

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

“Aspectos poblacionales del ratón de patas blancas: *Peromyscus mexicanus* (Rodentia: Muridae) en el Parque Nacional Volcán Poás, Costa Rica”

Tesis sometida a consideración de la Comisión del Programa de Estudios
de Posgrado en Biología para optar al grado de Magíster Scientiae

Licidia María Rojas Rojas

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2005

A Dios y a mis padres a quienes debo lo que soy

AGRADECIMIENTOS

En el transcurso de este proceso conté con la ayuda de muchas personas a quienes les agradezco sinceramente:

Agradezco a mi familia, en especial a mis padres y a Alejandro, quienes con su apoyo incondicional me ayudaron a salir adelante. Y a mi hermana Gloria quién además me ayudó con el desplazamiento a los sitios de muestreo.

A mis amigos por su apoyo y motivación en particular a Minor Barboza y Alexander García quienes, además, me ayudaron con el trabajo logístico y de campo. También a Gabriel Aguilar, Luis Castro y José Alfredo Fernández quienes, además, en múltiples ocasiones ayudaron con el trabajo de laboratorio.

A los miembros del comité de tesis quienes me motivaron, orientaron y ayudaron con paciencia en todo el trabajo: al Dr. José Manuel Mora, a la Dra. María Eugenia Zaldívar, al Dr. Jorge Azofeifa y al Dr. Bernal Morera.

También al Dr. Oscar Rocha quién facilitó el laboratorio de genética donde se realizó el trabajo, fue quién proveyó la mayoría de los reactivos y materiales de trabajo de laboratorio y además realizó importantes aportes en el trabajo escrito.

A la Dra. Virginia Solís por su anuencia a cooperar en todo y su apoyo.

Al Dr. César Laurito por su aporte sobre la paleobiogeografía de pequeños mamíferos.

Al Dr. William Eberhard quién aportó sugerencias importantes para el proyecto.

Al Dr. Carlos Morales y al Dr. Jorge Gómez Laurito quienes me ayudaron con la descripción vegetativa de los sitios de muestreo.

A Carlos Ramírez de la Escuela de Geología de la Universidad de Costa Rica por los datos climatológicos facilitados.

Al Dr. José Fco. Di Stefano por la facilitación del programa estadístico Jolly Seber.

Agradezco a la Escuela de Biología y al Sistema de Estudios de Posgrado de la Universidad de Costa Rica por el equipo y financiamiento facilitado para el proyecto.

A la Dra. Consuelo Lorenzo Monterubino quien amablemente me facilitó las muestras de *P. mexicanus* de la colección de la sección de sistemática y taxonomía de ECOSUR, México y quien facilitó una pasantía de quince días en dicho laboratorio. Y a todo el personal de esta sección quienes con mucha amabilidad me ayudaron con el trabajo y la estadía, en especial a Maricela Bautista y Felipe Moragán.

A IDEA WILD por las trampas donadas para este proyecto.

Al Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC) en especial a Francisco González y Guillermo Jiménez por la facilitación de los mapas de corredores biológicos.

Al Instituto Costarricense de Electricidad (ICE) por los datos climatológicos facilitados.

Finalmente al Ministerio Nacional del Ambiente y Energía (MINAE), por los permisos otorgados y las facilidades de investigación en Parques Nacionales. En especial a Mauricio Arias y demás personal del Parque Nacional Volcán Poás por su apoyo a este trabajo.

Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar por el grado de Magister Scientiae.

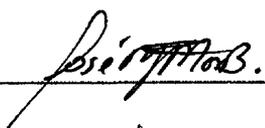
Álvaro Morales Ramírez, Dr.rer.nat.
En representación del Decano del Sistema
de Estudios de Posgrado.



Virginia Solís Alvarado, Ph.D
Directora del Programa de
Posgrado en Biología.



José Manuel Mora Benavides, Ph.D
Director de Tesis.



Jorge Azofeifa Navas, Dr.sc.hum.
Asesor.



Bernal Morera Brenes, Ms.c.
Asesor.



Licidia María Rojas Rojas
Candidata.

Licidia M. Rojas R.

Rojas Rojas Licidadia María

Aspectos Poblacionales del Ratón de Patas Blancas:

Peromyscus mexicanus (Rodentia: Muridae) en el Parque Nacional
Volcán Poás, Costa Rica.

Tesis Maestría en Biología. Universidad de Costa Rica. San José. C.R:

L.M. Rojas R. 2005.

46h.: 13il. -8 refs.

Prefacio

Los ratones del género *Peromyscus* (Rodentia: Muridae) están entre los mamíferos pequeños más exitosos de Norte y Centroamérica (Chirhart *et al.* 2000). Dentro de *Peromyscus* se agrupan 60 especies de ratones que se distribuyen desde el norte de Canadá hasta el Oeste de Panamá (Awise *et al.* 1979, Zimmerman *et al.* 1978).

Estudios sobre la ecología de varias especies de *Peromyscus* en Norteamérica han mostrado variación en el tamaño poblacional y estacionalidad reproductiva a través del tiempo (Lamberth y Adler, 2000; Lewellen y Vessey 1998). También se ha observado en especies como *P. maniculatus*, *P. leucopus*, *P. eremicus* y *P. californicus* que la selección del hábitat está relacionada con la estructura vegetal del mismo (M'Closkey, 1976; Smartt, 1978). Además, se han desarrollado estudios sobre la variación genética en varias especies de este género, como *P. leucopus* (Schmidt, 1999) y *P. maniculatus* (Baccus y Wolf, 1989; Chirhart *et al.*, 2000; Lansman *et al.*, 1983; Loxterman *et al.*, 1998). Estas investigaciones han revelado una alta variación molecular entre especies y poblaciones de *Peromyscus* de Norteamérica. Sin embargo, los estudios son muy escasos o inexistentes para las especies de este género distribuidas en Centroamérica.

El ratón de patas blancas (*Peromyscus mexicanus*) se encuentra en los bosques de tierras medias y altas (600 - 3000 msnm) desde México hasta el oeste de Panamá,

que es el límite sur del género (Mora, 2000; Reid, 1997; Wilson y Reeder, 1993). Es un animal terrestre y nocturno, cuya dieta consiste principalmente de semillas, frutas e insectos (Mora, 2000) y se sabe de su importancia como depredador de semillas en los bosques tropicales (Wenny, 2000).

P. mexicanus se ha identificado como una de las especies de múridos silvestres más abundantes de Costa Rica (Anderson, 1982; Johnson y Vaughan, 1993; McCain, 2004; Van den Berg y Kapelle, 1996). Sin embargo, esta especie ha sido poco estudiada en relación a otras especies del género *Peromyscus* en otras zonas de Centro y Norteamérica. Por ejemplo, no existe ningún estudio sobre la variación genética de las poblaciones de *Peromyscus mexicanus* en Costa Rica.

En este estudio se evaluaron algunos aspectos de la ecología poblacional de *P. mexicanus* en el Parque Nacional Volcán Poás. Por ejemplo, el tamaño de la población, la proporción de sexos y la variación en el peso corporal a través de 14 meses de muestreo. Además se seleccionaron tres sitios de muestreo dentro del parque, para determinar la abundancia de *P. mexicanus* en cada uno de éstos. También se probó la factibilidad de estudiar la variación genética en *P. mexicanus* mediante marcadores de microsatélites desarrollados para *P. maniculatus*.

Materiales y Métodos

Para determinar la estructura poblacional de *P. mexicanus* se seleccionaron tres sitios de muestreo: Potrero Grande, Tierra Fría y Canto de las Aves. En cada sitio, se realizaron muestreos mensuales, mediante métodos de captura, marcado y liberación de animales. Para la captura de los ratones se colocaron 30 trampas Sherman (tamaño 23 x 9 x 8 cm) en cada sitio desde marzo de 2002 hasta abril de 2003. Se colocaron las trampas formando un rectángulo de tres filas (separadas por 10 metros) y cada fila con

diez trampas (espaciadas una de otra por 10 metros). Se dejó las trampas abiertas durante seis días consecutivos cada mes.

Se recolectaron muestras de sangre o tejido de individuos de *P. mexicanus* en tres localidades: el Parque Nacional Volcán Poás, el Parque Nacional Rincón de la Vieja y el Cerro de la Muerte. Además, se incluyó una muestra de 19 individuos de Chiapas, México. El muestreo se realizó utilizando 30 trampas Sherman (tamaño 23 x 9 x 8 cm) durante tres o cuatro días consecutivos en cada localidad. Además, a la mayoría de los *P. mexicanus* se les hizo una pequeña incisión en la parte ventral de la cola y con un capilar se extrajo aproximadamente 0,3 ml de sangre. Luego, se colocó cada muestra en un tubo con EDTA y se mantuvo a -20 °C hasta realizarse el análisis genético. A algunos individuos se les extrajo aproximadamente 0,5 a 1 cm de cola como muestra de tejido. Se desinfectó la cola del ratón antes y después de la incisión, aplicando una solución de yodo y alcohol.

Conclusiones generales

Peromyscus mexicanus fue una de las especies que se capturó con mayor frecuencia en el Parque Nacional Volcán Poás. En Tierra Fría fue el sitio donde se observó mayor estabilidad de la población en términos de su tamaño poblacional, fluctuación poblacional a través del tiempo, reclutamiento, supervivencia y variación en el peso corporal. Factores como la presencia de roble (*Quercus* sp.) y la alta densidad de sotobosque son probablemente los que favorecen la estabilidad de esta especie en este sitio. En Potrero Grande los datos apoyan la idea de que esta especie es oportunista pues al parecer aprovecha los meses de mayor disponibilidad de alimento para movilizarse a

este sitio. También se observó dimorfismo sexual en el peso de los machos y las hembras; los machos presentaron pesos mayores.

Este estudio preliminar mostró que es factible analizar la variación genética de *P. mexicanus* mediante los marcadores de microsatélites diseñados para *P. maniculatus* (Chirhat *et al.* 2000). Un análisis con mayor número de individuos y mayor cantidad de marcadores podría servir para caracterizar la variabilidad genética de las poblaciones de Costa Rica. Además se podrían realizar comparaciones con poblaciones ubicadas en el centro de la distribución de esta especie (México) y así se podría obtener información sobre el proceso de dispersión de *P. mexicanus* desde Norteamérica hasta Costa Rica y el oeste de Panamá.

Ratón de patas blancas, *Peromyscus mexicanus*, ecología poblacional, Variación genética, microsatélites, Parque Nacional Volcán Poás, Costa Rica.

Dr. José Manuel Mora Benavides

Programa Regional de Posgrado en Biología. Sistema de Estudios de Posgrado.
Universidad de Costa Rica.

Índice

Dedicatoria -----	II
Agradecimientos-----	III
Prefacio-----	V
Índice-----	IX
Lista de Cuadros-----	X
Lista de Figuras-----	XI
Capítulo 1. Aspectos Poblacionales del Ratón de Patas Blancas: <i>Peromyscus mexicanus</i> (Rodentia: Muridae) en el Parque Nacional Volcán Poás, Costa Rica-----	1
ADENDUM. Análisis Preliminar de la variación genética del Ratón de Patas Blancas: <i>Peromyscus mexicanus</i> (Rodentia: Muridae) con tres marcadores de microsatélites-----	25

Lista de Cuadros

Número de individuos capturados (porcentaje de capturas) de <i>Peromyscus mexicanus</i> y otras especies en los tres sitios de muestreo en el Parque Nacional Volcán Poás, 2002-2003.	9
Probabilidad de reclutamiento y supervivencia (más-menos desviación estándar) de <i>Peromyscus mexicanus</i> en Tierra Fría y Potrero Grande, Parque Nacional Volcán Poás desde marzo de 2002 hasta abril de 2003.	11
Tipo de frutos silvestres suministrados, peso antes y después del periodo de exposición y porcentaje consumido por tres <i>Peromyscus mexicanus</i> en cautiverio durante 10 noches consecutivas.	17
Nombre, ubicación y tamaño de muestra de las poblaciones estudiadas de <i>P. mexicanus</i> , en Costa Rica.	27
Iniciadores de microsatélites utilizados en las poblaciones de <i>Peromyscus mexicanus</i> .	29
Frecuencias fenotípicas absolutas (y relativas) observadas para cada locus en tres poblaciones de Costa Rica (CM = Cerro de la Muerte; PNVP = Parque Nacional Volcán Poás; PNRV = Parque Nacional Rincón de la Vieja) y una muestra de Chiapas de <i>Peromyscus mexicanus</i> .	32
Frecuencias alélicas y tamaño de la muestra (n) amplificados para cada locus en tres poblaciones de Costa Rica (CM = Cerro de la Muerte; PNVP = Parque Nacional Volcán Poás; PNRV = Parque Nacional Rincón de la Vieja) y una muestra de Chiapas de <i>Peromyscus mexicanus</i> .	33

Lista de Figuras

Ubicación de 3 sitios de muestreo: Potrero Grande, Tierra Fría y Canto de las Aves en el Parque Nacional Volcán Poás.	5
Promedio de lluvia mensual y tamaño poblacional de <i>Peromyscus mexicanus</i> en Tierra Fría y Potrero Grande, Parque Nacional Volcán Poás, 2002-2003.	10
Distribución de peso promedio y desviación estándar de <i>Peromyscus mexicanus</i> en Tierra Fría, Parque Nacional Volcán Poás, 2002-2003.	12
Distribución de peso promedio y desviación estándar de <i>Peromyscus mexicanus</i> en Potrero Grande, Parque Nacional Volcán Poás, 2002-2003.	13
Número de adultos e inmaduros de en Tierra Fría, Parque Nacional Volcán Poás, 2002-2003.	14
Número de adultos e inmaduros de en Potrero Grande, Parque Nacional Volcán Poás, 2002-2003.	14
Tamaño poblacional de <i>Peromyscus mexicanus</i> y <i>Reithrodontomys creper</i> en Tierra Fría, Parque Nacional Volcán Poás, 2002-2003.	15
Tamaño poblacional de cuatro especies de múridos en Potrero Grande, Parque Nacional Volcán Poás, 2002-2003.	16
Tamaño poblacional de <i>Reithrodontomys creper</i> en Tierra Fría, Parque Nacional Volcán Poás, 2002-2003.	16
Mapa de corredores biológicos con áreas altitudinales superiores a los 600 msnm y con cobertura forestal en la actualidad en Costa Rica (en oscuro). Localización de las poblaciones de <i>Peromyscus mexicanus</i> incluidas en este estudio. 1 = Cerro de la Muerte, 2 = Parque Nacional Volcán Poás y 3 = Parque Nacional Rincón de la Vieja.	27
Amplificaciones obtenidas con el microsatélite Pml04 para 18 muestras de <i>Peromyscus mexicanus</i> .	31
Amplificaciones obtenidas con el microsatélite Pml05 para 18 muestras de <i>Peromyscus mexicanus</i> .	31
Amplificaciones obtenidas con el microsatélites Pml12 para 18 muestras de <i>Peromyscus mexicanus</i> .	31

**Aspectos poblacionales del Ratón de Patas Blancas *Peromyscus mexicanus*
(Rodentia: Muridae) en el Parque Nacional Volcán Poás, Costa Rica**

Licidia Rojas Rojas¹

¹Programa Regional de Posgrado en Biología. Sistema de Estudios de Posgrado. Universidad de Costa Rica.

Se estudió el tamaño poblacional, la proporción de sexos, el peso y el número de individuos adultos e inmaduros de *Peromyscus mexicanus* en tres sitios durante 14 meses en el Parque Nacional Volcán Poás. Se colocaron 30 trampas Sherman en cada sitio, para un estudio de marca recaptura durante seis días consecutivos de cada mes, desde marzo de 2002 hasta abril de 2003. Se hicieron 2393 capturas, de las cuales, el 34,77% fueron *Peromyscus mexicanus*. Se capturaron en promedio 34 individuos de *P. mexicanus* por mes por hectárea en Tierra Fría y 11 individuos por mes por hectárea en Potrero Grande; en Canto de las Aves sólo se capturaron 4 individuos en todo el muestreo. En Tierra Fría, además de *P. mexicanus*, se capturaron individuos de *Reithrodontomys creper*, *R. rodriguezi*, *Scotinomys teguina* y *Oryzomys devius* (Muridae). En Potrero Grande se capturaron individuos de *P. mexicanus*, *R. crecer*, *R. sumichrasti*, *S. teguina* y *O. devius*. En Canto de las Aves se capturaron individuos de *P. mexicanus*, *R. creper*, *R. rodriguezi* y *O. devius*. El tamaño estimado de la población de *P. mexicanus* no varió a lo largo de los meses en Tierra Fría, pero si varió en Potrero Grande. No se observó variación en la proporción de sexos en ninguno de los dos sitios. El valor promedio de peso de *P. mexicanus* en Tierra Fría para los machos fue de $43,83 \pm 1,93$ g y el de la hembras fue de $39,29 \pm 2,07$ g. El valor promedio de peso de *P. mexicanus* en Potrero Grande para los machos fue de $43,54 \pm 3,42$ g y el de las hembras fue de $42,08 \pm 3,45$ g. Ni en Tierra Fría ni en Potrero Grande se encontraron diferencias en la cantidad de individuos inmaduros a través del tiempo.

Palabras clave: Ratón de patas blancas, *Peromyscus mexicanus*, ecología poblacional, Parque Nacional Volcán Poás, Costa Rica.

El género *Peromyscus* constituye el grupo más diverso y con distribución más amplia entre los mamíferos pequeños de Norteamérica (Chirhart *et al.* 2005). Por esa razón, ha sido ampliamente utilizado en estudios de ecología, comportamiento, fisiología, sistemática y evolución (Chirhart *et al.* 2005). El ratón de patas blancas (*Peromyscus mexicanus*) es el miembro del género que presenta la distribución geográfica más amplia y se encuentra en los bosques de tierras medias y altas (600 - 3000 msnm) desde México hasta el oeste de Panamá (Wilson y Reeder 1993, Reid 1997, Mora 2000). Es un animal terrestre y nocturno, cuya dieta consiste

principalmente de semillas, frutas e insectos (Mora 2000). Según, Wenny (2000) esta especie cumple un papel importante como depredador de semillas del bosque nuboso de Costa Rica.

El ratón de patas blancas se ha descrito como una de las especies de múridos silvestres más abundantes de Costa Rica. Sin embargo, esta especie ha sido poco estudiada en relación a otras especies del género *Peromyscus* en otras zonas. En Monteverde, Costa Rica, Anderson (1982) encontró que éste era el ratón más abundante y que el apareamiento del mismo estaba correlacionado positivamente con la precipitación. Por su parte, Johnson y Vaughan (1993) capturaron esta especie en todos los sitios evaluados en la Cordillera de Talamanca y además observaron que su mayor abundancia se presenta en las zonas boscosas. En un estudio en la región de los Santos, Costa Rica, Van den Bergh y Kappelle (1998) capturaron individuos de *P. mexicanus* con mayor frecuencia que otras especies y observaron una asociación de esta especie con los bosques secundarios.

En el presente estudio se evaluaron algunos aspectos de la ecología poblacional de *P. mexicanus* en el Parque Nacional Volcán Poás. Este trabajo permitió comparar variables como el tamaño de la población, la proporción de sexos y otros parámetros poblacionales con estudios realizados en otros sitios. Además, se determinó en cual de los tres de sitios estudiados dentro del parque, se puede encontrar esta especie con mayor frecuencia. De la misma manera, se determinó con animales en cautiverio el consumo relativo de algunos frutos silvestres, propios de la zona.

MATERIALES Y METODOS

Descripción del sitio de muestreo: El Parque Nacional Volcán Poás (PNVP) está ubicado en la Provincia de Alajuela y se encuentra en el extremo oeste de la Cordillera Volcánica Central (latitud 10°04'20" a 10°16'33"N; longitud 84°11'40" a 84°16'07"W). Este parque tiene una extensión de 5600 hectáreas y una elevación máxima de 2708 msnm. La temperatura promedio osciló entre 15 y 24°C con un promedio de 14°C y la precipitación anual varió entre 3500 y 8000 mm (Boza, 2001). El clima del Parque Nacional Volcán Poás se caracteriza por una alta pluviosidad, con un promedio de 3700 mm por año.

Para estudiar la ecología poblacional de *P. mexicanus* en ambientes distintos, se seleccionaron tres sitios de muestreo dentro del parque. Uno de ellos es conocido como Potrero Grande (Fig. 1). Este es un área de pastizal que se formó hace unos 40 años, cuando se derribaron algunos parches de bosque para la creación de potreros y para el establecimiento de un hotel y un aserradero (Arias, M. com. pers.). Hace unos 30 años cesó la actividad antropogénica y comenzó un proceso de sucesión natural. Potrero Grande, se encuentra a una altitud de 2500 msnm (Macey 1975). Algunas de las plantas más comunes de este sitio son: kikuyo (*Pennisetum clandestinum*), zacate (*Paspalum boscianum*), (*Halenia rhyacophyla*), el llantén (*Plantago birtella*), margarita amarilla (*Hipochaerys radicata*), juncia (*Carex nogrum*) y musgo de la turba (*Sphagnum* spp.). También es notable, la presencia de plantas introducidas como naranjo de monte (*Hypericum strictum*) y corona de Cristo (*Ulex europaeus*) que han ido invadiendo la zona. En las orillas de la carretera se pueden observar otras especie como cipresillo (*Escallonia poasana*), lengua de vaca (*Miconia myrtillifolia*),

arrayán (*Vaccinium consanguineum*), bejuco muela (*Pernetia coriacea*) y *Disterigma humboldtii*.

El segundo sitio de muestreo seleccionado se conoce como Tierra Fría. Este sitio es un bosque nuboso que está ubicado en el límite sur del parque (Fig.1). Se encuentra a una altitud de entre 2450 a 2550 msnm (Macey 1975). En Tierra Fría, el dosel es abierto con pocos árboles grandes y un sotobosque relativamente denso. En este último se han desarrollado arbustos típicos de bosque secundario como lengua de vaca (*Miconia* spp.) y tocuico (*Ardisia pleurobotrya*), los cuales son más abundantes que las especies de dosel como el roble (*Quercus* spp.), papayillo (*Schefflera rodriguesiana*), fosforillo (*Dendropanax* sp.), ciprecillo (*Escallonia myrilloides*) y copey (*Clusia odorata*). En Tierra Fría se encuentra una gran variedad de plantas de crecimiento bajo, como carrizo (*Chusquea* spp.) y arete de india (*Bomarea acutifolia*).

El tercer sitio que se seleccionó es Canto de las Aves, el cual, se ubica al extremo este del cráter principal y es además el sitio de mayor elevación dentro de parque (Fig. 1). Canto de las Aves es un bosque nuboso de 2600 a 2700 msnm (Macey 1975). En este sitio las especies que dominan el dosel son copey (*Clusia odorata*), papayillo (*Schefflera rodriguesiana*), cacho de venado (*Dydimopanax pittieri*), arrayán (*Weinmannia trianaea*) y ratoncillo (*Myrsine dependens*), las cuales tienen unos 15 a 20 m de alto y con copas anchas por lo que la penetración de la luz es escasa en este sitio. Más abajo del dosel se pueden encontrar arbustos escasos de especies como tocuico (*Ardisia pleurobotrya*), arrayán (*Vaccinium* sp.) y miconia (*Miconia biperulifera*). Se destacan también algunas Ericáceas epífitas como

colmillo de perro (*Cavendishia bracteata*). Al acercarse a los bordes de la laguna, los carrizos (*Chusquea* spp.) se hacen prominentes.

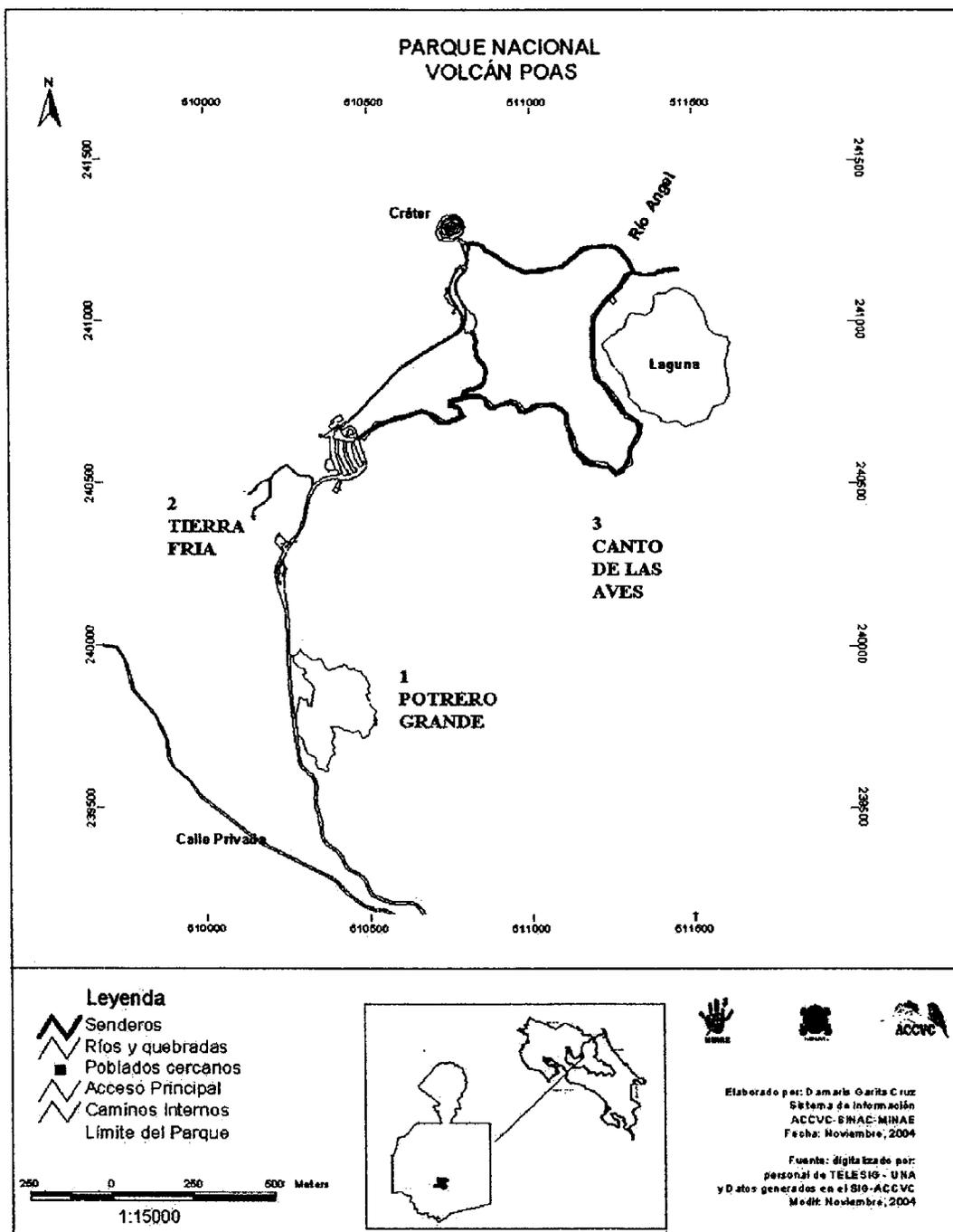


Fig. 1. Ubicación de 3 sitios de muestreo: Potrero Grande, Tierra Fría y Canto de las Aves, dentro del Parque Nacional Volcán Poás. Modificado con permiso de Garita, D. 2004. ACCVC-MINAE.

Determinación de la ecología poblacional: Para determinar la ecología poblacional de *P. mexicanus* en cada uno de los tres sitios seleccionados, se realizaron muestreos mensuales mediante método de captura, marcado y liberación de animales. Para la captura de los ratones se colocaron 30 trampas Sherman (tamaño 23 x 9 x 8 cm) en cada sitio desde marzo de 2002 hasta abril de 2003. Se colocaron las trampas formando un rectángulo de tres filas (separadas por 10 metros) y cada fila con diez trampas (espaciadas una de otra por 10 metros). Se dejaron las trampas abiertas durante seis días consecutivos cada mes (excepto en los primeros dos meses del muestreo que se mantuvieron abiertas por cinco días). Cada día se revisaron las trampas y se les cambió el cebo. El cebo consistió en una mezcla de avena, mantequilla de maní y agua. Se marcó a cada individuo mediante un código de muescas en las orejas. Cada individuo capturado se identificó por marca, sexo y peso. El peso se determinó utilizando una pezola de 100 gramos. La clasificación de individuos adultos e inmaduros se realizó siguiendo el protocolo de Anderson (1982).

Proporción de frutos consumidos: Para determinar el consumo relativo de algunos frutos silvestres en la dieta de *P. mexicanus*, se mantuvo a 3 individuos en cautiverio durante 10 noches consecutivas. Cada noche se colocaron cantidades similares de los frutos de las cuatro especies más comunes en el sitio Tierra Fria; estas especies son roble (*Quercus tonduzii*), colmillo de perro (*Cavendishia bracteata*), copey (*Clusia odorata*) y cacho de venado (*Dydimopanax pittieri*). Se tomó el peso de los frutos que se ofreció cada noche y en la mañana siguiente, por diferencia de peso se obtuvo el porcentaje de consumo de cada tipo de fruto. Cada

mañana se verificó que la diferencia fuera producto del consumo (mordiscos) del ratón de patas blancas y no pérdidas por otros efectos.

Análisis estadístico: Para estimar el tamaño de la población, el reclutamiento y la probabilidad de supervivencia relativa de la población de *P. mexicanus*, se utilizó el modelo de Jolli-Seber (Zar 1996). Se analizaron los datos con el Programa “Ecological Methodology” (Versión 5.2, Krebs 2000). Se debe mencionar que al utilizar este modelo, se excluyen el primero y los dos últimos meses de muestreo por efectos de la técnica de captura-recaptura en los que se basa el mismo. Además se usó el programa “Systat” (versión 9, SPSS 1998) para realizar todas las pruebas estadísticas. Para comparar la densidad entre sitios, el tamaño de la población a través del tiempo y las proporciones de sexo, se utilizó la prueba de Chi cuadrado. Para comparar la variación en el peso corporal entre machos y hembras se utilizó una prueba U de Mann-Whitney y para comparar la variación en el peso corporal a través del tiempo se usó una prueba de Kruskal-Wallis. Para determinar las diferencias entre las distribuciones de abundancia de los individuos adultos e inmaduros se utilizó una prueba de Kolmogorov-Smirnov. Esta última prueba se utilizó además, para analizar las diferencias entre las distribuciones de tamaño poblacional de *P. mexicanus* y otras especies. También se calculó una correlación de Pearson para examinar la relación entre la precipitación mensual y el tamaño poblacional. Para analizar la relación entre la fluctuación poblacional de *P. mexicanus* y *R. crecer* en Tierra Fría se aplicó una correlación gradual (Spiegel 1971) Finalmente, se determinó si la presencia de *P. mexicanus* en Potrero Grande pudo tener alguna relación con la cercanía de este sitio al bosque. Para comparar el número de capturas

de *P. mexicanus* cerca o lejos del borde del bosque en Potrero Grande, se utilizó una prueba de Chi cuadrado.

Fluctuación en el tamaño poblacional de otras especies: También se determinó la importancia de *P. mexicanus* en la comunidad de múridos en cada sitio. Para ello, se registraron todas las capturas de animales de otras especies de múridos. Al igual que para los ratones de patas blancas, para las otras especies se anotó el sexo y el peso de cada individuo; además se marcó cada ratón mediante un código de muescas en las orejas.

RESULTADOS

Abundancia: En todo el periodo de muestreo se hicieron 2393 capturas, de las cuales 832 (34,77%) correspondieron a *Peromyscus mexicanus*. En Tierra Fría, además de *P. mexicanus*, se capturaron individuos de *Reithrodontomys creper*, *Reithrodontomys rodriguezi*, *Scotinomys teguina* y *Oryzomys devius* (Muridae). En Potrero Grande también se capturaron además de *P. mexicanus* individuos de *R. creper*, *R. sumichrasti*, *S. teguina* y *O. devius*. En Canto de las Aves se capturaron individuos de *P. mexicanus*, *R. creper*, *R. rodriguezi* y *O. devius* (Cuadro 1).

La densidad de *P. mexicanus* mostró variación entre los tres sitios de estudio. En Tierra Fría se capturaron, en promedio $34 \pm 2,15$ individuos por mes por hectárea, en Potrero Grande se capturaron $11 \pm 1,85$ individuos por mes por hectárea y en Canto de las Aves sólo se capturaron 4 individuos (2 machos y 2 hembras) en los meses de febrero a abril de 2003. La densidad de *P. mexicanus* fue mayor en Tierra Fría que en Potrero Grande ($X^2 = 8,95$; $gl = 1$; $p = 0,003$).

En Potrero Grande se observaron más capturas de *P. mexicanus* cerca del bosque (139 capturas), que lejos de este (16 capturas), a pesar de que sólo nueve trampas (de un total de 30) se encontraban cerca del bosque ($X^2 = 260,03$; $gl = 1$; $p < 0,001$).

Cuadro 1. Número de individuos capturados (porcentaje de capturas) de *Peromyscus mexicanus* y otras especies en los tres sitios de muestreo en el Parque Nacional Volcán Poás, 2002-2003.

Especie	Potrero Grande (%)	Tierra Fría (%)	Canto de las Aves (%)	Total (%)
<i>Peromyscus mexicanus</i>	158 (6,06)	647 (27,04)	27 (1,13)	832 (34,77)
<i>Reithrodontomys crecer</i>	155 (6,48)	243 (10,15)	474 (19,81)	872 (36,44)
<i>Scotinomys teguina</i>	341 (14,25)	20 (0,84)	0 (0)	361 (15,08)
<i>Reithrodontomys sumichrasti</i>	260 (10,86)	0 (0)	0 (0)	260 (10,86)
<i>Reithrodontomys rodriguezi</i>	0 (0)	27 (1,13)	11 (0,46)	38 (1,59)
<i>Oryzomys devius</i>	1 (0,04)	5 (0,21)	24 (1,00)	30 (1,26)
Total	915 (38,24)	942 (39,36)	536 (22,4)	2393 (100)

El tamaño estimado de la población de *P. mexicanus* no varió a lo largo del tiempo en Tierra Fría ($X^2 = 14,56$; $gl = 11$; $p = 0,20$) (Fig. 2). En Potrero Grande se encontraron diferencias en el tamaño estimado de la población a través del tiempo ($X^2 = 34,21$; $gl = 10$; $p < 0,001$); donde los meses de agosto y octubre presentaron el mayor aumento de la abundancia. Además, se obtuvo una correlación positiva entre la distribución de los promedios mensuales de lluvia y la distribución del tamaño poblacional mensual en Potrero Grande ($r^2 = 0,689$; $p = 0,028$). En Tierra Fría la relación entre la precipitación y el número de individuos también fue positiva ($r^2 = 0,565$; $p = 0,070$) (Fig. 2).

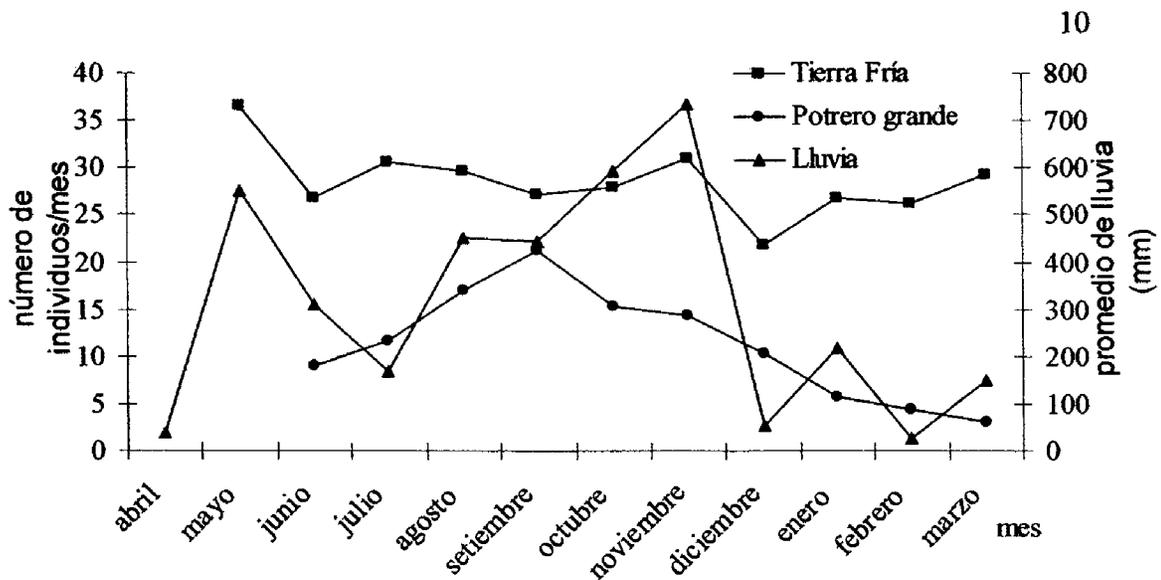


Fig. 2. Promedio de lluvia mensual y tamaño poblacional de *Peromyscus mexicanus* en Tierra Fria y Potrero Grande, en el Parque Nacional Volcán Poás, 2002-2003.

Índices de reclutamiento y supervivencia: En Tierra Fria se observó un mayor reclutamiento de *P. mexicanus* en los meses de mayo a julio, con un segundo aumento en los meses de octubre y noviembre. En Potrero Grande se encontraron los valores más altos de reclutamiento en los meses de julio y setiembre, sin embargo, en este caso los valores de los índices fueron variables (Cuadro 2). En general la tasa de reclutamiento en Tierra Fria es mayor que en Potrero Grande.

En general, la probabilidad de supervivencia de *P. mexicanus* en Tierra Fria varió entre 0,596 y 1. En Potrero Grande, los valores del índice de supervivencia presentaron variación en el tiempo, con un ámbito que varió desde 0,447 a 1 (Cuadro 2). Es importante señalar que los primeros y últimos meses del análisis presentan valores extremos debido a efectos propios del modelo de Jolli-Seber (Zar, 1996).

Cuadro 2. Probabilidad de reclutamiento y supervivencia (más-menos desviación estándar) de *Peromyscus mexicanus* en Tierra Fría y Potrero Grande, Parque Nacional Volcán Poás desde marzo de 2002 hasta abril de 2003.

Mes/año	Reclutamiento (B)		Probabilidad de supervivencia (Phi)	
	Tierra Fría	Potrero Grande	Tierra Fría	Potrero Grande
Marzo 2002	-	-	1 ± 0,0	0,893 ± 0,463
Abril 2002	23,7 ± 9,7	-	1 ± 0,0	0,533 ± 0,21
Mayo 2002	4,9 ± 7	0 ± 10,1	0,596 ± 0,12	1 ± 0,0
Junio 2002	4,3 ± 4,5	2,7 ± 6,2	1 ± 0,0	1 ± 0,0
Julio 2002	4,5 ± 2,2	4,2 ± 5,4	0,883 ± 0,088	1 ± 0,435
Agosto 2002	2,4 ± 1,8	1,8 ± 4,2	0,833 ± 0,09	0,447 ± 0,219
Setiembre 2002	3,3 ± 1,5	5,8 ± 4,1	0,909 ± 0,084	0,76 ± 0,239
Octubre 2002	5,4 ± 2,6	2,6 ± 3,8	0,948 ± 0,143	0,72 ± 0,225
Noviembre 2002	3,4 ± 2,1	0 ± 2,1	0,631 ± 0,13	0,708 ± 0,296
Diciembre 2002	11 ± 2,4	0 ± 0,6	0,761 ± 0,11	0,588 ± 0,313
Enero 2003	3,4 ± 2,5	1,1 ± 1,0	0,96 ± 0,054	0,692 ± 0,272
Febrero 2003	2,9 ± 2,1	0 ± 0,7	1 ± 0,0	0 ± 0,0
Marzo 2003	0 ± 0	0 ± 0,0	0 ± 0,0	0 ± 0,0
Abril 2003	0 ± 0	0 ± 0,0	0 ± 0,0	-

Proporción de sexos: La proporción de sexos (machos: hembras) de *P. mexicanus* en Tierra Fría fue de 0,98:1 (41 machos y 42 hembras) y en Potrero Grande fue de 0,76:1 (13 machos y 17 hembras). La proporción de machos y hembras en cada sitio fue igual (Tierra Fría: $X^2 = 0$; gl = 1; p = 1; Potrero Grande: $X^2 = 0,30$; gl = 1; p = 0,58). También fueron iguales las proporciones de machos y hembras entre los dos sitios ($X^2 = 0,22$; gl = 1; p = 0,64).

Distribución de el peso corporal: El promedio y la desviación estándar del peso de *P. mexicanus* en Tierra Fría para los machos fue $43,83 \pm 1,93$ g y para la hembras fue $39,29 \pm 2,07$ g. Existe diferencia en el peso promedio mensual entre machos y hembras para todos los meses del estudio (U = 1213,5; gl = 1; p < 0,001).

Además, el peso promedio mensual no varió a lo largo del tiempo ni en las hembras (Kruskal-Wallis = 18,42; gl = 11; p = 0,07), ni en los machos (Kruskal-Wallis = 8,06; gl = 13; p = 0,84) (Fig. 3).

El promedio y la desviación estándar del peso de *P. mexicanus* en Potrero Grande para los machos fue de $43,54 \pm 3,42$ g y para las hembras fue de $42,08 \pm 3,45$ g. No hubo diferencias en el peso promedio mensual de los machos y las hembras (U = 263,5; gl = 1; p = 0,16), pero esto puede deberse al bajo número de capturas que se obtuvo en algunos meses en este sitio. La distribución mensual del peso de las hembras fue igual a través del tiempo (Kruskal-Wallis = 11,29; gl = 9; p = 0,25), lo mismo se observó para los machos (Kruskal-Wallis = 10,68; gl = 10; p = 0,38)(Fig. 4).

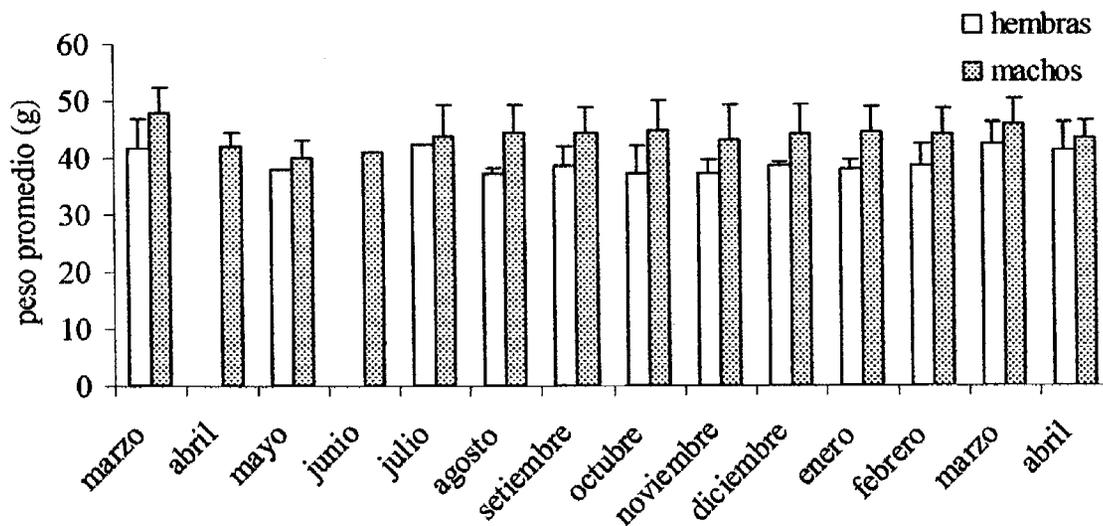


Fig. 3. Distribución de peso promedio y desviación estándar de *Peromyscus mexicanus* en Tierra Fría en el Parque Nacional Volcán Poás 2002-2003.

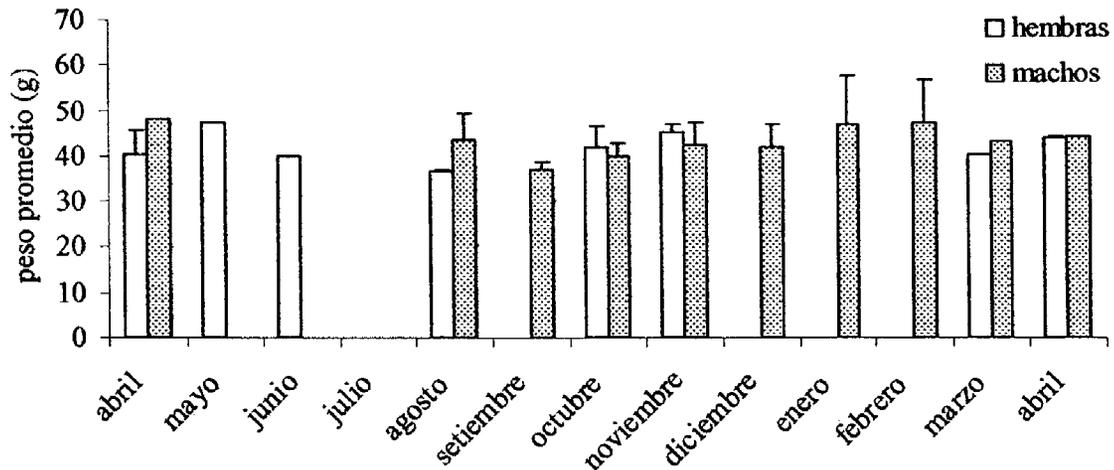


Fig. 4. Distribución de pesos promedio y desviación estandar de *Peromyscus mexicanus* en Potrero Grande en el Parque Nacional Volcán Poás 2002-2003.

Distribución de individuos adultos e inmaduros: En Tierra Fría la distribución de los individuos adultos con respecto a la distribución de los inmaduros, fue diferente a través del tiempo ($D = 0,643$; $p = 0,002$) (Fig. 5). En general la cantidad de adultos fue mayor que la de inmaduros a través de este período ($U = 180,5$; $gl = 1$; $p < 0,001$). Sin embargo, no se encontraron diferencias en la cantidad de inmaduros a través del tiempo ($X^2 = 3,81$; $gl = 13$; $p = 0,99$). En Potrero Grande la distribución de adultos e inmaduros fue comparable a la observada en Tierra Fría (Fig. 6). La distribución de individuos adultos con respecto a la distribución de los inmaduros varió a través del tiempo ($D = 0,769$; $p < 0,001$). En general la cantidad de adultos fue mayor que la de inmaduros a través del período de muestreo ($U = 159,0$; $gl = 1$; $p < 0,001$). La cantidad de inmaduros fue igual a través del tiempo ($X^2 = 9$; $gl = 12$; $p = 0,703$).

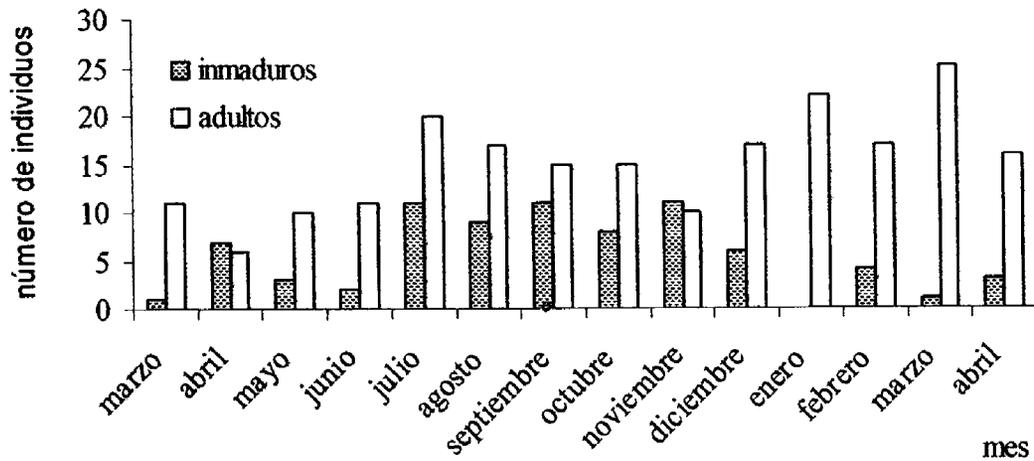


Fig. 5. Número de individuos adultos e inmaduros de *Peromyscus mexicanus* en Tierra Fría en el Parque Nacional Volcán Poás, 2002-2003.

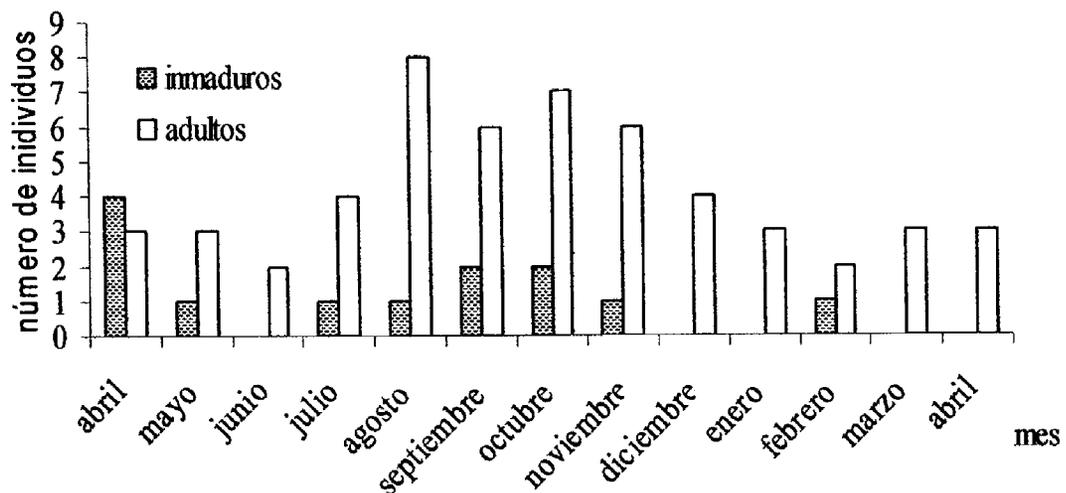


Fig. 6. Número de individuos adultos e inmaduros de *Peromyscus mexicanus* en Potrero Grande en el Parque Nacional Volcán Poás, 2002-2003.

Fluctuación en el tamaño poblacional de otras especies: En Tierra Fría la única especie adicional capturada todos los meses fue *R. creper* y la fluctuación poblacional de esta especie a través del tiempo difirió de la de *P. mexicanus* (D =

0,917; $p < 0,001$) (Fig. 7). Se observó una leve tendencia a que cuando el tamaño poblacional de *P. mexicanus* aumentaba el de *R. creper* disminuía, y que cuando el tamaño poblacional de *P. mexicanus* disminuía el de *R. creper* aumentaba, sin embargo, esta tendencia no fue estadísticamente significativa ($r = 0,16$; $p = 0,66$).

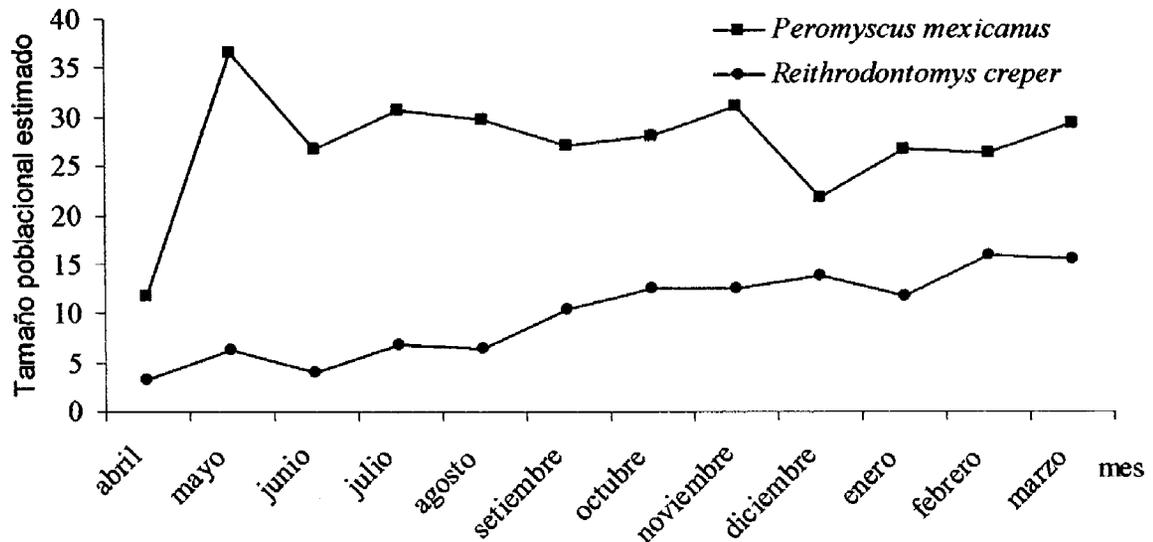


Fig. 7. Tamaño poblacional de *Peromyscus mexicanus* y *Reithrodontomys creper* en Tierra Fria, Parque Nacional Volcán Poás, 2002-2003.

En Potrero Grande no hubo diferencias en la fluctuación poblacional de *P. mexicanus* con respecto a la de *Reithrodontomys sumichrasti* a través del tiempo ($D = 0,455$; $p = 0,185$), ni a la de *Reithrodontomys creper* ($D = 0,279$; $p = 0,768$), pero si hubo diferencias con *Scotynomys teguina* ($D = 0,636$; $p = 0,017$) (Fig. 8).

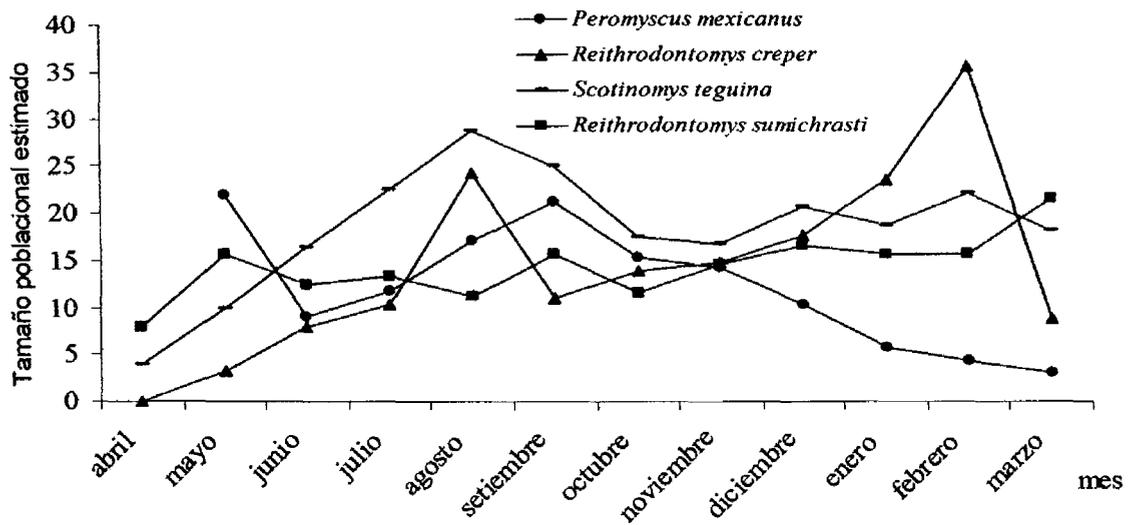


Fig. 8. Tamaño poblacional de cuatro especies de muridos en Potrero Grande, Parque Nacional Volcán Poás, 2002-2003.

En el sitio Canto de las Aves, la abundancia de *R. creper* fue mayor que en Tierra Fría ($U = 138$; $gl = 1$; $p < 0,001$) (Fig. 9). Cabe recordar que en este sitio sólo se capturaron cuatro individuos de *P. mexicanus*, por lo que no es posible establecer ninguna relación respecto a las fluctuaciones en el número de individuos entre estas dos especies.

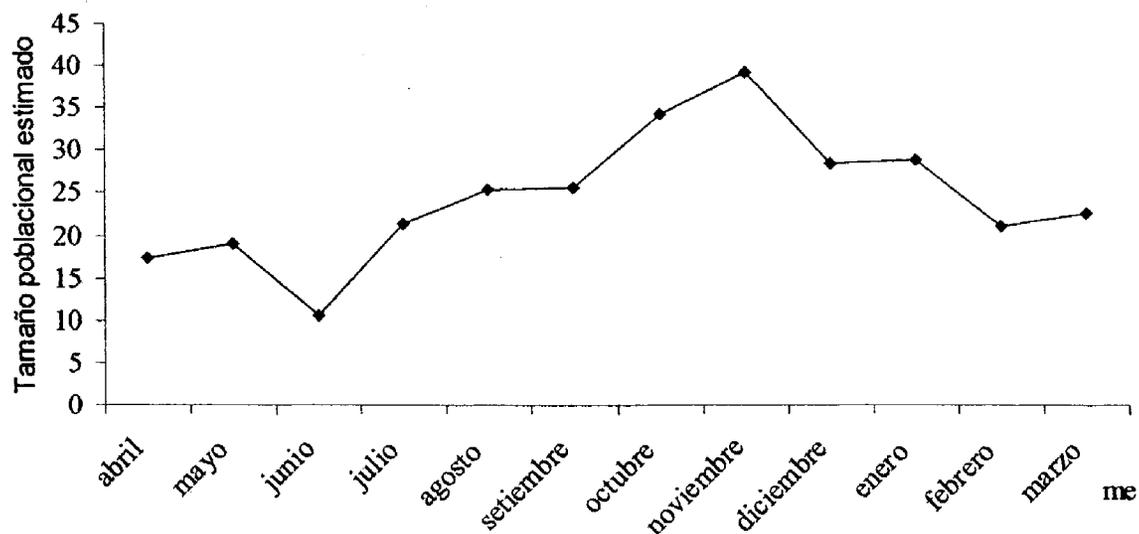


Fig. 9. Tamaño poblacional de *Reithrodontomys creper* en Canto de las Aves, Parque Nacional Volcán Poás, 2002-2003.

Alimentación en cautiverio: al analizar el porcentaje de frutos silvestres consumidos se observó que *P. mexicanus* en cautiverio prefirió consumir el fruto de roble (*Quercus tonduzii*) ($X^2 = 165,7$; $gl= 3$; $p < 0,05$) (Cuadro 3). Estos resultados indican que el consumo de frutos de roble representó un 85% del peso consumido durante los días de observación. Los restantes frutos silvestres incluidos en el análisis no fueron consumidos o se consumieron en proporciones muy bajas. Por ejemplo de los frutos de copey (*Clusia odorata*) los ratones sólo consumieron algunos arilos en ciertas ocasiones.

Cuadro 3. Tipo de frutos silvestres suministrados, peso antes y después del período de exposición y porcentaje consumido por tres *Peromyscus mexicanus* en cautiverio durante 10 noches consecutivas.

Tipo de fruto	Peso antes (g)	Peso después (g)	% consumido
<i>Cavendishia bracteata</i>	143	135	5,6
<i>Clusia odorata</i>	200	186	7
<i>Dydimopanax pittieri</i>	165	165	0
<i>Quercus tonduzii</i>	223	140,6	37

DISCUSIÓN

Abundancia: *Peromyscus mexicanus* fue una de las dos especies que se capturaron con mayor frecuencia (Cuadro 1). En otras zonas del país, a saber, Monteverde (Anderson 1982, McCain 2004) y Talamanca (Johnson y Vaughan 1993, Van den Berg y Kapelle 1996), *P. mexicanus* ha sido informado como la especie de múrido más abundante. Otros representantes de este género como *P. levipes* y *P. zarhynchus* (Horváth *et al.* 2001), *P. leucopus* y *P. maniculatus* (Anthony y Niles 1981), también han presentado alta abundancia con respecto a otras especies de múridos en diferentes sitios estudiados.

Según los datos de abundancia, *R. creper* fue la especie que presentó una distribución similar a la de *P. mexicanus*. En general, el número de capturas de estas dos especies en los tres sitios fue similar. En Tierra Fría y en Potrero Grande las dos especies son capaces de coexistir, esto podría explicarse gracias a la diferenciación morfológica que presentan estos dos ratones (Reid 1997), lo cual les podría conferir diferencias en sus hábitos de forrajeo (Smartt 1978). En este análisis se observaron diferencias leves en las distribuciones del tamaño poblacional de estas dos especies. En la mayoría de los casos, cuando una de estas dos especies aumenta su tamaño poblacional, la otra disminuye (Fig. 7 y 8); esto puede indicar que existe una posible exclusión competitiva entre *P. mexicanus* y *R. creper*. Sin embargo, no se puede descartar que otros factores ambientales contribuyan a modular la interacción entre ambas especies, favoreciendo el aumento en el número de individuos de una especie a expensas de una disminución en el número de individuos de la otra especie.

Los mayores tamaños poblacionales de *P. mexicanus* se observaron en Tierra Fría. Este resultado puede ser explicado con varios argumentos. Primero, en dicho sitio de estudio es el único en el que hay roble (*Quercus tonduzii*). Según los

resultados de este estudio (Cuadro 2) los frutos de roble son proporcionalmente más consumidos por el ratón de patas blancas, por lo que la presencia de roble puede ser importante para la abundancia del ratón patas blancas en Tierra Fría. Además, en Tierra Fría existe una mayor densidad de sotobosque que en los otros sitios estudiados (Macey 1975, observación personal) así que podría pensarse que *P. mexicanus* puede encontrar mejores condiciones para su supervivencia y reproducción en este tipo de bosque. Por ejemplo, M'Closkey (1976), encontró que el aumento en el volumen de arbustos, mejora la actividad de forrajeo, movimiento, escape a depredadores y, en algunos casos, la construcción de madrigueras en especies como *P. eremicus*, *P. californicus*, *P. megalotis*. La estructura vegetal y la presencia de roble (*Quercus tonduzzi*.) son factores que podrían ser importantes para explicar la alta abundancia de *P. mexicanus* en Tierra Fría.

En Tierra Fría *P. mexicanus* no mostró variaciones en el tamaño poblacional y presentó una supervivencia alta a través del tiempo. Este resultado es contrario a lo observado en otros estudios con *Peromyscus*. En sitios donde la estacionalidad es marcada, las variaciones en el tamaño poblacional a través del tiempo han sido correlacionadas con las fluctuaciones en la disponibilidad de alimento en algunas épocas del año (Fleming 1974, M'Closkey 1976, Lewellen y Vessey 1998, Lamberth y Adler 2000). En Tierra Fría se observaron potenciales fuentes de alimento para *P. mexicanus* durante todo el año, particularmente, se observaron frutos de roble en el suelo en todo el periodo de muestreo (observación personal). Estas observaciones, aunadas a la estabilidad en el tamaño poblacional y la alta tasa de supervivencia de *P. mexicanus* en Tierra Fría, sugieren que en este sitio la disponibilidad de alimento para esta especie no se reduce significativamente a lo largo del año.

En Potrero Grande se observó una fluctuación en el número de individuos y en la supervivencia de *P. mexicanus* a través del tiempo. Además, el aumento en la población de *P. mexicanus* en algunos meses en este sitio, se correlacionó positivamente con el aumento en las lluvias. Potrero Grande es un sitio con menor diversidad de especies vegetales que Tierra Fría y donde no se encontraron frutos de roble (*Quercus* spp.). Según estos datos, este sitio podría resultar menos estable en cuanto a la disponibilidad de recursos alimentarios y espaciales para esta especie. Esto es particularmente importante sobre todo durante los meses secos, pues se sabe que el período lluvioso propicia la producción y caída de frutos y semillas (Lamberth y Adler 2000). Estos factores y el hecho de que se capturaron a *P. mexicanus* principalmente en las trampas cercanas al bosque, sugieren que esta especie es oportunista en Potrero Grande en los meses más favorables y que podría estar movilizándose entre este sitio y el bosque cercano.

Distribución de individuos adultos e inmaduros: En Tierra Fría el reclutamiento de *P. mexicanus* fue relativamente constante en todo el período de muestreo, mientras que en Potrero Grande los valores de reclutamiento variaron considerablemente (Cuadro 1). A su vez, se observó la presencia de inmaduros en todo el período de muestreo en Tierra Fría y en algunos meses en Potrero Grande, particularmente entre los meses de julio a noviembre. Los datos obtenidos en este estudio sobre reclutamiento y número de adultos e inmaduros en Tierra Fría parecen apoyar lo observado por Heideman y Bronson (1993). Estos autores encontraron que *P. mexicanus* es oportunista en su reproducción. Según ellos, en sitios o años favorables, el ratón de patas blancas puede expresar su habilidad de madurar rápidamente y reproducirse con mayor frecuencia y no estacionalmente.

Proporción de sexos: No se observaron diferencias en la proporción de sexos de *P. mexicanus* en el Parque Nacional Volcán Poás. Este resultado puede sugerir que no ha habido una presión selectiva que promueva la producción de un sexo más que el otro en esta población. Havelka y Millar (1997) han sugerido que las condiciones ambientales pueden alterar la proporción de sexos en *Peromyscus*, de acuerdo con las diferencias en las respuestas fisiológicas de los machos y las hembras, o por la inhabilidad de uno de los dos sexos en establecerse o adquirir los recursos según las condiciones climáticas. Estos mismos autores proponen que especies en zonas templadas muestran variación en la proporción de sexos, posiblemente debido a las limitaciones ambientales que a su vez, favorecen la acción de la selección natural hacia la mayor producción de uno de los sexos.

Distribución del peso corporal: El peso de las hembras y los machos fue diferente en Tierra Fría (Fig. 3), según estos datos los machos tienen mayor masa corporal que las hembras. Estos datos concuerdan con los resultados de Van den Berg y Kapelle (1996), quienes también observaron un aumento en el peso de los machos con respecto al de las hembras en San Gerardo de Dota, Costa Rica. Estos datos sugieren que existe un dimorfismo sexual en el peso corporal de esta especie. En Potrero Grande no se observó este mismo resultado, posiblemente por el tamaño de la muestra, que fue relativamente bajo en este sitio.

No se encontraron variaciones en el peso dentro de los sexos a través del periodo de muestreo en Tierra Fría, ni en Potrero Grande. En un estudio realizado por Heideman y Bronson (1992) en Monteverde, se encontró una reducción del peso corporal en la estación seca. Según los autores mencionados, esto es un efecto de la escasa disponibilidad de recursos en los meses secos. Como ya se explicó, el ratón de

patas blancas podría no estar limitado por la disponibilidad de recursos en Tierra Fría, tal vez por esto no se observaron reducciones importantes en el peso corporal a través del tiempo. En Potrero Grande, por el contrario, podría haberse esperado diferencias en el peso a través del tiempo, puesto que este sitio parece ser estacional en la producción de alimento para *P. mexicanus*. Sin embargo, no se observó variación en el peso a través del tiempo, lo cual puede deberse a que los ratones de esta población podrían estar también haciendo uso de los bosques aledaños a Potrero Grande, por lo que su peso no se ve afectado.

En general, *P. mexicanus* fue una de las especies que se capturó con mayor frecuencia en el Parque Nacional Volcán Poás y Tierra Fría fue el sitio donde se observó mayor estabilidad de la población en términos de su tamaño poblacional, fluctuación poblacional a través del tiempo, reclutamiento, supervivencia y variación en el peso corporal. Así, factores como la presencia del roble (*Quercus* sp.) y la alta densidad de sotobosque son probablemente los que favorecen la estabilidad de esta especie. En Potrero Grande los datos apoyan la idea de que esta especie es oportunista pues al parecer aprovecha los meses de mayor disponibilidad de alimento para movilizarse a este sitio.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al comité de tesis: a José Manuel Mora, Bernal Morera y Jorge Azofeifa; además a María Eugenia Zaldívar y Oscar Rocha. A la Escuela de Biología y al Sistema de Estudios de Posgrado de la Universidad de Costa Rica por el equipo y financiamiento facilitado para el proyecto. A IDEA WILD por las trampas donadas para este proyecto. Finalmente agradezco al MINAE y al Instituto Costarricense de Electricidad (ICE).

LITERATURA CITADA

- Anderson, S.D. 1982. Comparative population ecology of *Peromyscus mexicanus* in a Costa Rican wet forest. Tesis de Doctorado. University of Southern California. Los Angeles. 324 p.
- Anthony, R., & L. Niles. 1981. Small mammal associations in forested and old field habitats, a quantitative comparison. *Ecology* 62: 955-963.
- Avice, J., M. Smith & R. Selander. 1979. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus* VII. Geographic differentiation in members of the *truei* and *maniculatus* species group. *Journal of Mammalogy* 60: 177-192.
- Boza, M. 2001. Parques Nacionales de Costa Rica. IV ed. INCAFO. Costa Rica. 91 p.
- Chirhart, S., R. Honeycutt & I. Greenbaum. 2005. Microsatellite variation and evolution in the *Peromyscus maniculatus* species group. *Molecular phylogenetics and Evolution* 34: 408-415.
- Fleming, T.H. 1974. The population ecology of two species of Costa Rican Heteromyid rodents. *Ecology* 55: 493-510.
- Havelka, M., & J. Millar. 1997. Sex ratio of offspring in *Peromyscus maniculatus borealis*. *Journal of Mammalogy* 78: 626-637.
- Heideman, P., & F. Bronson. 1992. A pseudoseasonal reproductive strategy in a tropical rodent, *Peromyscus nudipes*. *Journal of Reproduction and Fertility* 95: 57-67.
- Heideman, P., & F. Bronson. 1993. Potential and realized reproduction in a tropical population of *Peromyscus* (Rodentia). *Journal of Mammalogy* 74: 261-269.
- Horváth, A., March, I. & J. Wolf. 2001. Rodent diversity and land use in Montebello, Chiapas, México. *Studies on neotropical fauna and environment* 36: 169-176.
- Johnson, W. & C. Vaughan. 1993. Habitat use of small terrestrial rodents in the Costa Rican highlands. *Revista de Biología Tropical* 41: 521-527.
- Lambert, T. & G. Adler. 2000. Microhabitat use by a tropical forest rodent, *Proechimys semispinosus*, in Central Panamá. *Journal of Mammalogy* 81: 70-76.

- Lewellen, R.H. & S.H. Vessey. 1998. Modeling biotic and abiotic influences on population size in small mammals. *Oecologia* 113: 210-218.
- Macey, A. 1975. The vegetation of Volcán Poás National Park, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 23: 239-255.
- McCain, C. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: Species richness of small mammals of Costa Rica. *Journal of Biogeography* 31: 19-31.
- M'Closkey, R. 1976. Community structure in sympatric rodents. *Ecology* 57: 728-739.
- Mora, J.M. 2000. Los mamíferos silvestres de Costa Rica. EUNED. San José, Costa Rica. 240 p.
- Reid, F. 1997. A field guide to the mammals of Central America y Southeast Mexico. Oxford University Press. Estados Unidos. 334 p.
- Smarrt, R. 1978. A comparison of ecological and morphological overlap in a *Peromyscus* community. *Ecology* 59: 216-220.
- Spiegel, M. R. 1971. Estadística. McGraw Hill. México. 357 p.
- Van den Berg, M. B., & M. Kapelle. 1998. Diversity and distribution of small terrestrial rodents along a disturbance gradient in montane Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 46: 331-338.
- Wenny, D. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70: 331-345.
- Wilson, D.E. & D.M. Reeder. 1993. Mammals species of the world. A taxonomic and geographic reference. (II ed.). Smithsonian Institute Press, Washington y Londres. 1206 p.
- Zar, J.H. 1995. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. Nueva York. 620 p.

ADENDUM

Análisis preliminar de la variación genética del ratón de patas blancas: *Peromyscus mexicanus* (Rodentia: Muridae) con tres marcadores de microsatélites

Licidia Rojas Rojas¹

¹Programa Regional de Posgrado en Biología. Sistema de Estudios de Posgrado. Universidad de Costa Rica.

Los ratones del género *Peromyscus* son uno de los grupos de mamíferos pequeños más exitosos de Norte y Centroamérica (Chirhart *et al.* 2000). Se han realizado estudios sobre la variación genética en varias especies de este género, como *P. leucopus* (Schmidt 1999) y *P. maniculatus* (Baccus y Wolf 1989, Lansman *et al.* 1983, Loxterman *et al.* 1998, Chirhart *et al.* 2000). Estas investigaciones han revelado una alta variación molecular en especies y poblaciones de *Peromyscus* de Norteamérica. Sin embargo, los estudios a nivel molecular son muy escasos o inexistentes para las especies de este género encontradas en Centroamérica. Por ejemplo, no existe ningún estudio sobre la variación genética de las poblaciones de *Peromyscus mexicanus* en Costa Rica.

El ratón patas blancas (*P. mexicanus*) es el miembro del género que presenta dispersión más extrema hacia el sur (Wilson y Reeder 1993). Se ha informado que esta es una de las especies de múridos más abundantes de Costa Rica (Anderson 1982, Johnson y Vaughan 1993, Van den Berg y Kapelle 1996, McCain 2004). Además de su gran abundancia, esta especie se ha descrito como un depredador importante de semillas en los bosques tropicales (Wenny 2000).

Es posible que la expansión de *P. mexicanus*, desde Norteamérica hasta Costa Rica y el oeste de Panamá, se iniciara a finales del Pleistoceno, al finalizar la máxima glacial (hace aproximadamente 13 000 - 10 000 años), cuando los cambios climáticos ocasionaron descensos en los bosques montanos de hasta 800 m con respecto al nivel actual (Pérez y Laurito 2003, Hooghiemstra *et al.* 1992). Al finalizar el último periodo glacial, la distribución de esta especie pudo haberse restringido a los bosques de tierras altas, debido al calentamiento global.

El objetivo de este análisis preliminar fue probar la factibilidad de realizar estudios sobre la variación genética en tres poblaciones de *P. mexicanus* de Costa Rica mediante marcadores de microsatélites desarrollados para *P. maniculatus*.

MATERIALES Y METODOS

Las localidades de muestreo en Costa Rica se encuentran en zonas protegidas ubicadas en tres cordilleras distintas (Cuadro 1): 1) El Cerro de la Muerte (CM), en la Cordillera de Talamanca (9°33" N y 83°44" W), es un área protegida que se incluye en el Área de Conservación La Amistad, cuya extensión total es de 248 337 ha. La elevación máxima en el CM es de 3 491 msnm. La precipitación anual varió de 3 600 a 8 000 mm y la temperatura promedio osciló entre los 12 y 13°C (Boza 2001). La Cordillera de Talamanca es una de las zonas más antiguas del país, sus orígenes se remontan al Mioceno (Denyer y Kussmaul 2000). 2) El Parque Nacional Volcán Poás (PNVP), es parte del extremo oeste de la Cordillera Volcánica Central (10°11" N y 84°41" W), tiene una extensión de 5 600 ha y su elevación máxima es de 2 708 msnm. La temperatura promedio osciló entre 9 y 14°C y la precipitación anual varió entre 3 500 y 8 000 mm. El PNVP es de origen estratovolcánico y data del Cuaternario (Denyer y Kussmaul 2000). 3) El Parque Nacional Rincón de la

Vieja (PNRV) se ubica en la Cordillera Volcánica de Guanacaste ($10^{\circ} 45''$ N y $85^{\circ}16''$ W). El PNRV es un área protegida cuya extensión es de 14 084 ha, con una elevación máxima de 1916 msnm. La precipitación anual varió entre 2 000 y 4 000 mm y la temperatura promedio osciló entre los 17 y 24°C (Boza 2001). Esta zona es de origen estratovolcánico y data del Cuaternario (Denyer y Kussmaul 2000) (Cuadro 1, Fig. 1).

Cuadro 1. Ubicación y tamaño de muestra (N) de las poblaciones estudiadas de *P. mexicanus* en Costa Rica.

Localidad	Ubicación	N
Cerro de la Muerte	$9^{\circ}33''$ N y $83^{\circ}44''$ W	28
Parque Nacional Volcán Poás	$10^{\circ}11''$ N y $84^{\circ}41''$ W	51
Parque Nacional Rincón de la Vieja	$10^{\circ} 45''$ N y $85^{\circ}16''$ W	33

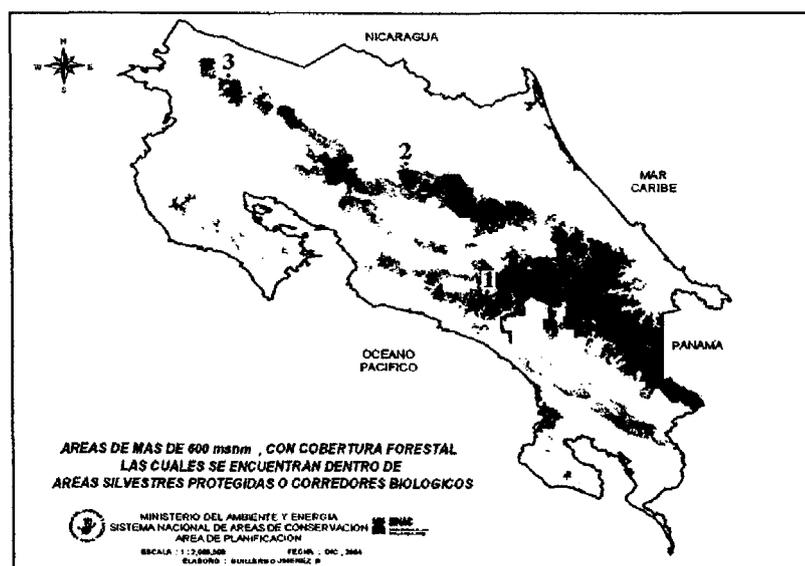


Fig. 1. Áreas altitudinales superiores a los 600 msnm y con cobertura forestal en la actualidad en Costa Rica (en oscuro). Localización de las poblaciones de *P. mexicanus* incluidas en este estudio. 1 = Cerro de la Muerte, 2 = Parque Nacional Volcán Poás y 3 = Parque Nacional Rincón de la Vieja. Modificado con permiso de Jiménez, 2004 (SINAC-MINAE).

Se recolectaron muestras de sangre o tejidos de cola o piel de individuos de *P. mexicanus* en las tres localidades antes mencionadas (Cuadro 1, Fig.1). Las muestras se recolectaron entre febrero de 2002 y junio de 2004.

Para capturar los ratones se colocaron 30 trampas Sherman (tamaño 23 x 9 x 8 cm) durante tres o cuatro días consecutivos en cada localidad. Como cebo para atraer a los ratones se utilizaron una mezcla de avena, mantequilla de maní y agua. Cada individuo capturado se identificó según la especie, sexo, edad y peso. Además, a la mayoría de los *P. mexicanus* se les hizo una pequeña incisión en la parte ventral de la cola y con ayuda de un capilar se extrajo aproximadamente 0,3 ml de sangre. Luego, se colocó cada muestra en un tubo con EDTA y se mantuvo a -20°C hasta que se inició la extracción del ADN. A algunos individuos se les cortó aproximadamente 0,5 a 1 cm de cola como muestra de tejido. Para minimizar el daño a los animales, se desinfectó la cola del ratón antes y después de la incisión aplicando una solución de yodo y alcohol. Todos los animales capturados fueron liberados, excepto un individuo que se colectó como testigo en cada localidad y fue depositado en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica.

También se incluyeron 19 muestras procedentes de Chiapas, México. Chiapas se encuentra en la parte sur de México (14°-17° N y 90°-94° W), tiene como extensión 73 887 km² y la altitud máxima alcanza los 2703 msnm. La temperatura promedio anual es de 18°C. Las muestras de ratones de Chiapas, fueron tomadas a partir de piel de especímenes disecados de la colección de mastozoología de la sección de Sistemática y Conservación de la Biodiversidad de ECOSUR. Los especímenes fueron recolectados en varias Reservas Ecológicas, entre el mes de setiembre de 1998 y Junio de 2002.

El ADN de *P. mexicanus* de las poblaciones de Costa Rica se obtuvo utilizando el Kit de extracción para muestras de sangre total de la compañía EPICENTRE (número de catálogo MG71100). En algunos casos el ADN se extrajo a partir de tejido de cola o piel, en estos casos la extracción se realizó con el kit de extracción para colas de ratón de Promega (número de catálogo 9FB069). Para la extracción del ADN de las localidades de Chiapas se utilizó el protocolo de fenol - cloroformo.

El análisis genético se realizó en el Laboratorio de Genética Ecológica de la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. Se utilizaron microsatélites de ADN, que consistían de repeticiones de los dinucleótidos CA. Para ello se realizaron amplificaciones de ADN mediante la técnica de Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) con tres microsatélites diseñados para *P. maniculatus* (Chirhart *et al.* 2000), Pml04, Pml05 y Pml12 (Cuadro 2).

Cuadro 2. Iniciadores de microsatélites utilizados en las poblaciones de *Peromyscus mexicanus* en Costa Rica.

Loci	Repeticiones	Iniciadores (5'-3')	Tamaño de los fragmentos (pb)
Pml04	CA ₂₇	F: CATAAGGTGGCTCGGAATCA R: CAGGAAGGGGAAATGACCAT	194-232
Pml05	CA ₂₁	F: CTGAGCCAAAAGTGGTCCTT R: TGAAGACAGCCCCTCTCTG	186-214
Pml12	CA ₂₀	F: GCAGCCTGTATTCTCTCACA R: GCCAACCATTCTCAAGTG	143-179

Tomado de Chirhart *et al.* 2000

La mezcla de PCR contenía 4µl de solución tampón para PCR 10x (Idaho), 2,5µl de DNTP's (8mM), 0,3µl de cada iniciador (5mM), 0,3µl de enzima Taq polimerasa (Fermentas), 2µl de ADN (aproximadamente 50ng de ADN) y se ajustó

el volumen final a 20µl con agua destilada. Las reacciones de PCR se realizaron en un termociclador MJ Research, con el siguiente perfil: 3 minutos de desnaturalización a 95°C, seguidos por 35 ciclos de los siguientes tres pasos: primero una desnaturalización a 95°C por 30s, luego una hibridación a las siguientes temperaturas (10 ciclos a 53°C, 10 ciclos a 55°C y 15 ciclos a 57°C) por 30s y por último una extensión 72°C de amplificación por 25s según lo especifican Chirhart *et al.* (2000).

Los productos de la amplificación se separaron mediante electroforesis en geles de poliacrilamida al 5% de 20,5 cm de largo y 42,5 cm de ancho. Para ello, se sometieron los geles a un campo eléctrico de 55 watt (potencia constante) y a una temperatura de 55°C durante una hora. Los resultados se visualizaron mediante el protocolo de tinción con plata (Promega). Una vez realizada la tinción con plata, cada gel se fotografió para determinar la presencia de las bandas del ADN amplificado. Los alelos encontrados se identificaron en orden de menor a mayor peso molecular. Se determinaron el número de alelos y las frecuencias alélicas y fenotípicas para cada población.

RESULTADOS

Se obtuvieron amplificaciones para los tres loci analizados (Fig. 2, 3 y 4). Estas amplificaciones correspondieron a un total de 131 individuos de *P. mexicanus* con tres microsatélites de ADN (Cuadros 3 y 4).

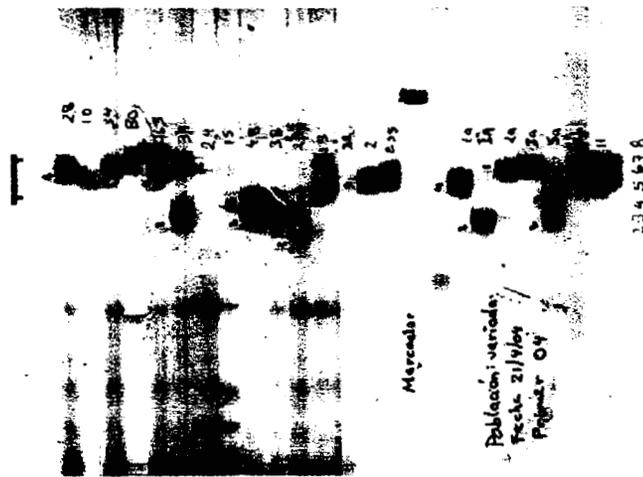


Fig.2. Amplificaciones obtenidas con el microsatélite Pml04 para 18 muestras de *Peromyscus mexicanus*.

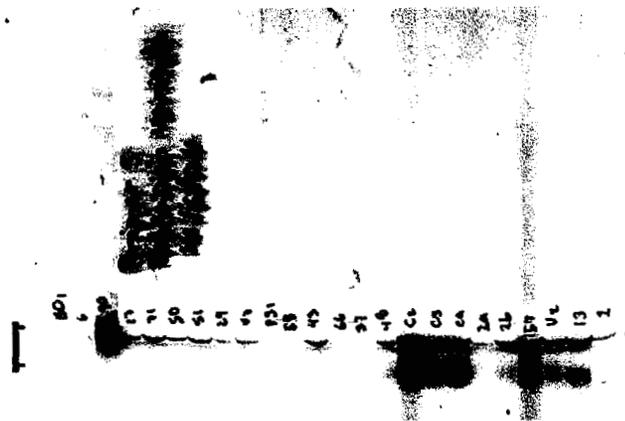


Fig.3. Amplificaciones obtenidas con el microsatélite Pml05 para 17 muestras de *Peromyscus mexicanus*.



Fig.4. Amplificaciones obtenidas con el microsatélite Pml12 para 22 muestras de *Peromyscus mexicanus*.

Cuadro 3. Frecuencias fenotípicas absolutas (y relativas) observadas para cada locus en tres poblaciones de Costa Rica (CM = Cerro de la Muerte; PNVP = Parque Nacional Volcán Poás; PNRV = Parque Nacional Rincón de la Vieja) y una muestra de Chiapas de *Peromyscus mexicanus*.

Población	Loci	(AA)	(AB)	(AC)	(AD)	(AE)	(AH)	(BB)	(BC)	(BD)	(BE)
CM	Pml04	0	1 (0,07)	1 (0,07)	1 (0,07)	0	0	8 (0,57)	2 (0,14)	0	0
	Pml05	0	13 (0,52)	2 (0,08)	0	0	0	10 (0,40)	0	0	0
	Pml12	0	0	3 (0,11)	0	0	0	2 (0,07)	14 (0,5)	3 (0,11)	0
PNVP	Pml04	1 (0,04)	0	1 (0,04)	0	0	0	1 (0,04)	7 (0,29)	1 (0,04)	1 (0,04)
	Pml05	0	17 (0,38)	0	0	0	0	28 (0,62)	0	0	0
	Pml12	0	3 (0,07)	1 (0,02)	0	0	0	1 (0,02)	30 (0,67)	1 (0,07)	0
PNRV	Pml04	0	0	0	0	0	0	1 (0,08)	1 (0,08)	0	0
	Pml05	0	8 (0,24)	0	0	0	0	23 (0,70)	1 (0,06)	0	0
	Pml12	0	1 (0,03)	4 (0,13)	0	1 (0,03)	0	6 (0,19)	10 (0,32)	1 (0,03)	0
Chiapas	Pml04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Pml05	0	11 (0,79)	0	0	0	0	2 (0,14)	0	1 (0,07)	0
	Pml12	1 (0,05)	0	0	0	0	1 (0,05)	4 (0,22)	7 (0,39)	1 (0,05)	0

Población	Loci	(CC)	(CD)	(CE)	(DD)	(DE)	(DF)	(EE)	(FG)	(FH)	(HI)	n
CM	Pml04	1 (0,07)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14
	Pml05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25
	Pml12	3 (0,10)	1 (0,03)	0	2 (0,07)	0	0	0	0	0	0	28
PNVP	Pml04	2 (0,08)	0	0	5 (0,21)	1 (0,04)	1 (0,04)	3 (0,12)	0	0	0	24
	Pml05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	45
	Pml12	5 (0,11)	2 (0,04)	0	0	0	0	0	0	0	0	45
PNRV	Pml04	6 (0,5)	0	1 (0,08)	1 (0,08)	0	1 (0,08)	1 (0,08)	0	0	0	12
	Pml05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33
	Pml12	5 (0,16)	1 (0,03)	2 (0,06)	0	0	0	0	0	0	0	31
Chiapas	Pml04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Pml05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14
	Pml12	0	0	0	0	0	0	0	1 (0,05)	1 (0,05)	2 (0,11)	18

Cuadro 4. Frecuencias alélicas y tamaño de la muestra (n) amplificados para cada locus en tres poblaciones de Costa Rica (CM = Cerro de la Muerte; PNVP = Parque Nacional Volcán Poás; PNRV = Parque Nacional Rincón de la Vieja) y una muestra de Chiapas de *Peromyscus mexicanus*.

Población	Loci	Alelos									(n)
		A	B	C	D	E	F	G	H	I	
CM	Pml04	0,11 (192)	0,68 (200)	0,18 (208)	0,04 (218)	0	0	0	0	0	14
	Pml05	0,30 (193)	0,66 (205)	0,04 (209)	0	0	0	0	0	0	25
	Pml12	0,05 (144)	0,38 (146)	0,42 (150)	0,14 (154)	0	0	0	0	0	28
PNVP	Pml04	0,06 (192)	0,23 (200)	0,25 (208)	0,27 (218)	0,16 (224)	0,02 (230)	0	0	0	24
	Pml05	0,19 (193)	0,81 (205)	0	0	0	0	0	0	0	45
	Pml12	0,04 (144)	0,42 (146)	0,48 (150)	0,05 (154)	0	0	0	0	0	45
PNRV	Pml04	0	0,12 (200)	0,58 (208)	0,12 (218)	0,12 (224)	0,04 (230)	0	0	0	12
	Pml05	0,12 (193)	0,85 (205)	0,03 (209)	0	0	0	0	0	0	33
	Pml12	0,09 (144)	0,38 (146)	0,43 (150)	0,03 (154)	0,05 (156)	0	0	0	0	31
Chiapas,	Pml05	0,40 (193)	0,57 (205)	0	0,03 (211)	0	0	0	0	0	14
	Pml12	0,09 (144)	0,44 (146)	0,19 (150)	0,03 (154)	0	0,05 (158)	0,03 (162)	0,11 (164)	0,05 (168)	18

*entre paréntesis el tamaño aproximado (pb) de cada alelo

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Este estudio preliminar muestra que es factible analizar la variación genética de *P. mexicanus* mediante los marcadores de microsatélites diseñados para *P. maniculatus* (Chirhat *et al.* 2000). Un análisis con mayor número de individuos y mayor cantidad de marcadores podría servir para caracterizar la variabilidad genética de las poblaciones de Costa Rica. Además se podrían realizar comparaciones con poblaciones ubicadas en el centro de la distribución de esta especie (México) y así se podría obtener información sobre el proceso de dispersión de *P. mexicanus* desde Norteamérica hasta Costa Rica y el oeste de Panamá.

AGRADECIMIENTOS

A los miembros del comité de tesis: a. José Manuel Mora, Bernal Morera y Jorge Azofeifa. También a María Eugenia Zaldívar y Oscar Rocha cuyos aportes para este trabajo fueron de suma importancia. Se agradece también a Alejandro Alvarado, Alexander García y Minor Barboza por la ayuda con la toma de muestras. A Gabriel Aguilar y Luis Castro quienes en múltiples ocasiones ayudaron con el trabajo de laboratorio. Se agradece a la Escuela de Biología y al Sistema de Estudios de Postgrado de la Universidad de Costa Rica por el equipo y financiamiento facilitado para el proyecto. Al Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) en Chiapas, México, particularmente a Consuelo Lorenzo Monterubino, quién facilitó las muestras de ADN de Chiapas y una pasantía en este laboratorio. A IDEA WILD por las trampas donadas para este proyecto. Finalmente al Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC) y al Ministerio Nacional del Ambiente y Energía (MINAE) por los permisos y facilidades de investigación que se otorgaron para este proyecto.

LITERATURA CITADA

- Anderson, S.D. 1982. Comparative population ecology of *Peromyscus mexicanus* in a Costa Rican wet forest. Tesis de Doctorado. University of Southern California. Los Angeles, 324 p.
- Baccus, R. & J. Wolf. 1989. Genetic composition and habitat fluctuating populations of *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Journal of Mammalogy* 70: 592-602.
- Boza, M. 2001. Parques Nacionales de Costa Rica. IV ed. INCAFO. Costa Rica. 91 p.
- Chirhart, S., R. Honeycutt & I. Greenbaum 2000. Microsatellite markers for the deer mouse *Peromyscus maniculatus*. *Molecular Ecology* 9: 1669-1671.
- Denyer, P., & S. Kussmaul. 2000. Geología de Costa Rica. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago, 520 p.
- Hooghiemstra, H., A.M. Cleef., G.W. Noldus & M. Kapelle. Upper Quaternary vegetation dynamics and paleoclimatology of the la Chonta bog area (Cordillera de Talamanca, Costa Rica). *Quaternary Science* 7: 205-225.
- Johnson, W. & C. Vaughan. 1993. Habitat use of small terrestrial rodents in the Costa Rican highlands. *Revista de Biología Tropical* 41: 521-527.
- Lansman, R., J. Avise & Ch. Aquadro. 1983. Extensive genetic variation in mitochondrial DNA's among geographic population of the deer mouse *Peromyscus maniculatus*. *Evolution* 37: 1-16.

- Loxterman, J., N. Moncrief, R. Dueser, C. Carlson & J. Pagels. 1998. Dispersal abilities and genetic populations structure of insular and mainland *Oryzomys palustris* and *Peromyscus leucopus*. *Journal of Mammalogy* 79: 66-77.
- McCain, C. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: Species richness of small mammals of Costa Rica. *Journal of Biogeography* 31: 19-31.
- Pérez, E., & C. Laurito. 2003. *Quercus corrugata* Hooker (Fagaceae) como indicador paleoclimático del pleistoceno de Costa Rica. *Revista Geológica de América Central* 28: 83-90.
- Reid, F. 1997. A field guide to the mammals of Central America y Southeast Mexico. Oxford University Press. Estados Unidos, 334 p.
- Schmidt, C. 1999. Variation and congruence of microsatellite markers for *Peromyscus leucopus*. *Journal of Mammalogy* 80: 522-529.
- Van den Berg, M.B., & M. Kapelle. 1998. Diversity and distribution of small terrestrial rodents along a disturbance gradient in montane Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 46: 331-338.
- Wenny, D. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70: 331-345.
- Wilson, D.E., & D.M. Reeder. 1993. Mammals species of the world. A taxonomic and geographic reference. (II ed.). Smithsonian Institute Press, Washington y Londres, 1206 p.