



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

EFFECTOS DE BORDE PROVOCADOS POR CAMINOS
SOBRE POBLACIONES DE RATONES ENDÉMICOS
DE LA ISLA COZUMEL

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

ELISA FUENTES MONTEMAYOR

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ELLA GLORIA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2007



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.

Este trabajo se llevó a cabo gracias al apoyo de la beca de maestría otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (189261-CONACyT), de la beca complementaria de la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la UNAM. También se recibió apoyo económico del Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, de CONACyT con el proyecto “Efectos ecológicos de la introducción de la boa (*Boa constrictor*) sobre la biota de Cozumel” (CONACyT 33635-v), del Fondo Sectorial de Investigación Ambiental SEMARNAT - CONACyT con el proyecto “Ecología y manejo para la conservación de una biota endémica insular críticamente amenazada” (SEMARNAT-2002-c01-0571) y del Durrell Wildlife Conservation Trust. Estos últimos tres proyectos estuvieron bajo la dirección del Dr. Alfredo D. Cuarón.

Agradezco la participación en el desarrollo de esta tesis de todos los miembros del comité tutorial, integrado por:

Dra. Ella Gloria Vázquez Domínguez

Dra. Julieta Benítez Malvido

Dr. David Valenzuela Galván

Este trabajo se realizó bajo la tutoría principal del Dr. Alfredo David Cuarón Orozco y de la Dra. Ella Vázquez Domínguez. Por cuestiones administrativas del Posgrado en Ciencias Biológicas el Dr. Cuarón no figura oficialmente como tutor principal ni se encuentra en el comité tutorial, aunque participó como tutor principal en todo el desarrollo de la tesis y en las actividades del comité tutorial.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco el apoyo brindado por todo el personal de la Comisión de Agua Potable y Alcantarillado de Cozumel al permitir el acceso a la zona de extracción de agua para la realización de los muestreos de campo. Muchísimas gracias a mis tutores y jurado por tomarse el tiempo de leer mi tesis. Gracias Alfredo por no abandonarme a la mitad del camino y por seguirme apoyando y asesorando a pesar de los conflictos burocráticos, por ayudarme a pensar y por aclararme la mente muchas veces. Gracias Ella por adoptarme de emergencia como tesista y por ayudarme a ver las cosas de una forma más sencilla. Gracias Julieta Benítez por darme asilo en tu laboratorio y por ayudarme con los conflictos existenciales que me ocasionó la estadística. Gracias David Valenzuela, Ellen Andresen y Víctor Sánchez-Cordero por sus comentarios objetivos. Gracias sobretodo a todos los ratoneros (Christopher, Rodrigo, Chucho) por enseñarme desde cómo preparar cebo hasta cómo agarrar un ratón y cómo no perderme en la selva, por ayudarme a lavar trampas, a ponerlas y revisarlas todos los días durante meses de trabajo y por compartir muchas horas de cansancio, pero también de diversión. Gracias también a los no ratoneros (Melany, Lupita, Chechi, Thor, Ana, Pavka, Maru, Sandra, Pablo, Alex, Miriam) que sin tener ninguna obligación me acompañaron al campo y me brindaron su ayuda. Gracias en especial a Dively por viajar desde el desierto hasta el Caribe, dejando sus deberes de escuela y de trabajo tranquilo y sedentario para auxiliarme en momentos difíciles (en todos los aspectos), por aguantar el calor, los mosquitos, el chechem y las pesadas trampas. Gracias Gabita y Ana por ser compañeras de desvelos y de largas pero amenas jornadas de trabajo. Gracias a mis papás por interesarse en lo que hago, por preguntar por los ratones, por escucharme y aconsejarme, y por haberme ayudado a llegar hasta donde estoy. Gracias Víctor por estar juntos y felices, por hacerme sonreír y por ayudarme a no enloquecer durante la redacción de la tesis.

CONTENIDO

Resumen.....	i
Abstract.....	ii
1. Introducción general.....	1
2. Antecedentes.....	3
2.1. Vulnerabilidad de las islas.....	3
2.2. Caminos y efectos de borde.....	4
2.3. Descripción de las especies de estudio.....	9
3. Objetivos.....	13
3.1. Objetivo general.....	13
3.2. Objetivos específicos.....	13
4. Hipótesis.....	14
5. Métodos.....	15
5.1. Sitio de estudio	15
5.2. Diseño de muestreo.....	19
5.3. Análisis de datos.....	23
5.3.1. Variables dependientes.....	23
5.3.2. Análisis estadísticos.....	24
6. Resultados.....	26
6.1. Efecto de borde sobre la abundancia.....	26
6.2. Efecto de borde sobre la masa y la condición corporal.....	27
6.3. Efecto de borde sobre la proporción de edades y de sexos.....	32
6.4. Efecto de borde sobre el estado reproductivo.....	36
7. Discusión.....	39
7.1. Efecto de borde sobre la abundancia.....	39
7.2. Efecto de borde sobre la masa y la condición corporal.....	43
7.3. Efecto de borde sobre la proporción de edades y de sexos	44
7.4. Efecto de borde sobre el estado reproductivo.....	47
7.5. Implicaciones para la conservación y recomendaciones.....	48
8. Conclusiones.....	52
9. Literatura citada.....	55

RESUMEN

El establecimiento de caminos es uno de los principales factores de perturbación de hábitat en selvas tropicales. Además de promover la intrusión humana, los caminos pueden impactar directamente el hábitat y las poblaciones de fauna silvestre con cuatro efectos principales: pérdida y alteración de hábitat, efectos de barrera, mortalidad de animales, y efectos de borde. Los organismos que permanecen cerca de los caminos quedan expuestos a condiciones de un ecosistema circundante distinto, experimentando efectos de borde; es decir, cambios físicos y bióticos asociados con la interacción entre dos ecosistemas adyacentes separados por una transición abrupta. Mi objetivo con este trabajo fue evaluar los efectos de borde ocasionados por caminos sobre poblaciones de *Oryzomys couesi cozumelae* y *Reithrodontomys spectabilis*, dos roedores endémicos de la Isla Cozumel. Se realizaron muestreos en 16 parcelas de selva mediana subcaducifolia del 2001 al 2003. Cada parcela estaba formada por tres cuadrantes: uno sin bordes adyacentes (interior), uno con un solo borde adyacente, y uno con dos bordes adyacentes (en esquina). Mediante Modelos Lineales Generalizados analicé el efecto del número de bordes sobre la abundancia, la masa y la condición corporal, la proporción de edades y sexos, y el estado reproductivo de los roedores. Cada especie mostró respuestas distintas a la presencia de bordes. Los parámetros poblacionales que se vieron significativamente afectados en las poblaciones de *O. c. cozumelae* fueron de tipo social: la proporción de edades y de sexos. Los machos adultos permanecieron principalmente en el interior de selva, mientras que las hembras y juveniles se distribuyeron cerca de los bordes. Además, los machos adultos ubicados junto a los bordes tuvieron una mejor condición corporal que las hembras. Aunque esta especie fue generalmente más abundante en cuadrantes con bordes adyacentes, las diferencias no fueron significativas, y tampoco lo fueron en el caso de la masa y condición corporal general y el estado reproductivo. Esto sugiere que los efectos de borde que sufre esta especie se deben principalmente a factores sociales y no a la disponibilidad de recursos alimenticios. En contraste, *R. spectabilis* mostró alteraciones por la presencia de caminos en la proporción de edades y de individuos reproductivamente activos. La proporción de edades fue inversa a la que mostró *O. c. cozumelae*, ya que se capturó una mayor proporción de adultos cerca de los bordes y de juveniles en el interior de la selva. Las hembras reproductivamente activas se concentraron cerca de los bordes. Al contrario de *O. c. cozumelae*, esta especie se capturó principalmente en interior de selva (aunque las diferencias no fueron significativas), por lo que parece ser que evaden los bordes. No hubo efectos detectables en la abundancia, la masa, la condición corporal y la proporción de sexos. Por lo tanto, los efectos de borde sobre esta especie también parecen deberse a factores sociales más que a disponibilidad de recursos. Los efectos de borde sobre ambas especies de roedores fueron, por lo general, mayores en los cuadrantes con dos bordes adyacentes, que en los cuadrantes con uno solo, y estos mayores que en interior. Los efectos sociales (distribución diferencial por sexos, clases de edad y estado reproductivo) observados en las poblaciones de *O. c. cozumelae* y *R. spectabilis* son un tipo de efecto de borde que no había sido considerado en la tipificaciones anteriores de efectos de borde. Estos efectos pueden ser procesos que originen cambios significativos en la abundancia de estos roedores, lo que puede a su vez afectar interacciones bióticas importantes para el mantenimiento y regeneración de los ecosistemas en los que se distribuyen *O. c. cozumelae* y *R. spectabilis*.

ABSTRACT

Road creation is one of the most important habitat disturbance factors in tropical forests. Besides promoting human intrusion, roads can directly affect wildlife habitat and populations with four main effects: habitat loss and alteration, barrier effects, animal mortality, and edge effects. Organisms remaining close to roads are exposed to the conditions of a foreign surrounding environment causing edge effects; *i.e.*, physical and biotic changes caused by the interaction between adjacent ecosystems separated by an abrupt transition. My goal with this study was to evaluate the edge effects caused by roads on populations of *Oryzomys couesi cozumelae* and *Reithrodontomys spectabilis*, two endemic rodents of Cozumel Island. Rodent sampling took place in 16 plots of subdeciduous tropical forest, from 2001 to 2003. Each plot was divided in three different quadrants: one with no adjacent edges (interior forest), one with only one adjacent edge, and one with two adjacent edges (corner). I used Generalized Linear Models to analyze the effect of the number of adjacent edges on the abundance, body mass, corporal condition, age and sex proportions, and reproductive condition of rodents. The two species showed different responses to forest edges. Population parameters affected in the case of *O. c. cozumelae* were factors related to the social structure: age and sex proportions. Adult males remained mostly in the interior forest, while females and juveniles were distributed closer to edges. In addition, adult males captured closer to edges were in better body condition than females. Even though this species was generally more abundant closer to roads, differences were not statistically significant; neither were changes in body mass, overall corporal condition, nor reproductive condition. This suggests that edge effects suffered by this species are due mainly to social factors and not to resource availability. On the other hand, *R. spectabilis* showed changes in age proportion and reproductive condition. Abundance, body mass, corporal condition and sex proportion of this species were unaffected. Therefore, edge effects on this species also seem to be caused by social factors more than to resource availability. In contrast to *O. c. cozumelae*, this species was mainly captured in interior forest (but differences were not statistically significant), so individuals seem to avoid edges. Age proportion was the opposite of that found for *O. c. cozumelae*; a higher proportion of adults were caught in corners, and juveniles were more abundant in the interior forest. Reproductive active females were captured in higher proportion near the edges. Edge effects on both species were, in general, stronger in the quadrants with two adjacent edges (corners), than in those with one, and these stronger than in the inner forest. Social effects (distribution by sex, age and reproductive state) observed in populations of *O. c. cozumelae* and *R. spectabilis* are a type of edge effect not previously described in previous classifications of this type of disturbance. These social effects might be processes originating significant changes in the abundance of these rodent species and this may alter biotic interactions that are important for the maintenance and regeneration of the ecosystems where *O. c. cozumelae* and *R. spectabilis* live.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Las perturbaciones antropogénicas tienen efectos ecológicos importantes sobre los ecosistemas naturales. La creación y la presencia de caminos promueven la intrusión humana, ocasiona pérdida y alteración de hábitat, efectos barrera, mortalidad de animales, y efectos de borde (Laurence 2006). Al construir un camino en la selva se crea un borde abrupto en el bosque. Sin embargo, la zona de efecto del camino es varias veces más ancha que la superficie de éste (Forman y Alexander 1998, Laurence 2006). Los organismos que permanecen cerca de los bordes quedan expuestos a las condiciones de un ecosistema circundante distinto y se ven afectados por efectos de borde, es decir, cambios físicos y bióticos asociados con la interacción entre dos ecosistemas adyacentes separados por una transición abrupta (Murcia 1995, Laurance y Bierregaard 1997).

Los efectos de las perturbaciones antropogénicas pueden ser mayores en ecosistemas insulares que son ya de por sí vulnerables, ya que las especies que habitan islas son altamente susceptibles a la extinción debido al aislamiento geográfico en que se encuentran y al reducido tamaño de sus poblaciones (MacPhee y Flemming 1999). Factores como la presencia de especies introducidas en islas pueden tener efectos devastadores sobre la fauna nativa, ya que las especies nativas suelen ser particularmente vulnerables a los depredadores y competidores introducidos que emplean métodos de forrajeo desconocidos para estas especies (Whitlow *et al.* 2003). Este estudio se llevó a cabo en Cozumel, una isla del Caribe Mexicano que alberga a varias especies introducidas (perros y gatos ferales, *Rattus sp.*, *Mus musculus*, *Boa constrictor*; Martínez-Morales y Cuarón 1999). Otra amenaza constante para la fauna y flora de Cozumel es la llegada de huracanes de alta intensidad, que provocan graves destrozos e inundaciones en la isla, causando alteraciones en el ecosistema (Sánchez e Islebe 1999) y afectando severamente a la fauna (Perdomo-Velázquez 2006).

Por lo tanto, la biota de Cozumel está sujeta a perturbaciones naturales y antropogénicas que la vuelven altamente vulnerable. Esto es de gran importancia ya que Cozumel alberga a 27 taxa de vertebrados endémicos, tres de los cuales son roedores (*Reithrodontomys spectabilis*, *Oryzomys couesi cozumelae* y *Peromyscus leucopus cozumelae*) y que se encuentran clasificados dentro de alguna categoría de conservación por la normatividad mexicana (SEMARNAT 2002). Debido a la presencia de más de 200 km de caminos en Cozumel y a la ampliación de unos y construcción de otros nuevos, mi objetivo con esta tesis fue evaluar los efectos de borde provocados por caminos sobre las poblaciones de roedores endémicos de la Isla Cozumel.

2. ANTECEDENTES

2.1 Vulnerabilidad de las islas

Las islas, debido a su aislamiento geográfico, presentan altos grados de endemismos de flora y fauna (Martínez-Morales 1996, Cuarón *et al.* 2004, Walter 2004). Las islas oceánicas suelen tener un mayor nivel de endemismos que las islas continentales, proporcional a su grado de aislamiento (Major 1988). Los ecosistemas insulares son además vulnerables ya que las especies que habitan islas son altamente susceptibles a la extinción debido a la baja o nula probabilidad de inmigración y al tamaño de las poblaciones, que es por lo general reducido (MacPhee y Flemming 1999). Más del 70 % del total de extinciones de mamíferos a nivel mundial durante los últimos 500 años han ocurrido en regiones insulares, principalmente en las islas del Mar Caribe (MacPhee y Flemming 1999).

Aunado a la propensión natural a extinciones que presentan las especies que habitan islas, algunos ecosistemas insulares albergan especies introducidas que pueden actuar como competidores o depredadores de especies nativas y que aumentan la probabilidad de extinción de las especies insulares. Además, las islas del Caribe sufren la llegada de huracanes de alta intensidad que provocan graves destrozos e inundaciones, causando alteraciones en los ecosistemas (Sánchez e Islebe 1999). En conjunto con los peligros anteriormente mencionados que amenazan a las especies endémicas de islas, existen perturbaciones antropogénicas que aumentan la presión sobre estos ecosistemas. Uno de estos disturbios es la construcción o ampliación de caminos, ya que además de la deforestación y fragmentación de hábitat que esto conlleva, pueden existir efectos de borde asociados a la presencia de caminos.

2.2 Caminos y efectos de borde

El establecimiento de caminos, junto con la cacería, la fragmentación, la tala y los cambios de cobertura de suelos son algunos de los principales factores de perturbación de hábitat en selvas tropicales que afectan a comunidades de flora y fauna, siendo un factor de perturbación significativo para los mamíferos (Cuarón 2000). Además de promover la intrusión humana, los caminos pueden impactar directamente sobre el hábitat y las poblaciones de fauna silvestre con cuatro efectos principales: pérdida y alteración de hábitat, efectos barrera, mortalidad de animales, y efectos de borde (Laurence 2006). Los caminos pueden actuar como vías de dispersión para algunos animales y como barreras entre poblaciones para otros (Forman y Alexander 1998, Goosem 2000). El “efecto barrera” inhibe el cruce de animales (*v.gr.* aves y pequeños mamíferos) (Goosem 2001, Goosem 2002, Perdomo-Velázquez 2006), y puede provocar subdivisión de poblaciones, lo cual tiene consecuencias demográficas e incluso genéticas para algunas especies (Forman y Alexander 1998, Vega *et al.* en prensa). Por ejemplo, para algunas especies de pequeños mamíferos que habitan en Canadá, la probabilidad de cruzar caminos de 6 a 15 m de ancho con tráfico moderado es 10 % menor que la de movimientos en hábitat continuo (Forman y Alexander 1998, McDonald y St. Claire 2004). El ancho del camino y la cantidad de tráfico son los principales determinantes del efecto barrera, mientras que el material de construcción (asfalto o concreto *vs.* grava) es un factor menor (Oxley *et al.* 1974, Forman y Alexander 1998). El tráfico en los caminos puede propiciar la evasión de éstos (debida principalmente al ruido) por algunos animales, o ser una fuente importante de mortalidad por atropellamientos. El ancho del camino y la cantidad y velocidad del tráfico afectan las tasas de mortalidad (Forman y Alexander 1998). La presencia de depredadores que utilizan caminos con poco tráfico para desplazarse (principalmente de noche) pueden ser también motivo de que otras especies (presas potenciales) evadan caminos (Forman y Alexander 1998).

Al construir un camino en la selva, una línea de vegetación es removida, creando un borde abrupto en el bosque. Sin embargo, la zona de efecto del camino es varias veces más ancha que la superficie de éste, y es el área sobre la que se extienden los efectos ecológicos provocados por la presencia del camino (Forman y Alexander 1998, Laurence 2006). Los organismos que permanecen cerca de los bordes quedan expuestos a las condiciones de un ecosistema circundante distinto, y se ven afectados por efectos de borde, es decir, cambios físicos y bióticos asociados con la interacción entre dos ecosistemas adyacentes separados por una transición abrupta (Murcia 1995, Laurance y Bierregaard 1997). La magnitud del efecto de borde depende de la distancia con respecto a éste (Benítez-Malvido 1998, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003), de tal manera que, generalmente, el efecto disminuye gradualmente a medida que aumenta la distancia al borde (exponencialmente en muchos casos, en otros muestran picos u olas a ciertas distancias; Murcia 1995, Lewis 1998). Debido a que las magnitudes de los efectos de borde pueden ser aditivas (Malcolm 1991), se espera que en sitios con intersección de dos caminos (esquinas) el efecto de borde sea mayor que en los sitios donde sólo hay un borde, y éste sea, a su vez, mayor que en las áreas de interior de bosque (Malcolm 1991, Benítez-Malvido 1998, Lewis 1998, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003). La amplitud de la zona afectada por efectos de borde no es constante, y varía en respuesta a la forma y el tamaño de la apertura, al tráfico, a los taxa y los procesos examinados y a la densidad local de caminos (Forman y Deblinger 2000, Laurence 2006). La mayoría de los efectos de borde penetran menos de 50 m hacia el interior del bosque, sin embargo, los efectos sobre algunas variables se han detectado hasta a 500 m del borde (Murcia 1995, Laurence *et al.* 1997).

La creación de bordes puede provocar cambios tanto abióticos como bióticos en las áreas aledañas (Lewis 1998). Hay tres tipos de efectos de bordes (Murcia 1995): (1) los efectos abióticos incluyen cambios en las condiciones ambientales; (2) los efectos biológicos directos

incluyen cambios en la abundancia y distribución de especies causadas directamente por las condiciones físicas cerca del borde; y (3) los efectos biológicos indirectos incluyen cambios en interacciones entre especies, como son la depredación y la competencia.

Hay dos factores que modulan la intensidad de los cambios abióticos: la orientación y la fisonomía de los bordes. La orientación determina la cantidad de exposición a la radiación solar y a los vientos, lo que a su vez tiene influencia sobre la magnitud de los efectos de borde. Además, sobre todo en los trópicos, es importante tomar en cuenta que el ángulo de incidencia de luz y la duración de la exposición diaria al sol varían durante el año (Murcia 1995). La fisonomía vegetal afecta la intensidad de los efectos de borde reduciendo la cantidad de luz y vientos incidentes que llegan al sotobosque. Si el borde tiene un sotobosque denso y troncos gruesos, entonces el daño por viento será menor y el dosel actuará como una sombrilla; así, los efectos ejercidos por la matriz serán disminuidos. Si esto no es así, entonces el borde representará un cambio más abrupto (Murcia 1995) y los efectos serán más intensos.

Los caminos con apertura de dosel permiten que llegue una mayor cantidad de radiación solar al suelo durante el día (re-radiando durante la noche). Esto puede conllevar mayores fluctuaciones en temperatura, déficit de presión de vapor, humedad del suelo y luz, que difieren de las características del suelo cubierto de selva (Kapos *et al.* 1997, Turton y Freiburger 1997).

Los efectos abióticos pueden afectar directa o indirectamente a los bióticos. La incidencia de luz y vientos es importante, ya que puede influir directamente en la preferencia de hábitat por parte de los animales, o indirectamente, afectando la estructura y composición vegetal, que a su vez puede ser un factor importante en la disponibilidad de recursos que influencia la elección de hábitat de los animales. Los cambios bióticos derivados de las alteraciones en el microclima de los bordes incluyen daños en el dosel, mayor abundancia de lianas, plantas trepadoras y oportunistas (Laurence 1991) y alta mortalidad de árboles (Williams-Linera 1990, Bierregaard *et*

al. 1992, Laurence *et al.* 1998). Las especies vegetales características de los bordes de los caminos crecen rápidamente gracias a la alta cantidad de luz y a la acumulación de agua junto al camino. La riqueza de plantas es relativamente alta y predominan las especies exóticas y tolerantes a perturbaciones (Forman y Alexander 1998). En respuesta a tales cambios, los animales pueden reaccionar de distintas formas, siendo atraídos o ahuyentados por el borde artificial de la selva (Goosem 2000).

La respuesta de los animales (preferencia o evasión) a la creación o presencia de bordes es específica y está determinada por el gremio del grupo faunístico de cada especie y por la matriz de hábitat modificado que rodea al remanente de selva (Laurance y Bierregaard 1997, Wilder y Meikle 2006). Por ejemplo, la abundancia y diversidad de pequeños mamíferos omnívoros aumentaron en fragmentos de la Amazonía rodeados por bosque secundario en regeneración (Malcolm 1997). Por el contrario, la diversidad de mamíferos pequeños omnívoros disminuyó marcadamente en islas artificiales rodeadas por agua, creadas por el hombre (Lynam 1997). Existen estudios que sugieren que algunas especies de ratones (*v.gr.*, *Peromyscus leucopus*) prosperan en hábitat fragmentados (Nupp y Swihart 1998). Samaniego (2003) sugiere que la existencia de bordes creados por deslaves naturales (que en varios aspectos son equivalentes a caminos) promueve una alta riqueza de especies de roedores, mientras que los cambios en la abundancia varían dependiendo de la especie. Sin embargo, se sabe poco acerca del efecto de los bordes provocados por caminos. El trabajo de Malcolm y Ray (2000) muestra que en las orillas de los caminos la composición de la comunidad de roedores cambia y su abundancia y diversidad aumentan. Goosem (2000) reporta que la composición de especies de roedores cambia en las cercanías de los caminos. Además, la abundancia de especies generalistas aumenta cerca de los bordes provocados por caminos, mientras que la abundancia de especies especialistas de interior

de selva tropical disminuye. Los efectos observados por Goosem (2000) fueron mucho mayores en caminos sin dosel que en los cubiertos por dosel.

La mayor parte de los estudios sobre efectos de borde sobre roedores se han orientado a evaluar los efectos de bordes no provocados por caminos (*v.gr.* adyacentes a áreas agropecuarias) en la abundancia y masa corporal (efectos biológicos o ecológicos). En contraste, son limitados los trabajos que han considerado otro tipo de variables poblacionales como, por ejemplo, factores sociales (Goosem 2001, Anderson *et al.* 2003, Wilder y Meikle 2006). Wilder y Meikle (2006) observaron variabilidad en los efectos de borde (en bosque secundario caducifolio rodeado por una matriz agrícola) de acuerdo al sexo y la edad de los individuos. Encontraron más hembras con crías cerca de los bordes en comparación con el interior de un bosque templado, y adjudicaron estas diferencias a una reproducción denso-dependiente (donde la eficiencia reproductiva es consecuencia directa de la densidad poblacional). Aparentemente no hay estudios sobre efectos de borde de carácter social en ambientes tropicales ni insulares. Por lo tanto, es de interés determinar si la existencia de bordes provoca modificaciones en la estructura social de las poblaciones de roedores, lo cual puede ayudar a comprender los procesos con los que las poblaciones de roedores se ven afectadas por la presencia de caminos. Esto es de particular importancia en ecosistemas vulnerables donde existen de manera simultánea varios tipos de perturbaciones naturales y antropogénicas, como los huracanes y la presencia de especies introducidas.

Todos los estudios sobre efectos de borde sobre roedores se han realizado con especies y/o hábitat distintos a los existentes en la Isla Cozumel, por lo que es necesario considerar los antecedentes ecológicos de *O. c. cozumelae* y de *R. spectabilis* para poder sustentar una hipótesis sobre el efecto de borde que ocasionan los caminos sobre las poblaciones de estos roedores endémicos de Cozumel.

2.3 Descripción de las especies de estudio

***Oryzomys couesi cozumelae* Merriam, 1901**

Especie considerada originalmente como *O. cozumelae* por Merriam. Posteriormente Jones y Lawlor (1965) la clasificaron como *O. palustris cozumelae*. Después se determinó a *O. couesi* como una especie genéticamente distinta de *O. palustris*, por lo que el nombre de la subespecie de la isla cambió a *O. c. cozumelae* (Hall 1981). *O. c. cozumelae* difiere significativamente de *O. couesi* de la península en que es más grande externamente, el cráneo es ligeramente mayor, menos arqueado en las órbitas, tiene dientes más pesados y nasales más largos, y el color es ligeramente más oscuro (Sánchez Cordero 2003).

Es un roedor de tamaño mediano a grande (43-82 g), con las orejas pequeñas y parcialmente cubiertas de pelo y la cola de la misma longitud que la cabeza y el cuerpo (Reid 1997). El pelaje, grueso y de aspecto áspero, es de color grisáceo-café con un poco de negro en la región dorsal, en los lados es un poco más pálido y en la región ventral es blanco o amarillo claro. La cola es marcadamente bicolor, oscura en la parte dorsal y clara en la ventral, desnuda y escamosa (López-Medellín y Medellín 2005). Los ojos son medianos y el hocico relativamente chato. Los pies son largos y fuertes, blancos en la parte superior. Los pelos de las patas traseras no se extienden más allá de las uñas (Reid 1997).

La subespecie, *O. c. couesi*, se distribuye desde el sur de Texas hasta el norte de Colombia (Reid 1997). Las densidades de las poblaciones de subespecies del continente exhiben amplias variaciones, llegando a extinguirse localmente en algunos años (López-Medellín y Medellín 2005). La densidad de *O. c. cozumelae* en la isla es de ca. 14.5 ind/ha (Fortes-Corona 2004), pero también presenta amplias variaciones espaciales y temporales (Gutiérrez-Granados 2003, Fortes-Corona 2004). Engstrom *et al.* (1989) reportan que en Cozumel era relativamente común en

bosque secundario y que no fue capturada dentro del bosque primario lejos de la costa. Sin embargo, se ha capturado también en selva mediana, en el centro de la isla (Gutiérrez-Granados 2003, Fortes-Corona 2004).

Este roedor es principalmente terrestre y parcialmente semiacuático; es buen trepador. Es nocturno y no presenta fobia lunar (Reid 1997, Fortes-Corona 2004). La dieta de subespecies de *O. couesi* del continente incluye materia vegetal, semillas, insectos (hormigas, escarabajos y orugas) (Reid 1997), peces pequeños y crustáceos (López-Medellín y Medellín 2005) por lo tanto, *O. couesi* es considerada una especie generalista en cuanto a hábitos alimentarios. *O. c. cozumelae* parece también ser poco selectivo en cuanto a hábitat, ya que su abundancia no se relaciona con variables ambientales como la disponibilidad de refugio, la cobertura vegetal del sotobosque, la cantidad de semillas removidas, o la densidad de árboles, ni tampoco con la disponibilidad de alimento; sólo se ha encontrado que su abundancia se relaciona positivamente con la riqueza de morfoespecies de plántulas y con la biomasa de semillas (Gutiérrez-Granados 2003; Cuarón, com. pers.). Es probable que otras variables biológicas, como la presencia de depredadores y las fluctuaciones en las poblaciones de éstos, afecten la selección de hábitat por parte de *O. c. cozumelae* y las variaciones espacio-temporales en la abundancia de este roedor. Los individuos de *O. c. cozumelae* se reproducen durante todo el año, aunque se observan picos reproductivos en los meses de agosto, septiembre, febrero y marzo en machos, y en septiembre, febrero y marzo en hembras (Fortes-Corona 2004).

O. c. cozumelae tiene un gran valor de conservación, debido a que es una subespecie endémica de la Isla Cozumel, a que sus poblaciones están disminuyendo drásticamente, y a sus altos niveles de diversidad genética y alélica (Vega 2006, Vega *et al. en prensa*). Actualmente esta subespecie está considerada como amenazada en la normatividad mexicana (SEMARNAT 2002).

***Reithrodontomys spectabilis* Jones y Lawlor, 1965**

Esta es la única especie de roedor endémico de Cozumel, y es la más grande del género *Reithrodontomys* (Jones 1982). Es un ratón pequeño (14-23 g), con pelaje corto y suave, relativamente ralo. Las partes superiores son color pardo ocráceo, ocre brillante en los costados, partes inferiores blanco grisáceo. La cola es larga con relación al tamaño del cuerpo, de color pardo oscuro en la parte superior, ligeramente pálida en la parte inferior. Las orejas son medianas, café claro, con una delgada línea de pelo oscuro. Tiene un anillo ocular negro y estrecho. Las vibrisas son largas y delgadas. Los tobillos son pardos, la parte superior de las patas blanca, o parda en la base de los dedos (Jones y Lawlor 1965, Jones 1982, Reid 1997).

Esta especie es nocturna y semiarbórea. Reid (1997) la reporta como bastante común en vegetación secundaria y bordes de selva baja, mientras que Engstrom y coautores (1989) la reportan como ocasional. No hay reportes de dieta para esta especie, pero sí para algunas especies del mismo género, por ejemplo *R. fulvescens* o *R. megalotis*, que se han reportado como principalmente granívoras, aunque esto puede cambiar notablemente y en algunas épocas pueden alimentarse básicamente de materia animal (grillos, escarabajos, cucarachas, polillas, nemátodos) y también pueden consumir hojas y tallos de pastos (Stancampiano y Caire 1995, Sánchez y Oliva 2005 a, b), por lo que pueden considerarse como generalistas en cuanto a sus hábitos alimentarios.

R. spectabilis ha sido capturada en pocos sitios dentro de Cozumel; además su población es pequeña (ca. 3.3 ind/ha) y presenta grandes fluctuaciones temporales y espaciales (Fortes-Corona 2004). Este roedor presenta fobia lunar (Fortes-Corona 2004), es decir, reduce su actividad nocturna en la fase luminosa del ciclo lunar. Aunque la temporada reproductiva de esta especie no es muy marcada, los machos parecen estar más activos durante los meses de febrero y marzo, y las hembras durante octubre y marzo (Fortes-Corona 2004).

Actualmente esta especie está considerada como Amenazada por la SEMARNAT (2002) y es considerada En Peligro por la IUCN (2006).

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

Evaluar los efectos de borde ocasionados por caminos sobre poblaciones de ratones endémicos de la Isla Cozumel.

3.2 Objetivos específicos

- Estimar y comparar factores biológicos (abundancia, masa corporal y condición corporal) y sociales (proporción de sexos, de clases de edad y de animales reproductivamente activos) de *O. couesi cozumelae* en parcelas con distinto número de bordes adyacentes (sin borde, un borde y dos bordes).
- Estimar y comparar factores biológicos (abundancia, masa corporal y condición corporal) y sociales (proporción de sexos, de clases de edad y de animales reproductivamente activos) de *R. spectabilis* en parcelas con distinto número de bordes adyacentes (sin borde, un borde y dos bordes).

4. HIPÓTESIS

- Debido a que *O. couesi cozumelae* es generalista en cuanto a hábitos alimentarios y a selección de hábitat (Reid 1997, Gutiérrez-Granados 2003, Fortes-Corona 2004, López-Medellín y Medellín 2005), su abundancia, masa corporal y condición corporal (variables biológicas o ecológicas) no se verán afectadas por la presencia de bordes. La proporción de sexos, de clases de edad y de animales reproductivamente activos (variables sociales) tampoco se verán afectadas por la presencia de bordes.
- Debido a que *R. spectabilis* presenta fobia lunar (Fortes-Corona 2004) y a que los caminos y sus cercanías son zonas más luminosas que las alejadas de ellos, la abundancia de esta especie cambiará dependiendo del número de bordes adyacentes. La abundancia será mayor en los cuadrantes de interior que en los cuadrantes adyacentes a un solo borde, y en estos últimos, mayor que en los cuadrantes bordeados en dos de sus lados por caminos. Ya que *R. spectabilis* es generalista en cuanto a su alimentación (Engstrom 1989, Reid 1997), el resto de las variables biológicas (masa y condición corporal) no se verán afectadas por la presencia de bordes. Tampoco se verán afectadas las variables sociales (proporción de sexos, de clases de edad y de animales reproductivamente activos).

5. MÉTODOS

5.1 Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Isla Cozumel, Quintana Roo, que se encuentra a 17.5 km de la costa del noreste de la Península de Yucatán, en el Mar Caribe (20°16' a 20°36' N y 86°44' a 87°02' W). Está separada del continente por el Canal de Cozumel, de aproximadamente 450 m de profundidad. Es una isla oceánica de *ca.* 486 km² formada de piedra caliza; no cuenta con ríos pero sí presenta corrientes de agua dulce subterránea y pequeños cenotes, es decir, conductos verticales profundos y de forma cilíndrica que constituyen el acceso a depósitos de agua subterránea, que son la fuente de agua más importante para la fauna silvestre del lugar (Martínez-Morales 1996).

El clima es cálido húmedo moderado con medias de temperatura y precipitación anuales de 25.5 °C y 1,505 mm, respectivamente (INEGI 1994). El periodo más cálido va de mayo a septiembre, mientras que la llegada de vientos fríos provenientes del norte ocasiona que el periodo más frío sea de diciembre a febrero. La distribución anual de lluvias es irregular; durante los meses más cálidos llegan vientos que ocasionan lluvias provenientes del Mar Caribe y el Océano Atlántico; julio y agosto son los meses con mayor precipitación debido a la formación de tormentas tropicales y huracanes. De noviembre a enero hay un periodo adicional de lluvias de menor intensidad que llegan con los vientos del norte. Los huracanes son probablemente uno de los factores ecológicos más importantes que afectan la estructura y composición de las selvas del Caribe (Brokaw y Walker 1991, Patiño-Conde 2007); son también una amenaza constante para la flora y fauna que habita la isla, ya que Cozumel se encuentra en el área más frecuentemente golpeada por huracanes en México (Martínez-Morales 1996). Hasta 1995, la frecuencia general

de huracanes en la isla era de uno cada 6.2 años (Martínez-Morales 1996) y la frecuencia de huracanes de categoría 5 era de uno cada 124 años. Sin embargo, en los últimos años Cozumel ha sido afectada por la llegada de varios huracanes de gran intensidad (Gilberto en 1988, categoría 5; Roxanne en 1995, categoría 3; Emily y Wilma en 2005, categoría 5) (INEGI 2006) que han causado graves daños, como la caída de árboles y la muerte de animales (obs. pers.).

Casi el 90% de la isla está cubierta por vegetación natural (Romero-Nájera 2004). La vegetación predominante es la selva mediana subcaducifolia (65% de la cobertura vegetal), la cual está formada por un estrato arbóreo de 8 a 20 m de alto y un estrato arbustivo-herbáceo limitado. Algunas de las especies dominantes de este tipo de vegetación son: *Gliricidia sepium* (cocoite), *Eugenia sp.*, *Lonchocarpus xuul*, *Neea sp.*, *Coccoloba diversifolia* (bob), *Diospyros salicifolia* (silil), *Psidium sp.*, *Manilkara zapota* (chicozapote), *Bursera simaruba* (chakaa), *Calliandra belizensis* (barbas de viejo), *Metopium brownei* (chechem), *Vitex gaumeri* (ya'axnik), *Lysiloma latisiliqua* (tzalam), y *Mastichodendron foetidissimum* (caracolillo) (Téllez-Valdés y Cabrera-Cano 1987, Martínez-Morales 1996, Barillas-Gómez 2007, Patiño-Conde 2007). La comunidad de lianas es un componente vegetal importante en la isla; las lianas son abundantes, aunque contribuyen con poca biomasa al total de la vegetación, probablemente debido a que son delgadas y pequeñas a causa de perturbaciones constantes como los huracanes (Patiño-Conde 2007). Otros tipos de vegetación importantes en la isla son la selva baja caducifolia y los manglares (Martínez-Morales 1996, Romero-Nájera 2004).

La vegetación secundaria se presenta en áreas con perturbación natural (causada por huracanes) y zonas transformadas por la actividad humana, como tierras agrícolas o ganaderas abandonadas. Esta vegetación se presenta también en los bordes de los caminos, y consiste en un estrato arbóreo bajo (5–12 m) y un sotobosque arbustivo y herbáceo denso, con muchas lianas (Téllez-Valdés y Cabrera-Cano 1987). Las especies vegetales características de los bordes

provocados por caminos en Cozumel son *Metopium brownei* (chechem) y *Calliandra belizensis* (barbas de viejo) (Barillas-Gómez 2007).

En Cozumel existen 27 taxa de vertebrados endémicos: cuatro especies y 15 subespecies de aves, una especie de reptil, y tres especies y cuatro subespecies de mamíferos (Howell y Webb 1995, Martínez-Morales 1996, Martínez-Morales y Cuarón 1999, Cuarón *et al.* 2004). De éstos últimos, tres son roedores: *Reithrodontomys spectabilis* (especie endémica), *Oryzomys couesi cozumelae* y *Peromyscus leucopus cozumelae* (subespecies endémicas). Éstas son las únicas especies de roedores nativos de Cozumel. Sus poblaciones se encuentran en riesgo y los tres están incluidos en alguna categoría de conservación de acuerdo con la normatividad mexicana (SEMARNAT 2002) e internacional (IUCN 2006). Debido a que *P. l. cozumelae* no se ha capturado en los últimos años (Gutiérrez-Granados 2003, Fortes-Corona 2004), este proyecto estará enfocado al estudio de las poblaciones de *O. c. cozumelae*, y de *R. spectabilis*.

Cozumel alberga a varias especies introducidas que son competidores o depredadores potenciales de los roedores endémicos (Martínez-Morales y Cuarón 1999). Engstrom *et al.* (1989) reportaron que a mediados de la década de los ochentas *Rattus rattus* era relativamente abundante en la isla, tanto cerca como lejos de las zonas urbanas. En cambio, en la actualidad solamente está asociada a asentamientos humanos y es muy escasa en las zonas deshabitadas de la isla (Fuentes-Montemayor *et al.* datos no publicados). *R. rattus* suele ser muy perjudicial en islas ya que, además de ser portadora de enfermedades, puede eliminar o desplazar a especies nativas (Scott 2001, Fancy 2001, Roff 2003, Innes *et al.* 2004, Spurr 2004). Entre los depredadores introducidos a Cozumel se encuentran poblaciones de perros y gatos ferales relativamente abundantes en la isla (Bautista-Denis 2006), que podrían estar ocasionando serios problemas para la supervivencia de la fauna endémica y nativa de Cozumel, particularmente de aquellas especies que por sus características de tamaño son presas potenciales, como los roedores

endémicos (Martínez-Morales y Cuarón 1999). Los gatos ferales han sido responsables de numerosas extinciones de mamíferos insulares (Mellink *et al.* 2002, Nogales *et al.* 2004, Vázquez-Domínguez *et al.* 2004). También existe una población de boas (*Boa constrictor*) ampliamente distribuida en la isla (Martínez-Morales y Cuarón 1999), más abundante incluso que en el continente (Romero-Nájera 2004). Las boas de la isla incluyen roedores endémicos dentro de su dieta (González-Baca 2006). Las especies nativas suelen ser particularmente vulnerables a los depredadores introducidos, ya que éstos emplean métodos de forrajeo desconocidos para estas especies (Whitlow *et al.* 2003).

Otra perturbación importante en Cozumel es la presencia de cerca de 200 km de caminos (0.4 km/km²; Figura 1), algunos de ellos de uso público y otros restringidos para uso de la Comisión de Agua Potable y Alcantarillado (CAPA). Estos últimos consisten en caminos angostos (3-4 m), sin cobertura de dosel, con forma de “esqueleto de pescado” (un camino principal con caminos menores transversales; Figuras 1 y 2) y son utilizados para acceder a pozos de agua para el abastecimiento de las zonas urbanas de la isla. La vegetación inmediatamente adyacente (usualmente <7 m) a estos caminos es removida con cierta periodicidad por CAPA con el fin de proteger la infraestructura eléctrica, por lo que los bordes son relativamente abruptos y permiten la entrada de luz. Estos caminos son muy poco transitados (típicamente no más de cinco vehículos por día). Actualmente, algunos de los caminos de uso público se encuentran en ampliación.

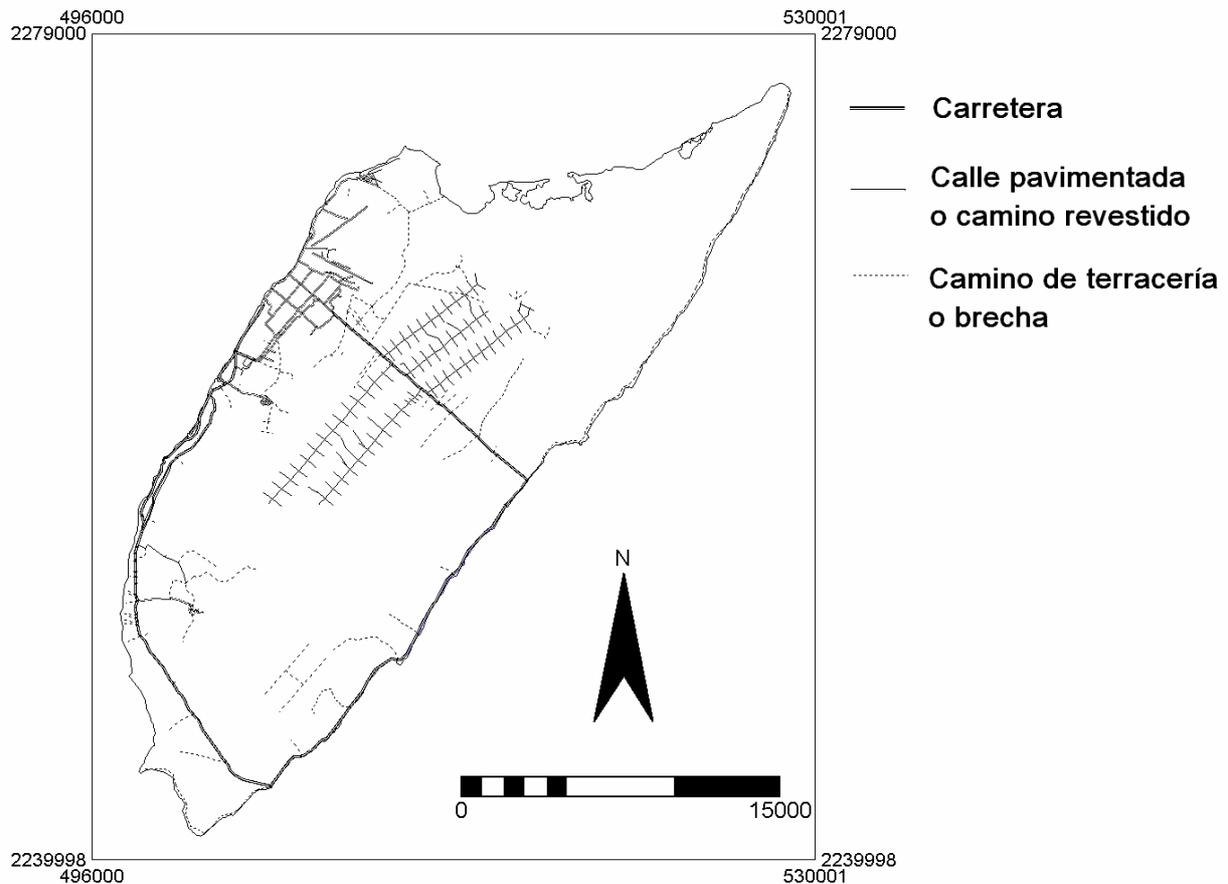


Figura 1. Red de caminos de la Isla Cozumel. Modificado de Romero-Nájera 2004.

5.2 Diseño de muestreo

Realicé muestreos en la Isla Cozumel en 11 sitios (cada uno con 2-3 parcelas) en las zonas norte y sur de CAPA (ejes 1, 2, 3, 6 y 8; Figura 2) durante nueve meses (mayo, agosto y diciembre del 2004; enero, febrero, septiembre y octubre del 2005; enero y febrero del 2006), alcanzando un esfuerzo de muestreo total de 13,316 trampas-noche. Sin embargo, con ese esfuerzo de muestreo sólo se realizaron 16 capturas de *O. c. cozumelae* y 7 de *R. spectabilis*, datos insuficientes para evaluar efectos de borde y realizar análisis estadísticos. También realicé muestreos en otros 12 sitios en zonas rurales (3,449 trampas-noche) y 4 en zonas urbanas (90 trampas-noche) con el fin de comprobar la presencia y abundancia de los roedores fuera de CAPA. La abundancia de

roedores en estos sitios fue mayor que en CAPA (Cuadro 1). Sin embargo, los sitios en esas otras zonas rurales estuvieron ubicados junto a caminos cubiertos por dosel o en sitios sin caminos adyacentes y no pudieron utilizarse para poner a prueba las hipótesis sobre efectos de borde. Por lo tanto, no utilicé estos datos para evaluar efectos de borde, sino la base de datos de ratones de Cozumel compilada por Cuarón *et al.* (datos parcialmente reportados por Gutiérrez-Granados 2003 y Fortes-Corona 2004; Cuadro 2). Los datos que utilicé proceden de muestreos realizados en la zona sur de CAPA en 16 parcelas localizadas en dos caminos revestidos (ejes 6 y 8; Figura 2). En cada eje se establecieron ocho parcelas en los cruces de caminos menores (cuatro parcelas al norte y cuatro al sur de cada cruce). Cada parcela estuvo bordeada en dos de sus lados por caminos, cubriendo un área de 71m x 71m (0.5 ha), donde se colocaron siete filas y siete columnas de trampas Sherman (49 trampas) con una separación de 8.5 m entre cada una de ellas (Figura 3).

Cuadro 1. Muestreos realizados de mayo del 2004 a febrero del 2006. Los sitios de CAPA sur y norte se ubicaron cerca de caminos sin dosel. Los sitios en zonas rurales fuera de CAPA se ubicaron junto a caminos con dosel o sin caminos cercanos. Los sitios en zonas urbanas se ubicaron en lotes baldíos o en restaurantes.

Zona	Esfuerzo de muestreo (trampas-noche)	Capturas de <i>O. c. cozumelae</i>	Capturas de <i>R. spectabilis</i>	Capturas de <i>M. musculus</i>	Capturas de <i>R. rattus</i>	Total por sitio
CAPA sur y norte	13,316	16	7	0	1	24
Zona rural fuera de CAPA	3,449	50	92	1	0	143
Zona urbana	90	0	0	1	3	4
Total	16,855	66	99	2	4	171

Cuadro 2. Datos pre-existent, obtenidos en muestreos realizados de julio del 2001 a marzo del 2003 en CAPA sur, junto a caminos sin dosel (datos parciales reportados por Gutiérrez-Granados 2003 y por Fortes-Corona 2004).

Zona	Esfuerzo de muestreo (trampas-noche)	Capturas de <i>O. c. cozumelae</i>	Capturas de <i>R. spectabilis</i>	Capturas de <i>M. musculus</i>	Capturas de <i>R. rattus</i>	Total por sitio
CAPA sur	35,673	756	56	0	0	812

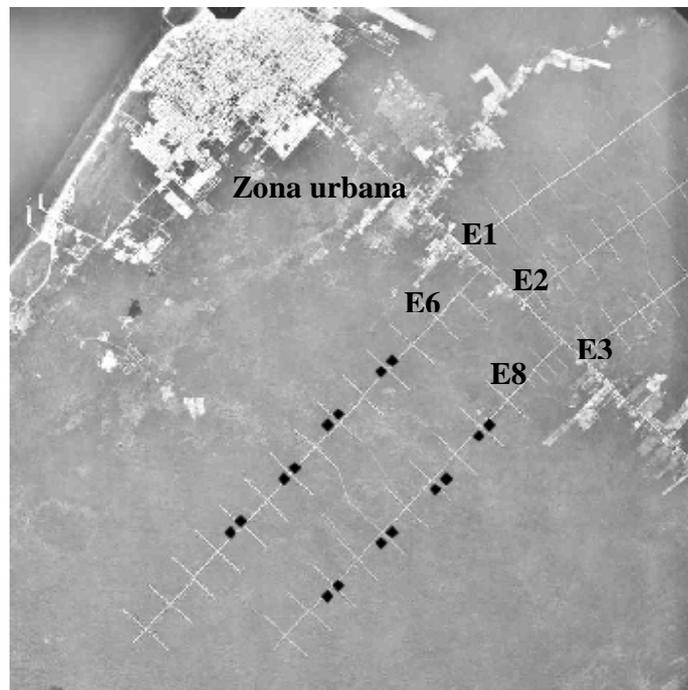


Figura 2. Ubicación de parcelas de muestreo en la zona sur de CAPA, Isla Cozumel (fotografía aérea tomada en febrero 2000).

Dividí cada parcela en cuatro cuadrantes clasificados según el número de bordes adyacentes (Figura 3): un cuadrante “esquina” (bordeado en dos de sus lados por caminos); dos cuadrantes “1 borde” (con un solo camino adyacente); y un cuadrante “interior” (sin bordes adyacentes). Los bordes de los cuadrantes “1 borde” presentaban distintas orientaciones dependiendo de si eran adyacentes al eje (camino principal) o a los cruces (caminos menores)

(Figura 2). Para tener un esfuerzo de muestreo equivalente entre los distintos tipos de cuadrantes en los análisis, únicamente utilicé los datos de los cuadrantes adyacentes al camino principal (eje), y deseché los de los cuadrantes adyacentes a los caminos menores (cruces). Para estandarizar el número de trampas por cuadrante no utilicé los datos de la fila y la columna centrales de cada parcela, por lo que el número de trampas por cuadrante fue de nueve (3 x 3 trampas).

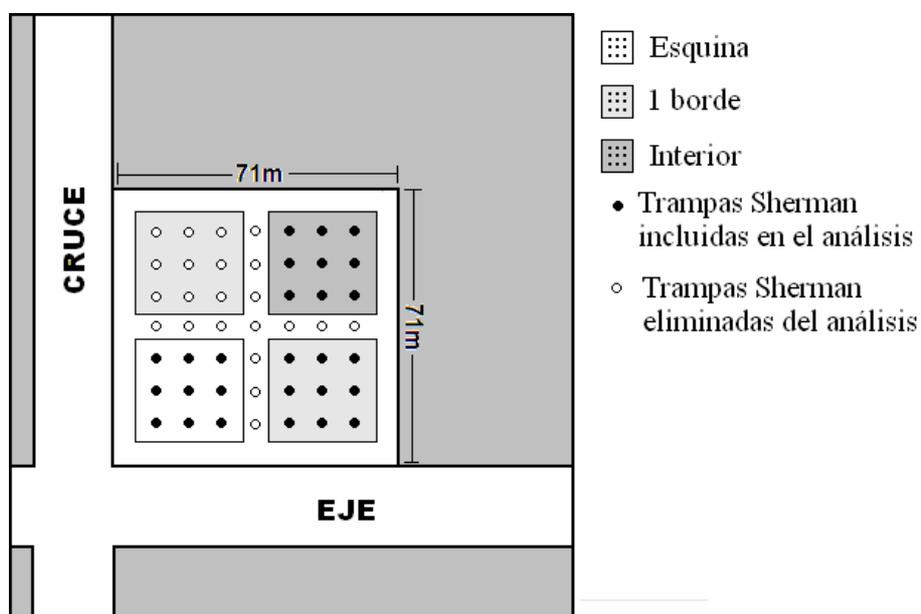


Figura 3. División de las parcelas para el análisis de datos en cuadrantes clasificados según el número de bordes adyacentes.

Los muestreos se realizaron por un equipo de trabajo en cada parcela durante tres días de cada mes de julio 2001 a marzo 2002 (datos parciales reportados por Gutiérrez-Granados 2003) y de agosto 2002 a marzo 2003 (datos parciales reportados por Fortes-Corona 2004). El cebo utilizado en las trampas consistió en una mezcla de avena, crema de cacahuate y vainilla. Las trampas se activaban por la tarde del día inicial de trampeo y se revisaban diariamente por la mañana. Los individuos capturados se midieron (largo total, largo de cola, largo de pata trasera,

largo de oreja) y pesaron, se determinó su sexo, su clase de edad (juvenil, adulto) y su estado reproductivo (activo cuando se observaron testículos escrotados en machos y tetillas desarrolladas y/o vulva abierta en hembras; inactivo en ausencia de estas características). Cada individuo fue marcado mediante la técnica de ectomización de falanges (Jones *et al.* 1996), y se registró la localización de la trampa en donde fue capturado.

5.3 Análisis de datos

5.3.1 Variables dependientes

Los parámetros que consideré como variables dependientes en este estudio fueron la abundancia, la masa corporal, la condición corporal, la proporción de edades, de sexos y el estado reproductivo.

La abundancia la estimé con el número total de capturas de ratones en cada uno de los cuadrantes. La masa corporal se obtuvo promediando el peso (en gramos) de todos los ratones capturados por cuadrante. Este parámetro es comúnmente usado en estudios sobre efectos de borde y es útil para realizar comparaciones; sin embargo, se ve afectado por el tamaño corporal del individuo, y éste a su vez por la edad y el sexo de cada ratón. Por lo tanto, además de la masa, estimé la condición corporal, un índice que toma en cuenta tanto el peso como el tamaño de los individuos. Para estimar la condición corporal de los individuos realicé una regresión lineal en SYSTAT 11 (2004) de la masa corporal y la longitud total (como índice de tamaño corporal) de cada roedor (excluyendo a los juveniles); cuando los datos no se ajustaron a una distribución normal fueron transformados a escala logarítmica. Los residuales fueron usados como indicadores de la condición corporal de cada individuo (Schulte-Hostedde *et al.* 2001). Estos

valores se promediaron por cuadrante. Un valor positivo en el índice obtenido significa que los individuos están en buena condición corporal (*v. gr.* alto contenido de agua, proteínas, grasas), y uno negativo implica una mala condición corporal.

La proporción de edades la calculé dividiendo el número de capturas de individuos de cada grupo de edad (adultos, juveniles) entre el total de capturas en cada cuadrante. Debido a que los datos recolectados durante el primer periodo de muestreo (2001-2002) no contaban con una clasificación de edad de los individuos, realicé un análisis discriminante en Minitab 13.32 (2000). Con él calculé funciones discriminantes a partir de los datos recolectados durante el segundo periodo (2002-2003) (que sí fueron clasificados en el campo) y determiné a qué grupo pertenecían las observaciones del primer periodo de muestreo. Las funciones más adecuadas para predecir el grupo de edad fueron la masa corporal, la longitud del cuerpo y la longitud de oreja.

La proporción de sexos la calculé dividiendo el número de capturas de individuos de cada sexo (macho, hembra) entre el total de capturas en cada cuadrante. La proporción de estados reproductivos la calculé de manera semejante, es decir, el número de capturas de individuos reproductivamente activos (o inactivos) entre el total de capturas en cada cuadrante.

5.3.2 Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos los realicé mediante Modelos Lineales Generalizados con el programa estadístico GLIM 3.77 (1985). En el caso de la abundancia, la masa corporal, y la condición corporal, el único factor que evalué fue el número de bordes adyacentes a cada cuadrante: dos en las esquinas, uno en “1 borde” y cero en interior. En el caso de las variables binomiales (proporción de edades, sexos y estado reproductivo) evalué el factor clase de edad, sexo y estado reproductivo (ratón), respectivamente, el número de bordes adyacentes (borde) y la interacción

entre estos factores (ratón x borde). Consideré que había un efecto de borde cuando hubo una interacción significativa entre el número de bordes adyacentes y la variable correspondiente (clase de edad, sexo, estado reproductivo). Cuando la variable analizada fue discreta (número de capturas) utilicé un análisis de devianza con una distribución aproximada a χ^2 y un error Poisson. Para las variables con distribución continua (masa y condición corporal) utilicé una distribución F y un error normal. Cuando las variables estaban expresadas en proporciones (de edad, de sexos, de estado reproductivo) la distribución fue aproximada a χ^2 y el error que utilicé fue el binomial (Crawley 1993, 2002). Cuando hubo sobre-dispersión de los datos, ésta fue corregida; en los casos de correcciones por sobre-dispersión con error binomial, utilicé una distribución F y no χ^2 para evaluar la significancia (Crawley 1993, 2002).

Todos los análisis se realizaron teniendo un $N = 16$, ya que cada cuadrante fue una muestra independiente y las repeticiones se obtuvieron promediando los datos de cada uno de los cuadrantes de cada parcela. Utilicé un valor de significancia de $\alpha = 0.05$; la medida de variabilidad reportada en todos los casos es el error estándar.

6. RESULTADOS

6.1 Efecto de borde sobre la abundancia

Se realizaron un total de 401 capturas de *O. c. cozumelae* y 26 de *R. spectabilis*. El número de capturas de *O. c. cozumelae* fue mayor en los cuadrantes bordeados por uno y dos caminos que en interiores (Figura 4); sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas ($\chi^2 = 1.52$, gl = 2, $P = 0.470$). El número de capturas de *R. spectabilis* fue menor en las esquinas que en los cuadrantes con un borde y los de interior (Figura 5), pero estas diferencias tampoco fueron significativas ($\chi^2 = 2.61$, gl = 2, $P = 0.270$).

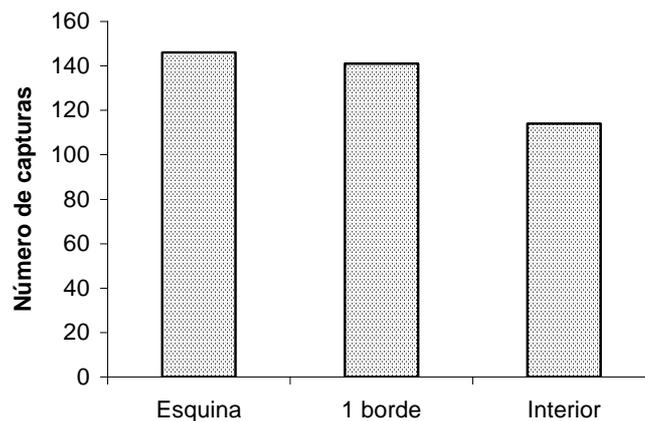


Figura 4. Número de capturas de *O. c. cozumelae* en cuadrantes con distinto número de bordes adyacentes.

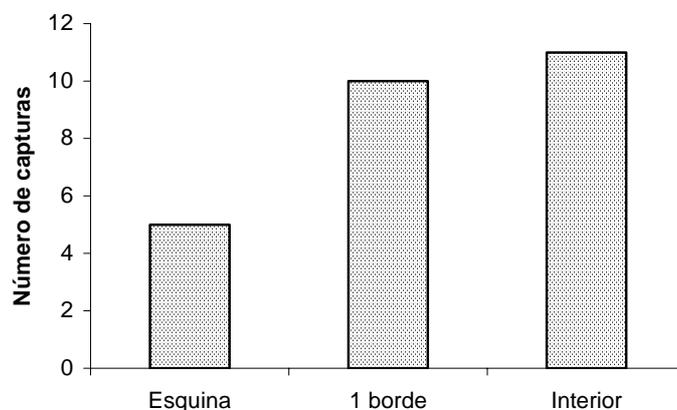


Figura 5. Número de capturas de *R. spectabilis* en cuadrantes con distinto número de bordes adyacentes.

6.2 Efecto de borde sobre la masa y la condición corporal

La masa corporal promedio de *O. c. cozumelae* no varió dependiendo del número de bordes adyacentes ($F = 0.38$, $gl = 2$, 78 , $P = 0.685$; Figura 6). En el caso de *R. spectabilis* tampoco hubo diferencias en la masa corporal entre cuadrantes con distinto número de bordes ($F = 0.371$, $gl = 2$, 27 , $P = 0.694$; Figura 7).

Los valores de condición corporal de los roedores de ambas especies presentaron una gran variación y no encontré diferencias significativas en la condición corporal global de *O. c. cozumelae* ($F = 1.17$, $gl = 2$, 46 , $P = 0.320$; Figura 8) ni de *R. spectabilis* ($F = 0.265$, $gl = 2$, 23 , $P = 0.765$; Figura 9) entre los cuadrantes con distinto número de bordes. Sin embargo, un análisis más detallado que muestra la condición corporal de cada sexo por cuadrante indica que los machos de *O. c. cozumelae* tienen una mejor condición corporal que las hembras en los cuadrantes de esquina y 1 borde ($F = 7.48$, $gl = 1$, 82 , $P = 0.008$; Figura 10). En el caso de *R. spectabilis* no existen diferencias por sexo en la condición corporal ($P > 0.05$; Figura 11). Al analizar la condición corporal por estado reproductivo no hubo diferencias entre individuos activos e inactivos ni tampoco hubo diferencias entre cuadrantes con distinto número de bordes adyacentes ni para *O. c. cozumelae* ($P > 0.05$; Figura 12) ni para *R. spectabilis* ($P > 0.05$; Figura 13).

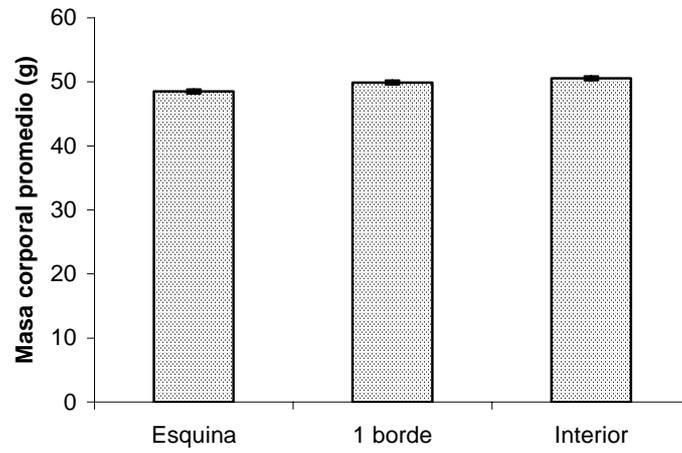


Figura 6. Masa corporal (media \pm error estándar) de *O. c. cozumelae* en cuadrantes con distinto número de bordes adyacentes.

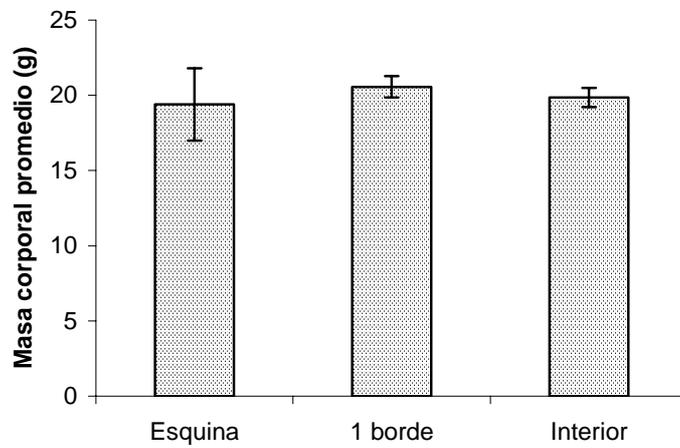


Figura 7. Masa corporal (media \pm error estándar) de *R. spectabilis* en cuadrantes con distinto número de bordes.

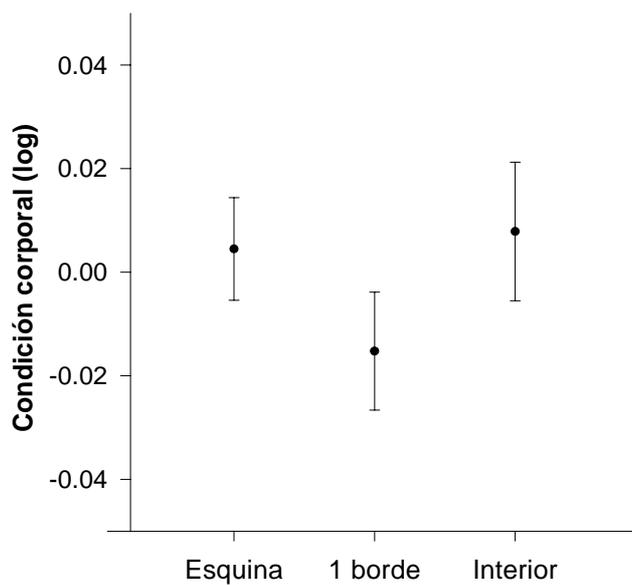


Figura 8. Condición corporal (media \pm error estándar) en escala logarítmica de *O. c. cozumelae* en cuadrantes con distinto número de bordes adyacentes.

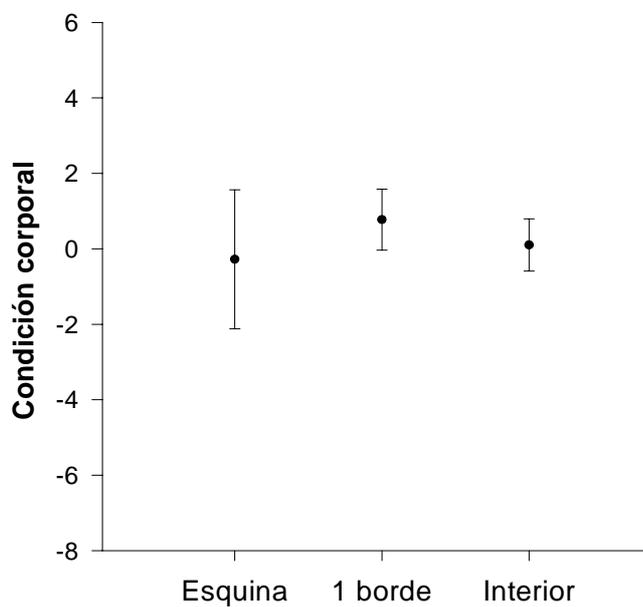


Figura 9. Condición corporal (media \pm error estándar) de *R. spectabilis* en cuadrantes con distinto número de bordes adyacentes.

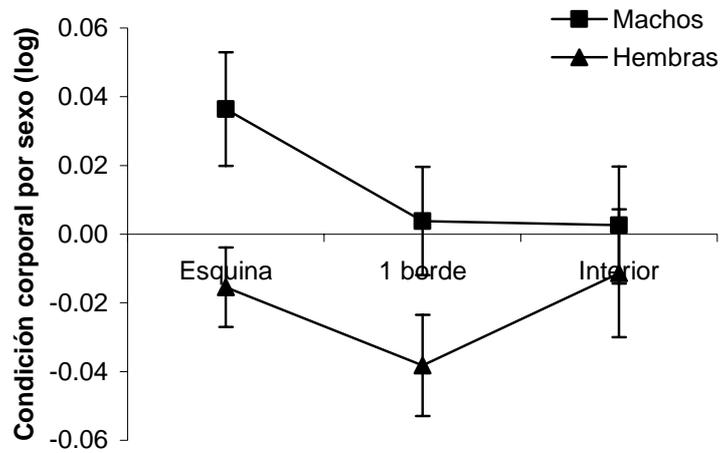


Figura 10. Condición corporal en escala logarítmica (media \pm error estándar) de ambos sexos de *O. c. cozumelae* en cuadrantes con distinto número de bordes adyacentes.

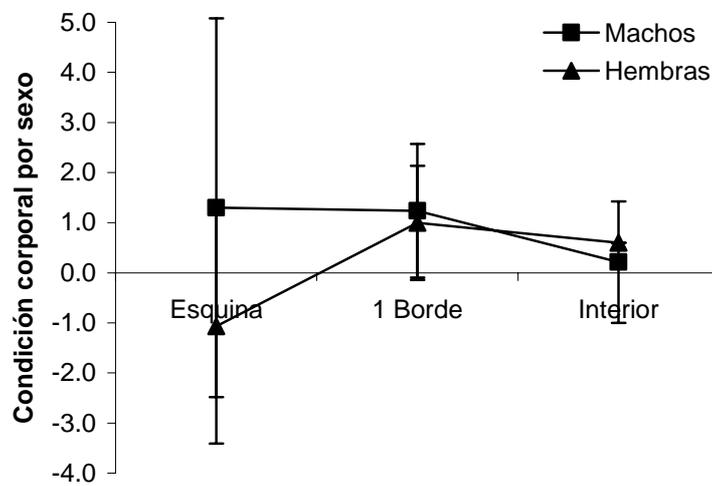


Figura 11. Condición corporal (media \pm error estándar) por sexo de *R. spectabilis* en cuadrantes con distinto número de bordes adyacentes.

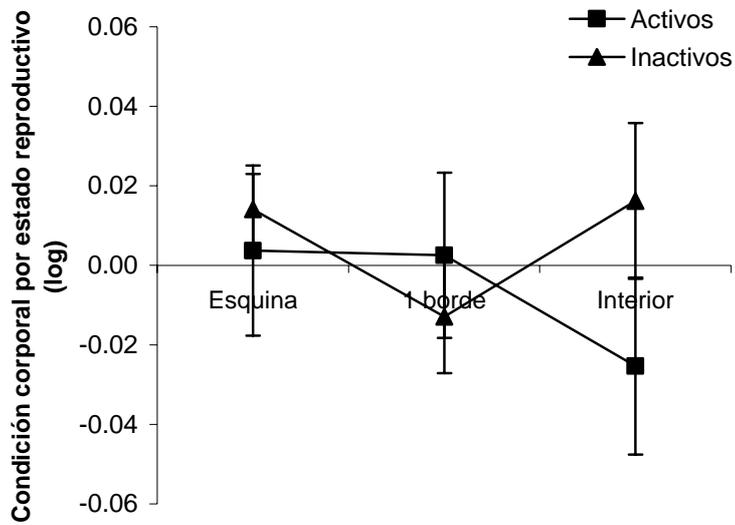


Figura 12. Condición corporal en escala logarítmica (media \pm error estándar) de adultos reproductivamente activos e inactivos de *O. c. cozumelae* en cuadrantes con distinto número de bordes adyacentes.

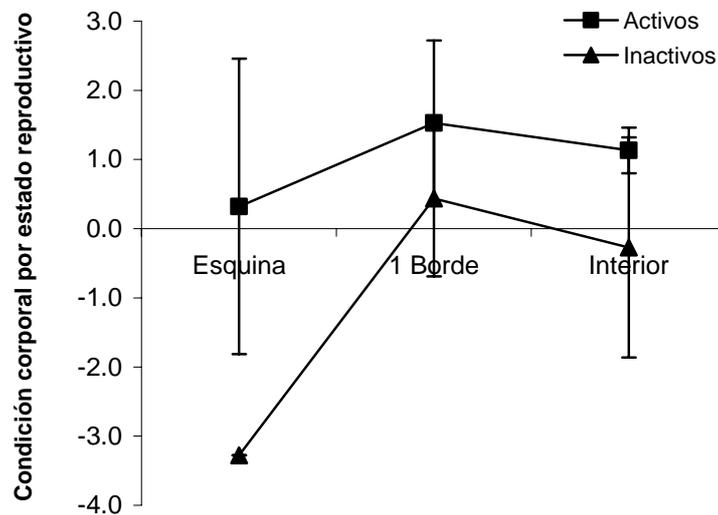


Figura 13. Condición corporal (media \pm error estándar) por estado reproductivo de *R. spectabilis* en cuadrantes con distinto número de bordes adyacentes.

6.3 Efecto de borde sobre la proporción de edades y de sexos

Los individuos de *O. c. cozumelae* se distribuyeron diferencialmente dentro de las parcelas dependiendo de su edad, ya que los adultos estuvieron agregados en los cuadrantes de interior, mientras que los juveniles fueron más abundantes en los cuadrantes adyacentes a los bordes (Figura 14). Estas diferencias fueron estadísticamente significativas ($F = 12.88$, $gl = 5, 88$, $P < 0.001$).

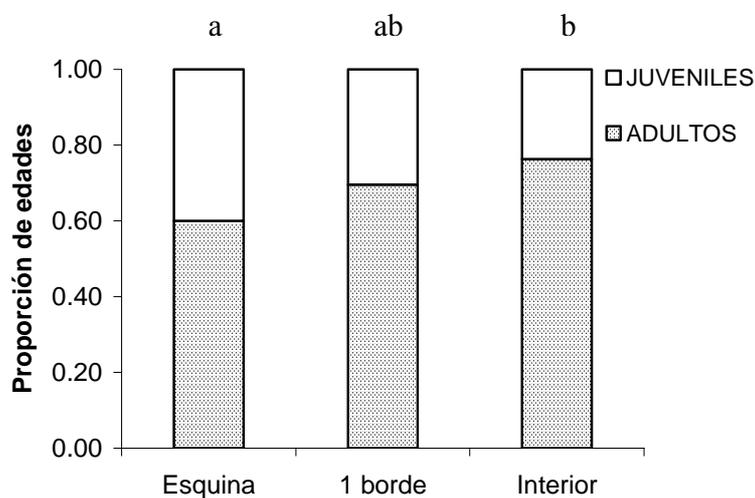


Figura 14. Proporción de edades de *O. c. cozumelae* según el número de bordes adyacentes.

La proporción de edades de *R. spectabilis* fue inversa a la de *O. c. cozumelae*, ya que los individuos adultos de esta especie se concentraron en las esquinas, mientras que los juveniles fueron capturados solamente en los cuadrantes con un borde adyacente y de interior (en mayor proporción en estos últimos; Figura 15). Estas diferencias fueron estadísticamente significativas ($\chi^2 = 10.72$, $gl = 4$, $P = 0.030$).

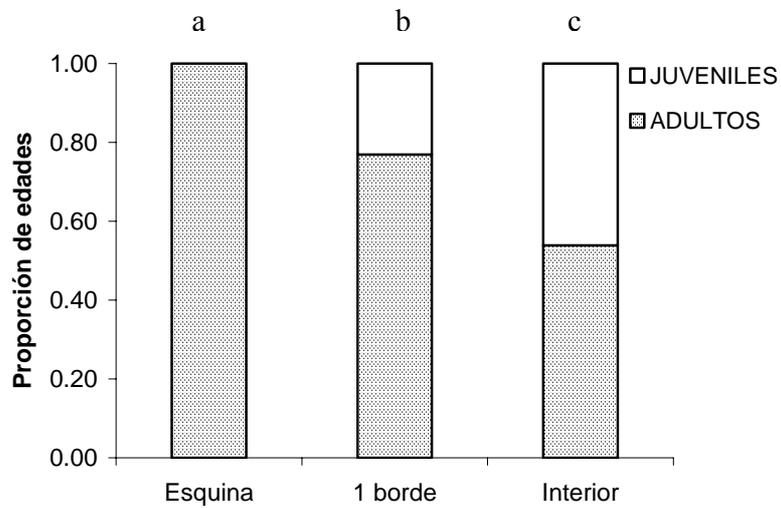


Figura 15. Proporción de edades de *R. spectabilis* según el número de bordes adyacentes.

La proporción de sexos de *O. c. cozumelae* presentó diferencias significativas con relación al número de bordes adyacentes. La proporción de machos fue mayor en los cuadrantes de interior y de un borde que en los de esquina ($F = 4.5$, $gl = 5$, 88 , $P = 0.001$; Figura 16). En el caso de *R. spectabilis* no hubo diferencias en la proporción de sexos entre los distintos cuadrantes ($\chi^2 = 4.5$, $gl = 5$, $P = 0.480$; Figura 17).

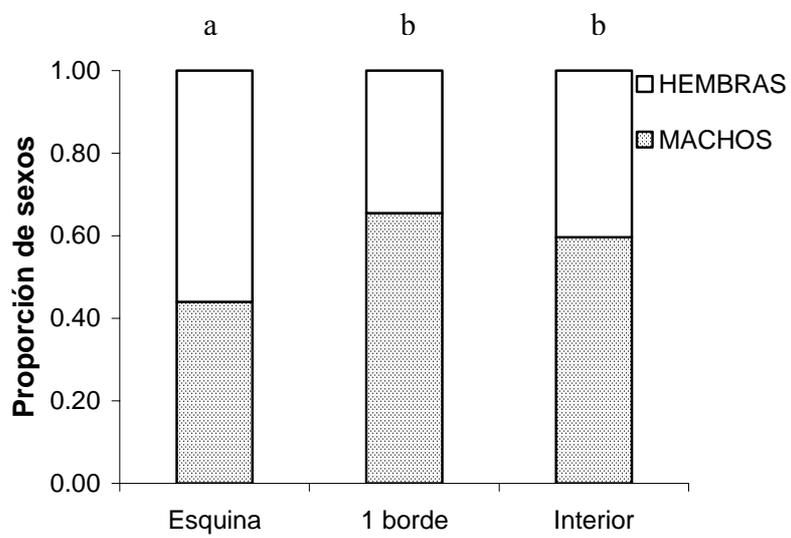


Figura 16. Proporción de sexos de *O. c. cozumelae* según el número de bordes adyacentes.

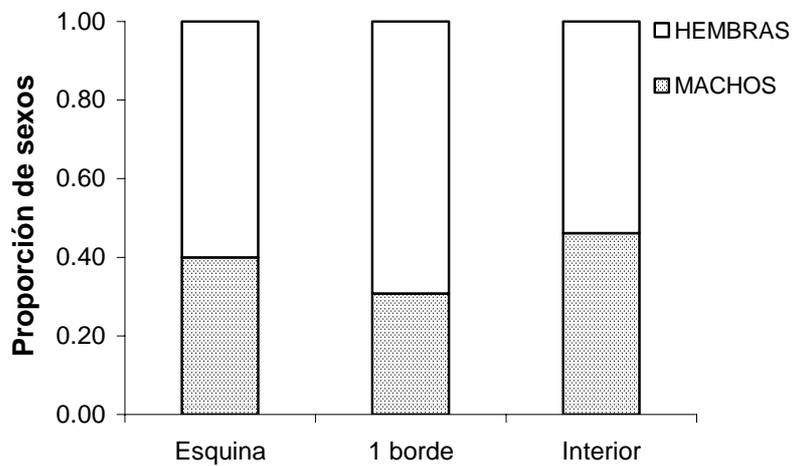


Figura 17. Proporción de sexos de *R. spectabilis* según el número de bordes adyacentes.

Un análisis más detallado que muestra conjuntamente la distribución de clases de edad y sexos según el número de bordes adyacentes muestra que, en el caso de *O. c. cozumelae*, los machos adultos son el único grupo que conserva un patrón de distribución claro y definido, siendo más abundantes en los cuadrantes de un borde e interior que en las esquinas ($F = 6.35$, $gl = 11, 84$, $P < 0.001$). Los juveniles y las hembras adultas no muestran ninguna tendencia de distribución (Figura 18). Las hembras adultas de *R. spectabilis* tuvieron una proporción mayor en las esquinas, mientras que las hembras juveniles estuvieron en mayor proporción en el interior, aunque las diferencias no fueron significativas ($\chi^2 = 16.11$, $gl = 11$, $P = 0.137$). Los machos (adultos y juveniles) no mostraron un patrón de distribución claro (Figura 19).

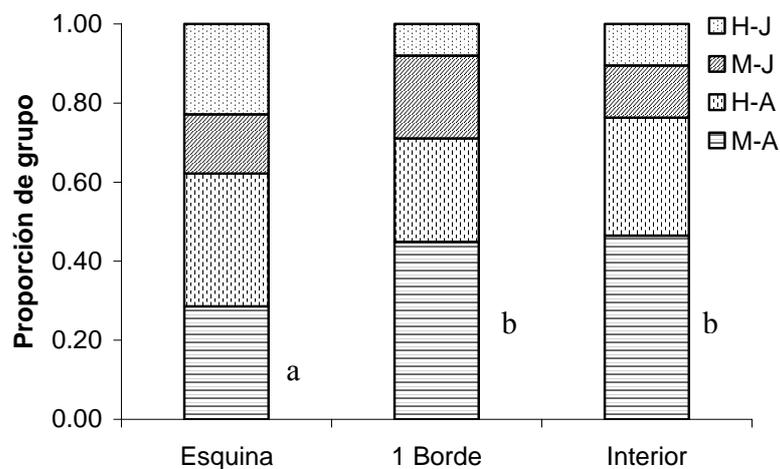


Figura 18. Proporción de clases de edad y sexo de *O. c. cozumelae* según el número de bordes adyacentes. H-J = hembras juveniles, M-J = machos juveniles, H-A = hembras adultas, M-A = machos adultos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre cuadrantes con distinto número de bordes para la clase de edad y sexo correspondiente (en este caso machos adultos).

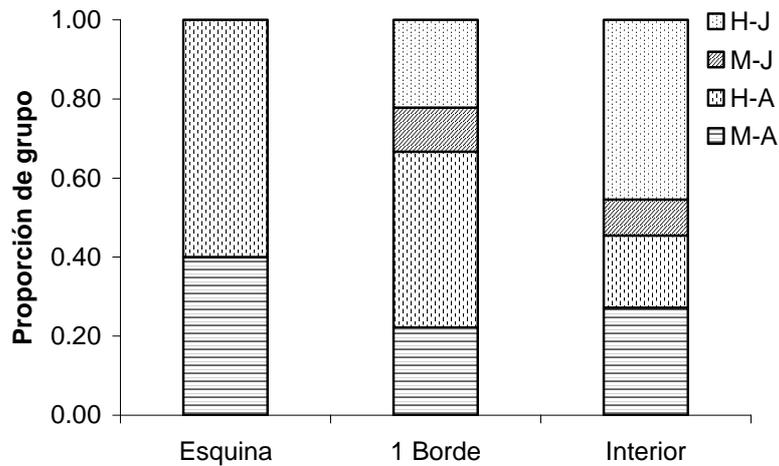


Figura 19. Proporción de clases de edad y sexo de *R. spectabilis* según el número de bordes adyacentes. H-J = hembras juveniles, M-J = machos juveniles, H-A = hembras adultas, M-A = machos adultos.

6.4 Efecto de borde sobre el estado reproductivo

Oryzomys couesi cozumelae no mostró diferencias significativas en la proporción de individuos reproductivos entre los distintos tipos de cuadrantes ($F = 2$, $gl = 5$, 82 , $P = 0.087$; Figura 20). *R. spectabilis*, en cambio, sí mostró una tendencia clara y diferencias significativas en la proporción de adultos reproductivos en cada cuadrante; ésta fue mayor en las esquinas y en los cuadrantes con un borde adyacente y que en el interior ($\chi^2 = 11.63$, $gl = 4$, $P = 0.020$; Figura 21).

La proporción de adultos reproductivamente activos de *O. c. cozumelae* no varió en los distintos cuadrantes ni en machos ni en hembras ($F = 1.53$, $gl = 11$, 92 , $P = 0.134$; Figura 22). En cambio, para *R. spectabilis* se observaron hembras reproductivamente activas sólo en las esquinas y en 1 borde, mas no en los cuadrantes de interior (diferencias significativas). Los machos adultos inactivos se capturaron en mayor proporción en el interior que en 1 borde y no se capturaron en

las esquinas ($\chi^2 = 22.73$, $gl = 11$, $P = 0.019$; Figura 23). Las proporciones no difirieron entre cuadrantes ni para los machos activos ni para las hembras inactivas de esta especie.

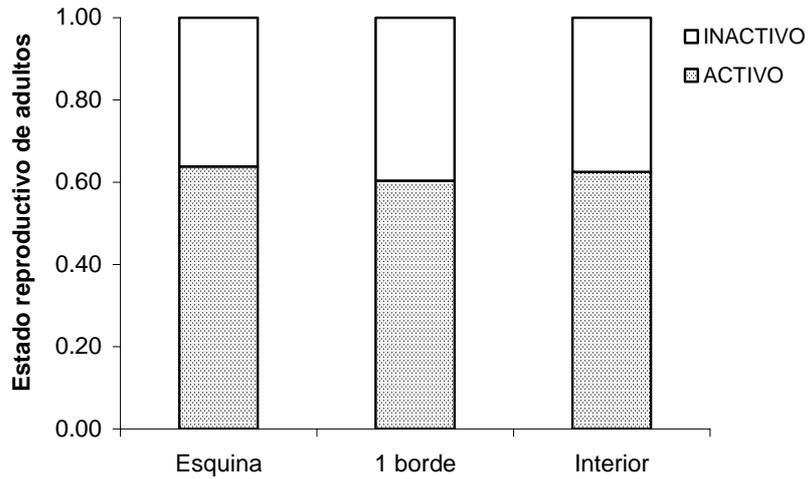


Figura 20. Proporción de estado reproductivo de adultos de *O. c. cozumelae* según el número de bordes adyacentes.

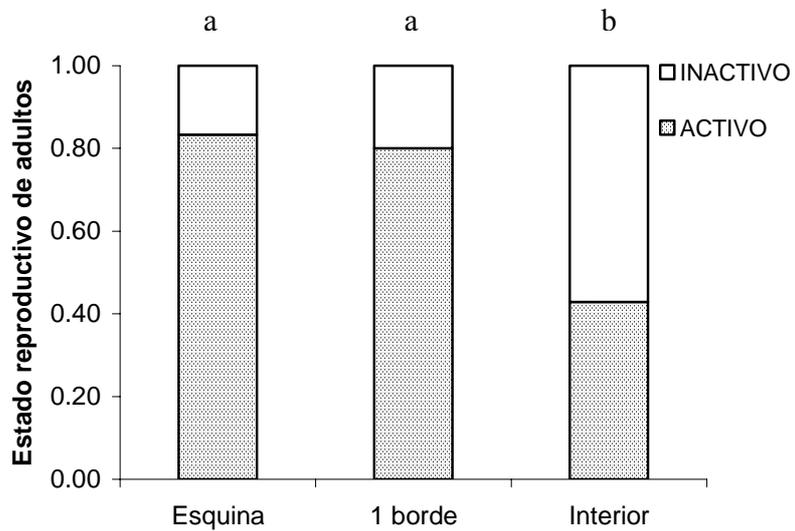


Figura 21. Proporción de estado reproductivo de adultos de *R. spectabilis* según el número de bordes adyacentes.

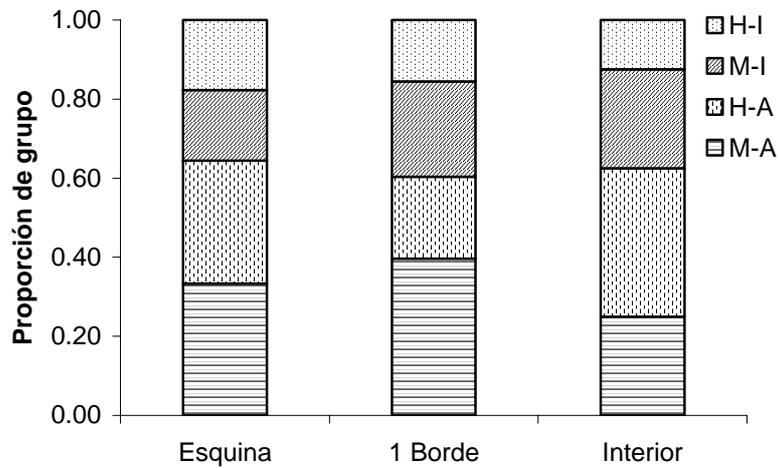


Figura 22. Proporción de estado reproductivo de adultos de *O. c. cozumelae* según su sexo en cuadrantes con distinto número de bordes adyacentes. H-I = hembras inactivas, M-I = machos inactivos, H-A = hembras activas, M-A = machos activos.

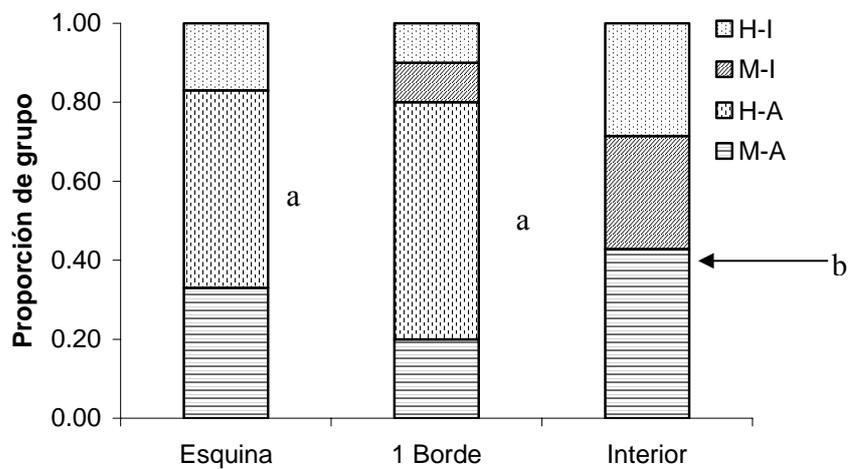


Figura 23. Proporción de estado reproductivo de adultos de *R. spectabilis* según su sexo en cuadrantes con distinto número de bordes adyacentes. H-I = hembras inactivas, M-I = machos inactivos, H-A = hembras activas, M-A = machos activos. Hubo diferencias significativas en la proporción de hembras reproductivamente activas entre esquina y 1 borde con el cuadrante de interior (diferencias indicadas con letras). También la proporción de machos inactivos fue significativamente distinta entre los tres cuadrantes (no se muestran las letras).

7. DISCUSIÓN

Oryzomys couesi cozumelae y *Reithrodontomys spectabilis* mostraron respuestas distintas al número de bordes adyacentes en las variables sociales y biológicas consideradas en este estudio (Cuadro 3). A continuación se discute la relevancia de estos patrones.

Cuadro 3. Efectos de borde provocados por caminos sobre variables biológicas y sociales de *O. c. cozumelae* y *R. spectabilis*. NS = Diferencias no significativas, J = juveniles, A = adultos, M = machos, H = hembras, RA = reproductivamente activos, RI = reproductivamente inactivos.

Variable dependiente	<i>O. c. cozumelae</i>			<i>R. spectabilis</i>		
	Esquina	1 Borde	Interior	Esquina	1 Borde	Interior
<u>Biológica:</u>						
Abundancia	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Masa corporal	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Condición corporal	NS ^a	NS ^a	NS	NS	NS	NS
<u>Social:</u>						
Proporción de edades	J < A ^b	J << A ^b	J <<< A ^b	J <<< A	J << A	J < A
Proporción de sexos	M < H	M > H	M > H	NS	NS	NS
Estado reproductivo	NS	NS	NS	RA >> RI ^c	RA >> RI ^c	RA < RI ^c

^aNo hubo diferencias significativas en la condición corporal global entre cuadrantes, pero sí entre machos y hembras (la condición corporal de los machos fue significativamente mejor que la de las hembras en los cuadrantes de esquina y 1 borde; en interior no hubo diferencias entre sexos).

^bParticularmente, más machos adultos en interior y un borde.

^cParticularmente, más hembras activas en esquina y un borde.

7.1 Efectos de borde sobre la abundancia

Los individuos de *O. c. cozumelae* fueron capturados mayoritariamente en los cuadrantes cercanos al camino (esquina y un borde), mientras que el número de capturas fue menor en el interior (aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas); ello sugiere una

preferencia por la cercanía a zonas perturbadas, probablemente por ser un roedor generalista (Wolfe 1982). Engstrom *et al.* (1989) reportaron que *O. c. cozumelae* es común en el bosque secundario y que no fue capturado en bosque primario. Otras especies de roedores generalistas (*v. gr. Peromyscus leucopus*) han mostrado el mismo patrón de distribución con respecto a los bordes que *O. c. cozumelae* (Nupp y Swihart 1998, Anderson *et al.* 2003, Wilder y Meikle 2005). Es posible que la mayor complejidad vegetal que existe en los bordes (Anderson *et al.* 2003, Wilder y Meikle 2005) provea de una mayor cantidad (o mejor calidad) de alimento primario (frutas, semillas, artrópodos) y secundario (*v. gr.* insectos) para roedores generalistas y que esto permita una mayor abundancia de individuos en estas zonas (Wilder y Meikle 2005). Sin embargo, en el estudio realizado por Gutiérrez-Granados (2003) en Cozumel no se encontró relación entre la abundancia de *O. c. cozumelae* y variables como la disponibilidad de refugio, cobertura vegetal del sotobosque, cantidad de semillas removidas o densidad de árboles. La abundancia de individuos se relacionó positivamente con la riqueza de morfoespecies de plántulas y la biomasa de semillas (que pueden proporcionar una mayor variedad y cantidad de alimento; Gutiérrez-Granados 2003, Gutiérrez-Granados y Cuarón, datos no publicados). El número de especies de plántulas varía inversamente con el número de bordes de un fragmento (Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003), pero el reclutamiento de plántulas es mayor cerca de los bordes jóvenes (Bierregaard *et al.* 1992), lo que podría relacionarse con la distribución observada de *O. c. cozumelae*. Algunos autores han propuesto que una mayor disponibilidad de alimento promueve la reproducción, lo cual puede contribuir a que haya una alta densidad poblacional de roedores generalistas (Vessey 1987, Boutin 1990). Sin embargo, los resultados de este estudio muestran que no hubo diferencias en la proporción de adultos reproductivos de *O. c. cozumelae* entre cuadrantes con diferente número de bordes adyacentes. Es posible que otras variables relacionadas, como el número de crías por camada (lo que no fue medido en este

estudio), si se vean afectadas por la disponibilidad de alimento y esto a su vez por la cercanía a los bordes y que ello pueda contribuir a explicar la mayor abundancia de individuos cerca de los bordes.

Reithrodontomys spectabilis está reportado también como un ratón generalista (Engstrom *et al.* 1989, Reid 1997), pero mostró una tendencia inversa a la de *O. c. cozumelae* y fue capturado principalmente en el interior de la selva (en comparación con sitios adyacentes a bordes). Esto indica una preferencia por las zonas más alejadas de los bordes y menos perturbadas. A pesar de que Reid (1997) lo reporta como abundante en los bordes de selva baja, los resultados de este estudio muestran que son más abundantes en el interior.

El tráfico vehicular de los caminos estudiados en esta investigación fue casi nulo, por lo que no debe ser considerado como un factor causal de la evasión del borde por parte de *R. spectabilis*. Dados sus hábitos semiarborícolas (Reid 1997), es factible que su distribución esté relacionada con la estructura de la vegetación, ya que en las cercanías de los bordes los árboles presentan un menor diámetro a la altura del pecho (DAP), mientras que en el interior los árboles son más gruesos y más altos (Barillas-Gómez 2007).

La fobia lunar que muestra esta especie (Fortes-Corona 2004) se asocia normalmente con una estrategia para evitar la depredación (Daly *et al.* 1992), ya que la luminosidad nocturna hace a los roedores más conspicuos y vulnerables ante algunos depredadores (Kotler 1984). Esta característica puede también explicar el hecho de que se hayan capturado menos individuos de *R. spectabilis* en las zonas cercanas a los bordes; es decir, los caminos presentan una apertura de dosel que permite una mayor incidencia de luz en estas zonas, que se esperaría fueran evadidas por este roedor de la misma forma que las noches luminosas. La alteración visual que provocan los caminos y la presencia de depredadores que los utilizan para desplazarse son factores de gran importancia en la evasión de caminos con poco tráfico por parte de algunos animales (Forman y

Alexander 1998). Además, las poblaciones de roedores en fragmentos de bosque con bordes expuestos pueden experimentar elevados niveles de depredación (Brown y Litvaitis 1995). En Norteamérica, por ejemplo, se ha documentado que la depredación por comadrejas (*M. frenata*) en bordes disminuye la supervivencia y el éxito reproductivo de algunos roedores (Morris y Davidson 2000). El hecho de que *O. c. cozumelae* no evite los bordes de la misma forma que *R. spectabilis* puede deberse a que esta especie no presenta fobia lunar, si no que tiene otras estrategias para evitar la depredación, por ejemplo una mayor agresividad, agilidad y rapidez para escapar del ataque de depredadores (obs. pers).

Está documentado que existen depredadores que tienen el potencial de acceder a la selva a través de los caminos (Gibbs 1991). Los depredadores potenciales nativos de la isla que se encuentran en la selva mediana subcaducifolia son los tecolotes (*Otus guatemalae*), búhos (*Asio stygius*) y lechuzas (*Tyto alba*), todos ellos de hábitos nocturnos (Howell y Webb 1995). Entre otras especies nativas de hábitos diurnos, nocturnos, o ambos, se encuentra también una especie de halcón (*Buteo magnirostris*; Macouzet 1997), el mapache enano (*Procyon pygmaeus*), el pizote (*Nasua nelsoni*) y la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*; Cuarón *et al.* 2004). Todas estas especies, al igual que los perros ferales, utilizan con frecuencia los caminos y son depredadores potenciales de roedores. Un análisis de dieta de los perros ferales de Cozumel confirma que consumen roedores (*R. rattus*) cerca de las zonas urbanas (Bautista-Denis 2006); ya que los perros se encuentran presentes también en la selva mediana subcaducifolia, es probable que en estos sitios consuman roedores endémicos. Las boas y otras serpientes también utilizan con frecuencia los caminos para desplazarse o para obtener calor de ellos (ya que incluso durante la noche los caminos emiten calor de la radiación recibida durante el día). La boa también incluye ratones endémicos de la isla en su dieta (González-Baca 2006).

Las poblaciones de los depredadores nativos de Cozumel están severamente deprimidas (Cuarón *et al.* 2004, McFadden 2004, García-Vasco 2005, Cuarón *et al.*, datos no publicados) por lo que la presión de depredación que ellos ejercen sobre los roedores debe ser baja. En cambio, los depredadores exóticos son abundantes y están ampliamente distribuidos en la isla (Bautista-Denis 2006, González-Baca 2006, Romero-Najera *et al. en prensa*). El reducido tamaño poblacional de la mayor parte de la especies nativas (Gutiérrez-Granados 2003, Fortes-Corona 2004, Cuarón *et al.* 2004, McFadden 2004, García-Vasco 2005, González-Baca 2006, Cuarón *et al.*, datos no publicados) sugiere que estos depredadores exóticos no solo compensan la presión por parte de los depredadores nativos, si no que la exceden.

7.2 Efectos de borde sobre la masa y la condición corporal

Ninguna de las dos especies de roedores mostró cambios en su masa corporal con relación al número de bordes adyacentes. Anderson *et al.* (2003) y Wilder y Meikle (2006) tampoco encontraron diferencias en la masa corporal entre hábitat de borde e interior en un estudio con *P. leucopus*, un roedor generalista. Debido a que la masa corporal está estrechamente relacionada con la talla del individuo (a la vez relacionada con su edad y sexo) en este estudio se evaluó también la condición corporal de cada roedor. Este parámetro se refiere al estado energético y a la cantidad de reservas (grasas, proteínas, agua) de un animal, independientemente de su tamaño corporal (Schulte-Hostedde *et al.* 2001). En los mamíferos la cantidad de tejido metabolizable que posea un animal conlleva importantes consecuencias, como mayor probabilidad de supervivencia y éxito reproductivo (Schulte-Hostedde *et al.* 2001). En general, los análisis de condición corporal de *O. c. cozumelae* y *R. spectabilis* muestran que no hay diferencias con relación al número de bordes adyacentes. Sólo se observó que los machos de *O. c. cozumelae* que

se encuentran en los cuadrantes adyacentes a bordes están en una mejor condición corporal que las hembras de estos sitios, pero esta diferencia no existió en los cuadrantes de interior. Esto sugiere que puede haber algún tipo de dominancia de los machos adultos sobre las hembras en el caso de *O. c. cozumelae*, pero no en el caso de *R. spectabilis*. Estos patrones pudieran ser consistentes con una estructura poligínica en el caso de *O. c. cozumelae*, mientras que en el caso de *R. spectabilis* puede ser monogámica. Esta es una hipótesis para poner a prueba en el futuro.

7.3 Efectos de borde sobre la proporción de edades y de sexos

El hecho de que las hembras y los juveniles de *O. c. cozumelae* se encuentren en mayor proporción cerca de los bordes difiere de los resultados de Anderson *et al.* (2003), quienes no encontraron ninguna diferencia en la proporción de adultos o de sexos de *P. leucopus*. En cambio, concuerda con los resultados de Wilder y Meikle (2005, 2006), quienes encontraron una mayor proporción de hembras reproductivas y un mayor número de crías de *P. leucopus* en los bordes que en el interior. En el caso de *O. c. cozumelae* el patrón encontrado puede tener varias explicaciones.

Es posible que exista un efecto social en el que las hembras “seleccionan” los cuadrantes cercanos a los bordes. En otras especies de roedores, como las poblaciones ferales de *Mus musculus*, las hembras son más selectivas en cuanto a hábitat que los machos (Torre-Corominas 2004). Si los bordes son “seleccionados” por las hembras de *O. c. cozumelae* es posible que ofrezcan una mayor calidad de recursos y que representen un mejor hábitat, más productivo (probablemente por eso hay una mayor proporción de juveniles), aunque probablemente con una

elevada depredación (debida a la cercanía del camino) que aumentaría los costos de seleccionar estos cuadrantes.

Una hipótesis más probable es que sean los machos quienes “seleccionen” los cuadrantes alejados de los bordes y que, al ser significativamente más grandes y pesados y estar en mejor condición corporal que las hembras (Fortes-Corona 2004), las desplacen por lo menos a ellas (quienes posteriormente tienen crías) y quizás también a los jóvenes. Esto concuerda con el hecho de que son precisamente los machos adultos los únicos que muestran una tendencia de distribución clara, presentando una menor proporción en las esquinas y hace suponer que ellos “eligen” el lugar, dejando que las hembras y los juveniles se distribuyan sin preferencia en el resto del hábitat disponible, presumiblemente de menor calidad. Por otro lado, si ambos sexos eligen preferentemente áreas excluyentes (un sexo los bordes y otro el interior), entonces reducen la competencia por recursos entre ellos.

Algunos autores explican el fenómeno de acumulación de juveniles cerca de bordes como un intento de dispersión de estos últimos (Stapp y Polis 2003). Goosem (2000) sugiere que los individuos más móviles y los juveniles pueden verse forzados a dispersarse hacia los bordes, con una densidad poblacional inicialmente baja. Anderson (1989) propone que tanto los machos como las hembras residentes y dominantes, promueven activamente la dispersión de los juveniles. Las hembras de algunas especies de roedores son más territoriales que los machos, y por lo tanto cuando son juveniles se dispersan mayores distancias en busca de territorio (Priotto *et al.* 2004). Si esto fuera así, las hembras y los juveniles (quienes permiten el mantenimiento o crecimiento de la población) quedarían más expuestos a los peligros que representa el camino, por ejemplo a ser depredados.

Otra posible explicación al patrón observado en la distribución por edades y sexos es que exista una depredación diferencial en los bordes, en la que los adultos y machos, al ser más grandes y pesados (y por lo tanto más lentos y notorios) sean presas más fáciles de capturar para los depredadores (nativos o introducidos) que utilizan con frecuencia los caminos, como las aves rapaces y los perros ferales. Sin embargo, durante todo este estudio se mantuvo una proporción global de sexos de 1:1 (Gutiérrez-Granados 2003, Fortes-Corona 2004), lo cual debilita la hipótesis de que exista una depredación diferencial.

En suma, la evidencia disponible sugiere que los machos adultos seleccionan las áreas de interior y desplazan a las hembras y a los juveniles a los bordes. Esto puede reducir la competencia por recursos entre sexos, pero deja más expuestos a las hembras y a los juveniles a la depredación, lo cual puede ser grave desde el punto de vista de conservación de la especie si se considera la actual presión de depredación por especies exóticas (ver arriba).

Reithrodontomys spectabilis no mostró una distribución diferencial por sexos en los cuadrantes. Esto puede deberse a que esta especie no presenta diferencias significativas en el peso y tamaño de machos y hembras (Fortes-Corona 2004), ni tampoco en su condición corporal. Por lo tanto no hay un sexo físicamente dominante que pueda desplazar al otro. Sin embargo, sí hubo una distribución diferencial por edades de *R. spectabilis*, y ésta fue inversa a la de *Oryzomys*. Hubo una marcada preferencia por el hábitat de borde por parte de los adultos. Esto puede deberse a una competencia entre adultos de ambas especies, lo cual ocasionaría que se excluyeran espacialmente (quizás *Oryzomys* desplazando a *Reithrodontomys*). Dado que no se conoce la dieta particular de cada especie y a que ambos géneros son considerados generalistas (Stancampiano y Caire 1995, Reid 1997), es posible que sí compartan elementos importantes que generen una competencia interespecífica y una exclusión parcial entre ellos. La competencia

intraespecífica está documentada (Laurence 1994), pero *R. spectabilis* y *O. c. cozumelae* son roedores muy distintos, tanto morfológicamente como en hábitos, por lo que la distribución diferencial de estas especies podría estar relacionada con diferencias en el nicho que ocupa cada una.

Es necesario llevar a cabo estudios de movilidad de individuos para saber si en efecto existe un desplazamiento de hembras y juveniles del interior hacia los bordes, y de los “nuevos” adultos de los bordes hacia el interior (o viceversa con *Reithrodontomys*). Esto ayudará a determinar que hipótesis explica mejor los patrones de distribución encontrados.

Los cambios observados en la proporción de sexos y clases de edad de las poblaciones de ambas especies pueden ser procesos que a largo plazo lleguen a afectar significativamente la abundancia de los roedores.

7.4 Efectos de borde sobre el estado reproductivo

Los resultados de este estudio muestran que no hubo diferencias en la proporción de adultos reproductivos de *O. c. cozumelae* dependiendo del número de bordes adyacentes, lo cual coincide con lo reportado por Anderson *et al.* (2003) para *P. leucopus*. Pero la fragmentación y la creación de bordes sí pueden alterar la calidad del hábitat de tal manera que las tasas reproductivas se vean afectadas, como lo demuestra otro estudio sobre *P. leucopus*, en el que se observó un aumento en la proporción de hembras reproductivas, número de camadas y tasa de crecimiento en los bordes (Wilder y Meikle 2005). Algo semejante a eso pasó en el caso de *R. spectabilis*, ya que su distribución de adultos reproductivamente activos sugiere que, para esta especie, las condiciones de los bordes propician que los ratones en estado reproductivo los elijan. Este patrón de

distribución se observa particularmente en las hembras reproductivas, lo cual concuerda con los resultados de Wilder y Meikle (2005, 2006) y de Bowers *et al.* (1996).

Una mayor complejidad de la vegetación cerca de los bordes puede asociarse con una mayor densidad y un mayor número de individuos reproductivos, ya que típicamente hay una mayor disponibilidad de alimento para roedores en los bordes (Anderson *et al.* 2003, Wilder y Meikle 2005). Sin embargo, en este estudio el número total de capturas de *R. spectabilis* (hembras y machos de todas las edades) fue menor en los bordes que en el interior. La reproducción puede ser denso-dependiente (Terman 1993, Wilder y Meikle 2006) para algunas especies, y esto podría explicar que *R. spectabilis* tenga más hembras reproductivas en los bordes, donde la abundancia total de individuos es menor. Una mayor disponibilidad de alimento, menor competencia intraespecífica y menores costos de territorialidad en los bordes pueden representar mejores condiciones para la reproducción de las hembras (Bowers *et al.* 1996, Wilder y Meikle 2005). El hecho de que la mayor proporción de individuos reproductivos no vaya acompañado de una mayor abundancia total de individuos en el caso de *R. spectabilis*, podría explicarse también por una mayor depredación en los bordes; así, aunque nazcan más crías, si la depredación o las condiciones ambientales son adversas cerca de los caminos, la mortalidad puede ser tan alta que ocasione una disminución en la abundancia.

7.5 Implicaciones para la conservación y recomendaciones

Los muestreos de ratones endémicos de Cozumel realizados desde 2001 indican que estas especies ya se encontraban en serios problemas de conservación, especialmente *Peromyscus leucopus cozumelae* (que parece ya estar extinto) y *Reithrodontomys spectabilis* (Gutiérrez-

Granados 2003, Fortes-Corona 2004, Cuarón *et al.*, datos no publicados). Los muestreos de campo a partir de mayo de 2004 indican que la situación poblacional de los roedores endémicos ha empeorado desde entonces (sobre todo la de *Oryzomys couesi cozumelae*) y que se requieren acciones de manejo inmediatas para promover su conservación.

La perturbación de hábitat por medio de la construcción y el mantenimiento de caminos puede tener varios efectos sobre las poblaciones de roedores endémicos y sobre el ecosistema. Por ejemplo, puede estar favoreciendo a unas especies sobre otras (Goosem 2000). En el caso de Cozumel, aparentemente a *O. c. cozumelae* sobre *R. spectabilis*. Esto concuerda con el hecho de que los sitios en donde se han capturado más individuos de *R. spectabilis* son zonas de selva sin caminos cercanos, o con caminos cubiertos por dosel (lo cual minimiza los efectos de borde; Goosem 2000), en donde las capturas de *O. c. cozumelae* han sido menores que las de la primera especie. Por otro lado, en sitios donde hay caminos cercanos sin dosel (parcelas en CAPA) las capturas de *O. c. cozumelae* han sido mucho mayores que las de *R. spectabilis* (Gutiérrez-Granados 2003, Fortes-Corona 2004). Hay que considerar, sin embargo, que es posible que exista un efecto de sitio o temporal en estos patrones. Los muestreos en los sitios sin caminos (o con dosel) fueron realizados en otras zonas de la isla y en periodos posteriores al de los muestreos junto a caminos sin dosel (CAPA).

En este trabajo documenté para los ratones endémicos de Cozumel dos de los tipos de efectos de borde propuestos por Murcia (1995): efectos biológicos directos (abundancia, masa y condición corporal) y efectos biológicos indirectos (interacciones interespecíficas entre *O. c. cozumelae* y *R. spectabilis*, presión por depredación). Además, documenté un cuarto tipo de efecto de borde que no había sido considerado en la tipificación de efectos de borde de Murcia (1995). Se trata de un claro efecto social en el que se observaron cambios en la distribución de los

individuos de ambas especies dependiendo de su sexo, su clase de edad y su estado reproductivo. El efecto de la presencia de caminos sobre la proporción de sexos, clases de edad y estado reproductivo puede, a largo plazo, afectar significativamente la abundancia de los roedores endémicos de la isla. El aumento o disminución de los tamaños de las poblaciones de ratones pueden afectar interacciones ecológicas como la depredación de sus presas (artrópodos, moluscos, etc.), plántulas y semillas, o la dispersión de estas últimas por parte de los roedores. Ello puede influir directamente en la composición vegetal y en la regeneración y el mantenimiento de la selva. Esto último es particularmente importante en Cozumel, en donde las perturbaciones naturales, como los huracanes, son frecuentes. Los cambios en las poblaciones de roedores pueden tener efectos sobre la abundancia de especies animales que pueden convertirse en plagas si las poblaciones de sus depredadores naturales (los ratones) disminuyen. Si por el contrario, las poblaciones de roedores se incrementan significativamente, pueden ocasionar que las poblaciones de sus presas disminuyan afectando indirectamente interacciones bióticas como la descomposición de la materia orgánica o la polinización.

Las poblaciones de depredadores nativos de Cozumel, que se alimentan de roedores endémicos, también pueden aumentar o disminuir en respuesta a cambios en la abundancia de estas presas. Los depredadores exóticos pueden beneficiarse de las poblaciones de ratones, y la evidencia disponible indica que estos depredadores están afectando negativamente sus poblaciones (Gutiérrez-Granados 2003, Fortes-Corona 2004, Bautista-Denis 2006, González-Baca 2006). Aunque no es la situación actual, la reducción de las poblaciones de los ratones endémicos pudiera liberar las condiciones para la invasión de las selvas de Cozumel por roedores exóticos (*Rattus spp.* y *Mus musculus*), con consecuencias negativas para la biota nativa.

Con este estudio evalué los efectos de borde ocasionados por caminos relativamente angostos (de 3-4 m de ancho), con muy poco tráfico vehicular. Es de esperarse que los efectos de borde sean más severos en caminos más anchos (Goosem 2000) y más transitados, como la nueva carretera transversal de cuatro carriles (> 17 m de carpeta asfáltica) en Cozumel. Mayores efectos de borde en la proporción de sexos, edades y estado reproductivo pueden hacer que las tendencias observadas en este estudio en la abundancia de ambas especies (que no fueron estadísticamente significativas) se vuelvan significativas. Además, las aves y los pequeños mamíferos son particularmente vulnerables a muerte por atropellamiento en caminos anchos de alta velocidad (Oxley *et al.* 1974, Forman y Alexander 1998). Aunque, por lo general, los atropellamientos no afectan el tamaño poblacional de estos grupos faunísticos, algunas especies amenazadas (como los roedores endémicos de Cozumel) sí disminuyen significativamente sus poblaciones por esta causa (Forman y Alexander 1998). Además, las poblaciones locales pueden declinar cuando la tasa de atropellamientos es mayor que la de reproducción e inmigración (Forman y Alexander 1998). Independientemente de que Cozumel es una isla, dado que *O. c. cozumelae* y *R. spectabilis* son endémicos de Cozumel, es imposible que haya inmigración de otros lugares.

Por lo anterior, es recomendable minimizar la construcción de nuevos caminos o procurar que éstos sean angostos y tratar de mantener la cobertura de dosel sobre los caminos para disminuir variaciones en el microclima y efectos de borde en estas aperturas (Goosem 2000, Laurence 2006). También el mantenimiento de vegetación nativa a las orillas de los caminos y en camellones puede ayudar a disminuir los efectos de borde (Forman y Alexander 1998), facilitando el mantenimiento del dosel sobre los caminos y acortando la distancia a recorrer por los animales que se aventuran a cruzar de un extremo a otro.

8. CONCLUSIONES

La presencia de caminos angostos y sin cobertura de dosel provoca efectos de borde sobre las poblaciones de ratones endémicos de Cozumel. Sin embargo, estos efectos fueron distintos para cada especie y contrastantes entre sí. Los efectos de borde fueron, por lo general, mayores en los cuadrantes con dos bordes adyacentes, que en los cuadrantes con un solo borde.

Los parámetros poblacionales que se vieron significativamente afectados por la presencia de bordes en las poblaciones de *O. c. cozumelae* fueron de tipo social: la proporción de edades y de sexos. Los machos adultos permanecieron principalmente en el interior de selva, mientras que las hembras y juveniles se distribuyeron cerca de los bordes. Además, los machos adultos ubicados junto a bordes tuvieron una mejor condición corporal que las hembras. Aunque esta especie fue generalmente más abundante en cuadrantes expuestos a bordes, las diferencias no fueron significativas, y tampoco lo fueron en el caso de la masa y condición corporal (global) y el estado reproductivo. Esto sugiere que los efectos de borde que sufre esta especie se deben principalmente a factores sociales y no a la disponibilidad de recursos alimenticios. Con la excepción de la proporción de sexos y de clases de edad y la diferencia en la condición corporal entre machos y hembras en los bordes, se confirma la hipótesis propuesta en este trabajo para *Oryzomys couesi cozumelae*, en la que no se esperaba que ninguna de las variables dependientes se viera afectada por la presencia de bordes.

En contraste, *R. spectabilis* mostró alteraciones por la presencia de caminos en la proporción de edades y de individuos reproductivamente activos. La proporción de edades fue totalmente inversa a la que mostró *O. c. cozumelae*, ya que se capturó una mayor proporción de adultos cerca de los bordes y de juveniles en el interior de la selva.

Las hembras reproductivamente activas se concentraron cerca de los bordes. Al contrario de *O. c. cozumelae*, *R. spectabilis* se capturó principalmente en el interior de la selva, por lo que parece ser que evade los bordes. Esta tendencia está de acuerdo con la hipótesis planteada, pero no de forma significativa. El resto de las variables consideradas (la masa, la condición corporal y la proporción de sexos) se comportaron de acuerdo con la hipótesis propuesta, ya que no hubo diferencias debidas a la exposición al borde provocado por caminos. Por lo tanto, los efectos de borde sobre esta especie también parecen deberse a factores sociales más que a la disponibilidad de recursos.

Los contrastes entre las respuestas de ambas especies a la presencia de bordes pueden deberse a diferencias en los requerimientos de cada especie, o a competencia y exclusión espacial entre ellas (si es que comparten recursos).

Los efectos sociales (distribución diferencial por sexos, clases de edad y estado reproductivo) observados en las poblaciones de *O. c. cozumelae* y *R. spectabilis* son un tipo de efecto de borde que no había sido considerado en la tipificación de efectos de borde de Murcia (1995). Estos efectos pueden ser procesos que a largo plazo originen cambios significativos en la abundancia de estos roedores.

Las causas de los patrones observados en los parámetros poblacionales de los roedores endémicos de Cozumel son inciertas, pero es probable que cambios en la estructura vegetal, disponibilidad diferencial de alimento y la presencia de depredadores (principalmente introducidos) sean factores determinantes. Debe considerarse que los patrones encontrados pueden no ser procesos naturales en la isla, ya que suceden en un contexto en el que las especies de depredadores exóticos son un componente destacado del sistema en el que habitan las especies de estudio.

Los efectos de los caminos sobre las poblaciones de roedores endémicos de Cozumel pueden a su vez estar afectando interacciones bióticas importantes para el mantenimiento de los procesos ecológicos y los ecosistemas de la isla.

Finalmente, es altamente probable que los efectos aquí observados sean mayores en caminos más anchos y con más tráfico. Por lo tanto es importante minimizar la ampliación de caminos y la construcción de nuevas vías, así como tomar en cuenta las recomendaciones mencionadas en este trabajo para atenuar los efectos de borde.

9. LITERATURA CITADA

- Anderson, P. K. 1989. Dispersal in Rodents: A Resident Fitness Hypothesis. *The American Society of Mammalogists*. Special Publication No. 9: 142.
- Anderson, C. S, A. B. Cady y D. B. Meikle. 2003. Effects of vegetation structure and edge habitat on the density and distribution of white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) in small and large forest patches. *Canadian Journal of Zoology* 81: 897 – 904.
- Barillas-Gómez, A. 2007. Influencia de la exposición al borde sobre la estructura de la vegetación en la selva mediana subcaducifolia, Cozumel, Quintana Roo. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Bautista-Denis, S.M. 2006. Distribución, abundancia y dieta de perros y gatos ferales en la Isla Cozumel. Tesis de Maestría, Maestría en Manejo de Fauna Silvestre, Instituto de Ecología, A.C. Jalapa, Veracruz.
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380-389.
- Benítez-Malvido, J. y M. Martínez-Ramos. 2003. Influence of edge exposure on tree seedling species recruitment in tropical rainforest fragments. *Biotropica* 35: 530-541.
- Bierregaard, R. O., Lovejoy, T. E. V. Kapos, A. Augusto dos Santos, y R. W. Hutchings. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *Bioscience* 42: 859 – 866.
- Boutin, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology* 68: 203–220.
- Bowers, M.A., K. Gregario, C.J. Brame, S.F. Matter y J.L. Dooley. 1996. Use of space and habitats by meadow voles at the home range, patch and landscape scales. *Oecología* 105: 107-115.

- Brokaw N. V. L. y L. R. Walker. 1991. Summary of the effects of Caribbean hurricanes on vegetation. *Biotropica* 23: 442–447.
- Brown, A.L. y J.A. Litvaitis. 1995. Habitat features associated with predation of New England cottontails: what scale is appropriate? *Canadian Journal of Zoology* 73: 1005-1011.
- Crawley, M.J. 1993. GLIM for ecologists. Blackwell Scientific, Cambridge, England.
- Crawley, M.J. 2002. Statistical computing: An introduction to data analysis using S-Plus. John Wiley and sons, Ltd, West Sussex, England.
- Cuarón, A.D. 2000. A global perspective on habitat disturbance and tropical rainforest mammals. *Conservation Biology* 14: 1574–1579.
- Cuarón, A.D., M.A. Martínez-Morales, K.W. McFadden, D. Valenzuela y M.E. Gompper. 2004. The status of dwarf carnivores on Cozumel Island, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13: 317-331.
- Daly, M., P.R. Behrends, M.I. Wilson y L.F. Jacobs. 1992. Behavioural modulation of predation risk: moonlight avoidance and crepuscular compensation in a nocturnal desert rodent, *Dipodomys merriami*. *Animal Behaviour* 44: 1-9.
- Engstrom, M.D., C.A. Schmidt, J.C. Morales y R.C. Dowler. 1989. Records of Mammals from Isla Cozumel, QuintanaRoo, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 34: 413-449.
- Fancy, T. J. 2001. What caused the population decline of the Bridled White-eye on Rota, Mariana Islands? *Studies in Avian Biology* 22: 274-280.
- Forman, R.T.T. y L.E. Alexander. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 207-231.
- Forman, R. T. T. y R. D. Deblinger. 2000. The ecological road-effect zone of a Massachusetts (U.S.A.) suburban highway. *Conservation Biology* 14: 36-46.

- Fortes-Corona, I. 2004. Ecología de roedores endémicos de la Isla Cozumel, Quintana Roo, México. Tesis de Licenciatura, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara.
- García-Vasco, D. 2005. Distribución, abundancia y aspectos poblacionales del mapache enano (*Procyon pygmaeus*), un carnívoro insular endémico. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana. Xalapa.
- Gibbs, J. P. 1991. Avian nest predation in tropical wet forest: an experimental study. *Oikos* 60: 155–161.
- GLIM 3.77. 1985. Royal Statistical Society, London.
- González-Baca, C. A. 2006. Ecología de forrajeo de la boa (*Boa constrictor*), un depredador introducido a la Isla Cozumel. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México.
- Goosem, M. 2000. Effects of tropical rainforest roads on small mammals: edge changes in community composition. *Wildlife research* 27: 151-163.
- Goosem, M. 2001. Effects of tropical rainforest roads on small mammals: inhibition of crossing movements. *Wildlife Research* 28: 351 – 364.
- Goosem, M. 2002. Effects of tropical rainforest roads on small mammals: fragmentation, edge effects and traffic disturbance. *Wildlife research* 29: 277 – 289.
- Gutiérrez Granados, G. 2003. Ecología de los ratones de Cozumel y su relación con el sotobosque. Tesis de Maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM. México.
- Hall, E.R. 1981. The mammals of North America. 2^{da} edición. John Wiley and Sons, New York. USA
- Howell S. y S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press, New York.

INEGI 1994. Cozumel, Estado de Quintana Roo. Cuaderno Estadístico Municipal. Edición 1993. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México.

INEGI 2006. Anuario Estadístico de Quintana Roo. Edición 2006. Medio Ambiente

<http://www.inegi.gob.mx/est/contenidos/espanol/sistemas/ae06/info/qtr/c23_01.xls> 13 octubre 2006.

Innes, G.,K. Prime y E. B. Spurr. 2004. Responses of kukupa (*Hemiphaga novaeseelandiae*) and other birds to mammal pest control at Motatau, Northland. *New Zealand Journal of Ecology* 28: 73-81

IUCN 2006. *2006 IUCN Red List of Threatened Species*. <www.iucnredlist.org>. 18 septiembre 2006.

Jones, J.K., Jr. y T.E. Lawlor. 1965. Mammals from Isla Cozumel, Mexico, with description of a new species of harvest mouse. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History* 16: 409-419.

Jones, J.K., Jr. 1982. *Reithrodontomys spectabilis*. *Mammalian species* 193:1.

Jones, C., W.J. McShea, M. Conroy y T.H. Kunz. 1996. Capturing mammals. *En*: Wilson, O.E., F.R. Cole, J.D. Nichols, R. Rodran y M.S. Foster (eds.). *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals*. Smithsonian Institution Press. Washington y Londres.

Kapos, V., E. Wandelli, J. L. Camargo, y G. Ganade. 1997. Edge related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonia. *En*: *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. (Eds W. F. Laurance y R. O. Bierregaard Jr.) pp.33–44. University of Chicago Press. Chicago.

Kotler, B. P. 1984. Risk of predation and the structure of desert rodents communities. *Ecology* 65: 689–701.

- Laurance, W. F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57: 205–219.
- Laurance, W. F. 1994. Rainforest fragmentation and the structure of small mammal communities in tropical Queensland. *Biological Conservation* 69: 23–32.
- Laurance, W.F. y R.O. Bierregaard. 1997. Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, Chicago.
- Laurence, W. F., R. O. Bierregaard, Jr., C. Gascon, R. K. Didham, A. P. Smith, A. J. Lynam, V. M. Viana, T. E. Lovejoy, K. E. Sieving, J. W. Sites, Jr., M. Andersen, M. D. Tocher, E. A. Kramer, C. Restrepo y C. Moritz. 1997. Tropical Forest Fragmentation: Synthesis of a Diverse Dynamic Discipline. *En: Laurance, W.F. y R.O. Bierregaard (Eds.). 1997. Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago Press, Chicago.*
- Laurence, W. F., L. V. Ferreira, J. M. Rankine-de Merona, y S. G. Laurance. 1998. Rainforest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79: 2032–2044.
- Laurence, S. G. W. 2006. Rainforest Roads and the Future of Forest-Dependent Wildlife: A Case Study of Understory Birds. *En: Laurence, W. F. y Peres, C. (Eds) 2006. Emerging Threats to Tropical Forests. The University of Chicago Press, Chicago y Londres.*
- Lewis, S. L. 1998. Treefall gaps and regeneration: a comparison of continuous and fragmented forest in Central Amazonia. Ph D. Dissertation. University of Cambridge, UK.
- López-Medellín, X. y R.A. Medellín. 2005. *Oryzomys couesi* (Alston, 1877). Rata arrocera. *En: Ceballos, G. y G. Oliva (eds). 2005. Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Fondo de Cultura Económica, HongKong.*
- Lynam, A. J. 1997. Rapid decline of small mammal diversity in monsoon evergreen forest fragments in Thailand. *En: W. F. Laurance and R. O. Bierregaard Jr (Eds.). 1997.*

Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities. pp. 222–240. University of Chicago Press. Chicago.

MacPhee, R.D.E. y C. Flemming. 1999. Requiem Æternam: the last five hundred years of mammalian species extinctions. *En: MacPhee, R.D.E. (ed.) Extinctions in the near time. Causes, contexts and consequences.* Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.

Macouzet, T.M. 1997. Diversidad avifaunística de la Isla Cozumel, Quintana Roo, México. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, División de Estudios de Posgrado.

Major, J. 1988. Endemism: a botanical perspective. *En: Myers A.A. y P.S. Giller (eds.) Anatical Biogeography, an integrated approach to the study of animal and plant distributions.* Chapman and Hall. UK.

Malcolm, J.R. 1991. The small mammals of Amazonian forest fragments: patterns and process. Tesis doctoral, University of Florida, Gainesville.

Malcolm, J. R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. *En: Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities.* (Eds W. F. Laurance and R. O. Bierregaard Jr.) pp. 207–222. University of Chicago Press: Chicago.

Malcolm, J.R. y J.C. Ray. 2000. Influence of timber extraction routes on Central African small-mammals communities, forest structure and tree diversity. *Conservation Biology* 14: 1623-1638.

Martínez-Morales, M.A. 1996. The Cozumel Curassow: Abundance, habitat preference and conservation. Tesis de Maestría, University of Cambridge.

Martínez-Morales, M.A. y A.D. Cuarón. 1999. *Boa constrictor*, an introduced predator threatening the endemic fauna on Cozumel Island, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 8: 957-963.

- McDonald, W.R. y C. C. St.Clair. 2004. The effects of artificial and natural barriers on the movement of small mammals in Banff National Park, Canada. *Oikos* 105: 397-407.
- McFadden, K. W. 2004. The Ecology, Evolution and Natural History of the Endangered Carnivores of Cozumel Island, Mexico. PhD. Thesis. Columbia University.
- Mellink, E.G., G. Ceballos y J. Luevano. 2002. Population demise and extinction treat of the Angel de la Guarda deer mouse (*Peromyscus guardia*). *Biological Conservation* 108: 107-111.
- MINITAB 13.32. 2000. Minitab Inc.
- Morris D.W. y D.L Davidson. 2000. Optimally foraging mice match patch use with habitat differences in fitness. *Ecology* 81: 2061 –2066.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Nogales, M., A. Martín, B.R. Tershy, C.J. Donlan, D. Veitch, N. Puerta, B. Wood y J. Alonso. 2004. A review of feral cat eradication on islands. *Conservation Biology* 18: 310-317.
- Nupp, T.E. y R.K. Swihart. 1998. Effects of forest fragmentation on population attributes of white-footed mice and eastern chipmunks. *Journal of Mammalogy* 79: 1234-1243.
- Oxley, D. J., M. B. Fenton y G. R. Carmody. 1974. The Effects of Roads on Populations of Small Mammals. *The Journal of Applied Ecology* 11: 51-59.
- Patiño-Conde, P. 2007. Estructura y composición de árboles y lianas de la selva mediana subcaducifolia de la Isla Cozumel. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México.
- Perdomo-Velázquez, H. 2006. Caminos como barreras para el movimiento de aves de sotobosque en la selva mediana subcaducifolia en la Isla Cozumel. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- Priotto, J., A. Steinmann, C. Provensal y J. Polop. 2004. Juvenile dispersal in *Calomys venustus* (Muridae: Sigmodontinae). *Acta Oecologica* 25: 205 – 210.
- Reid, F.A. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeastern Mexico. Oxford University Press, New York.
- Roff, R. J. 2003. Of rats and Maoris: A novel method for the analysis of patterns of extinction in the New Zealand avifauna before European contact. *Evolutionary Ecology Research* 5: 759-779.
- Romero-Nájera, I. 2004. Distribución, abundancia y uso de hábitat de *Boa constrictor* introducida a la Isla Cozumel. Tesis de Maestría, UNAM. México.
- Romero-Nájera, I., A. D. Cuarón y C. González-Baca. *En prensa*. Distribution, abundance, and habitat use of introduced *Boa constrictor* threatening the native biota of Cozumel Island, Mexico. *Biodiversity and Conservation* DOI 10.1007/s10531-006-9101-2.
- Samaniego, A. 2003. Deslaves y sus efectos de borde sobre la comunidad de roedores en un bosque mesófilo de montaña. Tesis de maestría en Ecología y Manejo de Recursos Naturales. Instituto de Ecología.
- Sánchez, O. y G. Oliva. 2005a. *Reithrodontomys fulvescens* J.A. Allen, 1894. Pp. 780-781. *En*: Ceballos, G. y G. Oliva (eds). 2005. Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Fondo de Cultura Económica, HongKong.
- Sánchez, O. y G. Oliva. 2005b. *Reithrodontomys megalotis* (Baird, 1858). Pp. 784-785. *En*: Ceballos, G. y G. Oliva (eds). 2005. Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Fondo de Cultura Económica, HongKong.
- Sánchez, S.O. y Islebe, G.A. 1999. Hurricane Gilbert and structural changes in a tropical forest in south-eastern Mexico. *Global Ecology and Biogeography* 8: 29-38.

- Sánchez Cordero, V. 2003. *Oryzomys couesi cozumelae*. Estado actual del conocimiento biológico de algunas especies de roedores de las familias Muridae, Geomyidae, Heteromyidae y Sciuridae (Rodentia: Mammalia) incluidas en el PROY-NOM-059-ECOL-2000. Departamento de Zoología, Instituto de Biología, UNAM. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W036. México.
- SEMARNAT. 2002. NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental, especies nativas de México de flora y fauna silvestres – Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio – Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación marzo: 1-85. México D.F.
- Schulte-Hostedde, A. L., J. S. Millar y G. J. Hickling. 2001. Evaluating body condition in small mammals. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1021-1029.
- Scott, J. M. 2001. Limiting factors affecting Hawaiian native birds. *Studies in Avian Biology*, 22: 221-233. .
- Spurr, S. H. 2004. Bird species diversity and abundance before and after eradication of possums and wallabies on Rangitoto Island, Hauraki Gulf, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 28: 143-149.
- Stancampiano, A. J. y Caire W. 1995. Food habits of *Peromyscus* and *Reithrodontomys* in the Wichita Mountains Wildlife Refuge, Oklahoma. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science* 75: 45-49.
- Stapp, P. y G.A. Polis. 2003. Marine resources subsidize insular rodent populations in the Gulf of California, México. *Oecologia* 134: 496-504.
- SYSTAT 11. 2004. SYSTAT Software, Inc.
- Téllez-Valdés, O. y E. F. Cabrera-Cano. 1987. Listados florísticos de México. VI. Flórua de la Isla de Cozumel, Q. R. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Terman, C. R. 1993. Studies of natural populations of white-footed mice: reduction of reproduction at varying densities. *Journal of Mammalogy* 74: 678–687.

- Torre-Corominas, I. 2004. Distribution, population dynamics and habitat selection of small mammals in Mediterranean environments: the role of climate, vegetation structure, and predation risk. Ph. D. Thesis. Universitat de Barcelona. España.
- Turton, S. M. y H. J. Freiburger. 1997. Edge and aspect effects on the microclimate of a small tropical forest remnant on the Atherton Tableland, northeastern Australia. *En: Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities.* (Eds W. F. Laurance y R. O. Bierregaard Jr.) pp.45–54. University of Chicago Press. Chicago.
- Vázquez-Domínguez, E., G. Ceballos, J. Cruzado. 2004. Extirpation of an insular subspecies by a single introduced cat: the case of the endemic deer mouse *Peromyscus guardia* on Estanque Island, Mexico. *Oryx* 38: 347-350.
- Vega, R. 2006. Estructura y diversidad genética de *Oryzomys palustris cozumelae* de la Isla de Cozumel. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Vega, R., E. Vázquez-Domínguez, A. Mejía y A. D. Cuarón. *En Prensa.* Unexpected High Levels of Genetic Variability and the Population Structure of an Island Endemic Rodent (*Oryzomys couesi cozumelae*). *Biological Conservation.*
- Vessey, S. H. 1987. Long-term population trends in white-footed mice and the impact of supplemental food and shelter. *American Zoologist* 27: 879–890.
- Walter, H. S. 2004. The mismeasure of islands: implications for biogeographical theory and the conservation of nature. *Journal of Biogeography* 31: 177-197.
- Whitlow, W.L., N.A. Rice y C. Sweeney. 2003. Native species vulnerability to introduced predators: testing an inducible defense and a refuge from predation. *Biological Invasions* 5: 23-31.
- Wilder, S. M. y D. B. Meikle. 2005. Reproduction, foraging and the negative density-area relationship of a generalist rodent. *Oecologia* 144: 391–398.

Wilder, S. M. y D. B. Meikle. 2006. Variation in effects of fragmentation on the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) during the breeding season. *Journal of Mammalogy* 87: 117–123.

Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78: 356–373.

Wolfe, B.L. 1982. *Oryzomys palustris*. *Mammalian Species* 171: 1-5.