1988.
- Vieira, E. M. 1998. A technique for trapping small mammals in the forest canopy. *Mammalia*, 62(2):306-310.
- Vieira, E. M. y E. L. A. Monteiro-Filho. 2003. Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 19:501-507.
- Viveiros, C. E. 2003. Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic Forest, Southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38(2):81-85.

Wells, K., M. Pfeiffer, M. B. Lakim y K.E. Linsenmair. 2004. Use arboreal and terrestrial space by a small mammal community in a tropical rain forest in Borneo, Malaysia. *Journal of Biogeography*, 31:641-652.

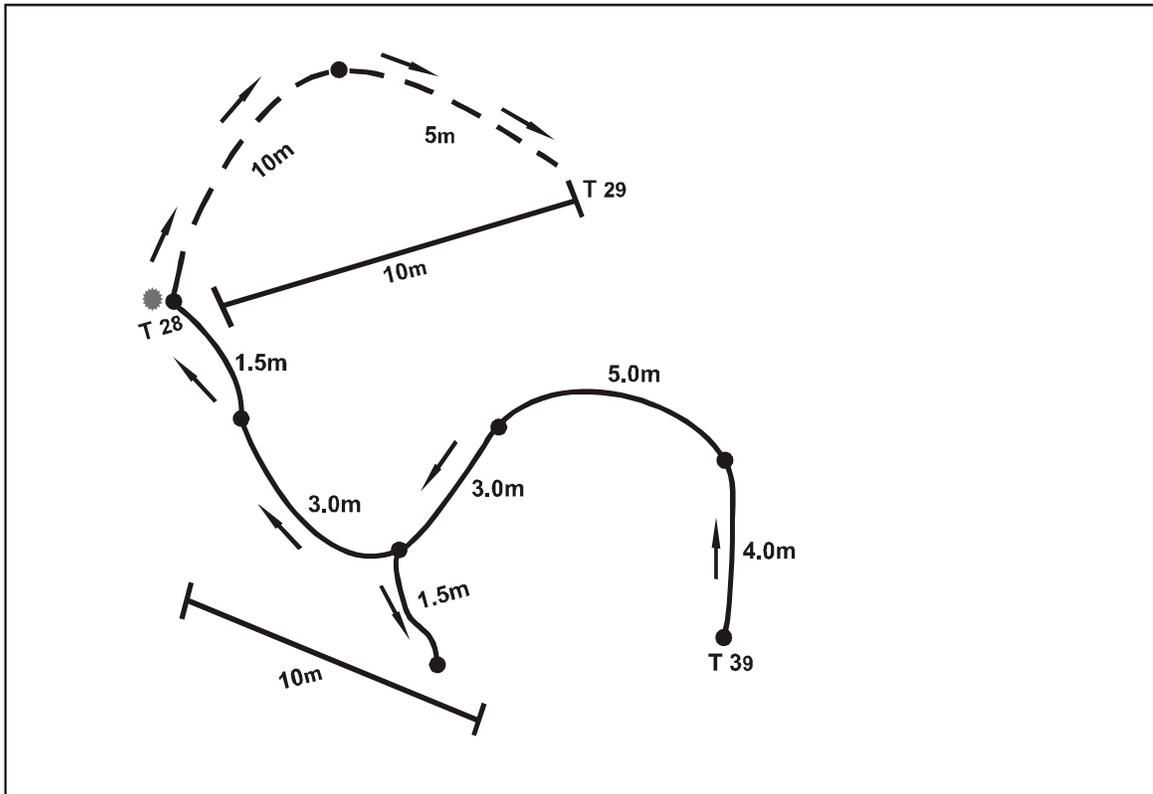
CONCLUSIÓN GENERAL

Los bosques tropicales secos por tener una distribución restringida y ser los menos estudiados cobran una gran importancia biológica, en primera porque alberga a un gran número de especies de vertebrados tanto endémicas como de distribución restringida y la formación de reservas en este tipo de hábitat permite el desarrollo de estudios a largo plazo para conocer el seguimiento de las comunidades tanto de plantas como de animales, ya que sitios como estos están sometidos a una variabilidad climática que puede influenciar en los patrones de diversidad y riqueza de las especies.

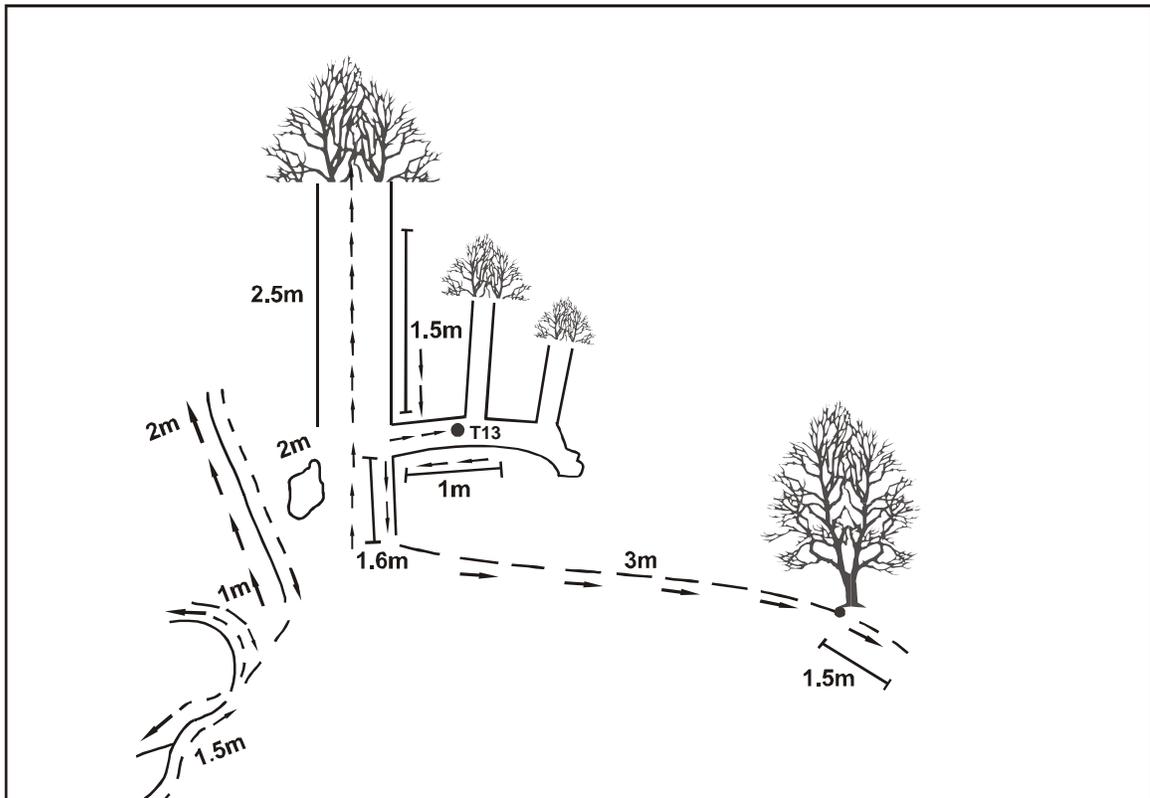
Por lo tanto, el estudio a largo plazo de las comunidades de pequeños mamíferos nos permite conocer lo que ocurre en la abundancia de las especies en escalas de tiempo de pocos o muchos años y así conocer como las especies crecen, se dispersan, o recolonizan los sitios afectados.

Finalmente, el existir sitios con una variación en recursos disponibles en diferentes estratos o niveles hace que las especies con capacidades fisiológicas y morfológicas determinadas no compitan por los recursos sino que coexistan en el sitio. Es así que Chamela en particular la selva mediana presente una mayor riqueza y diversidad de especies que coexistan en el sitio y dispongan de los recursos.

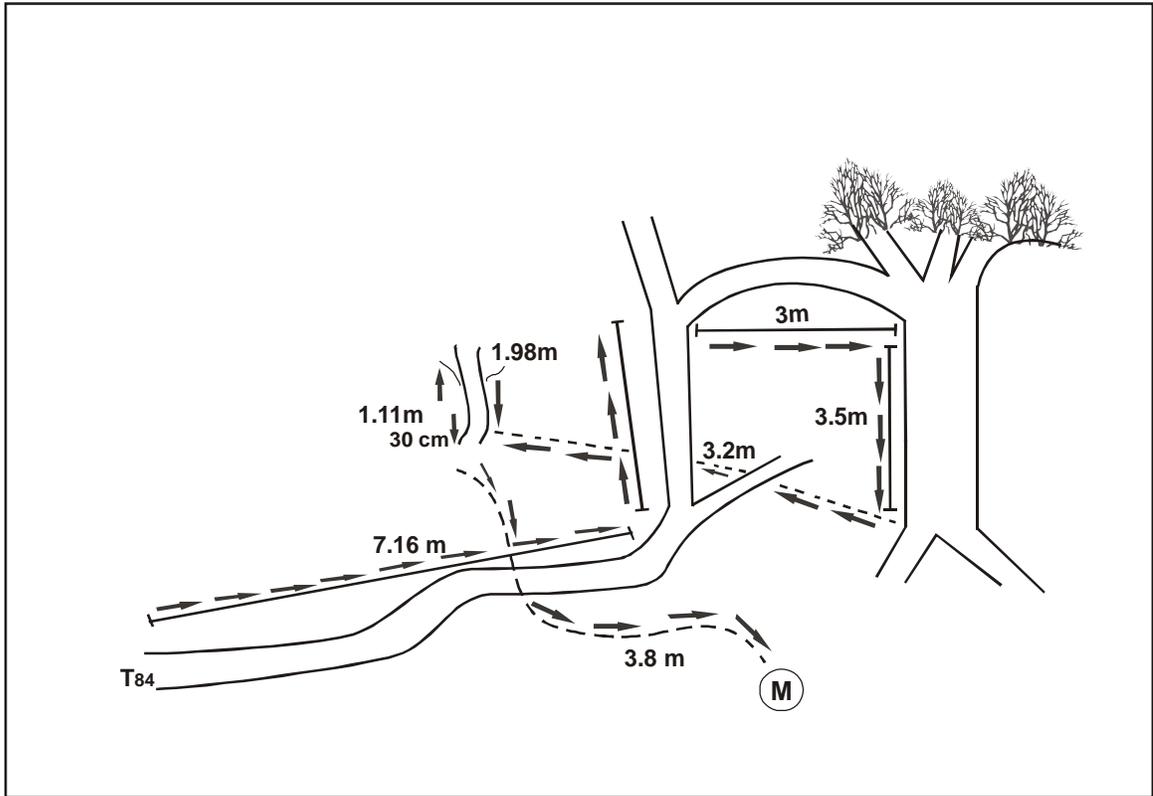
APÉNDICE I (Capítulo II)



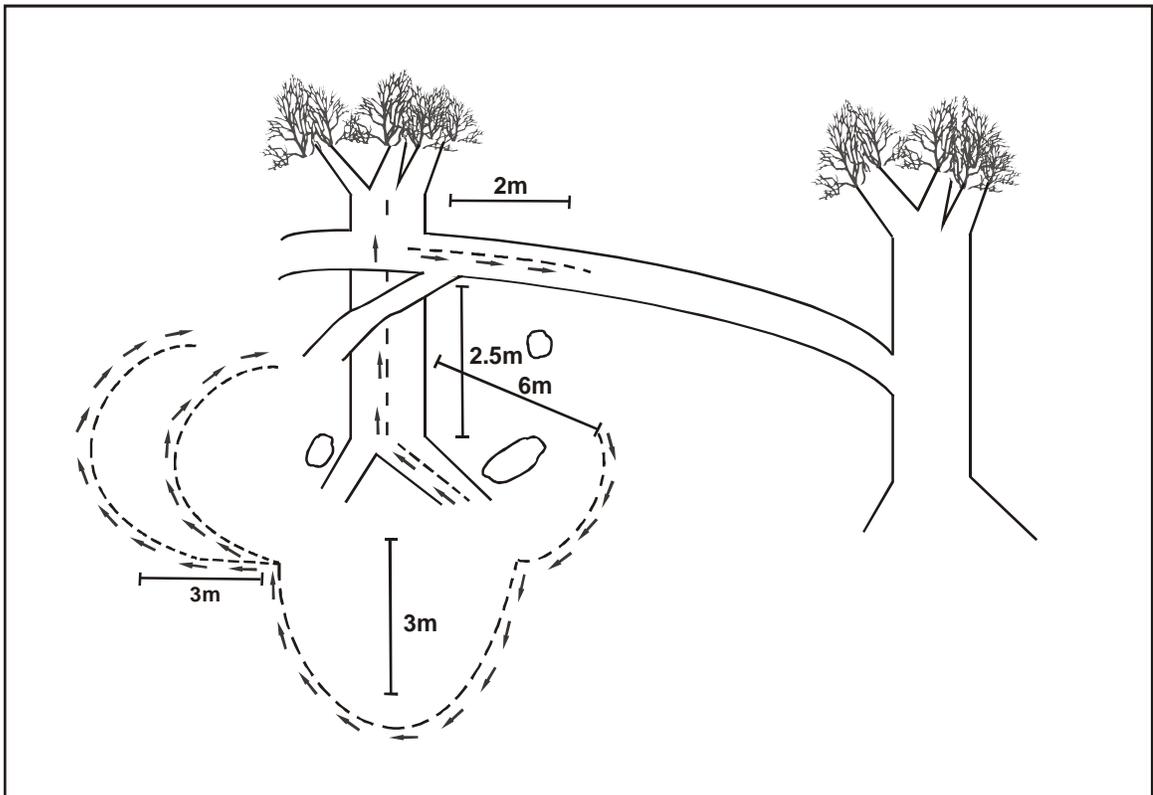
Trampas 39 Especie *Osgoodomys banderanus* Número 281 Color Verde
Recorrido en suelo



Trampa 13 Especie *Nyctomys sumichrasti* Número 6 Color Anaranjado
Recorrido en árbol y suelo



Trampa 84 Especie *Peromyscus perfulvus* Número 86 Color Anaranjado
Recorrido en árbol, ramas y suelo



Trampa 75 Especie *Xenomys nelsoni* Número 19 Color Morado
Recorrido en árbol, rama y suelo

APÉNDICE II (Capítulo II)

Osgodomys banderanus



Nyctomys sumichrasti



Peromyscus perfulvus



Xenomys nelsoni



Seguimiento del rastro

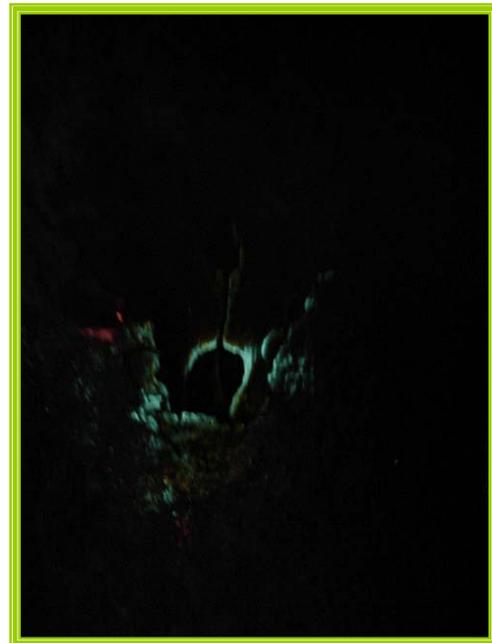
Luz blanca



Luz ultravioleta



Madriguera en árbol



Recorrido en suelo

