



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
Iztapalapa

TÍTULO DE LA TESIS

**PATRONES DE MICRODISTRIBUCIÓN DE LOS MAMÍFEROS PEQUEÑOS EN UN BOSQUE
TEMPLADO MIXTO DEL PARQUE NACIONAL DESIERTO DE LOS LEONES**

TESIS

Que para obtener el grado de
Maestro en Biología

PRESENTA

Ivan Mijail De la Cruz Argüello
2123800879

Director de Tesis: Dra. A. Alondra Castro Campillo

México D. F.

Marzo del 2015

**La Maestría en Biología de la
Universidad Autónoma Metropolitana (UAM)
pertenece al Padrón Nacional de
Postgrados de Calidad del
Consejo Nacional de Ciencia y
Tecnología (CONACyT) de México
como programa consolidado**



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00109

Matrícula: 2123800879

PATRONES DE
MICRODISTRIBUCION DE LOS
MAMIFEROS PEQUEÑOS EN UN
BOSQUE TEMPLADO MIXTO DEL
PARQUE NACIONAL DESIERTO DE
LOS LEONES

En México, D.F., se presentaron a las 9:00 horas del día 10 del mes de marzo del año 2015 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
DR. MIGUEL ANGEL ARMELLA VILLALPANDO
DRA. ROSA MARIA GOMEZ UGALDE
DR. PABLO ARTURO SALAME MENDEZ

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretario el último, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

MAESTRO EN BIOLOGIA

DE: IVAN MIJAIL DE LA CRUZ ARGÜELLO

y de acuerdo con el artículo 78 fracción III del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

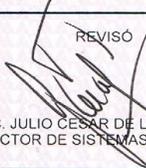
APROBAR

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.




IVAN MIJAIL DE LA CRUZ ARGÜELLO
ALUMNO

REVISÓ



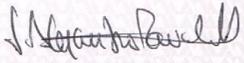
LIC. JULIO CÉSAR DE LARA ISASSI
DIRECTOR DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS



DRA. EDITH PONCE ALQUICIRA

PRESIDENTE



DR. JOSE ALEJANDRO ZAVALA HURTADO

VOCAL



DR. MIGUEL ANGEL ARMELLA VILLALPANDO

VOCAL



DRA. ROSA MARIA GOMEZ UGALDE

SECRETARIO



DR. PABLO ARTURO SALAME MENDEZ

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis la dedico a papá y mamá; esos seres extraordinarios que siempre han apoyado mis ideas, locuras, ilusiones y metas incondicionalmente. Sin duda, su amor y apoyo en todos los sentidos fue esencial para que terminara este trabajo de tesis. Son mi principal inspiración para ser un mejor ser humano, una mejor persona y un mejor profesional.

A mi hermano mayor, Irving Pavel De la Cruz Argüello, gracias por todo lo que has hecho por mí. Eres un gran ejemplo para mí. A mi hermano “el mediano” Fabián Bladimir De la Cruz Argüello. A los dos, por su amor y todos los grandes momentos que hemos vivido. Somos los “tres decadentes” De la Cruz.

A la Dra. A. Alondra Castro Campillo, gracias por querer ser parte de mi formación como biólogo y persona, por aceptar ser mi asesora desde el servicio social y directora de esta tesis de Maestría. Por sus comentarios, consejos, atención, amistad y confianza que ha depositado en mí y en esta tesis. Reconozco totalmente el apoyo y tiempo que otorgó para que este trabajo saliera adelante.

Al Dr. P. Arturo Salame Méndez, le agradezco por sus acertados comentarios, aportaciones y observaciones a este trabajo, así como sus consejos para ser un mejor profesional, también, por la confianza y amistad que me ha brindado.

Al Dr. J. Alejandro Zavala Hurtado, por el tiempo y apoyo que me dedicó; por sus comentarios, aportaciones y sugerencias a este trabajo, por su asesoría.

A la Universidad Autónoma Metropolitana (UAM). Mi casa abierta al tiempo.

Al excelente “Dream Team” y ahora amigos del Laboratorio de Mamíferos y la Colección de Mamíferos de la UAM-I; biólogos Juan Patiño Ortega, Claudia Peralta Juárez y Alejandro Cruz, chicos gracias por todo su apoyo y alegrías, ustedes son parte de este trabajo, nuestro esfuerzo esta reflejado en este escrito. Enormes días vividos en el PNDL con ustedes, hasta la cascabel voy a extrañar.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) de México por la beca otorgada como becario Nacional para realizar mis estudios de Maestría y manutención.

A mis sinodales; Dr. M. Ángel Armella Villalpando y la Dra. R. María Ugalde por sus acertados comentarios y sugerencias que permitieron hacer de esta tesis un mejor escrito.

A mis amigos, por hacer mi Maestría más divertida.

A todos los que directa o indirectamente ayudaron a que este trabajo fuese hecho, alumnos, compañeros, amigos y otras instituciones gubernamentales (guardias forestales del PNDL, CORENA).

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	4
1. INTRODUCCIÓN	7
2. ANTECEDENTES	10
3. JUSTIFICACIÓN	16
4. OBJETIVOS	19
5. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	20
6. HIPÓTESIS	21
7. MATERIALES Y MÉTODOS	23
7.1. Trabajo de gabinete.....	23
7.2. Trabajo en campo.....	24
7.2.1. Área de estudio.....	24
7.2.2. Ubicación del sitio para establecer el cuadrante.....	27
7.2.3. Caracterización del microhábitat.....	29
7.2.4. Captura de micromamíferos y registro de datos.....	36
7.3. Análisis de datos.....	38
7.3.1. Establecimiento de zonas de calidad.....	38
7.3.2. Determinación de los patrones de distribución mediante estadística espacial.....	42
7.3.3. Influencia de las variables ambientales del microhábitat en la presencia de las especies y grupos por edad y sexo.....	50
8. RESULTADOS	53
8.1. Caracterización del microhábitat por zonas de calidad.....	53
8.1.1. Comportamiento de las 22 variables del microhábitat entre temporadas pluviales.....	55
8.2. Validación de las zonas de calidad y heterogeneidad del hábitat.....	57
8.3. Variables que más contribuyeron a la clasificación de las zonas de calidad.....	61
8.4. Comparación de la heterogeneidad del microhábitat entre épocas.....	65
8.5. Descripción de las tres zonas de calidad dentro del cuadrante.....	69
8.6. Captura de micromamíferos.....	78
8.6.1. Captura y comentarios sobre las poblaciones de los <i>Peromyscus</i>	78
8.7. Patrones univariados de microdistribución.....	88
8.8. Patrones de microdistribución en la época seca.....	89
8.8.1.a. Microdistribución en <i>Peromyscus difficilis</i>	89
8.8.1.b. Microdistribución en <i>Peromyscus melanotis</i>	93
8.8.2. Microdistribución en Lluvias.....	97
8.8.2.a. Microdistribución en <i>Peromyscus difficilis</i>	97
8.8.2.b. Microdistribución en <i>Peromyscus melanotis</i>	100
8.9. Patrones de distribución espacial de <i>Peromyscus</i> reproductivamente activos en el microhábitat.....	104
9. Patrones bivariados de asociación espacial entre la calidad del microhábitat y los grupos de <i>Peromyscus</i>	109
9.1. Patrones de atracción o rechazo entre <i>Peromyscus difficilis</i> y la calidad del microhábitat en la época de secas.....	110
9.2. Patrones de atracción o rechazo entre <i>Peromyscus melanotis</i> y la calidad del microhábitat en la época de secas.....	114
9.3. Patrones de atracción o rechazo entre <i>Peromyscus difficilis</i> y la calidad del microhábitat en la época de lluvias.....	119
9.4. Patrones de atracción o rechazo entre <i>Peromyscus melanotis</i> y la calidad del microhábitat en la época de lluvias.....	126
9.5. Patrones de atracción o rechazo para el tipo de calidad del microhábitat en adultos reproductivos de <i>Peromyscus difficilis</i> , de acuerdo con las épocas seca y lluviosa.....	133
9.6. Patrones de atracción o rechazo para el tipo de calidad del microhábitat en adultos reproductivos de <i>Peromyscus melanotis</i> , de acuerdo con las épocas seca y lluviosa.....	137

9.7. Patrones de atracción o rechazo dentro y entre los grupos de <i>Peromyscus difficilis</i> y <i>P. melanotis</i>, de acuerdo con la época pluvial.	142
9.7.1. Patrones de atracción o rechazo intraespecíficos en los grupos de <i>Peromyscus difficilis</i> y de <i>P. melanotis</i> en la época seca.	158
9.7.2. Patrones de atracción o rechazo interspecíficos en los grupos de <i>Peromyscus difficilis</i> con los de <i>P. melanotis</i> durante la época seca.	162
9.7.3. Patrones de atracción o rechazo intraespecíficos en los grupos de <i>Peromyscus difficilis</i> y de <i>P. melanotis</i> en la época de lluvias.	165
9.7.4. Patrones de atracción o rechazo interspecíficos en los grupos de <i>Peromyscus difficilis</i> con los de <i>P. melanotis</i> durante la época lluviosa.	171
9.8. Variables asociadas con los patrones de distribución de los <i>Peromyscus</i> en el bosque de coníferas y latifoliadas del PNDL.	175
9.8.1. Variables del microhábitat que explican y predicen mejor la presencia de <i>Peromyscus difficilis</i> en las épocas pluviales.	182
9.8.2. Variables del microhábitat que explican y predicen mejor la presencia de <i>Peromyscus melanotis</i> en las épocas pluviales.	188
10. DISCUSIÓN	196
10.1. Breve análisis de la elección del microhábitat como escala espacial de evaluación y su dinámica temporal en la zona de estudio.	196
10.2. Análisis de las capturas de los micromamíferos.	198
10.3. Patrones de distribución univariados, bivariados y su relación con el microhábitat.	205
11. CONCLUSIONES	228
12. LITERATURA CITADA	232
13. ANEXOS	247
Anexo I.	247
Anexo II.	251
Anexo III.	253
Anexo IV.	254
Anexo V.	256

Índice de Cuadros

Cuadro	Página
Cuadro 1. Variables consideradas para medir la estructura horizontal y vertical del microhábitat en cada estación de muestreo.....	31
Cuadro 2. Pruebas de normalidad (NOR) para 22 variables (VAR) del microhábitat y comparaciones (COM) para sus valores promedio alcanzados entre la época seca (SEC) y la lluviosa (LLU), respectivamente, mediante métodos paramétricos (Kolmogorov-Smirnov; t de Student para dos muestras) y no paramétricos (Wilcoxon). En itálicas ($\alpha \geq 0.05$) valores que no rechazan la normalidad, o que no indican diferencias significativas entre las dos épocas. Abreviaturas como en el Cuadro.....	55
Cuadro 3. Porcentajes de clasificación correcta (% CC) para las 120 estaciones de muestreo arregladas <i>a priori</i> en tres zonas de calidad (C1-3), dentro de la época de secas (A) y de lluvias (B), respectivamente, de acuerdo con 24 variables del microhábitat. Se muestra el número original de estaciones de muestreo asignadas a cada zona (nEM), el número de las mismas erróneamente clasificadas (EME) y el identificador de éstas (IDEM).....	60
Cuadro 4. Importancia relativa de las 24 variables (VAR) indicadoras del microhábitat en las dos funciones discriminantes (F1-2) para sendas épocas pluviales. En rojo se remarcan las que más aportaron a construir la calidad del microhábitat dentro de cada función y época, entre las tres zonas de calidad. Las variables con las iniciales "ES" fueron estandarizadas con media = 0 y desviación estándar = 1.....	64
Cuadro 5. Pruebas de χ^2 para estimar si las diferencias entre el número de localidades de muestreo, integradas en cada una de tres zonas de calidad (C1-3) del microhábitat, fueron significativas entre las dos épocas del régimen pluvial analizadas. Los signos indican la dirección de la diferencia entre las zonas; en rojo se señala si ésta fue significativa a un nivel de $\alpha \leq 0.05$	66
Cuadro 6. Número de ejemplares del género <i>Peromyscus</i> , conforme a su sexo y edad, capturados en un bosque de coníferas con latifoliadas en el Parque Nacional Desierto de los Leones, a lo largo de las dos temporadas del régimen pluvial.....	78
Cuadro 7. Comportamiento de las condiciones climáticas (precipitación y temperatura) y el número de <i>Peromyscus</i> capturados en estado reproductivo activo, arreglados por especie y sexo. Se muestra la proporción mensual y total entre los sexos (Machos, M:Hembras, H).....	81
Cuadro 8. Recapturas de las dos especies de <i>Peromyscus</i> con base en la época pluvial y el tipo de individuo (edad, sexo y estado reproductivo) en las tres zonas de calidad del microhábitat (C1-3).....	142
Cuadro 9. Cercanía intraespecífica de ejemplares en ambas especies de <i>Peromyscus</i> durante la captura, de acuerdo con su categoría (sexo edad, estado reproductivo) en ambas épocas y dentro de las tres calidades del microhábitat.....	149
Cuadro 10. Incidencia de combinaciones y casos en los posibles pares intraespecíficos dentro de <i>P. difficilis</i> y de <i>P. melanotis</i> , ocurridos en una misma estación de muestreo durante las dos épocas pluviales y dentro del tipo de calidad del microhábitat (C1-C3) analizados.....	153
Cuadro 11. Incidencia de combinaciones y casos en los posibles pares interespecíficos (mixtos) entre <i>Peromyscus difficilis</i> y <i>P. melanotis</i> , ocurridos en una misma estación de muestreo durante las dos épocas pluviales y dentro del tipo de calidad del microhábitat (C1-C3) analizados.....	157
Cuadro 12. Cargas o puntajes (C) para las variables del microhábitat (VAR) seleccionadas que más pesaron en la ordenación de los componentes principales (CP) que resultaron significativos en el análisis de los MLGs, durante las dos estaciones pluviales. El porcentaje de varianza explicada por cada CP se muestra entre paréntesis. Las cargas o puntajes de las variables se remarcan en rojo para hacer notar su importancia en cada CP.....	178
Cuadro 13. Modelos Lineales Generalizados en dos temporadas del régimen pluvial (SECAS y LLUVIAS) para cada uno de los grupos de <i>P. difficilis</i> y los Componentes Principales (CP) que resultaron más significativos. Para todos los casos, hubo un grado de libertad. Se muestran el valor del criterio de información de Akaike (CIA) y la probabilidad (P) del modelo. Los guiones (--) indican que no se realizó el análisis por insuficiencia o ausencia de ejemplares; snp, sin patrón.....	182
Cuadro 14. Modelos Lineales Generalizados en dos temporadas del régimen pluvial (SECAS y LLUVIAS) para cada uno de los grupos de <i>P. melanotis</i> y los Componentes Principales (CP) que resultaron más significativos. Para todos los casos, hubo un grado de libertad. Se muestran el valor del criterio de información de Akaike (CIA) y la probabilidad (P) del modelo. Los guiones (--) indican que no se realizó el análisis por insuficiencia o ausencia de ejemplares; snp, sin patrón.....	188

Índice de Figuras

Figura	Página
Figura 1. Ubicación del Parque Nacional Desierto de los Leones. Fuente: SMA 2004.....	25
Figura 2. Cuadrante de muestreo (2 475 m ² de superficie) con el sistema de coordenadas, el cual representa una unidad ambiental. Los cuadros y el área de influencia miden 5x5 m.....	28
Figura 3. Metodología diseñada para medir las 24 variables del microhábitat y de la vegetación en la zona de influencia de las 120 estaciones de muestreo dentro del cuadrante.....	34
Figura 4. Patrones de distribución espacial en el microhábitat. Fuente: Modificado de Rozas y Camarero 2005.....	44
Figura 5. Agrupación y distribución espacial de las 120 estaciones de muestreo en el cuadrante por zonas de calidad (C1-C3), de acuerdo con 24 variables del microhábitat registradas para las épocas de secas (A) y de lluvias (B). Las gráficas de puntos de distancia entre las estaciones fueron utilizadas para determinar las tres zonas de calidad. De menor a mayor calidad, el color rojo es la C1, el verde la C2 y el azul la C3.....	54
Figura 6. Distribución de las 120 estaciones de muestreo dentro de tres zonas de calidad (C1-3) del microhábitat, conforme a las dos primeras funciones (F1-2) de los respectivos análisis discriminantes para la época de secas (A) y de lluvias (B).....	58
Figura 7. Importancia relativa (vectores en rojo) de 24 variables indicadoras de la estructura del microhábitat en un bosque templado de coníferas y árboles latifoliados para las épocas seca (A) y lluviosa (B), respectivamente. Ver Cuadro 5.....	62
Figura 8. Cambios en la heterogeneidad y calidad del microhábitat desde la temporada de secas a la de lluvias, a partir de la integración numérica de 120 estaciones de muestreo dentro de tres zonas de calidad (C1-3).....	67
Figura 9. Condiciones microclimáticas (temperatura, T° en °C; humedad relativa, Hr, en %) por zona de calidad (C1-C3) y temporada pluvial en el cuadrante, a lo largo del muestreo. Las tres gráficas de la izquierda resumen las condiciones microclimáticas por zona de calidad. Arriba a la derecha se muestra ambas variables combinadas y abajo el promedio de sendas variables por temporada de lluvias y de secas.....	68
Figura 10. Ubicación de las madrigueras (triángulos), tocones (cuadrados) y troncos caídos (barras) en el cuadrante. Para las madrigueras se consideraron tanto entradas en el suelo (madrigueras reales, amarillo) como la presencia de troncos (posibles madrigueras, rojo) en las estaciones.....	70
Figura 11. Comportamiento promedio de cada una de las variables dentro de las tres zonas de calidad (C1-3) para las épocas de secas (A) y de lluvias (B). En los cromocódigos de cada variable, las iniciales "ES" indican que son variables estandarizadas. Ver Métodos.....	71
Figura 12. Comportamiento de la captura de <i>Peromyscus difficilis</i> y de <i>P. melanotis</i> a lo largo de 10 meses de muestreo en el PNDL, entre 2013 y 2014. Las barras y líneas azules indican las lluvias, mientras que las claras se refieren a la temporada seca.....	79
Figura 13. Captura de <i>Peromyscus</i> adultos en estado reproductivo dentro del cuadrante de estudio en el PNDL. Arriba se muestra el comportamiento de la temperatura (°C) promedio en rojo. Las barras inferiores azules indican la temporada lluviosa y la amarilla, la temporada seca.....	82
Figura 14. Ubicación mensual de las capturas de <i>Peromyscus</i> dentro del cuadrante por especie en la temporada de lluvias (azul, 2013 y 2014) y la de secas (amarillo, 2014), en el PNDL.....	85
Figura 15. Cambios en la ubicación y número de individuos en las dos especies de <i>Peromyscus</i> (Pd, <i>P. difficilis</i> ; Pm, <i>P. melanotis</i>), de acuerdo con la temporada pluvial en el cuadrante analizado dentro del PNDL. Se muestra el resumen de las proporciones entre especies y el comportamiento de la temperatura.....	86
Figura 16. Mapa con la distribución general de <i>Peromyscus difficilis</i> dentro las tres zonas de calidad del cuadrante en la época seca. Codificación; M (macho adulto), MR (macho adulto en estado reproductivo), m (macho juvenil). La H señala a una hembra adulta, HR (hembra adulta en estado reproductivo) y h (hembra juvenil). Rojo (C1), Verde (C2) y azul (C3). Ver texto.....	89
Figura 17. Patrones de microdistribución para <i>P. difficilis</i> en la época de secas, de acuerdo con la K de Ripley univariada. Patrón agregado (0 <), patrón uniforme (< 0) y dentro de los IC95% (líneas rojas); tendencias hacia uno u otro sentido pero sin rechazar la hipótesis respectiva. Ver texto.....	91
Figura 18. Mapa con la distribución general de <i>Peromyscus melanotis</i> dentro las tres zonas de calidad del cuadrante, de acuerdo con su sexo, edad y estado reproductivo en la época seca. Ver codificación de la Fig. 16 y texto.....	93
Figura 19. Patrones de microdistribución para <i>P. melanotis</i> en la época de secas, de acuerdo con la K de Ripley univariada. Ver texto y pie de la Fig. 17 para la interpretación de las gráficas.....	96
Figura 20. Mapa con la distribución general de <i>Peromyscus difficilis</i> dentro las tres zonas de calidad del cuadrante, de acuerdo con su sexo, edad y estado reproductivo, en la época lluviosa. Ver codificación de la Fig. 16 y texto.....	97
Figura 21. Patrones de microdistribución para <i>P. difficilis</i> en la época de lluvias, de acuerdo con la K de Ripley univariada. Ver texto y pie de la Fig. 17 para la interpretación de las gráficas.....	99
Figura 22. Mapa con la distribución general de <i>Peromyscus melanotis</i> dentro las tres zonas de calidad del cuadrante, de acuerdo con su sexo, edad y estado reproductivo en la época lluviosa. Ver codificación de la Fig. 16 y texto.....	100
Figura 23. Patrones de microdistribución para <i>P. melanotis</i> en la época de lluvias, de acuerdo con la K de Ripley univariada. Ver texto y pie de la Fig. 17 para la interpretación de las gráficas.....	102
Figura 24. Análisis con la K univariada de Ripley para determinar los patrones de microdistribución en machos y hembras adultos de <i>P. difficilis</i> en estado reproductivo activo, en dos épocas pluviales dentro de un bosque templado de coníferas y latifoliadas. Ver texto y pie de la Fig. 17 para la interpretación de las gráficas.....	106

Figura 25. Análisis con la K univariada de Ripley para determinar los patrones de microdistribución en machos y hembras adultos de <i>P. melanotis</i> en estado reproductivo activo, en dos épocas pluviales dentro de un bosque templado de coníferas y latifoliadas. Ver texto y pie de la Fig. 17 para la interpretación de las gráficas.....	108
Figura 26. Patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre la Especie total (A) y los Adultos totales (B) de <i>Peromyscus difficilis</i> con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-C3) en la época de secas. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Los intervalos de confianza (IC95%) corresponden a las líneas horizontales punteadas rojas y paralelas a la línea de color respectiva de las calidades y que su punto de origen es el 0. El patrón de la K Bivariada de Ripley corresponde a la línea roja solida que siempre fluctúa. Ver texto.....	111
Figura 26. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Adultos (A) y las Hembras Adultas (B) de <i>Peromyscus difficilis</i> con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-C3) en la época de secas. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	112
Figura 26. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Totales (A) y los Machos Juveniles (B) de <i>Peromyscus difficilis</i> con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-C3) en la época de secas. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	113
Figura 27. Patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre la Especie total de <i>Peromyscus melanotis</i> (A) con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-C3) en la época de secas. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	115
Figura 27. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Totales (A) y las Hembras Totales (B) de <i>Peromyscus melanotis</i> con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-C3) en la época de secas. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	116
Figura 27. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Adultos (A) y las Hembras Adultas (B) de <i>Peromyscus melanotis</i> con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-C3) en la época de secas. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	117
Figura 27. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Adultos Totales (A) y los Juveniles Totales (B) de <i>Peromyscus melanotis</i> con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-C3) en la época de secas. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	118
Figura 28. Patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre la Especie total (A) de <i>Peromyscus difficilis</i> con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	121
Figura 28. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Totales (A) y Hembras Totales (B) de <i>Peromyscus difficilis</i> con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	122
Figura 28. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Adultos (A) y Hembras Adultas (B) de <i>Peromyscus difficilis</i> con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	123
Figura 28. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Juveniles (A) y Hembras Juveniles (B) de <i>Peromyscus difficilis</i> con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	124
Figura 28. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Adultos Totales (A) y Juveniles Totales (B) de <i>Peromyscus difficilis</i> con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	125
Figura 29. Patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre la Especie total (A) de <i>Peromyscus melanotis</i> con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	128
Figura 29. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Totales (A) y las Hembras Totales (B) de <i>Peromyscus melanotis</i> con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	129
Figura 29. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Adultos (A) y las Hembras Adultas (B) de <i>Peromyscus melanotis</i> con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	130
Figura 29. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Juveniles (A) y las Hembras Juveniles (B) de <i>Peromyscus melanotis</i> con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	131
Figura 29. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Adultos Totales (A) y los Juveniles Totales (B) de <i>Peromyscus melanotis</i> con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	132
Figura 30. Patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) en Machos Activos (A) y Hembras Activas (B) de <i>Peromyscus difficilis</i> en estado reproductivo con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época seca. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Los intervalos de confianza (IC95%) corresponden a las líneas horizontales punteadas rojas y paralelas a la línea de color respectiva de las calidades y que su punto de origen es el 0. El patrón de la K Bivariada de Ripley corresponde a la línea roja solida que siempre fluctúa. Ver texto.....	134
Figura 31. Patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) en Machos Activos (A) y Hembras Activas (B) de <i>Peromyscus difficilis</i> en estado reproductivo con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto y pie de la Fig. 30 para la interpretación de las gráficas.....	136

Figura 32. Patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) en Machos Activos (A) y Hembras Activas (B) de <i>Peromyscus melanotis</i> en estado reproductivo con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época secas. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto y pie de la Fig. 30 para la interpretación de las gráficas.....	138
Figura 33. Patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) en Machos Activos (A) y Hembras Activas (B) de <i>Peromyscus melanotis</i> en estado reproductivo con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.....	141
Figura 34. Captura con la recaptura por zona de calidad de las dos especies de <i>Peromyscus</i> , durante las épocas de secas y lluvias.....	143
Figura 35. Recaptura de ambos <i>Peromyscus</i> por grupo en las dos épocas pluviales (secas y lluvias). Las barras amarillas corresponden a secas y las azules a lluvias. Codificación: Cp (Captura), Rcp (recaptura), M (machos adultos), H (hembras adultas), MR (machos reproductivos), HR (hembras reproductivas), m (machos juveniles) y h (hembras juveniles).....	145
Figura 36. Recapturas de <i>Peromyscus difficilis</i> y de <i>P. melanotis</i> , de acuerdo al tipo de individuo, dentro de cada zona de calidad del microhábitat en las dos temporadas pluviales. El comportamiento de los machos adultos (M), reproductivos (MR) y juveniles (m) esta en el inciso A. En el B, las hembras adultas (H), reproductivas (HR) y juveniles (h), mientras que en el C, se muestra el comportamiento de los machos (M) y hembras adultas (H). El inciso D muestra a los machos (MR) y hembras reproductivos (HR) y en el inciso D, a los machos (m) y hembras juveniles (h).....	147
Figura 37. Cercanía de las capturas (asociaciones), de acuerdo con el tipo de ejemplar en las dos temporadas pluviales (arriba secas y abajo lluvias) y en las calidades del microhábitat.....	150
Figura 38. Atracción (< 0) o rechazo ($0 <$) intraespecífico entre los individuos de diferente sexo y edad, tanto de <i>P. difficilis</i> (izquierda) como de <i>P. melanotis</i> (derecha) durante la época de secas. El numero entre parentesis representa la N de muestreo. En el eje de "x" se observan las distancias y en "y" los valores del patrón de la K bivariada de Ripley. Las líneas rojas punteadas y horizontales a la línea negra que se ancla en 0, son los intervalos de confianza (IC95%). La línea roja solida que fluctúa es el patrón estadístico de la K de Ripley. Ver texto.....	160
Figura 39. Atracción (< 0) o rechazo ($0 <$) interespecíficos entre individuos de <i>P. difficilis</i> (Pd) y de <i>P. melanotis</i> (Pm) de diferente sexo y edad durante la época seca. El numero entre parentesis representa la N de muestreo. Ver texto y pie de Figura 38 para la interpretación de gráficas.....	164
Figura 40. Atracción (< 0) o rechazo ($0 <$) intraespecífico entre los individuos de diferente sexo y edad, tanto de <i>P. difficilis</i> (izquierda) como de <i>P. melanotis</i> (derecha) durante la época de lluvias. El numero entre parentesis representa la N de muestreo. Ver texto y Figura 38 para la interpretación de las gráficas.....	168
Figura 41. Atracción (< 0) o rechazo ($0 <$) interespecíficos entre individuos de <i>Peromyscus difficilis</i> y de <i>P. melanotis</i> de diferente sexo y edad durante la época lluviosa. El numero entre parentesis representa la N de muestreo. Ver texto y pie de Figura 38 para la interpretación de las gráficas.....	173
Figura 42. Distribución, de acuerdo con la época pluvial, de los <i>Peromyscus</i> por sexo y edad, en las tres calidades del microhábitat, destacando troncos y madrigueras (triángulos), Los machos en amarillo y las hembras en blanco. Las madrigueras blancas son potenciales.....	175
Figura 43. Valores propios de cada nueva función, o componente principal, generada a partir de 24 variables del microhábitat, así como el porcentaje de la varianza total acumulada que explica cada CP durante las dos épocas pluviales.....	177
Figura 44. Modelos lineares generalizados (MLGs), obtenidos y esperados, que mejor explican y predicen la frecuencia de individuos totales de <i>P. difficilis</i> (SpPdTot) en un bosque templado de coníferas y latifoliadas durante las secas y lluvias con sus respectivos CP. El gráfico de los valores predichos por el MLG para la especie total en ambas épocas se observa a la derecha del modelo; en donde en el eje de "y" se menciona como "Pred Conteos". También, se muestran los MLGs de las hembras adultas (HemAdul) y de juveniles totales (JuvTOT) de <i>P. difficilis</i> durante las lluvias. Así como sus modelos predichos para cada caso (gráficas de la derecha), y con sus CP respectivos.....	187
Figura 45. MLGs, obtenidos y esperados, para secas y lluvias que mejor explican y predicen la presencia de individuos totales de <i>P. melanotis</i> (SpPmTot) en la zona de estudio. A la derecha se muestran los modelos esperados para cada caso (gráficas donde el eje de "y" se menciona como "Pred Conteos") con sus CP respectivos.....	193
Figura 46. MLGs, obtenidos y esperados, para lluvias que mejor explican y predicen la presencia de machos (MaTOT) y hembras (HeTOT) totales de <i>P. melanotis</i> en la zona de estudio. También, se presentan los MLGs de los machos (MaAdul) y hembras (HemAdul) adultos de <i>P. melanotis</i> en la zona de estudio en lluvias. A la derecha se muestran los gráficos de los valores predichos para todos los casos (gráficas donde el eje de "y" se menciona como "Pred Conteos") con sus CP respectivos.....	194
Figura 47. MLGs, obtenidos y esperados, para lluvias que mejor explican y predicen la presencia de individuos juveniles totales (JuvTOT) de <i>P. melanotis</i> en la zona de estudio; a la derecha se muestran los valores predichos con su CP respectivo. También, se muestran los MLGs para lluvias de los machos (MaJuv) y hembras juveniles (HemJuv) de <i>P. melanotis</i> en la zona de estudio con sus gráficas de los valores predichos a la derecha (gráficas donde el eje de "y" se menciona como "Pred Conteos") con los CP respectivos.....	195

RESUMEN

Se analiza la distribución ecológica de dos ratones silvestres del Género *Peromyscus* (micromamíferos) en un cuadrante de 55x45 m dentro de un bosque templado de coníferas y latifoliadas en el Parque Nacional Desierto de los Leones (PNDL). El cuadrante quedó integrado por 120 estaciones de muestreo con un área de influencia de 2.5 m². En cada una, se recabaron 24 variables ambientales por medio de adecuaciones a técnicas convencionales para describir la estructura de la vegetación (e. g., coberturas y formas de vida a cinco diferentes alturas, riqueza), además de considerar la presencia de otros elementos estables (e. g., madrigueras, troncos caídos, suelo desnudo). Las variables fueron registradas en dos períodos para determinar los cambios que ocurrieron entre las dos temporadas pluviales del año. Los datos fueron sometidos a análisis de estadística descriptiva, inferencial y multivariada para establecer tres zonas de calidad del microhábitat (C1-3), que en sí mismas representan la accesibilidad a recursos alimentarios, refugio, zonas de paso y/o a zonas para la crianza y descanso, de acuerdo a las variables que son más importantes en cada una.

Los análisis de Chi² revelaron que las tres calidades cambiaron significativamente de una época pluvial a otra, específicamente, por cuanto a la presencia, abundancia y cobertura de la vegetación de determinadas alturas. Esos cambios temporales en las condiciones ambientales (lluvias/secas) fueron determinantes en los patrones de microdistribución de las especies de micromamíferos a lo largo del año. Asimismo, con base en la K univariada y la K bivariada de Ripley, así como en análisis de Modelos Lineales Generalizados usando los componentes principales que resultaron significativos para los grupos,

se observaron diferencias entre las dos especies congénéricas, tanto en su microdistribución espacio-temporal con respecto al sexo, la edad y el estado reproductivo, como con respecto a las variables y calidades del microhábitat que les son importantes, de acuerdo con cada época pluvial.

P. difficilis muestra un patrón de microdistribución agregado, aunque a mayores distancias también tiene patrones uniformes en ambas épocas; estos patrones varían de acuerdo al sexo, edad y condición reproductiva. En cambio, para *P. melanotis* solo se observó un ligero patrón uniforme, especialmente en la época lluviosa; sin embargo, es una especie que tiende a agregarse mucho más que *P. difficilis* en ambas épocas. A diferencia de la primera, el comportamiento de los grupos de esta especie es bastante similar.

Por otro lado, tanto *P. difficilis* como *P. melanotis* tendieron a asociarse más con un tipo de calidad, dependiendo de la época pluvial y de su estado reproductivo. El uso de las calidades del microhábitat para *P. difficilis* cambia ligeramente cuando se consideran a los sexos, edades y estados reproductivos dentro de cada época, estando las hembras totales y adultas más segregadas. En *P. melanotis*, el uso del espacio cambió de una época a otra, es decir, en lluvias no permanecieron en los mismos microhábitats en los que se asociaron en secas y viceversa, pero el uso de las calidades del microhábitat no cambió cuando se consideraron a los machos y hembras, tanto adultos como juveniles, así como a los adultos reproductivos, dentro de cada época. Los datos evidencian una sincronización espacio-temporal excluyente entre las dos especies, principalmente por cuanto a explotar los recursos dentro del microhábitat C2. Esta exclusión se

amplía con la presencia de adultos reproductivos en sendas especies, desfasados entre sí de las secas (*P. difficilis*) a las lluvias (*P. melanotis*) por un mes.

Los análisis de la K bivariada de Ripley sobre los grupos (por sexo, edad y estado reproductivo), sugieren un posible cuidado uniparental hacia los jóvenes por parte, especialmente, de los machos adultos, pero también de las hembras adultas de *P. difficilis*. Además, el hecho de que tanto machos como hembras hayan mostrado asociación positiva en ambas épocas, pero también rechazo a ciertas distancias, indica que hay un espacio territorial mínimo que debe ser mantenido. Este patrón es más marcado en las hembras. En *P. melanotis*, la atracción positiva entre todos los grupos en ambas épocas, permite suponer que es una especie muy gregaria (más que *P. difficilis*) que forma grupos o familias sociales, en las cuales los cuidados parentales son compartidos por ambos progenitores.

Finalmente, se espera que la información planteada en esta tesis, deba ser tomada en cuenta para poder analizar patrones y causas del uso y selección del microhábitat por micromamíferos, tanto en estudios poblacionales como de comunidades. Se considera que la información obtenida aquí, es muy relevante para que las iniciativas sobre el mantenimiento y la conservación de los bosques templados, así como de los propios micromamíferos que los habitan, estén mejor fundamentadas.

ABSTRACT

The ecological distribution of two wild mice of the Genus *Peromyscus* is analyzed in a plot of 55x45 m, within a temperate forest of conifers and broad-leaved trees in the Parque Nacional Desierto de los Leones (PNDL, National Park Desert of the Lions). The plot was integrated by 120 sample stations with an influence area of 2.5 m². On each one, 24 environmental variables were obtained by adjustment of conventional techniques for describing vegetation structure (e. g., cover and life forms at five different heights, richness); in addition to consider the presence of other stable elements (e. g., burrows, fallen trunks, naked ground). The variables were registered in two periods to determine changes that occurred between the two pluvial times of the year. Data were analyzed with multivariate statistics in order to establish three quality zones within the microhabitat (C1-3), which by themselves represent accessibility to food resources, refuge, walkways and/or breeding and resting zones, according to the most important variables on each one.

Chi² analyses revealed significant changes within and among the three qualities from one pluvial epoch to the next, specifically, as for the plant presence, abundance and coverage at certain heights. These temporal changes in environmental conditions (rains/drought) were determinant on the microdistribution patterns of the micromammals species along the year. Moreover, based on Ripley's univariate K and bivariate K, as well as on analyses of general linear models using principal components that resulted significant, differences between the two congeneric species were observed in both their space-time microdistribution with respect to sex, age and reproductive status, and with respect

to the microhabitat variables and microhabitat qualities that were important to them, according to each pluvial period.

P. difficilis shows a clumped pattern of microdistribution, although at greater distances it also has uniform patterns in both seasons; these patterns vary according to sex, age and reproductive status. Conversely, only a light uniform pattern was observed for *P. melanotis*, especially in the rainy season; however, this is a species that tends to aggregate much more than *P. difficilis* in both seasons. Unlike the first species, the behavior the group in this species is quite similar.

On the other hand, both *P. difficilis* and *P. melanotis* tended to associate more with a type of quality, depending on the rain epoch and their reproductive status. Use of microhabitat qualities changes slightly for *P. difficilis* when sex, age and reproductive status are considered within each epoch, being total and adult females more segregated. In *P. melanotis*, use of space changed from one epoch to another; *i. e.*, during the rains it did not remain in the same microhabitats in which they were associated during drought dry, and vice versa, but the use of microhabitat qualities did not change when considering males and females, both adults and juveniles, as well as reproductive adults, within each epoch. Data shows an exclusive space-time synchronization between the two species, mainly because both exploit the resources within the C2 microhabitat. This exclusion is extended to the outdated presence of breeding adults of each species from the dry (*P. difficilis*) to the rainy season (*P. melanotis*), by a month.

Analyses of Ripley's bivariate K on groups (by sex, age and reproductive status), suggest a possible uniparental care of young, especially by adult males,

but also by adult females of *P. difficilis*. Furthermore, the fact that males and females have shown positive association in both seasons, but also rejection at certain distances, indicates that there is a minimum territorial space that must be maintained. This pattern is more pronounced in females. In *P. melanotis*, the positive attraction between all groups in both seasons, suggests that it is a very gregarious species (rather more than *P. difficilis*), forming social groups or families in which parental care is shared by both parents.

Finally, it is hoped that the information referred in this thesis, must be taken into account in order to analyze patterns and causes of microhabitat use and selection by micromammals, both in population and community studies. It is also considered that the information obtained here, is very relevant for better informed initiatives on the maintenance and conservation of temperate forests, as well as for the conservation of the small mammals that inhabit there.

PATRONES DE MICRODISTRIBUCIÓN DE LOS MAMÍFEROS PEQUEÑOS EN UN BOSQUE

TEMPLADO MIXTO DEL PARQUE NACIONAL DESIERTO DE LOS LEONES

1. INTRODUCCIÓN

Smith y Smith (2001) definen a una comunidad biológica como aquellas poblaciones de organismos que comparten el espacio (*i. e.*, ambientes) y tiempo, así como que pueden interactuar directa o indirectamente entre sí. Una comunidad puede estar formada por unas pocas especies comunes, o puede poseer una gran variedad de especies, algunas comunes y con una alta densidad poblacional, pero la mayoría serán raras y con bajas densidades poblacionales (Smith y Smith 2001, Begon *et al.* 2006). En las últimas décadas, muchos ecólogos se han enfocado en estudiar la distribución geográfica de las comunidades biológicas. Sin embargo, aun hacen falta estudios que aborden otras escalas espaciales más finas que la distribución geográfica, como la microdistribución ecológica de las comunidades y poblaciones, es decir, la forma en que ciertas condiciones en áreas específicas, afectan la ubicación (presencia o ausencia) y el arreglo espacio-temporal de las especies (Billings 1968). Particularmente en México, la información sobre la microdistribución ecológica de las especies es muy escasa. De tal manera, que es precisamente esta última escala espacial más fina, la que se aborda en este estudio, tomando como modelo a los mamíferos pequeños no voladores del Parque Nacional Desierto de los leones (PNDL).

Los mamíferos pequeños (o micromamíferos) terrestres son aquellos que tienen pesos adultos inferiores a 6 Kg, así Gaines y McClenaghan (1980) incluyen formas de hasta 5 Kg, mientras que Krebs (1999) los circunscribe a un peso adulto

de hasta 3 Kg. Para fines prácticos, en este estudio los micromamíferos no-voladores, incluyeron específicamente a la rata y los ratones silvestres, así como a las musarañas registrados (Castro-Campillo *et al.* 2008) en el PNDL.

Los micromamíferos del PNDL brindan algunas bondades como modelo de estudio. Por ejemplo, a excepción de *Cryptotis alticola* bajo protección especial, ninguna de las otra especies de micromamíferos reportadas para el parque (Castro-Campillo *et al.* 2008) se encuentra en algún estado de conservación dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2010 (DOF 2010). Otras ventajas de estudiar a los micromamíferos es que sus poblaciones pueden ser fácilmente monitoreadas para estimar su estructura (*e. g.*, proporción de sexos y grupos de edades), actividad reproductiva, supervivencia y tamaño de territorio (Mills *et al.* 1998, Barrett y Peles 1999). También por tener un ciclo de vida relativamente corto, los micromamíferos son buenos modelos para obtener conocimientos acerca de procesos sobre el uso del espacio (Barrett y Peles 1999).

Ya desde hace varios años, se han estado estudiando diversos aspectos sobre los micromamíferos del PNDL por parte del grupo de trabajo y los alumnos bajo su dirección. Los estudios han aportado conocimientos sobre su morfometría (Ramírez-Ruiz 2004), biología reproductiva (Salame-Méndez *et al.* 2003a y b, 2004a y b, 2005a y b, 2008), ecología (Morales-Medina 2010, Castro-Campillo *et al.* 2008) y ecotoxicología (Gómez-Ugalde 2005, Andrade-Herrera 2011). Sin embargo, aun faltan estudios sobre la microdistribución ecológica de los pequeños mamíferos terrestres del PNDL y, asimismo, se desconoce qué factores, tanto bióticos como abióticos, podrían estar determinándola.

Entre esos los factores, está la disponibilidad y accesibilidad de los recursos para refugio y alimento dentro del área (Krebs 1999). Aquí se hace un mayor énfasis sobre si el recurso refugio (*i. e.*, características estructurales que componen a los microhábitats, las cuales pueden brindar protección contra depredadores, así como áreas seguras para la crianza) influye sobre cómo utilizan el espacio los micromamíferos en el PNDL. Por cuanto a la vegetación que es consumida por los micromamíferos, otro trabajo sincrónico se avoca a esclarecer qué especies se encuentran en la dieta de algunos roedores (Peralta-Juárez 2015), por lo que aquí la vegetación se considera de manera general como recurso alimentario potencial.

Comprender el uso y selección del microhábitat por parte de los pequeños roedores y musarañas (micromamíferos) es relevante para tomar decisiones mejor fundamentadas para la conservación de los bosques templados y de los propios micromamíferos que los habitan. La presencia y abundancia temporal de formas de vida vegetal de diferentes alturas, así como de otros elementos más estables del sotobosque (*e. g.*, troncos caídos, hojarasca, tocones, pedregosidad) son factores importantes del microhábitat para los micromamíferos. Estos elementos, que constituyen recursos-refugio y recursos-alimentarios, tienen un patrón espacial heterogéneo, por lo que su presencia, disponibilidad y accesibilidad, pueden determinar la calidad del microhábitat y, por ende, la sobrevivencia y reproducción de los micromamíferos.

Para conocer la distribución y accesibilidad espacio-temporal de estos recursos en el PNDL, en este trabajo de tesis se decidió tipificar de manera objetiva el microhábitat en función de diferentes elementos estructurales,

considerándolos como propiedades inherentes que permitieran juzgar la calidad del hábitat para los micromamíferos. Por ello, aquí también se analizó si algunas de las características estructurales que componen a los microhábitats, así como algunos factores abióticos (*i. e.*, temperatura, humedad relativa), influyen sobre la microdistribución de micromamíferos terrestres en el bosque de pino-encino del PNDL, a lo largo de un año. Asimismo, se examinó si algunas características biológicas de las especies (edad, el sexo y estado reproductivo) estaban relacionadas con su manera de utilizar el espacio y, por ende, en cómo se distribuían.

2. ANTECEDENTES

Factores generales que determinan la distribución ecológica de las especies.

Las perturbaciones en los ambientes, generan cambios temporales (*i. e.*, diarios, mensuales, estacionales, anuales o de mayor periodo) en las condiciones ambientales que seleccionan a las especies con los atributos adecuados para adaptarse y permanecer. Las especies que no cuentan con la capacidad para adaptarse se desplazan hacia otras áreas con menores presiones selectivas (*e. g.*, disponibilidad de alimento), modificando su arreglo espacial y, por consecuencia, su microdistribución ecológica (Bell *et al.* 1991, Donker y Krebs 2011).

Stenseth (1989) menciona que la distribución ecológica de las especies en los distintos ambientes, está condicionada por las peculiaridades biológicas de cada taxón por cuanto a la consecución y uso de los recursos. Por ejemplo, la propagación espacial permite a los individuos de la mayoría de las especies establecer un espacio finito en su entorno con los recursos necesarios para su supervivencia; asimismo, el tamaño de este espacio fluctúa con los cambios en la

presencia, disponibilidad y accesibilidad de los recursos, así como con la densidad poblacional, pero, existe un espacio mínimo vital que debe ser mantenido por los individuos para persistir (Rosenzweig y Winakur 1969, Gaines y McClenaghan 1980).

Por otro lado, Linn y Batzli (2001), mencionan que la extensión y ubicación de los hábitats naturales, el cambio en los factores bióticos y abióticos (*i. e.*, altitud, características estructurales de los microhábitats, cantidad y calidad de recursos disponibles y accesibles), así como las relaciones conductuales positivas y negativas que establecen entre sí los individuos de una población (*e. g.*, selección de pareja, territorialismo) y con los de otras poblaciones (*e. g.*, depredación, competencia interespecífica), forman parte de los factores que determinan los patrones de distribución ecológica de las especies (Krebs 2009, Lomolino 2011).

Tipos de distribución ecológica poblacional.

Los patrones de distribución ecológica poblacional más comunes incluyen: (a) la distribución al azar que considera la presencia de un hábitat homogéneo, en donde los individuos no tienen ninguna tendencia a agruparse, de tal manera que pueden ocupar cualquier sitio sin ocasionar un patrón reconocible; (b) la distribución uniforme que implica una ubicación a espacios regulares (equidistantes) entre los individuos, lo que sugiere algún tipo de competencia, como por ejemplo la territorialidad y (c) la distribución agregada, o amontonada, que refleja la heterogeneidad en la ubicación de esos recursos o espacios apropiados para la colonización, por lo que entre sus causas están el uso

diferencial de recursos, la defensa contra depredadores y las estructuras sociales y familiares, así como la reproducción y la migración (Pielou 1977).

Relación estrecha entre la microdistribución de los mamíferos pequeños y la estructura del hábitat.

En particular, se han demostrado claras relaciones entre la distribución ecológica de micromamíferos terrestres y la heterogeneidad del hábitat. La escala espacial a la que los organismos perciben la heterogeneidad del hábitat, depende principalmente del tamaño corporal que estos tengan, así como de su capacidad de dispersión (Morris 1987, Smith y Smith 2001, Torre-Corominas 2004, Traba *et al.* 2009, Begon *et al.* 2006, Tarjuelo-Mostajo 2010). Por ejemplo, los micromamíferos de un hábitat de bosque templado pueden estar percibiendo y respondiendo a la heterogeneidad del ambiente a una escala espacial mucho más fina con respecto a cómo la podría estar percibiendo un mamífero de mayor tamaño (*i. e.*, un zorro), ya que dentro de ese hábitat de bosque templado, existen diferentes subdivisiones con características estructurales particulares (*e. g.*, troncos caídos, hojarasca, sotobosque), las cuales producen condiciones específicas (*e. g.*, temperatura, humedad relativa y luminosidad) a una escala menor (Smith y Smith 2001). Estas subdivisiones del hábitat pueden ser reconocidas por los micromamíferos de distintas especies y utilizadas en sus actividades diarias.

Por lo tanto, en este estudio se considera al microhábitat como aquellas partes o subdivisiones del hábitat general (*i. e.*, bosque templado) que son percibidas y utilizadas diariamente por una especie determinada de

micromamífero. La respuesta de los micromamíferos a la escala del microhábitat, depende del grado de especialización que tengan para el uso del hábitat y de sus recursos (Seamon y Adler 1996, Morris 2003, Torre-Corominas 2004). Como ejemplo de dos microhábitats distintos en el bosque, se podría considerar la cantidad de vegetación arbustiva que discrimina y utiliza preferencialmente la musaraña *Sorex saussurei* (Hall y Dalquest 1963, Malmquist 1985), mientras que *Peromyscus difficilis* es más frecuente en zonas pedregosas (Galindo-Leal y Krebs 1997). Estos dos micromamíferos, ocupan nichos diferentes ligados a ser musaraña y ratón de campo, respectivamente.

La influencia del sexo y la actividad reproductiva de los mamíferos pequeños sobre el uso del espacio.

Se ha observado que en algunas especies de micromamíferos, los machos no realizan ninguna inversión parental, al margen del propio apareamiento, mientras que los mayores costos de la reproducción corren a cargo de las hembras; es decir, que el recurso delimitante para la microdistribución de los machos son las hembras y, a su vez, la microdistribución de las hembras está regida por las características estructurales del hábitat en términos de disponibilidad de lugares para construir madrigueras que les permitan criar a los juveniles, protegerse de los depredadores y evitar la competencia intra e interespecifica. (Gaines y McClenaghan 1980, Ostfeld 1985, Mackin Rogalska *et al.* 1986, Longland y Price 1991, De la Fuente-Alcántara 1992, Krebs y Davies 1993, Lagos *et al.* 1995, Galindo-Leal y Krebs 1997, Mendel y Vieira 2003, Castro-Campillo *com. pers.* 2012). Gaines y McClenaghan (1980) mencionan que la

distribución de los individuos también puede cambiar durante los periodos de actividad reproductiva. Cabe resaltar que antes de este trabajo, no se tenía información apropiada para corroborar o no estos patrones entre los micromamíferos del PNDL.

En cambio, lo que se tiene para algunos de los micromamíferos del PNDL, son los estudios sobre la fisiología reproductiva testicular con dos especies de *Peromyscus* en el PNDL (Salame-Méndez *et al.* 2004, Salame-Méndez *et al.* 2005, Altamirano-León 2001, Vergara-Huerta 2009). Estos estudios indican mayor concentración de testosterona intratesticular en el verano para los machos de *P. melanotis*, mientras que los de *P. difficilis* presentan mayor concentración a finales de la primavera y principios del verano. Estos datos se correlacionan de manera positiva con evidencias obtenidas sobre la condición gestante y/o lactante de las hembras en el mismo sitio. Por ende, se ha demostrado que existe una superposición del periodo reproductivo entre ambas especies durante el verano, la cual parece estar asociada con las lluvias estivales que desencadenan las etapas fenológicas más productivas en la mayoría de las plantas de la vegetación (*i. e.*, reverdecimiento, floración y fructificación, Morales-Medina 2010).

La ingesta de nitrógeno contenido en las plantas por los micromamíferos durante el verano en el PNDL (Mattson 1980, Vergara-Huerta 2009), posiblemente permite el incremento en la masa muscular de los ratones. A su vez, este incremento, reflejado por ejemplo en su tamaño corporal, puede ser un factor importante en la competencia reproductora entre los machos de cada especie (*i. e.*, *P. difficilis* y *P. melanotis*) por el acceso a las hembras (Vergara-Huerta 2009), ocasionando el desplazamiento de los machos subordinados y, con ello, la

modificación de su microdistribución. Por su parte, la microdistribución de las hembras de *P. difficilis* y *P. melanotis* en el verano en el PNDL podría estar relacionada con los microhábitats que les ofrezcan mayor refugio para criar a los juveniles y protegerse de los depredadores, así como por la disponibilidad y accesibilidad de recursos alimentarios cercanos a esas madrigueras.

Relación entre la edad de los individuos y el uso del espacio.

Lidicker (1975) y Klopfer (1970), han mencionado que el comportamiento agresivo es adaptativo y está íntimamente involucrado con la territorialidad y la dominancia, por lo que el patrón de distribución espacial también puede depender del rango que tengan los individuos dentro de una jerarquía de dominio (*i. e.*, jerarquía social). Wolff (1999) encontró que en algunas especies de mamíferos pequeños, la jerarquía de dominio en los individuos está relacionada con la estructura de edad entre los individuos de cada especie y que la estructura de edad influye en la frecuencia para ocupar algunos hábitats sobre otros.

Boorman y Levitt (1980), mencionan que cuando la densidad de la población aumenta, también se acrecienta la competencia entre los individuos. La competencia, a su vez, conduce a que los individuos muestren mayores niveles de agresividad por la utilización de los recursos. Así, los individuos agresivos que logran dominar, obligan a dispersarse a los que ellos llaman los subordinados sociales, hacia los hábitats subóptimos (*i. e.*, hábitats con menor cantidad y calidad de recursos disponibles). Debido a que los individuos más inmaduros (*i. e.*, jóvenes) cuentan con menor experiencia y aprendizaje, es posible que correspondan a esos subordinados sociales, mientras que los animales maduros

(*i. e.*, adultos) por contar con la experiencia y el aprendizaje necesarios, podrían tener una mayor jerarquía social (*i. e.*, dominantes) y, por ende, estarían ocupando los hábitats que les ofrezcan la mayor cantidad y calidad necesaria en los recursos disponibles para sobrevivir (Klopfer 1970, Myers 1978, Bos y Carthew 2003).

3. JUSTIFICACIÓN

Actualmente el Parque Nacional Desierto de los Leones (PNDL) se encuentra bajo serias presiones ambientales por formar parte de la Ciudad de México, ya que absorbe los problemas de contaminación ambiental ocasionados por los automóviles, las casas y las fábricas, a los que se suman la presión resultante de actividades recreativas en el parque, el pastoreo, la expansión urbana, los incendios y la tala ilegal de árboles (SMA 2006, Andrade-Herrera 2011). Como la mayor parte de los bosques en parques nacionales se encuentra bajo presión antropogénica, especialmente los periurbanos, la situación de deterioro en el PNDL representa la oportunidad de estudiar la fauna de micromamíferos bajo tales condiciones, en particular para documentar aspectos que no han sido abordados para esas especies en bosques templados perturbados como son sus patrones de su microdistribución y algunos de los factores causales.

Al respecto, los micromamíferos resultan ser un grupo modelo, ideal para investigar patrones y causas de la distribución a diferentes escalas espaciales que van desde parcelas hasta paisajes (Barrett y Peles 1999, Manning y Edge 2004), ya que tienen territorios relativamente pequeños, son de vida corta y pueden dispersarse desde sus áreas natales hacia otras zonas cuando llegan a la madurez. Las poblaciones de algunos micromamíferos también pueden ser

fácilmente monitoreadas para estimar como se dijo su estructura poblacional (e. g., proporción de sexos, estructura de edades), pero también su actividad reproductora, supervivencia y tamaño de territorio con lo cual se pueden obtener conocimientos acerca de procesos sobre el uso y selección del hábitat (Barrett y Peles 1999).

En ese orden de ideas, los micromamíferos terrestres (*i. e.*, ratas y ratones de campo, así como musarañas) son esenciales en los ecosistemas que habitan porque forman parte importante de las redes tróficas como presas y como depredadores (Korpimäki y Krebs 1996). Por ejemplo, debido al amplio espectro de recursos tróficos que consumen, los ratones y ratas de campo tienen un importante papel en la estructuración de los ecosistemas, ya que al dispersar semillas, contribuyen a la reforestación y reestructuración de la vegetación (Díaz 1992, Vander Wall 1993, Ecke *et al.* 2002, Cruz-Lara *et al.* 2004, Coppeto *et al.* 2006); así, su presencia es relevante para el mantenimiento del bosque templado de coníferas en el PNDL. A su vez, la existencia de este ecosistema es de suma importancia para el funcionamiento de la Ciudad de México, ya que, por ejemplo, las raíces de los árboles permiten que el suelo tenga la estructura necesaria para que el agua de las lluvias se infiltre y recargue los mantos acuíferos, lo que facilita la recarga de las presas que administran el agua a la megaurbe (Manson 2004).

Es mucho lo que aún se desconoce sobre las varias especies de micromamíferos reportadas para el PNDL (Castro-Campillo *et al.* 2008), especialmente por cuanto a aspectos ecológicos y reproductivos. Por ello, cualquier conocimiento que se genere, como la información sobre sus patrones de microdistribución en este trabajo, contribuirá a entender mejor su papel en áreas

boscosas perturbadas como es el caso del PNDL. Con ello, se espera que esta tesis también contribuya a un mejor entendimiento de cómo los micromamíferos habitan y coexisten en un área (*i. e.*, PNDL) que se encuentra embebida dentro de una megaurbe y, por ende, sujeta a muchas presiones antropogénicas directas e indirectas. También se espera que la información generada coadyuve al diagnóstico, mantenimiento y manejo del PNDL. En este orden de ideas, se espera que la información resultante de la tesis, pueda ofrecer información de referencia básica a los tomadores de decisiones y manejadores para que se establezcan las medidas necesarias que ayuden a conservar a los micromamíferos y a su hábitat, así como brindar información a estudios posteriores sobre los patrones y causas del uso y selección del microhábitat por micromamíferos, tanto en estudios poblacionales como de comunidades.

4. OBJETIVOS

General

Contribuir al entendimiento de los patrones de microdistribución tanto espacial como temporal, de las especies de pequeños mamíferos terrestres en un parche de bosque de coníferas y latifoliadas en el Parque Nacional Desierto de los Leones (PNDL), a lo largo de un año. Así como describir cuales son las principales condiciones ambientales que influyen en esos patrones.

Particulares

1. Caracterizar las condiciones ambientales (*i. e.*, temperatura, humedad relativa), así como la estructura, calidad y heterogeneidad del microhábitat (*i. e.*, cobertura de la vegetación a distintas alturas, cobertura de madera muerta en el suelo, cobertura de suelo desnudo, cobertura de materia orgánica muerta, cobertura de rocas en el suelo, frecuencia de las formas de vida herbáceas y leñosas a distintas alturas, riqueza de especies vegetales, número de herbáceas totales, número de leñosas totales, presencia de madrigueras, distancia de los troncos más cercanos a las estaciones de muestreo) en un parche de bosque de coníferas y latifoliadas en el PNDL, tanto en la época de secas como en la de lluvias.
2. Analizar si existen patrones de microdistribución intra e interespecífica en las especies de mamíferos pequeños que habitan ahí y si esos patrones tienen relación espacio-temporal con la estructura, calidad y heterogeneidad del microhábitat, de acuerdo con posibles variaciones ocasionadas por el régimen pluvial.

3. Examinar si existen patrones de microdistribución en los micromamíferos, relacionados con el sexo, estado reproductivo y la edad de los individuos y si esos patrones están relacionados con la utilización y ocupación de algunos microhábitats sobre otros (*i. e.*, distintas zonas de calidad).

5. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Las preguntas generales de investigación que se plantean en este estudio son las siguientes:

1. ¿Cuáles son los patrones de microdistribución espacio-temporal de las especies que componen la comunidad de micromamíferos en un parche de bosque de coníferas y latifoliadas dentro del PNDL?
2. ¿Existe alguna relación entre las características estructurales del microhábitat (*i. e.*, tomadas como zonas de calidad en general o con algunos de los elementos del microhábitat en particular) con los patrones de microdistribución de los pequeños mamíferos?

Las cuales, a su vez incluyen estas otras:

- a. ¿Qué elementos estructurales (*e. g.*, estructura de la vegetación, troncos caídos, riqueza de especies vegetales, materia orgánica muerta, temperatura, humedad relativa) pueden ayudar a determinar patrones y cambios en la heterogeneidad espacial y temporal del microhábitat?
- b. Con base en lo anterior, ¿se pueden discriminar diferentes zonas de calidad en el microhábitat que permitan documentar cambios estructurales espacio-temporales en el microhábitat, de acuerdo con el régimen pluvial (*i. e.*, épocas de secas y lluvias)?

- c. ¿Existen patrones de microdistribución distintivos para diferentes especies de micromamíferos, de acuerdo con la calidad del microhábitat?
- d. Dentro de la misma especie, ¿la microdistribución de los individuos tiene alguna relación con la edad, el sexo y/o el estado reproductivo de los individuos (*i. e.*, si existe alguna relación entre los patrones de microdistribución determinados por la calidad del microhábitat y sus características)?
- e. Esos patrones de microdistribución inter e intrapoblacionales ¿se mantienen o cambian, a lo largo de un año, conforme a los posibles cambios de calidad en el microhábitat ocasionados por el régimen pluvial?

6. HIPÓTESIS

- Si los cambios temporales en las condiciones ambientales (lluvias/secas), no afectan las características estructurales del microhábitat (*e. g.*, la distribución de zonas con diferente tipo de calidad por los recursos que las componen), entonces los patrones de distribución de las especies de micromamíferos no serán diferentes a lo largo del año.
- Si la distribución ecológica de las especies, tanto espacial como temporal, no se ve afectada por el sexo de los individuos ni por sus periodos reproductivos, entonces los patrones de distribución no serán diferentes entre machos y hembras además que ambos estarían seleccionando las mismas zonas de calidad.

- Si la edad de los individuos no está relacionada con la capacidad para discriminar y elegir microhábitats óptimos (e. g., con mayores ventajas en términos de refugio y/o alimento; de mayor calidad), entonces no habrá diferencias entre las características de los hábitats ocupados por individuos inmaduros (*i. e.*, jóvenes) que por los maduros (*i. e.*, adultos).

7. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1. Trabajo de gabinete.

Documentación en fuentes impresas y electrónicas. Se realizaron búsquedas de información en la Coordinación de Servicios Documentales de la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa (UAMI) y en bibliotecas especializadas de otras universidades, además de búsquedas en Internet con el equipo de cómputo del Laboratorio de Mamíferos (AS-012) del Área de Zoología, Departamento de Biología, DCBS, UAMI, en donde también se llevó a cabo la mayor parte del trabajo de gabinete. Entre otras, la información que se documentó incluyó la historia natural e historia de vida de cada especie estudiada, lo cual ayudó a entender distintos patrones de distribución ecológica. También se documentaron todas las características estructurales del hábitat para establecer parámetros que ayudaron a reconocer patrones y preferencias de las especies en el Parque Nacional Desierto de los Leones. Asimismo, se obtuvieron diferentes trabajos relacionados con el tema y los conceptos involucrados.

Revisión de caracteres taxonómicos. Se consultó la Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAMI, AS-005) para observar características morfológicas distintivas de las especies de micromamíferos reportadas por Castro-Campillo *et al.* (2008) en el área de estudio. También, se consultaron guías para la identificación y literatura especializada sobre las especies (Hall 1981, Castro-Campillo *et al.* 2005, Lira y Gaona 2005, Sánchez y Oliva 2005, Gonzales y Cervantes 2005, Chávez y Ceballos 2005, Ceballos y Carreón 2005, Castro-Arellano 2005, Chávez 2005,

Zarza y Ceballos 2005), de tal manera que se les pudiera reconocer de manera expedita durante la captura en vivo. En el campo, también se contó con la asesoría experta de la Dra. Castro-Campillo.

7.2. Trabajo en campo.

7.2.1 Área de estudio.

Ubicación.- De acuerdo al plano oficial de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, el Parque Nacional Desierto de los Leones (PNDL) se encuentra entre las coordenadas UTM extremas de: 465261.25 m E y 2137029.52 m N; 468996.54 m E y 2129839.47 m N y cuenta con una superficie de 1529 Ha (Fig. 1). El PNDL se localiza en la región central de la República Mexicana, al SW de la Cuenca de México dentro de la unidad geomorfológica Sierra de Las Cruces, la cual forma parte del sistema montañoso denominado Eje Neovolcánico Transversal (Cantoral, 1986). Con respecto a la Ciudad de México, se encuentra al poniente, dentro de las Delegaciones Álvaro Obregón y Cuajimalpa de Morelos (SMA 2006). Se puede acceder al parque por la carretera y la autopista México – Toluca, a través de la desviación a La Venta, o bien, por el antiguo camino al Desierto de los Leones, desde San Ángel hasta La Venta, pasando por el Ex-convento (Fig. 1). Actualmente el PNDL se encuentra bajo serias presiones ambientales, ya que además de las antropogénicas directas (e. g., pisoteo por ganado bovino y paseantes, deforestación para puestos de vendimia y comederos, tala y cacería ilegales, incendios provocados o accidentales, entre otros), absorbe los problemas de contaminación de la Ciudad de México, ocasionados por los automóviles y las fábricas (SMA 2006, Andrade-Herrera 2011).

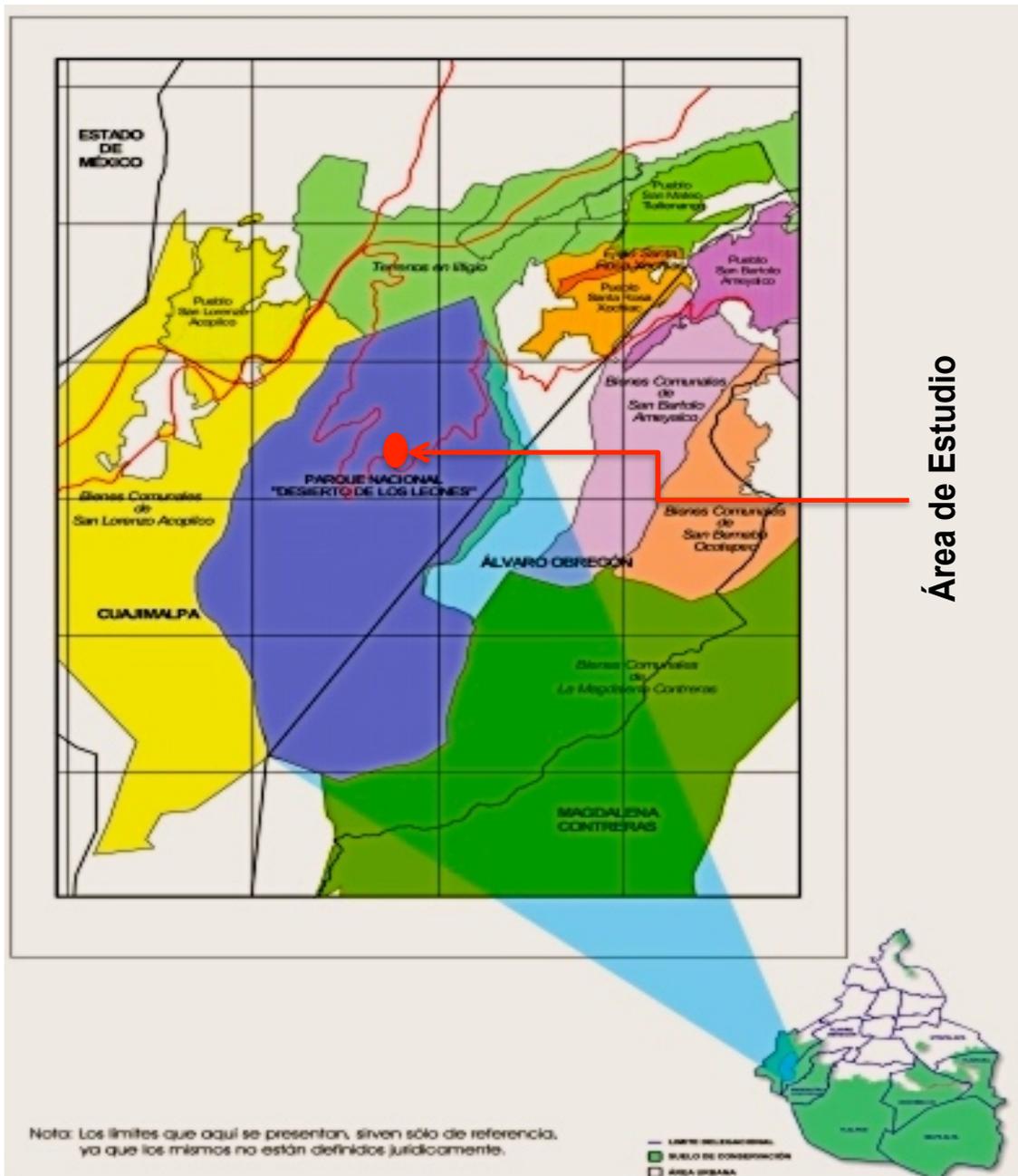


Figura 1. Ubicación del Parque Nacional Desierto de los Leones. Fuente: SMA 2004.

Clima.- Con base en la clasificación de Köppen, modificada por García (1988), el clima del Parque Nacional Desierto de los Leones corresponde al tipo templado con lluvias en verano [C(W₂) W] (b')ig]. Es isotermal, pues la diferencia entre el mes con la temperatura (T°) más alta y el mes con la temperatura más baja es

menor a 5°C. La T° media en los meses de abril a julio es de $12.6 \pm 6^\circ\text{C}$, mientras que la temperatura media entre diciembre y febrero es de $8.1 \pm 2^\circ\text{C}$. El periodo de lluvias corre de mayo a agosto con una precipitación promedio de 235 ± 30 mm y el periodo de estío transcurre de diciembre a febrero con una precipitación promedio de 12 ± 4 mm; la precipitación invernal es menor de 5% con respecto al total.

Vegetación.- El Programa de Conservación y Manejo del Parque Nacional Desierto de los Leones (SMA 2006) clasificó siete tipos de vegetación con base en Rzedowski (1978), incluyendo bosque de *Abies-Pinus-Quercus*, bosque de *Abies religiosa*, bosque de *Abies religiosa* perturbado por incendio, bosque de *Abies-Pinus hartwegii*, bosque de *Pinus hartwegii*-pastizal, vegetación secundaria y áreas de Reforestación. En la mayor parte del parque, el tipo de vegetación corresponde a bosque templado de pino-oyamel (*Pinus sp.-Abies religiosa*) con encinos (*Quercus sp.*) con una superficie de 680.65 hectáreas. En general, las especies más comunes del estrato arbóreo en el Parque son *Abies religiosa*, *Pinus hartwegii*, *P. leiophylla*, *P. montezumae*, *Prunus serotina*, *Cupressus benthamii* y varias especies de *Quercus*. En el estrato arbustivo predominan *Baccharis conferta* y *Senecio sp.*, así como diversas plantas herbáceas estacionales, sin que abunde el zacatonal. El estrato rasante está constituido principalmente por musgos y líquenes, así como por algunos hongos (Morales-Medina 2010). Actualmente, esa vegetación muestra diferentes grados de perturbación con propagación de vegetación secundaria caracterizada por pastos y abundancia de compuestas.

7.2.2. Ubicación del sitio para establecer el cuadrante.

Debido a problemas como introducción de ganado bovino, tala ilegal del sotobosque y de árboles, así como tiradero de cascajo y basura, en el sitio (UTM: 2135223.70 N y 466779.74 E) previamente elegido, se recurrió a las autoridades del PNDL, Guardas Forestales, adscritos a las dos Delegaciones y de la Jurisdicción correspondiente de la Comisión de Recursos Naturales (CORENA) para ubicar un nuevo sitio de estudio.

El nuevo sitio, asignado por la CORENA, en que se realizó todo el estudio, se encuentra al sur del parque (UTM: 2144958 N y 14477883 E a 2289 msnm, Fig. 1) en donde los elementos dominantes del sotobosque son el garambullo (*Ribes ciliatum*) y la jarilla blanca (*Senecio cinerarioides*), así como diferentes especies de gramíneas. Actualmente existen superficies reforestadas con *Pinus patula* y *Cupressus lusitanica*, principalmente, así como algunas pequeñas áreas con regeneración natural de *Abies religiosa*. Para el establecimiento del cuadrante en el nuevo sitio, se consideró que hubiese vigilancia por guardabosques y personal de la CORENA, que estuviese lejano a los senderos ecológicos y fuera del alcance de los paseantes para evitar alteraciones en la vegetación y señalamientos del cuadrante, pero que tuviese un acceso relativamente fácil para que el grupo de trabajo optimizara el tiempo.

En la instalación del cuadrante se usaron brújulas para la orientación y cuerdas de 5 m de longitud para medir las distancias (Fig. 2). Dentro del cuadrante se colocaron 120 estacas de madera (5x5x50 cm), separadas entre sí por 5 m para conformar una retícula de 12 líneas verticales (A-L) por 10 líneas horizontales (1-10), de manera que se pudiese conformar un sistema de coordenadas en las

intersecciones (estacas) y que abarcara una superficie total de 2 475 m² (55x45 m).

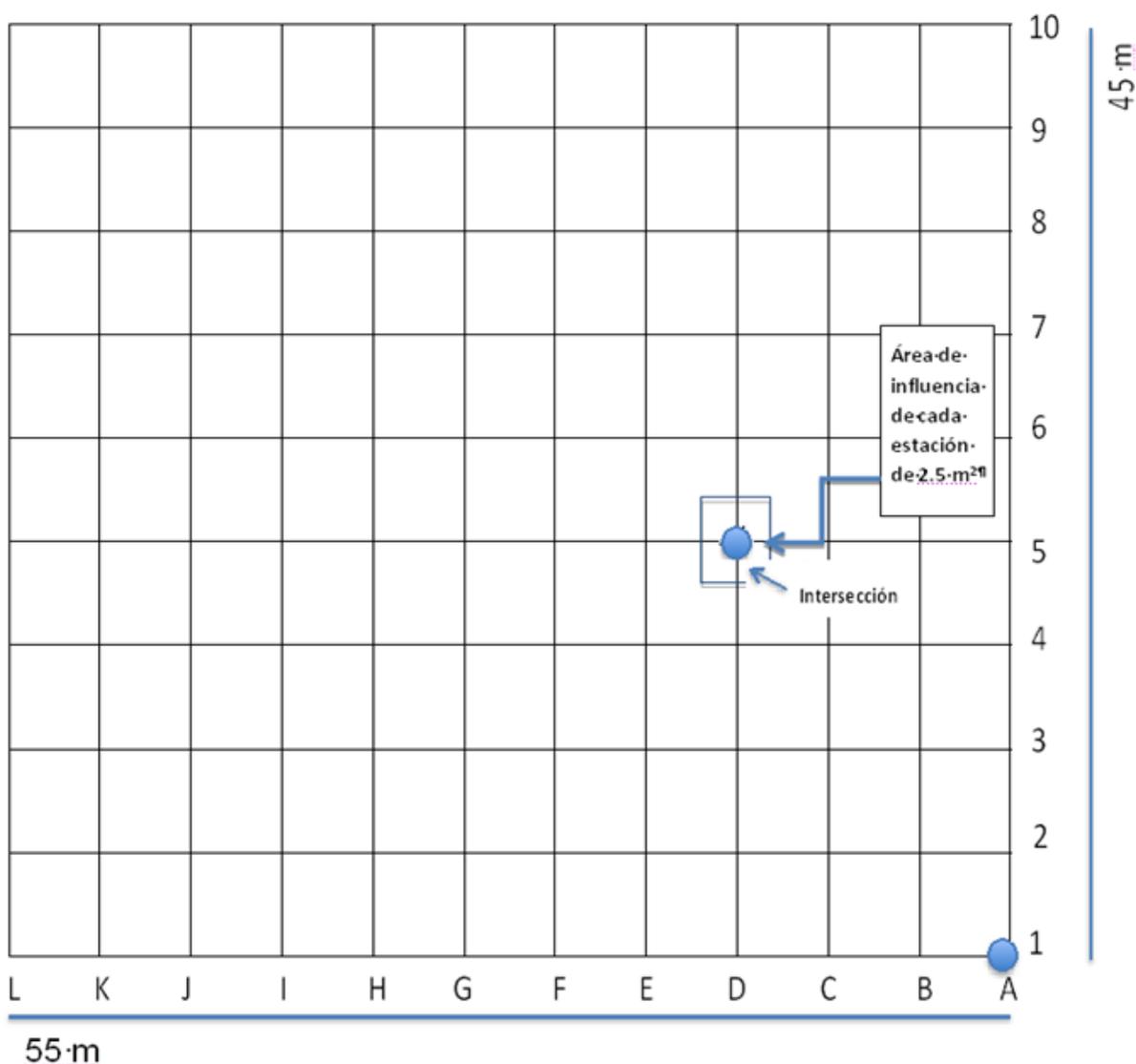


Figura 2. Cuadrante de muestreo (2 475 m² de superficie) con el sistema de coordenadas, el cual representa una unidad ambiental. Los cuadros y el área de influencia miden 5x5 m.

Para fines de este estudio, el cuadrante fue considerado en su totalidad como una unidad ambiental representativa de la vegetación de coníferas (*Abies religiosa*, *Pinus* spp, otros) con latifoliadas (*Quercus* spp. y otros) en cuyo sotobosque predominan especies de los géneros *Rosa*, *Rubus* y *Senecio*. Dentro

de la retícula, en cada estaca se colocó cada vez una trampa tipo Sherman ($n = 120$), en los once meses que duró el estudio, la cual representó una estación de muestreo independiente. El muestreo de las variables y la captura de los micromamíferos se llevaron a cabo dentro de la zona de influencia de cada estación (Fig. 2), la cual se estableció midiendo 2.5 m sobre las líneas verticales y horizontales de la retícula, a partir de cada estaca, de tal modo que se trazó con ello un cuadrado alrededor de 5 m de lado. Las zonas de influencia que mostraron condiciones estructurales del microhábitat similares, se consideraron como réplicas en el muestreo.

7.2.3. Caracterización del microhábitat.

Variables utilizadas para tipificar el microhábitat. Se consignaron 24 variables, de las cuales, 13 han sido consideradas como indicadoras (Cuadro 1) de las características verticales y horizontales de la estructura del microhábitat, y mencionadas como influyentes en la presencia y abundancia de micromamíferos (Morris 2003, Dalmagro y Vieira 2005, Silva *et al.* 2005, Cuautle-García 2007, Tabeni *et al.* 2007, Traba *et al.* 2009, Tarjuelo-Mostajo 2010). Estas variables (Cuadro 1) corresponden a la cantidad de superficie en el cuadrante ocupada por suelo desnudo, materia orgánica muerta (hojarasca y ramas secas en el piso), troncos o madera muerta, rocas (pedregosidad) y por cobertura vegetal (CV1-5) a cinco diferentes alturas (10, 25, 35, 50 y 100 cm). Sobre la vegetación, también se incluyeron la riqueza de especies, dos tipos de forma de vida vegetal (FV1 herbáceas y FV2 leñosas), así como el número total de plantas en cada uno, respectivamente (Cuadro 1). Además, a partir de la combinación de las formas de

vida (Cuadro 1), con las distintas alturas (1-5), se documentaron otras 10 variables compuestas para documentar la incidencia de cada forma de vida a determinada altura en cada estación de muestreo (FV11-15 y F21-25); por ejemplo, las variables FV11 y FV21 corresponden a forma de vida herbácea y leñosa, respectivamente, pero ambas documentan la presencia de plantas (o plántulas) a 10 cm de altura. Finalmente, se registró la presencia o ausencia de madrigueras como tales (orificios en la tierra), pero también se midió la distancia más próxima entre los troncos mayores a 2 m de longitud tirados en el suelo y las estaciones de muestreo (Cuadro 1), considerando cuatro categorías de distancia: 1, de 0-1 m; 2, de 1-5 m; 3, de 5-10 m y 4, 10-15 m.

Cuadro 1. Variables consideradas para medir la estructura horizontal y vertical del microhábitat en cada estación de muestreo.

Código, Variable	Interpretación Ecológica
SDES, superficie de suelo desnudo	Heterogeneidad espacial cambiante. Disponibilidad trófica (fauna edáfica y que utilice la MOM, hongos y sus esporas). Accesibilidad a refugios, principalmente para aquellos micromamíferos que medran en la hojarasca (<i>Microtus</i> , musarañas). También son consideradas como variables negativas para micromamíferos que resultan más visibles por parte los depredadores (ratas y ratones silvestres).
MOM, materia orgánica muerta	Disponibilidad relativa de espacio para construir madrigueras y, por ende, para la crianza.
TRON, troncos o madera muerta	Heterogeneidad espacial más estable. Disponibilidad de refugios para madrigueras o para esconderse de los depredadores. Medida indirecta de la posible accesibilidad a recursos alimentarios como invertebrados y hongos.
ROC, rocas	
Cobertura vegetal a: CV1 10 cm CV2 25 cm CV3 35cm CV4 50 cm CV5 100 cm	Heterogeneidad espacio-temporal. Refugios contra la detectabilidad por aves rapaces. Posibilidad desplazamiento inconspicuo dentro de su ámbito hogareño. Disponibilidad de recursos alimentarios vegetales conforme a sus cambios fenológicos temporales (ítems: raíces, tallos hojas, flores, polen, néctar, frutos, semillas) y otros como la fauna de invertebrados (insectos y otros) y hongos, asociados a las plantas. Agua de lluvia almacenada o rocío en las plantas.
RIQSP, Riqueza total de especies	Heterogeneidad espacio-temporal en la presencia, disponibilidad y accesibilidad a todo tipo de recursos (refugio, crianza y alimento). Diversidad y heterogeneidad en la arquitectura del microhábitat con mayor número de estratos y, por ende, de microespacios para medrar. Una mayor riqueza de especies vegetales proporciona mayor heterogeneidad espacio-temporal en los microhábitats. Zonas con una vegetación más densa o cerrada pueden ofrecer más refugios ante depredadores, o zonas seguras para forrajear y desplazarse, o para construir madrigueras. Sin embargo, las zonas con vegetación cerrada también pueden afectar de manera negativa a los micromamíferos ante depredadores terrestres como serpientes, las cuales son muy efectivas para cazar en estas condiciones, aunque eso también depende de la especie de micromamífero que prefiere este tipo de microhábitat.
NHT, Número de herbáceas totales, Formas de vida herbácea (FV1) a: FV11 10 cm FV12 25 cm FV13 35 cm FV14 50 cm FV15 100 cm	Heterogeneidad espacio-temporal en la presencia, disponibilidad y accesibilidad a recursos alimentarios vegetales (especies e ítems) que varían a lo largo del año. Como la mayoría de las plantas herbáceas está muy relacionada con el régimen pluvial, su presencia y fenología puede cambiar entre lluvias y secas. Los cambios pueden representar mayor número de herbáceas que ofrezcan, además de ítems alimentarios para forrajear, refugios temporales, zonas para desplazarse de forma desapercibida dentro de su ámbito hogareño. Los cambios en la vegetación herbácea también conllevan cambios en la accesibilidad temporal a otros recursos tróficos (fauna de invertebrados asociada a las plantas, principalmente insectos).
LEÑT, Número de leñosas totales Formas de vida leñosas: FV21 10 cm FV22 25 cm FV23 35 cm FV24 50 cm FV25 100 cm	Heterogeneidad principalmente espacial en la accesibilidad a recursos de refugio contra detectabilidad frente a depredadores como aves rapaces, mamíferos medianos y grandes, en el caso de plantas maduras. Como la mayoría de las plantas leñosas permanece a lo largo del año, pues su presencia no cambia, o cambia poco, entre lluvias y secas, estas plantas pueden considerarse como un recurso más estable. Implican sitios potenciales para construir madrigueras y zonas seguras para forrajear y desplazarse dentro de su ámbito hogareño. Sin embargo, zonas con vegetación cerrada también pueden potenciar la depredación por serpientes, dependiendo de la especie de micromamíferos. Heterogeneidad temporal de la accesibilidad a recursos alimentarios, de acuerdo a los cambios fenológicos de esas plantas, así como a otros recursos tróficos como la fauna y hongos asociados. En el caso de las plántulas de especies leñosas, podrían representar recursos alimenticios más accesibles a micromamíferos sin o con escasa capacidad trepadora.
P-A Ma, Presencia de madrigueras	Accesibilidad a refugio, tiempo para descanso y, de manera especial para las hembras, espacio para la reproducción y crianza.

DTRMS CER,
Distancia entre
troncos mayores de
2 m de longitud y
estaciones

Heterogeneidad espacial más estable. Disponibilidad de refugios para madrigueras o para esconderse de los depredadores.
Medida indirecta de la posible accesibilidad a recursos alimentarios como invertebrados y hongos.

Estas 24 variables que se registraron tanto en la época de lluvias (junio-octubre) como en la de secas (enero-abril) dentro de la zona de influencia de cada una de las 120 estaciones de muestreo en el cuadrante, se mencionan en el Cuadro 1, junto con la interpretación ecológica que se propone para cada una. Todas ellas constituyen una medida de la heterogeneidad espacio-temporal del microhábitat, pero algunas se relacionan más con cambios o con la estabilidad estructural entre las temporadas de lluvias y de secas. Como ya se mencionó antes, aquí se enfatiza el papel de estas variables como recursos-refugio y zonas para desplazamiento inconspicuo, principalmente frente a depredadores, sin embargo, algunas de ellas también implicarían espacios para habitar, reposar y criar, así como recursos-alimenticios. Por otro lado, algunas de ellas reflejarían también una medida del riesgo ante depredadores, ya sea porque los micromamíferos pudieran ser avistados desde las alturas por aves rapaces, como ocurre en un campo sin posibles áreas de refugio, o porque implican las condiciones más adecuadas para ciertos tipos de depredadores terrestres como serpientes, mamíferos medianos y otros. Finalmente, el uso de estos recursos depende del tipo de micromamíferos.

Muestreo de variables del microhábitat en el cuadrante.- Para recabar las 24 variables del microhábitat, se colocaron ocho varillas de madera (transectos generales 1-8), graduadas en cm, sobre el suelo, alrededor de cada estaca y

dentro de la zona de influencia (Fig. 2) de cada estación de muestreo. Las varillas graduadas siempre se colocaron con referencia al E de cada estaca, siguiendo la dirección de las manecillas del reloj (Fig. 3), de tal manera que el primer transecto se orientó a 90° (1N) del E, el segundo a 45° (2NE), el tercero a 0° (3E), el cuarto a 335° (4SE), el quinto a 270° (5S), el sexto a 235° (6NW), el séptimo a 180° (7W) y el octavo a 145° (8SW). Cada uno de estos transectos generales se subdividió en tres subtransectos pequeños (Fig. 3), de tal manera que los transectos generales 1N, 3E, 5S y 7W con 2.50 m de longitud total, quedaron compuestos por dos subtransectos de 1m y otro más de 50 cm, mientras que los transectos generales, 2NE, 4SE, 6SW y 8NW, con 3.5 m de longitud, quedaron compuestos por dos subtransectos de 1.40 m y uno más de 70 cm, respectivamente (Fig. 3).

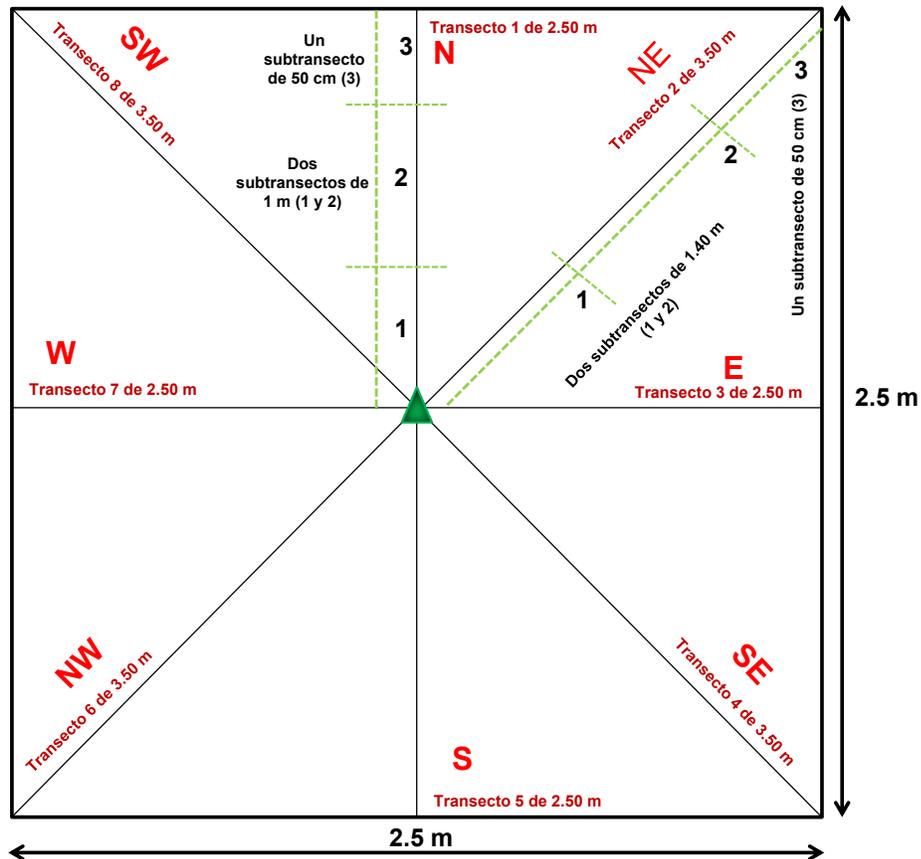


Figura 3. Metodología diseñada para medir las 24 variables del microhábitat y de la vegetación en la zona de influencia de las 120 estaciones de muestreo dentro del cuadrante.

Se adecuó el método de la línea de Canfield (Canfield 1941) para recabar los datos del microhábitat. Las variables relativas a cinco distintas alturas (10, 25, 35, 50 y 100 cm), se midieron con las mismas varillas de madera graduadas, pero dispuestas en forma de “T” sobre cada subtransecto y considerando la superficie por proyección horizontal que cubrieron las variables del microhábitat interceptadas sobre la varilla (Canfield 1941, Tarjuelo-Mostajo 2010). El número de centímetros ocupados por cada cobertura muestreada en los ocho transectos generales, fueron sumados y divididos entre el total de centímetros cubiertos por los ocho transectos (2 400 cm) y multiplicados por 100 para convertirlos en porcentajes, de modo que se obtuviera un valor promedio para cierta cobertura en

cada estación de muestreo, durante cada una de las dos épocas (*i. e.*, lluvias y secas).

Para recabar la información sobre el número de plantas correspondientes a formas de vida herbáceas y leñosas con distintas alturas (*i. e.*, 10, 25, 35, 50 y 100 cm), así como la riqueza total de especies en cada estación, solo se contaron las veces (frecuencia) que una planta de cierta especie y altura, interceptaba las varillas graduadas (Canfield 1941) de los transectos generales 1N, 3E, 5S y 7W (Fig. 3). Luego se sumó el número total de plantas diferentes con determinada altura en estos cuatro transectos para cada estación, tanto en la época lluviosa como en la seca.

La presencia de madrigueras se documentó por conteo directo, dentro del área de influencia de cada estación. Por otro lado, para registrar la distancia más próxima entre los troncos mayores a 2 m y las estaciones, se hicieron caminatas a través del cuadrante para registrar el tamaño del tronco, así como su lugar y posición exactos en el cuadrante. Luego, los troncos fueron dibujados a escala, con la mayor precisión posible, sobre una representación del cuadrante en una hoja milimétrica, a la cual también se le sobrepusieron las 120 estaciones de muestreo. Se midió la distancia mínima entre ambos troncos y estaciones y luego los primeros fueron asignados a una de las cuatro categorías de distancia mencionadas en la sección de las variables utilizadas para tipificar al microhábitat.

7.2.4. Captura de micromamíferos y registro de datos.

El muestreo de mamíferos terrestres pequeños se inició en octubre del 2013 y finalizó en agosto del 2014, abarcando 11 meses de trabajo en campo. Se hizo mediante captura con reemplazo (Krebs 1999), siguiendo la normatividad federal (09712/13 SGPA/DGVS, SEMARNAT) y las medidas necesarias para asegurar su bienestar y supervivencia (Gallina y López-González 2011). Por ejemplo, se usaron torundas de algodón dentro de la trampa y bolsas de plástico por fuera de ella, para evitar hipotermia y que se mojaran, especialmente durante las lluvias. Desafortunadamente, las autoridades de CORENA no permitieron utilizar sus instalaciones en “El Pantano”, para asegurar la revisión continuada de las trampas a lo largo de la noche.

La captura se realizó durante dos días, en los meses más representativos de las temporadas de lluvias y secas, a lo largo de un año. Para ello se colocaron 120 trampas tipo Sherman, cebadas con hojuelas de avena, aromatizada con vainilla, en las estaciones de muestreo, a partir de las 15:00 hrs. Las trampas fueron revisadas al día siguiente, temprano por la mañana (*i. e.*, entre 7 y 8 am).

Cuando se encontraron trampas con individuos capturados, se anotó su localización relativa dentro de la cuadrícula (coordenadas de la estación de muestreo). Asimismo, se registraron la temperatura (T°) y la humedad relativa (Hr) en cada una de las estaciones en donde se capturaron-recapturaron micromamíferos por cada muestreo mensual con un hidrotérmetro marca HOBO.

Los individuos atrapados, fueron identificados *in situ* hasta el nivel de especie y marcados en el vientre con violeta de genciana para reconocer si eran

recapturados. Cabe mencionar que este es el colorante inocuo que permanece más tiempo en el pelaje sin afectar el bienestar del individuo (De la Cruz Argüello 2011). Además, se les asignó a un grupo de edad, conforme al patrón del pelaje y sus proporciones (Castro-Campillo *et al.* 2008) como sigue:

Inmaduros (juveniles y subadultos): pelaje de color plúmbeo uniforme y de aspecto lanoso por el entrepelo. La cabeza es relativamente grande en proporción al cuerpo.

Maduros (adultos): pelaje típico de la especie, brillante y cabeza proporcionada con el cuerpo.

También, se determinó el sexo de cada animal capturado, por exploración de sus genitales externos, y se registró su estado reproductivo. En las hembras (H) se utilizaron el aspecto y tamaño de las mamas, presencia de leche, aspecto de la vagina, presencia y número de embriones o fetos (por palpación). En los machos (M), el aspecto del escroto, así como el desarrollo (tamaño relativo, *e. g.*, no desarrollados o desarrollados) y la posición (escrotal o inguinal) de los testículos. Se consideraron como reproductivamente activos a las hembras gestantes y lactantes, así como a los machos con testículos escrotales desarrollados.

Después de recabar toda la información, los animales fueron liberados exactamente en las estaciones de muestreo en donde fueron capturados dentro del cuadrante. Cabe mencionar que cuando se encontraron individuos en malas condiciones, siempre se realizaron maniobras para regresarlos a un estado de alerta y autosuficiencia. Sin embargo, durante las lluvias, los individuos que murieron durante la captura, fueron utilizados en otros proyectos (dieta y fisiología

reproductiva) y preparados para ser depositados en la Colección Mastozoológica UAMI *sensu* Ramírez-Pulido *et al.* (1998, 2005).

Finalmente, también se registró como referencia, cualquier especie de micromamífero que fue avistada en las inmediaciones del cuadrante, durante el trabajo de campo.

7.3. Análisis de datos.

7.3.1. Establecimiento de zonas de calidad.

Con los datos recabados en el área de estudio para las 24 variables indicadoras de características estructurales del microhábitat, durante las épocas de lluvias y de secas, se conformaron las bases de datos respectivas en Microsoft Office Excel 2011. Para el reconocimiento y manejo de las variables en las bases y de los programas estadísticos, se usaron los códigos mostrados en el Cuadro 1. Asimismo, la estadística descriptiva, inferencial y multivariada de los datos del microhábitat se realizó en los paquetes estadísticos JMP 9 (SAS 2012) y XLSTAT (versión 2014 Copyright Addinsoft 1995-2008 software) así como en Excel 2011, como se indica en cada apartado.

Una vez capturada toda la información en las bases de datos de las épocas respectivas, se aplicó estadística descriptiva (media, mediana, moda, desviación estándar, recorrido, coeficiente de variación) a cada variable para explorar su distribución, buscar interpretaciones *a priori* y observar su comportamiento (e *g.*, homocedasticidad). Para probar si las variables seguían una distribución normal, se aplicó la prueba de Kolmogorov-Smirnov a un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$

(Cuadro 2). Posteriormente, todas las variables fueron estandarizadas, utilizando el paquete estadístico JMP 9 (SAS 2012), mediante la fórmula:

$$Z_i = \frac{X_i - \bar{X}}{\sigma}$$

En donde Z_i es la variable estandarizada, X_i es cada valor de X , \bar{X} es la media aritmética de cada variable y σ es la desviación estándar. Como el resultado de estandarizar es otra variable con media cero y varianza y desviación estándar de uno, esto facilitó comparaciones entre variables con distribuciones y unidades diferentes.

Las variables estandarizadas fueron sometidas a un análisis multivariado de agrupamiento (AMA), usando el método de Ward (Everitt *et al.* 2001), para obtener grupos conformados por estaciones de muestreo con características estructurales del microhábitat similares dentro del cuadrante (Fig. 5). El método de Ward (Ward 1963), uno de los más utilizados en los AMA, posee casi todas las ventajas del método de la media y suele ser más discriminativo en la determinación de los niveles de agrupación; de hecho, Kuiper y Fisher (1975) probaron que este método era capaz de acertar mejor con una clasificación óptima que otros métodos (*v. gr.*, mínimo, máximo, media y centroide). A partir de una inspección visual del dendrograma generado y de la gráfica de las distancias que unen a los diferentes grupos (screeplot, gráfica de varianzas), se consideraron tres divisiones generales, a partir de que la varianza ya no cambiara drásticamente. Estos tres grupos de estaciones fueron considerados como correspondientes a tres tipos de calidad del microhábitat: C1, C2, y C3 (Fig. 5).

La calidad se determinó con base en la importancia de las 24 variables (variables dependientes) en la conformación de cada grupo de estaciones (variable independiente). Para explorar esa importancia y, por ende, para determinar diferencias en los grupos, dentro y entre épocas, se graficaron las medias de cada una de las 24 variables dentro de cada grupo, respectivamente (Fig. 11). El comportamiento de las variables, o elementos del microhábitat, dentro de los grupos permitió interpretar y tipificar claramente las tres zonas de calidad dentro del cuadrante en ambas épocas (Fig. 11). El posible cambio en la distribución de cada una de las variables del microhábitat entre secas a lluvias, también se analizó mediante pruebas no paramétricas y paramétricas. Las variables del microhábitat que no presentaron normalidad fueron analizadas mediante la prueba bilateral no paramétrica de los rangos signados de Wilcoxon (Wilcoxon 1945), la cual permite comparar la mediana de dos muestras relacionadas y determinar si existen diferencias entre ellas (Cuadro 2). En las variables con normalidad en ambas épocas, o en los casos en donde una variable sólo mostró normalidad en una de las épocas, se utilizó la prueba paramétrica de la t de Student (Zar 1999). Todas las pruebas se corrieron a un nivel de significancia de $\alpha \leq 0.05$ (Cuadro 2).

Las tres zonas de calidad (C1-3) obtenidas con el AMA, es decir, conformadas por grupos de estaciones con diferentes variables ambientales, tanto para la época de lluvias como para la de secas, se validaron estadísticamente como grupos *a priori*, mediante un análisis discriminante (AD, Fig. 6) con una prueba de clasificación (Cuadro 3). Para comprobar la heterogeneidad del

microhábitat en cada una de las épocas se usó la prueba de la Lambda de Wilks (Bartlett 1954). En el AD también se buscó establecer cuáles fueron las variables indicadoras de la estructura y calidad del microhábitat que más sirvieron para discriminar dentro de las zonas de calidad en ambas épocas (Fig. 7).

Después del AD, se obtuvo una tabla de contingencia entre las estaciones pertenecientes a cada grupo de calidad entre las temporadas de lluvias y de secas. Los datos de la tabla fueron sometidos a prueba con la Chi² y con la prueba de Fisher, para examinar si las tres zonas de calidad cambiaron significativamente entre la época de lluvias y la de secas; es decir, si cambió la heterogeneidad y la calidad del microhábitat de una época a otra (Cuadro 5 y Fig. 8). Esto también permitió establecer el número de estaciones de muestreo que cambiaron de tipo de calidad entre épocas (Cuadro 5 y Fig. 8).

Posteriormente, se construyeron dos mapas que representan al cuadrante con las tres zonas de calidad para cada época, respectivamente, en una cuadrícula elaborada en Microsoft Word 2011 (Fig. 5), la cual contiene, 12 columnas (A-L) y 10 filas (1-10). De esta manera cada una de las 120 estaciones de muestreo o trampas del cuadrante quedó asignada a una de las tres zonas de calidad, mediante colores: el color rojo representó la zona C1; el verde, la zona C2 y el azul, la zona C3. En estos dos mapas se visualizó gráfica y directamente el comportamiento de las tres zonas de calidad dentro del cuadrante (Fig. 5). A estos mapas, se les sobrepuso la ubicación exacta de las capturas de los grupos analizados de ambas especies de *Peromyscus* dentro del cuadrante de estudio. De tal manera, que se consiguió observar la distribución de los individuos de *P. difficilis* y *P. melanotis* de manera cualitativa en las tres zonas de calidad (C1-C3).

La codificación que se siguió para diferenciar a los grupos analizados de ambas especies de *Peromyscus* en los mapas, fue de acuerdo a su edad (las mayúsculas indican adultos, las minúsculas juveniles); sexo (M y m, machos; H y h, hembras) y estado reproductivo (MR y HR).

Finalmente, los registros de la temperatura (T°) y la humedad relativa (Hr) en cada una de las estaciones de muestreo en donde se capturaron micromamíferos por cada mes de muestreo, se promediaron por zona de calidad en los meses en los cuales se hizo el muestreo de las variables del microhábitat (lluvias, junio-octubre; secas, enero-abril) y con ellos se graficó el promedio de la T° y la Hr por zona de calidad (Fig. 9). Para ello, se asignó un color en un gradiente de colores a cada promedio, de manera que al mes con T° y Hr promedio más bajas se le asignó el tono más claro y conforme el promedio de estas dos variables aumentaba, el color asignado fue más intenso (Fig. 9).

7.3.2. Determinación de los patrones de distribución mediante estadística espacial para patrones de puntos.

En la estadística espacial para patrones de puntos (Rozas y Camarero 2005), consideramos tres propiedades fundamentales: homogeneidad o estacionariedad, isotropismo y efecto de borde. La homogeneidad implica que los datos deben estar normalmente distribuidos, con la misma media y varianza sobre toda el área de estudio. Así, diferente densidad en distintas áreas del plano, demostrará un patrón heterogéneo; la misma intensidad en todas las direcciones, demostrará un patrón isotrópico; mientras que un patrón espacial que varía según

la dirección de algún elemento del hábitat (e. g., a lo largo de un río) será anisotrópico.

Tanto el tamaño como la forma del área de estudio afectan a la capacidad de muchos estadísticos para estimar con precisión el tipo, intensidad y rango del patrón espacial. Por ello, el efecto de borde es la causa de la gran importancia que tiene la escala espacial sobre los resultados del análisis del patrón de puntos, especialmente cuando el análisis se fundamenta en la medición de distancias entre puntos que representan individuos u otras características del hábitat (Rozas y Camarero 2005), por lo que en este estudio consideramos usar un método de corrección, que se explica más adelante de esta sección.

El patrón es la característica de una serie de puntos que describe la localización de estos puntos en términos de la distancia relativa de cada punto con los demás (Upton y Fingleton, 1985). Un aspecto central para la comprensión de la estadística espacial es la noción de patrón aleatorio, el cual implica que cualquier región del plano tiene la misma probabilidad de contener un punto (Rozas y Camarero 2005). En general, la suposición de que el patrón de puntos presenta una distribución aleatoria espacial completa será la hipótesis nula para los análisis, mientras que las hipótesis alternativas a la distribución aleatoria serán la distribución contagiosa o en agregados y la uniforme o regular (Rozas y Camarero 2005). (Fig. 4).

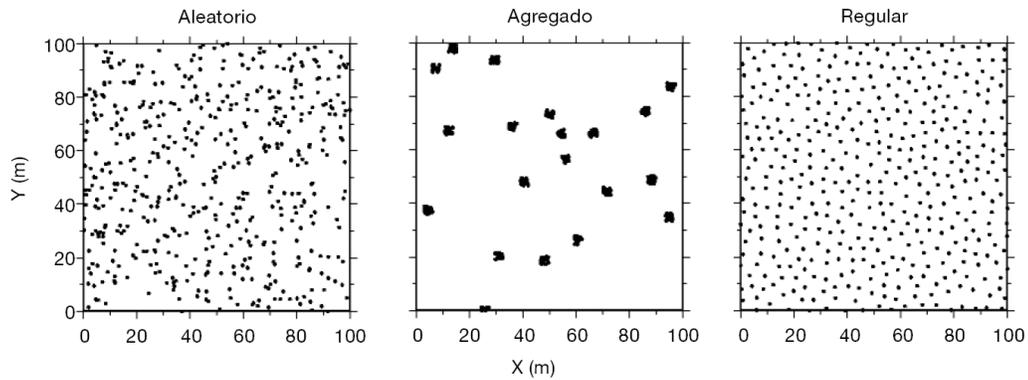


Figura 4. Patrones de distribución espacial en el microhábitat. Fuente: Modificado de Rozas y Camarero 2005.

Es razonablemente fácil determinar estadísticamente si un patrón es aleatorio, a través de la comparación de los valores observados de la función de distribución con los obtenidos a partir de múltiples simulaciones generadas a partir de la K de Ripley univariada. La realización de una prueba de aleatoriedad para un determinado estadístico, mediante simulación de Monte Carlo, consiste en generar n pares de coordenadas aleatorias, siendo n igual al número de puntos en la muestra. Se calcula el valor del estadístico para cada serie de coordenadas aleatorias, repitiéndose el proceso un número elevado de veces (se recomienda un mínimo de 99 veces). Los valores máximo y mínimo del estadístico definen los límites superior e inferior del intervalo de confianza.

Determinación de patrones de distribución univariados. Con los datos recabados en el campo sobre la comunidad de micromamíferos presentes en el sitio de estudio en el PNDL, se conformó una base de datos en Microsoft Office Excel 2011 para hacer los análisis correspondientes. Asimismo, para el análisis de los cambios temporales relacionados con el régimen de precipitación, en la base

de datos también se consideraron los meses secos y los lluviosos para establecer las respectivas temporadas. Los meses para la temporada de secas corrieron de enero a abril del 2014, mientras que los meses de octubre, noviembre, diciembre del 2013, así como los meses de mayo, junio y julio del 2014, se consideraron para la temporada de lluvias.

Las únicas especies de micromamíferos que fueron consistentemente capturadas fueron los dos ratones de campo en el género *Peromyscus* (*P. difficilis* y *P. melanotis*), por lo que fueron estas con las que se realizaron todos los análisis. Los patrones de distribución espacial, tanto a nivel de toda la especie como por grupos arreglados de acuerdo con su sexo, edad o una combinación *ad hoc* y el estado reproductivo, fueron analizados en forma univariada, tanto para la época de secas como para la de lluvias, mediante la función univariante K de Ripley (Ripley 1976). Este análisis sólo se pudo aplicar siempre que se atraparon suficientes individuos ($n > 7$) en un determinado grupo.

La K de Ripley, $K(t)$, se usa en estadística espacial para patrones de puntos. Como en la estadística espacial se consideran todas las distancias entre los individuos localizados bajo un esquema cartesiano (coordenadas X,Y) en un cuadrante (Zavala-Hurtado *et al.* 2000), todas las coordenadas originales del cuadrante en este trabajo, desde la A1 hasta la L10, fueron sustituidas por valores numéricos, considerando siempre los 5 m de distancia entre las estaciones de muestreo. Por ejemplo, a la estación A1 se le asignaron las coordenadas 0,0; a la estación A2, las 0,5; a la B1, las 5,0, y así sucesivamente, de tal manera que se pudo calcular la distancia entre puntos obtenidos a través de las coordenadas

espaciales de las estaciones de muestreo en donde se capturaron micromamíferos.

Cuando un grupo de puntos se distribuye aleatoriamente, por ejemplo mediante un proceso de Poisson con densidad λ , el número esperado de puntos en un círculo de radio d es $\lambda\pi d^2$ (Rozas y Camarero 2005). La desviación respecto a la aleatoriedad puede cuantificarse mediante la función K de Ripley (Ripley 1977), la cual refleja el tipo, intensidad y rango del patrón espacial, mediante el análisis de las distancias existentes entre todos los puntos.

Para cuadrantes o parcelas rectangulares (como fue el área de estudio), la función K de Ripley (Ripley 1976) corresponde a la siguiente expresión:

$$K(t) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{w_{ij}} I_{ij}(U_{ij})t$$

Para $i \neq j$, en donde n es el número de puntos en la unidad de muestreo (cuadrante), A es el área del cuadrante en m^2 , w_{ij} es el factor de corrección del efecto de borde, I_{ij} es un indicador para estimar si el punto está en el radio de búsqueda t . Siendo U_{ij} la distancia existente, expresada en m , entre la i -ésima estación de muestreo y la j -ésima estación de muestreo. La expresión $(U_{ij})t$ se puede resumir como d .

$$I_{ij}(d) = \begin{bmatrix} 1 & \text{si } d_{ij} \leq d \\ 0 & \text{si } d_{ij} > d \end{bmatrix}$$

Para el efecto de borde, se empleó el factor de corrección propuesto por Haase (1995), a través de la sobreposición de los conteos bases con el límite del área de estudio, es decir, mediante replicar el patrón alrededor del área de estudio

(Rosenberg y Anderson 2011). Asimismo, se estabilizó la varianza y se linearizó la función, mediante una transformación de la función $K(t)$ como sigue:

$$L(t) = \sqrt{K(t)/(\pi - t)}$$

Bajo una hipótesis nula de no tener un patrón claro de microdistribución (aleatorio), el valor de $K(t)$ es igual a πt^2 (Skarpe 1991). De tal manera, que para evaluar la significancia estadística de $K(t)$, estimamos el intervalo de confianza del 95%, usando un procedimiento Monte Carlo, basado en 99 simulaciones al azar de las estaciones de muestreo en donde se capturaron micromamíferos dentro del cuadrante (Zavala-Hurtado *et al.* 2000).

La interpretación para la transformación de $K(t)$, suele realizarse representando $L(d)-d$ frente a la distancia d , lo cual ajusta la hipótesis nula (distribución aleatoria) al valor cero (Rosenberg y Anderson 2011); asimismo, un patrón agregado tiene lugar cuando $L(d)-d$ es significativamente mayor que cero y un patrón regular o uniforme cuando $L(d)-d$ es significativamente menor que cero. Así, cuando $K(t)$ es positivo (*i. e.*, por encima del cero), se infirió que los micromamíferos tendían hacia un patrón agregado a una (t) escala, pero si los valores sobrepasaban la región superior del límite de confianza IC95%, la inferencia era que esa microdistribución agregada era estadísticamente significativa. Por el contrario, si $K(t)$ tomaba valores negativos (*i. e.*, por debajo del cero), eso indicaba una tendencia hacia un patrón uniforme a una (t) escala y cuando sobrepasaba el intervalo de confianza inferior IC95%, entonces el patrón regular, o uniforme, se infería como estadísticamente significativo. (Haase *et al.* 1997, Zavala-Hurtado *et al.* 2000, Mouer 1993, Salas *et al.* 2006)

En breve, la función $K(t)$ permitió estimar el número esperado de otros individuos dentro de una distancia t , desde una determinada estación de muestreo, con lo que se pudo reconocer el patrón de distribución (aleatorio vs. aglomerado o regular) en el cuadrante. Dicha función ha sido empleada con éxito en diversos estudios ecológicos que analizan los patrones de distribución de diferentes especies de plantas y animales (Haase 1995, Mouer 1993, Salas *et al.* 2006, Fajardo y Alaback 2005). Para la determinación de estos patrones espaciales univariados el paquete estadístico que se utilizó fue PAST 2013 (Hammer 2013).

Determinación de patrones de distribución bivariada. La interacción espacial entre dos series de puntos (*e. g.*, entre especies, individuos de diferente edad o sexo, o entre individuos vs. la calidad del microhábitat) también puede analizarse con la extensión bivariada, o cruzada, de la función $K_{12}(d)$ de Ripley, la cual indica el tipo, intensidad y rango del patrón espacial bivalente que presentan dos series de puntos (Rozas y Camarero 2005). Esta función $K_{12}(d)$ calcula el número de puntos de tipo 2 que se encuentran a una distancia menor o igual que d , respecto de cada punto de tipo 1, n_1^{-1} , en donde n_1 y n_2 son el número de puntos de tipo 1 y tipo 2, respectivamente, el resto como en la ecuación de la K univariada. Corresponde a la siguiente expresión:

$$K_{12}(d) = n_1^{-1} n_2^{-1} A \sum_{i=0}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} W_{ij}^{-1} I_{ij}(d)$$

Así, la función $K_{12}(d)$ de Ripley bivariada establece la propiedad de segundo orden entre los patrones de los dos conjuntos de puntos diferenciables

por etiquetas discretas, evaluando el ordenamiento de un conjunto de puntos en función del otro y viceversa. De esta forma, se evalúa la independencia espacial entre cada conjunto de datos (Rosenberg y Anderson 2011). Las especificaciones del cálculo y la corrección del efecto de borde son iguales que para el análisis univariado. La hipótesis de independencia espacial entre ambas series de puntos es comprobada mediante simulación de Monte Carlo de traslaciones toroidales aleatorias de los puntos tipo 2 (Upton y Fingleton, 1985). En este trabajo, el análisis bivalente de 100 simulaciones proporcionó un intervalo de confianza del 95% para la hipótesis de independencia espacial, a partir de los valores máximo y mínimo de $K_{12}(d)$ simulados para cada distancia d .

Como en el caso univariante, los resultados pueden ser convertidos en la función:

$$\hat{L}_{12}\sqrt{\hat{K}_{12}}(d)/\pi$$

y la interpretación es realizada representando gráficamente $\hat{L}_{12}(d)-d$ frente a d . Cuando $\hat{L}_{12}(d)-d$ es significativamente mayor que cero, existe repulsión espacial entre ambas series de puntos y cuando es significativamente menor que cero, existe atracción.

La función K de Ripley bivalente ha sido utilizada en ecología espacial de pequeños mamíferos para estudiar el riesgo de depredación (Hughes y Banks 2010, North y Greenberg 1998) y el comportamiento social (Polechová y Stopka. 2002).

En este estudio se utilizó la K bivariada de Ripley para determinar los patrones de asociación, tanto para la época de secas como de lluvias, entre los

individuos de *P. difficilis* y *P. melanotis* vs. los tres tipos de calidades, así como entre las características analizadas de ambas especies (sexo, edad, sus combinaciones y el estado reproductivo). Por ejemplo, para establecer relaciones de asociación positiva (atracción, agregación) o de asociación negativa (repulsión o rechazo) entre los machos adultos de *P. difficilis* y los correspondientes de *P. melanotis*, o bien, entre los dos sexos de una misma especie, a partir de diferentes niveles de calidad en el microambiente. A partir de estos análisis de segundo orden (Rosenberg y Anderson 2011), se examinaron las relaciones entre los puntos de los patrones bivariados, para lo cual a cada punto, o coordenada, se le asignó una etiqueta categórica, dependiendo de la prueba; e. g., entre especies, sexos, edades, y sus combinaciones, así como para probar las tres calidades del hábitat (C1-C3) y un grupo de ratones con determinadas características y estado reproductivo. Finalmente, para realizar estos análisis el paquete estadístico que utilizamos fue PASSaGe 2011 (Rosenberg y Anderson 2011).

7.3.3. Influencia de las variables ambientales del microhábitat en la presencia de las especies y grupos por edad y sexo.

Una vez que se obtuvieron los patrones uni y bivariados de la distribución de los dos *Peromyscus* en las zonas de calidad, tanto para la época lluviosa como para la seca, se analizaron las 24 variables (Cuadro 1) para establecer cuáles de ellas eran más importantes para predecir y explicar la presencia y distribución de los ratones, de acuerdo con su especie, sexo, edad o cualquier combinación.

Para ello, primero se exploró la ordenación espacial de las 24 variables indicadoras de la estructura del microhábitat recabadas en cada una de las 120

estaciones de muestreo, mediante Análisis de Componentes Principales (ACP) para cada época. Esto permitió conocer las variables específicas que tuvieron mayor carga (*i. e.*, puntajes más altos) en la conformación de las nuevas funciones del ACP, así como para interpretar gradientes ambientales a partir de la ordenación de las variables en cada nueva función. Las coordenadas de las observaciones para las nuevas funciones de los dos ACP (lluvias y secas) en cada estación de muestreo fueron guardadas. Estos ACP fueron hechos en el paquete estadístico XLSTAT.

Posteriormente, los datos de los ACP se usaron para desarrollar modelos lineales generalizados (MLGs) con el fin de predecir la probabilidad de que un ratón de *P. difficilis* o de *P. melanotis* se encontrara presente en un cuadrante de 55x45 m, compuesto por microhábitats distintos, de acuerdo con las variables más importantes en el ACP para explicar su presencia y distribución en cada una de las estaciones de muestreo, tanto en secas como en lluvias.

Para construir los MLGs, se tomó como variable dependiente a los conteos totales de cada una de las características analizadas por cada estación de muestreo de *P. difficilis* y *P. melanotis*, respectivamente, en cada época (*e. g.*, especie total, conteos totales de hembras adultas y/o machos adultos). Mientras que las variables independientes fueron las nuevas funciones creadas por el ACP para cada época. Se asumió una distribución de Poisson con una función de vínculo de tipo logarítmica. Debemos mencionar que los MLGs se realizaron en el paquete estadístico JMP 9 (SAS 2012).

Los criterios para seleccionar los modelos que más explicaron el número de ratones para cada especie en cada época en las estaciones de muestreo,

incluyeron que el modelo resultara significativo ($P > 0.05$), que presentara el menor índice de Akaike (AIC) y su devianza (varianza), así como el significado biológico y ecológico de los resultados. El AIC es una medida de la varianza explicada por el modelo (Posada y Buckley 2004), de tal modo que para un modelo dado, su AIC es una función de su verosimilitud (ℓ) y del número de parámetros estimados (K), según la fórmula:

$$AIC = -2\ell + 2K$$

8. RESULTADOS

8.1. Caracterización del microhábitat por zonas de calidad.

En los dos dendrogramas de la figura 5, las estaciones de muestreo se arreglan, en orden de menor a mayor calidad, como sigue: en rojo la zona de calidad 1 (C1); en verde la zona de calidad 2 (C2) y en azul la zona de calidad 3 (C3). Nótese que en ambos dendrogramas, la zona C1 se separa de las otras dos y que éstas últimas son más similares entre sí. En la figura 5 también se presentan los respectivos gráficos de puntos de distancia (*i. e.*, nodos) entre las estaciones para cada temporada, respectivamente, los cuales coadyuvaron a decidir el número de zonas de calidad a considerar, a partir de la inflexión de la curva correspondiente. En ellos también se enfatiza la separación de la C1 con respecto de las otras dos zonas de calidad.

Las estaciones coloreadas de acuerdo al tipo de calidad al que pertenecen, se muestran en los mapas del cuadrante (Fig. 5). Tanto en estos mapas como en los dendrogramas, se aprecia que el cambio numérico entre las estaciones correspondientes a cada zona de calidad, entre temporadas pluviales (Fig. 5), también es espacial. A diferencia de las lluvias, durante las secas las zonas C2 y C3 lucen más fragmentadas por la expansión de la C1. En las lluvias, la C2 gana terreno dentro del cuadrante, a costa de la C1; de hecho, la última zona de calidad pierde estaciones principalmente en los cuartos superior (I, entre el W y el N del cuadrante), e inferior (II, entre el E y el N) derechos, aunque también en las otros dos cuartos (III, entre el E y el S; IV, entre el S y el W del cuadrante).

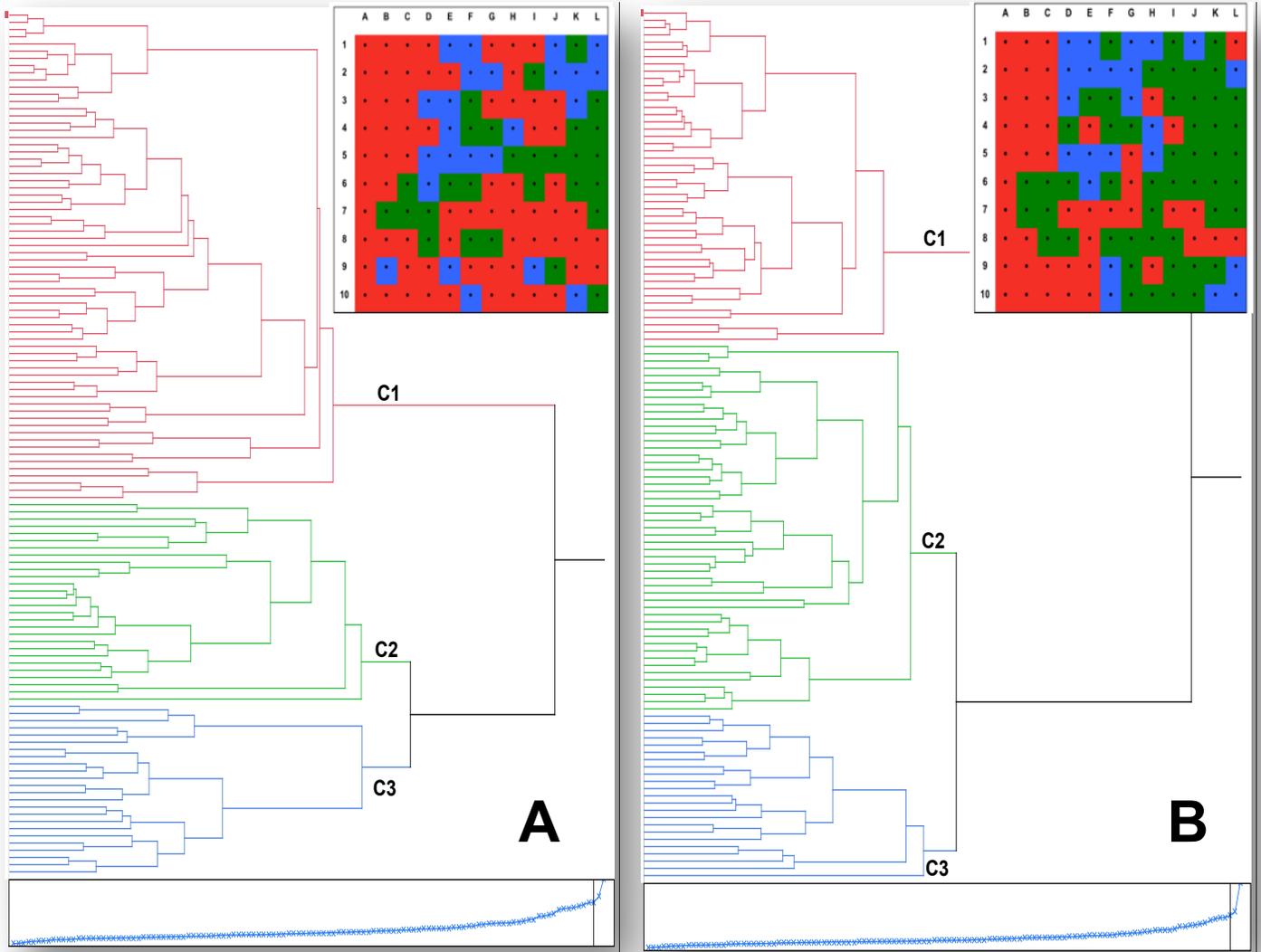


Figura 5. Agrupación y distribución espacial de las 120 estaciones de muestreo en el cuadrante por zonas de calidad (C1-C3), de acuerdo con 24 variables del microhábitat registradas para las épocas de secas (A) y de lluvias (B). Las gráficas de puntos de distancia entre las estaciones fueron utilizadas para determinar las tres zonas de calidad. De menor a mayor calidad, el color rojo es la C1, el verde la C2 y el azul la C3.

La C2 se expande hacia el I y el II durante las lluvias en las zonas en que la C1 perdió estaciones, con el aumento de la vegetación, para entrar en contacto con zonas tipo C3, especialmente en II y en IV. Por su parte, la C3 también se expande, durante las lluvias, desde la mitad occidental del cuadrante ocupando estaciones que tenían la C1 y la C2, para lograr una zona C3 más continua. Esto

mismo sucede en la mitad oriental del cuadrante, pero con mucha menor intensidad. El resultado es que la fragmentación de las zonas C2 y C3 por la zona C1 durante las secas, cambia hacia las lluvias de tal manera que las dos últimas forman un continuo más claro en las tres cuartas partes del cuadrante (Fig. 5).

8.1.1. Comportamiento de las 22 variables del microhábitat entre temporadas pluviales.

Cuadro 2. Pruebas de normalidad (**NOR**) para 22 variables (**VAR**) del microhábitat y comparaciones (**COM**) para sus valores promedio alcanzados entre la época seca (**SEC**) y la lluviosa (**LLU**), respectivamente, mediante métodos paramétricos (^aKolmogorov-Smirnov; ^bt de Student para dos muestras) y no paramétricos (^cWilcoxon). En itálicas ($\alpha \geq 0.05$) valores que no rechazan la normalidad, o que no indican diferencias significativas entre las dos épocas. Abreviaturas como en el Cuadro.

VAR	NOR ^a		COM	VAR	NOR ^a		COM	VAR	NOR ^a		COM
	SEC	LLU			SEC	LLU			SEC	LLU	
SDES	0.0001	0.0001	<i>1.0^c</i>	CV100 cm	0.002	0.003	0.0001 ^c	LEÑT	<i>0.143</i>	<i>0.08</i>	0.0004 ^b
TRON	0.0001	0.0001	<i>0.972^c</i>	RIQSP	0.006	<i>0.082</i>	0.0001 ^b	FV21	0.0001	0.0001	0.004 ^c
MOM	0.010	0.034	0.0001 ^c	NHT	0.0001	<i>0.072</i>	0.0001 ^b	FV22	0.0001	0.0001	0.026 ^c
ROC	0.0001	0.0001	<i>0.432^c</i>	FV11	0.015	0.028	<i>0.658^c</i>	FV23	0.0001	0.0001	<i>0.875^a</i>
CV10 cm	0.002	0.041	0.0001 ^c	FV12	0.0001	0.0001	0.001 ^c	FV24	0.0001	0.0001	<i>0.378^c</i>
CV25 cm	0.009	0.003	0.0001 ^c	FV13	0.0001	0.0001	0.0001 ^c	FV25	0.0001	0.001	0.0001 ^c
CV35 cm	0.0001	0.002	0.0001 ^c	FV14	0.0001	0.0001	0.0001 ^c				
CV50 cm	0.0001	0.019	0.0001 ^c	FV15	0.0001	0.0001	0.0001 ^a				

En 19 de las 22 variables numéricas del microhábitat, arregladas por zona de calidad (Cuadro 2), no se encontró una distribución normal en ninguna de las dos épocas: las cinco coberturas vegetales, conforme a su altura (*i. e.*, CV en 10, 25, 35, 50 y 100 cm); las diez formas de vida, conforme a su altura (FV11-FV15; FV21-FV25); la superficie de troncos tirados o madera muerta en el suelo (TRON); la superficie de rocas (ROC); la superficie de materia orgánica muerta (MOM) y la

superficie de suelo desnudo (SDES). Por su parte, la riqueza de especies vegetales (RIQSP) y el número de herbáceas totales (NHT) siguieron una distribución normal para la época de lluvias, aunque no fue así para la época de secas. La única variable que tuvo una distribución normal en ambas épocas fue el número de leñosas totales (LEÑT).

Por cuanto a los cambios del microhábitat entre secas y lluvias (Cuadro 2), 16 variables del microhábitat tuvieron diferencias significativas en sus valores promedio: cobertura de la vegetación a cinco diferentes alturas (*i. e.*, CV a 10, 25, 35, 50 y 100 cm); riqueza de especies vegetales (RIQSP); número de herbáceas totales (NHT); formas de vida herbácea a cinco distintas alturas (FV12-FV15); número de leñosas totales (LEÑT); las primeras dos y la última formas de vidas leñosas, según su altura (FV21, FV22 y FV25) y la materia orgánica muerta (MOM). Los seis elementos del microhábitat que no presentaron diferencias significativas de secas a lluvias fueron seis; la forma de vida herbácea a 10 cm de altura (FV11), las formas de vida leñosas a 35 y 50 cm de altura (FV23 y FV24), la superficie de troncos o madera muerta en el suelo (TRON), la superficie de rocas (ROC) y la superficie de suelo desnudo (SDES).

A partir de este análisis, se corroboró que los elementos del microhábitat que más cambian, conforme a la temporalidad del régimen pluvial, son aquellos que corresponden principalmente a la vegetación herbácea por cuanto a la cobertura por alturas y a la presencia de especies (Cuadro 2). En cambio, las formas de vida leñosas fueron un poco más estables porque si bien algunas presentaron cambios entre ambas épocas, otras (FV23 y FV24) no mostraron diferencias significativas (Cuadro 2).

En resumen, la mayoría de las variables indicadoras de la estructura del microhábitat referentes a la vegetación, sí tuvieron diferencias significativas en sus valores entre las épocas, lo cual, a su vez, también ocasionó cambios en la riqueza de especies vegetales (RIQSP) de las secas a las lluvias. Finalmente, como se esperaba, no hubo cambios en los elementos fijos, como los troncos o madera muerta en el suelo (TRON), así como tampoco en las rocas (ROC), entre las dos épocas (Cuadro 2).

8.2. Validación de las zonas de calidad y heterogeneidad del hábitat.

Las primeras dos funciones (F1-2) en el análisis discriminante (AMD, Fig. 6) acumularon el 100% de la varianza, tanto para la época de secas (Fig. 6A, F1 = 58.67%; F2 = 41.32%) como en la de lluvias (Fig. 6B, F1 = 72.581%; F2 = 27.419%). La Lambda de Wilks (Bartlett 1947), corroboró que las medias multivariantes de cada zona de calidad (C1-3) fueron significativamente diferentes ($p < 0.0001$), tanto para la época de secas como para la de lluvias. Estas diferencias significativas entre los vectores promedio, indica que al menos uno de ellos fue diferente de otro entre las tres zonas de calidad.

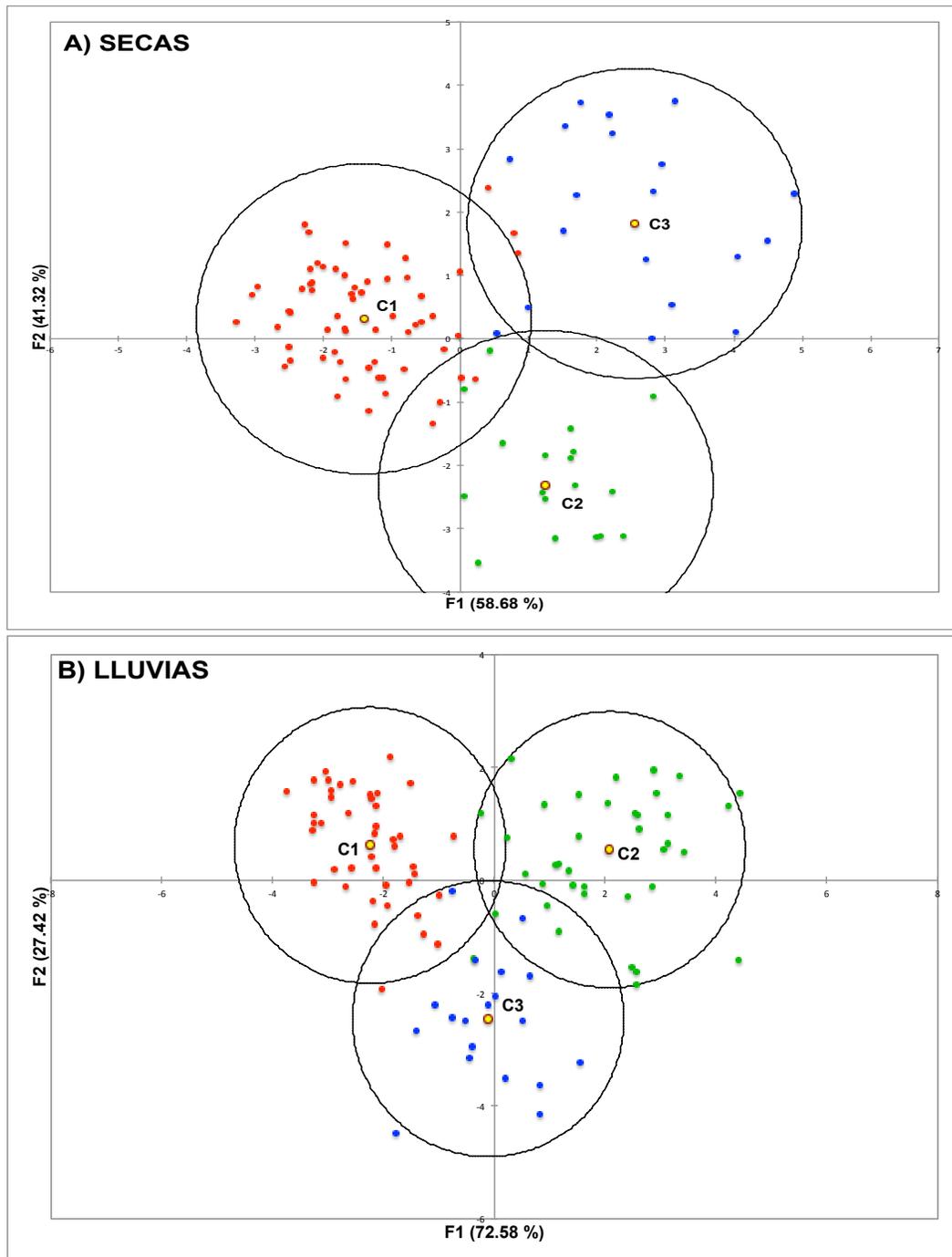


Figura 6. Distribución de las 120 estaciones de muestreo dentro de tres zonas de calidad (C1-3) del microhábitat, conforme a las dos primeras funciones (F1-2) de los respectivos análisis discriminantes para la época de secas (A) y de lluvias (B).

En ese sentido, las tres zonas de calidad (C1-3) propuestas a partir de los AMA fueron claramente discriminadas en el espacio bidimensional, creado por las dos primeras funciones discriminantes (F1-F2, Fig. 6) resultantes del AMD, en función de las 24 variables indicadoras de las características estructurales del microhábitat. En ambas épocas pluviales se observa que los centroides de las elipses de equiprobabilidad del 95% de confianza, para cada una de las tres zonas de calidad, están completamente libres de superposición y también que las elipses sólo muestran ligeros empalmes entre sí. En consistencia con el análisis de agrupamiento (Fig. 5), durante la época de secas, la C1 (*i. e.*, puntos rojos) se separó mejor de la C2 (*i. e.*, puntos verdes) y, especialmente, de la C3 (*i. e.*, puntos azules) que en la época de lluvias; mientras que el leve empalme, entre las dos últimas es relativamente algo mayor (Fig. 6A). En cambio, durante la época de lluvias, la C1 mostró un somero empalme un poco más amplio con ambas C2 y C3, mientras que el leve empalme entre estas últimas disminuyó aún más (Fig. 6B).

Cuadro 3. Porcentajes de clasificación correcta (% **CC**) para las 120 estaciones de muestreo arregladas *a priori* en tres zonas de calidad (C1-3), dentro de la época de secas (A) y de lluvias (B), respectivamente, de acuerdo con 24 variables del microhábitat. Se muestra el número original de estaciones de muestreo asignadas a cada zona (**nEM**), el número de las mismas erróneamente clasificadas (**EME**) y el identificador de éstas (**IDEM**).

Zonas de calidad				nEM	% de CC	EME	IDEM
A. Secas							
	C1	C2	C3				
C1	65	0	3	68	95.59	3	H1, H3, I3
C2	2	26	0	28	92.86	2	I2, I6
C3	3	0	21	24	87.50	3	E5, F2, L1
Totales	70	26	24	120	93.33	8	
B. Lluvias							
	C1	C2	C3				
C1	44	0	2	46	95.65	2	G5, G6
C2	1	48	2	51	94.12	3	E3, F1, G10
C3	1	1	21	23	91.30	2	E5, E6
Totales	46	49	25	120	94.17	7	

La clasificación y grado de superposición entre las estaciones de muestreo dentro del hiperespacio bidimensional resultó en el 93.33% de las estaciones de muestreo correctamente clasificadas para la época de secas y del 94.17% para la época de lluvias (Cuadro 3). Como la discriminación de las tres zonas de calidad fue bastante consistente en ambas épocas pluviales (Fig. 6), se confirmó la heterogeneidad del microhábitat dentro y entre épocas pluviales.

8.3. Variables que más contribuyeron a la clasificación de las zonas de calidad del microhábitat.

La figura 7 y el Cuadro 4 muestran la importancia relativa de las 24 variables utilizadas para analizar el microhábitat, tanto para la época de secas como para la de lluvias, a partir del AMD sobre las dos funciones (F1-2) generadas a partir de la matriz de correlación. La dirección y el ángulo de inclinación de los vectores para las variables, indican su relación con las funciones (mayor o menor correlación), mientras que su longitud (valor absoluto) señala su importancia en ellas para discriminar correctamente entre las zonas de calidad (C1-3), en cada una de las épocas.

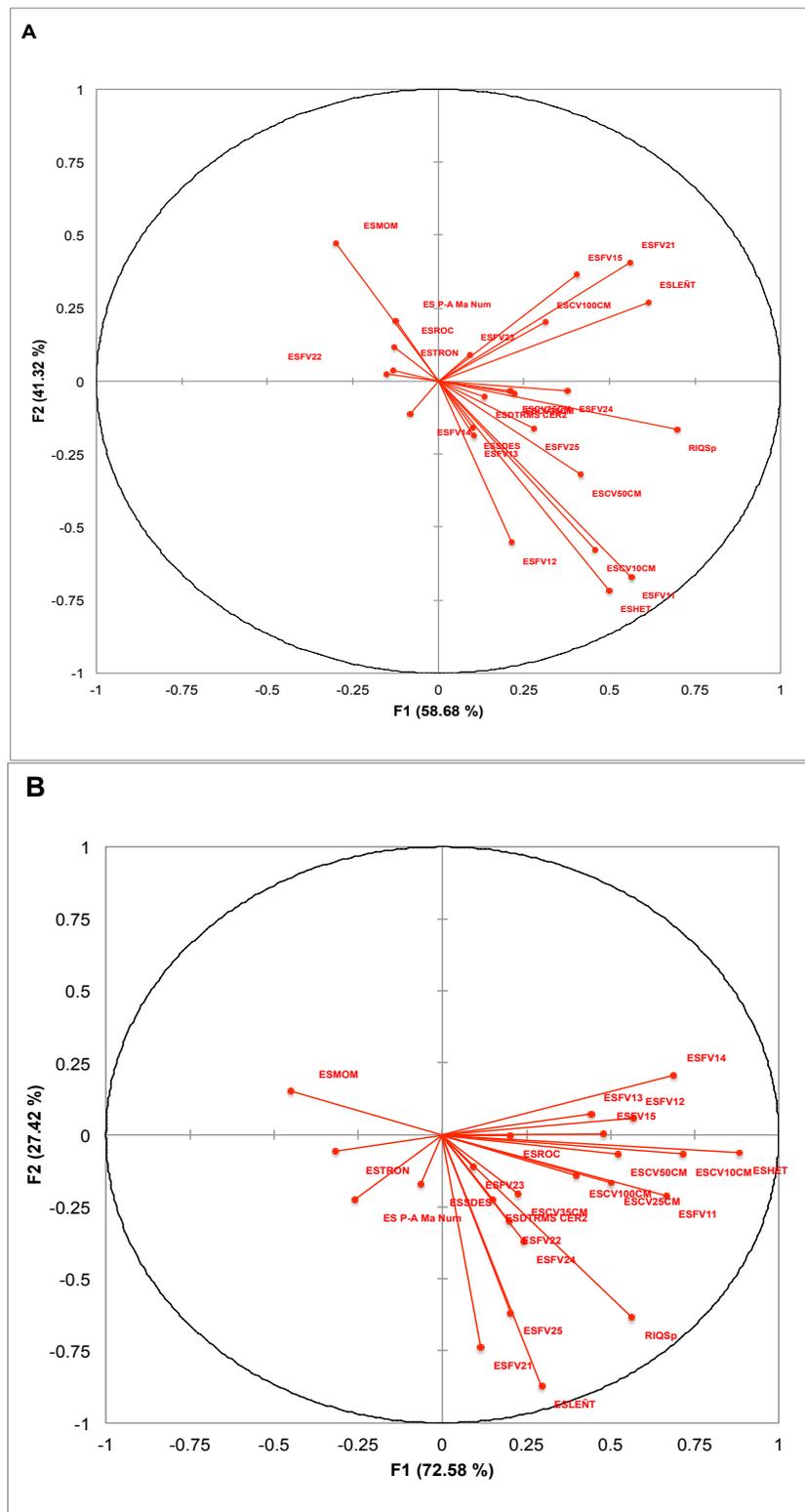


Figura 7. Importancia relativa (vectores en rojo) de 24 variables indicadoras de la estructura del microhábitat en un bosque templado de coníferas y árboles latifoliados para las épocas seca (A) y lluviosa (B), respectivamente. Ver Cuadro 5.

Durante la época de seca (Fig. 7A, Cuadro 4), las variables que más se correlacionaron con la F1, arregladas por orden de mayor a menor importancia fueron: la riqueza de especies vegetales (RIQSP), el número de leñosas totales (NLEÑTO), las formas de vida herbácea y leñosa a 10 cm (FV11 y FV21), el número de herbáceas totales (NHTO), la cobertura de la vegetación a 10 y 50 cm (CV10, CV50 cm), las formas de vida herbáceas a 100 cm (FV15), las formas de vida leñosa a 50 cm (FV24) y la cobertura de la vegetación a 100 cm (CV10cm). De hecho, como la RIQSP y el NLEÑTO fueron las variables del microhábitat que más contribuyeron a la generación y ordenación de la F1 y, por ende, las que más aportaron para la discriminación entre las zonas de calidad durante las secas, se consideró que esta función enfatiza la heterogeneidad taxonómica de la vegetación, especialmente de las plantas con mayor longevidad (leñosas).

Por su parte, también en la época seca (Fig. 7A, Cuadro 4), las variables que más contribuyeron en la F2 por orden decreciente fueron: el número de herbáceas totales (NHTO), las formas de vida herbáceas a 10 cm (FV11), la cobertura de la vegetación a 10 cm (CV10cm), las formas de vida herbáceas a 25 cm (FV12), y la materia orgánica muerta (MOM). También fueron variables importantes para la generación de esta función (Cuadro 5); las formas de vida leñosas a 10 cm (FV21), las formas de vida herbáceas a 100 cm (FV15) y la cobertura de la vegetación a 50 cm (CV50cm). En consecuencia, la F2 enfatiza a la vegetación más temporal (herbáceas), especialmente en los estratos bajos del sotobosque, así como la hojarasca y las pequeñas ramas en el suelo durante las secas.

Cuadro 4. Importancia relativa de las 24 variables (VAR) indicadoras del microhábitat en las dos funciones discriminantes (F1-2) para sendas épocas pluviales. En rojo se remarcan las que más aportaron a construir la calidad del microhábitat dentro de cada función y época, entre las tres zonas de calidad. Las variables con las iniciales “ES” fueron estandarizadas con media = 0 y desviación estándar = 1.

A. SECAS			B. LLUVIAS		
Variables	F1	F2	Variables	F1	F2
RIQSp	0.698	-0.718	ESHET	0.884	-0.872
ESLEÑT	0.615	-0.671	ESCV10CM	0.714	-0.737
ESFV11	0.563	-0.578	ESFV14	0.689	-0.633
ESFV21	0.562	-0.554	ESFV11	0.664	-0.617
ESHET	0.500	-0.475	ESFV12	0.567	-0.369
ESCV10CM	0.459	0.408	RIQSp	0.563	-0.302
ESCV50CM	0.417	0.363	ESCV50CM	0.522	0.207
ESFV15	0.406	-0.322	ESCV25CM	0.501	0.151
ESFV24	0.379	0.271	ESFV15	0.481	0.070
ESCV100CM	0.314	0.206	ESMOM	-0.452	0.056
ESFV25	0.280	0.202	ESFV13	0.443	0.004
ESCV35CM	0.221	-0.185	ESCV100CM	0.398	-0.002
ESFV12	0.214	-0.165	ESTRON	-0.315	-0.059
ESCV25CM	0.212	-0.163	ESLEÑT	0.294	-0.062
ESDTRMS CER2	0.133	-0.159	ESFV24	0.242	-0.066
ESFV13	0.102	0.115	ESCV35CM	0.226	-0.068
ESSDES	0.100	-0.113	ESFV25	0.204	-0.109
ESFV23	0.091	0.091	ESROC	0.203	-0.143
ESFV14	-0.084	-0.053	ESFV22	0.200	-0.167
ES P-A Ma Num	-0.125	-0.041	ESDTRMS CER2	0.150	-0.170
ESROC	-0.130	0.039	ESFV21	0.115	-0.204
ESTRON	-0.133	-0.034	ESFV23	0.090	-0.212
ESFV22	-0.150	-0.034	ESSDES	-0.064	-0.224
ESMOM	-0.298	0.025	ES P-A Ma Num	-0.261	-0.224

Para la época de lluvias (Fig. 7B, Cuadro 4) las variables que más se correlacionaron con la F1 fueron: el número de herbáceas totales (NHTO), la cobertura de la vegetación a 10 cm (CV10cm), la riqueza de especies vegetales (RIQSP), las formas de vida herbáceas a 50, 10 y 25 cm (FV14, FV11 y FV12). También se correlacionaron con la F1 la cobertura de la vegetación a 50 y 25 cm (CV50 y CV25cm), la materia orgánica muerta (MOM), las formas de vida herbáceas a 35 cm (FV13) y la cobertura de la vegetación a 100 cm (CV100cm). Como el NHTO y la CV10 cm fueron las variables que más contribuyeron a la discriminación entre las zonas de calidad en la F1, esta función resalta la vegetación temporal herbácea y los elementos bajos y rasantes del sotobosque y del suelo, respectivamente. En la F2 (Fig. 7B, Cuadro 4), las variables que más contribuyeron para discriminar entre las zonas de calidad, en orden de mayor a menor importancia, fueron el número de leñosas totales (NLEÑTO), las FV21, la RIQSP, las FV25, FV24 y FV22. Por ende, la F2 enfatiza la presencia y riqueza de especies leñosas en el microhábitat del sotobosque durante las lluvias.

8.4. Comparación de la heterogeneidad del microhábitat entre épocas.

En la época de secas (Cuadro 5, Fig. 8), la zona C1 agrupó el 56.7% de las estaciones de muestreo, mientras que la C2 y la C3 sólo alrededor de la cuarta o quinta parte de las estaciones de muestreo, respectivamente. Por su parte, en la época de lluvias la zona C1 disminuyó al 38.3% de las estaciones de muestreo, pero la zona C2 aumentó al 42.5% de las estaciones de muestreo y la zona C3 permaneció agrupando una quinta parte de las estaciones de muestreo. En términos de proporciones, la C1 tuvo 1.5:1 estaciones integradas (secas:lluvias), la C2 1:2 y la C3 1:1.

En el Cuadro 5 se muestra la tabla de contingencia utilizada en la prueba de la χ^2 para comprobar si los cambios en la calidad de las estaciones de muestreo fueron significativos desde la época de secas a la de lluvias. La prueba arrojó dependencia entre las filas y las columnas con una $p < 0.004$ ($\alpha \leq 0.05$), por lo que las diferencias entre el número de estaciones de muestreo que se integraron en cada una de las zonas de calidad (C1-3) cuando el microhábitat cambió de secas a lluvias fueron significativas. La prueba exacta de Fisher indicó que el cambio se dio entre las estaciones pertenecientes a las zonas C1 y C2 en el paso de secas a lluvias (Cuadro 5).

Cuadro 5. Pruebas de χ^2 para estimar si las diferencias entre el número de localidades de muestreo, integradas en cada una de tres zonas de calidad (C1-3) del microhábitat, fueron significativas entre las dos épocas del régimen pluvial analizadas. Los signos indican la dirección de la diferencia entre las zonas; en rojo se señala si ésta fue significativa a un nivel de $\alpha \leq 0.05$.

Zona de calidad	Secas	Lluvias	χ^2 Secas	χ^2 Lluvias
C1	68 >	< 46	2.123	2.123
C2	28 <	> 51	3.348	3.348
C3	24 >	< 23	0.011	0.011

A partir de este análisis se comprobó que la heterogeneidad del microhábitat, cuando se considera el número de estaciones de muestreo integradas en cada zona de calidad, sí cambió de manera estadísticamente significativa a través del tiempo; en este caso de secas a lluvias (Fig. 8). De hecho, la heterogeneidad y calidad del microhábitat como hemos mencionado antes cambia principalmente entre las zonas C1 y C2, destacando que las estaciones integradas a la última fueron las que más cambiaron de secas a lluvias (de 28 a 52). En cambio, la zona C3 permaneció muy estable por cuanto al número de estaciones de muestreo que la integraron a través del año. Ésta última zona de calidad está compuesta por microhábitats caracterizados principalmente por vegetación leñosa (arbustos y árboles), los cuales son elementos más estables.

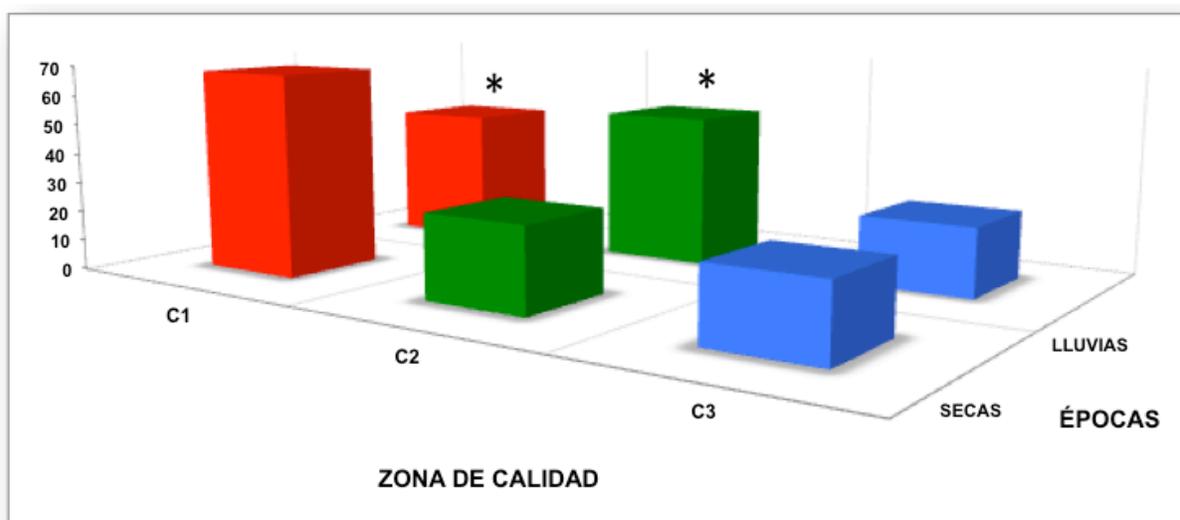


Figura 8. Cambios en la heterogeneidad y calidad del microhábitat desde la temporada de secas a la de lluvias, a partir de la integración numérica de 120 estaciones de muestreo dentro de tres zonas de calidad (C1-3). Los asteriscos muestran las zonas de calidad que resultaron con cambios estadísticamente significativos de una época pluvial a otra.

Otras diferencias en la heterogeneidad del microhábitat, tanto por zonas de calidad como entre temporadas, fueron también evidentes cuando se graficaron las condiciones microclimáticas (temperatura, T° ; humedad relativa, Hr; Fig. 9).

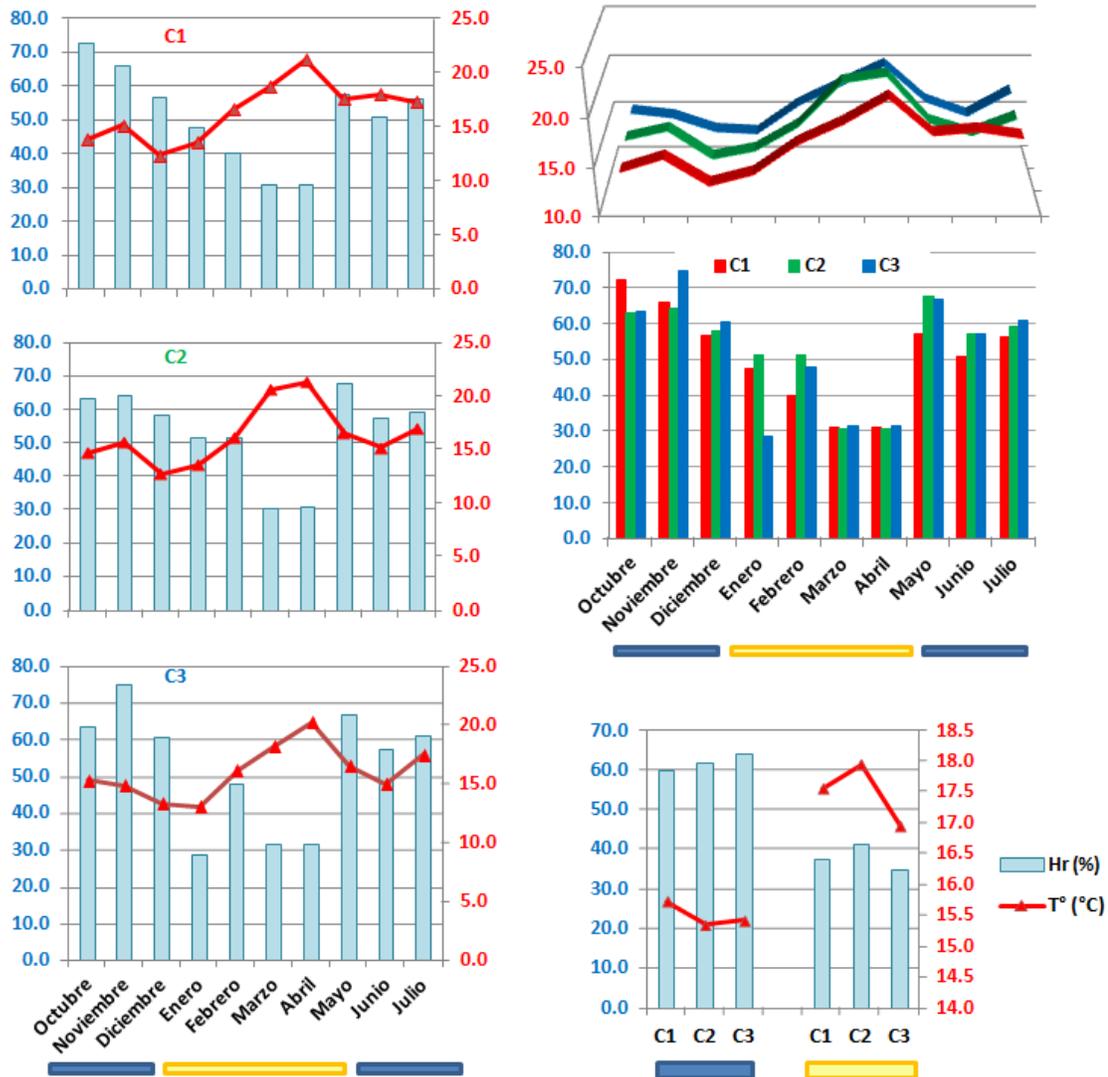


Figura 9. Condiciones microclimáticas (temperatura, T° en $^{\circ}\text{C}$; humedad relativa, Hr, en %) por zona de calidad (C1-C3) y temporada pluvial en el cuadrante, a lo largo del muestreo. Las tres gráficas de la izquierda resumen las condiciones microclimáticas por zona de calidad. Arriba a la derecha se muestra ambas variables combinadas y abajo el promedio de sendas variables por temporada de lluvias (barra azul) y de secas (barra amarilla).

En general, las condiciones microclimáticas fueron más estables en las lluvias que durante las secas, encontrándose mayor aumento de la T° y disminución de la Hr en la última (Fig. 9). En las lluvias del otoño-invierno 2013, la diferencia entre el registro más fresco (diciembre, C1) y el más cálido (noviembre C2) fue de 3°C y esa misma diferencia se mantuvo en las lluvias de primavera-verano 2014 (15°C en C3 y 18°C en C1, ambas en junio); en cambio, en las secas la diferencia térmica fue de 8.2°C (enero 13.1°C en C3 vs. abril 21.3°C en C1 y en C2, respectivamente). Por cuanto a la Hr, la diferencia entre el porcentaje más alto y más bajo fue de 18.4% en las lluvias de 2013 (56.8% enero, en C1 vs. 75.2% noviembre en C2) y de 16.7% en las lluvias de 2014 (junio 51.2% .en C1 vs. mayo 67.9% en C2); mientras que en las secas 2014 fue de 22.9% (enero 28.8% en C3 vs. febrero 51.7% en C2).

8.5. Descripción de las tres zonas de calidad dentro del cuadrante.

A partir de los análisis anteriores, de los mapas con la ubicación de las tres zonas de calidad (Figs. 5-9), se describen las tres zonas de calidad en el cuadrante, tomando en cuenta la presencia fija tanto de madrigueras como de troncos en el cuadrante, elementos que permanecieron sin cambios en todo el muestreo (Fig. 10), así como el comportamiento promedio de las 24 variables del microhábitat, registradas tanto en la época seca como en la lluviosa.

La presencia de troncos caídos y tocones (Fig. 10) abarcó gran parte del cuadrante, con los más grandes atravesando los cuartos IV en dirección S-N y junto con el III en dirección SW-SE). En los cuartos I y II, estos elementos estuvieron más dispersos entre el centro y los extremos N y NE.

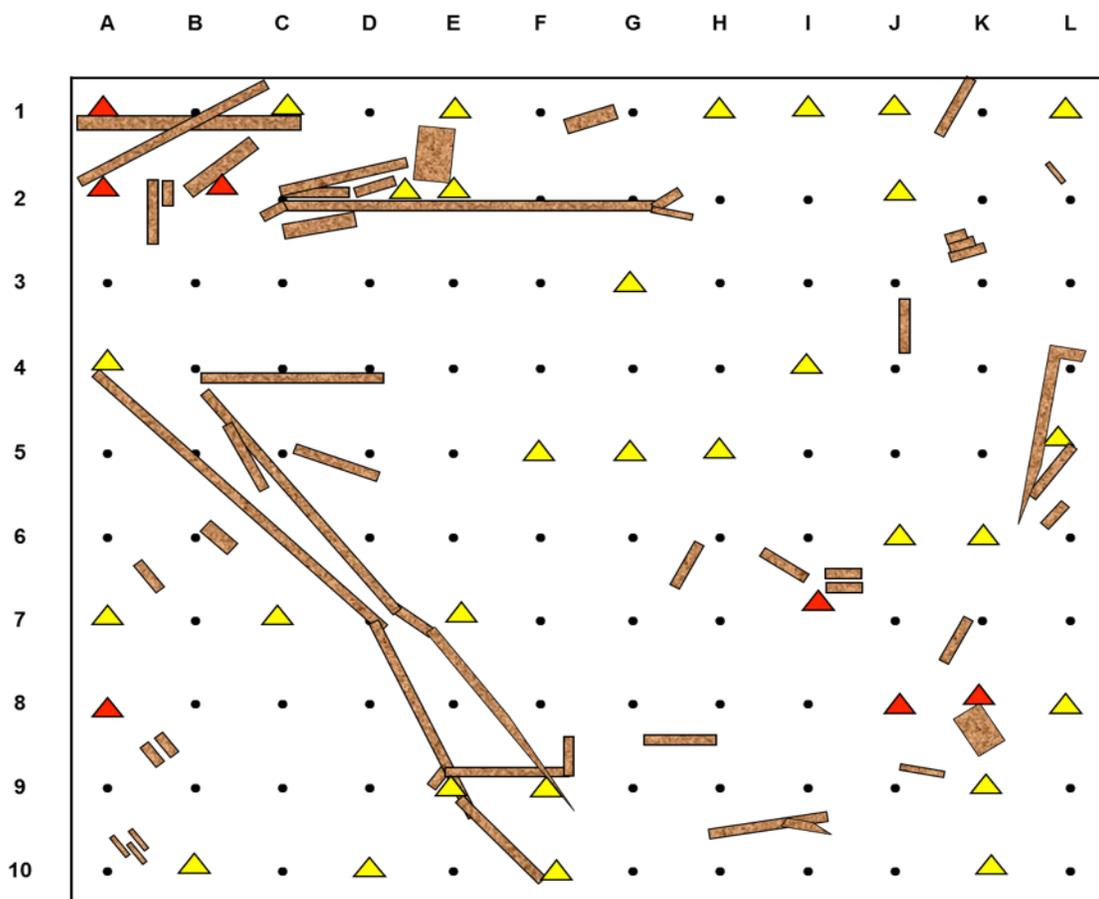


Figura 10. Ubicación de las madrigueras (triángulos), tocones (cuadrados) y troncos caídos (barras) en el cuadrante. Para las madrigueras se consideraron tanto entradas en el suelo (madrigueras reales, amarillo) como la presencia de troncos (posibles madrigueras, rojo) en las estaciones.

Las madrigueras reales y posibles (Fig. 10) se concentraron alrededor de o en las zonas abarcadas por los tocones y troncos, pero también en el suelo desnudo y entre la vegetación en donde no había los elementos maderables estables del microhábitat.

El comportamiento promedio de las variables del microhábitat dentro de cada zona de calidad (C1-3), obtenido desde el análisis de agrupamiento, se muestra en la Figura 11. Por encima de la línea horizontal, están las variables que predominaron sobre las que quedaron por debajo de la misma, en cada época del régimen pluvial, respectivamente.

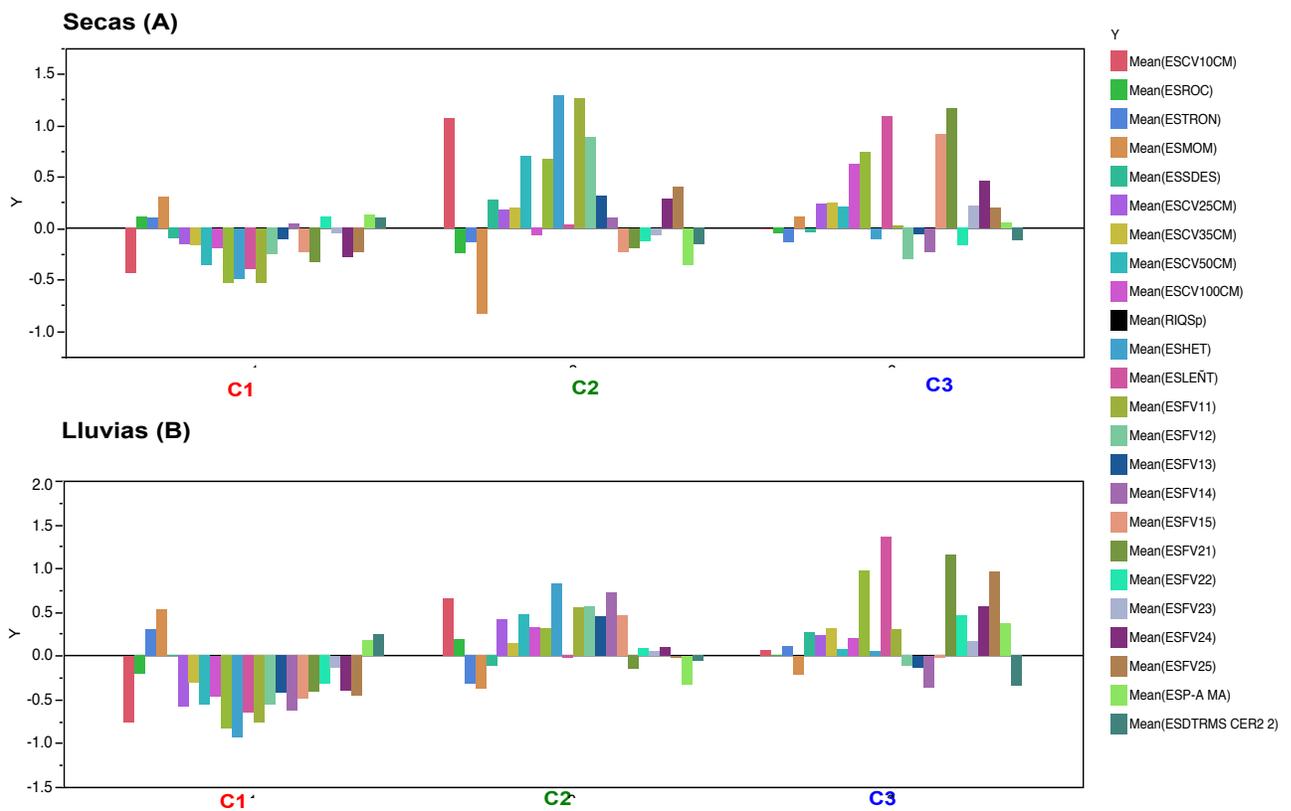


Figura 11. Comportamiento promedio de cada una de las variables dentro de las tres zonas de calidad (C1-3) para las épocas de secas (A) y de lluvias (B). En los cromocódigos de cada variable, las iniciales “ES” indican que son variables estandarizadas. Ver Métodos.

La variación del comportamiento de las variables del microhábitat entre zonas de calidad dentro de cada época, así como entre épocas, la presencia de madrigueras y las condiciones microclimáticas coadyuvieron a definir las características de cada zona de calidad como sigue:

Zona de calidad menor (C1).- Fue muy similar entre las dos épocas pluviales, por cuanto a que la cobertura vegetal a distintas alturas (CV10, 25, 50 y 100 cm) y la presencia de vegetación (frecuencia de las FV11, FV12, FV13, FV14, FV15, FV21, FV22, FV23, FV24, FV25), se encuentran en cantidades muy bajas o no están presentes en el microhábitat. En cambio, la materia orgánica muerta (MOM) es el componente más frecuente en esta zona de calidad. Es decir, son microhábitats en los cuales no hay presencia de sotobosque o el sotobosque está estructurado por muy poca vegetación. La zona C1 también está caracterizada por tener una gran cantidad de troncos muy cercanos a las estaciones de muestreo (Figs. 5 y 10), además de tener grandes cantidades de madera muerta sobre el suelo, También tiene una presencia de madrigueras por encima de la media en ambas épocas (Fig. 11).

Sin embargo, también existen algunas ligeras diferencias entre las dos épocas para la zona C1 (Fig. 11A y 11B). En la época seca, las FV22 y las FV14, así como la superficie de rocas (ROC), se encuentran por encima de la media, mientras que para la época lluviosa, esos mismos elementos se encuentran por debajo, o sobre la media (Fig. 11).

A pesar de que la C1 puede ofrecerles refugios permanentes o potenciales a los micromamíferos, debido a la gran cantidad de troncos tirados en el suelo, la escasa vegetación, mucho menos cerrada y densa que las otras dos zonas de calidad, podrían convertirla en una zona de calidad con menos oportunidades para los micromamíferos por cuanto a recurrir a refugios de cobertura vegetal o para desplazarse dentro de estas estaciones (Figs. 5, 10 y 11). Lo anterior aumenta potencialmente el riesgo de depredación en este tipo de microhábitats, ya que los

micromamíferos pueden ser vistos muy fácilmente por depredadores aéreos (aves rapaces) y mesomamíferos (Fig. 11). Este tipo de calidad predominó por encima de las C2 y C3 para la época de secas como se aprecia en los mapas del cuadrante en la figura 5.

En las condiciones microclimáticas de esta zona C1 de menor calidad (Figs. 5 y 9), se registró una T° promedio general de 15.7°C (T°_{min} 12.4°C en diciembre- T°_{max} 18°C en junio) con 60.1% de Hr (Hr_{min} 51.2% en junio- Hr_{max} 72.7% octubre) durante la época lluviosa. En cambio, durante época seca (Figs. 5 y 9), la T° promedio subió a 17.6°C (T°_{min} 13.6°C en enero- T°_{max} 21.3°C en abril) y la Hr bajó a 37.5% (Hr_{min} 31.1% en marzo y abril- Hr_{max} 47.7% en enero).

Zona de calidad intermedia (C2).- Esta zona resultó muy similar entre épocas pluviales (Fig. 11) por cuanto a que tiene una mayor superficie cubierta por formas de vida herbáceas a distintas alturas (CV10, 25, 35, 50 y 100 cm) y por tener una frecuencia alta de las mismas (FV11, FV12, FV13, FV14 y FV15). En cambio, aunque las formas de vida leñosas (FV2) también están presentes en la C2, permanecen en cantidades bajas, mientras que las formas de vida herbáceas (FV1) son mucho más evidentes (Fig. 11). Así, la cobertura de la vegetación a 10 cm (CV10cm) fue muy amplia para las dos épocas, mientras que las coberturas de la vegetación a 25, 35 y 50 cm (CV25cm, CV35cm y CV50cm) también sobrepasaron la media en ambas épocas. Por su parte, la cobertura de la vegetación a 100 cm (CV100cm) se encontró por debajo de la media durante las secas, mientras que en las lluvias su valor aumentó hasta por encima de la media (Fig. 11A y 11B).

En esta zona C2, la riqueza de especies vegetales (RIQSP) y el número de herbáceas totales (NHTO) también fueron muy altas en ambas épocas (Fig. 11). Las FV11, FV12, FV13 y FV14 superaron la media durante las secas y lluvias, destacando las dos primeras por su alta frecuencia en las estaciones que componen esta zona de calidad. En contraste, para la época de secas, las FV15 se encontraron en cantidades muy bajas o ausentes, mientras que en las lluvias estuvieron presentes con muy alta frecuencia (Fig. 11A y 11B).

Como se mencionó, en general, la cantidad de formas de crecimiento leñosas fue baja en lluvias y secas en la zona C2. Las FV21 se encontraron en cantidades muy bajas o inexistentes para ambas épocas y las FV22 y FV23 también se mantuvieron por debajo de la media durante la época de secas, ya que el número de plantas leñosas fue muy bajo o nulo, mientras que en las lluvias ambas mostraron un incremento hasta por encima de la media. En cambio, sólo las FV24 y la FV25 se mantuvieron por encima de la media en ambas épocas.

En esta zona C2 (Fig. 11) no se registró presencia de madrigueras (P-A Ma); ni de troncos mayores a 2 m, cercanos a las estaciones de muestreo (DTRONEST). Asimismo, cabe señalar que la cantidad de troncos o madera muerta en el suelo (TRON), rocas (ROC) y materia orgánica muerta (MOM) fue muy baja o ausente en esta zona de calidad intermedia, durante las dos épocas. Por su parte, la superficie de suelo desnudo (SDES) se encontró por encima de la media para la época de secas, mientras que en la época de lluvias disminuyó por debajo de la media, notándose casi nula (Fig. 11A y 11B).

Puesto que en la C2, destacan más la presencia y cobertura de la vegetación herbácea a distintas alturas (*i. e.*, CV10, 25, 35, 50 y 100 cm; FV11,

FV12, FV13, FV14 y FV15), así como una alta riqueza de vegetación (RIQSP), esta zona de calidad intermedia podría estar ofreciendo a los micromamíferos refugios y recursos alimentarios temporales o permanentes en esa vegetación, que a su vez les estaría facilitando zonas seguras para desplazarse y forrajear. Así, el riesgo de depredación en estas zonas probablemente se reduce porque también disminuye la visibilidad para depredadores aéreos y mesomamíferos (Fig. 5); sin embargo, puede aumentar el riesgo para depredadores que también aprovechan el sotobosque para pasar desapercibidos como las serpientes (Figs. 5 y 11).

En esta zona C2 de calidad intermedia (Figs. 5 y 9), para las condiciones microclimáticas se registró una T° promedio general de 15.4°C (T°_{min} 12.8°C en diciembre- T°_{max} 17°C en julio) con 61.8% de Hr (Hr_{min} 57.4% en junio- Hr_{max} 64.5% en noviembre) durante las lluvias. En cambio, durante las secas, la T° promedio aumentó a 17.9°C (T°_{min} 13.6°C en enero- T°_{max} 21.3°C en abril) y la Hr disminuyó a 41.2% (Hr_{min} 30.7% en marzo- Hr_{max} 51.7% en febrero).

Zona de calidad mayor (C3).- Esta zona está caracterizada por aquellos microhábitats en donde la cobertura vegetal a 10 cm (CV10cm), las rocas (ROC), los troncos (TRON) y el suelo desnudo (SDES) están en cantidades muy bajas o inexistentes, al menos en la época de secas; aun cuando sí se observó un incremento de la CV10cm para la época de lluvias (Figs. 5 y 11). En la zona C3, la materia orgánica muerta (MOM) estuvo por encima de la media en la época de secas, mientras que en las lluvias decreció muy por debajo de la media (Fig. 11A y 11B). En este tipo de microhábitat, la cobertura a 25, 35, 50 y 100 cm (CV25cm,

CV35cm, CV50 y CV100 cm) se encuentra por arriba de la media, destacando la última de ellas, la cual es elevada en ambas épocas pluviales. La riqueza de la vegetación (RIQSP) en la zona C3 fue más alta que en la zona C2 y se mantuvo muy alta en ambas épocas. En este tipo de calidad del microhábitat, el número de herbáceas (NHTO) fue muy bajo o estuvo ausente durante las secas, mientras que en las lluvias se incrementó hasta por encima de la media. De manera consistente con lo anterior, entre las formas de vida herbáceas, la FV11 estuvo por encima de la media en secas y lluvias, mientras que las FV12, FV13, FV14 estuvieron ausentes en ambas épocas, o bien, su número fue muy bajo; finalmente, la FV15 fue muy alta en la época de secas pero decreció hasta por debajo de la media durante las lluvias.

En cambio, el número de plantas leñosas fue muy alto para ambas épocas (Fig. 11), aunque también mostró diferentes comportamientos. En ese sentido, la FV21 se encontró en cantidades muy altas en ambas épocas y de manera similar, las FV23, FV24 y FV25 estuvieron por encima de la media en ambas épocas. En cambio, la FV22 no se encontró dentro de este tipo de microhábitats durante la época de secas, pero estuvo presente por encima de la media durante las lluvias. La presencia de madrigueras (P-A Ma) se mantuvo por encima de la media en ambas épocas (Fig. 11A y 11B). En esta calidad los troncos mayores a dos metros (DTRONEST) que estuvieran cercanos a las estaciones de muestreo fueron muy escasos en ambas épocas (Figs. 10 y 11).

Resulta interesante que los elementos que más destacan en la zona de mayor calidad (Fig. 11) son la vegetación leñosa (NLEÑTO) y las madrigueras (P-A Ma), así como la presencia de vegetación herbácea (NHTO) y las coberturas de

vegetación (CV) a las cinco alturas muestreadas (10, 25, 35, 50 y 100 cm). Por ello, la zona C3 se consideró como la mejor y más completa, en cuanto a ofrecer refugios y alimentos más estables para los micromamíferos. A su vez, esto implica que sean zonas seguras para forrajear y desplazarse con mayor seguridad dentro de las estaciones de muestreo que pertenezcan a esta zona de calidad, ya que el riesgo de depredación por depredadores aéreos y mesomamíferos en estas zonas sería muy bajo, aunque podría tener más riesgo por depredadores que aprovechen la vegetación más cerrada. En esta zona C3 de mayor calidad (Figs. 5 y 9), para las condiciones microclimáticas se registró también una T° promedio general de 15.4°C (T°_{min} 13.3°C en diciembre- T°_{max} 17.5°C en julio) con 64.2% de Hr (Hr_{min} 57.5% en junio- Hr_{max} 75.2% en noviembre) durante las lluvias. Para las secas, la T° promedio decreció a 16.9°C (T°_{min} 13.6°C en enero- T°_{max} 21.3°C en abril), como en la C2, mientras que la Hr disminuyó a 35.0% (Hr_{min} 30.5% en marzo- Hr_{max} 47.9% en febrero).

8.6. Captura de micromamíferos.

Durante las visitas previas a la instalación del cuadrante y, por ende, del muestreo, se avistó a una *Neotoma mexicana* en la zona de estudio, pero ningún individuo de esta especie fue capturado. Ya durante los 10 meses de muestreo, se capturó un total de 278 individuos de pequeños mamíferos terrestres dentro del cuadrante. Para la época de secas, 64 de éstos micromamíferos correspondieron al ratón de las rocas, *Peromyscus difficilis*; 46 al ratón endémico de orejas oscuras, *Peromyscus melanotis*; cinco a musarañas de cola larga del género *Sorex* y uno al macho adulto del ratón dorado *Reithrodontomys megalotis* que se capturó en el mes de enero. En cambio, para la época de lluvias, se capturaron 87 ratones de las rocas, 69 ratones de orejas oscuras y seis musarañas colilargas (*Sorex* sp.). De tal manera, que solo se tuvieron capturas suficientes para realizar los análisis estadísticos y probar las hipótesis de esta tesis con las dos especies de ratones del género *Peromyscus*.

8.6.1. Captura y comentarios sobre las poblaciones de los *Peromyscus*.

Cuadro 6. Número de ejemplares del género *Peromyscus*, conforme a su sexo y edad, capturados en un bosque de coníferas con latifoliadas en el Parque Nacional Desierto de los Leones, a lo largo de las dos temporadas del régimen pluvial.

Categoría	Temporada			
	Secas		Lluvias	
	<i>P. difficilis</i>	<i>P. melanotis</i>	<i>P. difficilis</i>	<i>P. melanotis</i>
Total	64	46	87	69
Machos	47	29	60	33
Hembras	17	17	27	36
Adultos	57	39	58	52
Machos adultos	40	25	43	25
Hembras adultas	17	14	15	27
Juveniles	7	7	29	17
Machos juveniles	7	4	17	8
Hembras juveniles	0	3	12	9

El Cuadro 6 y la figura 12 muestran el número de ejemplares totales capturados de *Peromyscus*, considerados por especie, sexo y categoría de edad, a lo largo de los 10 meses de muestreo.

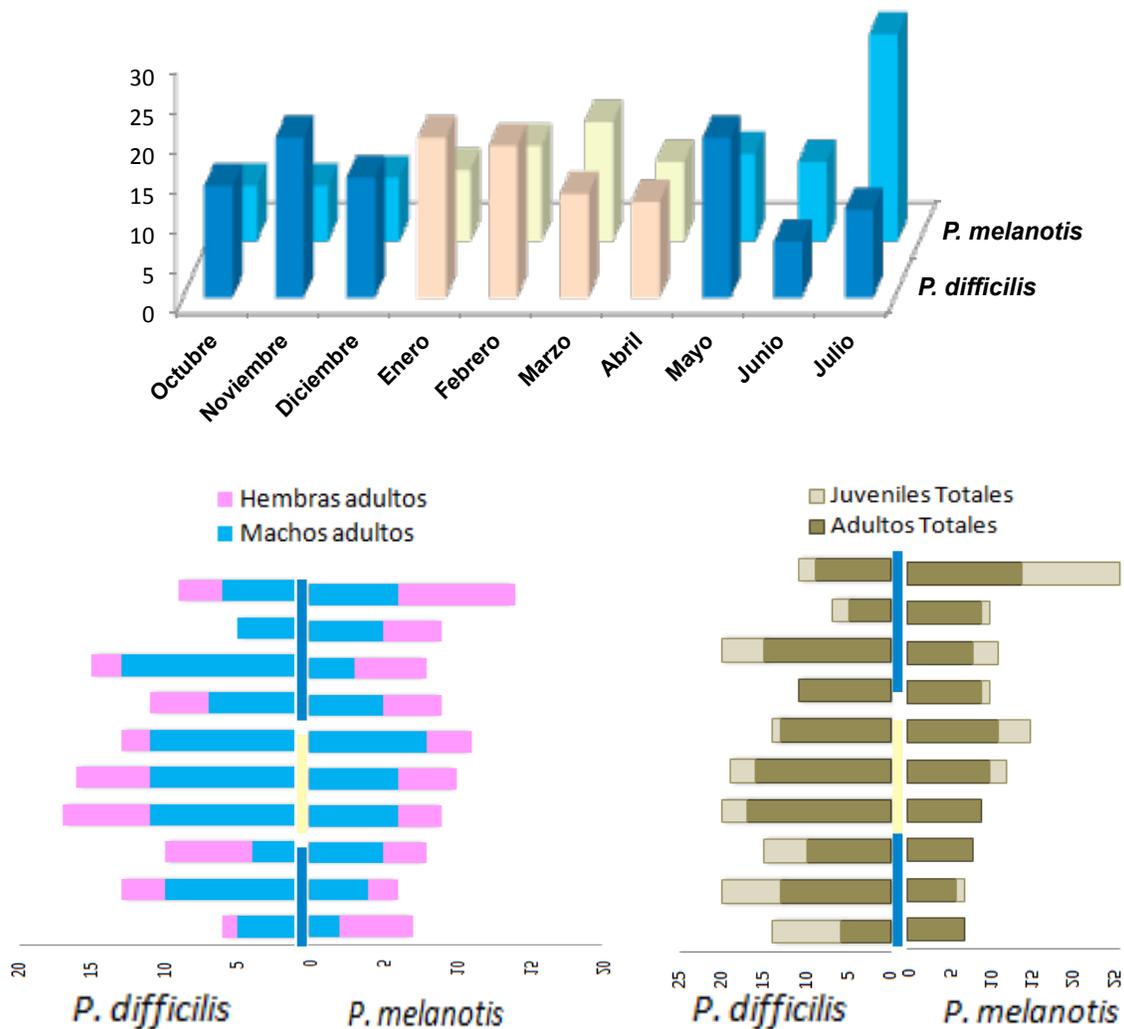


Figura 12. Comportamiento de la captura de *Peromyscus difficilis* y de *P. melanotis* a lo largo de 10 meses de muestreo en el PNDL, entre 2013 y 2014. Las barras y líneas azules indican las lluvias, mientras que las claras se refieren a la temporada seca.

Peromyscus difficilis abundó más que *P. melanotis* en una proporción general de 1.5:1, durante la época seca. En general, se capturaron más machos que hembras, así como muy pocos individuos juveniles en ambas especies. Por cuanto a las proporciones entre los sexos fue casi de 3:1 (Machos:Hembras), al tomar en cuenta a todos los ejemplares de *P. difficilis* capturados, pero bajó a 2:1 entre los adultos, mientras que fue de 7:0 entre los juveniles; asimismo, la proporción de edades fue de 8:1 (adultos:juveniles) en esta especie. En *P. melanotis*, la proporción de sexos en general y de los adultos, en particular, fue casi de 2:1, mientras que entre los juveniles fue prácticamente de 1:1; por su parte, la proporción de edades fue de 6:1.

Durante las lluvias, se capturaron más ejemplares juveniles de ambos sexos en ambas especies, aunque siguieron siendo la mitad, o menos, que los adultos. Asimismo, aunque todavía se atraparon más machos que hembras en *P. difficilis*, los números tendieron a equilibrarse en *P. melanotis*. Durante las lluvias, la proporción general entre *P. difficilis* y *P. melanotis* fue prácticamente de 1:1. Por cuanto a las proporciones entre sexos y edades, en *P. difficilis* la primera fue casi de 3:1 en los adultos y de 1:1 en los juveniles, mientras que la segunda fue de 2:1. En cambio, en *P. melanotis*, la proporción de sexos fue de 1:1 en adultos y juveniles, mientras que la de edades fue de 3:1.

Captura de *Peromyscus* en estado reproductivo. Durante el muestreo de los 10 meses, se atraparon 42 *Peromyscus difficilis* y 46 *P. melanotis* adultos en estado reproductivo (Cuadro 7, Fig. 13). En la primera especie siempre se encontró algún ejemplar adulto de alguno de los sexos en estado reproductivo a lo largo del año, mientras que en la segunda especie no se pudieron encontrar ejemplares en ese

estado durante el mes de febrero. En el total de las capturas, se observa casi el mismo número total de machos capturados en *P. difficilis* que en *P. melanotis*, mientras que se capturó un número ligeramente inferior de hembras, aunque en ambas especies, la proporción entre los sexos (Machos, M:Hembras, H) fue de 1:1. A pesar de esto, cabe resaltar que el patrón de frecuencia de capturas fue diferente entre las especies, lo mismo que la proporción de sexos a lo largo del muestreo (Cuadro 7, Fig. 13).

Cuadro 7. Comportamiento de las condiciones climáticas (precipitación y temperatura) y el número de *Peromyscus* capturados en estado reproductivo activo, arreglados por especie y sexo. Se muestra la proporción mensual y total entre los sexos (Machos, M:Hembras, H).

Meses	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	
Régimen pluvial	Lluvias			Secas				Lluvias			
Temperatura (°C)	Otoño		Invierno			Primavera		Verano			
	14.6	15.3	13.5	13.4	16.4	18.6	20.9	17.0	16.3	17.3	Totales
<i>P. difficilis</i>											
Machos	1	3	0	1	7	4	2	2	1	2	23
Hembras	1	0	1	3	4	2	4	2	0	2	19
M:H	1:1	3:0	0:1	1:3	2:1	1:1	1:2	1:1	1:0	1:1	1:1
<i>P. melanotis</i>											
Machos	1	3	2	0	0	6	3	2	3	5	25
Hembras	3	1	0	2	0	1	4	4	1	5	21
M:H	1:3	3:1	2:0	0:2	0:0	6:1	1:1	1:2	3:1	1:1	1:1

En *P. difficilis*, el mayor número de machos con testículos desarrollados y dentro del escroto se presentó hacia febrero y marzo 2014, pero antes también hubo un pequeño pico en noviembre 2013, todavía dentro de las lluvias otoñales del 2013. En cambio, las hembras reproductivamente activas (lactantes o gestantes) fueron más frecuentes durante toda la época seca (enero-abril). La

captura de adultos reproductivos del ratón de las rocas, coincidió con el comienzo del ascenso en la temperatura (T°) dentro del área.

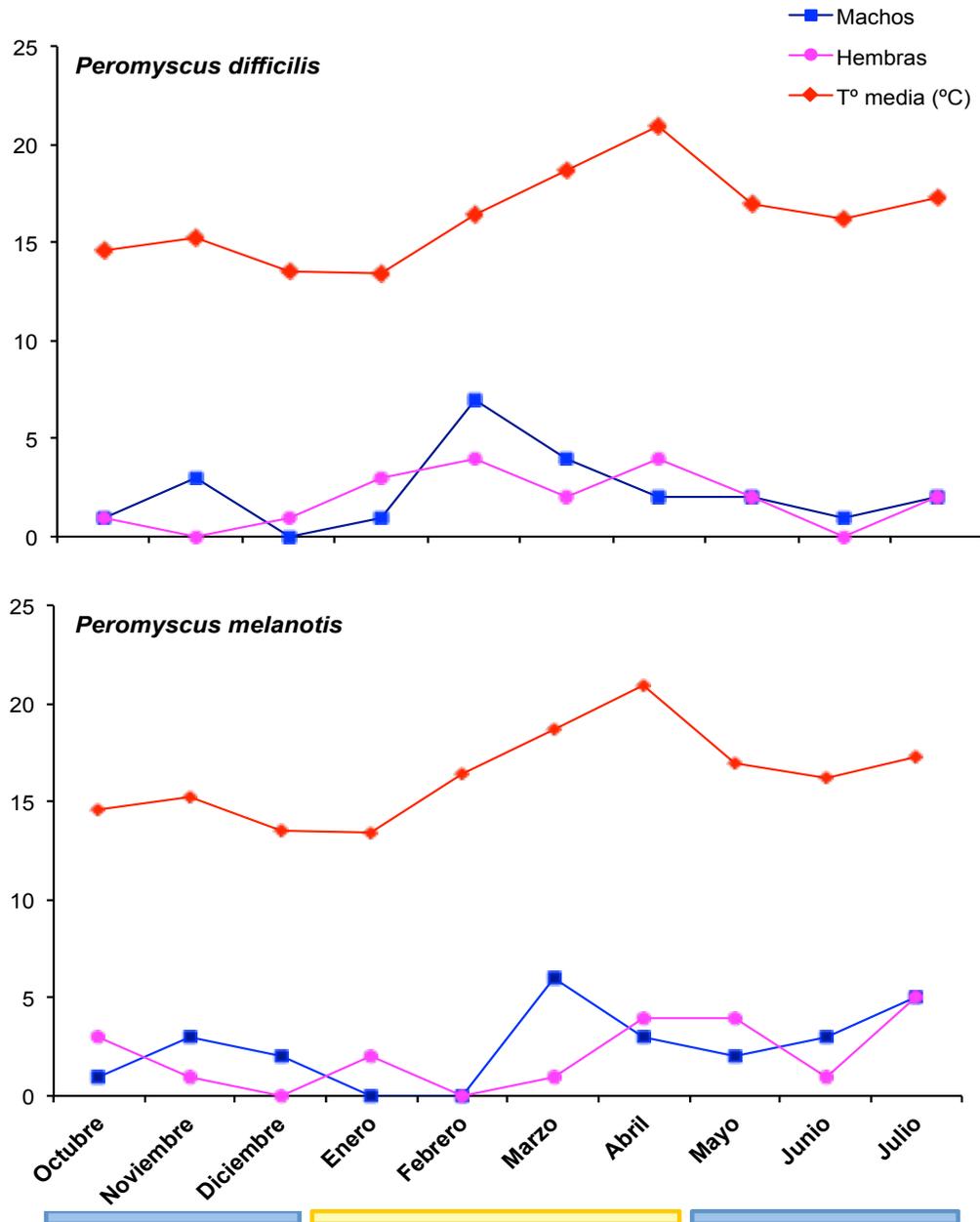


Figura 13. Captura de *Peromyscus* adultos en estado reproductivo dentro del cuadrante de estudio en el PNDL. Arriba se muestra el comportamiento de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) promedio en rojo. Las barras inferiores azules indican la temporada lluviosa y la amarilla, la temporada seca.

A diferencia de la especie anterior, la mayor cantidad de machos adultos de *P. melanotis* reproductivamente activos apareció un mes después (marzo-abril), todavía en la época fría-seca, pero cuando la T° comenzó a ascender (Fig. 13). Aunque de manera similar a la otra especie, los machos del ratón de orejas negras también presentaron un ligero pico invernal en las lluvias de noviembre-diciembre 2013. Por su parte, hubo ligeras fluctuaciones en la presencia de hembras adultas gestantes y lactantes hacia último trimestre del 2013 (octubre-diciembre), lo cual continuó durante toda la temporada seca (Fig. 13). Sin embargo, hacia abril y mayo del 2014, el número de hembras adultas reproductivamente activas aumentó en esta especie, coincidiendo tanto con la llegada de las lluvias (mayo-julio) como con el mayor ascenso de la T° en el 2014 (Fig. 13).

En resumen, en la época de secas de los 40 machos adultos capturados de *P. difficilis*, 14 resultaron encontrarse con evidencia de ser activos reproductivamente, es decir el 35% de los machos adultos fueron reproductivos activos. Mientras que de un total de 17 hembras adultas capturadas, 13 resultaron ser reproductivas activas (76% reproductivas activas). En cambio, para la época de lluvias, de los 43 machos adultos capturados de esa misma especie, 9 fueron reproductivos activos, es decir, el 20.93% de los machos adultos fueron reproductivos activos. Mientras que de las 15 hembras adultas capturadas de *P. difficilis*, seis fueron reproductivas activas, que corresponden al 40% de las hembras adultas totales.

En el caso de *P. melanotis* para la época de secas, de 25 machos adultos capturados, nueve fueron reproductivos (36%), mientras que de 14 hembras

adultas, siete resultaron con evidencias de estar en estado reproductivo activo (50%). Por su parte, para las lluvias, de los 25 machos adultos capturados de esta especie, 16 resultaron ser reproductivos activos (64%), mientras que de las 27 hembras adultas capturadas, 14 fueron reproductivas activas (52%).

Distribución general de la captura de los Peromyscus en el cuadrante. En las figuras 14 y 15 se representa la ubicación y abundancia de las capturas de *Peromyscus difficilis* y de *P. melanotis*, tanto en la temporada lluviosa (2013 y 2014) como en la seca (2014). En la figura 14, el N se encuentra a la derecha de los cuadrantes; el E está en la base, el S a la izquierda y el W arriba. Para facilitar la descripción de los cambios en la distribución de los dos *Peromyscus*, cada cuadrante se subdividió en cuatro partes como en un espacio de coordenadas con los ejes W-E (vertical) y S-N (horizontal). De acuerdo con las manecillas del reloj, el cuarto superior derecho (I) abarca las filas 1 a 5 y las columnas G a L, correspondiéndole la sección entre el W y el N; debajo sigue el cuarto inferior derecho II (filas 6-10, mismas columnas) entre el N y el E; abajo a la izquierda está el cuarto III (filas 6-10, columnas A-F) entre el E y el S; finalmente, arriba a la izquierda queda el cuarto IV (filas 1-5, mismas columnas) entre el S y el W.



Figura 14. Ubicación mensual de las capturas de *Peromyscus* dentro del cuadrante por especie en la temporada de lluvias (azul, 2013 y 2014) y la de secas (amarillo, 2014), en el PNDL.

Aunque ambas especies se capturaron en todos los subcuadrantes (I-IV), al considerar todo el muestreo (Figs. 14 y 15), la mayoría de los ratones prefirió los cuadrantes orientados hacia el E y dentro de esa dirección, se centraron a lo largo del eje N-S en los cuadrantes II (30.88%) y III (29.78%). Sin embargo, hubo diferencias por cuanto a la frecuencia con que se capturó cada especie en cada cuarto del cuadrante.

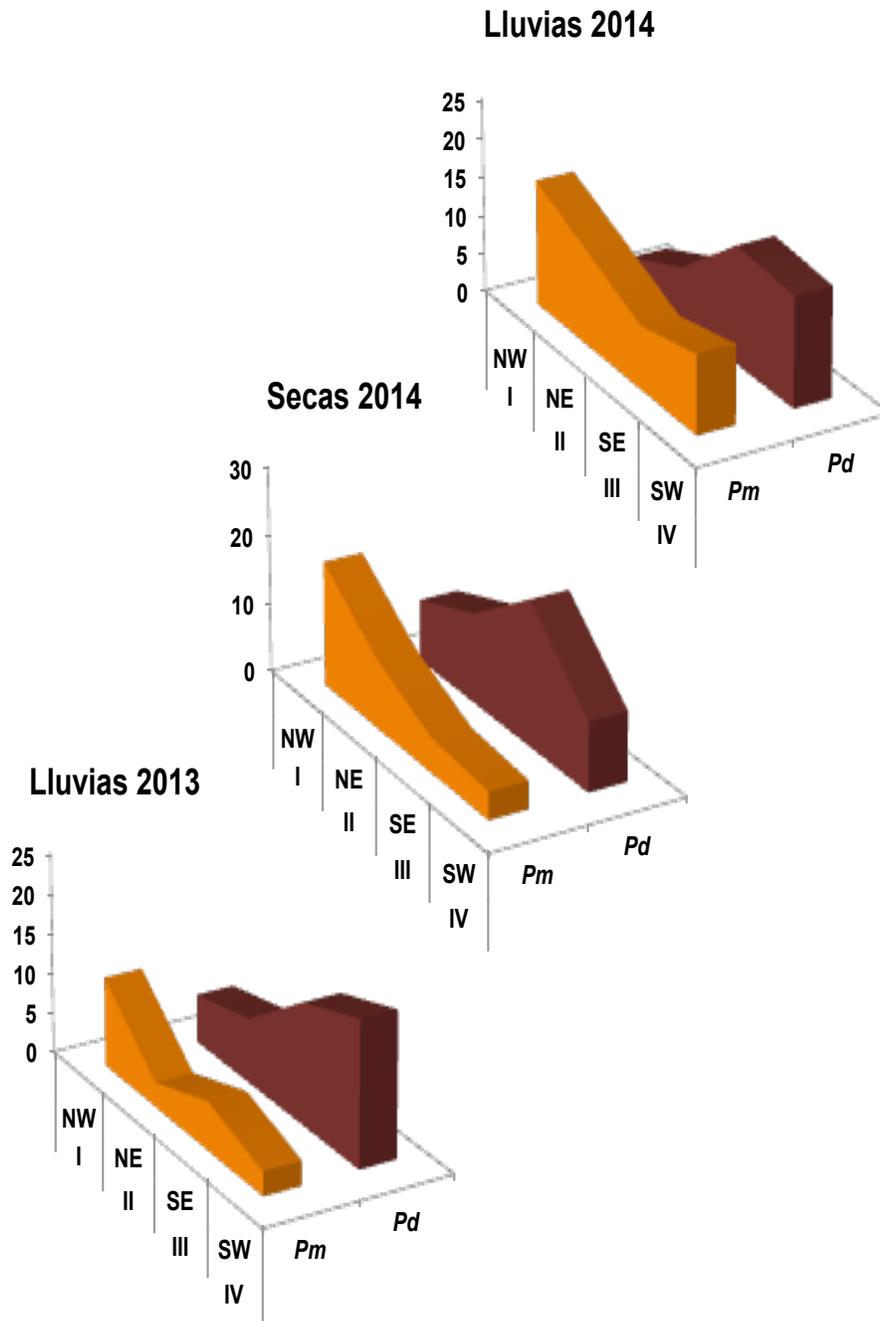


Figura 15. Cambios en la ubicación y número de individuos en las dos especies de *Peromyscus* (*Pd*, *P. difficilis*; *Pm*, *P. melanotis*), de acuerdo con la temporada pluvial en el cuadrante analizado dentro del PNDL. Se muestra el resumen de las proporciones entre especies y el comportamiento de la temperatura.

P. difficilis abundó más en III (37.75%) y en IV (28.48%), seguido de II (20.53%) y I (13.25%), siendo que entre los dos primeros se capturó el 66.23% y entre los tres primeros el 86.75% de los ratones (Fig. 15). Por su parte, *P. melanotis* presentó un patrón diferente (Fig. 15), ya que fue más frecuente en II (43.80%), luego en I (20.66%) y en III (19.83%) con casi el mismo porcentaje, para ser más escaso en IV (15.7%). Así, mientras *P. difficilis* ocupó preferentemente las porciones al SW, SE y NE del área, *P. melanotis* lo hizo en la porción NE, NW y SE (Fig. 15).

Al inicio del estudio, durante las lluvias otoñales (octubre-noviembre) que se prolongaron al invierno (diciembre) en 2013, las temperaturas fueron más bajas y *P. difficilis* fue más abundante (Fig. 15). Pero a medida que transcurrió el muestreo, esta especie fue disminuyendo en abundancia, mientras que *P. melanotis* aumentó, especialmente hacia el verano 2014, condiciendo con la elevación de la temperatura (Fig. 15).

8.7. Patrones univariados de microdistribución.

En esta sección se presentan mapas que resumen la microdistribución integrada de las dos especies de *Peromyscus* por sexo, edad y estado reproductivo en las tres zonas de calidad del microhábitat, en ambas épocas pluviales (Figs 16, 18, 20, 22) y posteriormente, se presentan los resultados de la K de Ripley para los patrones de su microdistribución intrapoblacional (Figs. 17, 19, 21, 23, 24 y 25). En los resultados de los análisis por especie para comprobar el tipo de patrón de distribución de los individuos, de acuerdo con su grupo (sexo, edad y estado reproductivo), en el cuadrante (Figs. 17, 19, 21, 23, 24 y 25), las líneas rojas son los límites del intervalo de confianza del 95% (IC95%); la línea negra horizontal representa el 0; el eje "X" indica las distancias (m) a las que se encuentra cada patrón de distribución y el eje "Y" muestra los valores de la K. El patrón de la línea negra delgada, representa el tipo de distribución de la especie, sexo y/o edad en cuestión. Cuando la curva muestra valores por encima del IC95% se infiere un patrón de distribución agregado, estadísticamente significativo; si los valores se encuentran por debajo del límite inferior del IC95%, se infiere un patrón uniforme, estadísticamente significativo; finalmente, cuando los valores caen por dentro del IC95%, indican tendencias en uno u otro sentido, pero sin ser estadísticamente significativas (*i. e.*, el área de rechazo de la hipótesis, respectiva se encuentra entre el cero y el interior del límite respectivo del IC95%).

8.8. Patrones de microdistribución en la época seca.

8.8.1.a. Microdistribución en *Peromyscus difficilis*.

La Figura 16 resume la distribución integrada para individuos de ambos sexos y edades, así como de adultos en estado reproductivo, para *Peromyscus difficilis* durante la época seca, en cada zona de calidad (en rojo C1, menor; en verde C2, intermedia; en azul C3, mayor) dentro del cuadrante. Los machos se muestran en amarillo y las hembras en blanco. La M se refiere a un macho adulto, la MR a un macho adulto en estado reproductivo (testículos desarrollados y escrotales) y la m a un macho juvenil. Asimismo, la H señala a una hembra adulta, HR a una hembra adulta en estado reproductivo (gestante o lactante) y la h a una hembra juvenil.

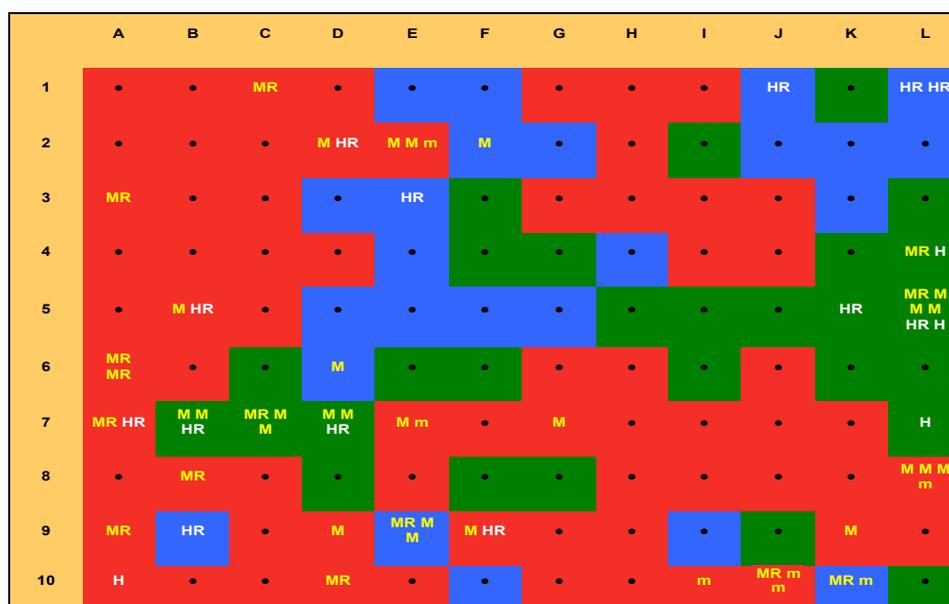


Figura 16. Mapa con la distribución general de *Peromyscus difficilis* dentro las tres zonas de calidad del cuadrante en la época seca. Codificación; M (macho adulto), MR (macho adulto en estado reproductivo), m (macho juvenil). La H señala a una hembra adulta, HR (hembra adulta en estado reproductivo) y h; hembra juvenil. Rojo (C1), Verde (C2) y azul (C3). Ver texto.

En general, el análisis univariado con la K de Ripley para *Peromyscus difficilis*, demostró que esta especie de ratón residente (*i. e.*, nunca dejó de estar presente durante estudio), tiene patrones fluctuantes de microdistribución agregada en la época de secas, tanto para los individuos adultos de ambos sexos, como para las dos edades de los machos. Este patrón agregado sufre una disminución a los 5 m de distancia con un pico inverso, que se mantiene entre el valor cero y el límite inferior del IC95%, y que indica una tendencia hacia la uniformidad, aunque no significativa. La excepción está en los machos juveniles, en donde se queda entre el cero y el límite superior del IC95% (*i. e.*, tendencia de agregación). Posteriormente, los valores de la K de Ripley fluctúan nuevamente hacia el patrón agregado, siendo la mayoría estadísticamente significativos, excepto en las hembras (Fig. 17). Luego, entre los 17.5 m y los 20.5 m de distancia, los valores de la K de Ripley tienden nuevamente a cambiar, de acuerdo con el sexo y la edad. En ese intervalo, cuando los adultos de ambos sexos se analizan, las fluctuaciones de los valores de la K de Ripley tienden hacia un patrón uniforme no significativo.

En el caso de las hembras adultas, el patrón vuelve a tender hacia la agrupación, después de un pico inverso (uniformidad) por debajo del cero en los 20.5 m; mientras que en los machos adultos, este pico que indica un patrón uniforme, se dio casi hasta los 22.5 m. Estos patrones sugieren que los machos adultos están más agregados que las hembras adultas de esta especie.

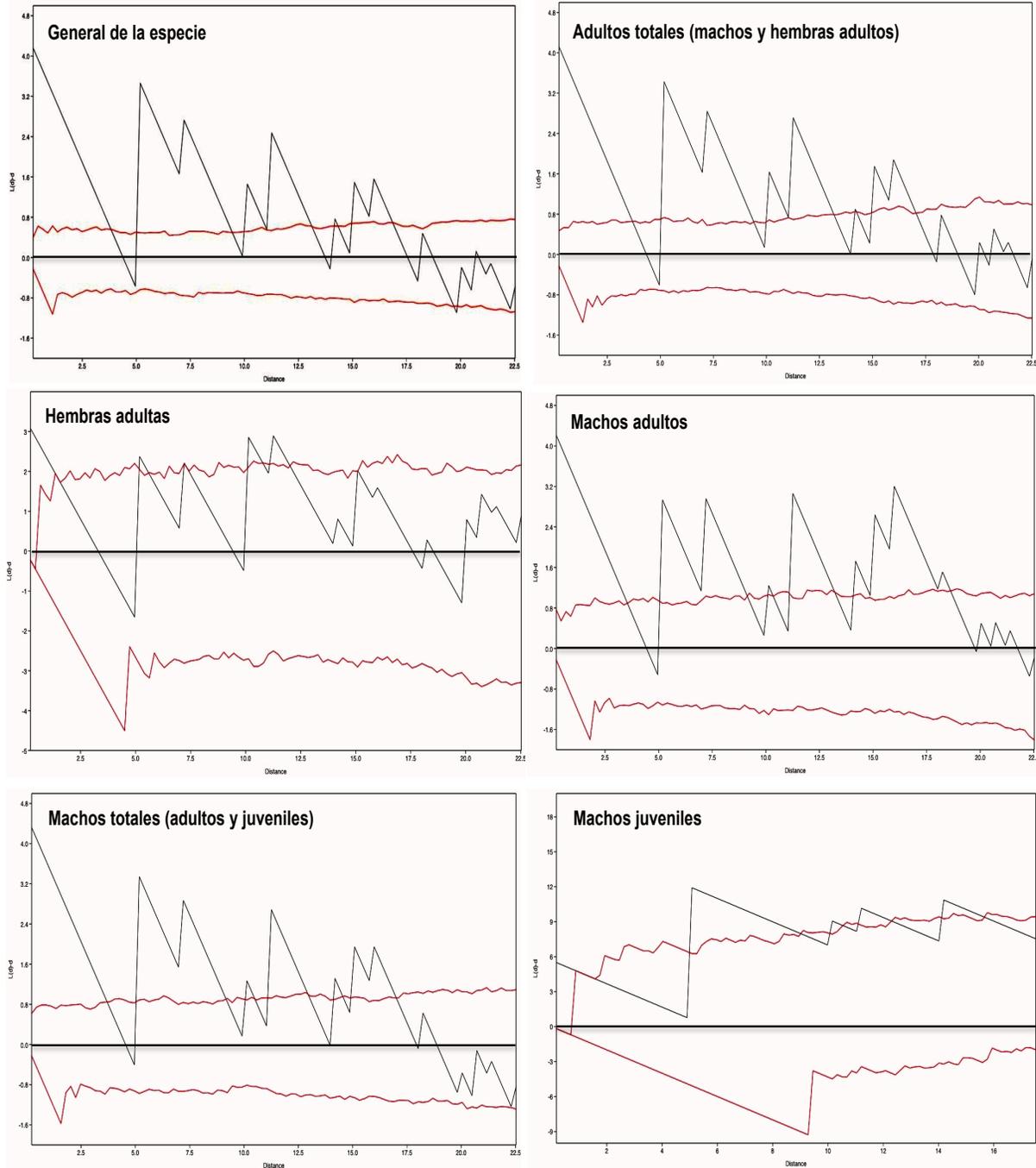


Figura 17. Patrones de microdistribución para *P. difficilis* en la época de secas, de acuerdo con la K de Ripley univariada. Patrón agregado ($0 <$), patrón uniforme (< 0) y dentro de los IC95% (líneas rojas); tendencias hacia uno u otro sentido pero sin rechazar la hipótesis respectiva. Ver texto.

Si se comparan los patrones entre todos los machos de ambas edades (Fig. 17), adelante del pico que se encuentra por encima del cero y dentro del IC95%, las fluctuaciones tienden a seguir entre el cero y el límite inferior del IC95%, después de los 17.5 m, mostrando una tendencia, aunque no significativa, hacia la uniformidad. Por último, los machos juveniles, básicamente se mantienen agregados hasta los 18 m (*i. e.*, los valores siempre están por encima del cero). Al respecto de la magnitud del intervalo de distancias, cabe resaltar que el intervalo de mayor magnitud se obtuvo siempre que se usaron adultos (hasta 22.5 m), mientras que la magnitud del intervalo fue más corta cuando sólo se usaron los individuos juveniles (hasta 18 m) (Fig. 17).

8.8.1.b. Microdistribución en *Peromyscus melanotis*.

En el mapa de la figura 18 se resume la distribución integrada de *Peromyscus melanotis* durante la época seca y los resultados del análisis univariado con la K de Ripley se muestran en la figura 19.

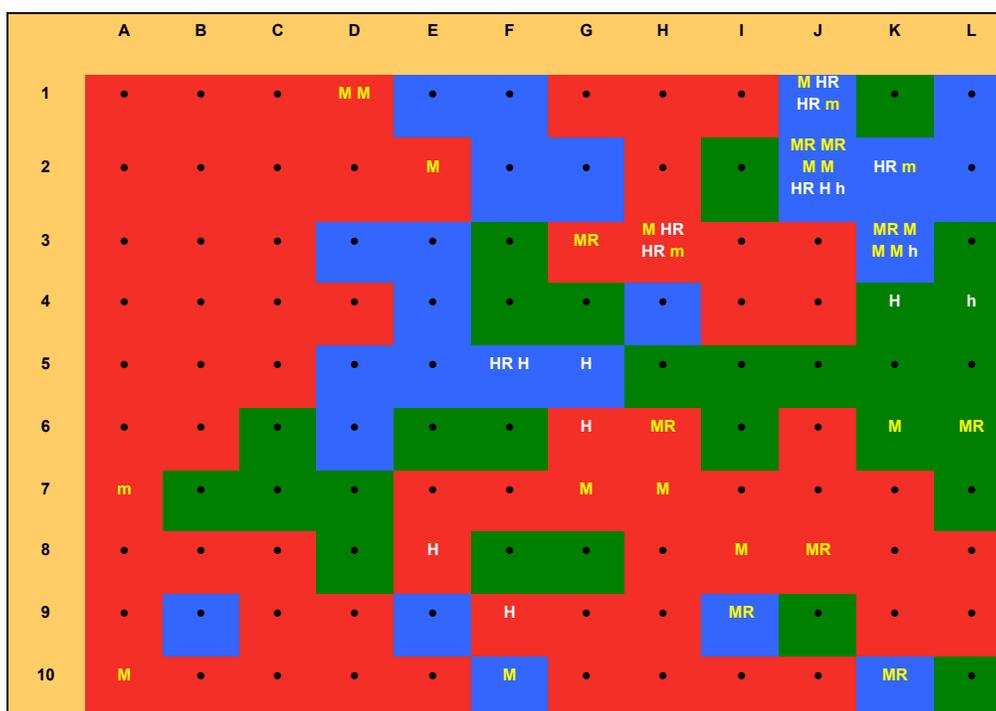


Figura 18. Mapa con la distribución general de *Peromyscus melanotis* dentro de las tres zonas de calidad del cuadrante, de acuerdo con su sexo, edad y estado reproductivo en la época seca. Ver codificación de la Fig. 16 y texto.

En general, en casi todos los casos se observó que entre el cero y los 5 m de distancia, se observa un patrón agregado estadísticamente significativo que tiende a disminuir (*i. e.*, valores entre el límite superior del intervalo de confianza superior IC95% y el cero, Fig. 19). Después de los 5 m, esta especie de ratón por lo general tiende nuevamente hacia la agregación, tanto en los adultos de ambos sexos como para los adultos y juveniles totales juntos (Fig. 19). Este patrón

agregado sufre una disminución en los machos adultos a los 19 m de distancia con picos inversos que se mantienen entre el cero y el límite inferior del IC95%; es decir, hay una tendencia hacia un patrón de distribución uniforme, aunque no significativo. Esta disminución en la intensidad de agregación también es aparente cuando se consideran los machos totales; sin embargo, los picos inversos se mantienen entre el valor cero y el límite superior del IC95%, conservando la tendencia hacia la agrupación (Fig. 19).

Tanto las hembras totales como las adultas, permanecieron agregadas de manera significativa en casi todas las distancias analizadas, incluso más que los machos de esta misma especie. Los juveniles totales de *P. melanotis* también mostraron agregación estadísticamente significativa en casi todas las distancias analizadas. En el caso de todos los adultos totales (ambos sexos), aun cuando presentaron una disminución en la intensidad de sus picos de agregación en los 20 m de distancia, siempre se mantuvieron agregados de manera significativa (Fig. 19).

Por cuanto a la magnitud del intervalo de distancias, cabe resaltar que fue más corta cuando se usaron solo los individuos juveniles (machos y hembras) totales (0-15 m), así como a las hembras adultas (0-15 m) y a éstas junto con las juveniles (0-18 m). En cambio, el intervalo amplió su magnitud (0-22.5 m) en todos los demás casos analizados.

Finalmente, en este análisis de la K univariada de Ripley, si se comparan los patrones entre ambas especies de *Peromyscus* (*i. e.*, *Peromyscus difficilis* vs *P. melanotis*) para la época de secas, se observa que en general, *P. melanotis* tuvo mayor intensidad de agregación estadísticamente significativa que *P. difficilis* (Figs. 17 y 19).

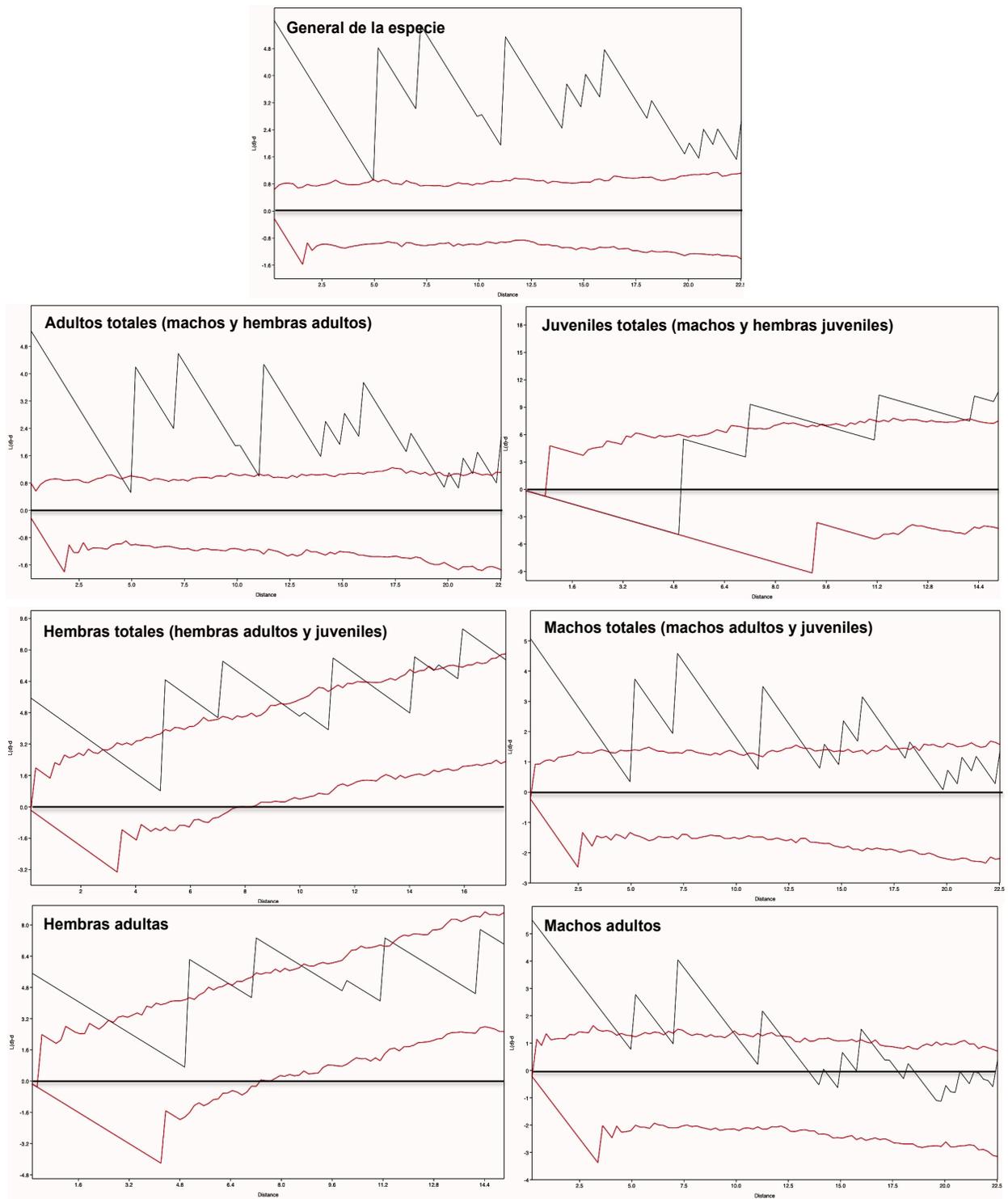


Figura 19. Patrones de microdistribución para *P. melanotis* en la época de secas, de acuerdo con la K de Ripley univariada. Ver texto y pie de la Fig. 17 para la interpretación de las gráficas.

8.8.2. Microdistribución en Lluvias.

8.8.2.a. Microdistribución en *Peromyscus difficilis*.

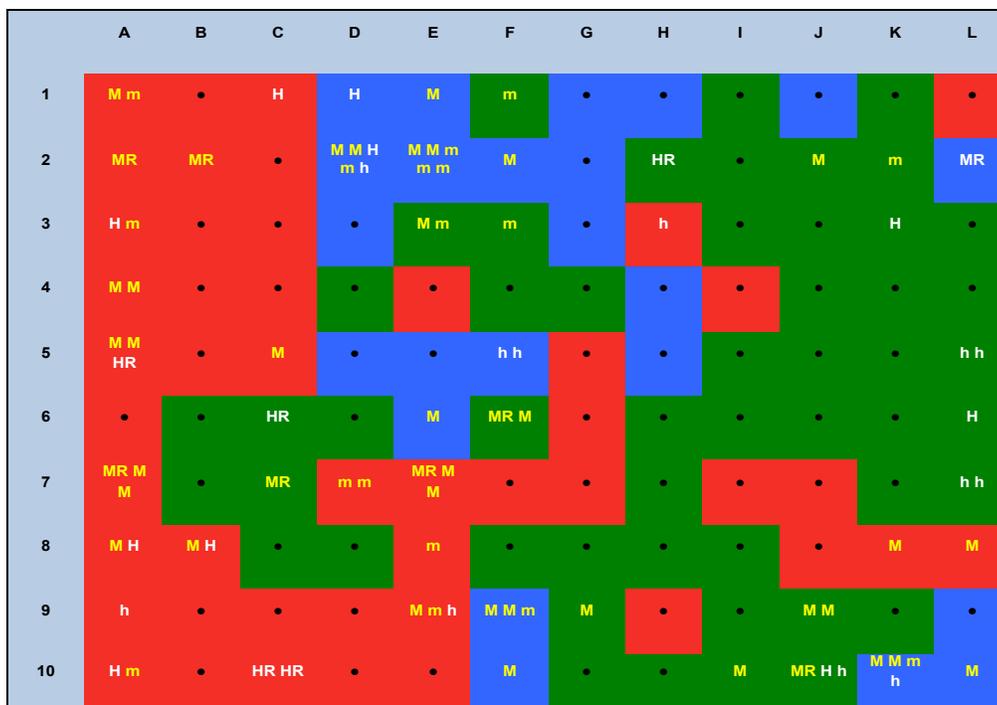


Figura 20. Mapa con la distribución general de *Peromyscus difficilis* dentro las tres zonas de calidad del cuadrante, de acuerdo con su sexo, edad y estado reproductivo, en la época lluviosa. Ver codificación de la Fig. 16 y texto.

En el mapa de la figura 20 se resume la distribución integrada de *Peromyscus difficilis* durante la época lluvias y los resultados del análisis univariado con la K de Ripley durante la misma época, se muestran en la figura 21. En general, esta especie de ratón tuvo patrones fluctuantes de microdistribución en su mayoría agregados, pero también mostró patrones uniformes. En casi todos los casos analizados, excepto por los machos y hembras juveniles, se observa un pico inverso a 5 m de distancia que indica tendencia hacia un patrón uniforme, el cual se mantiene entre el valor cero y el límite inferior

del IC95%, pero sin ser estadísticamente significativo (Fig. 21). Después de los 5 m, los valores de la K de Ripley fluctúan nuevamente hacia el patrón agregado hasta los 13 m, siendo la mayoría de los picos estadísticamente significativos (Fig. 21). La excepción corresponde a las hembras adultas y a los juveniles totales, en los cuales este patrón agregado no resultó significativo; sin embargo, cuando se consideró a las hembras adultas y juveniles juntas (hembras totales), sí se observó un patrón agregado estadísticamente significativo, entre los 5 m y los 13 m de distancia (Fig. 21).

Luego, a partir de los 13 m de distancia, los valores de la K de Ripley tienden nuevamente a cambiar en casi todos los casos, mostrando una tendencia inversa a la anterior (Fig. 21). Así, a partir de los 20 m, las fluctuaciones de los valores de la K de Ripley resultaron significativas (abajo del límite inferior del IC95%), excepto por las hembras adultas que siguieron mostrando el patrón agregado, pues mantuvieron la tendencia hacia la agregación (entre el cero y el límite superior del IC95%), aunque no significativa, desde los 13 m (Fig. 21). Cabe destacar que si bien los machos y hembras adultos tienen patrones de distribución, en su mayoría, hacia la agrupación, en los primeros este patrón es estadísticamente significativo, comparado con la tendencia de las segundas (Fig. 21). En este análisis (Fig. 21), la magnitud del intervalo de distancias se mantuvo de 0-22.5 m en casi todos los casos analizados, excepto por las hembras juveniles en las cuales fue ligeramente más corto (0-20 m).

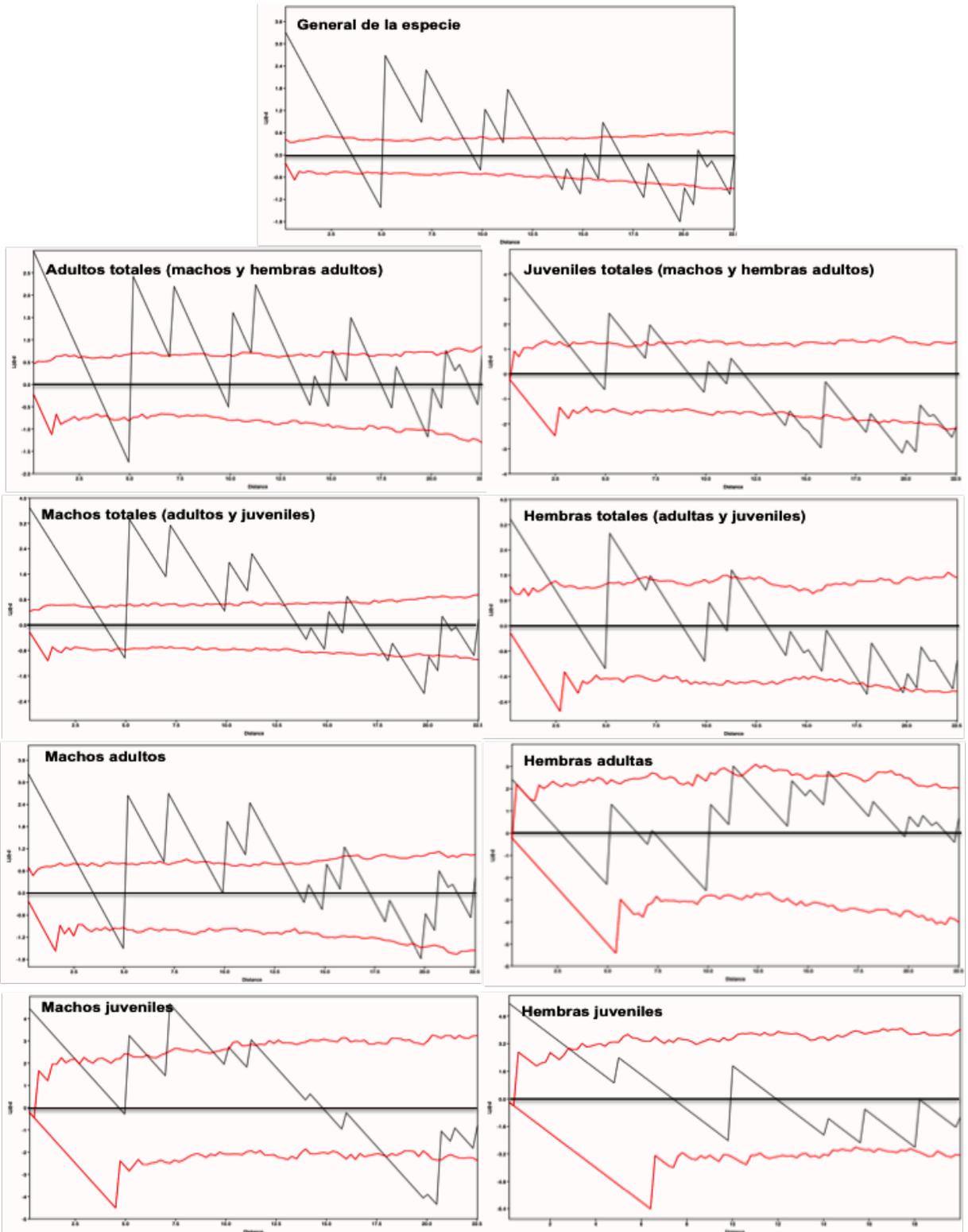


Figura 21. Patrones de microdistribución para *P. difficilis* en la época de lluvias, de acuerdo con la K de Ripley univariada. Ver texto y pie de la Fig. 17 para la interpretación de las gráficas.

8.8.2.b. Microdistribución en *Peromyscus melanotis*.

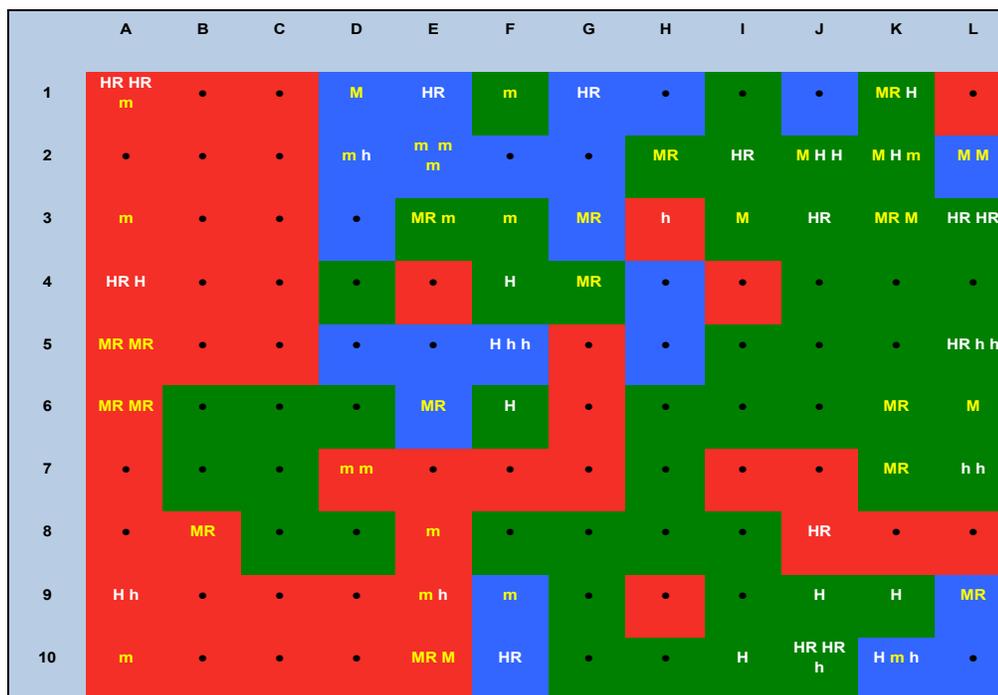


Figura 22. Mapa con la distribución general de *Peromyscus melanotis* dentro las tres zonas de calidad del cuadrante, de acuerdo con su sexo, edad y estado reproductivo en la época lluviosa. Ver codificación de la Fig. 16 y texto.

En el mapa de la figura 22 se resume la distribución integrada de *Peromyscus melanotis* durante la época lluvias y los resultados del análisis univariado con la K de Ripley se muestran en la figura 23. Con la excepción única de los individuos machos juveniles de *P. melanotis*, que fue la más corta (hasta 18 m), la magnitud del intervalo de distancias alcanzó los 22.5 m en todos los demás casos analizados (Fig. 23). La K univariada de Ripley también mostró que en todos los casos analizados hubo un pico inverso a los 5 m de distancia que indica una tendencia hacia un patrón de distribución uniforme, resultando en algunos

casos estadísticamente significativo (Fig. 23). Pasando los 5 m, la microdistribución general fue agregada hasta los 13 m en casi todos los casos. A partir de esta última distancia, la mayoría de los casos sufrieron una disminución del patrón agregado con tendencia hacia la uniformidad hasta los 22.5 m. Esta uniformidad resultó ser muy clara y significativa en las hembras, mientras que la tendencia hacia la agregación solo se mantuvo en los machos totales en todas las distancias analizadas (Fig. 23). Por ende, los machos de *P. melanotis* estuvieron ligeramente más agregados que las hembras en la época de lluvias (Fig. 23). En contraposición, el único patrón de asociación que resultó ser muy diferente, fue el de los machos juveniles, ya que casi siempre presentaron un patrón uniforme estadísticamente significativo (*i. e.*, de los 5 m hasta los 13 m de distancia); sin embargo, después de los 13 m no se definió de manera clara algún patrón de microdistribución en estos mismos individuos (Fig. 23).

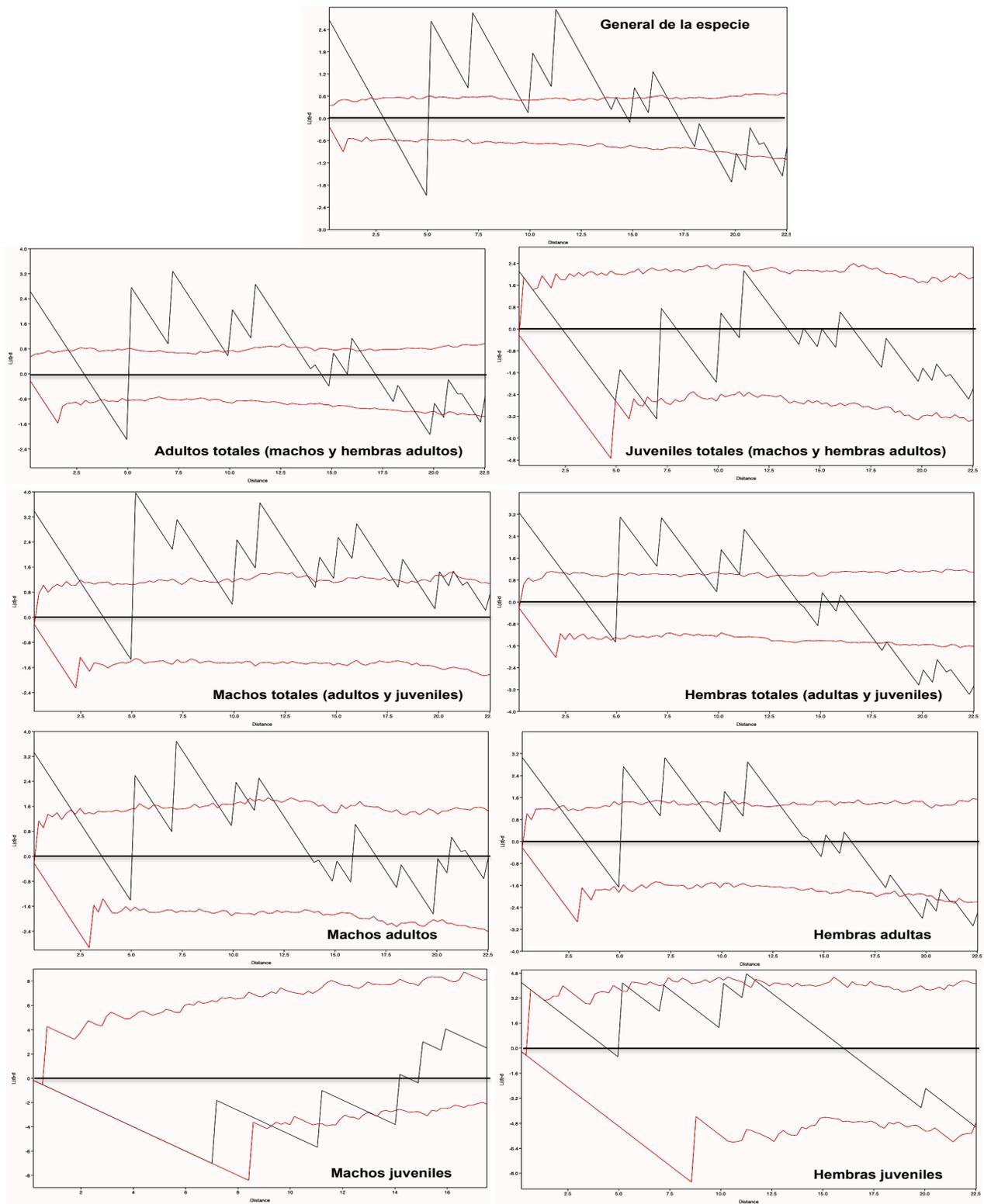


Figura 23. Patrones de microdistribución para *P. melanotis* en la época de lluvias, de acuerdo con la K de Ripley univariada. Ver texto y pie de la Fig. 17 para la interpretación de las gráficas.

Finalmente, al comparar los patrones entre especies durante la estación de lluvias (*i. e.*, *Peromyscus difficilis* vs. *P. melanotis*), se observa en general que ambas tuvieron patrones de microdistribución muy similares con algunas excepciones. Así, entre los 5 y 13 m, casi todos los casos presentaron agregación en ambas especies y de los 13 m en adelante, también coincidieron en tener una tendencia hacia la uniformidad (Figs. 21 y 23). Aunque cabe resaltar que el patrón de agregación fue más intenso y marcado en *P. melanotis* que en *P. difficilis*, durante la época de lluvias (Figs. 20, 21, 22 y 23).

8.9. Patrones de distribución espacial de *Peromyscus* reproductivamente activos en el microhábitat.

Como se mencionó en la sección sobre captura, tanto en la época de secas como en la de lluvias, se capturaron machos y hembras que presentaron indicios de encontrarse en actividad reproductiva (Cuadro 7, Fig. 13). Mediante el análisis de la K univariada de Ripley, también se sometió a prueba si el patrón de microdistribución espacial era agregado o uniforme.

Patrón de microdistribución univariada en adultos de *Peromyscus difficilis* reproductivamente activos. El análisis univariado con la K de Ripley para los machos activos del ratón de las rocas, mostró que presentaron un patrón de microdistribución agregado, estadísticamente significativo en casi todas las distancias analizadas durante las secas. Sin embargo, a los 5 m se observó una tendencia hacia la uniformidad que no fue estadísticamente significativa (Fig. 24). El mismo patrón de agregación a 5 m en los machos activos resultó para las lluvias (Fig. 24) y a partir de esa distancia, hubo una tendencia general hacia la agregación, aunque no significativa en ninguna distancia analizada (*i. e.*, entre el extremo superior del 95%IC y el cero). De hecho, la intensidad de agregación resultó ser mayor en la época de secas. Durante las secas, la longitud de la distancia es mayor (22.5 m) que en las lluvias (20 m).

Las hembras activas de esta especie, tuvieron patrones fluctuantes de microdistribución en ambas épocas (Fig. 24). En las secas, tendieron hacia la segregación entre 1 m y 10 m. A partir de 10 m y hasta los 16 m, mostraron solo tendencia hacia la agregación (no significativa); sin embargo, a 16 m el patrón se volvió inverso, indicando tendencia a la uniformidad espacial. Cabe resaltar que

ninguna tendencia hacia uno u otro lado resultó estadísticamente significativa (Fig. 24). En las lluvias, la tendencia fue hacia un patrón agregado en casi todas las distancias analizadas, aunque también se observó una tendencia no significativa hacia un patrón uniforme a los 11 m. Por cuanto a la longitud de las distancias, en las hembras fue menor que en los machos, pero se comportó de manera similar entre épocas con 20 m en las secas que se redujeron a 18 m en las lluvias (Fig. 24).

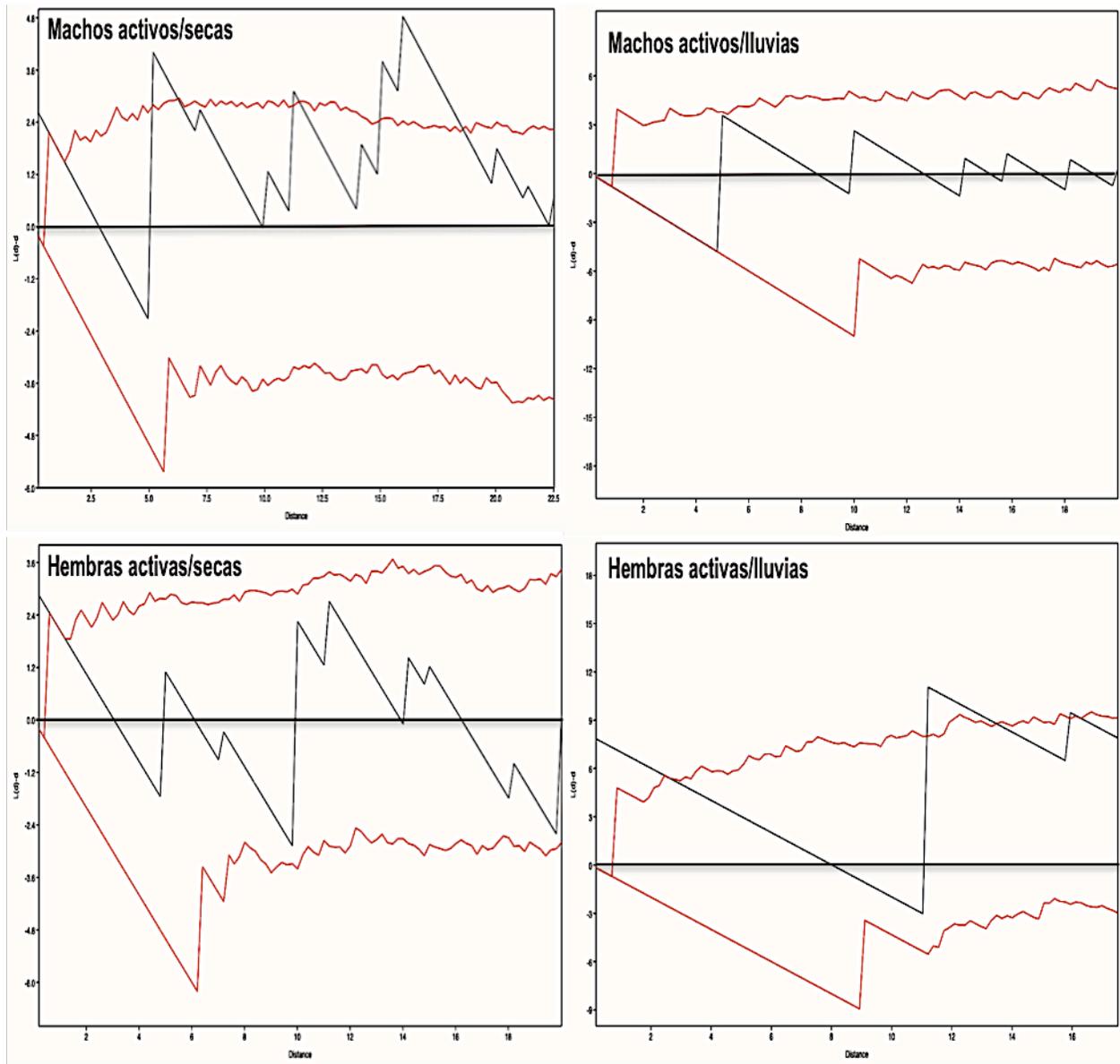


Figura 24. Análisis con la K univariada de Ripley para determinar los patrones de microdistribución en machos y hembras adultos de *P. difficilis* en estado reproductivo activo, en dos épocas pluviales dentro de un bosque templado de coníferas y latifoliadas. Ver texto y pie de la Fig. 17 para la interpretación de las gráficas.

Patrón de microdistribución univariada en adultos de *Peromyscus melanotis* reproductivamente activos. El análisis univariado con la K de Ripley para los machos activos del ratón de orejas negras, mostró que a 7 m de distancia tuvieron un patrón segregado estadísticamente significativo en las secas (Fig. 25). A partir de esa distancia, el comportamiento se mantiene sólo como tendencia sin ser significativo (entre el cero y el IC95% superior). En las lluvias (Fig. 25), la tendencia de agregación en los machos ocurrió en un intervalo de 1 a 13 m, pero solo fue significativo a los 6 m. A partir de los 13 m, la tendencia cambia hacia un patrón uniforme que, sin embargo, no resultó estadísticamente significativo a ninguna distancia. A diferencia de la especie anterior (Fig. 24), la longitud de la distancia para los machos adultos reproductivamente activos de *P. melanotis* (Fig. 25), fue menor durante las secas (12 m) que durante las lluvias (20 m).

Las hembras reproductivamente activas de *P. melanotis* tuvieron un patrón más intenso y claro que los machos, en cuanto a que solo tendieron a estar agregadas en la época de secas sin que el patrón resultara significativo a ninguna distancia (Fig. 25). En cambio, en las lluvias, la tendencia cambió hacia un patrón uniforme en casi todas las distancias analizadas, pero tampoco este patrón resultó estadísticamente significativo (Fig. 25). Las hembras tienen una longitud de distancia igual a la de los machos en las secas (12 m), pero se expanden más que ellos sobre el cuadrante en las lluvias (22.5 m).

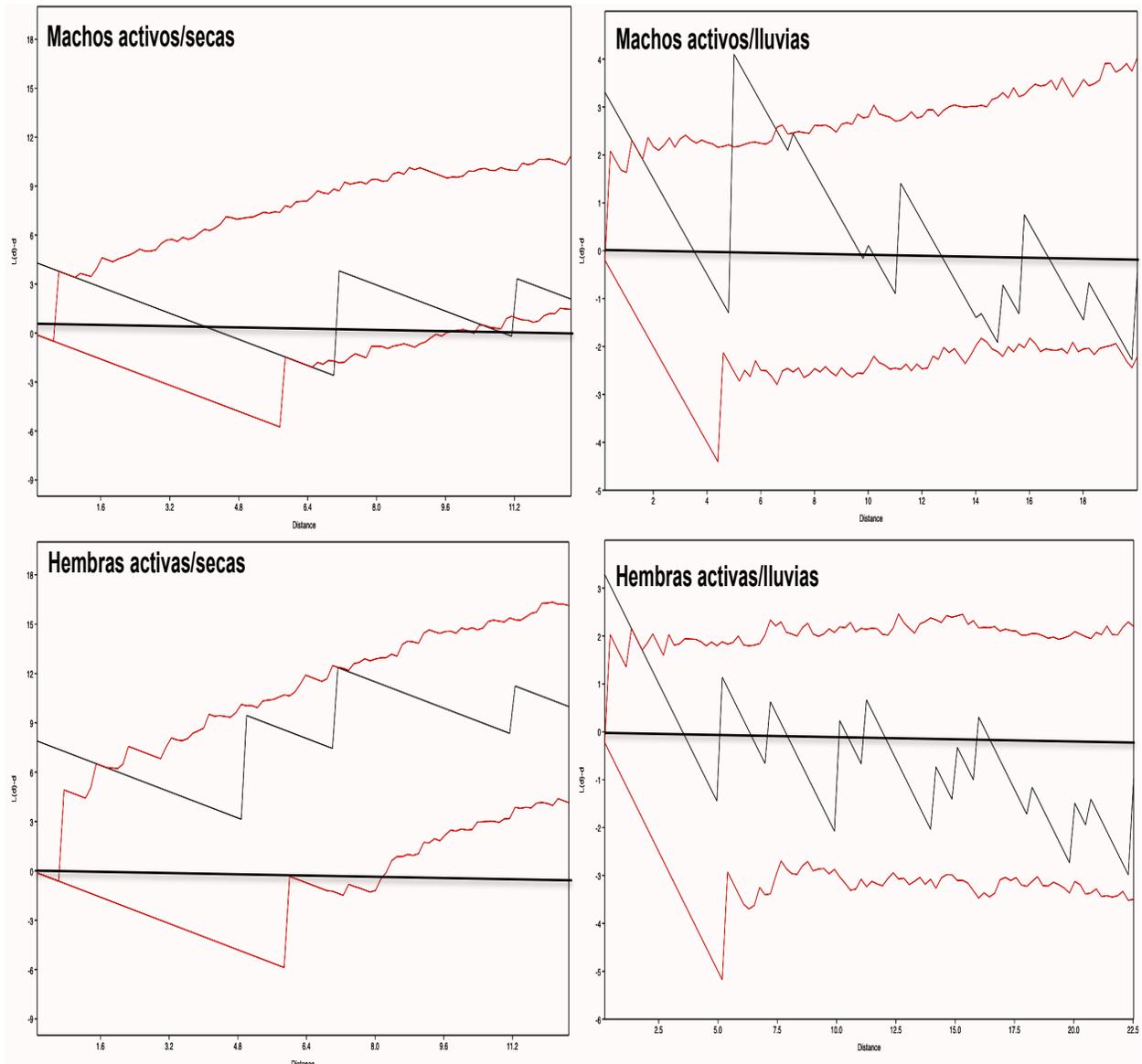


Figura 25. Análisis con la K univariada de Ripley para determinar los patrones de microdistribución en machos y hembras adultos de *P. melanotis* en estado reproductivo activo, en dos épocas pluviales dentro de un bosque templado de coníferas y latifoliadas. Ver texto y pie de la Fig. 17 para la interpretación de las gráficas.

9. Patrones bivariados de asociación espacial entre la calidad del microhábitat y los grupos de *Peromyscus*.

En las figuras que van desde la 26 a la 33 se presentan los resultados de la K bivariada de Ripley para determinar patrones de asociación positiva (atracción) o negativa (rechazo) entre los grupos analizados (especie, sexo, edad, combinaciones y estado reproductivo) de los dos *Peromyscus* con los tres niveles de calidad del microhábitat (C1-3). De manera similar a la K de Ripley univariada, las líneas rojas punteadas son los límites del intervalo de confianza del 95% (IC95%); la línea horizontal (en el color de cada zona de calidad: C1, rojo; C2, verde; C3, azul) representa el 0; el eje horizontal indica las distancias (m) entre cada una de las características analizadas de los dos *Peromyscus* y la calidad del microhábitat; el eje vertical muestra los valores de la K bivariada. El patrón de la línea roja continua y que fluctúa, representa el tipo de asociación: cuando la curva muestra valores por encima del IC95%, se infiere un patrón de rechazo (o de asociación negativa), estadísticamente significativo, para alguno de los tipos de calidad; por lo contrario, si los valores están por debajo del límite inferior del IC95%, se infiere un patrón de atracción (o de asociación positiva), estadísticamente significativo, con algún tipo de calidad del microhábitat; finalmente, cuando los valores caen dentro de los respectivos límites del IC95% y el cero, indican tendencias de asociación en uno u otro sentido, pero no son estadísticamente significativos (*i. e.*, área de no rechazo de la hipótesis, respectiva).

9.1. Patrones de atracción o rechazo entre *Peromyscus difficilis* y la calidad del microhábitat en la época de secas.

De acuerdo con la K bivariada de Ripley, durante la época de secas, *P. difficilis* tendió hacia una asociación negativa (rechazo) con la zonas C1 de menor calidad del microhábitat en el cuadrante. En muchos de los casos, este rechazo fue estadísticamente significativo (Fig. 26), excepto por los machos totales y machos juveniles, quienes aunque en su mayoría tendieron a rechazar la C1, también tuvieron una asociación positiva (atracción) estadísticamente significativa con esta misma calidad a 12 m de distancia. Por cuanto a la C2 (calidad intermedia), vemos que para todos los casos analizados se mantuvo un pico de rechazo a 5 m de distancia; de ahí y hasta los 22.5 m, solo se observó una asociación positiva (atracción) estadísticamente significativa con esta misma calidad (Fig. 26). Finalmente, con respecto a la mejor calidad del microhábitat, C3, se observó que los grupos de *P. difficilis* en su mayoría la rechazaron, excepto por las hembras adultas y los machos juveniles (Fig. 26). En el caso de las primeras, mostraron atracción significativa a 12 m de distancia y en cuanto a los segundos la atracción significativa ocurrió entre los 5 m y los 9 m de distancia. A partir de los 9 m en adelante, los machos juveniles mostraron tendencia hacia la repulsión como en la mayoría de los grupos analizados con esta calidad. Por ende, durante la época de secas, *P. difficilis* manifestó una clara tendencia a ocupar zonas de microhábitat con calidad intermedia (C2), aunque las hembras adultas y machos juveniles también se asociaron positivamente con la Cal 3 y, cuando se consideró a los machos totales y a los machos juveniles, éstos además mostraron atracción por microhábitats con la Cal 1 en el cuadrante (Fig. 26).

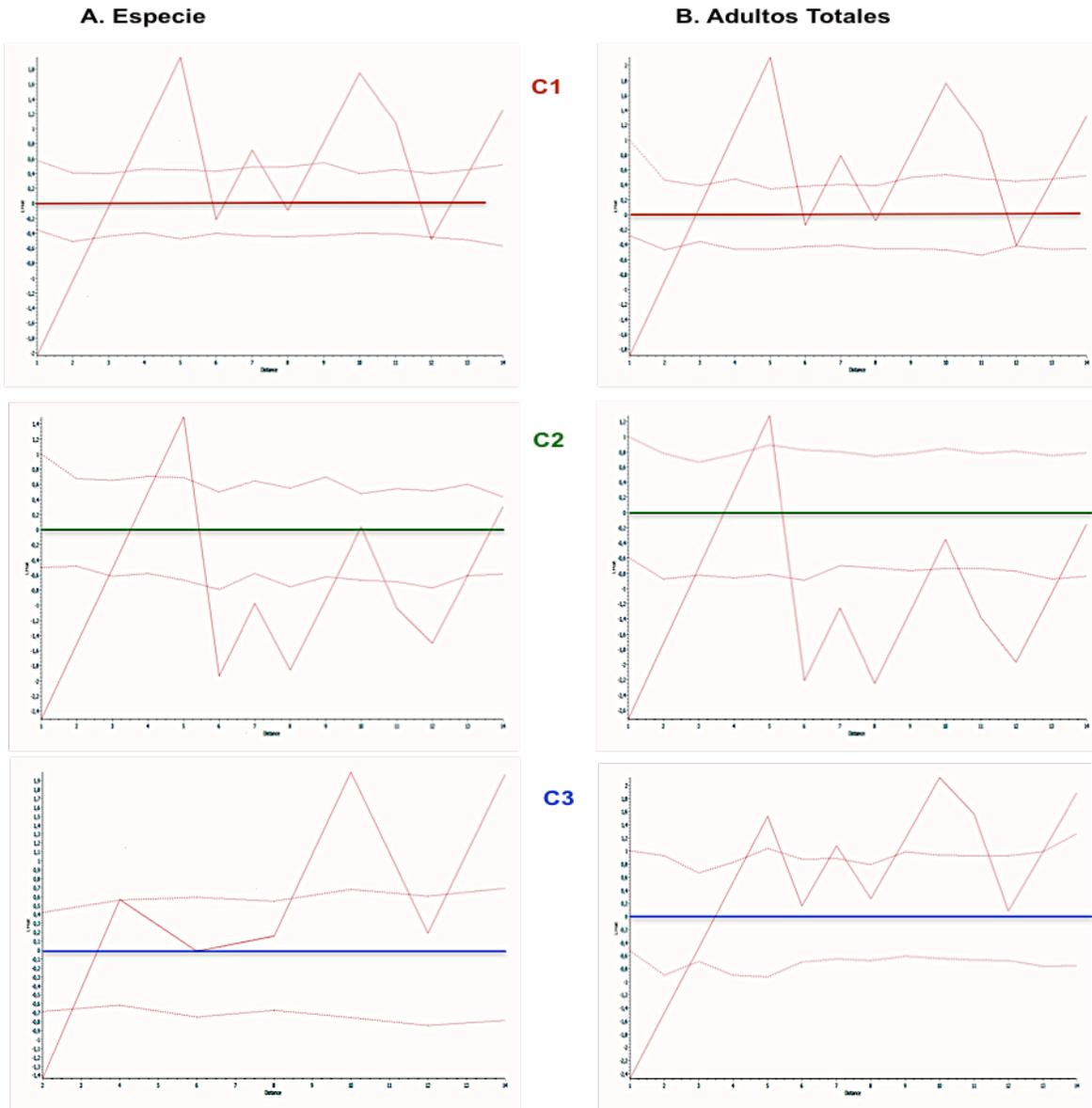


Figura 26. Patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre la Especie total (A) y los Adultos totales (B) de *Peromyscus difficilis* con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-C3) en la época de secas. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Los intervalos de confianza (IC95%) corresponden a las líneas horizontales punteadas rojas y paralelas a la línea de color respectiva de las calidades y que su punto de origen es el 0. El patrón de la K Bivariada de Ripley corresponde a la línea roja sólida que siempre fluctúa arriba, abajo o dentro de los IC95%. Ver texto.

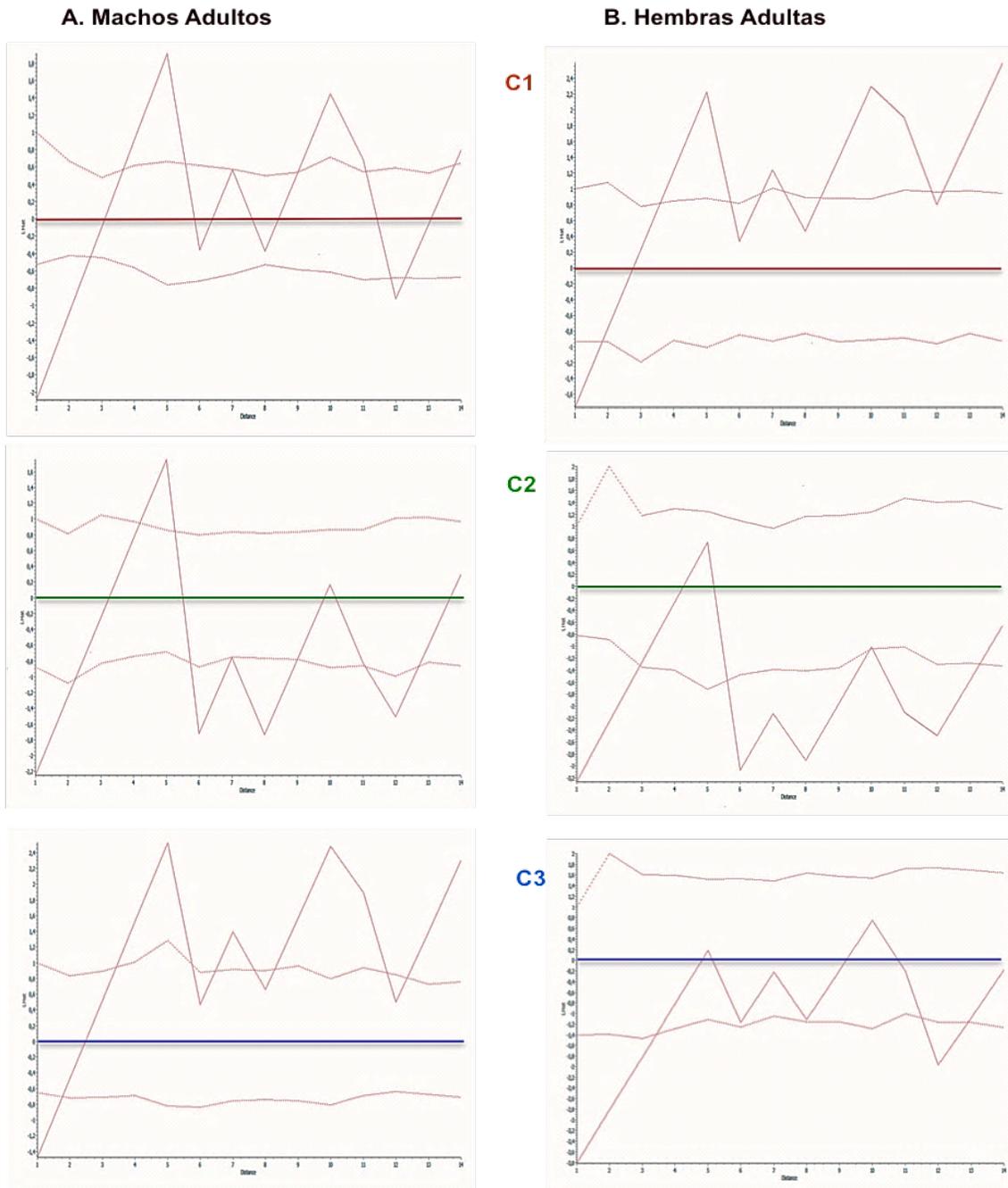


Figura 26. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Adultos (A) y las Hembras Adultas (B) de *Peromyscus difficilis* con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-C3) en la época de secas. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.



Figura 26. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Totales (A) y los Machos Juveniles (B) de *Peromyscus difficilis* con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-C3) en la época de secas. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.

9.2. Patrones de atracción o rechazo entre *Peromyscus melanotis* y la calidad del microhábitat en la época de secas.

De acuerdo con la K de Ripley bivariada, *P. melanotis* mostró en general un pico de repulsión significativo a 5 m de distancia contra los tres tipos de calidades del microhábitat en todos los grupos analizados (Fig. 27). Asimismo, todos los grupos analizados de esta especie rechazaron la menor calidad del microhábitat (C1, Fig. 27), mientras que todos ellos mostraron atracción con la calidad intermedia (C2, Fig. 27). Esta asociación positiva con la C2 fue más clara y muy significativa en las hembras totales (Fig. 27), las cuales estuvieron ligeramente más agregadas con esta calidad que con respecto de los machos (Fig. 27). Asimismo, todos los casos analizados tuvieron una asociación positiva y estadísticamente significativa con la mejor calidad del microhábitat (C3); de hecho, la intensidad de la atracción con la C3 fue más clara que con la C2 (Fig. 27). Cabe mencionar, que las hembras estuvieron sutilmente más agregadas con la C3 que los machos (Fig. 27). En resumen, durante las secas, *P. melanotis* ocupó la calidad intermedia y la mejor calidad (C2 y C3, respectivamente), aunque especialmente estuvo más agregada con la última calidad; asimismo, rechazó aquellos hábitats con menor calidad (C1).

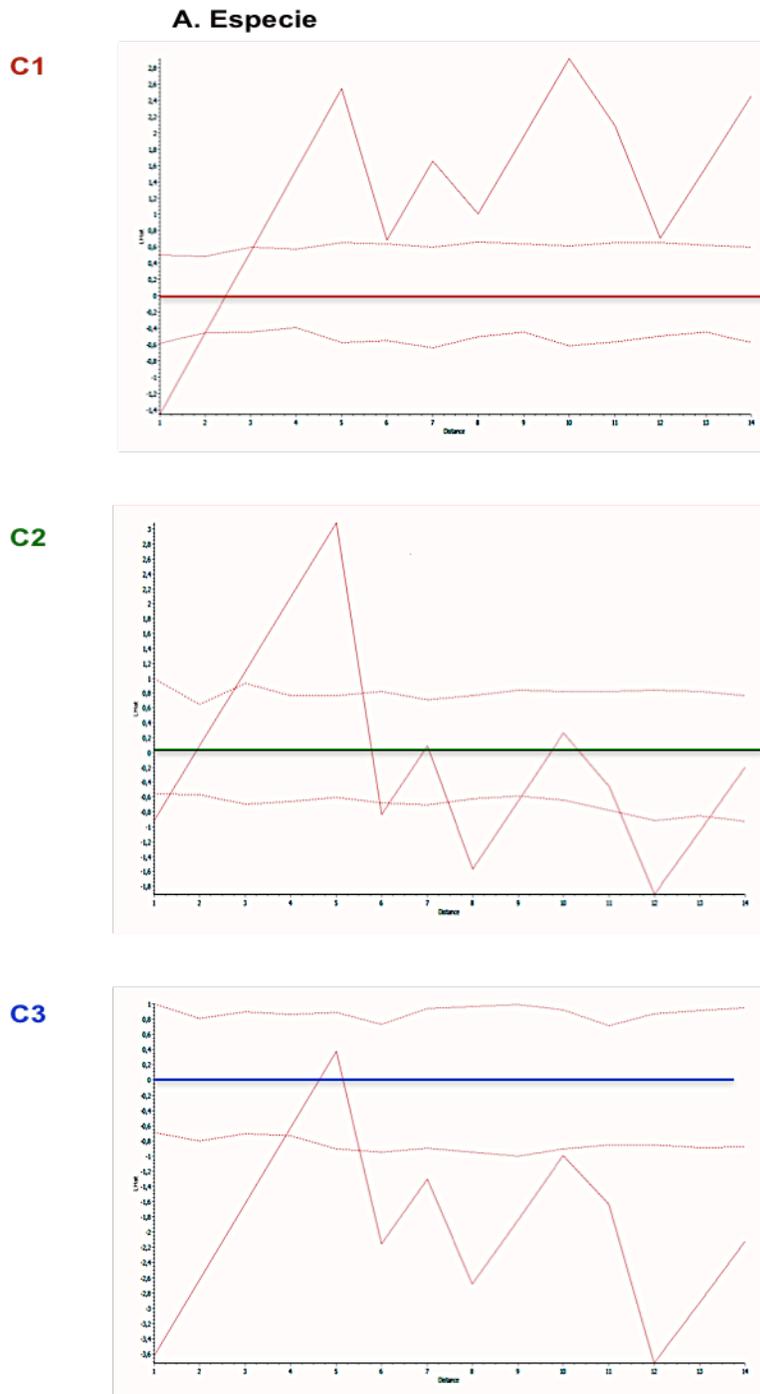


Figura 27. Patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre la Especie total de *Peromyscus melanotis* (A) con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-C3) en la época de secas. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.

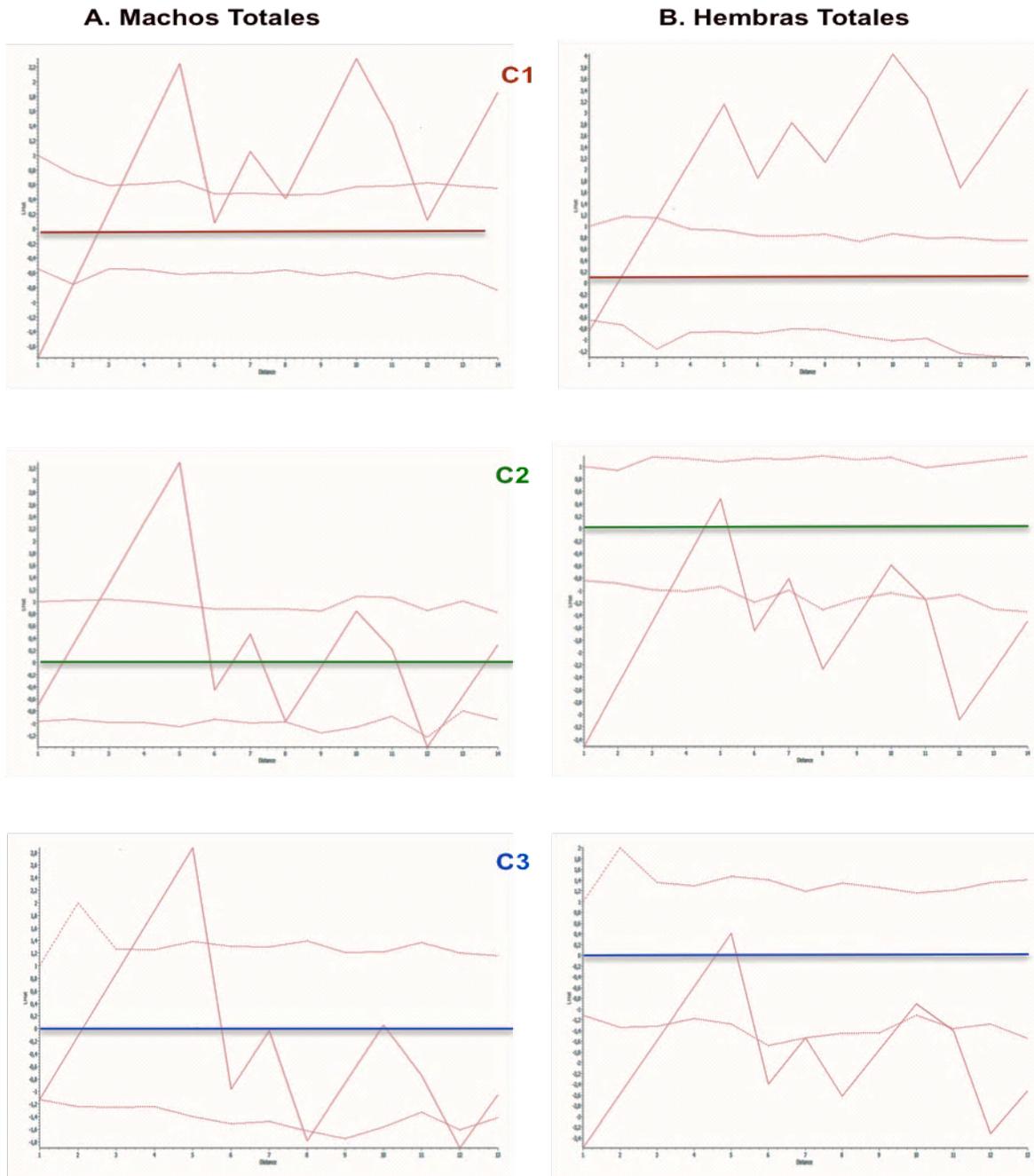


Figura 27. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Totales (A) y las Hembras Totales (B) de *Peromyscus melanotis* con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-C3) en la época de secas. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.

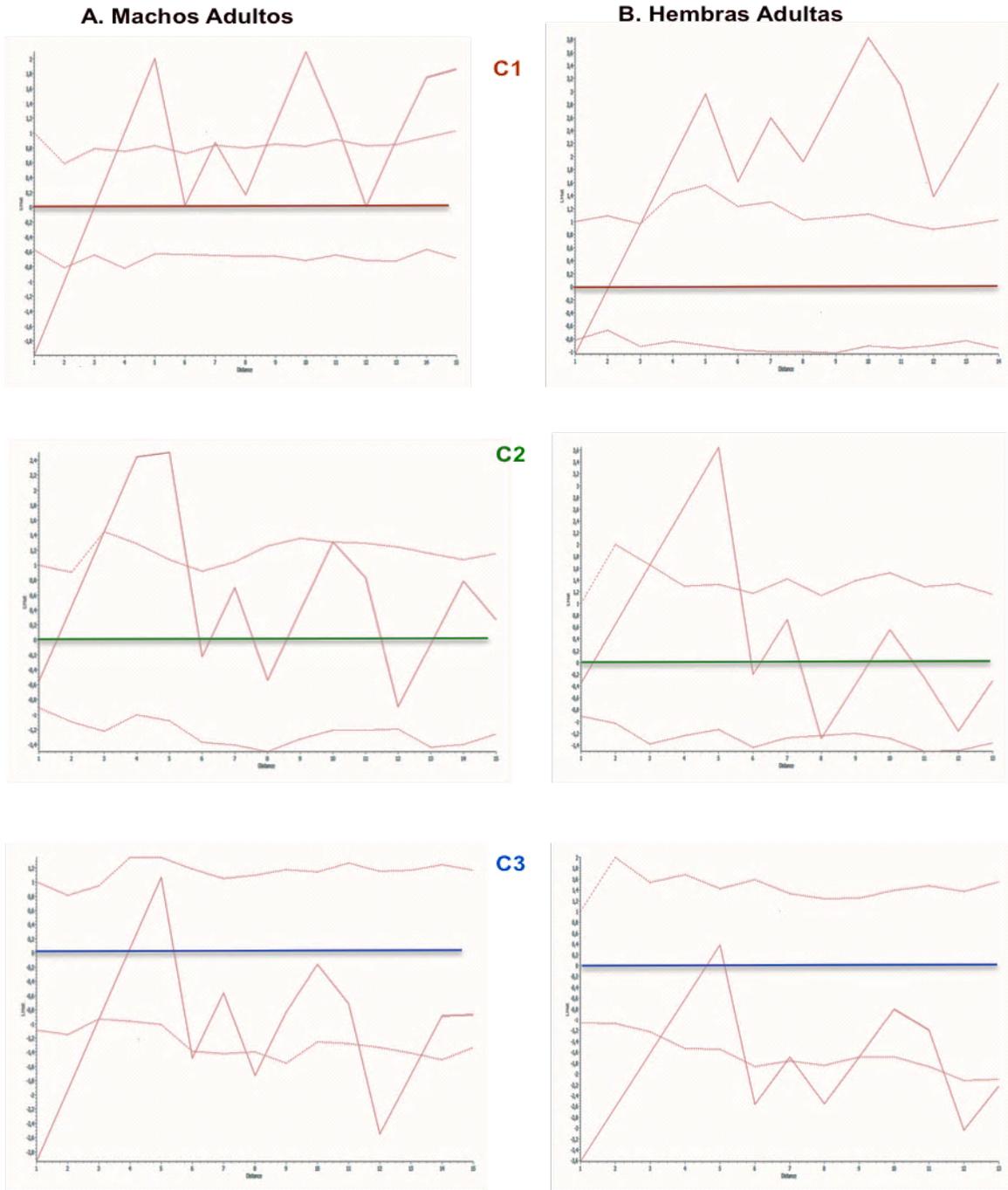


Figura 27. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Adultos (A) y las Hembras Adultas (B) de *Peromyscus melanotis* con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-C3) en la época de secas. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.

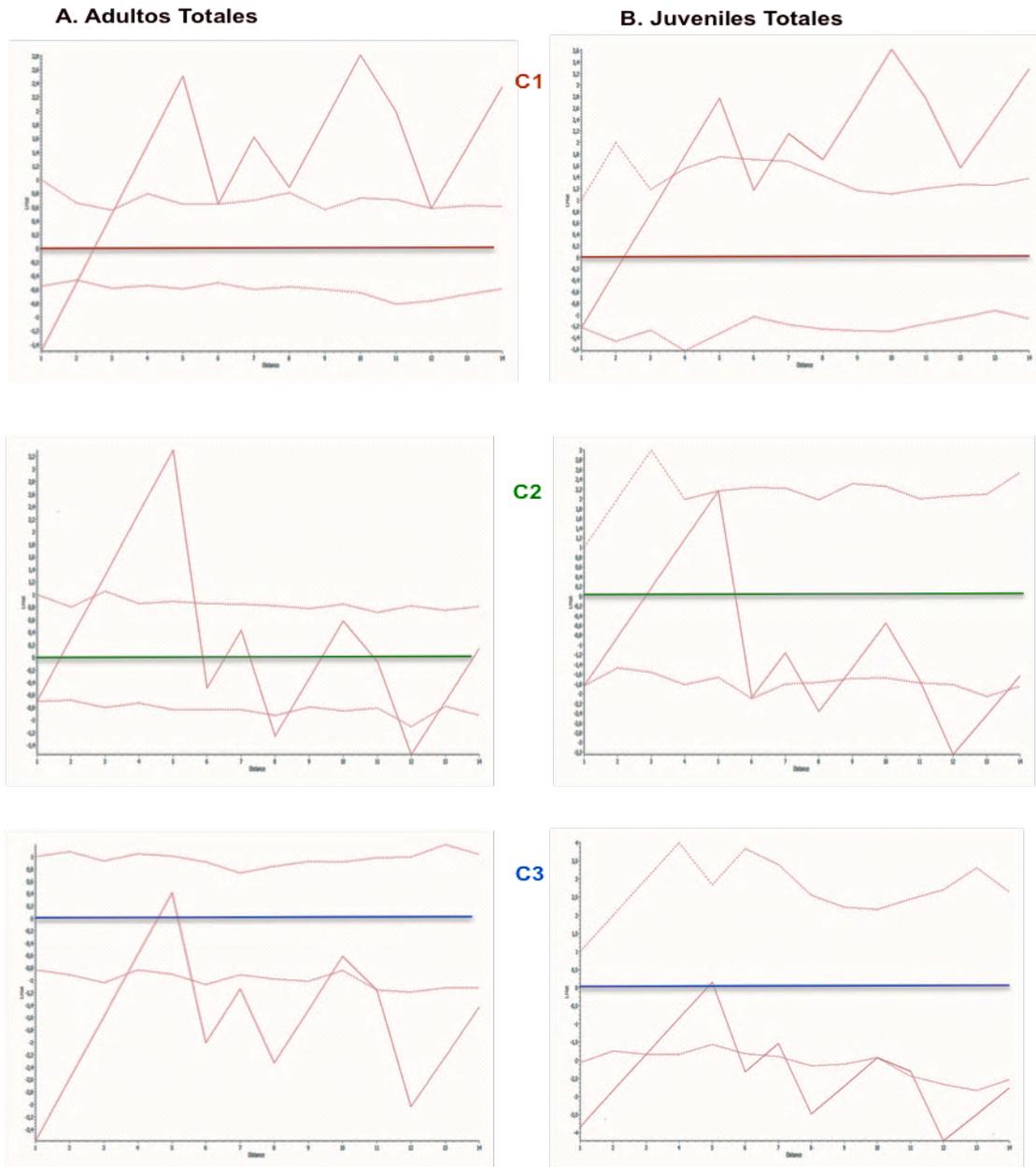


Figura 27. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Adultos Totales (A) y los Juveniles Totales (B) de *Peromyscus melanotis* con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-C3) en la época de secas. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.

9.3. Patrones de atracción o rechazo entre *Peromyscus difficilis* y la calidad del microhábitat en la época de lluvias.

De acuerdo con la K bivariada de Ripley, *P. difficilis* tuvo patrones fluctuantes de rechazo y atracción con los tres tipos de calidades (C1-3) durante la época de lluvias (Fig. 28). En general, para todos los grupos analizados, el patrón de la K bivariada de Ripley comienza con atracción significativa en los primeros 2 m de distancia para cualquier calidad del microhábitat, la cual se torna no significativa (sólo como tendencia) a los 3 m; asimismo, en todos los grupos, se presentó un pico de repulsión que en la mayoría de los grupos fue estadísticamente significativo a los 5 m de distancia con los tres tipos de calidad del microhábitat (Fig. 28).

El patrón de la K bivariada de Ripley continúa después, entre los 5.5-8.5 m con un par de picos inversos (6 y 8 m) que en la mayoría de los grupos implican atracción, pero hay excepciones en el sentido del rechazo, y que no son estadísticamente significativos en todos los grupos. De los 9-14 m, la K bivariada de Ripley muestra un pico hacia arriba, un pico hacia abajo en los 12 m y termina hacia arriba en los 14 m; estos picos pueden estar por encima o por debajo del cero y pueden ser significativos, o no, para indicar rechazo o atracción.

Con respecto a la menor calidad del microhábitat C1, casi todos los grupos de *P. difficilis* analizados mostraron atracción (Fig. 17), excepto por los juveniles totales y los machos juveniles, los cuales mostraron una tendencia al rechazo en su mayoría; de hecho, los últimos rechazaron la C1 hasta los 12 m de distancia, a partir de los cuales sí se asociaron significativamente de manera positiva con ella.

Por otro lado, casi todos los grupos de *P. difficilis* analizados mantuvieron un rechazo muy claro y significativo contra la calidad intermedia del microhábitat C2 (Fig. 28), excepto por las hembras juveniles, quienes fueron las únicas que tuvieron una tendencia hacia la atracción por esta calidad, aunque no significativa (entre el cero y el límite inferior del IC95%).

Finalmente, durante las lluvias, la mayor intensidad de atracción que mostraron casi todos los grupos de *P. difficilis* analizados fue con la mejor calidad del microhábitat C3, excepto en aquellos en donde se analizaron hembras (Fig. 28). Las hembras totales y adultas tendieron a rechazar a la C3 y solo se agregaron con la C1 (Fig. 28), mientras que en las hembras juveniles el patrón de asociación de la K bivariada de Ripley siempre fluctuó entre el cero y la zona interna correspondiente del intervalo 95%IC (Fig. 28).

Por lo tanto en lluvias, *P. difficilis* se agrupó más con las C1 y C3, o solo con alguna de las dos, como población; excepto por las hembras juveniles, las cuales solo tendieron a asociarse positivamente con la C2, aunque de manera no estadísticamente significativa (Fig. 28).

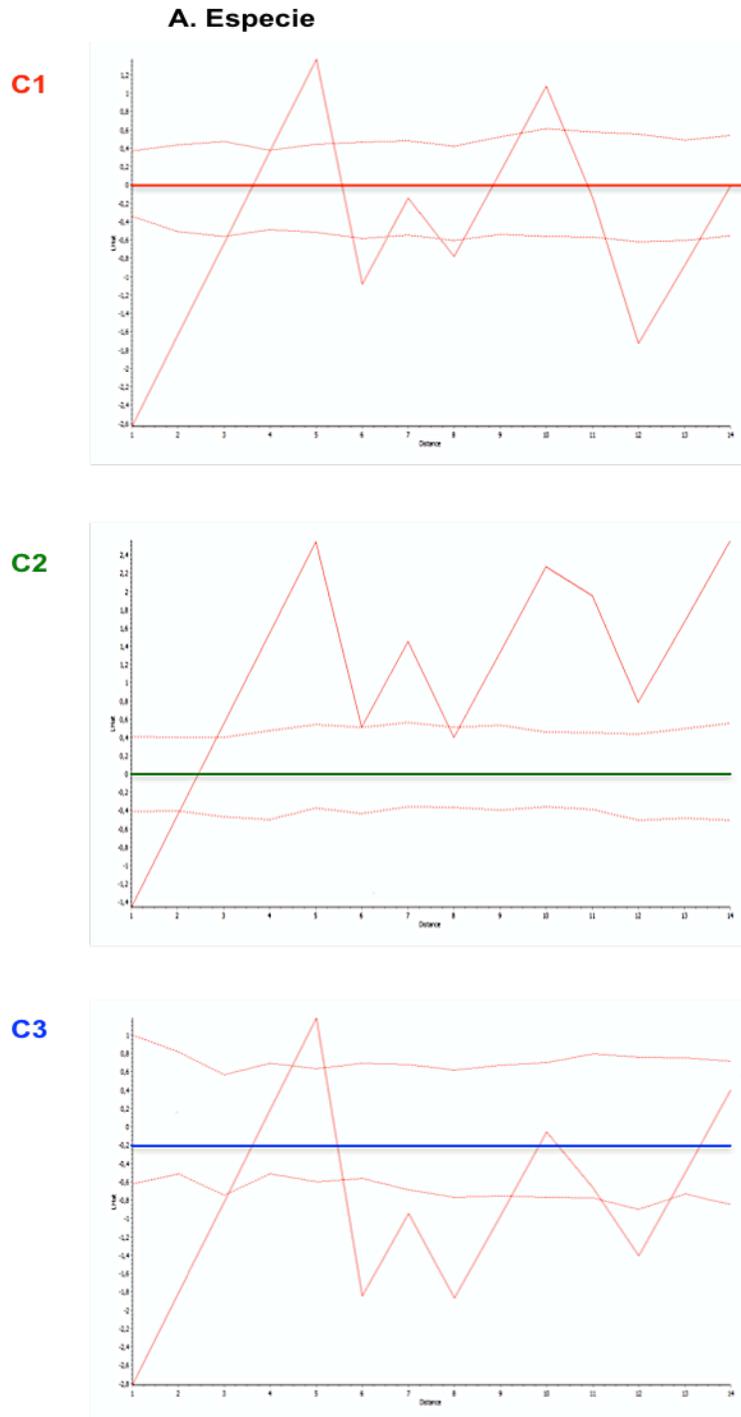


Figura 28. Patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre la Especie total (A) de *Peromyscus difficilis* con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.

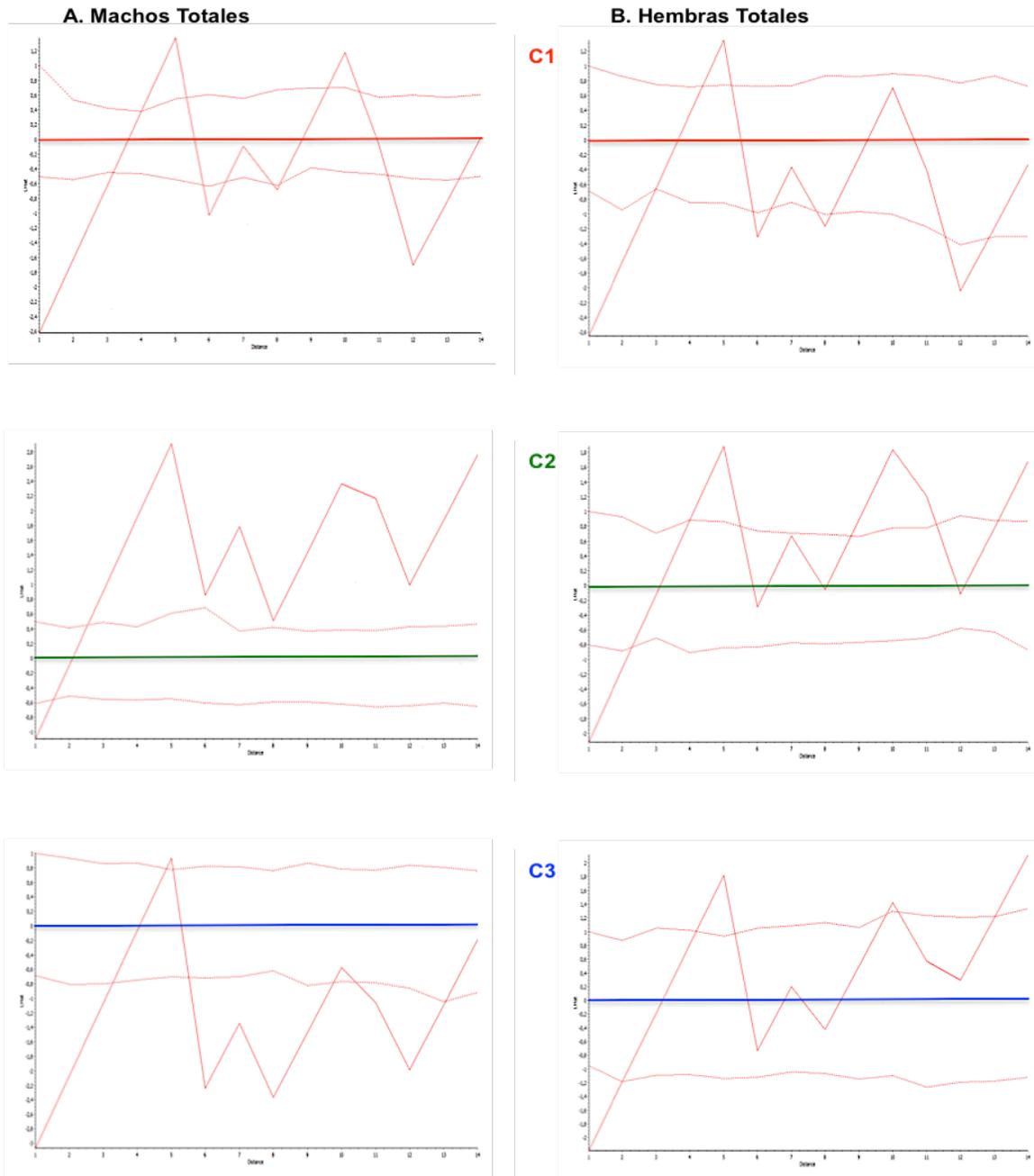


Figura 28. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Totales (A) y Hembras Totales (B) de *Peromyscus difficilis* con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.

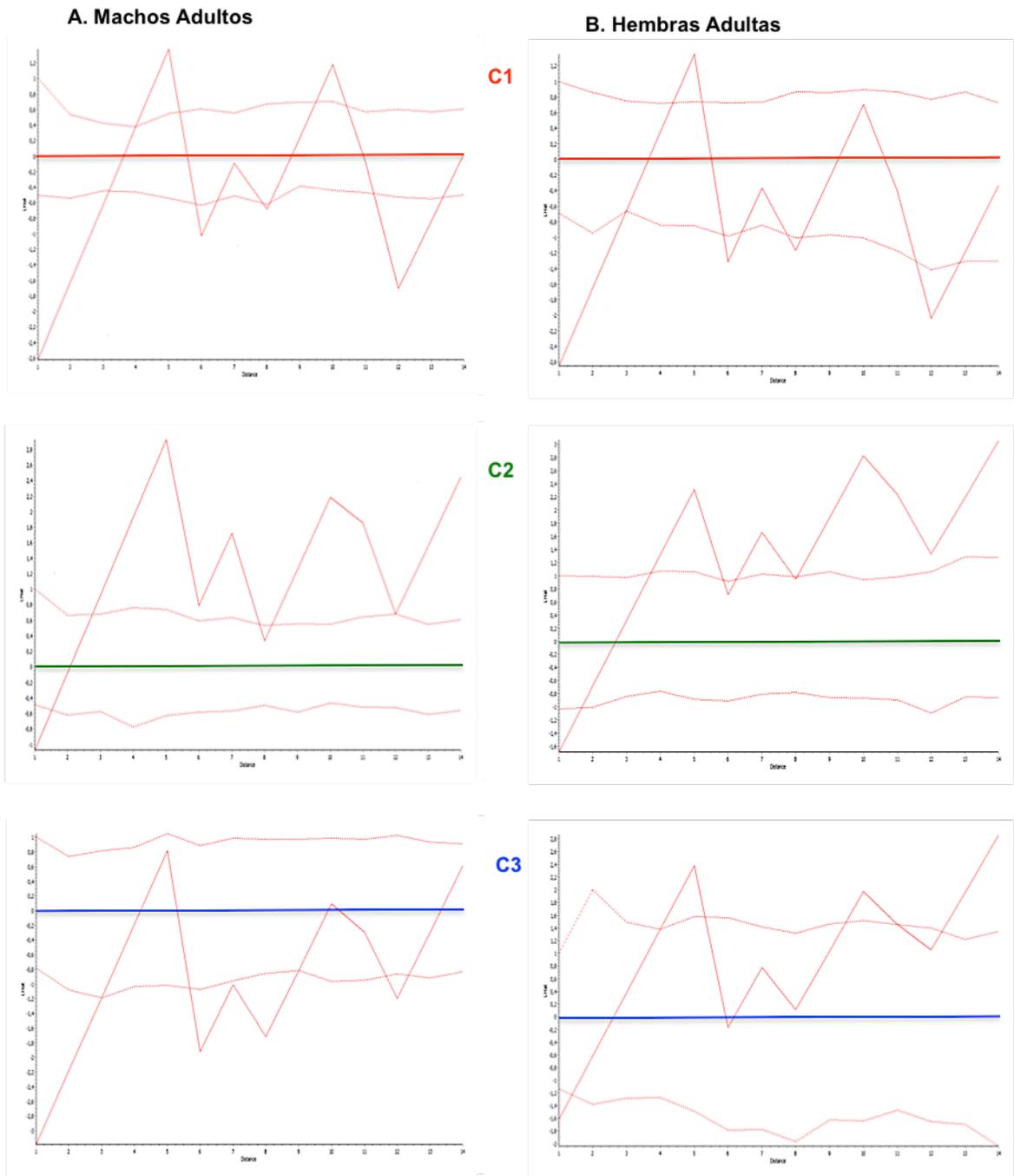


Figura 28. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Adultos (A) y Hembras Adultas (B) de *Peromyscus difficilis* con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.

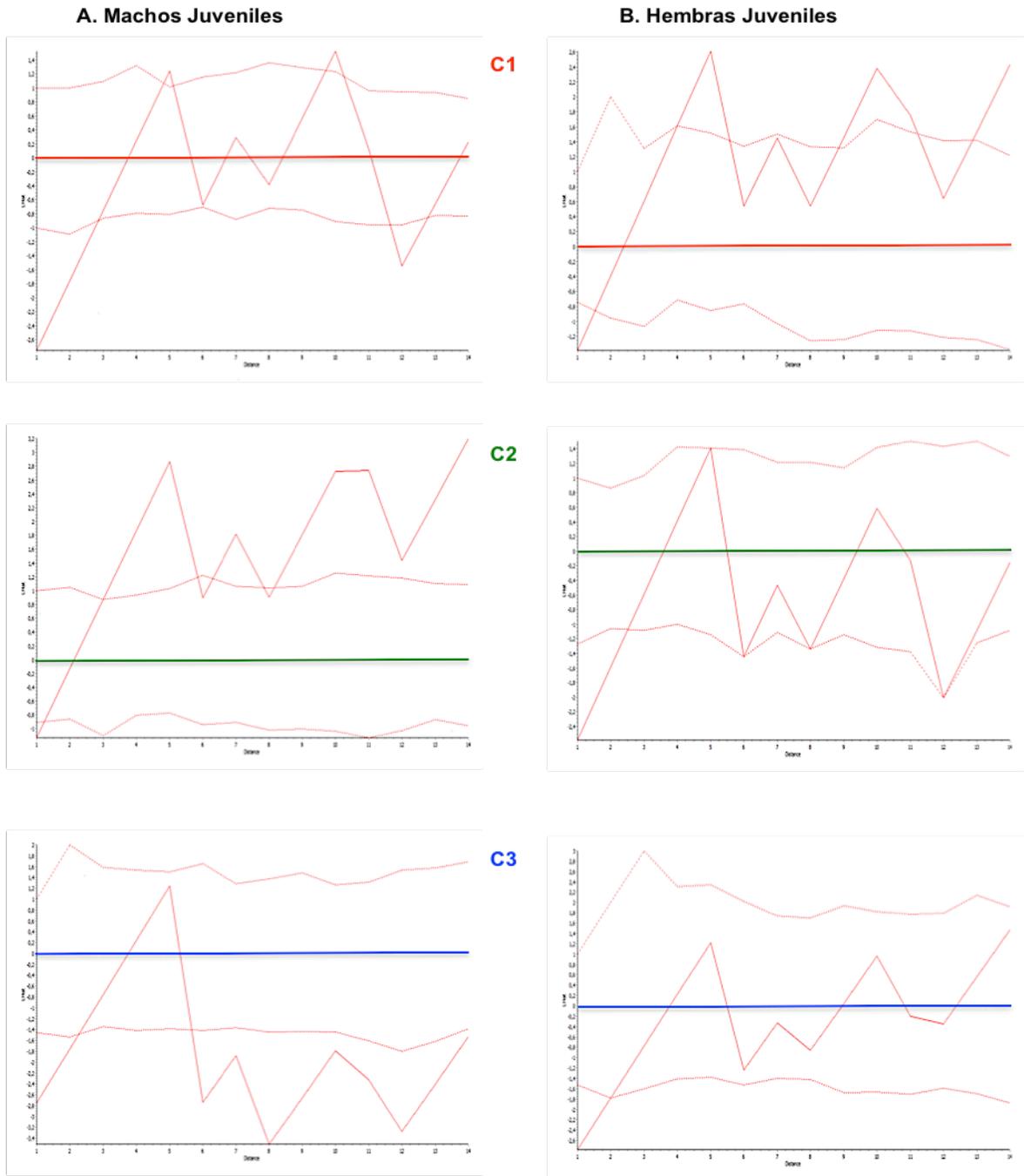


Figura 28. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Juveniles (A) y Hembras Juveniles (B) de *Peromyscus difficilis* con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.

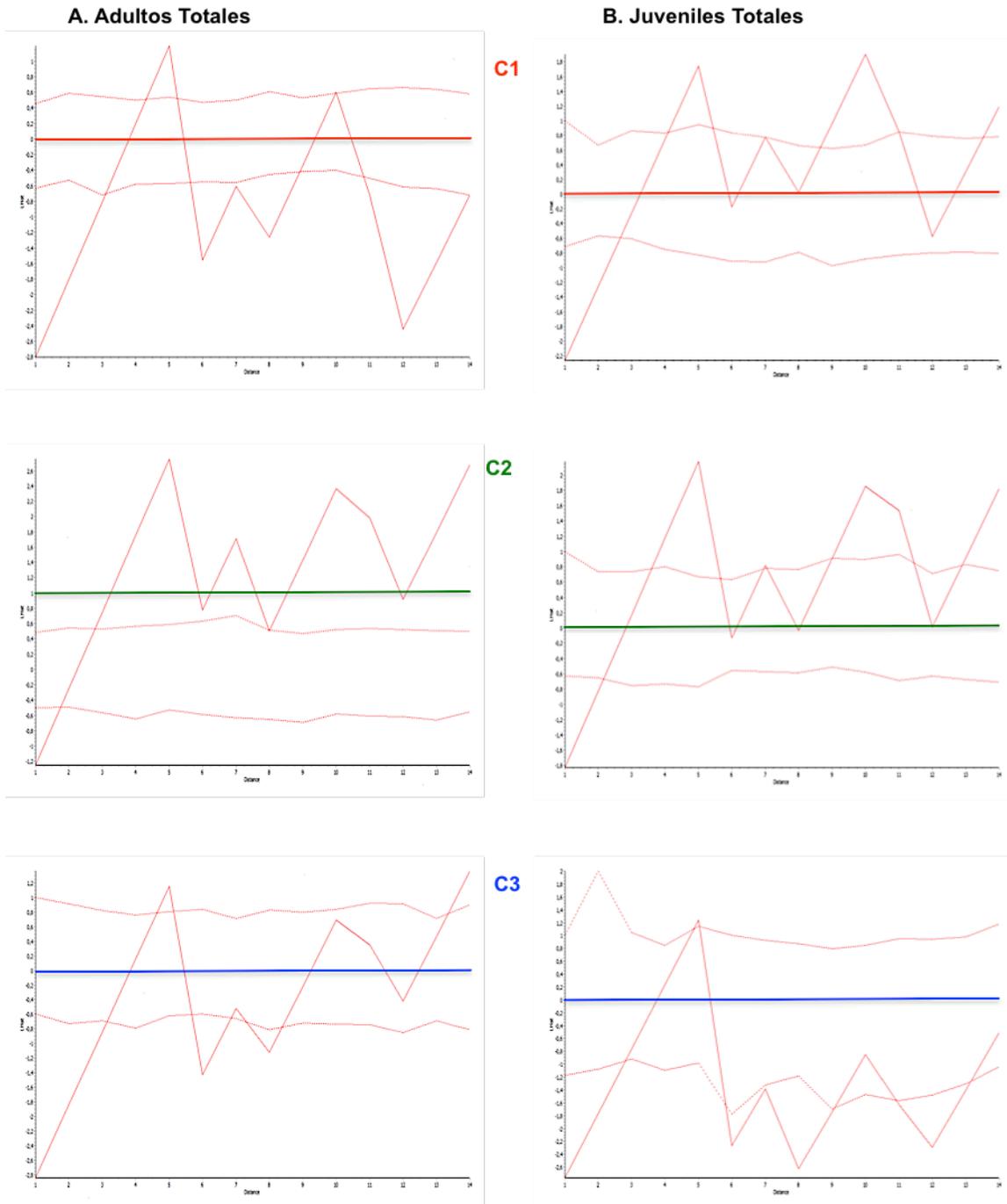


Figura 28. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Adultos Totales (A) y Juveniles Totales (B) de *Peromyscus difficilis* con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.

9.4. Patrones de atracción o rechazo entre *Peromyscus melanotis* y la calidad del microhábitat en la época de lluvias.

En el ratón de orejas oscuras, *P. melanotis*, la K bivariada de Ripley también mostró patrones fluctuantes de asociación positiva o negativa con los tres tipos de calidad del microhábitat, C1-C3, durante la época de lluvias (Fig. 29). Básicamente, los patrones de la K bivariada de Ripley se comportan en general como se describió para *P. difficilis*, comenzando con atracción en los primeros 3 m (significativo a 1 m, línea por debajo del cero); rechazo a los 5 m (pico hacia arriba); atracción o rechazo (dos picos hacia abajo en 6 y 8 m); rechazo a 10 m (pico hacia arriba); atracción o rechazo a los 12 m (pico hacia abajo) y atracción a 14 m (línea hacia arriba). En casi todos los grupos el pico que indica repulsión a 5 m, resultó estadísticamente significativo (Fig. 29).

Con respecto de la menor calidad del hábitat C1, todos los grupos de *P. melanotis* analizados rechazaron este tipo de calidad en las lluvias (Fig. 29). En cambio, todos los grupos fueron atraídos de manera significativa por la calidad intermedia del microhábitat C2 (Fig. 29), a excepción de las hembras juveniles en donde la atracción no resultó significativa a ninguna distancia analizada e, incluso, presentaron un pico de repulsión significativo a 10 m de distancia. Del mismo modo, los machos juveniles sólo tendieron a asociarse con la C2 de manera no significativa (*i. e.*, el valor de la K de Ripley bivariada se mantuvo entre el cero y el límite interno de IC95% inferior, Fig. 29). Cabe resaltar, asimismo, aunque las hembras totales se agregaron con la C2 en casi todas las distancias, también tuvieron un pico de repulsión a los 5 m y 10 m de distancia (Fig. 29).

Finalmente, en la mayoría de los grupos analizados en *P. melanotis* hubo una tendencia a la atracción por la C3 (Fig. 29), pero que sólo resultó ser estadísticamente significativa cuando se consideró a la especie total en el análisis, así como a las hembras totales (significativa a los 12 m) y a los machos adultos (significativa a los 8 m). Las excepciones a esto ocurrieron en los machos juveniles, los machos totales y los juveniles totales, quienes rechazaron la C3 (Fig. 29).

Por lo tanto, durante las lluvias *P. melanotis* rechazó a la C1, se asoció positivamente más con la C2 y también mostró tendencia hacia la agregación con la C3 (con algunas excepciones), aunque con esta última calidad, solo fue estadísticamente significativa en algunos casos (Fig. 29). Además, los patrones de asociación con las calidades del microhábitat (C1-3) fueron muy similares entre ambos sexos, sin que se haya encontrado una diferencia notable entre machos y hembras (Fig. 29).

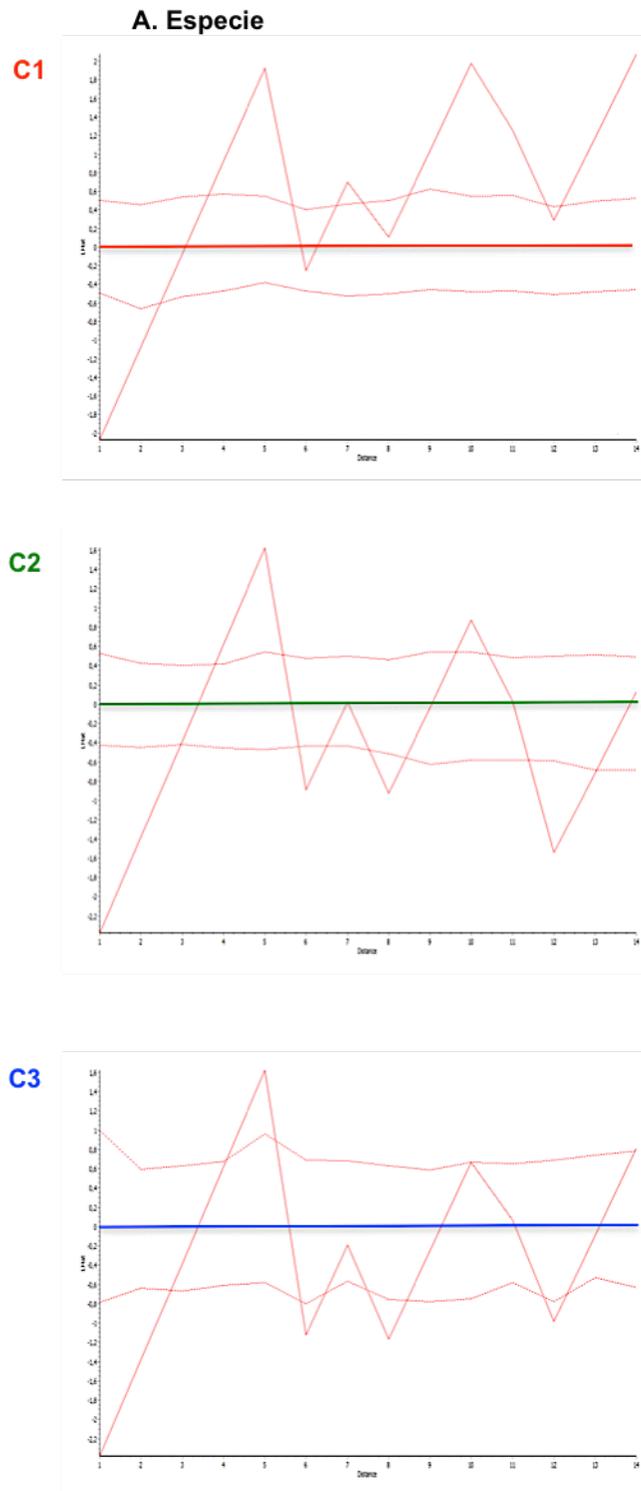


Figura 29. Patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre la Especie total (A) de *Peromyscus melanotis* con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.

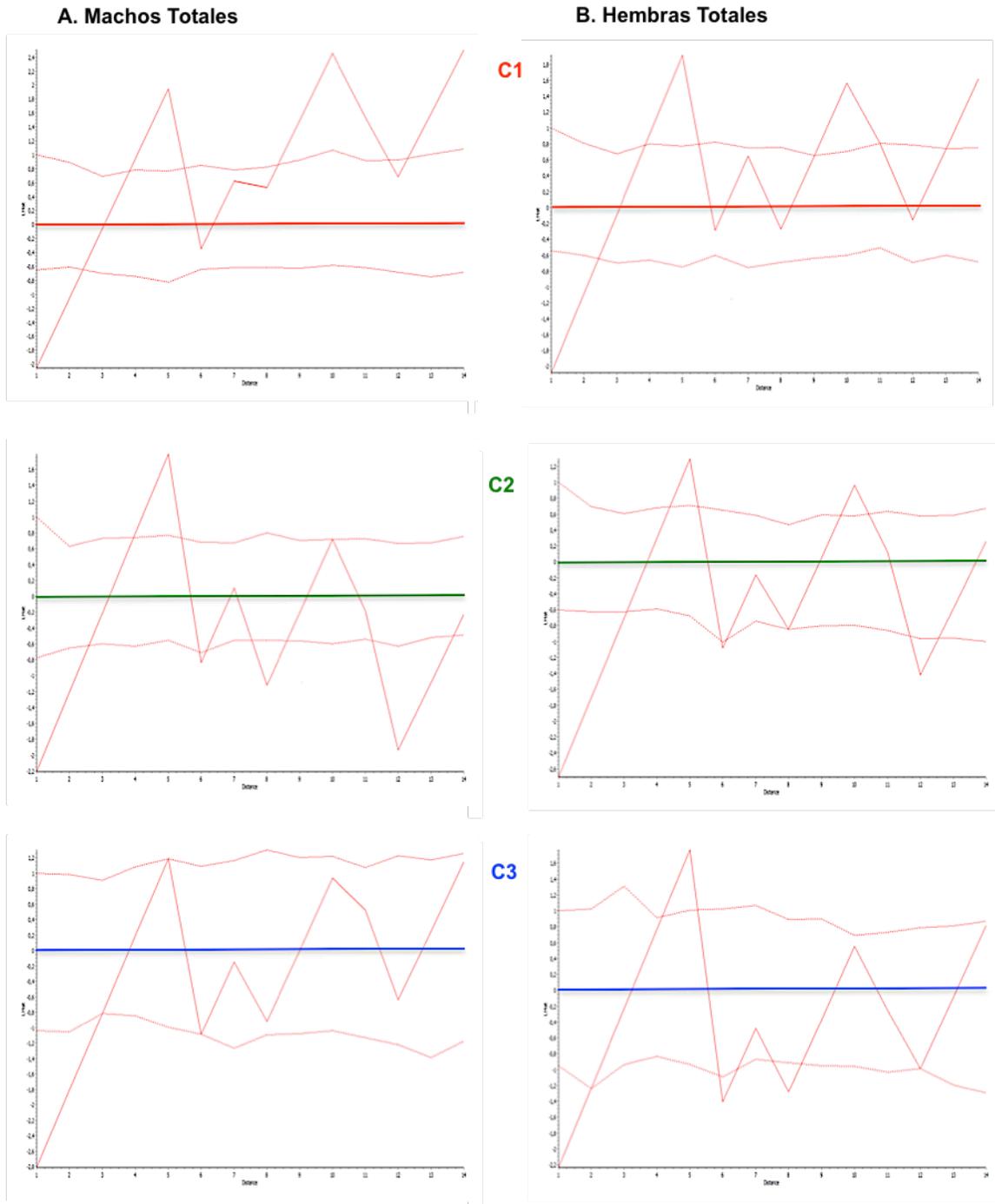


Figura 29. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Totales (A) y las Hembras Totales (B) de *Peromyscus melanotis* con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.

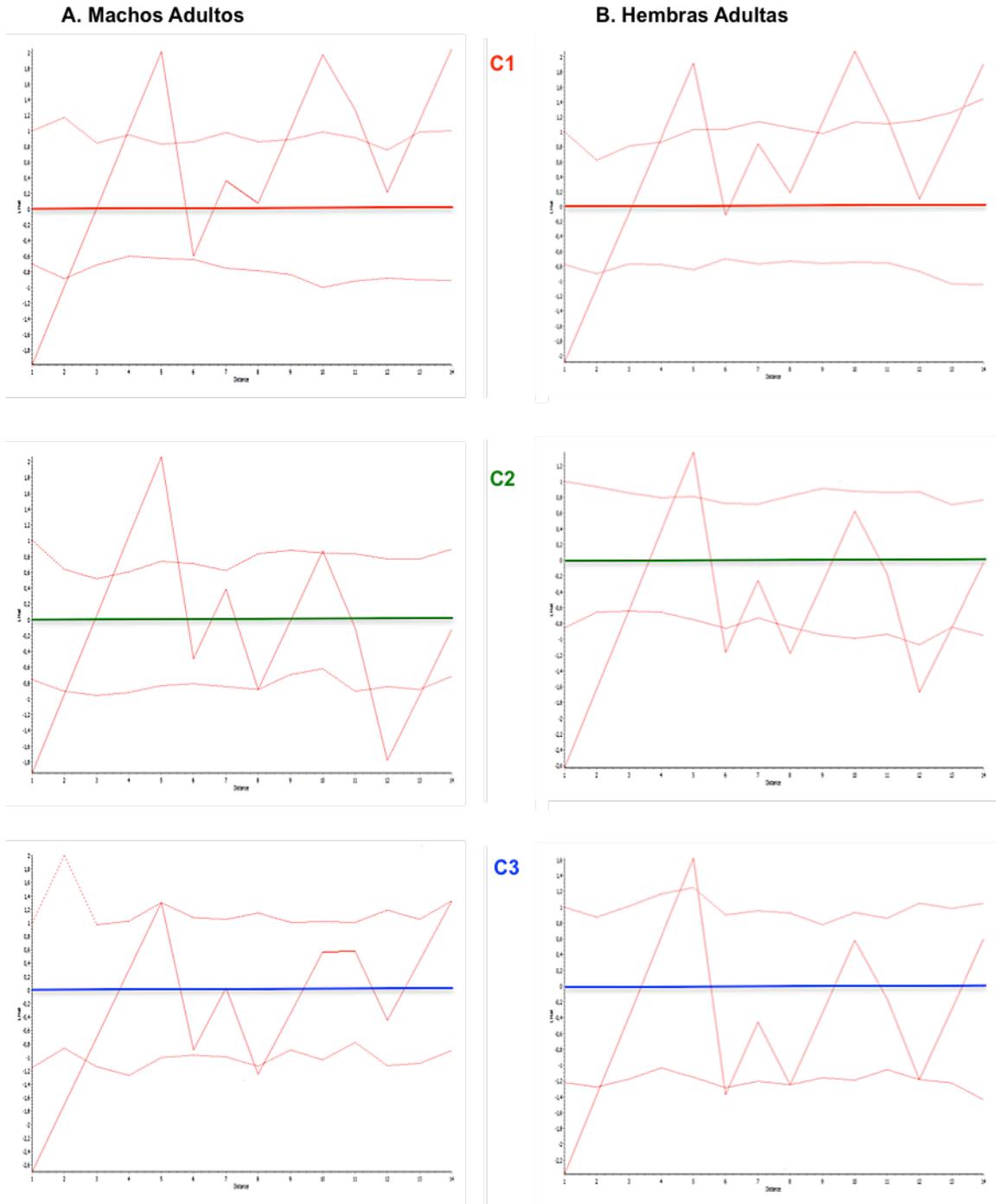


Figura 29. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Adultos (A) y las Hembras Adultas (B) de *Peromyscus melanotis* con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.

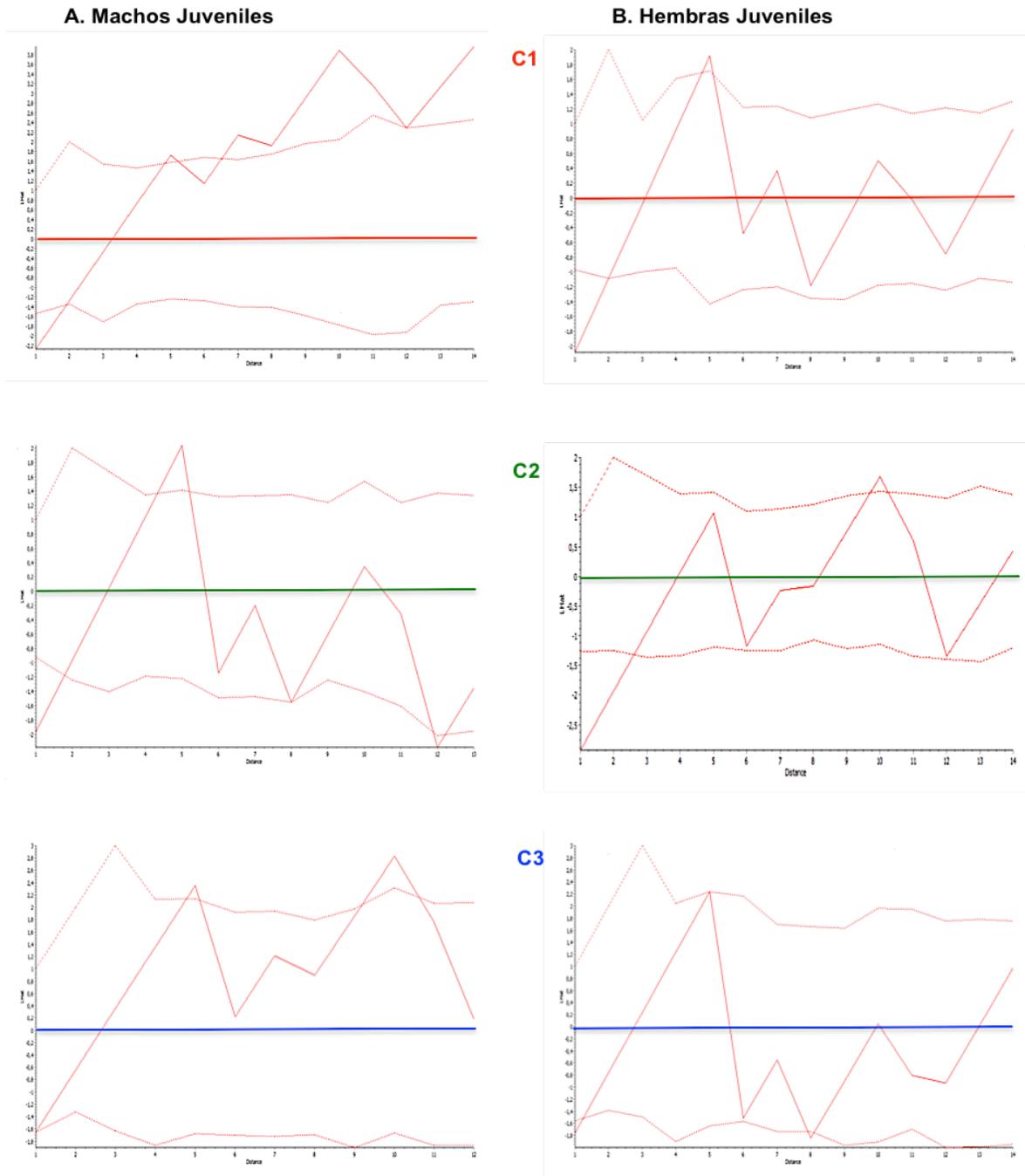


Figura 29. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Machos Juveniles (A) y las Hembras Juveniles (B) de *Peromyscus melanotis* con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.

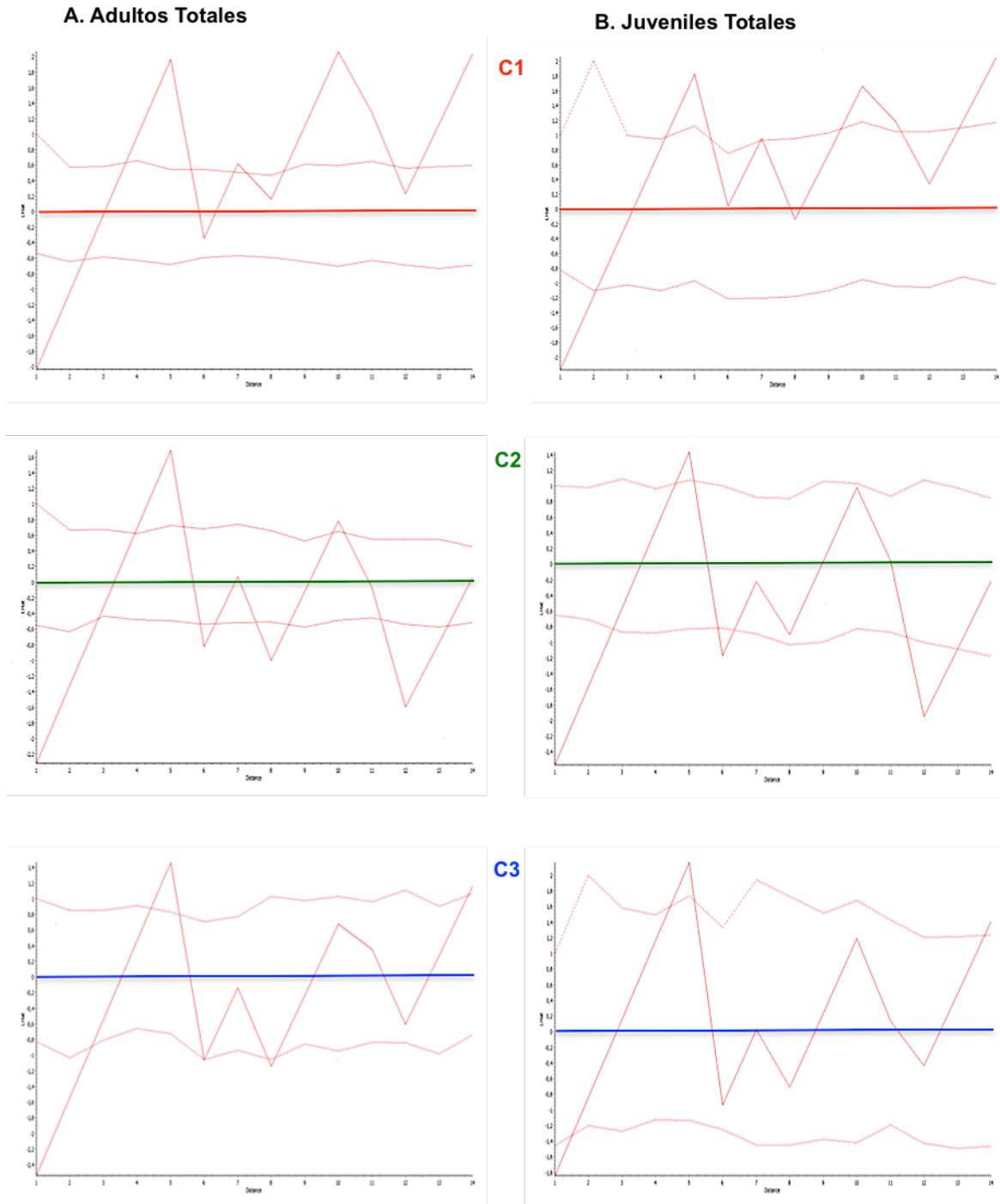


Figura 29. Continuación, patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) entre los Adultos Totales (A) y los Juveniles Totales (B) de *Peromyscus melanotis* con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época de lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.

9.5. Patrones de atracción o rechazo para el tipo de calidad del microhábitat en adultos reproductivos de *Peromyscus difficilis*, de acuerdo con las épocas seca y lluviosa.

Los resultados de la K bivariada de Ripley para la época de secas entre los machos adultos de *P. difficilis* en estado reproductivo y las calidades del microhábitat mostraron que éstos rechazaron la C1 a los 5 m de distancia, pero a partir de esa distancia fueron atraídos de manera significativa con esa misma calidad (Fig. 30). En cuanto a la asociación con la C2, tendieron a rechazarla a casi todas las distancias excepto a 12 m en donde hubo atracción por parte de los machos activos con esa calidad. Mientras que con la C3, los machos activos tendieron a asociarse positivamente (atracción) en casi todas las distancias analizadas pero solo a 3 y 6 m esa atracción resulto ser significativa. Por lo contrario, las hembras activas mostraron asociarse positivamente (atracción), de manera estadísticamente significativa, con la C2, mientras que con la C3 aunque en todas las distancias hubo una tendencia de atracción, ningún patrón resulto ser significativo. Finalmente, las hembras activas rechazaron de manera significativa a la C1 en todas las distancias analizadas en la época seca (Fig. 30).

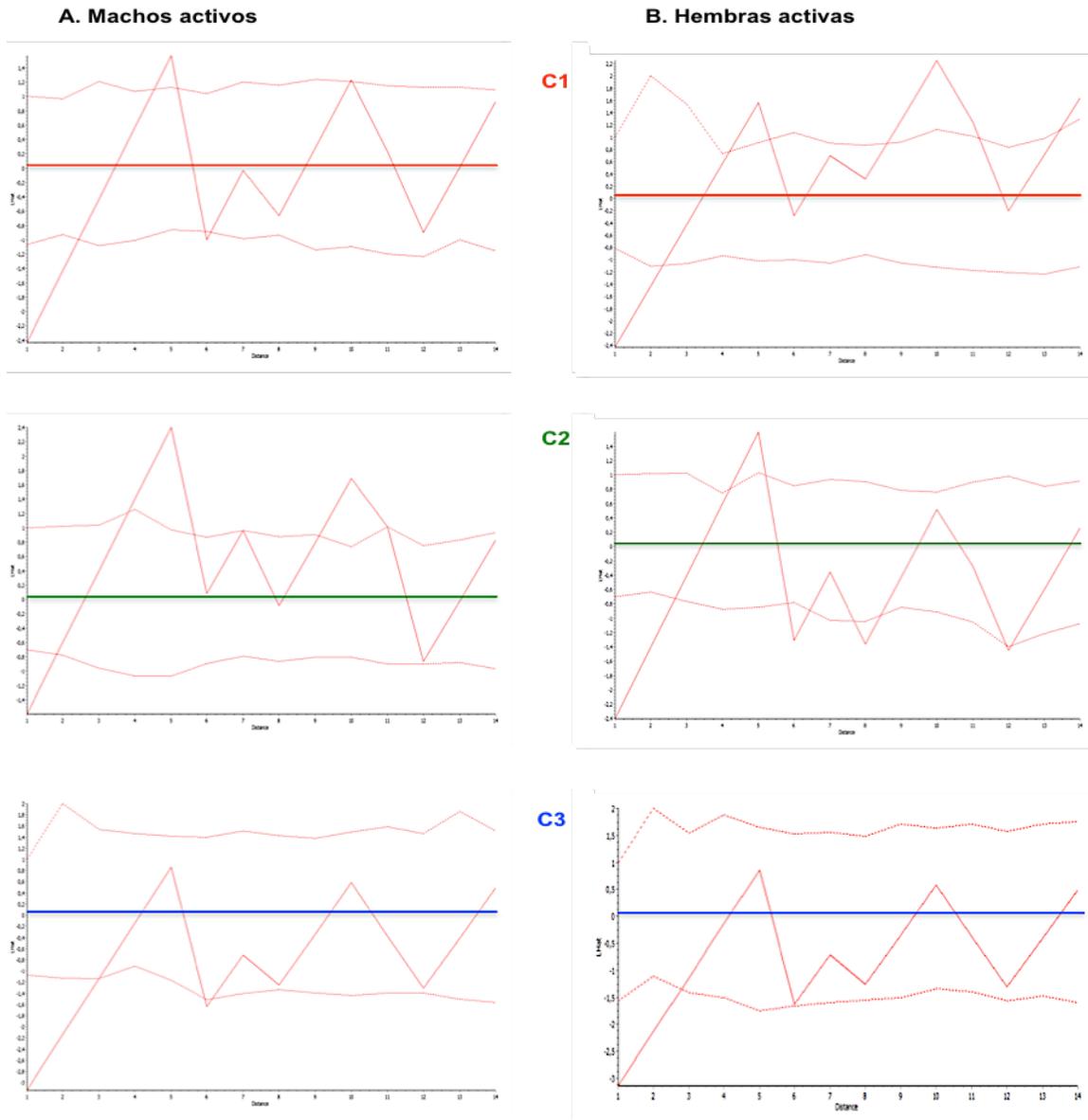


Figura 30. Patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) en Machos Activos (A) y Hembras Activas (B) de *Peromyscus difficilis* en estado reproductivo con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época seca. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Los intervalos de confianza (IC95%) corresponden a las líneas horizontales punteadas rojas y paralelas a la línea de color respectiva de las calidades y que su punto de origen es el 0. El patrón de la K Bivariada de Ripley corresponde a la línea roja sólida que siempre fluctúa. Ver texto.

Para la época de lluvias (Fig. 31), tanto los machos como las hembras en estado reproductivo mostraron atracción estadísticamente significativa con la C1 (Fig. 31). En los primeros, la intensidad del patrón fue incluso mayor que en la época de secas, mientras que las hembras activas, de hecho, mostraron una mayor intensidad de asociación positiva con esa calidad que los machos. En cambio, durante las lluvias ambos sexos rechazaron las calidades C2 y C3 (Fig. 31). Al respecto, cabe resaltar, que los machos en estado reproductivo rechazaron la C3 (Fig. 31), mientras que los machos adultos no activos se asociaron positivamente con esa última calidad (Fig. 28). Para todos los demás casos, tanto en secas como en lluvias, los patrones son muy similares a los patrones de los sexos adultos con respecto de los tres tipos de calidad del microhábitat (Figs. 28 y 31).

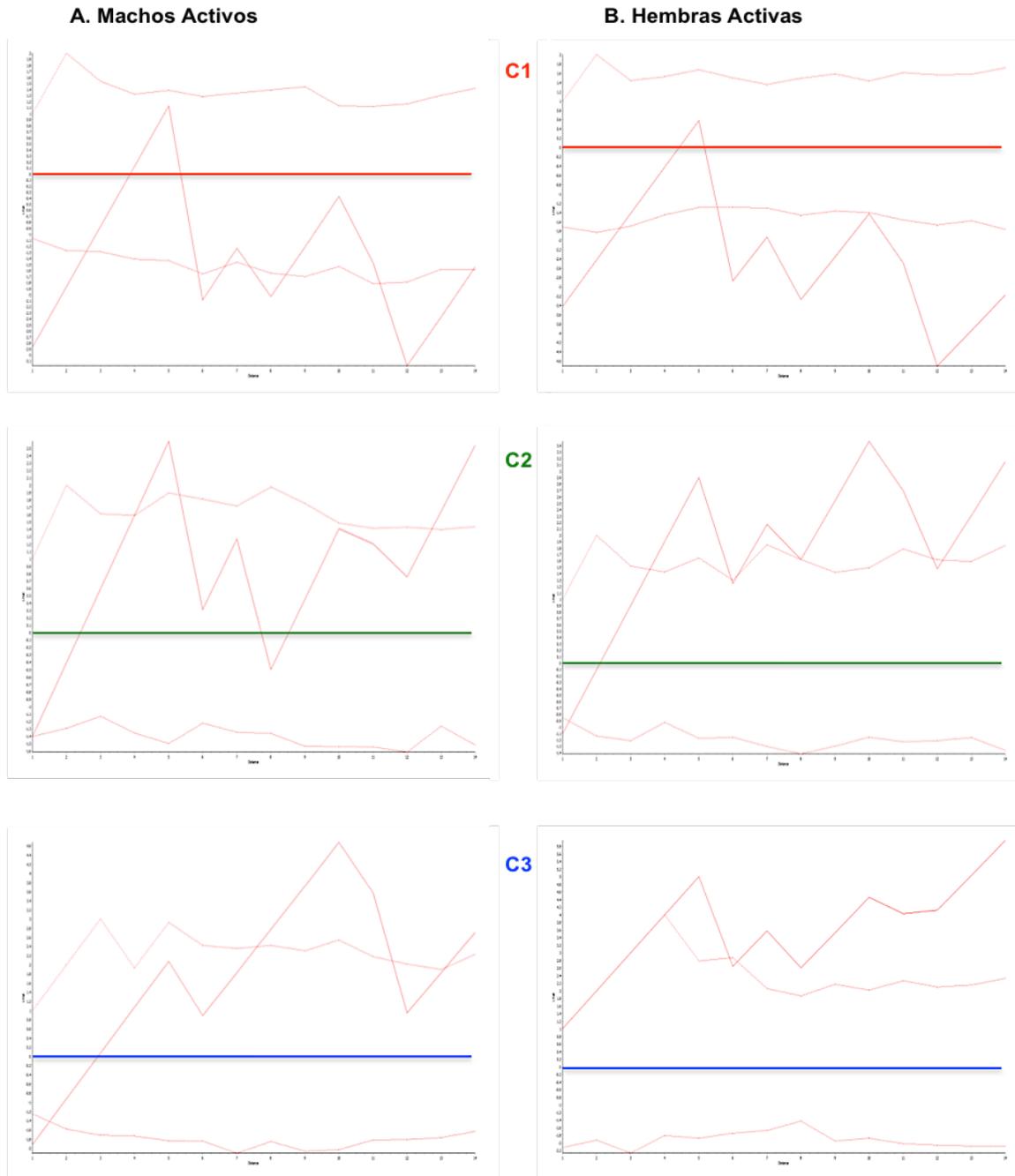


Figura 31. Patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) en Machos Activos (A) y Hembras Activas (B) de *Peromyscus difficilis* en estado reproductivo con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto y pie de la Fig. 30 para la interpretación de las gráficas.

9.6. Patrones de atracción o rechazo para el tipo de calidad del microhábitat en adultos reproductivos de *Peromyscus melanotis*, de acuerdo con las épocas seca y lluviosa.

En el ratón de orejas oscuras, *P. melanotis*, la K bivariada de Ripley mostró que en los individuos adultos de ambos sexos, en estado reproductivo, hubo un pico de repulsión contra las calidades del microhábitat C1 y C2 a los 5 m de distancia para la época de secas (Fig. 32). Los machos activos de *P. melanotis*, rechazaron la C1 de manera muy clara y significativa (Fig. 32). Con la C2 el patrón fluctuó entre el rechazo y la atracción: se mantuvo mayormente sólo en tendencia al rechazo entre los 2-5 m y los 10-11 m (entre el cero y el interior del IC95% superior), siendo significativo solo a 5 m de distancia, mientras que tendió a la atracción entre los 6 y los 9 m (entre el cero y el interior del IC95% inferior). Por último, los machos activos tuvieron atracción estadísticamente positiva por la C3 en los primeros 2 m de distancia, luego sólo fluctuaron alrededor del cero y entre el interior de los respectivos límites del 95%IC, por lo que después de 2 m sólo se revelaron tendencias no significativas de atracción a los 5, 8 y 12 m, mientras que fueron tendencias no significativas de rechazo a los 4, 7 y 10-11 m.

Por su parte, durante la época seca, las hembras activas de *P. melanotis* también rechazaron a la C1 en todas las distancias analizadas, mientras que tendieron a ser atraídas por la C2, sin que este patrón resultara estadísticamente significativo (Fig. 32). Por cuanto a la C3, las hembras reproductivas de *P. melanotis* son atraídas fuertemente por la mejor calidad del hábitat (Fig. 32).

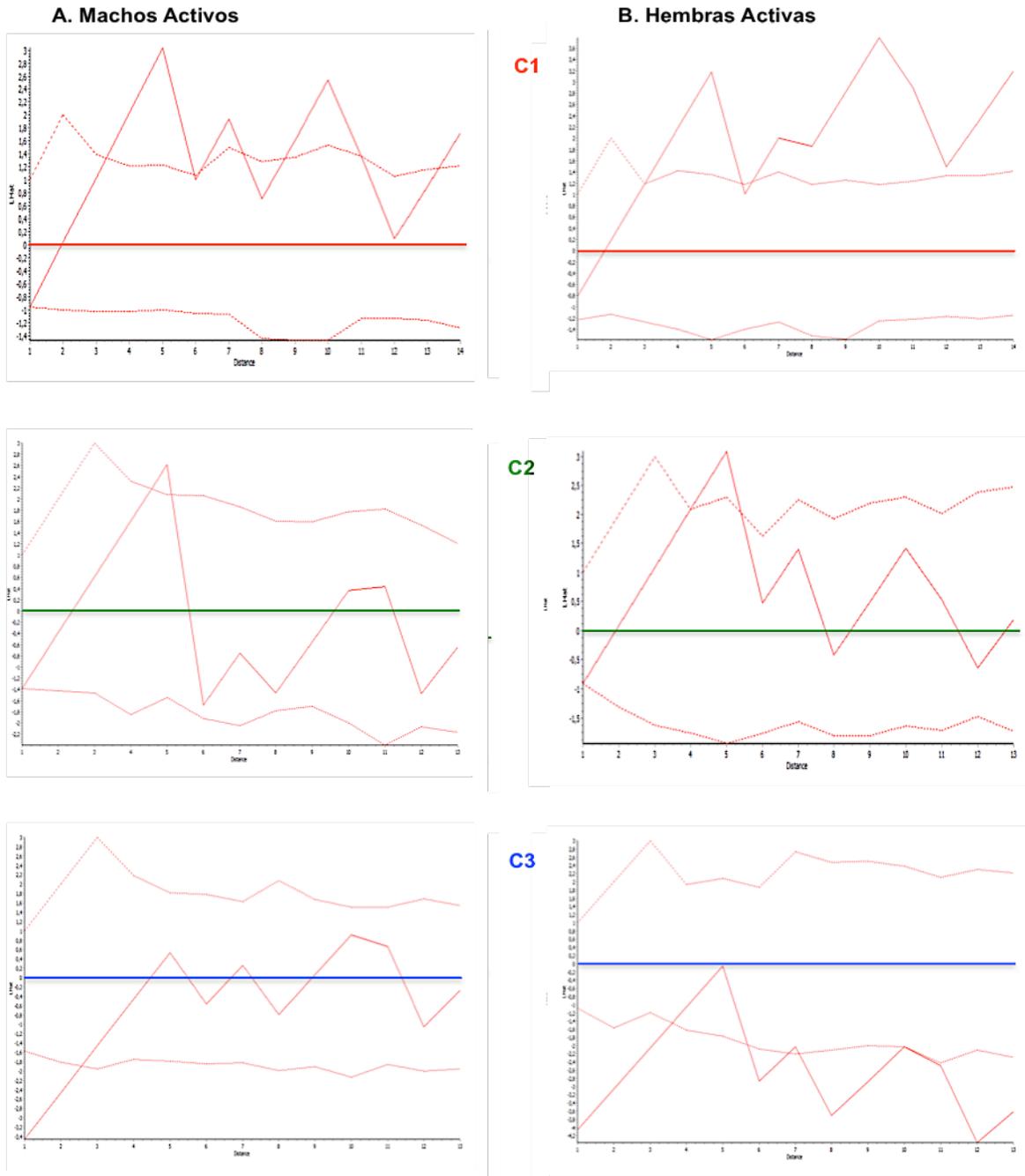


Figura 32. Patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) en Machos Activos (A) y Hembras Activas (B) de *Peromyscus melanotis* en estado reproductivo con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época secas. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto y pie de la Fig. 30 para la interpretación de las gráficas.

Durante la época de lluvias, tanto machos como hembras de *P. melanotis* en estado reproductivo, muestran rechazo hacia cualquiera de los tres tipos de calidad del microhábitat de 1-2 m de distancia que se continúa a los 3 m en la zona de no significancia, para luego fluctuar entre distintos patrones de rechazo y atracción, de acuerdo con el sexo y la zona de calidad (Fig. 33). Los machos activos, tuvieron un pico de repulsión a 5 m de distancia en las tres calidades del microhábitat que no fue significativo en la C3 (Fig. 33). Estos machos también rechazaron la C1 entre 3.5-5.5 m (incluido el pico significativo a 5 m), entre 8.5-11 m y desde los 13 m. El resto de las distancias quedó en la zona de atracción no significativa, excepto a los 6 m que sí lo fue (Fig. 33).

Los machos reproductivos del ratón de orejas oscuras rechazaron en la mayor parte de las distancias a la calidad intermedia C2, mostrando un pico significativo de repulsión entre 3.5-5.5 m y otro entre 9.5-11 m, mientras que mostraron nuevamente tendencia hacia la atracción por este tipo de calidad a los 12 m (Fig. 33). En la mejor calidad del microhábitat C3, los machos activos tendieron más a la atracción por la zona en la mayoría de las distancias, pero sólo a los 6 m ésta fue levemente significativa; asimismo, tuvieron dos picos a los 5, 10 y 14 m en el sentido del rechazo, pero que no fueron significativos (Fig. 33).

Por su parte, la asociación entre las hembras activas y la C1 (Fig. 33) tuvo tres picos de repulsión estadísticamente significativos a los 5, 10 y 14 m, mientras que con la excepción del pico inverso de atracción estadísticamente significativo a 1 m, en las demás distancias hubo una tendencia hacia la repulsión con la zona de menor calidad en el microhábitat.

En la zona de calidad intermedia C2 (Fig. 33), las hembras activas tuvieron dos picos en la tendencia hacia el rechazo, uno entre los 3-5 m, siendo significativo a los 4 m, y otro entre los 9-11 m que no fue no significativo; en cambio, en la mayoría de las distancias tendieron hacia la atracción, la cual fue significativa a los 6, 8 y 12 m. Ahora bien, con respecto de la mejor calidad del microhábitat C3 (Fig. 33), las hembras tendieron más bien hacia la atracción, pero no de manera significativa en casi todas las distancias analizadas, excepto por dos picos en la zona de tendencia hacia el rechazo a los 4 y 10 m, respectivamente que no fueron significativos.

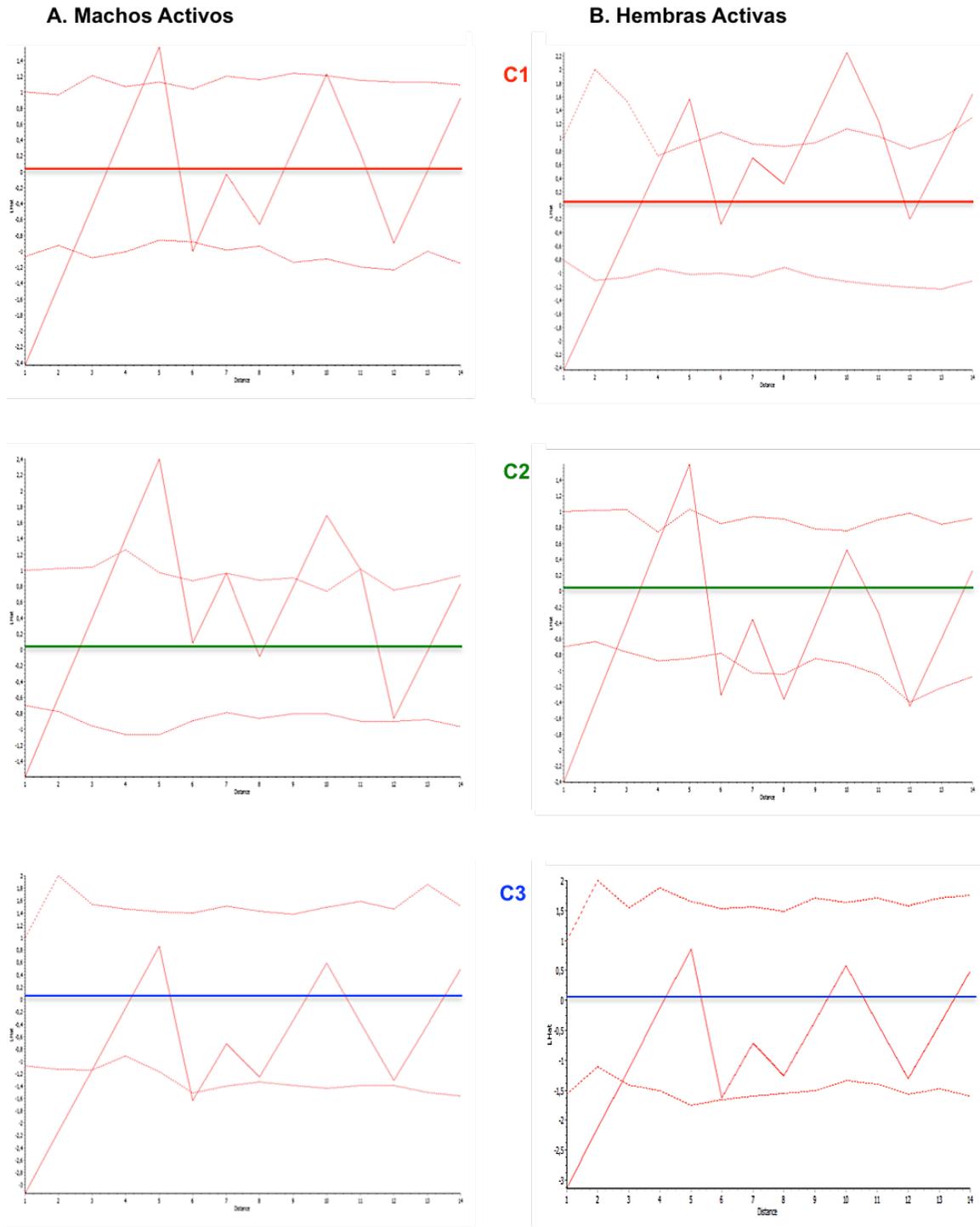


Figura 33. Patrones de rechazo (> 0) o atracción (< 0) en Machos Activos (A) y Hembras Activas (B) de *Peromyscus melanotis* en estado reproductivo con los tres tipos de calidad del microhábitat (C1-3) en la época lluvias. C1 (línea horizontal roja), C2 (línea horizontal verde) y C3 (línea horizontal azul). Ver texto.

9.7. Patrones de atracción o rechazo dentro y entre los grupos de *Peromyscus difficilis* y *P. melanotis*, de acuerdo con la época pluvial.

En esta sección se analizan la recaptura, así como la captura intra e interespecífica de ratones de ambas especies de *Peromyscus* por cuanto a su cercanía entre estaciones (asociaciones) y ocurrencia de capturas en la misma estación (pares). Se hace énfasis en el sexo y la edad de los individuos, así como su estado reproductivo. Posteriormente, los patrones encontrados, se probaron estadísticamente con la K bivariada de Ripley.

Recaptura. En el Cuadro 8 y las figuras 34 y 35 se muestran los datos de recaptura para las dos especies de *Peromyscus* por época pluvial, tipo de individuo de acuerdo a su edad (las mayúsculas indican adultos, las minúsculas juveniles); sexo (M y m, machos; H y h, hembras) y estado reproductivo (MR y HR), en el cuadro además se muestra la recaptura en las tres zonas de calidad (C1-3).

Cuadro 8. Recapturas de las dos especies de *Peromyscus* con base en la época pluvial y el tipo de individuo (edad, sexo y estado reproductivo) en las tres zonas de calidad del microhábitat (C1-3).

	<i>P. difficilis</i>										<i>P. melanotis</i>									
	Secas		Calidad			Lluvias		Calidad			Secas		Calidad			Lluvias		Calidad		
	CT	Re	C1	C2	C3	CT	Re	C1	C2	C3	CT	Re	C1	C2	C3	CT	Re	C1	C2	C3
Total	64	48	22	15	11	87	41	16	15	10	46	23	10	2	11	69	19	3	12	4
M	40	17	6	7	3	43	22	11	6	6	25	9	6	1	4	25	5	1	2	1
H	17	4	1	3	0	15	5	0	2	1	14	5	2	0	1	27	2	0	4	1
MR	14	12	8	2	3	9	6	4	2	0	9	6	1	1	3	16	5	1	5	0
HR	13	11	4	3	5	6	0	0	1	0	7	2	1	0	2	14	6	1	1	2
m	7	4	3	0	0	17	5	1	2	2	4	1	0	0	1	8	0	0	0	0
h	0	0	0	0	0	12	3	0	2	1	3	0	0	0	0	9	1	0	0	0
	155	96	44	30	22	189	82	32	30	20	108	46	20	4	22	168	38	6	24	8

Los patrones de recaptura en la Figura 34, muestran que prácticamente la mitad de los ratones de ambas especies de *Peromyscus* fueron recapturados durante el muestreo en la época seca. Sin embargo, mientras *P. difficilis* mantuvo ese patrón para la época lluviosa, en *P. melanotis* ya solo se recapturó la tercera parte. Eso y la forma general en que se reparten las recapturas entre los tres microhábitats por zona de calidad, confirma el hecho de que ambas especies utilizaron de manera diferente el cuadrante. *P. difficilis* se mantuvo repartida casi de la misma forma en las tres zonas entre épocas pluviales, aunque, siempre se recapturó más en la C1 en secas y en lluvias. Mientras que *P. melanotis* prefirió las zonas C1 y C3 en las secas y la C2 en las lluvias.

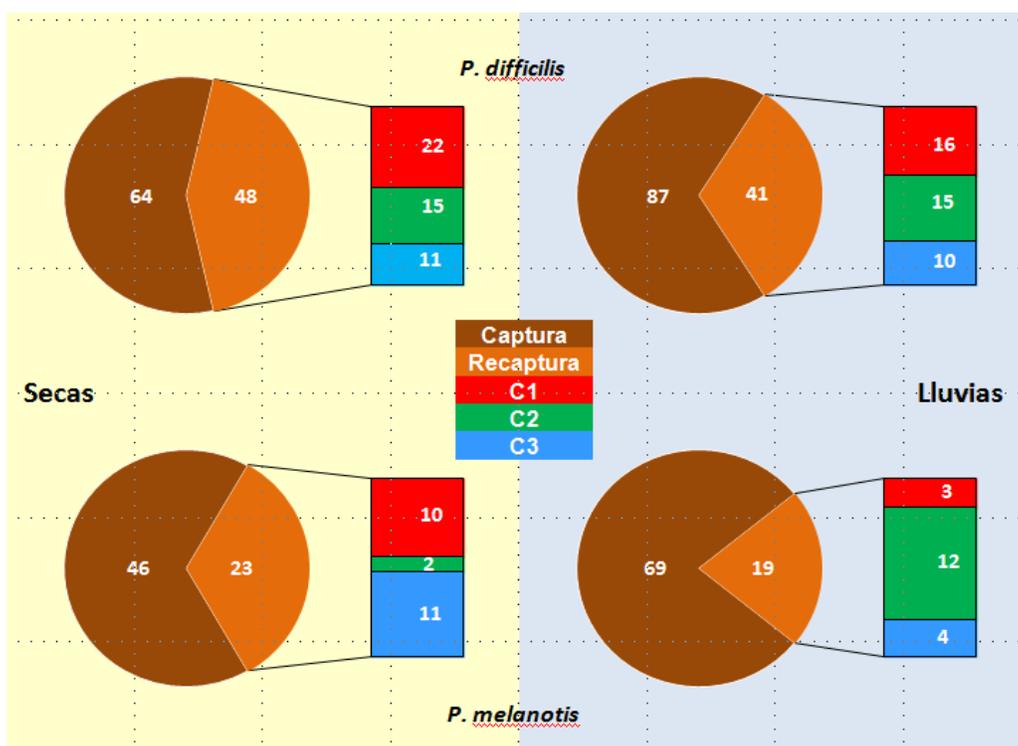


Figura 34. Captura con la recaptura por zona de calidad de las dos especies de *Peromyscus*, durante las épocas de secas y lluvias.

Por cuanto a cómo se repartieron los ejemplares (Fig. 35), de acuerdo con su grupo (sexo, edad, estado reproductivo), en las recapturas; los machos fueron recapturados un mínimo de dos veces más que las hembras en ambas especies durante las secas, pero durante las lluvias, la recaptura de machos con respecto de las hembras aumentó a cuatro veces en *P. difficilis* y a cinco en *P. melanotis*. En el ratón de las rocas, no se capturaron hembras juveniles en las secas (4:0), pero en las lluvias hubo 1.7:1 machos por hembras juveniles. En el ratón de orejas oscuras, tampoco hubo recaptura de hembras en las secas (1:0) y ni de machos en las lluvias (0:1).

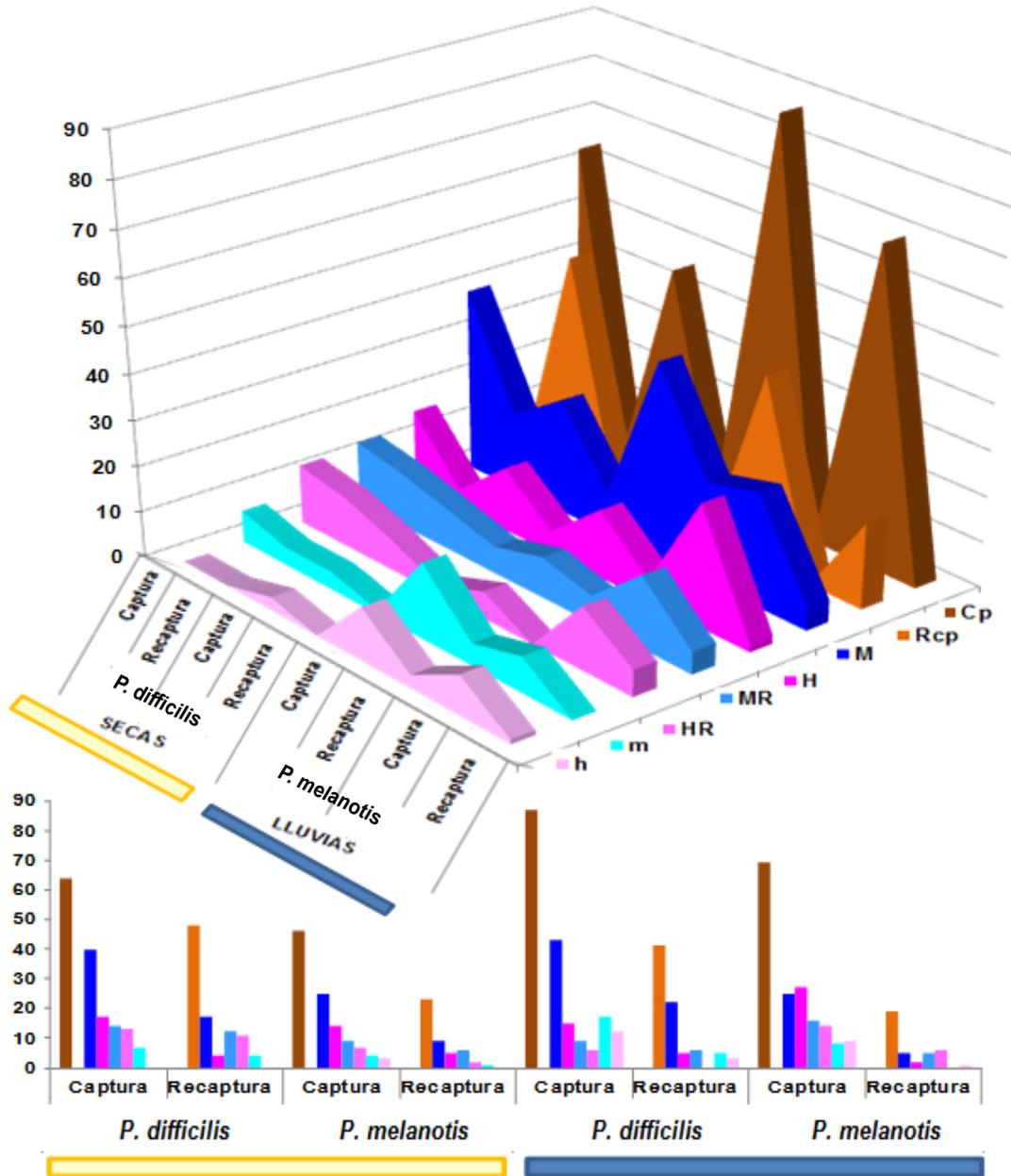


Figura 35. Recaptura de ambos *Peromyscus* por grupo en las dos épocas pluviales (secas y lluvias). Las barras amarillas corresponden a secas y las azules a lluvias. Codificación: Cp (Captura), Rcp (recaptura), M (machos adultos), H (hembras adultas), MR (machos reproductivos), HR (hembras reproductivas), m (machos juveniles) y h (hembras juveniles).

En general (Fig. 35), la recaptura de individuos adultos fue mucho mayor que la de juveniles en ambas especies, en ambas épocas, principalmente en las secas con 11:1 adultos por juvenil en *P. difficilis* y 23:1 en *P. melanotis*. Pero al aumentar la captura general de juveniles durante las lluvias, la recaptura de estos ejemplares también aumentó a 4:1 adultos por juvenil en la primera y a 18:1 en la segunda. Intraespecie, en *P. difficilis* durante las secas, por cada siete machos adultos, se recapturó un macho juvenil y en las lluvias la proporción fue de 15:1. En *P. melanotis*, durante las secas fue de 15:1 para los machos adultos y juveniles, y durante la época de lluvias fue de 7:1 para las hembras adultas y las juveniles (Fig. 35).

Cuando se analizan los patrones de recaptura entre los adultos que no estaban y los que estaban en estado reproductivo (M:MR y H:HR, Fig. 35, Cuadro 8), en *P. difficilis* las proporciones fueron 1.4:1 en los machos y de 1:2.7 en las hembras durante las secas, mientras que para las lluvias, las mismas proporciones fueron de 3.7:1 y 1:1, respectivamente. En *P. melanotis*, para las secas la proporción entre los machos fue de 1.6:1 y para las hembras fue de 1.9:1, mientras que en las lluvias en los machos fue de 1:1 y en ellas fue de 1:3.

Por su parte, las recapturas por época pluvial, zona de calidad y tipo de ejemplar en cada especie de *Peromyscus*, se representan en la figura 36, de acuerdo con los datos del Cuadro 8.

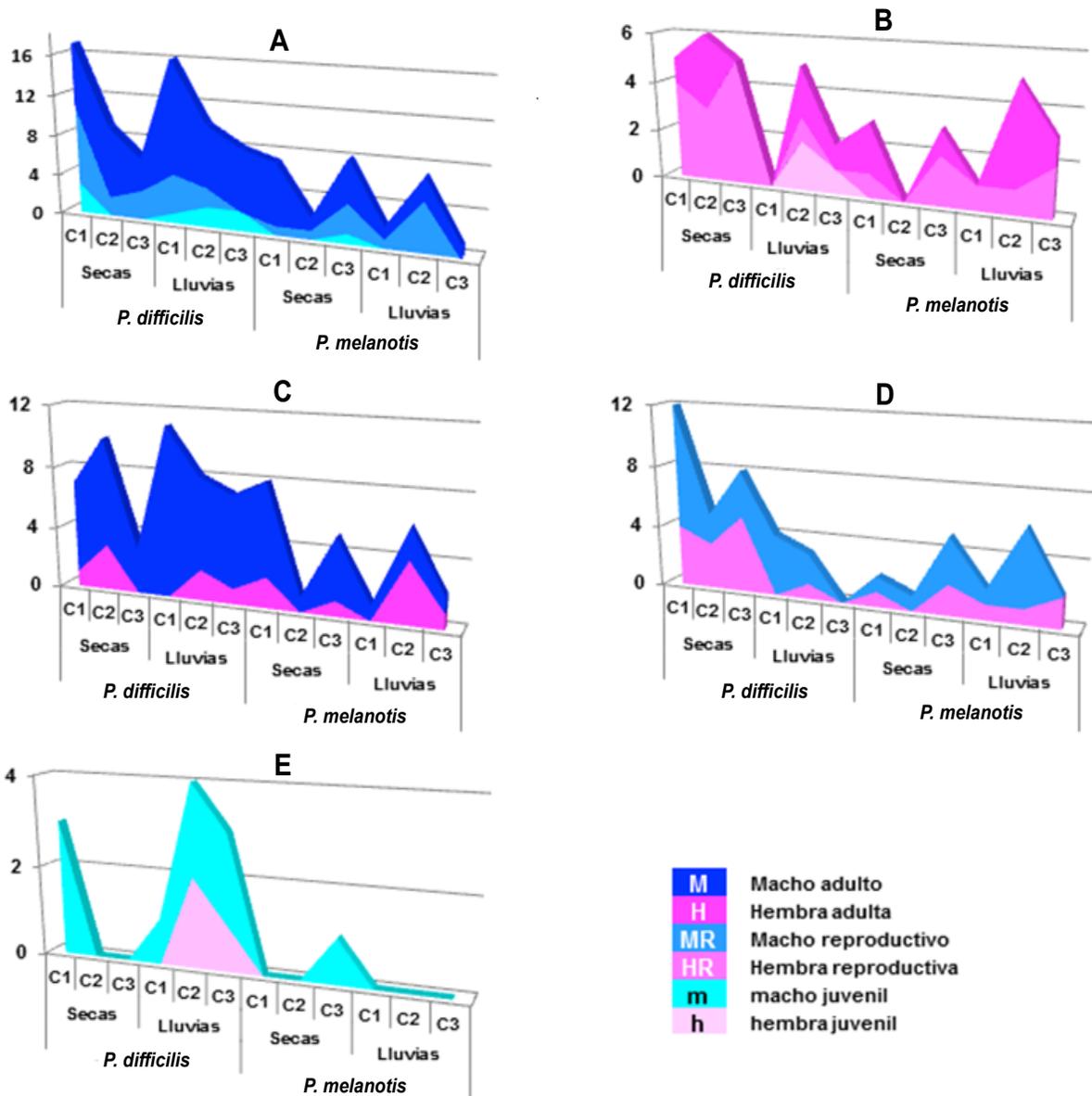


Figura 36. Recapturas de *Peromyscus difficilis* y de *P. melanotis*, de acuerdo al tipo de individuo, dentro de cada zona de calidad del microhábitat en las dos temporadas pluviales. El comportamiento de los machos adultos (M), reproductivos (MR) y juveniles (m) esta en el inciso A. En el B, las hembras adultas (H), reproductivas (HR) y juveniles (h), mientras que en el C, se muestra el comportamiento de los machos (M) y hembras adultas (H). El inciso D muestra a los machos (MR) y hembras reproductivas (HR) y en el inciso D, a los machos (m) y hembras juveniles (h).

La distribución de las recapturas obtenidas por especies y calidad (Cuadro 8, Fig. 36), muestra que los machos adultos recapturados, de ambas especies, se reparten entre las tres zonas en ambas épocas, especialmente los de *P. difficilis*, mientras que las hembras adultas recapturadas son más selectivas. En *P. melanotis*, los machos predominan en la C3 durante las secas y en la C2 durante las lluvias, al igual que sus hembras adultas. Los ejemplares adultos recapturados que estaban en estado reproductivo, siguen básicamente el mismo patrón que los adultos que no se consideraron como reproductivos (Cuadro 8, Fig. 36).

Finalmente, entre los juveniles de distinto sexo recapturados, los machos de *P. difficilis* estaban principalmente en la C1, pero también en la C2, durante las secas y en todas las calidades durante las lluvias, pero mayormente en las C1 y C3; asimismo, las hembras de esta especie (Cuadro 8, Fig. 36). En *P. melanotis*, el único macho juvenil recapturado, fue durante las secas en la C3 (Cuadro 8, Fig. 36).

Asociaciones. Cuando las capturas ocurrieron en estaciones cercanas, dentro de un perímetro de 5 m, se analizaron los patrones de estas posibles asociaciones en cada época pluvial (Cuadro 9, Fig. 37).

Cuadro 9. Cercanía intraespecífica de ejemplares en ambas especies de *Peromyscus* durante la captura, de acuerdo con su categoría (sexo edad, estado reproductivo) en ambas épocas y dentro de las tres calidades del microhábitat.

SECAS	md	C1	C2	C3	hm	C1	C2	C3	MRd	C1	C2	C3	HRd	C1	C2	C3	Suma
<i>P. difficilis</i>																	
Md	12	12			0				18	6	9	3	17	6	8	3	47
MRd	4	2	2		0				7	3	3	1	12	7	3	2	23
md	6	5		1	0				4			4	1	1			11
Hd	0				0				3		3		3		3		6
HRd	3	1	1	1	0				9	3	4	2	4		4		16
hd	0				0				0				0				0
Solo	0				0				0				1			1	1
Suma	25	20	3	2	0	0	0	0	41	12	19	7	38	14	18	6	104
<i>P. melanotis</i>																	
Mm	7	2		5	11			11	16	5	1	10	10	3		7	44
MRm	6	1		5	6			6	3	1		2	9	2		7	24
mm	0				2			2	4			4	5			5	11
Hm	0				3		1	2	4	1		3	3			3	10
HRm	8	2		6	6			6	8	2		6	4	1		3	26
hm	3		1	2	2		1	1	4	1		3	3			3	12
Solo	1	1			1			1	1	1			0				3
Suma	25	6	1	18	31		2	29	40	11	1	28	34	6		28	130
<i>LLUVIAS</i>																	
<i>P. difficilis</i>																	
Md	29	9	7	13	17	3	4	10	18	11	4	3	5	4	1		69
MRd	5	2	3		1		1		3	2	1		1		1		10
md	15	5	4	6	9	3		6	8	5		3	2	2			34
Hd	6	2	2	2	8	2	4	2	5	5			0				19
HRd	0				1		1		1	1			1	1			3
hd	5	2	1	2	4			4	4			4	1			1	14
Solo	0				0				0				0				0
Suma	60	20	17	23	40	8	10	22	39	24	5	10	10	7	2	1	149
<i>P. melanotis</i>																	
Mm	6	1	3	2	4	1	2	1	7	1	6		9	2	6	1	26
MRm	7	1	6		9	1	5	3	7	2	5		4	2	2		27
mm	11	2	1	8	9	1	4	4	11	1	6	4	11	4	4	3	42
Hm	11	1	6	4	8	1	4	3	13	1	6	5	9	1	8		41
HRm	11	2	4	5	5		4	1	6		6		6	1	5		28
hm	3	1		2	2		1	1	7	1	1	5	6		2	4	18
Solo	0				0				0				0				0
Suma	25	8	20	21	37	4	20	13	51	6	30	14	45	10	27	8	182

A diferencia de las hembras adultas, los machos adultos de ambas especies tuvieron mayor cercanía con cualquier otro tipo de ejemplar en cualquiera de las épocas, durante la captura. En *P. difficilis*, durante la época seca, los machos reproductivos (MRd) tuvieron mayor cercanía con machos adultos (Md) y otros machos reproductivos, seguidos por hembras reproductivas (HRd), así como por machos juveniles (md) y hembras adultas (Hd), pero éstos dos últimos en menor cantidad.

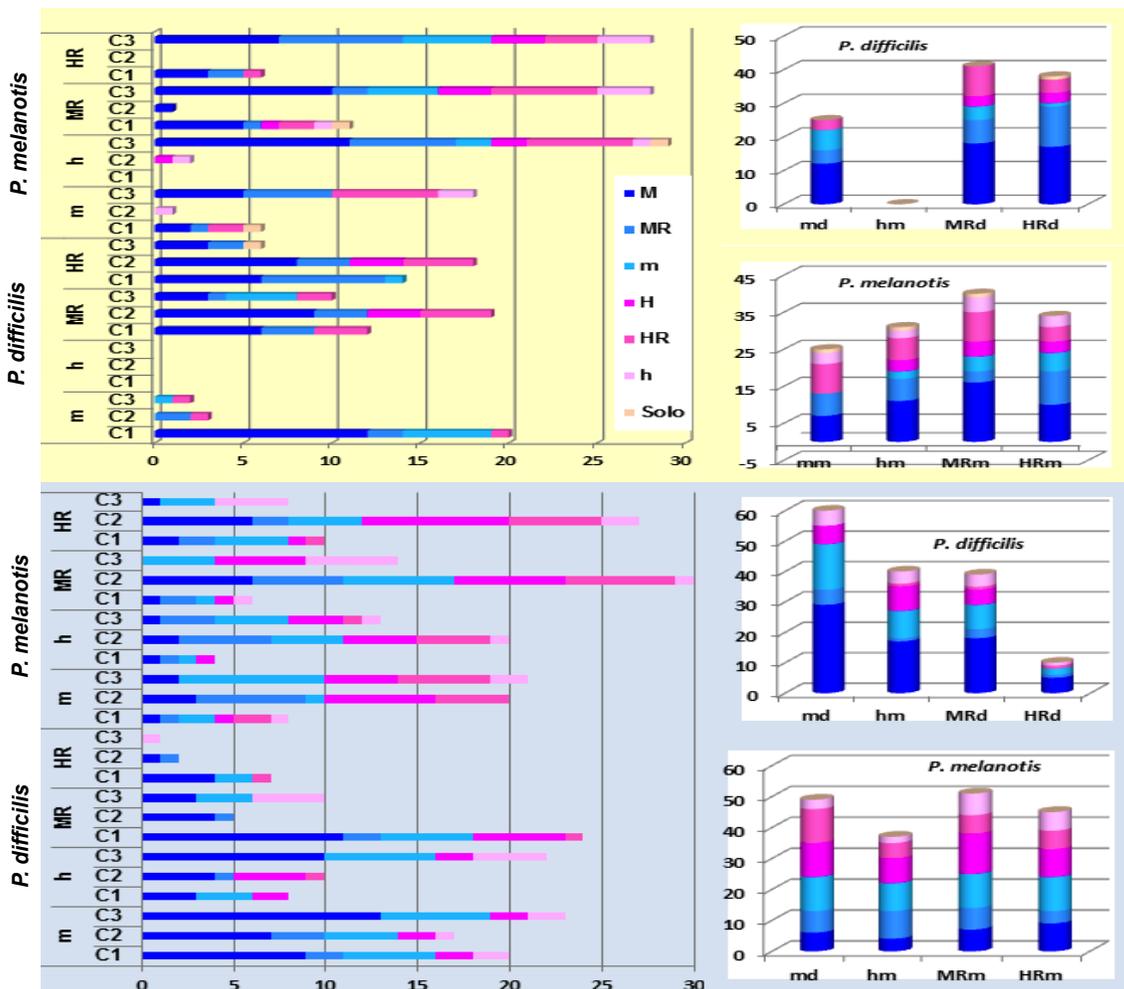


Figura 37. Cercanía de las capturas (asociaciones), de acuerdo con el tipo de ejemplar en las dos temporadas pluviales (arriba secas y abajo lluvias) y en las calidades del microhábitat.

Las hembras reproductivas de *P. difficilis* (HRd) tuvieron la mayor cercanía tanto con machos adultos como con machos reproductivos (Md, MRd), luego con otras hembras reproductivas y con hembras adultas (Hd), pero en menor proporción, para casi no tener instancias de cercanía con machos juveniles en secas (Fig. 37). En los machos juveniles del ratón de las rocas, la mayor cercanía fue con otros machos (Md, md y MR) de su especie, pero también hubo ocasiones en que se les atrapó cercanos a hembras reproductivas (HRd).

Por su parte, durante la misma época seca, en *P. melanotis* (Fig. 37), los machos reproductivos (MRm) estuvieron más cercanos a machos adultos (Mm) y a hembras reproductivas (HRd), seguidos de juveniles de ambos sexos (mm y hm) y finalmente por hembras adultas (Hm) de su especie. Las hembras reproductivas se encontraron más cercanas tanto a machos adultos (Mm) como a machos reproductivos (MRm) y en menor medida con cualquier hembra de su especie (HRm, hm y Hm). Los machos juveniles (mm) se encontraron más cercanos tanto a hembras reproductivas (HRm) como a cualquiera de los machos adultos (Mm y MRm), para tener menos cercanía con hembras juveniles (hm). Éstas últimas (hm) también se asociaron principalmente con los machos adultos (Mm), luego por los adultos reproductivos de ambos sexos (HRm y MRM), así como con juveniles de cualquier sexo (hm y mm).

Durante las lluvias, en *P. difficilis* (Fig. 37) los machos reproductivos (MRd) estaban mayormente cercanos a machos adultos (Md), luego casi tanto a machos juveniles (md) como a hembras adultas (Hd) y juveniles (hd), para terminar con los machos reproductivos (MRd). Los machos juveniles (hd) siguen básicamente el

mismo patrón, sólo que aumenta la frecuencia con que se les encontró cercanos a otros machos juveniles. Las hembras reproductivas (HRd) sólo se asociaron con machos adultos (Md) y juveniles (md), así como con alguna hembra adulta (Hd). Las hembras juveniles (hd) se asocian casi tanto a los machos adultos (Md) como a las hembras adultas (Hd) y a los machos juveniles (md) juntos y, en menor medida con otras hembras de su edad (hd), para tener un solo caso de cercanía con un macho reproductivo (MR).

En la época lluviosa (Fig. 37), todos los individuos de *P. melanotis* (MRm, HRm, mm y hm) tuvieron básicamente el mismo patrón de cercanía con algunas leves diferencias entre ellos. Al contrario de la época seca, durante la lluviosa disminuye la cercanía con los machos adultos (Mm) y cobra mayor importancia la asociación con las hembras adultas y/o reproductivas (Hm y HRm), seguidas por la cercanía con machos juveniles (mm) y finalmente por hembras juveniles (hm).

En *P. difficilis*, las asociaciones fueron más variadas, por cuanto a más tipos de individuos de diferente categoría de sexo y edad cercanos entre sí, en la calidad intermedia C2 del microhábitat, seguida por las asociaciones en la menor calidad C1, durante las secas (Cuadro 9, Fig. 37); en cambio, en *P. melanotis*, esto ocurre en la mejor calidad del microhábitat C3 (Cuadro 9, Fig. 37). Durante las lluvias, el mayor número de combinaciones dentro de *P. difficilis* se da en la C3 y en la C1, aunque los machos juveniles se combinan con los otros tipos de ejemplares en cualquier calidad del microhábitat. Por su parte, los ejemplares de *P. melanotis* se combinan más entre sí dentro de la C2 en las lluvias (Cuadro 9, Fig. 37).

Pares. Cuando dos ratones de una o de diferente especie, fueron capturados dentro de la misma estación, aun cuando eso ocurrió de un día para otro, se consideraron como pares para analizar también las posibles asociaciones entre los ejemplares en las dos épocas y las tres calidades del microhábitat. Dentro de la misma especie, tanto dentro como entre sexos y edades, se pueden obtener 21 tipos de combinaciones posibles (Cuadro 10), de acuerdo al sexo, edad o estado reproductivo del individuo. Sin embargo, en *P. difficilis* sólo se obtuvieron 10 combinaciones distribuidas en ambas épocas, seis en las secas y cuatro en las lluvias, los cuales involucraron 11 casos (número de pares) en la primera y tres en la segunda. En *P. melanotis*, hubo 12 combinaciones diferentes, siete en las secas y cinco en las lluvias, con siete casos en las primeras y seis en las segundas. En *P. difficilis* las combinaciones entre machos fueron más frecuentes, seguidas por las combinaciones intersexuales y las de hembras, pero en *P. melanotis*, hubo la misma escasa frecuencia entre los tipos de combinaciones.

Cuadro 10. Incidencia de combinaciones y casos en los posibles pares intraespecíficos dentro de *P. difficilis* y de *P. melanotis*, ocurridos en una misma estación de muestreo durante las dos épocas pluviales y dentro del tipo de calidad del microhábitat (C1-C3) analizados.

n	Pares	<i>P. difficilis</i>							<i>P. melanotis</i>												
		T	S	C1	C2	C3	L	C1	C2	C3	Pares	T	S	C1	C2	C3	L	C1	C2	C3	
1	MM	4	3	2	1		1				1										
2	MMR	3	1		1		1	1			1					1			1		
3	MRMR										2	1	1			1					1
4	Mm	2	2	2							1	1	1								
5	MRm																				
6	mm	1					1	1													
	Combinaciones	4	3	2	2		3	1		1	3	2	2		2			1		1	
	Casos Machos	10	6	4	2		3	1		1	4	2	2		2			1		1	
7	MH											1	1		1						

8	MHR	2	2	1	1			
9	MRH							
10	MRHR							
11	Mh	2	2	2				
12	MRh							
13	mh	1			1	1		
14	Hm							
15	HRm							
Combinaciones		3	2	2	1	1	1	
Casos Mixtos		5	4	3	1	1	1	

8	MHR							
9	MRH	1				1	1	
10	MRHR							
11	Mh		1	1				
12	MRh							
13	mh							
14	Hm							
15	HRm	1	1			1		
Combinaciones		3	3	1	1	1	1	1
Casos Mixtos		3	3	1	1	1	1	1

16	HH							
17	HHR	1	1		1			
18	HRHR							
19	Hh							
20	HRh							
21	hh							
Combinaciones		1	1		1			
Casos Hembras		1	1		1			

16	HH							
17	HHR							
18	HRHR	1	1	1				
19	Hh	2				2	1	1
20	HRh	2	1	1		1		1
21	hh							
Combinaciones		3	2	2		2	1	2
Casos Hembras		5	2	2		3	1	2

Combinaciones	7	6	4	3	1	4	3	1
Casos totales	14	11	7	3	1	5	3	1

Combinaciones	9	7	5	1	1	5	1	2	3
Casos totales	12	7	5	1	1	6	1	2	3

Ambos Peromyscus

1	MM	4	3	2	1	1	1		
2	MMR	5	2	2		3	2	1	
3	MRMR	2	1	1		1		1	
4	Mm	3	3					3	
5	MRm								
6	mm	1				1	1		
Combinaciones		5	4	3	1	4	2	1	3
Casos Machos		15	9	5	1	5	4	2	3

7	HH									
8	HHR	1	1		1					
9	HRHR	1	1		1					
10	Hh	3				3	1	1	1	
11	HRh	2	1	1		1		1		
12	hh									
Combinaciones		4	3		2	1	2	1	1	2
Casos Hembras		7	3		2	1	4	1	1	2

13	MH	1	1		1			
14	MHR	4	2	1	1	2		2
15	MRH	1				1		1
16	MRHR							
17	Mm	3	3	3				
Combinaciones		4	3	2		2	1	1
Casos Mixtos		9	7	4		1	1	2

18	MRh							
19	mh	1				1	1	
20	Hm							
21	HRm	2	1	1		1		1
Combinaciones		2	1	1		2	1	1
Casos Mixtos		3	1	1		2	1	1

Hubo más combinaciones en los pares y mayor cantidad de casos involucrados entre los machos de *P. difficilis* en ambas épocas. Las dos especies presentaron las combinaciones del macho adulto con el reproductivo (MMR) o con el macho juvenil (Mm), pero en *P. melanotis* sólo se presentó además, el par entre machos reproductivos (MRMR), mientras que en *P. difficilis* otras combinaciones fueron entre machos adultos (MM) y juveniles (mm). En esta última especie los pares ocurrieron entre las zonas de calidad C1 y C2 en las secas y entre las zonas C1 y C3 en las lluvias. En *P. melanotis* sólo ocurrieron en la C1 durante las secas, pero en las lluvias lo hicieron en las otras dos calidades (C2 y C3). En *P. difficilis* fue mayor el número de combinaciones entre machos adultos (MM) y de éstos con juveniles (Mm), especialmente en las secas, mientras que en *P. melanotis* no hubo repeticiones en ningún par en ninguna época (Cuadro 10).

En las combinaciones intersexuales, hubo menos combinaciones en *P. difficilis* que en *P. melanotis*, aunque el número de ejemplares involucrados siguió siendo ligeramente mayor en la primera. En este caso, ambas especies de *Peromyscus* sólo coincidieron en el par entre el macho adulto y la hembra juvenil (Mh). En *P. difficilis* se presentaron además, con mayor frecuencia, las combinaciones entre los juveniles (mh) y entre el macho adulto y la hembra reproductiva (MHR), mientras que en *P. melanotis* se sumaron el par de adultos de ambos sexos (MH), el macho reproductivo con la hembra adulta (MRH) y la hembra adulta con el macho juvenil (HRm), con la misma frecuencia. Durante las secas, los pares de *P. difficilis* se presentaron principalmente en la C1, pero también en la C3; mientras que en las lluvias sólo en la primera. En *P. melanotis*,

hubo un par diferente en cada calidad del hábitat durante las secas y en la C2 durante las lluvias (Cuadro 10).

Las combinaciones entre las hembras de la misma especie, fueron más escasas que en las de los machos o las intersexo, pero *P. melanotis* siguió presentando más que *P. difficilis*. En ésta última, sólo se dio entre la hembra adulta y la reproductiva (HHR) en la calidad C2 durante las secas, mientras que en *P. melanotis* el par entre hembras reproductivas (HRHR) sólo ocurrió en la calidad C3 durante las secas. El par entre las hembras adultas y juveniles (Hh), ocurrió en la C1 como en la C3, durante las lluvias y el par de la hembra reproductiva con la juvenil, ocurrió en la C1 durante las secas así como en la C3 durante las lluvias.

Los pares interespecíficos, podrían alcanzar hasta 36 combinaciones posibles, de acuerdo a la especie, el sexo, la edad y el estado reproductivo de los ejemplares (Cuadro 11). Sin embargo, sólo se obtuvieron ocho en las secas con 10 casos que sólo ocuparon las calidades C2 y C3, mientras que en las lluvias fueron seis entre ocho ejemplares que ocurrieron en C1, C3 y C2, según la frecuencia. Estos pares interespecíficos fueron más frecuentes entre las hembras, seguidos de las combinaciones entre sexos y luego entre los machos.

Cuadro 11. Incidencia de combinaciones y casos en los posibles pares interespecíficos (mixtos) entre *Peromyscus difficilis* y *P. melanotis*, ocurridos en una misma estación de muestreo durante las dos épocas pluviales y dentro del tipo de calidad del microhábitat (C1-C3) analizados.

Pares		Calidad					Calidad					Pares		Calidad					Calidad		
Mixtos	Total	Secas	C1	C2	C3	Lluvias	C1	C2	C3	Mixtos	Total	Secas	C1	C2	C3	Lluvias	C1	C2	C3		
1	MdMm									10	HdHm	1				1			1		
2	MdMRm	2				2		2		11	HdHRm										
3	MRdMm									12	HRdHm										
4	MRdMRm									13	HRdHRm	1	1		1						
5	Mdmm									14	Hdhm										
6	MRmm									15	HRdhm	1				1			1		
7	mdMm									16	hdHm										
8	mdMRm									17	hdHRm	1				1			1		
9	mdmm									18	hdhm										
	Combinaciones	1				1		1			Combinaciones	4	1		1	3		2	1		
	Casos totales	2				2		2			Casos totales	4	1		1	3		2	1		
19	MdHm									28	HdMm	1				1			1		
20	MdHRm	2				2		2		29	HdMRm										
21	MRdHm	1	1		1					30	HRdMm										
22	MRdHRm									31	HRdMRm										
23	Mdhm									32	Hdmm										
24	MRdh									33	HRdmm										
25	mdHm									34	hdMm										
26	mdHRm									35	hdMRm										
27	mdhm									36	hdmm										
	Combinaciones	2	1		1	1		1			Combinaciones	1				1			1		
	Casos totales	3	1		1	2		2			Casos totales	1				1			1		

El único par interespecífico entre los machos fue entre machos adultos de *P. difficilis* y machos reproductivos de *P. melanotis*. En los pares intersexo, predominaron los machos adultos de la primera especie con hembras reproductivas de la segunda (MdHRm), los cuales se dieron en la C3 durante las lluvias y ahí también se encontró un par de una hembra adulta de la primera

especie con un macho adulto de la segunda (HdMm). En las secas, el único par intersexo estuvo formado por un macho reproductivo de *P. difficilis* con una hembra adulta de *P. melanotis* (MRdHm). Finalmente, los pares entre las hembras de diferente especie (Cuadro 11), incluyeron la hembra adulta de *P. difficilis* con su contraparte en *P. melanotis* (HdHm) en la C2 durante las lluvias; una hembra reproductiva de la primera con una juvenil de la segunda (HRdhm) y el par inverso (hdHRm) dentro de la C1 también en las lluvias y, finalmente, el par interespecífico de hembras reproductivas (HRdHRm) en la C3 durante las secas.

9.7.1. Patrones de atracción o rechazo intraespecíficos en los grupos de *Peromyscus difficilis* y de *P. melanotis* en la época seca.

En cuanto al análisis con la K bivariada de Ripley para las asociaciones intersexuales entre todos los individuos de *P. difficilis* (Hembras y Machos totales: adultos y juveniles juntos), se observó atracción significativa en todas las distancias analizadas (Fig. 38). Este mismo patrón ocurrió cuando solo se consideró a los machos y hembras adultas (*i. e.*, sin juveniles) (Fig. 38). En *P. melanotis* los machos y hembras totales también se atrajeron de manera significativa en todas las distancias analizadas con una intensidad más clara y mayor que en *P. difficilis* (Fig. 38). Este mismo patrón se presentó entre los machos y hembras adultas (Fig. 38). Debemos resaltar que para las dos especies el patrón de asociación entre los machos y hembras reproductivos fue el mismo que cuando se consideró a los machos y hembras adultos, por lo que no se presentan las gráficas de las asociaciones entre ambos sexos reproductivos para los dos *Peromyscus*.

El análisis de asociación entre los adultos y juveniles de *P. difficilis*, indicó una tendencia de asociación positiva en casi todas las distancias, la cual solo resultó estadísticamente significativa en el intervalo de 1-7 m (Fig. 38). En cambio, la atracción entre adultos y juveniles de *P. melanotis*, resultó significativa en todas las distancias analizadas, con una intensidad más clara y mayor que en los de *P. difficilis* (Fig. 38).

Los machos juveniles se agregaron de manera significativa con los machos adultos de *P. difficilis* en todas las distancias analizadas. Por lo contrario, los machos juveniles se asociaron negativamente en casi todas las distancias analizadas con las hembras adultas de su especie (Fig. 38). Estos análisis no pudieron llevarse a cabo en *P. melanotis* durante la época seca, debido al bajo número de capturas de individuos juveniles en esta especie (Cuadro 6).

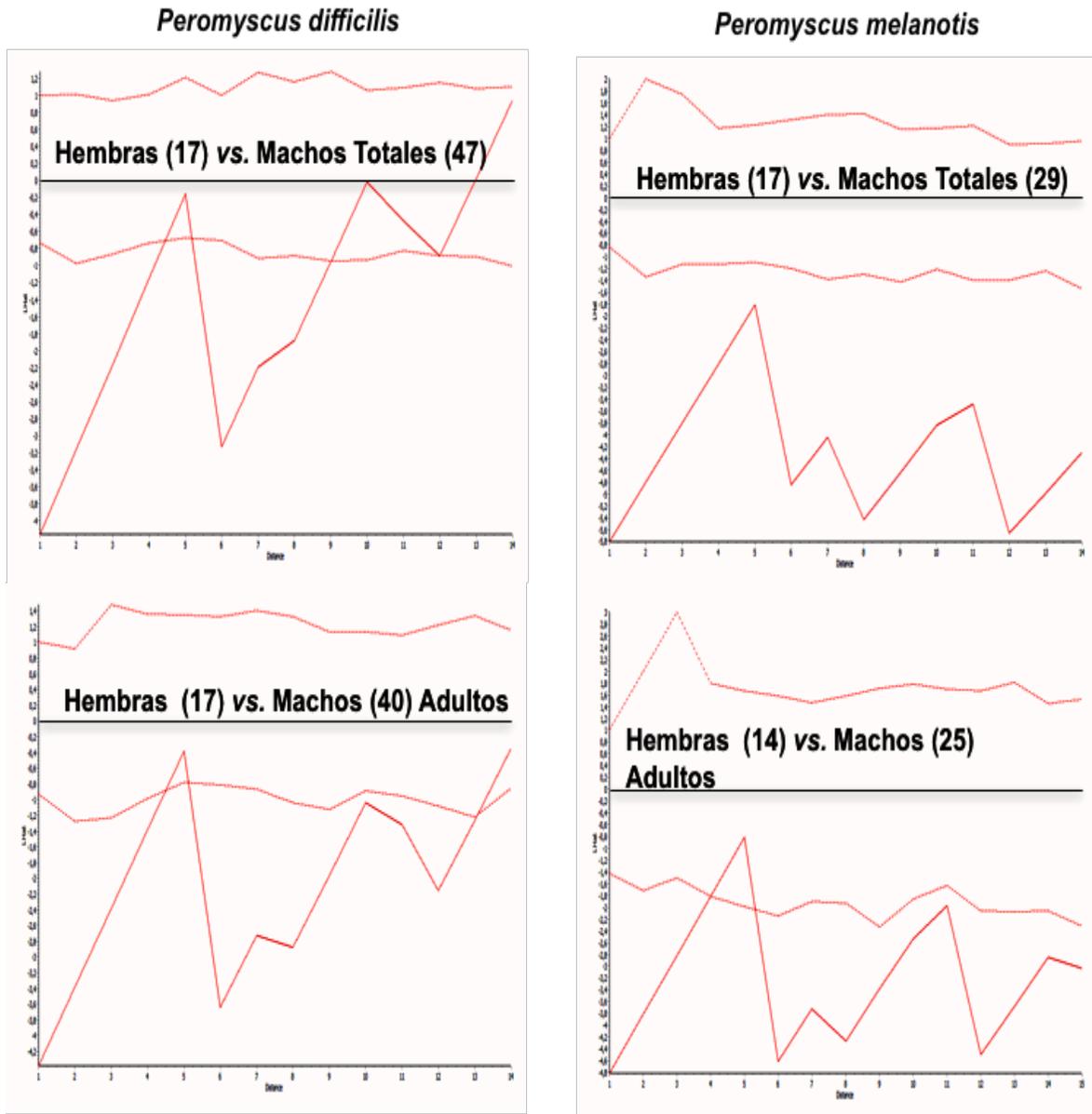


Figura 38. Atracción (< 0) o rechazo ($0 <$) intraespecífico entre los individuos de diferente sexo y edad, tanto de *P. difficilis* (izquierda) como de *P. melanotis* (derecha) durante la época de secas. El número entre paréntesis representa la *N* de muestreo. En el eje de “x” se observan las distancias y en “y” los valores del patrón de la K bivariada de Ripley. Las líneas rojas punteadas y horizontales a la línea negra que se ancla en 0 y forman una envoltura, son los intervalos de confianza (IC95%). La línea roja sólida que fluctúa abajo, arriba o dentro de los IC95% así como del 0, es el patrón estadístico de la K bivariada de Ripley. Ver texto.

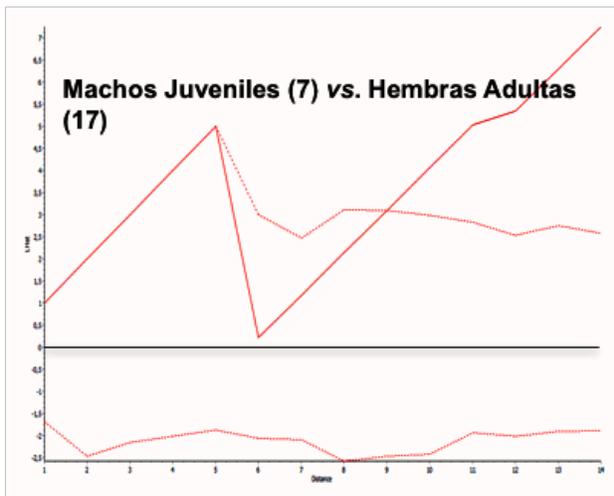
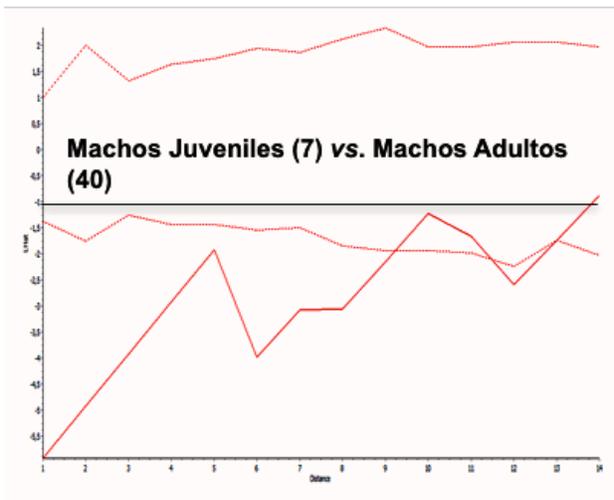
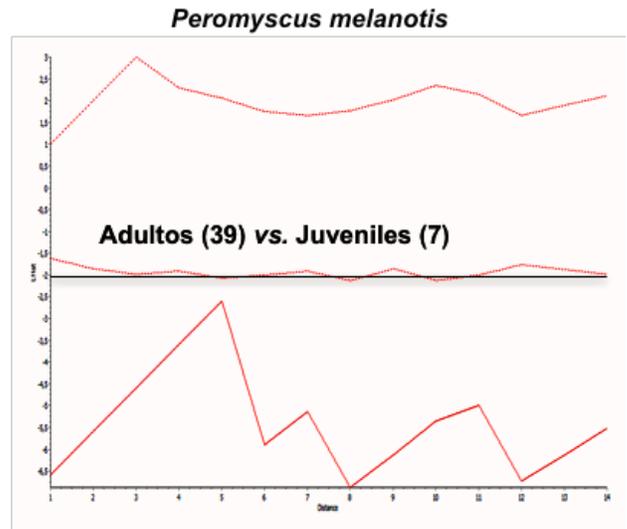
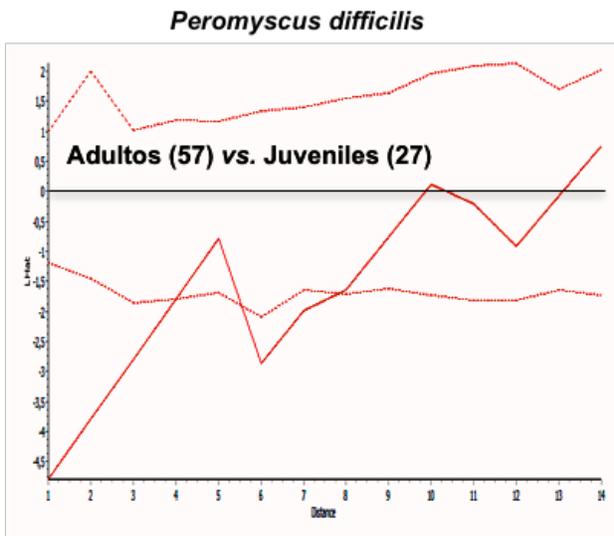


Figura 38. Continuación, atracción (< 0) o rechazo ($0 <$) intraespecífico entre los individuos de diferente sexo y edad, tanto de *P. difficilis* (izquierda) como de *P. melanotis* (derecha) durante la época de secas. El número entre paréntesis representa la *N* de muestreo. Ver texto y pie de Figura 38 para la interpretación de gráficas.

9.7.2. Patrones de atracción o rechazo interspecíficos en los grupos de *Peromyscus difficilis* con los de *P. melanotis* durante la época seca.

El patrón general de la K bivariada de Ripley entre *P. difficilis* y *P. melanotis*, mostró que éstas dos especies se rechazaron de manera estadísticamente significativa en todas las distancias analizadas durante la época de secas (Fig. 39). Asimismo, todos los adultos (machos y hembras combinados) de ambas especies, se rechazaron significativamente en todas las distancias analizadas (Fig. 39).

Los machos totales de ambas especies también tendieron a rechazarse de manera muy significativa en todas las distancias analizadas y cuando no se incluyeron a los individuos juveniles de *P. difficilis* para la comparación interespecífica de los machos adultos, el patrón fue el mismo (Fig. 39).

Por lo contrario, las hembras totales de *P. difficilis* y de *P. melanotis*, tienden a asociarse de manera positiva, aunque la atracción solo resultó estadísticamente significativa a los 12 m de distancia (Fig. 39). Sin embargo, al considerar solo a las hembras adultas de ambas especies, se observó que no tuvieron un patrón claro de asociación (entre el cero y el interior de los respectivos límites del 95%IC) en casi todas las distancias, excepto a los 12 m en donde se observa una tendencia a la asociación positiva no significativa (Fig. 39).

Debemos mencionar que los patrones de asociación entre los machos reproductivos de *P. difficilis* con los de *P. melanotis* así como entre las hembras reproductivas de ambas especies resultaron ser los mismos patrones que cuando se consideró a los sexos adultos de ambas especies, por lo que, no se presentan los gráficos de los individuos reproductivos entre ambas especies de ratones silvestres.

En el caso de los juveniles totales de estas mismas especies ocurrió el mismo patrón de rechazo en todas las distancias consideradas (Fig. 39).

***Peromyscus difficilis* (Pd) vs. *Peromyscus melanotis* (Pm)**

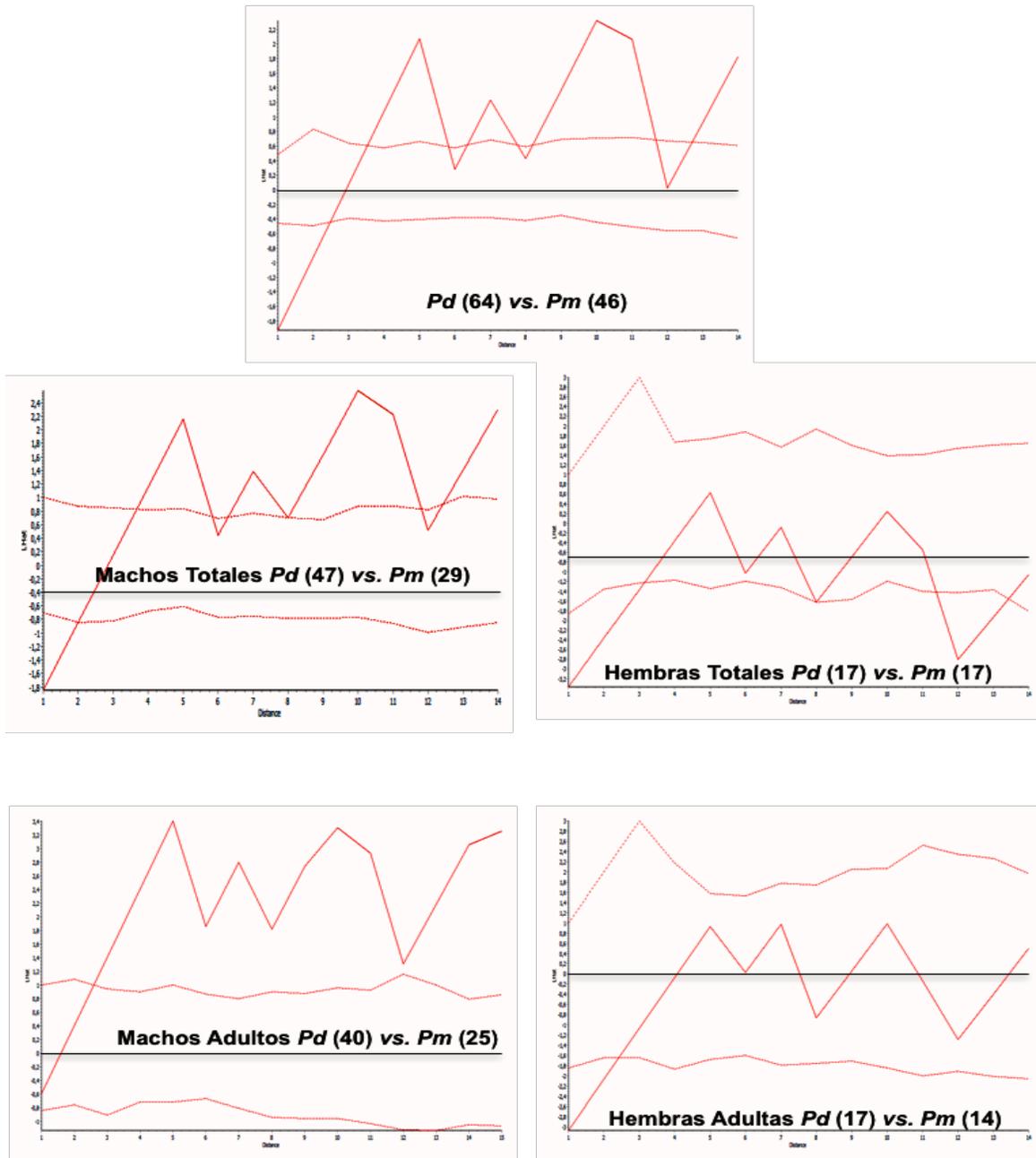


Figura 39. Atracción (< 0) o rechazo (0 <) interespecíficos entre individuos de *P. difficilis* (Pd) y de *P. melanotis* (Pm) de diferente sexo y edad durante la época seca. El número entre paréntesis representa la N de muestreo. Ver texto y pie de Figura 38 para la interpretación de gráficas.

***Peromyscus difficilis* (Pd) vs. *Peromyscus melanotis* (Pm)**

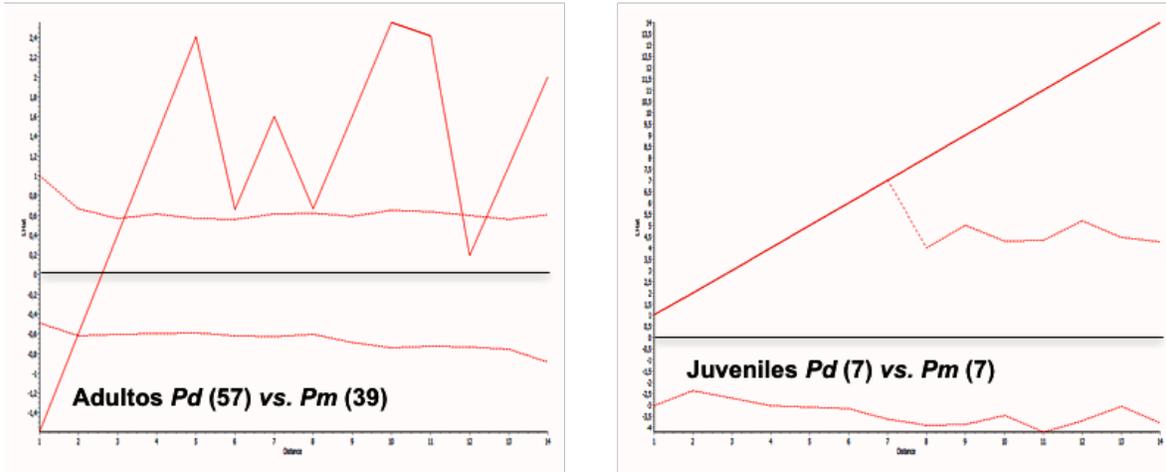


Figura 39. Continuación, atracción (< 0) o rechazo ($0 <$) interespecíficos entre individuos de *Peromyscus difficilis* y de *P. melanotis* de diferente edad durante la época seca. El número entre paréntesis representa la N de muestreo. Ver texto y pie de Figura 38 para la interpretación de gráficas.

9.7.3. Patrones de atracción o rechazo intraespecíficos en los grupos de *Peromyscus difficilis* y de *P. melanotis* en la época de lluvias.

Durante las lluvias, el análisis para hembras y machos totales de *P. difficilis*, mostró que aunque en su mayoría presentaron asociación positiva, estadísticamente significativa, a los 5, 10 y 14 m de distancia hubo repulsión intersexual (Fig. 40). En el análisis entre los machos y hembras adultos, la atracción se conservó, siendo aún más clara que entre los sexos totales; sin embargo, el pico de repulsión a los 5 m se mantuvo (Fig. 40).

Entre los machos y hembras totales de *P. melanotis*; si bien se observó repulsión intersexual significativa a los 5 m, en todas las demás distancias

analizadas el patrón fue de atracción significativa con una intensidad muy grande (Fig. 40). El comportamiento entre los machos y hembras adultos de esta misma especie fue similar al de los sexos totales (Fig. 40).

Debemos resaltar que para las dos especies, el patrón de asociación entre los machos y hembras reproductivos fue el mismo que cuando se consideró a los machos y hembras adultos, por lo que no se muestran las asociaciones entre ambos sexos reproductivos para ambas especies.

En el análisis entre adultos y juveniles de *P. difficilis*, hubo rechazo a los 5 m de distancia en ambos sexos, mientras que en casi todas las demás distancias analizadas tuvieron tendencia a asociarse positivamente (Fig. 40).

Del mismo modo, el análisis entre adultos y juveniles de *P. melanotis* mostró que ambos se encuentran asociados negativamente a los 5 m de distancia, aunque en casi todas las demás distancias analizadas tuvieron atracción con una intensidad muy grande y significativa (Fig. 40). Cabe mencionar que la intensidad de la asociación positiva entre adultos y juveniles fue mayor en *P. melanotis* que en *P. difficilis* (Fig. 40).

Entre los machos y hembras juveniles de *P. difficilis*, hubo mayor tendencia hacia la repulsión, no obstante que entre los 6-8 m de distancia, también hubo atracción significativa (Fig. 40). También entre ambos sexos juveniles de *P. melanotis*, se observó que en su mayoría, mostraron el patrón de asociación negativo, es decir, de rechazo (Fig. 40).

Los machos juveniles y los machos adultos de *P. difficilis* mostraron atracción en todas las distancias analizadas a una intensidad muy grande y de manera muy significativa (Fig. 40). Entre las hembras juveniles y las hembras adultas, aunque también tendieron a asociarse positivamente, la agregación solo resultó estadísticamente significativa de los 6-8 m de distancia (Fig. 40).

Asimismo, los machos juveniles y los machos adultos de *P. melanotis* estuvieron asociados de manera positiva muy significativa en todas las distancias analizadas. Este mismo patrón de asociación ocurrió entre las hembras juveniles y las hembras adultas (Fig. 40). De tal manera que en general, los adultos y juveniles de ambos sexos, tanto de *P. difficilis* como de *P. melanotis*, se agregaron de manera significativa en la época de lluvias.

Finalmente, para la época lluviosa los patrones de asociación entre los machos juveniles con las hembras adultas de *P. difficilis* mostraron que aunque tienden a atraerse en todas las distancias analizadas en ninguna resultó ser significativa. Mientras que entre las hembras juveniles con los machos adultos se mostró que a 2 y 6 m de distancia hubo atracción estadísticamente significativa pero a 14 m esa atracción cambio por un rechazo significativo (Fig. 40). Por otro lado, para *P. melanotis*, los machos juveniles con las hembras adultas se asociaron positivamente (atracción) en todas las distancias analizadas resultando ser significativa esa atracción a 6, 8 y 14 m de distancia. Mientras que la asociación entre las hembras juveniles y los machos adultos de la misma especie mostró que estos se rechazan significativamente a 5, 10 y 14 m con una intensidad clara.

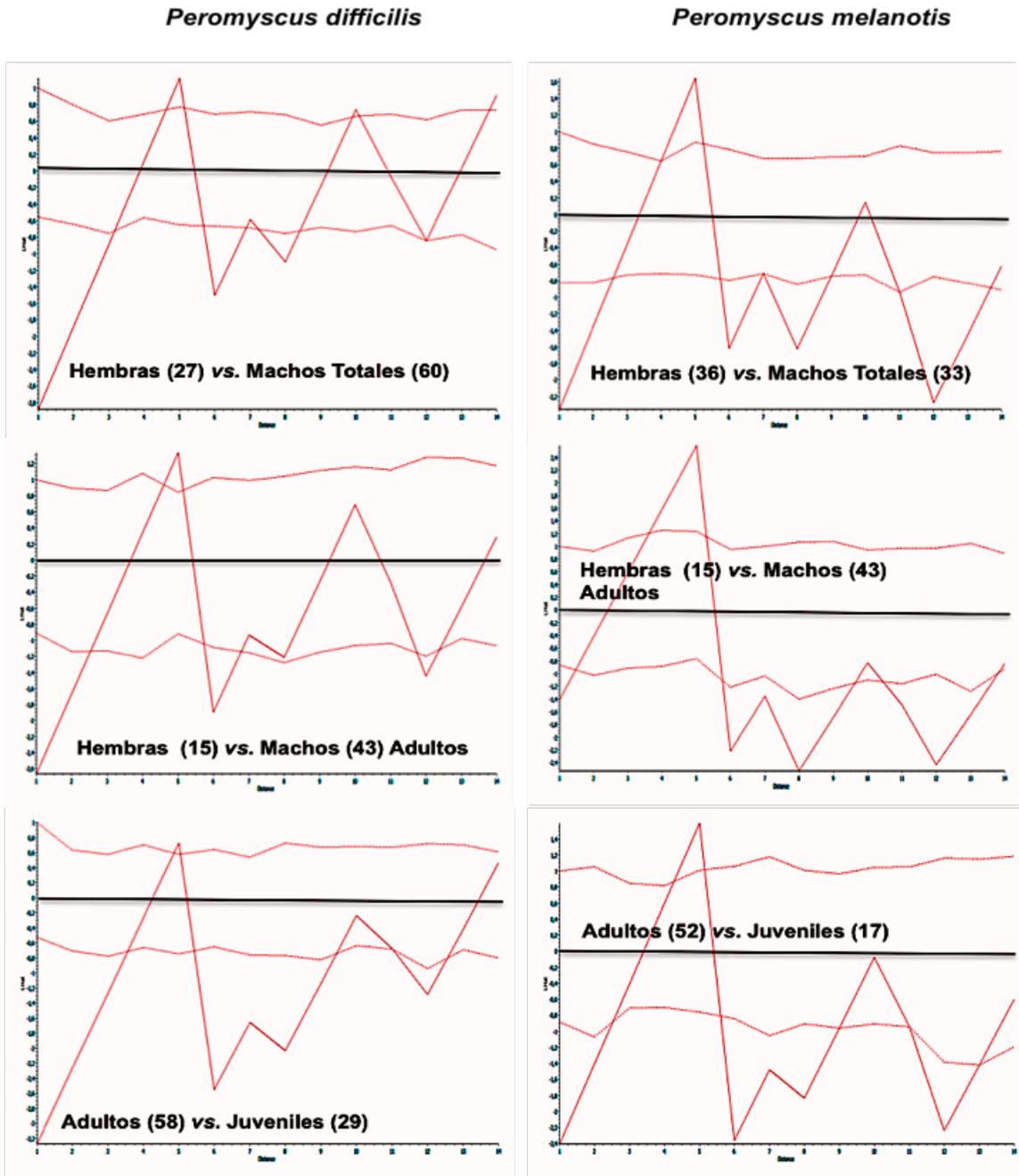


Figura 40. Atracción (< 0) o rechazo ($0 <$) intraespecífico entre los individuos de diferente sexo y edad, tanto de *P. difficilis* (izquierda) como de *P. melanotis* (derecha) durante la época de lluvias. El número entre paréntesis representa la *N* de muestreo. Ver texto y Figura 38 para la interpretación de las gráficas.

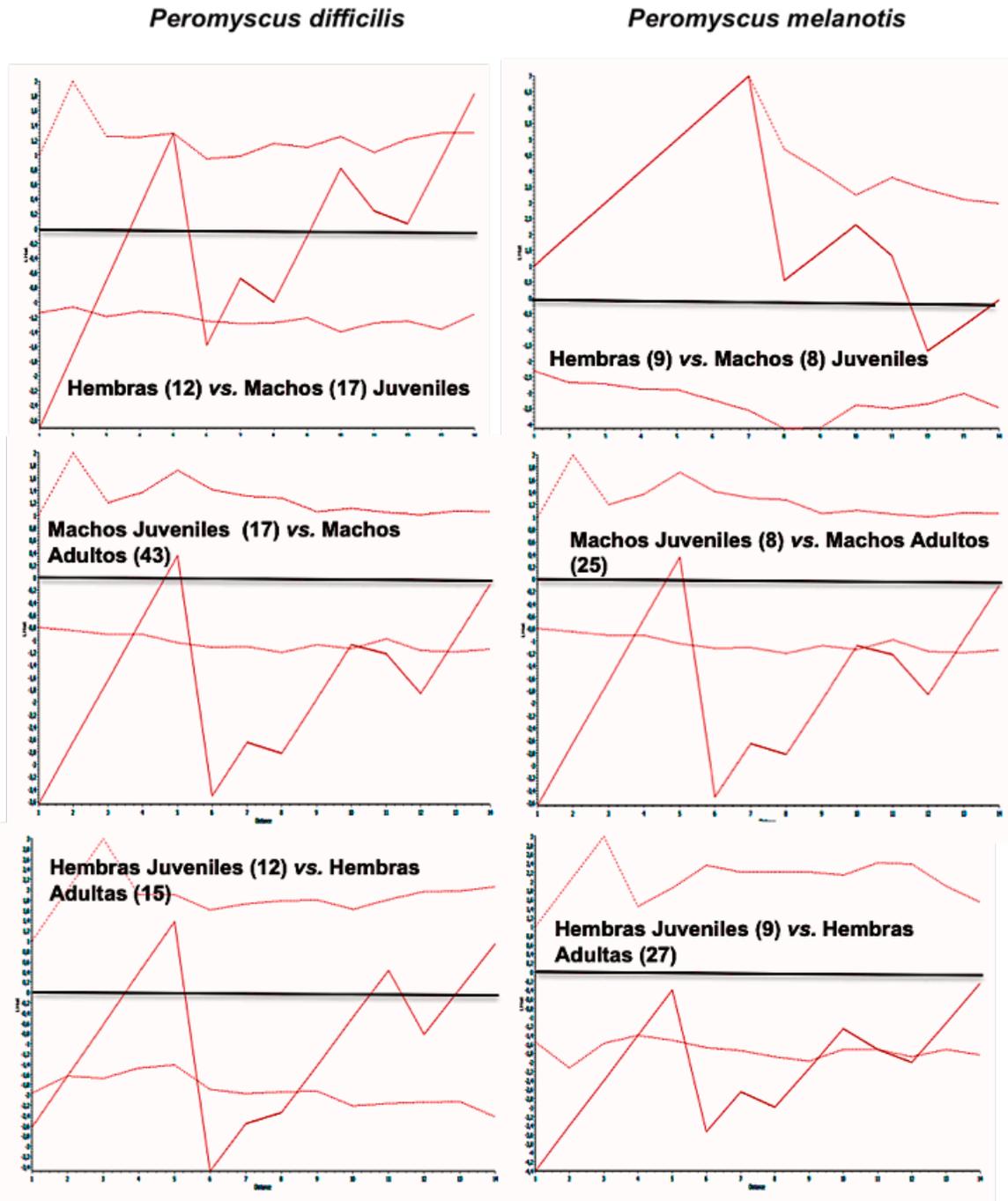


Figura 40. Continuación, atracción (< 0) o rechazo ($0 <$) intraespecífico entre los individuos de diferente sexo y edad, tanto de *P. difficilis* (izquierda) como de *P. melanotis* (derecha) durante la época de lluvias. El número entre paréntesis representa la *N* de muestreo. Ver texto y pie de Figura 38 para la interpretación de las gráficas.

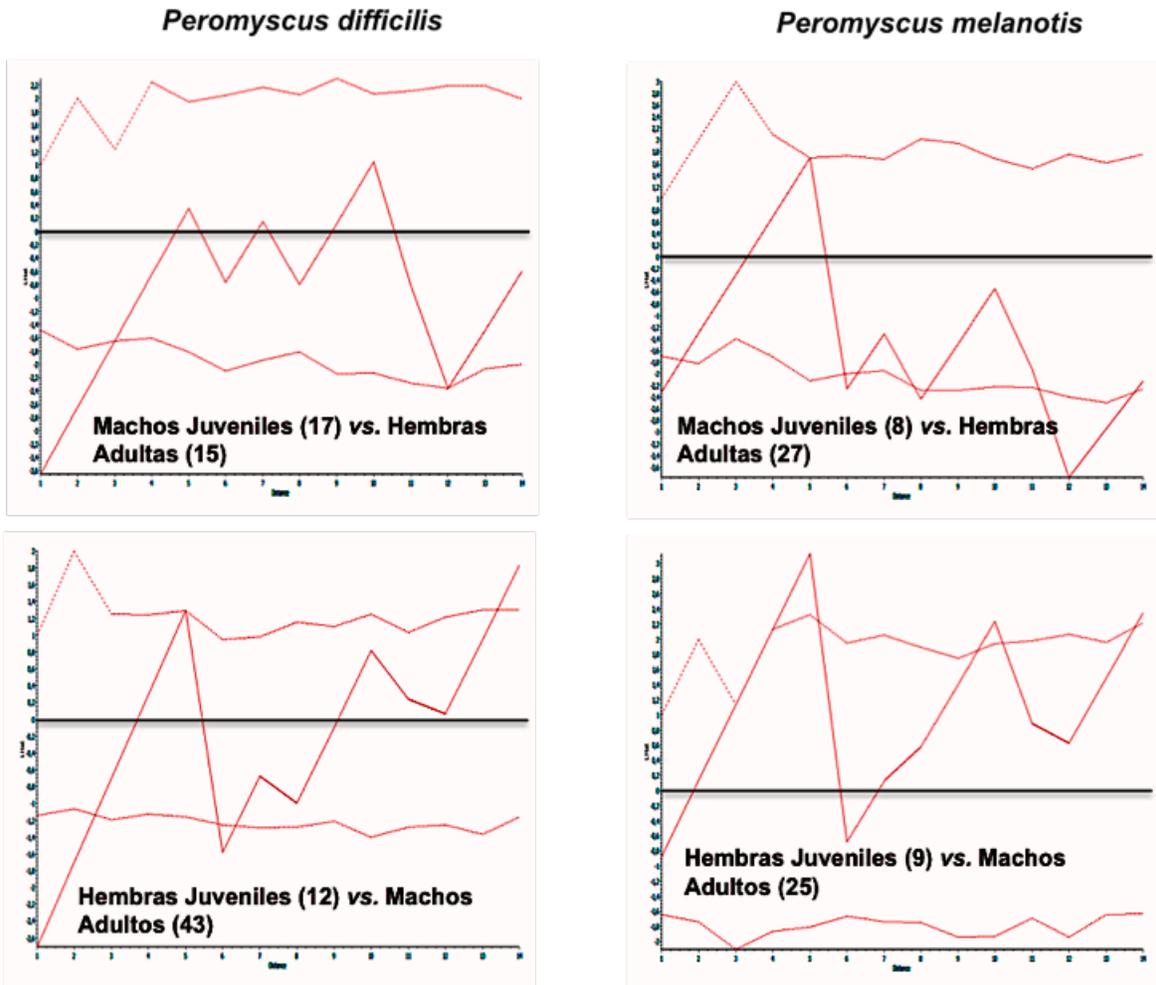


Figura 40. Continuación, atracción (< 0) o rechazo ($0 <$) intraespecífico entre los individuos de diferente sexo y edad, tanto de *P. difficilis* (izquierda) como de *P. melanotis* (derecha) durante la época de lluvias. El número entre paréntesis representa la *N* de muestreo. Ver texto y pie de la Figura 38 para la interpretación de las gráficas.

9.7.4. Patrones de atracción o rechazo interspecíficos en los grupos de *Peromyscus difficilis* con los de *P. melanotis* durante la época lluviosa.

Durante las lluvias, la asociación entre *P. difficilis* y *P. melanotis*, reflejó patrones mixtos de asociación negativa y positiva; es decir, en los 5, 10 y 14 m, las especies mostraron repulsión interespecífica significativa, mientras que de los 6-8 m, observaron atracción interespecífica, estadísticamente significativa (Fig. 41).

Los machos totales de *P. difficilis* y los de *P. melanotis* se rechazaron de manera muy significativa en todas las distancias analizadas (Fig. 41), pero entre los machos adultos, el patrón interespecífico cambió, ya que resultaron patrones mixtos de asociación con rechazo significativo a los 5 y 14 m de distancia, pero con asociación positiva significativa de los 6-8 m (Fig. 41).

En sentido opuesto, las hembras totales de *P. difficilis* y las de *P. melanotis*, tendieron hacia la atracción estadísticamente significativa en casi todas las distancias analizadas (Fig. 41). De hecho, la agregación interespecífica en las hembras totales fue mayor que entre los machos totales (Fig. 41). Por su parte, las hembras adultas de *P. difficilis* y de *P. melanotis*, se rechazaron a los 5 m, aunque a partir de esta distancia, la tendencia cambió hacia la atracción que solo resultó estadísticamente significativa a los 6 m (Fig. 41).

Cabe resaltar que los patrones de asociación entre los machos reproductivos de *P. difficilis* con los de *P. melanotis* así como entre las hembras reproductivas de ambas especies resultaron ser los mismos patrones que cuando

se consideró a los sexos adultos de ambas especies, por lo que, no se presentan los gráficos de los individuos reproductivos entre ambas especies de ratones silvestres.

Entre los adultos de *P. difficilis* y los de *P. melanotis* ocurrió rechazo significativo a 5 y 14 m de distancia, mientras que en las demás distancias se atrajeron, en muchos casos, de manera estadísticamente significativa (Fig. 41). Por su parte los juveniles de ambas especies también se rechazaron significativamente a los 5 m, mientras que en las demás distancias analizadas sólo mostraron tendencias entre el rechazo y la atracción no significativos (Fig. 41).

El tipo de asociación entre los machos juveniles de *P. difficilis* y los machos juveniles de *P. melanotis* fue de rechazo estadísticamente significativo, salvo a los 12 m que mostraron tendencia hacia la atracción que luego cambió de nuevo al rechazo, pero sin que ambas fuesen ya significativas (Fig. 41). Entre las hembras juveniles de ambas especies, no existen picos significativos, sólo tendencias de atracción y rechazo intercaladas (Fig. 41).

Peromyscus difficilis (Pd) vs. *Peromyscus melanotis* (Pm)

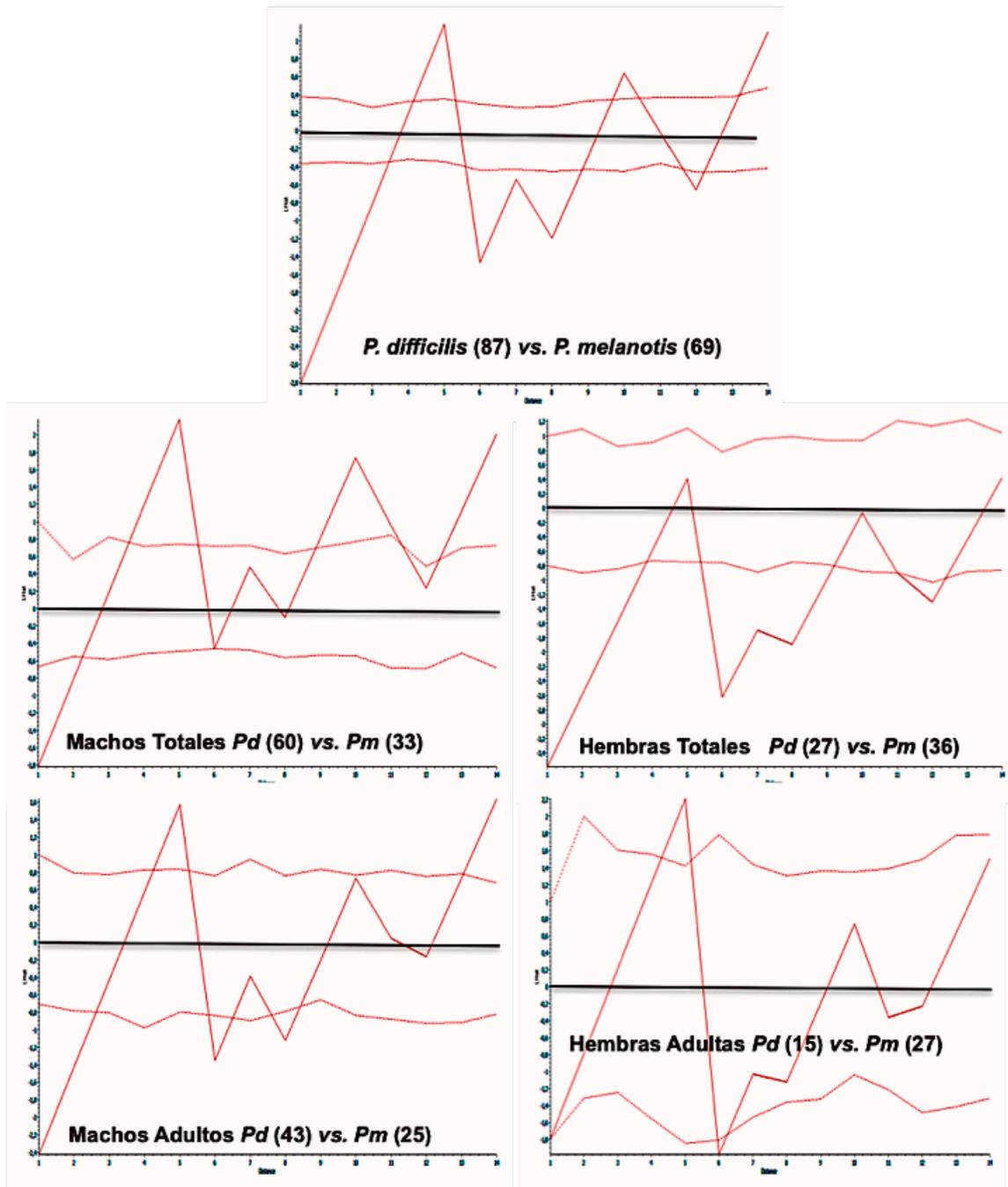


Figura 41. Atracción (< 0) o rechazo (0 <) interespecíficos entre individuos de *Peromyscus difficilis* y de *P. melanotis* de diferente sexo y edad durante la época lluviosa. El número entre paréntesis representa la N de muestreo. Ver texto y pie de Figura 38 para la interpretación de las gráficas.

Peromyscus difficilis (Pd) vs. *Peromyscus melanotis* (Pm)

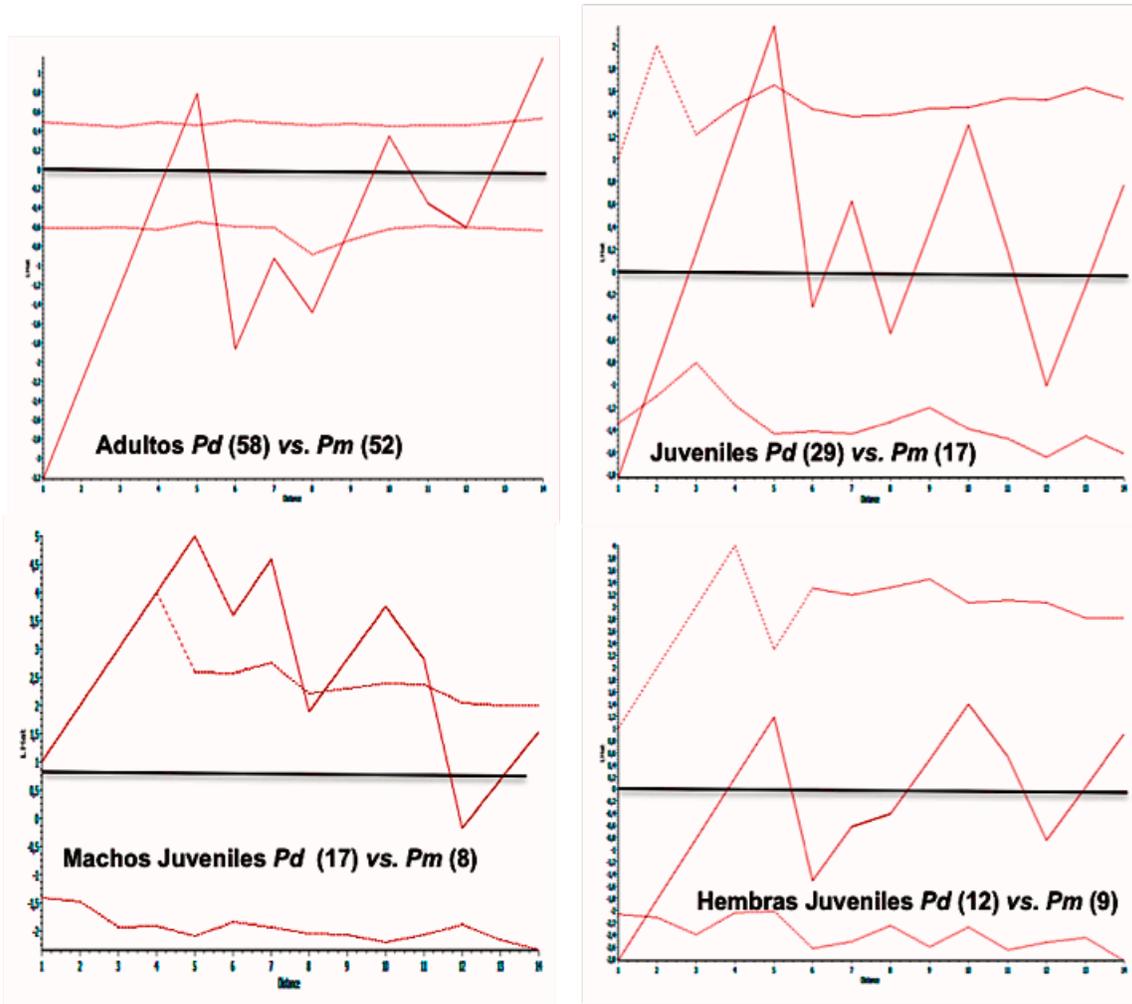


Figura 41. Continuación, atracción (< 0) o rechazo (0 <) interespecíficos entre individuos de *Peromyscus difficilis* y de *P. melanotis* de diferente sexo y edad durante la época lluviosa. El número entre paréntesis representa la *N* de muestreo. Ver texto y pie de Figura 38 para la interpretación de las gráficas.

9.8. Variables asociadas con los patrones de distribución de los *Peromyscus* en el bosque de coníferas y latifoliadas del PNDL.

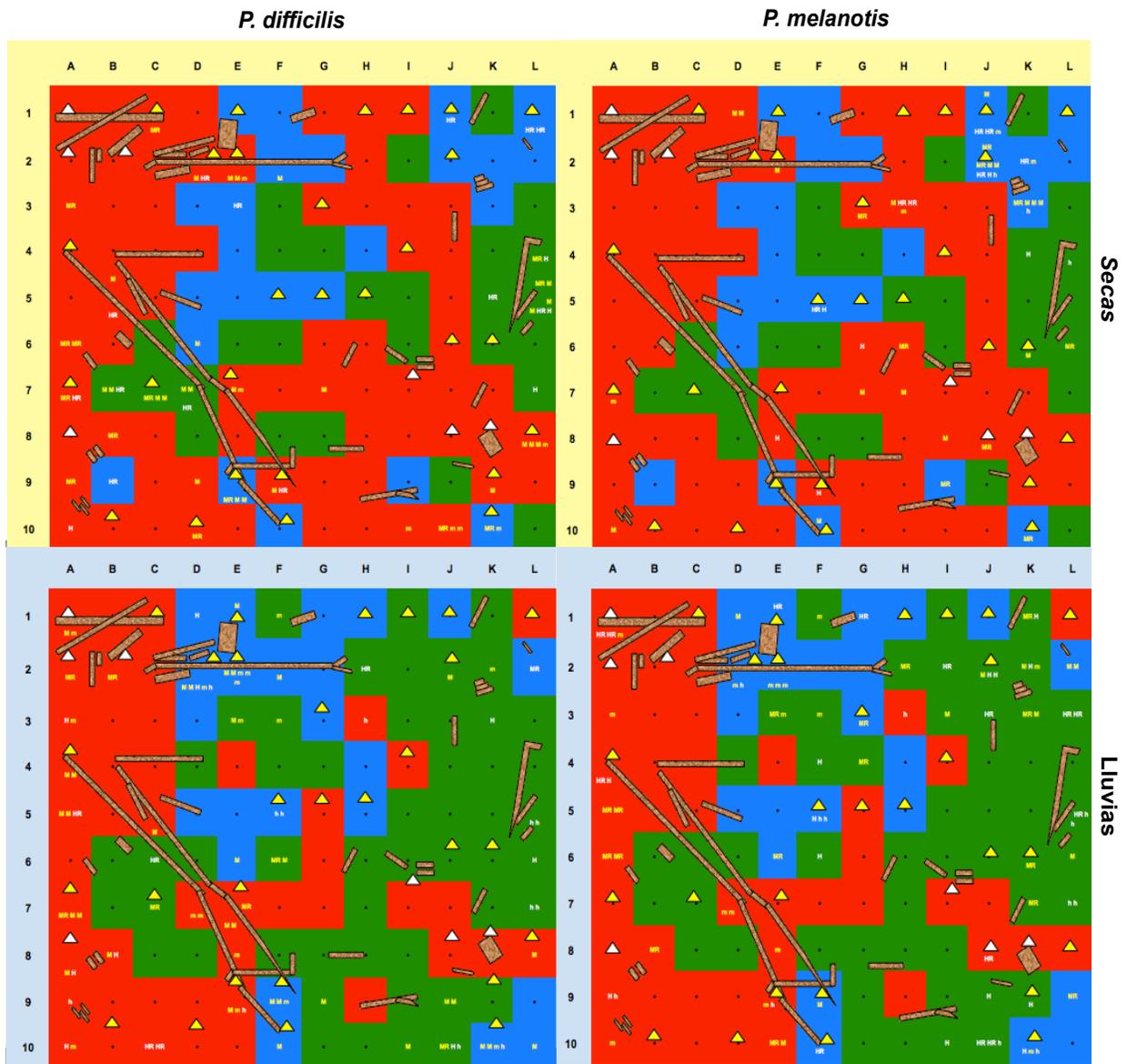


Figura 42. Distribución, de acuerdo con la época pluvial, de los *Peromyscus* por sexo y edad, en las tres calidades del microhábitat, destacando troncos y madrigueras (triángulos). Los machos en amarillo y las hembras en blanco. Las madrigueras blancas son potenciales.

En la Figura 42 se representa la ubicación de los ratones con base en su sexo (machos, amarillo; hembras, blanco) y edad (adultos, mayúsculas; juveniles, minúsculas, sobre las tres calidades del microhábitat (C1-3) en cada época pluvial. Esta figura y el Cuadro 1 de los métodos, permiten relacionar los resultados de los análisis de componentes principales (ACP) y de los modelos lineares generalizados (MLGs) utilizados para descubrir cuáles variables del microhábitat tienen más importancia para cada grupo de *Peromyscus*. En la figura se han agregado los troncos y las madrigueras, de manera que se entienda mejor la distribución de las dos especies, los sexos y las edades sobre el cuadrante.

En los ACP para ambas épocas para explorar la variación generada por las 24 variables del microhábitat, se generaron 24 funciones o componentes principales (CP) y, en ambos análisis, el respectivo CP1 explicó el doble o más del porcentaje de la varianza que el siguiente componente (Figura 43, Cuadro 12). Asimismo, la variación restante quedó repartida entre los 23 CP remanentes, pero mientras que en el ACP de la época seca, el 73.5% de la varianza se alcanzó hasta el CP10, en el ACP para las lluvias el 72% se alcanzó con el CP8. En el Cuadro 12 se muestran solo los CP que resultaron significativos en los análisis de modelos lineares generalizados (MLGs) con el porcentaje que explican de la varianza, así como solo las variables del microhábitat que tuvieron mayor importancia en la ordenación de cada CP en ambas épocas, las variables dentro de cada CP se arreglaron de mayor a menor de acuerdo con sus pesos o cargas (C); los puntajes o cargas se destacan con rojo. Cabe mencionar, que si desean ver las 24 funciones o CP tanto de secas como de lluvias con cada una de las 24

variables, es decir, los análisis de componentes principales completos, pueden pedirlos a la siguiente dirección de correo electrónico: imda@xanum.uam.mx.

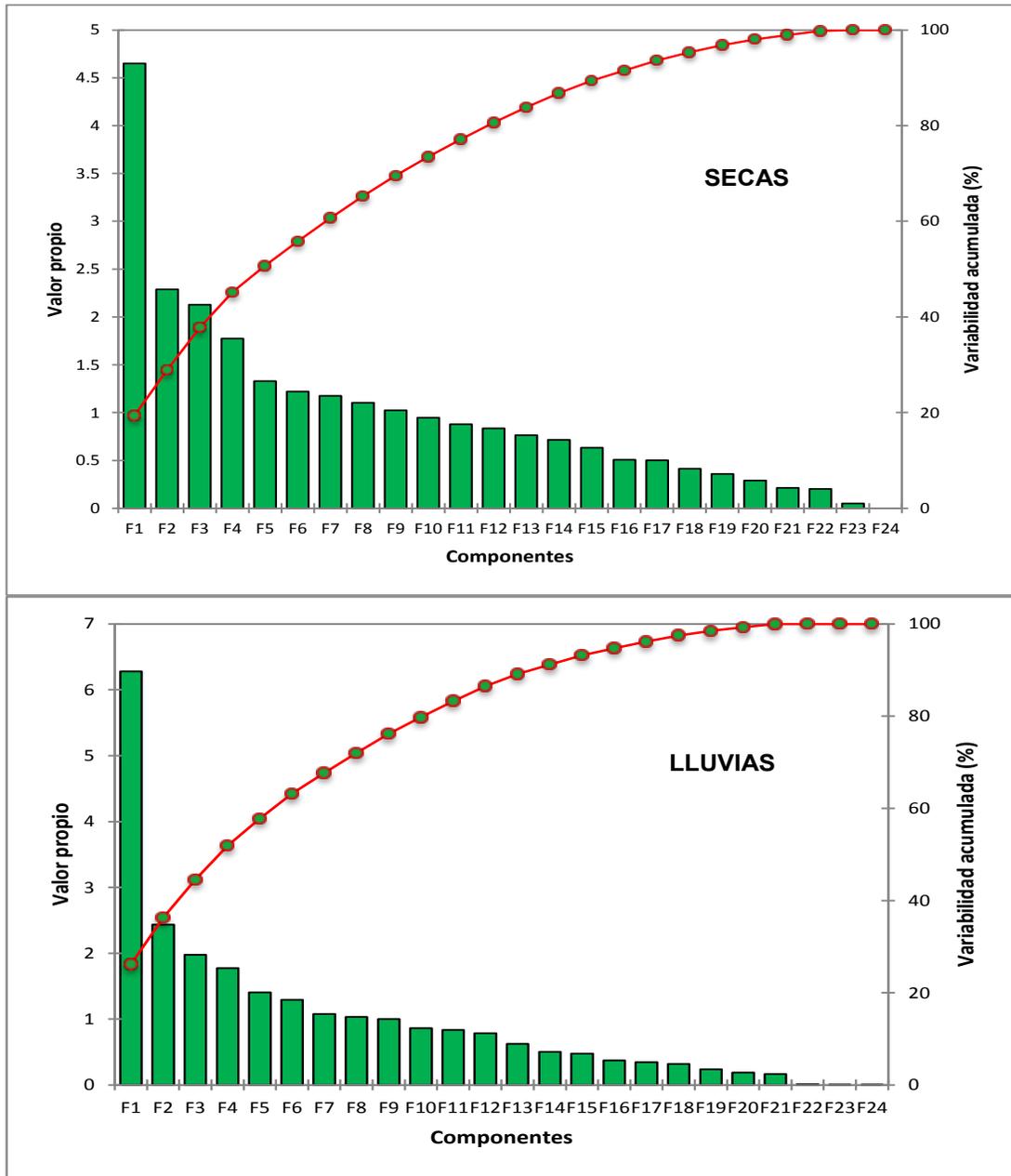


Figura 43. Valores propios de cada nueva función, o componente principal, generada a partir de 24 variables del microhábitat, así como el porcentaje de la varianza total acumulada que explica cada CP durante las dos épocas pluviales.

Cuadro 12. Cargas o puntajes (C) para las variables del microhábitat (VAR) seleccionadas que más pesaron en la ordenación de los componentes principales (CP) que resultaron significativos en el análisis de los MLGs, durante las dos estaciones pluviales. El porcentaje de varianza explicada por cada CP se muestra entre paréntesis. Las cargas o puntajes de las variables se remarcan en rojo para hacer notar su importancia en cada CP.

VAR	C	VAR	C	VAR	C	VAR	C				
SECAS											
CP1 (19.4%)				CP2 (9.5%)							
1	NHT	0.388		1	LEÑT	0.46					
2	FV11	0.364		2	FV21	0.365					
3	RIQSP	0.354		3	CV100cm	0.277					
4	CV10cm	0.331		4	NHT	-0.275					
LLUVIAS											
CP1 (26.163%)		CP2 (10.1%)		CP3 (8.2%)		CP7 (4.5%)					
1	NHT	0.349	1	LEÑT	0.461	1	MOM	0.542	1	FV24	0.477
2	RIQSP	0.310	2	FV21	0.395	2	TRON	-0.470	2	ROC	-0.438
3	FV11	0.271	3	FV14	-0.343				3	SDES	-0.379
4	CV50cm	0.266	4	FV25	0.300				4	DTRMS CER	-0.328
5	CV25cm	0.262	5	RIQSP	0.244						
6	CV10cm	0.262	6	TRON	0.241						
7	CV100cm	0.261	7	FV23	0.227						
CP8 (4.3%)			CP9 (4.1%)			CP11 (3.4%)			CP12 (3.2%)		
1	ROC	0.583	1	P-A Ma	0.571	1	SDES	0.462	1	DTRMS CER	0.563
2	FV24	0.478	2	SDES	-0.444	2	FV23	-0.426	2	FV13	-0.418
3	FV22	-0.319	3	DTRMS CER	0.406	3	P-A Ma	0.338	3	FV24	0.329
4	P-A Ma	-0.311				4	ROC	0.318	4	TRON	0.251
CP19 (0.98%)			CP20 (0.78%)			CP21 (0.68%)					
1	FV11	0.539	1	RIQSP	0.497	1	CV50cm	0.598			
2	FV14	-0.344	2	CV50cm	0.494	2	RIQSP	-0.436			
3	CV10cm	-0.286	3	FV14	-0.397	3	CV25cm	-0.301			
4	CV100cm	0.26	4	CV35cm	-0.395						
5	NHT	0.252									
6	RIQSP	-0.248									

Como puede verse (Cuadro 12), en ambos análisis las herbáceas totales (NHT), la riqueza total de especies (RIQSP) y las formas de vida herbácea a 10 cm de altura (FV11), implicaron a las tres variables más importantes en ambos CP1 para las respectivas épocas pluviales. A la época seca se suma además la cobertura vegetal a 10 cm (CV10cm), la cual también destaca durante las lluvias, en esta última época también destacan las coberturas vegetales a 50 y 25 cm (CV50cm, CV25cm) así como la cobertura vegetal a 1 m (CV100cm). Esas variables que integran el CP1, corresponden exactamente a las variables que se destacan más en la C2 (Figs. 11 y 42).

Por cuanto al CP2 de la época seca, las plantas leñosas totales (LEÑT), las formas de vida leñosa a 10 cm (FV21), la cobertura vegetal hasta 100 cm (CV100cm) y las herbáceas totales (NHT) fueron las variables más importantes. En su contraparte (CP2) durante las lluvias, también están presentes las dos primeras, junto con las formas de vida herbácea hasta 50 cm (FV14), las formas de vida leñosas hasta 1 m de altura (FV25), la RIQSP, los troncos (TRON) y las formas de vida leñosas a 35 cm (FV23). En este CP2 para ambas épocas las variables con mayores cargas son las que se destacan más en la C3 (Figs. 11 y 42) así como algunas pertenecen también a la C1 (*i. e.*, elementos fijos como troncos).

Durante las lluvias también resultaron significativos otros componentes en el análisis de MLGs en los cuales se destacaron otras variables para explicar la frecuencia de determinados grupos de *Peromyscus* en el microhábitat. En el CP3 destacan la materia orgánica muerta (MOM) y los troncos (TRON), variables que en esencia estructuran la C1 (Figs. 11 y 42). Para el CP7 se acentúan las formas

de vida leñosas a 50 cm (FV24), las rocas (ROC), la superficie de suelo desnudo (SDES) y la distancia a los troncos más cercanos (DTRMS CER), en este componente la combinación de variables corresponden a elementos del microhábitat que estructuran la C3 y C1 (Figs. 11 y 42). Por otro lado, en el CP8 vuelven a resaltar las dos primeras variables mencionadas para el CP7, junto con las formas de vida leñosa a 25 cm (FV22) y las madrigueras (P-A Ma). Variables que en esencia estructuran la C3 (Figs. 11 y 42). Además, en las lluvias también se destaca el CP9, en el cual, las variables con más importancia en su ordenación fueron la P-A Ma, el suelo desnudo (SDES) y la distancia de los troncos más cercanos a las estaciones de muestreo (DTRMS CER), esas variables corresponden a las que integran y destacan más en la C1 (Figs. 11 y 42). Así mismo, en el CP11, las variables que más destacaron en su ordenación fueron el suelo desnudo (SDES), las leñosas a 35 cm (FV23), la presencia de madrigueras (P-A Ma) y rocas (ROC). Estas variables en el CP11 se encuentran más en la C3 (Figs. 11 y 42). Ahora bien, en el CP12, fue la distancia de los troncos cercanos a las estaciones de muestreo (DTRMS CER), así como las formas de vida herbáceas a 35 cm (FV13), las formas de vida leñosas a 50 cm (FV24) y los troncos, las que tuvieron mayores cargas en la conformación de ese CP. Esas variables están implicadas en los tres tipos de calidades, aunque más en la C1 y C3 (Figs. 11 y 42). En el CP19, fueron las formas de vida herbáceas las que predominaron, así como las coberturas a 10 y 100 cm (CV10cm y 100, respectivamente), la riqueza de especies (RIQSP) y el número de herbáceas totales (NHT). Por lo que, son específicamente las variables que conforman la C2 (Figs. 11 y 42). Finalmente, el CP20 y CP21 tuvieron en común la riqueza de

vegetación (RIQSP), así como la cubierta vegetal a 50 cm (CV50cm), las cuales fueron las variables que más destacaron en la conformación de los dos CP. Además, al CP20 se le suman las formas de vida herbáceas a 50 cm (FV14) y la cubierta de la vegetación a 35 cm (CV35cm). Mientras que al CP21 se le suma solo la cobertura vegetal a 25 cm (CV25cm). En estos dos componentes las variables con los puntajes más altos estructuran principalmente la C2 y ligeramente la C3 (Figs. 11 y 42).

Al analizar el comportamiento de las frecuencias de los ratones por grupos (según su especie, sexo y edad) con respecto de cada CP como variable independiente en el análisis de los MLGs, en cada época pluvial, sólo los CP1 y CP2 resultaron significativos dentro de las secas (CP1 y 2), mientras que en la época lluviosa fueron CP1, CP2, CP3, CP7, CP8, CP9, CP11, CP12, CP19, CP20 y CP21 (Cuadros 13 y 14). Los resultados de los MLG fueron graficados, considerando el grupo y el CP del análisis respectivo, de acuerdo con la época pluvial, tanto para los datos obtenidos como para los esperados o predichos. Así, la primera gráfica representa el modelo lineal generalizado (MLG) con el mejor ajuste para explicar y predecir la frecuencia de los ratones, de acuerdo al grupo analizado (especie, sexo, edad y estado reproductivo), mientras que en la segunda se muestran los valores esperados por los MLG en los CP representados. En los respectivos gráficos se colocan los conteos para cada grupo analizado en las dos especies de *Peromyscus* o los valores predichos por los MLG en el eje de la "y". En ambos gráficos, se colocan en el eje de la "x", los componentes principales (CP) considerados para cada época analizada y para cada especie en cuestión.

9.8.1. Variables del microhábitat que explican y predicen mejor la presencia de *Peromyscus difficilis* en las épocas pluviales.

Los MLG obtenidos para los grupos de ratones en *P. difficilis* y los CP que resultaron significativos, junto con los valores del criterio de información de Akaike (CIA) y su significancia se muestran en el Cuadro 13, tanto para la época seca como para la lluviosa.

Cuadro 13. Modelos Lineares Generalizados en dos temporadas del régimen pluvial (SECAS y LLUVIAS) para cada uno de los grupos de *P. difficilis* y los Componentes Principales (CP) que resultaron más significativos. Para todos los casos, hubo un grado de libertad. Se muestran el valor del criterio de información de Akaike (CIA) y la probabilidad (*P*) del modelo. Los guiones (--) indican que no se realizó el análisis por insuficiencia o ausencia de ejemplares; *snp*, sin patrón.

Grupo	SECAS			LLUVIAS		
	CP	CIA	<i>P</i>	CP	CIA	<i>P</i>
Total	1	255.18	0.0003	2	291.95	0.0011
Machos totales	1	213.89	0.0121	2	230.56	0.0001
Hembras totales	1	102.62	0.0301	<i>snp</i>	<i>snp</i>	<i>snp</i>
Adultos totales	1	231.79	0.0001	2	221.92	0.0011
Machos adultos	1	185.99	0.0015	2	178.50	0.0001
Hembras adultas	1	102.62	0.0301	7	152.24	0.0032
Juveniles totales	--	--	--	3	152.88	0.0272
Machos juveniles	--	--	--	3	101.03	0.0036
Hembras juveniles	--	--	--	<i>snp</i>	<i>snp</i>	<i>snp</i>

Los modelos obtenidos y esperados para explicar y predecir la presencia de *P. difficilis* en el área de estudio, de acuerdo al grupo (por su sexo y/o edad) analizado se representan en la figura 44. El bajo número de machos juveniles y la ausencia de capturas de hembras juveniles, impidió poder realizar estos análisis (Cuadro 6).

Para la época seca, el modelo seleccionado que explicó mejor la frecuencia de los grupos analizados en *P. difficilis* (*i. e.*, totales, adultos totales, machos y hembras adultos y machos totales), en las estaciones de muestreo, fue tomando al CP1 como variable independiente (Cuadro 13, Fig. 44). Como en la época seca todos los grupos analizados por sexo, edad y sus combinaciones, se ajustaron únicamente con el CP1 y como, en general, la tendencia y la predicción fueron las mismas, en esta sección solo se muestra el gráfico del MLG para la especie en general (SpPdTot), así como el gráfico de los valores predichos para esta (Fig. 44). En el Anexo II, se incluyen todos los MLGs de los grupos analizados en *P. difficilis* para el CP1 durante la época de secas. Las variables que fueron más importantes dentro de CP1 enfatizan la diversidad de herbáceas y la riqueza vegetal general, pero con énfasis en la cubierta vegetal a los 10 cm (Cuadro 1). Así, a medida que aumenta la presencia y abundancia de esas variables en el microhábitat, hay mayor probabilidad de encontrar más individuos de *P. difficilis* (SpPdTot y Pred Conteos SpPdTot) dentro del cuadrante (Fig. 44). Estas variables se relacionan con la presencia de recursos alimenticios dinámicos y estacionales y zonas para desplazarse de forma desapercibida así como con refugio o cubierta vegetal a distintas alturas que protege a los ratones de ser vistos por depredadores desde lo alto, lo cual coincide más con la C2 y ligeramente con la C3 (Figs. 11 y 42).

Por otra parte, durante la época lluviosa (Cuadro 13), las hembras juveniles, no mostraron un patrón claro de relación con alguno de los 24 CP de esa época, ya que ninguno de los 24 modelos probados resultó ser significativo y tampoco marcó significancia, ni tendencia alguna. Asimismo, tampoco se obtuvo alguna

tendencia en las hembras totales (Cuadro 13). En cambio, para los demás grupos fueron significativos diferentes CP. El CIA y la probabilidad para estos modelos se muestran en el Cuadro 13, mientras que en la figura 44 se muestran los modelos obtenidos y esperados, seleccionados.

El modelo que mejor explicó la frecuencia de todos los individuos de *P. difficilis* en las estaciones de muestreo durante la época de lluvias (SpPdTot), (Cuadro 13, Fig. 44), así como de los machos adultos (MaAdul), los machos totales (MaTOT) y los adultos totales (AdulTOT) (Anexo III), fue tomando al CP2 como variable independiente. En este segundo componente, las variables con mayor importancia están relacionadas con la cubierta vegetal leñosa total, especialmente las de 10 y 100 cm (Cuadro 13), así como de los elementos fijos del microhábitat (troncos y presencia de madrigueras); de tal manera, que la probabilidad de encontrar más individuos de *P. difficilis* (SpPdTot y Pred Conteos SpPdTot) en la época de lluvias dentro del cuadrante aumenta ante la mayor presencia y abundancia de esas variables (Fig. 44). Las cuales son indicadoras principalmente de refugio, protección ante depredadores, caminos para evitar mojarse, así como de madrigueras para la crianza y descanso; aunque también incluyen variables indicadoras de la accesibilidad a recursos alimenticios, todo esto principalmente en la C3 y en segunda instancia en la C1 del microhábitat (Figs. 11 y 42).

Por su parte, las hembras adultas (HemAdul) se ajustaron mejor con el CP7, en donde las variables con mayor peso se asocian con plantas de mayor longevidad y otros elementos de mayor perdurabilidad en el microhábitat que pueden ofrecerles refugios estables (Fig. 44), así que con el aumento de plantas

leñosas a 50 cm, rocas y suelo desnudo, así como de mayor cercanía, abundancia y presencia de troncos, se incrementa la probabilidad de encontrar hembras adultas de *P. difficilis* en la época de lluvias (Fig. 44). Esas variables con las cuales las hembras adultas se relacionan más las encontramos principalmente en la C1 (Figs. 11 y 42). Por último, el mejor modelo para los juveniles totales y los machos juveniles, fue tomando al CP3 como variable independiente. La figura 44 muestra los gráficos para los juveniles totales (JuvTOT), mientras que en el Anexo III, se presentan los gráficos de los machos juveniles (MaJuv). En este CP3 para las lluvias, las variables con mayor peso incluyeron la presencia de detritus y de troncos (Fig. 44), por lo que de manera semejante a las hembras adultas, la presencia de juveniles totales y de machos juveniles de *P. difficilis* en el área, aumenta a medida que lo hace la cercanía, presencia y abundancia de troncos, así como de la presencia de materia orgánica. Estas variables las encontramos principalmente en la zona de calidad uno e indican refugios potenciales y temporales para descansar, criarse y protegerse ante depredadores (Fig. 44).

En resumen, la presencia de individuos de *P. difficilis* en el cuadrante está principalmente relacionada con la accesibilidad a los recursos alimenticios, en la época seca, como lo explica el CP1, el cual está más asociado a la C2 (Figs. 11 y 42). En cambio, durante las lluvias, los CP estadísticamente significativos variaron (CP2, CP7 y CP3), dependiendo del grupo analizado, pero en general correspondieron con variables relacionadas con la vegetación arbustiva, así como con elementos fijos (*i. e.*, rocas, troncos, distancia de troncos a las estaciones de muestreo y presencia de madrigueras); es decir, variables implicadas en la protección contra los depredadores (refugio), así como accesibilidad a sitios para crianza y descanso (madrigueras), y como a recursos alimenticios, variables que se relacionan más con la C1 y C3 (Figs. 11 y 42).

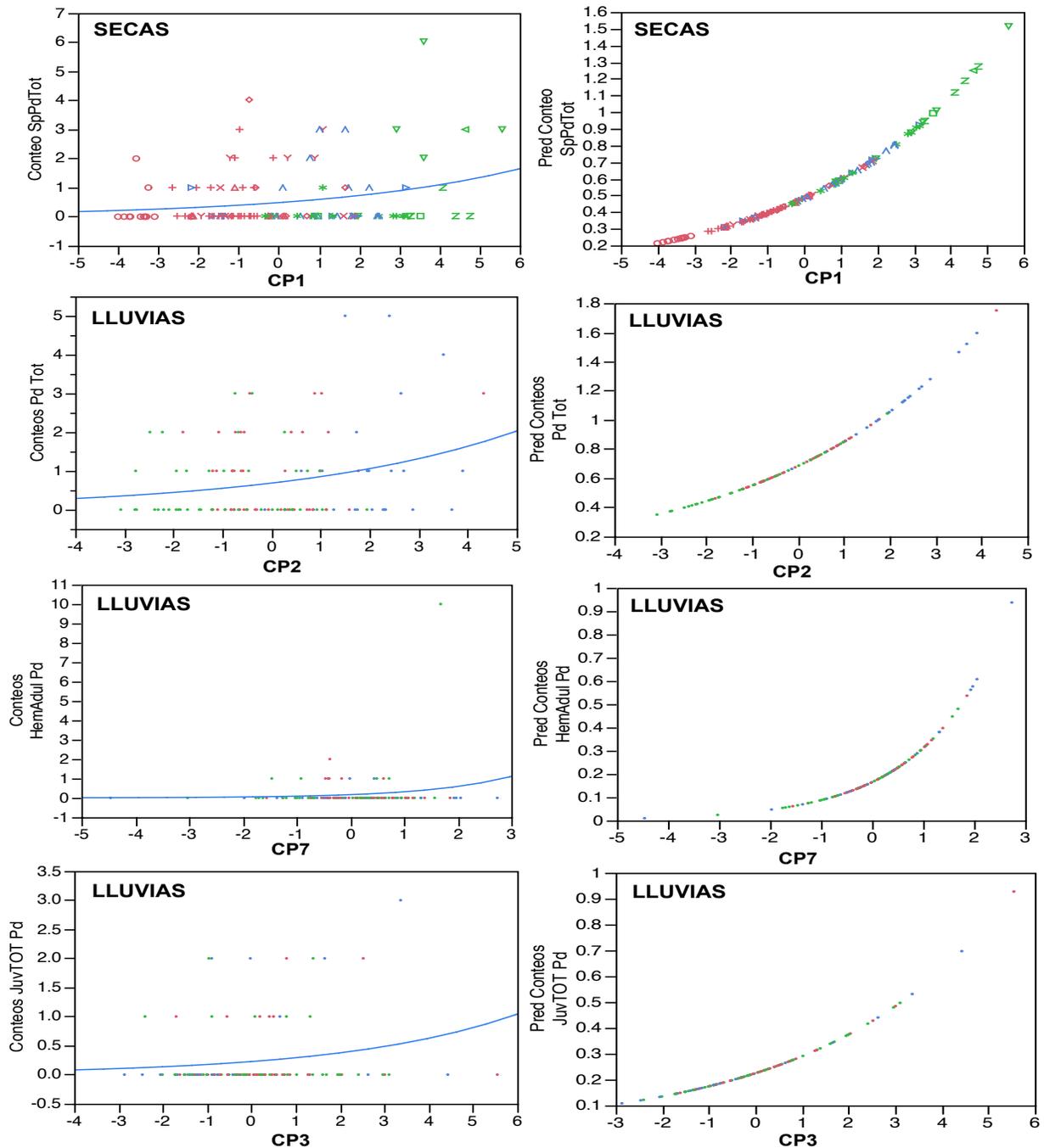


Figura 44. Modelos lineares generalizados (MLGs), obtenidos y esperados, que mejor explican y predicen la frecuencia de individuos totales de *P. difficilis* (SpPdTot) en un bosque templado de coníferas y latifoliadas durante las secas y lluvias con sus respectivos CP. El gráfico de los valores predichos por el MLG para la especie total en ambas épocas se observa a la derecha del modelo; en donde en el eje de “y” se menciona como “Pred Conteos”. También, se muestran los MLGs de las hembras adultas (HemAdul) y de juveniles totales (JuvTOT) de *P. difficilis* durante las lluvias. Así como sus modelos predichos para cada caso (gráficas de la derecha), y con sus CP respectivos.

9.8.2. Variables del microhábitat que explican y predicen mejor la presencia de *Peromyscus melanotis* en las épocas pluviales.

Los modelos lineares generalizados (MLGs) obtenidos y esperados para los grupos de *P. melanotis*, junto con los valores del criterio de información de Akaike (CIA) y su significancia se muestran en el Cuadro 14, para las dos épocas del régimen pluvial, consideradas en este estudio. Asimismo, en las Figuras 45, 46 y 47 se representan los MLGs selectos, obtenidos y esperados, para explicar y predecir la presencia de *P. melanotis* en el área de estudio, de acuerdo al grupo analizado (*i. e.*, según su sexo y/o edad) en ambas épocas. En el caso de los individuos juveniles (juveniles totales, machos y hembras juveniles), el bajo número de capturas durante la época seca, impidió poder realizar estos análisis (Cuadro 6).

Cuadro 14. Modelos Lineares Generalizados en dos temporadas del régimen pluvial (SECAS y LLUVIAS) para cada uno de los grupos de *P. melanotis* y los Componentes Principales (CP) que resultaron significativos. Para todos los casos, hubo un grado de libertad. Se muestran el valor del criterio de información de Akaike (CIA) y la probabilidad (*P*) del modelo. Los guiones (--) indican que no se realizó el análisis por insuficiencia o ausencia de ejemplares.

Grupo	SECAS			LLUVIAS		
	CP	CIA	<i>P</i>	CP	CIA	<i>P</i>
Total	2	204.47	0.0001	1	246.46	0.0262
Machos totales	2	142.48	0.0417	9	157.56	0.0138
Hembras totales	2	96.81	0.0001	20	169.12	0.0084
Adultos totales	2	183.48	0.0001	1	207.86	0.0140
Machos adultos	2	151.85	0.0021	19	133.58	0.0153
Hembras adultas	2	96.90	0.0001	8	136.89	0.0032
Juveniles totales	--	--	--	21	97.39	0.0035
Machos juveniles	--	--	--	12	53.30	0.0015
Hembras juveniles	--	--	--	11	63.41	0.0096

En la época de secas, el modelo que mejor explicó la presencia de todos los grupos (por sexo, edad o combinaciones) de *P. melanotis* analizados en las estaciones de muestreo, fue tomando como variable independiente al CP2 del ACP para esa temporada (Cuadro 14, Fig. 45). En este componente, las variables con mayor importancia (Cuadro 12) enfatizan la presencia más perdurable de plantas leñosas totales a distintas alturas, pero también de algunas herbáceas a 50 cm, así como de elementos fijos como troncos y madrigueras, las cuales están implicadas principalmente en la protección contra avistamientos desde lo alto por depredadores, refugios y, en segundo lugar, con la accesibilidad a recursos alimentarios. Así que mientras aumentan la presencia y abundancia de las variables antes mencionadas, hay mayor probabilidad de encontrar más individuos de *P. melanotis* dentro del cuadrante en la época de secas (Fig. 45), lo cual coincide más con la calidad C3 del microhábitat y muy ligeramente con la C2 (Figs. 11 y 42).

Como en esta época, todos los grupos analizados en el ratón de orejas oscuras resultaron ajustarse mejor con el CP2 y, en general, como la tendencia y predicción para todos los casos fue similar, solo se muestra el gráfico del MLG para la especie en general (*i. e.*, todos los individuos capturados de esta especie, SpPmTot) junto con el respectivo gráfico de los valores esperados o predichos (Fig. 45). En el Anexo IV se presentan todos los gráficos de los GLMs para los grupos analizados en *P. melanotis* durante la época de secas.

Por otro lado, para la época de lluvias, a semejanza de *P. difficilis*, también resultaron ser diferentes CP (variables independientes) los que aportaron los modelos mejor ajustados, dependiendo del grupo analizado. Así, el modelo que

mejor explicó la frecuencia de individuos totales (SpPmTot) y de adultos totales (AdulTOT) de *P. melanotis*, fue tomando el CP1 del ACP realizado para esa época (Fig. 45 y Anexo V, respectivamente). Ya se mencionó que en el CP1, las variables que tuvieron mayores cargas durante las lluvias acentúan la presencia de la diversidad en las plantas herbáceas temporales, las cuales sufren sus cambios fenológicos en menor tiempo, especialmente las de 10 a 50 cm. Esas variables están más implicadas con accesibilidad a recursos alimentarios y, en segundo término, con la protección contra depredadores, pero también con zonas de paso entre las zonas de calidad del microhábitat. El modelo predice que al aumentar la presencia y abundancia de estas variables, también aumenta la probabilidad de encontrar más individuos de *P. melanotis* en la zona durante las lluvias (Fig. 45). Las variables que conforman este CP, coinciden y destacan más en la C2 (Figs. 11 y 42).

Por su parte, los machos totales (MaTOT) se ajustaron mejor al CP9, en donde las variables con mayores pesos y que más aportaron en la ordenación de ese componente (Cuadro 12) corresponden a variables que indican la estabilidad de refugios y de protección ante depredadores, así como de posibles recursos alimenticios como insectos, fauna edáfica y hongos. Esas variables son; la presencia de madrigueras (P-A Ma), superficie de suelo desnudo (SDES) y la cercanía a troncos (DTRMSCER), (Fig. 46). En cambio, cuando se consideró solo a los machos adultos (MaAdul), el mejor modelo fue con el CP19 como variable independiente (Cuadro 14 , Fig. 46), en el cual las variables con mayor peso se relacionan con la heterogeneidad general de la cubierta vegetal, principalmente herbácea, pero también con leñosas altas, las cuales, son indicadoras de la

accesibilidad a recursos alimentarios variados y la posibilidad de caminar entre ellos, pasando desapercibidos, además, también pueden ofrecerles a los machos adultos (MaAdul) refugios temporales. Esas variables se asocian más en primera instancia con la C2 del microhábitat y en segundo término con la C3 (Figs. 11 y 42).

Por cuanto a las hembras totales (HemTOT), el modelo seleccionado fue considerando al CP20 como variable independiente (Fig. 46), en el cual destacan variables que indican la accesibilidad a recursos alimenticios tales como raíces, tallos blandos, hojas, flores, polen, néctar, frutos y semillas, así como fauna asociada a la vegetación y hongos (Cuadros 12 y 14, Fig. 46); además también son variables indicadoras de refugios temporales o zonas para desplazarse de forma desapercibida dentro de su ámbito hogareño. Ahora bien, para las hembras adultas (HemAdul) fue el CP8 (Fig. 46) el que resultó significativo, en este CP destacan la presencia de rocas (ROC), madrigueras (P-A Ma) y algunas formas de vida leñosas (FV24 y FV22), (Cuadros 12 y 14, Fig. 46); las cuales representan elementos más estables del microhábitat, implicadas directamente con el recurso refugio, descanso y crianza, así como con recursos alimenticios (*i. e.*, arbustos más pequeños de FV22). Las calidades con las que se relacionaron más las variables de los CP que resultaron significativos en los MLGs tanto con las hembras totales como con las adultas son la C2 y la C3, respectivamente (Figs. 11 y 42).

Con respecto a los individuos juveniles de *P. melanotis*, el componente que mejor predijo y explicó la frecuencia de juveniles totales (JuvTOT) fue el CP21 (Cuadro 14, Fig. 47), cuyas variables con mayor peso incluyeron la diversidad

general de plantas (RIQSP) y la cubierta vegetal a 25 y 50 cm (CV25cm, CV50cm), variables las cuales están implicadas directamente con la accesibilidad a los alimentos. Para los machos juveniles (MaJuv) fue el CP12 (Cuadro 14, Fig. 47) con las variables de la cercanía a troncos (DTRMSCER), los propios troncos (TRON), las formas de vida herbácea a 35 cm (FV13) y las formas de vida leñosa a 50 cm (FV24), las cuales se relacionaron, de manera semejante como en los machos adultos (MaAdul), con la cercanía a zonas de desplazamiento, refugio, madrigueras y alimento como sucede en la C3 del microhábitat (Figs. 11 y 42).

Por último, el CP11 explicó mejor la frecuencia de las hembras juveniles (HemJuv), aquí las variables con los puntajes más altos representan áreas de paso sin obstáculos, junto con posibilidades de refugio y descanso, así como plantas en donde pueden esconderse y que también pueden ser alcanzadas para alimentarse (Cuadro 14, Fig. 47), por lo que, hay mayor probabilidad de encontrar hembras juveniles de esta especie en la zona conforme esas características del microhábitat aumentan durante las lluvias, lo cual coincide con la C3 del microhábitat (Figs. 11 y 42).

En resumen, este análisis permitió constatar que en la época de secas, la presencia general de la especie, así como de los grupos analizados, estuvo más relacionada con variables que representan directamente al recurso refugio y en menor cantidad con variables que indican probabilidad de recursos alimenticios (Cuadros 12 y 14), esas características de las variables con las que *P. melanotis* se relacionó en secas, coinciden con la C3 (Figs. 11 y 42); mientras que en las lluvias, su presencia se relacionó más con variables asociadas (Cuadro 14, Figs. 45, 46 y 47) con una mayor probabilidad de recursos alimentarios, aunque también

con variables indicadoras de refugio y protección contra depredadores, variables las cuales están más representadas en la C2 así como en la C3 (Figs. 11 y 42).

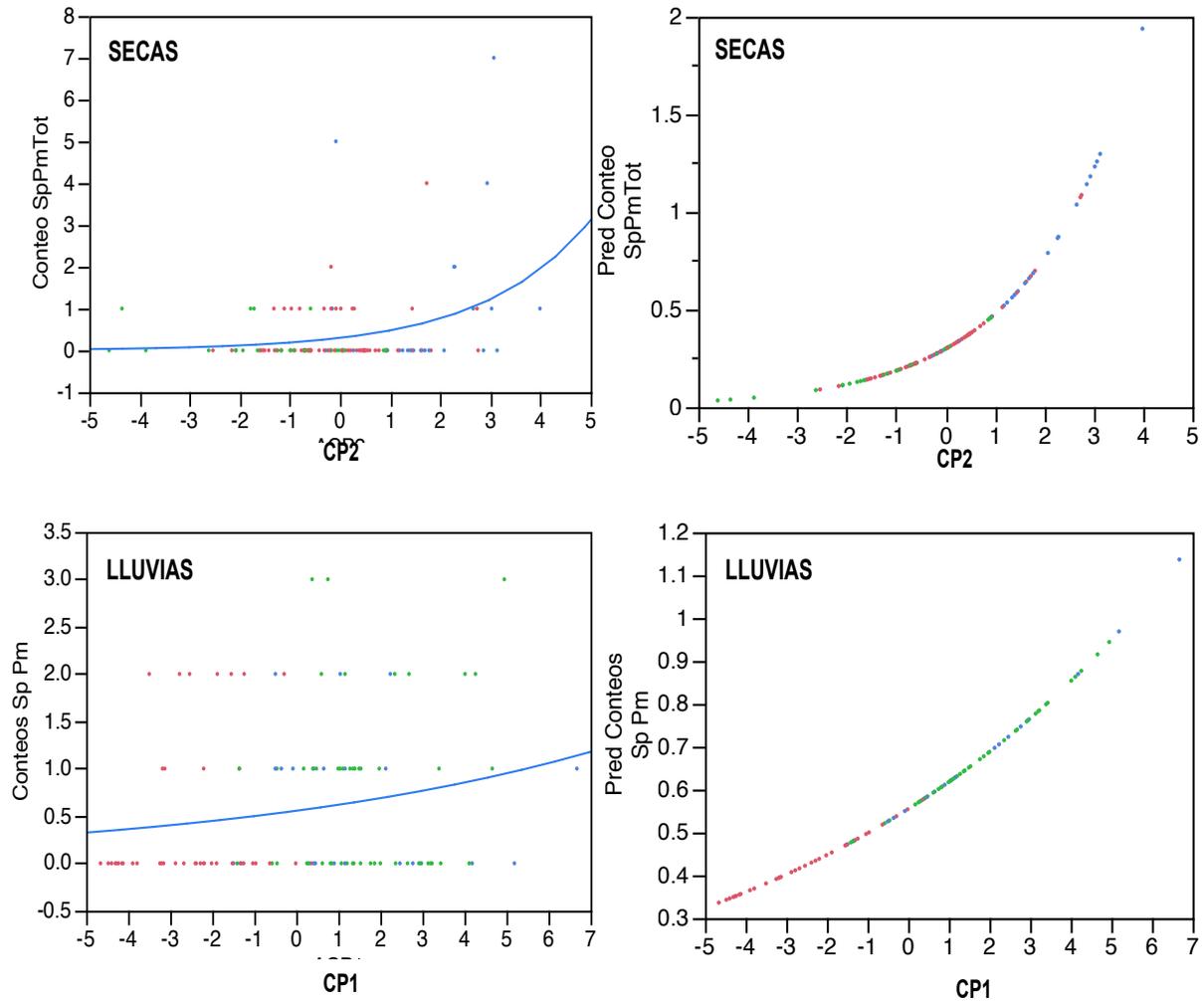


Figura 45. MLGs, obtenidos y esperados, para secas y lluvias que mejor explican y predicen la presencia de individuos totales de *P. melanotis* (SpPmTot) en la zona de estudio. A la derecha se muestran los modelos esperados para cada caso (gráficas donde el eje de “y” se menciona como “Pred Conteos”) con sus CP respectivos.

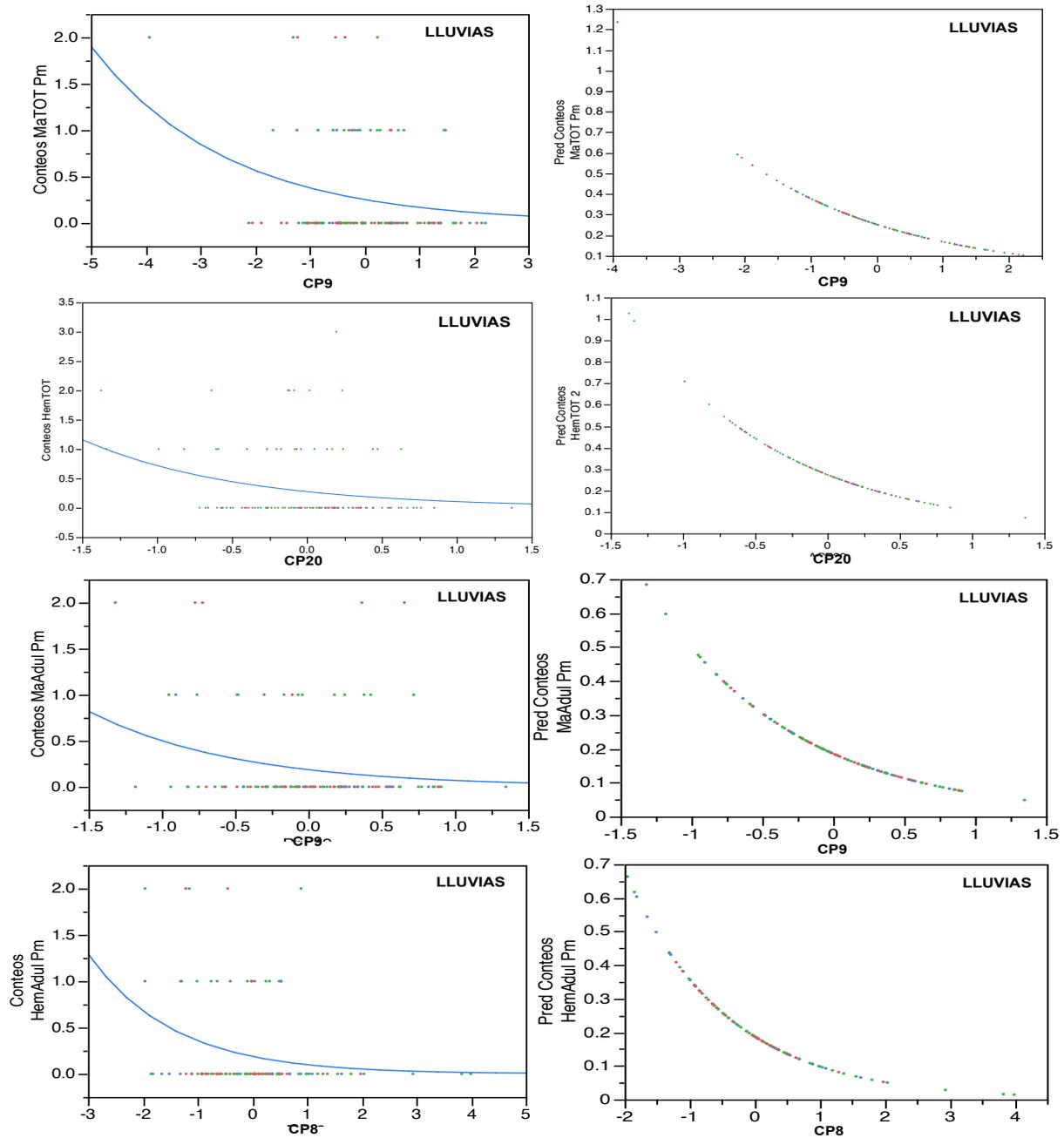


Figura 46. MLGs, obtenidos y esperados, para lluvias que mejor explican y predicen la presencia de machos (MaTOT) y hembras (HeTOT) totales de *P. melanotis* en la zona de estudio. También, se presentan los MLGs de los machos (MaAdul) y hembras (HemAdul) adultos de *P. melanotis* en la zona de estudio en lluvias. A la derecha se muestran los gráficos de los valores predichos para todos los casos (gráficas donde el eje de “y” se menciona como “Pred Conteos”) con sus CP respectivos.

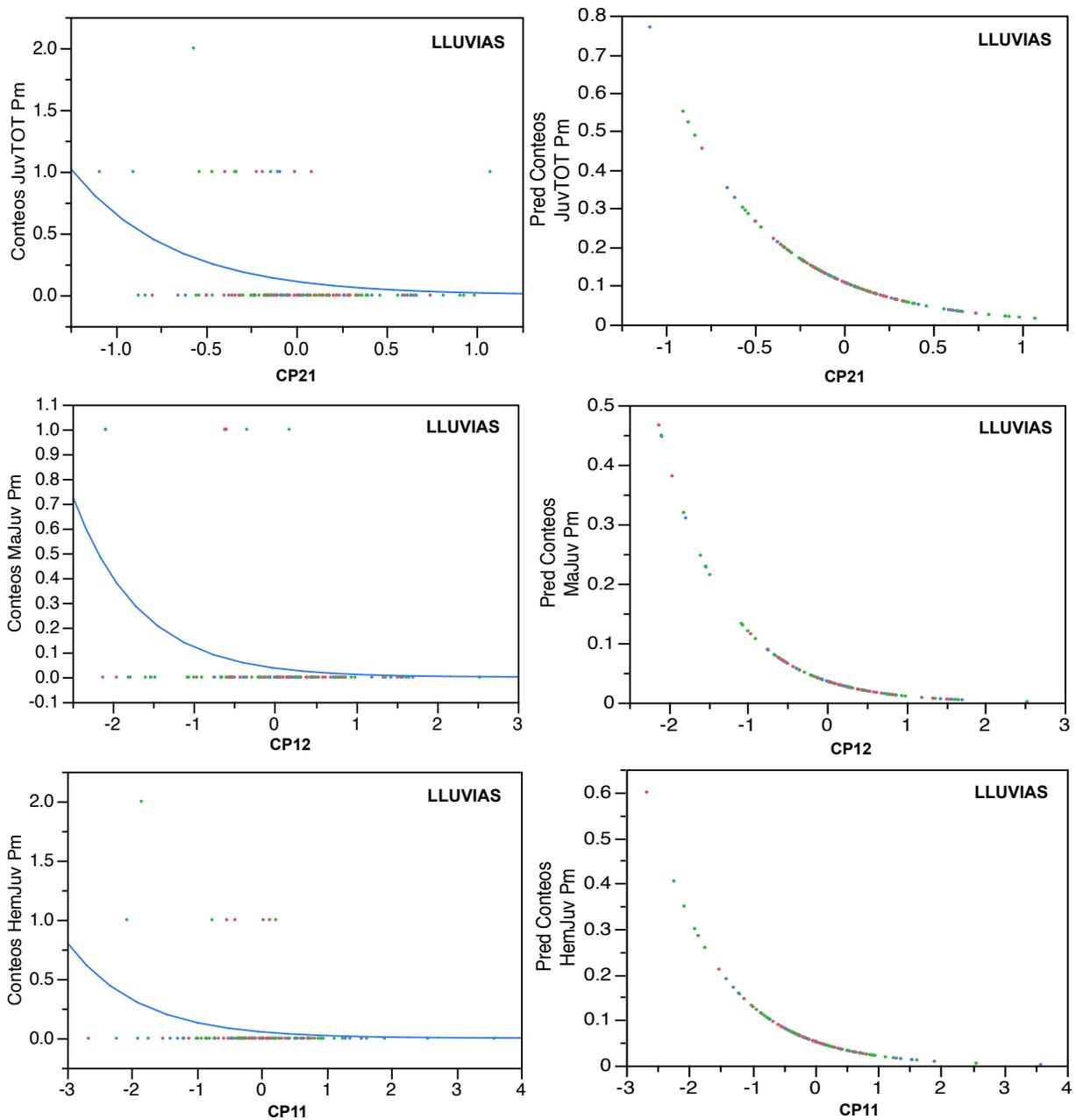


Figura 47. MLGs, obtenidos y esperados, para lluvias que mejor explican y predicen la presencia de individuos juveniles totales (JuvTOT) de *P. melanotis* en la zona de estudio; a la derecha se muestran los valores predichos con su CP respectivo. También, se muestran los MLGs para lluvias de los machos (MaJuv) y hembras juveniles (HemJuv) de *P. melanotis* en la zona de estudio con sus gráficas de los valores predichos a la derecha (gráficos donde el eje de "y" se menciona como "Pred Conteos") con los CP respectivos.

10. DISCUSIÓN

10.1. Breve análisis de la elección del microhábitat como escala espacial de evaluación y su dinámica temporal en la zona de estudio.

La heterogeneidad del hábitat es percibida y discriminada por los organismos de acuerdo al tamaño corporal que estos tengan, así como de su capacidad para desplazarse diariamente (Krohne y Burgin 1990, Smith y Smith 2001, Torre Corominas 2004, Traba *et al.* 2009, Begon *et al.* 2006, Oatway y Morris 2007, Tarjuelo Mostajo 2010). Por ejemplo, las dos especies de *Peromyscus* analizadas en esta tesis perciben la heterogeneidad del hábitat en una escala espacial distinta a la de un jaguar. Esa distinta percepción de la escala espacial por parte de ambas especies de *Peromyscus*, influyó en cómo se ubicaron en el espacio y, por ende, en cómo se relacionaron con la heterogeneidad del hábitat en el cuadrante de estudio.

En este sentido, se han reconocido dos escalas espaciales principales a las cuáles responde la distribución ecológica de los organismos: el macrohábitat y el microhábitat (Bowman *et al.* 2001, Smith y Smith 2001, Jorgensen 2004, Torre-Corominas 2004, Traba *et al.* 2009, Begon *et al.* 2006, Tarjuelo-Mostajo 2010). Morris (1984b, 1987), mencionó que la selección del espacio por parte de los micromamíferos está más relacionada con las características del macrohábitat (*e. g.*, tipos de vegetación como bosque de pino, pastizales, matorrales) que con las del microhábitat (*e. g.*, los tres tipos de calidad descritos en esta tesis; C1-C3). Sin embargo, como más adelante se argumenta, en este estudio se demuestra la importancia de los microhábitats en la dinámica de las dos especies de

Peromyscus analizadas. Es decir, se demuestra que las tres calidades del microhábitat en el cuadrante de estudio, están siendo percibidas, seleccionadas y utilizadas por las dos especies de ratones silvestres consideradas. Mohammadi (2010), menciona que los micromamíferos tienen la capacidad de percibir y responder a las características medioambientales y que esta selección sugiere que los animales perciben las diferencias entre las calidades de los microhábitats. Otros autores que han demostrado la importancia del microhábitat para los micromamíferos han sido; Price (1978), Wywiałowski (1987), Loeb (1999), Jorgensen (2004), Morales y Traba (2009) y Bowman *et al.* (2001), ellos, mencionan que el microhábitat resulta ser la escala espacial más adecuada para medir las variaciones ambientales con parámetros relacionados de manera directa con factores que intervienen en el compromiso evolutivo entre el refugio y el alimento de los micromamíferos.

Por otro lado, con respecto a los posibles cambios en la heterogeneidad del microhábitat, se corroboraron tanto dentro como entre las tres zonas de calidad de una época pluvial a otra. García (1988) y el SMA (2006), mencionan que la época de lluvias en el PNDL normalmente ocurre de mayo hasta septiembre con algunas lluvias muy escasas en octubre, mientras que la época de secas ocurre de enero hasta abril. Sin embargo, en el periodo en el que se realizó este estudio, el último mes de lluvias intensas ocurrió hasta diciembre del 2013 y nuestro muestreo del microhábitat para la época de secas comenzó en enero del 2014.

La razón por la cual las lluvias fuertes se extendieron hasta diciembre del 2013 fue que cuatro sistemas tropicales, dos de ellos de manera simultánea,

incursionaron en los últimos cuatro meses de ese año en el país, provocando que finalizará como el cuarto año más lluvioso desde 1941 y, por ende, como un año muy húmedo y con un comportamiento atípico en la precipitación (SMN 2013). Dada esa prolongación de las fuertes lluvias en el otoño-invierno 2013, no se esperaba que ocurrieran cambios considerables en la estructura de esas tres zonas de calidad del microhábitat durante las secas, ya que se contaba con que el medio mantendría sus condiciones ambientales y la estructura de la vegetación. Sin embargo, tanto los resultados cualitativos como cuantitativos, demostraron que si hubo un cambio significativo entre las secas y las lluvias en todas aquellas variables que tuvieron que ver con la estructura de la vegetación (*i. e.*, principalmente en la cobertura y presencia de la vegetación). Este resultado permite validar que la metodología propuesta y utilizada en esta tesis, fue lo suficientemente robusta para medir la heterogeneidad del hábitat, delimitar el microhábitat y detectar dentro del mismo, los cambios de calidad entre épocas pluviales.

10.2. Análisis de las capturas de los micromamíferos.

Por cuanto al muestreo, los 10 meses de captura-recaptura de micromamíferos resultaron adecuados para obtener suficiente número de capturas y probar las hipótesis de esta tesis, de acuerdo con Gurnell y Flowerdew (2006). Cabe recordar que las capturas-recapturas se iniciaron en octubre del 2013, de tal manera, que como las lluvias se extendieron hasta el mes de diciembre de ese año y el año 2013 fue atípico en la precipitación, se tuvo que considerar a los meses de octubre, noviembre y diciembre como representativos de la época de

lluvias, a pesar de que García (1988) y SMA (2006) no consideran estos meses como propiamente lluviosos en el PNDL.

En el sitio de muestreo se capturaron tres especies de ratones silvestres (*i. e.*, *Peromyscus difficilis*, *P. melanotis* y *Reithrodontomys megalotis*), así como musarañas del género *Sorex* sp. También se registró a la rata silvestre, *Neotoma mexicana*, por observación. Estas especies corresponden con algunas de las 11 especies de micromamíferos que Castro-Campillo *et al.* (2008) registraron en una localidad cercana a nuestra zona de estudio. Las otras especies que reportan Castro-Campillo *et al.* (2008) y SMA (2006), no se capturaron probablemente debido a otras razones entre las que se pueden mencionar las diferencias en el microhábitat y la perturbación ecológica que ha sufrido en los últimos años el parque, la cual, ha provocado la disminución de la diversidad de los micromamíferos. Con respecto a lo primero, se debe considerar que en este estudio solo se trabajó dentro de un tipo de vegetación (*i. e.*, coníferas y latifoliadas) de los siete tipos propuestos por SMA (2006) con base en Rzedowski (1978). Por lo que es posible encontrar a otras especies de micromamíferos en los otros tipos de vegetación en el PNDL. Finalmente, el muestreo de Castro-Campillo *et al.* (2008) se llevó a cabo con mayor intensidad desde 1995-2008 en un sitio más perturbado (zona de reforestación con *Pinus* sp., rodeado de un sotobosque de vegetación predominantemente secundaria).

Los dos *Peromyscus* fueron las especies más abundantes en el sitio de muestreo. La abundancia de los Peromiscinos sobre otras especies de micromamíferos, ya ha sido mencionada en otros estudios (Kaufman y Kaufman

1989, Castro-Campillo *et al.* 2008). El predominio de *P. difficilis* y de *P. melanotis* también es congruente con lo reportado por Navarro-Frías *et al.* (2007), ya que los Peromiscinos dominan la composición de micromamíferos en varias zonas aledañas al área de estudio, particularmente en aquellas cuya vegetación está formada por bosques de coníferas (*Pinus sp.*, *Abies sp.* *Pinus sp.*), sujetos a diferentes estados de conservación (Castro-Campillo *et al.* 2008). De hecho, tanto a los *Reithrodontomys* como al *Neotomodon* se les ha asociado más con áreas de pastizal (Chávez 2005, Rojas-Martínez *et al.* 2012). Asimismo, la baja captura de musarañas puede ser consecuencia del método de captura seleccionado en esta tesis (*i. e.*, trampas Sherman), ya que se ha reportado que resulta mucho más efectivo capturar este tipo de organismos con trampas de tipo Pitfall (Ramírez-Pulido *et al.* 1998).

Finalmente, dentro de los dos *Peromyscus*, *P. difficilis* fue más abundante que *P. melanotis*. Este predominio del ratón de las rocas puede significar que esta especie parece ser residente permanente y territorial en la zona de estudio, dado que desde el inicio (*i. e.*, octubre) hasta el final del muestreo (*i. e.*, julio), su abundancia siempre fue alta y continua. En cambio, aunque sí se capturó a *P. melanotis* en los inicios del muestreo, fue hasta el mes de enero que su abundancia comenzó a incrementar. Incluso, en el mes de julio la abundancia de *P. melanotis* fue más alta que la de *P. difficilis*. Por lo que, se considera a *P. melanotis* como una especie residente transitoria y oportunista, en función de la presencia y accesibilidad de los recursos como se discute más adelante. Además, el hecho de que *P. difficilis* fue recapturada con mayor constancia, en comparación con las bajas recapturas de *P. melanotis*, las cuales fueron más esporádicas,

soporta el argumento de que el ratón de las rocas es la especie residente permanente en la zona de estudio.

Un comportamiento muy similar en las capturas para ambas especies a lo largo del año fue descrito por Castro-Campillo *et al.* (2008) en el PNDL. De hecho, la mayor captura de *P. difficilis* sobre *P. melanotis*, específicamente en la época de secas, puede atribuirse a que la primera es una especie de mayor tamaño y con una tasa metabólica más lenta, lo cual le permitiría acumular mayor cantidad de lípidos que le permiten tolerar situaciones más restrictivas (*i. e.*, menor humedad, temperaturas más bajas y menor accesibilidad a alimentos vegetales) en esa época (Lidicker 1975, Vergara-Huerta 2009). Es decir, que las características fisiológicas de *P. difficilis* podrían estar permitiéndole mantenerse activa en la zona de muestreo.

En cambio, *P. melanotis*, por ser una especie más pequeña y con una tasa metabólica más rápida, puede acumular menos cantidad de grasa y, por lo tanto, ser más vulnerable a la secas y frías condiciones del invierno (Lidicker 1975, Vergara-Huerta 2009). En ese sentido, es probable que *P. melanotis* necesite estar buscando con mayor frecuencia alimentos y refugios, por lo que podría estar moviéndose a zonas con condiciones más benévolas (*e. g.*, otros microhábitats en tipos de vegetación o las propias madrigueras) y, en consecuencia, por ello es menos capturada durante la época seca y fría en el sitio de muestreo.

Ahora bien, cabe resaltar que en la época de secas se capturaron menos ratones de ambas especies que en la época de lluvias. Lo cual sugiere que la época de lluvias ofrece condiciones más idóneas para ofrecer mayor accesibilidad y calidad de los recursos (Morales-Medina 2010). Lo cual fomenta que exista

mayor dinámica en las actividades diarias de las especies y, por ende, mayor número de capturas en ellas (Gurnell y Flowerdew 2006).

En este estudio registramos mayor número de machos que hembras en ambas especies durante la época de secas. En las lluvias, *P. difficilis* mantuvo el mismo comportamiento que en las secas, mientras que *P. melanotis* mostró tener casi el mismo número de hembras que de machos. Se ha mencionado que en la mayoría de las especies del género *Peromyscus*, la proporción sexual está sesgada hacia los machos, debido a que estos se dispersan más y por ello son más propensos a ser capturados (Kaufman y Kaufman 1989). Por ejemplo, Scheibe (1984), estimó una media anual del tamaño en el ámbito hogareño, tanto de las hembras como de los machos de *Peromyscus truei*, resultando que los machos recorrían 0.48 ha y las hembras sólo 0.28 ha. Asimismo, Douglas (1969) también reportó que los machos de *Peromyscus truei* recorren anualmente mayor distancia que las hembras. Al respecto, en el sitio de estudio, como las lluvias provocan el reverdecimiento y los estados fenológicos más productivos de la vegetación, logrando con ello aumentar la accesibilidad a recursos alimenticios y a una cubierta vegetal densa que les permite a los ratones protegerse ante depredadores, ésta época resulta ser idónea para la reproducción (Vergara-Huerta 2009, Morales-Medina 2010, Peralta-Juárez 2015). A su vez, lo anterior podría estar incrementando el movimiento y número de machos, principalmente de *P. difficilis* en la zona de estudio en busca de hembras para aparearse (Ribble 2003).

El hecho particular de haber encontrado casi el mismo número de individuos de ambos sexos en *P. melanotis* durante la época de lluvias, puede deberse a que los adultos de ambos sexos están asociados de manera positiva,

tanto en secas como en lluvias, incluso más que los de *P. difficilis*. Es decir, la microdistribución de los machos y de las hembras es codependiente; de hecho, los patrones de microdistribución de ambos sexos son muy similares y muestran estar agregados en ambas épocas. Si a eso, le añadimos que en la época de lluvias se encontró mayor número de individuos de *P. melanotis* en estado reproductivo (tantos machos como hembras), entonces es muy probable que se estén creando parejas o grupos sociales y, por ende, la población tenga una proporción de individuos 1:1 en esa época como se discute más adelante.

Por otro lado, la mayor captura de adultos que de juveniles podría implicar que los últimos se arriesgan menos que los primeros a salir de sus madrigueras y, por ende, suelen ser atrapados con menor frecuencia (Lidicker 1975, Gaines y McClenaghan 1980, Mazurkiewicz 1991, Krebs y Davies 1993, Becerra-Jiménez 2003). Incluso, como los juveniles son los individuos con menos experiencia, la probabilidad de que sean depredados es mayor, por lo que su mortalidad también es mayor que la de los adultos (Wolff 1994, Norrdahl y Korpimäki 1995, Reid *et al.* 1995).

En el género *Peromyscus*, las especies de tamaño pequeño suelen ser destetadas entre los 20 y 25 días de haber nacido, mientras que las de tamaño estándar (40-50 *gr sensu* Layne 1968, Millar 1989), lo hacen entre los 18 y 28 días de haber nacido (Layne 1968, Millar 1989). Por eso, el hecho de haber registrado más juveniles en la época de lluvias, probablemente se deba a que en esa época ya ocurrió el destete en ambas especies. En el caso de *P. difficilis*, como su reproducción ocurre a mediados y finales de las secas (Altamirano-León 2001, Díaz-Porras 2003, Salame-Méndez *et al.* 2004, 2005 y 2008), y considerando el

tiempo que pasan las hembras de esta especie en gestación (de 22 a 26 días *sensu* Layne 1968, Millar 1989), así como el tiempo que transcurre del destete de los juveniles (Layne 1968, Millar 1989); entonces, la mayoría de los individuos juveniles capturados en el inicio y durante la época de lluvias son los que fueron concebidos en la época seca. Asimismo, también se observó un pequeño pico reproductivo de *P. difficilis* durante las lluvias: en los meses de mayo y julio, los cuales, son meses que pertenecen al verano en el PNDL (Salame-Méndez *et al.* 2004, 2005 y 2008, Castro-Campillo *et al.* 2008), lo que apoya por qué también en las lluvias capturamos juveniles de esa especie. En cambio, *P. melanotis* muestra sus mayores picos reproductivos durante las lluvias del verano (Salame-Méndez 2004 y 2008, Castro-Campillo *et al.* 2008), por lo que los juveniles capturados corresponden a los concebidos a finales de las secas y a principios de la época lluviosa.

En esta tesis, la época reproductiva más activa que se registró para *P. difficilis* coincidió con la parte media y a finales de las secas, aunque también se observaron hembras y machos con evidencias de encontrarse en estado reproductivo activo (H; lactantes, gestantes, alopecia, pezones desarrollados, M; testículos escrotados y desarrollados) en las lluvias. Por otro lado, se capturaron más machos y hembras de *P. melanotis* en estado reproductivo, durante las lluvias de primavera-verano. De hecho, la temporada reproductiva de las dos especies se desfasa aproximadamente un mes. Este mismo patrón de actividad reproductiva en el PNDL para ambas especies concuerda con lo reportado por Altamirano-León (2001), Díaz-Porras (2003), Salame-Méndez *et al.* (2004a, 2004b, 2005, 2008) y Vergara-Huerta (2009).

10.3. Patrones de microdistribución univariados, bivariados y su relación con el microhábitat.

En *P. difficilis*, el cambio del patrón agregado de la población hacia uno uniforme fue impuesto por los machos adultos en las distancias largas (*i. e.*, >19 m) dentro de la época de secas. En cambio, en las lluvias, el patrón uniforme fue más amplio que el agregado. Esa disminución hacia la uniformidad fue impuesta de la misma manera que en secas por los machos adultos, pero también por ambos sexos juveniles.

Por su parte, *P. melanotis* se agregó en todas las distancias analizadas durante la época de secas. Sin embargo, en las lluvias, cambió hacia un patrón uniforme a partir de 17 m de distancia, con la excepción de los machos juveniles y de los machos totales. Entre los últimos, como los machos juveniles se aglomeraron a distancias largas, esto produjo que el comportamiento de los machos totales de *P. melanotis* también fuese agregado a esas distancias.

Se ha mencionado que el patrón de agregación es la forma más común en que diferentes organismos ocupan su ambiente, mientras que la distribución uniforme es más rara en la naturaleza (Smith y Smith, 2001, Begon *et al.* 2006). La microdistribución agregada de casi todos los grupos analizados en los dos *Peromyscus* estudiados en ambas épocas, especialmente a distancias más cortas (<15 m), seguramente implica de manera general; la heterogeneidad en la ubicación de los recursos a una escala espacial muy fina, el riesgo de depredación, la posibilidad de apareamiento, áreas seguras para llevar a cabo la gestación y lactancia, así como interacciones entre los individuos tales como la competencia, territorialismo o formación de grupos sociales (Pielou 1977). Todas

esas interacciones en los dos *Peromyscus*, tanto con el medio ambiente como dentro y entre las especies, deben estar ocurriendo dentro de los microhábitats representados por distintas calidades a las cuales están respondiendo y, en consecuencia, es por ello que su distribución ecológica se muestra en forma de agregados (Ims 1995).

Por otra parte, la distribución uniforme presentada por los machos adultos y juveniles en ambas épocas de *P. difficilis*, así como por ambos sexos adultos y las hembras juveniles de *P. melanotis*, podría estar sugiriendo interacciones agresivas, como la competencia entre los individuos de las poblaciones (Pielou 1977, Sánchez-Cordero y Méndez 1996). De hecho, algo que se observó de manera común, es que la mayoría de los patrones de distribución uniforme ocurrieron con una intensidad mayor a distancias más allá de los 15 m, lo cual podría tener que ver con áreas específicas que son defendidas por los individuos de ambas especies. Por ejemplo, que exista territorialismo en los machos de ambas especies, hace que los individuos se alejen y se ubiquen equidistantemente en el espacio, de tal modo que donde ocurre un macho es menos probable que se instale otro (Gaines y McClenaghan 1980, Ims 1995, Sánchez-Cordero y Méndez 1996). Lo anterior, puede estar relacionado con la producción-secreción de andrógenos que pueden actuar como indicadores de territorialidad y como feromonas, en este sentido se ha demostrado que *P. difficilis* produce más andrógenos que *P. melanotis* en la misma área de confluencia (Salame-Méndez *et al.* 2008).

Como en la época de secas los machos adultos de *P. difficilis* se encuentran en estado reproductivo activo (datos observados en esta tesis), éstos

podrían estar peleando entre sí por conseguir el apareamiento con las hembras adultas y, por ende, se ubican de manera uniforme en el espacio, manteniendo territorios específicos (Ribble 2003). Esta misma explicación aplica para los patrones de distribución uniforme en los machos de *P. melanotis* durante la época de lluvias, ya que es cuando la especie muestra sus mayores picos reproductivos y los machos también se encuentran en busca de parejas para reproducirse, mostrando, por tanto, comportamientos territoriales. Además de que en ambas especies durante esta época del año es mayor la síntesis y concentración de andrógenos intratesticulares (Salame-Méndez *et al.* 2004a, 2004b, 2005).

Lo que resulta interesante, es que las hembras del ratón de orejas oscuras (*P. melanotis*), también presentan uniformidad a distancias largas, lo cual podría estar indicando un comportamiento similar al de los machos adultos de esta especie. Es decir, al estar reproductivamente más activas durante las lluvias, es posible que sea entonces cuando busquen territorios específicos adecuados que aseguren éxito en la futura gestación y crianza, así como para seleccionar machos para el apareamiento, lo cual produce que se ubiquen a distancias regulares entre sí (Lidicker 1975, Gaines y McClenaghan 1980, Morris 1984a, Smith y Smith 2001). Ahora bien, la uniformidad espacial dentro los juveniles de *P. melanotis* a esas mismas distancias largas que los adultos de ambos sexos de esa especie, sugiere que podrían pertenecer a camadas o grupos sociales distintos a las parejas de machos y hembras adultos que se forman para reproducirse en la época de lluvias, los cuales también se ubican de manera uniforme. De hecho, en este estudio se tienen indicios que sugieren que *P. melanotis* sea una especie que forma grupos sociales o que, al menos, es más gregaria que *P. difficilis*. Es decir,

P. melanotis es una especie en la que todos sus grupos analizados se asociaron positivamente (atracción) de manera muy significativa (e. g., machos con hembras) en ambas épocas. Así también, los juveniles ubicados de manera equidistante podrían ser la camada de familias o de grupos sociales distintos ubicados, a su vez, de manera uniforme o regular. Se ha visto que el comportamiento por marcar el territorio es muy evidente en los machos de varias especies del Género *Peromyscus* (Lidicker 1975, Gaines y McClenaghan 1980, Anderson 1982, Morris 1984a, Ims 1995).

Las explicaciones ecológicas generales mencionadas quedan fundamentadas estadísticamente con los resultados de los análisis de la K Bivariada de Ripley en donde se contrastan todos los grupos de ambas especies con cada una de las calidades del microhábitat, así como entre las características dentro y entre especies que se explican a continuación.

Patrones de asociación entre las calidades y P. difficilis en ambas épocas.-

El hecho de haber encontrado a *P. difficilis* más asociada con la C2 en la época de secas sugiere una interacción especial entre la especie y su entorno para asegurar la reproducción y por ende, la permanencia de la población. De hecho, es en esa época en donde la especie muestra sus picos reproductivos más altos, pero también es cuando la accesibilidad a los recursos es más escasa y las condiciones ambientales (temperatura y humedad) son más restrictivas. Por ende, los individuos de esta especie buscan obtener la mayor cantidad de recursos alimenticios posibles para obtener los nutrientes y la energía necesarios para todos los procesos que involucran la reproducción, así como sobrellevar las condiciones menos benévolas que implica la época seca (Pianka 1966, Holbrook

1978, Stapp 1997, Vergara-Huerta 2009). En ese contexto, los resultados demuestran que es la zona de C2, la que puede ofrecerles los recursos alimenticios y de refugio necesarios. Puesto que la C2 está conformada principalmente por vegetación herbácea, los ratones pueden obtener ítems alimentarios tales como tallos blandos, flores, hojas, semillas, néctar, polen, raíces e incluso fauna asociada a las plantas como insectos y posiblemente hongos (Morales-Medina 2010, Peralta-Juárez 2015). Del mismo modo, la alta cantidad de cobertura vegetal herbácea a distintas alturas en la C2 permite reducir la visibilidad desde lo alto por parte de sus depredadores aéreos, favoreciendo además, la existencia de refugios que proporcionan a los ratones de esta especie zonas seguras para desplazarse, forrajear y reproducirse (Stapp 1997).

La interpretación acerca de que *P. difficilis* busca muchos más recursos alimenticios, principalmente para sobrellevar el invierno y reproducirse en la época de secas, se apoya en los resultados de los respectivos MLGs. Es decir, la frecuencia de todos los grupos analizados para *P. difficilis* se explicó solo con el CP1, en el cual, las variables con los mayores puntajes representan la abundancia y cobertura de herbáceas, variables, las cuales dominan en la C2 y que, si bien implican accesibilidad a los recursos alimenticios principalmente, también facilitan resguardo ante depredadores y refugios (Stapp 1997). Esta interpretación, también puede reforzarse a partir del cambio en el metabolismo intermediario de *P. difficilis* referente a carbohidratos, lípidos y proteínas estacionalmente que observó Vergara-Huerta (2009).

Ahora bien, las hembras adultas rechazaron en su totalidad a la C1. Es muy posible que esa relación de repulsión sea fomentada por la condición reproductiva

de las hembras adultas, ya que como ellas necesitan obtener una alta cantidad de alimentos y refugios estables para sobrellevar la gestación y la lactancia (Morris 1984a, Ostfeld 1985, Ostfeld 1990, Mackin Rogalska *et al.* 1986, Longland y Price 1991), deben distribuirse en todas aquellas zonas que les puedan proporcionar de mejor manera esos recursos (Ostfeld 1990, Mackin Rogalska *et al.* 1986). Aunque la C1 puede ofrecerles refugios perdurables; es la que menos recursos alimenticios dispone y por lo tanto, las hembras adultas deben rechazarla y asociarse positivamente con la C2 y C3, las cuales, son las calidades que más les pueden brindar esos ítems alimenticios que principalmente necesitan cuando se encuentran reproductivas (Ostfeld 1990), así como de algunos refugios estables en la época de secas.

El hecho de haber encontrado únicamente machos adultos junto a juveniles en la zona de C1 durante las secas, sugiere que los machos adultos podrían estar implicados de alguna manera en la inversión parental con las crías. Los resultados indican que la distribución de los machos adultos y la de los juveniles es codependiente, mientras que entre los últimos y las hembras adultas hay rechazo, lo que sugiere que sí podría haber cuidados parentales por los machos adultos hacia los individuos jóvenes. Además, el hecho de que ambos machos usen de la misma manera la C1 (con atracción por ella a la misma distancia de 12 m), indica que efectivamente los juveniles se distribuyen casi de la misma forma que los machos adultos y que interaccionan más con ellos que con las hembras adultas en la época de secas.

Al respecto, se ha reportado en varios estudios de *Peromyscus*, llevados a cabo en laboratorio, que demuestran que los machos pueden tomar cuidado de las

crías si las hembras lo permiten (Horner 1947, Hartung y Dewsbury 1979, Krebs 1998, Ribble 2003). Ribble (2003), observó que los machos de *Peromyscus californicus* realizan cuidados parentales de sus crías debido a que así pueden aumentar el éxito reproductivo, ya que al aglomerarse con las crías dentro de las madrigueras, les pueden proporcionar calor para que sobrevivan, de tal manera que las crías pueden invertir la energía en su crecimiento en vez de hacerlo en la regulación térmica (König y Markl 1987). Así, mientras los machos de *P. californicus* contribuyen significativamente al crecimiento de los juveniles, las hembras pueden salir de sus madrigueras a forrajear (Ribble 2003). Esto también implica que, de alguna manera, se pueden estar creando vínculos afectivos más cercanos entre los machos adultos y los jóvenes (Ribble 2003).

Sin embargo, también se ha mencionado que los machos no realizan ninguna inversión parental, al margen del propio apareamiento; es decir, que las hembras son las que corren a cargo de los costos de la reproducción, en cuanto a la gestación y crianza de los juveniles en varias especies del género *Peromyscus* (Gaines y McClenaghan 1980, Ostfeld 1985, Mackin Rogalska *et al.* 1986, Xia y Millar 1986, Longland y Price 1991). Por lo que, esa asociación positiva específicamente de los machos juveniles con la C1, puede también ser debida a que como esa es la calidad que más refugios potenciales y estables les ofrece (*i. e.*, madrigueras, hojarasca y troncos grandes tirados en el suelo), los machos juveniles podrían estar ahí porque pueden refugiarse rápidamente ante la presencia de un depredador. Además de que, como son los que cuentan con menos experiencia en cuanto a la utilización del hábitat (Gaines y McClenaghan 1980), son los que se aventuran menos a recorrer distancias largas desde sus

madrigueras. Así, es más factible encontrarlos cerca de sus refugios en comparación con los adultos, quienes presentan ámbitos hogareños más amplios (Lidicker 1975, Gaines y McClenaghan 1980, Krebs y Davies 1993). Mientras que los machos adultos, además de estar en la C2, están en la C1, es porque son los que tienen ámbitos hogareños más grandes y, por ende, pueden ocupar más áreas, es decir, tienden a explorar y recorrer más el espacio que habitan en comparación con las hembras adultas o los juveniles (Lidicker 1975, Kaufman y Kaufman 1989, Scheibe 1984, Douglas 1969).

Una explicación alternativa más, es que los machos (adultos como juveniles) estén asociados a la calidad con menos recursos alimenticios (C1) debido a que fueron desplazados por otros machos (Wolff 1999) de la misma especie. De hecho, se ha observado que en algunas especies del género *Peromyscus*, los machos que se encuentran en estado reproductivo activo muestran comportamientos agresivos y territoriales con el fin de obtener hembras en estro (Wolff 1999, Lidicker 1975, Klopfer 1970). Así, como los machos están en busca de hembras para aparearse, las hembras representan un recurso para ellos, por lo que, la presencia y cantidad de machos se incrementa y, por ende, ocurre también un aumento en la densidad de la población (Fairbairn 1978, Chitty 1996, Krebs 1978, Gaines y McClenaghan 1980, De la Fuente-Alcántara 1992, Krebs y Davies 1993, Galindo Leal y Krebs 1997, Castro-Campillo *com. pers.* 2012). Ese aumento en la densidad de la población, acrecienta la competencia entre los individuos (Krebs 1978), lo que, a su vez, conduce a que los individuos muestren mayores niveles de agresividad por la utilización de los recursos y hembras para la reproducción (Fairbairn 1978), lo cual está relacionado con la producción de

andrógenos como indicadores de territorialidad (Salame-Méndez *et al.* 2005, 2008). Así, los individuos agresivos obligan a dispersarse a los que Gaines y McClenaghan (1980) llaman dispersores por saturación o subordinados sociales, quienes corresponden a individuos juveniles, machos viejos, individuos enfermos, parasitados, así como menos agresivos y que son fáciles de desplazar por los individuos saludables hacia los hábitats subóptimos (*i. e.*, hábitats con menor cantidad y calidad de recursos disponibles).

De hecho, en este estudio, observamos que enero y febrero (parte de las secas), fueron los meses en donde se presentó el mayor número de capturas de individuos de *P. difficilis*, por lo que, esos individuos desplazados podrían corresponder a esos machos asociados a la C1 que fueron dispersados por otros individuos desde las mejores calidades como consecuencia de un aumento en la densidad de la población de la especie en la zona (Krebs 1978, Boorman y Levitt 1980, Chitty 1996). Fairbairn (1978) menciona que el comportamiento agonista en machos de *Peromyscus maniculatus* se correlaciona significativamente con la condición reproductiva, el peso y el genotipo. Mientras que para Eisenberg (1962) y Healey (1967) la agresión y la dominancia están positivamente correlacionadas con el peso y la condición reproductiva. Sin embargo, se debe tomar esta explicación alternativa con cuidado, ya que en esta tesis no se identificó individualmente a cada uno de los ratones capturados, por lo cual, no se tiene certeza de que efectivamente esos machos asociados con la C1 fuesen subordinados sociales o de que los machos capturados en las mejores calidades en cuanto a recursos alimenticios (C2 y C3) eran los de mayor peso y con mayor nivel de agresividad. De hecho, por una parte, el marcaje que se usó fue sólo para

reconocer recapturas a nivel general, más que a individuos particulares y, por otra parte, al tener que usar dos balanzas (una granataria y una electrónica) para el pesado de los individuos, se decidió no analizar esos datos para evitar variaciones en los pesos de los individuos como efecto del instrumento de medición.

Finalmente, como hemos observado para la época de secas, aunque la mayoría de la población se asoció positivamente más a la C2 en secas, hubo machos adultos y juveniles que se agregaron con la C1 y hembras que se asociaron positivamente con la C3. Estos resultados son congruentes con las recapturas para esta especie en la época lluviosa, ya que efectivamente, casi solo recapturamos machos adultos y juveniles en la C1, así como fue en la C2 en donde los grupos analizados (*i. e.*, machos y hembras adultos y juveniles) se recapturaron más, mientras que en la C3, fueron las hembras adultas las más recapturadas. Esa sutil diferencia en como usan el espacio, tanto los machos como las hembras de *P. difficilis* en la época de secas, puede ser debido a que durante la época reproductiva, los machos y las hembras tienen diferentes requerimientos de hábitat (Morris 1984b).

A pesar de esas sutiles diferencias en la utilización del microhábitat por parte de ambos adultos de *P. difficilis*, los análisis de asociación entre los sexos demostraron que se asocian positivamente en la mayoría de las distancias analizadas. Esto indica que a pesar de que pueden llegar a utilizar el microhábitat de distinta forma, ambos sexos también pueden compartir las características del microhábitat en la zona de estudio, principalmente por cuanto a compartir la C2 y buscar parejas reproductivas durante las secas. Ahora bien, el hecho de que los adultos y juveniles estén asociados positivamente, sugiere cuidados parentales y

protección, principalmente por parte de los machos, así como su pertenencia a cierto grupo familiar en esa misma época.

En cambio, para la época de lluvias casi todas los grupos analizados en *P. difficilis* se asociaron positivamente con la C1, excepto por los juveniles totales y los machos juveniles; aunque estos últimos se agruparon significativamente con esa calidad a partir de los 12 m. Ese patrón de asociación en la época de lluvias puede deberse a que *P. difficilis* estaría siendo desplazada por *P. melanotis*, principalmente de la zona C2, en la cual puede encontrar y forrajear los mejores ítems alimenticios. Así, el desplazamiento desde la C2 puede ser resultado de una competencia entre ambas especies en la cual, *P. melanotis* es la que logra explotar y aprovechar de mejor manera esa calidad. Mayores detalles sobre esta competencia interespecífica se mencionan más adelante. Ahora bien, los análisis de asociación realizados aquí, no indican que *P. difficilis* no pueda estar utilizando las zona de C2 durante las lluvias, sino que el uso de esa calidad por parte de esta especie se vio significativamente disminuido; es decir, sí hay probabilidad de encontrar individuos de *P. difficilis* en la C2, pero con una menor frecuencia que durante las secas.

A pesar de que *P. difficilis* se asoció negativamente con la C2, tiene la ventaja de ser la especie residente más estable y, por lo tanto, podría tener de alguna manera un mayor conocimiento en el uso del microhábitat en la zona de estudio, por lo que es capaz de percibir que la C1 también puede ofrecerles refugios estables o temporales como son los troncos tirados en el suelo, así como la presencia de madrigueras. Incluso, existe la posibilidad de que la gran cantidad de hojarasca presente en la C1 esté siendo utilizada por la especie como un

refugio que les ofrezca protección contra los depredadores (Mohammadi 2010). Es decir, como el color del pelaje de los ratones, principalmente de los adultos, se confunde (mimetiza) con el color de la hojarasca, los ratones podrían no estar siendo detectados por los depredadores (Morris 1987, Morris 2003, Dalmagro y Vieira 2005, Silva *et al.* 2005, Tabeni *et al.* 2007, Traba *et al.* 2009, Tarjuelo-Mostajo 2010, Mohammadi 2010) y, por lo tanto, muestran afinidad por esa zona de calidad. Otra ventaja de la zona con más hojarasca es la presencia de hongos, cuyo contenido proteico es alto (Peralta-Juárez *com. pers.* 2014). Además, las características estructurales que la C1 dispone son las que posiblemente pueden resguardar mejor a los ratones silvestres de las lluvias intensas en la zona de estudio. De tal manera, que *P. difficilis* podría estar reconociendo más que *P. melanotis*, esas cualidades que la C1 ofrece.

Los MLGs, apoyan la idea de que *P. difficilis* se relacionó con la C1 en las lluvias, debido a que requiere de los elementos fijos presentes en esa calidad, específicamente de troncos y presencia de madrigueras; es decir, variables implicadas con el refugio y protección contra depredadores. En ese sentido, se ha mencionado que *P. difficilis* es una especie que está mucho más asociada a rocas grandes (Bowers y Smith 1979, Galindo-Leal y Krebs 1997, Bowers 1988) e, incluso, esta asociación les ha conferido el nombre de “ratón de las rocas”. En el sitio de estudio, la presencia de rocas fue muy escasa; de hecho, solo se encontraron piedras de menos de 50 cm de largo y con poca frecuencia. Así que la gran cantidad de troncos mayores a 2 m en el suelo en la C1, deben ser los elementos del microhábitat que sustituyen a las rocas grandes con las que más se

ha asociado a *P. difficilis* (Galindo-Leal y Krebs 1997) y de ahí su relación con ese microhábitat.

Además, cabe mencionar que los árboles y arbustos de más de 3 m de altura presentes en el cuadrante, se encontraban con más frecuencia en la C1. De hecho, la gran cantidad de árboles y arbustos en la C1 componían un dosel casi completamente cubierto que daba sombra desde lo alto, lo que a su vez, reducía el número de plantas de menor altura en el sotobosque y una mayor superficie de materia orgánica muerta y suelo desnudo. En relación con esto, se ha visto que *P. difficilis* muestra hábitos semiarborícolas (Domínguez-Castellanos *et al.* 2007), por lo que podría estar buscando ítems alimenticios, como frutos o semillas sobre los árboles, o bien podría estarlos utilizando junto con los arbustos como áreas de traslado a otro tipo de microhábitats en donde puedan encontrar recursos alimenticios y forrajear por mayor tiempo, así como zonas en donde la competencia resulte menos intensa (Sadleir 1969, Luque-Larena *et al.* 2002). Además, los árboles y arbustos grandes, pueden representar por sí mismos áreas para refugio temporal; en los primeros también madrigueras en sus huecos y entre sus raíces.

Ahora bien, la mayoría de los grupos, especialmente los machos de *P. difficilis*, también se agregaron con la C3 en lluvias. Inclusive, fue con esta calidad por la que tuvieron mayor atracción (ligeramente más que con la C1), excepto cuando se consideró a las hembras de todas las categorías analizadas (*i. e.*, totales, adultas y juveniles), quienes solo se agregaron con la C1. De tal modo, que podemos constatar que en las lluvias, a diferencia con las secas, los machos adultos y juveniles de *P. difficilis* utilizaron las mejores calidades del microhábitat

en términos de áreas que pueden ofrecerles alimentos, mientras que las hembras adultas y juveniles se restringieron a utilizar la C1, la cual dispone de menos recursos alimentarios, pero de mayores opciones para refugiarse y para formar madrigueras. Estos resultados no concuerdan con lo mencionado por Smith (1980), quien propuso que las diferencias en el uso del hábitat entre sexos son adaptativas en los *Peromyscus* y que las hembras seleccionan zonas de alta calidad en términos de microhábitats que les ofrezcan mayores recursos alimenticios. Sin embargo, Morris (1984b), en su trabajo observó que los machos de *Peromyscus leucopus* ocuparon los hábitats de mayor calidad, mientras que las hembras utilizaron los hábitats de menor calidad. La explicación que él da es que los ámbitos hogareños pequeños de las hembras pueden ser más una restricción ocasionada por la época reproductiva que una adaptación para tener ámbitos hogareños más cortos, debido a que como están preñadas o cuidando a sus crías, ellas no pueden buscar y forrajear con más tiempo y seguridad en hábitats ricos en recursos. Mientras que los machos, aunque también requieren de sitios para resguardarse, sus responsabilidades parentales insignificantes o menores en las lluvias, les permiten una mayor libertad, tiempo y oportunidad de buscar y seleccionar microhábitats en función de los niveles de recursos o la disponibilidad de hembras para el apareamiento (M' Closkey 1975, Morris 1984b, Morris y MacEachern 2010). Por lo tanto, lo anterior sería una explicación por que las hembras en la época lluviosa solo se asociaron positivamente con la C1.

Por otro lado, como en las lluvias hubo un incremento en la población de ambas especies, pero más en la de *P. melanotis*, la accesibilidad de los micromamíferos como posibles presas para los depredadores también aumentó.

Una mayor presencia de depredadores sería una razón por la cual las hembras y los juveniles de *P. difficilis* se asociaran más con la calidad que más refugios potenciales y estables presentó (Wolff 1994), la cual fue la C1. Asimismo, como ya se ha mencionado, se ha registrado que los machos de *Peromyscus* tienden a tener hábitos hogareños más grandes que las hembras (Bowers 1988, Wolff 1994, Luque-Larena *et al.* 2002).

En resumen, *P. difficilis* en la época lluviosa se agrupó más con la C1 y la C3, o solo con alguna de las dos, como población. Lo que es congruente con el número de recapturas que hubo en cada calidad del microhábitat, ya que la mayoría de los grupos analizados (*i. e.*, machos y hembras tanto adultos como juveniles), se recapturaron más en esas dos calidades antes mencionadas.

Por otra parte, los resultados de lluvias arrojan evidencia de que es posible que ambos adultos realicen cuidados parentales de los juveniles, dado que tanto en el análisis de asociación de adultos totales vs. juveniles totales, así como en los de ambos sexos adultos vs. ambos sexos juveniles se observó atracción en casi todas las distancias analizadas. Sin embargo, los machos juveniles tienden a estar más asociados con los machos adultos que con las hembras adultas, mientras que en el caso de las hembras juveniles ocurre el patrón contrario, es decir, tienden asociarse más con las hembras adultas que con los machos adultos. Ahora bien, en el análisis de asociación entre machos vs. hembras adultas se encontró un cambio de secas a lluvias, el cual, mostró que en las primeras estuvieron más agregados que en las segundas; de hecho, ahí se rechazaron a varias distancias analizadas. Lo anterior, sugiere que ambos sexos pueden entremezclarse, pero sin llegar a formar grupos sociales y el rechazo también indica que hay una cierta

distancia de intolerancia, la cual no les permite ser una especie completamente gregaria. Es posible que esas asociaciones positivas de *P. difficilis*, están ocurriendo principalmente por la necesidad de los machos de estar cercanos a las hembras y así encontrar una pareja reproductora (en estro), mientras que las crías que devienen del emparejamiento encuentran protección y un posible cuidado parental ampliado (Sadleir 1969, Lidicker 1975, Gaines y McClenaghan 1980) en esta especie tanto por los machos como por las hembras.

Finalmente, las diferencias intersexuales en el uso del microhábitat, durante las lluvias, pueden representar una manera de repartir los recursos en el microhábitat entre los machos y hembras de *P. difficilis*. En ese sentido, las características de cada microhábitat individual también influyen en las estrategias intraespecíficas para la partición de los recursos (Morris y MacEachern 2010). En consecuencia, el uso diferencial de cada microhábitat en nuestra zona de estudio, a lo largo del año, por ambos sexos de *P. difficilis*, parece estar en función del estado reproductivo, las condiciones ambientales (Morris y MacEachern 2010, Luque-Larena *et al.* 2002) y de la interacción con los individuos de *P. melanotis*, como se discute más adelante en la sección sobre *P. melanotis*. Esto, es consistente con la hipótesis de Bowers y Smith (1979), quienes mencionaron que la separación en el uso del espacio por los sexos está relacionada con la heterogeneidad del hábitat y las interacciones entre especies.

Patrones de asociación entre las calidades y P. melanotis en ambas épocas.-

Aunque *Peromyscus melanotis* también se capturó-recapturó y por ende, se agregó positivamente con la C2 en la época de secas, fue con la C3 en donde ocurrió la mayor intensidad de atracción. El hecho de haber encontrado a *P.*

melanotis más asociada positivamente a la C3 sugiere que la especie se encuentra principalmente en busca de refugios, dado que la gran cantidad de arbustos a distintas alturas facilitan una zona segura para forrajear y refugiarse ante sus depredadores. De hecho, como en secas muchos arbustos han perdido sus hojas, sus ramas secas se entrelazan formando enramados que podrían impedir el paso de muchos depredadores terrestres y aéreos. Esto representa más oportunidades para los ratones de esta especie de escabullirse dentro de esas zonas (Sadleir 1969, Taraborelli 2001, Mohammadi 2010), ya que por su tamaño pequeño, pueden desplazarse con facilidad entre las ramas y, por ende, también forrajear por mayor tiempo y con más seguridad (Thompson 1982, Kotler *et al.* 1991, Taraborelli 2001, Mohammadi 2010). Se ha observado que existe una preferencia en *P. maniculatus*, especie parental de *P. melanotis* y con tamaño similar (Hall 1981, Carleton 1989, Chirhart *et al.* 2005), por zonas con una estructura de vegetación a baja altura y más cerrada que les favorecen una menor detectabilidad por parte de los depredadores, siendo por ello más afín a la cobertura ocasionada por grandes arbustos (Thompson 1982, Kotler *et al.* 1991, Stapp y Van Horne 1997). Esta tendencia también se observa en otros géneros de pequeños ratones. Por ejemplo, Tarjuelo-Mostajo (2010) estudió a *Mus spretus* y observó que esta especie que es también de tamaño similar al de *P. melanotis*, preferentemente eligió los microhábitats con mayor vegetación arbustiva que otros tipos de vegetación.

La asociación positiva de *P. melanotis*, en segunda importancia, con la zona C2 en las secas, indica que está tratando de aprovechar la zona con mayor acceso a recursos alimentarios que le proporcionen los nutrientes necesarios

(Vergara-Huerta 2009) para sobrellevar la época más fría y seca en el PNDL. Además, con ello podría estar preparándose fisiológicamente para su actividad reproductiva que ocurre en las lluvias estivales (Salame-Méndez *et al.* 2004). Es decir, *P. melanotis* es una especie de tamaño pequeño y, por ello, con un metabolismo acelerado (Lidicker 1975, Vergara-Huerta 2009) que la obliga a situarse mucho más cerca de zonas en donde el riesgo de depredación sea bajo para poder forrajear por mayor tiempo y para aprovechar así los alimentos de mejor manera. El MLG para la época de secas de esta especie, confirma que en esta época *P. melanotis* está más relacionada con variables que están más implicadas en proporcionarle refugios temporales y estables, así como recursos alimenticios (*i. e.*, CP2, secas). De hecho, los puntajes más altos en ese componente corresponden a variables que exactamente conforman la zona de C3. En ese mismo componente, entre más disminuyen los valores de los puntajes o cargas, se corresponden con variables relacionadas a recursos alimenticios potenciales, los cuales se encuentran más en la C2.

En cambio, durante la época de lluvias todos los grupos de *P. melanotis* rechazaron a la C1 y se asociaron positivamente más con la C2, aunque también tuvieron una ligera tendencia de agregación con la C3, de hecho, al analizar en cuales calidades recapturamos a *P. melanotis* en esta misma época, observamos que ocurrió el mismo patrón de los análisis de asociación, es decir, se recapturaron muy pocos individuos en la C1, concentrándose la mayoría de las recapturas en la C2 y ligeramente en la C3. Es posible entonces, que ahora en las lluvias *P. melanotis* busque explotar los mejores recursos alimenticios, los cuales los encuentra en el microhábitat C2. Resulta lógico que esta especie se asocie con

está calidad, ya que al estar en su época reproductiva, busca los alimentos para obtener los nutrimentos necesarios para llevar a cabo la búsqueda y competencia por la pareja, así como la gestación, lactancia y crianza de reclutas poblacionales (Stapp 1997). Además, como en segundo término también se asoció con la C3, esto sugiere que también es atraída por ese microhábitat que también puede ofrecerle protección ante depredadores, además de alimentos.

Los MLGs para esta especie en la época de lluvias, soportan que los grupos de *P. melanotis* están más relacionadas con las variables más implicadas en proporcionarle recursos alimenticios y en segundo término, protección ante depredadores (*i. e.*, CP1, CP8, CP9, CP11, CP12, CP19, CP21 para lluvias). Esa combinación de variables resultante de cada uno de los MLGs para los grupos de *P. melanotis* corresponde exactamente con las características estructurales que se presentan en primera instancia en la C2 y en segundo término en la C3. El estudio de Holbrook (1978) sobre el ratón de cola y extremidades cortas *Peromyscus maniculatus* (especie parental de *P. melanotis* con tamaño similar), reveló que utiliza casi exclusivamente los recursos a nivel del suelo, mientras que especies con cola larga exhiben al menos algún grado de ser arborícolas, como es el caso de *P. difficilis*.

En cuanto a los análisis de asociación entre los grupos de *P. melanotis*, los machos y hembras, tanto adultos como totales, así como entre los adultos y los juveniles, se asociaron positivamente de manera significativa en todas las distancias analizadas con una intensidad más clara y mayor que los de *P. difficilis*, tanto en las secas como en las lluvias. Estos resultados, sugieren que *P. melanotis* podría ser una especie que forma grupos y familias sociales. Incluso, el

hecho de observar que los machos y hembras adultas siempre se capturaron y se asociaron juntos, sugiere la posibilidad de que esta especie presente monogamia. Esto contrasta con *P. difficilis*, en la cual es posible que la atracción esté impuesta por la condición reproductiva de los individuos.

Se han documentado tanto el comportamiento espacial como paternal en *P. maniculatus* y se ha observado que puede llegar a ser una especie gregaria en la que ambos sexos pueden desarrollar cuidados parentales con los individuos jóvenes (Hartung y Dewsbury 1979, Yoh-Tov 1991, Ribble 2003). Asimismo, se ha visto en varias poblaciones estudiadas, que la especie ha tendido a ser socialmente monógama (Hartung y Dewsbury 1979, Horner 1947, Howard 1949, Wolff y Cicirello 1991, Ribble y Millar 1996, Wolff 1999, Ribble 2003).

A lo largo de esta discusión se ha visto que desde el inicio de las secas, *P. melanotis* se asoció primordialmente con la C3 y conforme las lluvias se aproximaron, la especie fue incrementando su tamaño poblacional y, por ende, también aumentó el tamaño del área que utilizó dentro de la zona de estudio. Al comportarse como una especie oportunista y fluctuante espacialmente, *P. melanotis* provoca que la especie residente más estable (*i. e.*, *P. difficilis*) responda a ese comportamiento y, por ende, también cambie la manera en como usa el espacio a lo largo del año, principalmente que no se mantenga ni use de la misma manera la C2.

Con los mapas del comportamiento de las capturas mes por mes de ambas especies (no presentadas), se pone en evidencia que conforme van aumentando los individuos de *P. melanotis*, disminuyen los de *P. difficilis*. De hecho, se logra una clara imagen de cómo se da el cambio y el desplazamiento de *P. difficilis*, la

cual va casi desocupando la C2 y se establece más en las zonas C1 y C3 durante las lluvias, como consecuencia de que *P. melanotis* la desplaza principalmente de la C2, conforme esa calidad, y su recursos, aumentan.

El desplazamiento en su mayoría de la C2 y el uso compartido de la C3, produce una sincronización excluyente por la utilización de los recursos a lo largo del año. Por lo tanto, durante las secas, *P. difficilis* ocupa de manera más evidente la calidad que ocupa *P. melanotis* durante las lluvias, mientras que ésta última ocupa durante las secas de manera más evidente la calidad que *P. difficilis* ocupa en las lluvias (esto se aprecia en las Figs. 16, 18, 20 y 22). Brown y Kurzius (1989), demostraron que la distribución de las especies es altamente individual y que la posibilidad de coevolución entre las especies es bastante limitada. De tal modo, que esa sincronización y coexistencia en el uso del microhábitat por estos micromamíferos es muy probablemente propiciada por la competencia por los recursos alimenticios y por el espacio en ambas épocas (Schoener 1974, M'Closkey y Fieldwick 1975, Brown y Kurzius 1989). Así, ambas especies usan los recursos y el espacio, dependiendo de las necesidades biológicas, fisiológicas y reproductivas que tenga cada una a lo largo del año. Parren y Capen (1985), en su estudio sobre poblaciones simpátricas de *Peromyscus maniculatus* y *Peromyscus leucopus*, en un bosque templado del suroeste de Vermont, registraron evidencias de que las especies pueden coexistir ampliamente debido a las diferencias que tienen en la utilización de los distintos tipos de microhábitats tanto a nivel espacial como temporal (secas/lluvias). Una conclusión similar la encontró Garman *et al.* (1994), con las mismas especies simpátricas en una Isla en Maine.

Los resultados de la K bivariada de Ripley en los grupos entre las especies apoyan la posible competencia en las dos especies entre épocas, ya que se rechazaron en casi todas las distancias analizadas en cualquiera de las épocas. Aunque, se debe mencionar que en la época lluviosa, ambas especies mostraron tener patrones de asociaciones positivas en algunas distancias. Estos resultados se explican principalmente porque deben estar compartiendo la C3, mientras que la repulsión entre las dos especies es fomentada principalmente por la competencia por la C2. Ahora bien, los patrones de rechazo fueron más intensos y evidentes en la época de secas cuando las condiciones ambientales son más restrictivas que en las lluvias y, por ende, la cantidad y accesibilidad a los recursos es más restringida; de hecho, las zonas C2 y C3 están muy fragmentadas por la C1. En consecuencia, las dos especies tienen que competir más para obtener los recursos necesarios para sobrevivir (Schoener 1974, Holbrook 1978). Holbrook (1978) menciona que la competencia por los recursos alimenticios puede ser más severa durante los meses de invierno en los microhábitats, cuando la accesibilidad de los alimentos es indudablemente más reducida, aunado a que deben competir por consumir ítems alimenticios que les proporcionen los nutrientes necesarios para lograr su homeostasis metabólica (*i. e.*, gasto energético para compensar su temperatura corporal) durante otoño-invierno (Vergara-Huerta 2009). Mientras que en lluvias como hay una mayor cantidad y accesibilidad de recursos alimenticios (Morales-Medina 2010), los ratones de ambas especies pueden compartir más el uso de las calidades del microhábitat que en la época seca (Holbrook 1978). Lo que explicaría claramente por que ambas especies puedan ocupar y compartir más la C3 en la época de lluvias.

Una explicación complementaria sobre por qué donde van ocurriendo los individuos de *P. difficilis*, disminuyen los de *P. melanotis* y viceversa, podría ser que ambas especies puedan estar marcando sus territorios con sendas de feromonas especie-específicas, a través de la orina y de sus heces, así como por otras secreciones corporales (Brennan y Zufall 2006). Esto podría ocurrir principalmente en las épocas en donde las especies muestran sus picos reproductivos más altos. Ya que la producción y secreción de feromonas puede ser regulada por la testosterona (Kakuma *et al.* 2007), de hecho, se ha visto que ese andrógeno y algunos otros metabolitos, pueden actuar como feromonas (Baker *et al.* 2004, Brennan y Keverne 2004, Kakuma *et al.* 2007). Aunado a que *P. difficilis* produce más testosterona que *P. melanotis* (Salame-Méndez *et al.* 2008). De tal manera que como la época reproductiva está ligada al aumento de la testosterona en los machos (Salame-Méndez *et al.* 2008), estos podrían estar marcando las determinadas calidades del microhábitat que ocupan en cada época para evitar así la competencia interespecifica (Salame-Méndez *et al.* 2008). De modo que al sincronizarse y compartir de una época a otra la C2, con base en los recursos accesibles y la actividad reproductiva, las especies podrían forrajear y explotar los recursos de esa calidad por mayor tiempo.

Finalmente, las variaciones en la abundancia de las dos poblaciones de *Peromyscus* dentro de las distintas calidades, reflejan la variabilidad espacial y temporal de los sitios de forrajeo y refugio (Schoener 1974, Stapp 1997), de tal manera, que los resultados de este estudio confirman que los ratones de las rocas (*Peromyscus difficilis*) y de orejas oscuras (*Peromyscus melanotis*) son capaces de detectar las diferencias en la heterogeneidad del hábitat a pequeñas escalas,

siendo también capaces de modificar su patrón de selección del microhábitat en función de la época en la que se encuentren, de la calidad del mismo, de la competencia interespecifica, de la capacidad que tiene cada especie para explotar los recursos y de sus ciclos reproductivos (Tarjuelo-Mostajo 2010).

11. CONCLUSIONES

1.- Se determinó la heterogeneidad de la zona de estudio, reconociendo tres tipos de calidad del microhábitat, los cuales por sí mismos constituyen tres microambientes distintos en donde predominan combinaciones de variables ambientales que destacan sus funciones (recursos alimentarios, refugio, zonas para crianza, zonas de paso). Asimismo, se demostró que esas tres calidades cambiaron cualitativa y cuantitativamente de manera significativa de una época pluvial a otra (C1-C3). Esos cambios temporales en las condiciones ambientales (lluvias/secas), afectaron y fueron determinantes en los patrones de microdistribución de las especies de *Peromyscus* a lo largo del año.

2.- En general, los patrones de microdistribución univariados indican que *P. difficilis* se agrega, pero también muestra distribución uniforme en ambas épocas, conforme aumenta la distancia. No obstante, estos patrones varían de acuerdo al sexo, edad y condición reproductiva, siendo que las hembras tienden a diferir de los machos. En cambio, aunque *P. melanotis* muestra también un patrón uniforme, especialmente en la época lluviosa, es una especie que tiende a estar más agregada que el ratón de las rocas. De hecho, el comportamiento de todos los patrones univariados de microdistribución, de los grupos analizados para esta especie, son similares.

3.- Como población, *P. difficilis* tiende a asociarse más con un tipo de calidad del microhábitat, dependiendo de la época pluvial. Sin embargo, el uso de las calidades del microhábitat cambia ligeramente cuando se consideran a los sexos, adultos, y reproductivos dentro de cada época. Además, el uso de las calidades por parte de la especie no se mantiene de una época a otra; es decir, mientras que en las secas tienden como población a estar más en la C2, durante las lluvias la rechazan y, en cambio, se asocian positivamente más con la C3 y la C1.

4.- Los grupos analizados de *P. melanotis* tienden a asociarse más con un tipo de calidad del microhábitat dependiendo de la época pluvial. Sin embargo, el uso de las calidades del microhábitat no cambia cuando se analizan los grupos dentro de cada época. No obstante, el uso del espacio por la especie también cambió de una época a otra, es decir, mientras que en secas la población solo se agregó con la C3, en lluvias lo hizo con la C2 y con la C3. Cabe mencionar que *P. melanotis* rechazó a la C1 en ambas épocas pluviales.

5.- Los machos juveniles de *P. difficilis* se asociaron positivamente más con los machos adultos y reproductivos que con las hembras adultas y reproductivas, mientras que las hembras juveniles se relacionan más con las adultas y reproductivas que con los machos y reproductivos. Al considerar a los adultos y juveniles totales, su distribución resulta ser codependiente, lo que sugiere un posible cuidado parental proporcionado por uno de los padres. Además, el hecho de que tanto machos como hembras hayan mostrado asociación positiva en ambas épocas, pero también rechazo a ciertas distancias, nos indica que hay un espacio territorial mínimo que debe ser mantenido.

6.- Como todos los grupos de *P. melanotis* mostraron asociarse positivamente entre sí en ambas épocas, esto sugiere que se trata de una especie muy gregaria (más que *P. difficilis*), la cual forma grupos o familias sociales, en los cuales, los cuidados parentales son muy estrechos y corren a cargo de ambos progenitores.

7.- Se observó que existe una competencia excluyente entre las dos especies, principalmente por cuanto a explotar la C2 del microhábitat. Los cambios que se dan en la extensión y continuidad de la C2 cuando pasa de estar fragmentada en las secas a ser más extensa y continua en las lluvias, ha producido una sincronización temporal en el uso de los recursos por ambos *Peromyscus* en la zona de estudio del PNDL. Esta zona proporciona tanto diversidad de recursos alimentarios como refugio y zonas de paso para protegerse ante depredadores.

8.- Esa exclusión espacio-temporal en el microhábitat, también está acompañada por el desplazamiento temporal, aproximadamente de un mes, de los picos reproductivos entre las especies.

9.- En *P. difficilis*, las variables que parecen influir más en la distribución de las hembras son la accesibilidad a refugio y a recursos alimentarios cercanos, mientras que en los machos, se suma la accesibilidad a las hembras reproductivas, de tal manera, que así logran disponer de los distintos tipos de calidad de manera amplia. En general, esta especie se comportó como residente estable. Por su parte, en *P. melanotis*, ambos sexos prefieren aquellas zonas que garanticen la accesibilidad de diversidad alimentaria y zonas en las que puedan escapar fácilmente de sus depredadores. Asimismo, esta especie se comportó de manera más oportunista como residente transitoria.

10.- Estas evidencias contestan las preguntas planteadas y permiten refutar las tres hipótesis propuestas. Es decir, la heterogeneidad del microhábitat y sus cambios espacio-temporales, afectan la distribución de los micromamíferos analizados. Esta microdistribución depende tanto del sexo como de la edad y el estado reproductivo, específicamente en *P. difficilis*, mientras que en *P. melanotis* la variación entre los grupos analizados se da en la intensidad de asociación con cada zona. Por cuanto a la tercera hipótesis, si bien los datos obtenidos no permiten comprobar que los animales más jóvenes son desplazados por los adultos hacia zonas de menor calidad, sí muestran que ellos permanecen cercanos en las zonas que les garantizan su sobrevivencia, dependiendo de la época pluvial y el estado reproductivo de cada especie.

11.- Se sugiere que la información generada en esta tesis sea tomada en cuenta a la hora de encaminar estudios que tengan que ver con la distribución ecológica de las especies analizadas y su relación con el hábitat, así como en cualquier iniciativa para establecer planes sólidos de manejo y conservación de bosques templados en las condiciones en las que se encuentra el ANP suburbana PNDL.

12. LITERATURA CITADA

- Alcántara S. 1991. Geographical variation in body size of the Wood Mouse *Apodemus sylvaticus*. *Mammal Review* 21:143-150.
- Altamirano-León L M. 2001. Evaluación interanual del contenido de testosterona en testículos del ratón de orejas oscuras (*Peromyscus melanotis*) de diferente edad. Tesis de Maestría no publicada. Maestría en Biología de la Reproducción Animal. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México, D. F. 53 pp.
- Anderson S D. 1982. Comparative population ecology of *Peromyscus mexicanus* in a Costa Rican wet forest. Unpublished Ph. D. thesis. University of Southern California, Los Angeles, CA, USA. 254 pp.
- Andrade-Herrera M. 2011. Evaluación del efecto de la contaminación atmosférica en dos especies del género *Peromyscus* (Rodentia: Muridae) que cohabitan en el Parque Nacional Desierto de los Leones. Tesis no publicada. Maestría en Biología. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México. 108 pp.
- Baker T C, S A Ochieng, A A Cossé, S G Lee, J L Todd, C Quero, N J Vickers. 2004. A comparison of responses from olfactory receptor neurons of *Heliothis subflexa* and *Heliothis virescens* to components of their sex pheromone. *Journal of Comparative Physiology A* 190:155-165.
- Bartlett M S. 1954. A note on multiplying factors for various chi-squared approximations. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B* 16:296-298.
- Barrett G W y J D Peles. 1999. Small mammals Ecology. A landscape perspective. Pp 1-8. In *Landscape Ecology of Small Mammals*. (G.W. Barrett y J.D. Peles, eds.). Springer. NY, USA. 103 pp.
- Becerra-Jiménez C N. 2003. Biología poblacional de *Liomys pictus* (Rodentia: Heteromyidae) en el Parque Nacional Huatulco, Oaxaca. Tesis no publicada de Licenciatura en Biología. Escuela Nacional de Estudios Profesionales "Iztacala". Universidad Nacional Autónoma de México. Iztacala, Estado de México. 48 pp.
- Begon M, R C Townsend y L J Harper. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. 4ª ed. Blackwell Publishing. Malden. MA, U.S.A. 759 pp.
- Bell S S, E D McCoy y H R Mushinsky. 1991. *Habitat Structure. The Physical Arrangement of Objects in Space*. Chapman & Hall. Population and Community Biology Series. London. UK. 464 pp.
- Billings W D. 1968. Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic and Alpine Research* 6: 129–142.
- Boorman U S A y P R Levitt. 1980. The comparative evolutionary biology of social behavior. *Annual Review of Sociology* 6:213-34.

- Bos D y S Carthew. 2003. The influence of behaviour and season on habitat selection by a small mammal. *Ecography* 26: 810-820.
- Bowers M A y H D Smith. 1979. Differential habitat utilization by sexes of the Deermouse, *Peromyscus maniculatus*. *Ecology* 60:869-875.
- Bowers M. 1988. Seed removal experiments on desert rodents: the microhabitat by moonlight effect. *Journal of Mammalogy* 69: 201-204.
- Bowman J, Forbes J G y G T Dilworth. 2001. The spatial component of variation in small mammal abundance measured at three scales. *Canadian Journal Zoology* 79: 137-144.
- Brennan P A y E B Keverne. 2004. Something in the air? New insights into mammalian pheromones. *Current Biology* 14(2):81-89.
- Brennan P A y F Zufall. 2006. Pheromonal communication in vertebrates. *Nature* 444:308–315.
- Bronson F H y G Perrigo. 1987. Seasonal regulation of reproduction in Muroid rodents. *American Zoologist* 27:929-940.
- Brown J H y M A Kurzius. 1989. Spatial and temporal variation in guilds of North American granivorous desert rodents. Pp. 71-90 *in* Patterns in the Structure of Mammalian Communities (D. W. Morris., Z. Abramsky., B. J. Fox y M. R. Willig, eds.). The Museum Special Publications no. 28, Texas Tech University Press, Lubbock, TX, USA. 266 pp.
- Canfield R H. 1941. Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of Forestry* 39:388-394.
- Cantoral H M T. 1986. Comunidades Liguénicas Epifitas en *Abies religiosa* (H.B.K.) Cham y Schl. como indicadores de contaminación atmosférica en el Parque Cultural y Recreativo Desierto de los Leones. Tesis no publicada de Licenciatura en Biología. Escuela Nacional de Estudios Profesionales "Iztacala". Universidad Nacional Autónoma de México. Iztacala, Estado de México. 58 pp.
- Carleton M D. 1989. Systematics and evolution. Pp 7-141 *in* Advances in the study of *Peromyscus* (Rodentia) (G. L. Kirkland y J. N. Layne, eds.). Texas Tech University Press, Lubbock, TX, USA. 367 pp.
- Castro-Arellano I. 2005. *Sorex saussurei*. Pp. 150-151 *in* Los Mamíferos Silvestres de México (G. Ceballos y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 986 pp.
- Castro-Campillo A, L. León-Altamirano, J. Herrera-Muñoz, I. Salgado-Ugarte, E. Mendieta Márquez, J. L. Contreras-Montiel, H. Serrano, J. Ramírez-Pulido y A. Salame-Méndez. 2012. Is there difference between T contents in two populations of the black eared mouse, living under similar conditions but with differences in two population patterns? *Acta Zoológica Mexicana (n. s.)* 28(3):525-539.

- Castro-Campillo A, A Salame-Méndez, J Vergara-Huerta, A Castillo y J Ramírez-Pulido. 2008. Fluctuaciones de micromamíferos terrestres en bosques templados aledaños a la ciudad de México. Distrito Federal. Pp. 391-410 *in* Avances en el Estudio de los Mamíferos de México (Lorenzo, C., E. Espinoza y J. Ortega, eds.). Publicaciones especiales. Vol. II, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F. 726 pp.
- Castro-Campillo A, M Martínez-Coronel, U Aguilera y J Ramírez-Pulido. 2005. *Peromyscus melanotis* (J. A. Allen y Chapman, 1897). Pp. 754-755 *in* Los Mamíferos Silvestres de México (G. Ceballos y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 986 pp.
- Ceballos G y G Carreón. 2005. *Cryptotis alticola*. Pp.126-127 *in* Los Mamíferos Silvestres de México (G. Ceballos y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 986 pp.
- Chávez C y G Ceballos. 2005. *Peromyscus difficilis*. Pp.729-730 *in* Los Mamíferos Silvestres de México (G. Ceballos y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 986 pp.
- Chávez T C B. 2005. *Neotomodon alstoni*. Pp. 699-700 *in* Los Mamíferos Silvestres de México (G. Ceballos y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 986 pp.
- Chirhart, S E, R L Honeycutt y I F Greenbaum. 2005. Microsatellite variation and evolution in the *Peromyscus maniculatus* species group. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34:408-415.
- Chitty D. 1996. Do Lemmings Commit Suicide? Beautiful Hypothesis and Ugly F.facts. Oxford University Press, Oxford, UK. 292 pp.
- Coppeto S A, D A Kelt, H van Vuren, J A Wilson y S Bigelow. 2006. Habitat associations of small mammals at two spatial scales in the Northern Sierra Nevada. *Journal of Mammalogy* 87:402-413.
- Dalmagro A D y E M Vieira. 2005. Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of Araucaria forest in Southern Brazil. *Austral Ecology* 30:353-362.
- De la Cruz Argüello I M. 2011. Patrones de Microdistribución de *Peromyscus difficilis* y *Peromyscus melanotis* en el Parque Nacional Desierto de los Leones (PNDL). Informe final de servicio social no publicado. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco. México D. F. 40 pp.
- De la Fuente Alcántara M. 1992. Distribución y preferencias de hábitat de los micromamíferos (Insectívora y Rodentia) de la sierra Guadarrama. Tesis de Doctorado no publicada. Doctorado en Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. Madrid, España. 272 pp.

- Díaz M. 1992. Rodent seed predation in cereal crop areas of Central Spain: effects of physiognomy, food availability and predation risk. *Ecography* 15:77-85.
- DOF. 2010. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. Segunda Sección, 1-78. Jueves 30 de diciembre de 2010. <http://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/agenda/DOFsr/DO2454.pdf>.
- Gallina S. y C López-Gonzales. 2011. Manual de técnicas para el estudio de la fauna. Volumen I. Universidad Autónoma de Querétaro-Instituto de Ecología A.C. Querétaro, México. 377 pp.
- Cruz-Lara L, E Lorenzo, L Soto, E Naranjo y N Ramírez-Marcial. 2004. Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de la selva lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 20: 63-81.
- Cuautle García L M. 2007. Diversidad de roedores en la reserva de la biosfera la Michilía en relación con la heterogeneidad ambiental a nivel de macrohábitat y microhábitat. Tesis no publicada. Maestría en Ciencias. Instituto de Ecología A.C. México. 84 pp.
- Díaz-Porras F D. 2003. Algunos aspectos de la biología reproductiva de *Peromyscus melanotis* y *P. difficilis* (Rodentia: Muridae) en localidades suburbanas de la ciudad de México. Informe final de servicio social, no publicado. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. México D. F. 38 pp.
- Domínguez-Castellanos Y, F Pimentel y G Ceballos. 2007. Uso de hábitat de los roedores arborícolas en Chamela, Jalisco. *Revista Mexicana de Mastozoología* 11:21-40.
- Donker S A y C J Krebs. 2011. Habitat specific distribution and abundance of arctic ground squirrels (*Urocitellus parryi plesius*) in southwest Yukon. *Canadian Journal of Zoology* 89:577-583.
- Douglas C L. 1969. Comparative ecology of Pinyon Mice and Deer Mice in Mesa Verde National Park, Colorado. *University of Kansas Publications. Museum of Natural History* 18:421-504.
- Ecke F, O Löfgren y D Sörlin. 2002. Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factors in northern Sweden. *Journal of Applied Ecology* 39: 781-792.
- Eisenberg J F. 1962. Studies on the behavior of *Peromyscus maniculatus gambeli* and *Peromyscus californicus parasiticus*. *Behavior* 19:177-207.
- Everitt B S, S Landau y M Leese. 2001. Cluster Analysis. 4th ed. A Hodder Arnold Publication. Taylor & Francis. London, UK. 237 pp.

- Fairbairn D J. 1978. Dispersal of Deer Mice, *Peromyscus maniculatus*: proximal causes and effects on fitness. *Oecologia* 32:171-193.
- Fajardo A y P Alaback. 2005. Effects of natural and human disturbances on the dynamics and spatial structure of *Nothofagus glauca* in southcentral Chile. *Journal of Biogeography* 32:1811-1825.
- Gaines S M y L R McClenaghan. 1980. Dispersal in small mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:163-96.
- Galindo Leal C y C J Krebs. 1997. Habitat structure and demographic variability of a habitat specialist: the Rock Mouse (*Peromyscus difficilis*). *Revista Mexicana de Mastozoología* 2:72-89.
- Gallina S y C López-González. 2011. Manual de Técnicas para el Estudio de la Fauna. Volumen I. Universidad Autónoma de Querétaro-Instituto de Ecología A. C. Querétaro, Querétaro, México. 377 pp.
- García E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a la República Mexicana). 2ª ed. Instituto de Geografía. UNAM. México, D.F. 146 pp.
- Garman S L, A F O'Connell Jr. y J H Connery. 1994. Habitat use and distribution of the mice *Peromyscus leucopus* and *P. maniculatus* on Mount Desert Island, Maine. *Canadian Field-Naturalist* 108(1):67-71.
- George S B. 1988. Systematics, historical biogeography, and evolution of the genus *Sorex*. *Journal of Mammalogy* 69: 443-461.
- Gómez Ugalde R M. 2005. Efectos de la Contaminación Atmosférica en Poblaciones de Pequeños Roedores Silvestres (*Microtus mexicanus*, *Peromyscus melanotis* y *Peromyscus difficilis*) en México, D. F. Tesis doctoral no publicada. Facultad de Biología, Universidad de Barcelona. Barcelona, España. 409 pp.
- González R M y F A Cervantes. 2005. *Microtus mexicanus*. Pp. 659-660 in *Los Mamíferos Silvestres de México* (G. Ceballos y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 986 pp.
- Grant P. R. 1972. Interspecific competition among rodents. *Ecology and Systematics* 3: 79-106.
- Gurnell J y J Flowerdew. 2006. Live trapping small mammals: a practical guide. Mammal Society, Southampton, UK. 47 pp.
- Haase P. 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science* 6:575-582.
- Haase P, F I Pugnaire, S C Clark y D Incol. 1997. Spatial pattern in *Anthyllis cytisoides* shrubland on abandoned land in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 8:627-634.

- Hall E R. 1981. The Mammals of North America. Vol. 1. John Wiley y Sons, NY, USA. 1175 pp.
- Hall E R y W W Dalquest. 1963. The mammals of Veracruz. University of Kansas. Publications of the Museum of Natural History 14:165-362.
- Hall L S, P R Krausman y M L Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. Wildlife Society Bulletin, 25:173-182.
- Hammer O. 2013. PAST 2.7. Natural History Museum, University of Oslo. <http://folk.uio.no/ohammer/past/>.
- Hartung T G y D A Dewsbury. 1979. Paternal behavior in six species of muroid rodents. Behavioral and Neural Biology 26:466-78.
- Healey M C. 1967. Aggression and self-regulation of population size in Deer Mice. Ecology 48: 377-392.
- Holbrook S J. 1978. Habitat relationships and coexistence of four sympatric species of *Peromyscus* in northwestern New Mexico. Journal of Mammalogy 59:18-26.
- Horner B E. 1947. Paternal care of young mice of the genus *Peromyscus*. Journal of Mammalogy 28:31-36.
- Howard W E. 1949. Dispersal, amount of inbreeding, and longevity in a local population of prairie Deermice on the George Reserve, Southern Michigan. University of Michigan Laboratory of Vertebrate Biology Contributions 43:1-52.
- Hughes N K y P B. Banks. 2010. Interacting effects of predation risk and signal patchiness on activity and communication in house mice. Journal of Animal Ecology 79:88–97.
- Ims R A. 1995. Movement patterns related to spatial structures In: Hansson L., L. Fahrig y G. Merriam (eds.). Mosaic Landscapes and Ecological Process. Chapman y Hall, London UK: 85-109.
- Jorgensen E E. 2004. Small mammal use of microhabitat reviewed. Journal of Mammalogy 85(3):531-539.
- Kakuma Y, T Ichimaru, T Yonezawa, Y Momozawa, C Hashizume, E Iwata, T Kikusui, Y Takeuchi, S Ohkura, H Okamura y Y Mori. 2007. Androgen induces production of males effect pheromone in female goats. Journal of Reproduction and Development 53:829-834
- Kaufman D W y G A. Kaufman. 1989. Nongame wildlife management in central Kansas: implications of small mammal use of fencerows, fields, and prairie. Transactions of the Kansas Academy of Science 92:198-205.
- Klopfer H P. 1970. La Conducta Ecológica. 1ª ed. en español. Editorial Grijalbo, S. A. México. D. F. 202 pp.

- Konig B H y Markl. 1987. Maternal care in house mice: The weaning strategy as a means for parental manipulation of offspring quality. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20:1-9.
- Korpimäki E y C J Krebs. 1996. Predation and Population Cycles of Small Mammals. A reassessment of the predation hypothesis. *Bioscience* 46: 754-764.
- Kotler B P, J S Brown y O Hasson. 1991. Factors affecting gerbil foraging behavior and rates of owl predation. *Ecology* 72:2249–2260.
- Krebs C J. 1978. Aggression, dispersal, and cyclic changes in populations of small rodents. Chapter 3, pp. 49-60 *in* Aggression, Dominance, and Individual Spacing (Krames L, P Pliner y T Allowa, eds.). Plenum Publishing Corporation. Minnesota, U. S. A. 173 pp.
- Krebs C J. 1998. Whither small rodent population studies? *Researches on Population Ecology* 40: 123-125.
- Krebs C J. 1999. *Ecological Methodology*. Benjamín/Cummings. CA, U.S.A. 620 pp.
- Krebs C J. 2009. Population dynamics of large and small mammals: Graeme Caughley's grand vision. *Wildlife Research* 36 (1): 1-7.
- Krebs J R y N B. Davies. 1993. *An introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell Scientific. Oxford. London, UK. 46 pp.
- Krohne D T y A B Burgin. 1990. The scale of demographic heterogeneity in a population of *Peromyscus leucopus*. *Oecologia* 82: 97-101.
- Kuiper F K y L Fisher. 1975. A Monte Carlo comparison of six clustering procedures. *Biometrics* 31:777-783.
- Lagos V O, L C Contreras, R Meserve, J R Gutiérrez y F M Jaksic. 1995. Effects of predation risk on space use by small mammals, a field experiment with a Neotropical rodent. *Oikos* 74: 259-264.
- Layne J N 1968. Ontogeny. Pp 148-253 *in* *Biology of Peromyscus* (Rodentia). (King, J A, ed.). American Society of Mammalogists. Special Publication 2. Kansas, U. S. A. 593 pp .
- Lidicker W Z Jr. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals. Pp. 103-128 *in* *Small Mammals: Their Productivity and Population Dynamics*. (F. B. Golley, K. Petrusewics y L. Ryszkowski, eds.). IBP 5. Cambridge University Press. London, UK. 480 pp.
- Lin Y T y G O Batzli. 2001. The influence of habitat quality on dispersal, demography and population dynamics of voles. *Ecological Monographs* 71: 245-273.
- Lira I y S Gaona. 2005. *Reithrodontomys chrysopsis*. Pp. 780 *in* *Los Mamíferos Silvestres de México* (G. Ceballos y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 986 pp.

- Loeb S C. 1999. Responses of small mammals to coarse woody debris in a southeastern pine forest. *Journal of Mammalogy* 80:460-471.
- Lomolino M V. 2011. Elevation gradients of species density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10: 3-13.
- Longland W S. y M V Price. 1991. Direct observations of owls and heteromyid rodents: Can predation risk explain microhabitat use? *Ecology* 72: 2261-2273.
- Luque-Larena J J, P López y J Gosálbez. 2002. Microhabitat use by the snow vole *Clethrionomys nivalis* in alpine environments reflects rock-dwelling preferences. *Canadian Journal Zoology* 80:36-41.
- Mackin Rogalska E, K Adamczewska-Adrezejewska y L Nabaglo. 1986. Common vole numbers in relation to the utilization of burrow systems. *Acta Theriologica* 31: 17-44.
- Malmquist M G. 1985. Character displacement and biogeography of the pigmy shrew in northern Europe. *Ecology* 65: 372-377.
- Manning J A y W D. Edge. 2004. Small mammals survival and downed wood at multiple scales in managed forests. *Journal of Mammalogy* 85: 87-96.
- Manson H R. 2004. Los servicios hidrológicos y la conservación de los bosques de México. *Madera y Bosques* 10(1): 3-20.
- Mattson Jr. W J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:119-161.
- Mazurkiewicz M. 1991. Population dynamics and demography of the bank vole in different tree stands. *Acta Theriológica* 36: 207-227.
- M'Closkey R T. 1975. Habitat succession and rodent distribution. *Journal of Mammalogy* 56:119-129.
- M'Closkey R T. y B Fieldwick. 1975. Ecological separation of sympatric rodents (*Peromyscus* and *Microtus*). *Journal of Mammalogy* 56:119-129.
- Mendel M S y V M Vieira. 2003. Movement distances and density estimation of small mammals, using the spool and line technique. *Acta Theriológica* 48 (3): 289-300.
- Millar J S. 1989. Reproduction and development. Pp. 169-232 *in* *Advances in the study of Peromyscus* (Rodentia). (Kirkland, Jr., G L y J N Layne, eds.). Texas Tech University Press. Lubbock, TX, USA. 366 pp.
- Mills J N, J E Childs, T G Ksiazek y C J Peters. 1998. Métodos para Trampeo y Muestreo de Pequeños Mamíferos para Estudios Viroológicos. Departamento de Salud y Servicios Humanos de los Estados Unidos de América, Servicio de Salud Pública; Centros para el Control y la Prevención de Enfermedades; Instituto Nacional de Enfermedades Virales Humanas "Dr. Julio Maiztegui" de la República Argentina; Organización Panamericana de la Salud, Oficina Sanitaria Panamericana, Oficina Regional de la Organización Mundial de la Salud. Buenos Aires. Argentina. 64 pp.

- Mohammadi S. 2010. Microhabitat selection by small mammals. *Advances in Biological Research* 4:283-287.
- Morales M B y J Traba. 2009. Compromisos adaptativos en la selección de hábitat de aves esteparias. Pp. 245 *in* *Adaptación y Evolución. 150 años después del Origen de las Especies.* (Dopazo, H. y Navarro, A., coords.). SESBE. Madrid, España. 507 pp.
- Morales-Medina X. 2010. Contribuciones para la facilitación de los estudios sobre dieta en ratones silvestres, tomando como ejemplo al género *Peromyscus*. Tesis no publicada. Maestría en Biología. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana. México, D. F. 106 pp.
- Morris D W. 1984a. Sexual differences in habitat use by small mammals: evolutionary strategy or reproductive constraint? *Oecologia* 65:51-57.
- Morris D W. 1984b. Patterns and scale of habitat use in two temperate-zone small mammals faunas. *Canadian Journal of Zoology* 62:1540-1547.
- Morris D W. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology* 68: 362-369.
- Morris D W. 1990. Temporal variation, habitat selection and community structure. *Oikos* 59: 303-312.
- Morris D W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* 136: 1-13.
- Morris D W. y J. T. MacEachern. 2010. Sexual-Conflict over Microhabitat selection: the game and a test with small mammals. *Evolutionary research* 12:507-522.
- Mouer M. 1993. Characterizing spatial patterns of trees using stem-mapped data. *Forestry Science* 39:756-775.
- Myers W A. 1978. Applying behavioral knowledge to the display of captive animals. Pp. 133-159 *in* *Behavior of Captive Wild Animals.* (Markowitz, H y V J Stevens, eds.). Nelson-Hall. Chicago, IL, USA. 314 pp.
- Navarro-Frías J, N Gonzales y S T Álvarez-Castañeda. 2007. Los mamíferos silvestres de Milpa Alta, Distrito Federal: lista actualizada y consideraciones para su conservación. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 23(3):103-124.
- Norrdahl K y E Korpimäki. 1995. Effects of predator removal on vertebrate prey populations: birds of prey and small mammals. *Oecologia* 103:241-248.
- North M y J Greenber. 1998. Stand conditions associated with trufe abundance in western hemlock/Douglas-fir forests. *Forest Ecology Management* 112:55-66.
- Oatway M L y D W Morris. 2007. Do animals select habitat at small or large scales? An experiment with meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). *Canadian Journal of Zoology* 85:479-487.
- Ostfeld R S. 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *American Naturalist* 126: 1-15.

- Ostfeld R S. 1990. The ecology of territoriality in small mammals. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 411-15.
- Parren S G y D E Capen. 1985. Local distribution and coexistence of two species of *Peromyscus* in Vermont. *Journal of mammalogy* 66 (1):36-44.
- Peralta Juárez 2015. Dieta de *Peromyscus difficilis* (Rodentia: Muridae) en un Bosque Templado en el Parque Nacional Desierto de Los Leones, D. F. Tesis no publicada. Maestría en Biología. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana. México, D. F. (en proceso).
- Pianka E R. 1966. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology* 47:1055-1059.
- Pielou E C. 1977. *Mathematical Ecology*. A Wiley Interscience Publication. NY, USA. 385 pp.
- Polechová J y P Stopka. 2002. Geometry of social relationships in the Old World Wood Mouse, *Apodemus sylvaticus*. *Canadian Journal of Zoology* 80:1383-1388.
- Posada D y Buckley. 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of Akaike information criterion and bayesian approaches over Likelihood ratio tests. *Systematic Biology* 53 (5):793-808.
- Price M V. 1978. The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. *Ecology* 59:910-921.
- Ramírez-Pulido J, I Lira, S Gaona, C Müdespacher y A Castro-Campillo. 1998. Manejo y Mantenimiento de Colecciones Mastozoológicas. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. México. 127 pp.
- Ramírez-Pulido J, J Arroyo-Cabrales y A Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 21:21–82.
- Ramírez Ruiz H. 2004. Estudio del desarrollo craneométrico funcional en *Peromyscus melanotis* y *P. difficilis* (Rodentia:Muridae). Tesis no publicada. Maestría en Biología. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana. México, D. F. 94 pp.
- Reid D G, C J Krebs y A Kenney. 1995. Limitation of collared lemming population growth at low densities by predation mortality. *Oikos* 73: 387-398.
- Ribble D O y J S Millar. 1996. The mating system of northern populations of *Peromyscus maniculatus* as revealed by radiotelemetry and DNA fingerprinting. *Ecoscience* 3:423-428.
- Ribble D O. 2003. The evolution of social and reproductive monogamy in *Peromyscus*: evidence from *Peromyscus californicus* (the California mouse). Pp. 81-92 in *Monogamy: mating strategies and partnerships in birds, humans and other mammals.* (Reichard, U. y C. Boesch, eds.) Cambridge University Press. Cambridge, UK. 267 pp.

- Ripley B D. 1976. The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability* 13:255-266.
- Ripley B D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B* 39:172-212.
- Rojas-Martínez A M, Aguilar-López, C Sánchez-Hernández y O Noguera-Cobos. 2012. Uso del espacio y dinámica poblacional del ratón de los volcanes (*Neotomodon alstoni*) en el Cerro del Ajusco. Pp. 211 *in* Algunos aspectos sobre la biología de roedores mexicanos. (Ballesteros, C. y F. Cervantes, coords.). Universidad Nacional Autónoma de México y Universidad Autónoma Metropolitana. México, D. F. 211 pp.
- Rosenzweig M L y J Winakur. 1969. Ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. *Ecological Society of America* 50: 558-572.
- Rosenberg M S, y C D Anderson. 2011. PASSaGE: Pattern analysis, spatial statistics and geographic exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution* 2(3):229-232.
- Rozas V y J Camarero. 2005. Técnicas de análisis espacial de patrones de puntos aplicados en ecología forestal. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales* 14:79-97.
- Rzedowski J. 1978. La Vegetación de México. Limusa. México, D. F. 305 pp.
- Sadleir R M F. 1969. The Ecology of Reproduction in Wild and Domestic Mammals. Methuen. British Columbia. Vancouver, Canadá. 317 pp.
- Salame-Méndez A, J Herrera-Muñoz, A Castro-Campillo y J Ramírez-Pulido. 2003a. Valoración de esteroides sexuales en testículos de ratones juveniles de *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Muridae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. (3ª época) I(1):83-90.
- Salame-Méndez A, R M Viguera-Villaseñor, J Herrera-Muñoz, E Mendieta-Márquez, I H Salgado-Ugarte, A Castro-Campillo y J Ramírez-Pulido. 2003b. Inmunolocalización y contenido de esteroides sexuales en ovarios de hembras de *Peromyscus melanotis* Allen y Chapman, 1897 (Rodentia: Muridae) durante la primera mitad de la preñez. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 88:43-57.
- Salame-Méndez A, R M Viguera-Villaseñor, L Altamirano-León, J Herrera Muñoz y A Castro-Campillo. 2004a. Análisis histológico del epitelio seminífero y del contenido de testosterona en testículos del *Peromyscus difficilis* (Rodentia: Muridae) de diferentes edades. Pp. 149–160 en Homenaje a la Trayectoria Mastozoológica de José Ramírez Pulido (Castro-Campillo, A, y J Ortega, eds.). Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México, D. F. 234 pp.
- Salame-Méndez A, A Castro-Campillo, E Mendieta-Márquez, I H Salgado-Ugarte, J Herrera-Muñoz y J Ramírez-Pulido. 2004b. Evaluación estacional de la producción de esteroides sexuales en testículos del ratón de orejas oscuras

- (*Peromyscus melanotis* Allen y Chapman, 1897) de diferentes clases de edad. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 20(2):103-114.
- Salame-Méndez A, J Herrera-Muñoz, R M Viguera-Villaseñor, A Castro-Campillo, E Mendieta-Márquez y J Ramírez-Pulido. 2005a. Descripción del perfil ontogénico de hormonas esteroides sexuales e intermediarios en testículos del ratón de orejas negras (*Peromyscus melanotis*, Allen y Chapman, 1897). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. (3ª época) 2(1):193-199.
- Salame-Méndez A, E Mendieta-Márquez, J. Herrera-Muñoz, A Castro-Campillo y J Ramírez-Pulido. 2005b. Evaluación de la producción de hormonas esteroides en testículos y ovarios del ratón de las rocas (*Peromyscus difficilis felipensis*). *Revista de la Sociedad de México de Historia Natural II* (1):200-205.
- Salame-Méndez A, A Castro-Campillo, R M Viguera-Villaseñor, J Herrera-Muñoz, H Serrano y J Ramírez-Pulido. 2008. Production of testosterone in the testes of two species of *Peromyscus* (Rodentia: Muridae) during lowered sexual activity. Pp. 311-321 in *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México* (Lorenzo, C, E Espinoza y J Ortega, eds.). Publicaciones especiales, Vol. II, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F. 691 pp.
- Salas C V, P Núñez, P Pacheco y A Espinoza. 2006. Spatial patterns in an old-growth *Nothofagus obliqua* forests in south-central Chile. *Forest Ecology and management* 231:38-46.
- Sánchez-Cordero V y A Méndez. 1996. Interspecific agonistic behaviour in small mammals in a Mexican high elevational grassland. *Journal of Zoology* 239(3):396-401.
- Sánchez O y G Oliva. 2005. *Reithrodontomys megalotis*. Pp. 784-785 in *Los Mamíferos Silvestres de México* (G. Ceballos y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 986 pp.
- Sánchez O y G Oliva. 2005. *Reithrodontomys megalotis* en: Ceballos G. y G. Oliva (Coords). *Los Mamíferos Silvestres de México*. Fondo de Cultura Económica, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 986 pp.
- SAS. 2012. JMP discovery analysis. <http://www.jmp.com/>.
- Scheibe J S. 1984. Sexual differences in the home ranges of *Peromyscus truei* and *Dipodomys panamintinus* (Rodentia). *Southwestern Naturalist* 29 (1):7-13.
- Schoener T W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Seamon J O, y G H Adler. 1996. Population performance of generalist and specialist rodents along habitat gradients. *Canadian Journal of Zoology* 74: 1130-1139.

- Silva M, L Hartling y S B Opps. 2005. Small mammals in agricultural landscapes of Prince Edward Island (Canada): Effects of habitat characteristics at three different spatial scales. *Biological Conservation* 126: 556-568.
- Skarpe C. 1991. Spatial patterns and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. *Journal of Vegetation Science* 2:565-572.
- SMA 2006. Programa de Conservación y Manejo Parque Nacional Desierto de los Leones. Dirección General de Manejo para la Conservación, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente del Gobierno del Distrito Federal, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. <http://www.sma.df.gob.mx/>
- Smith R L. 1980. *Ecology and Field Biology*. Harper y Row. Publishers. NY, USA. 835 pp.
- Smith L R y M T Smith. 2001. *Ecología*. 4ª ed. Pearson Educación, S. A. Madrid. España. 642 pp.
- SMN. 2013. Reporte Anual del Año 2013 del Sistema Meteorológico Nacional y Climatología. Comisión Nacional del Agua. Gobierno de México. <http://smn.cna.gob.mx/climatologia/analisis/reporte/Anual2013.pdf>
- Stapp P. 1997. Habitat selection by an insectivorous rodent: patterns and mechanisms across multiple scales. *Journal of Mammalogy* 78:1128-1143.
- Stapp P y B van Horne. 1997. Response of Deer Mice (*Peromyscus maniculatus*) to shrubs in shortgrass prairie: linking small-scale movements and the spatial distribution of individuals. *Functional Ecology* 11:644-651.
- Stenseth N C. 1989. On the evolutionary ecology of mammalian communities. Pp 219-228 *in* Patterns in the Structure of Mammalian Communities, (Morris, D W, Z Abhamsky, B J Fox y M R Willig, eds.). Special Publications of The Museum. Texas Tech University Press. No 28. Lubbock, TX, USA. 270 pp.
- Tabeni S L Mastrantonio y R A Ojeda. 2007. Linking small desert mammal distribution to habitat structure in a protected and grazed landscape of the Monte, Argentina. *Acta Oecológica* 31:259- 269.
- Taraborelli P. 2001. Efecto de la cobertura vegetal sobre la remoción de semillas por roedores en el desierto del Monte (Mendoza, Argentina). Tesis de Licenciatura en Biología no publicada. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata. Buenos Aires, Argentina. 51 pp.
- Tarjuelo-Mostajo R. 2010. Selección de microhábitat de micromamíferos en tres ambientes agrarios del centro peninsular: el caso de *Mus spretus*. Tesis no publicada. Máster en Ecología. Universidad Complutense de Madrid. Madrid, España. 29 pp.
- Thompson S D. 1982. Spatial utilization and foraging behavior of the desert woodrat, *Neotoma lepida*. *Journal of Mammalogy* 63:570-581.

- Torre-Corominas C I. 2004. Distribution, population dynamics and habitat selection of small mammals in Mediterranean environments: the role of climate, vegetation structure, and predation risk. Tesis Doctoral no publicada. Biología Animal. Zoología. Facultad de Biología. Universidad de Barcelona. Barcelona. España. 178 pp.
- Traba J P Acebes, V Campos y S M Giannoni. 2009. Habitat selection by two sympatric rodent species in the Monte desert, Argentina. First data for *Eligmodontia moreni* and *Octomis mimax*. Journal of Arid Environments 74:179-185.
- Upton G J G y B Fingleton. 1985. Spatial data analysis by example. Vol. 1: Point pattern and quantitative data. Wiley, Chichester, UK. 422 pp.
- Vander Wall S B. 1993. Cache site selection by chipmunks (*Tamias* sp.) and its influence on the effectiveness of seed dispersal in Jeffrey pine (*Pinus jeffreyi*). Oecologia 96:244-252.
- Vergara Huerta J. 2009. Evaluación de indicadores del metabolismo intermediario en dos especies de *Peromyscus* que cohabitan en un bosque templado. Tesis de Maestría no publicada. Maestría en Biología. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México, D. F. 73 pp.
- Ward Jr. J H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. Journal of the American Statistical Association 58:236–244.
- Wilcoxon F. 1945. Individual Comparisons by ranking methods. Biometrics Bulletin 1(6): 80-83.
- Wolff J O. 1994. More on juvenile dispersal in mammals. Oikos 71:349-352.
- Wolff J O. 1999. Behavioral model systems. Pp. 11-40 in Landscape Ecology of Small Mammals. (Barrett, G W y J D Peles, eds.). Springer-Verlag, NY, USA. 347 pp.
- Wolff J O y D M Cicirello. 1991. Comparative paternal and infanticidal behavior of sympatric White-footed Mice (*Peromyscus leucopus noveboracensis* and Deermice (*P. maniculatus nubiterrae*). Behavioral Ecology 2:38-45.
- Wywiałowski A P. 1987. Habitat structure and predators; choices and consequences for rodent habitat specialists and generalists. Oecologia 72: 39-45.
- Xia X y Millar S. 1986. Sex-related dispersion of breed-ing Deer mice in the Kananaskis Valley, Alberta. Canadian Journal of Zoology 64:933-6.
- Yahnke C J. 2006. Habitat use and natural history of small mammals in the central Paraguayan Chaco. Mastozoología Neotropical 13:103-116.
- Yoh-Tov Y. 1991. Character displacement in the *Gerbillidae sammophile* of Israel. Oikos 60: 173 179.
- Zar J. 1999. Bioestatistical Analysis. 4ª ed. Pearson Education. New Jersey, USA. 661 pp.

- Zarza y Ceballos. 2005. *Neotoma mexicana*. Pp. 693-694 in Los Mamíferos Silvestres de México (G. Ceballos y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 986 pp.
- Zavala-Hurtado J A, P L Valverde, M C Herrera-Fuentes y A Díaz-Solís. 2000. Influence of leaf-cutting ants (*Atta mexicana*) on performance and dispersion patterns of perennial desert shrubs in an inter-tropical region of Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 46:93–102

13. ANEXOS

Anexo I.

Anexo I. Eigenvalores (λ) para las 24 variables (VAR) del microhábitat en los componentes principales (CP) que resultaron significativos en el análisis de MLG, durante las dos estaciones pluviales. El porcentaje de varianza explicada por cada CP se muestra entre paréntesis.

VAR	λ	VAR	λ	VAR	λ	VAR	λ				
SECAS											
CP1 (19.4%)											
1	NHT	0.388	7	CV50cm	0.242	13	CV35cm	0.132	19	FV21	0.060
2	FV11	0.364	8	LEÑT	0.241	14	FV13	0.114	20	P-A Ma	-
											0.049
3	RIQSP	0.354	9	FV25	0.238	15	FV23	0.094	21	FV15	0.038
4	CV10cm	0.331	10	FV24	0.196	16	FV14	0.069	22	DTRMS	0.020
										CER	
5	MOM	-	11	CV25cm	0.193	17	ROC	-0.068	23	TRON	0.012
		0.279									
6	FV12	0.265	12	CV100cm	0.156	18	SDES	0.061	24	FV22	0.006
CP2 (9.5%)											
1	LEÑT	0.46	7	FV11	-0.239	13	CV25cm	0.177	19	DTRMS	0.084
										CER	
2	FV21	0.365	8	MOM	0.224	14	P-A Ma	0.135	20	CV50cm	0.057
3	CV100cm	0.277	9	FV24	0.219	15	FV14	0.129	21	ROC	-0.04
4	NHT	-	10	FV25	0.208	16	SDES	0.118	22	FV22	0.033
		0.275									
5	FV12	-	11	FV23	0.196	17	CV35cm	0.094	23	FV13	0.024
		0.249									
6	CV10cm	-	12	RIQSP	0.188	18	FV15	0.089	24	TRON	0.019
		0.242									
LLUVIAS											
CP1 (26.163%)											
1	NHT	0.349	7	CV100cm	0.261	13	MOM	-	19	FV23	0.078
								0.196			
2	RIQSP	0.310	8	LEÑT	0.247	14	FV15	0.192	20	DTRMS	0.072
										CER	
3	FV11	0.271	9	FV14	0.230	15	FV13	0.184	21	ROC	0.006
4	CV50cm	0.266	10	CV35cm	0.230	16	FV21	0.139	22	P-A Ma	-
											0.067
5	CV25cm	0.262	11	FV12	0.219	17	FV24	0.135	23	TRON	-
											0.064
6	CV10cm	0.262	12	FV25	0.198	18	FV22	0.107	24	SDES	-
											0.012
CP2 (10.1%)											
1	LEÑT	0.461	7	FV23	0.227	13	CV10cm	-	19	MOM	-
								0.123			0.055
2	FV21	0.395	8	P-A Ma	0.209	14	CV50cm	-	20	ROC	0.041
								0.116			
3	FV14	-	9	NHT	-0.205	15	FV22	0.143	21	CV25cm	-
		0.343									0.039
4	FV25	0.300	10	FV12	-0.173	16	FV24	0.109	22	CV100cm	-
											0.036
5	RIQSP	0.244	11	FV15	-0.171	17	SDES	0.091	23	CV35cm	-
											0.011
6	TRON	0.241	12	FV13	-0.167	18	DTRMS CER	0.067	24	FV11	0.003

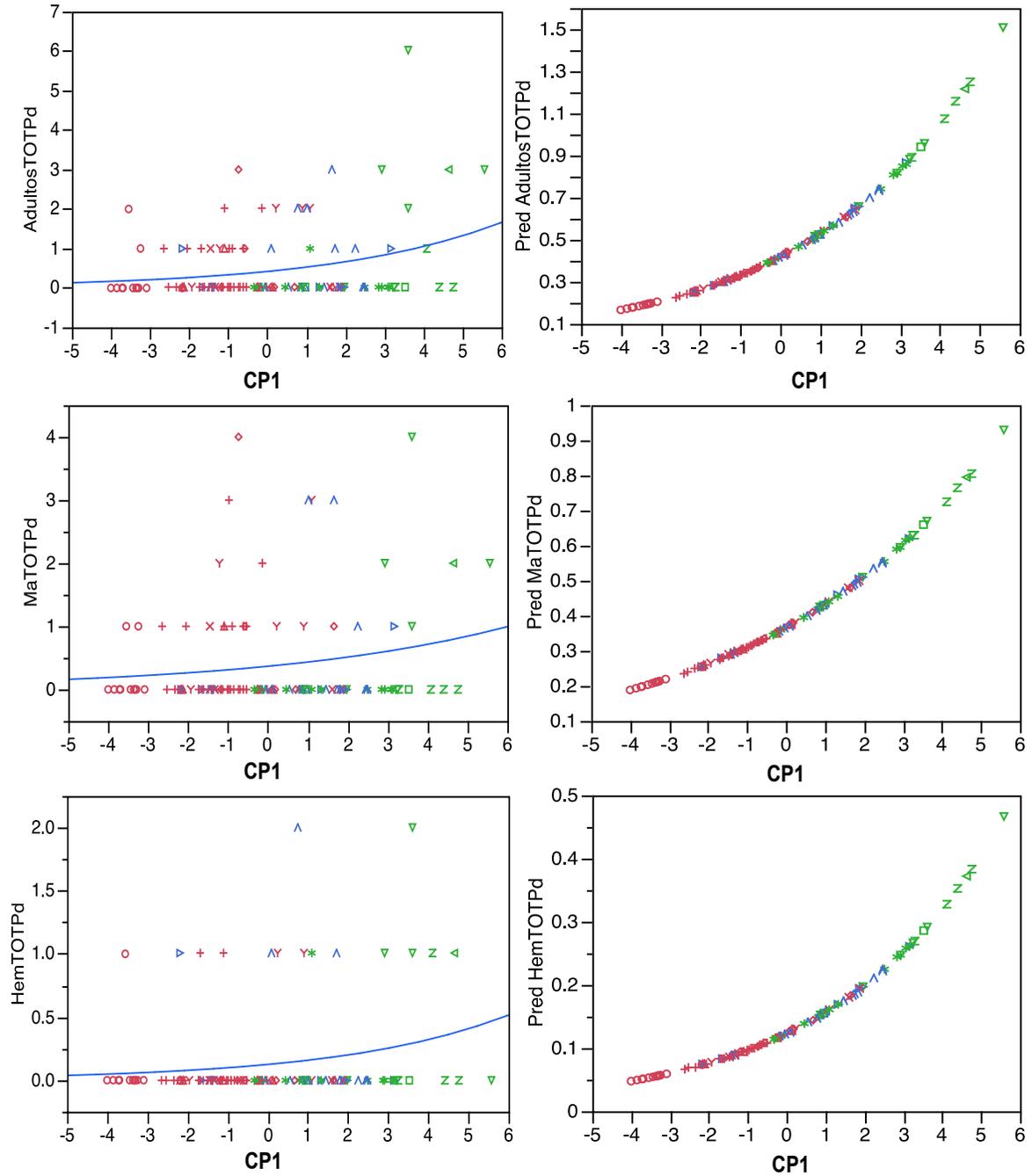
CP3 (8.2%)											
1	MOM	0.542	7	FV21	0.207	13	CV25cm	0.120	19	RIQSP	0.032
2	TRON	-	8	FV23	-0.193	14	FV24	0.110	20	FV14	-
		0.470									0.024
3	DTRMS CER	0.297	9	FV12	0.178	15	FV11	-	21	NHT	-
4	FV22	0.262	10	LEÑT	0.161	16	CV50cm	0.106	22	FV15	0.023
5	SDES	-	11	P-A Ma	-0.157	17	FV13	-	23	ROC	0.016
		0.225						0.057			0.013
6	CV10cm	-	12	CV35cm	-0.138	18	CV100cm	0.040	24	FV25	-
		0.224						0.035			0.005
CP7 (4.5%)											
1	FV24	0.477	7	TRON	0.221	13	FV11	-	19	CV10cm	-
		-						0.121			0.058
2	ROC	-	8	FV12	0.158	14	FV22	-	20	LEÑT	0.057
		0.438						0.150			
3	SDES	-	9	FV14	0.149	15	CV100cm	-	21	FV13	-
		0.379						0.114			0.040
4	DTRMS CER	-	10	FV15	-0.145	16	MOM	0.078	22	NHT	-
		0.328									0.033
5	FV23	-	11	CV25cm	0.141	17	CV50cm	0.062	23	RIQSP	0.016
		0.233									
6	P-A Ma	0.220	12	FV25	0.125	18	FV21	-	24	CV35cm	0.014
								0.062			
CP8 (4.3%)											
1	ROC	0.583	7	CV25cm	-0.149	13	FV25	0.086	19	DTRMS CER	-
											0.031
2	FV24	0.478	8	FV15	-0.145	14	CV10cm	-	20	FV11	0.028
								0.065			
3	FV22	-	9	FV13	0.137	15	MOM	0.063	21	RIQSP	0.027
		0.319									
4	P-A Ma	-	10	FV12	0.137	16	TRON	0.040	22	LEÑT	0.012
		0.311									
5	FV23	0.226	11	FV14	-0.132	17	CV100cm	-	23	NHT	-
								0.039			0.008
6	FV21	-	12	SDES	-0.127	18	CV50cm	0.031	24	CV35cm	0.005
		0.212									
CP9 (4.1%)											
1	P-A Ma	0.571	7	CV100cm	-0.157	13	FV12	0.091	19	CV50cm	-
											0.019
2	SDES	-	8	FV15	-0.143	14	FV23	0.077	20	CV35cm	-
		0.444									0.042
3	DTRMS CER	0.406	9	TRON	0.136	15	CV10cm	0.043	21	FV22	-
											0.044
4	ROC	0.271	10	FV11	0.113	16	MOM	0.034	22	FV21	-
											0.052
5	FV24	-	11	NHT	0.113	17	FV25	0.031	23	LEÑT	-0.06
		0.237									
6	FV14	0.215	12	FV13	0.096	18	RIQSP	0.011	24	CV25cm	-
											0.094

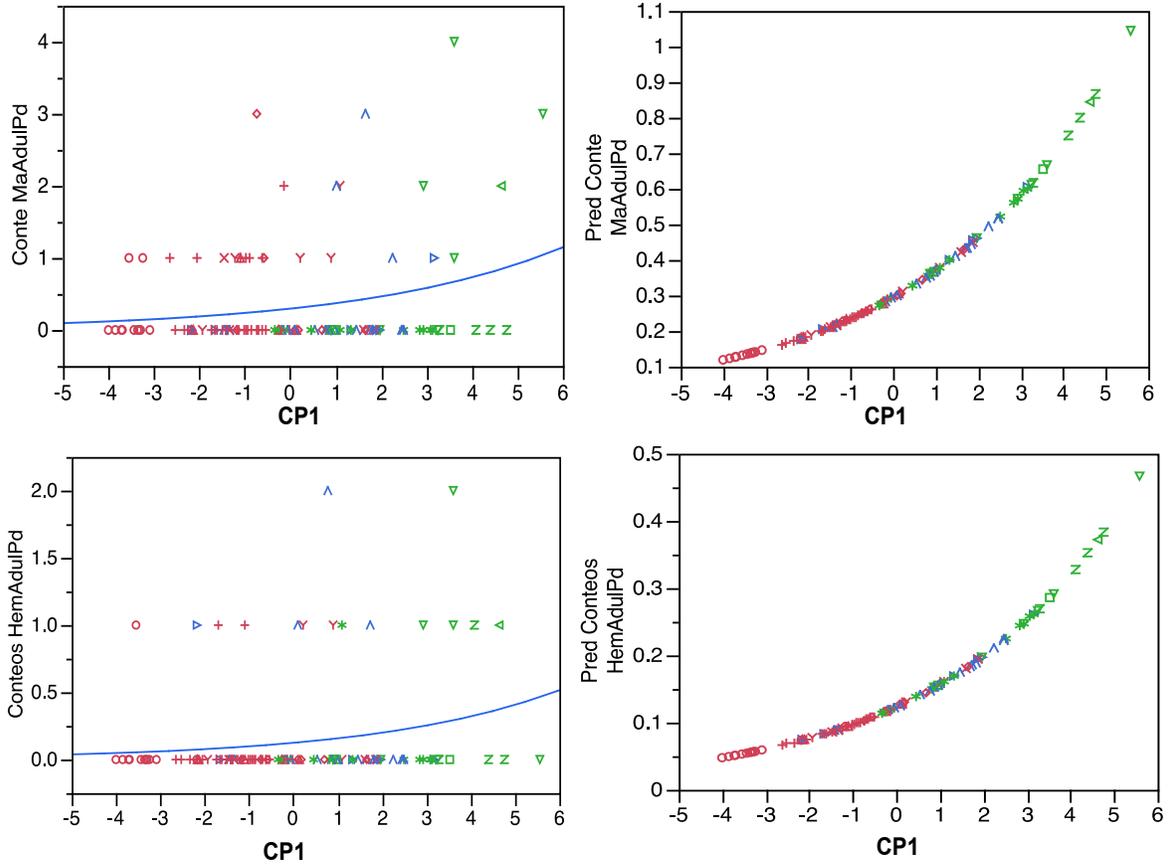
CP11 (3.4%)											
1	SDES	0.462	7	CV100cm	-0.193	13	FV21	0.121	19	CV50cm	0.057
2	FV23	-	8	FV12	0.18	14	CV10cm	-	20	FV22	0.014
3	P-A Ma	0.426	9	DTRMS CER	-0.179	15	RIQSP	0.121	21	MOM	0.01
4	ROC	0.338	10	FV5	-0.152	16	FV13	0.1	22	NHT	0.007
5	FV15	-	11	CV25cm	0.135	17	FV11	0.094	23	FV14	-
6	CV35cm	0.284	12	TRON	-0.135	18	FV24	0.082	24	FV14	0.019
		0.28						0.07		LEÑT	-
											0.073
CP12 (3.2%)											
1	DTRMS CER	0.563	7	FV12	0.211	13	FV15	0.13	19	NHT	-
2	FV13	-	8	FV21	-0.185	14	CV25cm	0.124	20	P-A Ma	0.029
3	FV24	0.418	9	CV50cm	0.173	15	FV14	0	21	ROC	-
4	TRON	0.329	10	FV22	0.165	16	RIQSP	-	22	CV10cm	0.031
5	SDES	0.221	11	MOM	-0.151	17	CV35cm	0.005	23	LEÑT	-
6	FV25	-	12	CV100cm	-0.146	18	FV23	-0.01	24	FV11	0.071
		0.221						0.015			-
											0.085
											-
											0.096
CP19 (0.98%)											
1	FV11	0.539	7	FV25	-0.223	13	MOM	0.149	19	FV12	-
2	FV14	-	8	CV25cm	0.221	14	FV24	0.093	20	SDES	0.002
3	CV10cm	0.344	9	TRON	0.219	15	FV21	0.075	21	FV22	-
4	CV100cm	0.286	10	FV15	0.214	16	ROC	0.006	22	CV50cm	0.035
5	NHT	0.26	11	CV35cm	-0.201	17	FV13	0.005	23	LEÑT	-
6	RIQSP	0.252	12	P-A Ma	0.159	18	FV23	0.005	24	DTRMS CER	0.072
		-									-
		0.248									0.072
											0.088
CP20 (0.78%)											
1	RIQSP	0.497	7	FV24	-0.157	13	NHT	-0.1	19	SDES	-
2	CV50cm	0.494	8	FV25	-0.137	14	CV10cm	0.086	20	FV15	0.044
3	FV14	-	9	TRON	-0.122	15	DTRMS CER	-	21	FV13	-
4	CV35cm	0.397	10	FV22	-0.117	16	FV21	0.084	22	CV25cm	0.042
5	FV12	0.395	11	P-A Ma	0.112	17	FV23	-	23	CV100cm	0.035
6	LEÑT	-	12	ROC	-0.102	18	FV11	0.078	24	MOM	-0.02
		0.177						0.063			0.019
		-						-			0.011
		0.159						0.052			

CP21 (0.68%)											
1	CV50cm	0.598	7	LEÑT	0.157	13	NHT	0.092	19	P-A Ma	-
2	RIQSP	-	8	CV100cm	-0.144	14	FV23	0.087	20	FV12	0.054
3	CV25cm	0.436	9	FV25	0.14	15	CV10cm	-	21	TRON	-
4	FV11	0.249	10	CV35cm	-0.128	16	ROC	0.084	22	FV13	0.038
5	FV22	0.247	11	FV14	0.125	17	DTRMS CER	-	23	FV21	-
6	FV15	-	12	SDES	0.104	18	MOM	0.079	24	FV24	0.029
		0.294						0.069			0.001
								0.064			0.004

Anexo II.

Modelos Lineares Generalizados (GLIMs) para los grupos de *P. difficilis* en la época seca.

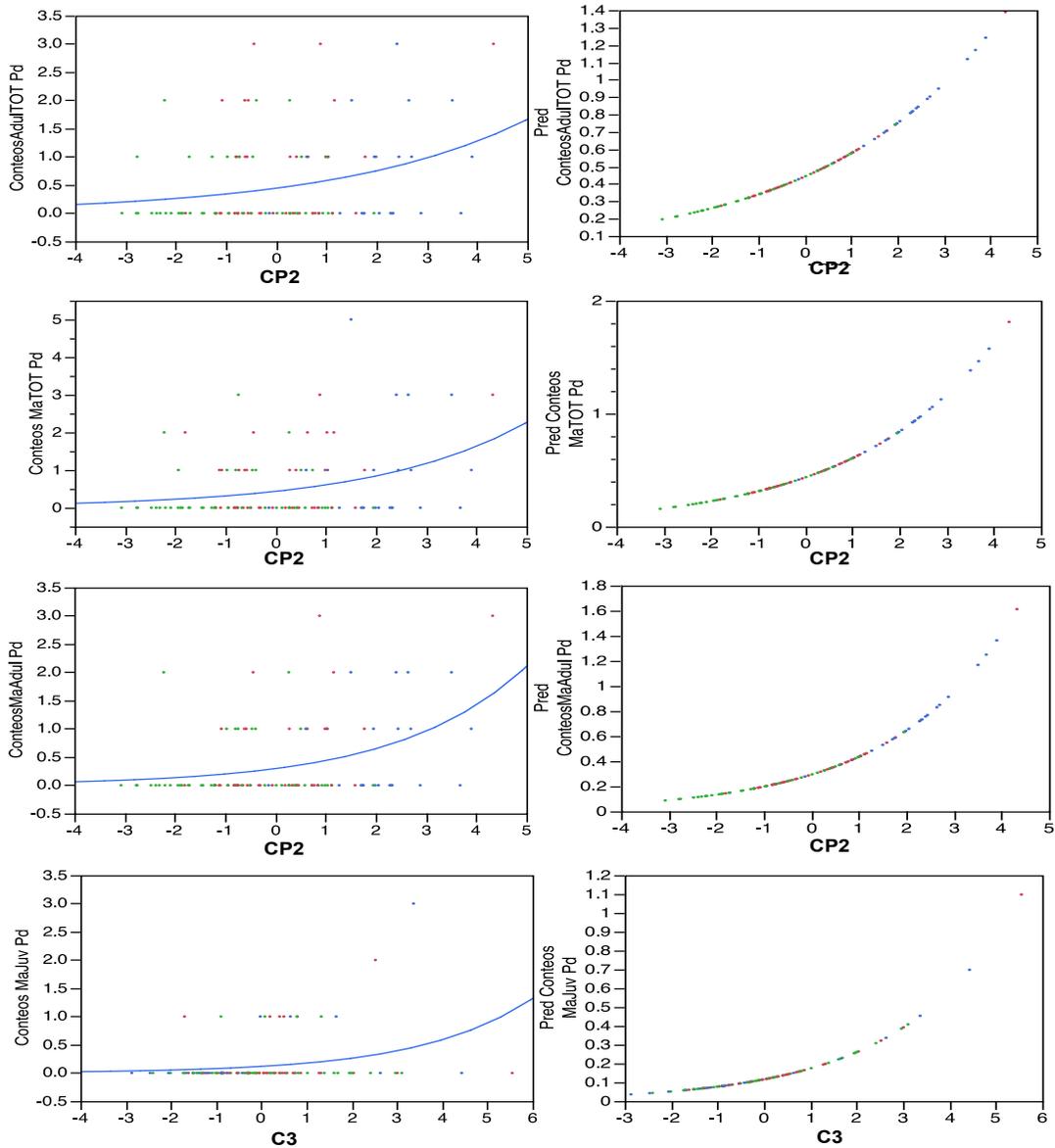




Anexo II. MLGs, obtenidos y esperados, para secas que mejor explican y predicen la presencia de individuos Adultos Totales (AdulTOT), Machos Totales (MATOT), Hembras Totales (HemTOT), Machos Adultos (MaAdul) y Hembras Adultas (HemAdul) de *P. difficilis* en la zona de estudio, para la época de secas; a la derecha de todos los gráficos de los modelos se muestran los valores predichos con su CP respectivo (gráficas donde el eje de “y” se menciona como “Pred Conteos”).

Anexo III.

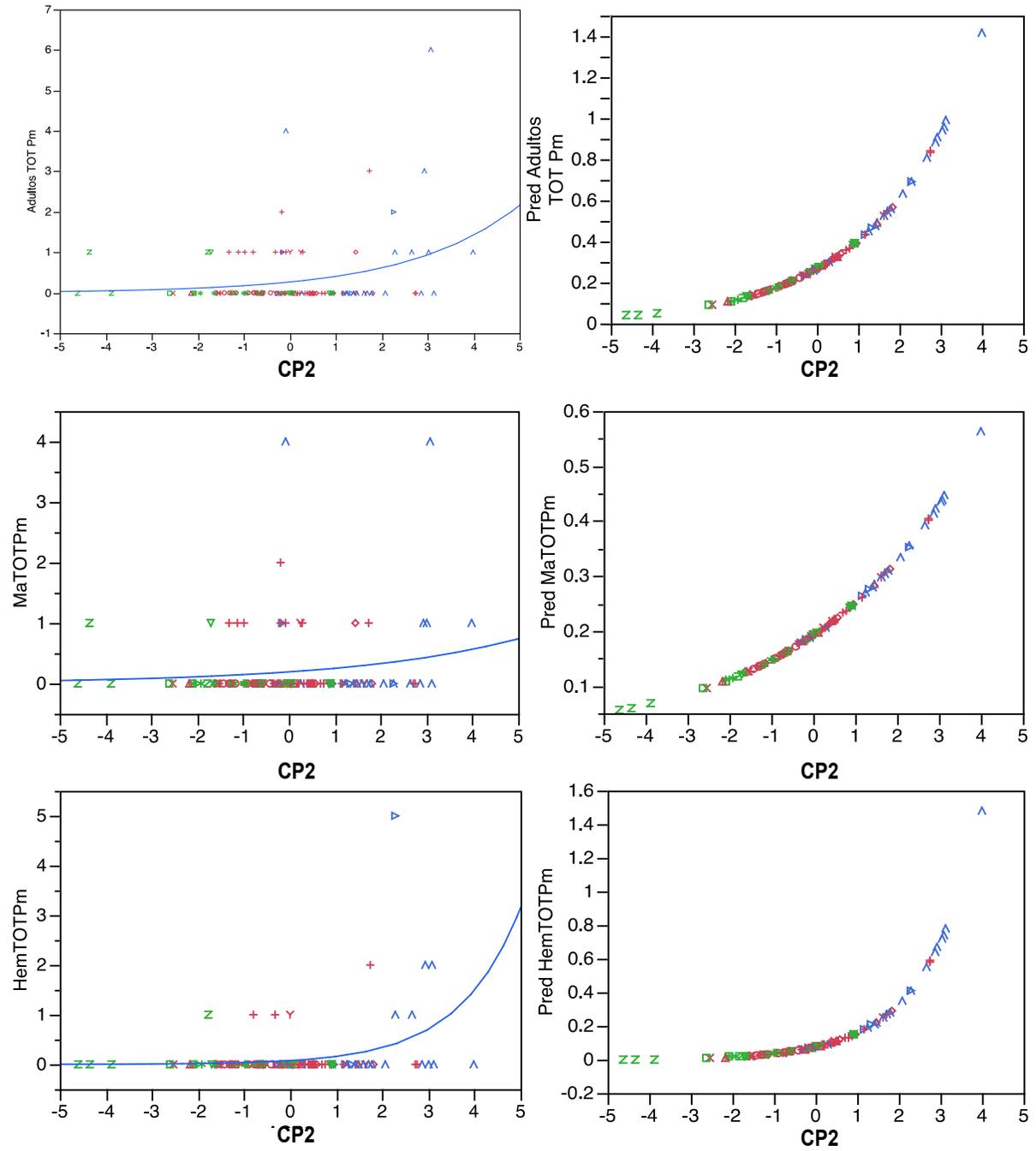
Modelos Lineares Generalizados (GLIMs) para los grupos de *P. difficilis* en la época lluviosa.

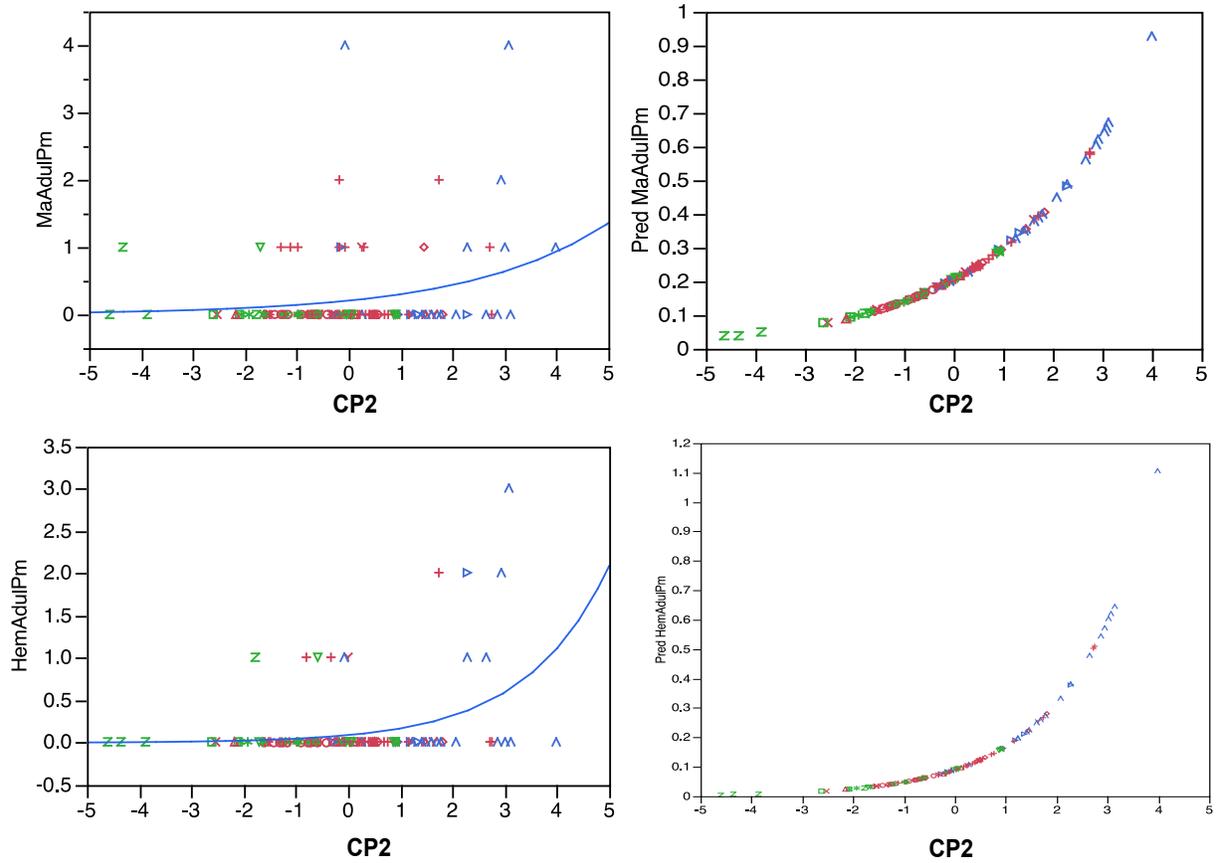


Anexo III. MLGs, obtenidos y esperados, para secas que mejor explican y predicen la presencia de individuos Adultos Totales (AdulTOT), Machos Totales (MATOT), Machos Adultos (MaAdul) y Machos Juveniles (MaJuv) de *P. difficilis* en la zona de estudio, para la época de lluvias; a la derecha de todos los gráficos de los modelos se muestran los valores predichos con su CP respectivo (gráficas donde el eje de “y” se menciona como “Pred Conteos”).

Anexo IV.

Modelos Lineares Generalizados (GLIMs) para los grupos de *P. melanotis* en la época seca.

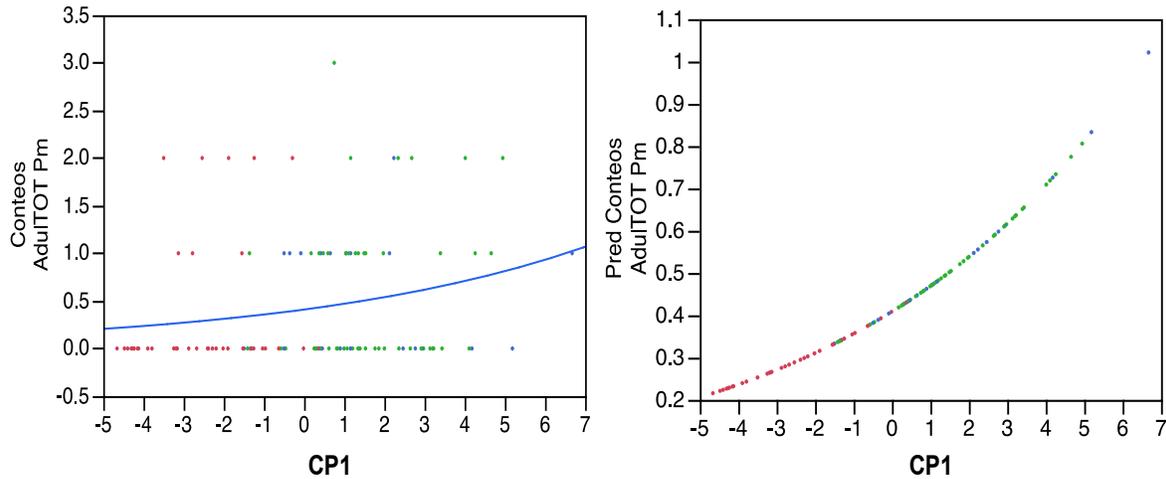




Anexo IV. MLGs, obtenidos y esperados, para secas que mejor explican y predicen la presencia de individuos Adultos Totales (AdulTOT), Machos Totales (MATOT), Hembras Totales (HemTOT), Machos Adultos (MaAdul) y Hembras Adultas (HemAdul) de *P. melanotis* en la zona de estudio, para la época de secas; a la derecha de todos los gráficos de los modelos se muestran los valores predichos con su CP respectivo (gráficas donde el eje de “y” se menciona como “Pred Conteos”).

Anexo V.

Modelos Lineares Generalizados (GLIMs) para los grupos de *P. melanotis* en la época lluviosa.



Anexo V. MLGs, obtenidos y esperados, para secas que mejor explican y predicen la presencia de individuos Adultos Totales (AdulTOT) de *P. melanotis* en la zona de estudio, para la época de lluvias; a la derecha de todos los gráficos de los modelos se muestran los valores predichos con su CP respectivo (gráficas donde el eje de “y” se menciona como “Pred Conteos”).