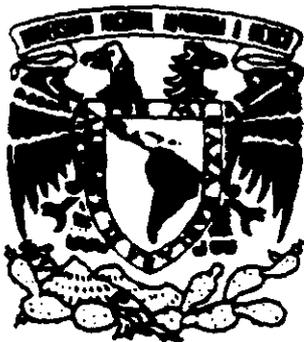


00343 1
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

Estudio Poblacional de Roedores en un Bosque
Mesófilo de Montaña en el Estado de Oaxaca

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGIA ANIMAL)
P R E S E N T A :
CARLOS RAUL BONILLA RUZ

DIRECTOR DE TESIS : VÍCTOR MANUEL SÁNCHEZ CORDERO DÁVILA

MEXICO D.F.

1999

273212

1999

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Todo nuestro afán de conocimiento del medio que nos rodea, si es que debe tener algún fin además de la propia fascinación del orden natural y del amor que la comprensión conlleva, ha de ser su atinada apropiación y conservación, para la perpetuación de la naturaleza y de los beneficios que nos brinda, pero más que nada para poder heredar a las conciencias futuras la fascinación y el amor que de ella emanan ...

Muchas vivencias atrás han quedado,
Aunque lo vital jamás es lejano.
Dios!, mira ahora entre mis manos,
Recíbela, como un don callado.
Esta es a ti, pues con tu partida
...Mediste desde el inicio su hechura.
...Es testigo fiel, no de amargura
...de alegría y vida compartida!

A ustedes Charly y Güerita por el barullo y la ternura con que adornan mi vida ...

A ti, amada y fiel compañera de mi vida por tu amor y apoyo en los momentos más difíciles.

A ti papá con todo el amor que tu mismo nos diste

A ti Lau y toda esa familia que irradia vida...

A mi hermano Nan...

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todos aquellos que hicieron posible la realización de este trabajo y muy especialmente al Dr. Víctor Sánchez Cordero, quién me apoyó decididamente desde el inicio del mismo. Asimismo quiero agradecer a la M. en C. Katleen Ann Babb Stanley, por sus comentarios a los primeros manuscritos de este trabajo y por haber facilitado desinteresadamente para los primeros muestreos, las trampas necesarias; a las autoridades del CIIDIR-Oaxaca por la compra del equipo indispensable para la realización del trabajo de campo y de igual forma a las autoridades del Instituto Politécnico Nacional, por el apoyo en la realización de mis estudios de Maestría.

Un lugar muy especial en este apartado lo ocupan quienes con su entusiasta colaboración y compañerismo hicieron más que agradables los días más difíciles del trabajo de campo, al M. en C. Salvador Acosta Castellanos por su ayuda en la parte botánica del mismo, a la Biól. Martha Elena Esteva G. y a Javier Navarro Cisneros por su apoyo y compañía en los viajes de colecta; pero sobre todo a la Técnica Colectora y Taxidermista Alejandra Nazario, quien colaboró en la mayor parte del trabajo de campo.

Quiero agradecer también al Dr. Miguel Angel Briones, al Dr. Roberto Martínez Gallardo y al M. en C. Antonio Santos, por los consejos y observaciones hechas a lo largo del desarrollo de este estudio.

RESUMEN

Se realizó un estudio poblacional en una comunidad de roedores a lo largo de un año, en una localidad ubicada en bosque mesófilo de montaña en el norte del estado de Oaxaca. Se utilizó el método de enumeración del Número Mínimo de Individuos Vivos (NMIV), para obtener la densidad poblacional en cuatro cuadrantes de 3600 m². La comunidad se presenta dominada por *Peromyscus mexicanus* y *Reithrodontomys mexicanus*. La primera es una especie generalista de amplia distribución dentro de su grupo (*mexicanus*), de hábitos principalmente terrestres y la segunda es una especie arborícola. También se colectaron ejemplares de *Oryzomys alfaroi* y de *Lyomys irroratus*. A diferencia de lo encontrado en bosques templados o en las selvas húmedas tropicales, la comunidad de roedores no se reproduce en una temporada muy definida o a lo largo de todo el año. A través de un análisis de varianza se pudo encontrar evidencia estadística de una fuerte correlación entre la densidad poblacional y las estaciones del año, encontrándose dos picos muy bien definidos en primavera y otoño. La reproducción, el reclutamiento y la proporción de jóvenes presentan aproximadamente el mismo esquema anual que la densidad. Los datos y los análisis de la estructura de la vegetación sugieren una relación entre ésta y la densidad poblacional en las áreas estudiadas; donde la vegetación fue menos desarrollada, el NMIV fue menor. Con base en evidencia encontrada en la composición florística de estas últimas áreas, se sugiere cierto grado de perturbación antropogénica, a la que la comunidad de roedores del bosque mesófilo parece ser sensible. Estos últimos resultados presentan al bosque mesófilo como una comunidad variable en estructura, lo que sólo en parte tiene que ver con perturbaciones de origen antropogénico.

INDICE

INTRODUCCIÓN	1
HISTORIAS DE VIDA	1
EL GÉNERO <i>PEROMYSCUS</i> COMO MODELO ANIMAL EN EL ESTUDIO DE LAS HISTORIAS DE VIDA	4
EL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA PLANTEAMIENTO	8 11
OBJETIVOS	12
MATERIALES Y MÉTODOS	13
ÁREA DE ESTUDIO	13
IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES	16
MUESTREO	18
ANÁLISIS DEMOGRÁFICO Y REPRODUCTIVO	19
El Método de Ennumeración	19
Reproducción	21
Parámetros Poblacionales	22
MUESTREO Y ANÁLISIS DE LA VEGETACIÓN	22
RESULTADOS	24
IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES Y MUESTREO	24
ANÁLISIS DEMOGRÁFICO Y REPRODUCTIVO	25
El Método de Enumeración	25
Comprobación de supuestos	25
Tiempo de permanencia máxima	26
Tamaño Poblacional	31
Reproducción	35
PARÁMETROS POBLACIONALES	37
Estructura por Edades	37
Proporción de Sexos	39
Reclutamiento	41
Peso Corporal	41
MUESTREO Y ANÁLISIS DE VEGETACIÓN	43

DISCUSIÓN	45
RIQUEZA DE ESPECIES	45
HETEROGENEIDAD AMBIENTAL	47
ASPECTOS DEMOGRÁFICOS	48
Tamaño Poblacional	48
Tácticas Reproductivas	53
EL CICLO DEL TAXÓN	59
Taxonomía y Evolución	59
El Modelo de Refugios Pleistocénicos	60
CONCLUSIONES	63
RIQUEZA DE ESPECIES	63
HETEROGENEIDAD AMBIENTAL	63
ASPECTOS DEMOGRÁFICOS	63
Tamaño Poblacional	63
Tácticas Reproductivas	64
EL CICLO DEL TAXÓN	65
LITERATURA CITADA	67
ANEXO 1 Clave dicotómica para identificar peromyscinos de la región serrana al norte del estado de Oaxaca.	75
ANEXO 2 Comprobación de supuestos, método y resultados para el empleo del método del Número Mínimo de Individuos Vivos	77
ANEXO 3 Relación de ejemplares capturados durante el estudio por especie y por cuadrante de muestreo	81
ANEXO 4 Análisis de la vegetación	85

INTRODUCCIÓN

HISTORIAS DE VIDA

El estudio de las historias de vida, trata de un tema algo más complejo que tan sólo las diferentes etapas del ciclo de vida de los organismos; se centra en el conocimiento de la ecología y evolución de éstos. Su objetivo es entender cómo la selección natural moldea las características del ciclo de vida, que influyen directamente en la supervivencia y reproducción y por lo tanto en la adecuación (Benabib, 1993). Aunque la mayor parte de las historias de vida se fundamentan en la adaptación, se reconoce que existen factores que la limitan y que pueden implicar cambios en los patrones reproductivos e influenciar la tasa a la cual estos cambios ocurren (Millar, 1981). Así, aunque se asume que los patrones encontrados en la variación de las historias de vida son adaptativos, se ha reconocido que no siempre es así (Boyce, 1988).

La mayor parte de los modelos de historias de vida implican compromisos entre las características que las conforman; estos compromisos definen la optimización de las tácticas reproductivas. Una premisa básica es el principio de la distribución, el cual se fundamenta en que un organismo tiene recursos finitos de energía o nutrientes, los cuales deben ser divididos entre la reproducción, crecimiento y mantenimiento. Al incrementar la disposición de energía o cualquier otro recurso limitante en una de estas funciones vitales, disminuyen los recursos disponibles para las otras funciones. La forma en que estos recursos energéticos son utilizados varía de especie a especie y aún de población a población, por lo que la diversidad de historias de vida observadas en la naturaleza puede ser muy grande (Boyce, 1988).

Dos modelos generados en las décadas de los 60's y 70's, sirvieron como estímulo a la investigación y estudios comparativos de campo, para el desarrollo teórico de la explicación de la variación de las historias de vida. El modelo de selección $K-r$, fue desarrollado primeramente por MacArthur y Wilson (1967), para explicar las formas de selección en los trópicos. A partir de estas ideas, Pianka (1970) propuso dos tipos de tácticas de historias de vida, caracterizados por respuestas a ambientes que favorecen un rápido crecimiento poblacional (estrategas r) o a ambientes saturados que favorecen la habilidad competitiva y la evasión de depredadores (estrategas K). Según este modelo, las respuestas típicas documentadas en mamíferos

incluyen: 1) Incremento de la mortalidad juvenil; 2) incremento en la edad de la madurez sexual, 3) decremento en la natalidad y 4) incremento en la mortalidad de adultos (Eberhardt, 1977)

Por otro lado, el modelo demográfico de apuesta segura o "Bet hedging", genera una serie de predicciones, basadas fundamentalmente en las variaciones de la sobrevivencia en jóvenes y adultos y en las respuestas observadas en las estrategias de las historias de vida. Así, cuando la sobrevivencia de los jóvenes varía más que la de los adultos, entonces algunos períodos pueden ser más propicios que otros para garantizar el éxito reproductivo, de esta forma se favorece un mayor número de eventos reproductivos con menor esfuerzo invertido en cada uno, una madurez tardía, camadas menores y una vida reproductiva más larga (Benabib, 1993; Boyce, 1988; Sánchez-Cordero, 1985; Stearns, 1976, 1977).

Sin embargo, se han encontrado inconsistencias entre ambos modelos y entre cada modelo con estudios experimentales y descriptivos de diversas especies de vertebrados terrestres (Congdon y Gibbons, 1987; Glazier, 1980; Modi, 1984; Sánchez-Cordero, 1985). Ahora, una gran cantidad de modelos y refinamientos de modelos más recientes han aportado una teoría notablemente compleja, pero aún incompleta. Las historias de vida de los mamíferos ofrecen abundantes oportunidades para futuras pruebas empíricas y desarrollos teóricos (Boyce, 1988).

Se ha sugerido que las tácticas reproductivas que pueden observarse en la naturaleza, no obedecen a ninguno de los modelos mencionados, sino más bien a una serie de "trueques" o compromisos en las características que definen a estas tácticas (Benabib, 1993; Boyce, 1988; Sánchez-Cordero, 1985). Estos compromisos definidos por el principio de distribución, pueden ocurrir en varios estadios de la historia de vida. Uno de ellos es el que ocurre entre el tamaño y el número de descendientes; con el mismo esfuerzo reproductivo, es posible obtener una camada grande de crías de tamaño pequeño o una camada pequeña de crías grandes (Sibly y Calow, 1984).

Otro compromiso se encuentra entre la sobrevivencia y la iteroparía; al encontrar una mortalidad de jóvenes elevada en relación con los adultos, la iteroparía y un esfuerzo reproductivo reducido ofrece más ventajas, por el contrario, cuando la mortalidad de los adultos es elevada, se favorece el máximo esfuerzo reproductivo (Charnov y Schaffer, 1973). Este compromiso se encuentra muy ligado al costo de la reproducción, es decir, definir a futuro una reproducción o sobrevivencia adulta reducida a causa de una disposición de recursos para la reproducción presente. La aptitud desde este punto se balancea entre el costo de la reproducción actual y la futura. Esto se conoce como la hipótesis del costo reproductivo (Bell,

1984). Este compromiso es fundamental para la mayoría de los modelos de evolución de tácticas reproductivas y según algunos autores, es suficiente para explicar su optimización, ya que sin esta selección, podría estar favoreciéndose continuamente el máximo fisiológico posible (Schaffer, 1974). Sin embargo, existen algunos estudios que por restricciones metodológicas no han logrado demostrar la relación existente en este compromiso, (Brown y Zeng, 1989).

En mamíferos, se conocen trueques entre la reproducción y el crecimiento, particularmente, una edad temprana de inicio de reproducción puede causar la terminación del crecimiento y la obtención de un tamaño corporal menor además de una supervivencia reducida entre los adultos (Boyce, 1981). Sin embargo, el costo de la reproducción es más tangible cuando los recursos disponibles son escasos o en condiciones de competencia elevada (Boyce, 1988). Aunque los efectos confunden y dificultan la demostración del costo reproductivo, permanece la interrogante de qué tan importante es para la optimización del ajuste al medio. De esta forma, es muy posible que varios "trueques" estén interviniendo simultáneamente para determinar el esfuerzo reproductivo óptimo, en donde el tamaño de la camada, temporada de reproducción y la sobrevivencia de individuos por camada son algunos de los factores que están involucrados (Boyce, 1988).

Recientemente, se ha acumulado evidencia de que la estacionalidad es uno de los factores más importantes para definir la evolución de las historias de vida en mamíferos. Regímenes estacionales de recursos, favorecen un rápido crecimiento y alta fecundidad durante los períodos de abundancia de recursos, que ocurren en verano o la temporada de lluvias, cuando puede alcanzarse un tamaño corporal mayor para soportar la temporada seca o el invierno. La estacionalidad de recursos puede de hecho remarcarse por una mortalidad elevada durante la temporada difícil, lo cual reduce la competencia entre los sobrevivientes durante la temporada de crecimiento (Boyce, 1988)

Aparentemente, la estacionalidad, medida ésta como presencia de lluvias o como producción primaria (disponibilidad de recursos), ofrece la explicación más parsimoniosa para los patrones de variación geográfica en el tamaño de la camada en mamíferos y de nidada en aves (Cameron y McClure, 1988; Ricklefs, 1980). La selección ha favorecido una estrategia en ambientes altamente estacionales caracterizada por pocas camadas grandes, mientras que en ambientes menos estacionales se presentan temporadas de reproducción largas que permiten el incremento de la productividad a través de una primera reproducción a edad más temprana y un incremento de la iteroparía (Boyce, 1988; Bronson, 1985; Cameron y McClure, 1990).

De esta forma, las tácticas reproductivas de cada especie son una respuesta adaptativa al medio que las rodea, de forma que la reproducción pueda lograrse exitosamente (Modi, 1984). Cada característica de las tácticas reproductivas, parece estar ajustada de forma más o menos fina al medio en el cual se expresa. Así, las especies que las presentan, las han fijado en su genotipo como las más adecuadas para que garanticen una reproducción exitosa.

EL GÉNERO *PEROMYSCUS* COMO MODELO ANIMAL EN EL ESTUDIO DE LAS HISTORIAS DE VIDA

En el estudio de mamíferos, existe un interés creciente en contrastar las características demográficas y reproductivas que muestran poblaciones de una especie, o bien, especies emparentadas, a lo largo de gradientes geográficos, ya sean latitudinales, longitudinales, o ambos, para evaluar las tácticas de historia de vida de los mamíferos en general (May y Rubinstein, 1984; Boyce, 1990) y roedores en particular (Fleming, 1975; Millar 1984, 1989). Uno de los puntos focales que han resultado de dichas comparaciones ha sido el encontrar los patrones de variación que geográficamente muestra la duración de la época de reproducción. En esta búsqueda se ha conceptualizado en un principio, a la latitud y a la longitud como datos correlacionados con la variabilidad ambiental, sin embargo, ahora se acepta que éstos no son parámetros confiables para definir la estacionalidad (Boyce, 1988).

Dentro de los mamíferos, los roedores han constituido un grupo apropiado para abordar aspectos sobre la teoría de historia de vida y tácticas reproductivas, debido a la relativa facilidad con que se puede obtener información poblacional precisa y detallada, indispensable para tratar este tema (Fleming, 1975; Millar, 1975; Eisenberg, 1981).

Entre los roedores, el género *Peromyscus* es uno de los más representativos de Norteamérica y el más intensamente estudiado. Este género se distribuye desde el norte del Canadá hasta Panamá y la parte adyacente de Sudamérica (Hall, 1981; Carleton, 1989); asimismo exhibe considerables variaciones fisiológicas y de comportamiento, reflejo de su vasta distribución geográfica y ecológica y de su rápida historia evolutiva (Kirkland y Layne 1989). En México, el género está ampliamente representado, con 51 especies (incluyendo los géneros emparentados *Habromys*, *Megadontomys* y *Osgoodomys*), 34 de las cuales son endémicas a México (Musser y Carleton, 1993). Presenta una extensa distribución geográfica y ocupa una gran variedad de hábitats, tales como selvas, desiertos, pastizales y bosques semitemplados y

templados (Baker, 1968). Este escenario zoogeográfico ofrece una excelente oportunidad para determinar posibles modificaciones demográficas y reproductivas en respuesta a cambios en los factores bióticos y abióticos.

Las características biológicas de *Peromyscus* y los estudios que con éste género se han realizado, indican que podría ser un modelo animal para intentar explicar las relaciones entre las condiciones ambientales y los patrones reproductivos y de desarrollo, lo que se ha constituido en un programa de investigación (Millar, 1989). Se ha llevado a cabo un notable número de estudios poblacionales de éste género en ambientes estacionales de pastizales y bosques templados de Estados Unidos de Norteamérica y Canadá y uno de los principales intereses ha sido obtener información necesaria de los patrones de crecimiento, desarrollo y aspectos reproductivos asociados, que reflejen interrelaciones ecológicas y filogenéticas. Sin embargo, a pesar de la valiosa información contenida en los estudios realizados por diversos autores acerca de estos tópicos, los objetivos planteados por el programa no han sido logrados y aún no se comprenden los patrones geográficos y ambientales de variación en la reproducción y el desarrollo entre las poblaciones y las especies de *Peromyscus* (Millar, 1989).

Una de las principales razones para que estos objetivos no hayan sido logrados, es que a pesar de que de cada cinco mamíferos que existen, cuatro se encuentran en los trópicos, el mayor esfuerzo de investigación sobre la biología reproductiva y los aspectos fisiológicos y conductuales asociados, se han fundamentado principalmente en especies de zonas templadas (Bronson, 1989; Millar, 1989). Al no estudiarse las especies tropicales, no se cubre toda la variabilidad de patrones reproductivos en los diferentes tipos de ambientes. Se conoce poco acerca de los patrones normales de reproducción de animales tropicales y de la forma en que las poblaciones naturales interpretan fisiológicamente las claves que el ambiente les brinda, para ajustar sus ciclos reproductivos a las épocas óptimas y así garantizar un éxito reproductivo frente a una corta expectativa de vida (Bronson, 1989).

La relevancia de la investigación biológica y taxonómica de especies tropicales y de éste género en particular, tomado como modelo animal, para lograr el entendimiento de la variación geográfica, especiación y patrones biogeográficos es entonces evidente (Carleton, 1989). Así, la investigación de las historias de vida y tácticas reproductivas, es particularmente útil, puesto que parecen reflejar aspectos ecológicos importantes como la estabilidad del hábitat, presiones de competencia y depredación y de disponibilidad de recursos (Glazier, 1980; Modi, 1984).

Existen diversas referencias sobre el estudio de las tácticas reproductivas y las características del ciclo de vida en el género *Peromyscus*, (Millar, 1989), así como esfuerzos

importantes realizados para explicar en forma global las estrategias reproductivas y las tendencias en los ciclos de vida de éste género desde un punto de vista evolutivo y de esta forma explicar no solamente las relaciones filogenéticas, sino también el curso de la evolución de las especies del género, desde organismos generalistas de amplia distribución, hacia otras especies especialistas de distribución restringida (Glazier, 1980). A nivel general, el trabajo de Millar e Innes (1983) analiza las características demográficas del ciclo de vida de dos subespecies de *Peromyscus maniculatus* y las relaciona con aspectos específicos de las variaciones anuales ambientales entre ambientes montanos y los territorios del Noroeste de Canadá, encuentra que aparentemente los patrones de desarrollo entre las poblaciones de *P. maniculatus* no exhiben el tipo de caracteres coevolucionados, los cuales se plantean usualmente como importantes para la evolución de las historias de vida. Las estrategias individuales parecen variar independientemente de otras características del ciclo de vida. De ser así, entonces aspectos específicos del desarrollo pueden estar respondiendo a aspectos específicos del ciclo anual. Millar *et al.* (1979), estudian las características de dos especies de éste género que habitan en ambientes estacionales, y encuentra una correlación entre la duración de la temporada de reproducción y la latitud en la que se desarrolla.

Modi (1984) relaciona las tácticas reproductivas de algunas especies de *Peromyscus* habitando diferentes tipos de ambientes con las estrategias K y r y al mismo tiempo con la estabilidad ecológica del medio, encontrando discrepancias con las predicciones del modelo propuesto por Pianka (1970).

A pesar de todos estos estudios, no son muchos los trabajos realizados con *Peromyscus* en México y menos en el sur-sureste de México. Autores mexicanos han realizado con *P. mexicanus*, estudios en laboratorio y campo con ejemplares obtenidos en las selvas altas de los Tuxtlas (Sánchez-Cordero, 1985; Martínez-Gallardo, 1995), encuentran también inconsistencias entre las predicciones de los modelos $K-r$ y el de "apuesta segura" con las tácticas observadas, además el trabajo de Martínez-Gallardo (1995), relaciona los parámetros poblacionales con las diferencias en la perturbación antropogénica, y registra poca sensibilidad a éstas y que la variación en la densidad de población es mejor explicada por los cambios climáticos estacionales.

Rickart (1977), trabaja en condiciones de laboratorio con ejemplares de dos especies de *Peromyscus* (*P. melanocarpus* y *P. mexicanus*), obtenidos en un bosque mesófilo en la Sierra Juárez de Oaxaca, e intenta a través de la comparación reproductiva y ontogenética, ayudar al entendimiento de las tendencias mostradas por el género, así como profundizar en la ecología

general de las comunidades de roedores del bosque mesófilo. Encuentra una temporada de reproducción prolongada, aparentemente como respuesta ante la predictibilidad del ambiente, de igual forma las tasas de crecimiento y desarrollo son reducidas. Encuentra también una correlación negativa entre el tamaño corporal y el peso porcentual de la camada.

En estos trabajos se plantean discrepancias con los modelos de historias de vida de estrategias $K-r$ y "apuesta segura". En el grupo de especies cercanamente emparentadas al que pertenece *P. mexicanus* (grupo *mexicanus*), el tamaño corporal se encuentra invertido con respecto a lo esperado, esto principalmente debido a que *Peromyscus yucatanicus* es más pequeño que el más ampliamente distribuido de su grupo, *P. mexicanus* (Glazier, 1980; Modi, 1984); *Megadonthomys thomasi*, habitante del bosque nublado tiene un tamaño de camada grande y una tasa de desarrollo que más bien recuerdan a los taxa templados (Modi, 1984); *Peromyscus californicus* presenta una mezcla de estrategias de tipo r (tiempo de gestación y de desarrollo cortos, tamaño corporal pequeño y edad temprana del primer estro), probablemente como respuesta a un hábitat inestable (Matorral costero; Stearns, 1976, 1977; Modi, 1984). Estas discrepancias y variaciones geográficas y climáticas, obligan a formular preguntas enfocadas a determinar las diferencias poblacionales entre las especies que tienen épocas de reproducción cortas.

El género *Peromyscus* ha sido utilizado también como modelo para explicar patrones de especiación, dentro de un proceso denominado el ciclo del taxón, donde especies originadas en un lugar determinado, se dispersan y diversifican para eventualmente disminuir su área de distribución y finalmente extinguirse (Glazier, 1980).

Durante este proceso, especies de amplia distribución dan origen a otras endémicas y más especializadas, al colonizar a partir de un ambiente estacional, uno que no lo es; aparentemente existe un compromiso entre su habilidad de colonización y una adaptación local; cuando ésta se da, parece ser a expensas de su vagilidad. Estas modificaciones conllevan una serie de ajustes en los ciclos de vida y tácticas reproductivas (Glazier, 1980).

El género *Peromyscus*, es especialmente adecuado para el estudio del ciclo del Taxón, por diversas razones entre otras porque su sistemática y distribución es razonablemente bien conocida, además de que contiene varios grupos de especies que representan diferentes niveles de diferenciación y formación de especies de distribución restringida.

Dentro de este género se encuentra el grupo *mexicanus*, cuyo núcleo consiste de una especie generalista de distribución amplia (*P. mexicanus*) y varias especialistas de distribución más restringida (*P. gymnotis*, *P. guatemalensis*, *P. zarhynchus* y *P. grandis*), su distribución se

encuentra entre Guatemala y sur de México, su reconocimiento morfológico es muy difícil y se les considera cercanamente relacionadas (Carleton, 1989; Rogers y Engstrom, 1992). Así su estatus específico se basa en una combinación de evidencia de distribución y criterios de grados de diferenciación.

Dentro de este grupo de especies, *P. mexicanus*, con seis subespecies, es la que presenta el área de distribución más amplia, desde el sur de San Luis Potosí y norte de Veracruz y Oaxaca hasta el este de Panamá, en altitudes bajas (<100m) a moderadas (aprox. 1700m), en ambientes tropicales y de buena humedad, abarcando diferentes tipos de vegetación como Bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña, bosque de pino húmedo y bosques tropicales subperennes o subcaducifolios (Huckaby, 1980; Hall, 1981; Carleton, 1989).

De acuerdo con Glazier (1980), dentro del género *Peromyscus*, las especies de distribución más restringida se encuentran generalmente en ambientes tropicales y presentan los tamaños corporales mayores; sin embargo, en el grupo *mexicanus* como ya se mencionó, esta relación se pierde, según dicho autor, una explicación a esto permanece por descubrirse.

EL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA

Por su estacionalidad climática y por la heterogeneidad ambiental, entendida ésta como la variedad de nichos y recursos disponibles, el bosque mesófilo de montaña ocupa un lugar intermedio entre los ambientes estacionales como los bosques templados y los ambientes estables con poca estacionalidad como los bosques tropicales perennifolios y es por lo tanto, un sitio excelente de investigación para obtener información faltante y tratar de explicar muchas de las interrogantes acerca de las tendencias en las tácticas reproductivas del grupo de los roedores, que mucho tienen que ver con la estacionalidad ambiental y la disponibilidad de recursos (Boyce, 1988; Camerun y McClure, 1988; Glazier, 1980; Modi, 1984). Por otro lado, se ha encontrado que el bosque mesófilo de montaña presenta una mayor heterogeneidad ambiental que los bosques templados y se ha sugerido que pueda resultar en una mayor diversidad y cantidad de alimento disponible, así como en una mejor opción de sitios para madrigueras para los roedores; asimismo, este bosque mostró una mayor diversidad, riqueza, biomasa y densidad de especies de roedores, en comparación al bosque de pino encino (Iñiguez-Dávalos *et al.*, en prensa).

Aunque este término -Bosque mesófilo de Montaña- desde su acuñamiento por Miranda (1947), ha sufrido diversas modificaciones en su amplitud y significado, siempre se ha incluido a comunidades vegetales cuyas características definen una gran diversidad florística, con gran humedad ambiental, localizadas en montañas, ocupando sitios más húmedos que los típicos de bosques de *Quercus* y *Pinus*, generalmente más cálidos que los propios del bosque de *Abies* pero más frescos que los ocupados por los bosques tropicales.

De esta forma, el bosque mesófilo de montaña representa un grupo de comunidades vegetales cuya fisonomía es muy diferente entre sí. Un reflejo de esto es la división que presenta Breedlove (1973) al dividir la vegetación montana húmeda de Chiapas en tres categorías: "montane rain forest", "evergreen cloud forest" y "pine-oak Liquidambar forest".

Los bosques mesófilos más extensos del país se encuentran en Oaxaca (Acosta *et al.*, 1993; Flores-Villela y Gerez; 1994), donde algunas comunidades de este tipo de vegetación a pesar de su proximidad (8 km), pueden presentar una fisonomía totalmente diferente al ser dominadas en el estrato arbóreo por especies totalmente diferentes, como lo son el *Pinus chiapensis* y el *Quercus* spp.; por supuesto esto también debe manifestarse en condiciones ecológicas diferentes, así como una disponibilidad diferencial de recursos.

En los trabajos consultados y realizados en este tipo de vegetación se presentan resultados y conclusiones que se plantean como propios del bosque mesófilo de montaña; sin embargo y aunque estos trabajos representan un valioso soporte para la comparación entre los estudios florísticos y faunísticos, realizados en diferentes bosques mesófilos del país, deberán tomarse en cuenta estas diferencias (definidas muy probablemente por las características climáticas y edáficas del lugar), para poder realizar comparaciones y conclusiones de dichos estudios.

Desde el punto de vista faunístico se mencionaron los trabajos sobre roedores de Rickart (1977) e Iñiguez-Dávalos *et al.* (en prensa). Este bosque también ha sido estudiado desde el punto de vista biogeográfico por Martin (1955), al trabajar con la distribución de vertebrados en un gradiente altitudinal en un bosque mesófilo del estado de Tamaulipas. Las investigaciones efectuadas en los bosques mesófilos de montaña son escasas, toda vez que en muchas ocasiones se realizan estudios faunísticos sin hacer énfasis al tipo de vegetación predominante, esta situación aunada a la gran diversidad fisonómica que este tipo de vegetación puede presentar, resalta la importancia de realizar estudios faunísticos en estos bosques.

Otro punto relevante es la conservación de ambientes tan notables en su biodiversidad e importancia biológica, como el bosque mesófilo de montaña. Toledo (1981) menciona que el

límite septentrional de muchos taxa mesoamericanos de montaña se encuentra en la Sierra de Juárez y piensa que en general la Sierra Madre de Oaxaca constituyó un refugio durante el Pleistoceno. De esta misma Sierra, Rzedowski y Palacios-Chávez (1977) proponen que el bosque de *Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana* de la Chinantla es muy semejante en composición y posiblemente en estructura a su homólogo miocénico de Chiapas, por lo que lo catalogan como un relictó del Cenozoico, lo que lo convierte en una comunidad extremadamente rica en especies endémicas.

Dentro de estos bosques, se desconoce la importancia que los pequeños mamíferos puedan tener en la estructura de las comunidades vegetales. Recientemente, se han realizado estudios acerca de remoción de semillas en ambientes tropicales, descubriendo que algunos grupos de roedores juegan un papel principal en las complejas interacciones de la trama trófica de las comunidades y tienen consecuencias importantes en la demografía vegetal (Sánchez-Cordero y Fleming, 1993; Martínez-Gallardo, 1995). De todo esto, se puede afirmar que el grupo de los roedores es importante en las comunidades no solamente por su proporción en número de especies, sino también por el papel ecológico que en ella juegan, en donde pueden ser en parte responsables de la estructura de la comunidad vegetal.

Dado que las estrategias de conservación y manejo de recursos, se dirigen principalmente a buscar lugares donde la diversidad y el endemismo sean particularmente importantes (Patterson, 1987) y que dichas estrategias deben estar fundamentadas en lograr que las características y procesos fundamentales de los ecosistemas en cuestión se mantengan lo más inalteradas posible, cobra entonces relevancia y pertinencia el realizar no sólo estudios ecológicos de un bosque mesófilo, o de los parámetros poblacionales de un grupo de especies como lo es el de los roedores, sino también los estudios taxonómicos de especies, que por su importancia biológica o biogeográfica den pautas para poder llegar a conocer la forma en que el ambiente y la biota han evolucionado juntos y poder descubrir los factores ambientales importantes en la reproducción y mantenimiento de las especies y de esta forma den validez y una mayor aplicación al manejo y conservación de los recursos naturales, a través de un conocimiento más apegado a la realidad.

Por otro lado, las características topográficas y climáticas en las que este bosque se desarrolla lo colocan en una posición en la que tiene que soportar una presión grande de uso de suelo; representadas, en sus altitudes menores por el cultivo tradicional y de café así como la extracción de maderas preciosas y en sus mayores elevaciones se presenta la explotación forestal de maderas tradicionales; esto aunado a la muy frecuente situación de introducción o

mejoramiento de caminos para lograr mejores accesos a los bosques de coníferas o a las selvas perennes ubicadas en sus extremos superior e inferior. Todo esto, además de su distribución poco extensa, lo convierten quizá en uno de los tipos de vegetación más amenazados del país, de hecho es considerado el ecosistema en más grave peligro, tanto a nivel mundial como a nivel nacional (Alcérreca *et al.*, 1988; Schonewald-Cox, 1989). Dada su importancia biogeográfica y por su biodiversidad, esto último deberá en un futuro próximo ser contemplado más detenidamente en las estrategias y prioridades de conservación nacionales y estatales.

PLANTEAMIENTO

Fundamentándose en lo presentado en las secciones anteriores, se pueden establecer algunas hipótesis de trabajo con relación a la heterogeneidad ambiental y la estacionalidad climática del bosque mesófilo de montaña de la Sierra Norte de Oaxaca y su relación con la riqueza de la comunidad de roedores y de las tácticas reproductivas que muestran.

1.- Primeramente, el bosque mesófilo al mostrar una mayor heterogeneidad ambiental en su estructura que los bosques templados o caducifolios, debería mostrar una mayor cantidad de especies que las encontradas que en estos últimos ecosistemas en la zona.

2.- Por su estacionalidad climática y heterogeneidad ambiental, el bosque mesófilo de montaña, ocupa un lugar intermedio entre los bosques tropicales perennifolios y los bosques de coníferas.

Dado lo anterior es de esperar que las tácticas reproductivas observadas en los roedores, sean también intermedias entre las encontradas en ambientes estacionales y los que no lo son, como una respuesta a la disponibilidad de recursos. Algunos de los resultados concretos podrían ser:

a) una temporada de reproducción definida, más amplia que la observada en ambientes estacionales y con ausencia de eventos reproductivos por lo menos en algunos meses

b) Una mayor intensidad en el esfuerzo reproductivo durante la temporada reproductiva, que la observada en los ambientes más estables ambientalmente.

c) Un tiempo de permanencia máxima bajo con relación a ambientes más estables estacionalmente como el bosque tropical perennifolio.

3.- Puesto que la iteroparidad es una táctica que supuestamente es favorecida en ambientes heterogéneos y en condiciones de mortalidad muy variable de jóvenes, es de esperar que este rasgo reproductivo sea común, aunque en menor grado que el encontrado en los bosques tropicales perennifolios de la región.

4.- Las tácticas presentadas por otras especies de pequeños roedores no pertenecientes al género *Peromyscus*, serán ajustadas al medio de una forma similar, de tal forma que corroboren la propuesta de este género como un modelo animal para explicar los patrones que las tácticas reproductivas toman forma en ambientes estables e inestables.

5.- Las tácticas reproductivas de las especies del género *Peromyscus*, presentes en el bosque mesófilo de montaña, concordarán con la propuesta del Ciclo del Taxón, con relación a la diferente plasticidad fenotípica que especies emparentadas muestren, de acuerdo con su propia especialización al ambiente en el que se desarrollan.

OBJETIVOS

1 Determinar la dinámica poblacional (demográfica y reproductiva) de los pequeños roedores que se encuentran en un bosque mesófilo de montaña en la cuenca del Río Cajonos al norte del estado de Oaxaca.

2 Relacionar los parámetros poblacionales con factores ambientales estacionales, como la distribución de lluvias a lo largo del año, la estructura de la vegetación y el desarrollo del diámetro a la altura del pecho de los estratos arbóreo-arbustivo.

3.- Puesto que la iteroparía es una táctica que supuestamente es favorecida en ambientes heterogéneos y en condiciones de mortalidad muy variable de jóvenes, es de esperar que este rasgo reproductivo sea común, aunque en menor grado que el encontrado en los bosques tropicales perennifolios de la región.

4.- Las tácticas presentadas por otras especies de pequeños roedores no pertenecientes al género *Peromyscus*, serán ajustadas al medio de una forma similar, de tal forma que corroboren la propuesta de este género como un modelo animal para explicar los patrones que las tácticas reproductivas toman forma en ambientes estables e inestables.

5.- Las tácticas reproductivas de las especies del género *Peromyscus*, presentes en el bosque mesófilo de montaña, concordarán con la propuesta del Ciclo del Taxón, con relación a la diferente plasticidad fenotípica que especies emparentadas muestren, de acuerdo con su propia especialización al ambiente en el que se desarrollan.

OBJETIVOS

1 Determinar la dinámica poblacional (demográfica y reproductiva) de los pequeños roedores que se encuentran en un bosque mesófilo de montaña en la cuenca del Río Cajonos al norte del estado de Oaxaca.

2 Relacionar los parámetros poblacionales con factores ambientales estacionales, como la distribución de lluvias a lo largo del año, la estructura de la vegetación y el desarrollo del diámetro a la altura del pecho de los estratos arbóreo-arbustivo.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

La localidad de estudio se encuentra en el municipio de Tanetze de Zaragoza, en el distrito de Villa Alta, Sierra Norte de Oaxaca, en una región conocida como El Rincón. Ubicada a 3.84 km a 110° de la población de Tanetze, a 17°21'54.6" N y 96°16'47" W y una altitud de 1780 msnm (Figura 1).

La localidad se encuentra en la parte sureste de la Sierra de Juárez; INEGI (1989). Incluida en la región hidrológica RH 28 (Papaloapan), Cuenca A (Río Papaloapan), cuyo escurrimiento promedio es mayor a los 1000 mm anuales (INEGI, 1981a) y pertenece a la vertiente del Golfo de México. La Región de El Rincón se encuentra irrigada por el Río Cajonos, afluente del Papaloapan, éste último presenta a su vez un gran número de afluentes como el Tiltepec, Solaga, Progreso, Juquila, Mongol, Chiquito, Yegugulara, Zoogochi, Yagu, entre otros, de éstos, el más próximo a la localidad de estudio es el Juquila (Figura 1).

La localización del área de estudio fue obtenida mediante un geoposicionador marca Garmin modelo GPS45, con una precisión de ± 60 m y con un altímetro digital CASIO, con precisión de ± 5 m.

En la localidad de estudio se presenta un clima semicálido húmedo con abundantes lluvias en verano cuya fórmula climática es A(C)f(m)b(i)g. La precipitación invernal es menor del 18% y presenta sequía interestival; la temperatura media anual es aproximadamente de 18°C. La variación térmica anual es de 5°C y el mes más caliente del año es abril (Figura 2).

La temporada húmeda y seca del año se determinó de acuerdo con Cruz-Cisneros (1983), obteniendo el promedio mensual de precipitación. En la zona de estudio, la temporada de secas comprende los meses cuya precipitación queda por abajo de dicho promedio (noviembre-mayo), mientras que la temporada de lluvias la representan los meses cuya precipitación es superior al promedio (junio-octubre).

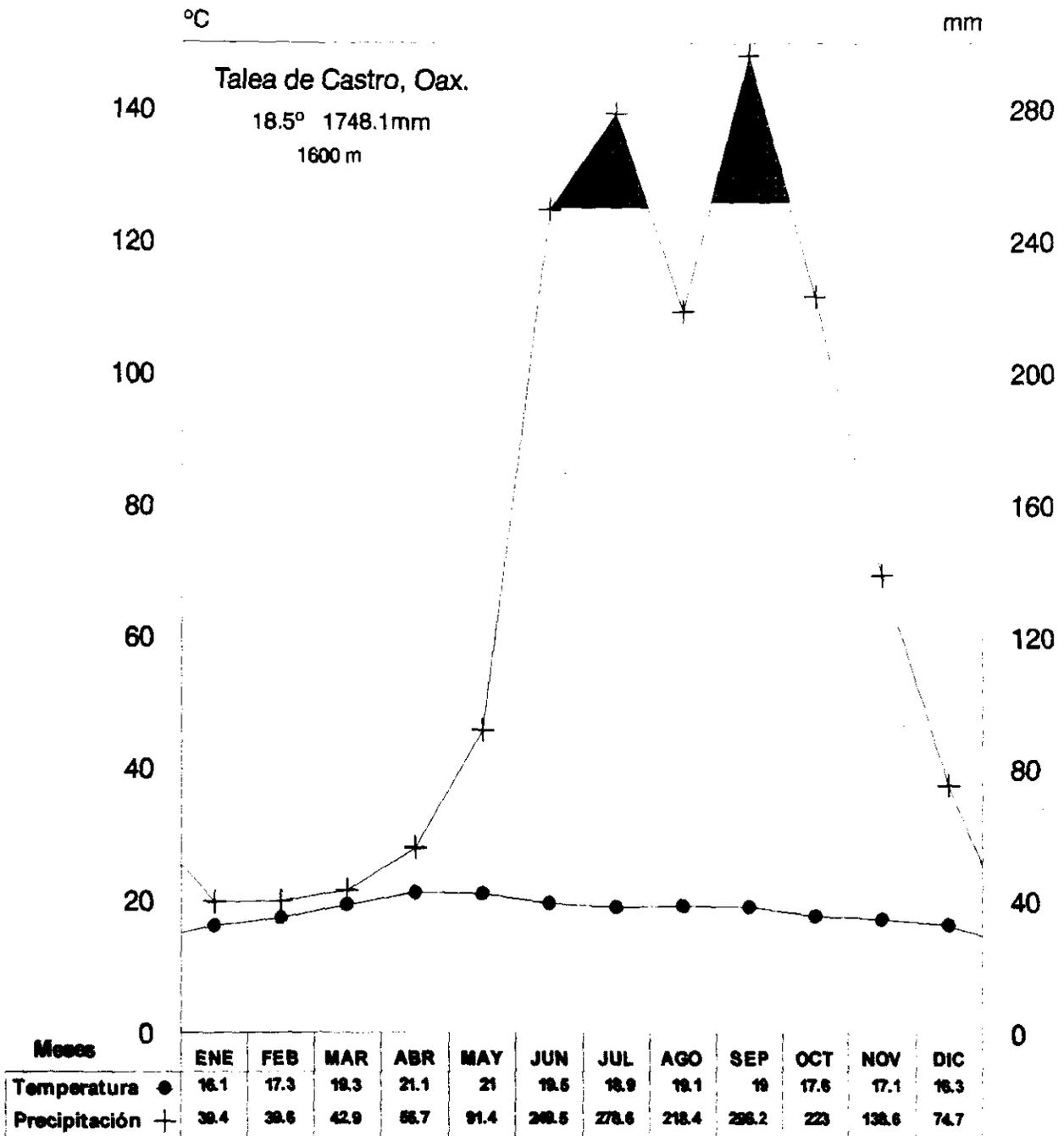


Figura 2 Diagrama ombrotérmico de la estación climatológica de Talea de Castro. Fuente DGETENAL (1981).

Existe en esta área un bosque mesófilo de montaña bien conservado, ubicado entre las poblaciones de Tanetze de Zaragoza y Talea de Castro (INEGI, 1984; Del Castillo *et al.*, 1995; Figura 3). El estrato superior de la vegetación está conformado por árboles de más de 30 metros de *Pinus chiapensis*, existe un segundo estrato arbóreo de menos de 10 metros de árboles bajos con algunas eminencias como *Liquidambar macrophylla*, *Alchornea latiflora*, *Brunellia mexicana*, *Weinmannia pinnata*, *Clethra macrophylla*, *Alnus acuminata* y *Vismia camparaguey*, que llegan a medir hasta 20 metros. Algunos representantes de este estrato medio son *Saurauia* spp., *Hedyosmum mexicanum*, *Befaria discolor*, *Phyllonoma laticuspis*, *Cyathea fulva*, *Magnolia dealbata*. Existe también un estrato arbóreo bajo de aproximadamente 3 metros de altura, en donde se puede encontrar a *Conostegia* sp., *Gaultheria acuminata* y *Miconia* spp. El bosque es denso con abundancia de lianas de los géneros *Mikania* y *Smilax*; en los claros producidos con la caída natural de algún árbol o por obra humana el helecho *Pteridium aquilinum* es abundante.

IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES

Las especies de roedores con las que se trabajó, fueron identificadas por medio de algunos ejemplares colectados en la zona de estudio, en visitas previas durante 1993 y 1994. Adicionalmente y puesto que el género *Peromyscus* es de difícil identificación a nivel específico y a que existen en la región aproximadamente siete especies diferentes de este género, se preparó una clave dicotómica con los ejemplares oaxaqueños que estuvieron disponibles en las colecciones del Instituto de Biología de la UNAM y del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional unidad Oaxaca (CIIDIR-Oaxaca); sólo en el caso de *Habromys chinanteco* se utilizó la descripción original (Robertson y Musser, 1976). Las claves se basaron solamente en características morfológicas externas tales como patrón de coloración y proporciones de medidas usuales en las etiquetas de preparación (Anexo 1).

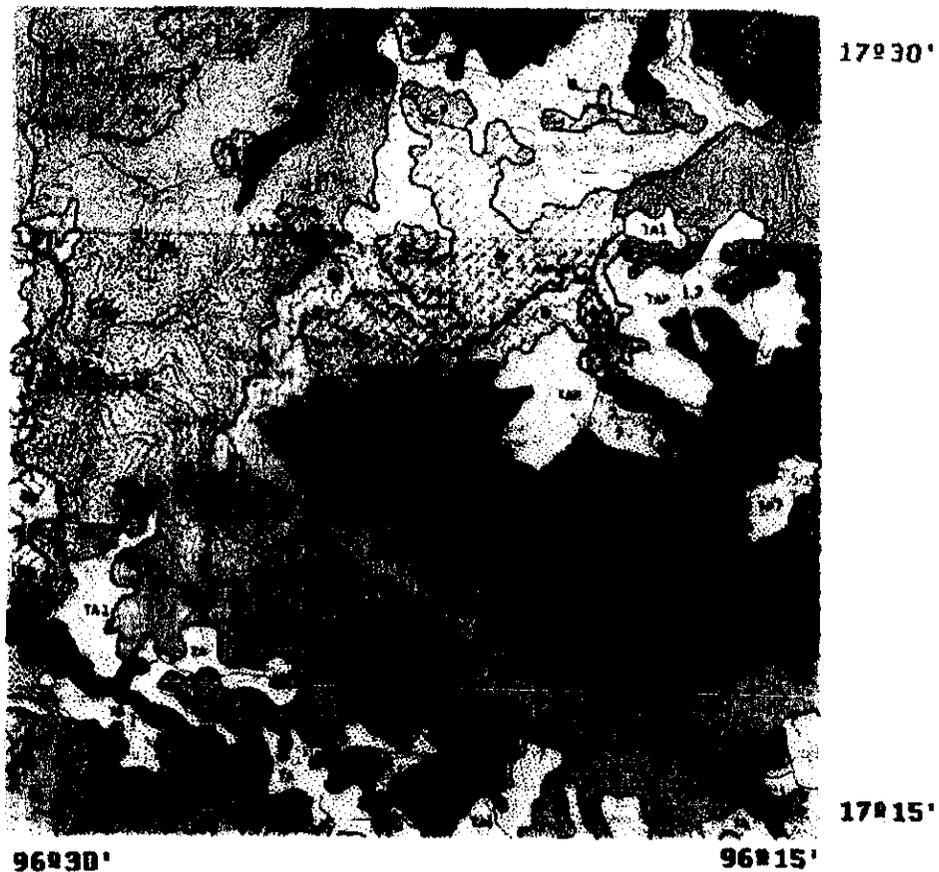
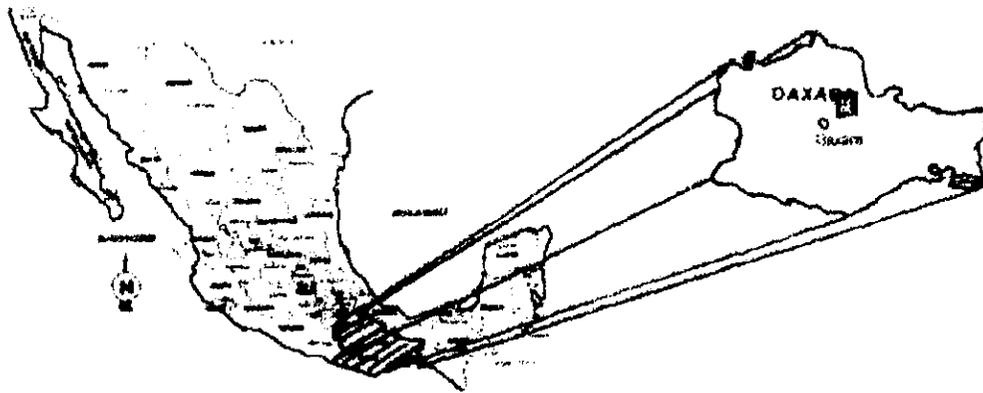


Figura 3 Tipos de vegetación del área de estudio. El * indica la ubicación de la localidad de trabajo. Fuente cartográfica: Carta de Vegetación y Uso del suelo "Oaxaca", escala 1:250,000 (INEGI, 1984). M= Bosque mesófilo de montaña; P= Bosque de Pino; Q = Bosque de Encino; TAP = Agricultura de Temporal; los ashurados definen algún tipo de perturbación.

MUESTREO

Con el fin de poder observar diferencias biológicas que puedan correlacionarse de alguna forma con cambios en el medio, se establecieron cuatro cuadrantes de 3,600 m² cada uno, procurando formar dos parejas, cada una de éstas en un área de vegetación homogénea, aunque entre cada par existen algunas diferencias (de pendiente, conservación o composición florística). De esta forma se trató de presentar una réplica de cada cuadrante; cada uno consta de una área de 60 metros por lado, separado de su réplica por aproximadamente 50 mts. Cada cuadrante presenta una retícula de estacas que define estaciones de muestreo separadas entre sí cada 15 metros, de tal forma que se obtiene un total de 25 trampas por cuadrante, las que definen a su vez la ubicación de cada captura (Figura 4).

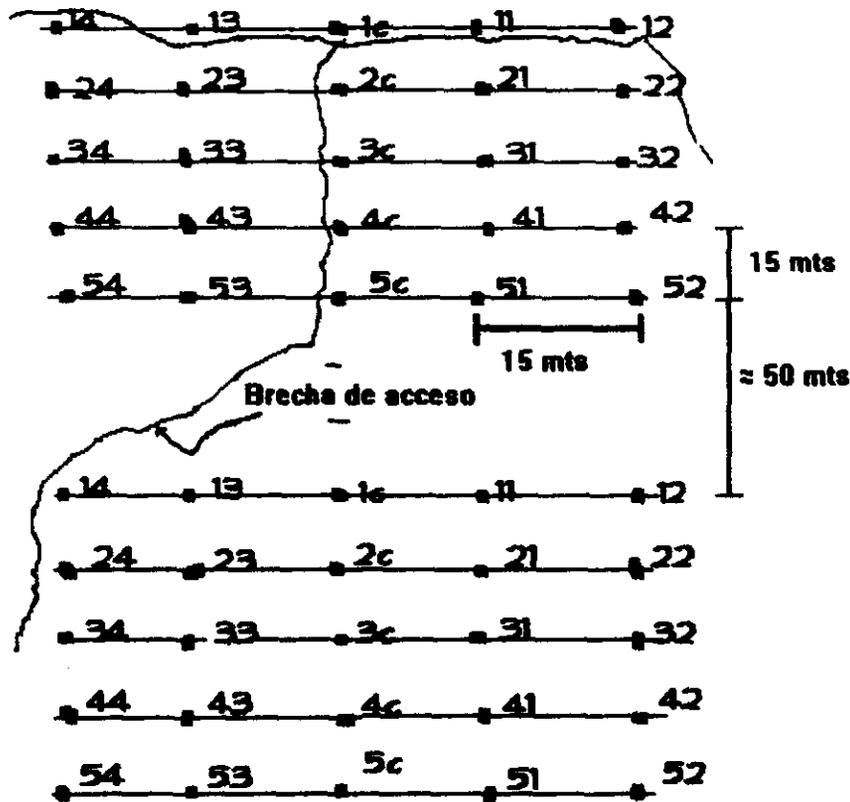


Figura 4 Colocación y numeración de las estaciones de trapeo en un par de cuadrantes

Mensualmente, en cada estación de muestreo se colocaron trampas tipo Sherman de aluminio, plegadizas de 7.5 X 9.0 X 30.0 cm. Las trampas fueron cebadas durante cuatro noches consecutivas con una mezcla de hojuelas de avena y mantequilla de maní, el primer día de cada muestreo se colocaron en la tarde y, posteriormente, se revisaron en la mañana (6-8 hrs) y la tarde (16-18 hrs) de cada día, cebándolas nuevamente cada tarde. El estudio se llevó a cabo empleando el método captura y recaptura a lo largo de un año, empezando en el mes de agosto de 1995, con un muestreo prospectivo previo en el mes de julio del mismo año (Cuadro 1).

Durante el mes de agosto, el muestreo se realizó con 25 trampas en cada uno de los cuadrantes I y III y con sólo 13 en los cuadrantes II y IV (la mitad del área para estos cuadrantes). Adicionalmente, en los cuadrantes III y IV se muestreó únicamente 3 noches. A partir de septiembre de 1995 y hasta julio de 1996, los muestreos fueron homogéneos en noches de trampeo (4 noches) y en número de trampas (25 en cada cuadrante; Cuadro 1).

Los ejemplares capturados fueron pesados con una balanza Acculab con capacidad de 500 g \pm 0.1 g, se marcaron mediante la técnica de ectomización de falanges y se liberaron posteriormente en el sitio de captura.

Los datos que se tomaron de cada ejemplar fueron: Fecha, número de cuadrante y número de trampa, especie, número de marca, sexo y estado reproductivo, edad (adulto o joven; ver apartado de reproducción), peso, medidas corporales (longitud total, cola, pata oreja). Estas últimas medidas se tomaron en cada período de muestreo sólo en la primera captura de cada ejemplar.

ANÁLISIS DEMOGRÁFICO Y REPRODUCTIVO

El Método de Enumeración

La densidad poblacional se estimó mediante el método de enumeración directa para calcular el Número Mínimo de Individuos Vivos (NMIV; Krebs, 1966). Debido a que el supuesto de aleatoriedad de captura sólo se cumplió esporádicamente a lo largo de los muestreos, requisito necesario para utilizar el método de Jolly y Seber (Jolly, 1965).

El método de NMIV, a pesar de ser un método de enumeración, cuyos valores obtenidos representan un límite inferior, (Jolly y Dickson, 1983; Nichols y Pollock, 1983), ha probado ser el más consistente en otros estudios de roedores al compararlo con otros modelos comúnmente usados en estudios de captura y recaptura (Magaña, 1987; Sánchez-Cordero et al., 1997).

Cuadro 1 Fechas de los muestreos realizados durante el estudio. Se anota también el muestreo prospectivo y los muestreos botánicos (ver texto).

MUESTREO	FECHA	AÑO	NOCHES
Prospectivo	7 JUL	95	1
2 Vegetación	12-15 AGO	95	3-4
3	30 SEP-3 OCT	95	4
4 Vegetación	30 OCT-2 NOV	95	4
5	23-26 NOV	95	4
6	20-23 ENE	96	4
7	18-21 FEB	96	4
8	25-28 MAR	96	4
9	16-19 ABR	96	4
10	17-20 MAY	96	4
11	20-23 JUN	96	4
12	16-19 JUL	96	4
13 Vegetación	11-15 NOV	96	-

Para estimar la confiabilidad del NMIV se tomó en cuenta el porcentaje de captura y permanencia, por lo que se obtuvieron las gráficas de permanencia y dilución correspondientes (Hilborn *et al.*, 1975; Krebs, 1989).

Adicionalmente se comprobaron los supuestos implícitos en el método NMIV. Para demostrar la validez del supuesto de que la mayor parte de los individuos son capturados por el método de colecta empleado, se determinó el índice de trampeo mínimo y máximo para cada especie, calculándolo de acuerdo a la tasa de recaptura observada entre los muestreos mensuales (IT; Krebs *et al.*, 1969; Hilborn *et al.*, 1976; Krebs y Boonstra, 1984).

Los supuestos de la existencia de un sector de la población que no tiene la misma probabilidad de ser capturada y de que dentro del sector de la población capturada existe una

proporción que tiene una mayor probabilidad de ser capturada, fueron corroborados empleando la prueba de Poisson de cero truncado (Krebs, 1989), con la aproximación a una distribución binomial descrita por Seber (1982), utilizando los datos de cuatro noches de cada muestreo. Esta prueba supone la ausencia de mortalidad y reclutamiento (Anexo 2).

El tamaño poblacional (N_i) por el método de NMIV, se obtiene con la fórmula: $N_i = n_i + z_i$. Donde n_i es el número de ejemplares colectados al tiempo i , y z_i es el número de ejemplares capturados antes y después del tiempo i pero no en la muestra tomada en dicho tiempo; $i = 1, \dots, k$, donde k es el número de muestreos.

Aunque el área efectiva de muestreo dentro de cada cuadrante fue de 3,600 m², los resultados fueron transformados a individuos por hectárea.

Reproducción

Las categorías de edad, adulto y joven en *P. mexicanus* y *R. mexicanus*, se basan en criterios de pelaje y peso individual (Sánchez-Cordero, 1985; Sánchez-Cordero y Canela-Rojo, 1991). La actividad reproductiva en las hembras se evaluó al tomar en cuenta; por un lado, a las hembras que potencialmente inician un ciclo reproductivo, donde la perforación vaginal fue evidencia de receptividad; por otro lado, se considera a las hembras que han terminado exitosamente un ciclo reproductivo, considerando en este grupo a las que presentan un desarrollo mamario conspicuo como evidencia de lactancia. Ambos estadios permiten analizar en algunos casos la actividad reproductiva de manera complementaria; esto es, comparar el número de hembras que inician un ciclo reproductivo con el número de hembras que lo terminan exitosamente (e. g., fecundación, gestación y parto) y por lo tanto, son las que aportan jóvenes reclutas a la población. Este método es indicativo de la intensidad reproductiva de los individuos dentro de la población.

Adicionalmente, se considera la frecuencia reproductiva para las hembras capturadas recurrentemente para cada especie, determinando el número de períodos de lactancia que mostraron a lo largo del estudio.

Se consideran machos reproductivos a aquellos individuos que muestran los testículos escrotados. Indudablemente, este método sobrestima la actividad reproductiva ya que un macho en estas condiciones puede no estar en actividad reproductiva durante cierto lapso. Sin embargo, se considera que un macho con testículos escrotados puede potencialmente mostrar este tipo de actividad (Sánchez-Cordero y Canela-Rojo, 1991).

Parámetros Poblacionales

El tratamiento estadístico que se realizó incluyó el análisis de varianza de medidas repetidas (ANOVA, Zar, 1984), para comparar la densidad de población entre la temporada seca y húmeda del año y definir diferencias significativas entre éstas. Para definir diferencias intersexuales en el tiempo de permanencia dentro de cada especie, se utilizó regresión lineal simple y análisis de covarianza entre las diferentes pendientes. Asimismo, mediante un análisis de varianza de dos factores, se intentó encontrar diferencias debidas a los cuadrantes, especies o sexo entre las pendientes de cada regresión. Se utilizó la prueba de t de Student, para comparar las medias del peso corporal entre sexos de cada especie. Se empleó la prueba de Ji-cuadrada (χ^2) para comparar las proporciones entre sexos.

Para realizar comparaciones entre los cuadrantes en cada una de las diferentes estimaciones se utilizó análisis de varianza. Asimismo, se probaron los supuestos de normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov; Zar, 1984) y Homocedasticidad (prueba de Barlett con la modificación de caja; Zar, 1984) de las pruebas paramétricas.

MUESTREO Y ANÁLISIS DE LA VEGETACIÓN

Se llevaron a cabo tres muestreos de vegetación a efecto de realizar una descripción precisa de la misma en la localidad de estudio (Cuadro 1). En los meses de julio y agosto de 1995, se obtuvo una descripción general de la localidad de estudio y de las especies vegetales representativas de la misma.

En el mes de noviembre de 1996 se realizó en cada sitio, un transecto de 50 metros de longitud por dos de ancho, siguiendo en lo posible las curvas de nivel; se obtuvieron los datos de especie, altura y diámetro a la altura del pecho (DAP) de todos los ejemplares del estrato arbóreo y arbustivo que se encontraron dentro de esta área (Mueller y Ellenberg, 1974). El transecto fue elegido al azar de alguna de las 5 líneas de trampeo. Se consideró del estrato arbustivo a toda planta de más de 50 cm de altura y menor de 2.5 cm de DAP. Asimismo se consideró del estrato arbóreo a todo ejemplar con un DAP igual o mayor de 2.5 cm.

Para la descripción del estrato herbáceo, se tomaron cinco puntos de muestreo de un metro cuadrado en cada cuadrante, tomando los datos de especie, número de ejemplares y porcentaje de cobertura en dicha área. Estos puntos de muestreo se ubicaron aleatoriamente a lo largo de los

transectos utilizados para los estratos arbóreo y arbustivo. Se consideró estrato herbáceo a toda planta menor de 50 cm de altura y un diámetro menor de 0.5 cm.

Con estos datos se obtuvieron los valores de importancia por especie, por cuadrante y en el caso de los estratos arbustivo y arbóreo también por desarrollo de DAP, estableciendo ocho diferentes clases de desarrollo del fuste (Cottam y Curtis, 1956). Se elaboraron matrices de especies y de DAP, contra valores de importancia en cada cuadrante, separando solamente el estrato herbáceo y trabajando en conjunto los estratos arbustivo y arbóreo. Se realizó con estas matrices un análisis de cúmulos con el programa FLEXCLUS, que define diferencias en composición florística y de desarrollo del diámetro a la altura del pecho del estrato arbustivo y arbóreo, entre los cuadrantes por estrato, mismas que se compararon directamente y en forma gráfica con las diferencias poblacionales que se encuentran en la comunidad de roedores entre los cuadrantes. La finalidad de este análisis fue la de establecer diferencias y afinidades entre la vegetación de cada cuadrante donde se realizó el estudio demográfico de roedores, para poder relacionar diferencias en el comportamiento reproductivo y densidad poblacional de éstos, con diferencias en la estructura de la vegetación.

RESULTADOS

IDENTIFICACIÓN DE ESPECIES Y MUESTREO

Se realizaron 11 periodos de muestreo y a lo largo de las 41 noches incluidas, se lograron 878 capturas con un total de 185 individuos de las especies *Peromyscus mexicanus*, *Oryzomys affaroi*, *Reithrodontomys mexicanus* y *Liomys irroratus*.

La especie más colectada a lo largo del estudio fue *P. mexicanus*, a excepción del cuadrante I donde *R. mexicanus* obtuvo 2 individuos más. Esta última especie es la que ocupa el segundo lugar en abundancia general. La especie de la que menos individuos se capturaron fue *L. irroratus* con sólo un ejemplar en cada uno de los cuadrantes I y IV, representando apenas el 1% del total (Cuadro 2). Este par de ejemplares fueron capturados, uno en el mes de octubre en el cuadrante I y otro en el mes de enero en el cuadrante IV (Anexo 3). Dado el escaso número de datos obtenidos de esta última especie, se le excluye de los análisis subsecuentes.

Por otro lado, el cuadrante I, presenta un mayor número de individuos con el 33.7% del total, y el cuadrante III fue el de menor captura con el 15.6% del total (Cuadro 2).

Existen algunos individuos (n=21; 11.4%) que se capturaron en los dos cuadrantes que constituyen cada pareja, es decir que no hay una total independencia entre las "replicas" de los cuadrantes (Cuadros 1 y 2 del Anexo 3). Por lo tanto y para evitar la pseudoreplicación de acuerdo con Hurfbert (1984), los resultados en la mayor parte del trabajo se presentan por pares de cuadrantes, es decir, se trabajaron en conjunto los cuadrantes I-II y el III-IV. Sin embargo, se presentan con las reservas del caso, algunas veces los resultados por cuadrante, con el fin de poner de manifiesto las diferencias entre ellos y poder analizarlas desde esa perspectiva.

Cuadro 2 Capturas en número (No.) y porcentaje (%) de individuos por especie, totales y en cada uno de los cuadrantes establecidos durante el estudio. * Porcentaje de ejemplares de todas las especies de cada cuadrante con relación al total registrado.

ESPECIE	CUADRANTES								TOTAL	
	I		II		III		IV		No.	%
	No.	%	No.	%	No.	%	No.	%		
<i>P. mexicanus</i>	27	38.6	33	57.9	23	71.9	26	54.2	109	52.7
<i>R. mexicanus</i>	28	40.0	21	36.8	9	28.1	20	41.7	78	37.7
<i>O. alfaroi</i>	14	20.0	3	5.3	0	0	1	2.1	18	8.7
<i>L. irroratus</i>	1	1.4	0	0	0	0	1	2.1	2	1.0
TOTAL	70	100	57	100	32	100	48	100	207	100
	70	*33.8	57	*27.5	32	*15.5	48	*23.2	205	*100

ANÁLISIS DEMOGRÁFICO Y REPRODUCTIVO

El Método de Enumeración

Comprobación de Supuestos

El índice de trapeo (IT) máximo y mínimo, por sexos, cuadrantes, por pares y para todos los cuadrantes presentó valores casi siempre por arriba del 50%, variando desde un IT mínimo de 25% para *R. mexicanus* en el cuadrante III, hasta un 100% para las hembras de esta especie en los cuadrantes III-IV (Anexo 2).

En ningún caso se logró un muestreo con aleatoriedad de captura para las dos especies más abundantes en todos los cuadrantes. Esta condición sólo se cumplió esporádicamente a lo largo del estudio (Anexo 2).

Tiempo de Permanencia Máxima

En el caso de *P. mexicanus*, se obtienen valores de dilución muy altos en el par de cuadrantes III-IV. La permanencia máxima en toda la zona fue relativamente baja, en el caso de *P. mexicanus* se encuentran los valores más bajos en el par de cuadrantes III-IV con un valor de 54% de individuos permaneciendo dos o más intervalos de muestreo (Figura 5). Los valores de *R. mexicanus* más elevados presentan una expectativa más confiable en la estimación de densidad poblacional, contrariamente a lo que ocurre en *O. alfaroi* con un valor de 27.78% de permanencia en dos o más intervalos de muestreo (Figura 6).

El parámetro de tiempo de permanencia máxima se analizó por especie y por sexo, se realizó una regresión exponencial, se calcularon los parámetros de dichas regresiones (Cuadro 4).

Las comparaciones de pendientes entre las diferentes regresiones, esto es entre sexos de la misma especie, entre especies y entre cuadrantes, no arrojaron ninguna evidencia de diferencias, entre sexos, especies o cuadrantes, excepción hecha de *O. alfaroi*, para la cual se encontró evidencia de un índice de tiempo de permanencia sensiblemente menor en los cuadrantes I-II (ANCOVA $P = 0.009$, $\alpha=0.05$).

Cuadro 3 Porcentajes de dilución y permanencia en cada par de cuadrantes a lo largo del estudio. Se presenta el cuadrante III solamente con el fin de resaltar diferencias entre cuadrantes (ver texto). % d = Porcentaje de dilución; % acu = Porcentaje de dilución acumulado; N = No. de individuos que permanecen exactamente el número de meses indicado; %p = Porcentaje de permanencia

Meses	<i>O. alfaroi</i>				<i>R. mexicanus</i>							
	Cuadrantes I-II				Cuadrantes I-II				Cuadrantes III-IV			
	N	%d	%acu	%p	N	%d	%acu	%p	N	%d	%acu	%p
1	13	72.22	72.22	27.78	4	11.43	11.43	88.57	6	35.29	35.29	64.71
2	3	16.67	88.89	11.11	11	31.43	42.86	57.14	4	23.53	58.82	41.18
3	2	11.11	100.00	0.00	12	34.29	77.14	22.86	1	5.88	64.71	35.29
4					3	8.57	85.71	14.29	1	5.88	70.59	29.41
5					1	2.86	88.57	11.43	2	11.76	82.35	17.65
6					1	2.86	91.43	8.57	2	11.76	94.12	5.88
7					3	8.57	100.00	0.00	1	5.88	100.00	0.00

Meses	<i>P. mexicanus</i>											
	Cuadrantes I-II				Cuadrantes III-IV				Cuadrante III			
	N	%d	%acu	%p	N	%d	%acu	%p	N	%d	%acu	%p
1	18	35.29	35.29	64.71	15	45.45	45.45	54.55	10	58.8235	58.8235	41.1764
2	12	23.53	58.82	41.18	4	12.12	57.58	42.42	2	11.7647	70.5882	29.4117
3	2	3.92	62.75	37.25	3	9.09	66.67	33.33	3	17.6470	88.2352	11.7647
4	5	9.80	72.55	27.45	7	21.21	87.88	12.12	1	5.88235	94.1176	5.88235
5	4	7.84	80.39	19.61	0	0.00	87.88	12.12	0	0	94.1176	5.88235
6	0	0.00	80.39	19.61	3	9.09	96.97	3.03	1	5.88235	100	0
7	4	7.84	88.24	11.76	0	0.00	96.97	3.03				
8	3	5.88	94.12	5.88	0	0.00	96.97	3.03				
9	1	1.96	96.08	3.92	0	0.00	96.97	3.03				
10	2	3.92	100.00	0.00	1	3.03	100.00	0.00				

Cuadro 4 Parámetros de las regresiones Exponenciales para determinar el porcentaje de permanencia máxima por especie y sexo en cada par de cuadrantes a través del tiempo en meses (t). "a" = ordenada al origen; r^2 = coeficiente de regresión, $\alpha=0.95$ ($\ln \%P = a + m(t)$).

PAR DE CUADRANTES I-II					
ESPECIE		"a"	PENDIENTE (m)	R ²	P
<i>P. mexicanus</i>	Machos	2.070	-0.135	0.977	<0.001
	Hembras	2.157	-0.136	0.904	<0.001
<i>R. mexicanus</i>	Machos	2.278	-0.228	0.885	<0.001
	Hembras	2.196	-0.149	0.964	<0.001
<i>O. alfaroi</i>	Machos	2.434	-0.500	0.950	<0.01
	Hembras	2.441	-0.423	0.994	<.05
PAR DE CUADRANTES III-IV					
<i>P. mexicanus</i>	machos	2.081	-0.145	0.931	<0.001
	hembras	1.976	-0.146	0.784	<0.001
<i>R. mexicanus</i>	machos	2.020	-0.163	0.870	<0.001
	hembras	2.108	-0.104	0.902	<0.001

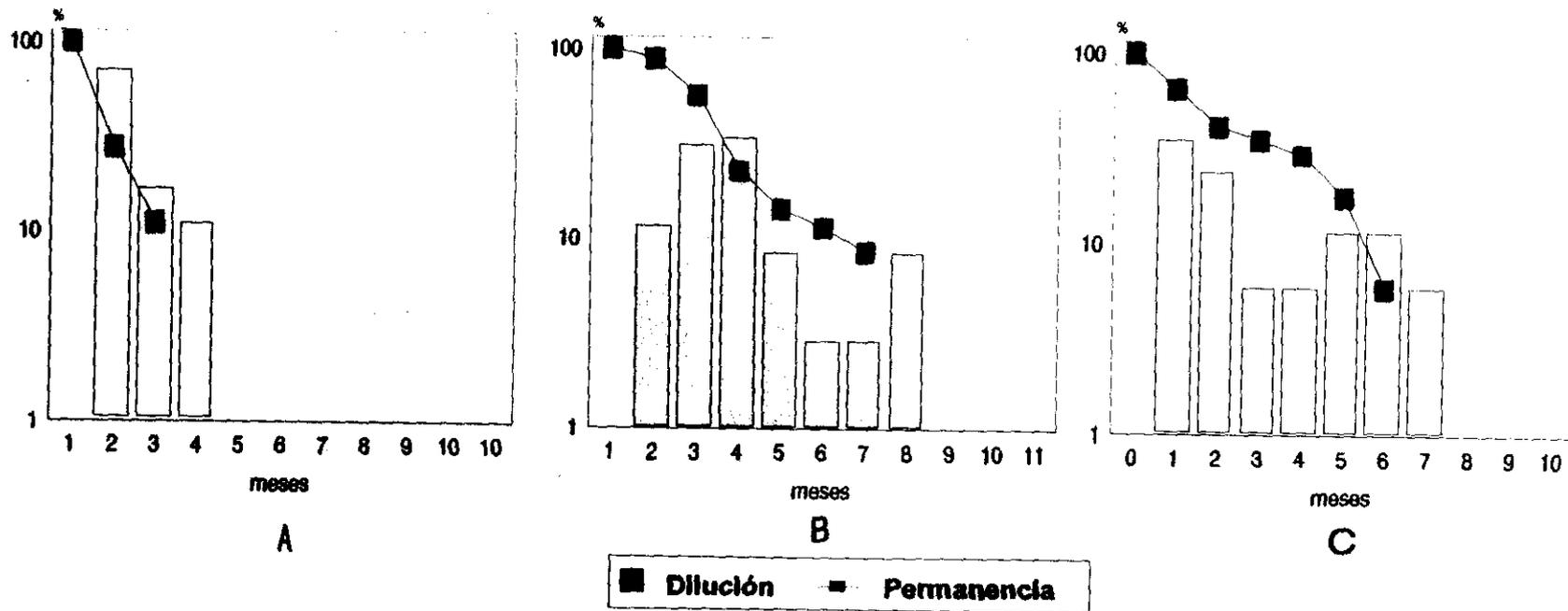


Figura 5 Tiempo de permanencia y porcentaje de dilución de los individuos capturados y recapturados en los cuadrantes de estudio. A) *O. affaroi* cuadrantes I-II; B) *R. mexicanus* cuadrantes I-II; C) *R. mexicanus* cuadrantes III-IV. La escala del eje de las ordenadas se presenta logarítmica.

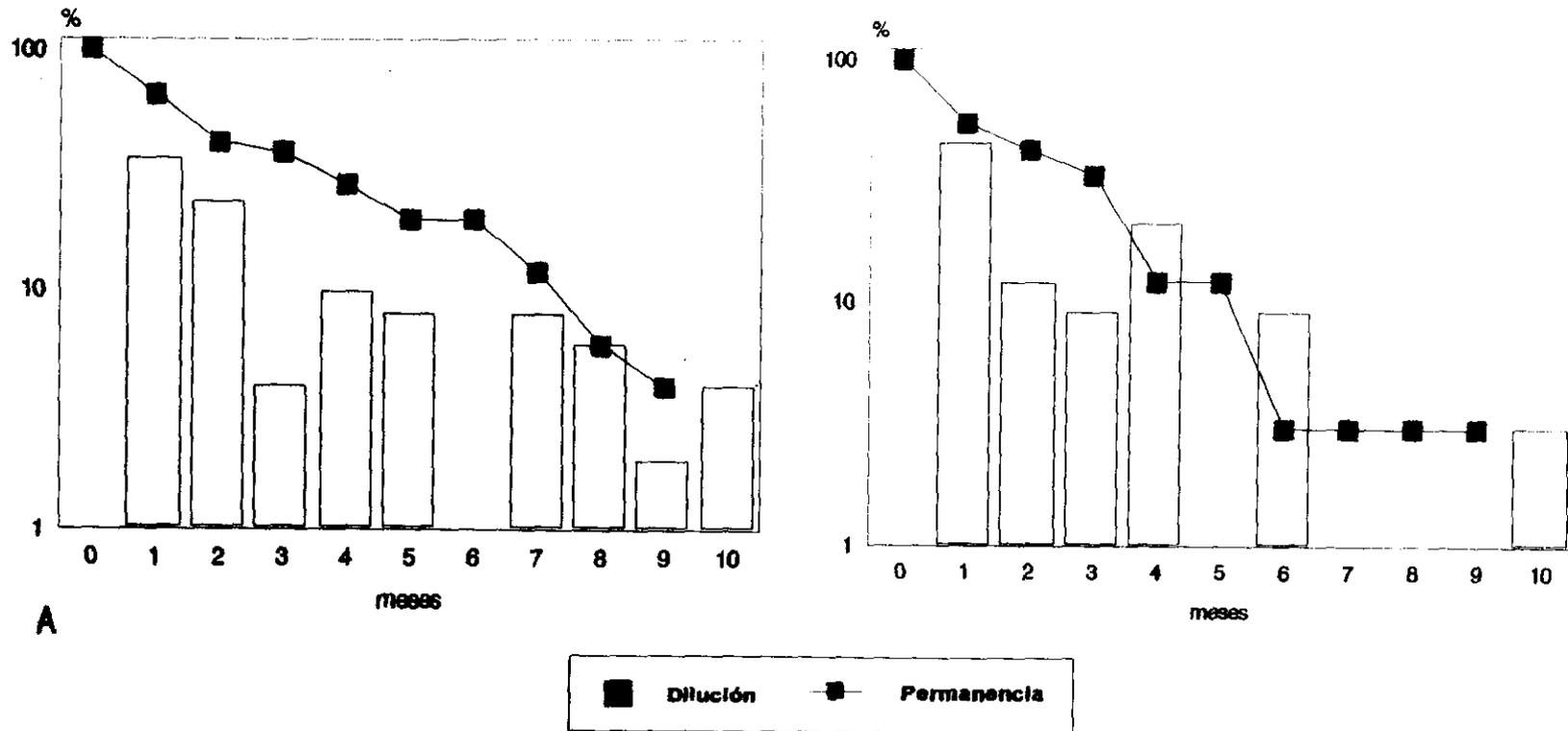


Figura 6 Tiempo de permanencia y porcentaje de dilución de los ejemplares capturados y recapturados en los cuadrantes de estudio de *P. mexicanus* A) Cuadrantes I-II; B) Cuadrantes III-IV. La escala del eje de las ordenadas se presenta logarítmica.

Tamaño Poblacional

La única especie que se encontró en todos los meses y en casi todos los cuadrantes fue *P. mexicanus*, esta presenta en los cuatro sitios de captura un pico poblacional al principio de la temporada de secas, coincidiendo con los primeros nortes en la zona, entre los meses de noviembre a enero, en el cuadrante II este pico se extiende hasta febrero. *R. mexicanus* en cambio, tiende a presentar un pico poblacional entre los meses de enero a marzo, coincidiendo más con la temporada de secas. Por otro lado *O. alfaroi* muestra un patrón solamente en el cuadrante I, donde la densidad poblacional decrece sensiblemente al inicio de las temporadas de secas y lluvias (Figura 7).

Tanto en *P. mexicanus* como en *R. mexicanus*, se presenta un segundo pico poblacional al inicio de la temporada de lluvias entre los meses de junio a agosto, a excepción del cuadrante III, donde dicho fenómeno parece restringirse a los meses de julio y agosto (Figura 7).

El cuadrante en el que se encuentran densidades poblacionales menores para todas las especies es el III, que es el que presenta una estructura de vegetación notablemente diferente, como se verá en el apartado de "análisis de la vegetación".

Al realizar el análisis de varianza correspondiente, se observó que existe evidencia de una diferencia entre los cuadrantes I-II y III-IV en el tamaño poblacional de *P. mexicanus* ($F=15.261$; $gl=1$; $P < 0.005$; $\alpha=0.05$). Ninguna otra diferencia entre estaciones (temporada de lluvias o secas) o pares de cuadrantes pudo ser probada en *R. mexicanus* y *O. alfaroi*.

Sin embargo, se notan diferencias en los tamaños poblacionales de las diferentes especies entre los cuadrantes, que además siguen un patrón estacional; por lo que, con las reservas del caso debido a una posible pseudoreplicación, se realizaron análisis de varianza por cuadrante y por especie, tratando de encontrar un patrón en los cambios poblacionales (Figura 8A y 8B).

Con relación a *P. mexicanus* se encontró que existen diferencias significativas entre los cuadrantes ($F=10.253$; $gl=3$; $P < 0.005$; $\alpha=0.05$), debido principalmente a una densidad sensiblemente menor en los cuadrantes III y IV. En este caso tampoco pudo encontrarse evidencia de estacionalidad. Los picos poblacionales se observan durante el otoño y fines de primavera, principios de verano; por lo que se realizó un último análisis de varianza introduciendo la estacionalidad de esta forma (estaciones del año), ratificando esta observación con una $P < 0.05$ ($F=2.825$; $gl=3$; $\alpha=0.05$).

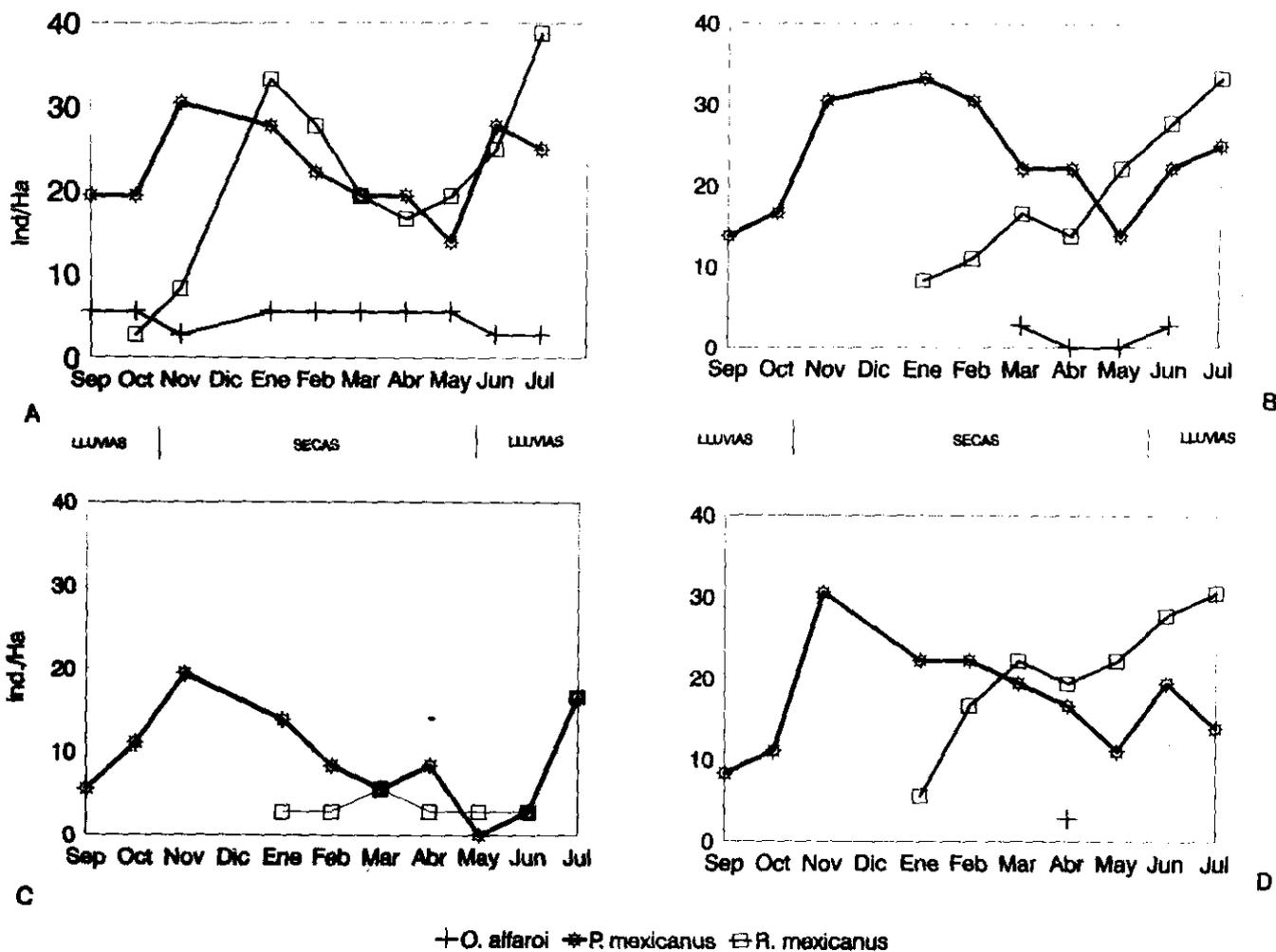
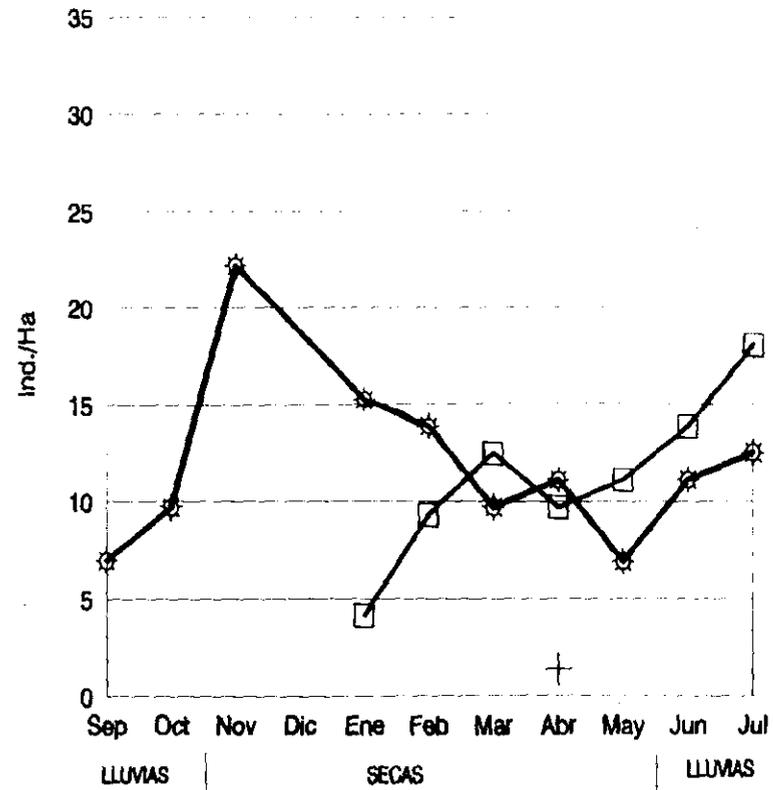
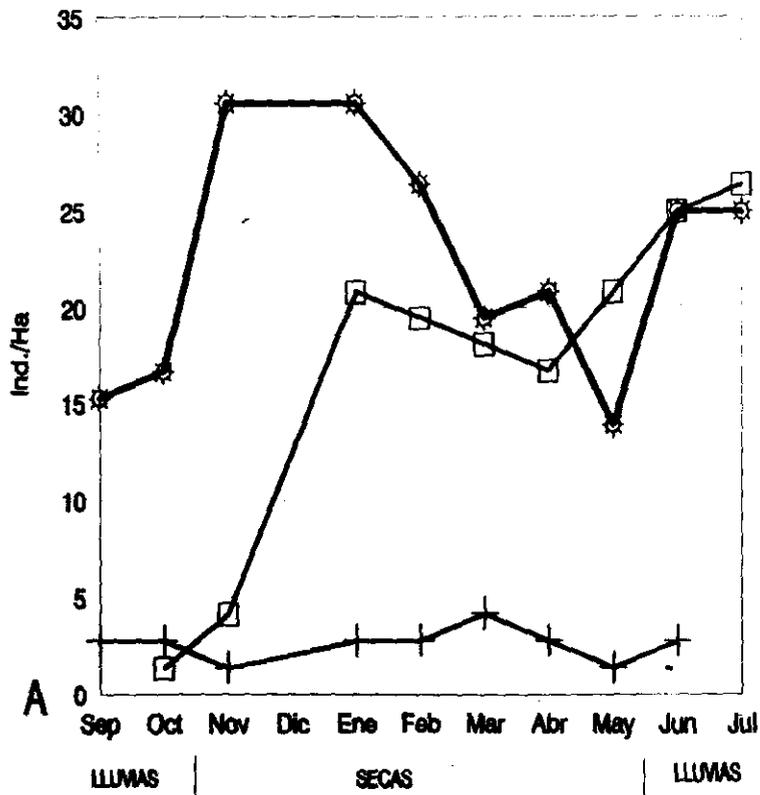


Figura 7 Individuos por hectárea, obtenidos por el método de Número Mínimo de Individuos Vivos (NMIV) por cuadrantes (pseudorréplicas) de las especies capturadas en el área de estudio. A) Cuadrante I, B) Cuadrante II, C) Cuadrante III, D) Cuadrante IV.



+ *O. altanoi* * *P. mexicanus* □ *R. mexicanus*

Figura 8 Individuos por hectárea, obtenidos por el método de Numero Mínimo de Individuos Vivos (NMIV) por pares de cuadrantes de las especies capturadas en el área de estudio. A) Cuadrantes I-II, B) Cuadrantes III-IV

En el caso de *R. mexicanus*, no fue posible un análisis de la variación del tamaño poblacional a lo largo de las estaciones del año, debido a la falta de datos en 5 meses, sin embargo, el análisis por cuadrante y estación lluviosa y seca del año, arrojó diferencias significativas entre cuadrantes ($F=5.519$; $gl=3$; $P < 0.01$; $\alpha=0.05$) y entre estaciones ($F=7.379$; $gl=1$; $P < 0.015$; $\alpha=0.05$), debido principalmente a una densidad poblacional más baja en el cuadrante III y a que el pico poblacional de principio de la temporada de lluvias es mucho más grande que el que se presenta en la temporada de secas a excepción del cuadrante I, en el que esta diferencia entre los picos poblacionales no es muy grande.

Con los datos de *O. affaroi*, sólo pudo contrastarse entre los cuadrantes I y II y entre la temporada de secas y lluvias, obteniendo diferencias en las densidades entre cuadrantes ($F=7.364$; $gl=1$; $P < 0.05$; $\alpha=0.05$).

En general, el tamaño poblacional de las especies de roedores dentro de la zona de estudio, se obtuvo del promedio de los valores observados mes a mes en los cuatro cuadrantes de trabajo (Figura 9). A grandes rasgos presentan el mismo comportamiento ya descrito en líneas arriba; es notable el desfase de cuatro meses en el primer pico del tamaño poblacional entre *P. mexicanus* y *R. mexicanus*, lo que puede ser un artefacto debido a la tardía captura de la segunda especie. El tamaño poblacional de *P. mexicanus* oscila entre los 9.7 Ind./Ha en mayo y los 27.8 Ind./Ha en noviembre, mientras que en el caso de *R. mexicanus* estos valores se encuentran entre 0.6 Ind./Ha en octubre y los 29.9 Ind./Ha. en julio.

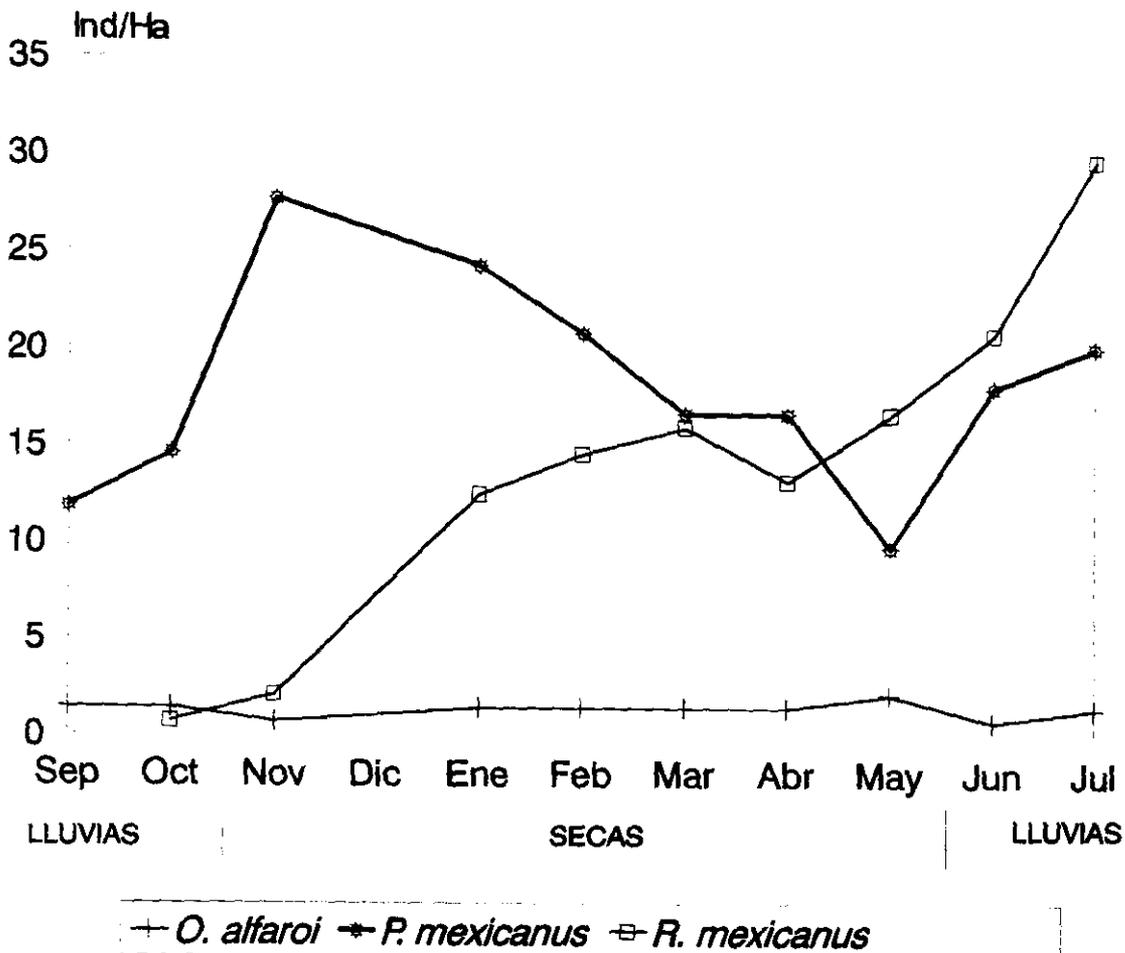


Figura 9 Promedio de individuos por hectárea obtenido a partir del Número Mínimo de Individuos Vivos de las especies capturadas en la zona de estudio

Reproducción

El esfuerzo reproductivo se establece en dos eventos anuales, los cuales coinciden, uno con el inicio de la temporada de secas y se extiende casi hasta la mitad de dicha época y el otro del fin de ésta, hasta principios de la temporada de lluvias (Figura 10A, B, C y D).

Estos picos de esfuerzo reproductivo se desarrollan de fines de verano a otoño y de fines de invierno a primavera; preceden uno o dos meses en el caso de *P. mexicanus* y de dos a tres meses en *R. mexicanus*, a los encontrados en la densidad poblacional, preceden también al aumento en el número de reclutas (ver apartado de reclutamiento).

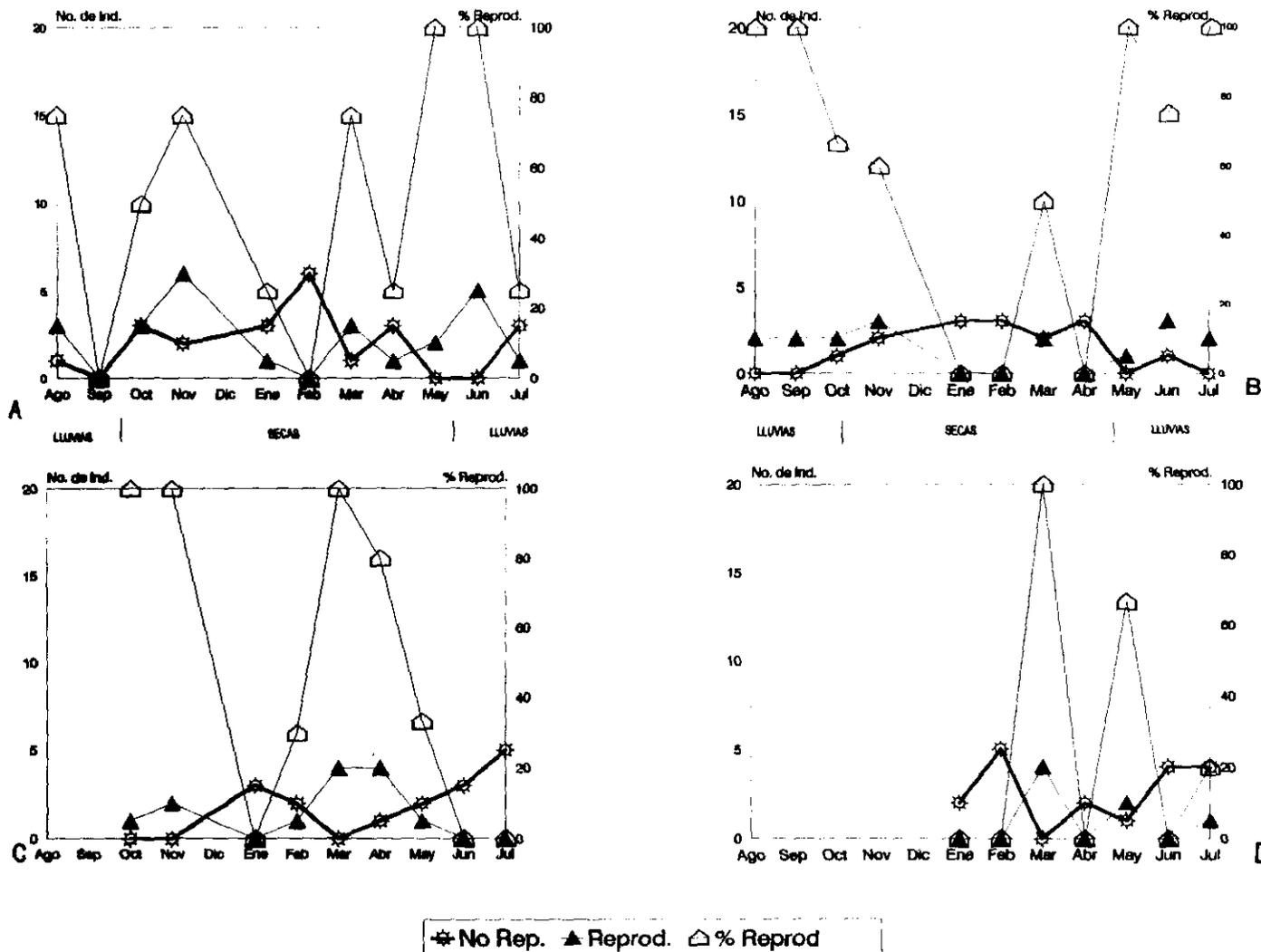


Figura 10 Patrón reproductivo de hembras por pares de cuadrantes en la zona de estudio. A y B *P. mexicanus* cuadrantes I-II y III-IV; C y D *R. mexicanus* cuadrantes I-II y III-IV respectivamente

O. affaroi fue observado en una densidad muy baja a lo largo del año en los cuadrantes I-II, sin embargo, se observó una hembra con vagina perforada en el mes de marzo y dos hembras gestantes una en abril y otra en octubre.

De todas las hembras capturadas (21 *P. mexicanus* y 13 *R. mexicanus*), sólo cuatro se encontraron activas en ambos picos reproductivos, de estas, sólo en tres ocasiones, fue posible demostrar dos ciclos reproductivos consecutivos exitosos, dos *P. mexicanus* y una *R. mexicanus*.

Aunque no fue posible observar machos con los testículos escrotados, desde el mes de octubre y noviembre, se observó un buen porcentaje de machos adultos con un escroto algo abultado pero muy pequeño para contener a los testículos, o bien con los testículos francamente inguinales. Este fenómeno fue siempre coincidente con el esfuerzo reproductivo encontrado en las hembras y fue posible observarlo en las dos especies dominantes, *P. mexicanus* y *R. mexicanus*, aunque en esta última especie con mucha menor frecuencia.

PARÁMETROS POBLACIONALES

Estructura de Edades

En general, el aumento en el porcentaje de jóvenes corresponde con el aumento en la densidad de población y precedido por los tiempos en que la actividad reproductiva se presenta (ver apartado de reproducción y Figura 11A, B, C y D).

En el caso de *P. mexicanus*, el porcentaje de jóvenes durante estas temporadas llega a alcanzar aproximadamente el 30%, mientras que en el caso de *R. mexicanus* este valor tiende a ser mucho menor, a excepción del par de cuadrantes III-IV, donde se observan valores de porcentaje muy elevados en enero y mayo, que no corresponden con los picos poblacionales de dicha especie, es de notar que estos porcentajes están sustentados solamente por uno y dos individuos jóvenes respectivamente (Figura 11A, B, C y D).

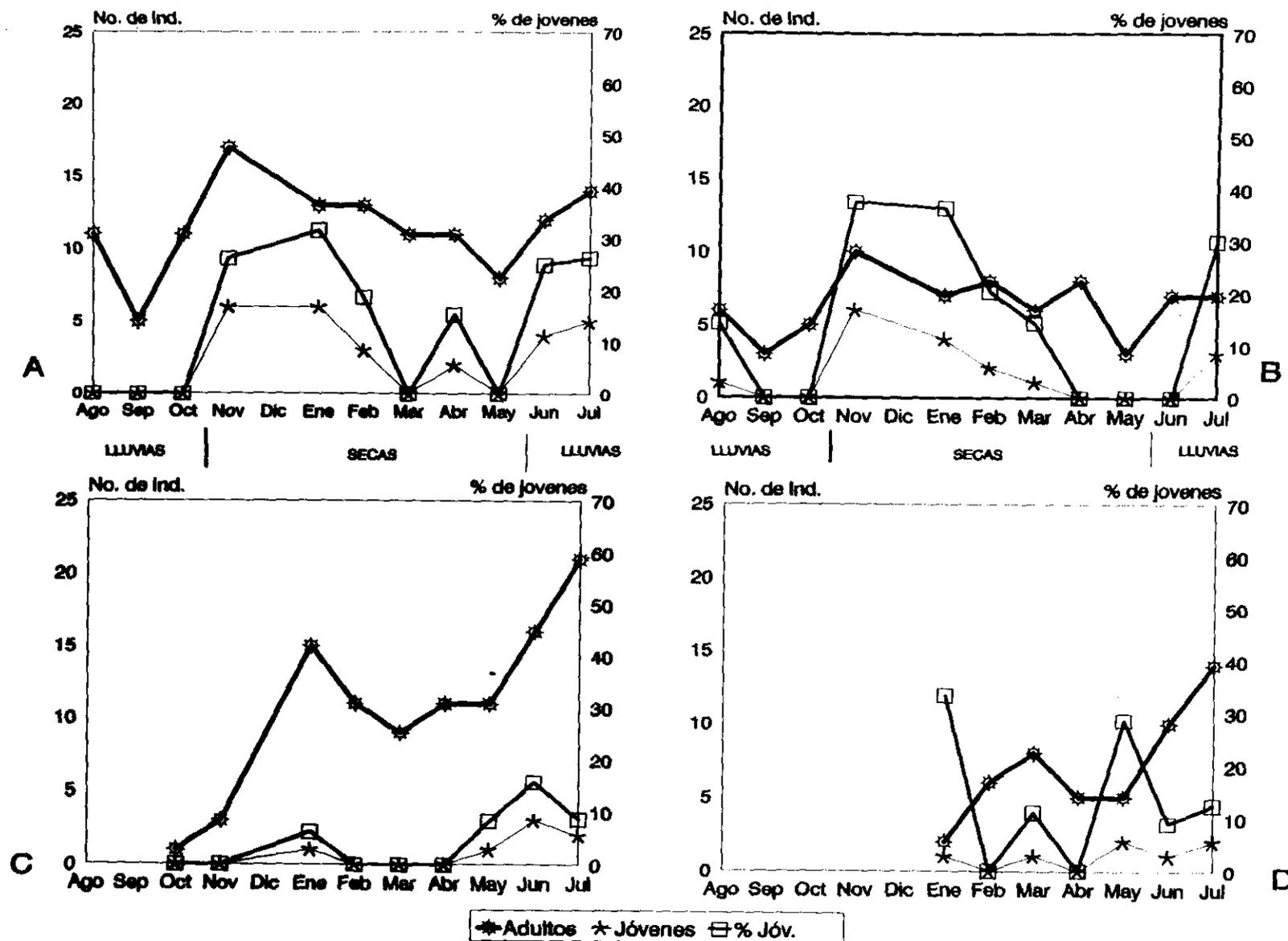


Figura 11 Estructura de edades observada por pares de cuadrantes en el área de estudio. A y B *P. mexicanus* en los cuadrantes I-II y III-IV; C y D *R. mexicanus* cuadrantes I-II y III-IV respectivamente

Proporción de Sexos

La estructura por sexos existente en cada par de cuadrantes y en cada muestreo presenta ligeras desviaciones de la proporción hipotética 1:1. Es en los datos correspondientes a *R. mexicanus* donde estas desviaciones son más notables (Cuadros 6 y 7). Al realizar una prueba de Chi cuadrada, se obtuvieron los valores correspondientes para cada especie en cada par de cuadrantes (Cuadro 5).

Cuadro 5 Valores de χ^2 calculados para *P. mexicanus* y *R. mexicanus* en el contraste de hipótesis de proporción de sexos. Gl=1; NS= no significativo; **= $P < 0.005$.

ESPECIE	CUADRANTES	χ^2	P
<i>P. mexicanus</i>	I-II	2.4390	NS
	III-IV	0.1778	NS
<i>R. mexicanus</i>	I-II	14.9038	**
	III-IV	0.0714	NS

De estos resultados, solamente el correspondiente a *R. mexicanus* en los cuadrantes I-II es altamente significativo, por lo que puede decirse que existe evidencia estadística de una desviación de la proporción hipotética de sexos 1:1. La relación hembras - machos que esta especie presenta en este par de cuadrantes es de 1:2.25. Aunque no existe evidencia estadística, la proporción de sexos en *P. mexicanus* en los cuadrantes I-II, se encuentra algo desviada ya que el valor de χ^2 se encuentra bastante próximo al valor crítico de $\chi^2_{0.05}$ que es de 2.706.

Cuadro 6 Número de individuos por sexos observados durante el estudio en los cuadrantes de muestreo en la especie *P. mexicanus*.

MESES	CUADRANTES I-II		CUADRANTES III-IV	
	HEMBRAS	MACHOS	HEMBRAS	MACHOS
AGOSTO	4	8	2	3
SEPTIEMBRE	4	6	3	2
OCTUBRE	6	5	4	3
NOVIEMBRE	10	11	8	8
ENERO	11	11	5	6
FEBRERO	10	8	5	5
MARZO	6	7	4	3
ABRIL	6	7	3	5
MAYO	3	6	2	3
JUNIO	7	10	5	3
JULIO	5	13	2	7
TOTAL	72	92	43	47

Cuadro 7 Número de individuos por sexos observados durante el estudio en los cuadrantes de muestreo en la especie *R. mexicanus*.

MESES	CUADRANTES I-II		CUADRANTES III-IV	
	HEMBRAS	MACHOS	HEMBRAS	MACHOS
OCTUBRE	1	0		
NOVIEMBRE	2	1		
ENERO	4	11	2	1
FEBRERO	4	10	5	1
MARZO	5	8	5	4
ABRIL	5	7	4	3
MAYO	3	12	5	3
JUNIO	5	15	5	5
JULIO	7	17	3	10
TOTAL	38	81	29	27

Reclutamiento

Los meses con mayor número de reclutas coinciden con los meses de aumento poblacional y son precedidos por los meses de actividad reproductiva elevada, esto es, entre noviembre y enero y después entre junio y julio. Aunque se tienen pocos datos de *R. mexicanus* en otoño y principios de invierno, en los cuadrantes I-II se nota también un aumento en el número de reclutas sobre todo en el mes de enero (Cuadro 8).

Un porcentaje elevado de reclutas de *P. mexicanus* en meses de densidad elevada, se encuentra constituido por jóvenes; en los meses de noviembre-enero este porcentaje es tan alto como 63.5%, en cambio, en los meses de junio y julio dicho valor sólo alcanza el 44.4%. Por otro lado, *R. mexicanus* si bien presenta una situación similar, tiende a presentar un menor número de jóvenes entre los reclutas, alcanzando su máximo en el mes de mayo con un 50%, mientras que en los otros meses de mayor incidencia de reclutas, el porcentaje de jóvenes no supera el 43%.

Peso Corporal

Los resultados de la prueba de t para definir si existen diferencias intersexuales de peso en adultos, no dan alguna evidencia estadística de una diferencia de peso corporal intersexual, en ninguna de las dos especies más abundantes (*P. mexicanus* y *R. mexicanus*), con una α de 0.05 (Cuadro 9).

Se realizó también la prueba de F de homocedasticidad y de Kolmogorov-Smirnoff, para probar la normalidad de la variable (peso corporal), sin encontrar evidencia de una distribución no normal.

Cuadro 8 Número de individuos reclutas por muestreo (Recl.) y porcentaje de reclutas jóvenes (% Jov). Las áreas sombreadas representan la temporada de lluvias y las claras la de secas.

	<i>Peromyscus mexicanus</i>				<i>Reithrodontomys mexicanus</i>			
	II		III-IV		I-II		III-IV	
	Recl.	% Jov	Recl.	% Jov	Recl.	% Jov	Recl.	% Jov
Sep	2	0.0	1	0.0				
Oct	3	0.0	3	0.0	1	0.0		
Nov	11	63.5	10	60.0	2	0.0		
Ene	8	50.0	4	75.0	12	16.7	3	30.0
Feb	2	0.0	1	0.0	2	0.0	3	0
Mar	1	0.0	0	-	3	0.0	4	0
Abr	2	100.0	2	0.0	2	0.0	1	0.0
May	1	0.0	1	0.0	6	16.7	2	50.0
Jun	9	44.4	4	0.0	7	42.9	4	25.0
Jul	5	40.0	6	50.0	10	0.0	9	11.1

Cuadro 9 Valores de *t* y de *F* para el contraste de la media corporal entre sexos de *P. mexicanus* y *R. mexicanus* por pares de cuadrantes. g.l.= Grados de libertad V= valor de significancia, $\alpha=0.05$.

Especie	Cuad.	T			F		
		t	g.L	V	F	g.L	V
<i>P. mexicanus</i>	II	0.677	127	1.65	1.487	47/8	3.04
	III-IV	0.240	66	1.66	1.359	28/70	1.65
<i>R. mexicanus</i>	II	0.021	98	1.66	1.424	35/31	1.79
	III-IV	0.311	48	1.67	1.196	22/26	1.97

MUESTREO Y ANÁLISIS DE LA VEGETACIÓN

Con relación al análisis de la vegetación, se encontró que los cuadrantes I y II son más parecidos entre sí, al igual que los cuadrantes III y IV, presentándose como parejas. El cuadrante III fue el que presentó el menor desarrollo del estrato herbáceo, con apenas 66 individuos totales y una cobertura de 55.5%, lo que representa para la densidad entre un 20.5 a 66.8% más bajo, dependiendo del cuadrante con el que se le compare, mientras que para la cobertura se encontró un descenso de entre 23.5 a 71.5% (Anexo 4).

Por lo que respecta a los estratos arbustivo y arbóreo, con relación a la composición florística, el cuadrante III, se comporta florísticamente hablando como el más diferente de los cuatro. Existen otras diferencias con relación al cuadrante III, como en el estrato herbáceo, es el de menor densidad general, presenta entre un 44 a un 41.4% menos de individuos, dependiendo del cuadrante con el que se le compare (Anexo 4).

En el análisis de conglomerados realizado por clases de desarrollo del diámetro a la altura del pecho de los estratos arbustivo y arbóreo, el cuadrante III nuevamente se presenta como el más diferente del muestreo, con menor número de árboles de edades más avanzadas (Anexo 4).

Se observa un comportamiento muy similar, al comparar ciertos parámetros de la vegetación como densidad y cobertura en los diferentes cuadrantes y el número de individuos capturados de *P. mexicanus* y *R. mexicanus* en cada uno, se encuentra una relación directa entre el desarrollo del diámetro a la altura del pecho y la densidad poblacional de las especies de roedores estudiadas (Figura 12).

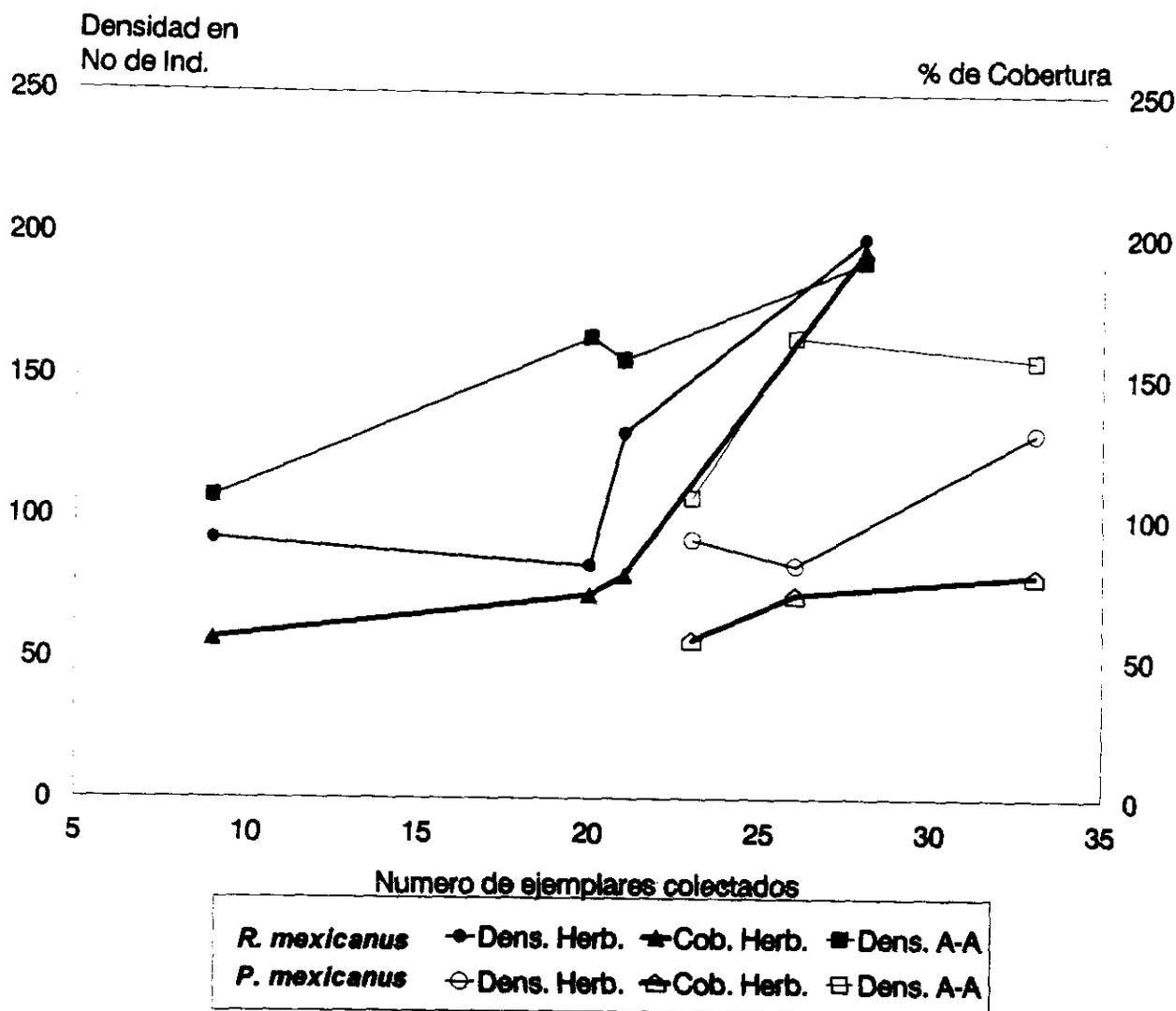


Figura 12 Comparación entre el número de ejemplares colectados de *P. mexicanus* y *R. mexicanus* en cada cuadrante y tres parámetros de la vegetación. Densidad del estrato herbáceo (Dens. Herb.); cobertura del estrato herbáceo (Cob. Herb.); densidad de los estratos arbóreo-arbustivo (Dens. A-A).

DISCUSIÓN

RIQUEZA DE ESPECIES

A pesar de que la heterogeneidad florística es bastante elevada en el bosque mesófilo (Acosta, *et al.*, 1998), y que de acuerdo con Iñiguez *et al.* (en prensa) y a la primera hipótesis del presente estudio, debiera tener una mayor cantidad de especies animales (roedores), que las encontradas en otros ecosistemas menos heterogéneos de la zona, se encontraron solamente cuatro especies de roedores. Al comparar con estudios realizados en diferentes tipos de vegetación, se observa que en los bosques de coníferas se han obtenido de cuatro a ocho especies (Bonilla *et al.*, 1988; Briones, 1988; Woloszyn y Woloszyn, 1982; Iñiguez-Dávalos *et al.*, en prensa; Sánchez-Cordero y Canela-Rojo, 1991); en bosques mesófilos de seis a ocho especies (Briones, 1988; Iñiguez-Dávalos *et al.*, en prensa; Vázquez, 1997); en selvas bajas y zonas desérticas de cuatro a 17 especies (Woloszyn y Woloszyn, 1982; Briones, 1988; Brown y Zeng, 1989). Existen estudios en otros tipos de vegetación como la selva alta perennifolia en los Tuxtlas, Veracruz (6 especies; Martínez Gallardo, 1995); el matorral costero de California (9 especies; McCloskey, 1976) y vegetación riparia tropical de la región de El Cerrado en Brasil (8 especies; Mares y Ernest, 1995; Cuadro 10).

Algunos de estos trabajos son comparativos entre dos tipos de vegetación, sin embargo, vistos en conjunto no presentan un patrón en la riqueza de especies presentes en cada tipo de vegetación, ya sea por su estacionalidad o por su heterogeneidad ambiental (Cuadro 10). A pesar de esto, es de hacer notar que el número de especies registradas en el presente trabajo, se encuentra en el límite inferior de cualquier tipo de vegetación, menor incluso que el registrado para el bosque mesófilo de montaña. Esto no puede ser explicado con los datos recabados. El bajo número de especies encontrado es más notable aún, si se toma en cuenta que una de ellas (*L. irroratus*), se colectó esporádicamente durante el estudio (2 ejemplares).

Cuadro 10 Comparativo de número de especies registradas de roedores (No. de spp.), en diferentes tipos de vegetación por diversos autores.

TIPO DE VEGETACIÓN	No. de spp.	LUGAR	AUTOR
Selva Alta perennifolia	6	Los Tuxtlas, Ver.	Martínez Gallardo, 1995
	6	Tuxtepec, Oax.	Briones 1988
Vegetación riparia tropical Bosque Mesófilo de Montaña	8	El Cerrado, Costa Rica	Mares y Ernest, 1995
	6	Sierra Mazateca, Oax	Briones 1988
	8	Manantlán Jal.	Iñiguez-Dávalos <i>et al.</i> en prensa
	6	Manantlán Jalisco	Vázquez, 1997
	4	El Rincón, Oax	Este estudio
Bosque de Coníferas	8	Sierra San Felipe, Oax.	Bonilla <i>et al.</i> 1988
	8	Sierra Mazateca, Oax.	Briones 1988
	4	Sierra de La Laguna B.C.S.	Woloszyn y Woloszyn, 1982
	5	Manantlán Jal.	Iñiguez <i>et al.</i> en prensa
	4	Eje Neovolcánico	Sánchez-Cordero y Canela-Rojo, 1991
Selvas Bajas y desierto	4	Sierra de La Laguna B.C.S.	Woloszyn y Woloszyn, 1982
	17	Desierto de Arizona	Brown y Zeng, 1989
	7	Cañada, Oax.	Briones 1988
Matorral Costero	9	California, U.S.A.	McCloskey, 1976

A pesar de la heterogeneidad en composición florística y desarrollo del diámetro a la altura del pecho que existe entre los cuatro cuadrantes, la composición de especies de roedores se mantuvo constante, además, como datos adicionales se tienen colectas de la zona desde 1993, las que corroboran la identidad y el número de las especies colectadas.

Esto puede deberse a que aparentemente en la Sierra Norte de Oaxaca, los bosques mesófilos han tenido un desarrollo semejante a islas, donde pueden encontrarse especies de distribución muy restringida a ciertas áreas de la región, ejemplos de estas son *Microtus*

oaxacensis, *M. quasiater*, *Habromys chinanteco*, *H. lepturus*, *Megadontomys cryophilus*, *Peromyscus melanocarpus* y *P. aztecus* (Hall, 1981). Al preguntar acerca de la razón de esto es posible adelantar dos hipótesis al respecto. La primera tiene que ver con la heterogeneidad ambiental característica de los bosques mesófilos; es posible en virtud de las diferencias que pueden existir entre los diferentes bosques de este tipo, con relación a su composición florística, desarrollo y disponibilidad de recursos, que existan también diferencias en cuanto a su composición faunística, de esta forma, aunque en la región exista un número definido de especies registradas para el tipo de vegetación que nos ocupa, quizá no sea posible encontrarlas en cualquier localidad de estudio.

La segunda hipótesis, complementaria a la primera, tiene que ver con la historia geológica de la región; es posible pensar que diferentes localidades cubiertas por bosques mesófilos, tengan una historia de aislamiento entre sí lo suficientemente prolongada como para ser caracterizadas por especies diferentes.

Este tipo de cuestiones podrían ser aclaradas en parte con estudios paleofitogeográficos, que den una idea de los cambios sufridos desde el Pleistoceno, en el clima y en la composición florística de la región, de una forma más fina a la que ahora se conoce (Toledo, 1981)

HETEROGENEIDAD AMBIENTAL

Los datos demográficos recabados en cada uno de los cuadrantes, pero especialmente los del cuadrante III definen un bosque mesófilo constituido por parches con diferencias ambientales que se reflejan en cada uno de los parámetros observados en las poblaciones de roedores. En el cuadrante III se obtienen valores de dilución altos de *P. mexicanus*, esto puede deberse principalmente a la escasa captura lograda y a la baja permanencia máxima presentadas en este cuadrante a lo largo del estudio (Cuadro 3).

En el caso de *R. mexicanus*, el tamaño poblacional es estadísticamente diferente en este mismo cuadrante, debido principalmente a una densidad poblacional sensiblemente más baja, la cuál presentó un comportamiento errático de los datos poblacionales obtenidos, de esta forma, se observan valores de porcentaje de jóvenes, muy elevados en enero y mayo, que no corresponden

con los picos poblacionales de dicha especie y que están sustentados solamente por uno y dos individuos jóvenes respectivamente (Figura 11A, B, C y D).

El cuadrante III presentó la vegetación más joven, de menos de cuarenta años y con rastros en su composición florística de perturbación (Del Castillo, 1995; García- Mendoza, 1994) y de acuerdo con los datos obtenidos es un "parche" dentro del bosque mesófilo de montaña que actúa como receptor, donde las poblaciones de roedores se mantienen en buena medida por la inmigración de los organismos desde los "parches" contiguos que actúan como donadores. Aunque este cuadrante representa, al parecer, una etapa de bosque alterado por el hombre, es posible pensar que los claros presentes dentro del bosque bien conservado, creados por alteraciones naturales como la caída de un árbol, actúen de la misma forma, recibiendo organismos que se dispersan desde sitios contiguos. Esta es una característica importante que en un ambiente tan heterogéneo en su forma natural, puede ser útil si se toma en cuenta para su conservación

ASPECTOS DEMOGRÁFICOS

Tamaño Poblacional

Por lo que respecta a la confiabilidad y validez de la utilización del método de enumeración NMIV, está soportada por los valores obtenidos en la comprobación de supuestos y en el porcentaje de permanencia máxima. El índice de trampeo tanto el máximo como el mínimo, tiene valores siempre superiores al 50%, cuando el análisis se realizó por pares de cuadrantes, lo que arroja una estimación por el método de NMIV muy cercana a la población real, con un error inferior al 12% (Hilborn *et al.*, 1976; Krebs, 1966; Anexo 2).

El tiempo de permanencia, cuando el análisis se realizó por pares de cuadrantes, en general obtuvo más del 54% de individuos permaneciendo dos o más intervalos de muestreo, con lo que se pueden esperar errores de menos del 20% por el método de NMIV, exceptuando a los datos de *O. affaroi*, los cuales pueden arrojar errores de aproximadamente un 30% (Hilborn *et al.*, 1976, Anexo 2)

La justificación de la presentación de los análisis por pares de cuadrantes, está precisamente en los resultados de la comprobación de supuestos, ya que de esta forma se le da más validez al análisis. Además esta decisión se encuentra soportada por la presencia de

21 individuos en total, que fueron capturados en ambos cuadrantes de cada pareja, lo que estadísticamente define la no independencia entre cuadrantes (Anexo 3). El unirlos por parejas evita la pseudorreplicación (Hulbert, 1984). Por otro lado, se encuentra el resultado del análisis de conglomerados en donde se observa que florísticamente y por desarrollo del diámetro a la altura del pecho, los cuadrantes se comportan como parejas.

Sánchez-Cordero (1985) y Martínez-Gallardo (1995) en los Tuxtlas Veracruz, en una selva alta perennifolia, encontraron que la mayor densidad de individuos de *P. mexicanus* se presenta en los meses de octubre a enero, en la parte final de la temporada de lluvias, y que existe un segundo pico de menor intensidad al inicio de dicha temporada. En un bosque mesófilo de montaña en la sierra de Manantlán, donde se colectaron tres especies diferentes del género *Peromyscus*, encontraron que en la época de lluvias se presenta la mayor densidad poblacional, por otro lado en el bosque de pino en la misma sierra de Manantlán, los picos poblacionales se encontraron en la temporada de secas (Iñiguez-Davalos *et al.*, en Prensa). En un bosque de pino en el eje neovolcánico de México, se encontró que los picos poblacionales para *Peromyscus* se presentaron al final de la época de seca y principios de la época de lluvias, mientras que los valores mínimos se encontraron al final de la época de lluvias (Sánchez-Cordero y Canela-Rojo, 1991).

En general, existe la tendencia de mostrar aumentos poblacionales en la temporada de lluvias en ambientes húmedos y con una estacionalidad no muy marcada, en cambio en ambientes templados los aumentos poblacionales se encuentran en la temporada de secas, se ha detectado además un esquema unimodal. De acuerdo a los resultados, el tamaño poblacional de *P. mexicanus*, presenta un esquema bimodal, con un máximo al final de la temporada de lluvias y otro máximo al final de la temporada de secas y principio de lluvias, esto asemeja un poco a lo encontrado en la selva alta perennifolia (Sánchez-Cordero, 1985). Sin embargo, a diferencia de dicho estudio, en el presente trabajo el reclutamiento durante los meses de mayor tamaño poblacional se debe en gran medida a jóvenes nacidos durante los meses de octubre y noviembre.

Aunque se ha sugerido que los roedores del género *Peromyscus*, responden de manera similar a las variaciones estacionales en la disponibilidad de alimentos, lo registrado en el bosque mesófilo de montaña de Manantlán, no corresponde a lo encontrado aquí con *P. mexicanus*. Una explicación a esto podría ser la diferencia en la composición florística puesto

que a diferencia del bosque mesófilo de Manantlán, el estudiado presenta abundancia de ejemplares de *Pinus chiapensis*, lo que seguramente representa una diferencia notable en cuanto a recursos alimenticios (Anexo 4).

Con relación a *R. mexicanus* se observó que el 100% de los ejemplares de esta especie, al ser liberados, buscaron de inmediato trepar en algún árbol; en contraste, la bibliografía menciona que los nidos de este género se encuentran en el pasto que cubre el piso principalmente, aunque también se utilizan arbustos y pequeños árboles, asociándole a sitios con pastos cortos y abundantes (Walker *et al.*, 1976; Alvarez del Toro, 1991). Sin embargo, en el presente estudio, no fue posible observar algún nido en los pocos espacios disponibles de pastos presentes en la zona de estudio; todo esto sugiere que en el bosque mesófilo estudiado esta especie presenta hábitos arborícolas. Reforzando esto, la literatura menciona que estos organismos son trepadores y de hábitos arborícolas (Walker *et al.*, 1976; Reid, 1997); por otro lado, la proporción entre la longitud de la cola y del cuerpo es muy elevada y se ha demostrado en roedores una relación positiva entre esta proporción y la presencia de hábitos arborícolas (Robertson, 1975; Robertson y Musser, 1976).

El tener hábitos arborícolas, puede explicar en cierta medida el bajo porcentaje de reclutas jóvenes, los cuales no alcanzan en general el 45% de la población no marcada en los muestreos. El comportamiento que esta especie presenta en el reclutamiento, sobre todo en los lugares cuya vegetación es más joven y con rastros de perturbación (cuadrantes III-IV), es similar al observado en otros parámetros, lo que también puede ser en parte explicado por el escaso número de datos, donde una pequeña modificación en su estructura, significa un porcentaje elevado de ésta.

Es posible que la captura tardía de *R. mexicanus* hasta los meses de octubre y noviembre, obedezca a una mayor demanda de alimento debido al inicio de la época reproductiva. Como es de esperar, en esta situación, las hembras con una mayor demanda energética serían las primeras en resentir la competencia por la consecución de recursos alimenticios y así, las primeras en tener que bajar de los árboles en busca de alimento, como de hecho se encontró y en la mayoría de los cuadrantes esta situación se mantuvo, a excepción de una muy notable diferencia en los cuadrantes I-II, donde a pesar de la presencia temprana de hembras, en los siguientes meses la proporción de machos fue muy superior a las hembras (2.25:1), situación que con los datos actuales no puede ser explicada, a pesar de que

en la literatura se ha mencionado una proporción de sexos machos-hembras de hasta 2.82:1 para *R. megalotis* y 2.33:1 en *R. halicoetes* en las costas de California (Fisler, 1971).

Por otro lado, se ha encontrado que en un bosque mesófilo de la zona de Pluma Hidalgo, Oaxaca, la mayor cantidad de plantas con estructuras reproductivas presentes entre los meses de octubre a enero son herbáceas y arbustivas, mientras que las plantas arbóreas florecen en mayor proporción durante los meses de mayo a junio. Por lo tanto, la mayor producción de estructuras vegetales, en la época reproductiva (noviembre-enero), se encuentra más cerca del suelo del bosque, época en la que también *R. mexicanus* comienza a capturarse en las trampas (Acosta y Palacios, en prensa).

El hábito arborícola de *R. mexicanus* explicaría además una mayor densidad de población en algunos meses, puesto que al mencionar su hábitat, se piensa en un volumen o espacio mucho mayor que el involucrado si pensamos en alguna especie de hábitos terrestres, lo que explica que pueda fácilmente alcanzar densidades superiores, como ocurrió en los meses de fines de primavera a inicios de verano.

El tamaño poblacional de *R. mexicanus* sigue un patrón aproximadamente similar al de *P. mexicanus*, aunque es un poco difícil verlo para los primeros meses de muestreo (septiembre a diciembre). Es de notar un desfase en el tamaño poblacional de estas dos especies de aproximadamente un mes.

Cuestiones como el menor tamaño poblacional tanto de *R. mexicanus* como de *P. mexicanus* en donde la vegetación es más joven y con rastros de perturbación (cuadrante III), son correlacionados con la estructura de la vegetación, tanto a nivel florístico como de desarrollo de DAP. En esta zona se encontró un menor desarrollo en ambos aspectos y presenta una mayor abundancia y diversidad de ericáceas, lo que sugiere una perturbación por fuego (García-Mendoza *et al.*, 1994). Por otro lado, se ha encontrado que en la zona de Tanetze de Zaragoza los árboles de *Pinus chiapensis*, son en un 70% menores a 40 años y se ha observado que en los bosques mesófilos bien conservados de la zona, esta especie no es muy abundante (del Castillo *et al.*, 1995). Así, se puede pensar que éste cuadrante, representa un estado sucesional relativamente joven en comparación con los otros, de no más de 40 años, donde el factor de perturbación fue fuego, y dado lo localizado del fenómeno y la escasa pendiente que domina en dicho cuadrante, podría pensarse que es el resultado de un manejo agrícola o forestal.

El ser precisamente en esta zona de perturbación relativamente reciente (cuadrante III), donde las poblaciones de roedores y su permanencia en el área son notablemente menores, sugiere que la transformación de la vegetación en composición y estructura, impactan de forma substancial la capacidad de establecimiento de una comunidad de roedores que se mantenga por la propia reproducción de sus componentes.

Martínez-Gallardo (1995), menciona que la densidad de población de *P. mexicanus* en un área con diferentes grados de perturbación en los Tuxtlas, Veracruz, no fue notablemente afectada. Sin embargo, en el presente estudio, define la población de ésta misma especie, notablemente disminuida en área más perturbada (cuadrante III). En la región de los Tuxtlas, *P. mexicanus* puede estar actuando de manera oportunista ante la disminución poblacional de *Heteromys desmarestianus* que resulta más sensible a la perturbación (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1997), mientras que en el presente estudio, no se encontró ninguna especie que compita con *P. mexicanus* como lo hace *H. desmarestianus* en los Tuxtlas, lo que podría en cierta forma explicar la diferencia en sensibilidad a la perturbación.

Dado que *Oryzomys alfaroi* presenta una dependencia fisiológica por el agua (Sánchez-Cordero y Valadéz, 1989), es muy probable que la densidad poblacional en niveles tan bajos como los observados en el cuadrante I y la ausencia total o casi total en los demás, sea debido a una disminución notable de los depósitos de agua en la zona durante la temporada de secas. Es además notable que este cuadrante (I), siendo el más cercano a un pequeño arroyo permanente, sea el único en el que persiste dicha especie. Por otro lado, aunque el aumento de captación de agua por niebla en estos sitios es mucho más importante en la temporada de "nortes" (Vogelm, 1973), ésta es casi completamente absorbida por el suelo y las plantas, de esta forma, en los meses de otoño e invierno, los depósitos de agua y arroyos en la zona se encuentran muy disminuidos y el agua como tal, disponible para los animales no abunda.

El patrón similar del tamaño de población encontrado en las especies presentes, sugiere que estas responden de forma similar a variables ambientales y a la disponibilidad de recursos. Asimismo las diferencias en los tamaños poblacionales que las distintas especies alcanzan en cada uno de los cuadrantes, sobre todo en *R. mexicanus*, son indicadoras de un aprovechamiento diferencial de un medio, que por su heterogeneidad presenta una estructura de tipo mosaico.

Tácticas Reproductivas

La estacionalidad de la reproducción obedece a la respuesta que los roedores dan a una compleja combinación de claves ambientales como la humedad, disponibilidad de alimento, temperatura y fotoperíodo, si bien los últimos pueden no tener mayor importancia en comunidades tropicales (Bronson, 1989; Millar, 1975, 1984; Millar *et al.*, 1979). En este caso, *P. mexicanus* presenta una estacionalidad relativamente marcada. Sin embargo, su esquema reproductivo no es como el presentado por una especie "típicamente tropical" que se reproduce con mayor o menor intensidad durante todo el año, o como el de una templada que se reproduce con mucha intensidad durante una temporada (generalmente corta) del año (Bronson, 1985; Millar, 1977, 1984, 1989; Modi, 1984), corroborando con esto la segunda hipótesis de este estudio.

En una selva alta perennifolia de Veracruz, *P. mexicanus* mostró mayor actividad reproductiva principalmente en la temporada de lluvias (mayo). Si bien presentó un pico reproductivo en la temporada de secas (diciembre), este fue de menor intensidad (Sánchez-Cordero, 1985). En contraste y como se esperaba, en este estudio, esta misma especie no se observó en todos los meses en estado reproductivo, sin embargo, si mostró dos picos reproductivos, uno hacia el final de la temporada de secas (mayo - julio) y otro al final de la temporada de lluvias (noviembre - enero). En este último caso, aunque la intensidad reproductiva fue menor, el número de hembras reproductivas fue mayor que el encontrado en el pico de fines de la temporada de secas (Figura 11). Así, el patrón reproductivo de esta especie en estos dos tipos de vegetación es muy similar, pero se pueden definir algunas diferencias, primeramente no se encontraron jóvenes durante todo el estudio (Figura 10), la reproducción si bien sigue un patrón similar, el pico reproductivo de fin de la temporada de lluvias y principio de secas (noviembre - enero) parece cobrar mayor importancia en cuanto a número de individuos involucrados. Además la frecuencia reproductiva parece ser mucho mayor en la selva alta perennifolia (Sánchez-Cordero, 1985), que en el bosque mesófilo, puesto que sólo se encontró menos del 10% de hembras con dos períodos reproductivos en forma consecutiva. Algo similar ocurre con la permanencia máxima, pues en la selva alta es mayor que en el bosque mesófilo.

Los datos de una escasa iteroparía y de un tiempo de permanencia bajo, definen las poblaciones de roedores del bosque mesófilo de montaña estudiado, como poblaciones cuyas

estrategias reproductivas y de historias de vida en general presentan un patrón intermedio entre las encontradas en ambientes más homogéneos como los bosques tropicales perennes y las observadas en ambientes marcadamente estacionales como los bosques templados (Boyce, 1988, Bronson, 1985; Cameron y McClure, 1990).

Finalmente, otra diferencia con las poblaciones de *P. mexicanus* en Los Tuxtlas, es que en este lugar, a pesar de que también existen dos picos en la densidad poblacional, éstos no se encuentran acompañados de un aumento notable de jóvenes, lo que sí sucede en este estudio (Sánchez-Cordero, 1985; Martínez-Gallardo, 1996). Esto denota una población que se mantiene principalmente por la reproducción interna más que de la inmigración de otras áreas, una excepción a esta conclusión son las áreas perturbadas como el cuadrante III, donde al parecer la mayor parte de la población no es residente, a juzgar por los valores demográficos obtenidos en este cuadrante.

Aunque se han observado patrones similares en otros *Peromyscus* tropicales, no se había observado estacionalidad en *P. mexicanus* en bosques mesófilos de Oaxaca (Robertson, 1975); sin embargo, se menciona que los datos de reproducción para la temporada de secas son incompletos (Sánchez-Cordero, 1985).

La presencia de eventos reproductivos a lo largo del año, es una característica de las especies que habitan ambientes más o menos estables, aunque es posible encontrar variaciones anuales en la densidad poblacional, que suelen definir picos poblacionales en ciertos meses (Martínez-Gallardo, 1996; Sánchez-Cordero, 1985). En este caso los eventos reproductivos se encuentran restringidos a dos épocas anuales bien definidas, donde el esfuerzo reproductivo puede alcanzar el 100% de la población adulta. Esto sitúa a la táctica reproductiva presentada por *P. mexicanus* en la localidad de estudio, en una posición intermedia entre la mencionada y la de especies que ocupan hábitats estacionales, donde los eventos reproductivos se ven restringidos a una época del año, lo que también corrobora la segunda hipótesis de trabajo.

Estudios sobre la demanda energética de la reproducción del género *Peromyscus*, han hecho aparente que durante este proceso, no existe un incremento significativo de grasa corporal y que el contenido de ésta no varía significativamente entre las hembras inactivas, preñadas o lactantes (Gyug y Millar, 1980; Millar, 1988). Ésto indica que para una exitosa producción de descendencia es indispensable un incremento en la ingestión de alimento (Millar,

1989); así los picos reproductivos de *P. mexicanus* en la zona estudiada deben relacionarse con un aumento en la disponibilidad de alimento.

De la observación de los resultados, se plantea la pregunta de porqué la reproducción se lleva a cabo en mayor número en el otoño, cuando se presentan los primeros "nortes" que disminuyen drásticamente las temperaturas. Una cuestión que también es de tomarse en cuenta aquí, es que los jóvenes empiezan su vida en el exterior del nido precisamente durante la temporada más fría del año (diciembre-febrero).

Respondiendo a esto, se puede mencionar que los pequeños mamíferos de tiempo de vida corto, deben de canalizar mucha de su energía ("apostar") hacia su reproducción y a conservar las características de su ciclo de vida que la garantice. La "apuesta" es, reproducirse tan continuamente como sea posible para balancear el efecto de su corta expectativa de vida (Bronson, 1989; Stearns, 1976, 1977). Así, tenderán a ser más oportunistas y menos estacionales que los mamíferos de ciclos de vida más largos, que pueden ser más selectivos (Bronson, 1989). De esta forma, al considerar la reproducción de los roedores, se debe observar la producción de recursos alimenticios en el medio.

Se ha mencionado para la zona de la Sierra de Juárez en Oaxaca, que al finalizar la temporada seca y principios de la húmeda, existe un pico reproductivo en *P. mexicanus* y al mismo tiempo un aumento en la producción de alimentos (Robertson, 1975), lo que coincide con el presente estudio. Sin embargo, este autor no menciona lo mismo para el fin de la temporada de lluvias - principio de secas, lo que justificaría la actividad reproductiva observada en este estudio y por otros autores (Robertson, 1975; Rickart, 1977).

En un bosque mesófilo de Tamaulipas se ha encontrado que la producción máxima de flores se ubica a principios de primavera y la producción de frutos, aunque es más o menos constante a lo largo del año, tiene su máximo en otoño (Bracho y Puig, 1987). Este mismo tipo de patrón se encontró en un bosque mesófilo de la Sierra Sur de Oaxaca y es muy aproximado al que se encuentra en la zona de estudio (Acosta y Palacios, en Prensa; Acosta, *com. pers.*).

Estas temporadas de producción se ven reflejadas en la reproducción de la comunidad de roedores en el bosque mesófilo estudiado y en lo registrado por otros autores en poblaciones de roedores en otras localidades de la misma región (Robertson, 1975; Rickart, 1977). Para explicar este período de producción de alimentos, se puede argumentar que la cantidad de humedad y el número de horas frío presentes en el otoño, son quizás los factores

responsables de un aumento en la producción de flores, frutos y semillas. El agua es un factor muy importante en la producción de alimentos y se ha demostrado que en un bosque mesófilo de la vertiente del Golfo, la captación de agua por niebla durante la temporada de secas, suele ser un 50% superior a la captada por lluvia, llegando incluso a ser un 100% mayor (Vogelm, 1973). Este par de factores (Humedad y producción de flores y frutos), coinciden de manera exacta con el inicio e intensidad de la época de reproducción

La estrategia reproductiva de la población de *P. mexicanus* estudiada, se presenta ajustada a la abundancia de recursos alimenticios, presentes en dos temporadas al año, lo que les permite aprovecharlas para la reproducción en un nivel que les garantice una producción de descendencia superior a la mortalidad inherente tanto de jóvenes como de adultos (Figuras 7 y 8; Cuadro 8). Este comportamiento oportunista, podría compararse con el observado en otras especies de *Peromyscus* que habitan ambientes muy estacionales (Modi, 1984; Sánchez-Cordero y Canela-Rojo, 1991).

Esta situación es congruente con la posición intermedia que con relación a la estacionalidad climática y la heterogeneidad ambiental tiene el bosque mesófilo de montaña, entre el bosque tropical perennifolio y los bosques de coníferas. Debido a la intensidad con que se presenta la reproducción en los meses de octubre a diciembre, a pesar de que la humedad ambiental aumenta notablemente y la temperatura disminuye, y a pesar de que estos factores se ven reforzados por la presencia de "nortes", el factor limitante para la reproducción, no parece ser la temperatura o la humedad como suele ser en ambientes estacionales, sino más bien la producción de alimentos.

Con relación a *R. mexicanus* y a pesar de que no existe una cantidad comparable a los estudios realizados en *Peromyscus*, es posible realizar algunas comparaciones que arrojen alguna luz, en las diferencias en estrategias reproductivas, y den algún soporte a la propuesta del género *Peromyscus*, como modelo que pueda explicar la forma en que las tácticas reproductivas se conforman y son adaptadas a cada medio en particular, como se definió en las hipótesis de trabajo.

Se han realizado estudios en diversas especies del género *Reithrodontomys* y se ha encontrado que en ambientes templados del eje neovolcánico mexicano la reproducción de *R. megabotis* se establece de diciembre a julio, con una notable disminución de agosto a septiembre (Sánchez-Cordero y Canela-Rojo, 1991). En marismas y pastizales de California, la

reproducción de *R. megalotis* se presenta de junio a septiembre; entre marzo y agosto en *R. raviventris* y finalmente de julio a diciembre en *R. halicoetes* (Fisler, 1971; Heske *et al.*, 1984). En praderas costeras de Texas, la reproducción se extiende de marzo a noviembre, con picos en mayo-junio y septiembre-octubre en *R. fulvescens* (Cameron, 1977). Sin embargo, se ha encontrado poca estacionalidad en San Luis Potosí, México (Dalquest, 1953). Se puede apreciar una tendencia hacia una menor estacionalidad conforme los ambientes aumentan en estabilidad, corroborando uno de los planteamientos expuestos con el género *Peromyscus*.

De acuerdo con la hipótesis de trabajo, con relación a la propuesta del género *Peromyscus*, como un modelo animal para explicar los patrones que las tácticas reproductivas toman forma en ambientes estables e inestables, es de notarse el ajuste sincrónico que se establece a nivel comunidad, puesto que las especies de roedores estudiadas se encuentran en reproducción al mismo tiempo y con la misma intensidad, este mismo tipo de resultados ha sido observado en otras comunidades de roedores en praderas costeras de Texas y la reserva de Manantlán, Jalisco; incluyendo a *Sigmodon* y *Reithrodontomys* (Cameron, 1977; Iñiguez-Dávalos *et al.*, en prensa).

Las inconsistencias con los modelos *K-r* y el de "apuesta segura" podrían explicarse tomando en cuenta que las especies del género *Peromyscus* tienen una muy diferente plasticidad genética, la cual se hace obvia al observar la capacidad de adaptación a una gran diversidad de ambientes que las especies generalistas presentan. Así, el comparar especies generalistas (con varias subespecies), con especies especialistas se obtienen algunos resultados peculiares, donde poblaciones de una especie generalista son más parecidas a una especialista que a otras poblaciones de su misma especie ubicadas en localidades diferentes (Modi, 1984; Millar, 1989).

Investigaciones futuras serían mucho más provechosas, si compararan especies de áreas de distribución similares, pero que estuvieran adaptadas a diversos ambientes y poder observar los patrones adaptativos que en ellos subyacen, es decir, poder comparar por ejemplo *P. californicus* y *P. yucatanicus* con *P. aztecus*, *P. melanocarpus* y *P. floridanus*.

Con relación a la inconsistencia, debida al tamaño corporal existente entre *P. mexicanus* y *P. yucatanicus*, esta puede explicarse porque *P. mexicanus*, aunque su distribución es más amplia y se considera un generalista puesto que ocupa una mayor variedad de ambientes, éstos son generalmente menos estacionales que aquellos en los que se

encuentra *P. yucatanicus* (Hernández *et al.*, 1996); es decir el tamaño corporal, no tendría que ver en modo directo con la amplitud del área de distribución, sino más bien con la diversidad ambiental y la estacionalidad de el o los medios en los que se desarrolla una especie determinada.

En contraste con lo que se puede observar en la literatura, donde generalmente se aislan rasgos adaptativos y se observan las interacciones ecológicas que determinan su variación, se puede pensar en los organismos como sistemas que interactúan con el medio y que poseen rasgos coadaptados (Stearns, 1976). Así, el observar un sólo rasgo como la optimización de la reproducción en relación con la disponibilidad de alimento, podría no tener significado en el proceso evolutivo involucrado, dado que la evolución no opera para maximizar la tasa reproductiva, más bien, favorece aquellas características que permiten a los individuos que las poseen, maximizar su contribución genética a las generaciones posteriores, lo que puede ser logrado por cualquier aspecto de la estrategia reproductiva (Hussell, 1972).

Por otro lado, se trabaja comúnmente con poblaciones; sin embargo, la selección natural actúa directamente sobre los individuos y no sobre las poblaciones (Stearns, 1976). Así, dentro del proceso involucrado en la selección de una estrategia reproductiva dada, existe uno mucho más fino por debajo del nivel de la población, que culmina finalmente con lo que podemos observar en la realidad, lo cual a diferencia de lo esperado por algunas teorías, no es la estrategia óptima, sino la mejor dentro de las disponibles en la población, lo que puede ser muy diferente (Stearns, 1976).

Esta última discusión tiene consecuencias para el género *Peromyscus* que van desde la comprensión de la cohesión taxonómica de un grupo como el *mexicanus*, hasta la importancia no sólo de la evolución de las tácticas reproductivas, sino de la misma producción de especies dentro del género, así como en la importancia que teorías como la de los refugios pleistocénicos tienen en la explicación de la diversidad de las faunas en el norte de Mesoamérica.

EL CICLO DEL TAXÓN

Taxonomía y Evolución

Las diferencias demográficas y reproductivas encontradas entre este estudio y las diferentes poblaciones de *P. mexicanus*, descritas en los apartados anteriores en localidades de Veracruz en bosque tropical perennifolio y en la Sierra Norte de Oaxaca (Martínez-Gallardo, 1996; Rickart, 1977; Sánchez-Cordero, 1985), presentan una especie con una plasticidad fenotípica notable, cuyos rasgos de historia de vida se encuentran más o menos finamente adaptados al ambiente en el que se desarrollan (Modi, 1984; Stearns, 1976, 1977).

De acuerdo con la teoría del ciclo del taxón, la presencia contigua de una especie emparentada y de amplia distribución, sugiere que aquellas de distribución restringida han sido extraídas de la más generalista o bien de un ancestro ampliamente distribuido de ambas. Así, el grupo *mexicanus* de especies emparentadas y de acuerdo con la hipótesis de trabajo, parece representar un buen ejemplo del ciclo del Taxón (Glazier, 1980), donde especies endémicas y especialistas representadas por *P. gymnotis*, *P. guatemalensis*, *P. zarhynchus* y *P. grandis* tienen su área de distribución rodeada por la de una especie de amplia distribución representada por *P. mexicanus*, lo que se ve reforzado por la plasticidad fenotípica que esta última especie presenta con relación a las características de su táctica reproductiva en los diferentes medios en que se le ha estudiado.

Parte de la explicación de porque se pueden encontrar estas circunstancias en el sur de México, podría ser que estas especies del género y del grupo, se encuentran presentes en una complicada topografía, donde ésta y la diversidad climática, conforman un mosaico similar a un archipiélago de hábitats insulares que proveen unas condiciones extremadamente favorables para el aislamiento y la diferenciación de poblaciones locales. (Glazier, 1980; Carleton, 1989).

Así, aunque el género *Peromyscus* en general, presenta características reproductivas que en muchos casos son rápidamente modificables en respuesta a condiciones ambientales (Millar, 1989), las adaptaciones locales pudieron llevarse a cabo por un aislamiento con indisponibilidad de hábitats alternativos próximos durante un período de tiempo suficientemente prolongado, de tal forma que una nueva especie especialista en un hábitat definido pudiera evolucionar (Glazier, 1980). Se describe de esta forma un escenario en el que especies

generalistas habitantes de ambientes de riqueza específica baja y muy estacionales o en los que se enfrentan constantemente fuertes perturbaciones, invaden ambientes más homogéneos y tropicales.

Sin embargo, *P. mexicanus* se distribuye desde ambientes homogéneos y de riqueza específica alta a aquellos de inestabilidad y riqueza específica moderada, como son los bosques tropicales perennes a subcaducos y los bosques húmedos de pino, por lo que, de acuerdo al Ciclo del Taxón y al estado taxonómico de *P. mexicanus*, conformada por cinco subespecies, podría encontrarse en un proceso de especiación que pudiera desembocar en un esquema similar al que presentan las especies que conforman el núcleo del grupo *mexicanus*, como lo sugiere el alto número de subespecies confluyendo en un territorio comparativamente pequeño en el sur sureste de México. Para probar esto es necesario realizar estudios genéticos de diferentes poblaciones de *P. mexicanus* de la misma subespecie y de subespecies diferentes así como de especies cercanamente emparentadas.

De esta forma, *P. mexicanus* al ser un generalista de amplia distribución, muy probablemente muchas de sus poblaciones estén realmente aisladas, a la vez de que se encuentran en simpatría o en cercana simpatría con especies del mismo género y aún del mismo grupo (Huckaby, 1980).

Si los roedores que se observan en un lugar son el resultado evolutivo y adaptativo de un genoma en un ambiente determinado y si *P. mexicanus* tiene una plasticidad genética notable, es de suponer convergencias (Homoplasias), de esta especie con relación a aquellas más especialistas con las que vive en simpatría, esto explicaría en buena medida, el encontrar menos diferencias entre especies simpátricas del mismo género que entre poblaciones de una misma especie de distribución más amplia. Así, en el caso de *P. mexicanus*, la adquisición o fijación de algunos caracteres podría muy bien ser homoplásica.

El Modelo de Refugios Pleistocénicos

Una forma en que la producción y conformación espacial de las especies del género *Peromyscus*, arriba discutida, puede ser explicada, es a través del modelo de refugios pleistocénicos; este modelo ha sido útil para explicar en diversos grupos zoológicos patrones

de alta riqueza y endemismo de especies en ciertas áreas geográficas reconocidas por su biodiversidad y se presenta aquí por su utilidad en la explicación de la producción característica de especies con diferentes tipos y escalas de distribución dentro del género *Peromyscus* en el sur sureste de México. Este modelo ha sido planteado para explicar la diversidad y la especiación de aves amazónicas (Haffer, 1969); ha recibido muchas críticas, pues se ha demostrado que las faunas tanto del Amazonas como de México, donde también se ha intentado aplicar dicho modelo (Toledo, 1981), son anteriores al Pleistoceno (Martin y Harrell 1957). Según la información paleobotánica existente se ha observado que, si bien las fluctuaciones climáticas y los cambios fisiográficos ocurridos durante el Pleistoceno pudieron contribuir ampliamente a la diversificación de la flora de México, no hay duda de que sus rasgos fundamentales ya se encontraban bien establecidos desde el Terciario Medio y muchos posiblemente desde antes (Rzedowski 1991).

Teniendo presente entonces su utilidad en la explicación de la diversificación de la biota de ciertas áreas geográficas, el concepto de refugios y su significado histórico es acertado sólo en la medida de nuestro conocimiento de las áreas de endemismo y de su historia (Haffer, 1980); por otro lado los refugios han sido postulados de manera más general de origen cuaternario (Martin y Harrell, 1957; Cracraft, 1985) y aún cuando se ha contrapuesto el concepto de áreas de endemismo al de refugios, no se le ha invalidado, sólo se menciona que éste es más restrictivo (Cracraft 1985).

A pesar de las críticas, es bien cierto que los cambios climáticos que existieron durante el mencionado período de tiempo, abarcando los últimos 40,000 años, provocaron diferentes modificaciones en la distribución de los tipos de vegetación (Toledo, 1981). Estas variaciones climáticas, causaron forzosamente fragmentaciones de hábitats templados y cálidos húmedos y secos (Toledo, 1981), aislando así, poblaciones animales, lo que desembocó muy probablemente en fenómenos de vicarianza (Haffer, 1969, 1980; Rzedowski, 1991).

Se han presentado evidencias que hacen pensar como posible, que bajo circunstancias favorables, los procesos de especiación en aves puedan completarse en 20,000 años o menos, particularmente en los trópicos, donde las aves generalmente parecen ocupar nichos más estrechos que en climas más templados o fríos y menos estables (Moreau, 1966). Así mismo, se ha planteado que este orden de tiempo necesario para la especiación, se lleva a cabo en especies paserinas (generalmente pequeñas), con una tasa de reproducción alta y un

igualmente elevado potencial evolutivo. Esto no sucede con especies de mayor tamaño, que pueden requerir del orden de cientos de miles de años para lograr la especiación. Define además como factores importantes, el tamaño del refugio y el grado de aislamiento (Haffer, 1969).

De acuerdo con lo discutido en este trabajo, el género *Peromyscus*, puede ser definido igualmente como un grupo de especies de mamíferos pequeños, con tasas reproductivas altas y un potencial evolutivo bastante elevado, sobre todo en algunas especies generalistas, como lo es *P. mexicanus*, donde se encuentran una significativa plasticidad en tácticas reproductivas, dependiendo del medio en el que la población en cuestión se desenvuelva; se puede decir que el grupo *mexicanus* y más globalmente el género *Peromyscus*, reúne las características del taxón definidas por Haffer (1969) y requeridas para que el modelo de refugios pleistocénicos. Aunque éste modelo fuese generalizado al Cuaternario tardío, pudiera funcionar como herramienta para explicar la diversidad del género en el sur-sureste mexicano.

Así, el modelo de refugios pleistocénicos, puede ayudar a explicar por qué existen diferencias faunísticas en las comunidades de roedores, en manchones más o menos disyuntos de un tipo de vegetación como el bosque mesófilo de montaña, que asimismo muestra una gran diversidad fenológica en diferentes localidades. Este tipo de bosques, favorece por sus características de heterogeneidad florística, la conformación de faunas también diferentes, adaptadas cada una a las condiciones ambientales y de recursos alimenticios que cada localidad ofrece. Los estudios genéticos ya mencionados, podrían arrojar mucha luz en este tema si además aportan datos acerca del tiempo que se han mantenido aisladas las diferentes poblaciones, subespecies o especies que se estudien.

CONCLUSIONES

RIQUEZA DE ESPECIES

A pesar de su heterogeneidad, el bosque mesófilo de montaña, no sólo no mostró una mayor cantidad de especies que las encontradas en otros ecosistemas aledaños, como el bosque de coníferas o el bosque tropical perennifolio, sino que más bien presentó un escaso número de especies, este fenómeno no puede explicarse con los datos recabados en el presente estudio.

HETEROGENEIDAD AMBIENTAL

Todos los resultados presentan al bosque mesófilo de montaña de la zona estudiada, como un complejo mosaico con diferencias bióticas y abióticas, que definen un aprovechamiento diferencial de los recursos naturales por parte de la comunidad de roedores.

Debido a la heterogeneidad de composición que los bosques mesófilos pueden presentar, pueden existir más diferencias en las estrategias reproductivas de una comunidad de roedores que habitan dos diferentes localidades con este tipo de vegetación, que con las de alguna otra comunidad en un tipo de vegetación diferente. Es precisamente lo que aquí ocurre, al encontrar más similitud con lo encontrado en la selva alta perennifolia de Veracruz, que en el bosque mesófilo de Manantlán en Jalisco.

ASPECTOS DEMOGRÁFICOS

Tamaño Poblacional

En la zona estudiada, *Reithrodontomys mexicanus* presenta hábitos arborícolas, lo que explicaría al menos en parte algunos de los resultados obtenidos por el diseño de trapeo en el

piso del bosque, como la captura tardía, el bajo porcentaje de jóvenes reclutas, la proporción de sexos y el poder alcanzar un tamaño poblacional superior al de *Peromyscus mexicanus*.

De acuerdo con el tamaño poblacional y la reproducción disminuidas, así como el tiempo de permanencia máxima muy corto presentado en la zona más joven y perturbada (cuadrante III), se sugiere que la transformación de la vegetación en composición y estructura encontradas en este cuadrante, impactan de forma substancial la capacidad de establecimiento de una comunidad de roedores que se mantenga principalmente por la propia reproducción de sus componentes.

El patrón similar del tamaño población encontrado en las especies presentes, sugiere que estas responden de forma similar a variables ambientales y a la disponibilidad de recursos. Asimismo, las diferencias en los tamaños poblacionales que las distintas especies alcanzan en cada uno de los cuadrantes, sobre todo en *R. mexicanus*, son indicadoras de un aprovechamiento diferencial de un medio, que por su heterogeneidad presenta una estructura de tipo mosaico.

Tácticas Reproductivas

De acuerdo a los datos obtenidos y a las comparaciones realizadas con la literatura, la táctica reproductiva presentada por las poblaciones de roedores en la comunidad de estudio, representa un punto intermedio entre la observada en ambientes marcadamente estacionales como los bosques templados de coníferas y los ambientes más homogéneos climáticamente como los bosques tropicales perennifolios. Esto está soportado por los datos que definen una temporada de reproducción bimodal bien marcada, una iteroparidad poco común y un tiempo de permanencia máxima bajo.

La iteroparidad, a diferencia de lo esperado, no es un evento común en las poblaciones de pequeños roedores del bosque mesófilo de montaña estudiado, a pesar de que este ecosistema es un ambiente más bien homogéneo climáticamente. Esta es una característica observada de las historias de vida que semejan a las poblaciones de ambientes estacionales.

Se presenta una reproducción bimodal para *P. mexicanus*, con dos picos bien definidos, uno a finales de la temporada de lluvias y principio de la temporada de secas y otro

a finales de la temporada de seca; aunque se han observado patrones similares en otros *Peromyscus* tropicales, no se había observado estacionalidad en *P. mexicanus* en bosques mesófilos de Oaxaca.

Los aumentos en el tamaño poblacional de *P. mexicanus* obedecen en buena parte a un aumento de reclutas jóvenes, lo que define a los cuadrantes bajo estudio, a excepción de las áreas más perturbadas del estudio (cuadrante III), como "parches del ecosistema" en los que las poblaciones de roedores se mantienen en gran medida por su propia reproducción y que actúan como donadores, (cuadrante IV), de los "parches" en los que las poblaciones de roedores se mantienen en gran medida gracias a la inmigración (cuadrante III).

De acuerdo con los datos de producción de alimentos vegetales, obtenidos en otras localidades en diferentes bosques mesófilos, algunos de ellos en la misma región, se sugiere que tanto los aumentos en el tamaño poblacional, como los esfuerzos reproductivos en la comunidad de roedores corresponden a aumentos en la disponibilidad de alimento.

Las tácticas observadas en *R. mexicanus* y según lo registrado en la literatura, refuerzan el planteamiento de utilizar al género *Peromyscus* como un modelo animal en el estudio de los patrones de las historias de vida en pequeños mamíferos.

Se presenta un ajuste sincrónico a nivel de comunidad, puesto que las especies de roedores estudiadas se encuentran en reproducción al mismo tiempo y con la misma intensidad.

Se requieren estudios multianuales que comparen especies de plasticidades fenéticas similares dentro del género *Peromyscus*, tomado como un modelo, para poder entender las bases adaptativas de la variación de las historias de vida de los roedores tropicales.

EL CICLO DEL TAXÓN

Las diferencias demográficas y reproductivas encontradas entre este estudio y las diferentes poblaciones de *P. mexicanus* estudiadas en localidades de Veracruz, en bosque tropical perennifolio y en la Sierra Norte de Oaxaca, presentan una especie con una

plasticidad fenotípica notable, cuyos rasgos de historia de vida se encuentran más o menos finamente adaptados al ambiente en el que se desarrollan.

La plasticidad fenética presentada por *P. mexicanus* y su tipo de distribución así como la relación geográfica que guarda ésta con la distribución de las especies más restringidas del mismo grupo, concuerdan con el modelo del ciclo del taxón.

Es necesaria la realización de estudios genéticos de diferentes poblaciones de *P. mexicanus* de la misma subespecie y de subespecies diferentes, así como de especies cercanamente emparentadas, que nos ayuden a comprender el proceso de especiación en el contexto del modelo del ciclo del taxón y de cómo son modificados en el curso de este proceso, los rasgos de las historias de vida.

LITERATURA CITADA

Acosta C. S., C. A. Blanco y R. del Castillo. 1998. **Afinidades fitogeográficas y aspectos florísticos del bosque mesófilo de la zona de El Rincón, Sierra Norte, Oaxaca.** Memorias del VII Congreso Latinoamericano de Botánica, México.

_____, R. Aguilar S., C. Bonilla R. y E. Cisneros P. 1993. **Estudio para el Establecimiento de un Sistema Estatal de Areas Naturales Protegidas en Oaxaca. Méx.** CIIDIR-IPN-OAXACA. CONACyT. 107 Pp.

_____ y R. Palacios. En Prensa. **Plants of apicultural interest in the Pluma Hidalgo zone, Oaxaca.** Proc. 9th International Palynological Congress.

Alvarez del Toro, M. 1991. **Los mamíferos de Chiapas.** Gobierno del Estado de Chiapas, México, 133 Pp.

Alcérreca, C., J. Consejo, O. Flores, D. Gutiérrez, E. Hentschel, M. Herzig, R. Pérez-Gil, J. Reyes y V. Sánchez-Cordero. 1988. **Fauna silvestre y areas naturales protegidas.** Universo Veintiuno. México, D.F. 193 Pp.

Baker, R. H. 1968. Habits and distribution. Pp. 98-126. *in* **Biology of Peromyscus.** (J. A. King, ed.). **Special Publications of the American Society of Mammalogy, 2:1-593.**

Bell, G. 1984. Measuring the cost of reproduction. I. The correlation structure of the life table of a plankton rotifer. **Evolution, 38:300-313.**

Benabib, M. 1993. Los vertebrados y las historias de vida. **Ciencias No. especial, 7:23-31.**

Bonilla R. C., E. Piña, M. E. Cisneros. 1988. La Fauna de la Sierra de San Felipe, Oaxaca. Conocimiento Actual. CIIDIR-Oaxaca, **Cuadernos de Investigación No.11, 92 Pp.**

Boyce, M. S. 1981. Beaver life-history response to exploitation. **Journal of Applied Ecology, 18:749-753.**

Boyce, M. S. 1988. Evolution of life history: Theory and patterns from mammals. Pp. 3-30. *in* **Evolution of Life Histories of Mammals.** (M. S. Boyce, ed.). Yale University Press. New Haven & London.

- Bracho, R. y H. Puig. 1987. Producción de hojarasca y fenología de ocho especies importantes del estrato arbóreo Pp. 81-107. *en El Bosque Mesófilo de Montaña de Tamaulipas*. (Puig, H. y R. Bracho eds). Instituto de Ecología. México, 186 Pp.
- Breedlove, D. E. 1973. The phytogeography and vegetation of Chiapas (Mexico). Pp. 149-165. *in Vegetation and vegetational history of northern Latin America*. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam.
- Briones, M. A. 1988. **Análisis de la Distribución Geográfica de los Mamíferos Comprendidos en el Noreste del Estado de Oaxaca**. Tesis de la Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, 167 Pp.
- Bronson, F. H. 1985. Mammalian reproduction and ecological perspective. **Biology Reproductive**, 32:1-26.
- _____. 1989. **Mammalian Reproductive Biology**. University of Chicago Press. 325 Pp.
- Brown, J. H. and Z. Zeng. 1989. Comparative population ecology of eleven species of rodents in the Chihuahuan desert. **Ecology**, 70(5):1507-1525.
- Cameron, G. N. 1977. Experimental species removal: demographic responses by *Sigmodon hispidus* and *Reithrodontomys fulvescens*. **Journal of Mammalogy**, 58(4):488-506.
- Cameron, G. N., and McClure. 1988. Pattern and process in mammal life history variation. Pp. 31-60 *in Evolution of life histories of mammals. Theory and pattern*. Boyce, M. S. (ed.). Yale University Press.
- _____. 1990. Geographic variation in life history traits of the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*). Pp. 33-64. *in Evolution of Life Histories of Mammals. Theory and pattern*. (M. S. Boyce, ed.). Yale University Press. New Haven & London.
- Carleton, M. D. 1989. Systematics and Evolution. Pp 7-142. *in Advances in the study of Peromyscus (Rodentia)*. (Kirkland, G. L. and J. N. Layne ed.). Texas Tech University Press. E.U.A.
- Charnov, E. L. and W. M. Schaffer. 1973. Life history consequences of natural selection: Cole's result revisited. **American Naturalist**, 107:791-793.
- Congdon, J. D. and J. W. Gibbons, 1987, Morphological constraint on egg size: a challenge to optimal egg size theory? **Proceedings of Natural Academy of Science**, 38:209.
- Cottam, G. and J. T. Curtis. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. **Ecology**, 37(3):451-460.

Cracraft, J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: Areas of endemism. Pp. 49-84. *in* Neotropical Ornithology. **Ornithological Monographs**, 36:1-1041.

Cruz-Cisneros R. 1983. **Clave para determinar la fórmula climática de una estación meteorológica, según el sistema de Köppen modificado por E. García.** I.P.N., E.N.C.B., Depto. de Botánica. 15 Pp.

Dalquest, W. W. 1953. Mammals of the Mexican state of San Luis Potosí. **Louisiana State University Studies, Biological Series**, 1:1-229.

Del Castillo R., S. Acosta C. y N. Sánchez-Vargas. 1995. **Estudio Ecológico de Pinus chiapensis en el Estado de Oaxaca.** CIIDIR IPN OAXACA. Informe interno. 148 Pp.

DGETENAL. 1981. **Carta de climas México**, escala 1:1,000,000.

Eberhardt, L. L. 1977. "Optimal" management policies for marine mammals. **Wildlife Society Bulletin**, 5:162-169.

Eisenberg, J. F. 1981. **Mammalian Radiations. An analysis of trends in evolution, adaptation and behavior.** Univ. Chicago Press, 610 Pp.

Fisler, G. F. 1971. Age structure and sex ratio in populations of *Reithrodontomys*. **Journal of Mammalogy**, 52(4):653-662.

Fleming, T. H. 1975. The role of small mammals in tropical ecosystems. Pp 269-298. *in* **Small Mammals: Their Productivity and population dynamics.** (F.B. Golley y K. Petrusewics, eds.). Cambridge University Press, 351 Pp.

Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1994. **Biodiversidad y conservación en México: Vertebrados, vegetación y uso del suelo.** Segunda edición. CONABIO-UNAM. 439 Pp.

García-Mendoza A., P. Tenorio L. y J. Reyes S. 1994. El endemismo en la flora fanerogámica de la mixteca alta, Oaxaca-Puebla, México. **Acta Botánica Mexicana**, 27:53-73.

Glazier, D. S. 1980. Ecological shifts and the evolution of biogeographically restricted species of North American *Peromyscus* (mice). **Journal of Biogeography**, 7:63-83.

Gyug, L. W. and J. S. Millar. 1980. Fat levels in a subarctic population of *Peromyscus maniculatus*. **Canadian Journal of Zoology**, 58:1341-1346.

Haffer J. 1969. Speciation in amazonian forest birds. **Science**, 165(3889):131-137.

_____. 1980. **Avian speciation patterns in upper amazonia.** Proc. 17th International Ornithological Congress. Pp. 1251-1255.

- Hall, E. R. 1981. **The Mammals of North America**. 2 Vols. John Wiley & Sons. U.S.A., 1181 Pp.
- Hernández, S., V. Sánchez-Cordero, J. Sosa-Escalante y A. Segovia. 1996. **Lista anotada de los mamíferos terrestres de las reserva de Dzilám, Yucatán, México. Listados Faunísticos de México VIII**. Instituto de Biología, U.N.A.M. México 39 Pp.
- Heske, E. J., R. S. Ostfeld and W. Z. Lidicker, Jr. 1984. Competitive interaction between *Microtus californicus* and *Reithrodontomys megalotis* during two peaks of *Microtus* abundance. **Journal of Mammalogy**, 65(2):271-280.
- Hilborn, R., J. A. Redfield and C. J. Krebs. 1976. On the reliability of enumeration for mark and recapture census voles. **Canadian Journal of Zoology**, 54:1019-1024.
- Hooper, E. T.. 1968. Classification. Pp 27-74, in *Biology of Peromyscus (Rodentia)*. (J. A. King. ed.) **Special Publications of the American Society of Mammalogy**, 2:1-593.
- Huckaby, D. G. 1980. Species limits in the *Peromyscus mexicanus* group (Mammalia: Rodentia: Muroidea). **Contributions in Science, Los Angeles County Museum of Natural History**, 326:1-24.
- Hurlbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. **Ecological Monographs**, 54(2):187-211.
- Hussell, D. J. T. 1972. Factors affecting clutch size in arctic passerines. **Ecological monographs** 42:317-364.
- INEGI. 1981a. **Cartas hidrológicas**. Escala 1:1.000.000. México y Villahermosa.
- _____. 1981b. **Carta Topográfica**. Escala 1:250,000. E14-9. Oaxaca.
- _____. 1984. **Carta de Vegetación y uso del suelo**. Escala 1:250,000. E14-9. Oaxaca.
- Iñiguez Dávalos, L., V. Sánchez-Cordero y A. Galván. En prensa. Estudio poblacional de roedores en hábitats montanos del occidente de México. **Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología**.
- Jolly, G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and dilution stochastic model. **Biometrika**, 52:225-247.
- _____. and J. M. Dickson. 1983. The problem of unequal catchability in mark-recapture estimation of small mammal population. **Canadian Journal of Zoology**, 61:922-927.
- Kirkland, G. L. and J. N. Layne. 1989. **Advances in the study of Peromyscus (Rodentia)**. Texas Tech University. 370 Pp.

Krebs, C. J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. **Ecological Monographs**, 36(3):239-273.

_____. 1989. **Ecological Methodology**. Harper Collins Pub., 654 Pp.

_____, B. L. Keller and R. H. Tamarin. 1969. *Microtus* population Biology: Demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in Southern Indiana. **Ecology**, 50(4):587-607.

_____ and R. Boonstra. 1984. Trappability estimates for mark-recapture data. **Canadian Journal of Zoology**, 62:2440-2444.

MacArthur, R. H. and E. O. Wilson. 1967. **Theory of Island Biogeography**, Pinceton University Press. Princeton, 203 Pp.

Magaña G. 1987. **Análisis de modelos de captura-recaptura para pequeños mamíferos**. Tesis profesional. Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Iztacala. U.N.A.M., 120 Pp.

Mares, M. A. and K. A. Ernest. 1995. Population and Community Ecology of Small Mammals in a Gallery Forest of Central Brazil. **Journal of Mammalogy**, 76(3):750-768.

Martin, P. S. 1955. Zonal distribution of vertebrates in a Mexican cloud-forest. **American Naturalist**, 89(849):347-361.

_____ and B. E. Harrell. 1957. The Pleistocene history of temperate biotas in Mexico and Eastern United States. **Ecology**, 38(3):468-480.

Martínez-Gallardo R. 1995. **Remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos en diferentes grados de perturbación antropogénica de la selva alta perennifolia en la región de Los Tuxtlas, Veracruz**. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias U.N.A.M., 116 Pp.

_____ y V. Sánchez-Cordero. 1997. Historia natural de algunas especies de mamíferos en la región de Los Tuxtlas. Pp. 591-609. *en Historia Natural de Los Tuxtlas*. (González Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt eds.). Instituto de Biología, U.N.A.M., Instituto de Ecología, U.N.A.M., CONABIO, México.

May, R. M., y D. I. Rubinstein. 1984. Reproductive strategies. Pp. 1-23. *in Reproduction in Mammals*. Book 4 Reproductive Fitness. (C. R. Austin y R. V. Short, eds.). Cambridge University Press.

McCloskey, T. T. 1976. Community Structure in Simpatric Rodents. **Ecology**. 57:728-739.

Millar, J. S. 1975. Tactics of energy partitioning in breeding *Peromyscus*. **Canadian Journal of Zoology**, 53:967-976.

- _____. 1981. Pre-partum reproductive characteristics of eutherian mammals. **Evolution**, **35:1149-1163**.
- _____. 1984. Reproduction and survival of *Peromyscus* in seasonal environments. Pp. 253-266. *in* Winter ecology of small mammals. (J. F. Merritt. ed.). Carnegie Museum of Natural History, **Special Publications**, **10:1-380**.
- _____. 1988. Energy reserves in breeding small rodents Pp. 231-241. *in* **Reproductive energetics in mammals**, (A.S.I. Loudon and P.A. Racey, eds.) Oxford: Clarendon.
- _____. 1989. Reproduction and development. Pp. 169-232. *in* **Advances in the study of *Peromyscus* (Rodentia)**. (G. L. Kirkland Jr., y J. N. Layne, eds.). Texas Tech University Press. Lubbock, Tx., 370 Pp.
- _____, F. B. Wille y S. T. Iverson. 1979. Breeding by *Peromyscus* in seasonal environments. **Canadian Journal of Zoology**, **61:574-585**.
- _____ y D. S. L. Innes. 1983. Demographic and life cycle characteristics of montane deer mice. **Canadian Journal of Zoology**, **57:719-727**.
- Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasfos de la vegetación en la Cuenca del Río de las Balsas. **Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural**, **8:95-114**.
- Modi, W. S. 1984. Reproductive tactics among deer mice of the genus *Peromyscus*. **Canadian Journal of Zoology**, **62:2576-2581**.
- Moreau, R. E. 1966. **The bird faunas of Africa and its islands**. Academic Press, New York. 235 Pp.
- Mueller D. D. and H. Ellenberg. 1974. **Aims and Methods of Vegetation Ecology**. John Wiley and Sons. New York, 548 Pp.
- Musser, G. G. 1969. Notes on *Peromyscus* (Muridae) of Mexico and Central America. **American Museum Novitates**, **2357:1-23**.
- _____ and M. D. Carleton. 1993. Family Muridae. Pp. 501-756. *in* **Mammal species of the world a taxonomic and geographic reference**. (D. E. Wilson and Reeder ed.) 2nd Ed. Smithsonian Institution Press.
- Nichols, J. D. and K. H. Pollock. 1983. Estimation in contemporary small mammal capture-recapture studies. **Journal of Mammalogy**, **64(2):253-260**.
- Patterson, B. D., 1987. The Principle of Nested Subsets and its implications for biological conservation. **Conservation Biology**, **1(4):323-334**.
- Pianka, E. R. 1970. On "r" and "K" selection. **American Naturalist**, **104:592-597**.

Reid, F. A. 1997. **A Field Guide to the Mammals of Central America and Sothest Mexico.** Oxford University Press. 334 pp.

Rickart, E. A. 1977. Reproduction, growth, and development in two species of cloud forest *Peromyscus* from southern Mexico. **Occasional Papers, Museum of Natural History. University of Kansas, 67:1-22.**

Ricklefs, R. E. 1980. Geographical variation en cluch zise among passerine birds: Ashmole's hypothesis. **Auk, 97:38-49.**

Robertson, P. B. 1975. **Reproduction and community structure of rodents over a transect in sotuhern Mexico.** Ph. D. Dissertation. University of Kansas, Lawrence Kansas, 113 Pp.

_____ and G. G. Musser. 1976. A new species of *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae), and a new specimen of *P. simulatus* from suthern Mexico, with comments on their ecology. **Occasional Papers, Museum of Natural History. University of Kansas, 47:1-8.**

Rogers, D. S. and M. D. Engstrom. 1992. Evolutionary implications of allozomic variation in tropical *Peromyscus* of the *Mexicanus* group. **Journal of Mammalogy, 73(1):55-69.**

Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. **Acta Botánica Mexicana, 14:13-21.**

_____ y R. Palacios-Chávez. 1977. El Bosque de *Engelhardtia* (*Oreomunea*) *mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca. Méx.). Una reliquia del Cenozoico. **Boletín de la Sociedad Botánica de México, 36:93-123.**

Sánchez-Cordero, V. 1985. **Reproductive tactics of two tropical species of rodents inhabiting a rainforest in Veracruz, Mexico.** Ph. D. Thesis. University of Michigan. 121 Pp.

_____, G. Magaña y M. Briones. 1997. Modelos de captura y recaptura en cinco especies de roedores Pp. 297-324. *en: Contribuciones a la Mastozoología. Volúmen en homenaje a Ticul Alvarez.* (J. arroyo y O. Polaco eds.) INAH, México, 391 Pp.

_____ y M. Canela-Rojo. 1991. Estudio poblacional de una comunidad de roedores en un bosque de pino del Eje Transversal Mexicano. **Anales Instituto de Bioliología. Universidad Nacional Autónoma de México Serie Zoología, 62(2):319-340.**

_____ y T. H. Fleming. 1993. Ecology of tropical Heteromyids. Pp. 596-617. *in Biology of the Heteromyidae.* (Genoways, G.H. and J.H. Brown. eds.). **Special Publications of the American Society of Mammalogy, 10:1-719.**

- _____ y R. Valadéz A. 1989. Hábitat y distribución del género *Oryzomys* (Rodentia: Cricetidae). **Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional. Autónoma de México. Serie Zoológica, 59(1):99-112.**
- Schaffer, W. M. 1974. Selection for optimal life histories: The effects of age structure. **Ecology, 55:291-303.**
- Schonewald-Cox, C. 1988. Boundaries in the protection of natural reserves. **Bioscience, 38:480-486.**
- Seber, G. A. F. 1982. **The estimation of animal abundance and related parameters**, 2nd ed. Griffin, London. 506 Pp.
- Sibly, R. M. and P. Calow. 1984. Direct an absorption costing in the evolution of life cycles. **Journal of Theoretical Biology, 111:463-473.**
- Stearns, S. C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. **The Quarterly Review of Biology, 51(1):3-47**
- _____. 1977. The evolution of life history traits: A critique of the theory and a Review of the data. **Annual Review of Ecology and Systematics, 8:145-71.**
- Toledo, V. M. 1981. Pleistocene Changes of vegetation in tropical Mexico Pp. 93-11. *in* **Biological Diversification in the Tropics 1.** (G. T. Prance, ed.) Columbia Univ. Press.
- Van Vleck, D. B. 1969. Standarization of *Microtus* home range calculation. **Journal of Mammalogy, 50(1):69-80.**
- Vázquez H. B. 1997. **Dieta y Demografía de una Comunidad de Pequeños roedores en dos Habitats contrastantes.** Tesis Profesional. Universidad de Guadalajara. 81 Pp.
- Vogelm H. W. 1973. Fog Precipitation in the Cloud Forest of Eastern Mexico. **BioScience, 23(2):96-100.**
- Walker, E. P.; F. Warnick; S. E. Hamlet; K. I. Lange; M. A. Davis; H. E. Uible; P. F. Wright. 1975. **Mammals of the World.** 3rd edition. The Johns Hopkins University Press. 1500 Pp.
- Wolszyn D. y B. W. Wolszyn. 1982. **Los Mamíferos de la Sierra de La Laguna, Baja California Sur.** CONACyT. México. 168 Pp.
- Zar, J. H. 1984. **Biostatistical analysis.** Prentice-Hall, Inc. Englenwood Cliffs, New Jersey, 620 Pp.

ANEXO 1

Clave dicotómica para identificar peromiscinos de la region serrana al norte del estado de Oaxaca, por medio de caracteres externos

- 1.- Ejemplares adultos de longitud total mayor de 300 mm, subadultos de 273 mm, jaspeado de canela, vientre gris, color obscuro hasta las muñecas en manos. Antifáz obscuro incluyendo la nariz. *Megadontomys cryophilus*
- Ejemplares adultos de longitud total menor de 300 mm 2
- 2.- Coloración general canela claro, proporción de las patas posteriores con respecto al cuerpo > 23%, proporción de la oreja con respecto al cuerpo > 20% *P. melanophrys*
- Coloración general del cuerpo pardo obscuro, canela a leonado obscuro, nunca claro. 3
- 3.- Longitud total en ejemplares adultos > 225 mm 4
- Longitud total en ejemplares adultos < 225 mm 7
- 4.- Coloración general pardo obscuro a canela obscuro. Vientre gris obscuro, tarsos de las patas posteriores casi siempre muy obscura, proporción de la oreja con respecto al cuerpo > 17% *P. melanocarpus*
- Coloración general del cuerpo no tan obscura, proporción de la oreja con respecto al cuerpo > o < 17% 5
- 5.- Proporción de las patas traseras con respecto al cuerpo < 16.5%, proporción de la oreja con respecto al cuerpo <16.5%, lados de la nariz grises, delineados con una franja delgada negra. Cola bicolor. *P. aztecus*
- Proporción de las patas con respecto al cuerpo > 16.5%, proporción de la oreja con respecto al cuerpo < ó > de 16.5%, si los lados de la nariz son claros, no estan delineados por un franja delgada negra 6

6.- Proporción de la oreja < 16%, vientre color gris-crema, color obscuro no hasta las muñecas ni es muy marcado. Cola manchada por debajo, lados de la nariz no claros. Muy variable. *P. mexicanus*

- Proporción de la oreja > 17%, costados pardo a gris-leonado, vientre gris claro, color bien marcado hasta las muñecas. Patas traseras a veces oscuras, cola de bicolor a unicolor pero nunca manchada. Lados de la nariz gris claro. *Habromys lepturus*

7.- Cola unicolor, pelo en tarsos gris café, blanco en los dedos *H. chinanteco*

- Cola bicolor, patas no como el anterior 8

8.- Proporción de las patas < 20%, lados de la nariz claros delineados por una franja angosta negra *P. aztecus*

- Proporción de las patas > 20%, lados de la nariz si claros no están delineados por una franja delgada negra 9

9.- Lados de la nariz claros, pelos negros delante de las orejas, proporción de la oreja < 24% *P. levipes*

- Lados de la nariz no claros, proporción de las orejas > 24% *P. truei*

ANEXO 2

COMPROBACION DE SUPUESTOS, MÉTODO Y RESULTADOS ESPECIFICOS, PARA EL EMPLEO DEL METODO DEL NUMERO MINIMO DE INDIVIDUOS VIVOS.

METODO

Comprobación de Supuestos

La confiabilidad del método NMIV tiene una relación directa al índice de captura (Hilborn *et al.*, 1975). Para demostrar la validéz de este supuesto se determinó el índice de trampeo mínimo y máximo para cada especie (IT; Krebs *et al.*, 1969; Hilborn *et al.*, 1976; Krebs y Boonstra, 1984), calculándolo de acuerdo a la tasa de recaptura observada entre los muestreos mensuales, según las fórmulas:

$$IT_{\min} = 100 \frac{\sum x_n - 2}{X_n - 2}$$

Donde x_n es el número de capturas para un individuo; X_n el número de posibles capturas de dicho individuo y N es el número total de individuos que potencialmente pueden ser capturados más de dos veces.

$$IT_{\max} = 100 \frac{C}{N_i}$$

Donde C es el número de ejemplares capturados y N_i es el número de individuos presumiblemente vivos, presentes en el área (NMIV).

Para utilizar el método de NMIV se tienen además los siguientes supuestos (Krebs, 1966):

- 1.- Existe un sector de la población que no tiene la misma probabilidad de ser capturado.
- 2.- Existe un sector de la población capturada que tiene una mayor probabilidad de ser capturada.

Estos supuestos fueron corroborados empleando la prueba de Poisson de cero truncado (Krebs, 1989), utilizando los datos de cuatro noches de cada muestreo; esta prueba supone la ausencia de mortalidad y reclutamiento.

En cuanto al método del cero truncado, se requiere obtener la media de los datos observados:

donde

$$\bar{x} = \frac{\sum f_x x}{\sum f_x}$$

X = Número de veces capturados (1, 2, 3,...)

f_x = Número de ejemplares capturados exactamente X veces.

Puesto que el valor de la proporción \bar{x}/s , donde "s" es el número total de muestreos, es generalmente superior a 0.25, se aproximó a una distribución binomial descrita por Seber (1982). De esta forma el cociente \bar{x}/s es un estimador de la probabilidad de captura en una muestra (ρ). Es claro, por tanto, que existe el supuesto de que dicha probabilidad no cambia durante el estudio.

Los valores esperados de las frecuencias, de acuerdo a Seber (1982) se obtienen según la fórmula:

$$E_x = \sum_x C_{s,x} \frac{p^x q^{s-x}}{1-q^s}$$

donde P y Q son las probabilidades de que el evento captura - captura ocurra.

Finalmente, el estadígrafo de contraste se distribuye como un χ^2 cuadrada con un grado de libertad:

donde: E_o = Frecuencia observada
 E_x = Frecuencia esperada

$$\chi^2 = \sum \frac{(E_o - E_x)^2}{E_x}$$

RESULTADOS

Índice De Trampeo

El índice de trampeo máximo y mínimo (IT) por cuadrantes, presenta en general valores superiores al 50% (cuadro 1). Sin embargo, en el caso del cuadrante III y en *P. mexicanus* del cuadrante I, los valores son muy cercanos y aún menores del 50%. Cuando el índice de trampeo supera el 50% la estimación por el método de enumeración NMIV, es muy cercana a la población real y por debajo de este valor la estimación por este método es poco confiable (Hilborn *et al.* 1976).

En el análisis por pares de cuadrantes y en forma general dentro del estudio, se observa un nivel mucho más aceptable aún en el IT mínimo; en este caso *R. mexicanus* presenta el valor más bajo (59.9) en el par de cuadrantes I-II, el cual podría arrojar un error en la estimación de NMIV inferior al 12% (Hilborn *et al.* 1976; cuadro 2). Debido a esto, el análisis de densidad poblacional por el método de NMIV, se presenta por pares de cuadrantes. Sin embargo, para resaltar las diferencias entre los cuadrantes, sobre todo las del número III, se presenta también dicho análisis por cuadrantes.

Cuadro 1 Índice de Trampeo calculado para cada especie capturada en los diferentes cuadrantes

ESPECIE	CUADRANTES							
	I		II		III		IV	
	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max
<i>P. mexicanus</i>	54.9	88.8	90.3	95.3	50.0	89.2	77.5	92.2
<i>R. mexicanus</i>	64.0	88.4	61.1	97.9	25.0	78.6	82.1	92.3
<i>O. alfaroi</i>		90.9						

Cuadro 2 Índice de Trampeo general calculado para las especies capturadas por cada pare de cuadrantes.

ESPECIE	CUADRANTES					
	I-II		III-IV		GENERAL	
	Min	Max	Min	Max	Min	Max
<i>P. mexicanus</i>	72.3	89.5	82.14	92.5	76.7	88.6
<i>R. mexicanus</i>	59.9	89.3	85.7	88.8	66.3	94.1
<i>O. alfaroi</i>		91.7				92.6

En cuanto al índice de trapeo por sexos dentro de cada especie por pares de cuadrantes, se observa que para *P. mexicanus*, los machos siempre presentaron un IT superior al de las hembras, esto se presenta en *O. alfaroi* sólo en los cuadrantes I-II, que fueron los únicos donde se tuvieron los datos suficientes para calcular un IT máximo. En el caso de *R. mexicanus*, se presenta la situación inversa en los cuadrantes I-II (Cuadro 3).

Cuadro 3 Índice de trapeo (IT) mínimo (Min) y máximo (Max) para cada especie y sexo por pares de cuadrantes.

ESPECIE	SEXO	CUADRANTES			
		I-II		III-IV	
		Min	Max	Min	Max
<i>P. mexicanus</i>	H	66.9	79.7	81.3	91.1
	M	84.9	96.9	83.3	93.8
<i>R. mexicanus</i>	H	60.0	90.0	80.0	90.6
	M	59.3	88.9	100.0	100.0
<i>O. alfaroi</i>	H		90.9		
	M		92.3		

Probabilidad de Captura

En ningún caso se logró un muestreo con aleatoriedad de captura para ambas especies en todos los cuadrantes, adicionalmente, los valores de X^2 que definen una aleatoriedad de captura adecuada son esporádicos (Cuadro 4).

Cuadro 4 Valores de X^2 para la prueba de probabilidad de captura de Poisson del cero truncado. * = $P < 0.1$; ** = $P < 0.025$.

MUESTREO\ESPECIE	CUADRANTES	<i>P. mexicanus</i>	<i>R. mexicanus</i>
Oct	I-II	1.8175	
Nov	I-II	*45.3632	
	III-IV	1.0442	
Ene.	I-II	*6.0665	0.5000
	III-IV	3.8920	
Feb	I-II	**7.990	*5.2524
	III-IV	*6.0368	0.9465
Mar	I-II	**10.3544	**9.1700
	III-IV	*6.9810	*6.6538
Abr	I-II	*7.2844	0.7752
	III-IV	1.6875	*6.6538
May	I-II	*6.5876	*4.8390
	III-IV		1.0986
Jun	I-II	**14.4334	3.0894
	III-IV	**10.4993	2.2648
Jul	I-II	**9.5770	*6.4560
	III-IV	**14.6728	2.2754

Anexo 3 Relacion de Ejemplares Capturados Durante el Estudio por Especie y por Cuadrante de muestreo

Cuadro 1 Ejemplares de *L. irroratus*, *O. alfaroi* y *R. mexicanus* capturados por cuadrante. Los tiempos son los planteados en el apartado de métodos; los sitios son el número de estaciones de trapeo según la numeración empleada en cada cuadrante. Si el identificador del ejemplar esta precedido por dos asteriscos indica que dicho ejemplar fue colectado en más de un cuadrante

EJEMPLAR	ESPECIE	SEXO	TIEMPOS	SITIOS
32	<i>Liomys</i>	H	4	I23
SN	<i>Liomys</i>	H	6	IV12
11	<i>O. alfaroi</i>	H	2 4	I5C,54
74	<i>O. alfaroi</i>	H	6	I4C,53
90	<i>O. alfaroi</i>	H	7 8	I41,54
108	<i>O. alfaroi</i>	H	8 9	I52,54
112	<i>O. alfaroi</i>	H	9	I42
119	<i>O. alfaroi</i>	H	10	I34,14
5M	<i>O. alfaroi</i>	H	2	I42
21	<i>O. alfaroi</i>	M	2 4	I43,51
22	<i>O. alfaroi</i>	M	2	I12
50	<i>O. alfaroi</i>	M	5 6	I34,4C,2C
96	<i>O. alfaroi</i>	M	7	I52
143	<i>O. alfaroi</i>	M	11	I34
@	<i>O. alfaroi</i>	M	2+	I12
S/N	<i>O. alfaroi</i>	M	2	I42
2	<i>O. alfaroi</i>	M	1	II23
107	<i>O. alfaroi</i>	M	8	II43
138	<i>O. alfaroi</i>	M	11	II21
114	<i>O. alfaroi</i>	M	9	IV42
28	<i>Reithrodontomys</i>	H	4 5 6 7 8 9+	I53,43,51,33,43,54
52	<i>Reithrodontomys</i>	H	5 9	I31,4C,22,12
**105	<i>Reithrodontomys</i>	H	8 10	I53
134	<i>Reithrodontomys</i>	H	11 12	I44,53,43,5C
171	<i>Reithrodontomys</i>	H	12	I42
172	<i>Reithrodontomys</i>	H	12	I24
34	<i>Reithrodontomys</i>	M	5 6	I51,41,52
66	<i>Reithrodontomys</i>	M	6 7 9 11 12	I12,41,1C,2C,23,3C,1C,31
68	<i>Reithrodontomys</i>	M	6	I33,24,43
69	<i>Reithrodontomys</i>	M	6 7	I4C,31,54
70	<i>Reithrodontomys</i>	M	6 7	I54,53
73	<i>Reithrodontomys</i>	M	6 8	I11,22,24
75	<i>Reithrodontomys</i>	M	6 7	I43,5C,44
78	<i>Reithrodontomys</i>	M	6 7 8	I24,23,53
79	<i>Reithrodontomys</i>	M	8 8 9 10 11 12	I4C,2C,23,34,51,31,13,24
97	<i>Reithrodontomys</i>	M	7 8 9	I23,53,34,24,23,31
115	<i>Reithrodontomys</i>	M	9 11	I41,52
**117	<i>Reithrodontomys</i>	M	10 11 12	I24,53
121	<i>Reithrodontomys</i>	M	10 11 12	I23,21,5C,31,3C
124	<i>Reithrodontomys</i>	M	10 11	I23,22
132	<i>Reithrodontomys</i>	M	11 12	I11,41,2C,22
145	<i>Reithrodontomys</i>	M	11 12	I5C,53,43
154	<i>Reithrodontomys</i>	M	12	I21,4C,31,23,54
156	<i>Reithrodontomys</i>	M	12	I43
161	<i>Reithrodontomys</i>	M	12	I51
**162	<i>Reithrodontomys</i>	M	12	I5C
170	<i>Reithrodontomys</i>	M	12	I44
SN	<i>Reithrodontomys</i>	M	6	I33

Cuadro 1 Continúa...

EJEMPLAR	ESPECIE	SEXO	TIEMPOS	SITIOS
60	<i>Reithrodontomys</i>	H	6 7 8 9 10 11 12	II12,11,22,1C,21
80	<i>Reithrodontomys</i>	H	6 7	II12
103	<i>Reithrodontomys</i>	H	8 9 10 11	II13,22,12,2C,11,1C
**105	<i>Reithrodontomys</i>	H	8 10	II14
129	<i>Reithrodontomys</i>	H	11	II41
137	<i>Reithrodontomys</i>	H	11	II51
165	<i>Reithrodontomys</i>	H	12	II42,52
175	<i>Reithrodontomys</i>	H	12	II43
93II	<i>Reithrodontomys</i>	H	12	II24,43
81	<i>Reithrodontomys</i>	M	6 7 8	II11,22,12
91	<i>Reithrodontomys</i>	M	7 9 10	II21,51,4C,42,31,41,54
106	<i>Reithrodontomys</i>	M	8 9 10 11	II42,43,44,13,34,4C,33,1C
116	<i>Reithrodontomys</i>	M	9 11	II3C,41
**117	<i>Reithrodontomys</i>	M	10 11 12	II14,51,44,54
122	<i>Reithrodontomys</i>	M	10 11 12	II32,42,22
125	<i>Reithrodontomys</i>	M	10 12	II13,4C,12,2C
126	<i>Reithrodontomys</i>	M	10 12	II51,41
139	<i>Reithrodontomys</i>	M	11 12	II4C,51
**162	<i>Reithrodontomys</i>	M	12	II13
147	<i>Reithrodontomys</i>	M	11 12	II3C,1C,12
174	<i>Reithrodontomys</i>	M	12	II3C
**95	<i>Reithrodontomys</i>	H	7 8 9 10 11 12	III52,2C
157	<i>Reithrodontomys</i>	H	12	III34
179	<i>Reithrodontomys</i>	H	12	III2C
**86	<i>Reithrodontomys</i>	M	6 7 8 9 10 11 12	III5C,13
109	<i>Reithrodontomys</i>	M	8	III54
158	<i>Reithrodontomys</i>	M	12	III32
159	<i>Reithrodontomys</i>	M	12	III3C
**168	<i>Reithrodontomys</i>	M	12	III51
181	<i>Reithrodontomys</i>	M	12	III3C
85	<i>Reithrodontomys</i>	H	6 7 8 10+	IV33,24,23
92	<i>Reithrodontomys</i>	H	7 8 9 10 11 12	IV34,3C,32,21,42,31,4C
**95	<i>Reithrodontomys</i>	H	7 8 9 10 11 12	IVC,23,24,3C,31
101	<i>Reithrodontomys</i>	H	8 11 12	IV23,33,12,3C
118	<i>Reithrodontomys</i>	H	10 11	IV51,54,4C,53
149	<i>Reithrodontomys</i>	H	11	IV24
182	<i>Reithrodontomys</i>	H	12	IV34
76IV	<i>Reithrodontomys</i>	H	6 7 8+	IV52
93IV	<i>Reithrodontomys</i>	H	7	IV34
**86	<i>Reithrodontomys</i>	M	6 7 8 9 10 11 12	IV12,22,2C,13,23,3C,24,1C,21
100	<i>Reithrodontomys</i>	M	8 9	IV33,32,1C,44,53,23,34
102	<i>Reithrodontomys</i>	M	8+	IV24,23
113	<i>Reithrodontomys</i>	M	9 10 11 12	IV52,32,31,22
141	<i>Reithrodontomys</i>	M	11	IV34
152	<i>Reithrodontomys</i>	M	11 12	IV31,42,22
153	<i>Reithrodontomys</i>	M	11 12	IV32,23
160	<i>Reithrodontomys</i>	M	12	IV34,23
167	<i>Reithrodontomys</i>	M	12	IV4C
**168	<i>Reithrodontomys</i>	M	12	IV11
12(3)7	<i>Reithrodontomys</i>	M	10	IV33

Cuadro 2 Ejemplares de *P. mexicanus* capturados por cuadrante. Los tiempos son los planteados en el apartado de métodos; los sitios son el número de estaciones de trampeo, según la numeración empleada en cada cuadrante. Si el identificador del ejemplar está precedido por dos asteriscos, indica que dicho ejemplar fue colectado en más de un cuadrante

EJEMPLAR	ESPECIE	SEXO	TIEMPOS	SITIOS
** 4	<i>P. mexicanus</i>	H	2 4 5	I1C,12,52
33	<i>P. mexicanus</i>	H	4 5	I53,42,52
41	<i>P. mexicanus</i>	H	5 6+	I34,54,24,23
42	<i>P. mexicanus</i>	H	5 11 12	I12,1C,24,23,11,21
43	<i>P. mexicanus</i>	H	5	I54,43
51	<i>P. mexicanus</i>	H	5 6 7	I33,43,24,34,2C
67	<i>P. mexicanus</i>	H	6 12	I24,34,13
77	<i>P. mexicanus</i>	H	6 7 8 9 10 11 12	I12,13,1C,11,2C,33,23,14,21
131	<i>P. mexicanus</i>	H	11 12	I33,12,23,2C,22,14
144	<i>P. mexicanus</i>	H	11	I52
16P	<i>P. mexicanus</i>	H	2 4 5	I23,2C,24,34,54
3	<i>P. mexicanus</i>	M	2	I52,5C,31
6	<i>P. mexicanus</i>	M	2 3	I3C,33,23,2C,1C
7	<i>P. mexicanus</i>	M	2 3 4 5 6	I1C,12,11,21,31
10	<i>P. mexicanus</i>	M	2 4	I31,41,23
** 36	<i>P. mexicanus</i>	M	5 9	I41,23,21
** 44	<i>P. mexicanus</i>	M	5 6 7 8 9 10 11 12	I42,51,32,41,52,13,12,11
104	<i>P. mexicanus</i>	M	8	I2C
133	<i>P. mexicanus</i>	M	11	I54,51
135	<i>P. mexicanus</i>	M	11 12	I21,11,2C
136	<i>P. mexicanus</i>	M	11 12	I13
151	<i>P. mexicanus</i>	M	2 4 5 6 7 8 9 10 11 12	I13,24,2C,33,14,23,44,41,14,12,1C,21,11
169	<i>P. mexicanus</i>	M	12	I2C
261	<i>P. mexicanus</i>	M	4 5 6 7	I2C,24,22,13,41,23,33
** 16M	<i>P. mexicanus</i>	M	1 2 3 4 5+?	I51
** 25=29II	<i>P. mexicanus</i>	M	3 4 5 6 7 8 9 10 11 12	I43,21
S/N	<i>P. mexicanus</i>	M	9	I44
** 4	<i>P. mexicanus</i>	H	2 4 5	I132
17	<i>P. mexicanus</i>	H	2 4 5 6 7 8 9 10	I23,33,44,54,43,34,53,3C
27	<i>P. mexicanus</i>	H	4 5 6 7	I54,33,5C,43
61	<i>P. mexicanus</i>	H	6 7 8 9+	I44,23,43,2C,4C,34,53,3C,11,1C
71	<i>P. mexicanus</i>	H	6+	I5C,51,53
83	<i>P. mexicanus</i>	H	6 7	I51,5C
99	<i>P. mexicanus</i>	H	7	I23
126	<i>P. mexicanus</i>	H	11	I44,32,34,33
140	<i>P. mexicanus</i>	H	11 12	I5C,43,54
9=62	<i>P. mexicanus</i>	H	2 5 6 7 8 9	I31,3C,5C,52,41,51,1C,22,21,12
8	<i>P. mexicanus</i>	M	2	I21,24,3C,33
19	<i>P. mexicanus</i>	M	2	I33
** 36	<i>P. mexicanus</i>	M	5 9	I32
37	<i>P. mexicanus</i>	M	5 6 7 8 9	I52,42,51,41,31,21,32
38	<i>P. mexicanus</i>	M	5+	I22,23,32
** 44	<i>P. mexicanus</i>	M	5 6 7 8 9 10 11 12	I32
45	<i>P. mexicanus</i>	M	5	I11,51,41
46	<i>P. mexicanus</i>	M	5 6	I12,22,21,32
82	<i>P. mexicanus</i>	M	6 7 9 10 12	I52,32,51
84	<i>P. mexicanus</i>	M	6 7 8 9 10 11 12	I5C,44,54,43,41,53,51,4C,52,31
98	<i>P. mexicanus</i>	M	7	I54
117	<i>P. mexicanus</i>	M	9	I44
120	<i>P. mexicanus</i>	M	10 11	I52,22,32,31
130	<i>P. mexicanus</i>	M	11 12	I54
146	<i>P. mexicanus</i>	M	11 12	I51,2C,33,1C,31
163	<i>P. mexicanus</i>	M	12	I52
164	<i>P. mexicanus</i>	M	12	I53,42
173	<i>P. mexicanus</i>	M	12	I53
** 16M	<i>P. mexicanus</i>	M	1 2 3 4 5+?	I22,52,13,33,43
** 25=29II	<i>P. mexicanus</i>	M	3 4 5 6 7 8 9 10 11 12	I34,24,14,13,33,14,44,23,32,5C
53II	<i>P. mexicanus</i>	M	5+	I44,54,53
5P	<i>P. mexicanus</i>	M	3	I34
76II	<i>P. mexicanus</i>	M	6	I24

Cuadro 2 Continúa...

EJEMPLAR	ESPECIE	SEXO	TIEMPOS	SITIOS
14	<i>P. mexicanus</i>		2	III1C
** 13	<i>P. mexicanus</i>	H	2	III4C
** 18	<i>P. mexicanus</i>	H	2 4	III44
** 20	<i>P. mexicanus</i>	H	2 3 4 5+	III42,21
** 26IV	<i>P. mexicanus</i>	H	3 5 6 8 9 12	III51
30	<i>P. mexicanus</i>	H	4 5	III14,11,12,13
56	<i>P. mexicanus</i>	H	5 6 7	III12,11,21
** 72	<i>P. mexicanus</i>	H	6 7 8 9	III22,34,41
148	<i>P. mexicanus</i>	H	11	III41
176	<i>P. mexicanus</i>	H	12	III41
** 12	<i>P. mexicanus</i>	M	2 3	III21,11
** 23	<i>P. mexicanus</i>	M	2 5 6 7	III11,34,51
39	<i>P. mexicanus</i>	M	5	III24,14,4C
** 47	<i>P. mexicanus</i>	M	5 6 7 8 9 10	III22,32
** 48	<i>P. mexicanus</i>	M	5 6	III5C,52,12,51
63	<i>P. mexicanus</i>	M	6+	III44,34,32
** 110	<i>P. mexicanus</i>	M	9 11 12	III21, 11
111	<i>P. mexicanus</i>	M	9	III44
155	<i>P. mexicanus</i>	M	12	III12
177	<i>P. mexicanus</i>	M	12	III44
178	<i>P. mexicanus</i>	M	12	III34
180	<i>P. mexicanus</i>	M	12	III12
29III	<i>P. mexicanus</i>	M	4 5	III1C,11,14,21
** 13	<i>P. mexicanus</i>	H	2	IV2C
** 18	<i>P. mexicanus</i>	H	2 4	IV52
** 20	<i>P. mexicanus</i>	H	2 3 4 5+	IV23,12,24
40	<i>P. mexicanus</i>	H	5+	IV34,53,43
54	<i>P. mexicanus</i>	H	5	IV44
55	<i>P. mexicanus</i>	H	5	IV33
57	<i>P. mexicanus</i>	H	5 6 7 8	IV43,53,44
65	<i>P. mexicanus</i>	H	6 7 8 9	IV52,42,2C,51,54,5C,4C,31,43
** 72	<i>P. mexicanus</i>	H	6 7 8 9	IV24,33,23,5C,4C,11,12,32
123	<i>P. mexicanus</i>	H	10 11 12	IV42,51,52,5C,4C,54
142	<i>P. mexicanus</i>	H	11	IV5C
151	<i>P. mexicanus</i>	H	11	IV2C
** 26IV	<i>P. mexicanus</i>	H	3 5 6 8 9 12	IV24,11,12
** 12	<i>P. mexicanus</i>	M	2 3	IV24
** 23	<i>P. mexicanus</i>	M	2 5 6 7	IV42
31	<i>P. mexicanus</i>	M	4 5 6 7	IV53,54,43
** 47	<i>P. mexicanus</i>	M	5 6 7 8 9 10	IV1C,12,24,34
** 48	<i>P. mexicanus</i>	M	5 6	IV11
49	<i>P. mexicanus</i>	M	5+	IV24
64	<i>P. mexicanus</i>	M	6 7 8 9	IV53,44,43,5C,4C
94	<i>P. mexicanus</i>	M	7 8 9 10 11 12	IV54,44,53,5C,43,4C
** 110	<i>P. mexicanus</i>	M	9 11 12	IV1C,11
150	<i>P. mexicanus</i>	M	11	IV44
166	<i>P. mexicanus</i>	M	12	IV51
15IV	<i>P. mexicanus</i>	M	2	IV23,44,11
53IV	<i>P. mexicanus</i>	M	5	IV1C

ANEXO 4

ANÁLISIS DE LA VEGETACIÓN

ESTRATO HERBÁCEO

Se encontró que los cuadrantes se comportaron como parejas, es decir que el cuadrante I y II son más parecidos entre sí, al igual que los cuadrantes III y IV (Cuadro 1).

Cuadro 1 Análisis de conglomerados en el estrato herbáceo

CUADRANTE	MAS SIMILAR A	SEMEJANZA
I	II	6.9282
II	I	6.7082
III	IV	9.1680
IV	III	8.8318

Las especies comunes son *Pinus chiapensis*, *Rapanea* sp. y *Smilax* sp. Las ausentes del par I-II son Ericaceae 2 y la Rubiaceae de frutos rojos; mientras que las ausentes del par III-IV son *Clethra kenoyeri*, *Coccosypselum hirsutum*, la orquídea y el pasto 1. Por otro lado *Viburnum* sp. se encuentra mucho mejor desarrollado en este último par de cuadrantes.

El cuadrante III fue el que presentó el menor desarrollo de este estrato, con apenas 66 individuos totales y una cobertura de 55.5%, lo que representa para la densidad entre un 20.5 a 66.8% más bajo, dependiendo del cuadrante con el que se le compare (Cuadro 2), mientras que para la cobertura se encuentra un descenso de entre 23.5 a 71.5%.

Cuadro 2 Valores de dominancia, cobertura, frecuencia, y valor de importancia del estrato herbáceo en cada uno de los cuadrantes de muestreo

ESTRATO HERBACEO							
CUADRANTE I							
Especie	Densidad	Den Rel	Cobertura	Cob rel	Frecuencia	Frec rel	Importancia
Pasto 1	12	0.0603	102.5	0.5256	1	0.2000	0.7859
<i>Pinus chiapensis</i>	122	0.6131	1	0.0051	0.4	0.0800	0.6982
Pasto peg.	21	0.1055	50.5	0.2590	0.6	0.1200	0.4845
<i>Smilax</i> sp.	19	0.0955	4.5	0.0231	0.6	0.1200	0.2386
<i>Cocosysetum</i> sp.	10	0.0503	12	0.0615	0.6	0.1200	0.2318
<i>Selaginella silvestris</i>	6	0.0302	10	0.0513	0.2	0.0400	0.1214
<i>Ardisia</i> sp.	2	0.0101	5	0.0256	0.2	0.0400	0.0757
<i>Pteridium aquilinum</i>	1	0.0050	5	0.0256	0.2	0.0400	0.0707
<i>Clethra kenoyesi</i>	1	0.0050	2	0.0103	0.2	0.0400	0.0553
Orquidea	1	0.0050	0.5	0.0026	0.2	0.0400	0.0476
<i>Rapanea</i> sp.	1	0.0050	0.5	0.0026	0.2	0.0400	0.0476
<i>Rubus</i> sp.	1	0.0050	0.5	0.0026	0.2	0.0400	0.0476
<i>Magnolia dealbata</i>	1	0.0050	0.5	0.0026	0.2	0.0400	0.0476
<i>Gaultheria acuminata</i>	1	0.0050	0.5	0.0026	0.2	0.0400	0.0476
SUMA	199	1.0000	195	1.0000	5	1.0000	3.0000
CUADRANTE II							
Especie	Densidad	Den Rel	Cobertura	Cob Rel	Frecuencia	Frec Rel	Importancia
Pasto 1	48	0.3692	31	0.3699	1	0.2273	0.9884
<i>Pinus chiapensis</i>	56	0.4308	22	0.2767	1	0.2273	0.9348
<i>Cocosysetum</i> sp.	14	0.1077	9.5	0.1195	0.6	0.1364	0.3636
<i>Mikania</i> sp.	1	0.0077	10	0.1258	0.2	0.0455	0.1789
<i>Smilax</i> sp.	5	0.0385	1.5	0.0189	0.4	0.0909	0.1482
<i>Rapanea</i> sp.	1	0.0077	2	0.0252	0.2	0.0455	0.0783
Lauracea	1	0.0077	1	0.0126	0.2	0.0455	0.0657
<i>Viburnum</i> sp.	1	0.0077	1	0.0126	0.2	0.0455	0.0657
<i>Clethra kenoyesi</i>	1	0.0077	0.5	0.0063	0.2	0.0455	0.0594
Monocotiledonea	1	0.0077	0.5	0.0063	0.2	0.0455	0.0594
Orquidea	1	0.0077	0.5	0.0063	0.2	0.0455	0.0594
SUMA	130	1.0000	79.5	1.0000	4.4	1.0000	3.0000
CUADRANTE III							
Especie	Densidad	Den Rel	Cobertura	Cob Rel	Frecuencia	Frec Rel	Importancia
<i>Smilax</i> sp.	20	0.2174	8.5	0.1504	0.8	0.1818	0.5300
Ericacea 2	8	0.0870	7.5	0.1327	0.8	0.1364	0.4350
<i>Rapanea</i> sp.	11	0.1198	8	0.1416	0.6	0.1364	0.3784
<i>Pinus chiapensis</i>	5	0.0543	7	0.1239	0.4	0.0909	0.3558
<i>Viburnum</i> sp.	15	0.1630	10.5	0.1858	0.6	0.1364	0.3477
Rubiacea de furtos rojos	11	0.1196	5	0.0885	0.2	0.0455	0.3093
<i>Miconia glaberrima</i>	15	0.1630	1.5	0.0265	0.4	0.0909	0.1990
<i>Mikania</i> sp.	2	0.0217	5	0.0685	0.2	0.0455	0.1665
Especie2 trepadora	3	0.0326	2	0.0354	0.2	0.0455	0.1288
Helecho	1	0.0109	1	0.0177	0.2	0.0455	0.0792
Rubiacea sp.	1	0.0109	0.5	0.0088	0.2	0.0455	0.0703
SUMA	92	1.0000	56.5	1.0000	4.4	1.0000	3.0000
CUADRANTE IV							
Especie	Densidad	Den Rel	Cobertura	Cob rel	Frecuencia	Frec Rel	Importancia
Musco	30	0.3614	7	0.0966	0.8	0.1429	0.6009
<i>Pinus chiapensis</i>	23	0.2771	6	0.0828	1	0.2381	0.5980
<i>Rapanea</i> sp.	3	0.0361	20	0.2759	0.2	0.0476	0.3596
<i>Smilax</i> sp.	7	0.0843	5	0.0690	0.6	0.1429	0.2962
Rubiacea de furtos rojos	5	0.0602	10	0.1379	0.2	0.0476	0.2458
Lauracea	2	0.0241	8	0.1103	0.4	0.0952	0.2207
<i>Viburnum</i> sp.	3	0.0361	10	0.1379	0.2	0.0476	0.2217
Compositae	5	0.0602	4	0.0552	0.4	0.0952	0.2107
Ericacea 2	3	0.0361	1.5	0.0207	0.4	0.0952	0.1521
<i>Gaultheria acuminata</i>	2	0.0241	1	0.0138	0.2	0.0476	0.0855
SUMA	83	1.0000	72.5	1.0000	4.2	1.0000	3.0000

ESTRATOS ARBUSTIVO Y ARBÓREO

El cuadrante III, florísticamente hablando es el más diferente de los cuatro, las fusiones posibles son, el cuadrante I con el II y el conglomerado I-II con el IV (cuadro 3).

Cuadro 3 Análisis de conglomerados de los estratos arbóreo y arbustivo, en relación a la composición florística

CUADRANTE	MAS SEMEJANTE A	SEMEJANZA
I	II	6.4073
II	I	6.4073
III	IV	7.6768
IV	I	7.6052

El cuadrante tres se caracteriza principalmente por una mayor abundancia y diversidad de ericáceas, mayor valor de importancia de *Saurauia glabra*, *S. serrata* y *Smilax* sp. Por otro lado, *Phyllonoma* se encuentra ausente en este cuadrante.

Existen otras diferencias en relación al cuadrante III; como en el estrato herbáceo, es el de menor densidad general, presenta entre un 44 a un 41.4% menos de individuos, dependiendo del cuadrante con el que se le compare (Cuadro 4).

P. chiapensis se encuentra en números mucho más reducidos si bien, de un desarrollo mayor al encontrado en el cuadrante IV, en donde a pesar de tener los mayores valores de densidad, frecuencia y dominancia, los ejemplares tienen un valor de DAP mucho más reducido, alcanzando un promedio de 64.1 cm contra lo encontrado en los transectos de cuadrantes I y II donde se encontraron 3 ejemplares en cada uno (196.3 cm y 128.5 cm de promedio respectivamente).

Ésto define un cuadrante III empobrecido con poca regeneración de *P. chiapensis* como especie dominante y un cuadrante IV, con mucha regeneración de esta especie y pocos ejemplares de edad avanzada. Por otro lado la composición florística del cuadrante III, caracterizada por la diversidad y abundancia de ericáceas.

Por lo que respecta al análisis de conglomerados realizado por clases de desarrollo del diámetro a la altura del pecho, las fusiones posibles son, el cuadrante II con el IV y el conglomerado II-IV con el I (Cuadros 5 y 6).

Cuadro 5 Análisis de conglomerados de los estratos arbóreo y arbustivo, en relación al diámetro a la altura del pecho (DAP).

CUADRANTE	MAS PARECIDO A	SEMEJANZA
I	IV	2.2850
II	IV	2.1068
III	IV	3.1960
IV	II	2.1068

Cuadro 6 Fusión de conglomerados de los estratos arbóreo y arbustivo, en relación al diámetro a la altura del pecho (DAP).

CONGLOMERADO	PROMEDIO DE SEMEJANZA	MAS PARECIDO A	SEMEJANZA	AISLAMIENTO
II-IV-I	2.2100	III	3.2020	1.4489
III	.0000	II-IV-I	3.2020	*****

Nuevamente el cuadrante III se presenta como el más diferente del muestreo, se observa también, que si bien la clase de mayor desarrollo en DAP, es la dominante en todos los cuadrantes, en el III, esta dominancia es menor, lo mismo sucede con la densidad, ésto define un cuadrante con menor número de arboles de edades más avanzadas. Por otro, lado este mismo cuadrante presenta un desarrollo mucho más notable en las clases de 10.1 cm a 50 cm, llegando a obtener valor de dominancia relativa hasta 10 veces más grande, dependiendo del cuadrante con el que se le compare (Cuadro 7). Así, este lugar presenta la mayor parte de su estrato arbóreo entre 10 cm y 50 cm de DAP, principalmente por la presencia de ericáceas.

Cuadro 4 Valores de densidad, cobertura, frecuencia e importancia en los estratos arbustivo y arbóreo en cada uno de los cuadrantes de estudio

ESTRATO ARBÓREO Y ARBUSTIVO						
CUADRANTE I						
ESPECIE	DOM REL	DENSIDAD	DENS REL	FRECUENCIA	FREC REL	IMPORTANCIA
<i>Pinus chiapensis</i>	0.9576	3	0.0157	0.2515	0.0260	0.9484
<i>Phyllonoma laticuspis</i>	0.0031	49	0.2565	0.8804	0.0909	0.3504
<i>Hedyosmum mexicanum</i>	0.0103	26	0.1361	0.5031	0.0519	0.1978
<i>Rapanea</i> sp.	0.0010	8	0.0419	0.6289	0.0649	0.1609
<i>Viburnum</i> sp.	0.0005	11	0.0576	0.6289	0.0649	0.1230
<i>Ardisia</i> sp.	0.0001	8	0.0419	0.6289	0.0649	0.1069
<i>Clethra kenoyen</i>	0.0035	8	0.0419	0.5031	0.0519	0.0972
Rubiaceae	0.0001	10	0.0524	0.3773	0.0390	0.0914
<i>Brunnelia mexicana</i>	0.0100	5	0.0262	0.5031	0.0519	0.0876
<i>Magnolia dealbata</i>	0.0013	6	0.0314	0.5031	0.0519	0.0846
<i>Miconia liebmannii</i>	0.0001	5	0.0262	0.5031	0.0519	0.0782
<i>Liquidambar macrophylla</i>	0.0019	6	0.0314	0.3773	0.0390	0.0722
<i>Mikania</i> sp.	0.0001	4	0.0209	0.3773	0.0390	0.0600
<i>Lophosoria quadripinnata</i>	0.0007	6	0.0314	0.2515	0.0260	0.0580
<i>Saurauia scabrida</i>	0.0000	5	0.0262	0.2515	0.0260	0.0522
<i>Gaultheria hirtiflora</i>	0.0000	5	0.0262	0.2515	0.0260	0.0522
<i>Alchornea latifolia</i>	0.0067	2	0.0105	0.2515	0.0260	0.0428
<i>Miconia glaberrima</i>	0.0001	3	0.0157	0.2515	0.0260	0.0418
Ericaceae 2	0.0001	3	0.0157	0.1258	0.0130	0.0288
Compositae 1	0.0000	3	0.0157	0.1258	0.0130	0.0287
<i>Persea schiedeana</i>	0.0000	2	0.0105	0.1258	0.0130	0.0235
<i>Saurauia</i>	0.0000	2	0.0105	0.1258	0.0130	0.0235
Especie2	0.0000	2	0.0105	0.1258	0.0130	0.0235
<i>Weinmannia pinnata</i>	0.0025	1	0.0052	0.1258	0.0130	0.0206
Liana 1	0.0002	1	0.0052	0.1258	0.0130	0.0184
<i>Cornus disciflora</i>	0.0000	1	0.0052	0.1258	0.0130	0.0183
<i>Ilex</i>	0.0000	1	0.0052	0.1258	0.0130	0.0182
<i>Smilax</i> spp.	0.0000	1	0.0052	0.1258	0.0130	0.0182
<i>Kohleria deppiana</i>	0.0000	1	0.0052	0.1258	0.0130	0.0182
<i>Xolisma squamulosa</i>	0.0000	1	0.0052	0.1258	0.0130	0.0182
<i>Saurauia angustifolia</i>	0.0000	1	0.0052	0.1258	0.0130	0.0182
<i>Piper</i> sp.	0.0000	1	0.0052	0.1258	0.0130	0.0182
SUMA	1.0000	191	1.0000	9.6843	1.0000	3.0000
CUADRANTE II						
ESPECIE	DOM REL	DENSIDAD	DEN REL	FRECUENCIA	FREC REL	IMPORTANCIA
<i>Pinus chiapensis</i>	0.8873	3	0.0192	0.4000	0.0385	0.9450
<i>Gleichenia bancroftii</i>	0.0000	35	0.2244	0.4000	0.0385	0.2626
<i>Miconia liebmannii</i>	0.0005	22	0.1410	0.8000	0.0769	0.2185
<i>Phyllonoma laticuspis</i>	0.0009	15	0.0962	1.0000	0.0962	0.1932
<i>Hedyosmum mexicanum</i>	0.0060	15	0.0962	0.8000	0.0769	0.1820
Compositae 1	0.0004	13	0.0833	0.6000	0.0577	0.1414
<i>Ardisia</i> sp.	0.0004	10	0.0641	0.6000	0.0577	0.1222
<i>Miconia glaberrima</i>	0.0008	8	0.0385	0.6000	0.0769	0.1182
<i>Alchornea latifolia</i>	0.0408	3	0.0192	0.4000	0.0385	0.0985
<i>Solanum</i> sp.	0.0019	5	0.0321	0.6000	0.0577	0.0916
Rubiaceae	0.0000	5	0.0321	0.6000	0.0577	0.0896
<i>Cyathae fulva</i>	0.0465	1	0.0064	0.2000	0.0192	0.0721
<i>Brunnelia mexicana</i>	0.0080	2	0.0128	0.4000	0.0385	0.0583
<i>Mikania</i> sp.	0.0002	3	0.0192	0.4000	0.0385	0.0579
<i>Clethra kenoyeri</i>	0.0001	3	0.0192	0.4000	0.0385	0.0578
Especie 2	0.0000	4	0.0256	0.2000	0.0192	0.0449
<i>Lophosoria quadripinnata</i>	0.0017	2	0.0128	0.2000	0.0192	0.0338
<i>Rapanea</i> sp.	0.0000	2	0.0128	0.2000	0.0192	0.0321
Liana sp.	0.0015	1	0.0064	0.2000	0.0192	0.0271
<i>Gaultheria hirtiflora</i>	0.0000	1	0.0064	0.2000	0.0192	0.0257
<i>Kohleria deppiana</i>	0.0000	1	0.0064	0.2000	0.0192	0.0256
<i>Magnolia dealbata</i>	0.0000	1	0.0064	0.2000	0.0192	0.0256
<i>Paris</i> sp.	0.0000	1	0.0064	0.2000	0.0192	0.0256
<i>Cornus disciflora</i>	0.0000	1	0.0064	0.2000	0.0192	0.0256
<i>Saurauia angustifolia</i>	0.0000	1	0.0064	0.2000	0.0192	0.0256
SUMA	1.0000	186	1.0000	10.4000	1.0000	3.0000

Cuadro 4 Continúa...

CUADRANTE III						
ESPECIE	DOM REL	DENSIDAD	DENS REL	FRECUENCIA	FREC REL	IMPORTANCIA
<i>Pinus chiapensis</i>	0.7396	1	0.0093	0.2000	0.0222	0.7711
<i>Liquidambar macrophylla</i>	0.1310	9	0.0841	0.6000	0.0667	0.2818
<i>Gaultheria acuminata</i>	0.0366	9	0.0841	1.0000	0.1111	0.2318
<i>Rapanea sp.</i>	0.0283	10	0.0935	0.8000	0.0889	0.2107
<i>Miconia glaberrima</i>	0.0204	7	0.0654	1.0000	0.1111	0.1969
<i>Ardisia sp.</i>	0.0033	10	0.0935	0.6000	0.0667	0.1634
Ericaceae 2 H ch	0.0087	10	0.0935	0.4000	0.0444	0.1466
Ericaceae 2	0.0077	14	0.1308	0.8000	0.0889	0.2274
Rubiaceae	0.0000	6	0.0561	0.6000	0.0667	0.1227
<i>Viburnum sp.</i>	0.0003	7	0.0654	0.4000	0.0444	0.1101
Compositae 2	0.0000	7	0.0654	0.2000	0.0222	0.0877
<i>Persea schiedeana</i>	0.0012	3	0.0280	0.4000	0.0444	0.0737
<i>Saurauia glabra</i>	0.0000	3	0.0280	0.4000	0.0444	0.0725
<i>Clethra kenoyeri</i>	0.0096	4	0.0374	0.2000	0.0222	0.0692
<i>Gaultheria hirtiflora</i>	0.0010	2	0.0187	0.4000	0.0444	0.0641
<i>Xolisma squamulosa</i>	0.0103	1	0.0093	0.2000	0.0222	0.0418
<i>Saurauia</i>	0.0015	1	0.0093	0.2000	0.0222	0.0331
<i>Saurauia serrata</i>	0.0005	1	0.0093	0.2000	0.0222	0.0321
<i>Smilax spp.</i>	0.0000	1	0.0093	0.2000	0.0222	0.0318
Especie 2	0.0000	1	0.0093	0.2000	0.0222	0.0318
SUMA	1.0000	107	1.0000	9.0000	1.0000	3.0000
CUADRANTE IV						
ESPECIE	DOM REL	DENSIDAD	DENS REL	FRECUENCIA	FREC REL	IMPORTANCIA
<i>Pinus chiapensis</i>	0.9460	7	0.0427	0.6000	0.0652	1.0539
Ericaceae 2	0.0043	32	0.1951	1.0000	0.1087	0.3082
<i>Gleichenia bancroftii</i>	0.0000	22	0.1341	0.6000	0.0652	0.1994
<i>Liquidambar macrophylla</i>	0.0362	12	0.0732	0.6000	0.0652	0.1746
<i>Miconia glaberrima</i>	0.0089	16	0.0976	0.6000	0.0652	0.1718
<i>Viburnum sp.</i>	0.0001	10	0.0610	0.8000	0.0870	0.1481
<i>Gaultheria acuminata</i>	0.0017	11	0.0671	0.6000	0.0652	0.1340
<i>Ardisia sp.</i>	0.0000	11	0.0671	0.6000	0.0652	0.1323
Compositae 1	0.0001	8	0.0488	0.4000	0.0435	0.0924
<i>Phyllonoma laticuspis</i>	0.0001	4	0.0244	0.6000	0.0652	0.0897
<i>Mikania sp.</i>	0.0004	6	0.0366	0.4000	0.0435	0.0806
<i>Lophosoria queditripinnata</i>	0.0000	6	0.0366	0.4000	0.0435	0.0801
<i>Weinmannia pinnata</i>	0.0007	4	0.0244	0.4000	0.0435	0.0685
<i>Blechnum schiedeianum</i>	0.0000	7	0.0427	0.2000	0.0217	0.0644
<i>Gaultheria hirtiflora</i>	0.0004	3	0.0183	0.4000	0.0435	0.0621
<i>Clethra kenoyeri</i>	0.0006	1	0.0081	0.2000	0.0217	0.0265
<i>Rapanea sp.</i>	0.0001	1	0.0081	0.2000	0.0217	0.0260
<i>Saurauia angustifolia</i>	0.0001	1	0.0081	0.2000	0.0217	0.0279
<i>Befaria discolor</i>	0.0001	1	0.0081	0.2000	0.0217	0.0279
Especie 2	0.0000	1	0.0081	0.2000	0.0217	0.0279
SUMA	1.0000	164	1.0000	9.2000	1.0000	3.0000

Cuadro 7 Datos por cuadrante de dominancia, densidad, frecuencia y valor de importancia por clase de diámetro a la altura del pecho

ESTRATO ARBOREO Y ARBUSTIVO. DESARROLLO CUADRANTE I						
INTERVALO	DOM REL	DENSIDAD	DENS REL	FRECUENCIA	FREC REL	IMPORTANCIA
5-1	0.0000	12	0.0659	0.8	0.1212	0.1871
1.1-2.5	0.0000	44	0.2418	1	0.1515	0.3933
2.51-5	0.0003	26	0.1429	1	0.1515	0.2947
5.1-10	0.0041	65	0.3571	1	0.1515	0.5128
10.1-15	0.0039	20	0.1099	0.8	0.1212	0.2350
15.1-20	0.0014	3	0.0165	0.6	0.0909	0.1088
20.1-50	0.0327	9	0.0495	1	0.1515	0.2337
>50	0.9576	3	0.0165	0.4	0.0606	1.0347
SUMA	1.0000	182	1.0000	6.6	1.0000	3.0000
CUADRANTE II						
INTERVALO	DOM REL	DENSIDAD	DENS REL	FRECUENCIA	FREC REL	IMPORTANCIA
5-1	0.0000	56	0.3590	1	0.1515	0.5105
1.1-2.5	0.0000	17	0.1090	1	0.1515	0.2605
2.51-5	0.0009	36	0.2308	1	0.1515	0.3832
5.1-10	0.0043	26	0.1667	1	0.1515	0.3225
10.1-15	0.0018	5	0.0321	0.8	0.1212	0.1551
15.1-20	0.0036	4	0.0256	0.4	0.0606	0.0898
20.1-50	0.0184	7	0.0449	0.8	0.1212	0.1845
>50	0.9710	5	0.0321	0.6	0.0909	1.0940
SUMA	1.0000	156	1.0000	6.6	1.0000	3.0000
CUADRANTE III						
INTERVALO	DOM REL	DENSIDAD	DENS REL	FRECUENCIA	FREC REL	IMPORTANCIA
5-1	0.0000	26	0.2430	1	0.1613	0.4043
1.1-2.5	0.0000	12	0.1121	0.8	0.1290	0.2412
2.51-5	0.0003	6	0.0561	0.4	0.0645	0.1209
5.1-10	0.0047	20	0.1869	0.8	0.1290	0.3206
10.1-15	0.0113	17	0.1589	1	0.1613	0.3315
15.1-20	0.0199	15	0.1402	0.8	0.1290	0.2891
20.1-50	0.1380	9	0.0841	1	0.1613	0.3834
>50	0.8258	2	0.0187	0.4	0.0645	0.9090
SUMA	1.0000	107	1.0000	6.2	1.0000	3.0000
CUADRANTE IV						
INTERVALO	DOM REL	DENSIDAD	DENS REL	FRECUENCIA	FREC REL	IMPORTANCIA
5-1	0.0000	37	0.2256	1	0.1563	0.3819
1.1-2.5	0.0001	47	0.2866	1	0.1563	0.4429
2.51-5	0.0016	26	0.1585	1	0.1563	0.3164
5.1-10	0.0069	30	0.1829	0.8	0.1250	0.3148
10.1-15	0.0071	11	0.0671	0.8	0.1250	0.1992
15.1-20	0.0024	2	0.0122	0.4	0.0625	0.0771
20.1-50	0.0971	7	0.0427	0.8	0.1250	0.2648
>50	0.8848	4	0.0244	0.6	0.0938	1.0029
SUMA	1.0000	164	1.0000	6.4	1.0000	3.0000