



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
Instituto de Ecología

**Dinámica espacio-temporal a largo plazo de los pequeños  
mamíferos de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala**

**TESIS**

Que para obtener el grado de:

**Maestro en Ciencias Biológicas**

P r e s e n t a

**Biol. Edgard David Mason Romo**

Director de tesis: Dr. Gerardo Jorge Ceballos González

**México, D.F.**

**marzo 2009**



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.

<b>ÍNDICE DE CONTENIDO</b>	<b>PÁGINA</b>
<b>DEDICATORIA.....</b>	<b>VII</b>
<b>AGRADECIMIENTOS.....</b>	<b>IX</b>
<b>RESUMEN.....</b>	<b>1</b>
<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>2</b>
<b>La importancia de los estudios ecológicos de largo plazo.....</b>	<b>2</b>
<b>ANTECEDENTES.....</b>	<b>5</b>
<b>Diversos taxa.....</b>	<b>5</b>
<b>Mamíferos.....</b>	<b>6</b>
<b>CAPÍTULO 1 ANÁLISIS HISTÓRICO Y METODOLÓGICO DE LOS ESTUDIOS DE DINÁMICA POBLACIONAL.....</b>	<b>15</b>
<b>Antecedentes históricos.....</b>	<b>16</b>
<b>Importancia relativa de los factores endógenos y exógenos.....</b>	<b>17</b>
<b>Importancia de la dinámica poblacional en la teoría ecológica.....</b>	<b>18</b>
<b>El análisis matemático de las series de tiempo.....</b>	<b>24</b>
<b>Marco teórico de los modelos informático-teóricos.....</b>	<b>30</b>
<b>La elección del modelo.....</b>	<b>42</b>
<b>CAPÍTULO 2 DINÁMICA POBLACIONAL DE LOS PEQUEÑOS MAMÍFEROS DE CHAMELA-CUIXMALA.....</b>	<b>46</b>
<b>JUSTIFICACIÓN.....</b>	<b>47</b>
<b>OBJETIVOS.....</b>	<b>48</b>
<b>Objetivo general.....</b>	<b>48</b>
<b>Objetivos particulares.....</b>	<b>48</b>
<b>HIPÓTESIS.....</b>	<b>49</b>

Componente espacial.....	49
Componente estacional.....	49
Componente de largo plazo.....	49
<b>SITIO DE ESTUDIO.....</b>	<b>50</b>
Ubicación.....	50
Clima.....	51
Vegetación.....	51
Mastofauna.....	52
<b>MÉTODOS.....</b>	<b>54</b>
Recolecta de datos.....	54
Análisis de datos.....	55
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>59</b>
Tendencias negativas en las dinámicas poblacionales.....	60
El orden de la estructura de retroalimentación.....	60
Modelado de series de tiempo.....	62
Selva baja.....	62
Selva mediana.....	65
<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>79</b>
La precipitación como perturbación exógena.....	79
Diversidad de dinámicas poblacionales.....	82
Estructuras de retroalimentación.....	85
<b>CONCLUSIONES.....</b>	<b>90</b>
<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>92</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>119</b>

**Tabla 1. Promedios mensuales y acumulados anuales (AA) de la precipitación en milímetros registrada en la región de Chamela-Cuixmala durante el periodo 1987-2007. Las celdas obscurecidas representan la temporada de lluvias de la región, de junio a octubre y la celda en negritas y obscurecida es el evento de precipitación atípica registrado en enero de 1992, los años en los que el acumulado anual fue más bajo del promedio (772±258mm) están marcados en obscuro. (fuente: <http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/www/clima.html>).....120**

**Tabla 2. Mamíferos pequeños registrados en la región a la que pertenece la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (Ceballos y Miranda, 1986 y 2000), señalando las especies y géneros endémicos (Ceballos y Rodríguez, 1993), especies introducidas y el estatus de conservación de cada una (SEMARNAT, 2002 y Ceballos *et al.*, 2005), Género y especie significa que tanto el género como la especie son endémicas de México. \*Presente de México a Sudamérica.....121**

**Series de tiempo de las especies con suficiente abundancia y recurrencia para ser analizadas.....122**

**Figura 12:** abundancia anual de *Liomys pictus* en la selva baja, línea negra, y en la selva mediana, serie gris, de Chamela-Cuixmala, de 1990 a 2007.....122

**Figura 13:** abundancia anual de *Nyctomys sumichrasti* en la selva mediana de Chamela-Cuixmala, de 1990 a 2007.....123

**Figura 14:** abundancia anual de *Oryzomys couesi*, línea negra, y *Oryzomys melanotis*, línea gris, en la selva mediana de Chamela-Cuixmala, de 1990 a 2007.....124

**Figura 15:** abundancia anual de *Osgoodomys banderanus*, línea negra, y *Peromyscus perfulvus*, línea gris, en la selva mediana de Chamela-Cuixmala, de 1990 a 2007.....125

**Análisis de PRCF (parcial rate correlation analysis) para cada especie de pequeño mamífero de Chamela-Cuixmala con datos suficientes para ser modelada matemáticamente.....126**

**Figura 16.** Estructura de retroalimentación de *Liomys pictus* en selva baja, negativa y de primer orden, sin desfases temporales, lo cual sugiere que no es afectada por la interacción con otras especies. ....126

**Figura 17.** Estructura de retroalimentación de *Liomys pictus* en selva mediana (sin tendencia), muestra retroalimentación negativa y de primer orden, sin desfases temporales, lo cual sugiere que no es afectada por la interacción con otras especies. ....127

**Figura 18.** PRCF de *Nyctomys sumichrasti*, sin tendencia, muestra una estructura de retroalimentación negativa de primer orden sin evidencia de

efectos de segundo orden, generados por interacciones interespecíficas.....128

**Figura 19.** PRCF de *Oryzomys couesi*, muestra una estructura de retroalimentación negativa de segundo orden, lo que significa que la dinámica de esta especie está perturbada de manera importante por competencia interespecífica, se sugiere que al ser dinámica de segundo orden se asuma cierto nivel de periodicidad y es posible que se trate de competencia por interferencia dentro del mismo nivel trófico.....129

**Figura 20.** PRCF de *Oryzomys melanotis*, presenta una estructura negativa de retroalimentación de primer grado con efectos importantes de perturbaciones negativas de segundo grado marcada por ciclos de 2-3 años posiblemente generados por fuertes interacciones tróficas en una estructura de retroalimentación negativa donde se puede también inferir competencia por interferencia con especies que compartan cercanamente su nicho ecológico.....130

**Figura 21.** Análisis de PRCF de *Osgoodomys banderanus*, mostrando una estructura de retroalimentación de primer grado, sin evidencias de periodicidad o efectos negativos de segundo orden debido a interacciones de segundo orden.....131

**Figura 22.** PRCF de *Peromyscus perfulvus*, muestra una estructura de retroalimentación negativa de primer orden, con ligera evidencia de efectos segundo orden, probablemente debidos a interacciones con otros niveles tróficos.....132

**Clave para las siglas utilizadas en las ecuaciones de los modelos realizados.....133**

**Tabla 3:** Modelos basados en el modelo logístico generalizado de Ricker (1954) para analizar la dinámica poblacional de *Liomys pictus* en los sitios de selva baja. La nomenclatura viene explicada en la clave al inicio de esta sección.....134

**Tabla 4:** Modelos basados en el modelo logístico generalizado de Ricker (1954) para analizar la dinámica poblacional de *Liomys pictus* en los sitios de selva mediana (sin tendencia). La nomenclatura viene explicada en la clave al inicio de esta sección.....135

**Tabla 5:** Modelos basados en el modelo logístico generalizado de Ricker (1954) para analizar la dinámica poblacional de *Nyctomys sumichrasti* en los sitios de selva mediana (sin tendencia). La nomenclatura viene explicada en la clave al inicio de esta sección.....136

**Tabla 6:** Modelos basados en el modelo logístico generalizado de Ricker (1954) para analizar la dinámica poblacional de *Oryzomys couesi* en los sitios

de selva mediana. La nomenclatura viene explicada en la clave al inicio de esta sección.....137

**Tabla 7:** Modelos basados en el modelo logístico generalizado de Ricker (1954) para analizar la dinámica poblacional de *Oryzomys melanotis* en los sitios de selva mediana. La nomenclatura viene explicada en la clave al inicio de esta sección.....138

**Tabla 8:** Modelos basados en el modelo logístico generalizado de Ricker (1954) para analizar la dinámica poblacional de *Osgoodomys banderanus* en los sitios de selva mediana. La nomenclatura viene explicada en la clave al inicio de esta sección.....139

**Tabla 9:** Modelos basados en el modelo logístico generalizado de Ricker (1954) para analizar la dinámica poblacional de *Peromyscus perfulvus* en los sitios de selva mediana. La nomenclatura viene explicada en la clave al inicio de esta sección.....140

**Tabla 10.** Datos de los modelos con mejor soporte por especie y tipo de vegetación (**especie**), La clasificación (**rank**), la varianza explicada (**R<sup>2</sup>**), la (**ecuación**), los valores de la ecuación logística generalizada de Ricker (1954): el valor individual de la competencia en relación a la densidad (**a**),  $a > 1$  si la densidad aumenta la competencia y  $a < 1$  se encuentran habituados a la competencia. (**b**) tasa reproductiva máxima, (**c**) competencia interespecífica o el agotamiento de los recursos, (**d**) el efecto de las lluvias dentro de la temporada, junio a octubre, (**e**) el efecto de la lluvia fuera de temporada (noviembre a mayo), con la precipitación atípica de enero de 1992. **1** y **2** son la desviación logarítmica de la predicción generada  $\Sigma (Observada-predicha)/9$ , **1** para la predicción basada en la ecuación desde el primer punto (full time) y **2** es el error en la predicción de paso a paso (*one step ahead*). Se analizaron efectos de perturbación exógena vertical y lateral (modelos b), para la dirección de la perturbación está dada por el signo del resultado, para los modelos b los signos significan lo inverso a su valor.....141

*“Science ... warns me to be careful how I adopt a view which jumps with my preconceptions, and to require stronger evidence for such belief than for one to which I was previously hostile. My business is to teach my aspirations to conform themselves to fact, not to try and make facts harmonize with my aspirations”.*

*Sir Thomas Henry Huxley (1825-1895)*

## **IN MEMORIAM**

De uno de los más grandes ejemplos de mi vida, mi padre Edgard Mason Villalobos (1953-1996), desearía que pudieras leer esta tesis.

A quien me ha enseñado más sobre la evolución y la biología que nadie (sin tener la fortuna de haberlo conocido): el Dr. Stephen Jay Gould (1941-2002).

Y a quien inició el estudio formal de los mamíferos en México, y así contribuyó de manera indirecta a este trabajo, al Dr. Bernardo Villa (1911-2005), ojalá hubiera podido conocerlo mejor.

## DEDICATORIA

A mi madre, por haber sido el artífice de todo en mi vida, por ser la mano detrás de la silla, cosa que agradezco inmensamente.

A mi padre, que a pesar de su ausencia física siempre estará en mi mente y corazón.

A mi hermano y a mi hermana, por aguantar mis pesadeces y bromas, así como el que tenga que ser su hermano mayor, así nos tocó. Confío que ustedes (siendo más inteligentes, entre tantas cosas) llegarán más alto que yo.

## AGRADECIMIENTOS

A CONACyT por la beca para la realización de mis estudios de maestría (beca 205321). Al PAEP por el apoyo otorgado para la estancia en la Universidad Católica de Chile.

Al Dr. Gerardo Ceballos por crear, dirigir, financiar y asesorar este proyecto, por su tiempo, su confianza y su amistad, ¡Mil gracias viejito!

A mi comité tutorial, la Dra. Ella Vázquez y el Dr. Víctor Sánchez-Cordero, por sus atinados comentarios al proyecto y su siempre amable capacidad para donar su muy preciado tiempo y esfuerzo académico en este y tantos proyectos, así como por su apoyo y amistad durante estos años de trabajo.

También a mi sínodo del examen de grado (incluyendo a mi asesor y mi comité tutorial) el Dr. Rurik List y el Dr. Rodrigo Medellín, por sus atinados comentarios que complementaron este proyecto durante su fase final.

A las innumerables personas (especialmente a Gerardo, Ángeles, Yola, Betty, Cuau, Heliot y Ella) que han realizado el trabajo de campo a lo largo de casi 20 años y a quienes les debo los datos que hicieron posible esta tesis.

A Paty y Anahí, quienes con prodigiosa paciencia y amabilidad recibieron mis papeles, muchas veces fuera de tiempo. Al personal del Instituto de Ecología, especialmente de la biblioteca, (por su amabilidad al prestar su tiempo, esfuerzo y material). Al personal de vigilancia del instituto con quienes conviví continuamente durante mis estancias (ya muy noche) dentro del IE y que siempre tenían buena plática y risas para aguantar el cansancio. Especialmente al Posgrado en Ciencias Biológicas, coordinado por el Dr. Juan Núñez Farfán, quienes de manera siempre amable me apoyaron en las cuestiones administrativas y económicas que hicieron posible este proyecto.

Al Dr. Mauricio Lima por su asesoría para los modelos poblacionales, muy especialmente por su **enorme** paciencia al contestar todas mis preguntas sobre los complicados modelos estadísticos que me enseñó y por su amistad durante mi estancia en Santiago ¡GRACIAS Mauro! Al Dr. Fabián Jaksic por las interesantes discusiones y su increíble amabilidad que hicieron muy amena mi estancia. Un abrazo a Aurora (mi paisana), Ariel, Matías y Sergio, que enriquecieron mi estancia con su amistad y sus comentarios. A María Teresa González, por su apoyo y su amabilidad con los trámites realizados durante mi estancia. De nuevo a Mauricio y Fabián, por otorgarme viáticos del CASEB, que me facilitaron mi estancia en Chile. Al Dr. Anelio Aguayo (y su esposa), por su compañía y amistad durante mi visita a Punta Arenas. ¡Mil gracias viejo lobo de mar! Volveré pronto a visitarlos.

Gracias a que la vida me ha engrandecido con innumerables amigos (y un puñito de mejores amigos para quienes sobran las palabras para demostrarles mi aprecio y cariño) sería imposible agradecerles personalmente, por lo que tendré que mandarles un agradecimiento grupal. Igualmente a todo aquello que obstaculizó la realización de este proyecto, porque solo logró darme más impulso para que esta investigación llegara correctamente a su fin.

Por último, pero primero en mi corazón y en mi mente, por su amor, apoyo, tiempo y por estar incondicionalmente conmigo, en las buenas y en las malas: a mi familia (incluyendo a Alfonso), no estaría aquí sin ustedes. ¡GRACIAS!

## RESUMEN

El generar predicciones cuantitativas sólidas de los efectos ambientales sobre la estructura de retroalimentación de las poblaciones es uno de los objetivos centrales de la ecología poblacional. Usando metodologías cuantitativas, el marco teórico-informático de análisis estadísticos y un monitoreo de largo plazo se busca cumplir el objetivo de determinar la dinámica poblacional de los pequeños mamíferos de dos selvas secas del pacífico occidental de México. El trapeo de los pequeños mamíferos se ha realizado ininterrumpidamente desde 1990 hasta el presente. Debido a que varias especies son muy raras solo siete de doce se analizaron en selva mediana y una en selva baja. Los modelos sugieren efectos verticales positivos de la lluvia en todas las especies y algunos son afectados de forma lateral, al modificarse la disponibilidad de recursos. La especie más abundante son contrastantes entre la climáticamente menos severa selva mediana, donde su dinámica es casi exclusivamente densodependiente y la más severa selva baja, donde la lluvia juega un papel fundamental para esta especie, especialmente la lluvia atípica. La mayoría de las especies tienen retroalimentación de primer orden, las especies arborícolas y semiarborícolas muestran evidencias de cierto grado de interacciones interespecíficas positivas. De manera contrastante a las otras especies, tanto *Oryzomys couesi* como *O. melanotis* presentan importantes retroalimentaciones negativas de segundo orden, que sugieren una dinámica cíclica con efectos de depredadores y competencia interespecífica, respectivamente. La trascendencia de este estudio se incrementa por la alta proporción de especies endémicas estudiadas, la importancia de la conservación en las selvas tropicales secas y el hecho de ser el primer estudio de largo plazo realizado sobre dinámica poblacional de pequeños mamíferos en selvas tropicales. El profundo conocimiento generado de este grupo en selvas tropicales es fundamental para la conservación, manejo y posteriores estudios en uno de los ambientes más amenazados del planeta.

## INTRODUCCIÓN

El estudio de los cambios en la abundancia de las especies han sido un objetivo primordial para la ecología desde finales del siglo XIX e inicios del siglo XX (e.g. Harting, 1892; Howell, 1923; Elton, 1924; Elton & Nicholson, 1942; Lima, 2001; Lima *et al.*, 1999; Moran, 1953).

Hoy en día se reconoce la importancia tanto de los patrones exógenos o denso-independientes (e.g. precipitación o depredación especializada) y las variables endógenas o denso-dependientes (e.g. competencia intraespecífica, índice reproductivo, mortandad) en la explicación de las distintas dinámicas poblacionales (Lima, 2001; Lima *et al.*, 1999; Lima & Jaksic, 1999).

El estudio de la dinámica poblacional requiere de trabajo de largo plazo y ha sido fundamental para la fundamentación de la teoría ecológica (Berryman, 2003; Turchin, 2001), la conservación y el manejo (Brown *et al.*, 2001).

### La importancia de los estudios ecológicos de largo plazo

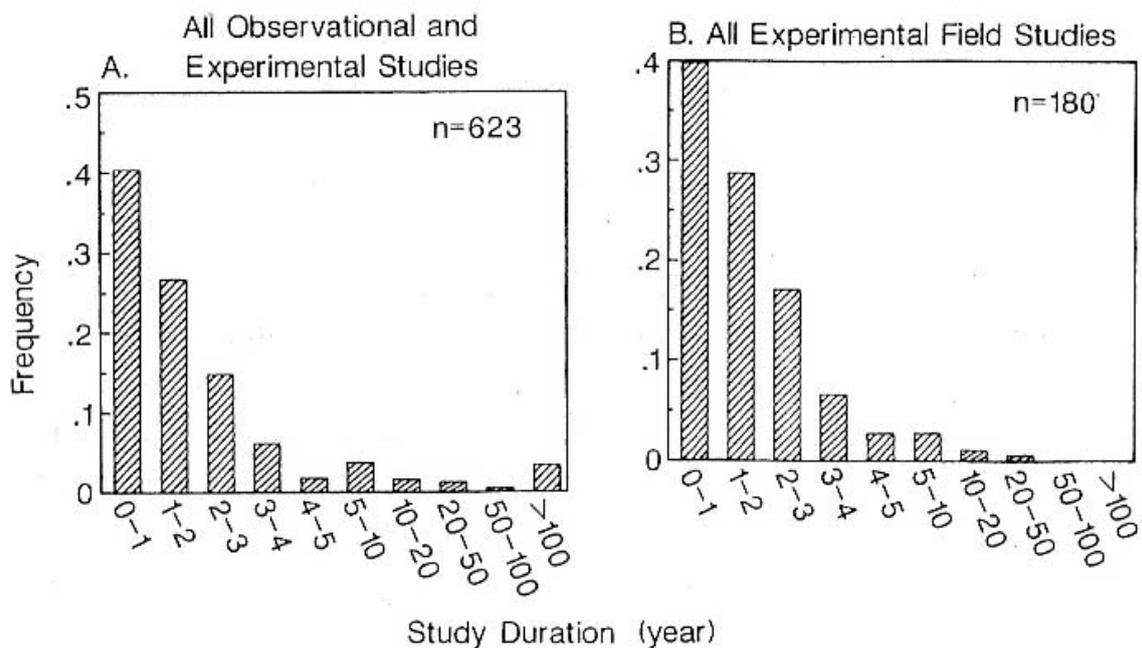
Una parte muy importante de los estudios ecológicos, teóricos y empíricos, han tenido como objetivo entender la estructura y dinámica de poblaciones, identificando y estudiando sus relaciones.

Aislar estas entidades de las complicaciones de los sistemas en los que se llevan a cabo, ha resultado una estrategia eficaz para entender la mayoría de los procesos ecológicos fundamentales (respuestas al estrés, recursos alimentarios o ambientales limitantes, interacciones intra e interespecíficas) pero éste enfoque ha sido menos exitoso para entender relaciones espaciales y temporales complejas en la abundancia, distribución y diversidad de especies o sus complicadas funciones en los ecosistemas (Tilman, 1989).

Desde los años 80 se han utilizado enfoques distintos para entender de manera más completa las relaciones complejas que existen entre escalas temporales y espaciales más grandes e interacciones más complejas entre distintos sistemas que las buscadas por los enfoques anteriores (Brown *et al.*, 2001). Estos nuevos enfoques han mostrado una complejidad más allá de lo

esperado anteriormente con las visiones tradicionales (Brown *et al.*, 1986; Brown *et al.*, 2001; Tilman, 1989).

Desafortunadamente la inmensa mayoría de los estudios ecológicos (y biológicos en general, excepto los paleontológicos) se realiza en plazos más cortos de lo necesario para captar los cambios interanuales en la dinámica de las poblaciones, esto es debido principalmente a limitantes en los incentivos académicos, financieros, institucionales y los requisitos de las revistas arbitradas (Franklin, 1989; Tilman, 1989). Por lo tanto la mayoría de los estudios ecológicos son realizados en periodos de 3 años o menos (Figura 1). Las cortas escalas temporales y espaciales de resultan inadecuadas e insuficientes para obtener y comprobar conclusiones e hipótesis robustas, así como observar patrones complejos en los distintos niveles de la ecología, y entre ellos (Franklin, 1989; Tilman, 1987; Brown *et al.*, 2001).



**Figura 1:** Duración de los estudios de campo publicados en *Ecology* entre 1976 y 1988 (Tilman, 1989). Es importante señalar que casi todos los estudios con duración de más de 100 años están basados en reconstrucciones paleontológicas y no en datos recabados para el estudio mismo.

Las conclusiones generadas por los estudios ecológicos de largo plazo (LTERs por sus siglas en inglés) han reformado o confirmado de manera

sustancial las diferentes bases teóricas de distintas disciplinas, así como la forma en la que se perciben los distintos fenómenos estudiados, desafortunadamente la mayoría de los sitios LTER, en los países incluidos en este esquema, no incluyen proyectos de muestreos de pequeños mamíferos y la distribución de los que si realizan estudios de largo plazo con pequeños mamíferos está sesgada a Europa (ver ILTER Network, 2000).

## ANTECEDENTES

Debido a la diversidad de estudios que anteceden al presente, tanto taxonómica como geográficamente se decidió dividir esta sección en dos secciones, la primera incluyendo estudios representativos de todos los taxa estudiados por medio de series de tiempo excluyendo los mamíferos y un segundo grupo que describirá únicamente estudios realizados sobre mamíferos a largo plazo, dando un énfasis especial a este taxón.

### Diversos taxa

Dentro de los estudios de dinámica poblacional los métodos informático-teóricos han sido de gran ayuda para la resolución de conflictos en conservación y manejo de especies al poder, las distintas partes involucradas, comparar directamente los distintos modelos generados a partir de los datos biológicos disponibles (Anderson *et al.*, 1999, 2001). Este ha sido el caso del manejo de los bosques y la conservación del búho manchado de Norteamérica (*Strix occidentalis*), en el que el desacuerdo existente entre conservacionistas y manejadores forestales ha causado que esta especie, amenazada por la pérdida de su hábitat (bosques de coníferas maduros), vea comprometida la viabilidad de sus poblaciones a largo plazo, utilizando el AIC ha sido posible acercarse a un consenso que beneficiará a ambas partes, permitiendo la coexistencia de ambas visiones y la permanencia de esta especie (Anderson *et al.*, 1999, 2001).

El estudio de la dinámica poblacional ha permitido conocer, entre otros, los efectos, sobre la dinámica de las poblaciones estudiadas, de la variación climática y de los gradientes regionales (Sæther *et al.*, 2003), del cambio climático causando un incremento en la depredación de nidos (Adamík & Král, 2008), la influencia de la disponibilidad de alimento (Oro *et al.*, 2004), la entrada temprana de la primavera (Ludwig *et al.*, 2006), la altitud y la sincronía (efecto Moran) climática (Watson *et al.*, 2000), el clima como detonador de la reproducción y supervivencia (McDonald *et al.*, 2004) y las interacciones interespecíficas (Brawn & Robinson, 1996) en la dinámica poblacional de

diversas especies de aves, lo cual ha permitido calcular el tiempo probable de extinción de poblaciones insulares (Sæther *et al.*, 2000).

De igual manera el análisis de la dinámica poblacional por medio de series de tiempo de largo plazo, utilizando los métodos informático-teóricos, es de un enorme valor para predecir las tendencias poblacionales de especies o grupos amenazados, como es el caso de los anfibios, en donde se ha demostrado que el declive de este grupo no solo es debido a infecciones fúngicas (causadas principalmente por *Batrachochytrium dendrobatidis*), sino que también existen importantes influencias de los factores exógenos (McMenamin *et al.*, 2008; Meyer *et al.*, 1998; Rohr *et al.*, 2008).

Algunos entomólogos han utilizado este análisis desde antes que la mayoría de los ecólogos modernos (Berryman, 1978; Lima, 2001) lo cual ha permitido un importante acervo de series de tiempo que han permitido conocer desde aspectos ecológicos básicos, como los mecanismos de regulación endógena y demografía (Bjørnstad *et al.*, 1999), efectos de los patrones climáticos y latitudinales (Lima *et al.*, 2008) o el efecto Moran de sincronización espacial (Liebhold *et al.*, 2006; Liebhold & Kamata 2000), y conclusiones aplicables a la biología de la conservación (Ehrlich & Murphy, 1987; McLaughlin *et al.*, 2002a y 2002b) Y el comportamiento milenar de plagas agrícolas de gran importancia económica y social (Stige *et al.*, 2007).

## Mamíferos

En el caso de los mamíferos grandes existen diversos estudios de dinámica poblacional que señalan la importancia de los factores climáticos en la regulación de especies tan distintas como *Eubalaena australis* y *Arctocephalus gazella*, cuyas dinámicas son reguladas con un desfase temporal por la oscilación en la temperatura de la superficie marina, que funciona como una perturbación lateral disminuyendo la disponibilidad de alimento y así la tasa reproductiva de ambos mamíferos marinos (Forcada *et al.*, 2005; Leaper *et al.*, 2006).

En el caso de los ungulados el clima, junto con las interacciones interespecíficas son factores fundamentales para explicar su dinámica

poblacional, tanto en el caso de *Rangifer tarandus* cuya dinámica también es afectada por la competencia interespecífica (Tyler *et al.*, 2008) y la carga de endo-parásitos (Albon *et al.*, 2002). En el caso de *Capreolus capreolus*, en que existe un desfase temporal muy notorio en las interacciones interespecíficas que marca su dinámica poblacional (Pettorelli *et al.*, 2002). En otros casos como el de *Alces alces* la dinámica es compleja, e incluye el clima, junto a factores denso-dependientes, como los depredadores (*sensu* Royama, 1992) y la disminución en la disponibilidad de alimento (Post *et al.*, 2002, Vucetich & Peterson, 2003).

Para *Loxodonta africana* el estudio de series de tiempo cercanas a los 200 años muestran que antes de la década de 1950 el principal factor que causaba el declive de sus poblaciones era la pérdida de hábitat, por medio de efectos laterales (disminución en la disponibilidad de alimento y hábitat), mientras en el último medio siglo la cacería ilegal es la que mantiene a esta especie en situación crítica (Milner-Gulland & Beddington, 1993).

Stoddart *et al.* (2001) demuestran, por medio de series de tiempo que la interacción entre coyote (*Canis latrans*) y las ovejas en Idaho, Estados Unidos, es dependiente de la cantidad de presas naturales (*Lepus californicus*) disponibles para el coyote, mientras existan liebres, aunque sea en densidades bajas, los coyotes las consumen de manera preferente sobre las ovejas.

En el caso de los estudios con mamíferos, al igual que la mayoría de los estudios ecológicos, son realizados en plazos cortos (Tilman, 1989). Específicamente en el caso de los pequeños mamíferos existen excepciones notorias que han permanecido durante décadas, logrando resultados de gran relevancia para la disciplina:

Debido a la abundancia de series de tiempo para varias especies de pequeños roedores (y otros mamíferos), se han logrado publicar cientos (incluso miles) de artículos sobre la dinámica poblacional y sus causas en pequeños mamíferos, como Lemmings (*Lemmus* spp. y *Dicrostonyx* spp.) y meteoritos (*Microtus* spp. y *Clethrionomys* spp.) y durante décadas, a veces más de 50 años, han logrado conclusiones que han sustentado y generado el marco teórico de los estudios de dinámica poblacional a nivel mundial (Lima *et al.*, 2008).

Uno de los fenómenos más estudiados, especialmente en roedores, ha sido la ciclicidad de sus fluctuaciones poblacionales. Lima *et al.* (2006a) utilizaron decenas de series de tiempo a lo largo de toda Europa, algunos puntos en Japón, Groenlandia y los Estados Unidos, para analizar la estructura de retroalimentación y los periodos de fluctuación de varias especies de microtínicos (*Apodemus* spp., *Arvicola terrestris*, *Clethrionomys* spp., *Microtus* spp.) y Lemmings (*Lemmus* spp. y *Dicrostonyx groenlandicus*) encontrando que, contrario a lo publicado anteriormente (e.g. Gilg *et al.*, 2003; Hanski *et al.*, 1991, 1993, 2001; Hansson & Henttonen, 1985; Henttonen *et al.*, 1987; Ruxton & Lima, 1997; Turchin & Hanski, 2001, y de acuerdo con algunos otros estudios (e.g. Graham & Lambin, 2002; Turchin, 2001), las dinámicas poblacionales de las especies analizadas están dominadas por una estructura de retroalimentación negativa de primer orden que está poco afectada por la latitud, localidad geográfica o especie, excepto en el caso de *Arvicola terrestris*, especie en la que encontraron señales de una estructura de retroalimentación negativa de segundo orden (Lima *et al.*, 2006a).

En un estudio de 43 años realizado en Canadá Fryxell *et al.* (1998) analizaron la dinámica poblacional de los pequeños mamíferos de un bosque templado, encontrando dinámicas de primer orden para todas las especies estudiadas (*Blarina brevicauda*, *Clethrionomys gapperi*, *Napaeozapus insignis*, *Peromyscus maniculatus*, *Sorex cinereus*, *Tamias striatus*, *Tamiasciurus hudsonicus*), con excepción de la ardilla voladora (*Glaucomys sabrinus*), que presenta una dinámica de segundo orden con periodicidad en sus oscilaciones.

Se ha estudiado, también, la dimensión temporal y las fluctuaciones cíclicas que viven estas especies así como la relación directa que tienen sus dinámicas poblacionales con la abundancia de depredadores (Bierman *et al.*, 2006; Bjørnstad *et al.*, 1995; Ekerholm *et al.*, 2001; Hanski y Korpimäki, 1995; Jánová *et al.*, 2003; Lima *et al.*, 2006a; Ruxton & Lima, 1997) y de manera indirecta con los ciclos reproductivos de especies tan distantes como los invertebrados marinos del antártico y las aves marinas que migran a esas latitudes (e.g. Blomquist *et al.*, 2002).

El gradiente latitudinal de las fluctuaciones poblacionales de roedores europeos ha sido una de las principales preocupaciones de los modeladores de poblaciones en aquella región. Tkadlec y Stenseth (2001) encontraron que, al

analizar nuevas series de tiempo de Polonia, República Checa y República Eslovaca, encuentran las conclusiones opuestas a lo que se ha propuesto durante décadas en la península escandinava, en este caso las poblaciones más norteñas son más estables y las del sur tienen oscilaciones más fuertes (Marcström *et al.*, 1990; Tkadlec & Stenseth, 2001), a diferencia de las escandinavas, en las que las poblaciones más cercanas al ártico tienen oscilaciones más fuertes que las presentes al sur (Lima *et al.*, 2006a).

En los Estados Unidos (principalmente en pastizales, hábitat boscosos y semidesérticos) también se han realizado diversos estudios de largo plazo. Cameron y Kincaid (1982) encuentran que la competencia interespecífica entre *Sigmodon hispidus* y *Reithrodontomys fulvescens* no es simétrica, sino que afecta de manera distinta a ambas especies, al excluir de los sitios a la primera la otra se ve beneficiada, mientras que no sucede a la inversa. Brady y Slade (2004) observan ciclos de entre 3 y 7 años en las poblaciones de una comunidad de varias especies de roedores. Al comparar durante 25 años las poblaciones de *Microtus ochrogaster* y *M. pennsylvanicus* encontraron diferencias en el tipo de presión por depredación entre ambas especies (Getz *et al.*, 2005), lo cual genera diferencias entre los ciclos poblacionales presentes en ambas especies (Getz *et al.*, 2006).

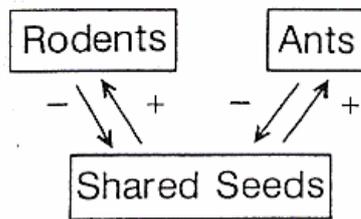
Otros estudios (Reed *et al.*, 2006; Reed & Slade, 2006; Rehmeier *et al.*, 2005) encontraron con un trabajo de 20 años, que en un pastizal que existe una correlación negativa entre la intensidad relativa del invierno y la abundancia de *Sigmodon hispidus*. Mientras Elias *et al.* (2006) determinaron una relación lateral entre el clima, por medio de la producción de semillas y *Clethrionomys gapperi*.

En hábitat desérticos el grupo de James Brown lleva más de dos décadas estudiando y experimentando continuamente con las poblaciones y comunidades de pequeños mamíferos ahí presentes y han encontrado resultados notables, concluyendo que las hipótesis y teorías originalmente planteadas no resuelven todas las fluctuaciones y cambios aparecidos durante los años (e.g. Brown, 1973; Brown y Harney, 1991 y 1993; Brown y Lieberman, 1973; Brown y Munger, 1985; Brown y Zeng, 1989; Brown *et al.*, 1979, 1986, 1997 y 2001; Valone & Brown, 1995).

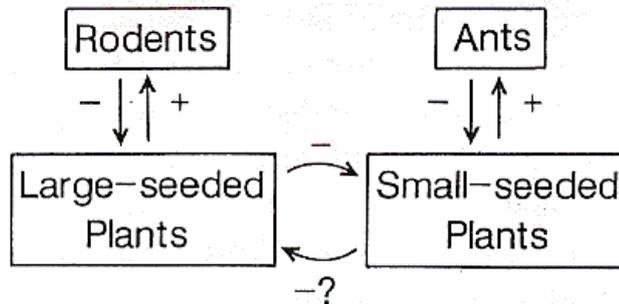
Las ratas canguro (*Dipodomys* spp.) encontradas en los sitios han demostrado ser, a lo largo de los años, fundamentales para mantener la estructura de la vegetación, la cual al ser excluidos estos animales pasa de desierto con parches de vegetación a un sistema arbustivo (Brown *et al.*, 2001). De la misma manera se encontró que a diferencia de otras especies (*Chaetodipus* y *Perognathus*) las ratas canguro prefieren hábitats abiertos y arenosos, por lo que al cambiar el medio físico son excluidas naturalmente o extirpadas de la zona (Bowers y Brown, 1982; Brown y Heske, 1990).

Los trabajos a largo plazo generados por este grupo de investigación han observado cambios importantes en sus conclusiones a lo largo del tiempo, mientras que al inicio se pensó que las hormigas y los roedores competían por las semillas presentes directamente, al pasar los años los autores encontraron que al consumir distintos tamaños de semillas estos dos grupos de granívoros generan una relación mutualística indirecta (Figura 2), beneficiando al otro grupo al dejarle disponibles las semillas de su preferencia (Brown, 1979; Brown *et al.*, 1986). Al analizar la influencia de fluctuaciones climáticas, como el proceso estacional y El Niño, Guo y Brown (1997) encontraron diferencias en la forma en que distintas especies y gremios son afectados por estos factores de manera diferencial, por lo cual los estudios de largo plazo permiten una perspectiva única para entender la dinámica de las poblaciones y comunidades en su ambiente, así como para determinar y predecir patrones anuales en la dinámica de las poblaciones y comunidades (Bowers *et al.*, 1987; Brown *et al.*, 2001).

### Short-term Competition



### Long-term Indirect Mutualism



**Figura 2:** Conclusiones contrastantes entre los estudios de corto y largo plazo, mientras en el estudio de corto plazo se puede inferir que las hormigas y los roedores compiten por las semillas, en el estudio de largo plazo se observa que por la división de tamaño de semillas en la dieta estos dos grupos de granívoros se benefician mutuamente al permitirle al otro grupo consumir las semillas que prefiere (Brown *et al.*, 1986 citado en Tilman, 1989).

Otro sitio templado en donde ha sido investigada (no tan intensivamente) la dinámica de las poblaciones de pequeños mamíferos es Hokkaido, Japón, donde el gobierno ha llevado a cabo muestreos durante más de 30 años en bosques manejados, cuyo objetivo era generar series de tiempo de *Clethrionomys rufocanus*, una especie que genera problemas de irrupciones cíclicas. Stenseth *et al.* (1996, 2003b) analizan estos datos y determinan la importancia de los factores denso-dependientes (especialmente la depredación especializada) y los denso-independientes (el clima, especialmente en invierno), obteniendo datos comparables con las demás bases de datos a nivel mundial (Batzli, 1999; Saitoh *et al.*, 1999).

Dentro de los pocos estudios generados en Oceanía, Choquenot & Ruscoe (2000) encontraron que las fluctuaciones cíclicas de *Mus musculus* en los bosques de Nueva Zelanda son debidas a factores climáticos y disponibilidad de recursos. Diversos autores señalan la importancia del clima en la regulación de las poblaciones de pequeños mamíferos de Australia (Brown & Davies, 2004; Brown & Singleton, 2004; Krebs *et al.*, 2004; Letnic & Dickman, 2006; Madsen & Shine, 1999; Madsen *et al.*, 2006a, 2006b).

En las zonas tropicales del mundo existen muy pocos estudios de largo plazo. Es importante recordar que en las regiones tropicales del mundo varios de los problemas con los que tiene que lidiar para generar bases de datos de largo plazo, como los incentivos económicos y administrativos, son más severos debido a que la mayoría de los países ubicados en la zona intertropical son países en desarrollo con limitadas posibilidades económicas (Tilman, 1989). Eso no solo incide en la cantidad de investigaciones a largo plazo que se realizan, sino que también causa una mucho mayor presión social sobre los recursos naturales, por la mayor pobreza en las zonas tropicales (Myers *et al.*, 2000; Pimm & Raven, 2000; Primack *et al.*, 2001), lo cual incrementa la necesidad de utilizar inteligentemente los (muchas veces escasos) recursos para la conservación en las regiones tropicales (Carwadine *et al.*, 2008). Igualmente se incrementa la importancia y necesidad de estudios de largo plazo en las regiones tropicales, especialmente las más amenazadas, como las selvas secas (Janzen, 1988).

Los trópicos americanos comparten con sus contrapartes mundiales la escasez de estudios ecológicos de largo plazo, en uno de estos pocos es el estudio realizado en la Isla Barro Colorado en Panamá (Wright *et al.*, 1999) se probó la relación que existe entre la variabilidad en la producción de frutos carnosos, la hambruna en distintas especies de mamíferos herbívoros y granívoros y el efecto causado en la precipitación por el fenómeno climatológico de El Niño con datos obtenidos a lo largo de 49 años de muestreo. Los autores definen que durante la temporada seca del año siguiente al cual se presentó el fenómeno atmosférico, El Niño, la fructificación se redujo de manera considerable, causando una mayor mortandad en los mamíferos de la región.

En la región neotropical existe una excepción notable y son los esfuerzos realizados por investigadores sudamericanos, específicamente en las regiones norte-centro, centro y centro-sur de Chile, donde se han publicado una gran cantidad de artículos cuyo objetivo es conocer la dinámica poblacional de las especies de pequeños mamíferos (Crespin & Lima, 2006; Laurent & Lima, 2006; Lima, 1999b; Lima, 2001; Lima *et al.*, 1999; Merrit *et al.*, 2001), la demografía para explicar la dinámica poblacional (Lima *et al.*, 1999) así como

la importancia de el fenómeno climático global El Niño para definir las fluctuaciones de las poblaciones (Lima *et al.*, 1999).

En Costa Rica Fleming, Janzen y colaboradores han observado la importancia de *Liomys salvini* como depredador de semillas, lo cual al ser de manera selectiva afecta de manera fundamental a la estructura de la comunidad vegetal, al disminuir el reclutamiento de algunas especies arbóreas (Fleming y Brown, 1975; Janzen, 1971; 1982a, 1982b; 1986a, 1986b y 1988).

Distintos trabajos de largo plazo con pequeños mamíferos de climas áridos y templados de Sudamérica (Lima, 2001; Lima y Jaksic, 1988; Lima *et al.*, 1998, 1999, 2001, 2002a y 2003) han descrito las relaciones de las dinámicas poblacionales, la competencia interespecífica, la depredación y la estructura de la comunidad con la variación climática anual (e.g. El Niño).

Se han encontrado distintas respuestas entre especies de marsupiales (e.g. *Thylamys elegans*) y roedores (*Akodon olivaceus* y *Phyllotis darwini*), en el caso de *Phyllotis darwini* se encontraron relaciones complejas y no lineales (*time lags*) entre la dinámica poblacional y los procesos estacionales, anuales y la depredación, estos patrones difieren de los de *Thylamys elegans*, también se muestran las diferencias entre distintos hábitat (Lima *et al.*, 2002).

En las selvas tropicales secas del occidente de México, específicamente en la región de Chamela-Cuixmala, existen varios trabajos de corto plazo que tratan sobre algunos aspectos de la estructura poblacional de los mamíferos pequeños de la región (Briones y Sánchez-Cordero, 1999 y 2006; Collet *et al.*, 1975; Domínguez-Castellanos, 2000; Hernández, 2000; Pérez- Saldaña, 1978), en particular de la especie más común, *Liomys pictus*.

Pero no es sino hasta 1989 que existe un estudio (de corto plazo) completo de la estructura de la comunidad y la dinámica poblacional de los pequeños mamíferos de la región (Ceballos, 1989), a pesar de su gran cantidad de endemismos y la elevada riqueza de especies de la región (Ceballos y García, 1995; Ceballos *et al.*, 1998) no se han publicado estudios de largo plazo en la zona con este grupo, a pesar de ser necesarios para generar planes de conservación y manejo tanto a niveles locales como regionales y global.

La heterogeneidad ambiental y la disponibilidad de recursos son dos de los factores considerados como determinantes de los patrones de la dinámica

poblacional y la estructura de las comunidades. En las selvas tropicales secas (caducifolias > subcaducifolias) la marcada estacionalidad climática es uno de los factores que más influyen en las dinámicas poblacionales y la estructura de las comunidades, tanto de plantas como de animales

Los patrones espaciales y estacionales de las selvas tropicales secas muestran intensas variaciones anuales (Laurance y Bierregaard, 1997), dependientes de los patrones climáticos globales (ej. El Niño). Varios trabajos (e.g. Ceballos, 1989, Janzen, 1982a, 1982b) demuestran que en selvas tropicales los pequeños mamíferos son un grupo importante debido a su abundancia e interacciones biológicas, como consumidores y presas. Este grupo de mamíferos pueden ser, por lo tanto, un modelo para estudios ecológicos de poblaciones y comunidades a largo plazo

En selvas tropicales (a nivel mundial) no existe ningún trabajo publicado sobre la dinámica y estructura poblacional y/o de comunidades de pequeños mamíferos a largo plazo, lo cual incrementa la importancia del presente estudio.

Este trabajo pretende analizar y determinar la relación entre la dinámica poblacional de los pequeños mamíferos, la variabilidad climática, tanto estacional como interanual y explorar las interacciones interespecíficas que determinan la estructura de retroalimentación de cada población.

## **Capítulo 1**

# **Análisis histórico y metodológico de los estudios de dinámica poblacional**

## Antecedentes históricos

Durante la etapa temprana del estudio de la dinámica poblacional (1920's y 1930's) se generaron tres enfoques distintos para su estudio. El tema fue abordado desde tres puntos de vista por tres distintas disciplinas, según los define Davis (1953):

Verlhust, Pearl, Reed y Volterra, entre otros, se inclinaron por el modelado matemático, especialmente en relación al crecimiento poblacional, comparando sus datos con poblaciones humanas.

El grupo, liderado por Gause, Park, Birch, Utida y Stanley, entre otros, se dedicaron a probar las predicciones de los modelos matemáticos con datos de poblaciones en cautiverio, normalmente bacteria e insectos.

El tercer grupo de investigadores (especialmente el grupo de C.S. Elton), consideraron las pruebas de laboratorio como limitadas e insuficientes, por llevarse a cabo en las condiciones limitadas y controladas de los laboratorios, por lo que se dedicaron a acumular enormes bases de datos de largo plazo sobre poblaciones silvestres, normalmente en condiciones no controladas, tomando en cuenta variables demográficas, así como ambientales.

Los resultados de los estudios de dinámica poblacional se vieron fortalecidos al fusionarse los diversos enfoques, el conocimiento estadístico y matemático con los enfoques experimentales y los monitoreos a largo plazo, lo cual permitió a esta disciplina establecerse de manera definitiva tal como se le conoce hoy en día (Davies, 1953; Lima 2001).

La relación entre factores climáticos (e.g. precipitación, temperatura, insolación) y las fluctuaciones poblacionales se ha estudiado desde los trabajos de Elton (1924 y 1942) que marcaron el inicio del estudio formal de las fluctuaciones poblacionales, sugiriendo la importancia de los factores abióticos

(junto con los factores demográficos y depredación) como las causas de los cambios en la abundancia de las especies (Davis, 1953).

Como consecuencia de la gran polémica e interés generado por las dramáticas fluctuaciones observadas en poblaciones naturales (especialmente en pequeños mamíferos de regiones templadas de Europa) se generó el término ***dinámica poblacional***, que se refiere a la forma en la que cambia la abundancia (y densidad) de una especie a lo largo de un periodo determinado (Begon *et al.*, 1999; Krebs, 1985 y 1999). Los análisis de la dinámica poblacional por medio de series de tiempo tiene dos objetivos principales: 1) identificar la naturaleza de un fenómeno representada por medio de una secuencia de observaciones y 2) predecir los valores futuros de las variables de esas series de tiempo (Brown *et al.*, 2001; Royama, 1992).

### Importancia relativa de los factores endógenos y exógenos

Posteriormente a la vinculación propuesta por Elton (1924) de los factores climáticos y las fluctuaciones poblacionales, diversos autores se han dedicado a encontrar la importancia relativa de los patrones exógenos o denso-independientes (e.g. precipitación o depredación especializada) y las variables endógenas o denso-dependientes (e.g. competencia intraespecífica, índice reproductivo, mortandad) en la explicación de las distintas dinámicas poblacionales (Lima, 2001; Lima *et al.*, 1999; Lima & Jaksic, 1999).

Mientras algunos autores (Andrewartha & Birch, 1954, Børnstad *et al.*, 1995; Madsen & Shine, 1999; Post *et al.*, 2002; Stenseth *et al.*, 1996a; Turchin, 1995; Turchin & Hanski 1997) han sugerido que los factores denso-independientes (fenomenológicos) son los que generan las fluctuaciones poblacionales, otros señalan a los procesos endógenos como los responsables de la dinámica poblacional (Krebs, 1999; Krebs & Myers 1974; Krebs *et al.*, 2004; Ostfield *et al.*, 1993; Nichols, 1933; Royama, 1977).

Hoy en día existe una gran cantidad de evidencia señalando que ambos tipos de procesos actúan de manera conjunta en las poblaciones naturales (Coulson

*et al.*, 2001; Forchammer *et al.*, 1998; Fryxell *et al.*, 1998; Grenfell *et al.*, 1998; Leirs *et al.*, 1997; Lima 2001; Lima *et al.*, 1996, 1999, 2001a y 2001b, 2008; Lima & Jaksic, 1999; Murdoch, 1994; Turchin, 1995). Con lo cual se ha logrado llegar a un consenso general sobre la importancia de fusionar los estudios teóricos y empíricos para llegar a un entendimiento adecuado de las fluctuaciones numéricas de las poblaciones (Lima, 2001; Lima *et al.*, 1999; Royama, 1992; Sharov, 1992; Turchin, 1995; Stentseth *et al.*, 1996a; Leirs *et al.*, 1997) en el contexto moderno de factores estocásticos modificando dichas fluctuaciones endógenas (Royama, 1977, 1992; Stenseth, 1999; Turchin, 1995).

Al tener bien documentada la importancia de la densidad-dependencia como una influencia fundamental en la dinámica poblacional esto deja de ser un objetivo prioritario en la ecología de poblaciones (Berryman, 1991; Lima, 2001; Turchin, 1995) y ha sido reemplazado por el problema de encontrar las propiedades básicas y la estructura de los procesos poblacionales (Berryman, 1999; Berryman & Turchin, 2001; Lima, 2001; Royama, 1977, 1992).

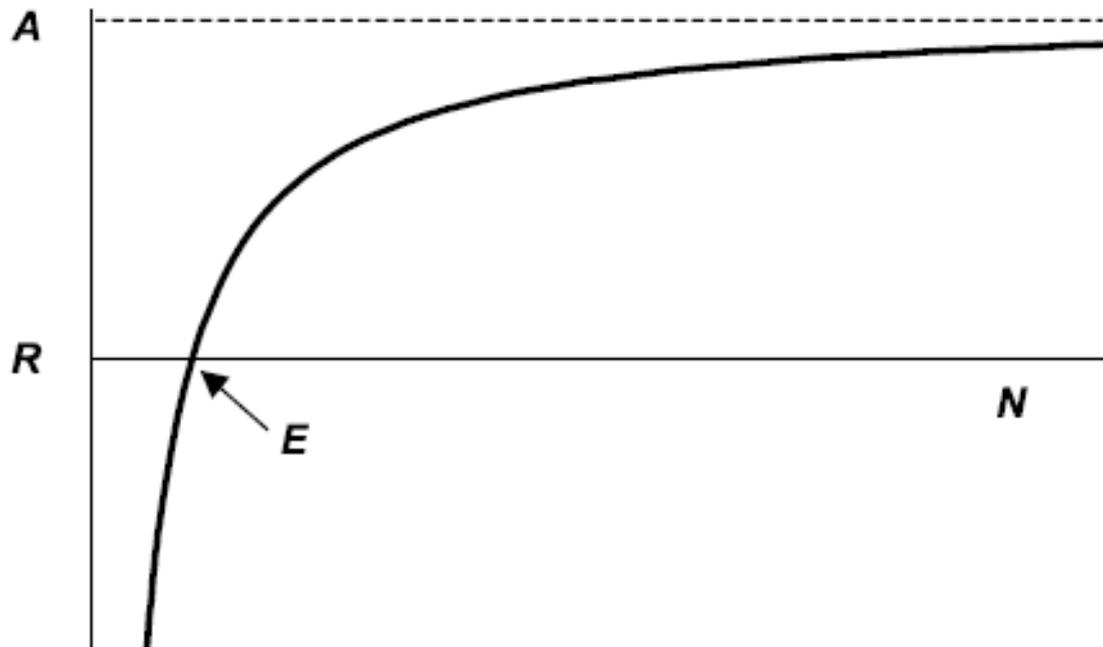
### Importancia de la dinámica poblacional en la teoría ecológica

En el caso de los ecólogos de poblaciones, al igual que la mayoría de los científicos no dedicados a la física, han existido siempre las injustas y desfavorables comparaciones con las ciencias físicas en el sentido de la incapacidad de la ecología de poblaciones para predecir de manera consistente los fenómenos que son su área de estudio (Berryman, 2003; Turchin, 2001), las opiniones de los ecólogos han respecto son variadas, van desde Murray (1992) que opina que debido a que los ecólogos no piensan como los físicos la disciplina avanza muy lento y otros que piensan que por la naturaleza de las ciencias biológicas no se debe pensar igual que los físicos (Quenette & Gerard, 1993; Aarssen, 1997), algunos teóricos se han cuestionado si alguna vez existirán leyes generales y teorías en la ecología (Roughgarden, 1998; Lawton, 1999) o si se logrará convertir en una ciencia predictiva (McIntosh, 1985; Peters, 1991).

Berryman (2003) y Turchin (2001) señalan la importancia de los análisis cuantitativos de dinámica poblacional para dirimir esta polémica y ambos concluyen que el modelado matemático de series de tiempo al ser predictivo y proponer patrones generales puede servir para obtener leyes generales que permitan definir a la ecología como una ciencia “robusta”, que genere sus leyes y principios (Berryman, 2003; Turchin, 2001). Entre los principios propuestos por Berryman (2003) Y Turchin (2001) se encuentran:

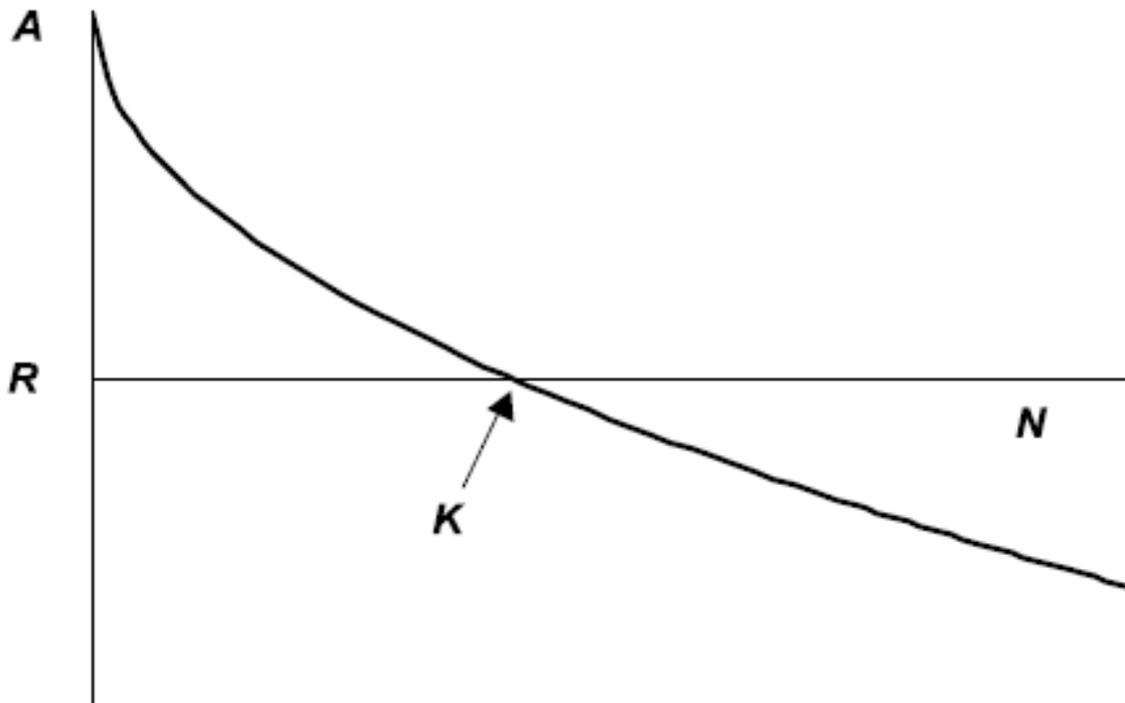
**El crecimiento geométrico o exponencial** (ley de Malthus) que Berryman (2003) define como: “la ley ecológica de la inercia” al compararla con la primera ley de Newton por su capacidad de ser aplicada universalmente en las poblaciones biológicas, en este caso lo que se debe buscar son los factores que causan que la tasa de crecimiento poblacional *per capita* (R) sea limitada de una tasa exponencial a lo que se observa en la naturaleza (Berryman, 2003: Turchin, 2001).

Los siguientes principios están dedicados a contestar la pregunta: ¿Cómo se modifica el crecimiento exponencial? La cooperación y competencia, son el segundo y tercer principios sugeridos por Berryman (2003) y se refieren a las estructuras de retroalimentación, tanto positivas como negativas, respectivamente y que afectan la capacidad de carga del sistema (K) y la tasa de crecimiento poblacional *per capita* (R), la cooperación aumenta R al generar beneficios al individuo aumentando sus probabilidades reproductivas (e.g. encontrar pareja) y/o de supervivencia (e.g. defensa de depredadores, llamado *efecto Allee* (Allee, 1932) y cacería grupal) al incrementar la densidad poblacional por encima de un umbral de inestabilidad (punto de escape) logrando que la población sea estable (Berryman, 2003), ver Figura 3.



**Figura 3.** Función R hipotética para una población bajo la influencia del segundo principio (cooperación). R=tasa de cambio *per capita* realizada, N=densidad poblacional, A=tasa de cambio *per capita* máxima en un ambiente dado, E=umbral inestable o punto de escape. Calculado con la ecuación  $R=1-B/N^U$ , con  $A=1$ ,  $b=50$  y  $U=1$ , U es el coeficiente que permite respuestas no-lineares a la densidad (Tomada de Berryman, 2003).

Mientras tanto la competencia (el tercer principio) funciona de manera opuesta al anterior, cuando la densidad poblacional es muy alta genera efectos negativos sobre la reproducción y supervivencia, a este fenómeno se le denomina competencia intraespecífica por recursos limitados (e.g. comida, hábitat, “*espacio libre de enemigos*” (*sensu* Jeffries & Lawton, 1984) y refugios), este principio modifica la forma de la curva de la función de R, creando una versión generalizada de la “ecuación logística”, (Verhulst, 1838; Lotka, 1925 citados en Berryman, 2003) que se denomina como el *principio de Verhulst*. La población crece cuando  $N < K$  (la capacidad de carga del sistema) y disminuye cuando  $N > K$  ( $R < 0$ ), otros autores como Turchin (2001) lo denominan “autolimitación” mientras Berryman (2003) lo considera como competencia intraespecífica y señala que tiene mayor validez conceptual por tener sus raíces desde el trabajo clásico de Allee & Park de 1939 (Berryman, 2003). La forma de la curva propuesta para el tercer principio se ilustra en la Figura 4.



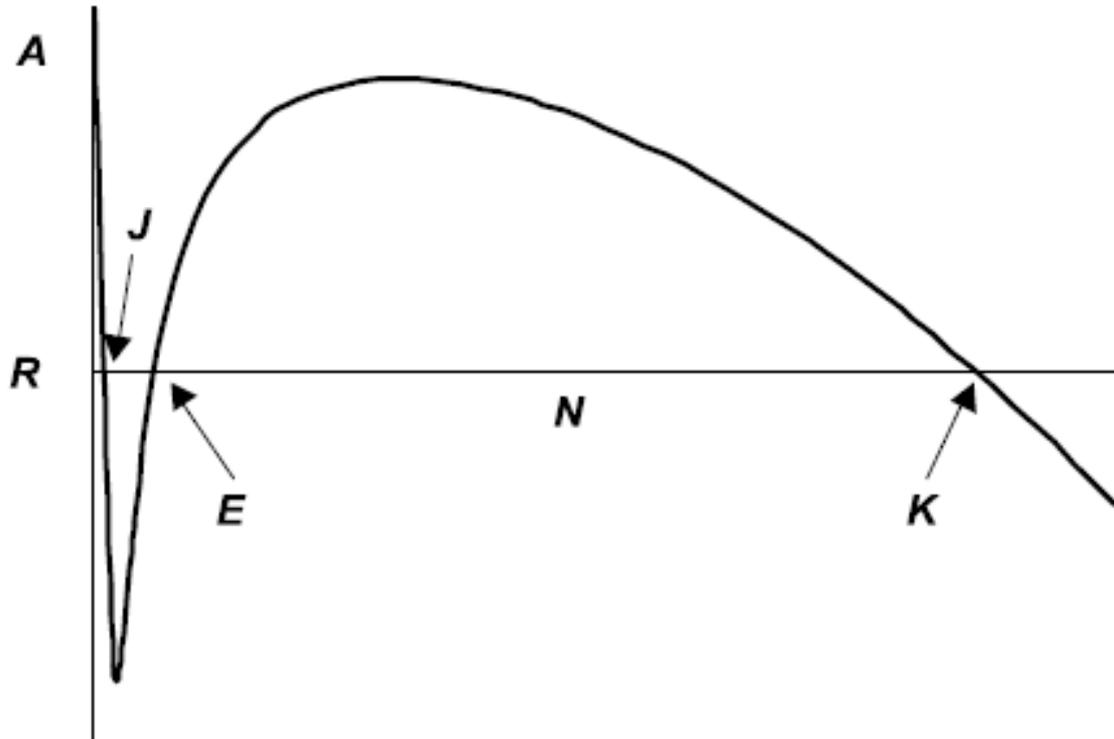
**Figura 4.** Función de R hipotética para la población bajo la influencia del tercer principio (competencia intraespecífica), R=tasa de cambio *per capita* realizada, N=densidad poblacional, A=tasa de cambio *per capita* máxima en un ambiente dado, K=capacidad de carga del sistema. Viene de la ecuación  $R=A-BN^q$ , con  $A=1$ ,  $B=0.007$  y  $Q=0.5$ . Q= Coeficiente que permite respuestas no-lineares a la densidad (Tomada de Berryman, 2003).

Turchin (2001) no reconoce la ecuación logística como un principio de la ecología poblacional debido a que asume una relación lineal entre R y N, por lo que es poco realista, al no tomar en cuenta el ruido estocástico explícitamente y en especial por no tomar en cuenta los desfases temporales, lo cual daña las predicciones realizadas, por lo que propone como una solución un modelo que permita tomar en cuenta las relaciones no lineares, el ruido estocástico y los desfases temporales, el modelo generalizado de la ecuación logística, o *modelo de Ricker* (1954), es una versión mucho más útil y capaz de generar predicciones acertadas (Berryman, 1999, Lima, 2001; Turchin, 2001).

El cuarto principio propuesto por Berryman (2003) y Turchin (2001) está basado en las interacciones interespecíficas, en especial causando una estructura de retroalimentación negativa sobre la tasa intrínseca de crecimiento *per capita* de la población (parecido a la Figura 4).

Habitualmente las interacciones interespecíficas (e.g. depredación especialista) causan inestabilidad cíclica en las poblaciones, generando un desfase temporal (*time lag*) en la función de R (Berryman, 2003; Turchin, 2001). Turchin (2001) señala en este punto que lo que asume el modelo de competencia de Lotka y Volterra (Lotka, 1925; Volterra, 1926) no se ajusta a la tendencia de los sistemas de consumidor-recurso a generar oscilaciones inestables (Turchin, 2001), destacando la importancia de las interacciones no-lineares que se han observado en las poblaciones biológicas (Lima, 2001; Lima *et al.*, 2002a, 2008; Turchin, 2001).

El quinto y último principio que señala Berryman (2003) (no así Turchin (2001) que no lo toma en cuenta) son los factores limitantes, en los que las múltiples interacciones bióticas y abióticas en las que está inmersa la población generan patrones muy complejos, usualmente de segundo orden y de manera extraordinaria de tercer orden (no existen casos documentados de mayor orden o más caóticos), en la estructura de retroalimentación, lo cual sugiere que son pocas especies las que dominan en la estructura de retroalimentación, también llamada la “ley del mínimo” o *principio de Leibig* (1840), por lo cual se sugiere que existen modificaciones espaciotemporales en la estructura de retroalimentación en respuesta a los factores ambientales y/o la densidad poblacional (Berryman, 2003), que producen cambios en la forma de la curva de la función R, funcionando como perturbaciones no lineares. (Berryman, 2003; Lima, 2001; Royama, 1981, 1992), ver Figura 5.



**Figura 5.** Función de R hipotética para una población meta-estable. R=tasa de cambio *per capita* realizada, N=densidad poblacional, A=tasa de cambio *per capita* máxima en un ambiente dado, K=capacidad de carga del sistema causada por la retroalimentación negativa de la competencia por alimento a altas densidades poblacionales, J= equilibrio estabilizante generado por retroalimentación negativa debido a cambiar/agregar un depredador en bajas densidades, E=equilibrio inestable por retroalimentación negativa al disminuir N posterior a la depredación. Viene de la ecuación  $R= A[1-(N/k)^q]-PN(W+N^2)$  con  $A=0.6$ ,  $K=450$ ,  $Q=2$ ,  $P=20$  y  $W=100$ . P= la tasa *per capita* de cambio del depredador. (Tomada de Berryman, 2003).

La capacidad de los métodos analíticos de análisis de series de tiempo para predecir las dinámicas poblacionales y poder probar estos principios resalta su importancia para que la ecología sea universalmente aceptada como una ciencia con capacidad predictiva (Berryman, 2003, Turchin, 2001).

## El análisis matemático de las series de tiempo

La estadística basada en Información y teoría

La importancia de la utilización de métodos que permitan la interpretación de múltiples hipótesis a la vez fue señalada por primera vez por Thomas C. Chamberlin (1892, reimpresso en 1965), a pesar de este temprano aviso la generación de métodos numéricos que permitieran este tipo de análisis no llegó sino hasta casi 60 años después, cuando Kullback y Leibler (1951) propusieron un método estadístico capaz de comparar distintos modelos (*multi-model inference, MII*) generados a partir de datos biológicos, a la vez, actualmente este estimador es denominado *información de Kullback-Leibler (K-L)*, que es una medida de la pérdida de información de un modelo ( $g$ ) al ir aumentando el número de variables innecesarias hasta llegar a la realidad ( $f$ ), y que sopesa los modelos mediante un sistema que permite elegir entre los modelos con mayor peso empírico y viceversa (Anderson *et al.*, 2000, 2001; Burnham & Anderson, 2001):

$$I(f, g) = \int f(x) \log_e \left( \frac{f(x)}{g(x|\theta)} \right) dx ,$$

Donde  $f$  es la “realidad” biológica y  $g$  la probabilidad de distribución  $n$ -dimensionales. El problema con el modelo de información K-L es que no es útil por si mismo para los análisis por que tanto la verdad ( $f$ ), como los parámetros del modelo ( $\theta$ ) no son conocidos (Anderson *et al.*, 2001).

Posteriormente Hirotugu Akaike (1973, 1974) encontró una relación simple entre  $I(f, g)$  y la función de probabilidad logarítmica (*log-likelihood*), que es técnicamente el valor esperado de la información K-L), a esta relación se le denomina Criterio de Información de Akaike (AIC) y cuya función es, mediante la comparación entre modelos, señalar cual de dichos modelos es el que mejor se ajusta a los datos biológicos analizados (Royama, 1992). Para lograr determinar esto el AIC evalúa dos parámetros, el resultado provisto por el AIC (**AIC = -2[log(likelihood)]+2(número de parámetros)**) es un número que

compara la calidad de los modelos generados, mientras más bajo sea el número significa que el modelo es más consistente con los datos y mientras más alto es el AIC significa que se incluyeron factores no útiles al modelo y que generan ruido en el mismo disminuyendo los grados de libertad y la calidad del modelo (Royama, 1992), lo que significa que el modelo con el menor AIC es aquel que representa mejor los datos con el menor número de parámetros posibles.

Pero el AIC no es la única forma de evaluar los modelos (Burnham & Anderson, 2001), existen otros datos que esta metodología permite obtener para tener una mejor visión de los resultados y poder elegir el mejor modelo:

“Los pesos de Akaike (Akaike weights), que funcionan como un “peso de evidencia” (Burnham & Anderson, 2001) a favor del modelo  $i$  como el mejor del conjunto de modelos, los pesos de Akaike son la normalización de la “probabilidad” (likelihood) de forma que suman 1 y su valor numérico significa que tan posible es que el modelo  $i$  sea el mejor modelo (en la formulación de K-L) de los datos”:

$$w_i = \frac{\exp(-\Delta_i / 2)}{\sum_{r=1}^R \exp(-\Delta_r / 2)}$$

Otro dato que se puede calcular para los métodos informático teóricos es el  $\Delta_i$ , que permite hacer un arreglo descendente de los modelos, no solo del mejor, sino permite calificar los modelos para saber el lugar de cada uno dentro del juego completo:  **$\Delta_i = \text{AIC}_i - \text{minAIC}$**  (Burnham & Anderson, 2001), mientras más alto sea el valor de  $\Delta_i$  es menos probable que el modelo sea el mejor de la serie, las sugerencias (*rules of thumb*) para el uso de la metodología señalan que  $\Delta_i \leq 2$  tienen un soporte (evidencia) substancial, o sea que son iguales al mejor modelo. Si  $4 \leq \Delta_i \leq 7$ , significa que tienen considerablemente menos soporte, mientras que modelos con  $\Delta_i > 10$  no tienen esencialmente ningún soporte (Anderson *et al.*, 2000; Anderson & Burnham, 2002; Burnham & Anderson, 2001; Lima, 2001).

Mientras los valores de  $\Delta_i$  permiten realizar una categorización relativa de los modelos, comparándolos entre ellos, no nos permite conocer la bondad de ajuste del modelo a la realidad, o sea que tan buenos son en realidad los

modelos para explicar la variabilidad de los datos, para lo cual hay que recurrir a métodos de regresión ( $R^2$ ) o análisis de varianza ( $\sigma^2$ ) son opciones recomendadas para esto (Burnham & Anderson, 2001; Lima, 2001).

La principal limitante del AIC es que genera problemas para bases de datos de menos de 40 repeticiones (años en el caso de series de tiempo), para lo cual se utiliza el AICc, que es una corrección del Criterio de Información de Akaike para muestras pequeñas:

$$AIC_c = -2\log_e(L(\hat{\theta})) + 2K + \frac{2K(K+1)}{(n-K-1)}$$

Tanto AIC como AICc son adecuados para modelar datos reales en ambientes “ruidosos” (estocásticamente hablando) pero AICc es útil en tamaños de muestra pequeños, cuando  $N/K > \sim 40$  (Burnham & Anderson, 2001; Lima, 2001). También se generó el QAIC:

$$QAIC = \frac{-2\log(L(\hat{\theta}))}{\hat{c}} + 2K,$$

Utilizado con datos sobredispersos y denominado cuasi-probabilidad (quasi-likelihood), es una modificación que se utiliza para no invalidar los supuestos del AIC y funciona muy bien con datos sobredispersos ( $1 < c < 4$ ), igualmente tiene una versión utilizada para datos sobredispersos y con un tamaño muestral pequeño ( $N/K < \sim 40$ ):

$$QAIC_c = \frac{-2\log(L(\hat{\theta}))}{\hat{c}} + 2K + \frac{2K(K+1)}{n-K-1}$$

Ambas correcciones proporcionan la capacidad para definir, comparando entre modelos la calidad de los mismos, al señalar cuantas veces es mejor uno que otro, se considera que un valor  $\geq 2$  puntos más de AIC es suficiente para considerar al modelo con mayor AIC como menos representativo de los datos (Anderson *et al.*, 2000; Anderson & Burnham, 2002; Burnham & Anderson, 2001; Lima, 2001).

## Las ventajas de los métodos estadísticos informático-teóricos

La aplicación de pruebas estadísticas de hipótesis nulas y sus valores de  $P$  asociados ha caído en desuso en las últimas décadas (Anderson *et al.*, 2000; Anderson & Burnham, 2002; Burnham & Anderson, 1998, 2001; Cherry, 1998; Guthery *et al.*, 2001; Yoccoz, 1991) principalmente por el sobre uso, mal uso y sus limitaciones en los estudios con seres vivos muchos biólogos y ecólogos han cambiado sus perspectivas sobre el análisis de los datos. Encontrando en los métodos informático-teóricos (information-theoretic) una opción simple (comparada con la estadística bayesiana) para librarse de los valores arbitrarios de significancia ( $\alpha$ ), los valores de  $P$  y la necesidad de las hipótesis nulas (Anderson *et al.*, 2000; Anderson & Burnham, 2002; Burnham & Anderson, 2001).

Pero la teoría informático-teórica no está exenta de errores y problemas, los principales son explicados por Anderson & Burnham (2002) y los dividen en cuatro grupos:

1. **Las preguntas pobres** o de limitado uso (“poor science questions”), que causan que la aproximación informático-teórica (desarrollada por Akaike [1973, 1974]) funcione como un método de hipótesis nula, sin obtener nada nuevo, y que es el principal problema que hay que cuidar (Anderson *et al.*, 2000; Anderson & Burnham, 2002).
2. **Demasiados modelos**, la generación de demasiados modelos o repeticiones complica el análisis de los resultados y normalmente significa que la pregunta no está bien planteada y normalmente genera resultados sesgados y espurios, concentrados en la denominada paradoja de Freedman (Anderson *et al.*, 2000; Anderson & Burnham, 2002; Freedman, 1983).
3. **La verdad biológica no está en los modelos**, no se debe buscar un modelo verdadero, pues los datos solo son una aproximación, la finalidad de los modelos informático-teóricos es encontrar los datos que

mejor se aproximan a la realidad y no la verdad absoluta (Anderson *et al.*, 2000; Anderson & Burnham, 2002).

4. **Los métodos informático-teóricos no son “pruebas”**, no deben ser mezclados con las pruebas de hipótesis nula, no es posible comparar los resultados, pues no existe una base matemática o teórica que lo permita y los resultados normalmente son incorrectos o falsos. A diferencia de las pruebas nulas estos métodos están ordenados de mejor a peor, conforme se ajusten a los datos y no existe un criterio de “significancia” (Anderson *et al.*, 2000; Anderson & Burnham, 2002)

De igual manera es importante tener experiencia al modelar, para seleccionar los datos y el análisis adecuado para ello, así como al inferir linealidad a partir de las regresiones de los datos, pues las relaciones no lineales suelen ser comunes en las poblaciones silvestres y deben ser tomadas en cuenta, al igual que utilizar escalas logarítmicas que permitan introducir no linealidades significativas sin aumentar el número de parámetros a calcular (Anderson *et al.*, 2000; Anderson & Burnham, 2002).

Los modelos se deben analizar comparándose entre ellos para encontrar el que mejor represente los datos (comparación multimodelo), lo cual permite que, en lugar de basarse en un dato de  $P$  y un valor de  $\alpha$  arbitrarios como en las pruebas de hipótesis nula anteriormente usados, así el análisis se basa en los datos biológicos obtenidos del campo y los modelos tienen interpretación biológica directa y permiten una interpretación más certera (Anderson *et al.*, 2000; Anderson & Burnham, 2002; Burnham & Anderson, 2001; Royama, 1992), teniendo siempre en cuenta que los criterios de información utilizados (e.g. AIC, AICc, GAICc, K-L, entre otros) no son comparables entre diferentes sets de datos y que la variable de respuesta dentro de un juego de datos debe ser igual para todos (e.g. no cambiar y por  $\log(y)$  entre juegos, todos deben ser iguales).

Y que al tratarse de parámetros derivados a partir del método de máxima similitud por medio de rutinas computacionales es posible que existan errores al lograr la convergencia de los datos, lo cual causa que uno o varios criterios de información sean erróneos, por lo cual hay que buscar formas para

que se llegue a dicha convergencia (Anderson & Burnham, 2002; Burnham & Anderson, 1998, 2001; Royama, 1992).

Los estadísticos basados en hipótesis nulas han sido, de manera increíble, mal utilizados de manera tan generalizada y universal que su credibilidad ha menguado en los últimos tiempos (Anderson *et al.*, 2000; Anderson & Burnham, 2002; Anderson & Thompson, 2000; Anderson *et al.*, 2000; Burnham & Anderson, 2001). A pesar de también que los métodos estadísticos informático-teóricos también pueden ser mal utilizados el seguir lineamientos como los señalados por Anderson y Burnham (2002) ayuda a prevenir este tipo de fallas en estos métodos que son un enfoque de reciente aplicación en los estudios biológicos que permiten realizar inferencias mucho más fuertes y relevantes que los métodos estadísticos tradicionalmente enseñados en las aulas (Anderson *et al.*, 2000; Anderson & Burnham, 2002).

Existe otra visión que pide el uso mixto (pluralismo) de los métodos informático teóricos y los de hipótesis nula (Stephens *et al.*, 2005) en los estudios biológicos, sosteniendo que los métodos informático teóricos también son sujetos a distintos errores, compartiendo algunos con los de hipótesis nula y solicitando que la gente que publica con estadística de hipótesis nula lo haga bajo estándares más estrictos intentando mitigar los errores de los que se habló anteriormente (Anderson & Burnham, 2002; Anderson & Thompson, 2000), igualmente sugiriendo que en análisis más simples (univariados) los estadísticos tradicionales pueden ser la opción, dejando los métodos informático teóricos para procesos más complejos (análisis multivariados), esperando no perder la herramienta de los métodos de hipótesis nula, cambiándola por completo por los métodos informativo-teóricos, argumentando que muchas de las fallas del análisis de hipótesis nulas son compartidos con los modelos teórico-informáticos (Stephens *et al.*, 2005).

Aunque varios de los argumentos de Stephens *et al.* (2005) son plausibles otros reflejan desconocimiento de los conceptos y las bases de la teoría de la información y sus métodos (Lukacs *et al.*, 2007). La principal razón por la cual son preferibles los modelos informático-teóricos es por su capacidad de generar inferencias y predicciones basados en preguntas y datos más complejos que los de las hipótesis nulas (Lukacs *et al.*, 2007), aunque Stephens *et al.* (2005) señalan un punto muy importante en esta discusión, hoy

en día se carece de la información necesaria para modelar la mayoría de los sistemas ecológicos.

En el caso del presente estudio, donde la información es suficiente para generar y contestar preguntas complejas (no solo dicotómicas) se utilizarán métodos informático-teóricos para el análisis estadístico de los datos.

## Marco teórico de los modelos informático teóricos

Este estudio sigue los lineamientos de Royama (1992) y debido a que este autor utiliza un marco conceptual distinto a otros autores es importante, en términos de mantener una coherencia teórica, definir claramente el significado de los conceptos básicos de la dinámica poblacional.

### Factores densodependientes

Royama (1992) señala que el utilizar el concepto de “regulación densodependiente” o “factor densodependiente” en el sentido amplio de la palabra, a pesar de ser útil para otras disciplinas, es tautológico e inútil para la dinámica poblacional, debido a que cualquier factor (climático, poblacional, competencia, etc.) y sus efectos en algún parámetro poblacional (e.g. nacimientos, muertes o densidad) tienen de alguna forma una relación con la densidad de la población y por lo tanto terminan siendo, en términos prácticos, densodependientes (Royama, 1992).

Royama (1992) define (de manera más limitada) los factores densodependientes como: “Un factor denso-dependiente es aquel que influencia la tasa reproductiva neta de una población (animal) si la medida de su estado de existencia (o el parámetro que lo caracteriza) es influenciado por (es dependiente de) la densidad poblacional, pero no necesariamente sus efectos en la tasa reproductiva. Por lo que un factor independiente es aquel cuyo parámetro no depende de la densidad poblacional, a pesar que sus efectos en la tasa reproductiva estén relacionados con la densidad de la población (Royama, 1992). Al acotar de esta forma la definición de los factores densodependientes se convierten en una herramienta funcional y fundamental para el estudio analítico de la dinámica poblacional (Royama, 1992)

En el esquema analítico de Royama (1992) es posible distinguir los efectos de la regulación poblacional generada por factores endógenos como robusta y la generada por variables exógenas como “frágil”, por lo que nunca se podrá separar los procesos poblacionales de los factores densodependientes, debido a que éstos son los que generan una regulación “sólida” de la población y en esta línea de pensamiento es posible distinguir la regulación exógena como una desviación del patrón generado por factores endógenos (Royama, 1992).

### Estructura de retroalimentación

A la consecuencia de las redes tróficas y los factores densodependientes en los que se encuentran inmersas las especies se les denomina “estructura de retroalimentación” (*feedback structure*), que puede ser negativa o positiva, dependiendo de su efecto en la dinámica poblacional. Para determinar dicha estructura se integran, por medio de modelos matemáticos, los datos de la demografía a largo plazo y la dinámica poblacional (Coulson *et al.*, 2001; Lima *et al.*, 1999, 2001b, 2002; Leirs *et al.*, 1997; Royama, 1992; Yoccoz *et al.*, 1998). Hoy se sabe que la relación que guardan el clima, las estructuras de retroalimentación y el “ruido” estocástico puede ser más sutil que lo que se pensaba antes en los procesos de dinámica poblacional (Berryman, 1993, 1999; Bjørnstad *et al.*, 2001; Stenseth *et al.*, 1997; Lima *et al.*, 2002). Por lo tanto determinar como se ajustan las curvas no-lineales de retroalimentación a los datos demográficos y la dinámica poblacional es uno de los objetivos principales para entender las fluctuaciones poblacionales (Lima *et al.* 2002)

### El orden de la estructura de retroalimentación

Gracias a la definición formal de las estructuras básicas de retroalimentación (orden y forma de la ecuación) y su relevancia biológica por Moran (1953), Ricker (1954) y Morris (1959) y su ulterior recopilación por Royama (1977 y 1992) se ha reconocido que el definir el orden de la estructura de retroalimentación es de fundamental importancia para conocer las causas

de las fluctuaciones numéricas de una población y es una forma apropiada y útil para conocer para deducir la estructura de la red trófica en que se encuentra inmersa la población de estudio (Agrell *et al.*, 1995; Berryman, 1992; Berryman & Turchin, 2001; Lima, 2001; Royama, 1992), uno de los objetivos de Ricker (1954) hace ya más de medio siglo.

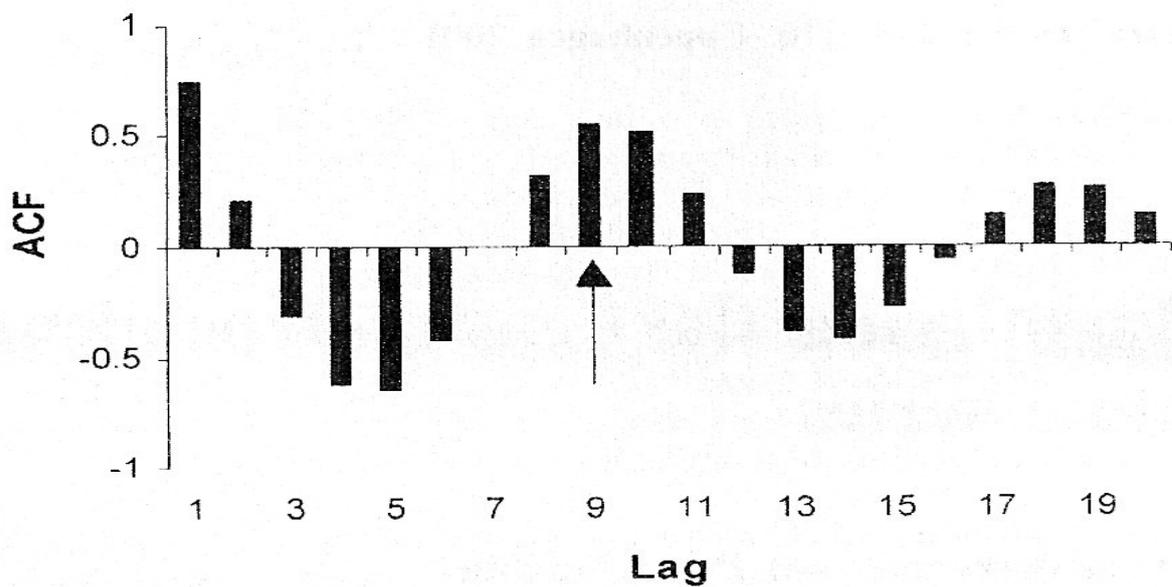
Se define el orden de la estructura de retroalimentación de acuerdo a los factores denso-dependientes que afectan la dinámica poblacional, se le llama una **estructura de retroalimentación de primer orden** cuando el proceso es directamente denso-dependiente (como la competencia intraespecífica, o los cambios en la disponibilidad de alimento o sitios para anidar) y la **estructura de retroalimentación de segundo orden** se refiere a interacciones con un desfase temporal (siguiendo a Turchin & Hanski, 2001) Como:

1. La competencia interespecífica, especialmente por alimento (Turchin & Hanski, 2001).
2. El efecto maternal (propuesto por Ginzburg & Tanerhill (1994) y apoyado por Inchausti & Ginzburg (1998), pero que tiene fuertes críticas por parte de Berryman (1995))
3. Y la depredación, especialmente la relacionada con depredadores especialistas (Ekerholm *et al.*, 2001; Graham & Lambin, 2002; Turchin & Hanski, 2001).

El conocer de manera correcta el orden de la estructura de retroalimentación de las poblaciones permite la generación de predicciones adecuadas tanto para la investigación como el manejo, mientras que el entenderlo erróneamente puede tener consecuencias desastrosas en las predicciones y manejo de estas poblaciones (Berryman & Turchin, 2001).

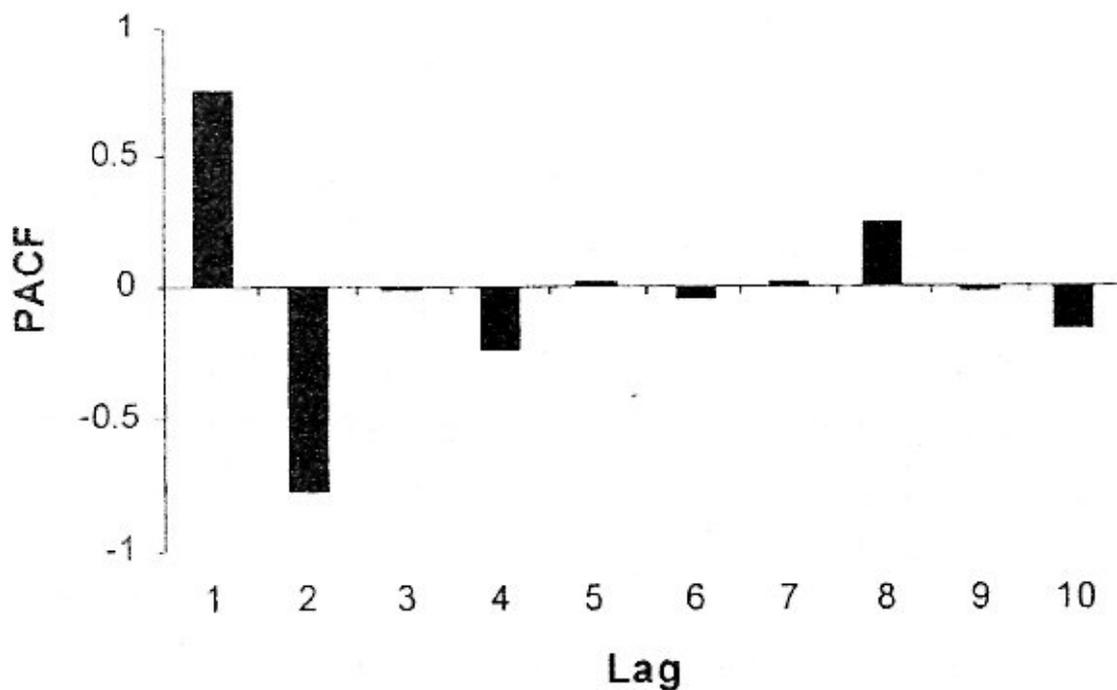
Existen distintos métodos exploratorios de los datos que permiten determinar el orden de la estructura de retroalimentación (Berryman, 1992; Lima, 2001; Royama, 1977, 1992), el más simple es realizar una correlación del la tasa *per capita* de cambio ( $R$ ) contra la densidad en distintos tiempos ( $N_t$ ,  $N_{t-1}$ ,  $N_{t-2}$ ), comparando el coeficiente de determinación ( $r^2$ ) de cada correlación y se determinará el orden de la estructura de retroalimentación dependiendo del valor más alto de  $r^2$  (Berryman, 1992). Otros métodos son:

El tradicional análisis de función de autocorrelación (ACF), que es el más utilizado, que se estima calculando la correlación entre pares de densidades log-transformadas:  $L_t \equiv \ln N_t$  y  $L_t - t$ , donde  $t=1,2,\dots,d$  es el desfase temporal (*time lag*) en la respuesta de retroalimentación, los coeficientes de correlación se grafican contra el desfase para dar el ACF. Y muestra la ciclicidad de los eventos y el orden de la estructura de retroalimentación, aunque posteriormente (Berryman & Turchin, 2001) señalan que no es eficiente para diferenciar el orden del efecto de la retroalimentación (Figura 6).



**Figura 6.** Resultados de un análisis de ACF para determinar el orden de la estructura de retroalimentación de *Zeiraphera diniana* (Datos de Baltensweiler, 1989, citado en Berryman & Turchin, 2001), es importante observar que, aunque los periodos de las oscilaciones son claros el orden de la retroalimentación es difuso (Berryman & Turchin, 2001).

Intentando corregir las fallas de la ACF, Box y Jenkins (1976) recomiendan el uso de la función parcial de autocorrelación (PACF), la construcción de la PACF es equivalente a realizar una regresión paso a paso (*stepwise regresión*, la problemática de este procedimiento es analizada a detalle por Whittingham *et al.*, 2006) que muestra las correlaciones de las densidades desfasadas con el efecto de retirar densidades anteriores y es un buen indicador para estructuras de retroalimentación de orden  $\geq 2$ , debido a que genera correlaciones positivas este método no es adecuado para estructuras de retroalimentación de primer orden (Berryman, 1992) y no está bien adaptado a trabajar con modelos biológicos, debido a que los cambios en las poblaciones biológicas son generados a nivel de los organismos individuales y esto afecta a las PACF (Figura 7) al no haber sido diseñadas expresamente para sistemas biológicos (Berryman & Turchin, 2001; Royama, 1992).

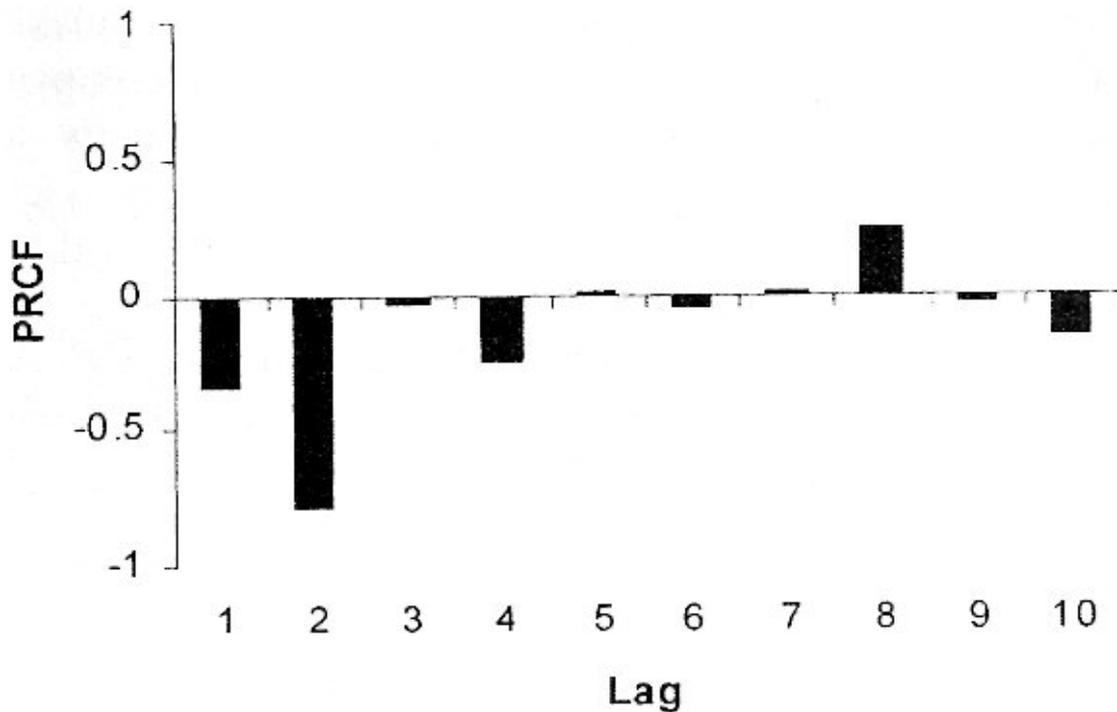


**Figura 7.** Resultados de un análisis de PACF para determinar el orden de la estructura de retroalimentación de *Zeiraphera diniana* (Datos de Baltensweiler, 1989, citado en Berryman & Turchin, 2001), observar que, a pesar que en estructuras 2<sup>do</sup> o mayor orden el método puede ser útil en dinámicas de 1<sup>er</sup> orden siempre generará una retroalimentación positiva irreal en los sistemas biológicos (Berryman & Turchin, 2001)

Debido a estas críticas diversos autores (e.g. Berryman, 1999; Berryman & Turchin, 2001; Royama, 1977, 1992; Turchin & Taylor, 1992) han sugerido que la ecuación:  $N_t = N_{t-1} F(N_{t-1}, N_{t-2}, \dots, N_{t-d}, \epsilon_t)$ , donde  $F(\dots)$  representa la tasa realizada *per capita* de cambio poblacional. A este método se le denominó PRCF (*partial rate correlation function*) que funciona de manera parecida al PACF, la diferencia se encuentra en el modelo nulo en el que se basan las correlaciones, mientras PACF está basada en un modelo de compensación perfecta, significa que su equilibrio se recupera de manera inmediata posteriormente a una perturbación, pudiendo subestimar de manera importante una estructura negativa de retroalimentación, generando conclusiones erróneas al intentar definir el orden de la estructura, especialmente cuando se trata de una estructura de primer orden (Berryman & Turchin, 2001). Mientras que el modelo nulo de PRCF está “no-regulado”, o sea que no regresa de manera inmediata al punto de equilibrio posterior a una perturbación, lo cual permite conocer de manera adecuada la estructura de retroalimentación (Figura 8), especialmente cuando se trata de una de primer orden (Berryman & Turchin, 2001). La fórmula del PRCF es, convertida en términos de  $R$  es:

$$R_t = \ln\left(\frac{N_t}{N_{t-1}}\right) = A + B_1 \times X_{t-1} + B_2 \times X_{t-2} + \epsilon_t.$$

Donde  $R_t$  es la tasa *per capita* de cambio realizada,  $N_t$  es la densidad en el tiempo  $t$  y  $X_t$  es tiempo de desfase en la densidad, mientras  $\epsilon_t$  es el ruido estocástico de fondo.



**Figura 8.** Resultados de un análisis de PRCF para determinar el orden de la estructura de retroalimentación de *Zeiraphera diniana* (Datos de Baltensweiler, 1989, citado en Berryman & Turchin, 2001), el método es significativamente mejor que los anteriores para definir el orden de la estructura, desde 1<sup>er</sup> orden en adelante, debido a que está diseñado *exprofeso* para los sistemas biológicos (Berryman & Turchin, 2001).

#### Fluctuaciones periódicas.

Tal como se ha señalado anteriormente en este texto (antecedentes históricos) las fluctuaciones periódicas (o cíclicas) han sido, desde tiempos de Elton (1924), una de las preocupaciones principales de los primeros estudiosos de la dinámica poblacional de manera formal.

Pero también fueron un tema de interés de los antiguos naturalistas, viajeros, gobernantes y pobladores, especialmente cuando las fluctuaciones, periódicas o no, generaban repercusiones, sociales, políticas, económicas y en salud pública, como las plagas de langostas en China, de las que se tienen registros documentados de al menos mil años (Stingé *et al.*, 2007), al igual que las de áfidos en Inglaterra (Lima *et al.*, 2008) sobre las fuertes oscilaciones poblacionales de los roedores sudamericanos denominadas *ratadas*, a las que

se refiere la literatura desde el siglo XVI y, que incluyen a especies de roedores que son reservorios de enfermedades (Jaksic & Lima, 2003), las fluctuaciones poblacionales de *Clethrionomys rufocanus* en Hokkaido, Japón, causantes de sustanciales pérdidas económicas en la agricultura local (Batzli, 1999; Stenseth et al 1996b; Yoccoz et al., 1998), la predicción de las poblaciones de peces de importancia económica (Brander 2007; Mutsert et al., 2008; Rouyer et al., 2008).

En las últimas décadas la cuantificación de las fluctuaciones periódicas en la dinámica poblacional de diversas especies también ha tenido un papel preponderante en la toma de decisiones para la conservación (Anderson et al., 1999, 2001; Berryman & Lima, 2002; Lima & Berryman, 2006; Lima et al., 1996;) y conocer la relación de dichas fluctuaciones con el cambio climático (Adamík & Král, 2008; Bierman et al., 2006; Brown et al., 1997; Curtis et al., 1999; Jenouvrier et al., 2009; Keith et al., 2008; Lima et al., 1999, 2006b; McLaughlin et al 2002; Stenseth et al., 2003a).

El definir las causas por las que suceden las fluctuaciones periódicas es fundamental para poder entenderlas y predecirlas con eficiencia (Jaksic & Lima, 2003) por lo cual a continuación se utiliza el esquema teórico de Royama (1992) para definir la relación entre la estructura de retroalimentación, las variables exógenas y las fluctuaciones periódicas o cíclicas y poder entender sus causas, se seguirá la clasificación de Berryman (1999) para las explosiones demográficas de plagas (Jaksic & Lima, 2003).

1. En dinámicas poblacionales determinadas por retroalimentación negativa de primer orden (instantánea) Los picos poblacionales son proporcionales a la magnitud de los factores exógenos (que son los que modifican la dinámica endógena). Explosión demográfica denominada de *gradiente en pulsos* (pulse-gradient) y no son cíclicas (Berryman, 1999; Jaksic & Lima, 2003).
2. Con dinámicas poblacionales dominadas por estructuras de retroalimentación negativa de segundo orden (con retraso o desfase), en este tipo de fluctuaciones se esperan oscilaciones de baja frecuencia o *cíclicas*, estas fluctuaciones no están bien acopladas a la magnitud de

las variables exógenas y son denominadas (cyclical-gradient) de *gradiente cíclico* (Berryman, 1999; Jaksic & Lima, 2003).

3. En dinámicas poblacionales que son resultado de ambas retroalimentaciones negativas, de primero y segundo órdenes, que están ligadas a la densidad de la población son llamadas *meta-estables* (Berryman, 1999; Jaksic & Lima, 2003). Y pueden ser de dos tipos, *bi-estables*, cuando la estructura es de primer orden a densidades altas y bajas y de segundo orden a densidades medias. Y de *irrupción sostenida* (“sustained-irruption”) cuando la estructura de retroalimentación se “relaja” debido a eventos de incremento extraordinario en los recursos y causa altas densidades. (Berryman, 1999; Jaksic & Lima, 2003)
4. La dinámica poblacional puede ser consecuencia de un cambio en el orden de la estructura de retroalimentación, siendo una estructura de retroalimentación negativa dominante a bajas densidades (e.g. años con poca lluvia) y ser dominada por una retroalimentación negativa de segundo orden cuando la densidad sea alta (e.g. años de alta productividad y alta lluvia) debida a la llegada de depredadores (Carpenter *et al.*, 1994; Turchin & Hanski, 2001) o el aumento en la intensidad de las relaciones planta roedor (e.g. agotamiento de recursos causando competencia interespecífica).
5. a bajas densidades la retroalimentación es de primer orden y a densidades altas de segundo orden. A este tipo de explosión se le denomina de *irrupción por pulsos* (pulse-irruption). (Berryman, 1999; Jaksic & Lima, 2003).

#### Factores densoindependientes

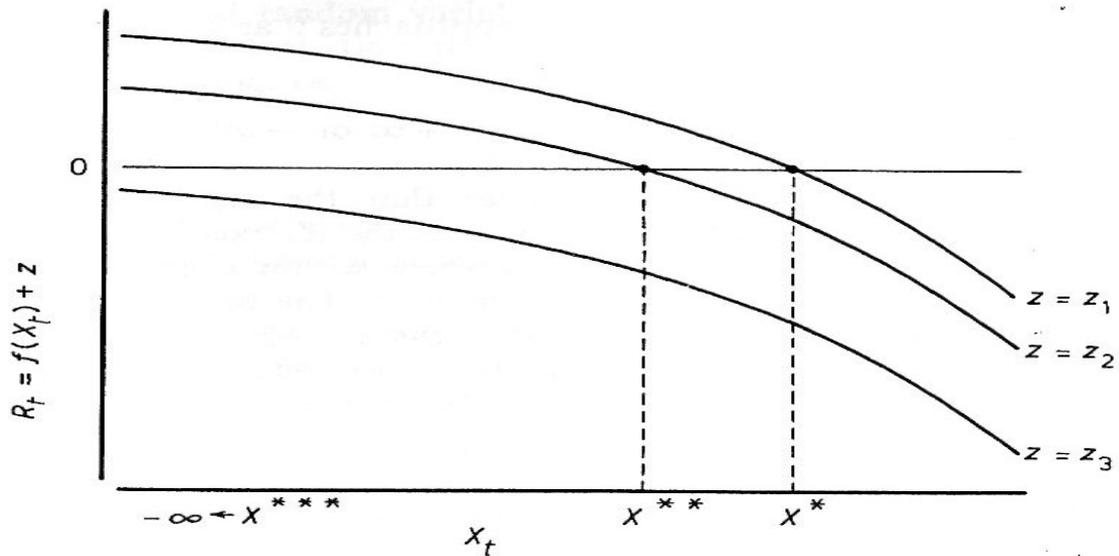
Posiblemente el primer autor en vincular los factores densoindependientes como un agente importante de perturbación en la dinámica poblacional fue Elton (1924), posteriormente en su trabajo clásico con lince

(*Lynx lynx*) Moran (1953) formaliza matemáticamente lo anteriormente teorizado por Elton (1924) y sugiere que las poblaciones que están reguladas por factores endógenos similares en diferentes latitudes pueden tener dinámicas poblacionales sincronizadas por factores exógenos (e.g. el clima), por lo cual sus fluctuaciones poblacionales estarán correlacionadas con estos factores denso-independientes, a esto se le ha definido como *el efecto Moran* (Lima, 2001; Royama, 1997, 1992; Smith & Davis, 1981).

Tipos de perturbaciones por factores exógenos.

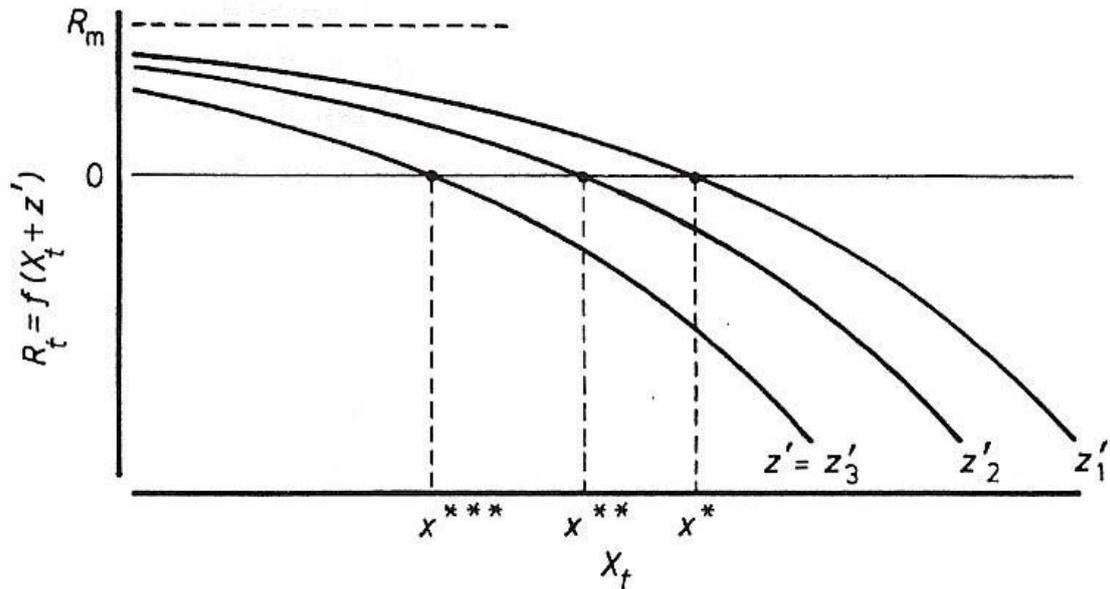
En una aportación fundamental para el desarrollo analítico de la dinámica poblacional Royama (1992) distingue tres efectos distintos en la interacción de los factores endógenos y las perturbaciones exógenas (definidas como perturbaciones por su capacidad de modificar, o perturbar, la dinámica establecida por los procesos endógenos), definidas como: perturbaciones verticales, horizontales y no-lineales.

**Perturbaciones verticales** (Figura 9): son aquellas en que la intensidad de los factores exógenos ( $z$ ) tiene un efecto aditivo en la función de la tasa de crecimiento *per capita* afectando verticalmente el nivel de equilibrio de la relación entre la tasa de cambio *per capita* ( $R_t$ ) y la densidad en escala logarítmica de la población [ $f(X)$ ]. Esto modifica tanto el periodo de oscilación, al afectar  $R_t$  como al nivel de equilibrio al afectar la capacidad de carga ( $K$ ). E implica la modificación de la tasa reproductiva máxima ( $R_m$ ). Este es el tipo más sencillo de perturbación debido a que es el único totalmente independiente de la estructura de retroalimentación endógena (Berryman & Lima, 2006; Lima *et al.*, 2006b; Royama, 1992).



**Figura 9.** Efectos verticales de perturbación exógena: La intensidad de la perturbación ( $z$ ) afecta de manera directa el equilibrio de la función de  $R$ , si  $z$  es muy alta o muy baja (i. e. temperatura) y el cambio *per capita* es  $<0$  no existe punto de equilibrio, por lo que no es viable la población, por lo que la población necesita condiciones ambientales ( $Z$ ) dentro de un rango determinado por sus capacidades fisiológicas de supervivencia. (Royama, 1992).

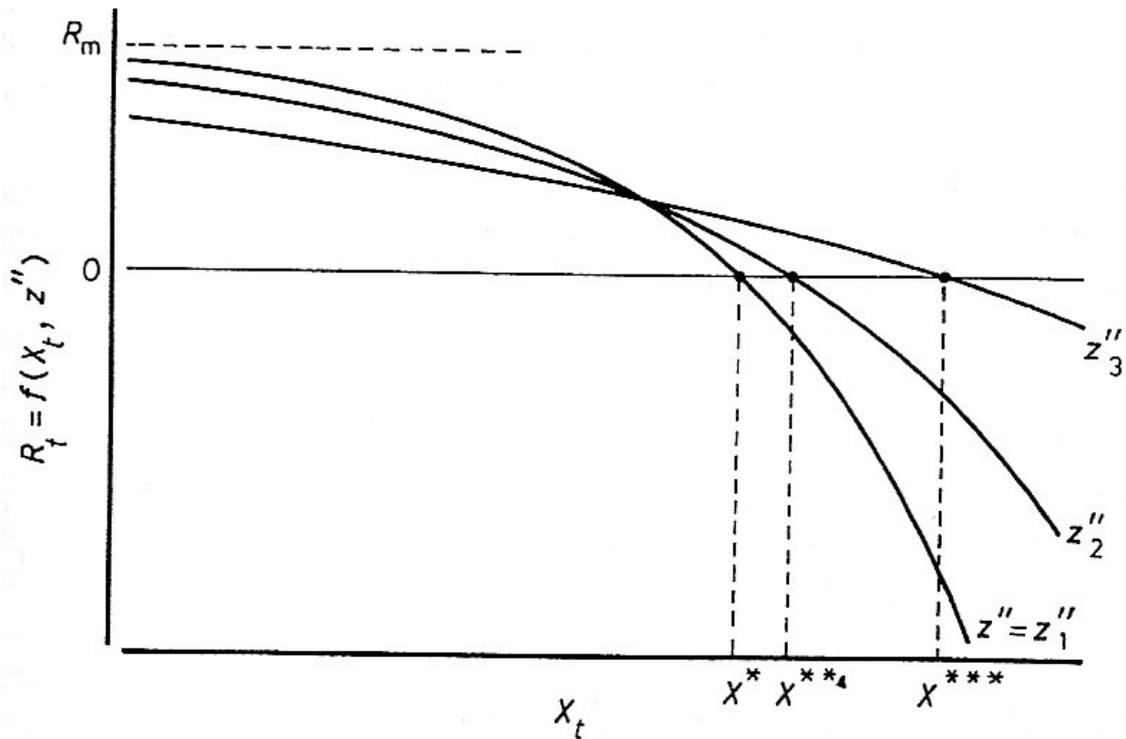
**Perturbaciones laterales** (Figura 10): en este tipo de interacciones los factores exógenos ( $Z$ ) y su intensidad ( $z$ ) generan que la curva de  $R_t$  se modifique horizontalmente, este tipo de perturbación no modifica a  $R_m$  o a  $K$ , únicamente mueve el punto de equilibrio en la abscisa (eje  $X$ ), sin afectar el patrón de la dinámica alrededor del equilibrio. Las perturbaciones laterales se pueden esperar cuando existen cambios en recursos esenciales como: alimento, sitios de anidación y precipitación (Berryman & Lima, 2006; Royama, 1992).



**Figura 10.** Efectos laterales de perturbación exógena: No existen cambios en  $R_m$ , en todas las variantes la función de  $R > 0$ , en algún punto, por lo que, exceptuando casos extremos, las condiciones siempre permiten la permanencia de la población. En este caso es importante observar que no se puede separar el efecto lateral de la estructura de retroalimentación endógena, siempre van ligados (Royama, 1992).

Se considera que tanto las perturbaciones verticales como las laterales son perturbaciones lineales, debido a que solo mueven la curva de la función  $R$ , pero no afectan su forma, por lo que dicha curva puede ser desplazada sin modificarse vertical u horizontalmente (dependiendo el tipo de perturbación) manteniendo su forma original (Royama, 1992).

**Perturbaciones no lineales** (Figura 11): Los efectos de estas perturbaciones modifican la forma de la curva de la función de  $R$ , de forma que no se puedan superponer las distintas curvas al desplazarlas, los valores de la curva con distintos valores del factor denso-independiente ( $Z''$ ) que se esté evaluando, esta perturbación genera cambios tanto verticales, en  $R_m$  y en el equilibrio de la interacción de  $R_t$  con  $f(X)$ , como horizontales en el desplazamiento de la tasa *per capita* de crecimiento poblacional ( $R$ ), a lo largo de la abscisa.



**Figura 11.** Efectos no lineales de perturbación exógena: Este tipo de efectos están, al igual que los laterales, muy cercanamente relacionados con las características densodependientes de la población (estructura de retroalimentación), en este caso la relación es bastante más compleja pues interactúan ambos de manera que el efecto de la perturbación es distinto dependiendo de la densidad de la población, de forma que se modifican tanto la curva de la función de  $R$  como la intensidad de la perturbación de manera compleja (Royama, 1992).

Los procesos que involucran perturbaciones laterales y/o no lineales son analíticamente muy complicados y sus efectos suelen ser pequeños, por lo que se recomienda utilizar las fórmulas usadas para perturbaciones verticales, sin embargo, la distinción conceptual de cada tipo de perturbación es fundamental para entender cuantitativamente la dinámica poblacional que se estudia (Berryman & Lima, 2006; Lima *et al.*, 1999, 2002a y 2002b; Royama, 1992).

### La elección del modelo

Una de las cuestiones más importantes a la hora de analizar dinámicas poblacionales por medio de series de tiempo es, junto con definir el orden de la estructura de retroalimentación y su efecto, el elegir el modelo matemático que

más adecuada y verazmente represente los datos biológicos que se van a trabajar y su contexto ambiental o exógeno (Berryman & Turchin, 1992). Como sería de esperarse, en una disciplina que lleva tanto tiempo y con tantos cambios existen una gran cantidad de modelos cuya intención es observar la interacción que tiene la estructura de retroalimentación y las perturbaciones exógenas y dependiendo del modelo existen una serie de ventajas y desventajas, esto se analizará en esta sección.

Los primeros análisis de dinámica poblacional a través de series de tiempo fueron realizados hace más de 50 años por Moran (1953), Ricker (1954) y Morris (1959) y a pesar que describieron las estructuras de retroalimentación básicas de los procesos de dinámica poblacional (el orden y la forma de las estructuras de retroalimentación). Ésto fue ignorado por la mayoría de la literatura en ecología, (con excepción de varios entomólogos, más detalles en Berryman, 1978) por los siguientes 20 años hasta el influyente trabajo de Royama (1977 y posteriormente Royama, 1992) sobre dinámica poblacional, denso-dependencia y estructuras poblacionales básicas (Lima, 2001). Después de dicha publicación los ecólogos han puesto gran atención al enfoque analítico de Royama (1992).

Las estructuras poblacionales básicas son los componentes de los factores que determinan la tasa de crecimiento *per capita* ( $R$ ), estos factores se pueden clasificar en dos grupos: exógenos o denso-independientes ( $Z$ ) y endógenos o densodependientes ( $f$ ). Royama (1977 y 1992) representa las estructuras básicas de los procesos de dinámica poblacional relacionándolas con la información ecológica directamente por medio de la siguiente ecuación:

$$R_t = f(N_{t-1}, N_{t-2}, \dots, N_{t-p}, \varepsilon_t)$$

Donde  $R_t$  es la tasa de crecimiento *per capita*,  $N_t$  es la abundancia de una población en un tiempo  $t$ ,  $f$  los densodependientes y  $\varepsilon_t$  es el ruido estocástico presente en el ambiente (incluyendo los factores denso-independientes).

En el caso en que el ruido estocástico ( $\varepsilon_t=0$ ) para todos los  $t$  a la función  $f$  se le llama *esqueleto*, y representa las interacciones entre individuos (dentro y entre poblaciones) o la estructura de retroalimentación (Berryman, 1999; Lima, 2001; Royama, 1977 y 1992). Este modelo integra los factores

endógenos y exógenos dentro de un modelo que permite utilizar distintas funciones de  $f$  que se adecuen a los datos de la serie de tiempo (Lima, 2001).

### Modelos lineares y no-lineares

Desde Moran (1953) se han utilizado distintas funciones  $f$  para describir las series de tiempo, desde las funciones log-lineal, usadas por diversos autores, (e.g. Bjørnstad *et al.*, 1995; Lima & Jaksic, 1999; Moran, 1953; Royama, 1992; Stenseth *et al.*, 1996a, 1996b, 1997). Este tipo de modelos son una de las representaciones más simples de los procesos de dinámica poblacional (Lima, 2001), estos modelos son útiles para determinar la estructura de retroalimentación y el orden de la función, especialmente en series de tiempo cortas, para comparar entre poblaciones o especies y relacionar las series de tiempo con modelos matemáticos (Bjørnstad *et al.*, 1995; Lima, 2001; Stenseth *et al.*, 1996a). Desafortunadamente los modelos lineares tienen una propiedad biológica irreal, no tener límites para  $R$ , y no pueden generar dinámicas poblacionales complejas (Lima, 2001; Royama, 1992).

La opción para lograr esto es la utilización de modelos no-lineares o basados en teoría como el modelo discreto no-lineal (Berryman, 1991, 1992; Royama, 1992) o la modificación de dos desfases del modelo linear (Turchin, 1990), también existe la forma generalizada (mostrada en términos de  $R$ ) del modelo logístico discreto de Ricker (1954), un modelo simple que al estar generado sobre una base biológica resulta muy conveniente, siguiendo el marco teórico de Royama (1992) la fórmula de este modelo es:

$$R_t = R_m - \exp(aX_{t-1} + C)$$

Donde  $R_t = \text{Log}(N_t/N_{t-1})$  es la tasa *per capita* de cambio realizada,  $R_m = \text{Log}(r_m)$  es la tasa máxima de cambio *per capita*,  $a$  indica el efecto de la interferencia de cada individuo mientras la densidad aumenta,  $X_t = \text{Log}(N_t)$ , que es la abundancia en el tiempo  $t$  y  $C = \text{Log}(c)$  es una constante que representa la competencia y el agotamiento de recursos (e.g. alimento).

Debido a que en este modelo los tres parámetros ( $R_m$ ,  $a$  y  $C$ ) tienen un significado biológico explícito se pueden incluir perturbaciones exógenas dentro

de cada parámetro (Lima *et al.*, 2008; Royama, 1992), tanto en forma de perturbaciones: Verticales:  $R'_m = R_m + g(\text{Rain}_{t-d})$ , Laterales:  $C' = C + g(\text{Rain}_{t-d})$ . ó No-lineares:  $a' = a + g(\text{Rain}_{t-d})$ . También es posible incluir el efecto de la competencia interespecífica dentro del modelo (Lima *et al.*, 2008; Royama, 1992):  $R_t = R_m - \exp(aX_{t-1} + a1 X1_{t-1} + C1)$ .

La ventaja de los modelos no lineares es que tienen interpretación biológica directa, cumplen con reglas biológicas básicas, son parsimoniosos y permiten extrapolar más allá de los datos (Lima, 2001; Royama, 1992), sus desventajas incluyen la mayor complejidad matemática, comparada con los modelos lineares, (Royama, 1992), y la necesidad de elegir una función de  $f$  específica, aunque una función puede ser adecuada a distintos modelos. El apoyo de herramientas de selección como el criterio de información de Akaike (AIC) es fundamental para elegir el mejor modelo (Anderson & Burnham, 2002; Burnham & Anderson, 1998, Lima, 2001).

Desde hace mucho tiempo (Ricker, 1954; May, 1974) se sabe que modelos poblacionales no-lineares muy simples pueden reflejar correctamente realidades biológicas muy complejas, por lo que diversos ecólogos los han utilizado para explicar las dinámicas poblacionales de diversas especies (e.g. Leirs *et al.*, 1997; Lima, 2001; Lima & Berryman, 2006; Lima *et al.*, 2002a) aunque todavía no está claro si la determinación del caos en las poblaciones ayudará a entender los procesos ecológicos subyacentes (Lima, 2001; Stenseth, 1999)

La elección de un modelo matemático adecuado a los datos biológicos utilizados es fundamental en el análisis de las series de tiempo (Berryman, 1992; Lima, 2001, Royama, 1992) y lo más importante en la elección del mismo son los factores señalados por Berryman (1992):

“La adecuación del modelo a los datos biológicos, para lo cual los modelos no-lineares son más aptos como se señaló anteriormente (Berryman, 1992)”

“El encontrar el orden apropiado de los factores que determinan la estructura de retroalimentación de la dinámica poblacional.”

**CAPÍTULO 2**

**DINÁMICA POBLACIONAL DE LOS**

**PEQUEÑOS MAMÍFEROS DE**

**CHAMELA-CUIXMALA**

## JUSTIFICACIÓN

Como ya se mencionó, en el capítulo anterior, el estudio de los cambios numéricos de las poblaciones a través del tiempo y espacio (climático y geográfico) son objetivos principales en la ecología de poblaciones y el análisis de series de tiempo de largo plazo son herramientas invaluable para lograr estos objetivos (Brown *et al.*, 1986, 2001; Franklin, 1989; Lima, 2001; Royama, 1992; Tilman, 1989) .

Si a esto se le agrega el hecho de que la mayoría de los estudios ecológicos son realizados en plazos cortos (Franklin, 1989; Tilman, 1989) y que las bases de datos de largo plazo, para la mayoría de los grupos taxonómicos (mamíferos en el caso de este estudio) han sido generadas fuera de las regiones tropicales, y no existe ningún estudio a largo plazo publicado en ambientes selváticos tropicales, que son los ambientes más amenazados a nivel mundial (Janzen, 1988).

El presente estudio es pionero a nivel mundial en los estudios de la dinámica poblacional de pequeños mamíferos en selvas tropicales, lo cual le da un valor añadido a la de por si fundamental labor de generar bases de datos suficientemente grandes y confiables para este proceso. Este estudio genera el conocimiento biológico de largo plazo necesario para generar políticas correctamente fundamentadas para la conservación y manejo a largo plazo para los pequeños mamíferos de las selvas tropicales secas de México y el mundo.

# OBJETIVOS

## Objetivo general

**Determinar la dinámica espacio-temporal a largo plazo de las poblaciones de pequeños mamíferos en un ambiente tropical, las estructuras de retroalimentación que la generan y la relación existente con la variabilidad climática a largo plazo.**

## Objetivos particulares

**Los objetivos particulares de esta tesis son:**

- La determinación de la dinámica poblacional, la estructura de retroalimentación, y las perturbaciones exógenas, de los pequeños mamíferos a largo plazo.
- La comparación de la dinámica poblacional de *L. pictus* a nivel espacial, entre la selva baja y la selva mediana.
- La comparación de la dinámica poblacional de los pequeños mamíferos en el marco de la estacionalidad climática, temporada de lluvias, transición y secas.

## HIPÓTESIS

Las hipótesis se encuentran divididas en tres distintos componentes: el espacial, el estacional y el de largo plazo:

### Componente espacial

Debido a que la accidentada orografía de la zona determina diferencias fundamentales en la disponibilidad de agua entre las cañadas y los lomeríos (Bullock, 1988; Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Ceballos, 1989, 1990), provocando que la temporada seca sea más severa en las partes altas (selva baja) que en las cañadas (selva mediana), se espera menor fluctuación en la dinámica poblacional en la selva mediana en comparación con la selva baja, también se espera que dicha dinámica dependa menos de factores denso-independientes, como la precipitación, y que sea más dependiente de la estructura de retroalimentación endógena en la selva mediana comparada con la selva baja.

### Componente estacional

La variabilidad en la precipitación (estacional e interanual) es un factor determinante en la estructura y dinámica poblacional de las selvas tropicales secas por lo que se espera observar perturbaciones laterales y verticales debidas a los factores exógenos (precipitación) en las distintas poblaciones de pequeños mamíferos, debido a los cambios estacionales en la precipitación.

### Componente de largo plazo

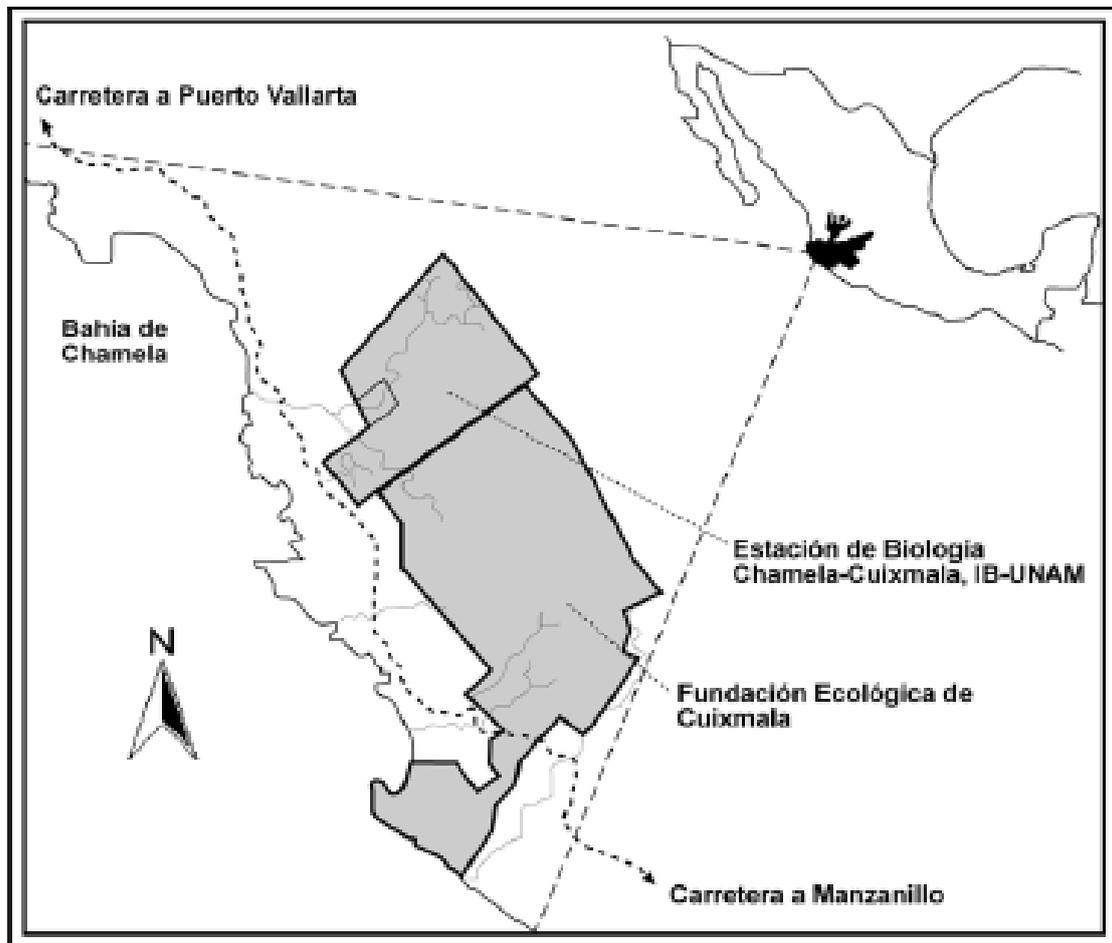
Conforme a lo publicado para otros sitios se espera que la dinámica poblacional varíe dependiendo de la precipitación anual y su variación a lo largo del año. Se espera que en años atípicos (con menor precipitación o precipitación fuera de periodo) los patrones de dinámica poblacional sean diferentes a los de años promedio.

El estudio poblacional temporal y a largo plazo incluye a todas las especies. Sin embargo a nivel espacial se centra en *Liomys pictus* debido a su abundancia y presencia en ambos tipos de vegetación. Otras especies son muy escasas en la selva baja (Ceballos, 1989; 1990).

## SITIO DE ESTUDIO

### Ubicación

La parte de campo de este proyecto se lleva a cabo en 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, ubicada en la costa de Jalisco, entre Puerto Vallarta, Jalisco y Manzanillo, Colima (Mapa 1). La Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala abarca 13,142 ha mientras la estación biológica Chamela-Cuixmala, perteneciente al IB-UNAM abarca 3,300 ha (Noguera *et al.*, 2002).



**Mapa 1.** Ubicación de la estación biológica Chamela, IB y la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (Domínguez-Castellanos *et al.*, 2007)

## Clima

El clima del área es AwO(x')i (García 1973). La precipitación en la región es altamente estacional, concentrándose el 80% en la temporada de lluvias, entre los meses de mayo a noviembre (Bullock, 1988; García, 1973; García-Oliva *et al.*, 2002), ver Tabla 1. Posteriormente, durante los meses de noviembre a febrero existe un periodo intermedio o de transición, a pesar de que ya no llueve existe todavía un porcentaje de humedad disponible para la vegetación y fauna.

Pasada esta temporada la humedad disponible se pierde (de manera más intensa en los lomeríos), durante los meses de marzo a mayo, en la temporada seca. El promedio anual de precipitación es de 748 mm y la temperatura media mensual es de 24.9° C (Bullock 1988, García, 1973). Los datos de precipitación y temperatura de la Estación Chamela han sido recabados por el personal de la misma desde 1977 de manera sistemática, estando disponibles en la página de Internet del Instituto de Biología (<http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/www/clima.html>).

## Vegetación

La vegetación de la zona se clasifica como selva baja caducifolia (en adelante selva baja) en los lomeríos y selva mediana subperenifolia (en adelante selva mediana) en las cañadas, donde la humedad se mantiene disponible durante más tiempo en la temporada seca (Bullock y Solís-Magallanes, 1990).

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 epífitas. 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 de permanentes y de temporal, 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 (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Lott *et al.* 1987, Martínez-Yrizar *et al.* 1996; Noguera *et al.*, 2002). 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).

Ambas selvas están sometidas a las mismas condiciones climatológicas, pero difieren en fenología, edafología y composición florística, siendo la estacionalidad climática más severa en las laderas, selva baja que en los arroyos, cuya composición vegetal es de selva mediana y donde se pierde menos agua durante la temporada seca (Bullock 1988; Bullock & Solís-Magallanes, 1990; Filip *et al.* 1995, Rzedowski 1986).

## Mastofauna

Se han realizado varios trabajos que han buscado determinar y analizar la riqueza mastofaunística con particular atención en la región pacífico-occidental de México (Tabla 2), donde se ubica Chamela-Cuixmala (Álvarez *et al.*, 1987; Anderson, 1960 y 1962; Arita, 1993; Arita y Ceballos, 1997; Ceballos, 1989; Ceballos, 1990; Ceballos y García, 1995 Ceballos y Miranda, 1986 y 2000; Ceballos y Rodríguez, 1993; Ceballos *et al.*, 1998 y 2002; Collet *et al.*, 1975; Fa y Morales, 1993; Genoways y Jones, 1973; Hall y Villa, 1950; López-Forment *et al.*, 1971; Mendoza, 1997; Ortega, 1992; Polanco y Muñiz-Martínez, 1987; Téllez *et al.*, 1997; Winkleman, 1962).

La riqueza de especies de mamíferos, así como el número de especies endémicas es considerablemente alto en comparación con otras partes del país, haciendo de la región occidental del país una de las regiones prioritarias para la conservación de los mamíferos de México (Ceballos y Rodríguez, 1993; Ceballos y García, 1995; Ceballos *et al.*, 1998 y 2002). En las selvas secas del país, en particular en el pacífico occidental (e.g. Colima, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Sinaloa) habitan 37 de los géneros y especies endémicos del país

(Ceballos y Rodríguez, 1993; Ceballos *et al.*, 2005). Un dato que realza la relevancia del presente estudio es que se realizó, en su mayor proporción con roedores (nueve de las doce especies capturadas) que son el grupo con más géneros y especies endémicas en el país (115 *spp.*) siendo el 71% de las especies endémicas de mamíferos del país (Ceballos *et al.*, 2005).

Por cuestiones de espacio en este estudio no se profundizó sobre la historia natural de las especies de pequeños mamíferos analizados, solamente utilizando la información pertinente de la literatura publicada. Para más información sobre estos aspectos existen numerosas publicaciones donde se puede encontrar esa información. (Arroyo-Cabrales, 2005; Briones, 1991, 1996; Briones & Sánchez-Cordero, 1999; Briones *et al.*, 2006; Ceballos, 1989, 1990; Ceballos y Miranda, 1986, 2000; Ceballos & Oliva, 2005; Collet *et al.*, 1975; Domínguez-Castellanos & Ceballos, 2005; Domínguez-Castellanos, 2000; Domínguez-Castellanos *et al.*, 2007; Genoways & Jones, 1973; Hernández, 2000; López-Forment *et al.*, 1971; López & Medellín, 2005; Mendoza, 1997, 2002a, 2002b; Mendoza & Miranda, 2002; Miranda y Mendoza, 2002; Peña *et al.*, 2005; Sánchez-Cordero & Fleming, 1993; Téllez & Medellín, 2005).

# MÉTODOS

## Recolecta de datos

Se eligieron seis sitios de trabajo, cuatro en selva baja y dos en selva mediana, los cuales se muestrean, hasta la fecha, con cuadrantes de 8 x 8 metros con 64 trampas Sherman separadas por 10 metros cada una, ubicando también entre 12 y 18 trampas en tablas sobre los árboles a alturas entre uno y tres metros, algunas hasta cinco metros de altura. Las trampas se ceban con avena, mantequilla de cacahuete y vainilla, posteriormente se colocan durante tres noches consecutivas mensualmente desde 1990 hasta 1995 y bimestralmente a partir de esa fecha hasta el 2007. Acumulando un aproximado de 210,000 noches/trampa.

En los sitios de muestreo se recolectaron las siguientes (12) especies de pequeños mamíferos: *Baiomys musculus*, *Liomys pictus*, *Megasorex gigas*, *Nyctomys sumichrasti*, *Oryzomys couesi*, *Oryzomys melanotis*, *Osgoodomys banderanus*, *Peromyscus perfulvus*, *Reithrodontomys fulvescens*, *Sigmodon mascotensis*, *Spilogale pygmaea*, *Tlacuatzin canescens* y *Xenomys nelsoni*. Las especies recolectadas se identificaron a partir de las claves existentes para la zona (Ceballos y Miranda, 1986 y 2000). Estas especies representan el 66% de las registradas en la región (Tabla 2).

Intentando maximizar los esfuerzos del muestreo además de los datos de abundancia por especie en las distintas estaciones y tipos de vegetación de cada individuo capturado se tomaron otros datos adicionales (Se tomaron las características morfológicas (largo total, largo de la cola, largo de la pata izquierda y la oreja izquierda), reproductivas, determinación de la identidad sexual y de edad de cada individuo capturado, los cuales se marcaron por medio de la ectomización de falanges) siguiendo en lo posible las sugerencias de diversos autores y asociaciones para disminuir el estrés en los animales capturados (Animal Care and Use committee, 1998; The Association for the Study of Animal Behaviour, 2000; Rudran & Kunz, 1996) los cuales fueron liberados posteriormente a la toma de datos.

## Análisis de datos

Los datos de campo fueron compilados en bases de datos que se utilizaron para realizar este estudio, estas bases han sido revisadas intensivamente para corregir errores en la compilación de las mismas.

La definición del orden de las estructuras de retroalimentación fue realizada por medio de PRCF, por ser la metodología que mejores resultados da para conocer el orden de la retroalimentación (Berryman & Turchin, 2001; Lima *et al.*, 2008).

Los análisis de la dinámica poblacional de este estudio se realizaron por medio del análisis de series de tiempo, para las cuales se utilizó el programa R ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)), un programa estadístico gratuito que funciona con el mismo lenguaje de programación que S y S-plus.

Como la dinámica poblacional de las especies de pequeños mamíferos de Chamela es resultado de procesos intra e inter-poblacionales que causan una estructura de retroalimentación de primer y segundo orden (PRCF) en las fluctuaciones numéricas de las especies, se decidió seguir a Lima *et al.* (2008).

El modelado de las poblaciones, utilizando como base teórica a Royama (1992), se realizó utilizando un modelo simple de competencia intraespecífica, la forma generalizada (en términos de  $R$ ) del **modelo logístico discreto de Ricker** (1954). Este modelo se realizó utilizando la función de Mínimos Cuadrados No Lineales (NLS) de la biblioteca de estadísticos de  $R$ , por ser un método estadístico moderno, parsimonioso y sencillo para el análisis de series de tiempo (Lima *et al.*, 2008).

### Modelos matemáticos

Se modeló cada especie con abundancia suficiente para realizar las series de tiempo se generaron distintos modelos, basado en el modelo anteriormente referido, para la sencilla comparación de los modelos y tomando en cuenta diversas variables, que a continuación se describen.

Para todos los modelos generados se analizó la precipitación como una perturbación con efectos aditivos, verticales, sobre la tasa reproductiva de las

especies. Pero también se generaron modelos alternos, los mismos que los descritos en esta sección, distinguibles por incluir la letra **b** en el nombre del modelo, donde la precipitación se incluyó como un factor de perturbación lateral o no aditivo sobre la función R, sino que afecta la disponibilidad de recursos y por lo tanto afecta la tasa reproductiva de manera no aditiva.

Modelo 1: Solamente se tomó en cuenta la densidad de la especie, para determinar cuanta de la variabilidad de la serie de tiempo es generada por los procesos endógenos intra-específicos:

$$\text{Modelo1}=\text{nls}(\log(R) \sim b -\exp(a*X+c)$$

Donde R es la tasa instantánea de cambio poblacional. X (que es igual  $a=\ln(N_t)$ ) es la abundancia de la especie para el periodo de tiempo t y nls es el modelo no lineal de suma de cuadrados utilizado para los datos. a, b, c (y en los otros modelos hasta f) son los valores de inicio para estimar los parámetros poblacionales (para su significado biológico ver la fórmula logística de Ricker, 1954).

Modelo 2: Se tomó en cuenta, para este modelo, tanto la densidad de la especie como la precipitación durante la temporada de lluvias.

$$\text{Modelo2}=\text{nls}(\log(R) \sim b -\exp(a*X+c) +d*\log(LI)$$

Siendo LI la precipitación durante la temporada de lluvias (junio-octubre)

Modelo 3: Densidad más precipitación en la temporada de lluvias y la precipitación fuera de la temporada de lluvias, tanto en la temporada de transición como la seca.

$$\text{Modelo2}=\text{nls}(\log(R) \sim b -\exp(a*X+c) +d*\log(LI)+e*(TS)$$

Donde TS es la lluvia durante la temporada de transición (noviembre a febrero) y en temporada seca (marzo a mayo).

Modelo 4: Es exactamente igual al modelo 3 pero a la precipitación de la temporada seca y de transición (TS) le fue retirado el año 1992, en el caso de la selva mediana y 1993 en el caso de la selva baja (debido a que el efecto del huracán en las poblaciones de *L. pictus* en selva baja tuvo un desfase temporal (*time lag*), mientras que a las poblaciones de selva mediana les afectó directamente.

$$\text{Modelo2}=\text{nls}(\log(R) \sim b -\exp(a*X+c) +d*\log(LI)+e*(TS-H))$$

Donde TS-H es la lluvia durante la temporada de transición (noviembre a febrero) y en temporada seca (marzo a mayo) restando el año definido arriba.

Para todas las especies, pero en especial para el caso de *Oryzomys couesi* y *O. melanotis* para las que los análisis exploratorios y la ecología de las especies señalaron que era posible encontrar una estructura de retroalimentación de segundo orden, competencia interespecífica, por lo cual se generaron también tres modelos que incluyen a la competencia como un factor a tomar en cuenta.

Modelo 5a: Solamente tomando en cuenta las densidades de ambas especies, solamente la estructura de retroalimentación endógena.

$$\text{Modelo5}=\text{nls}(\log(R) \sim b -\exp(a*X+c+d*XO_m))$$

Donde XO<sub>m</sub> es el logaritmo natural de la abundancia de la especie competidora, en este caso *Oryzomys melanotis*.

Modelo 5b: Incluyendo la precipitación dentro de temporada (LI) como perturbación lateral, TS-H es la lluvia durante la temporada de transición, sin el efecto de la precipitación atípica de 1992.

$$\text{Modelo5b}=\text{nls}(\log(R) \sim b -\exp(a*X+c+d*\log(LI)+e*XO_b)+ f*(TS-H))$$

Donde  $X_{Ob}$  es el logaritmo de la densidad de la especie competidora (en este caso *O. banderanus*). Los efectos de la especie competidora deben ser siempre consideradas como perturbaciones no aditivas o laterales (Lima *com. pers.*, Royama, 1992).

Modelo 5c: Donde TS es la lluvia durante la temporada de transición (noviembre a febrero) y en temporada seca (marzo a mayo), con el efecto del huracán.

$$\text{Modelo5c} = \ln(\log(R)) \sim b - \exp(a \cdot X + c + d \cdot \log(LI) + e \cdot X_{Ob}) + f \cdot (TS)$$

También se generaron modelos de competencia interespecífica con más de dos especies involucradas para determinar como interactúan varias especies a la vez (e.g. especies arborícolas).

Para evaluar los modelos se utilizó la metodología informático teórica de Kullback-Leibler (1951) y para seleccionar los mejores modelos se utilizó la corrección para muestreos pequeños del AIC, criterio de Información de Akaike (1973, 1974), AICc y categorizando los modelos por medio de  $\Delta_i$  y los pesos de Akaike ( $w_i$ ) siguiendo lo sugerido por Anderson & Burnham (2002), Burnham y Anderson (2001), Lima (2001) y Lima *et al.* (2008) y utilizando como base teórica para el análisis de los datos los métodos cuantitativos de Royama (1977, 1981 y 1992).

Para conocer la bondad de ajuste de los datos se calculó la varianza explicada por el modelo ( $R^2$ ), que tiene gran utilidad para definir los mejores modelos cuando los datos de las metodologías de Akaike son muy parecidos (Lima *et al.*, 2008).

## RESULTADOS

Se han compilado, ordenado y corregido los datos de todas las fechas de captura a lo largo del tiempo de muestreo (1990-2007), se ha actualizado la nomenclatura taxonómica de las especies encontradas en la zona, debido a cambios recientes en la taxonomía de los mamíferos mexicanos (Ceballos *et al.*, 2005).

Existen cambios en algunas de las especies encontradas en este estudio: el zorrillo pigmeo (*Spilogale pygmaea*) pasó de la familia Mustelidae a la familia Mephitidae (Dragoo y Honeycutt, 1997), *Marmosa canescens* cambia a *Tlacuatzin canescens* y al igual que *Osgoodomys banderanus* (antes *Peromyscus banderanus*) se convierten en géneros monotípicos y endémicos del país. *Oryzomys couesi* que se consideraba como una subespecie de *Oryzomys palustris* fue elevada a especie (López & Medellín, 2005; Miranda & Mendoza, 2002).

Al realizar los análisis preliminares, para los sitios de selva mediana, para definir que especies eran susceptibles para la realización de los modelos se determinó que: por su baja abundancia (y la irregularidad en sus capturas) durante el estudio (dentro de los paréntesis) las siguientes especies no serían analizadas: *Baiomys musculus* (58), *Megasorex gigas* (5), *Reithrodontomys fulvescens* (198), *Sigmodon mascotensis* (233), *Tlacuatzin canescens* (165), *Spilogale pygmaea* (18) y *Xenomys nelsoni* (61).

Por lo cual solamente las especies con abundancias suficientemente altas y con capturas regulares (Figuras 12 a 15), que son las siguientes: *Liomys pictus* (18390) en ambos tipos de vegetación, *Nyctomys sumichrasti* (293), *Oryzomys couesi* (877), *O. melanotis* (716), *Osgoodomys banderanus* (1959) y *Peromyscus perfulvus* (1457), en selva mediana, fueron modeladas. Estas especies agrupan el 96.5% de las capturas en el estudio.

## Tendencias negativas en las dinámicas poblacionales

Al realizar los análisis exploratorios de los datos se descubrió que, para el caso de *Liomys pictus* (en selva mediana), Figura 12, y *Nyctomys sumichrasti*, Figura 13, existían tendencias negativas en sus datos, que significa que la población no está dinámicamente estable, aumentando o disminuyendo su abundancia y afectando los análisis de la dinámica poblacional, invalidando los principios señalados por Royama (1992) para el análisis de series de tiempo, las series deben ser estacionarias y cumplir con el teorema ergódico de Birkhoff-Khinchin que señala que la serie debe tener convergencia con los valores anteriormente vistos en un tiempo determinado, (Royama, 1992).

Por lo cual, para convertir estas series no estacionarias (*L. pictus* en selva mediana y *N. sumichrasti*, en este estudio) en series estacionarias y cumplir esos supuestos se realizó una regresión de la densidad contra el tiempo, sumándole la media del logaritmo de las densidades en las densidades de las series de tiempo, tal como es sugerido dentro del esquema de pensamiento de Royama (1992) y siguiendo lo realizado por Lima *et al.*, (2008)

## El orden de la estructura de retroalimentación

El orden de la estructura de retroalimentación, tanto positivo como negativo, se determinó utilizando un PRCF (Partial Rate Correlation Function), siguiendo las sugerencias de Berryman (1992), Berryman y Turchin (2001), Lima (2001) y Lima *et al.*, (2008) y utilizando el marco teórico de Royama (1977, 1981, 1992) para interpretar los resultados del PRCF. El análisis se realizó dentro del ambiente de R ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)), utilizando un script específico para la función y analizando las Figuras obtenidas por el mismo (Lima *et al.*, 2008).

Es importante reiterar lo dicho en la sección (El orden de la estructura de retroalimentación), el análisis de PRCF y los otros que funcionan para conocer el orden de la estructura de retroalimentación proveen de las evidencias necesarias para inferir la estructura de las interacciones

densodependientes sobre la población, no permiten analizar los factores exógenos, eso lo permite el modelado de los datos.

Se encontraron distintos órdenes en las estructuras de retroalimentación que se dividirán, a continuación, en distintas categorías:

#### Especies con estructura de retroalimentación de primer orden

Al realizar el análisis de PRCF se encontró que la mayoría de las especies presentan una estructura de retroalimentación de primer orden, esta lista incluye: a *Liomys pictus* tanto en selva baja (Figura 16), como en selva mediana (Figura 17), *Nyctomys sumichrasti* (Figura 18), *Osgoodomys banderanus* (Figura 21) y *Peromyscus perfulvus* (Figura 22) presentan una estructura de retroalimentación negativa de primer orden, lo que significa que los principales procesos de interacción que determinan esta estructura son los intrapoblacionales (e.g. densidad, competencia intraespecífica) y lo hacen de manera negativa, regulando el crecimiento de la población, significa también que las interacciones con otras especies o niveles tróficos no son notorias para su retroalimentación y por lo tanto no presentan un desfase temporal.

#### Especies con estructura de retroalimentación de segundo orden

Este es el caso de las dos especies del género *Oryzomys* presentes en el estudio, tanto *O. couesi* (Figura 19) como *O. melanotis* (Figura 20) presentan valores muy elevados en su estructura de retroalimentación en el segundo desfase, comparativamente con el primero, por lo que se determina que tienen una estructura de retroalimentación negativa de segundo orden, lo que biológicamente significa que existen interacciones interespecíficas que son clave en la dinámica poblacional y que pueden ser competencia (Huitu *et al.*, 2004; Valone & Brown, 1995) o elementos de la red trófica donde está inmersa la población (Berryman & Turchin, 2001; Lima, 2001; Royama, 1992), en el caso de *O. melanotis*, Figura 20, cuyo PRCF muestra evidencias de periodicidad en sus fluctuaciones poblacionales, se sugiere que, esta periodicidad sea debida a interacciones tróficas como depredación especializada. (Lima *et al.*, 2001; Stenseth *et al.*, 1996a).

## Modelado de series de tiempo

En el caso de los sitios de selva baja solo se realizaron series de tiempo para *Liomys pictus*, debido a que las demás especies solo aparecen de manera esporádica y en abundancias muy bajas, por lo que no son susceptibles para modelar sus dinámicas poblacionales.

Para el análisis de los modelos se utilizaron distintos indicadores explicados en secciones anteriores (AICc,  $w_i$ ,  $\Delta_i$  y la suma de  $w_i$ , así como el porcentaje de varianza explicado por el modelo como medida de la bondad de ajuste del modelo) así como un enfoque de análisis multimodelo (datos de todos los modelos en los anexos de cada especie), en el que no se analizó solamente el que mejor se ajustara a los datos, sino que se comparó con los otros modelos con adecuado sustento estadístico ( $\Delta_i \leq 2$ ) y la predicción gráfica del ajuste a los datos.

A continuación se describen los resultados de los análisis mostrando los modelos de mejor ajuste y sus predicciones gráficas, estos resultados se describen en dos secciones para su mejor entendimiento:

### Selva baja

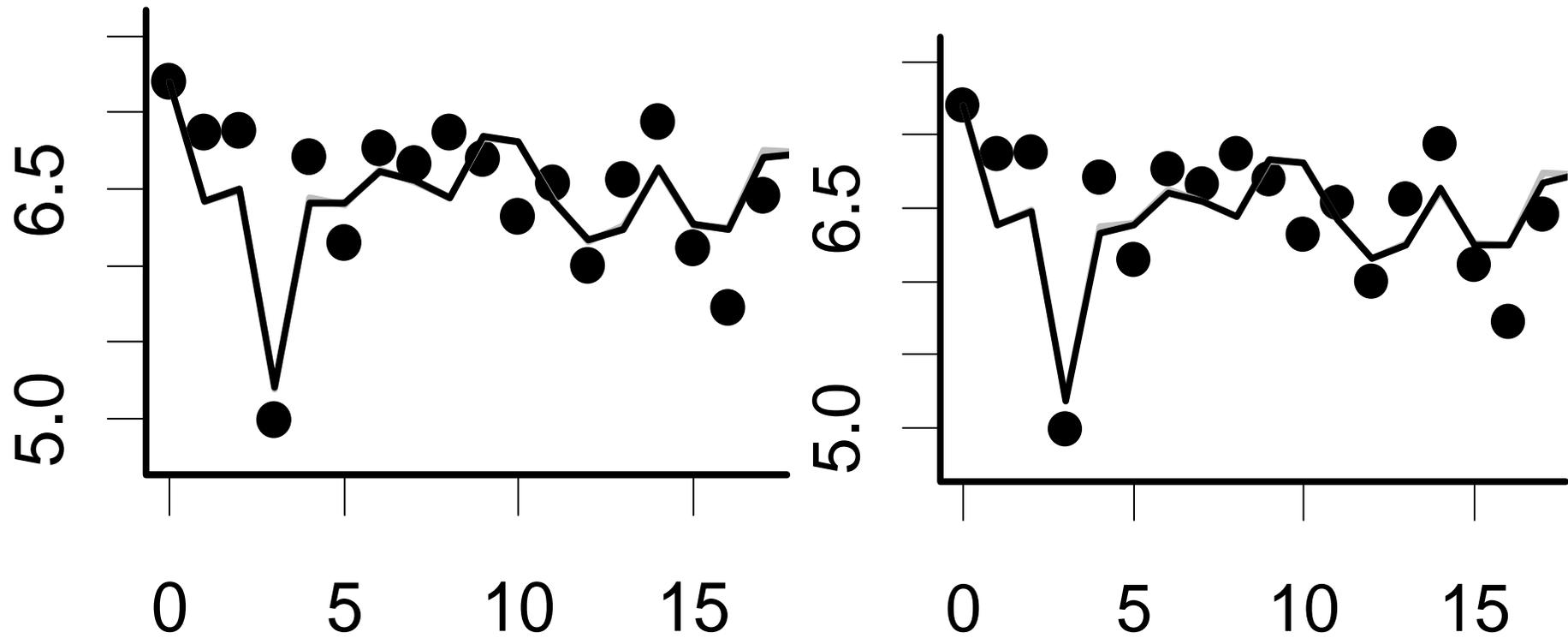
Para este tipo de vegetación, tal como se explicó anteriormente, debido a la baja densidad poblacional de la mayoría de las especies solo se modeló matemáticamente la dinámica poblacional de *Liomys pictus* los resultados se describen a continuación.

Los modelos (Figuras 23) que mejor describen la dinámica poblacional de *Liomys pictus* en la selva baja son (Lpbmodelo3 y Lpbmodelo3b) aquellos que incluyen tanto la competencia intraespecífica, que no aumenta al incrementarse la densidad, sino que la población ya está habituada ( $a < 1$ ) a este tipo de competencia “revuelta” (Johst *et al.*, 2008; Royama, 1992), la lluvia dentro de la temporada, que tiene un efecto positivo lateral incrementando los recursos disponibles para la especie y la lluvia fuera de la temporada que afecta ligeramente de manera negativa a la población. Estos modelos explican entre el 81% y 83% de la varianza en los datos y los demás modelos al tener

un  $\Delta AICc > 9$  no tienen soporte biológico, por lo que no vale la pena incluirlos en esta discusión.

Los modelos Lpbmodelo3 ( $R^2=83\%$ ) y Lpbmodelo3b ( $R^2=81\%$ ) incluyen el efecto vertical y lateral, respectivamente, de los factores exógenos, debido a que en especies como pequeños mamíferos la perturbación exógena normalmente afecta la curva de la función R al modificar la disponibilidad de recursos para la población o lo que en el esquema de Royama (1992) se denomina una perturbación lateral más que al modificar directamente la tasa *per capita* de crecimiento poblacional, por lo que la interpretación de los datos de los roedores de Chamela se realizará en este sentido cuando ambos modelos, los de perturbación vertical y los de perturbación horizontal estén igualmente soportados por la evidencia (Lima *com. pers.*).

En la Figura 23 izquierda, Lpbmodelo3, busca efectos verticales de perturbación exógena y, Lpbmodelo3b, a la derecha busca efectos laterales, ambos modelos generan predicciones muy similares (Figuras 23), es importante notar como el evento de precipitación atípica de enero de 1992 tiene un efecto negativo muy notorio en la densidad poblacional de *L. pictus*. Las densidades más bajas (fuera del evento de 1992) están relacionadas con los años de menor precipitación (algunos de los años Niño), que son 2002 y 2006.



**Figuras 23.** Predicciones matemáticas de los mejores modelos de dinámica poblacional de *Liomys pictus* en la selva baja de Chamela Lpbmodelo3 (izquierda) y Lpbmodelo3b (derecha). La línea negra es una predicción continua y la gris es de una predicción un paso antes, los puntos son los datos obtenidos en campo. En el eje X están los años de muestreo y en el Y el logaritmo natural de la abundancia de *L. pictus* en selva baja.

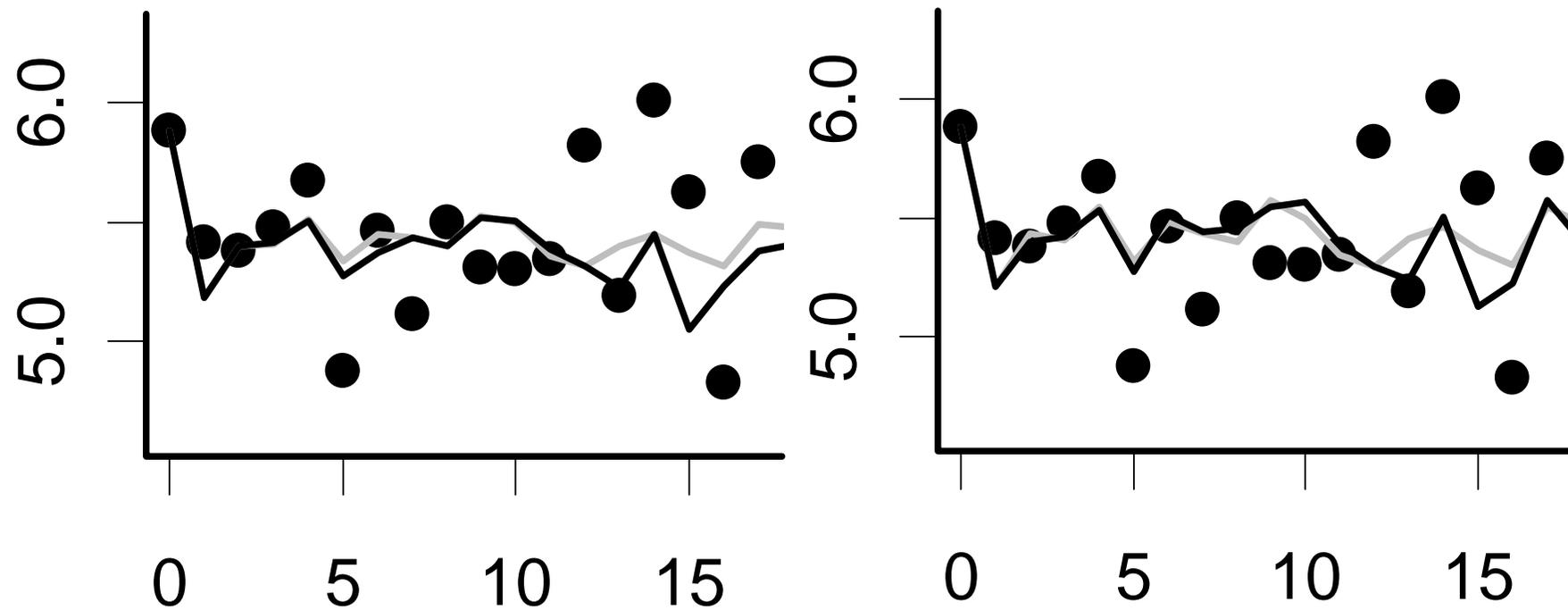
## Selva mediana

### *Liomys pictus*

Para *L. pictus* (que presentó una tendencia negativa en su densidad y que se eliminó por medio de los métodos antes descritos) en selva mediana los modelos (Figuras 24) que mejor se ajustaron fueron tanto el modelo LpTmodelo1 ( $R^2=63\%$ ) que solo toma en cuenta los factores densodependientes como el modelo LpTmodelo2 ( $R^2=69\%$ ) en el que se toma en cuenta también la precipitación dentro de temporada como perturbación vertical, los demás modelos tienen de un menor soporte, como el modelo que incluye la lluvia dentro de temporada como perturbación lateral y los modelos que incluyen solamente la competencia interespecífica con las demás especies. Los demás modelos no tienen soporte biológico suficiente para entrar en el análisis.

En cuanto a pesos de Akaike ( $w$ ) el (LpT) modelo1 junto con el (LpT) modelo2 suman casi la mitad del peso total de los modelos, lo que significa que la mayoría de la dinámica poblacional de esta especie en este hábitat es determinada por los factores endógenos, en una estructura de retroalimentación negativa de primer nivel (Figura 17) en la que la precipitación funciona como una perturbación vertical no robusta para esta especie (*sensu* Royama, 1992). A pesar que los modelos que incluyen la competencia interespecífica no tienen el soporte de los mencionados anteriormente es posible observar evidencias de competencia entre ellas (Figuras 24).

Es importante señalar que esta es la única especie, y solo en selva mediana, en la que la competencia intraespecífica ( $a$  en la ecuación de Ricker, 1954) es casi igual a 1 por lo que se sugiere que en esta especie la competencia intraespecífica es más intensa al incrementarse la densidad (Johst *et al.*, 2008; Royama, 1992).



**Figuras 24:** Predicciones gráficas para *L. pictus* en selva mediana, LpTmodelo2 (izquierda) y LpTmodelo2b (derecha). La línea negra es una predicción continua y la gris es de una predicción un paso antes, los puntos son los datos obtenidos en campo. En el eje X están los años de muestreo y en el Y el logaritmo natural de la abundancia de *L. pictus* en selva mediana.

## *Nyctomys sumichrasti*

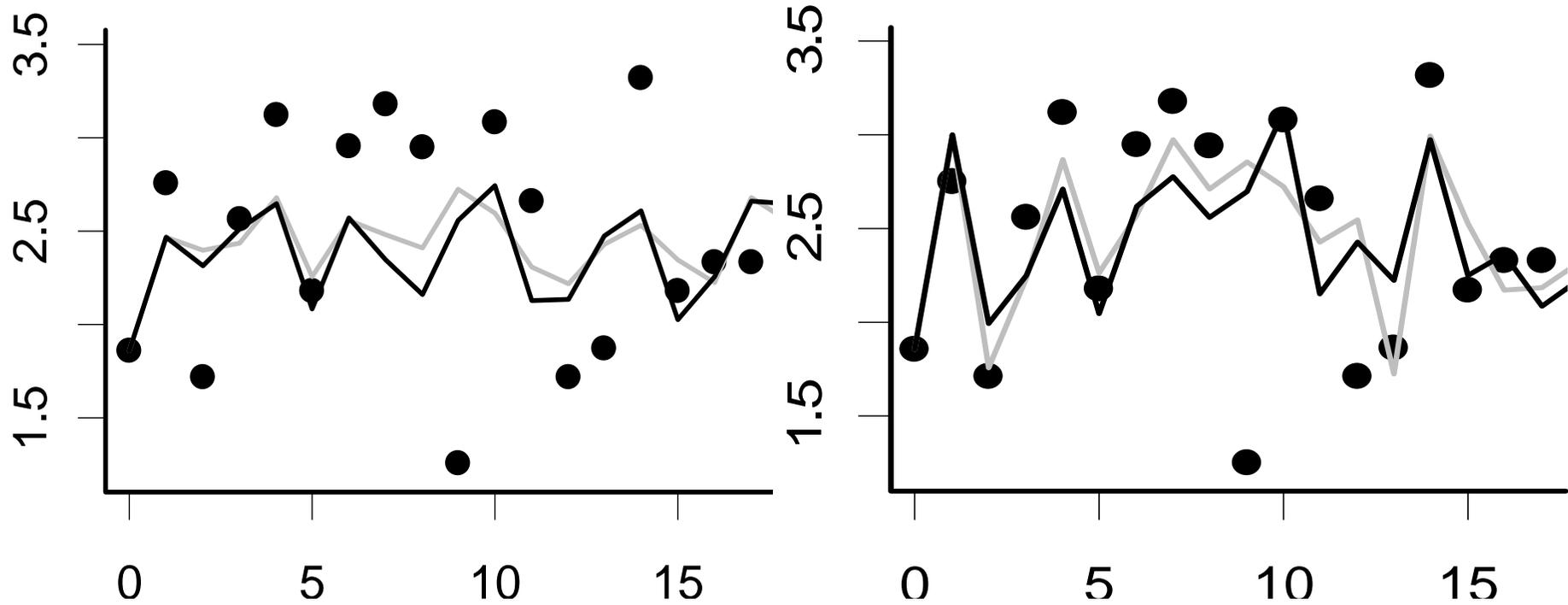
Esta especie también presentó una tendencia negativa en su densidad, invalidando el principio de estacionalidad, por lo cual se removió su tendencia para lograr realizar el análisis.

Para esta especie los modelos que mejor se ajustaron a los datos fueron variados (Figuras 25) y el análisis de la dinámica poblacional de esta especie resulta específicamente complicada, el que tiene un valor más bajo de AICc es el NsTmodelo1 que solamente incluye los factores densodependientes de la misma especie, pero otros modelos como el NsTmodelo2, que incluye tanto la densidad como la precipitación en temporada de lluvia y el NsTmodelo7b, que incluye los factores anteriores más la interacción interespecífica con *Oryzomys melanotis*, y con *Osgoodomys banderanus* (NsTmodelo8b).

Debido a que todos los modelos mencionados tienen un soporte teórico similar se deben analizar otros factores para compararlos, los modelos incluyendo competencia explican 73 y 74% de la varianza, mayor de lo explicado por los modelos que solamente incluyen factores intrapoblacionales ( $R^2=61\%$ ) y el que también incluye la precipitación de la temporada de lluvias ( $R^2=66\%$ ), por lo que es importante resaltar la importancia de las interacciones, en este caso positivas de ambas especies sobre la dinámica de *N. sumichrasti*, lo que hace suponer que tienen dinámicas hasta cierto punto coincidentes.

Como en la dinámica de esta especie los efectos positivos de la precipitación son verticales hace pensar que inciden directamente sobre la tasa *per capita* de reproducción, por lo que la disminución de las precipitaciones, dentro de la temporada de lluvias, tiene efectos negativos sobre sus poblaciones (Figuras 25).

Al analizar las predicciones gráficas de esta especie es notorio que el modelo, de los que se graficaron, que no incluye la interacción con *O. melanotis* u *O. banderanus*, es menos eficiente al predecir la dinámica de *N. sumichrasti* (Figuras 25), lo cual, junto con los resultados del análisis de PRCF (donde muestra evidencia de un segundo orden en la estructura de retroalimentación endógena), sustenta los resultados anteriores sobre la importancia de tener en cuenta la interacciones interespecíficas para esta especie (Figura 18).



**Figuras 25:** Predicciones gráficas para *N. sumichrasti*, NsTmodelo2 (izquierda) y NsTmodelo7b (derecha). La línea negra es una predicción continua y la gris es de una predicción un paso antes, los puntos son los datos obtenidos en campo. En el eje X están los años de muestreo y en el Y el logaritmo natural de la abundancia de *N. sumichrasti*.

## *Oryzomys couesi*

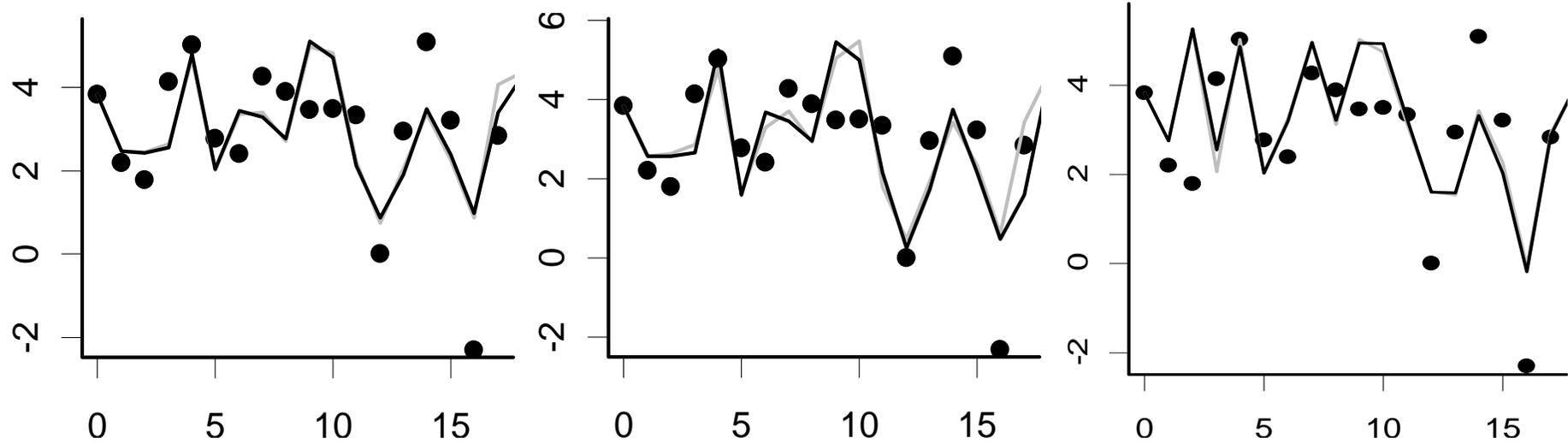
Para esta especie los modelos Ocmmodelo2 ( $R^2=72\%$ ) y Ocmmodelo2b ( $R^2=72\%$ ) son los que mejor describen su dinámica (Figuras 26), pero cabe notar que existen otros modelos con el mismo soporte que deben ser tomados en cuenta en el análisis, como el Ocmmodelo4 que incluye la precipitación fuera de temporada excluyendo la atípica presentada en enero de 1992, lo cual sugiere que este evento tuvo repercusiones negativas importantes en la dinámica poblacional de *O. couesi*, al igual que los modelos Ocmmodelo8b ( $R^2=76\%$ ) y Ocmmodelo8d ( $R^2=81\%$ ) que sugieren que esta especie tiene una dinámica poblacional coincidente con la de *O. banderanus*, e incluyendo también el efecto de las precipitaciones atípicas de 1992, en el caso del segundo modelo mencionado (Figuras 26).

En conjunto los modelos mencionados explican entre el 72 y 81% de la varianza de los datos, lo cual les da un importante sustento y juntos representan más del 50% de los pesos de Akaike, que es especialmente importante por la gran cantidad de modelos generados para esta especie. En estos modelos se puede obtener como conclusión la importancia de la lluvia dentro de la temporada de precipitación como una perturbación lateral, mientras la precipitación fuera de temporada tiene efectos verticales sobre la función R. Si esto se analiza a los resultados del PRCF, que muestra una estructura de retroalimentación de segundo orden con evidencia de oscilaciones cíclicas (Figura 19) esto sustenta la importancia de la interacción interespecífica que esta especie tiene con *O. banderanus* y que como sugieren los modelos Obmodelo8b y Obmodelo8d es debida a más a complementariedad ecológica por recursos que una competencia directa por interferencia.

Al analizar las predicciones generadas por los modelos generados para la dinámica poblacional de *O. couesi* (Figuras 26) se mantiene la interpretación generada por el PRCF sobre una dinámica en forma de “zigzag” que sugiere fluctuaciones periódicas con oscilaciones posiblemente de dos a tres años, determinar esto no entra en los objetivos del presente estudio pero estas observaciones pueden ser sustentadas en el futuro con otro tipo de pruebas.

Es también importante observar la disminución de la densidad de *O. couesi* en los años con precipitaciones más bajas dentro de la serie de tiempo (años NIÑO de 2002 y 2006), lo cual es un patrón recurrente en las especies de Chamela-Cuixmala.

Igualmente es interesante observar que el modelo Ocmmodelo2b, que incluye a la precipitación como perturbación lateral es más consistente que el modelo que la incluye como perturbación vertical (Ocmmodelo2) y que el modelo Ocmmodelo8d, que incluye la interacción interespecífica con *O. banderanus* es sustancialmente más eficiente prediciendo los datos que los demás modelos, lo que supone un efecto importante de las interacciones interespecíficas sobre esta invasiva especie.



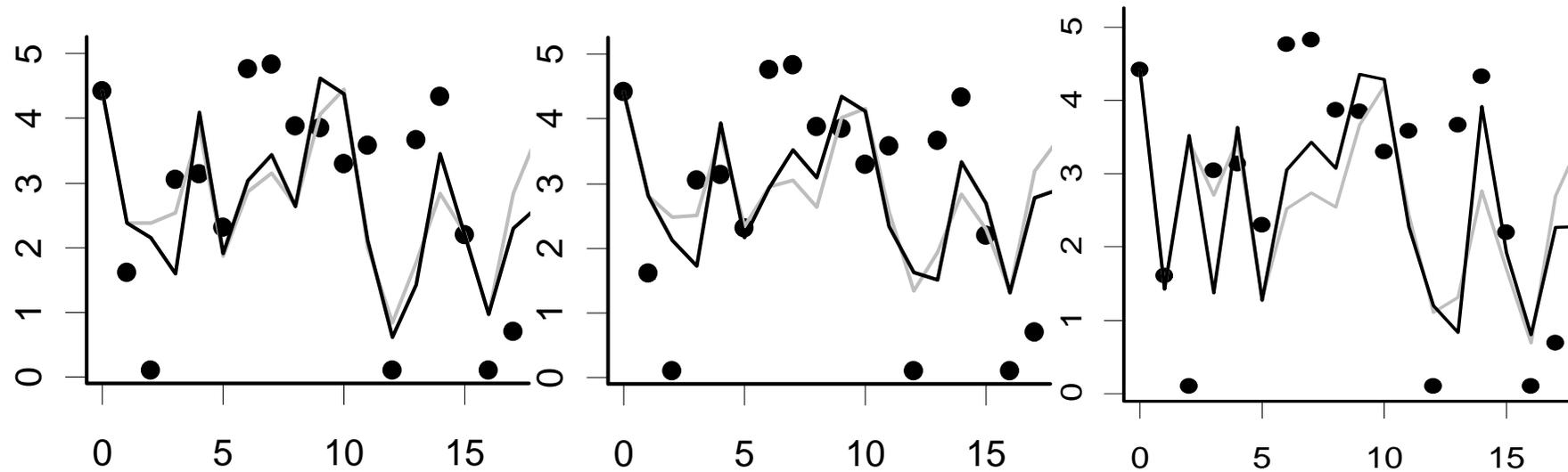
**Figuras 26:** Predicciones gráficas de los modelos Ocmmodelo2 (arriba), Ocmmodelo2b (izquierda) y Ocmmodelo8d (derecha) de la dinámica poblacional de *O. couesi* en la selva mediana. La línea negra es una predicción continua y la gris es de una predicción un paso antes, los puntos son los datos obtenidos en campo. En el eje X están los años de muestreo y en el Y el logaritmo natural de la abundancia de *Oryzomys couesi*.

## *Oryzomys melanotis*

Al diferencia de su especie hermana, *O. couesi*, la dinámica poblacional de *O. melanotis* está mejor representada por modelos que no contemplan las interacciones interespecíficas (excepto por el caso de *L. pictus*) y en el caso de esta especie solamente los modelos Ommodelo2 ( $R^2=50\%$ ) y Ommodelo2b ( $R^2=55\%$ ) están sustentados firmemente por los datos biológicos, siendo notorio el efecto positivo lateral de las precipitaciones entre los meses de junio y octubre sobre los recursos disponibles para *O. melanotis* (Figuras 27).

Estos resultados parecen incongruentes con los obtenidos con el PRCF (Figura 20) en cuanto a la estructura de retroalimentación de esta especie, que sugieren una influencia de efectos de segundo orden sobre la dinámica de *O. melanotis*, pero el análisis multimodelo es fundamental para dirimir esta cuestión, pues los modelos con sustento medio como Ommodelo4b1 ( $R^2=64\%$ ) que señala la importancia de la precipitación fuera de temporada con un efecto vertical negativo de la lluvia atípica de 1992 y la competencia por recursos con *L. pictus* (Ommodelo5c3 ( $R^2=69\%$ )) como factores importantes en la dinámica de *O. melanotis*, lo cual explicaría la evidencia de ciclicidad y efectos de segundo orden detectados en el PRCF.

Al observar las predicciones gráficas (Figuras 27) generadas por los modelos de *O. melanotis* resulta notorio que existen importantes disminuciones en la densidad de esta especie tanto en el año 1992, debido a la precipitación atípica de ese año y durante los años NIÑO de 2002 y 2006, en los que la precipitación fue especialmente baja. En el caso de esta especie las predicciones continuas y basadas en un paso anterior son ligeramente distintas, lo cual puede ser debido a un menor número de muestras en esta especie comparada con las anteriores o que (sin ser mutuamente excluyentes) posiblemente la predicción de un paso anterior no modele adecuadamente la dinámica debido a la presencia de un desfase temporal debido a las interacciones interespecíficas.



**Figuras 27:** Predicciones gráficas de los modelo de dinámica poblacional de *O. melanotis* en la selva mediana, Ommodelo2 izquierda, Ommodelo2b, enmedio y Ommodelo5c3, derecha. La línea negra es una predicción continua y la gris es de una predicción un paso antes, los puntos son los datos obtenidos en campo. En el eje X están los años de muestreo y en el Y el logaritmo natural de la abundancia de *O. melanotis*.

## *Osgoodomys banderanus*

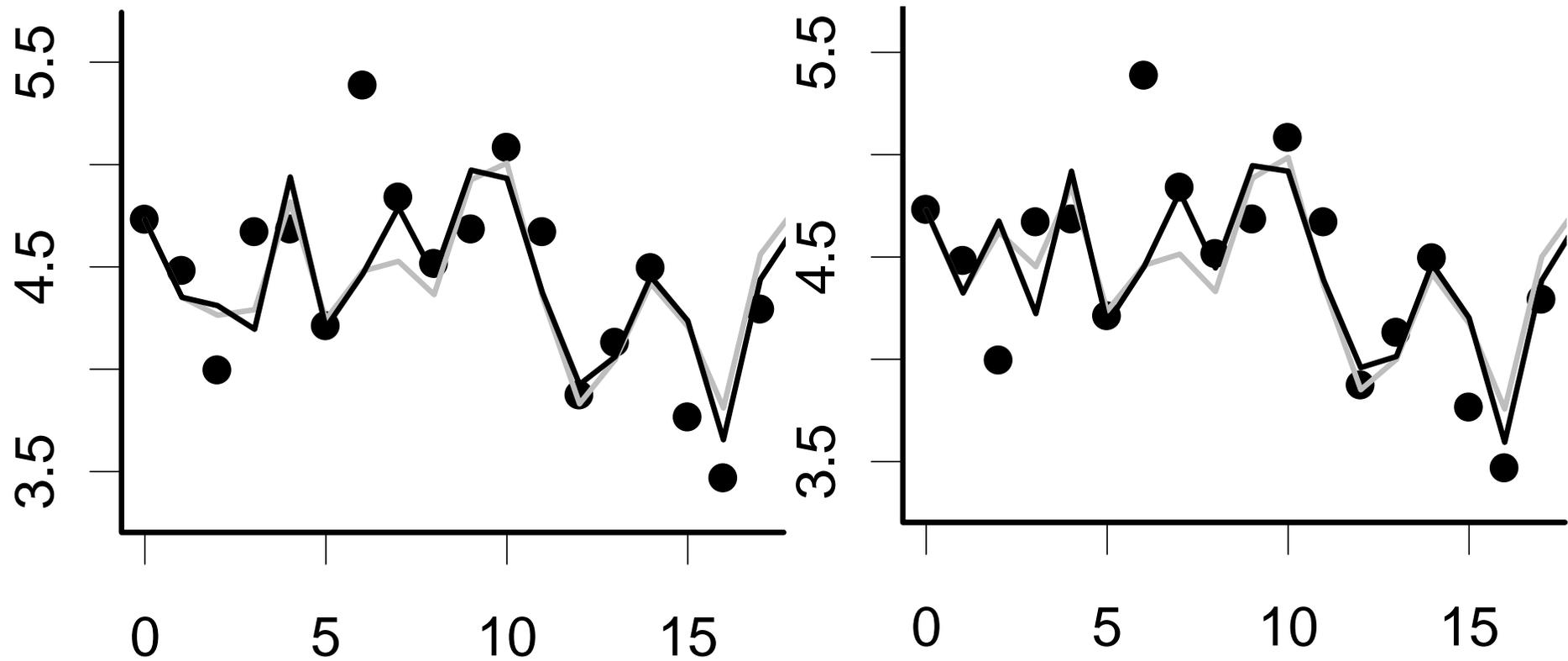
Para esta especie los modelos que mejor representan su dinámica poblacional son muy limitados (Figuras 28), en realidad el único modelo con un soporte biológico y matemático fuerte es el Obmodelo2 ( $R^2=67\%$ ) que incluye la densidad poblacional y la lluvia dentro de la temporada de precipitación como una perturbación exógena vertical sobre la función R de la dinámica poblacional de esta especie. Esta perturbación es positiva, lo que significa que el incremento en la precipitación causa un desplazamiento vertical en la tasa *per capita* de crecimiento de *O. banderanus* y es un efecto aditivo, lo que significa que actúa directamente sobre los parámetros reproductivos y de supervivencia de la especie, lo que sugiere que ésta es muy sensible a la disminución de la precipitación “normal” en la región. Este modelo (Obmodelo2) abarca casi el 60% de la suma de los pesos de Akaike de los modelos generados, por lo cual es casi cinco veces (mínimo) más sólido que los demás modelos.

A pesar de tener conclusiones tan claras utilizado el único modelo altamente sustentado por los datos existen dos modelos más que están sustentados biológica y matemáticamente: Obmodelo2b ( $R^2=67\%$ ), con efectos laterales positivos de la precipitación entre junio y octubre. Y el Obmodelo4 ( $R^2=70\%$ ) que integra la precipitación fuera de temporada, sin el efecto de las precipitaciones atípicas de 1992 lo que sugiere un efecto negativo del exceso de lluvia registrado en enero de dicho año.

Tanto los modelos matemáticos como el PRCF sugieren que la dinámica poblacional de *O. banderanus* (Figura 21) es de primer orden, sin interacciones interespecíficas, a pesar que esta especie interactúa de manera importante en la dinámica poblacional de otras especies como: *N. sumichrasti* y *O. couesi*. También se observan efectos de perturbación vertical positiva de las lluvias, así como una función negativa del exceso de precipitación fuera de los tiempos normales de las selvas secas.

Las predicciones gráficas (Figuras 28) para esta especie permiten observar predicciones muy exactas en ambos modelos incluidos, tanto en las predicciones continuas como las basadas en un paso anterior. Se observa igualmente una disminución importante en la densidad poblacional en 1992

relacionado con la lluvia atípica de enero de dicho año y también disminuciones muy importantes durante los años secos (NIÑO) de 1998, 2002 y 2006, de manera más notoria que en otras especies, lo cual sustenta la sugerencia que esta especie es muy sensible a la disminución de la precipitación.



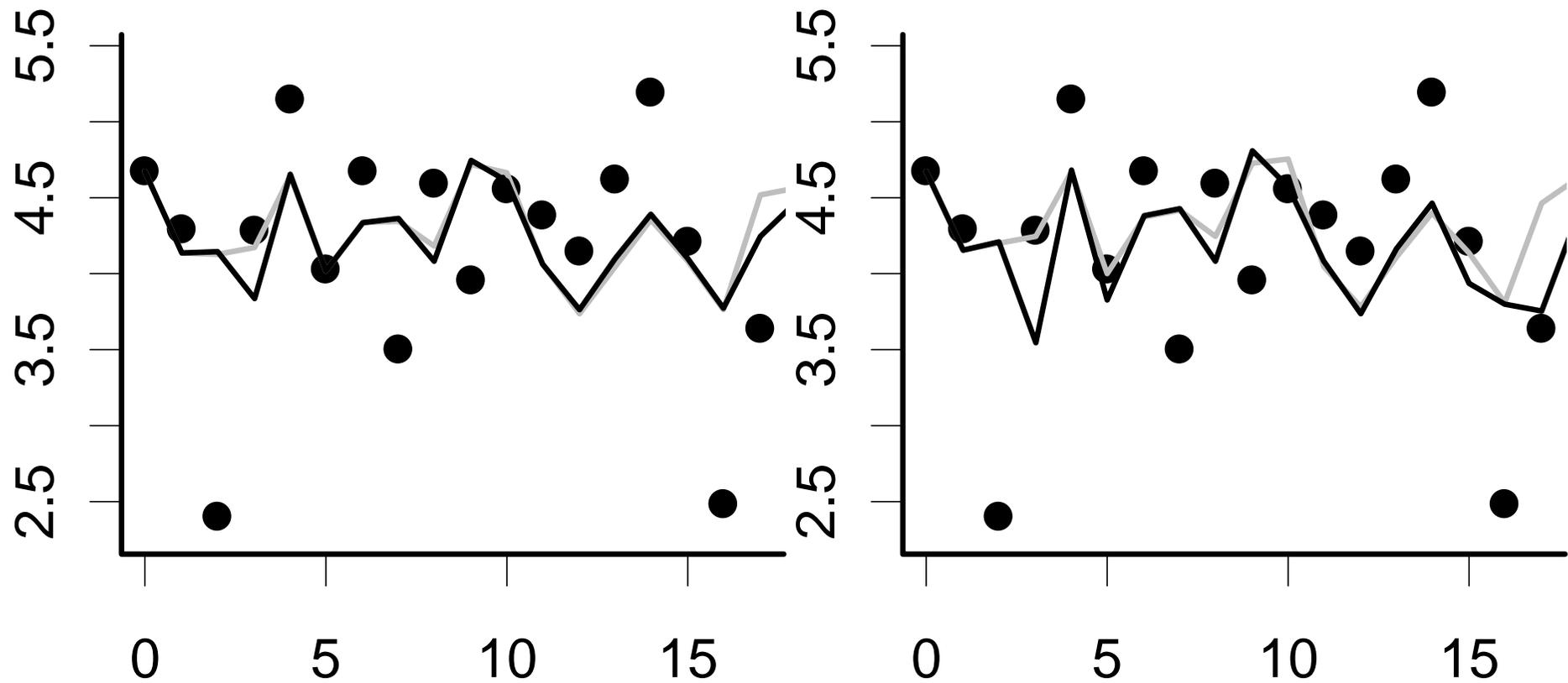
**Figuras 28:** Predicciones gráficas de los modelos Obmodelo2 (izquierda) y Obmodelo4 (derecha) sobre la dinámica poblacional de *O. banderanus*. Modelo5b de la dinámica poblacional de *O. banderanus* en la selva mediana. La línea negra es una predicción continua y la gris es de una predicción un paso antes, los puntos son los datos obtenidos en campo. En el eje X están los años de muestreo y en el Y el logaritmo natural de la abundancia de *Osgoodomys banderanus*.

## *Peromyscus perfulvus*

Los modelos que mejor describen la información de la dinámica poblacional de esta especie (Figuras 29) son aquellos que incluyen a la precipitación como factor exógeno de perturbación tanto vertical en Ppmodelo2 ( $R^2=56\%$ ) y como perturbación lateral en Ppmodelo2b ( $R^2=54\%$ ), los demás modelos, a pesar de explicar mayor varianza de los datos tienen un menor valor relativo entre la serie de modelos generados. Lo cual significa que la precipitación y los factores endógenos intrapoblacionales son los que mejor describen la dinámica de la especie. Pero los modelos regularmente soportados ( $2 > \Delta AICc < 4$ ) presentan una opción de análisis que puede resultar interesante, pues la competencia interespecífica ligera con *Oryzomys couesi* (Ppmodelo7c ( $R^2=68\%$ )), con *O. melanotis* (Ppmodelo8 ( $R^2=49\%$ )) y *Osgoodomys banderanus* (Ppmodelo9c ( $R^2=67\%$ )) es una opción que permite tomar en cuenta el análisis multimodelo.

Esto es apoyado por el análisis de PRCF (Figura 22) , que señala una dinámica poblacional de primer orden con una ligera influencia de una estructura de segundo orden, posiblemente generada por los efectos de interacciones interespecíficas, esto aunado a las perturbaciones exógenas positivas generadas por la precipitación, dentro de la temporada de lluvias, determinan la dinámica poblacional de *P. perfulvus*.

Al analizar las predicciones gráficas de los modelos citados se nota la marcada disminución en la densidad de esta especie durante el año 1992, a pesar que los modelos no señalan importantes ningún modelo que incluya dichos efectos, esta especie también muestra una caída poblacional importante durante el año 2006, como la mayoría de las presentes en este estudio, pero en este caso solamente es durante ese periodo y no se marcan los demás años Niño, lo que sugiere que la precipitación no es la variable correcta para estudiar.



**Figuras 29:** Predicciones gráficas de los modelos Ppmodelo2 (izquierda) y Ppmodelo2b (derecha) sobre la dinámica poblacional de *P. perfulvus*. La línea negra es una predicción continua y la gris es de una predicción un paso antes, los puntos son los datos obtenidos en campo. En el eje X están los años de muestreo y en el Y el logaritmo natural de la abundancia de *Peromyscus perfulvus*.

## DISCUSIÓN

La discusión de los resultados obtenidos por este estudio se complica debido a la falta de trabajos publicados sobre dinámica poblacional de pequeños mamíferos en selvas tropicales, por lo que los resultados se compararán en esta sección con resultados de trabajos realizados en regiones distintas y tipos diferentes de vegetación.

Al estar la mayoría de ellos basados en el esquema de Royama (1977, 1981 y 1992) las conclusiones de estos estudios son susceptibles a ser comparadas entre ellas, recordando el no comparar directamente los valores de AIC, AICc entre distintas series de tiempo (Anderson & Burnham, 2002; Burnham & Anderson, 2001), solamente se compararán las conclusiones y resultados del presente trabajo con las de otros.

Como era de esperarse, por la marcada estacionalidad de la selva seca de Chamela, la precipitación fue un factor importante en la dinámica poblacional de los pequeños mamíferos que la habitan (Ceballos, 1989, 1990). Mientras la precipitación durante la temporada de lluvias, de junio a octubre, mostró ser un factor positivo preponderante en todas las especies (con excepción quizá de *Liomys pictus* en selva mediana, pues su dinámica es altamente densodependiente).

### La precipitación como perturbación exógena

Existe algo en común para la dinámica de todas las especies en Chamela-Cuixmala, la precipitación dentro de la temporada de lluvias tiene un efecto positivo en su dinámica, al ser un efecto vertical o aditivo este determina de manera directa la magnitud de la tasa *per capita* máxima de reproducción ( $R_m$ ), lo cual significa en este caso que con menos lluvia es menor la reproducción y viceversa, lo cual es lógico en un ambiente en el que la precipitación es un recurso limitante, tanto espacial como temporalmente, la especie menos sensible a la precipitación como factor aditivo de su tasa de reproducción fue *Liomys pictus* (en selva mediana). Como se verá más

adelante la precipitación, además de tener un efecto vertical tiene otros efectos más complejos en otras especies.

Es probable que las adaptaciones morfológicas, (e.g. abazones), ecológicas, (e.g. granivoría) y fisiológicas (e.g. eficiencia digestiva y renal) del metabolismo de los heterómidos (Brylski, 1993; Fleming, 1977; Frank, 1988; French, 1993; Hudson & Rummel, 1966) le permitan a *L. pictus* aminorar el efecto de la estacionalidad climática de la selva mediana y le otorguen ventajas que causan que sea la especie más abundante en estas selvas al tener mayor supervivencia y reproducción en estos hábitat, lo cual se ve reflejado en una dinámica poblacional (relativamente) ajena a los efectos de la estacionalidad climática.

Si estas características son valiosas para la supervivencia y reproducción de *Liomys* en la selva mediana sus ventajas son fundamentales en las laderas, donde las condiciones climáticas son más severas al perderse el agua disponible más rápidamente y donde los marcados ciclos reproductivos de las plantas de las selvas bajas permiten la disponibilidad de semillas durante la temporada de estiaje (Bullock, 1988; Bullock & Solís-Magallanes, 1990; Mason-Romo, 2005), no así para especies herbívoras que no tienen alimento disponible durante esa temporada y que posiblemente migren a la selva mediana en las secas (Ceballos, 1989, 1990). Estas diferencias parecen generar que *L. pictus* sea la única especie abundante (a lo largo del año) en la selva baja, aunque al ser más marcadas las oscilaciones en la precipitación y siendo el metabolismo de *Liomys* uno de los más basales dentro de los heterómidos (Hudson & Rummel, 1966).

Como se mencionó anteriormente en este estudio se encontró que en todas las especies presentes la lluvia afecta de manera aditiva o vertical (Royama, 1992) la tasa reproductiva generando un aumento en la capacidad reproductiva de la especie, en el caso de *Nyctomys sumichrasti*, y *Osgoodomys banderanus*, ambas son especies semi arborícolas, la primera es casi estrictamente arborícola (Ceballos, 1990) y la segunda es la más terrestre de las especies semiarborícolas de Chamela (Ceballos, 1989, 1990; Mendoza & Miranda, 2002), su patrón de uso de hábitat muestra que *O. banderanus* se mueve más por el suelo que *N. sumichrasti* (Domínguez *et al.*, 2007) y ambas tienen dietas basadas en frutos y semillas (Arroyo-Cabrales, 2005; Ceballos,

1989, 1990; Peña *et al.*, 2005), el que la precipitación tenga un efecto vertical en sus dinámicas significa que su incremento causa de manera directa una mayor capacidad reproductiva de las especies (Lima, 2001; Royama, 1992).

En otras especies los efectos de esta precipitación también son laterales o no aditivos, lo que significa que afecta de manera indirecta sus tasas reproductivas, afectando la cantidad de recursos disponibles modificando la capacidad de carga del ecosistema (Berryman, 1999, Lima, 2001; Royama, 1992). Este es el caso de *L. pictus* (en selva mediana y en menor proporción), *O. couesi*, *O. melanotis* y *P. perfulvus*, especies en las que la perturbación exógena aparte de vertical o aditiva también es lateral, lo que significa que incide en la función R de manera no aditiva, sino más bien indirectamente, modificando la disponibilidad de recursos, como alimento o madrigueras sin afectar directamente la tasa máxima *per capita* de reproducción. (Berryman, 1999; Lima, 2001; Royama, 1992). Es conocido que mayor precipitación genera mayor productividad en selvas tropicales (Clark *et al.*, 2001) y eso es la base para los efectos laterales de las perturbaciones exógenas.

En el caso de *L. pictus* en las laderas (selva baja) es importante hacer notar que en este tipo de vegetación la dinámica poblacional de *L. pictus* es determinada por la estacionalidad y en gran parte por los eventos climáticos atípicos, más que por la estructura denso-dependiente intraespecífica, que modifican la estacionalidad a la que esta especie está adaptada y la fenología de la vegetación, lo cual causa una notoria disminución en la densidad de esta especie (Figuras 12) durante el año 1992, posterior a una precipitación >600 mm en el mes de enero. Esta precipitación es todavía más intensa que las registradas en años NIÑO, en los que la precipitación es menor al promedio anual (Tabla 1).

Esto sugiere que existe un umbral en los efectos que tiene la lluvia en la dinámica poblacional de *L. pictus* en selva baja, siendo una perturbación positiva para la especie en ciertos periodos, pero negativa en otros. En otros mamíferos se han encontrado umbrales que generan efectos no-lineales en su dinámica poblacional, Lima y Berryman (2006) encontraron que para *Capra ibex* niveles de nieve de más de 1.5 metros son el umbral entre una población estable y una disminución que las llevaría a la extinción.

De manera contrastante estas precipitaciones extraordinarias y fuera de temporada resultaron benéficas para *O. couesi* y *O. melanotis*, especies que son eficientes nadadoras (Ceballos, 1989, 1990; López & Medellín, 2005; Miranda y Mendoza, 2002; Téllez & Medellín, 2005). A las demás especies no les causó efectos notorios, lo cual es lógico pensando que tanto *N. sumichrasti*, *O. banderanus* y *P. perfulvus* son semi-arborícolas, por lo cual no se ven afectadas tan fuertemente por estos eventos.

A pesar de no existir mucha información sobre los efectos de este tipo de eventos catastróficos sobre los pequeños mamíferos existe un estudio realizado en una comunidad de heterómidos donde se observaron cambios radicales en el comportamiento de las especies posteriormente a una inundación, que causó extinciones, disminución en la densidad de especies antes estables y aumento en especies resistentes al evento (Thibault & Brown, 2008).

Los estudios experimentales de adición de alimento han probado ser útiles para comprobar las conclusiones de los efectos laterales de la precipitación sobre las poblaciones, al imitar los efectos que tendría un “año bueno” de lluvia sobre la comunidad vegetal y sus consecuencias en la alimentación de los pequeños mamíferos (Bowers *et al.*, 1987; Brown & Munger, 1985; Vessey & Vessey, 2007). En Chamela-Cuixmala Mendoza (1997) adicionó alimento a sitios de selva baja, encontrando que las tasas reproductivas de *L. pictus* aumentaban de manera notoria, lo cual se comprueba con los resultados aquí mostrados, sobre la importancia de la precipitación como perturbación exógena lateral en la dinámica poblacional de *L. pictus*.

## Diversidad de dinámicas poblacionales

Históricamente las selvas tropicales (húmedas y secas) son consideradas ecosistemas de alta diversidad biológica (Connell, 1978) donde la competencia interespecífica es intensa (Connell, 1978; Schoener, 1983; Wright, 2002), también se sabe que la precipitación, relacionada con eventos climáticos globales (e.g. El Niño) causan cambios abruptos en la producción de semillas

(Wright *et al.*, 1999). Por lo que es de esperarse encontrar patrones complejos de dinámica poblacional en los pequeños mamíferos de las selvas tropicales del oeste de México.

Del mismo modo las dinámicas poblacionales de los pequeños mamíferos de Chamela-Cuixmala exhiben patrones diversos, a pesar de ser en general dinámicas poblacionales sumamente simples (con retroalimentación denso-dependiente de primer orden, en su mayoría sin efectos de retroalimentación de segundo grado y con influencia de la precipitación como una perturbación positiva y lateral, ninguna dinámica presenta efectos de la perturbación exógena no lineares). Es notorio que la historia de vida de las especies influye de manera importante en la sutil forma en la que actúan sobre distintas poblaciones algunos de los factores, tanto exógenos como endógenos (Lima *et al.*, 2003; Sluydts *et al.*, 2007; Vessey & Vessey, 2007).

Para *L. pictus*, la especie más abundante de la región (94% de las capturas en selva baja y 52% en selva mediana), existen dos dinámicas poblacionales, determinadas por la diferencia en la estacionalidad climática entre las laderas (selva baja) y los arroyos (selva mediana).

En la selva mediana *L. pictus* presenta una dinámica poblacional basada principalmente en factores densodependientes de primer orden, con una intensa competencia intraespecífica por interferencia, que se vuelve más fuerte al aumentar la densidad (Johst *et al.*, 2008). Algo que se puede esperar en especies territoriales y agresivas como las pertenecientes al género *Liomys* (Ceballos, 1989, 1990; Domínguez-Castellanos & Ceballos, 2005; Fleming 1974a y 1974b; Jones, 1985; Jones, 1993; Matson & Christian, 1977; Sánchez-Cordero & Fleming, 1993) y en general a la familia Heteromyidae (Bowers & Brown, 1982; Bowers *et al.*, 1987, 2001; Brown & Harney, 1993; Brown & Lieberman, 1973; Brown & Zeng, 1989; Brown, 1973; Heske *et al.*, 1994; Jones, 1993; M'Closkey, 1985; Munger & Brown, 1981). La dinámica poblacional de *L. pictus* también tiene influencia de la precipitación, como perturbación vertical, incrementando la tasa *per capita* de crecimiento poblacional, al generar mayor disponibilidad de recursos, que se ha reportado que incrementa la reproducción de los heterómidos (Reichman & Van de Graaf, 1975).

La competencia intraespecífica observada en las demás especies es considerada en el esquema de Johst *et al.* (2008) como *competencia revuelta* (scramble) al presentar, en la ecuación logística de Ricker (1954) un valor de  $a < 1$ , este tipo de competencia se considera una competencia azarosa donde no existe un aumento en la intensidad de la misma al aumentar la densidad, por lo que se dice que no se encuentra saturada la población. (Johst *et al.*, 2008)

Este tipo de diversidad en la estructura de retroalimentación ha sido reportado en pequeños mamíferos de Sudamérica (Lima & Jaksic, 1999; Lima *et al.*, 2003; 2006b) donde las razones de las fluctuaciones poblacionales, al igual que en el presente estudio, pueden ser debidas a un mismo factor, la precipitación, pero que interactúa distinto en diversas especies, Lima *et al.* (2003) encuentran que, para dos especies simpátricas, mientras para la dinámica poblacional de *Phyllotis darwini* la precipitación influye en la capacidad de carga del ambiente siendo una perturbación lateral y generando un efecto no aditivo, en la dinámica de *Akodon olivaceus* la misma precipitación causa una perturbación aditiva en la tasa máxima *per capita* de crecimiento poblacional, esto causa que ambas especies, tengan respuestas distintas a los factores exógenos y, aunque ambas generan ratadas, éstas tengan un diferente origen en la forma en que interactúan los factores exógenos con la estructura de retroalimentación de cada especie.

Al menos en el caso de *A. olivaceus* es distinta dependiendo del sitio de estudio, mientras Lima *et al.* (2003) encontraron que las lluvias de los últimos dos años son las que determinan la fluctuación poblacional de esta especie en otro sitio encuentran que las lluvias del año inmediatamente anterior son las que determinan esta dinámica (Lima *et al.*, 1999, 2002a y 2002b), lo cual es contrario a lo propuesto en el principio de Moran y coincide con lo encontrado en algunos sitios de Finlandia (Ranta *et al.*, 1995). Para poder comprobar esto en las selvas tropicales se necesitan trabajos de largo plazo simultáneos en múltiples localidades y con especies en común.

## Estructuras de retroalimentación

Como es habitual en las poblaciones biológicas (Berryman, 1999; Berryman & Turchin, 2001; Lima, 2001) la estructura de retroalimentación de los roedores de Chamela-Cuixmala incluye solamente perturbaciones de primer y segundo orden, estas últimas solo presentes en especies del género *Oryzomys*, todas las demás especies analizadas en este estudio tienen una estructura de retroalimentación de primer orden o instantánea, lo cual significa que las interacciones más significativas dentro de su dinámica son las intraespecíficas y que las interespecíficas son minoritarias, al no causar un desfase temporal, observado en especies con retroalimentación de segundo orden (Berryman & Turchin, 2001; Lima, 2001; Royama, 1992).

Este tipo de diversidad, generada por las historias de vida de las especies también fue encontrada por Fryxell *et al.* (1998), quienes encontraron estructuras de primer orden para todas las especies en su área de estudio, de diversos grupos taxonómicos, desde sorícidos, microtínidos, cricétidos y tamiasciuridos, con excepción de la ardilla voladora nortea (*Glaucomys sabrinus*) que presentó una estructura cíclica, típica de retroalimentaciones negativas (Fryxell *et al.*, 1998).

Encontrar una retroalimentación de primer orden significa que la base de la dinámica poblacional es intraespecífica, este tipo de estructura es común en especies territoriales y agresivas, Lima *et al.* (2002a) encontraron este tipo de estructura para la dinámica poblacional de *Blarina brevicauda*, una musaraña altamente territorial, en Estados Unidos y Fryxell *et al.* (1998) lo encontraron para la misma especie en Canadá.

Igualmente Jaksic y Lima (2003) determinan que algunas de las irrupciones poblacionales llamadas ratadas en Sudamérica son resultado de una dinámica de primer orden con perturbaciones generadas por la precipitación y/o la fructificación de diversas especies de bambúes (irrupción pulso-gradiente). Contrario a lo anteriormente publicado, que señalaba las interacciones de depredación como fundamentales en la dinámica poblacional de los roedores de la península Escandinava (Hansson & Henttonen, 1985; Henttonen *et al.*, 1987; Hanski *et al.*, 1991, 1993, 2001; Turchin & Hanski 2001;

Gilg *et al.*, 2003; Ozgul *et al.*, 2004), en un análisis reciente y utilizando 64 series de tiempo distintas Lima *et al.* (2006a) encuentran que dichas especies tienen, en su mayoría, estructuras de primer orden, que no incluyen competencia interespecífica.

Las especies arborícolas y semi-arborícolas (*Osgoodomys banderanus* y *Peromyscus perfulvus*) y arborícolas (*Nyctomys sumichrasti*) comparten patrones dentro de su dinámica poblacional, tienen una estructura de retroalimentación de primer orden y con excepción de *O. banderanus*, la menos arborícola de las tres (Arroyo-Cabrales, 2005; Domínguez-Castellanos *et al.*, 2007; Mendoza & Miranda, 2002), presentan poca evidencia de leves efectos de segundo orden en su estructura de retroalimentación, lo cual sugiere que existe poca importancia de las interacciones interespecíficas en sus dinámicas poblacionales, sustentando lo que se ha publicado sobre la diferenciación notoria en el uso del hábitat, tanto espacial como temporalmente entre estas especies (Domínguez-Castellanos *et al.*, 2007).

Pero los modelos medianamente soportados sugieren cierto traslape entre especies semiarborícolas, ninguna de ellas muestra competencia sino más bien señalan coincidencias en las dinámicas poblacionales de las especies semiarborícolas modeladas en este estudio. Estas coincidencias son notorias, sobretudo, en la dinámica de *N. sumichrasti*, considerada como altamente arborícola (Ceballos, 1990; Domínguez *et al.*, 2007), que en sus variados modelos bien sustentados muestra importantes efectos de la interacción de *O. banderanus* en su dinámica poblacional y no así con *P. perfulvus*, con quienes no comparten interacciones, sustentando los resultados encontrados por Domínguez-Castellanos *et al.* (2007) quienes señalan que el uso del hábitat por estas especies es muy distinto.

Por otro lado algunas especies de Chamela-Cuixmala presentan una estructura de retroalimentación de segundo orden. Las estructuras de retroalimentación de segundo orden, con desfase temporal, pueden deberse a dos tipos de interacciones interespecíficas, las generadas por la competencia entre especies que comparten su nicho ecológico, como ha sido documentado en múltiples ocasiones en el desierto de Chihuahua (ver Bowers & Brown, 1982; Bowers *et al.*, 1987; Brown & Harney, 1993; Brown & Lieberman, 1973; Borwn & Nicoletto, 1991; Brown & Zeng, 1989; Brown *et al.*, 2001; Heske *et al.*,

1994; Munger & Brown, 1981 para un contexto histórico) donde se encuentran varias especies de heterómidos desérticos territoriales, cuyas dinámicas poblacionales muestran evidencias de una notoria competencia interespecífica de segundo orden con importantes influencias de las precipitaciones de verano (Lima *et al.*, 2008).

También las estructuras de retroalimentación de segundo orden pueden deberse a la influencia de otros niveles de la red trófica donde se encuentra inmersa la población, especialmente las interacciones con depredadores especialistas (Ekerholm *et al.*, 2001; Graham & Lambin, 2002; Turchin & Hanski, 2001). En trabajos publicados sobre la dinámica poblacional de pequeños mamíferos de Sudamérica ha sido documentado que diversas especies con una retroalimentación de segundo orden deben esta estructura a la depredación especializada en roedores grandes (por *Bubo magellanicus*, *Tyto alba*) y a la depredación generalista (por *Speotyto cunicularia*, *Glaucidium nanum* y *Pseudalopex culpaeus*) lo cual se documentado causa una marcada estructura de segundo orden que en conjunto con efectos exógenos como, la precipitación, la orientación de la ladera y el efecto del Niño causan fuertes oscilaciones en varias especies de pequeños mamíferos (Farías & Jaksic, 2007; Lima *et al.*, 1999; 2001, 2002a, 2002b; Lima & Jaksic, 1999).

Para poder conocer cual de esos dos factores causa la retroalimentación de segundo grado es necesario conocer no solamente la densidad de la población de pequeños mamíferos de interés, sino también la demografía y la dinámica poblacional de los posibles depredadores (Farías & Jaksic, 2007; Turchin & Hanski, 2001). Murúa *et al.* (2003) encuentran una importante estructura de segundo orden para *Abrothrix longipilis* en los bosques templados del sur de Chile, pero no pueden determinar su origen por falta de este tipo de datos.

Algo parecido sucede con la dinámica poblacional de *Oryzomys couesi* y *O. melanotis* en este estudio, con la diferencia que si se tienen los datos de la dinámica de la comunidad de roedores completa y esto puede dar algo de luz sobre el origen de su estructura de retroalimentación, mientras *O. couesi* presenta una interacción positiva con *O. banderanus*, que puede demostrar la complementariedad de sus nichos ecológicos y no necesariamente competencia directa, lo cual sugiere que las interacciones dentro de la

comunidad de roedores no son las que generan su estructura de retroalimentación, dejando la posibilidad de la depredación como un factor probable, desafortunadamente no existe información de largo plazo sobre especies depredadoras de roedores en la región.

Estudios de corto plazo señalan que, mientras para el ocelote (*Leopardus pardalis*) *O. couesi*, no representa un elemento común en su dieta (De Villa, 1998), al igual que (en un estudio realizado en un sitio cercano) para el mapache (*Procyon lotor*), mientras que el coyote (*Canis latrans*) si consume a esta especie de manera habitual y la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) y el jaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*) lo depredan abundantemente (Guerrero *et al.*, 2002). Esta información, aunque no comparable por el plazo en que fue realizada con la presentada en este estudio, puede dar una pista hacia la importancia de la depredación para la estructura de retroalimentación de *O. couesi* en la región.

A diferencia de su especie hermana *O. melanotis* si muestra, en su dinámica poblacional, una interacción de competencia directa asimétrica (o sea que no afecta de igual manera a la otra especie) con la especie más abundante en la región, *L. pictus*, de tamaño ligeramente mayor. Siendo *L. pictus* una especie territorial, abundante y eficiente en la recolección de muy diversas especies de semillas (Ceballos, 1989; Mendoza, 1997), que son el recurso más común durante la temporada seca, es probable que esta especie esté limitando los recursos disponibles para *O. melanotis*, al consumir las semillas que ambas especies consumen (Ceballos & Miranda, 1986, 2000; Téllez & Medellín, 2005) que está principalmente restringida a los sitios de arroyo por su mayor disponibilidad de recursos y su inferior capacidad para tolerar la pérdida metabólica de agua. Esto no descarta la posibilidad de la depredación como otro factor por el que *O. melanotis* presente una estructura de segundo orden, pero si es un indicativo de la importancia de la competencia interespecífica.

Ambas especies del género *Oryzomys* analizadas en este trabajo presentan una estructura de segundo orden que sugiere una periodicidad en las fluctuaciones poblacionales de ambas especies, lo cual, junto con sus migraciones estacionales (Miranda & Mendoza, 2002) explica las repentinas extinciones locales en la región (Ceballos & Miranda, 2000; López & Medellín, 2005). Por la naturaleza invasiva de estas especies, especialmente *O. couesi*

es común que sean consideradas, no en Chamela, pero si en otros sitios (Miranda & Mendoza, 2002), como plagas (López & Medellín, 2005), por lo que resulta interesante que no existan reportes de irrupciones (tipo ratadas) para estas especies, siendo que en Perú las ratadas de *Oryzomys xantheolus* alcanzan densidades superiores a los 250ind/ha, siendo algunas de las numerosas en todo el cono sur (Jaksic & Lima, 2003), esto en conjunto con las evidencias de ciclicidad observadas para ambos *Oryzomys* en este estudio sugieren que son capaces de generar este tipo de irrupciones y que posiblemente no hayan sido registradas adecuadamente en México.

## CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio arrojaron las siguientes conclusiones:

1. Las dinámicas poblacionales de los roedores de Chamela-Cuixmala son muy diversas, tanto en su estructura endógena como en la forma que los factores exógenos las afectan.
2. Las dinámicas poblacionales de la mayoría de las especies de Chamela-Cuixmala, excepto los dos *Oryzomys*, tienen una estructura de retroalimentación de primer orden o instantánea, lo que significa que sus dinámicas son dominadas por factores densodependientes intrapoblacionales. También influenciados por la precipitación.
3. Todas las dinámicas de primer orden mostradas presentan una competencia intraespecífica “revuelta” (*sensu* Johst *et al.*, 2008) y solamente *L. pictus* en selva mediana presenta una competencia por interferencia, que se incrementa al aumentar la densidad.
4. Las dinámicas poblacionales de las especies semiarborícolas son coincidentes, pero muestran datos que sustentan la diferenciación en el uso del hábitat entre estas especies.
5. *O. couesi* y *O. melanotis* muestran dinámicas con estructuras de retroalimentación de segundo orden muy marcada y evidencias de ciclicidad en sus fluctuaciones, aunque esto necesita más estudios es importante señalar que este tipo de retroalimentación, con desfase temporal, es normalmente generada por depredación o competencia interespecífica. Se sugiere que los factores que corresponden a cada especie siguen ese orden, depredación para *O. couesi* y competencia interespecífica para *O. melanotis*, se necesitan análisis posteriores para comprobar estas hipótesis.

6. La precipitación es un agente exógeno de perturbación fundamental en la dinámica poblacional de los roedores de Chamela-Cuixmala, actuando para todas las especies como una perturbación aditiva a la tasa de reproducción *per capita*, y solo en algunas de ellas (*L. pictus* (en selva mediana y en menor proporción), *O. couesi*, *O. melanotis* y *P. perfulvus*) actuó como una perturbación lateral no aditiva, que afecta la disponibilidad de recursos e indirectamente a las poblaciones.
7. Para *Liomys pictus*, especie adaptada a medios semiáridos, y única suficientemente abundante en los sitios de selva baja como para modelarla, la lluvia fuera de temporada actúa como una perturbación negativa lateral, cambiando la disponibilidad de recursos y causando una fuerte disminución en la densidad de esta especie, por eventos atípicos de precipitación.
8. En el caso de los *Oryzomys* los eventos atípicos de precipitación son una perturbación positiva vertical, aumentando la tasa reproductiva de estas especies. Siendo especies invasivas y capaces de desplazarse nadando esto no le resulta negativo a su dinámica poblacional.
9. Las bajas precipitaciones de los años NIÑO (1998, 2001 y 2005) incrementan de manera general la mortandad y reducen las tasas reproductivas de los roedores de Chamela-Cuixmala, disminuyendo sus densidades. Sin embargo estos efectos no son iguales entre especies o entre eventos, para la misma especie. Una cuestión que debe ser resuelta en un futuro.
10. Estos datos muestran la necesidad de estudiar más aspectos de las poblaciones de los roedores de Chamela-Cuixmala, para explicar algunos de los datos obtenidos en este trabajo y destacan la importancia de realizar y mantener estudios de largo plazo en selvas tropicales que ayuden en la toma de decisiones y permitan predecir el futuro de estos ecosistemas y protegerlos.



# REFERENCIAS

- Aarssen, L. W. (1997).** On the progress of ecology. *Oikos* 80:177-178.
- Adamík, P & Král, M. (2008).** Climate- and resource-driven long-term changes in dormice populations negatively affect hole-nesting songbirds. *J. Zoology* 275:209-215.
- Agrell, J., Erlinge, S., Nelson, J., Nilsson, C. & Persson, I. (1995).** Delayed density-dependence in a small-rodent population. *Proc. R. Soc. Lond. B* 262:65-70.
- Akaike, H. (1973).** Information theory as an extension of the maximum likelihood principle. Pages 267-281 in Petrov, B. N. & Csaki, F., eds. Second International symposium on information theory. Akademiai Kiado, Budapest, Hungary.
- Akaike, H. (1974).** A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* AC-19:716-723.
- Albon, S. D., Stien, A., Irvine, R. J., Langvatn, R., Ropstad, E. & Halvorsen, O. (2002).** The role of parasites in the dynamics of a reindeer population. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 1625-1632.
- Allee, W. C. & Park, T. (1939).** Concerning ecological principles. *Science* 89:166-169.
- Allee, W. C. (1932).** Animal aggregations: a study in general sociology. Univ. of Chicago Press.
- Álvarez, T., Arroyo-Cabrales, J. & González, M. E. (1987).** Mamíferos (excepto Chiroptera) de la costa de Michoacán. *México. An. Esc. Nac. Cienc. Bio. Méx.* 18:137-165.
- Anderson, D. R. & Burnham, K. P. (2002).** Avoiding Pitfalls when using information-theoretic methods. *J. Wildl. Management* 66(3):912-918.
- Anderson, D. R. & Thompson, W. L. (2000).** Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *J. Wildl. Mngmt.* 64:912-923.
- Anderson, D. R., Burnham, K. P. & Thompson, W. L. (2000).** Null model hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *J. Wildl. Mngnt.* 64(4):912-923.
- Anderson, D. R., Burnham, K. P. & White, G. C. (2001).** Kullback-Leibler information in resolving natural resource conflicts when definitive data exists. *Wildl. Soc. Bull.* 29(4):1260-1270.
- Anderson, D. R., Burnham, K. P., Franklin, A. B., Gutierrez, R. J.,**

- Forsman, E. D., Anthony, R. G., White, G. C. & Shenk, T. M. (1999).** A protocol for conflict resolution in analyzing empirical data related to natural resource controversies. *Wildl. Soc. Bull.* 27(4):1050-1058.
- Anderson, D. R., Burnham, K. P., Gould, W. R. & Cherry, S. (2001).** Concern about finding effects that are actually spurious. *Wildlife Society Bulletin* 29:311-316
- Anderson, D. R., Link, W. A., Johnson, D. K. & Burnham, K. P. (2001).** Suggestions for presenting the results of data analysis, *J. Wildl. Mngmt.* 65:373-378.
- Anderson, S. (1960).** Neotropical bats from western Mexico. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.* 14:1-8.
- Anderson, S. (1972).** Tree squirrels (*Sciurus colliaei* group) of western Mexico. *Amer. Mus. Novitates* 2093:1-13.
- Animal Behavior Society. (2000).** Guidelines for the treatment of animals in behavioral research and teaching. *Animal Behavior.* 59:253-257.
- Animal Care and Use committee. (1998).** Guidelines for the capture, handling and care of mammals. As approved by the American Society of Mammalogists. (<http://www.mammalsociety.org/pubsociety/index.html>)
- Arita, H. T. & Ceballos, G. (1997).** Los mamíferos de México: distribución y conservación. The mammals of México: distribution and conservation. *Rev. Mex. Masto.* 2:33-71.
- Arita, H. T. (1993).** Riqueza de especies de la mastofauna de México. Pp. 109-125, en: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (R. A. Medellín y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México D.F.
- Arita, H. T., Robinson, J. G. & Redford, K. H. (1990).** Rarity in neotropical forest mammals and its ecological correlations. *Cons. Bio.* 4(2):181-192.
- Arroyo-Cabrales, J. (2005).** *Osgoodomys banderanus* pp. 717-718. en Ceballos, G. & Oliva, G. (eds) *Los Mamíferos Silvestres de México*. FCE-CONABIO.
- Batzli, G. O. (1999).** Can seasonal changes in density dependence drive population cycles? *Trends Ecol.Evo.* 14:129-131.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. (1999).** Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. Tercera edición. Ed. Omega. 1068pp.

- Berryman, A. A. & Lima, M. (2006).** Deciphering the effects of climate on animal populations: diagnostic analysis provides new interpretation of soay sheep dynamics. *The American Naturalist* 168 (6): 784-795.
- Berryman, A. A. & Turchin, P. (2001).** Identifying the density-dependence underlying ecological time series. *Oikos* 92(2):265-270.
- Berryman, A. A. (1978).** Towards a theory of insect epidemiology. *Researches in Populations Ecology* 19:181-196.
- Berryman, A. A. (1991).** Stabilization or regulation: what it all means! *Oecologia* 86:140-143.
- Berryman, A. A. (1992).** On choosing models describing and analyzing ecological time series. *Ecology* 73 (2):694-698.
- Berryman, A. A. (1993).** Food web connectance and feedback dominance, or does everything really depends on everything else? *Oikos* 68:183-185.
- Berryman, A. A. (1995).** Population cycles: a critique of the maternal and allometric hypotheses. *J. A. Ecol.* 64(2):290-293.
- Berryman, A. A. (1995).** The origins and evolution of predator-prey theory. *Ecology* 73(5):1530-1535.
- Berryman, A. A. (1999).** Principles of Population Dynamics and their Application. Stanley Thomas Publishers Ltd. Cheltenham, UK.
- Berryman, A. A. (2003).** On principles, laws and theory in population ecology. *Oikos* 103 (3): 696-701.
- Berryman, G. H. (1946).** On methods of food appraisal. *Science* 104(2705):429.
- Bierman, S. M., Fairbairn, J. P., Petty, S. J., Elston, D. A., Tisdhar, D. & Lambin, X. (2006).** Changes over time in the spatiotemporal dynamics of cyclic populations of field voles (*Microtus agrestis* L.). *The American Naturalist* 167 (4): 583-590.
- Bjørnstad, O. N., Begon, M., Stenseth, N. C., Falck, W., Sait, S. M. & Thompson, D. J. (1998).** Population dynamics of the Indian meal moth: demographic stochasticity and delayed regulatory mechanisms. *J. An. Ecol.* 67:110-126.
- Bjørnstad, O. N., Falck, W. & Stenseth, N. C. (1995).** A geographic gradient in small rodent density fluctuations: a statistical modeling approach. *Proc. Roy. Soc. Bio. Sci.* 262:127-133.

- Bjørnstad, O. N., Sait, S. M., Stenseth, N. C., Thompson, D. J. & Begon, M. (2001).** The impact of specialized enemies on the dimensionality of host dynamics. *Nature* 401:1001-1006.
- Blomquist, S., Holmgren, N., Åkesson, S., Hedenström, A. & Pettersson, J. (2002).** Indirect effects of Lemming cycles on sandpiper dynamics: 50 years of counts from southern Sweden. *Oecologia* 133:146-158.
- Bowers, M. A. & Brown, J. H. (1982).** Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure. *Ecology* 63:39 1-400.
- Bowers, M. A., Thompson, D. B. & Brown, J. H. (1987).** Spatial organization of a desert rodent community: food addition and species removal. *Oecologia* 72:77-82.
- Box, G. E. P. & Jenkins, G. M. (1976).** Time series analysis: forecasting and control. Holden Day.
- Brady, M. J. & Slade, N. A. (2004).** Long-term dynamics of a grassland rodent community. *J. Mamm.* 85(3):552-561.
- Brander, K. M. (2007).** Global fish production and climate change. *PNAS* 104(5): 19709-19714.
- Brawn, J. D. & Robinson, S. K. (1996).** Source-sink population dynamics may complicate the interpretation of long-term census data. *Ecology* 77(1):3-12.
- Briones, M. (1991).** *Patrones demográficos y reproductivos de Liomys pictus (Rodentia: Heteromyidae) en un bosque tropical caducifolio*. Tesis maestría, Instituto de Biología, UNAM.
- Briones, M. (1996).** *Estudio sobre la remoción postdispersión de frutos y semillas por mamíferos en un bosque tropical caducifolio*. Tesis doctorado, Instituto de Biología, UNAM.
- Briones, M. & Sánchez-Cordero, V. (1999).** Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice (*Liomys pictus*) in a tropical deciduous forest in México. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 34: 65-71.
- Briones, M., Sánchez-Cordero, V. & Sánchez-Rojas, G. (2006).** Multi-species fruit and seed removal in a tropical deciduous forest in Mexico. *Can. J. Bot.* 84: 433-442.
- Brown, J. H. & Harney, B. A. (1993).** Population and community ecology of heteromyid rodents in temperate habitats. (Capítulo 17:618-651) En:

Genoways, H. H. y Brown, J. H. (eds) *Biology of the Heteromyidae*. ASM. Special publication #10. pp. 719.

- Brown, J. H. & Heske, E. J. (1990).** Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science* 250 (4988):1705-1707.
- Brown, J. H. & Lieberman, G. A. (1973).** Resource utilization and coexistence of seed eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54(4):788-797
- Brown, J. H. & Nicoletto, P. F. (1991).** Spatial scaling of species composition: body masses of north american land mammals. *The Am. Nat.* 138(6):1478-1512.
- Brown, J. H. & Zeng, Z. (1989).** Comparative population ecology of eleven species of rodents in the Chihuahuan desert. *Ecology* 70 (5): 1507-1525.
- Brown, J. H. (1973).** Species diversity of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54:775-787.
- Brown, J. H., & Harney, B. H. (1993).** Population and community ecology of heteromyid rodents in temperate habitats. En H. H. Genoways and J. H. Brown, editors. *The biology of the rodent family Heteromyidae*. ASM Special Publication No 10.
- Brown, J. H., Davidson, D. W., Munger, J. C. & Inouye, R. S. (1986).** En: *Community Ecology (Diamond, J. y Case, T. J.)*. Harper and Row, New York. Pp. 41-62.
- Brown, J. H., Grover, J. J., Davidson, D. W. & Lieberman, G. A. (1975).** A preliminary study of seed predation in desert and montane habitats. *Ecology* 56(4):987-992.
- Brown, J. H., Reichman, O. J., & Davidson, D. W. (1979).** Granivory in desert ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. and Syst.* 10:201-227.
- Brown, J. H., Valone, T. J. & Curtin, C. G. (1997)** Reorganization of an arid ecosystem in response to recent climate change. *PNAS* 94:9729–9733,
- Brown, J. H., Whitman, T. G., Morgan-Ernest, S. K. & Gehring, C. A. (2001).** Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: long-term experiments. *Science* 293 (5530):643-650.
- Brown, K. A. & Gurevitch, J. (2004).** Long-term impacts of logging on forest diversity in Madagascar. *PROC. NAT. ACAD. SCI. USA* 101 (16):6045-6049.

- Brown, P. R. & Singleton, G. R. (1999).** Rate of increase as a function of rainfall for house mouse *Mus musculus* populations in a cereal-growing region in southern Australia. *J. App. Ecol.* 36:484-493.
- Brown, J. H. & Munger, J. C (1985).** Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. *Ecology* 66: 1545-1563.
- Brylski, P. (1993).** The evolutionary morphology of heteromyids. (capítulo 9:357-385). En Genoways, H. H. & Brown, J. H. (eds) *Biology of the Heteromyidae*. American Society of Mammalogists. Special publication #10. 719pp.
- Bullock, S. H. & Solís-Magallanes, J. A. (1990).** Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22(1):22-35.
- Bullock, S. H. (1988).** Rasgos del Ambiente físico y biológico de Chamela. *Folia Entomológica Mexicana*, 77: 6-17.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (1998).** Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York, USA.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2001).** Kullback-Leiber information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildl. Res.* 28:111-119.
- Cameron, G. N. & Kincaid, W. B. (1982).** Species removal effects on movements of *Sigmodon hispidus* and *Reithrodontomys fulvescens*. *American Midland Naturalist* 108 (1):60-67.
- Carpenter, S. R., Cottingham, K. L. & Stow, C.A. (1994).** Fitting predator-prey models to time series with observation errors. *Ecology* 75(5): 1254-1264.
- Ceballos, G. & Brown, J. H. (1995).** Global patterns of mammalian diversity, endemism and endangerment. *Cons. Biol.* 9(3):599-568.
- Ceballos, G. & García, A. (1995).** Conserving neotropical biodiversity: the role of dry forests in western Mexico. *Cons. Biol.* 9(6):1349-1353.
- Ceballos, G. & Miranda, A. (1986).** *Los Mamíferos de Chamela, Jalisco.* Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.

- Ceballos, G. & Miranda, A. (2000).** *Guía de campo de los mamíferos de la costa de Jalisco, México.* Fundación Ecológica de Cuixmala A. C., Instituto de Ecología, Instituto de Biología, UNAM.
- Ceballos, G. & Oliva, G. (2005).** (eds) *Los Mamíferos Silvestres de México.* FCE-CONABIO.
- Ceballos, G. & Rodríguez, P. (1993).** Diversidad y conservación de los mamíferos de México: II. Patrones de diversidad, pp. 87-198, en: *Medellín, R. y Ceballos, G. (Eds.). Avances en el estudio de los mamíferos de México.* Pub. Especiales No. 1, Asociación Mexicana de Mastozoología A. C., México D.F.
- Ceballos, G. (1989).** Population and community ecology of small mammals from tropical deciduous and arroyo forest in Western Mexico. Unpublished Ph. D. Thesis. University of Arizona, Tucson, Arizona, 158pp.
- Ceballos, G. (1990).** Comparative natural history of small mammals from tropical forests in western Mexico. *J. Mamm.* 71 (1): 263-266.
- Ceballos, G., Arroyo-Cabrales, J. & Medellín, R. A. (2002).** The mammals of Mexico: composition, distribution and conservation status. *Occasional Papers, Texas Tech University*, 218:1-27.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Soberón, J., Salazar, I. & Fay, J. P. (2005).** Global mammal conservation: what must we manage? *Science* 309:603-607
- Ceballos, G., Rodríguez, P. & Medellín, R. A. (1998).** Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemism and endangerment. *Ecological Applications* 8(1):8-17.
- Chávez, C. & Ceballos, G. (2001).** Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas de estacionalidad contrastante en el oeste de México. *Rev. Mex. Masto.* 5:27-44.
- Choquenot, D. & Ruscoe, W. A. (2000).** Mouse population eruptions in New Zealand forests: the role of population density and seedfall. *J. An. Ecol.* 69 (6):1058-1070.
- Clark, D. A., Brown, S., Kicklighter, D. W., Chambers, J. Q., Thomlinson, J. R., Ni, J. & Holland, E. A. (2001).** Net primary production in tropical forests: an evaluation and synthesis of existing field data. *Ecol. Appl.* 11(2):371-384.

- Collet, S. F., Sánchez, C., Shump, K. A. Jr., Teske, W. R. & Baker, R. H. (1975).** Algunas características poblacionales demográficas de pequeños mamíferos en dos hábitats mexicanos. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoología*, 46:101-124.
- Connell, J. H. (1978).** Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199 (4335): 1302-1310.
- Coulson, T., Catchpole, E. A., Albon, S. D., Morgan, B. J. T., Pemberton, J. M., Clutton-Brock, T. H., Crawley, M. J. & Grenfell, B. T. (2001).** Age, sex, density, winter, weather and population crashes in soay sheep. *Science* 292:1528-1531.
- Crespin, L. & Lima, M. (2006).** Supervivencia y dinámica poblacional del lanchón orejudo *Phyllotis darwini* en Chile central. *R. Chile. His. Nat* 79:295-308.
- Curtis, C. G., Kelt, D. A., Frey, T. C. & Brown, J.H. (1999).** On the role of small mammals in mediating climatically driven vegetation change. *Ecology letters*. 2:309-317.
- Davis, D. E. (1953).** The characteristics of rat populations. *The Quart. Rev. of Biology* 28 (4) 373-401.
- De Villa, A. (1998).** *Análisis de los hábitos alimentarios del ocelote (Leopardus pardalis) en la selva baja caducifolia de la región de Chamela, Jalisco, México.* Tesis de Licenciatura, Iztacala, UNAM.
- Domínguez-Castellanos Y. & Ceballos, G. (2005).** *Liomys pictus*. Pp. 629-630, en: Ceballos, G. & Oliva, G. (eds) *Los Mamíferos Silvestres de México*. FCE-CONABIO.
- Domínguez-Castellanos, Y. (2000).** *Estructura del contenido de las madrigueras de Liomys pictus en selva mediana subperennifolia, de la estación de biología Chamela, Jalisco.* Tesis de licenciatura UNAM, Campus Iztacala. 86pp.
- Domínguez-Castellanos, Y., Pimentel, F. & Ceballos, G. (2007).** Uso de hábitat de roedores de roedores arborícolas en la selva seca de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco. *Rev. Mex. Masto.* 11:21-40.
- Ehrlich, P. R. & Murphy, D. D. (1987).** Conservation lessons from long-term studies of checkerspot butterflies. *Cons. Biol.* 1(2):122-131.

- Ekerholm, P., Oksanen, L. & Oksanen, T. (2001).** Long-term dynamics of voles and lemmings at the timber-line and above the willow limit as a test of hypotheses on trophic interactions. *Ecography* 24:555-568.
- Elias, S. P., Witham, J. W. & Hunter, M. L. (2006).** A cyclic red-backed vole (*Clethrionomys gapperi*) population and seedfall over 22 years in Maine. *J. Mamm.* 87 (3):440-445.
- Elton, C. S. & Nicholson, M. (1942).** The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. *J. Anim. Ecol.* 11: 215-244
- Elton, C. S. (1924).** Periodic fluctuations in the number of animals: their causes and effects. *Br. J. Exp. Biol.* 2:119-163.
- Elton, C. S. (1942).** *Voles, mice and Lemmings*. Oxford: Clarendon Press.
- Fa, J. E. & Morales, M. (1993).** Patterns of mammalian diversity in México pp-319-361, *in: The Biological diversity in Mexico, origins and distribution*. Ramamoorthy, T. P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. E. (eds), Oxford University Press, Oxford.
- Farías, A. A. & Jaksic, F. M. (2007).** El Niño events, the lean versus fat scenario, and long-term guild dynamics of vertebrate predators in a South American semiarid ecosystem. *Austral Ecology* 32:225-238.
- Filip, V., R. Dirzo, R., Maass, J. M. & Sarukhán, J. (1995).** Within- and Among- year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican Tropical Deciduous Forest. *Biotropica*, 27(1):78-86.
- Fleming, T. H. & Brown, G. J. (1975).** An experimental analysis of seed hoarding and burrowing behavior in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *J. Mamm* 56(2)301-3.
- Fleming, T. H. (1974b).** Social organization in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Ecology* 55:541-561.
- Fleming, T. H. (1977).** Response of two species of tropical heteromyid rodents to reduced food and water availability. *Journal of Mammalogy* 58(1):102-106.
- Fleming, T. H. (1974a).** The population ecology of two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Ecology* 55(3):493-510.
- Forcada, J. Trathan, P. N., Reid, K. & Murphy, E. J. (2005).** The effects of global climate variability in pup production of Antarctic fur seals. *Ecology* 86:2408-2417.

- Frank, C.L. (1988).** Diet selection by a heteromyid rodent: role of net metabolic water selection. *Ecology* 69(6):1943-1951.
- Franklin, J. F. (1989).** Importance and justification of long-term studies in ecology. *En: Sustained Ecological Research: A Critical Need* (Likens, G. editor). Millbrook, New York. Pp. 136-157.
- Freedman, D. A. (1983).** A note on screening regression equations. *Am. Statistics* 29:152-155.
- French, A. R. (1993).** Physiological ecology of the Heteromyidae: economics of energy and water utilization. (capítulo 13:509-538). *En: Genoways, H. H. & Brown, J. H. (eds) Biology of the Heteromyidae*. American Society of Mammalogists. Special Publication #10. 719pp.
- Fryxell, J. M., Falls, B., Falls, E. A. & Brooks, R. J. (1998).** Long-term dynamics of small-mammal populations in Ontario. *Ecology* 79(1):213-225.
- García, E. (1973).** Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM.
- García-Oliva, F., Camou, A. & Maas, J. M. (2002).** El clima de la región central del pacífico mexicano. *En* Noguera, F. A., Vega-Rivera, J. H., García-Aldrete, A. N. & Quesada-Avenidaño, M. (eds). *Historia Natural de Chamela*. Inst. Biol. UNAM, México.
- Genoways, H. H. & Jones, J. K., jr. (1973).** Notes on some mammals from Jalisco, Mexico. *Occas. Pap. Mus. Texas. Tech Univ.* 9:1-22.
- Getz, L. L, Oli, M. K., Hofmann, J. E. & McGuire, B. (2005).** Habitat-specific demography of sympatric vole populations over 25 years. *J. Mamm.* 86(3):561-568.
- Getz, L. L, Oli, M. K., Hofmann, J. E. & McGuire, B. (2006).** Vole population fluctuations: factors that initiate and determine intervals between them in *Microtus ochrogaster*. *Journal of Mammalogy* 87(2):387-393.
- Gilg, O., Hanski, I. & Sittler, B. (2003).** Cyclic dynamics in a simple vertebrate predator-prey community. *Science* 302:866-868.
- Ginzburg, L. R. & Taneyhil, D. E. (1994).** Population cycles of forest Lepidoptera: a maternal effect hypothesis. *J. An. Ecol.* 63:79-92.

- Graham, I. M. & Lambin, X. (2002).** The impact of weasel predation on cyclic field-vole survival: the specialist predator hypothesis contradicted. *J. An. Ecol.* 71:946-956.
- Guerrero, S., Badii, M. H., Zalapa, S. S. & Flores, A. E. (2002).** Dieta y nicho de alimentación del coyote, zorra gris, mapache y jaguarundi en un bosque tropical caducifolio de la costa sur del estado de Jalisco, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 86:119-137.
- Guo, Q. & Brown, J. H. (1997).** Interactions between winter and summer annuals in the Chihuahuan desert. *Oecologia* 111:123-128.
- Hall, E. R. & Villa-R, B. (1950).** Lista anotada de los mamíferos de Michoacán, México. *An. Inst. Biol. UNAM, México*, 21:159-213.
- Hanski, I. & Korpimäki, E. (1995).** Microtine rodent dynamics in northern Europe: parameterized models for predator-prey interactions. *Ecology* 76(3):840-850.
- Hanski, I., Hanson, L. & Henttonen, H. (1991).** Specialist predators, generalist predators, and the microtine rodent cycle. *J. Anim. Ecol.* 60:353-367.
- Hanski, I., Henttonen, H., Korpimäki, E., Oksanen, L. & Turchin, P. (2001).** Small-rodent dynamics and predation. *Ecology* 82(6):1505-1520.
- Hanski, I., Turchin, P., Korpimäki, E. & Henttonen, H. (1993).** Population oscillations in boreal rodents: regulation by mustelid predation leads to chaos. *Nature*: 364:232-235.
- Hansson, L. & Henttonen, H. (1985).** Gradients in density variation of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecología* 67:394-402.
- Harting, J. E. (1892).** The plague of field voles in the south of Scotland. *Zoologist* 18,161.
- Helm, J. D. III, Sánchez-Hernández, C. & Baker, R. H. (1974).** Observaciones sobre los ratones de las marismas: *Peromyscus perfulvus* Osgood (Rodentia, Cricetidae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, S. Zool.*, 45:141-146.

- Henttonen, H., Oksanen, T., Jortikka, A. & Haukialmi, V. (1987).** How much do weasels shape microtine cycles in the northern Fennoscandian taiga? *Oikos* 50 (3): 353-365.
- Hernández, B. Del C. (2000).** Caracterización espacial y contenido de madrigueras de *Liomys pictus* en una selva baja de Jalisco. Tesis de licenciatura, UNAM, Campus Iztacala. 40pp.
- Heske E. J., Brown, J. H. & Mistry, S. (1994).** Long-term experimental study of a Chihuahuan desert rodent community: 13 years of competition. *Ecology* 75(2):438-445.
- Hörnfeldt, B. (1994).** Delayed density dependence as a determinant of vole cycles. *Ecology* 75(3):791-806
- Howell A. B. (1923).** Periodic fluctuations in the number of small mammals, *J. Mammalogy* 4, 149.
- Hudson, J. W. & Rummel, J. A. (1966).** Water metabolism and temperature regulation of the primitive heteromyids, *Liomys salvini* and *Liomys irroratus*. *Ecology*. 47(3): 345-354.
- Huitu, O., Norrdahl, K. & Korpimäki, E. (2004).** Competition, predation and interspecific synchrony in cyclic small mammal communities. *Ecography* 27:197-206.
- ILTER Networks (2000).** Perspectives from participating networks. 108 pp. Academy Printers, Albuquerque, NM.
- Inchausti, P. & Ginzburg, L. R. (1998).** Small mammals cycles in northern Europe: patterns and evidence for a maternal effect hypothesis. *J. An. Ecol.* 67:180-194.
- Jaksic. F. M. & Lima, M. (2003).** Myths and facts on ratadas; bamboo blooms, rainfall peaks and rodent outbreaks in South America. *Aus. Ecol.* 28:237:251.
- Jánová, E., Heroldová, M., Nesvadbová, J., Bryja, J. & Tkadlec, E. (2003).** Age variation in a fluctuating population of the common vole. *Oecologia* 137:527-532.
- Janzen, D. H. (1971).** Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. and Syst.* 2:465-492.

- Janzen, D. H. (1982a).** Seed removal from fallen guanacaste fruits (*Enterolobium cyclocarpum*) by spiny pocket mice (*Liomys salvini*). *Brenesia* 19/20:425-429.
- Janzen, D. H. (1982b).** Fruit traits, and seed consumption by rodents, of *Crescentia alata* (Bignoniaceae) in Santa Rosa National Park, *Costa Rica*. *American Journal of Botany* 69:1258-1268.
- Janzen, D. H. (1986a).** Mice, big mammals and seeds: it matters who defecates what and where (Capítulo 20:251-271) *En*: Estrada, A. and Fleming, T. H. (eds.), *Frugivores and seed dispersal*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 392pp.
- Janzen, D.H., (1986b).** The future of tropical ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 305–324.
- Janzen, D.H., (1988).** Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. In: Wilson, E.O. (Ed.), *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, pp. 130–144.
- Jeffries, M. J. & Lawton, J. H. (1984).** Enemy-free-space and the structure of ecological communities. *Biol. J. Linn. Soc.* 23:269-286.
- Jenouvrier, S., Caswell, H., Barbraud, C., Holland, M., Strøve, J. & Weimerskirch. (2009).** Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. *PNAS* 106(6): 1844-1847.
- Johst, K., Berryman, A. A. & Lima, M. (2008).** From individual interactions to population dynamics: individual resource partitioning simulation exposes the causes of nonlinear intra-specific competition. *Popul. Ecol.* 50(1):79-90.
- Jones, W. T. (1985).** Body size and life-history variables in heteromyids. *J. Mamm.* 66(1):128-132.
- Jones, W. T. (1993).** Social systems of heteromyid rodents (Capítulo 15:575-595). *En* Genoways, H. H. & Brown, J. H. (eds). *Biology of the Heteromyidae*. American Society of Mammalogists special publication #10. 719pp.
- Keith, D. A., Akçakaya, H. R., Thuiller, W., Midgley, G. F., Pearson, R. G., Phillips, S. J., Regan, H. M., Araújo, M. B. & Rebelo, T. B. (2008).** Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic

- population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biol. Lett.* 4: 560-563.
- Kendall, B. E., Briggs, C. L., Murdoch, W. W., Turchin, P., Ellner, S. P., McCauley, E., Misbet, R. M. & Wood, S. N. (1999).** Why do populations cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches. *Ecology* 80(6):1789-1805.
- Krebs, C. J. (1985).** Estudio de la distribución y la abundancia. Oxford University Press segunda edición. México. 753pp.
- Krebs, C. J., Kenney, A. J., Singleton, G. R., Mutze, G., Pech R. P., Brown, P. R. & Davis, S. A. (2004).** Can outbreaks of house mice in south-eastern Australia be predicted by weather models? *Wildl. Res.* 31:465-474.
- Krebs, C.J. (1999).** Ecological methodology. Benjamin/Cummings. Second edition. E.U.A. 620pp.
- Laurance, W. F. & Bierregaard, R. O. jr. (1997).** *Tropical forest remnants: Ecology, conservation and management of fragmented communities* University of Chicago Press. (502-514). 632 pp.
- Laurent, C. & Lima, M. (2006).** Supervivencia adulta y dinámica poblacional del lauchón orejudo *Phyllotis darwini* en Chile central. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 79:295-308.
- Lawton, J. H. (1999).** Are there general laws in ecology? *Oikos* 84:177-192.
- Leaper, R., Cooke, J., Trathan, P., Reid, K., Rowntree, V. & Payne, R. (2006).** Global climate drives southern right whale (*Eubalaena australis*) population dynamics. *Biol. Lett.* 2:289-292.
- Leibig, J. (1840).** Chemistry and its application to agriculture and physiology. Taylor & Watson.
- Leirs, H., Stenseth, N. C., Nichols, J. D., Hines, J. E., Verhagen, R. & Verheyen, W. (1997).** Stochastic seasonality and nonlinear density-dependent factors regulate population size in an African rodent. *Nature (London)* 389:176-180.
- Leirs, H., Verhagen, R., Verheyen, W., Mwanjabe, P. & Mbise, T. (1996).** Forecasting rodent outbreaks in Africa: an ecological basis for *Mastomys* control in Tanzania. *J. App. Ecol.* 33:937-943.

- Letnic, M. & Dickman, C. R. (2006).** Boom means bust: interactions between the El Niño Southern Oscillation (ENSO), rainfall and the processes threatening mammal species in arid Australia. *Biodiv. Conserv.* 15:3847-3880.
- Liebhold, A. M. & Kamata, N. (2000).** Are population in cycles and spatial synchrony a universal characteristic of forest insect populations? *Popul. Ecol.* 42:205-209.
- Liebhold, A. M., Johnson, D. M. & Bjørnstad, O. N. (2006).** Geographic variation in density-dependent dynamics impacts the synchronizing effect of dispersal and regional stochasticity. *Popul. Ecol.* 48:131-138.
- Lima, M. (2001).** The dynamics of natural populations: feedback structures in fluctuating environments. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 74(2):1-16.
- Lima, M. & Berryman, A. (2006).** Predicting nonlinear and non-additive effects of climate: the Alpine ibex revisited. *Climate Research* 32:129-135.
- Lima, M. & Jaksic, F. M. (1988).** Population variability among three small mammal species in the semiarid Neotropics: the role of density-dependent and density-independent factors. *Ecography* 21:175-180.
- Lima, M. & Jaksic, F. M. (1999).** Population dynamics of three Neotropical small mammals: Time series models and the role of delayed density-dependence in population irruptions. *Austral. J. Ecol.* 24:25-34.
- Lima, M. (2001).** The dynamics of natural populations: feedback structures in fluctuating environments. *Revista Chilena de Historia Natural* 74(2). 317-329.
- Lima, M., Berryman, A. A. & Stenseth, N. C. (2006a).** Feedback structures of northern rodent populations. *Oikos* 112:555-564.
- Lima, M., Harrington, R., Saldaña, S. & Estay, S. (2008).** Non-linear feedback processes and a latitudinal gradient in the climatic effects determine green spruce aphid outbreaks in the UK. *Oikos* 117:951-959.
- Lima, M., Julliard, R., Stenseth, N. C. & Jaksic, F. M. (2001).** Demographic dynamics of a neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): feedback structure, predation and climatic factors. *J. A. Eco.* 70:761-775
- Lima, M., Keymer, J. E. & Jaksic, F. M. (1999).** El Niño-Southern Oscillation-Driven Rainfall Variability and Delayed Density dependence Cause

- Rodent Outbreaks in Western South America: Linking Demography and Population Dynamics. *The American Naturalist* 153 (5):476-491.
- Lima, M., Marquet, P. A. & Jaksic, F. M. (1996).** Extinction and colonization processes in subpopulations of five neotropical small mammal species. *Oecologia* 107:197-203.
- Lima, M., Merritt, J. F. & Bozinovic, F. (2002a).** Numerical fluctuations in the northern short-tailed shrew: evidence of non-linear feedback signatures on population dynamics and demography. *Journal of Animal Ecology* 71: 159-172.
- Lima, M., Previtalli, M. A. & Merseve, P. L. (2006b).** Climate and small rodent dynamics in semi-arid Chile: the role of lateral and vertical perturbation and intra-specific processes. *Climate Research* 30:125-132.
- Lima, M., Stenseth, N. C. & Jaksic, F. M. (2002b).** Food web structure and climate effects on the dynamics of small mammals and owls in semi-arid Chile. *Ecology Lett.* 5:273-284.
- Lima, M., Stenseth, N. C. & Jaksic, F. M. (2002c).** Population dynamics of a South American rodent: seasonal structure interacting with climate, density dependence and predator effects. *Proc. R. Soc. Lond., Bio. Sci.* 269:2579-2586.
- Lima, M., Stenseth, N. C., Leirs, H. & Jaksic, F. M. (2003).** Population dynamics of small mammals in semi-arid regions: a comparative study of demographic variability in two rodent species. *Proc. R. Soc. Lond., Bio. Sci.* 270:1997-2007.
- Lima, M., Stenseth, N. C., Yoccoz, N. L. & Jaksic, F. M. (2001).** Demography and Population Dynamics of the Mouse Opossum (*Thylamys elegans*) in Semi-Arid Chile: Seasonality, Feedback Structure and Climate. *Proc. R. Soc. Lond., Bio. Sci.* 268(1480):2053-2064.
- López, X. & Medellín R. A. (2005).** *Oryzomys couesi* pp 709-710 en Ceballos, G. & Oliva, G. (eds) *Los Mamíferos Silvestres de México*. FCE-CONABIO.
- López-Forment, W., Sánchez, C. & Villa-R., B. (1971).** Algunos mamíferos de la región de Chamela, Jalisco, México. *An. Inst. Biol. UNAM, México ser. zoológica* 42:99-106.

- Lotka, A. J. (1925).** Elements of physical biology. Williams & Wilkins.  
Reimpreso como Elements of mathematical biology. Dover (1956).
- Lott, E. J. (1993).** Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region, Jalisco, Mexico. *Occ. P. Cal. Acad. Sci.* 148:1-60.
- Lott, E. J., Bullock, S. H. & Solís Magallanes, J. A. (1987).** Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica*, 19:228-235.
- Ludwig, G. X., Alatalo, R. V., Helle, P., Lindén, H., Lindström, J. & Siitari, H. (2006).** Short- and long-term population dynamical consequences of asymmetric climate change in black grouse. *Proc. R. Soc. B* 273:2009-2016.
- Lukacs, P. M., Thompson, W. L., Kendall, W. L., Gould, W. R., Doherty, P. F. Jr., Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2007).** Concerns regarding a call for pluralism of information theory and hypothesis testing. *Journal of Applied Ecology* 44:456-460.
- M'Closkey, R. T. (1980).** Spatial patterns in sizes of seeds collected by four species of heteromyid rodents. *Ecology*, 61(3):486-489.
- M'Closkey, R. T. (1985).** Species pools and combinations of heteromyid rodents. *J. Mamm.* 66(1):132-134.
- Madsen, T. & Shine, R. (1999).** Rainfall and rats: climatically-driven dynamics of a tropical rodent population. *Aust. J. Ecol.* 24:80-89.
- Madsen, T., Ujvari, B., Shine, R. & Olsson, M. (2006a).** Rain, rats and pythons: climate-driven population dynamics of predators and prey in tropical Australia. *Aust. Ecol.* 31:30-37.
- Madsen, T., Ujvari, B., Shine, R., Buttemer, W. & Olsson, M. (2006b).** Size matters: extraordinary rodent abundance on an Australian tropical flood plain. *Aust. Ecol.* 31:361-365.
- Marcström, V., Höglund, N. & Krebs, C. J. (1990).** Periodic fluctuations in small mammals at Boda, Sweden from 1961 to 1988. *J. A. Ecol.* 59:753-761.
- Martinez Yrizar, A., Mass, J. M. Pérez-Jiménez, L. A. & Sarukhan, J. (1996).** Net productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western México. *Journal of Tropical Ecology*, 12:169-175.

- Mason-Romo, E. (2005).** *Efectos de la perturbación del hábitat y la estacionalidad climática en la dieta del ratón espinoso mexicano Liomys irroratus (Gray, 1868) en una selva seca del sur del estado de Morelos.* Tesis de Licenciatura, FCB, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Pp.140.
- Mass, J. M., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G., Mooney, H. A., Ehrlich, P., Quesada, M., Miranda, A., Jaramillo, V. J., García-Oliva, F., Martínez- Yrizar, A., Cotler, H., López-Blanco, J., Pérez-Jiménez, A., Búrquez, A., Tinoco, C., Ceballos, G., Barraza, L., Ayala, R. & Sarukhán, J. (2005).** Ecosystem services of tropical dry forests: insight from long-term ecological and social research on the pacific coast of Mexico. *Ecol. and Soc.*10(1):1-22.
- Matson, J. O. & Christian, D. P. (1977).** A laboratory study of seed caching in two species of *Liomys* (Heteromyidae). *J. Mamm.* 58(4): 670-671.
- May, R. M. (1973).** Time-delay versus stability in population models with two and three trophic levels. *Ecology* 54 (2):315-325.
- May, R. M. (1974).** Biological populations with non-overlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science* 186:645-647.
- McDonald, P., Olsen, P. D. & Cockburn, A. (2004).** Weather dictates reproductive success and survival in the Australian brown falcon *Falco berigora*. *J. An. Ecol.* 73:683-692.
- McIntosh, R. P. (1985).** The background of ecology: concept and theory. Cambridge Univ. Press.
- McLaughlin, J. F., Hellmann, J. J., Boggs, C. L. & Ehrlich, P. R. (2002a).** Climate change hastens population extinctions. *PNAS* 99(9):6070-6074.
- McLaughlin, J. F., Hellmann, J. J., Boggs, C. L. & Ehrlich, P. R. (2002b).** The route to extinction: population dynamics of a threatened butterfly. *Oecología* 132:538-548.
- McMenamin, S. K., Hadly, E. A. & Wright, C. K. (2008).** Climatic change and wetland desiccation cause amphibian decline in Yellowstone National Park. *PNAS* 105(44): 16988-16993.
- Medellín, R. A. & Soberón, J. (1998).** Predictions of mammal diversity on four land masses. *Cons. Biol.* 13(1):143-149.

- Mendoza, M. de los A. (1997).** *Efectos 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. UNAM, Facultad de Ciencias. México. 99 pp.
- Mendoza, M. de los A. (2002a).** *Liomys pictus (Thomas 1893)* ratón espinoso de abazones. en Noguera, F. A., Vega-Rivera, J. H., García-Aldrete, A. N. & Quesada-Avendaño, M. (eds). *Historia Natural de Chamela.* Inst. Biol. UNAM, México.
- Mendoza, M. de los A. (2002b).** *Peromyscus perfulvus (Hooper 1955)* ratón de las marismas, ratón de campo arborícola. en Noguera, F. A., Vega-Rivera, J. H., García-Aldrete, A. N. & Quesada-Avendaño, M. (eds). *Historia Natural de Chamela.* Inst. Biol. UNAM, México.
- Mendoza, M de los A. & Miranda, A. (2002).** *Osgoodomys banderanus* J. A. Allen 1897. en Noguera, F. A., Vega-Rivera, J. H., García-Aldrete, A. N. & Quesada-Avendaño, M. (eds). *Historia Natural de Chamela.* Inst. Biol. UNAM, México.
- Merrit, J. F., Lima, M. & Bozinovic, F. (2001).** Seasonal regulation in fluctuating small mammal populations: feedback structure and climate. *Oikos* 94(3):505-514.
- Meyer, A. H., Schmidt, B. R. & Grossenbacher, K. (1998).** Analysis of three amphibian populations with quarter-century long time-series. *Proc. R. Soc. Lond. B* 26:523:528.
- Milner-Gulland, E. J. & Beddington, J. R. (1993).** The exploitation of elephants for the ivory trade: an historical perspective. *Proc. R. Soc. Lond. B* 252:29-37.
- Miranda, A. & Mendoza, Ma. de los A. (2002).** *Oryzomys couesi* J. A. Allen 1897 pp 427-428 en Noguera, F. A., Vega-Rivera, J. H., García-Aldrete, A. N. & Quesada-Avendaño, M. (eds). *Historia Natural de Chamela.* Inst. Biol. UNAM, México.
- Moran, P. A. P. (1953).** The statistical analysis of the Canadian lynx cycle: synchronization and meteorology. *Aust J. Zool.* 1:291-308.
- Morgan Ernest. S. K. (2005).** Body size, energy use, and community structure of small mammals. *Ecology* 86 (6): 1407-1413.

- Morris, R. F. (1959).** Temporal and spatial population dynamics among patches connected by habitat selection. *Oikos* 75:207-219.
- Munger, J. C. & Brown, J. H. (1981).** Competition in desert rodents: an experiment with semipermeable exclosures. *Science* 211(30):510-512.
- Murdoch, W. W. (1994).** Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75:271-287.
- Murray, B. G. (1992).** Research methods in physics and biology. *Oikos* 64:594-596.
- Murúa, R., González, L. A. & Lima, M. (2003).** Second-order feedback and climatic effects determine the dynamics of a small rodent population in a temperate forest of South America. *Popul. Ecol.* 45:19-24.
- Mutsert, K., Cowan, J. H. jr., Essington, T. E. & Hilborn, R. (2008).** Reanalyses of Gulf of Mexico fisheries data: landings can be misleading in assessments of fisheries and fisheries ecosystems. *PNAS* 105 (7):2740-2744.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B. & Kent, J. (2000).** Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Noguera, F. A., Vega-Rivera, J. H., García-Aldrete, A. N. & Quesada-Avenidaño, M. (2002).** Introducción. En Noguera, F. A., Vega-Rivera, J. H., García-Aldrete, A. N. & Quesada-Avenidaño, M. (eds). *Historia Natural de Chamela*. Inst. Biol. UNAM, México.
- Norrdahl, K. & Korpimäki, E. (2002).** Changes in population structure and reproduction during a 3-yr population cycle of voles. *Oikos* 96:331-345.
- Oro, D., Cam, E., Pradel, R. & Martínez-Abraín, A. (2004).** Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271:387-396.
- Orrock, J. N., Pagels, J. F., McShea, W. J. & Harper, E. K. (2000).** Predicting presence and abundance of a small mammal species: the effect of scale and resolution. *Ecol. App.* 10(5):1356-1366.
- Ortega, J. (1992).** *Composición de la mastofauna en las inmediaciones de la presa El Cajón de Peña, municipio de Tomatlán, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura no publicada.* Universidad Autónoma de Guadalajara, Jalisco.

- Ozgul, A., Getz, L. L. & Oli, M. K. (2004).** Demography of fluctuating populations: temporal and phase-related changes in vital rates of *Microtus ochrogaster*. *J. A. Ecol.* 73:201-215.
- Peña, L. A., Domínguez, Y & Hernández, B. (2005).** *Nyctomys sumichrasti* pp 701-702. en Ceballos G. & Oliva, G. (eds). *Los Mamíferos Silvestres de México*. FCE-CONABIO.
- Peters, R. H. (1991).** A critique for ecology. Cambridge Univ. Press.
- Pettorelli, N., Gaillard, J.-M., Van Laere, G., Duncan, P., Kjellander, P., Liberg, O. & Delorme, D. (2002).** Variations in adult body mass in roe deer: the effects of population density at birth and of habitat quality. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269:747-753.
- Pimm, S. L. & Raven, P. (2000).** Extinction by numbers. *Nature* 403:843-845.
- Polaco, O. & Muñiz-Martínez, R. (1987).** Los murciélagos de la costa de Michoacán, México. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Mex.* 31:63:89.
- Post, E., Stenseth, N. C., Peterson, R. O., Vucetich, J. A. & Ellis, A. M. (2002).** Phase dependence and population cycles in a large-mammal predator-prey system. *Ecology* 83(11):2997-3002.
- Primack, R., Rozzi, R., Feisinger, P., Dirzo, R. & Massardo, F. (2001).** Fundamentos de conservación biológica: perspectivas latinoamericanas. Pp 797. *Fondo de Cultura Económica, México*
- Quenette, P. Y. & Gerard, J. F. (1993).** Why biologists do not think like Newtonian physicists. *Oikos* 68:361-363.
- Ranta, E., Kaitala, V. & Lundberg, P. (1997).** The spatial dimension in population fluctuations. *Science* 278:1621-1623.
- Ranta, E., Kaitala, V., Lindstrom, J. & Lindén, H. (1995).** Synchrony in population dynamics. *Proc. R. Soc. Lond.* 262:113-118.
- Reed, A. W. & Slade, N. A. (2006).** Demography and environmental stochasticity: empirical estimates of cotton rat survival. *J. Mamm.* 87(3):433-439.
- Reed, A. W., Kaufman, G. A. & Kaufman, D. W. (2006).** Species richness-productivity relationship for small mammals along a desert-grassland continuum: differential responses of functional groups. *J. Mamm.* 87(4):777-783.

- Rehmeier, R. L., Kaufman, G. A., Kaufman, D. W. & McMillan, B. R. (2005).** Long-term study of abundance of the hispid cotton rat in native tallgrass prairie. *Journal of Mammalogy* 86(4): 670-676.
- Reichman, O. J. & Van de Graaf, K. M. (1975).** Association between ingestion of green vegetation and desert rodent reproduction. *Journal of Mammalogy* 56(2): 503-506.
- Ricker W. E. (1954).** Stock and recruitment. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 5:559-623.
- Rohr, J. R., Raffel, T. R., Romansic, J. M., McCallum, H. & Hudson, P. J. (2008).** Evaluating the links between climate, disease spread, and amphibian declines. *PNAS* 105(45):17436-17441.
- Roughgarden, J. (1998).** Primer of ecological theory. Prentice-Hall.
- Rouyer, T., Fromentin, J. M., Ménard, F., Cazalles, B., Briand, K., Pianet, R., Planque, B. & Stenseth, N. C. (2008).** Complex interplays among population dynamics, environmental forcing, and exploitation in fisheries. *PNAS* 105(14):5420-5425.
- Royama, T. (1977).** Population persistence and density-dependence. *Ecol Monographs* 47:1-35.
- Royama, T. (1981).** Fundamental concepts and methodology for the analysis of animal population dynamics, with particular reference to univoltine species. *Ecol. Monogr.* 51:473-393.
- Royama, T. (1992).** Analytical Population Dynamics. Chapman & Hall, London, UK.
- Rudran, R. & Kunz, T. H. (1996).** Ethics in research (apéndice 1 251:255) *En:* Wilson, D. E., Cole, F. R., Nichols, J. D., Rudran, R. & Foster, M. S. (Editores). *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for mammals.* Smithsonian Institute. 408pp.
- Ruxton, G. D. & Lima, S. L. (1997).** Predator-induced breeding suppression and its consequences for predator-prey population dynamics. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264:409-415.
- Rzedowsky, J. (1986).** *Vegetación de México.* Limusa. México, 432 pp.
- Sæther, B-E., Engen, S., Lande, R., Arcese, P. & Smith, J. N. (2000).** Estimating the time to extinction in an island population of song sparrows. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267:621-626.

- Sæther, B-E., Engen, S., Møller, A. P., Matthysen, E., Adriaensen, F. A., Fiedler, W., Leivits, A., Lambrechts, M. M., Visser, M. E., Anker-Nilssen, T., Both, C., Dhondt, A. A., McCleery, R. H., McMeeking, J., Potti, J., Røstad, O. W. & Thomson, D. (2003).** Climate variation and regional gradients in population dynamics of two hole-nesting passerines. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270:2397-2404.
- Saitoh, T., Bjørnstad, O. N. & Stenseth, N. C. (1999).** Density dependence in voles and mice: a comparative study. *Ecology* 80(2):638-650.
- Sánchez-Cordero, V. & Fleming, T. H. (1993).** Ecology of tropical heteromyids (capítulo 8:596-617). En Genoways, H. H. & Brown, J. H. (eds). *Biology of the Heteromyidae*. American Society of Mammalogists special publication #10. 719pp.
- Schaffer, W. M. & Tamarin, R. H. (1973).** Changing reproductive rates and population cycles in lemmings and voles. *Evolution* 27:111-124.
- Schoener, T. W. (1983).** Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* 122 (2):140
- Sharov, A. A. (1992).** The life-system approach: a system paradigm in population ecology. *Oikos* 63:485-494.
- Sheil, D. (2001).** Conservation and biodiversity monitoring in the tropics: realities, priorities and distractions. *Cons. Biol.* 15(4):1179-1183.
- Sluydts, V., Crespin, L., Davis, S., Lima, M. & Leirs, H. (2007).** Survival and maturation rates of the African rodent, *Mastomys natalensis*: density-dependence and rainfall. *Integ. Zool.* 2:220-232.
- Smith, C. & Davis, J. M. (1981).** A spatial analysis of wildlife's ten-year cycle. *J. Biogeo.* 8:27-35.
- Stenseth, N. C. (1999).** Population cycles in voles and lemmings: density-dependence and phase dependence in a stochastic world. *Oikos* 87:427-461.
- Stenseth, N. C., Bjørnstad, O. N. & Saitoh, T. (1996b).** A gradient from stable to cyclic populations of *Clethrionomys rufocanus* in Hokkaido, Japan. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263:1117-1126.
- Stenseth, N. C., Bjørnstad, O. N., Falck, T. (1996a).** Is spacing behavior coupled with predation causing microtine density cycles? A synthesis of

current process-oriented and pattern-oriented studies. *Proceedings of the Royal Society of London B* 263: 1423-1435.

**Stenseth, N. C., Chan, K., Framstad, E. & Tong, H. (1998).** Phase- and density-dependent population dynamics in Norwegian lemmings: interaction between deterministic and stochastic processes. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 1957-1968.

**Stenseth, N. C., Falck, W., Bjørnstad, O. N. & Krebs, C. J. (1997).** Population regulation in snowshoe hare and Canadian lynx: asymmetric food web configuration between hare and lynx. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 94:5147-5152.

**Stenseth, N. C., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K., Yoccoz, N. G. & Ådlandsvik, B. (2003a).** Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270:2087-2096.

**Stenseth, N. C., Viljugrien, H., Saitoh, T., Hansen, T. F., Kittilsen, M. O., Bølviken, E. & Glöckner, F. (2003b).** Seasonality, density dependence, and population cycles in Hokkaido voles. *PNAS* 100(20):11478-11483.

**Stephens, P. A., Buskirk, S. W., Hayward, G. D., Martínez del Rio, C. (2005).** Information theory and hypothesis testing: a call for pluralism. *J. App. Ecol.* 42:4-12.

**Stinge, L. C., Chan, K., Zhang, Z., Frank, D. & Stenseth, N. C. (2007).** Thousand year-long Chinese time series reveals climatic forcing of decadal locust dynamics. *PROC. NAT. ACAD. SCI. USA* 104 (41): 16188-16193.

**Stoddart, C. L., Griffiths, R. E. & Knowlton, F. F. (2001).** Coyote responses to changing jackrabbit abundance affects sheep predation. *J. R. Mngt.* 54(1):15-20.

**Téllez, G. & Medellín, R. A. (2005).** *Oryzomys melanotis* pp.711-712. en Cebollas, G. & Oliva, G. (eds). *Los Mamíferos Silvestres de México*, FCE-CONABIO.

**Téllez, G., Mendoza, A. & Ceballos, G. (1997).** Registros notables de mamíferos del oeste de México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 2:97-100.

- Thibault, K. M. & Brown, J. H. (2008).** Impact of an extreme climatic event on community assembly. *PNAS* 105(9):3410-3415.
- Tilman, D. (1989).** *Ecological experiments: strengths and conceptual problems.* En: *Sustained Ecological Research: A Critical Need* (Likens, G. editor). Millbrook, New York. Pp. 136-157.
- Tkadlec, E. & Zejda, J. (1998).** Density-dependent life histories in female bank voles from fluctuating populations. *J. An. Ecol.* 67:863-873.
- Tkadlec, E. & Stenseth, N. C. (2001).** A new geographical gradient in vole population dynamics. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268:1547-1552.
- Turchin, P. & Hanski, I. (1997).** An empirically based model for latitudinal gradient in vole population dynamics. *Am. Nat.* 149(5):842-874.
- Turchin, P. & Hanski, I. (2001).** Contrasting alternative hypothesis about rodent cycles by translating them into parameterized models. *Ecol. Lett.* 4:367-276.
- Turchin, P. & Taylor, A. D. (1992).** Complex dynamics in ecological time series. *Ecology* 73(1):289-305
- Turchin, P. (1990).** Rarity of density-dependence or population regulation with lags? *Nature* 344:660-663.
- Turchin, P. (1995).** Population regulation: old arguments and a new synthesis, pages 19-40 in Capuccino, N & Price, P. W., eds. Population Dynamics: new approaches and synthesis. Academic Press, San Diego California, U.S.
- Turchin, P. (2001).** Does population ecology have general laws? *Oikos* 94 (1):17-26.
- Tyler, N. J., Forchammer, M. C. & Øritsland, N. A. (2008).** Nonlinear effects of climate and density in the dynamics of a fluctuating population of reindeer. *Ecology* 89(6):1675-1686.
- Valone, T. J. & Brown, J. H. (1995).** Effects of competition, colonization, and extinction on rodent species diversity. *Science* 267:880-883.
- Verhulst, P. F. (1838).** Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corr. Math. Phys* 10:113-121.
- Vessey, S. H. & Vessey, K. B., (2007).** Linking behavior, life history and food supply with the population dynamics of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *Integ. Zool.* 2:123-130.

- Volterra, V. (1926).** Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118:558-600.
- Vucetich, J. A. & Peterson, R. O. (2003).** The influence of top-down, bottom-up and abiotic factors on the moose (*Alces alces*) population of Isle Royale. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271:183-189.
- Watson, A., Moss, R. & Rothery, P. (2000).** Weather and synchrony in 10-year cycles of rock ptarmigan and red grouse in Scotland. *Ecology* 81 (8):2126-2136.
- Whitfield, S. M., Bell, K. E., Philippi, T., Sasa, M., Bolaños, F. Chaves, G., Savage, J. M. & Donnelly, M. A. (2007).** Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. *PNAS* 104 (20): 8352-8356
- Whittingham, M. J., Stephens, P. A., Bradbury, R. B. & Freckleton, R. P. (2006).** Why do we still use stepwise modeling in ecology and behavior? *J. An. Ecol.* 75 (5): 1182-1189.
- Winkleman, J. R. (1962).** Mammal records from Guerrero and Michoacán, Mexico. *J. Mamm.* 43 (1):108-109.
- Wright, S. J. (2002).** Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1-14.
- Wright, S. J., Carrasco, C., Calderón, O. & Paton, S. (1999).** The El Niño southern oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology* 80(5): 1632-1647.
- Yoccoz, N. G., Nataka, K., Stenseth, N. C. & Saitoh, T. (1998).** The demography of *Clethrionomys rufocanus*: from mathematical and statistical models to further field studies. *Res. Pop. Ecol.* 40:107-122.

# **ANEXOS**

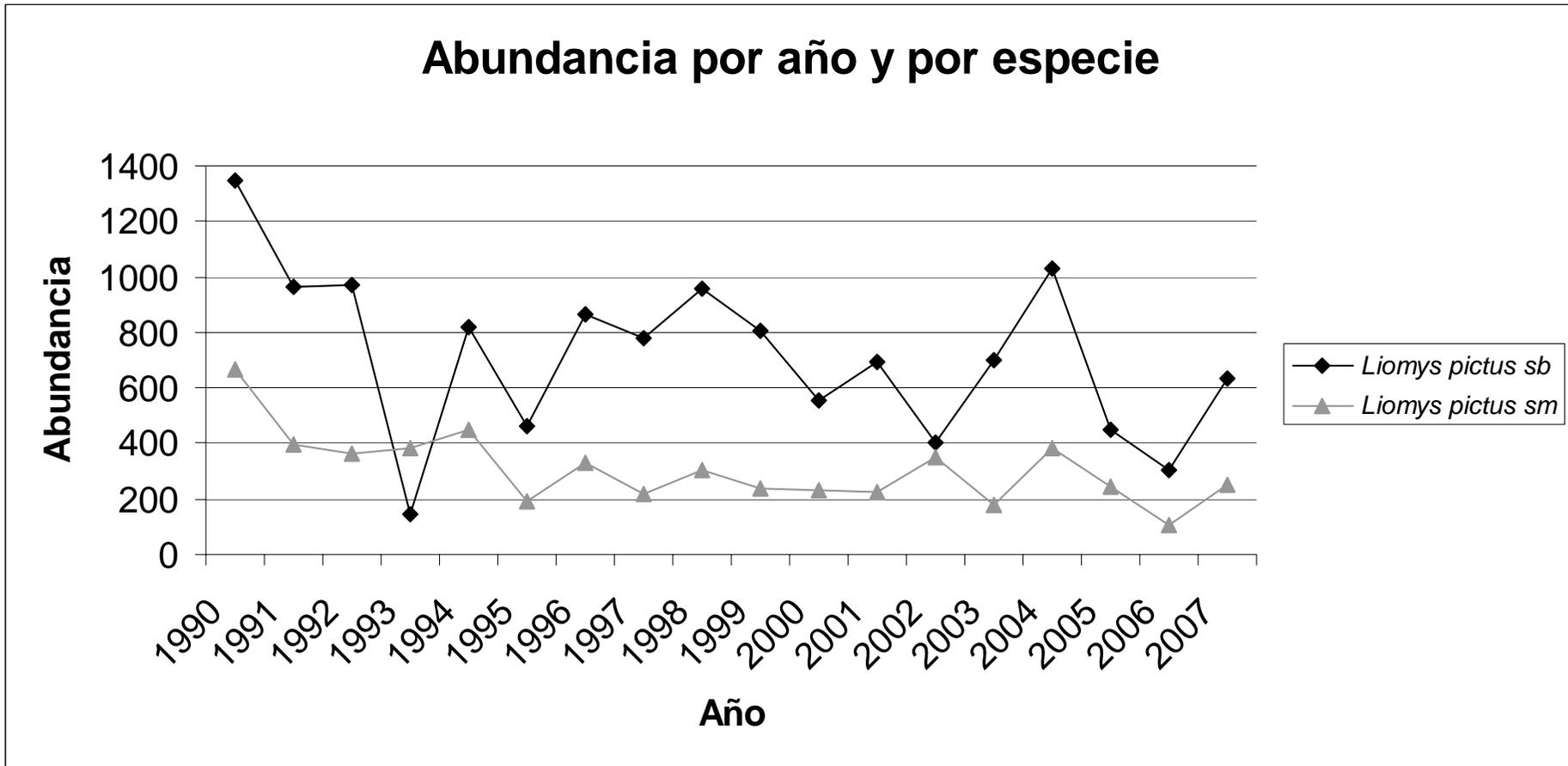
**Tabla 1.** Promedios mensuales y acumulados anuales (AA) de la precipitación en milímetros registrada en la región de Chamela-Cuixmala durante el periodo 1987-2007. Las celdas obscurecidas representan la temporada de lluvias de la región, de junio a octubre y la celda en negritas y obscurecida es el evento de precipitación atípica registrado en enero de 1992, los años en los que el acumulado anual fue más bajo del promedio ( $772\pm 258\text{mm}$ ) están marcados en oscuro. (Fuente: <http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/www/clima.html>).

AÑO	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	A.A.
1987	43.7	0	0.4	0	1.4	12.3	236.8	81.5	185.8	24.9	3	0	589.8
1988	0.8	0	4.6	0	0	120.8	53.3	370.6	318.4	3.1	0	2.3	873.9
1989	0	0	0	0	0	42.2	221	198.9	175.5	210.1	61	28.9	937.6
1990	0	0	0	0	0	215.7	60.3	98.8	149.8	59.4	0	0	584
1991	0	0	0	0	0	66.1	112.5	186.6	153.2	31.7	58.5	2.8	611.4
1992	<b>648.7</b>	9.1	0	0	3.3	111.24	116.9	149.56	240.44	25.88	0	88.5	1393.62
1993	38.34	0	0	0	0	244.31	148	288.62	202.15	45.21	246.72	0	1213.35
1994	0	0	0	0	0	70.63	157.96	55.3	47.47	170.91	0.25	0	<b>502.52</b>
1995	0	0	0	0	0	58.52	92.91	292.4	366.47	0	0	33.77	844.07
1996	0	0	0	0	0.5	223.52	83.79	309.07	15.35	90.39	62.47	0	785.09
1997	5.05	0	16.75	13.95	0	19.03	156.92	28.42	170.88	186.96	73.3	7.86	679.12
1998	0	3.3	0	0	0	164.73	75.41	86.56	811.96	149.56	0	0	1291.52
1999	0	0	0	0	0	90.15	252.2	337.2	452.3	30.46	0	0	1162.31
2000	0	0	0	0	0	177.49	21.82	59.91	207.95	66.17	0	17.26	550.6
2001	0	0	24.2	0	0	13.5	79.6	171	94.7	8.9	0	0	<b>391.9</b>
2002	0	99.3	0	0	0	49.3	148	81.3	150	94.2	58.7	0	680.8
2003	0	0	0	0	0	231.39	57.02	180.34	273.13	75.69	0	0	817.57
2004	95	0	0	0	0	60.2	309.37	133.35	29.71	24.13	0	0	651.76
2005	3.3	0	0	0	0	4.32	69.6	127.76	153.16	25.65	0	0	<b>383.79</b>
2006	0	0	0	0	0	159	228.35	218.44	405.64	46.72	1.27	0	1059.42
2007	3.05	3.3	0	0	0	0	167.13	527.42	322.33	8.89	0	0	1032.12
TOTAL	1110.34	143.9	45.95	13.95	184.9	2668.23	4189.18	5243.45	7092.44	2148.32	766.91	316.29	771.7374

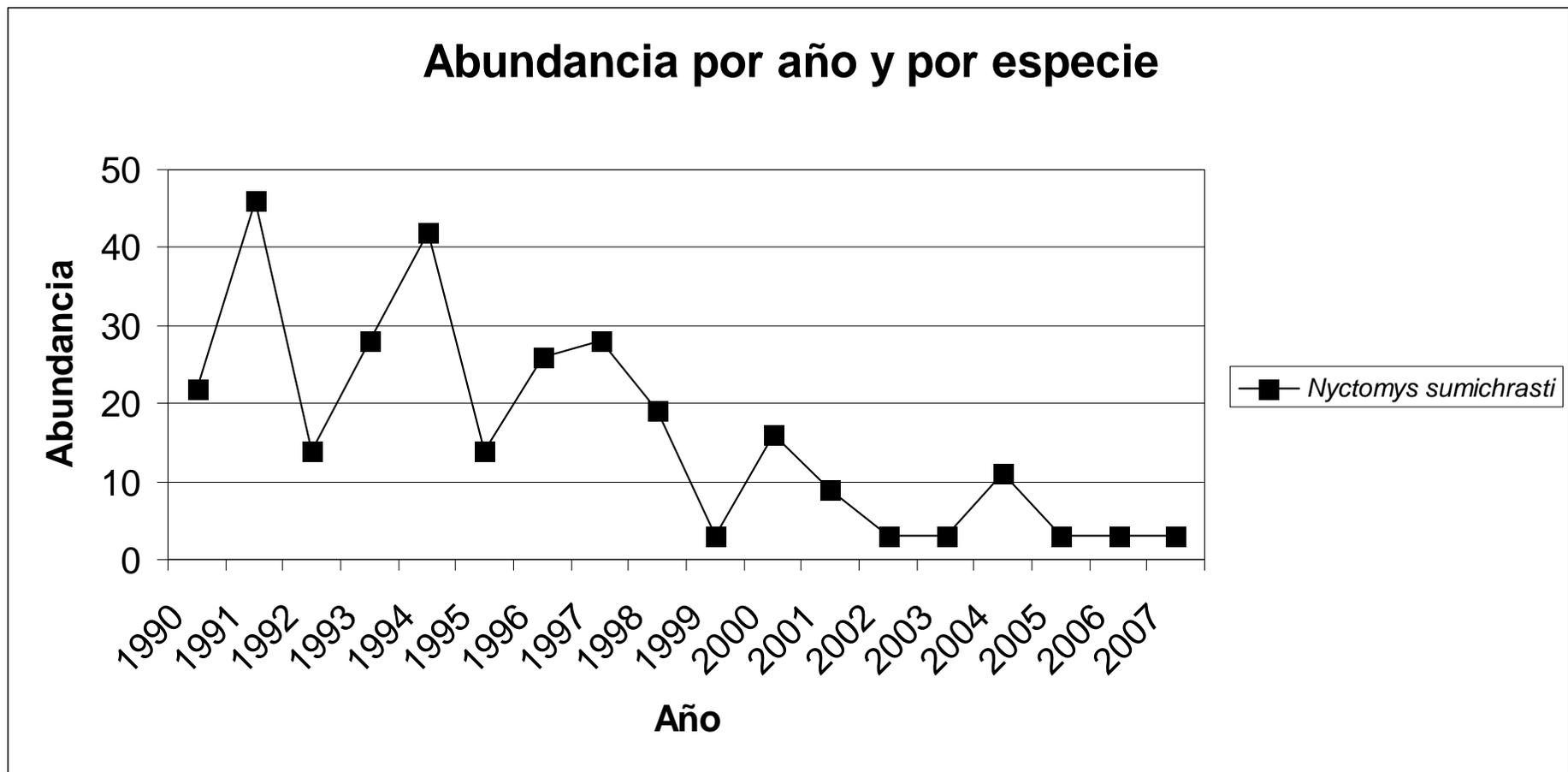
**Tabla 2.** Mamíferos pequeños registrados en la región a la que pertenece la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (Ceballos y Miranda, 1986 y 2000), señalando las especies y géneros endémicos (Ceballos y Rodríguez, 1993), especies introducidas y el estatus de conservación de cada una (SEMARNAT, 2002 y Ceballos *et al.*, 2005), Género y especie significa que tanto el género como la especie son endémicas de México. \*Presente de México a Sudamérica.

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>Endemicidad</b>	<b>Conservación</b>
Heteromyidae	<i>Liomys pictus</i>	Mesoamérica	No incluida
Didelphidae	<i>Tlacuatzin canescens</i>	Género y especie	No incluida
Mephitidae	<i>Spilogale pygmaea</i>	México	Amenazada
Muridae	<i>Xenomys nelsoni</i>	Género y especie	Amenazada
Muridae	<i>Baiomys musculus</i>	Mesoamérica	No incluida
Muridae	<i>Hodomys alleni</i>	Género y especie	No incluida
Muridae	<i>Mus musculus</i>	Introducida	No incluida
Muridae	<i>Nyctomys sumichrasti</i>	Mesoamérica	No incluida
Muridae	<i>Oligoryzomys fulvescens</i> *	No	No incluida
Muridae	<i>Oryzomys couesi</i>	No	subespecies
Muridae	<i>Oryzomys melanotis</i>	México	No incluida
Muridae	<i>Osgoodomys banderanus</i>	Género y especie	No incluida
Muridae	<i>Peromyscus perfulvus</i>	México	No incluida
Muridae	<i>Rattus rattus</i>	Introducida	No incluida
Muridae	<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	Norteamérica	No incluida
Muridae	<i>Sigmodon alleni</i>	México	No incluida
Muridae	<i>Sigmodon mascotensis</i>	México	No incluida
Sciuridae	<i>Sciurius colliaei</i>	México	No incluida
Soricidae	<i>Megasorex gigas</i>	México	Amenazada

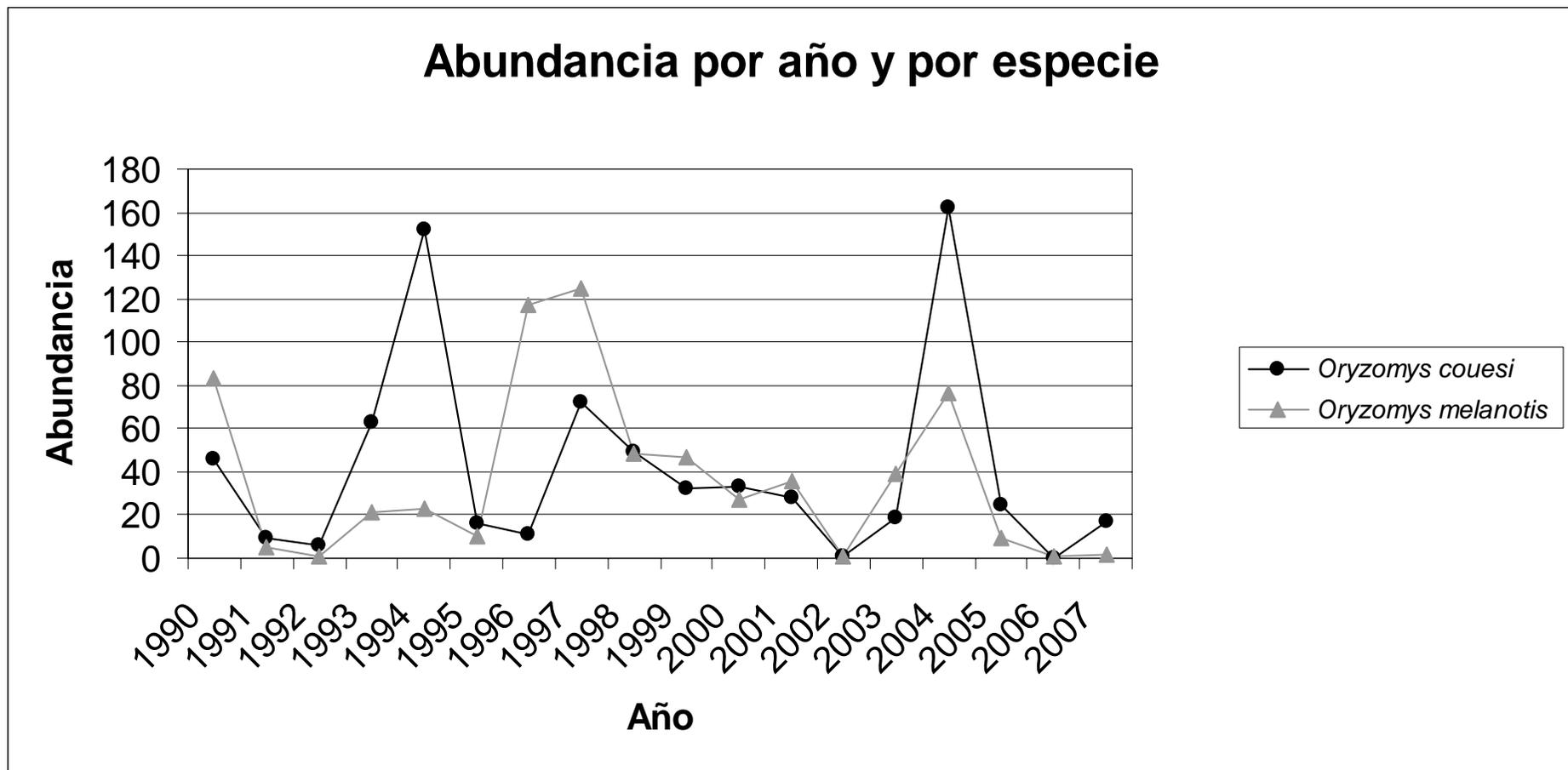
Series de tiempo de las especies con suficiente abundancia y recurrencia para ser analizadas.



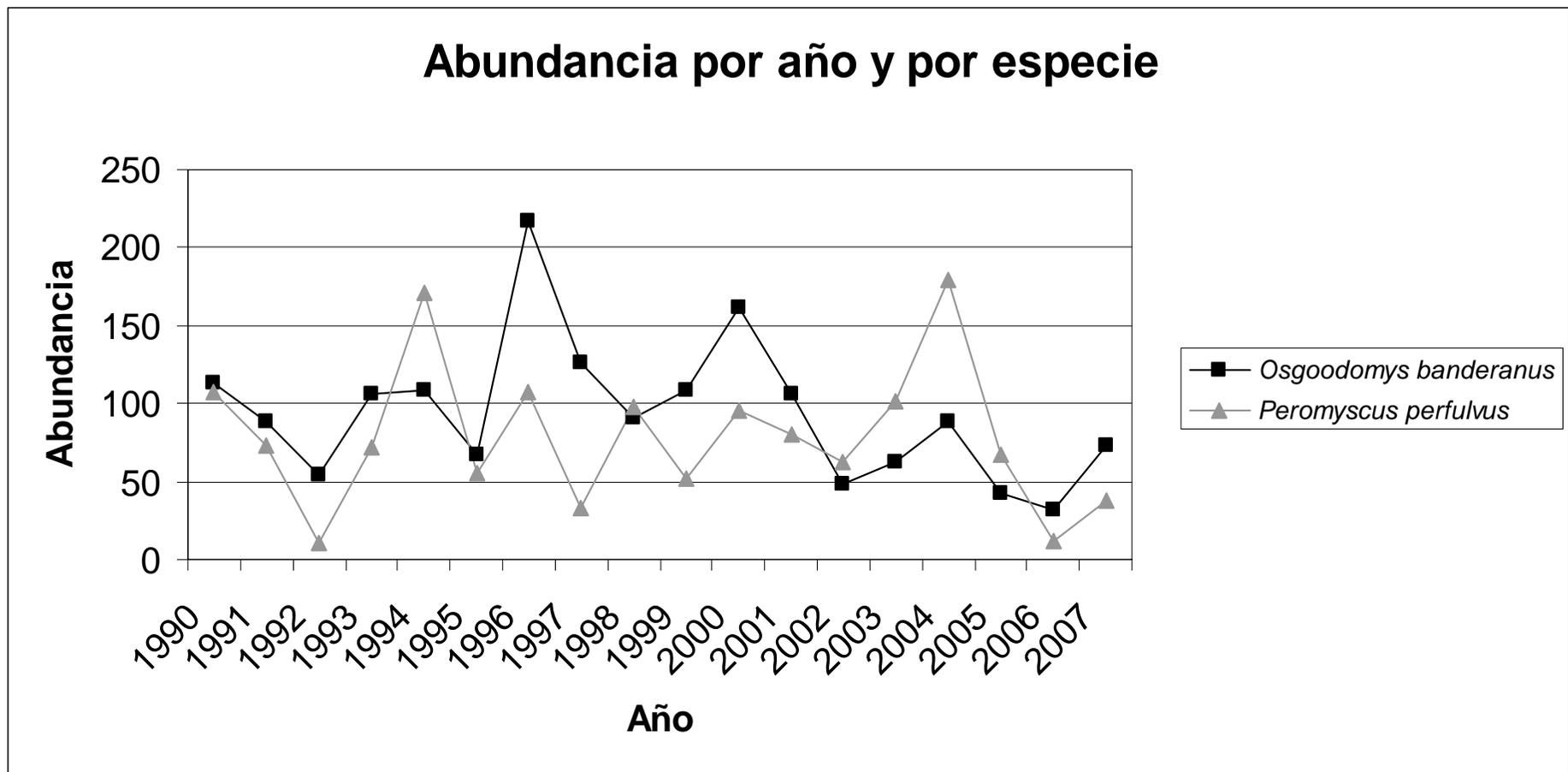
**Figura 12:** abundancia anual de *Liomys pictus* en la selva baja, línea negra, y en la selva mediana, serie gris, de Chamela-Cuixmala, de 1990 a 2007.



**Figura 13:** abundancia anual de *Nyctomys sumichrasti* en la selva mediana de Chamela-Cuixmala, de 1990 a 2007.

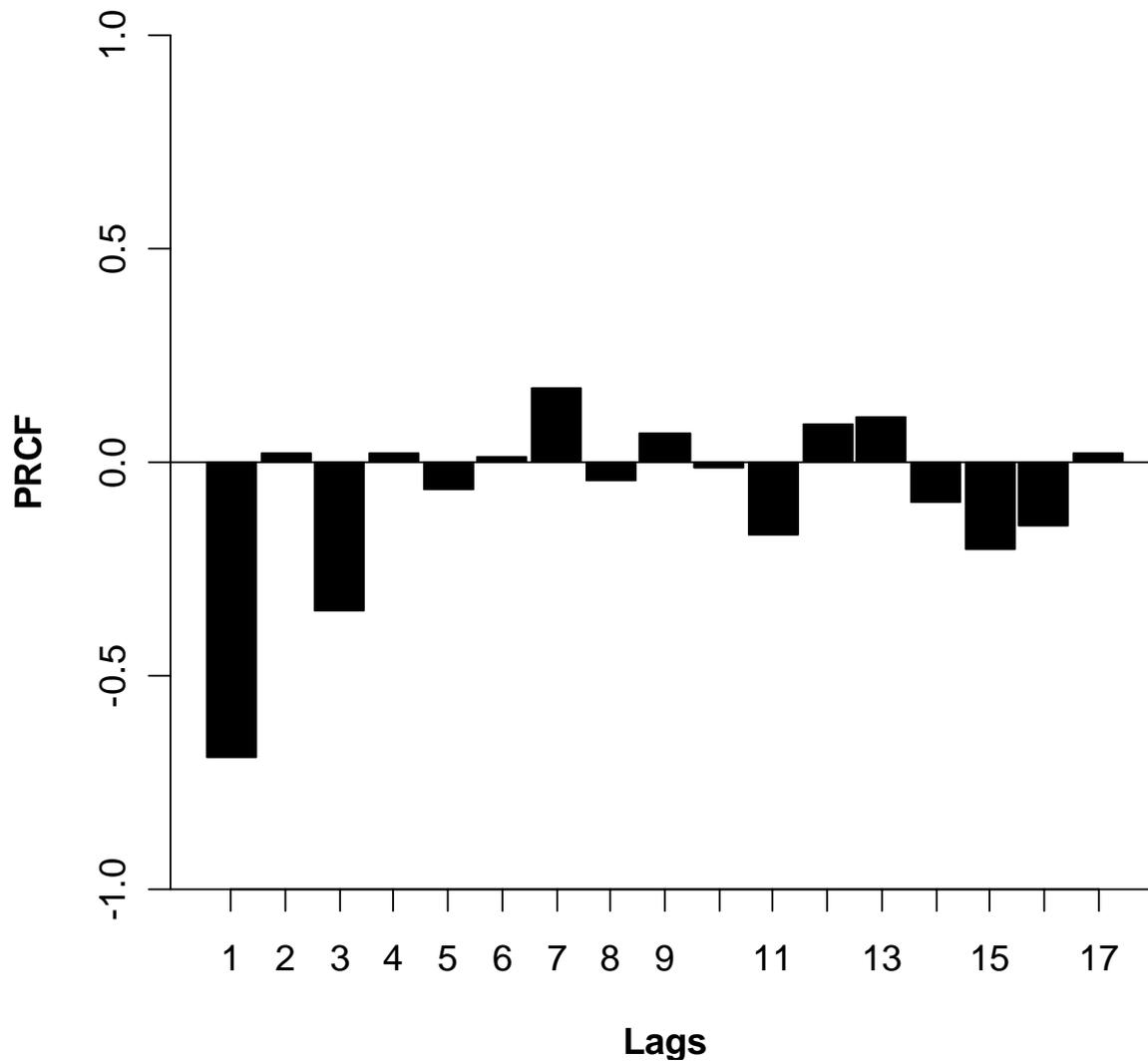


**Figura 14:** abundancia anual de *Oryzomys couesi*, línea negra, y *Oryzomys melanotis*, línea gris, en la selva mediana de Chamela-Cuixmala, de 1990 a 2007.

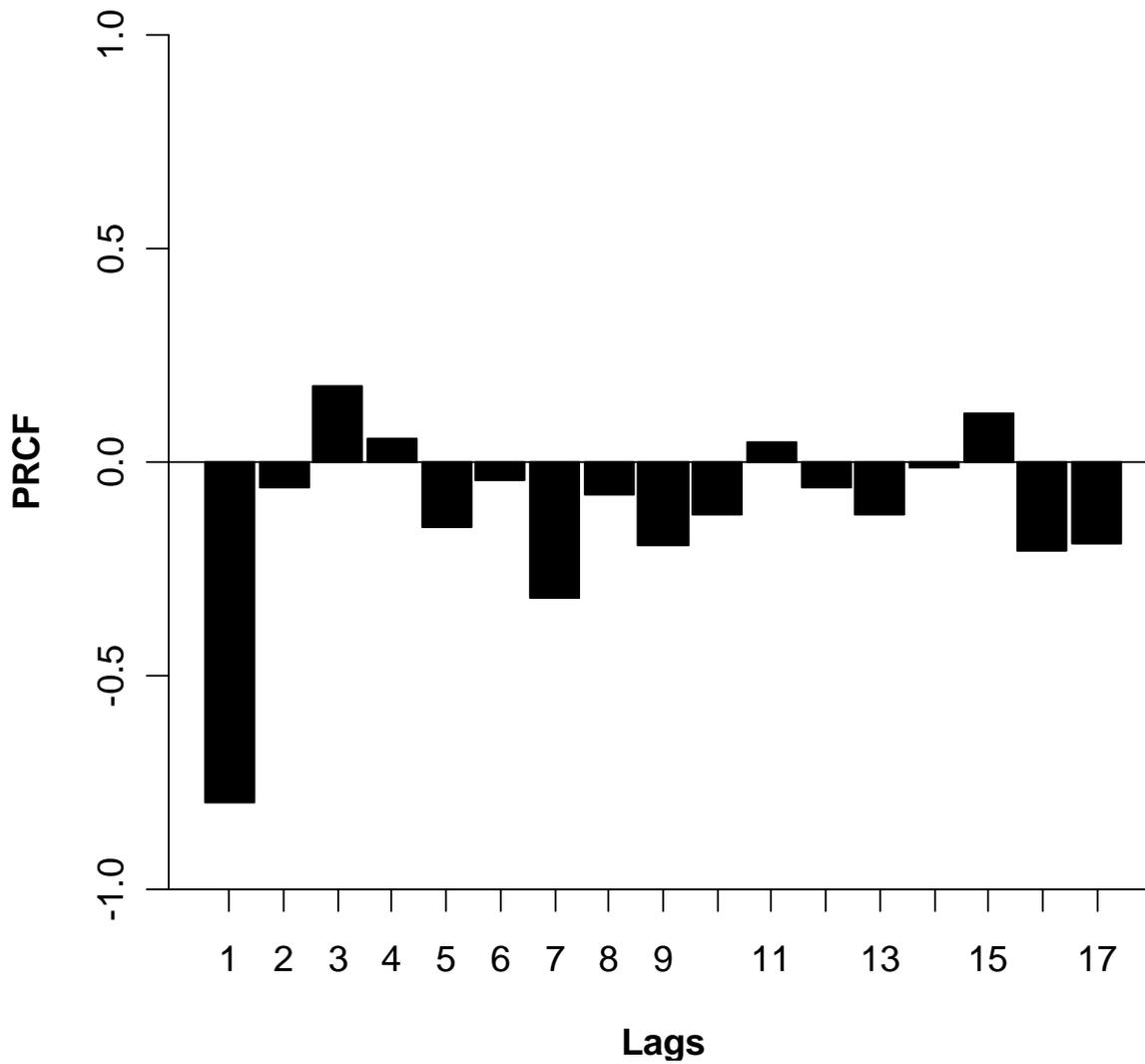


**Figura 15:** abundancia anual de *Osgoodomys banderanus*, línea negra, y *Peromyscus perfulvus*, línea gris, en la selva mediana de Chamela-Cuixmala, de 1990 a 2007.

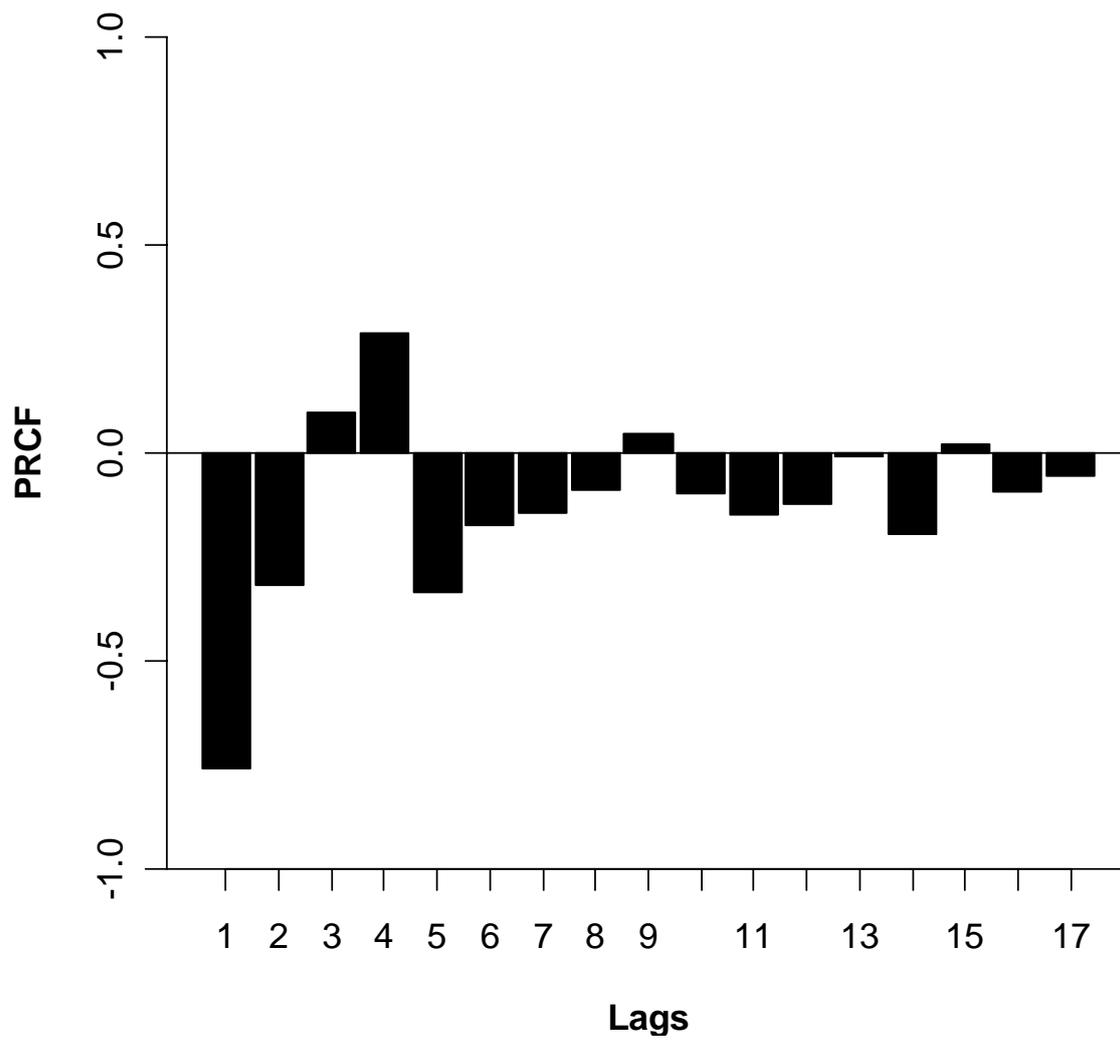
Análisis de PRCF (parcial rate correlation análisis) para cada especie de pequeño mamífero de Chamela-Cuixmala con datos suficientes para ser modelada matemáticamente.



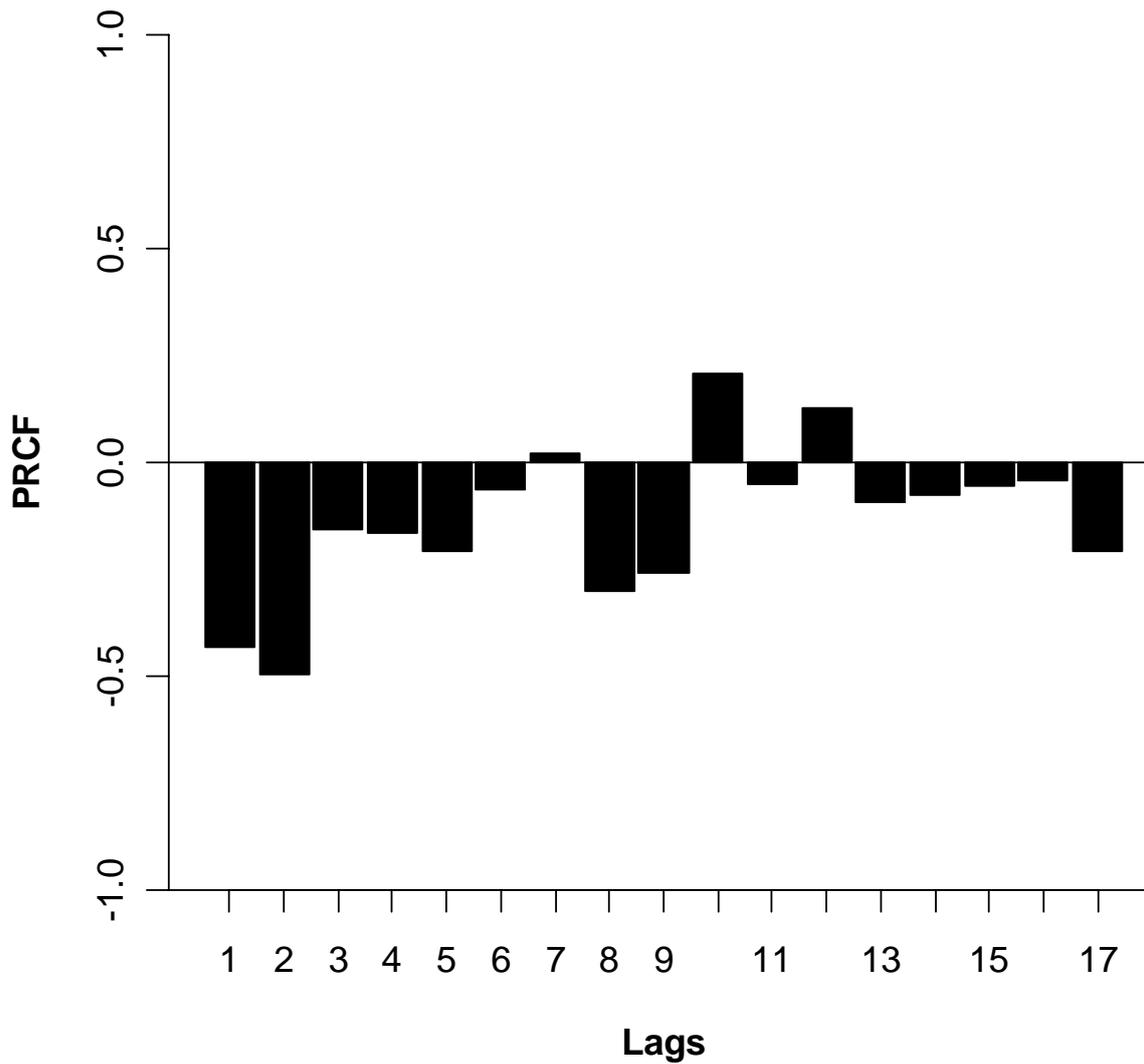
**Figura 16.** Estructura de retroalimentación de *Liomys pictus* en selva baja, negativa y de primer orden, sin desfases temporales, lo cual sugiere que no es afectada por la interacción con otras especies.



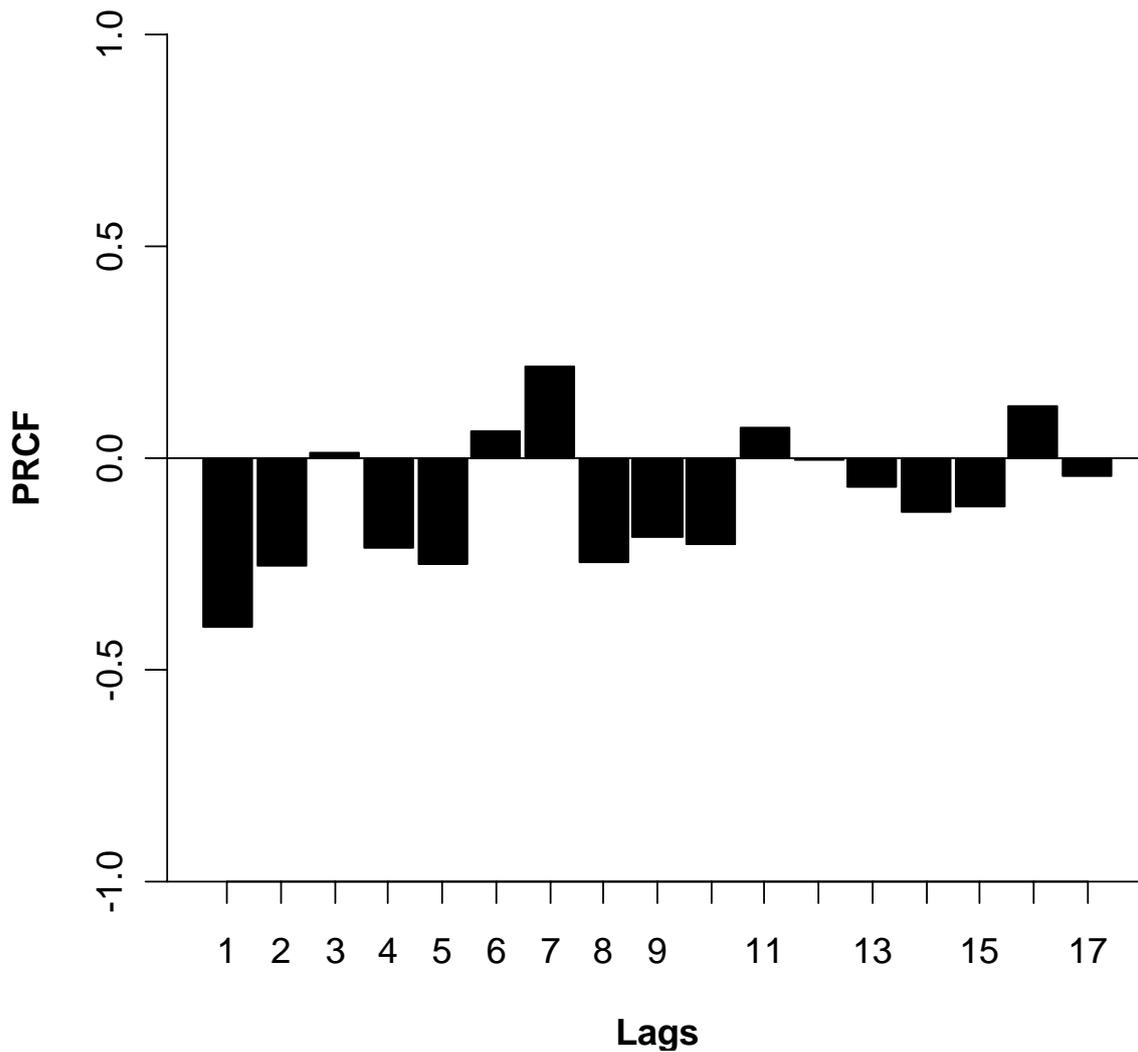
**Figura 17.** Estructura de retroalimentación de *Liomys pictus* en selva mediana (sin tendencia), muestra retroalimentación negativa y de primer orden, sin desfases temporales, lo cual sugiere que no es afectada por la interacción con otras especies.



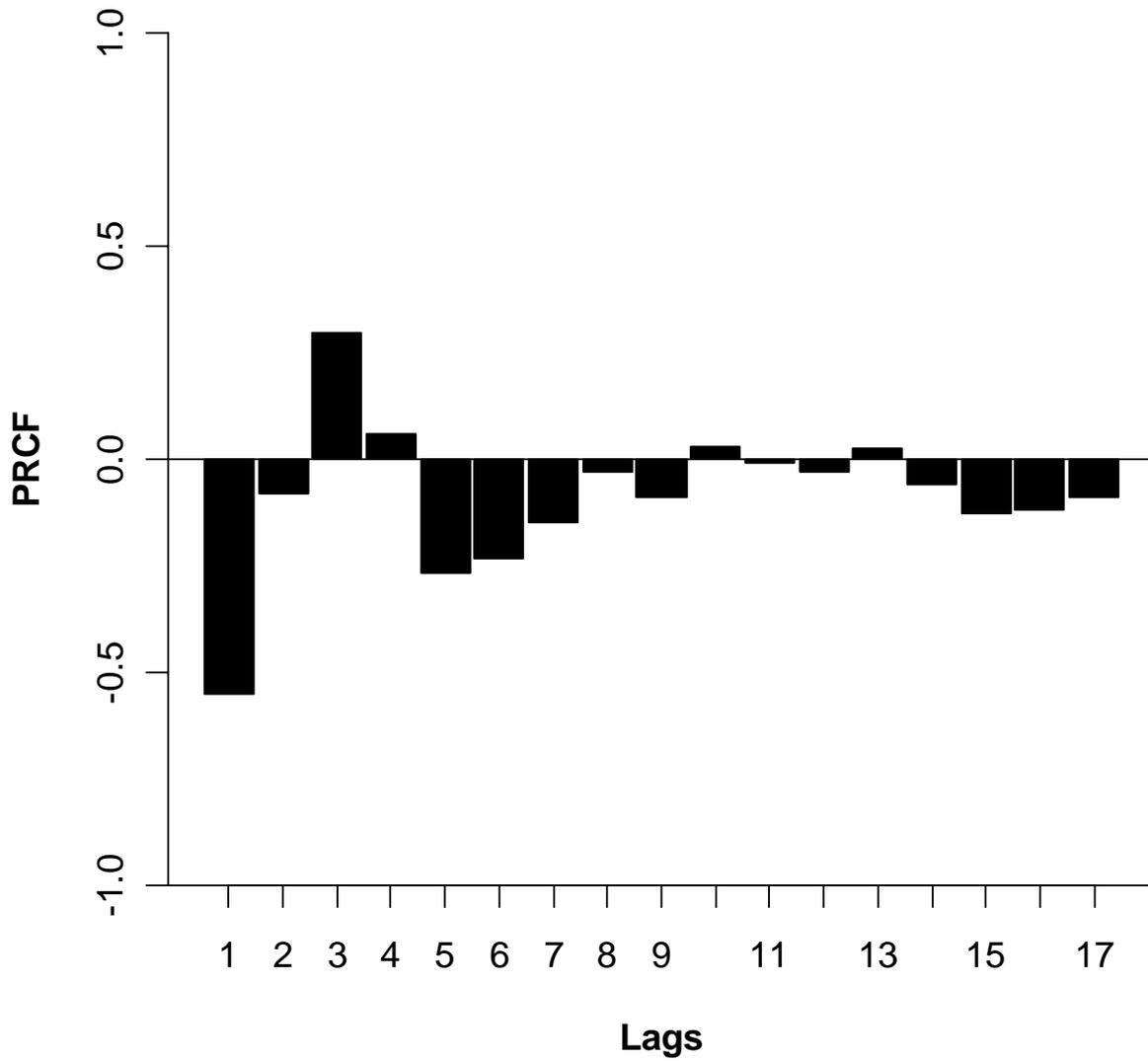
**Figura 18.** PRCF de *Nyctomys sumichrasti*, sin tendencia, muestra una estructura de retroalimentación negativa de primer orden sin evidencia de efectos de segundo orden, generados por interacciones inter-específicas.



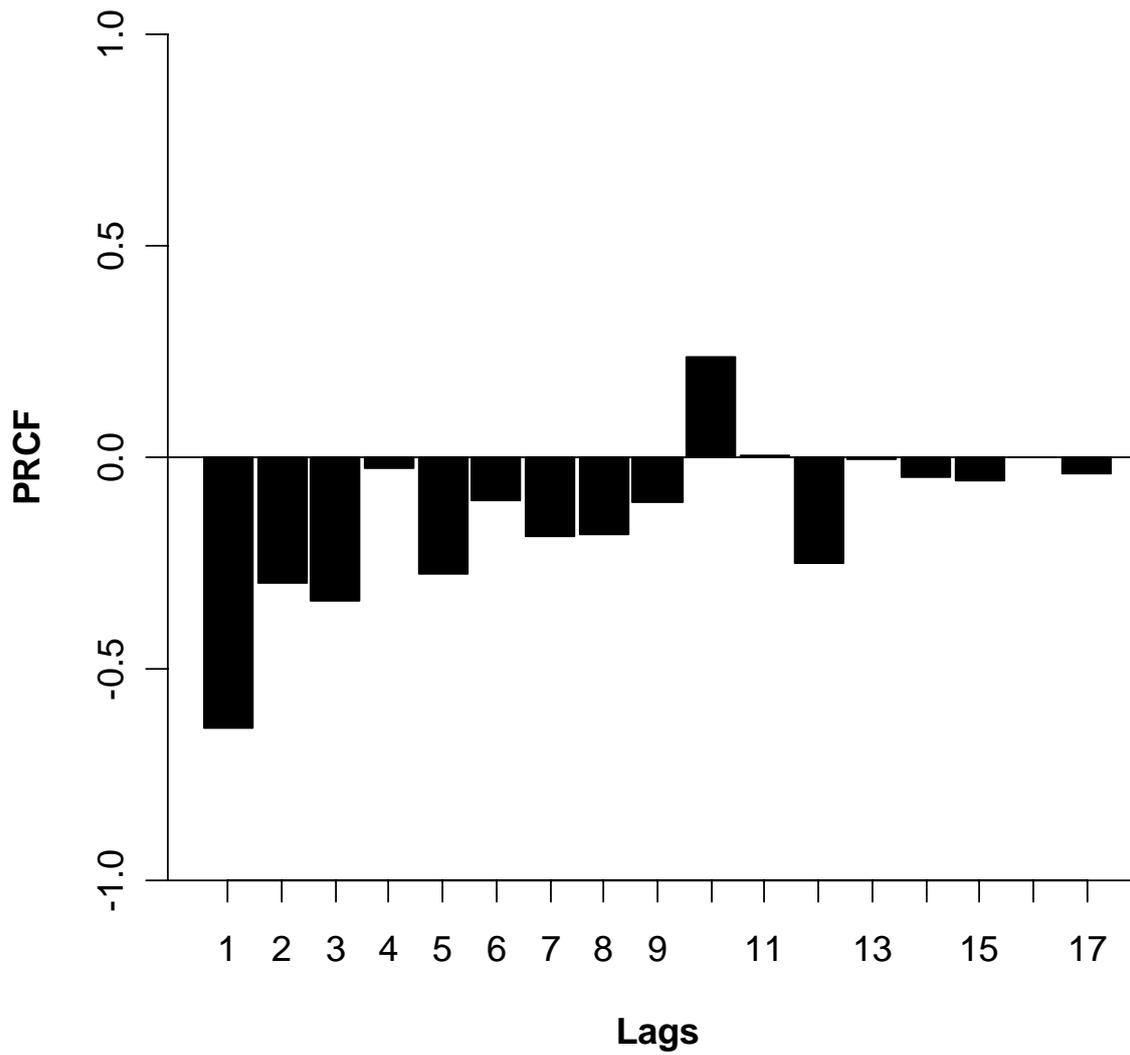
**Figura 19.** PRCF de *Oryzomys couesi*, muestra una estructura de retroalimentación negativa de segundo orden, lo que significa que la dinámica de esta especie está perturbada de manera importante por competencia inter-específica, se sugiere que al ser dinámica de segundo orden se asuma cierto nivel de periodicidad y es posible que se trate de competencia por interferencia dentro del mismo nivel trófico.



**Figura 20.** PRCF de *Oryzomys melanotis*, presenta una estructura negativa de retroalimentación de primer grado con efectos importantes de perturbaciones negativas de segundo grado marcada por ciclos de 2-3 años posiblemente generados por fuertes interacciones tróficas en una estructura de retroalimentación negativa donde se puede también inferir competencia por interferencia con especies que compartan cercanamente su nicho ecológico.



**Figura 21.** Análisis de PRCF de *Osgoodomys banderanus*, mostrando una estructura de retroalimentación de primer grado, sin evidencias de periodicidad o efectos negativos de segundo orden debido a interacciones de segundo orden.



**Figura 22.** PRCF de *Peromyscus perfulvus*, muestra una estructura de retroalimentación negativa de primer orden, con ligera evidencia de efectos segundo orden, probablemente debidos a interacciones con otros niveles tróficos.

## Clave para las siglas utilizadas en las ecuaciones de los modelos realizados.

### Especies

Lpb= *Liomys pictus* selva baja

LpT=*Liomys pictus*, sin tendencia,  
selva mediana

NsT= *Nyctomys sumichrasti*, sin  
tendencia

Oc= *Oryzomys couesi*

Om=*Oryzomys melanotis*

Ob=*Osgoodomys banderanus*

Pp= *Peromyscus perfulvus*

### Variables exógenas

rfIW= precipitación de junio a octubre (lluvias)

rfID2= precipitación de noviembre a mayo (secas)

rfID= precipitación de noviembre a mayo **menos** precipitación  
atípica de enero 1992

### Datos estadísticos

Nombre del modelo (**Modelo**).

Proporción de varianza explicada por el modelo ( $R^2$ ) utilizada  
como cálculo de la bondad de ajuste del modelo.

Variable de la ecuación generalizada del modelo logístico de  
Ricker (**Ecuación modelada**)

Valor logarítmico de similitud (**logLik**)

Criterio de información de Akaike (**AIC**)

Criterio de información de Akaike con corrección para  
muestras pequeños (**AICc**)

Incremento de los valores de AICc relativos al modelo con  
menor AICc ( $\Delta_i$ )

Valor exponencial de  $\Delta_i$ , (**exp[ $\Delta_i$ ]**)

Pesos de Akaike (**w $_i$** )

Cambio de los pesos de Akaike, relativo al mejor modelo  
(**rel[w $_i$ ]**),

Número de muestreos incluidos en el estudio (**n**)

Número de variables incluidas por modelo (**K**)

**Tabla 3:** Modelos basados en el modelo logístico generalizado de Ricker (1954) para analizar la dinámica poblacional de *Liomys pictus* en los sitios de selva baja. La nomenclatura viene explicada en la clave al inicio de esta sección.

Modelo	R <sup>2</sup>	Ecuación modelada	logLik	AIC	AICc	Δi	Exp(Δ)	wi	Rel(wi)	n	K
Lpbmodelo1	0.57	$RLpT \sim 7 - \exp(a * XLpT + c)$	-13.39	30.55	32.26	8.77	0.012	0.01	80.41	18	3
Lpbmodelo2	0.63	$RLpT \sim 7 - \exp(a * XLpT + c) + d * \log(rfIW)$	-11.05	30.09	33.17	9.68	0.008	0.00	126.27	18	4
Lpbmodelo2b	0.63	$RLpT \sim 7 - \exp(a * XLpT + c + d * \log(rfIW))$	-11.12	30.25	33.33	9.84	0.007	0.00	136.79	18	4
Lpbmodelo3	0.83	<b><math>RLpT \sim 7 - \exp(a * XLpT + c) + d * \log(rfIW) + e * rfID2</math></b>	-4.25	<b>18.49</b>	<b>23.49</b>	<b>0.00</b>	1.000	<b>0.58</b>	<b>1.00</b>	18	5
Lpbmodelo3b	0.81	$RLpT \sim 7 - \exp(a * XLpT + c + d * \log(rfIW)) + e * rfID2$	-4.60	19.24	24.24	0.75	0.687	0.40	1.45	18	5
Lpbmodelo4	0.63	$RLpT \sim 7 - \exp(a * XLpT + c) + d * \log(rfIW) + f * rfID$	-11.04	32.08	37.08	13.59	0.001	0.00	893.37	18	5
Lpbmodelo4b	0.63	$RLpT \sim 7 - \exp(a * XLpT + c + d * \log(rfIW)) + f * rfID$	-11.10	32.20	37.20	13.71	0.001	0.00	948.61	18	5

**Tabla 4:** Modelos basados en el modelo logístico generalizado de Ricker (1954) para analizar la dinámica poblacional de *Liomys pictus* en los sitios de selva mediana (sin tendencia). La nomenclatura viene explicada en la clave al inicio de esta sección.

Modelo	R <sup>2</sup>	Ecuación modelada	logLik	AIC	AICc	ΔAICc	exp(Δ)	wi	Rel(wi)	n	K
Lptmodelo1	0.63	<b>RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c )</b>	-4.48	14.97	<b>16.68</b>	<b>0.00</b>	1.000	<b>0.259</b>	1	18	3
Lptmodelo2	0.69	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c )+ d * log(rfIW)	-3.15	14.30	17.38	0.69	0.707	0.183	1.414	18	4
Lptmodelo2b	0.64	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c + d * log(rfIW))	-4.18	16.36	19.44	2.75	0.253	0.065	3.960	18	4
Lptmodelo3	0.69	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c )+ d * log(rfIW) + e * rfID2	-3.09	16.18	21.18	4.50	0.106	0.027	9.467	18	5
Lptmodelo3b	0.64	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c + d * log(rfIW) )+ e * rfID2	-4.15	18.31	23.31	6.63	0.036	0.009	27.463	18	5
Lptmodelo4	0.69	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c )+ d * log(rfIW) + f * rfID	-3.04	16.08	21.08	4.40	0.111	0.029	9.006	18	5
Lptmodelo4b	0.65	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c + d * log(rfIW) ) + f * rfID	-4.12	18.23	23.23	6.55	0.038	0.010	26.387	18	5
Lptmodelo 5	0.64	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c +d*XNs)	-4.39	16.78	19.86	3.17	0.205	0.053	4.886	18	4
Lptmodelo 5b	0.69	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c +d*XNs)+ e * log(rfIW)	-2.99	15.99	20.99	4.31	0.116	0.030	8.609	18	5
Lptmodelo 5c	0.69	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c )+ d*XNs)+e * log(rfIW) + f * rfID2	-2.82	17.64	25.28	8.59	0.014	0.004	73.408	18	6
Lptmodelo 6	0.64	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c +d*Xoc)	-4.46	16.92	20.00	3.31	0.191	0.049	5.240	18	4
Lptmodelo 6b	0.68	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c +d*Xoc)+ e * log(rfIW)	-3.15	16.30	21.30	4.62	0.099	0.026	10.053	18	5
Lptmodelo 6c	0.69	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c )+ d*Xoc)+e * log(rfIW) + f * rfID2	-3.09	18.17	25.81	9.12	0.010	0.003	95.683	18	6
Lptmodelo 7	0.64	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c +d*Xom)	-4.22	16.45	19.53	2.84	0.241	0.063	4.143	18	4
Lptmodelo 7b	0.69	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c +d*Xom)+ e * log(rfIW)	-3.05	16.11	21.11	4.43	0.109	0.028	9.142	18	5
Lptmodelo 7C	0.69	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c )+ d*Xom)+e * log(rfIW) + f * rfID2	-2.95	17.90	25.54	8.85	0.012	0.003	83.600	18	6
Lptmodelo 8	0.63	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c +d*Xob)	-4.46	16.92	20.00	3.31	0.191	0.049	5.240	18	4
Lptmodelo 8b	0.69	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c +d*Xob)+ e * log(rfIW)	-3.06	16.12	21.12	4.44	0.109	0.028	9.188	18	5
Lptmodelo 8c	0.69	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c )+ d*Xob)+e * log(rfIW) + f * rfID2	-2.99	17.99	25.63	8.94	0.011	0.003	87.448	18	6
Lptmodelo 9	0.63	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c +d*XPp)	-4.48	16.97	20.05	3.36	0.186	0.048	5.373	18	4
Lptmodelo 9b	0.68	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c +d*XPp)+ e * log(rfIW)	-3.15	16.30	21.30	4.62	0.099	0.026	10.053	18	5
Lptmodelo 9c	0.68	RLpT ~ 1.2 - exp(a * XLpT + c )+ d*XPp)+e * log(rfIW) + f * rfID2	-3.09	18.18	25.82	9.13	0.010	0.003	96.162	18	6

**Tabla 5:** Modelos basados en el modelo logístico generalizado de Ricker (1954) para analizar la dinámica poblacional de *Nyctomys sumichrasti* en los sitios de selva mediana (sin tendencia). La nomenclatura viene explicada en la clave al inicio de esta sección.

Modelo	R <sup>2</sup>	Ecuación modelada	logLik	AIC	AICc	ΔAICc	exp(Δ)	wi	Rel(wi)	n	K
NsTmodelo 1	0.61	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c)$	-15.24	<b>36.48</b>	<b>38.19</b>	0.00	1.000	<b>0.20</b>	1.00	18	3
NsTmodelo 2	0.66	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c) + d * \log(rfIW)$	-14.19	36.39	39.47	1.27	0.529	0.11	1.89	18	4
NsTmodelo 2b	0.61	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * \log(rfIW))$	-15.14	38.27	41.35	3.15	0.207	0.04	4.84	18	4
NsTmodelo 3	0.67	$RNsT \sim 2.5 - \exp(a * XNsT + c) + d * \log(rfIW) + e * rfID2$	-13.56	37.11	42.11	3.92	0.141	0.03	7.08	18	5
NsTmodelo 3b	0.65	$RNsT \sim 2.5 - \exp(a * XNsT + c + d * \log(rfIW)) + e * rfID2$	-14.35	38.71	43.71	5.52	0.063	0.01	15.77	18	5
NsTmodelo 4	0.65	$RNsT \sim 2.1 - \exp(a * XNsT + c) + d * \log(rfIW) + f * rfID$	-14.19	38.38	43.38	5.19	0.075	0.02	13.37	18	5
NsTmodelo 4b	0.61	$RNsT \sim 2.1 - \exp(a * XNsT + c + d * \log(rfIW)) + f * rfID$	-15.13	40.26	45.26	7.07	0.029	0.01	34.22	18	5
NsTmodelo 5	0.08	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * XLP)$	-22.47	52.95	56.03	17.83	0.000	0.00	7452.60	18	4
NsTmodelo 5b	0.66	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * XLP) + e * \log(rfIW)$	-14.14	38.28	43.28	5.09	0.079	0.02	12.72	18	5
NsTmodelo 5c	0.68	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * XLP) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-13.54	39.08	46.72	8.52	0.014	0.00	70.88	18	6
NsTmodelo 6	0.09	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * Xoc)$	-22.39	52.79	55.87	17.67	0.000	0.00	6879.62	18	4
NsTmodelo 6b	0.68	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * Xoc) + e * \log(rfIW)$	-13.44	36.88	41.88	3.69	0.158	0.03	6.31	18	5
NsTmodelo 6c	0.71	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * Xoc) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-13.02	38.03	45.67	7.47	0.024	0.00	41.93	18	6
NsTmodelo 7	0.07	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * Xom)$	-22.58	53.14	56.22	18.02	0.000	0.00	8195.32	18	4
NsTmodelo 7b	0.74	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * Xom) + e * \log(rfIW)$	-11.83	33.66	38.66	0.47	0.792	0.16	1.26	18	5
NsTmodelo 7b1	0.71	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * Xom + e * \log(rfIW))$	-12.68	35.36	40.36	2.17	0.339	0.07	2.95	18	5
NsTmodelo 7C	0.74	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * Xom) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-11.71	35.41	43.05	4.85	0.088	0.02	11.31	18	6
NsTmodelo 8	0.08	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * Xob)$	-22.47	52.93	56.01	17.81	0.000	0.00	7378.45	18	4
NsTmodelo 8b	0.73	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * Xob) + e * \log(rfIW)$	-12.04	34.07	39.07	0.88	0.645	0.13	1.55	18	5
NsTmodelo 8b1	0.70	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * Xob + e * \log(rfIW))$	-13.14	36.29	41.29	3.10	0.213	0.04	4.70	18	5
NsTmodelo 8c	0.76	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * Xob) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-11.22	34.44	42.08	3.88	0.144	0.03	6.97	18	6
NsTmodelo 9	0.13	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * XPP)$	-21.99	51.98	55.06	16.86	0.000	0.00	4588.55	18	4
NsTmodelo 9b	0.66	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * XPP) + e * \log(rfIW)$	-14.18	38.36	43.36	5.17	0.076	0.02	13.23	18	5
NsTmodelo 9c	0.67	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * XPP) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-13.56	39.12	46.76	8.56	0.014	0.00	72.32	18	6
NsTmodelo 10	0.74	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * XOM + e * Xob)$	-22.42	35.91	40.91	2.72	0.257	0.05	3.89	18	5
NsTmodelo 10b	0.74	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * XOM + e * Xob) + f * \log(rfIW)$	-21.85	37.42	45.06	6.86	0.032	0.01	30.91	18	6

**Tabla 6:** Modelos basados en el modelo logístico generalizado de Ricker (1954) para analizar la dinámica poblacional de *Oryzomys couesi* en los sitios de selva mediana. La nomenclatura viene explicada en la clave al inicio de esta sección.

Modelo	R <sup>2</sup>	Ecuación modelada	logLik	AIC	AICc	ΔAICc	exp(Δ)	wi	Rel(wi)	n	K
Ocmodelo 1	0.45	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c)$	-34.34	74.67	76.38	8.21	0.017	0.00	60.56	18	3
Ocmodelo 2	0.72	<b><math>ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c) + d * \log(rfIW)</math></b>	-28.55	<b>65.10</b>	<b>68.18</b>	<b>0.00</b>	1.000	<b>0.19</b>	1.00	18	4
Ocmodelo 2b	0.72	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * \log(rfIW))$	-28.60	65.21	68.29	0.11	0.946	0.18	1.06	18	4
Ocmodelo 3	0.72	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c) + d * \log(rfIW) + e * rfID2$	-28.55	67.10	72.10	3.92	0.141	0.03	7.11	18	5
Ocmodelo 3b	0.72	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * \log(rfIW)) + e * rfID2$	-28.55	67.11	72.11	3.93	0.140	0.03	7.15	18	5
Ocmodelo 4	0.76	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c) + d * \log(rfIW) + f * rfID$	-27.20	64.41	69.41	1.23	0.540	0.10	1.85	18	5
Ocmodelo 4b	0.75	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * \log(rfIW)) + f * rfID$	-27.62	65.23	70.23	2.05	0.358	0.07	2.79	18	5
Ocmodelo 5	0.45	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * XLp)$	-34.33	76.66	79.74	11.56	0.003	0.00	323.76	18	4
Ocmodelo 5b	0.72	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * XLp) + e * \log(rfIW)$	-28.34	66.69	71.69	3.51	0.173	0.03	5.79	18	5
Ocmodelo 5c	0.73	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * XLp) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-26.26	68.63	76.27	8.09	0.018	0.00	57.10	18	6
Ocmodelo 5b2	0.76	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * \log(rfIW) + f * XLp) + e * rfID$	-28.32	67.23	74.87	6.69	0.035	0.01	28.35	18	6
Ocmodelo 6	0.49	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * XNs)$	-33.76	75.52	78.60	10.42	0.005	0.00	183.09	18	4
Ocmodelo 6b	0.74	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * XNs) + e * \log(rfIW)$	-27.88	65.76	70.76	2.58	0.275	0.05	3.64	18	5
Ocmodelo 6c	0.75	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * XNs) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-27.62	67.25	74.89	6.71	0.035	0.01	28.64	18	6
Ocmodelo 7	0.47	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * Xom)$	-34.02	76.03	79.11	10.93	0.004	0.00	236.28	18	4
Ocmodelo 7b	0.72	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * Xom) + e * \log(rfIW)$	-28.52	67.04	72.04	3.86	0.145	0.03	6.90	18	5
Ocmodelo 7C	0.72	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * Xom) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-28.52	69.04	76.68	8.50	0.014	0.00	70.09	18	6
Ocmodelo 8	0.52	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * Xob)$	-33.17	74.34	77.42	9.24	0.010	0.00	101.49	18	4
Ocmodelo 8b	0.76	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * Xob) + e * \log(rfIW)$	-27.38	64.76	69.76	1.58	0.453	0.09	2.21	18	5
Ocmodelo 8c	0.76	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * Xob) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-27.33	66.66	74.30	6.12	0.047	0.01	21.32	18	6
Ocmodelo 8d	0.81	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * \log(rfIW) + f * Xob) + e * rfID$	-25.13	62.25	69.89	1.71	0.425	0.08	2.35	18	6
Ocmodelo 8d1	0.80	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * \log(rfIW) + f * Xob) + e * rfID$	-25.77	63.54	71.18	3.00	0.223	0.04	4.48	18	6
Ocmodelo 9	0.46	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * XPp)$	-34.25	76.51	79.59	11.41	0.003	0.00	300.37	18	4
Ocmodelo 9b	0.72	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * XPp) + e * \log(rfIW)$	-28.55	67.10	72.10	3.92	0.141	0.03	7.11	18	5
Ocmodelo 9c	0.72	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * XPp) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-28.54	69.09	76.73	8.55	0.014	0.00	71.86	18	6

**Tabla 7:** Modelos basados en el modelo logístico generalizado de Ricker (1954) para analizar la dinámica poblacional de *Oryzomys melanotis* en los sitios de selva mediana. La nomenclatura viene explicada en la clave al inicio de esta sección.

Modelo	R <sup>2</sup>	Ecuación modelada	logLik	AIC	AICc	ΔAICc	exp(Δ)	Wi	Rel(wi)	n	K
Ommodelo 1	0.32	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c )	-31.66	69.33	71.04	3.69	0.158	0.05	6.32	18	3
Ommodelo 2	0.50	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c )+ d * log(rfIW)	-28.97	65.94	69.02	1.66	0.436	0.12	2.29	18	4
Ommodelo 2b	0.55	<b>Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d * log(rfIW))</b>	-28.14	<b>64.28</b>	<b>67.36</b>	0.00	1.000	<b>0.28</b>	1.00	18	4
Ommodelo 3	0.55	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c )+ d * log(rfIW) + e * rfID2	-28.11	66.22	71.22	3.86	0.145	0.04	6.90	18	5
Ommodelo 3b	0.61	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d * log(rfIW) )+ e * rfID2	-27.05	64.09	69.09	1.73	0.420	0.12	2.38	18	5
Ommodelo 4	0.55	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c )+ d * log(rfIW) + f * rfID	-28.20	66.40	71.40	4.04	0.132	0.04	7.55	18	5
Ommodelo 4b	0.59	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d * log(rfIW) ) + f * rfID	-27.27	64.54	69.54	2.18	0.336	0.10	2.98	18	5
Ommodelo 4b1	0.64	Rom ~ b - exp(a * Xom + c + d * log(rfIW) ) + f * rfID	-26.24	64.48	72.12	4.76	0.093	0.03	10.80	18	6
Ommodelo 5	0.36	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d* XLP)	-31.24	70.48	73.56	6.20	0.045	0.01	22.20	18	4
Ommodelo 5b	0.50	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d* XLP) + e * log(rfIW)	-28.95	67.91	72.91	5.55	0.062	0.02	16.06	18	5
Ommodelo 5c	0.55	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d* XLP) + e * log(rfIW) +f*rfID2	-28.11	68.22	75.86	8.50	0.014	0.00	70.09	18	6
Ommodelo 5c3	0.69	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d* XLP + e * log(rfIW))+f*rfID	-27.97	63.88	71.52	4.16	0.125	0.04	8.00	18	6
Ommodelo 6	0.32	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d* XNs)	-31.66	71.33	74.41	7.05	0.029	0.01	33.95	18	4
Ommodelo 6b	0.50	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d* XNs) + e * log(rfIW)	-28.97	67.93	72.93	5.57	0.062	0.02	16.22	18	5
Ommodelo 6c	0.56	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d* XNs) + e * log(rfIW)+f*rfID2	-27.83	67.66	75.30	7.94	0.019	0.01	52.97	18	6
Ommodelo 7	0.36	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d* Xom)	-31.18	70.36	73.44	6.08	0.048	0.01	20.91	18	4
Ommodelo 7b	0.50	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d* Xom) + e * log(rfIW)	-28.96	67.92	72.92	5.56	0.062	0.02	16.14	18	5
Ommodelo 7C	0.55	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d* Xom) + e * log(rfIW)+f*rfID2	-28.10	68.20	75.84	8.48	0.014	0.00	69.39	18	6
Ommodelo 8	0.35	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d* Xob)	-31.35	70.70	73.78	6.42	0.040	0.01	24.78	18	4
Ommodelo 8b	0.53	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d* Xob) + e * log(rfIW)	-28.41	66.82	71.82	4.46	0.107	0.03	9.31	18	5
Ommodelo 8c	0.61	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d* Xob) + e * log(rfIW)+f*rfID2	-26.84	65.68	73.32	5.96	0.051	0.01	19.68	18	6
Ommodelo 9	0.35	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d* XPp)	-31.35	70.70	73.78	6.42	0.040	0.01	24.78	18	4
Ommodelo 9b	0.50	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d* XPp) + e * log(rfIW)	-28.97	67.93	72.93	5.57	0.062	0.02	16.22	18	5
Ommodelo 9c	0.56	Rom ~ 4 - exp(a * Xom + c + d* XPp) + e * log(rfIW)+f*rfID2	-28.08	68.17	75.81	8.45	0.015	0.00	68.36	18	6

**Tabla 8:** Modelos basados en el modelo logístico generalizado de Ricker (1954) para analizar la dinámica poblacional de *Osgoodomys banderanus* en los sitios de selva mediana. La nomenclatura viene explicada en la clave al inicio de esta sección.

Modelo	R <sup>2</sup>	Ecuación modelada	logLik	AIC	AICc	ΔAICc	exp(Δ)	wi	Rel(wi)	n	K
Obmodelo 1	0.34	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c)$	-10.67	27.22	28.93	8.67	0.013	0.01	76.22	18	3
Obmodelo 2	0.67	<b><math>R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c) + d * \log(rfIW)</math></b>	-4.60	<b>17.19</b>	<b>20.27</b>	0.00	1.000	<b>0.57</b>	1.00	18	4
Obmodelo 2b	0.67	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * \log(rfIW))$	-4.53	19.06	24.06	3.79	0.150	0.09	6.66	18	5
Obmodelo 3	0.69	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c) + d * \log(rfIW) + e * rfID2$	-4.35	20.71	28.35	8.08	0.018	0.01	56.81	18	6
Obmodelo 3b	0.69	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * \log(rfIW)) + e * rfID2$	-4.27	20.53	28.17	7.90	0.019	0.01	51.92	18	6
Obmodelo 4	0.70	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c) + d * \log(rfIW) + f * rfID$	-3.99	17.98	22.98	2.71	0.258	0.15	3.88	18	5
Obmodelo 4b	0.70	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * \log(rfIW)) + f * rfID$	-3.96	19.92	27.56	7.29	0.026	0.01	38.27	18	6
Obmodelo 5	0.41	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{Lp})$	-9.69	29.39	34.39	14.12	0.001	0.00	1166.24	18	5
Obmodelo 5b	0.69	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{Lp}) + e * \log(rfIW)$	-4.13	20.26	27.90	7.63	0.022	0.01	45.36	18	6
Obmodelo 5c	0.70	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{Lp}) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-3.91	21.82	33.02	12.75	0.002	0.00	587.89	18	7
Obmodelo 6	0.35	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{Ns})$	-10.45	30.90	35.90	15.63	0.000	0.00	2481.30	18	5
Obmodelo 6b	0.67	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{Ns}) + e * \log(rfIW)$	-4.58	21.16	28.80	8.53	0.014	0.01	71.15	18	6
Obmodelo 6c	0.68	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{Ns}) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-4.34	20.69	28.33	8.06	0.018	0.01	56.25	18	6
Obmodelo 7	0.42	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{Ob})$	-9.51	29.02	34.02	13.75	0.001	0.00	969.27	18	5
Obmodelo 7b	0.71	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{Ob}) + e * \log(rfIW)$	-3.73	19.47	27.11	6.84	0.033	0.02	30.56	18	6
Obmodelo 7C	0.76	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{Ob}) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-2.17	18.34	29.54	9.27	0.010	0.01	103.19	18	7
Obmodelo 8	0.35	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{om})$	-10.40	28.80	31.88	11.61	0.003	0.00	331.96	18	4
Obmodelo 8b	0.70	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{om}) + e * \log(rfIW)$	-3.94	19.89	27.53	7.26	0.027	0.02	37.70	18	6
Obmodelo 8c	0.73	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{om}) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-2.94	19.87	31.07	10.80	0.005	0.00	221.75	18	7
Obmodelo 9	0.49	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{Pp})$	-8.39	26.77	31.77	11.50	0.003	0.00	314.67	18	5
Obmodelo 9b	0.72	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{Pp}) + e * \log(rfIW)$	-2.51	18.13	29.33	9.06	0.011	0.01	92.90	18	7
Obmodelo 9b1	0.73	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{Pp}) + e * \log(rfIW)$	-3.06	17.77	25.41	5.14	0.077	0.04	13.06	18	6
Obmodelo 9c	0.74	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{Pp}) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-2.88	19.01	26.65	6.38	0.041	0.02	24.28	18	6
Obmodelo 10	0.49	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{Ns} + e * X_{Pp})$	-8.32	28.63	36.27	16.00	0.000	0.00	2980.12	18	6
Obmodelo 10b	0.72	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{Ns} + e * X_{Pp}) + f * \log(rfIW)$	-2.97	19.93	31.13	10.86	0.004	0.00	228.50	18	7
Obmodelo 10b1	0.74	$R_{Ob} \sim b - \exp(a * X_{Ob} + c + d * X_{Ns} + e * X_{Pp}) + f * \log(rfIW)$	-2.82	19.63	30.83	10.56	0.005	0.00	196.67	18	7

**Tabla 9:** Modelos basados en el modelo logístico generalizado de Ricker (1954) para analizar la dinámica poblacional de *Peromyscus perfulvus* en los sitios de selva mediana. La nomenclatura viene explicada en la clave de esta sección.

Modelo	R <sup>2</sup>	Ecuación modelada	logLik	AIC	AICc	ΔAICc	exp(Δ)	wi	Rel(wi)	n	K
Ppmodelo 1	0.49	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c)$	-19.21	46.43	49.51	2.29	0.318	0.07	3.14	18	4
Ppmodelo 2	0.56	<b><math>RPp \sim b - \exp(a * XPp + c) + d * \log(rfIW)</math></b>	-18.07	<b>44.14</b>	<b>47.22</b>	0.00	1.000	<b>0.22</b>	1.00	18	4
Ppmodelo 2b	0.54	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * \log(rfIW))$	-18.52	45.03	48.11	0.89	0.641	0.14	1.56	18	4
Ppmodelo 3	0.67	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c) + d * \log(rfIW) + e * rfID2$	-15.58	43.15	50.79	3.57	0.168	0.04	5.96	18	6
Ppmodelo 3b	0.68	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * \log(rfIW)) + e * rfID2$	-15.44	42.88	50.52	3.30	0.192	0.04	5.21	18	6
Ppmodelo 4	0.60	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c) + d * \log(rfIW) + f * rfID$	-17.27	46.41	54.05	6.83	0.033	0.01	30.41	18	6
Ppmodelo 4b	0.60	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * \log(rfIW)) + f * rfID$	-17.27	46.53	54.17	6.95	0.031	0.01	32.29	18	6
Ppmodelo 5	0.50	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * XLP)$	-19.12	48.25	53.25	6.03	0.049	0.01	20.42	18	5
Ppmodelo 5b	0.56	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * XLP) + e * \log(rfIW)$	-18.02	48.04	55.68	8.46	0.015	0.00	68.70	18	6
Ppmodelo 5c	0.67	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * XLP) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-15.59	45.15	56.35	9.13	0.010	0.00	96.21	18	7
Ppmodelo 6	0.50	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * XNs)$	-19.07	48.14	53.14	5.92	0.052	0.01	19.33	18	5
Ppmodelo 6b	0.57	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * XNs) + e * \log(rfIW)$	-17.85	47.71	55.35	8.13	0.017	0.00	58.25	18	6
Ppmodelo 6c	0.67	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * XNs) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-15.57	45.14	56.34	9.12	0.010	0.00	95.73	18	7
Ppmodelo 7	0.52	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * Xoc)$	-18.75	47.49	52.49	5.27	0.072	0.02	13.96	18	5
Ppmodelo 7b	0.59	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * Xoc) + e * \log(rfIW)$	-17.51	45.02	50.02	2.80	0.246	0.06	4.06	18	5
Ppmodelo 7C	0.68	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * Xoc) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-15.26	42.51	50.15	2.93	0.231	0.05	4.33	18	6
Ppmodelo 8	0.49	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * Xom)$	-19.25	46.50	49.58	2.36	0.307	0.07	3.25	18	4
Ppmodelo 8b	0.57	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * Xom) + e * \log(rfIW)$	-17.84	45.68	50.68	3.46	0.177	0.04	5.65	18	5
Ppmodelo 8c	0.67	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * Xom) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-15.57	43.13	50.77	3.55	0.170	0.04	5.90	18	6
Ppmodelo 9	0.47	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * Xob)$	-19.60	47.20	50.28	3.06	0.217	0.05	4.62	18	4
Ppmodelo 9b	0.56	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * Xob) + e * \log(rfIW)$	-18.03	46.05	51.05	3.83	0.147	0.03	6.80	18	5
Ppmodelo 9c	0.67	$RPp \sim b - \exp(a * XPp + c + d * Xob) + e * \log(rfIW) + f * rfID2$	-15.49	42.98	50.62	3.40	0.183	0.04	5.47	18	6
Ppmodelo 10	0.50	$RPp \sim b - \exp(a * XOb + c + d * XNs + e * Xob)$	-19.14	48.28	53.28	6.06	0.048	0.01	20.73	18	5
Ppmodelo 10b	0.59	$RPp \sim b - \exp(a * XOb + c + d * XNs + e * Xob) + f * \log(rfIW)$	-17.46	46.92	54.56	7.34	0.025	0.01	39.24	18	6
Ppmodelo 10b1	0.56	$RPp \sim b - \exp(a * XOb + c + d * XNs + e * Xob + f * \log(rfIW))$	-15.47	47.98	59.18	11.96	0.003	0.00	396.05	18	7
Ppmodelo 10c	0.67	$RPp \sim b - \exp(a * XOb + c + d * XNs + e * Xob) + f * \log(rfIW) + g * rfID2$	-17.99	44.94	52.58	5.36	0.069	0.02	14.58	18	6

**Tabla 10.** Datos comparativos de los modelos con mejor soporte por especie y tipo de vegetación (**especie**), La clasificación (**rank**), la varianza explicada por el modelo (**R<sup>2</sup>**), la (**ecuación**), los valores de la ecuación logística generalizada de Ricker (1954): el valor individual de la competencia en relación a la densidad (**a**),  $a > 1$  si la densidad aumenta la competencia y  $a < 1$  se encuentran habituados a la competencia. (**b**) la tasa reproductiva máxima, (**c**) la competencia inter-específica o el agotamiento de los recursos, (**d**) el efecto de las lluvias dentro de la temporada, junio a octubre, (**e**) el efecto de la lluvia fuera de temporada (noviembre a mayo), con la precipitación atípica de enero de 1992. **1** y **2** son la desviación logarítmica de la predicción generada  $\Sigma(Observada - predicha)/9$ , **1** para la predicción basada en la ecuación desde el primer punto (full time) y **2** es el error en la predicción de paso a paso (*one step ahead*). En estos modelos se analizaron efectos de perturbación exógena vertical y lateral (modelos b), para la dirección de la perturbación está dada por el signo del resultado, para los modelos b los signos significan lo inverso a su valor.

rank	Especie	R <sup>2</sup>	Ecuación	a	b	c	d	e	1	2
1	<i>L. pictus</i> selva baja	0.83	$RLpT \sim 7 - \exp(a * XLpT + c) + d * \log(rfIW) + e * rfID2$	0.1	7.0	1.7	0.5	0.0	0.76	0.75
2	<i>L. pictus</i> selva baja	0.81	$RLpT \sim 7 - \exp(a * XLpT + c + d * \log(rfIW)) + e * rfID2$	0.1	7.0	1.5	-0.1	0.0	-0.02	-0.04
1	<i>L. pictus</i> s. mediana*	0.64	$RLpT \sim 1.2 - \exp(a * XLpT + c + d * \log(rfIW))$	0.9	1.2	-3.9	-0.2		-1.31	-1.40
2	<i>L. pictus</i> s. mediana*	0.69	$RLpT \sim 1.2 - \exp(a * XLpT + c) + d * \log(rfIW)$	0.5	1.2	-1.5	0.2		-2.05	-2.09
1	<i>N. sumichrasti</i> *	0.66	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c) + d * \log(rfIW)$	0.3	2.0	0.9	0.4		-0.03	-0.13
2	<i>N. sumichrasti</i> *	0.74	$RNsT \sim 2 - \exp(a * XNsT + c + d * Xom) + e * \log(rfIW)$	0.4	2.0	0.6	-0.1	0.3	0.10	0.05
1	<i>O. couesi</i>	0.72	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c) + d * \log(rfIW)$	0.0	6.0	3.2	3.3		0.28	0.24
2	<i>O. couesi</i>	0.72	$ROc \sim 6 - \exp(a * XOc + c + d * \log(rfIW))$	0.1	6.0	5.5	-0.6		0.26	0.06
1	<i>O. melanotis</i>	0.55	$Rom \sim 4 - \exp(a * Xom + c + d * \log(rfIW))$	0.2	4.0	5.1	-0.7		0.23	0.19
2	<i>O. melanotis</i>	0.50	$Rom \sim 4 - \exp(a * Xom + c) + d * \log(rfIW)$	0.0	4.0	2.8	2.1		-0.05	-0.19
1	<i>O. banderanus</i>	0.67	$ROb \sim b - \exp(a * XOb + c) + d * \log(rfIW)$	0.0	1.5	1.6	0.9		-0.02	-0.01
2	<i>O. banderanus</i>	0.70	$ROb \sim b - \exp(a * XOb + c) + d * \log(rfIW) + f * rfID$	0.1	1.5	1.6	0.9	0.0	-0.04	-0.03
1	<i>P. perfulvus</i>	0.56	$RPP \sim b - \exp(a * XPP + c) + d * \log(rfIW)$	0.1	2.0	1.4	0.8		0.25	0.18
2	<i>P. perfulvus</i>	0.54	$RPP \sim b - \exp(a * XPP + c + d * \log(rfIW))$	0.5	2.0	1.3	-0.4		0.32	0.08