



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

VARIACIONES ANUALES Y ESTACIONALES DE  
LAS PROBABILIDADES DE SUPERVIVENCIA Y  
MADURACIÓN DE *Liomys pictus* EN CHAMELA,  
JALISCO.

## T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

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

P R E S E N T A

BEATRIZ DEL CARMEN HERNÁNDEZ MEZA

DIRECTOR DE TESIS: DR. GERARDO JORGE CEBALLOS GONZÁLEZ

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2008



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

**Los estudios de maestría se realizaron gracias a las becas otorgadas por CONACYT (No. de Registro 172523), DGEP y Fundación Telmex.**

**Agradezco el apoyo financiero del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM y del Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad, Pontificia Universidad Católica de Chile, para la realización de una estancia de investigación en Santiago, Chile.**

**Miembros del Comité Tutorial**

**Dr. Enrique Martínez Meyer**

**Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo**

**Dr. Gerardo Jorge Ceballos González**

*A MIS PADRES*

*RAQUEL                      MARCO*

*Por el amor, el apoyo incondicional y la fe  
Por darme todo... y mucho mucho más que eso*

*A mis hermanas*

*MONSERRAT                      DIANA*

*Por existir...  
Por escucharnos...  
Por querernos...  
Por el futuro...*

*A*

*ENRIQUE*

*Por el amor y el apoyo  
Por la confianza en mí  
Por los sueños y planes  
Por cada momento juntos  
Por las moscas y los ratones*

*A los miles de individuos de *Liomys pictus* que han caído en las trampas*



## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco a mi comité tutorial: Dr. Enrique Martínez Meyer, Dr. Gerardo Herrera Montalvo y Dr. Gerardo Ceballos González por su apoyo en las prisas de los trámites. Al igual que los miembros del jurado Dra. Juana Alba Luis y Dr. Víctor Sánchez-Cordero.

Al Dr. Gerardo Ceballos por permitirme desarrollar este trabajo en su laboratorio, una parte importante del trabajo de campo (aprox. 10 años) se ha desarrollado con el apoyo de sus diversos proyectos y su presupuesto operativo, lo que ha permitido continuar hasta la fecha con la toma de datos en Chamela, al igual que mi primera estancia en Santiago, Chile. La segunda estancia fue financiada por el programa de apoyo a estudiantes del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM y del Centro de Estudios Avanzados en Ecología y Biodiversidad, Pontificia Universidad Católica de Chile, a través del Dr. Mauricio Lima.

Deseo agradecer de manera muy especial a los Doctores Mauricio Lima y Laurent Crespín por toda la paciencia que invirtieron en enseñarme todo lo que sé en MCR. Por el tiempo que me dedicaron a pesar de sus ocupaciones y compromisos. También por los divertidos momentos en Santiago. ¡Muchas Gracias!

Al laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre: Gisselle, Chucho y Yolanda, que siempre me ayudaron y apoyaron con trámites, filas y palabras de aliento. A Cuauhtemoc por mi constante lata con preguntas de estadística, por las pláticas y la confianza. A los cuates del IE: Alejandro, Heliot, Rafa, Ale de Villa, Osiris, Ana, Xoxo.

Al personal de posgrado tanto del Instituto de Ecología (Carolina y Patricia) como de la Coordinación del Posgrado en Ciencias Biológicas, por las molestias y el constante acoso con preguntas y ellas siempre tienen una sonrisa para atendernos.

Al Ing. Alejandro González, jefe del departamento de computo del IE, por apoyarme con el equipo para los análisis y toda la ayuda que me presto durante la maestría. Muchas Gracias.

Al Dr. Felipe Noguera por permitirme concluir la tesis dentro de mis horas laborales, además de las ausencias al trabajo. A todo el personal de la Estación de Biología Chamela, del IB. por todas sus atenciones y momentos compartidos. Deseo vengan tiempos mejores y se acerque un poco a lo que fue, una segunda casa para muchos de nosotros.

A Ariadna, Gaby, Adriana, Aída, Toño, Chucho, mis amigos que a pesar de los tiempos y ahora distancias seguimos ahí... viéndonos con entusiasmo como desde hace más de 10 años.

A todos los que han colaborado en la colecta de los datos de campo, Angeles, Yolanda, Heliot, Yasmin en las diferentes etapas del proyecto.

Agradezco a mis papás por todo el apoyo y amor incondicional, porque siempre me apoyaron en los momentos difíciles durante la maestría. Por confiar en mi y por darme mucho más que la vida... Son todo para mí.

Gracias a mis hermanas, por todo su apoyo y sus palabras de aliento, aún cuando todo se estaba cayendo. Por todos los momentos compartidos, las alegrías, las peleas y las adversidades. Por soportar mis explicaciones de los modelos aunque no tenían mucha idea de lo que se trataba. Espero sigamos unidas como hasta ahora y cada una logre sus propios objetivos en la vida. ¡Las adoro!

A Enrique por toda su ayuda durante la maestría, por los consejos, la amistad y las pláticas largas largas en Chamela. Y ahora por todo y cada uno de los detalles y

momentos, por soportar las histerias de la fase inicial, intermedia y final de esto. Por las porras y las nuevas aventuras en nuestra nueva profesión. ¡Te amo!

A las familias Hernández y Meza, a mis abues Elena, Concepción, Feliciano y Rodolfo, por sus ejemplos de vida y enseñanzas.

A todas y cada una de las personas que me ayudaron a sacar adelante este escalón, en especial a Enrique Ramírez, a Alejandra de Villa que reviso y corrigió algunos de los primeros manuscritos, a María Eugenia González que se hizo un espacio en sus actividades para corregir algunas de las secciones.

A la **UNAM** por permitirme, nuevamente, ser universitaria y crecer en todos los aspectos de la vida. GRACIAS.

## INDICE

Resumen.....	1
Abstract.....	2
Introducción.....	3
Objetivos.....	8
Hipótesis.....	9
Métodos y Área de Estudio.....	11
Resultados.....	21
Discusión de Resultados.....	36
Conclusiones.....	42
Literatura citada.....	43

## RESUMEN

La supervivencia y la maduración son dos de los elementos más importantes en la historia de vida de los organismos y con base en ellos se pueden generar modelos demográficos que nos ayudan a entender los mecanismos que regulan las poblaciones y sus fluctuaciones. En este trabajo se utilizó una base de datos de 13 años (1990-2003) de *Liomys pictus*, heterómido tropical que se distribuye en las selvas bajas del Pacífico Mexicano. Los datos utilizados en este estudio se obtuvieron en la Estación de Biología Chamela de la UNAM, ubicada en Jalisco, en cuatro cuadrantes de 0.5 ha de superficie.

Los modelos de estimación de la supervivencia y la maduración se obtuvieron con la metodología Captura-Marca-Recaptura. Para las hembras, se utilizó un modelo multi-estado, y se estimaron las probabilidades de: supervivencia (adultos y subadultos), recaptura y maduración de subadulto a adulto. Para los machos, se generó un modelo uni-estado y se estimaron la supervivencia y la recaptura de los adultos. Como covariables se consideraron la precipitación anual, la precipitación de los cinco meses más lluviosos (Junio-Octubre), la densidad poblacional mensual más alta del año (julio) y la más baja (noviembre) de *L. pictus* y la suma de las densidades de las especies de ratones más abundantes en el área.

En general, las probabilidades de supervivencia, estandarizadas a 30 días, son altas, por arriba del 65%. Para ambos sexos, el mejor modelo enfatiza variaciones anuales de la supervivencia en el año de 1995 se registraron la supervivencia más baja (65%) y en 1996 la más alta (93%). En las hembras, también existen además variaciones estacionales: en la época posterior a las lluvias tiene las probabilidades más altas, seguida de lluvias, mientras que en secas se presentan las supervivencias más bajas. Por sexos, las hembras adultas tienen supervivencias más altas que los machos adultos. Por estados, las hembras subadultas tienen supervivencias estimadas por arriba del 90%, todas mayores a las estimaciones de las adultas. En cuanto a la probabilidad de maduración de las hembras, esta está negativamente relacionada con la densidad poblacional de *L. pictus* en noviembre. Es decir, si la densidad poblacional es baja, la probabilidad de maduración de subadulto a adulta es alta y al contrario si la densidad es alta las probabilidades de maduración son menores. Estos resultados sugieren una regulación densodependiente de la población. No se comprobó la existencia de una relación entre las estimaciones de la supervivencia y las covariables utilizadas.

## ABSTRACT

Survival and maturation are two important features in the life history of an organism. Based on them it is possible to generate demographic models that help us to understand the mechanisms that regulate populations and their fluctuations. In this paper we use a database of 13 years of *Liomys pictus*, a tropical heteromyid that inhabits in the dry forest of the Pacific coast of Mexico. The study was conducted at the Chamela Biological Station (UNAM), located in Jalisco, in four quadrants of 0.5 ha.

The models for estimating survival and maturation were obtained with the Capture-Mark-Recapture methodology. For females, we used a multi-state model, and estimated the probabilities of survival (adults and subadults), recapture and maturation subadult to adult. For males, we used a uni-state model and were estimated survival and the recapture of adults. As covariates we used annual rainfall, rainfall of five wettest months (June-October), highest (July) and lowest (November) monthly populations densities for *L. pictus* and the sum of densities of the most abundant species of mice in the area.

In general, probabilities of survival standardized to 30 days, are high, above 65%. For both sexes, the best model emphasizes annual variations of survival. The lowest estimated survival probability (65%) occurred in 1995, and the lowest (93%) in 1996. Additionally, there are seasonal variations of survival probabilities for the females. Probabilities are highest during the season following the rains, followed by the probabilities during the rainy season. The lowest survival occur during the dry season. By gender, adult females have higher survival rates than adult males. By life stages, subadult females' survivals were estimated to be above 90%, all higher than the estimates for adult females. The maturation probability of the females, is negatively related to the population density of *L. pictus* in November: if the population density is low, the likelihood of maturation from subadult to adult is high; on the contrary, if the density is high, maturation probabilities are greater. This suggests a density-dependent regulation of the population. We found no relationship between estimates of survival and the covariates used.

## INTRODUCCIÓN

La conservación de la fauna silvestre incluye un conocimiento completo de la historia natural de las especies (Caro y Durant 1995), en situaciones ideales se debe de conocer su demografía, dinámicas poblacionales, requerimientos ecológicos, patrones de movimiento, interacciones, etc. Con esta información y un monitoreo constante a largo plazo, los manejadores de áreas naturales tendrían las herramientas necesarias para la toma de decisiones adecuadas (Durant *et al.* 2007, Triant *et al.* 2004).

La historia natural de una especie se refiere principalmente a la supervivencia y la reproducción, su estudio implica conocer como se combinan estos factores para alcanzar una efectiva adecuación (Stearns 1992). El estudio de la historia natural se realiza, principalmente a nivel poblacional, una población se define como *“un grupo de individuos de la misma especie que habitan juntos en un mismo sitio en un área de suficiente tamaño que pueda mantener sus funciones normales, incluyendo la migración, y donde las tasas de emigración e inmigración sean balanceadas”* (Berryman 1999).

La demografía de una población incluye diversos elementos como: natalidad, mortalidad, emigración, inmigración, con base en ellos se pueden generar modelos demográficos para entender los mecanismos que regulan las poblaciones y sus fluctuaciones; y se puede definir si una población crece, disminuye o incluso pueda desaparecer (Bradshaw *et al.* 2007). Por ejemplo, en el Parque Nacional de Gombe, Tanzania en la década de 1960 se inicio un estudio de la historia natural de una población de chimpancés (*Pan troglodytes*), además de conocer los detalles básicos de su biología, reproducción y supervivencia, se ha determinado que la población ha disminuido con una tasa

anual de 0.56 chimpancés desde 1964 ( $r^2 = 0.62$ ,  $p < 0.00001$ ). Posteriormente se realizó un análisis de viabilidad, con un modelo de 2000 iteraciones, y los resultados son alarmantes, la proyección indica que la población seguirá declinando y se estima una densidad media de 40 chimpancés en 100 años (Pusey *et al.* 2007).

La obtención de datos de demografía es complicada y en ocasiones imposible para muchas especies, en especial para aquellas de ciclos de vida complejos como las cactáceas o muy largos como los grandes mamíferos (Bradshaw *et al.* 2007). En condiciones ideales, los datos deberían de abarcar desde que nacen los individuos de la especie de interés hasta su muerte, sin embargo, esto no es posible por dificultades logísticas y de captura, por ello se han desarrollado desde hace algunas décadas métodos que permiten estimar algunos parámetros demográficos (supervivencia y maduración), a partir de datos puntuales tomados en el campo.

Uno de los métodos es el de marcaje-captura-recaptura (MCR) y consiste en hacer muestreos puntuales en el tiempo, los individuos capturados se marcan, se regresan a la población y se hace un seguimiento en el tiempo con recapturas (Lebreton *et al.* 1992). Los datos obtenidos se analizan con los modelos de Cormack-Jolly-Seber, (Lebreton *et al.* 1992, Lebreton *et al.* 1993) y con ellos se calculan estimadores confiables de las probabilidades de supervivencia y recaptura y tienen ventajas similares a las de los modelos lineales generalizados (Schaub y Vaterlaus-Schlegel 2001).

El método MCR ha sido utilizado con diferentes objetivos, en algunos grupos de plantas (Shefferson *et al.* 2001) y diferentes grupos de animales como aves (ej. Hilton y Miller 2003, Pradel *et al.* 1997), reptiles (ej. Chaloupka y

Limpus 2005, Tinkle *et al.* 1993), y mamíferos (ej. Langtimm *et al.* 1998, Loison *et al.* 1999).

En el caso de los mamíferos, el método MCR permitió analizar las variaciones anuales y estacionales de la supervivencia como consecuencia de los cambios en la dinámica poblacional (ej. Coulson *et al.* 2000, Oli y Armitage 2004), también ha permitido documentar las variaciones en la respuesta de diferentes especies a la adición de alimento, por ejemplo: *Clethrionomys rutilus* registró un aumento en la densidad poblacional debido a la inmigración (Gilbert y Krebs 1981), en el caso de *C. glareolus* se registraron supervivencias más altas (Banach 1986, Prévot-Julliard *et al.* 1999) e incluso las respuestas pueden registrarse en otros elementos de la historia de vida como la reproducción, como *Microtus townsendii* que presenta una maduración temprana (Taitt y Krebs 1981) y *Apodemus* y *Peromyscus*, donde la adición de alimento generalmente suele ampliar la duración de la época reproductiva (Taitt 1981).

En roedores la mayor parte de los trabajos realizados con MCR, son con especies que se distribuyen en ambientes nórdicos (Lambin *et al.* 2000, Schaub y Vartelaus-Schlegel 2001) o las regiones semiáridas de Chile (Lima y Jaksic 1999, Lima *et al.* 2001, Lima *et al.* 2002), escasos o ninguno son los trabajos desarrollados en el trópico en ambientes de selva. La mayoría de estos estudios se consideran de largo plazo ya que van desde 4 años hasta 20 años de datos continuos, esto permite hacer inferencias a cerca del papel que tienen distintos factores en las fluctuaciones poblacionales, como son la depredación, la estacionalidad, los fenómenos climáticos cíclicos.

En este trabajo, se utiliza una base de datos de 14 años de muestreo continuo del ratón *Liomys pictus*, heterómido tropical que se distribuye en la

costa del Pacífico Mexicano desde Sonora hasta Chiapas. Éste ratón ha sido estudiado, principalmente, en la región de Chamela en el estado de Jalisco y se sabe que presenta una reproducción continua durante el año, aunque se registra un pico reproductivo en los meses de noviembre a febrero (Ceballos 1989, Romero 1993). Los machos son más grandes que las hembras y al parecer presentan una historia de vida distinta, durante el estado juvenil las hembras se desarrollan más rápido que los machos y al llegar la madurez se invierte la condición y los machos se desarrollan más (Pérez 1978);

En cuanto a la estructura de edades, los adultos el componente principal de la población, seguido de subadultos y juveniles en menos proporción (Briones 1991, Mendoza 1997).

La densidad poblacional puede variar desde 6 hasta 68 ind/ha a lo largo del año (Ceballos 1989, Mendoza 1997), aunque en otros estudios se ha reportado hasta 191 ind/ha (Briones 1991). Aunque esto puede atribuirse a la diversidad de métodos, tiempos y estimadores utilizados en cada trabajo, en general se reporta que existen fluctuaciones anuales y estacionales.

Se sugería a la precipitación como la variable explicativa de las fluctuaciones, sin embargo, se encontró que solo explica el 43% de la variación en la densidad poblacional (Romero 1993). Posteriormente, algunos trabajos sugieren a la disponibilidad de alimento como el factor que regula sus poblaciones (Pérez 1978, Ceballos 1989, Mendoza 1997), en un estudio de adición de alimento, se observó que las poblaciones experimentales tuvieron más hembras con actividad reproductiva, un mayor número de migrantes y la densidad poblacional fue mayor que en las poblaciones no suplementadas (Mendoza 1997).

La alimentación de *L. pictus* es principalmente granívora, las semillas más consumidas son *Panicum sp.*, *Lonchocarpus lanceolatus*, *Ipomoea sp.*, *Phaseolus microcarpus*, *Nissolia fruticosa* y *Ficus sp* (Ceballos 1989, Pérez 1978, Mendoza 1997). Las familias Leguminosae, Euphorbiaceae, Sapindaceae, Boraginaceae y Convolvulaceae agrupan el 60% de las especies registradas en los abazones (Mendoza 1997). Por la cantidad y número de especies de semillas (144 sp) que remueve, se le atribuye un papel importante en la dinámica de la vegetación (Briones 1996, Pérez 1978, Sánchez 1993).

El transporte de semillas y otros materiales es facilitado por la existencia de abazones, pliegues externos de piel al lado de las mejillas, donde guardan materiales para removerlos (McGhee y Genoways 1978). Las semillas las pueden depositar en el suelo en pequeños depósitos superficiales “caches” o transportarlas a madrigueras subterráneas (Mendoza 1997).

Las madrigueras pueden ser de tres tipos: 1) de escape, un túnel pequeño ocasionalmente con una cámara, 2) sencilla, con varias cámaras y un nido; y las complejas que están formadas por varias cámaras y más de un nido. Los materiales encontrados al interior de las madrigueras, indican que algunas cámaras se dedican exclusivamente para almacenar semillas, otras son utilizadas como “letrinas” y los nidos, cámaras rellenas de hojas frescas, son usadas para descanso o cuidado de las crías durante la época reproductiva (Domínguez 2000, Hernández 2000).

## OBJETIVOS

### Objetivo General

Determinar las variaciones de dos parámetros demográficos de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco

### Objetivos particulares

- Determinar la variación temporal (anual y estacional) de la supervivencia y la maduración de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco
- Determinar la variación por condición (estado, sexo) de la supervivencia
- Determinar la influencia de covariables como precipitación, densidad poblacional en la supervivencia y la maduración

## HIPÓTESIS

- 1) La región de Chamela es un ambiente en donde la dinámica de las poblaciones animales y vegetales se ve directamente influenciado por la duración y la distribución de la precipitación en el año (Bullock 2002). Por lo tanto, esperamos que las probabilidades de supervivencia de *Liomys pictus* presenten las variaciones anuales asociadas con la precipitación.
- 2) Durante la época seca, casi desaparece la cobertura vegetal por pérdida de hojas (95% en selva baja y hasta el 75% en selva mediana) y para algunos vertebrados disminuye la disponibilidad de alimento. Estos factores pueden propiciar una depredación más exitosa sobre *L. pictus*. Por otra parte, en la misma época se ha registrado un pico en el reclutamiento de juveniles y subadultos y su posterior dispersión (Briones 1991, Ceballos 1989, Romero 1993), por lo tanto esperamos sea menor la probabilidad de supervivencia en la época seca en comparación con lluvias y poslluvias.
- 3) Los estudios sobre la historia natural de *L. pictus* reportan que el mayor pico reproductivo inicia en poslluvias hasta principios de secas (noviembre-febrero; Ceballos 1989, Mendoza 1997) y los individuos maduran (pasan de juveniles y subadultos a adultos) entre los dos y seis meses de vida (Romero 1993), por lo tanto esperaríamos que la más alta probabilidad de maduración se presente en secas.
- 4) En estudios de laboratorio se ha observado que en general, los heterómidos presentan comportamientos altamente agresivos inter e intra específicos (McGhee y Genoways 1978), y son especies territoriales (Quintero y

Sánchez 1989), por lo tanto esperamos que al haber una mayor densidad poblacional exista una menor supervivencia, limitada por la disponibilidad de algunos recursos como: espacio, pareja y alimento.

- 5) En varias especies se ha observado que la supervivencia depende de la edad, generalmente se incrementa hasta llegar a la madurez para después disminuir ligeramente hasta la senectud (ej. Gaillard *et al.* 1993, Owen-Smith 1993). Las razones de la alta mortalidad en las primeras edades puede deberse a un mayor riesgo de depredación por una menor experiencia para escapar y mayor susceptibilidad a enfermedades, infecciones o parásitos. Si *L. pictus* presenta un comportamiento similar esperaríamos que la supervivencia fuera menor en los primeros estados (juveniles y subadultos) que en los adultos.
- 6) Existen diferencias en las probabilidades de supervivencia de hembras y machos, debido principalmente a sus distintas historias de vida (Schaub y Vaterlaus-Schlegel 2001). Especies como *L. pictus*, en que los machos tienen un mayor desarrollo corporal en la etapa adulta, una mayor capacidad de dispersión que las hembras, ya sea por la búsqueda de territorio o pareja (Ceballos 1989, Owen-Smith 1993) y no realizan cuidados parentales se espera tengan menos probabilidad de supervivencia que las hembras.

## MÉTODOS Y ÁREA DE ESTUDIO

### Área de estudio

El sitio de estudio es la Estación de Biología "Chamela", de la UNAM, que se ubica a dos km de la costa del Pacífico, en Jalisco, México y forma parte de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, abarcando 3,300 ha. El clima del área es del tipo AwO(x')i (García 1973), que se caracteriza por presentar una marcada estacionalidad que incluye una época de secas, de enero a junio, y una de lluvias, de julio a noviembre. El 80 % de la precipitación anual se concentra en los meses de julio a noviembre y agosto es el mes más lluvioso (Bullock 1988, García 1973). El promedio anual de precipitación es de 748 mm y la temperatura media mensual es de 24.9 °C (Bullock 1988, Castellanos *et al.* 1989).

El tipo de vegetación predominante es la selva baja caducifolia, ésta se distribuye en los lomeríos que van de los 30 a los 300 msnm. Este tipo de selva consta de un estrato arbóreo que alcanza de 5 a 15 m de alto y en él se encuentra una alta densidad de epifitas. Durante el periodo de sequía, el 95% de las especies pierden las hojas. El estrato arbustivo y el herbáceo solo se desarrollan en la época de lluvias y tanto la floración como la fructificación se concentra en los meses de junio y julio (Bullock y Solís-Magallanes 1990, Ceballos y Miranda 1986, 2000).

La selva mediana subperennifolia, que abarca una menor extensión, se encuentra restringida a los cauces de los arroyos, cuenta con dos estratos arbóreos uno hasta los 15 m y otro hasta los 40 m. Durante el periodo de sequía del 50 al 75% de la vegetación pierde las hojas (Lott *et al.* 1987, Martínez-Yrizar *et al.* 1996). Este tipo de selva sirve durante la época de secas de refugio a

varias especies, debido a que la humedad remanente en el suelo amortigua los efectos de la sequía (Ceballos 1995).

Ambos tipos de selvas están sometidos a las mismas condiciones climatológicas, pero difieren en fenología, edafología y composición florística (Filip *et al.* 1995, Rzedowski 1986).

### **Colecta de datos**

A partir de febrero de 1990 hasta noviembre del 2003, se capturaron individuos de *L. pictus* en cuatro cuadrantes, dos ubicados en selva baja y dos en selva mediana, con una separación de entre 100 y 1000 m. En cada cuadrante se colocaron 64 trampas Sherman para animales vivos, cebadas con avena, crema de cacahuate y vainilla, en un arreglo de 8 X 8 con 8 m de separación. La captura se realizó durante tres noches consecutivas en la fase de luna nueva.

Los individuos capturados se marcaron por ectomización de falanges y se les determinó sexo, peso y condición reproductiva. Las hembras fueron sexualmente activas cuando presentaban la vagina abierta, las tetas con indicios de estar alimentando crías (lactantes) o con el tapón que se forma después de la cópula; los machos fueron activos cuando los testículos estaban escrotados y en posición inguinal. El estado se determinó por el peso corporal de acuerdo a Ceballos (1989), juveniles menos de 25 g, subadultos entre 26 y 35 g y adultos a partir de 36 g.

Para el cálculo de la densidad poblacional se utilizó el método del Número Mínimo Vivo (Krebs 1966). La densidad se calculó para el área efectiva de muestreo, es decir, al área del cuadrante se agregará una franja de 10 m por

lado, equivalente al desplazamiento diario promedio de *Liomys pictus* (Ceballos 1989, Mendoza 1997). De la misma forma se calculó la densidad poblacional de las cuatro especies de roedores más abundantes en el área de estudio: *Peromyscus perfulvus*, *Osgoodomys banderanus*, *Oryzomys melanotis* y *O. couesi*.

En cuanto a la estacionalidad aunque en Chamela las épocas contrastantes son las lluvias y secas, existe un periodo de transición posterior al periodo de lluvias con algunas particularidades, que puede influir de manera diferente en la disponibilidad de recursos para los ratones. Por esa razón se consideraron tres épocas: secas de marzo a junio, lluvias de julio a octubre y poslluvias de noviembre a febrero (Chávez 1996).

Los datos de precipitación se obtuvieron de la estación metereológica ubicada dentro de la Estación de Biología "Chamela", de la UNAM.

### **Base de datos**

Se capturaron en formato digital los datos de 14 años de colecta, desde febrero de 1990 hasta noviembre del 2003, incluyendo 107 periodos. Durante los primeros cinco años se tienen datos mensuales y a partir de 1996 son bimestrales.

Con el conocimiento previo de la biología de *L. pictus*, se hicieron pruebas preeliminares con los modelos más complejos, primero se probó utilizando los datos a partir del mes de julio (lluvias), después con el mes de marzo (secas) y finalmente noviembre (poslluvias). Los mejores resultados se obtuvieron al utilizar los datos a partir de noviembre. A partir de ahí se decidió



La probabilidad de supervivencia ( $\Phi$ ), se define como la probabilidad de un individuo que está presente en la población al tiempo  $t$  permanezca en la misma población al tiempo  $t+1$ , es importante destacar que en estos modelos la mortalidad y la migración están mezcladas. La probabilidad de recaptura ( $P$ ), es la probabilidad de captura de un animal de la población en el tiempo  $t$  y la probabilidad de transición ( $\psi$ ), es la probabilidad de que un individuo de la edad  $X$  en el tiempo  $t$  pase a la siguiente edad en el tiempo  $t+1$ , nosotros la consideraremos como maduración (Cuadro 2).

De acuerdo con la metodología propuesta por Lebreton *et al.* (1992), el análisis de los datos consistió de cuatro etapas principales:

- I) Comprobar si el modelo más general (tiempodependiente), se ajusta a los supuestos de la metodología CMR (Burnham *et al.* 1987)
- II) Seleccionar el modelo más parsimonioso utilizando el Criterio de Información de Akaike (AIC, Lebreton *et al.* 1992, Burnham y Anderson 1998)
- III) Probar las preguntas planteadas en el trabajo comparando el modelo más parsimonioso con los modelos vecinos usando la prueba de cocientes de verosimilitud, cuando las diferencias en los AIC no sean claras (Lebreton *et al.* 1992)
- IV) Se calcularon los parámetros del modelo, usando los estimadores de la prueba de máxima verosimilitud.

Como primera etapa se aplicaron pruebas de bondad de ajuste usando las historias de captura de machos y hembras por separado, para probar si el modelo global, el dependiente del tiempo, se ajusta a los datos (Burnham *et al.* 1987). Cuadro 1. Notación utilizada en los modelos de los análisis de supervivencia, recaptura y transición de *Liomys pictus*.

<i>Notación</i>	<i>Significado</i>	<i>Aplicado a</i>
t	Efecto del tiempo (ocasiones de captura)	$\Phi, P, \psi$
ad/sb	Efecto del estado (adulto o subadulto)	$\Phi, P, \psi$
est	Efecto de la estacionalidad	$\Phi, P, \psi$
año	Variación anual	$\Phi, P, \psi$
m	Efecto de la trampodependencia	P
<b>Covariables</b>		
pdes5	Precipitación de los 5 meses más lluviosos del año anterior	$\Phi, \psi$
pdesf	Precipitación acumulada del año anterior	$\Phi, \psi$
pta	Precipitación acumulada del año en curso	$\Phi, \psi$
Dlio	Densidad máxima de <i>L. pictus</i> en el año	$\Phi, \psi$
Dnov	Densidad de <i>L. pictus</i> en noviembre del año	$\Phi, \psi$
DR	Densidad máxima de 4 especies de roedores en el año	$\Phi, \psi$

Cuadro 2. Parámetros de un modelo tiempo-dependiente para cuatro ocasiones de captura. Tanto las probabilidades de supervivencia como de transición se generan de un tiempo a otro, en cambio las de recapturas son puntuales en el tiempo.

<i>TIEMPO</i>	1	2	3	4
Supervivencia	$\Phi_1$	$\Phi_2$	$\Phi_3$	
Recaptura		P2	P3	P4
Transición (Maduración)	$\Psi_{1 \rightarrow 2}$	$\Psi_{1 \rightarrow 2}$	$\Psi_{1 \rightarrow 2}$	

Estas pruebas son sensibles a posibles violaciones de los supuestos del modelo (Sendor y Simon 2003):

- i) Migración permanente en el área de estudio, también conocido como el efecto de los transeúntes (individuos capturados en una ocasión y nunca vueltos a capturar, Pradel *et al.* 1997),
- ii) Una respuesta positiva o negativa al trampeo (Pollock *et al.* 1990)
- iii) Cambios en las probabilidades de supervivencia y recaptura lo que ocasiona una heterogeneidad en ellas.

Las pruebas se realizaron y son:

Test 3 evalúa los transeúntes de la base de datos

Test 3 GR (a corto plazo)

Test 3 Sm (a largo plazo)

Test 2 evalúa la trap dependence

ITEC (Immediate trap-effect on capture)

LTEC (Long trap-effect in capture)

Para ambos sexos se detectó que existía una respuesta positiva al trampeo (Trap-happiness o trampfilia), por lo tanto se modificaron las historias de captura, con el programa U-CARE, en varias historias “virtuales” que nos permiten eliminar el efecto, lo cual se representa con una “m” en el modelado de la recaptura (Pradel 1993, Cuadro 1).

Posteriormente, las probabilidades de supervivencia fueron estimadas por separado para cada sexo, debido a que el programa presenta problemas en el cómputo de los estimadores cuando trabaja con un número excesivo de parámetros (más de 1,000 parámetros).

Para la segunda etapa, la elección del modelo más parsimonioso, en el caso de las hembras se generó un modelo multi-estado Marca-Captura-Recaptura (Hestbeck *et al.* 1991, Fujiwara y Caswell 2002), para estimar la supervivencia específica por estados (adulto y subadulto) y las probabilidades de transición, entendida como la maduración de subadulto a adulto.

Para los machos, se utilizó un modelo uni-estado, Cormarck-Jolly-Seber (CJS, Cormack 1964, Jolly 1965, Seber 1965), es decir, solo se estimará la supervivencia de los adultos. Como consecuencia de los resultados de las pruebas de bondad de ajuste, se utilizó a la transición para modelar la recaptura, posteriormente se explica el procedimiento.

La elección del modelo tomo en consideración dos criterios (Lebreton *et al.* 1992, Lebreton *et al.* 1993):

- El valor más pequeño del Criterio de información de Akaike (AIC).
- El menor número de parámetros, siguiendo el principio de parsimonia.

Para la obtención de los modelos, primero se trabajo la recaptura, considerando las variables temporales (estación y año) manteniendo a la supervivencia y la transición con el modelo más complejo, es decir, una interacción (est \* año)

P (est) recaptura por estaciones

P (año) recapturas anuales

P (est+año) recaptura por estaciones más el efecto del año.

P (est\*año) recaptura por estaciones más el efecto del año más el efecto de la interacción (est+año).

De estos modelos se eligió al más parsimonioso y se modelo la supervivencia, mientras la transición se mantuvo con el modelo (est \* año)

$\Phi$  (est) supervivencia por estaciones

$\Phi$  (año) supervivencia anual

$\Phi$  (est+año) supervivencia por estaciones más el efecto del año.

$\Phi$  (est\*año) supervivencia por estaciones más el efecto del año mas el efecto de la interacción (est+año).

Finalmente, se eligió el modelo más parsimonioso y se modelo la transición  $\psi$  siguiendo el mismo orden que en las anteriores

$\psi$  (est) supervivencia por estaciones

$\psi$  (año) supervivencia anual

$\psi$  (est+año) supervivencia por estaciones más el efecto del año.

Como se menciona, si las diferencias no son claras entre los modelos, es decir si existe una diferencia menor de 2 entre los AIC de dos o más modelos, se compararán usando la prueba de cocientes de verosimilitud.

Posteriormente, se probaron los efectos de las covariables tanto en la supervivencia como en la transición:

pdes5                      Precipitación de los 5 meses más lluviosos del año anterior

pdesf                      Precipitación acumulada del año anterior

pta                        Precipitación acumulada del año en curso

Dlio                        Densidad máxima de *L. pictus* en el año

Dnov                        Densidad de *L. pictus* en noviembre del año

DR                         Densidad máxima de 4 especies de roedores en el año

Finalmente, al obtener el modelo más parsimonioso se generaron sus parámetros, calculados con la función logit (Software MARK, White y Burnham 1999).

## RESULTADOS

Para los análisis de Marca-Captura- Recaptura (MCR) se acumularon un total de 10,324 registros de captura-recaptura y con ellos se construyeron 2,300 historias de captura. Se eliminaron 1,818 transeúntes, además de los juveniles para ambos sexos y subadultos en el caso de los machos; en ambos casos no contaban con el mínimo número requerido de recapturas.

### Pruebas de bondad de ajuste

Al aplicar las pruebas de bondad de ajuste se encontró que las hembras presentaron trampo-dependencia del tipo trampofilia (trap-happiness), es decir, los individuos capturados y marcados en una ocasión tienen una mayor probabilidad de ser capturados en el tiempo siguiente a comparación de los individuos que no han sido capturados ( $X^2 = 186.65$ ,  $df = 84$ ,  $P < 0$ ), por esta razón se adecuaron las historias de captura y en el modelo de la recaptura se incluyó la trampo-dependencia (Cuadro 3).

En el caso de los machos, también se encontró trampofilia y se corrigieron las historias de captura, pero además el Test 3 SR fue significativo ( $Z = -7.64$ ,  $P < 0$ , Cuadro 4), es decir, un efecto anti-transeúnte el cual indica que los individuos recién marcados son más recapturados que aquellos marcados con anterioridad. Para disminuir este efecto al máximo, en lugar de modelar la recaptura con  $P$ , se utilizó la transición ( $\Psi$ ) para hacerlo, así  $\Psi_{0 \rightarrow 1}$  representa la probabilidad de

recaptura de los individuos capturados por primera vez y por otro  $\Psi_{1 \rightarrow 0}$  la probabilidad de recaptura de los individuos capturados en una ocasión previa.

Cuadro 3. Resultados de las pruebas de bondad de ajuste para los datos de las hembras de *Liomys pictus*.

	ITEC	LTEC	Test 3 GR SR	Test 3 GR Sm
X <sup>2</sup>	186.65	41.51	114.95	167.93
DF	84	31	117	167.93
P-value	<b>0.0</b>	0.10	0.54	0.99

Cuadro 4. Resultados de las pruebas de bondad de ajuste para los datos de los machos de *Liomys pictus*.

	Test 2 Cl	Test 3 Sm		Test 2 Ct	Test 3 SR
X <sup>2</sup>	36.44	67.37	Z	-10.51	-7.64
DF	68	83			
P-value	0.99	0.89	P-value	<b>0.0</b>	<b>0.0</b>

### Modelos de la Recaptura

Para el cálculo de las probabilidades de recaptura de las hembras, se obtuvieron siete modelos, en los cuales el que tuvo el menor AIC fue  $\Phi(\text{est}^*\text{año}) P(\text{m}+\text{año}) \Psi(\text{est}^*\text{año})$  con un AIC de 5659.32 (Cuadro 5), sin embargo, el modelo  $\Phi(\text{est}^*\text{año}) P(\text{m}+\text{año}+\text{ad}/\text{sb}) \Psi(\text{est}^*\text{año})$  presenta un AIC de 5661.17, hay menos de 2 unidades de diferencia, por lo tanto es difícil discriminar cual es el modelo más adecuado ya que no se encontraron diferencias significativas entre ambos ( $X^2=0.3280$ ,  $df = 1$ ,  $P \approx 0.5281$ ). Así que se continuó modelando con el de menor

número de parámetros y al final con la supervivencia y la maduración modeladas se agregó el estado para determinar su influencia.

Cuadro 5. Modelado de las probabilidades de recaptura de las hembras de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco desde 1990 hasta el 2003. Tanto la supervivencia como la transición están fijadas al modelo más complejo: est \* año El modelo más parsimonioso esta en negritas.

Modelo	No. de Parámetros	AIC
$\Phi(\text{est}^*\text{año})$ P(m+est) $\Psi(\text{est}^*\text{año})$	121	5765.98
<b><math>\Phi(\text{est}^*\text{año})</math> P(m+año) <math>\Psi(\text{est}^*\text{año})</math></b>	<b>131</b>	<b>5659.32</b>
$\Phi(\text{est}^*\text{año})$ P(m+est+año) $\Psi(\text{est}^*\text{año})$	133	5662.30
$\Phi(\text{est}^*\text{año})$ P(m+est+año+ad/sb) $\Psi(\text{est}^*\text{año})$	134	5664.35
$\Phi(\text{est}^*\text{año})$ P(est*año) $\Psi(\text{est}^*\text{año})$	120	23964.82
$\Phi(\text{est}^*\text{año})$ P(m+año+ad/sb) $\Psi(\text{est}^*\text{año})$	131	5661.17
$\Phi(\text{est}^*\text{año})$ P(m+ad/sb) $\Psi(\text{est}^*\text{año})$	120	5765.77
$\Phi(\text{est}^*\text{año})$ P(m+est+ad/sb) $\Psi(\text{est}^*\text{año})$	122	15769.65

El modelo más parsimonioso en la recaptura de las hembras nos indica que en la primera ocasión de captura las probabilidades son altas y están por arriba del 50%, excepto en el año de 1993 que presenta una probabilidad de 45%. Para las posteriores ocasiones de recaptura observamos que disminuye drásticamente la probabilidad estando en su mayoría por arriba del 20 % (Fig. 1).

Las probabilidades de recaptura de los machos, se modelaron con la probabilidad de transición, porque presentan un efecto anti-transeúnte (ver métodos) y es necesario la generación de un modelo más complejo, la supervivencia se fijo en el modelo más complejo (est\*año) y se fijo la recaptura a

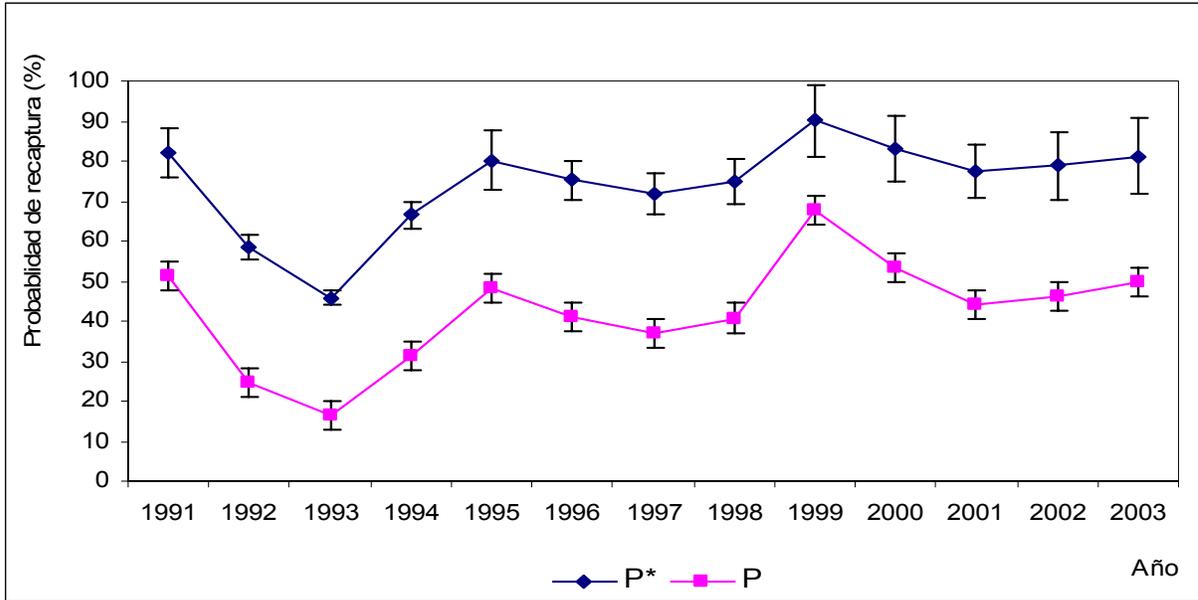


Fig. 1. Probabilidades de recaptura de las hembras de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco. El año 1993 presenta las probabilidades más pequeñas y es 1999 el de las más altas. P\* es la primera ocasión de captura y P son las posteriores ocasiones. Las barras representan los intervalos de confianza.

ceros. Con las probabilidades de transición es posible determinar la variación de la recaptura. Por un lado los individuos capturados ( $\Psi_{1 \rightarrow 0}$ ) en una ocasión previa y por otro los que se capturaron por primera vez ( $\Psi_{0 \rightarrow 1}$ ). Para las recapturas  $\Psi_{1 \rightarrow 0}$  el mejor modelo es el que presenta variaciones anuales y para  $\Psi_{0 \rightarrow 1}$  es el efecto aditivo de las variaciones estacionales más las anuales (Cuadro 6).

En cuanto a los valores de la recaptura, el  $\Psi_{1 \rightarrow 0}$  las probabilidades son bajas, del 20% a menos del 60%, el año de 1998 es el de menor valor con 24% y es 1993 el mayor con 52% (Fig. 2). Las probabilidades de recaptura de los individuos capturados por primera vez  $\Psi_{0 \rightarrow 1}$  se observa que estacionalmente es en la época de poslluvias donde se dan las más altas probabilidades de recaptura,

sin embargo no son muy diferentes de lo encontrado para lluvias y secas (Fig. 3). En cuanto a las variaciones anuales de la probabilidad de recaptura  $\Psi_{0 \rightarrow 1}$ , el año 2002 es donde se estimaron las probabilidades más bajas de recaptura llegando a 8% en secas, en cambio durante 1999 es donde se dan las probabilidades más altas llegando a más del 70% (Fig. 4).

Cuadro 6. Modelado de las probabilidades de recaptura de los machos de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco desde 1990 hasta el 2003. La supervivencia esta fijada al modelo más complejo  $\Phi$  (est\*año). El modelo más parsimonioso esta en negritas.

Modelo	No. de Parámetros	AIC
$\Psi_{0 \rightarrow 1}$ (est+año) $\Psi_{1 \rightarrow 0}$ (est+año)	70	4643.51
$\Psi_{0 \rightarrow 1}$ (est+año) $\Psi_{1 \rightarrow 0}$ (est)	58	4658.02
<b><math>\Psi_{0 \rightarrow 1}</math> (est+año) <math>\Psi_{1 \rightarrow 0}</math> (año)</b>	<b>68</b>	<b>4642.61</b>
$\Psi_{0 \rightarrow 1}$ (est+año) $\Psi_{1 \rightarrow 0}$ (.)	56	4657.39
$\Psi_{0 \rightarrow 1}$ (año) $\Psi_{1 \rightarrow 0}$ (año)	66	4644.11
$\Psi_{0 \rightarrow 1}$ (est) $\Psi_{1 \rightarrow 0}$ (año)	56	4671.97
$\Psi_{0 \rightarrow 1}$ (.) $\Psi_{1 \rightarrow 0}$ (año)	54	4675.95
$\Psi_{0 \rightarrow 1}$ (año) $\Psi_{1 \rightarrow 0}$ (est+año)	68	4646.08

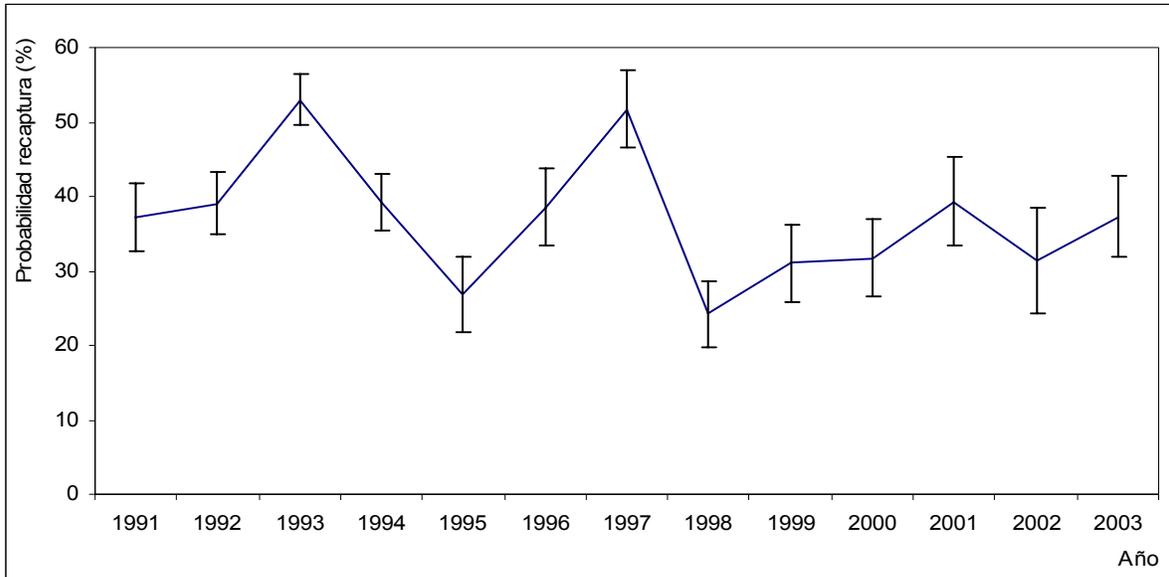


Fig. 2 Variaciones anuales de las probabilidades de recaptura de los machos de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco. La probabilidad es de  $\Psi_{1 \rightarrow 0}$ , es decir, individuos capturados en una ocasión previa.

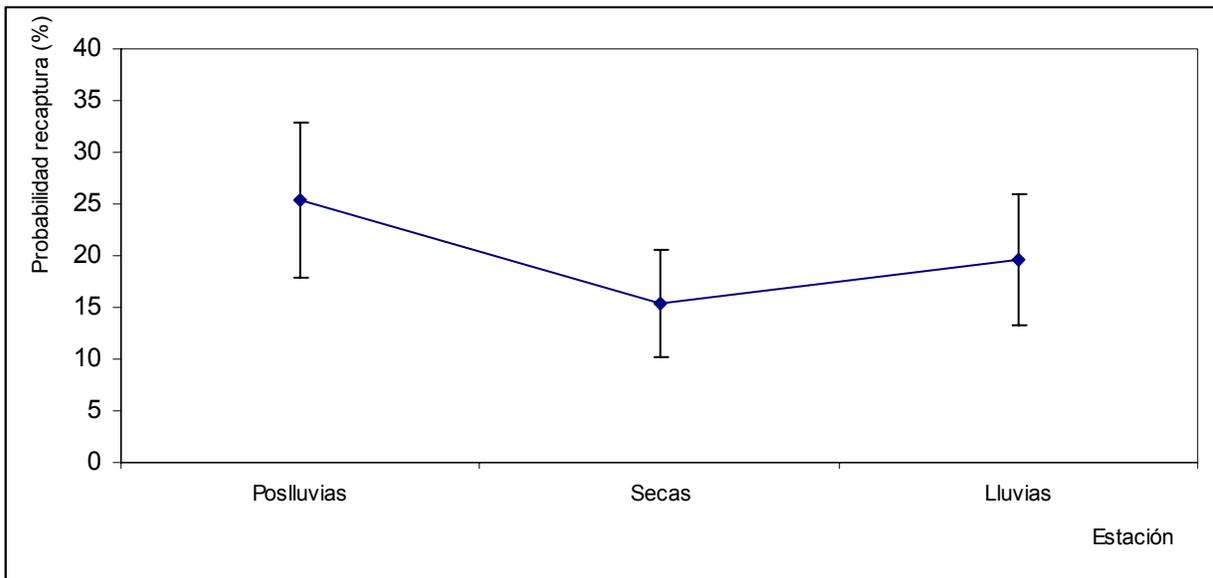


Fig. 3. Variaciones estacionales de las probabilidades de recaptura de los machos de *Liomys pictus* en Chamela. La probabilidad es de  $\Psi_{0 \rightarrow 1}$  individuos capturados por primera ocasión.

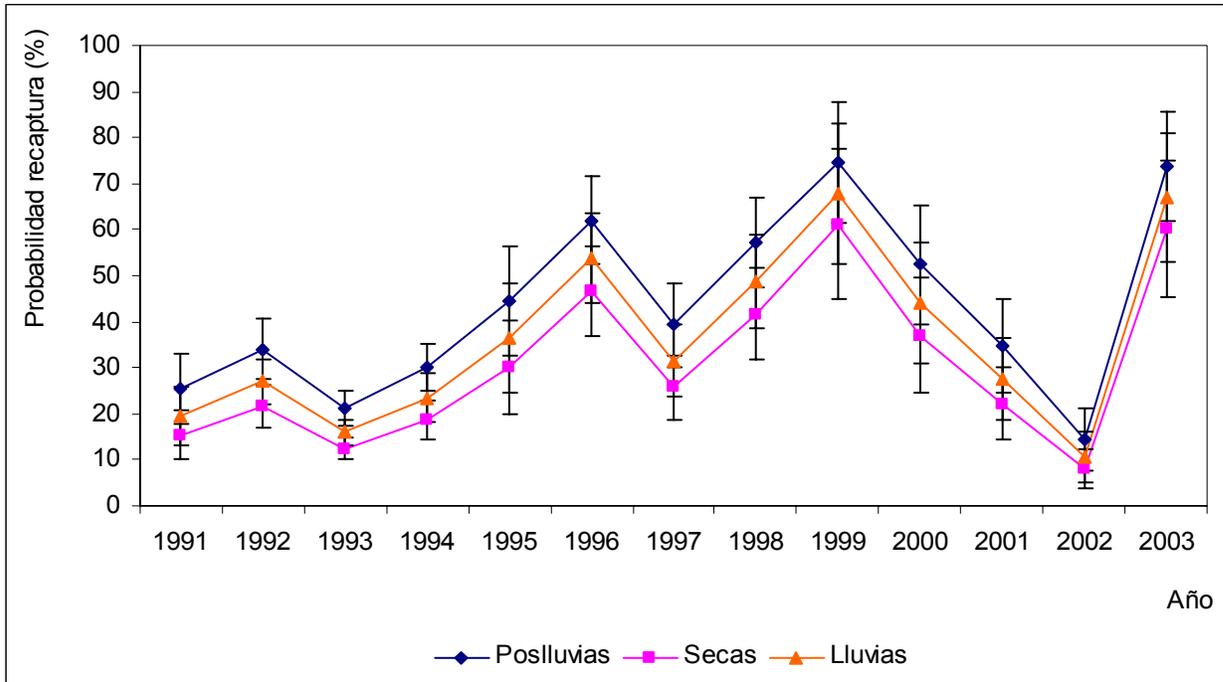


Fig. 4. Variaciones anuales de las probabilidades de recaptura de los machos de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco. La probabilidad es de  $\Psi_{0 \rightarrow 1}$ , es decir, individuos capturados por primera ocasión.

## Supervivencia

Para las hembras, se inicio a partir del modelo  $\Phi(\text{est} \cdot \text{año}) P(m + \text{año}) \Psi(\text{est} \cdot \text{año})$ , el más parsimonioso de la recaptura la estimación de las supervivencias. Se generaron 5 modelos con combinaciones de las condiciones temporales y de grupo, además se obtuvieron los modelos asociados a las covariables. El mejor modelo obtenido fue  $\Phi(\text{est} + \text{año} + \text{ad}/\text{sb}) P(m + \text{año}) \Psi(\text{est} \cdot \text{año})$  con un AIC de 5591.09 con 69 parámetros, aún y cuando esta muy cerca del modelo  $\Phi(\text{est} + \text{año} \cdot \text{ad}/\text{sb}) P(m + \text{año}) \Psi(\text{est} \cdot \text{año})$  en el valor del AIC; la diferencia en el número de parámetros (83 vs 69), es determinante para elegir el primer modelo.

Como podemos observar la supervivencia de las hembras presenta variaciones temporales determinadas por el año, la estación, además de estar asociadas con el estado (Cuadro 7)

Cuadro 7. Modelado de las probabilidades de supervivencia de las hembras de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco desde 1990 hasta el 2003. La recaptura esta con el mejor modelo obtenido y la transición con el modelo más complejo. El modelo más parsimonioso esta en negritas.

Modelo	No. de Parámetros	AIC
$\Phi(\text{est}*\text{ad}/\text{sb})$ $P(\text{m}+\text{est})$ $\Psi(\text{est}*\text{año})$	59	5643.13
$\Phi(\text{año}*\text{ad}/\text{sb})$ $P(\text{m}+\text{est})$ $\Psi(\text{est}*\text{año})$	79	5603.36
$\Phi(\text{est}+\text{año}*\text{ad}/\text{sb})$ $P(\text{m}+\text{est})$ $\Psi(\text{est}*\text{año})$	83	5591.48
<b><math>\Phi(\text{est}+\text{año}+\text{ad}/\text{sb})</math> <math>P(\text{m}+\text{est})</math> <math>\Psi(\text{est}*\text{año})</math></b>	<b>69</b>	<b>5591.09</b>
$\Phi(\text{est}+\text{año})$ $P(\text{m}+\text{est})$ $\Psi(\text{est}*\text{año})$	68	5612.87

Las variaciones estacionales muestran a la época de poslluvias con las supervivencias más altas, seguida de lluvias y finalmente las secas, lo que concuerda con la hipótesis planteada al inicio del estudio (Fig. 5). El mismo comportamiento se presenta tanto en adultos como en subadultos.

En las variaciones anuales, en general, las probabilidades de supervivencia para las hembras son altas todas están por arriba del 60%, aunque se observan dos bajas drásticas para la supervivencia en los años: 1991, 1995 y en menor medida en el 2000 (Fig. 6).

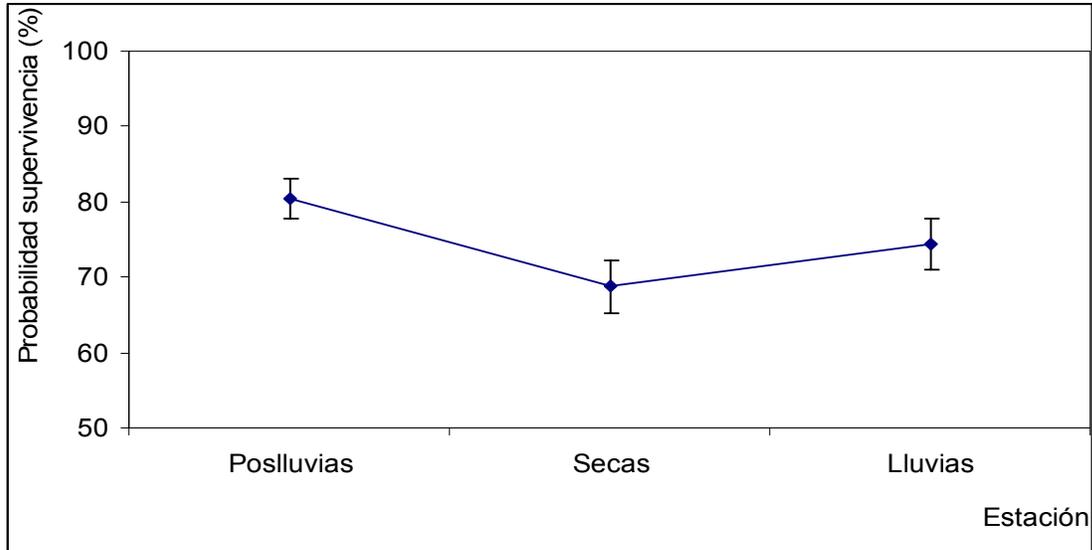


Fig. 5. Variaciones estacionales de las probabilidades de supervivencia de las hembras adultas de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco. El modelo es  $\Phi(\text{est}+\text{año}+\text{ad}/\text{sb}) P(\text{m}+\text{año}) \Psi(\text{est}*\text{año})$ . La época de poslluvias es donde se registra la mayor probabilidad de supervivencia.

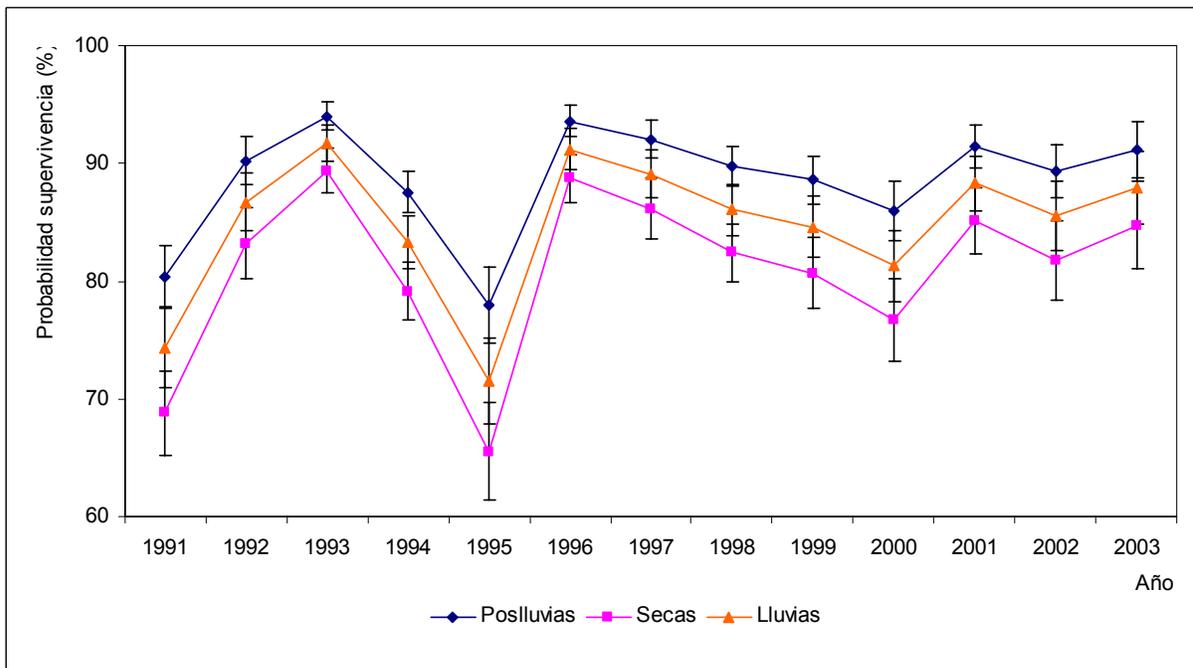


Fig. 6. Variaciones anuales y estacionales de las probabilidades de supervivencia de las hembras adultas de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco. El modelo es  $\Phi(\text{est}+\text{año}+\text{ad}/\text{sb}) P(\text{m}+\text{año}) \Psi(\text{est}*\text{año})$ . Las probabilidades de supervivencia mensual son altas por arriba del 60% mensual.

Por estados, las subadultas presentan una probabilidad de supervivencia mayor que las adultas, arriba del 80% mensual. También se observan las mismas disminuciones que en los adultos aunque son menos drásticas (Fig. 7)

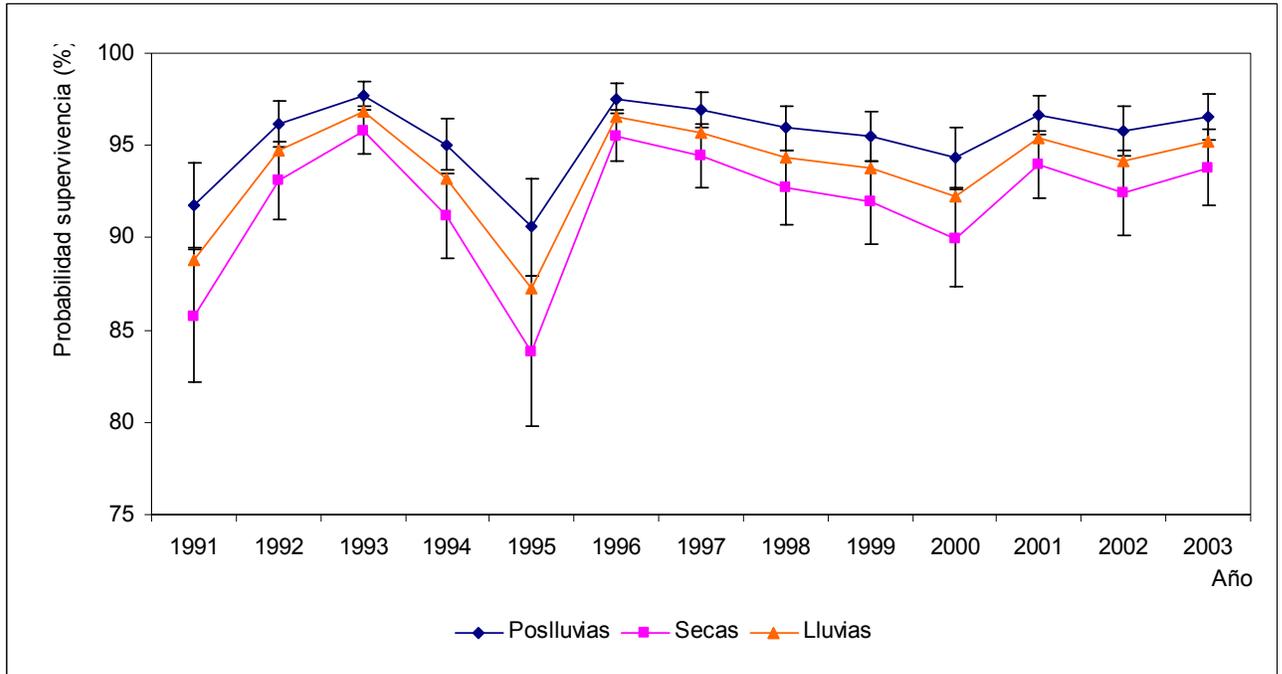


Fig. 7. Variaciones anuales y por épocas de las probabilidades de supervivencia de las hembras subadultas de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco. El modelo es  $\Phi(\text{est+año+ad/sb}) P(\text{m+año}) \Psi(\text{est*año})$ . Las probabilidades de supervivencia mensual están por arriba del 80% mensual.

El mejor modelo obtenido para la supervivencia de los machos es  $\Phi(\text{año}) P_1 P_2(\text{fijadas a } 0) \Psi_{0 \rightarrow 1}(\text{año}) \Psi_{1 \rightarrow 0}(\text{est+año})$  con un AIC de 4629.73 y 42 parámetros. Se generaron 6 modelos incorporando las variaciones anuales, estacionales y las covariables (Cuadro 8). La mayoría de las supervivencias anuales están por arriba del 70%, la menor se registra durante 1995 con el 65% y la máxima se alcanzó durante 1993 con el 87% (Fig. 8). Al comparar las

supervivencias de machos y hembras adultos, se presenta el mismo patrón general con algunas variaciones, en el año 2000 la supervivencia de los machos no disminuyó tanto como en las hembras (83% vs 76%, respectivamente. Los machos tienen probabilidades similares a las de hembras en la época seca, la más baja (Fig. 9).

Cuadro 8 Modelado de las probabilidades de supervivencia de los machos de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco desde 1990 hasta el 2003. La transición está con el mejor modelo obtenido. El modelo más parsimonioso está en negritas.

Modelo	No. de Parámetros	AIC
<b><math>\Phi(\text{año}) P_1 P_2(\text{fix}) \Psi_{0 \rightarrow 1}(\text{año}) \Psi_{1 \rightarrow 0}(\text{est+año})</math></b>	<b>42</b>	<b>4629.74</b>
$\Phi(\text{est}) P_1 P_2(\text{fix}) \Psi_{0 \rightarrow 1}(\text{año}) \Psi_{1 \rightarrow 0}(\text{est+año})$	32	4645.82
$\Phi(\text{est+año}) P_1 P_2(\text{fix}) \Psi_{0 \rightarrow 1}(\text{año}) \Psi_{1 \rightarrow 0}(\text{est+año})$	44	4629.74
$\Phi(\text{pdesf5}) P_1 P_2(\text{fix}) \Psi_{0 \rightarrow 1}(\text{año}) \Psi_{1 \rightarrow 0}(\text{est+año})$	31	4647.58
$\Phi(\text{pdesf}) P_1 P_2(\text{fix}) \Psi_{0 \rightarrow 1}(\text{año}) \Psi_{1 \rightarrow 0}(\text{est+año})$	31	4647.32
$\Phi(\text{Dnovf}) P_1 P_2(\text{fix}) \Psi_{0 \rightarrow 1}(\text{año}) \Psi_{1 \rightarrow 0}(\text{est+año})$	31	4639.31

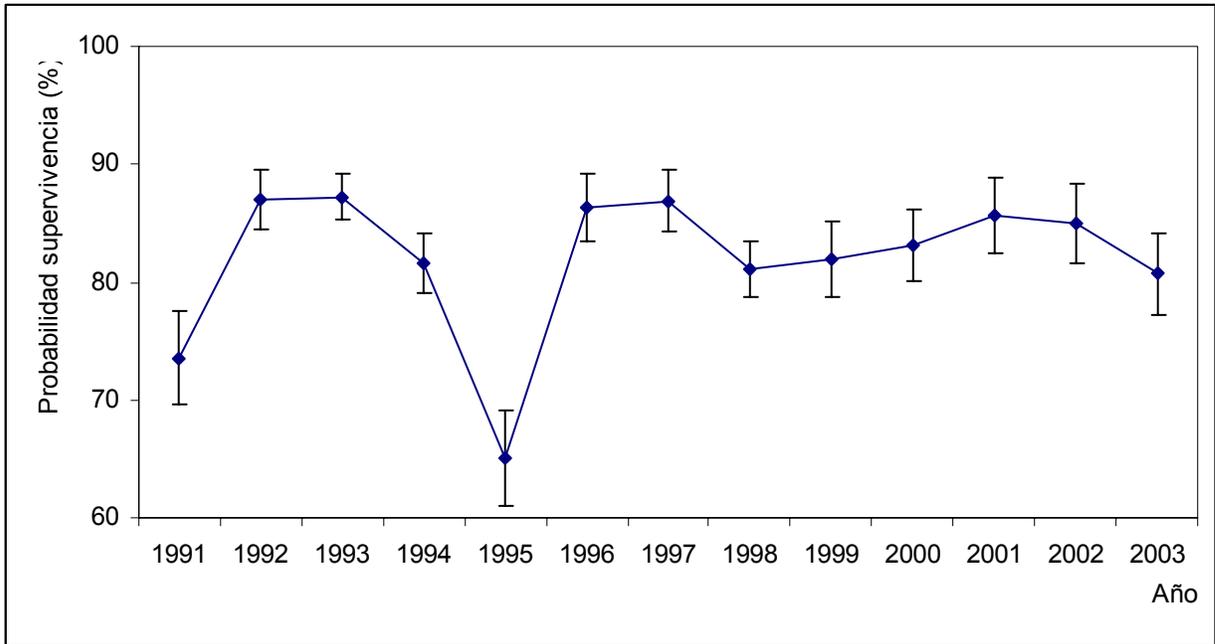


Fig. 8. Variaciones anuales de las probabilidades de supervivencia de los machos adultos de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco. El modelo es  $\Phi(\text{año}) P_1 P_2(\text{fix}) \Psi_{0 \rightarrow 1}(\text{año}) \Psi_{1 \rightarrow 0}(\text{est} + \text{año})$ . Las probabilidades de supervivencia mensual son altas por arriba del 60% mensual.

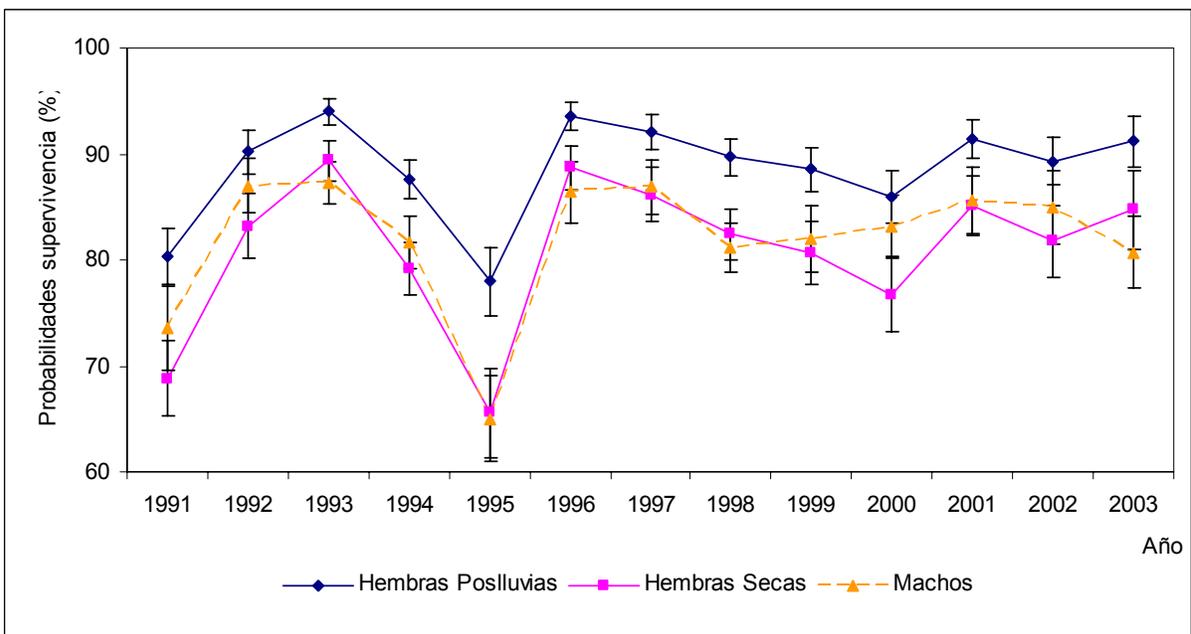


Fig. 9. Comparación de las probabilidades de supervivencia de hembras (poslluvias y secas) y machos adultos de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco. Se presenta el mismo patrón general y las supervivencias de los machos son similares a las de secas de hembras.

## Maduración Hembras

Para las estimaciones de la maduración, se utilizó el mejor modelo de la supervivencia de las hembras  $\Phi(\text{est+año+ad/sb}) P(\text{m+año}) \Psi (\text{est*año})$  y se obtuvieron cinco modelos con las variaciones anuales y estacionales, además de generar los modelos con las covariables (Cuadro 9). El mejor modelo fue  $\Phi(\text{est+año+ad/sb}) P(\text{m+año}) \Psi (\text{Dnov})$ , lo que nos indica que la transición tiene una variación anual, con fluctuaciones que van desde 50% hasta el 80%, en este caso los descensos se dieron en 1991, 1994 y 1998 (Fig. 10).

Presenta una relación negativa con la densidad de *L. pictus* en noviembre. El valor de la pendiente en la escala logit para la densidad es  $\beta = -0.32$  [-0.59,-0.05], lo que significa que si hay una alta densidad de *L. pictus* en noviembre, la probabilidad de hembras que madurarán de subadulto a adulto es pequeña, en contraste si la densidad es baja la probabilidad de transición es mayor (Fig. 11).

Cuadro 9. Modelado de las probabilidades de transición de hembras de subadultos a adultas de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco. La supervivencia y recaptura están con el modelo más parsimonioso. El modelo más parsimonioso está en negritas. La transición presenta una relación inversa con la densidad de *L. pictus* en noviembre.

Modelo	No. de Parámetros	AIC
$\Phi(\text{est+año+ad/sb}) P(\text{m+est}) \Psi (.)$	31	5571.99
$\Phi(\text{est+año+ad/sb}) P(\text{m+est}) \Psi (\text{est})$	33	5575.19
$\Phi(\text{est+año+ad/sb}) P(\text{m+est}) \Psi (\text{año})$	43	5576.19
$\Phi(\text{est+año+ad/sb}) P(\text{m+est}) \Psi (\text{est+año})$	45	5579.52
<b><math>\Phi(\text{est+año+ad/sb}) P(\text{m+est}) \Psi (\text{Dnov})</math></b>	<b>32</b>	<b>5568.12</b>

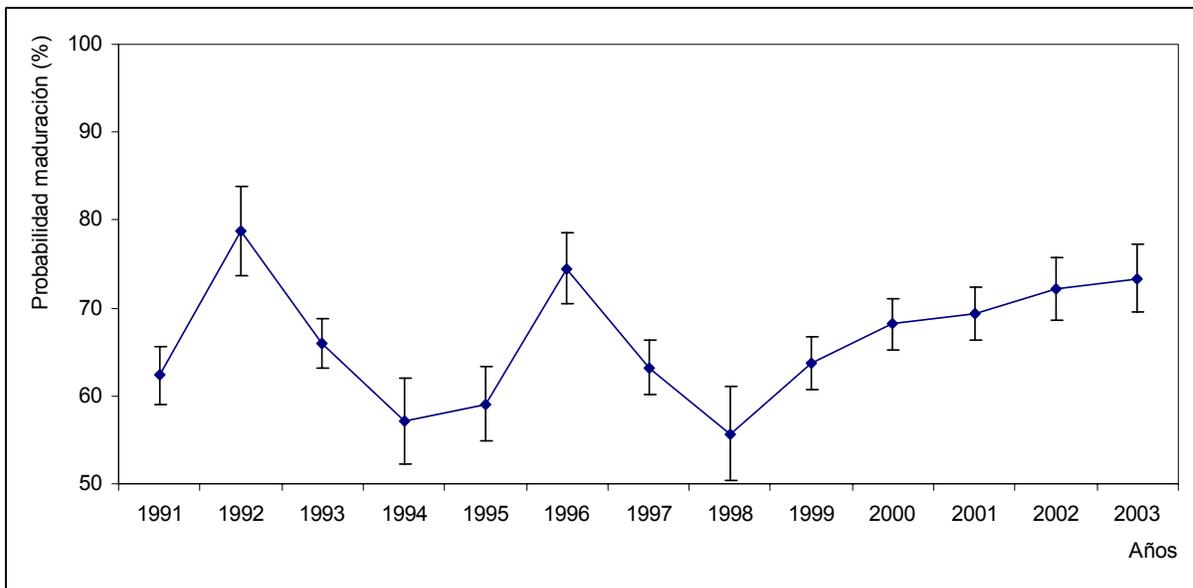


Fig. 10. Variaciones anuales de las probabilidades de maduración de las hembras subadultas a adultas de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco. El modelo es  $\Phi(\text{est+año+ad/sb}) P(\text{m+año}) \Psi (\text{est*año})$ . Las probabilidades de transición están por arriba del 50% mensual.

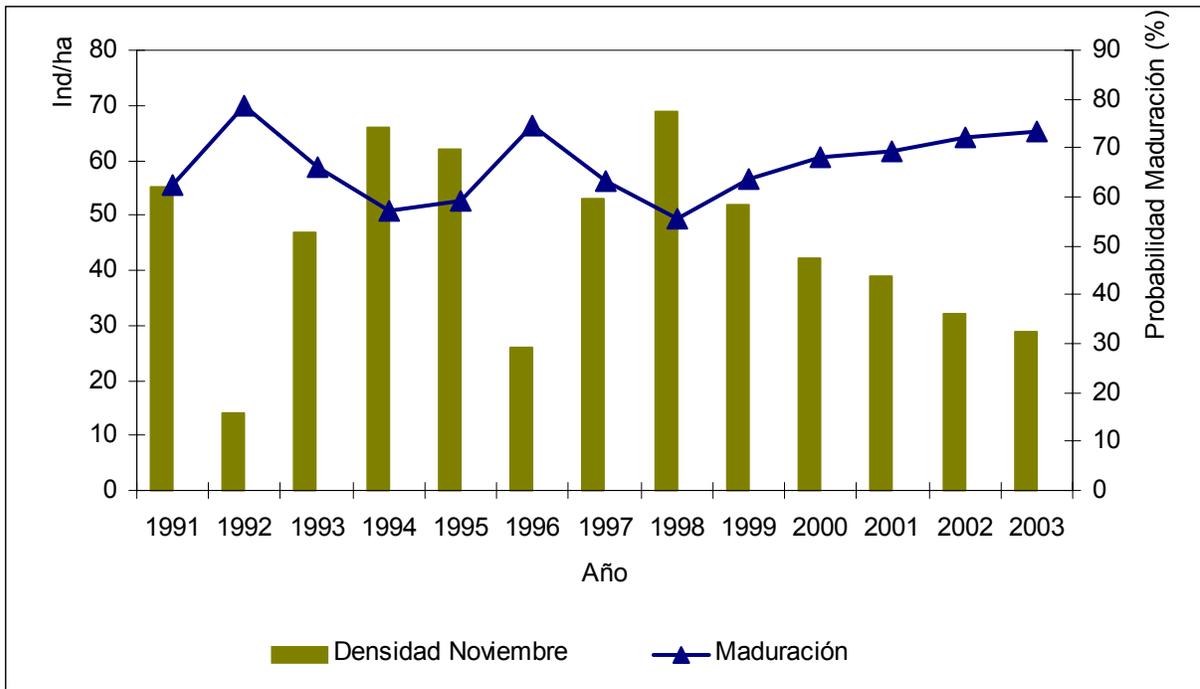


Fig. 11. Maduración de subadulto a adulto de las hembras de *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco y su relación negativa con la densidad de la especie en noviembre. .

## DISCUSIÓN DE RESULTADOS

### Pruebas de bondad de ajuste

Para eliminar el efecto de los transeúntes (individuos capturados en solo una ocasión), se retiraron de la base de datos y con ello se cumplieron los supuesto 1 y 2 del modelo, que disminuye el efecto de la “migración”.

De acuerdo con las pruebas de bondad de ajuste tanto hembras como machos presentan un comportamiento trampo-dependiente, esto podría explicarse debido a que *L. pictus* es territorial y altamente agresivo interespecíficamente (McGhee y Genoways 1978). Por lo tanto, es posible que los individuos establecidos en los territorios que abarcan los sitios de muestreo sean los que más visiten las trampas.

Las variaciones en la recaptura pueden deberse a varios factores como la calidad y la disponibilidad de recursos, comportamiento, densidad de los depredadores o algunas variables ambientales. En otras especies como *T. elegans*, se asocian a un mecanismo de ahorro energético, ya que pueden entrar en torpor en periodos con escasez de alimento o las condiciones climáticas sean adversas, como consecuencia las capturas son bajas (Lima *et al.* 2201). *L. pictus* construye madrigueras subterráneas (Domínguez 2000, Hernández 2000) que le permiten almacenar alimento y permanecer ahí durante los periodos desfavorables y en el caso de las hembras, para el cuidado de las crías durante la época

reproductiva, la actividad en las madrigueras y la cantidad de alimento almacenada en ellas pueden ser factores que afecten la captura de los individuos.

## **Supervivencia**

Las supervivencias de *Liomys pictus* muestran variaciones anuales en ambos sexos, este tipo de variaciones ha sido reportada para varias especies de mamíferos, especialmente en ambientes con alta variabilidad (Farand *et al.* 2002).

Las fluctuaciones poblacionales pueden ocurrir a diferentes niveles temporales, por un lado están los cambios de estación a estación, causados usualmente por la fluctuación estacional en la disponibilidad de recursos, como el alimento, o por la variación estacional de factores físicos limitantes para el crecimiento o mantenimiento de la población, como la temperatura y la precipitación. Por otro, encontramos los cambios de año a año, que involucran niveles de equilibrio, en los cuales el tamaño poblacional puede no tener fluctuaciones o al contrario tener grandes fluctuaciones, éstas fluctuaciones pueden ser cíclicas o irregulares (Emmel 1976).

De acuerdo a lo planteado al inicio del estudio para las hembras se registraron variaciones en la probabilidad de supervivencia, inter e intra anuales. Las variaciones pueden estar asociadas a la gran variación interanual en la productividad primaria, que depende principalmente del patrón de lluvias durante el año, la selva de Chamela, se caracteriza por no presentar un patrón definido de lluvias, por lo que cada año puede ser muy diferente en cantidad y distribución de la precipitación (García-Oliva *et al.* 2002). Aún cuando en los resultados no

muestran una relación fuerte entre la precipitación y la supervivencia es importante resaltar que en los años 1990 y 1994 se registraron menos de 600 mm de precipitación en el área y el año siguiente (1991 y 1995, respectivamente) las supervivencias muestran bajas en las estimaciones.

Es importante señalar, que las variaciones anuales no guardan algún tipo de relación con la precipitación, ya que los modelos que incluyen a las covariables no fueron los que mejor explican los datos.

Al comparar a *L. pictus* con otras especies de pequeños mamíferos, las supervivencias son altas, por ejemplo: el caso de *Eliomys quercinus* la más alta es de 38% (Schaub y Vartelaus-Schlegel 2001), en *Marmota marmota* la supervivencia promedio de los adultos fue de 71% (Farand *et al.* 2002), mientras que en *Marmota flaviventris* varía del 60 al 80% y en Sudamérica *Thylamys elegans* presenta supervivencias de hasta el 73% (Lima *et al.* 2001). En California *Dipodomys simulans* presenta drásticas variaciones en su supervivencia que van desde el 40% hasta casi el 100% (Kelt *et al.* 2005).

Las variaciones estacionales de la supervivencia de las hembras, señalan a las poslluvias (noviembre a febrero) como la temporada donde se alcanza la probabilidad más alta (93% en 1996) y en secas la menor (65% en 1995). Se esperaba encontrar diferencias estacionales en las probabilidades de supervivencia, las razones puede ser diversas, pero es durante la sequía existe el mayor reclutamiento de individuos jóvenes o subadultos a la población y su posterior dispersión, lo que hace que su residencia en el sitio sea corta (Romero 1993).

En el modelo de CJS, tanto la migración como la muerte están combinadas, por lo tanto no se puede discernir que proceso está influyendo en las variaciones de la supervivencia. Por otro lado, los cambios estacionales en la dispersión de las poblaciones son comunes, existe la agregación, causada por el apareamiento, durante las épocas de cortejo y de cuidados parentales y por otro la dispersión seguida de la maduración de los juveniles y subadultos (Emmel 1976).

Las estimaciones de la supervivencia por estados solo se realizaron en las hembras, y los resultados indican que los subadultos presentan valores más altos que los adultos (hembras y machos), contrario a lo esperado al inicio. En el caso de *Clethrionomys glareolus* se han reportado altas probabilidades de supervivencia para los subadultos (Prévot-Julliard *et al.* 1999).

### **Supervivencia entre sexos**

Las hembras presentaron probabilidades de supervivencia mayores que los machos, las diferencias en las supervivencias entre sexos de una especie se han asociado a factores como la competencia entre machos durante la época reproductiva y la gran susceptibilidad de éstos al stress nutricional y la depredación (Clutton-Brock *et al.* 1982). Esto se ha registrado en un análisis comparativo de las tasas de supervivencia de adultos en grandes herbívoros, ya que los machos muestran una menor supervivencia que las hembras bajo pobres condiciones ambientales (Toïgo y Gaillard 2003).

Por otro lado, también se han explicado las diferencias entre sexos con la selección sexual, en especies monógamas y que no presentan dimorfismo sexual

las supervivencia no presenta diferencias entre los sexos (Farand *et al.* 2002), contrario a lo que sucede con especies polígamas y con dimorfismo sexual donde las supervivencias son diferentes para machos y hembras (Schwartz *et al.*, 1998). En lo que respecta a *L. pictus*, existe dimorfismo sexual, los machos son más grandes que las hembras y, además, puede que sean polígamos, ya que los machos solo se reúnen con las hembras durante la época reproductiva.

### **Covariables**

Esperábamos encontrar un efecto o dependencia de la supervivencia, tanto de machos como de hembras con las covariables, principalmente con la precipitación, sin embargo, esto no sucedió.

En la selva de Chamela, se ha documentado una gran variación en los patrones de precipitación, tanto en la cantidad como en su distribución durante la temporada. Típicamente las lluvias inician en junio y pueden extenderse hasta enero en las llamadas lluvias invernales, sin embargo, hay años en que se pueden retrasar la temporada e iniciar a mediados o finales de julio y terminar en noviembre lo que modifica la dinámica de la vegetación en sus patrones de floración y fructificación.

Es probable que en este trabajo no estemos abordando todas las formas en como la precipitación influye en la supervivencia de los ratones, tal vez otro tipo de indicadores pudieran ser más útiles, como la productividad primaria de los sitios de colecta, las variaciones en la lluvia de semillas. E incluso explorar otros aspectos como la depredación.

## Maduración Hembras

De acuerdo con los resultados obtenidos, la probabilidad de maduración de las hembras de *Liomys pictus* son altos, ya que más del 50% de las hembras marcadas como subadultos tienen la probabilidad de pasar al estado adulto. Según los resultados obtenidos, la maduración de *L. pictus* no presenta variaciones estacionales, lo que se esperaba sucediera ya que en varias especies la maduración ocurre en las épocas favorables por la cantidad y calidad de los recursos disponibles (ej. *Mastomys natalensis*, *Phyllotis darwini*; Lima et al. 2003).

La maduración presentó una relación negativa con la densidad de *L. pictus* en el mes de noviembre, lo que podría estar sugiriendo un mecanismo de regulación por parte de la población en la cantidad de hembras que maduran, es decir, si la población tiene una densidad baja la mayor parte de las hembras subadultas maduraran en el inicio de la época reproductiva (noviembre-diciembre) y tienen la posibilidad de contribuir con nuevos individuos. En caso contrario, si la densidad es alta, es posible que solo una fracción de las hembras subadultas maduren y así se evite la competencia por recursos (ej. alimento, espacio).

## CONCLUSIONES

Las supervivencias de las hembras *Liomys pictus* enfatizan variaciones anuales y estacionales en la región de Chamela, Jalisco. Las supervivencias estimadas están por arriba del 50%. Por épocas, tanto adultas como subadultas, presentan la mayor supervivencia en la época posterior a las lluvias. Por estados, las hembras subadultas tienen probabilidades de supervivencia mayor al 80% mensual.

Por sexos, los machos tienen probabilidades de supervivencia similares a las probabilidades más bajas de las hembras.

La maduración de las hembras tiene relación negativa con la densidad de la misma especie en el mes de noviembre, lo que podría estar sugiriendo mecanismos densodependientes en la regulación poblacional de la especie.

## LITERATURA CITADA

Banach, K. 1986. The effect of increased food supply on the body growth rate and survival of bank voles in an island population. *Acta Theriologica*, 31:45-54.

Bradshaw, C. J. A., H. F. Mollet y M. G. Meekan. 2007. Inferring population trends for the world's largest fish from mark-recapture estimates of survival. *Journal of Animal Ecology*, 76:480-489.

Briones, M. A. 1991. Patrón demográfico y reproductivo de *Liomys pictus* (Rodentia: Heteromyidae) en un bosque tropical caducifolio. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 101 pp.

Briones, M. A. 1996. Estudio sobre la remoción postdispersión de frutos y semillas por mamíferos en un bosque tropical caducifolio. Tesis de Doctorado (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM. México. 146 pp. In: Historia natural de Chamela (Noguera, f., J.H. Vega, A.N. García Aldrete y M. Quesada, Eds.) Instituto de Biología, UNAM. México.

Bullock, S. H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela. *Folia Entomológica Mexicana*, 77: 6-17.

Bullock, S. H. 2002. La fenología de plantas en Chamela. Pp. 491-498,

Bullock, S. y A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22:22-35.

Castellanos, A. E., H. A. Mooney, S. H. Bullock, C. Jones y R. Robichaux. 1989. Leaf, stem and metamer characteristics of vines in a tropical deciduous forest in Jalisco, Mexico. *Biotropica*, 21:41-49.

Ceballos, G. 1989. Population and community ecology of small mammals from tropical deciduous and arroyo forest in Western México. Tesis doctoral. University of Arizona, Tucson, Arizona, 158 pp.

Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in neotropical dry forests. Pp. 195-220, in: Tropical deciduous forests (Bullock, S., E. Medina y H. Mooney, Eds.) Cambridge University Press, Cambridge.

Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. Los Mamíferos de Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., 436 pp.

Ceballos, G. y A. Miranda. 2000. Guía de los mamíferos de campo de la costa de Jalisco, México. Fundación Ecológica Cuixmala-UNAM. 501 pp.

Chaloupka, M. y C. Limpus. 2005. Estimates of sex- and age-class-specific survival probabilities for a southern Great Barrier Reef green sea turtle population. *Marine Biology*, 146:1251-1261.

Chávez, J. C. 1996. Análisis estadístico de la temporalidad de especies de murciélagos en Chamela, Jalisco, México. Tesina de la Especialización en Estadística Aplicada. IMAS, UNAM, México. 89 pp.

Cormack, R. M. 1964. Estimates of survival from sighting of marked animals. *Biometrika*. 51: 429-438.

Domínguez, C. Y. 2000. Estructura y contenido de las madrigueras de *Liomys pictus* en selva mediana subperennifolia, de la Estación de Biología, Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura. UNAM Campus Iztacala. 86 pp.

Farand, E. D. Allainé y J. Coulon. 2002. Variation in survival rates for the alpine marmot (*Marmota marmota*): effects of sex, age, year and climatic factors. *Canadian Journal of Zoology*, 80: 342-349.

Filip, V.; R. Dirzo; J. M. Maass y J. Sarukhán. 1995. Within- and Among- year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican Tropical Deciduous Forest. *Biotropica*, 27:78-86.

Gaillard, J. M., D. Delorme, J. M. Boutin, G. V. Laere, B. Boisaubert y R. Pradel. 1993. Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. *Journal of Animal Ecology*, 62:778-791.

García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM.

Hernández, M. B. 2000. Caracterización espacial y contenido de madrigueras de *Liomys pictus* en una selva baja de Jalisco. Tesis de Licenciatura. UNAM Campus Iztacala. 86 pp.

Hilton, B. y M. W. Miller. 2003. Annual survival and recruitment in a ruby-throated hummingbird population, excluding the effect of transient individuals. *The Condor*, 105: 54-62.

Jolly, G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration – stochastic model. *Biometrika*, 52:247-255.

Krebs, C. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus Californicus*. *Ecological Monographs*, 36:239:273.

Lambin, X., Petty, S. J. y Mackinson, J. L. 2000. Cyclic dynamics in field vole populations and generalist predation. *Journal of Animal Ecology*, 69:106-118.

Langtimm, C.A., T.J. O'Shea, R. Pradel y C.A. Beck. 1998. Estimates of annual survival probabilities for adult Florida Manatees (*Trichechus manatus latirostris*). *Ecology*, 79: 981-997.

Lebreton, J. D., K. B. Burnham, J. Clobert y D. R. Anderson. 1992 Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62:67-118

Lebreton, J. D., R. Pradel y J. Clobert. 1993. The statistical analysis of survival in animal populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 8:91-95.

Lima, M. y F. M. Jaksic. 1999. Population rate of change in the leaf-eared mouse: The role of density-dependence, seasonality and rainfall. *Australian Journal of Ecology*, 24: 110-116.

Lima, M., N. C. Stenseth, N.G. Yoccoz y F. M. Jaksic. 2001. Demography and Population dynamics of the mouse opossum (*Thylamys elegans*) in semi-arid Chile: seasonality, feedback structure and climate. *Proceedings of the Royal Society of London*, 268:2053-2064.

Lima, M., N. C. Stenseth y F.M. Jaksic. 2002. Population dynamics of a South American rodent: seasonal structure interacting with climate, density dependence and predator effects. *Proceedings of Royal Society of London*, (269): 2579-2586.

Lima, M., N. C. Stenseth, H. Leirs y F. M. Jaksic. 2003. Population dynamics of small mammals in semi-arid regions: a comparative study of demographic variability in two rodent species. *Proceedings of the Royal Society of London*, 270: 1997-2007.

Loison, A., M. Festa-Bianchet, J.M. Gallard, J.T. Jorgenson y J.M. Jullien. 1999. Age-specific survival in five populations of ungulates: evidencie of senescence. *Ecology*. 80:2539-2554.

Lott, E. J., S. H. Bullock y J. A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica*, 19:228-235.

Martínez Yrizar, A., J. M. Maass, L. A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhan. 1996. Net productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western México. *Journal of Tropical Ecology*, 12:169-175.

McGhee, M. E. y H. H. Genoways. 1978. *Liomys pictus*. *Mammalian species*.

Mendoza Durán, M. de los A. 1997. Efecto de la adición de alimento en la dinámica de poblaciones y estructura de comunidades de pequeños mamíferos en un bosque tropical caducifolio. Tesis de Maestría, Fac. de Ciencias, UNAM, México, 100 pp.

Owen-Smith, N. 1993. Comparative mortality rates of male and female kudus: the cost of sexual size dimorphism. *Journal of Animal Ecology*, (62): 428-440.

Pradel, R., A. R. Johnson, A. Viallefont, R. G. Nager y F. Cezilly. 1997. Local recruitment in the greater flamingo: a new approach using capture-mark-recapture data. *Ecology*, 78:1431-1445.

Pérez, S. A. 1978. Observaciones sobre la morfología, alimentación y reproducción de *Liomys pictus* (Rodentia: Heteromyidae). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 61 pp.

Prévot-Julliard, A.C., H. Henttonen, N.G. Yoccoz y N. C. Stenseth. 1999. Delayed maturation in female bank voles optimal decision or social constraint?. *Journal of Animal Ecology*, 68:684-697.

Pusey, A. E., L. Pintea, M. L. Wilson, S. Kamenya y J. Goodall. 2007. The contribution of long-term research at Gombe National Park to Chimpanzee conservation. *Conservation Biology*, 21:623-634.

Quintero, G. y V. Sánchez. 1989. Estudio del área de actividad de *Heteromys desmarestianus* (Rodentia: Heteromyidae) en una selva alta perennifolia. *Annales del Instituto de Biología, Serie Zoología*, 60: 223-240.

Romero, M. L. 1993. Biología de *Liomys pictus*. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 108 pp.

Sánchez, R. C. 1993. Remoción post-dispersión de semillas por roedores en la Estación de Biología "Chamela", Edo. de Jalisco. Tesis de Licenciatura, ENEP-

Iztacala, UNAM, México, 39 pp.

Schaub, M. y C. Vartelaus-Schlegel. 2001. Annual and seasonal variation of survival rates in the garden dormouse (*Eliomys quercinus*). *Journal of Zoology*. 255:89-96.

Seber, G. A. F. 1965. A note on the multiple-recapture census. *Biometrika* 52:249-259.

Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. Oxford.

Taitt, M. J. 1981. The effect of extra food on small rodent populations. I. Deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Journal of Animal Ecology*, 50:111-124.

Taitt, M. J. y C. J. Krebs. 1981. The effect of extra food on small rodent populations. II. Voles (*Microtus townsendii*). *Journal of Animal Ecology*, 50:111-124.

Tinkle, D. W., A. Dunham, y J. D. Congdon. 1993. Life history and demographic variation in the lizard *Sceloporus graciosus*: A long-term study. *Ecology*, 74 (8): 2413-2429.

Toïgo C. y Gaillard, J. M. 2003. Causes of sex-biased adult survival in ungulates: sexual size dimorphism, mating tactic or environmental harshness?. *Oikos*, 101:376-384.

White, G. C. y K. P. Burnham. 1999. Program MARK : survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46 (Supl.), 20-138.