

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL**

**ECOLOGIA POBLACIONAL DE *Marmosa xerophila*
(Marsupialia: Didelphidae) EN UN ECOSISTEMA
SEMIARIDO DEL NORTE DE VENEZUELA**

Dirk Thielen

Trabajo presentado ante la Universidad de Los Andes como requisito parcial
para optar al título de Magister Scientiae en Ecología Tropical

Mérida-Venezuela
Junio, 1996

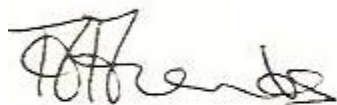
VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de Los Andes para conocer y emitir veredicto sobre la Tesis presentada por **DIRK RAFAEL THIELEN ENGELBERTZ** para optar al título de **Magister Scientiae en Ecología Tropical** y que se titula:

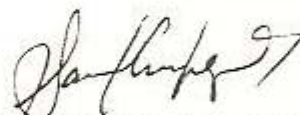
ECOLOGIA POBLACIONAL DE MARMOSA XEROPHILA (MARSUPIALIA: DIDELPHIDAE) EN UN ECOSISTEMA SEMIARIDO DEL NORTE DE VENEZUELA.

hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: Que hoy 11-06-96, a las 4:00 p.m., nos constituimos como Jurado en el Salón de Reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo Presidente del Jurado el Dr. Samuel Segnini. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se llevaba a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 4:30 p.m. de este mismo día, el Jurado se reunió en el Salón de Postgrado en Ecología Tropical y se dió curso al acto público de sustentación de la Tesis presentada a requerimiento del Jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó a la aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente, el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA LA TESIS DE MAESTRIA PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACION.**



Dr. Alexis Arends
Tutor

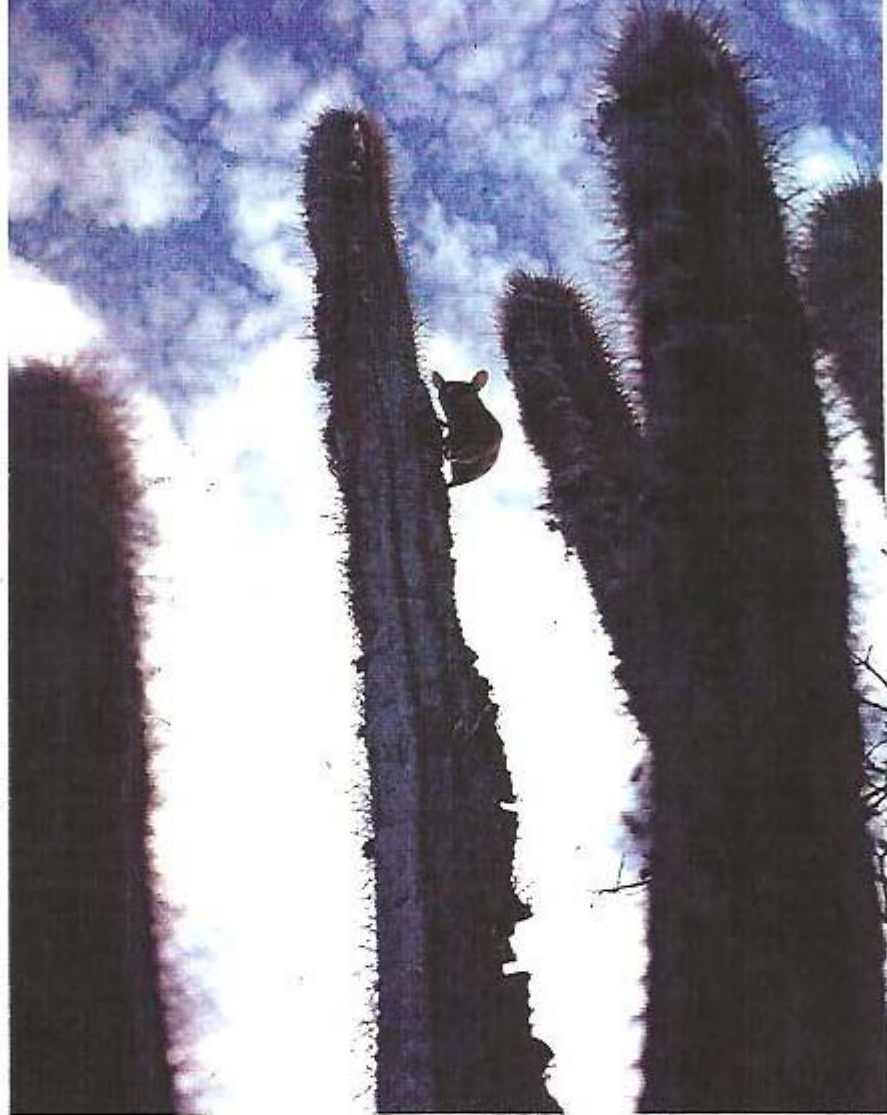


Dr. Samuel Segnini
Co-Tutor



Dr. Mario R. Fariñas
Jurado

Yannine Z.
11-06-96



Este trabajo está dedicado a la memoria de los Doctores Carlos Schubert y Miguel Montilla quienes a través de su abnegación al trabajo, reflejada en la calidad de sus investigaciones, han sido dignos ejemplos y motivos de inspiración para la realización de este proyecto.

Dirk Thielen.

RESUMEN

MARMOSA ES EL GENERO MAS NUMEROSO DE LOS MARSUPIALES VIVIENTES Y SE ENCUENTRA DISTRIBUIDO EN CASI TODOS LOS HABITATS DISPONIBLES DEL NEOTROPICO. ENTRE LAS ESPECIES QUE COMPONEN ESTE GENERO SE TIENE A *M. robinsoni* Y SU DISTRIBUCION INCLUYE LOS ECOSISTEMAS DEL LLANO Y SELVA HUMEDA. POR OTRO LADO, *M. xerophila* PRESENTA LA ADAPTACION MAS EXTREMA A LAS CONDICIONES DE ARIDEZ. SE HA POSTULADO UNA ESTRECHA RELACION FILOGENETICA ENTRE ESTAS DOS ESPECIES. EN ESTE TRABAJO, SE TRAZO COMO OBJETIVO PRINCIPAL EL MEDIR ALGUNOS PARAMETROS POBLACIONALES DE *M. xerophila* Y ESTUDIAR LOS EFECTOS QUE TIENE SOBRE ESTOS LA VARIABILIDAD ESTACIONAL DE UN ECOSISTEMA SEMIARIDO, NO SOLO PARA CONOCER LA HISTORIA NATURAL DE ESTA ESPECIE, SINO TAMBIEN PARA ESTIMAR EL SIGNIFICADO DE ESTAS ADAPTACIONES AL COMPARARLAS CON LA INFORMACION QUE SE TIENE DE *M. robinsoni* EN OTROS ECOSISTEMAS. LOS RESULTADOS DE ESTE TRABAJO CONFIRMAN QUE *M. xerophila* MUESTRA UNA SINCRONIZACION DE LOS DIFERENTES PARAMETROS POBLACIONALES CON LAS VARIABLES AMBIENTALES. ESTA SINCRONIZACION O ESTACIONALIDAD SE AJUSTA, EN MAYOR O MENOR GRADO A LAS OBSERVADAS EN *M. robinsoni* PARA OTROS ECOSISTEMAS. DONDE, LAS VARIACIONES OBSERVADAS EN LOS DIFERENTES PARAMETROS POBLACIONALES ENTRE ESTAS DOS ESPECIES Y EN ECOSISTEMAS DIFERENTES RESPONDEN A LA PREDICTIBILIDAD DE LAS PRECIPITACIONES, A LA PRESENCIA DE ESPECIES COMPETIDORAS Y A LA HOMogeneIDAD DE LA VEGETACION DE CADA ECOSISTEMA.

INDICE GENERAL

Página

CAPITULO I

Aspectos generales sobre la especie *Marmosa xerophila*
y el área de estudio

I.1 La especie	1
I.2 El área de estudio	8
I.3 Bibliografía	19

CAPITULO II

Dinámica poblacional en la especie *Marmosa xerophila*.

II.1 Introducción	22
II.2 Materiales y Métodos	24
II.3 Resultados	29
II.4 Discusión y Conclusiones	68
II.5 Bibliografía	81

CAPITULO III

Movimientos y Area vital en la especie *Marmosa xerophila*.

III.1 Introducción	85
III.2 Materiales y Métodos	87
III.3 Resultados	91
III.4 Discusión y Conclusiones	116
III.5 Bibliografía	123

CAPITULO IV

Selección del microhábitat en la especie *Marmosa xerophila*.

IV.1 Introducción	126
IV.2 Materiales y Métodos	127
IV.3 Resultados	131
IV.4 Discusión y Conclusiones	142
IV.5 Bibliografía	149

CAPITULO V

Disponibilidad de alimentos y la dinámica poblacional en la especie *Marmosa xerophila*.

V.1 Introducción	151
V.2 Materiales y Métodos	153
V.3 Resultados	156
V.4 Discusión y Conclusiones	171
V.5 Bibliografía	183

CONCLUSIONES GENERALES	185
-------------------------------	-----

APENDICES	190
------------------------	-----

INDICE DE APENDICES

APENDICE A.

Densidad de las especies vegetales en el área de estudio	190
--	-----

APENDICE B

Fenología de las especies vegetales presentes en el área de estudio	191
---	-----

APENDICE C

Lista de vertebrados presentes en el área de estudio de acuerdo a varias fuentes	192
--	-----

APENDICE D

Evolución de una camada de <i>Marmosa xerophila</i>	195
---	-----

APENDICE E

Ventajas y desventajas del marcado de animales con radioisótopos	198
--	-----

APENDICE F

Estimaciones del área vital de <i>Marmosa xerophila</i> por sesión de trampeo	204
---	-----

APENDICE G

Estimaciones del área vital de <i>Marmosa xerophila</i> por estación climática	216
--	-----

APENDICE H

Discusión sobre los métodos de Marcado-Localización con Radioisótopos y Captura-marcado-Recaptura	224
---	-----

APENDICE I

Apéndice I.1. Resultados del ACP entre las capturas y el número de individuos por especie vegetal presente	226
--	-----

Apéndice I.2. Resultados del ACP entre las capturas y la altura promedio de los individuos por especie vegetal presente	230
---	-----

CAPITULO I

ASPECTOS GENERALES SOBRE LA ESPECIE *Marmosa xerophila* Y EL AREA DE ESTUDIO

I.1 La especie

El estudio de la dinámica poblacional de las especies que componen un ecosistema es clave para determinar el papel que estas juegan dentro del mismo (Eisenberg y Thorington, 1973; Vivas et al., 1986). De igual forma, aporta datos sobre la autoecología de una especie y permite compararla con las características demográficas de especies filogenética o ecológicamente relacionadas de otras zonas (Fleming, 1971).

Tradicionalmente los marsupiales han sido considerados como mamíferos "primitivos" o "inferiores", principalmente por su reproducción (Russell, 1982). Las crías nacen en un estado prematuro de desarrollo y son luego criadas en la región abdominal de la hembra. Esta baja inversión energética por parte de la hembra durante las fases iniciales de la reproducción permite la culminación del esfuerzo reproductivo con una pérdida mínima de energía en caso de que las condiciones se tornen desfavorables (O'Connell, 1979). Por otra parte, la presencia de ciclos estrales continuos y de anestro facultativo encontrado en la mayoría de los marsupiales se ha tomado como evidencia de que éstos han evolucionado en respuesta a una incertidumbre ambiental, por lo tanto, la estrategia reproductiva no es simplemente el resultado de una posición filogenética primitiva, sino de una condición avanzada resultado de una presión selectiva (O'Connell, 1979). Los marsupiales sudamericanos están representados principalmente por la familia *Didelphidae*, cuyos miembros han radiado en casi todos los hábitats disponibles. Su éxito radica en poseer una fisiología y conducta adaptables a una gran variedad de ambientes

(Hunsaker, 1977). A pesar del gran interés en el estudio de los marsupiales, la información sobre la ecología de éstos es muy limitada (Tyndale-Biscoe, 1973; Hunsaker, 1977; Kirsch, 1977; Cabello, 1982). Aparte de *Didelphis marsupialis*, a quien se le han hecho varios estudios, tanto en el campo como en el laboratorio, el resto de los marsupiales del Nuevo Mundo permanecen desconocidos (O'Connell, 1979), siendo la información disponible sobre *Marmosa* escasa (Hunsaker, 1977).

Marmosa es el género más numeroso de los marsupiales vivos con 46 especies actualmente reconocidas (Nowak, 1991). Este género no tiene marsupio y posee cola prensil, es omnívoro, alimentándose de insectos, frutas, pequeños roedores, lagartijas, y huevos de aves (Hunsaker, 1977). Las especies del género *Marmosa* se encuentran en casi todos los hábitats terrestres desde el nivel del mar hasta los límites de las nieves, desde México hasta la Patagonia. *M. pusilla*, *M. robinsoni*, *M. fuscata*, *M. cinerea* y *M. impavida* son especies que tienen una amplia tolerancia altitudinal, con más de 2.000 m de variación vertical en su distribución (Hunsaker, 1977; Creighton, 1985). El éxito de este género radica en un alto potencial biótico, en su dieta omnívora y en un estilo de vida tanto generalista como oportunista (Hunsaker, 1977).

Se conocen 11 especies de *Marmosa* para Venezuela (Handley, 1976; Fernández-Badillo et al., 1988), entre las cuales *M. xerophila* presenta la adaptación más extrema a las condiciones de aridez (Eisenberg, 1989) (ver Figuras 1.1, 2 y 3). Esta especie, relativamente nueva para la ciencia, fue colectada por primera vez en 1968 en Paraguaipoa, Dpto. La Guajira, Colombia. En



Fig 1.1. Hembra juvenil de *M. xerophila*.



Fig 1.2. Macho juvenil de *M. xerophila*.



Fig 1.3. Hembra adulta de *M. xerophila*. Notese las crías en la región de las mamas.

Venezuela, su distribución incluye las costas secas del Golfo de Venezuela en los estados Falcón y Zulia (**Handley y Gordon, 1979**). Estos autores postulan una estrecha relación entre *M. xerophila* y *M. robinsoni*, pudiendo ser *M. xerophila* una derivación reciente de esta especie. Que probablemente, comenzó a evolucionar en el continente, quizás en la Península de la Guajira, donde se consigue mayor diferenciación hoy en día. Luego invadió las costas de Falcón y eventualmente la Península de Paraguaná, aislando allí un relicto de una población de *M. robinsoni* en el Cerro Santa Ana (**Handley y Gordon, 1979**). Sobre esta última especie se sabe que puede habitar zonas semiáridas, pero su distribución es mas bien métrica (**Hunsaker, 1977**).

Son diversos los trabajos realizados con *M. robinsoni* en ecosistemas caracterizados por una estacionalidad bien definida. Se tiene, por ejemplo, los trabajos de **Fleming (1972 y 1973)** en la selva húmeda de Panamá y el de **August (1984)** en los Llanos de Venezuela. Ambos autores miden algunos parámetros ecológicos y su relación con las variaciones ambientales. De igual forma, los trabajos de **O'Connell (1979 y 1989)** resumen una interesante comparación entre ambos ecosistemas, donde *M. robinsoni* exhibe un conjunto de respuestas poblacionales similares frente a las mismas presiones del ambiente. Es decir, la ritmicidad estacional de cada hábitat se refleja en los ciclos reproductivos, área vital, movimientos y periodos de actividad de igual forma.

En didelphiños, la presión selectiva de estos ambientes estacionales debe llevar a la producción de pocas camadas pero con numerosas crías durante los periodos de abundancia (**O'Connell, 1989**). *M. robinsoni*, por ejemplo, parece no responder de una manera directa al régimen de lluvias sino más bien a la abundancia de alimentos (**Fleming, 1973; August, 1984;**

Eisenberg, 1989). Los resultados de **August (1984)** indican que *M. robinsoni* en los Llanos es un reproductor estacional, el cortejo y la cópula ocurren al final de la estación seca, y los jóvenes son destetados a lo largo de la estación húmeda. Estas observaciones son consistentes con las de **Fleming (1973)** y **O'Connell (1979)** para selva nublada. Por otra parte, el Área Vital (Home Range) de *M. robinsoni* parece estar también influenciada por la estacionalidad, observándose un mayor tamaño en la estación seca que en la época húmeda (**August, 1984**). Además, se ha encontrado solapamiento en las áreas vitales de los machos y entre los machos y las hembras, pero no así entre las de las hembras donde el área vital es excluyente (**Fleming, 1972**). De igual forma, **O'Connell (1979)** encontró que los machos y hembras subadultas de *M. robinsoni* son aparentemente nómadas, pero la hembra adulta y en especial con crías puede ser sedentaria y utilizar una sola madriguera hasta el destete.

En las zonas semiáridas tropicales, el régimen de estaciones seca y húmeda sustituye a la alteración estacional de la temperatura como factor rector del ordenamiento temporal de los procesos biológicos. Sin embargo, otro componente importante de la estacionalidad en estas zonas es su bajo grado de predecibilidad, donde existe una estación húmeda en el año, pero la época de su comienzo, lo mismo que su duración, pueden variar muchísimo de año en año. La variación de estos factores ejerce una poderosa influencia sobre la evolución de las características de la población (**Farnworth y Golley, 1977**). La respuesta de una especie a estas características ambientales depende de una diversidad de factores que incluye la predecibilidad y la intensidad de las variaciones, la biología de la especie, el grado de especialización en el uso de los recursos y de la presencia o ausencia de competidores (**Leight, 1982** citado por **O'Connell, 1989**). Es de

esperar que *M. xerophila* adopte mecanismos diferentes a aquellos observados en *M. robinsoni* en ecosistemas con una estacionalidad bien definida

Partiendo de la estrecha relación filogenética postulada por **Handley y Gordon (1979)** entre *M. xerophila* y *M. robinsoni* es de especial interés estudiar que cambios han ocurrido en los parámetros ecológicos de *M. xerophila* como consecuencia de la adaptación a las condiciones de semiaridez. El objetivo de este trabajo es, por lo tanto, medir algunos de los parámetros ecológicos de *Marmosa xerophila* y estudiar los efectos que tiene sobre éstos la variabilidad estacional de un ecosistema semiárido, no solo para conocer la historia natural de esta especie, sino también para estimar el significado de estas adaptaciones al compararlas con la información que se tiene de *M. robinsoni* en otros ecosistemas.

I.2 El área de estudio

La parte experimental se realizó en Guaidabacoa, en el Km 25 de la carretera que comunica Pueblo Nuevo con Punta Macolla en la Península de Paraguaná, Estado Falcón. Sus coordenadas geográficas son: 12°02'49" latitud norte y 70°03'29" longitud oeste (**Fig. I.4**).

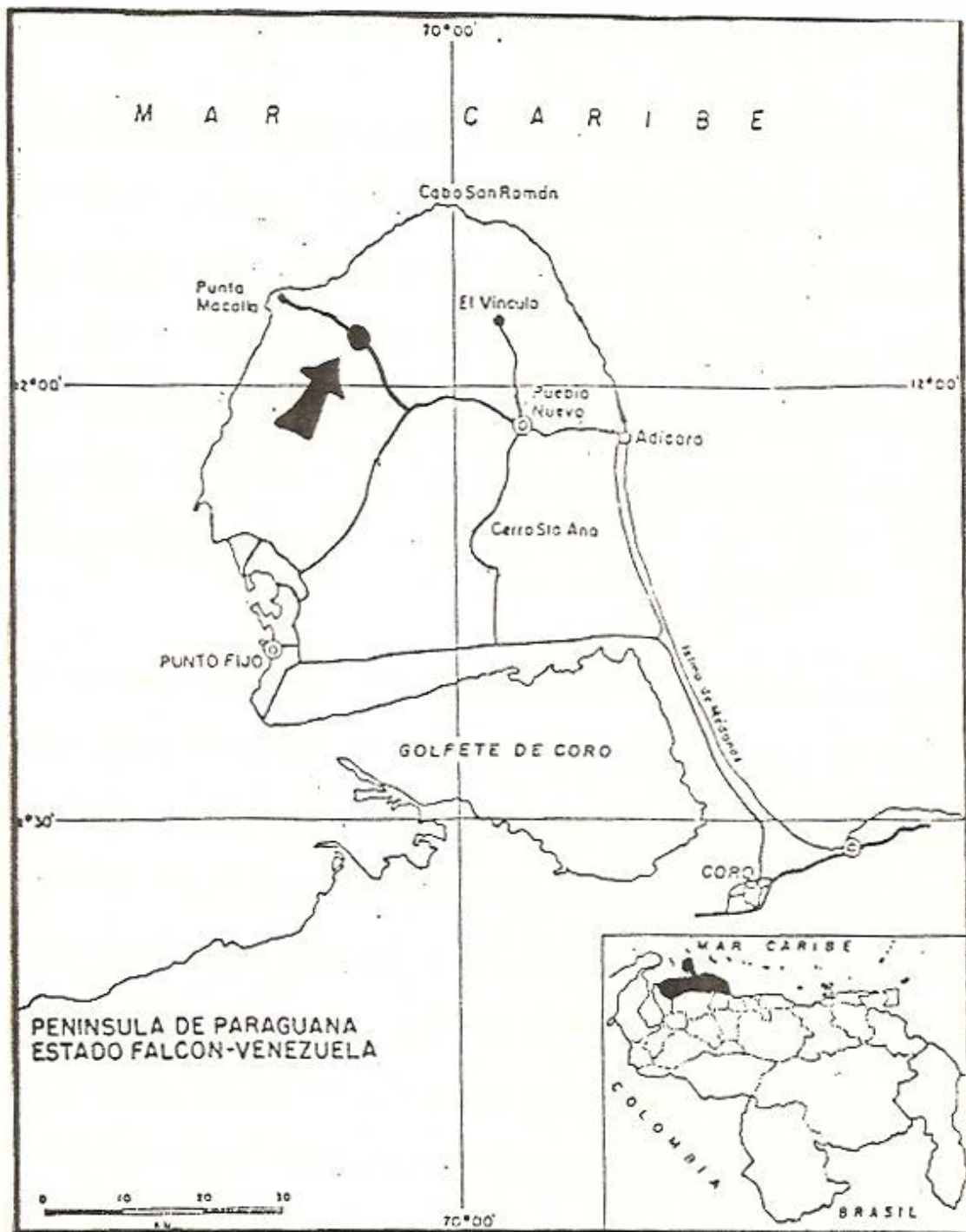


Fig. 1.4. Mapa de la península de Paraguaná, donde se ubica el área de estudio (flecha). Mapa tomado de Alarcón (1990).

Geológicamente, la Península de Paraguaná descansa sobre acumulaciones del terciario que se han mantenido relativamente estables, presentando sólo plegamientos suaves y mal definidos, en la costa se encuentran depósitos recientes de arena donde están presentes las playas rocosas y las dunas, hacia el centro occidente se extiende un paisaje colinado con pequeñas elevaciones, culminando en el cerro Santa Ana con 830 m.s.n.m. (Mattteuci, 1987) El área de estudio se encuentra a una altura aproximada de 70 m.s.n.m. presentando una topografía plana con pendientes de 0 a 1% (Figs. I.5 y I.6).

Walter (1973) y Lahey (1973) sugieren la existencia de una "anomalía climática" en la zona costera venezolana pues debido a la latitud y a la localización geográfica cercana al mar, deberían ocurrir abundantes precipitaciones; aparentemente, esta anomalía se debe: 1) al poder desecante de los vientos alisios que al pasar por las diferentes barreras orográficas que se encuentra al norte de Venezuela descargan allí la humedad creando un gradiente de humedad, y 2) a un fuerte contraste térmico entre la superficie del mar y el continente. Medina *et al.* (1985) y Diaz (1983 y 1988) señalan que esta anomalía no se trata solamente de una reducción en las precipitaciones sino también un efecto sobre su distribución tanto diaria como anual, ya que existen periodos de precipitación reducida durante la época de mayor ángulo solar, esto es, durante los meses de junio a agosto.

La caracterización climática de la zona se resume en los climadiagramas de la **Figura I.7**, elaborados con la información registrada en las estaciones metereológicas de Pueblo Nuevo (11°57'15" N, 69°55'10" W) y Jadacaquiva (11°54'07" N, 70°05'47"W) ambas del Ministerio del



Fig I.5. Vista aérea de la zona donde está ubicado el área de estudio. La foto se tomó a 300 m de altura.

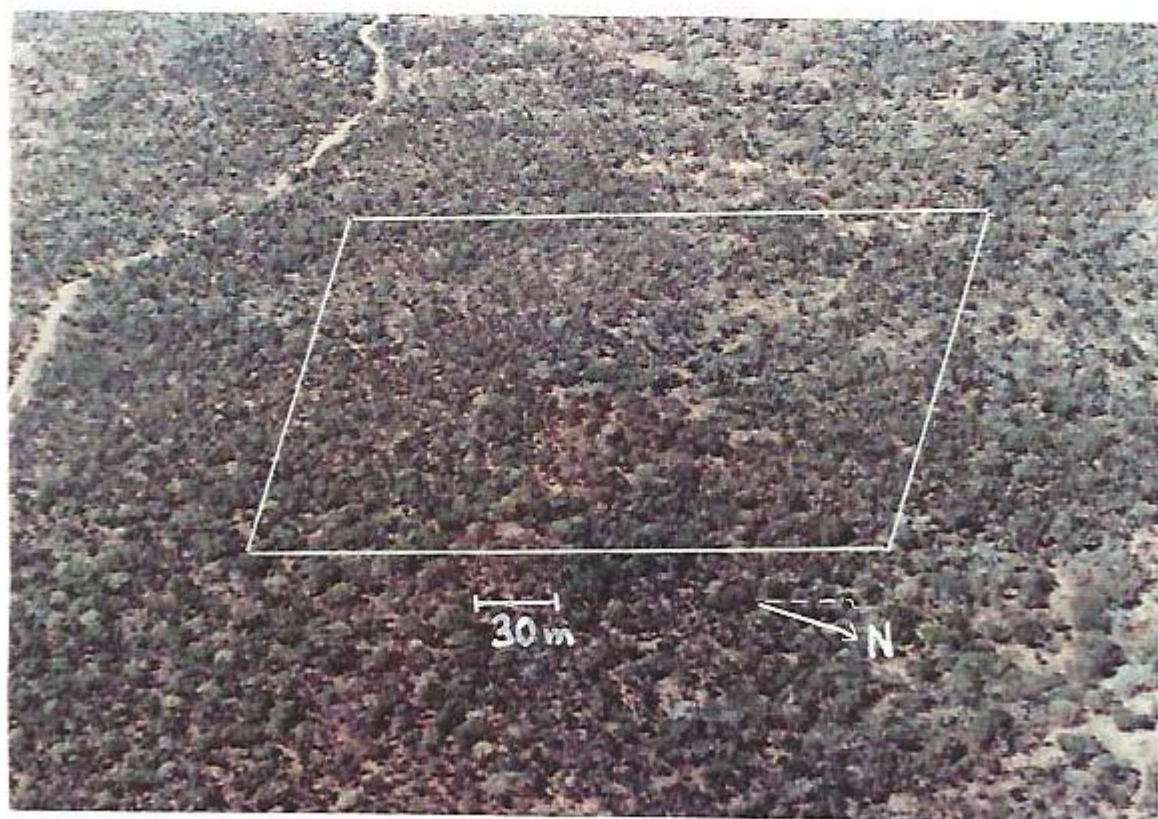


Fig I.6. Vista aérea del área de estudio.

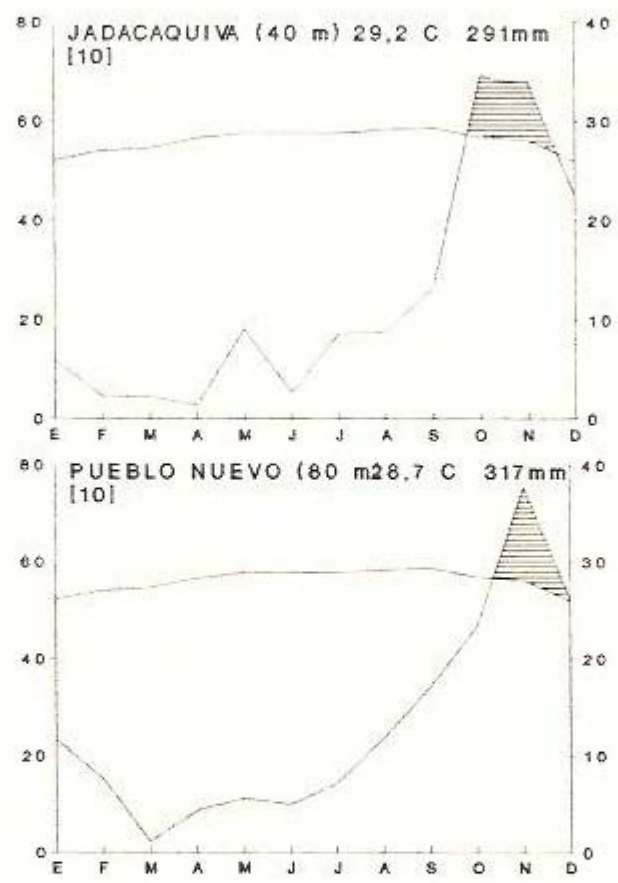


Fig. 1.2. Climadiagramas de las estaciones metereológicas Jadacaquiva (1984-1993) y Pueblo Nuevo (1984-1993), ubicadas cercanas al área de estudio.

Ambiente (MARNR). En el lapso entre 1984 y 1993 estas dos estaciones mostraron una gran variabilidad en las medias de sus precipitaciones (91,4 a 791,6 mm para Pueblo Nuevo y 89,8 a 485,6 mm para Jadacaquiva). La alta variabilidad de la pluviosidad es característica de las regiones secas, en especial en aquellas donde la media anual no supera los 500 mm (Sarmiento, 1975). A partir 32 años de datos acumulados en una estación metereológica ubicada a 11°42' N y 70°12' W, Ewel y Madriz (1968) obtuvieron las siguientes estimaciones:

- Biotemperatura	29 °C
- Precipitación media:	311 mm
- Potencial de evapotranspiración:	1708 mm
- Relación de evapotrans. potencial:	5,49
- Evopatranspiración real estimada:	220 mm
- Deficiencia de precipitación:	122 mm
- Escurrimiento:	91 mm
- Número de meses efectivamente secos:	9

La insolación media (método Cambell-Stokes) para Jadacaquiva para 1984-1993 fue de 8,8 horas. La **Figura 1.8** representa la distribución de las precipitaciones y la temperatura acontecidas en el área de estudio durante la realización del trabajo, entre Junio de 1994 y Julio 1995. Los

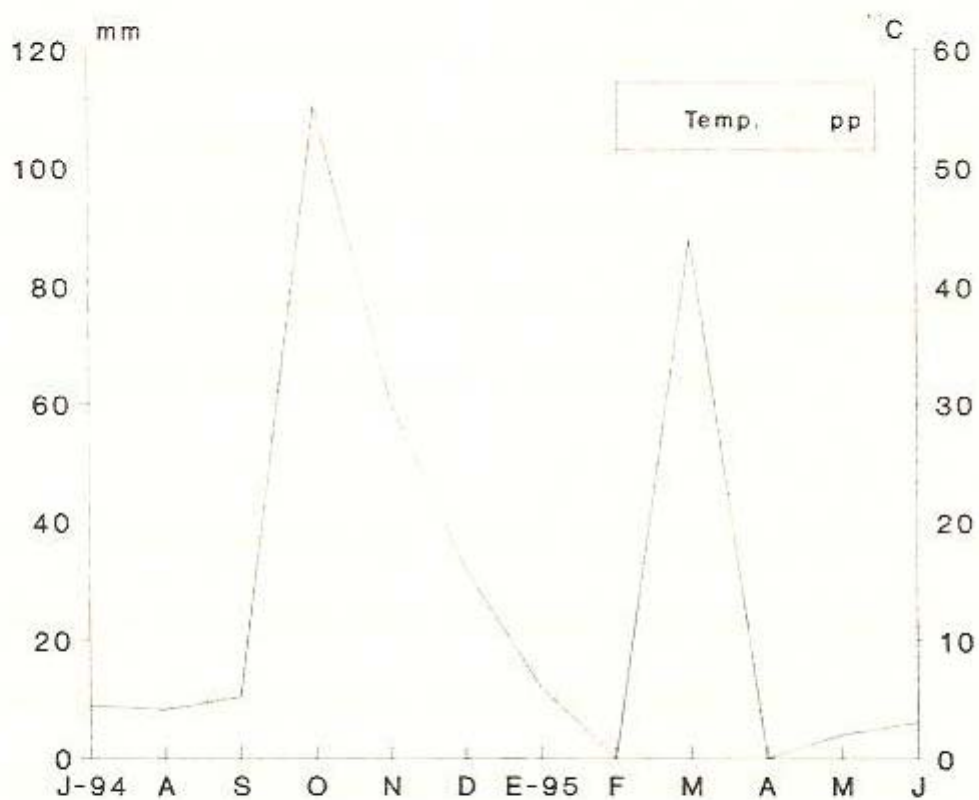


Fig. I.8. Precipitaciones y temperaturas acontecidas en el área de estudio durante la realización del trabajo.

datos fueron aportados por cuatro pluviómetros con un área de captación de 182 cm² c/u y por dos termómetros de máxima y mínima distribuidos en el área de estudio¹.

Las precipitaciones en el área de estudio fueron de 346,6 mm. De acuerdo a los registros pluviométricos del MARNR de seis estaciones meteorológicas ubicadas en diferentes partes de la Península de Paraguaná para el lapso 1984-1993, las precipitaciones ocurridas en Marzo 95 (88,0 mm) fueron atípicas². La temperatura media en el área de estudio fue de 30,4°C, con muy poca variabilidad ($\pm 1,2^\circ\text{C}$). En el diseño inicial de este proyecto se contemplaba relacionar algunas variables poblacionales de *M. xerophila* con las variaciones en la temperatura ambiental, pero en vista de la poca variabilidad intraanual observada se desistió de esta idea.

Tomando en cuenta las características climáticas, esta región se puede ubicar dentro de la zona de vida Monte Espinoso Tropical, de la clasificación de Holdridge (Ewell y Madriz, 1968). Según estos autores "...el Monte Espinoso Tropical queda dentro de la provincia de humedad Árido y su evapotranspiración potencial anual varía entre cuatro a ocho veces la precipitación, siendo la escasez de agua el factor limitante en esta zona de vida. La vegetación presenta una fisonomía distintiva, con escasas especies arbóreas de hoja ancha. Los arbustos grandes y cactáceas arborescentes dominan esta formación vegetal. La mayoría de las especies son espinosas y de hoja pequeña y coriácea; una adaptación que las protege contra la alta

¹ Los pluviómetros estaban provistos de aceite para disminuir la evaporación y medidos a la mañana siguiente luego de cualquier precipitación. Los termómetros se midieron con una frecuencia mínima de 20 veces por mes y siempre a las 08:00 horas.

² Jadacaquiva, 4,6mm; Pueblo Nuevo, 2,3mm; Adicora, 3,3mm; Los pozos, 3,7mm; Juan Lorenzo, 3,3mm; Punta Macolla, 0,7mm.

transpiración. Las copas son planas y muy extendidas en relación a la altura total de los árboles, que rara vez pasa de los cinco metros. Generalmente, las copas de los árboles no llegan a tocarse y su proyección sobre el suelo solo llega a cubrir el 12%. Los representantes arborescentes más comunes son las cactáceas columnares y árboles de los géneros *Cercidium*, *Prosopis*, *Pithecolobium* y *Capparis*. Frecuentemente se encuentran cactáceas del género *Opuntia* y simarubáceas del género *Castela* en manchones cubriendo densamente el suelo, al extremo de no permitir el paso de animales mayores y del hombre...". Por su parte, **Huber y Alarcón (1988)** denominan a esta formación vegetal Arbustal Xerófilo Espinoso, formado por "Cardonales" y "Espinares" de baja altura (2-5 m), fuertemente armados, de densidad muy variable

Las **Figuras I.9 y I.10** muestran algunos aspectos generales de la vegetación del área de estudio. El **Apendice A** resume las estimaciones de la densidad de cada una de las especies vegetales perennes que fueron detectadas en el área de estudio. El estrato arbóreo está dominado por *Stenocereus griceus* entre las suculentas y *Jacquinia aristata* entre las leñosas. Entre las especies con crecimiento del tipo arbustivo se tienen a las suculentas *Acanthocereus pentagonus* y *Opuntia caracasana* y a la leñosa *Castela erecta*. El **Apendice B** resume la fenología de estas especies vegetales.

Una lista de fauna vertebrada que pudiera frecuentar la zona se presenta en el **Apendice C**, y es producto de avistamientos, comunicaciones personales de otros investigadores y de revisiones bibliográficas.

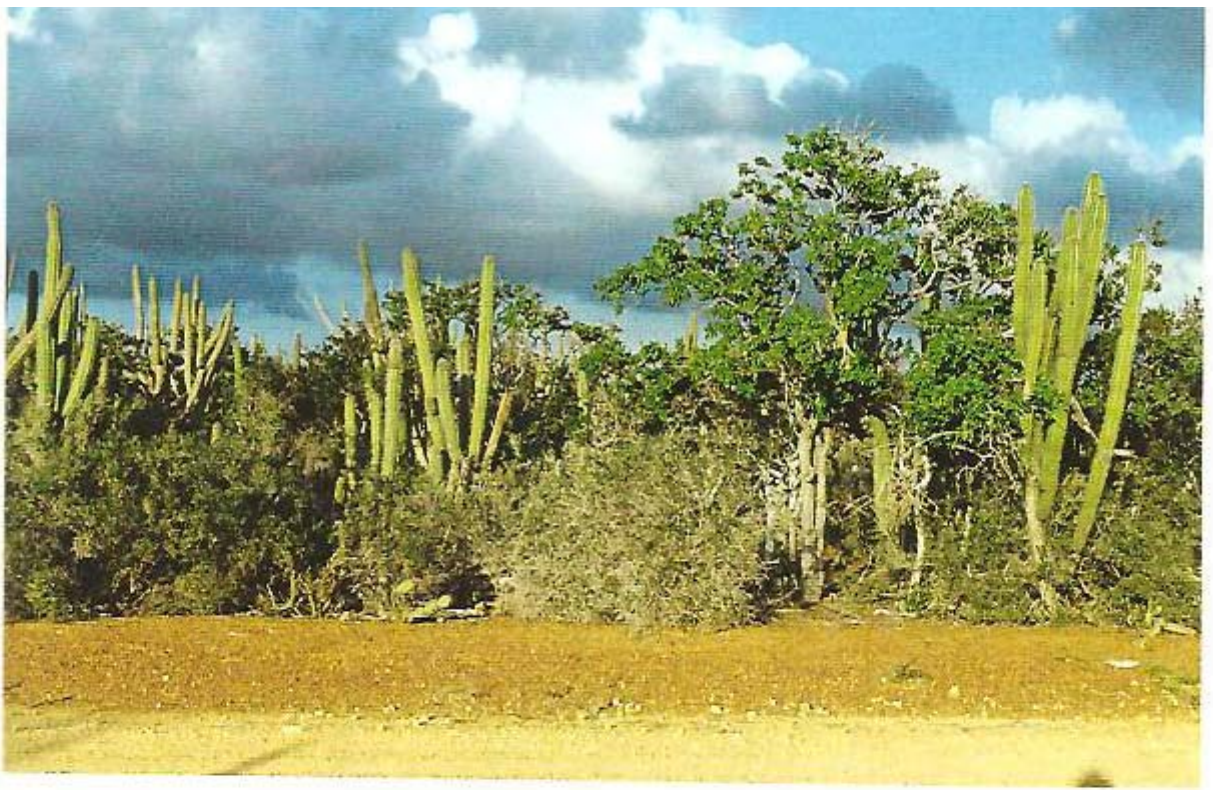


Fig I.9 Aspecto general de la vegetación presente en el área de estudio.

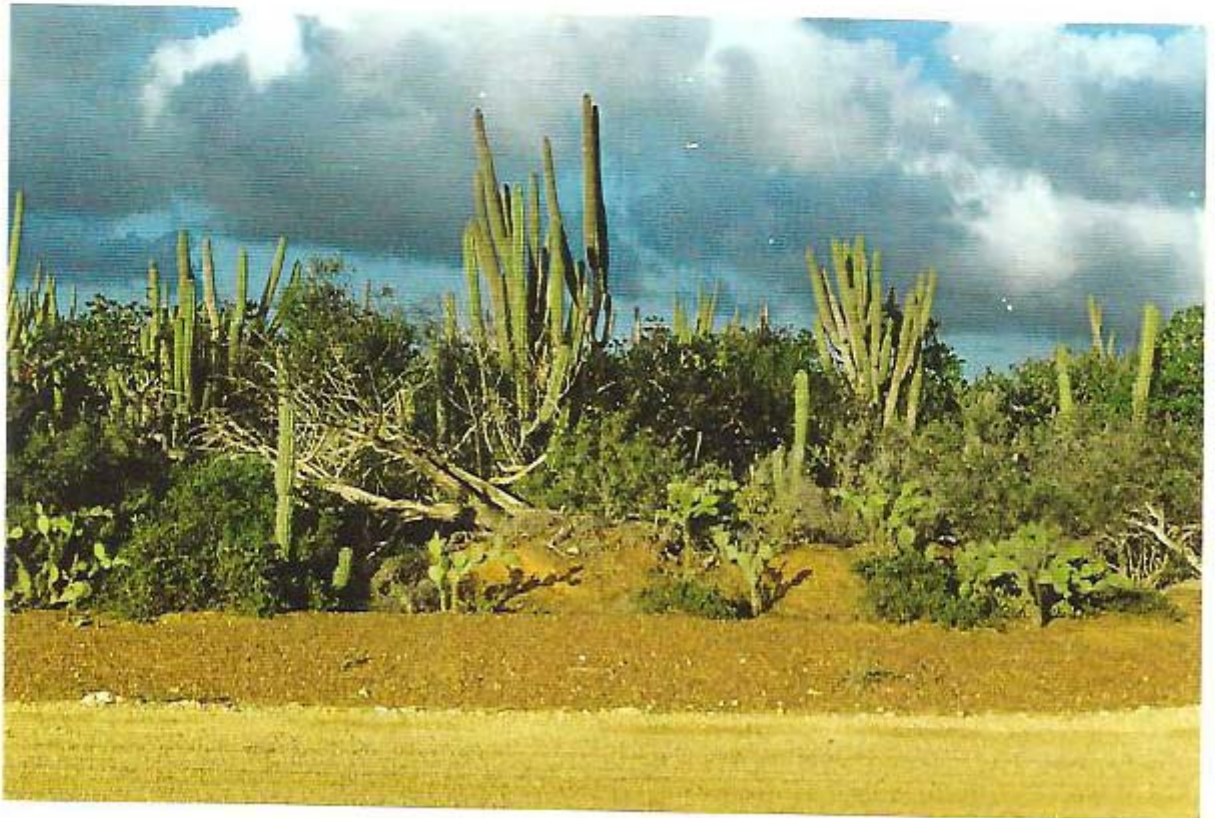


Fig I.10. Aspecto general de la vegetación presente en el área de estudio.

Las actividades antrópicas en la zona están orientadas hacia la cría extensiva de ganado caprino principalmente. La extracción de madera para leña y la cacería de conejos (*Sylvilagus floridanus*) e iguanas (*Iguana iguana*) pueden ocurrir con regularidad. **Matteucci et al. (1979)** señalan que actualmente el Monte Espinoso Tropical se halla como una formación secundaria, ya que en los pocos lugares en que se la encuentra esta totalmente degradada por las actividades antes mencionadas.

1.3 Bibliografía

- Alarcón, C. 1990.** Relaciones hídricas y nutricionales de árboles caducifolios y perennifolios de una comunidad de la Península de Paraguaná. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 167pp.
- August, P.V. 1984.** Population ecology of small mammals in the Llanos of Venezuela. Spec. Publ. Mus., Texas Tech. Univ. 22:71-104.
- Cabello, D. 1982.** Estudios ecológicos en *Didelphis marsupialis* Linnaeus, 1758 (Marsupialia, Didelphidae) en un área boscosa intervenida de Los Andes de Venezuela. Trabajo de Ascenso. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 38p.
- Creighton, G.K. 1985.** Phylogenetic inference, biogeographic interpretations, and the patterns of speciation in *Marmosa* (Marsupialia: Didelphidae). Acta Zool. Fennica 170:121-124.
- Diaz, M. 1983.** Estudios fisiológicos de cuatro especies de Cactáceas en condiciones naturales. Tesis de Maestría. IVIC, Caracas. 141pp.
- Diaz, M. 1988.** Las zonas áridas al norte de Venezuela. Hacia el aprovechamiento racional de sus recursos naturales renovables. En: Zonas Áridas. A. Caliman (Ed.). Fundacite- Zulia- Conicit. Maracaibo. p33-54.
- Eisenberg, J.F. (Ed.) 1989.** Mammals of the Neotropics. Vol. 1. The Northern Neotropics. Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname and French Guiana. The University of Chicago Press. Chicago. 449pp.
- Eisenberg, J.F. y R.W. Thorington Jr. 1973.** A preliminary analysis of a neotropical mammal fauna. Biotropica 5(3):150-161.
- Ewel, J.J. y A. Madriz. (Eds.) 1968.** Zonas de Vida de Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cria, Caracas. 265 pp.
- Farnworth, E.G. y F.B. Golley. (Eds.) 1977.** Ecosistemas Frágiles. Fondo Cultural Económico. México, D.F. 381pp.

- Fernandez-Badillo, A., R. Guerrero, R. Lord, J. Ochoa y G. Ulloa. 1988.** Mamíferos de Venezuela. Lista y claves para su identificación. Museo del Instituto de Zoología Agrícola. Universidad Central de Venezuela. Maracay. 185pp.
- Fleming, T.H. 1971.** Population ecology of three species of neotropical rodents. Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan 143:1-77.
- Fleming, T.H. 1972.** Aspects of the population dynamics of three species of opossums in the Panama Canal Zone. *J. Mammal.* 53(3):619-623.
- Fleming, T.H. 1973.** The reproductive cycles of three species of opossums and other mammals in the Panama Canal Zone. *J. Mammal.* 54(2):439-455.
- Handley, Ch.O., Jr. 1976.** Mammals of the Smithsonian Venezuelan project. Brigham Young Univ. Sci. Bull., Biol. Ser., XX(5):1-91.
- Handley, Ch.O., Jr., y L.K. Gordon. 1979.** New Species of Mammals from Northern South America. Mouse Opossum, Genus *Marmosa* Gray. En: Vertebrate ecology in the Northern Neotropics. J.F. Eisenberg (Ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.. pp65-72.
- Huber, O. y C.A. Alarcón. 1988.** Mapa de Vegetación de Venezuela. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. Escala 1:2.000.000. Caracas.
- Hunsaker, D. (Ed.). 1977.** Ecology of the New World Marsupials. En: The Biology of Marsupials. Cap. 3. Academic Press, New York. 537pp.
- Kirsch, J.A.W. 1977.** The classification of marsupials with special reference to karyotypes and serum proteins. En: The Biology of Marsupials. D. Hunsaker (Ed.). Academic Press, New York. pp 1-50.
- Lahey, J.F. 1973.** On the origin of the dry climate in northern South America and the southern Caribbean. En: Coastal Deserts: their natural and human environments. Amiran, D.H.K. y A.W. Wilson (Eds.) Univ. Arizona Press, Tucson. pp 75-90.
- Leight, E.G., Jr. 1982.** Introduction. En: The ecology of a tropical forest. Leight, E.G., Jr., A.S. Rand y D.M. Windsor (Eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. pp 11-17.
- Matteucci, S.D. 1987.** The vegetation of Falcon State, Venezuela. *Vegetatio* 70:67-91.
- Matteucci, S.D., A. Colma y L.E. Pla. 1979.** Análisis regional de la vegetación y el ambiente del estado Falcón: La vegetación de Falcón. Ediciones del IUTC. Coro.

- Medina, E., E. Olivares y D. Marin. 1985.** Ecophysiological adaptations in the use of water and nutrients by woody plants of arid and semi-arid tropical regions. *Medio Ambiente* 7(2):91-102.
- Novak, R.M. (Ed.) 1991.** Walker's Mammals of the World. 5ta ed. Vol. I. The John Hopkins University Press. London. pp10-113.
- O'Connell, M.A. 1979.** Ecology of Didelphid Marsupials from Northern Venezuela. En: *Vertebrate Ecology in the northern Neotropics*. J.F. Eisenberg (Ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.. pp73-87.
- O'Connell, M.A. 1989.** Population dynamics of neotropical small mammals in seasonal habitats. *J. Mammal.* 70(3):532-548.
- Russell, E.M. 1982.** Patterns of parental care and parental investment in Marsupials. *Biol. Rev.* 57:423-486.
- Sarmiento, G. 1975.** Evolution of arid vegetation in tropical America. En: *Evolution of Desert Biota*. Cap. 4. 1ra. ed. Goodall, B.W. (ed.). Texas Univ. Press, Texas.
- Tyndale-Biscoe, H. (Ed.) 1973.** Life of Marsupials. American Elsevier Publ. Co., Inc. New York.
- Vivas, A.M., R. Roca, E. Weir, K. Gil y P. Gutierrez. 1986.** Ritmo de actividad nocturna de *Zygodontomys microtus*, *Sigmodon alstoni* y *Marmosa robinsoni* en Masaguaral, Estado Guárico. *Acta Cient. Venezolana* 37:456-458.
- Walter, H. (Ed.) 1973.** Vegetation of the earth in relation to climate and ecophysiological conditions. Springer-Verlag. Berlin. 273 pp.

CAPITULO II

DINAMICA POBLACIONAL EN LA ESPECIE *Marmosa xerophila*

II.1. Introducción

La respuesta demográfica de una especie a un ecosistema en particular depende de dos factores: primero, del tiempo en que se mantienen favorables las condiciones para la supervivencia y la reproducción; y segundo, del tiempo generacional de la especie, que es una respuesta evolutiva a las condiciones particulares de un ecosistema (Fleming, 1979). Entre las estrategias demográficas que adoptan las especies para adaptarse a un ecosistema determinado están: la edad al primer parto, el número de reproducciones por estación o por vida, número y tamaño de las crías al nacer, la inversión en el cuidado de cada camada por parte de los progenitores y el monto total de energía que se invierte en la reproducción relacionado con el que se invierte en el crecimiento, mantenimiento, habilidad competitiva, mecanismos anti-predadores, etc. (Cody, 1971; Wilbur et al., 1974; Fleming, 1979). Es poco probable que estos parámetros evolucionen independientemente, por lo que deben manifestarse como un grupo de características co-evolucionadas que reflejan las respuestas de un organismo a su ambiente (Cody, 1971; Fleming, 1979).

Los resultados de August (1984), Fleming (1973) y O'Connell (1979) indican que, tanto para Los Llanos como para la Selva Húmeda, *M. robinsoni* es un reproductor estacional: el cortejo y la cópula acontecen al final de la estación seca, y los jóvenes son destetados a lo largo de la estación húmeda. De igual forma, los niveles de la población son mas elevados a finales de la estación seca y a lo largo de la estación húmeda. En ambos, ecosistemas la supervivencia

muestra un patrón característico: luego de una elevada tasa de mortalidad o emigración inicial durante las fases juveniles la supervivencia se estabiliza por varios meses para luego decaer cuando los individuos alcanzan la edad reproductiva.

En los ecosistemas caracterizados por una baja estacionalidad o por condiciones climáticas impredecibles, como lo es el semiárido, la reproducción en los didélfidos ocurre a lo largo del año, donde el nacimiento y el destete de las crías puede ocurrir en cualquier época (**Hunsaker, 1977**). Las camadas son numerosas, pero con un moderado número de crías (**Russell, 1982**). *M. xerophila* debe cumplir este patrón. En consecuencia, la densidad de la población pudiera ser más elevada si se compara con la de otros ecosistemas, donde las probabilidades de supervivencia son iguales para los individuos de las diferentes clases de edad.

La estacionalidad de un ecosistema debe generar una presión selectiva sobre el conjunto de parámetros poblacionales. Al estudiar la dinámica poblacional de una especie y relacionarla con aquella de otros ecosistemas se puede estimar la magnitud de esta presión y las respuestas evolutivas a las condiciones particulares de un ecosistema.

II.2. Materiales y Métodos

La medición de los diferentes parámetros poblacionales se realizó con el método de Captura-Marcado-Recaptura (CMR), que es probablemente el más ampliamente utilizado en el estudio de la ecología de pequeños mamíferos (Sanderson, 1966; Caughley, 1977; Chao, 1987). Para esto se instaló, dentro del área de estudio, una cuadrícula de 150 m x 150 m (2.25 ha) con 121 estaciones dispuestas en 11 filas por 11 columnas, separadas 15 m entre sí (Fig. II.1). Esta distancia fue escogida en base a previas experiencias personales con *M. xerophila* en la zona y a las recomendaciones de Pelikan (1967) quien sugiere los 15 m como una distancia ideal para el estudio de pequeños mamíferos. Además, según Braun-Hill y Williams (1986), el distanciamiento debe ser siempre mayor a 1/6 del diámetro del área vital que se sospeche disponga la especie (0.22 a 0.35 ha para *M. robinsoni*).

Cada estación estuvo provista de dos trampas para captura viva del tipo Sherman de 22.7x7.5x7.5 cm y 17.1x5.4x6.4 cm. Dichas trampas se colocaron una en un árbol o arbusto y otra en el suelo, y nunca a más de 3 m del centro de la estación. Como cebo se utilizó una mezcla de sardinas en aceite y harina precocida de maíz. El trampeo dentro de la cuadrícula se llevó a cabo en sesiones mensuales de 5 días consecutivos durante 13 meses (Tabla II.1.). Siguiendo las recomendaciones de Fleming (1971), Kavanau y Havenhill (1975), O'Farrell et al. (1977), Price et al. (1984) y Simonetti (1989), los trampeos se realizaron de acuerdo al calendario lunar

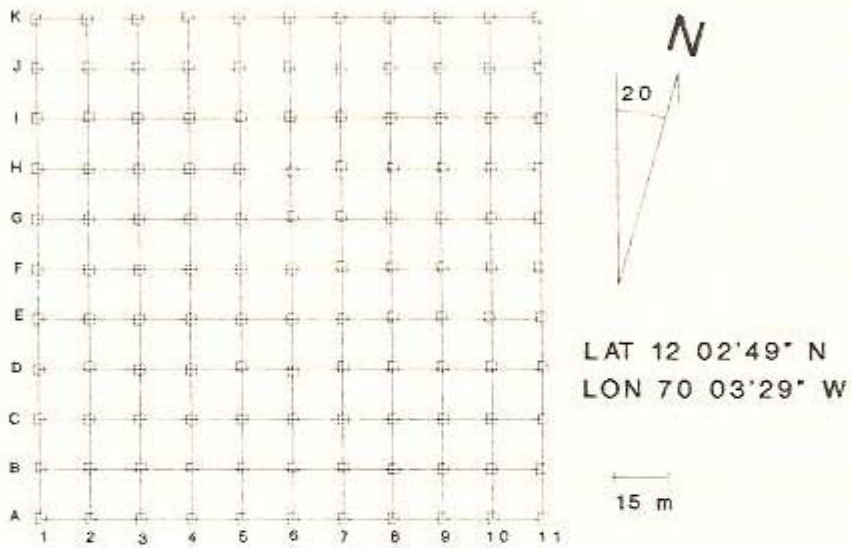


Fig. II.1. Esquema de la estructura de la cuadrícula

Tabla II.1. Calendario de los trampeos realizados

TRAMPEO	FECHA	MES LUNAR
1	del 04 al 08 de Julio de 1994.....	Julio
2	del 02 al 06 de Agosto de 1994.....	Agosto
3	del 03 al 07 de Septiembre de 1994.....	Septiembre
4	del 03 al 07 de Octubre de 1994.....	Octubre
5	del 31 de Octubre al 04 de Noviembre de 1994.....	Noviembre
6	del 02 al 06 de Diciembre de 1994.....	Diciembre
7	del 05 al 09 de Enero de 1995.....	Enero 95
8	del 28 de Enero al 01 de Febrero de 1995.....	Enero
9	del 02 al 06 Marzo de 1995.....	Marzo
10	del 28 de Marzo al 01 de Abril de 1995.....	Marzo
11	del 27 de Abril al 01 de Mayo de 1995.....	Abril
12	del 23 al 27 de Mayo de 1995.....	May
13	del 19 al 23 de Junio de 1995.....	Jun

evitando las noches de plenilunio, periodo éste en que los animales pueden presentar menor actividad. Las trampas se cebaron poco antes del anochecer y se revisaron a la mañana siguiente.

Los animales capturados fueron marcados, en el campo, mediante la amputación de la tercera falange (*ad hoc Committee on Acceptable Field Methods in Mammalogy, 1987*). Este sistema permitió marcar 163 animales sin necesidad de amputar mas de tres dedos por individuo. No se amputaron las falanges de los pulgares, oponibles al resto de los dedos, esto para no dificultar los movimientos de los animales. Se usó una mezcla de clorotetraciclina y violeta de genciana para acelerar el proceso de cicatrización y evitar posibles infecciones (*Cabello, 1982*). Según *Ambrose III (1972)*, cuando la amputación se realiza correctamente ésta no repercute sobre los movimientos naturales ni aumenta la tasa de predación sobre los individuos.

De igual forma, a los animales capturados se les tomaron los siguientes datos: sexo, peso, longitud tanto total como de la cola, de la pata trasera y de la oreja, al igual que las condiciones físicas generales (presencia de ectoparásitos, heridas, enfermedades, etc.). También se hicieron observaciones sobre su condición reproductiva. En las hembras, la condición de las mamas (como señal de estar lactando o haber lactado) y la presencia de crías adheridas a los pezones. En los machos, el diámetro testicular, la coloración del escroto y secreciones de la glándula esternal. A las crías que se encontraron adheridas a los pezones de las hembras se les tomaron la medida de la corona hasta la cadera. Finalmente, los animales fueron liberados exactamente en el mismo lugar de captura.

La información obtenida en los trampeos permitió:

1.- Estimar la capturabilidad de la población, de los machos y de las hembras

(Krebs et l., 1969; Hilborn et al., 1976; Jolly, 1965, Aguilera, 1994).

2.- Determinar el porcentaje promedio de capturas y recapturas, el número de individuos capturados y recapturados por mes, las frecuencias máximas de recaptura y el lapso temporal entre las recapturas (O'Connell, 1979 y 1989; August, 1984; Fleming, 1971, Aguilera, 1994)

3.- Determinar la estructura sexual y etaria de la población, así como curvas de crecimiento.

4.- Estimar la densidad por el método de enumeración directa o número mínimo de Animales vivos (NMAV) (Krebs, 1966; Fleming, 1971) y por el método de Jolly-Seber Jolly, 1965), la biomasa de la población (O'Connell, 1979 y 1989; Fleming, 1971), así como la tasa mínima de sobrevivencia de la población (O'Connell, 1979 y 1989), el índice de sobrevivencia de los individuos inmaduros (Fleming, 1971; Aguilera, 1994), la tasa de desaparición de los individuos marcados y la curva de sobrevivencia para individuos de edad conocida.

II.3. Resultados

Las capturas:

El número total de capturas durante las trece sesiones de trampeo ascendió a 532, siendo el éxito total de captura de 3,38% ($532/15.730$ trampas noche $\times 100$), variando entre 1,49% y 6,36% (Fig. II.2). El número de animales marcados fue de 113 donde 64 eran machos y 49 eran hembras. Aparte de *Marmosa xerophila*, no se capturaron micromamíferos de ninguna otra especie.

Se estimó la capturabilidad de la población como el porcentaje de individuos que se saben vivos en un determinado período y se capturan en dicho período. En la Fig. II.3 se expresa la capturabilidad a través del tiempo y se observa que en solo una ocasión la capturabilidad fue inferior al 50%, y esto para el caso de los machos. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre la capturabilidad de las hembras y de los machos (Mann-Whitney, $P > 0,05$).

Las hormigas fueron especialmente abundantes en el área de trampeo. Si estos Hymenopteros logran consumir la totalidad del cebo, la probabilidad de que una determinada trampa logre atraer a una *Marmosa* esta cuestionada. La mezcla de ftalato de dimetilo con el cebo, y que fue propuesta en el proyecto inicial, demostró ser un excelente repelente de hormigas sin afectar sensiblemente la palatabilidad. Pero, en ensayos preliminares, generó trastornos digestivos en los

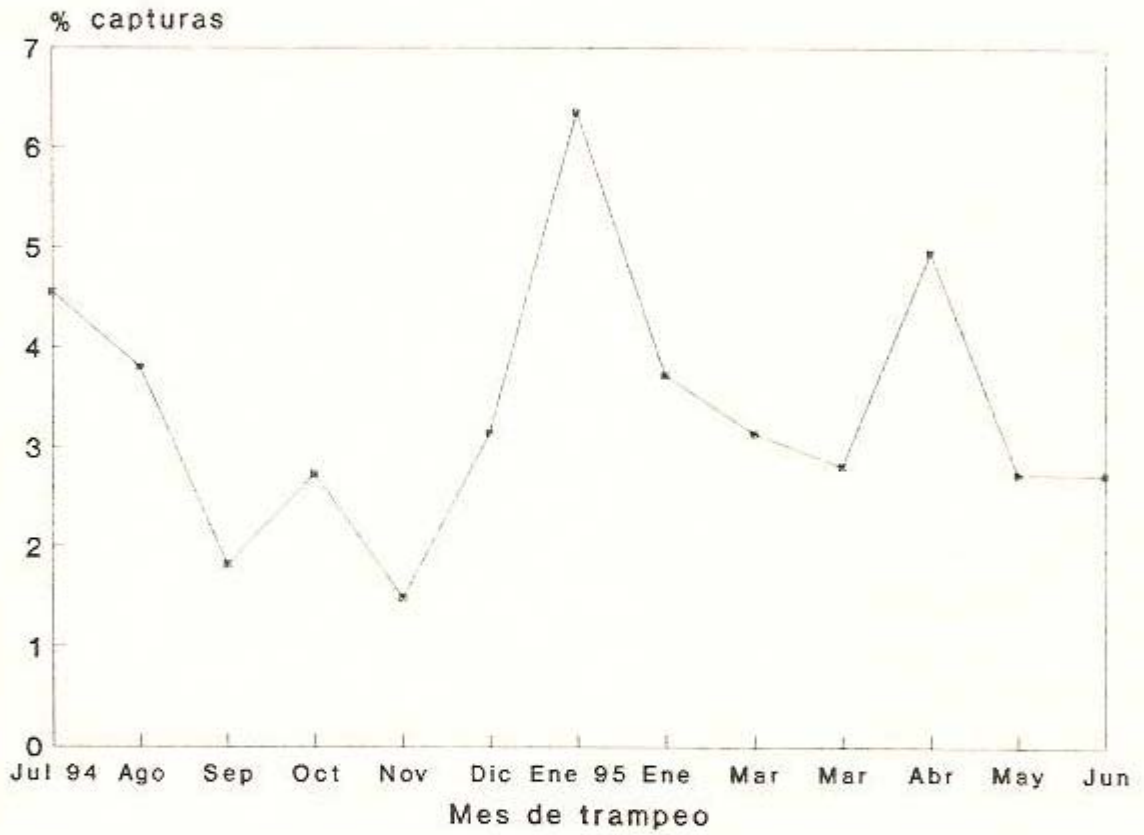


Fig. II.2. Exito de capturas de *M. xerophila* por sesión de trampeo.

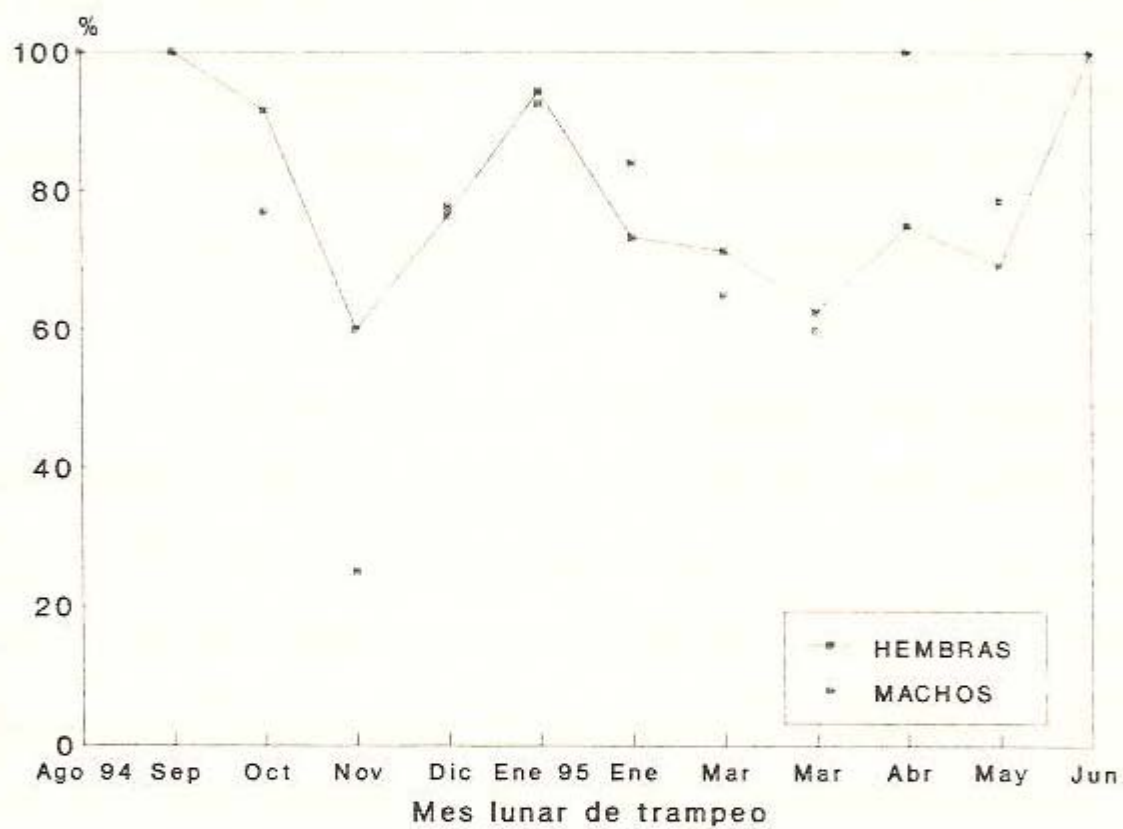


Fig. II.3. Capturabilidad de *M. xerophila* por sexo y para cada sesión de trampeo

individuos capturados. Debido a las características de este estudio, donde la integridad de los animales era esencial, se descartó el uso de dicho repelente. En orden de disminuir los efectos de la acción de las hormigas sobre el cebo se optó por colocar una cantidad generosa de éste, y suficiente para que no fuera consumida en su totalidad en el transcurso de la noche de trampeo. Solo en aquellas estaciones donde el cebo era consumido en su totalidad de forma insistente o donde hubiesen especies de hormigas particularmente agresivas, se procedió a la ubicación y eliminación del nido mediante la aplicación de Bachacol^{MR}. Las probabilidades de lograr captura en las estaciones donde se procedió de esta forma, aparentemente, no se vio afectada.

El porcentaje promedio de capturas y recapturas se estimó a partir del promedio de individuos, marcados y no marcados, cuya captura inicial ocurre en el primer, segundo, ...quinto día de trampeo. En la Fig. II.4 se expresa el valor promedio para cada día como porcentaje acumulado. A través de una prueba de Kolmogorov-Smirnov se evidenció la no existencia de diferencias estadísticamente significativas entre las distribuciones de frecuencias para individuos marcados y no-marcados ($P > 0,01$). De estos resultados se deriva que casi el 54,2% de las capturas (individuos sin marcas) y 43,9% de las recapturas (individuos con marcas) se logran al segundo día de una sesión de trampeo.

El número de individuos capturados y recapturados por mes se expresa como el promedio mensual de animales ya bien sea capturados como recapturados (Fig. II.5). Se determinó una diferencia estadísticamente significativa entre el número de recapturas y capturas por mes (Mann-Whitney, $P < 0,05$).

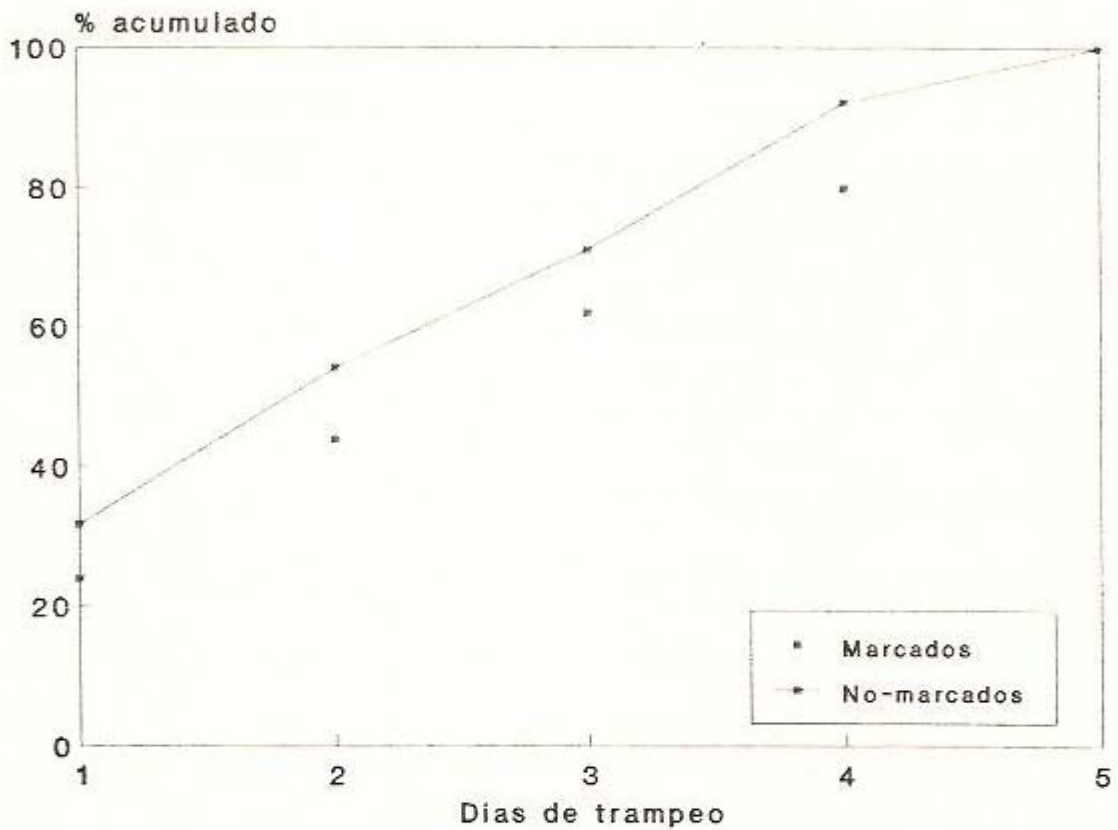


Fig. II.4. Capturas acumuladas de individuos marcados y no-marcados de *M. xerophila*.

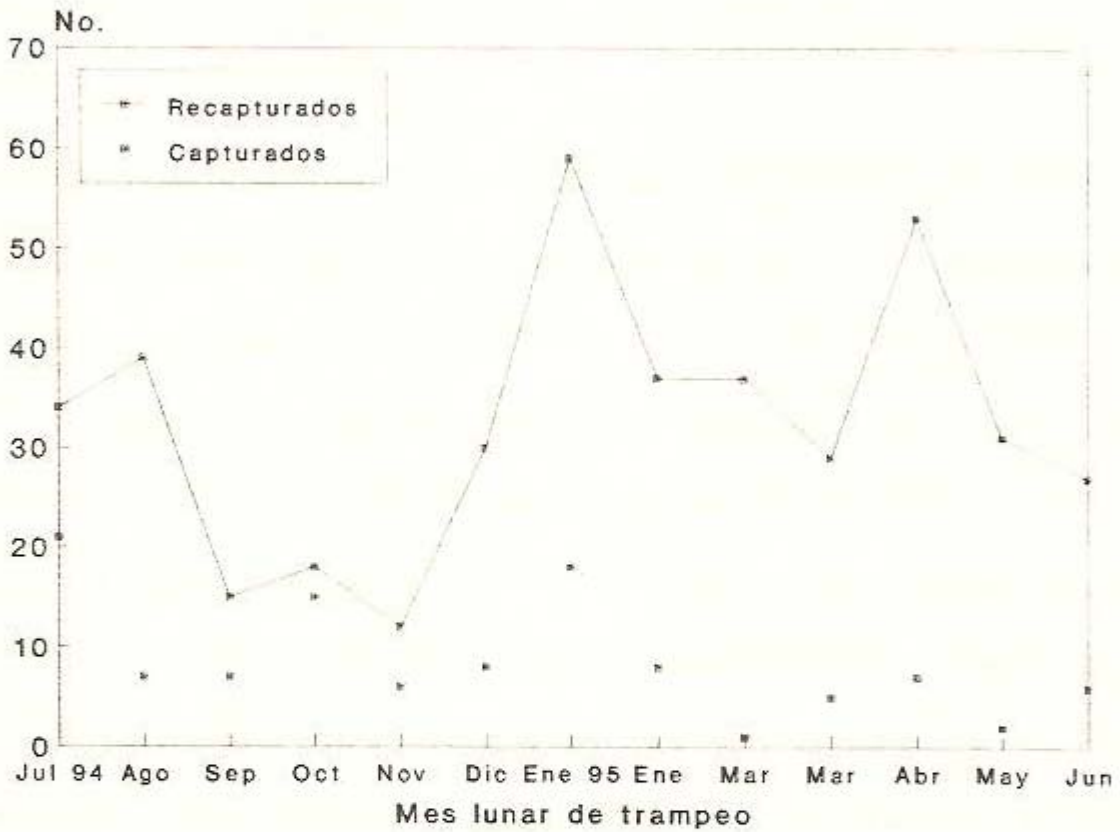


Fig. II.5. Número de individuos de *M. xerophila* capturados y recapturados por sesión de trampeo.

Las frecuencias máximas de recapturas, para la población y para cada sexo, se consignan en las **Figuras II.6 y II.7** respectivamente. Se puede observar que el 32.7% de los individuos no son recapturados, y si bien no existe una diferencia estadísticamente significativa entre la frecuencia de capturas de hembras y machos (Test- t , $P < 0,05$), el 42,2% de éstos últimos no son recapturados. El 54,9% de los individuos fue capturado en 3 o más ocasiones.

De igual forma, y siguiendo las recomendaciones de **August (1984)**, se calcularon los promedios de permanencia en días y se compararon (Mann-Whitney; $P < 0,01$) tomando en cuenta, en primer lugar, el promedio de todas las hembras y el de los machos (**Tabla II.2.a**). En este caso, no se determinó una diferencia estadísticamente significativa entre los dos grupos. Seguidamente, se compararon los promedios de permanencia entre JUVENILES y ADULTOS de ambos sexos (**Tabla II.2.b**), donde: JUVENILES son todos aquellos individuos capturados como tal en el 1^{er} trampeo y, ADULTOS todos aquellos capturados como tal en el 1^{er} trampeo³. Los resultados arrojan una diferencia estadísticamente significativa entre ambos grupos, donde la permanencia de los JUVENILES casi duplica la de los ADULTOS. De igual forma, y para estudiar los efectos de la estacionalidad sobre la permanencia en el área de trampeo, se comparó el promedio de todos aquellos individuos cuya 1^{ra} captura haya ocurrido en la estación HUMEDA (entre Octubre de 1994 y Enero de 1995) con aquellos cuya 1^{ra} captura haya ocurrido en la estación SECA (entre Julio a Septiembre de 1994 y Marzo a Junio de 1995)⁴ (**Tabla II.2.c**). De esto último, se observa que los individuos que se incorporan al área de trampeo

³ En la **Tabla II.3.a y b** se detallará mejor el criterio de clasificación de edades, donde JUVENILES comprende las clases I, J1 y J2; mientras que ADULTOS las clases A1 y A2.

⁴ En la **Figura II.8**, se presentará una clasificación más detallada de las que se consideran las estaciones climáticas ocurridas en el área de trampeo durante el año de estudio.

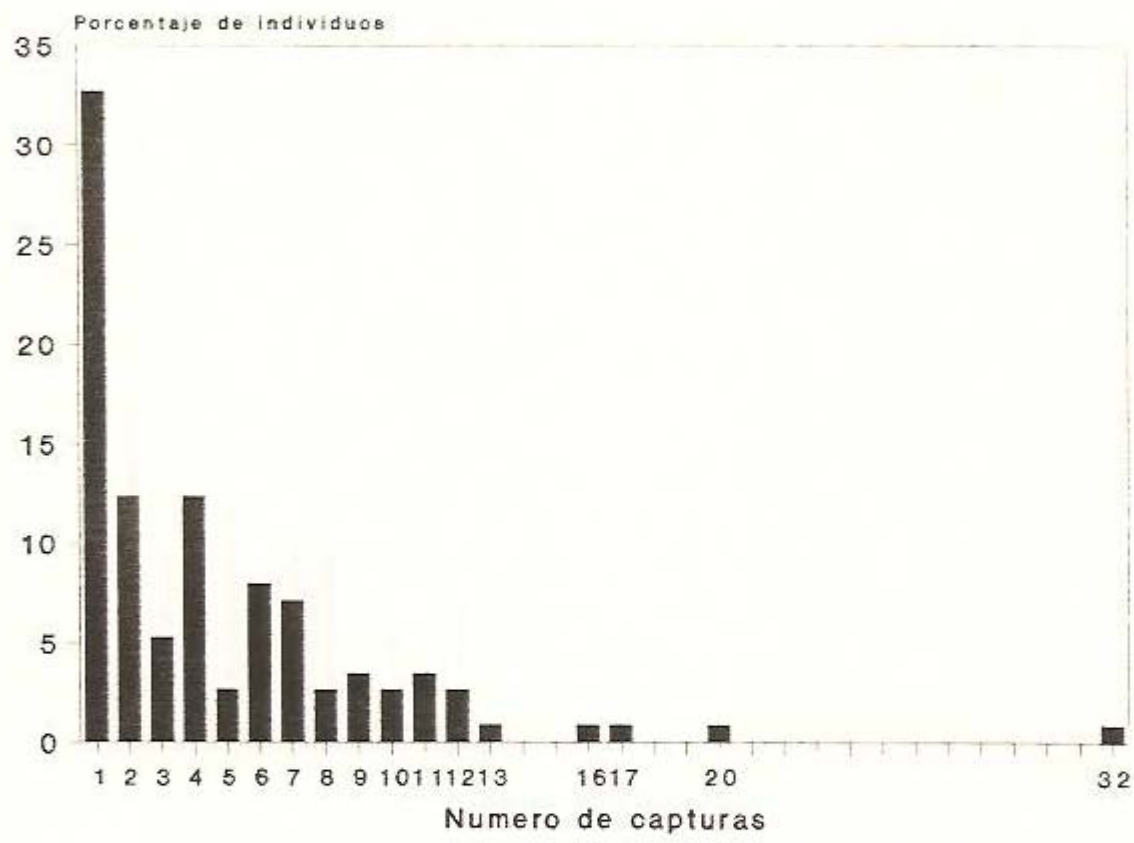


Fig. II.6. Frecuencia relativa máxima de capturas para la población de *M. xerophila*.

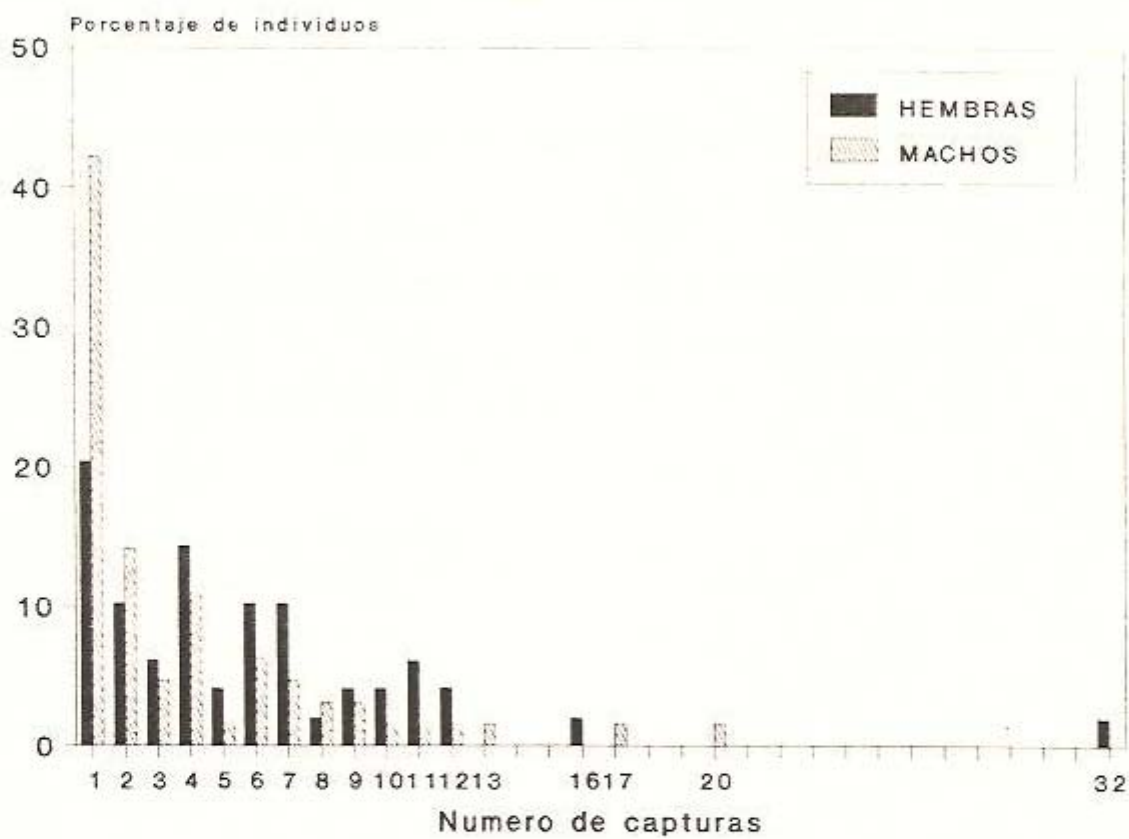


Fig. II.7. Frecuencia máxima de capturas de *M. xerophila* por sexo y por individuos.

Tabla II.2. Permanencia de M. xerophila en el área de trampeo (en día

		Media	Desv. Est	n	Mann-Whitney test (P<0,01)
a	HEMBRAS	121	80	33	ND
	MACHOS	121	63	31	
b	JUVENILES (en la 1ra captura)	145	69	42	D
	ADULTOS (en la 1ra captura)	76	47	22	
c	Est. SECA (en la 1ra captura)	79	64	24	D
	Est. HUMEDA (en la 1ra captura)	146	62	40	
d	Est. SECA (1ra cap., solo adultos)	70	49	49	ND
	Est. HUMEDA (1ra cap., solo adultos)	100	17	15	

ND = no hay diferencia significativa

D = existe una diferencia significativa

durante la estación HUMEDA tienen una permanencia significativamente mayor al de aquellos que se incorporan durante la estación SECA. Por último, se repitió el análisis anterior pero tomando en cuenta esta vez solo los datos de los individuos capturados por primera vez como adultos (Tabla II.2.d), estableciéndose que no hay diferencia significativa en la permanencia entre ambos grupos.

La estructura sexual y etaria:

Para facilitar la interpretación de los resultados obtenidos en esta sección, se siguió la metodología de O'Connell (1989) donde se plantea la agrupación de aquellos meses de trampeo consecutivos que tengan iguales características en lo que respecta a la precipitación. Para este estudio, resultaron cuatro trimestres o estaciones a las que se denominaron:

H1 (Húmedo Temprano): comprende los meses de trampeo Octubre, Noviembre y Diciembre de 1994, en este lapso ocurrieron el 60% de las precipitaciones totales;

H2 (Húmedo Tardío): para los meses de trampeo Enero, Febrero y Marzo de 1995, con 30% de las precipitaciones;

S1 (Seco Temprano): trimestre de trampeo Marzo, Abril y Mayo 1995, con apenas el 3% de las precipitaciones, y finalmente;

S2 (Seco Tardío): para los meses de trampeo Julio, Agosto y Septiembre de 1994 con 7% de las precipitaciones.

En este punto, es importante mencionar que los registros históricos del MARNR sobre las precipitaciones en Paraguaná señalan una estación húmeda corta para Octubre-Noviembre-Diciembre seguida por un lapso de 9 meses continuos efectivamente secos (ver **Fig. I.7**). Tomando esto en cuenta, la agrupación por trimestres de aquellos meses consecutivos que presenten iguales características en sus precipitaciones para el área de estudio corresponde a una estación húmeda seguida por tres estaciones secas. La inclusión de una segunda estación húmeda (H2) que se propone para este trabajo, responde a la distribución atípica de las precipitaciones observadas durante el estudio (ver **Fig. I.8**).

En la **Figura II.8** se representa la distribución del total de capturas por trampeo con respecto a la de las precipitaciones, donde se aprecia que el pico de capturas totales ocurre en la estación Húmedo Tardío (H2), un trimestre posterior al de las precipitaciones, H1. Por otro lado, la estación donde se lograron un menor número de capturas coincide con la de Húmedo Temprano (H1).

A partir de los datos de la distribución total de capturas, y con un desglose trimestral, se determinó la frecuencia de pesos para los machos y las hembras a lo largo del estudio (**Figuras II.9.a,b,c y d**). De aquí se observa que la mas alta frecuencia de capturas sobre machos de *M. xerophila* de mayor peso ocurrió en la estación S2, donde mas del 87% de las capturas para este periodo involucraron individuos superiores a los 45,0 g. La frecuencia de capturas sobre esta clase de machos disminuyó a 27,0% y 3,8% en los dos trimestres siguientes (H1 y H2), para finalmente subir a 28,8% en la ultima estación del año de estudio (S1). Las hembras de mayor

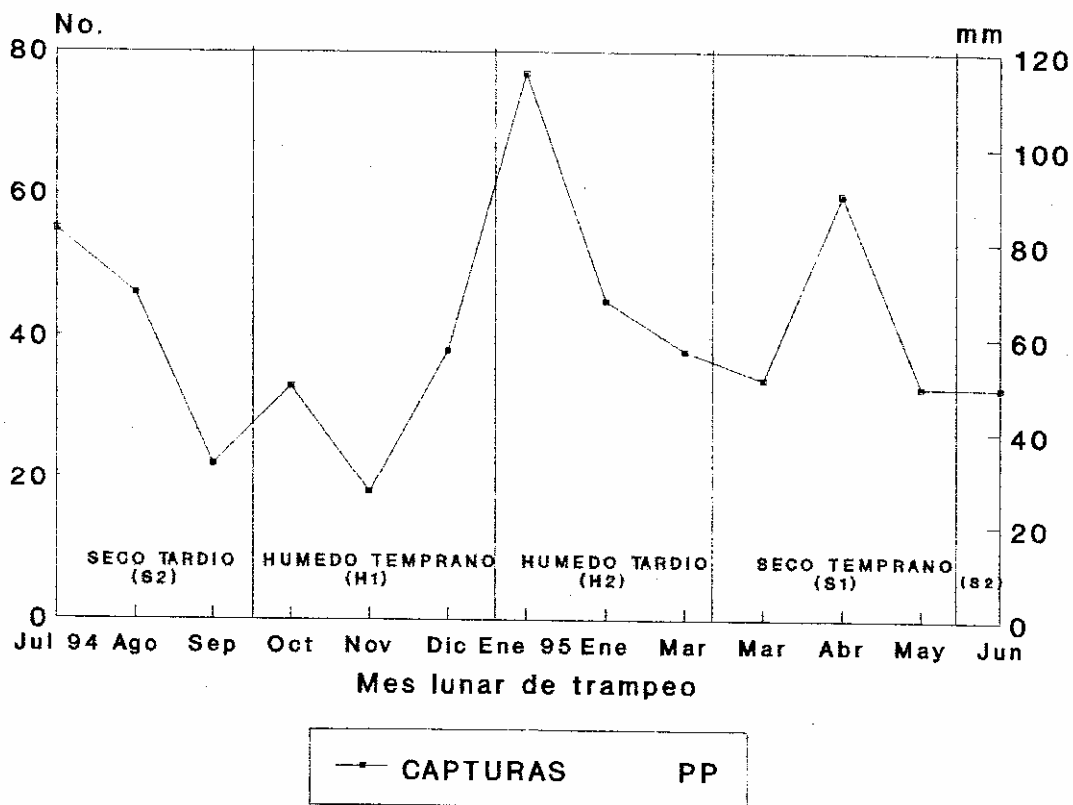


Fig. II.8. Total de capturas de *M. xerophila* por sesión de trampeo y su relación con la distribución de las precipitaciones por estaciones climáticas.

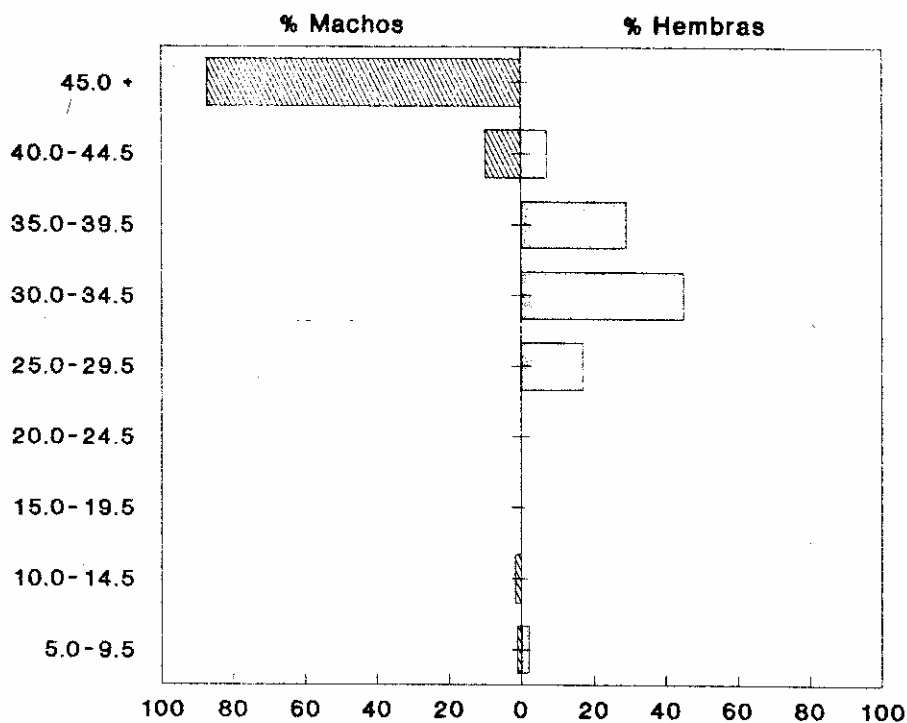


Fig. II.9.a. Frecuencia de pesos de *M. xerophila* para la estación climática: S2 (Jul-Ago-Sep 94)

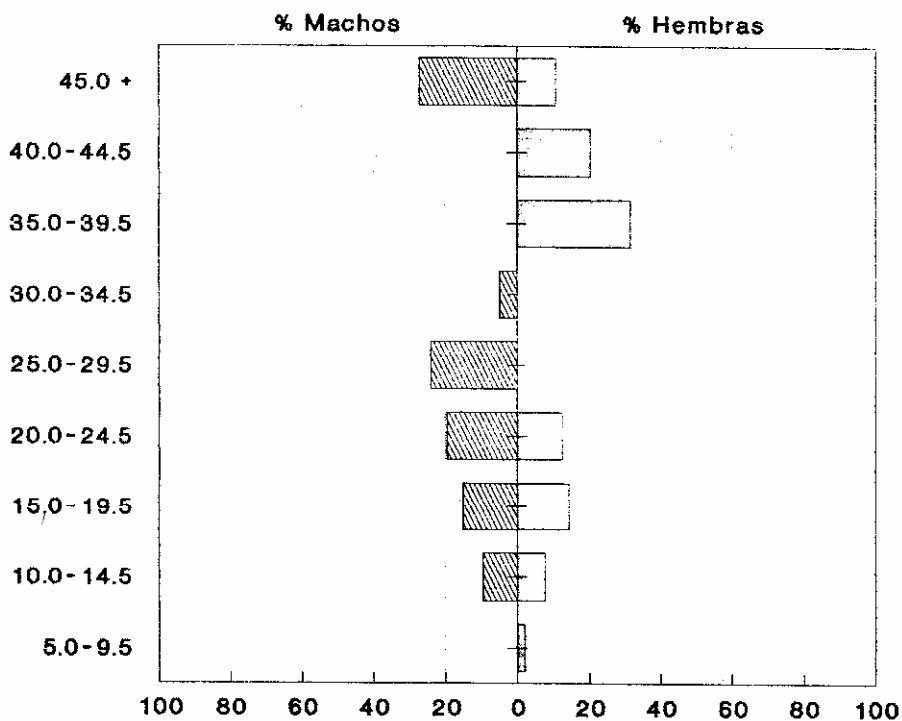


Fig. II.9.b. Frecuencia de pesos en *M. xerophila* para la estación climática: H1 (Oct-Nov-Dic 94)

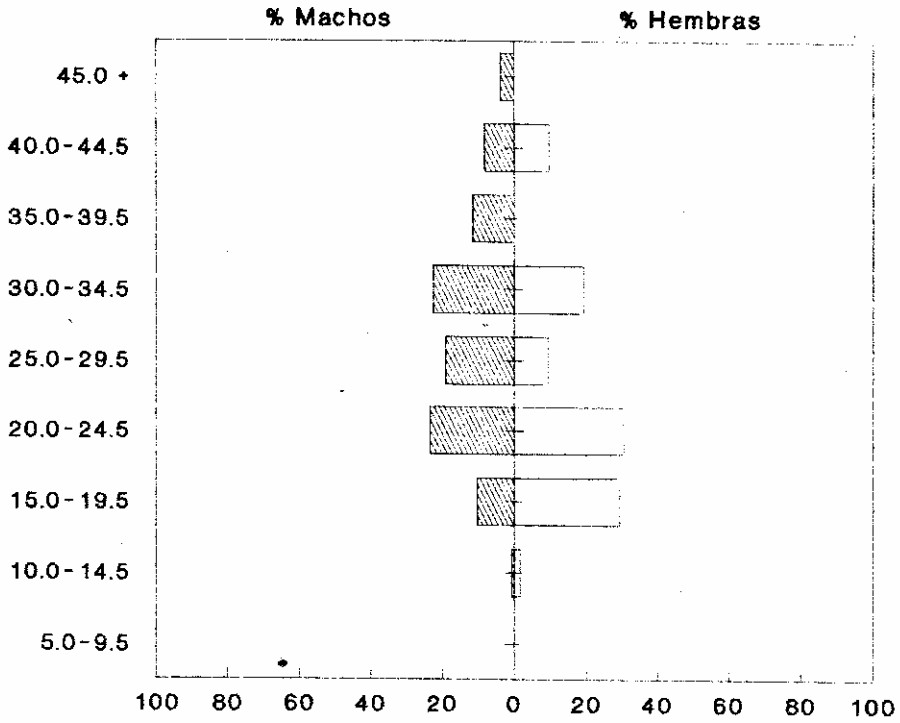


Fig. II.9.c. Frecuencia de pesos de *M. xerophila* para la estación climática: H2 (Ene-Ene-Mar 95)

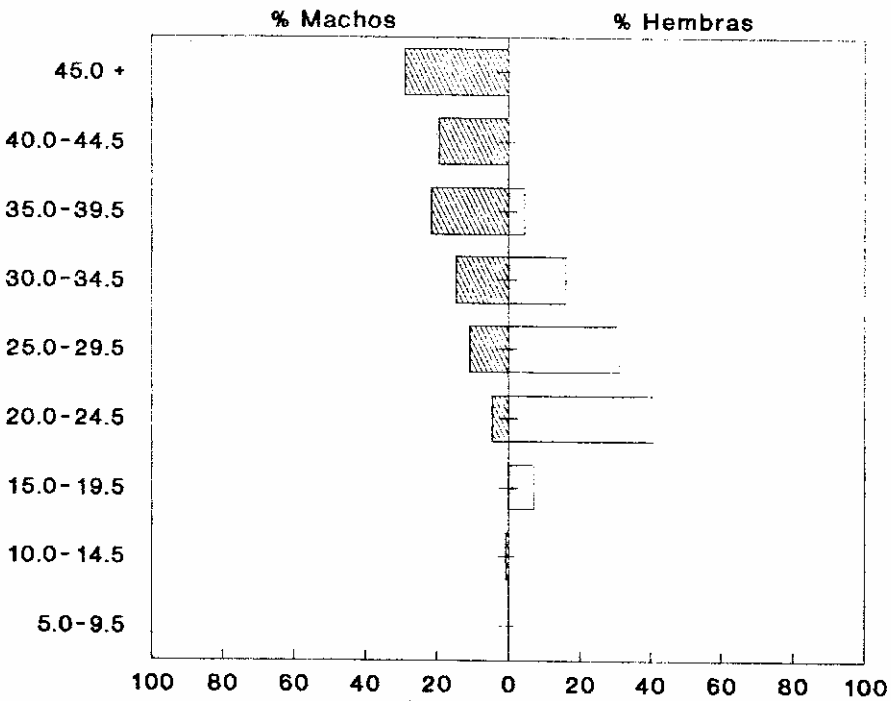


Fig. II.9.d. Frecuencia de pesos de *M. xerophila* para la estación climática: S1 (Abr-May-Jun 95)

peso cumplieron un patrón muy semejante a lo antes expuesto; siendo éstas mas frecuentemente capturadas en las estaciones secas (S2 y S1). Por otro lado, los individuos de menor peso y para ambos sexos fueron capturados con mayor frecuencia en las estaciones húmedas (H1 y H2).

Tomando en cuenta las observaciones hechas sobre las condiciones físicas y reproductivas de los 113 individuos capturados 532 veces durante los trece meses del estudio se lograron determinar cinco clases de edad para cada sexo (**Tablas II.3.a y b**). La información contenida en las columnas de "Comentarios" y que se han incluido en estas dos tablas serán avaladas en el **Apéndice D** de este trabajo.

En las **Figuras II.10.a y b** se muestran las relaciones encontradas entre el peso y la longitud del cuerpo para hembras y machos, respectivamente, y la distribución de las diferentes clases de edad en esta relación. Las ecuaciones de la recta que resultan de una regresión lineal son:

$$\log Y = 0,1614 + 0,00548X, \text{ para las hembras (Fig. II.10.a) y}$$

$$\log Y = 0,3056 + 0,01059X, \text{ para los machos (Fig. II.10.b);}$$

determinandose una diferencia altamente significativa entre las pendientes ($P < 0,0001$) así como muy significativa entre los interceptos ($P < 0,01$).

Ahora bien, retomando el mismo criterio de desglose trimestral utilizado con anterioridad, y aplicado esta vez a la frecuencia de clases de edad de individuos capturados en los diferentes trampeos, se obtienen las **Figuras II.11.a,b,c y d**. En ellas se observa que las clases de edad A1 y A2 (adultos) para ambos sexos son mas frecuentemente capturadas en las estaciones secas, mientras que

Tabla II.3.a. Clases de edad para HEMBRAS de M. xerophila:

Clase de Edad	Peso (g)	Tipo	Características	Comentarios
I	5.0 - 9.5	infantil	100% NR LP= 12 (10-13) LC= 84 (75-90) LT= 150 (135-160) n= 5	Individuos en los últimos días de la "fase nido", o que recién han sido destetados. Aun merodean el área vital de la madre.
J1	10.0 - 14.5	juvenil dependiente	100% NR LP= 13 (11-14) LC= 98 (91-102) LT= 175 (162-185) n= 12	Individuos recién destetados, pueden rondar todavía el área vital materno (n= 4) o en sus proximidades.
J2	15.0 - 24.5	juvenil independiente a joven adulto	100% NR LP= 15 (13-17) LC= 115 (94-133) LT= 211 (166-239) n= 129	Por lo general no-reproductivo, aunque a partir de las 24.0 gr las hembras pueden ser receptivas al macho.
A1	25.0 - 29.5	adulto joven	48.4% NR 51.6% R LP= 15 (12-16) LC= 128 (118-138) LT= 232 (211-248) n= 62	Individuos tienen peso para estar sexualmente activos. El 51,6% de los individuos de esta clase han parido por lo menos una vez, pero hay casos donde se ha presentado un 2do parto (n=3), quizás por pérdida prematura de la primera.
A2	30.0 - +	adulto maduro	2.8% NR 97.2% R LP= 16 (14-17) LC= 138 (97-252) LT= 248 (216-270) n= 225	Casi todos los individuos han parido por lo menos una vez (96,8%). Algunos dos veces (24,3%) y hay tres casos con tres partos.

NR = no-reproductivo

R = reproductivo

LP = largo de la pata trasera

LC = largo de la cola

LT = largo total

Tabla II.3.b. Clases de edad para MACHOS de M. xerophila:

Clase de Edad	Peso (g)	Tipo	Características	Comentarios
I	5.0 - 9.5	infantil	100% NR LP= 13 (11-15) LC= 89 (82-100) LT= 157(149-170) DT= 1.7 n= 3	Individuos en los últimos días de la "fase nido", o que recién han sido destetados. Aún merodean el área vital de la madre.
J1	10.0 - 24.5	juvenil dependiente	100% NR LP= 14 (12-17) LC= 112 (92-128) LT= 205 (167-235) DT= 3.7 (1.9-5.8) n= 87	Individuos recién destetados, pueden rondar todavía el área vital materno (n= 2) o en sus proximidades.
J2	25.0 - 34.5	juvenil independiente a joven adulto	100% NR LP= 16 (15-17) LC= 131 (101-180) LT= 241 (207-270) DT= 5.0 (3.1-6.3) n= 111	Testículos comienzan a perder la lana que los recubre para tornarse de un color azulado. La glándula esternal tiende a desarrollarse, pero aún no hay secreciones.
A1	35.0 - 49.5	adulto joven	100% R?? LP= 17 (14-18) LC= 144 (127-157) LT= 267 (241-289) DT= 6.2 (4.8-7.4) n= 169	Por lo general reproductivos. Casi no tienen lana sobre los testículos. Testículos muy azulados. Glándula esternal perfectamente visible y las zonas adyacentes a esta tienen naranja
A2	50.0 - +	adulto maduro	100% R LP= 18 (16-18) LC= 149 (138-163) LT= 282 (266-293) DT= 6.8 (6.1-10.5) n= 72	Todos reproductivos. Testículos de un azul intenso y sin lana. Glándula esternal muy visible y zonas adyacentes color naranja.

NR = no-reproductivo

R = reproductivo

LP = largo de la pata trasera

LC = largo de la cola

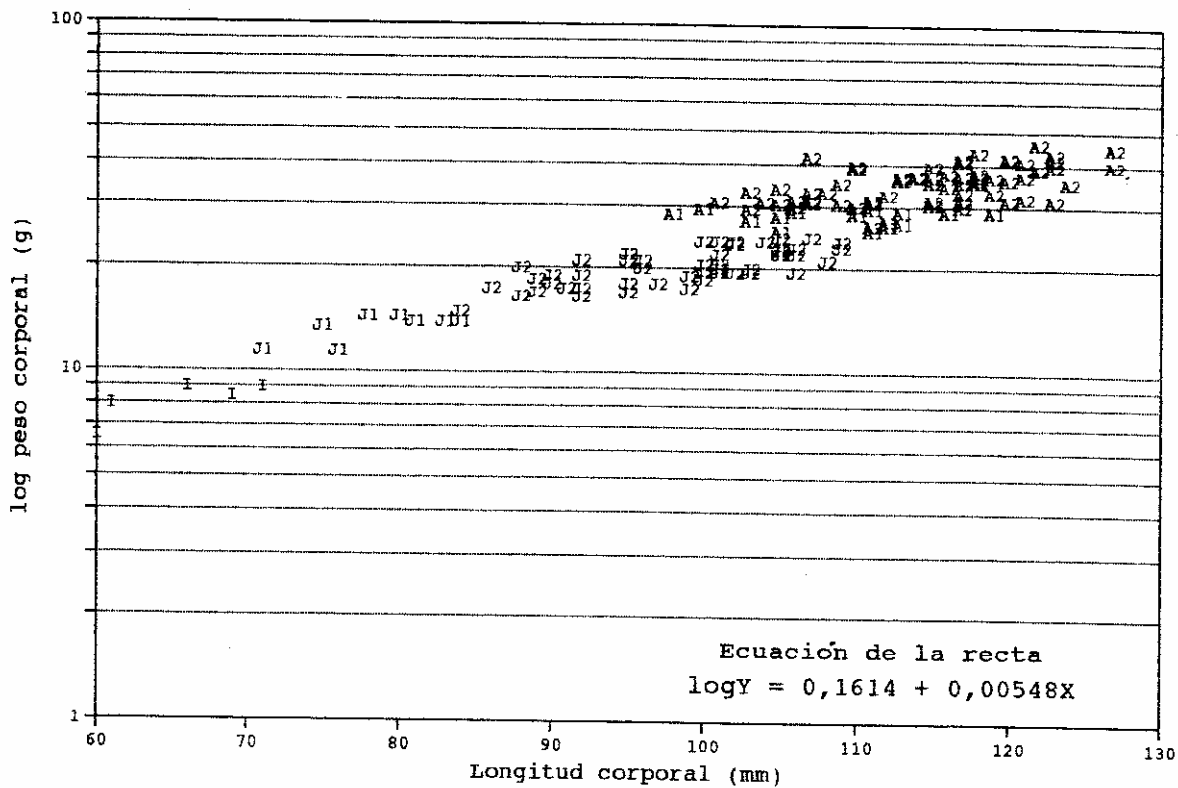


Fig. II.10.a. Relación del peso y de la longitud corporal en las HEMBRAS de *M. xerophila* capturadas. (I, J1, J2, A1, A2 = clases de edad según las Tablas II.3.a y b)

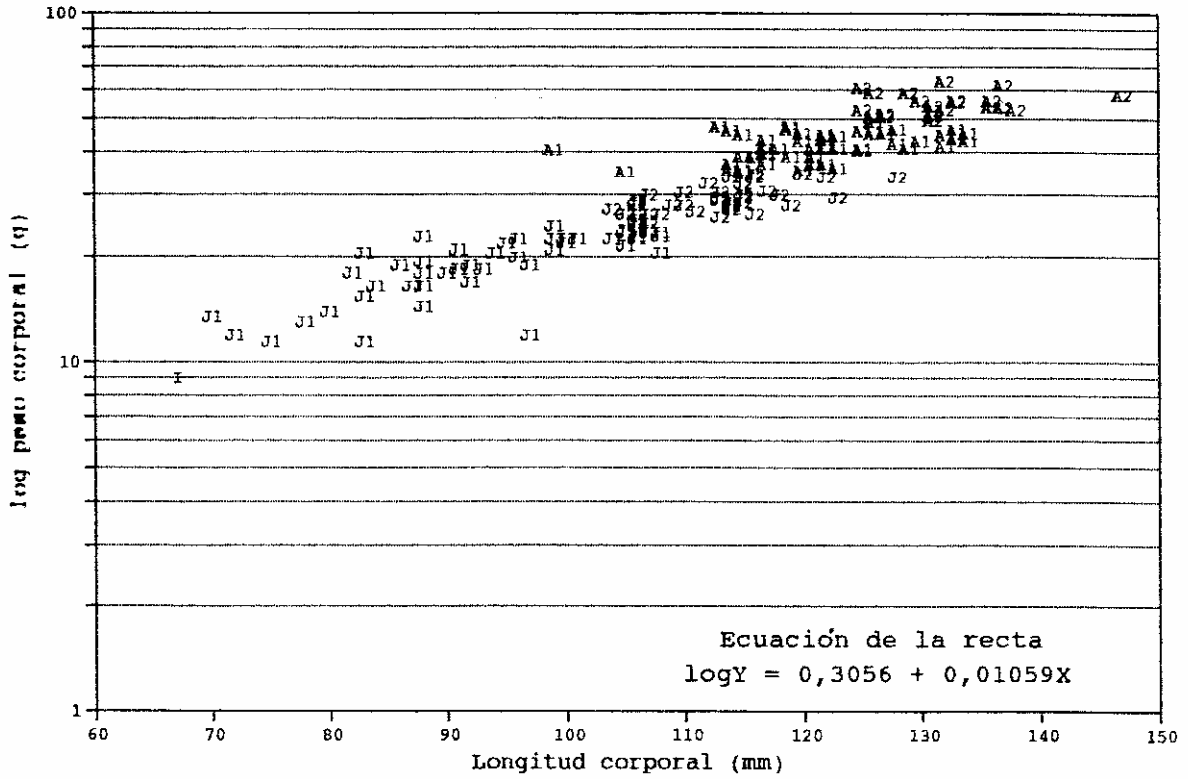


Fig. II.10.b. Relación del peso y de la longitud corporal en los MACHOS de M. xerophila capturadas. (I, J1, J2, A1, A2 = clases de edad según las Tablas II.3.a y b)

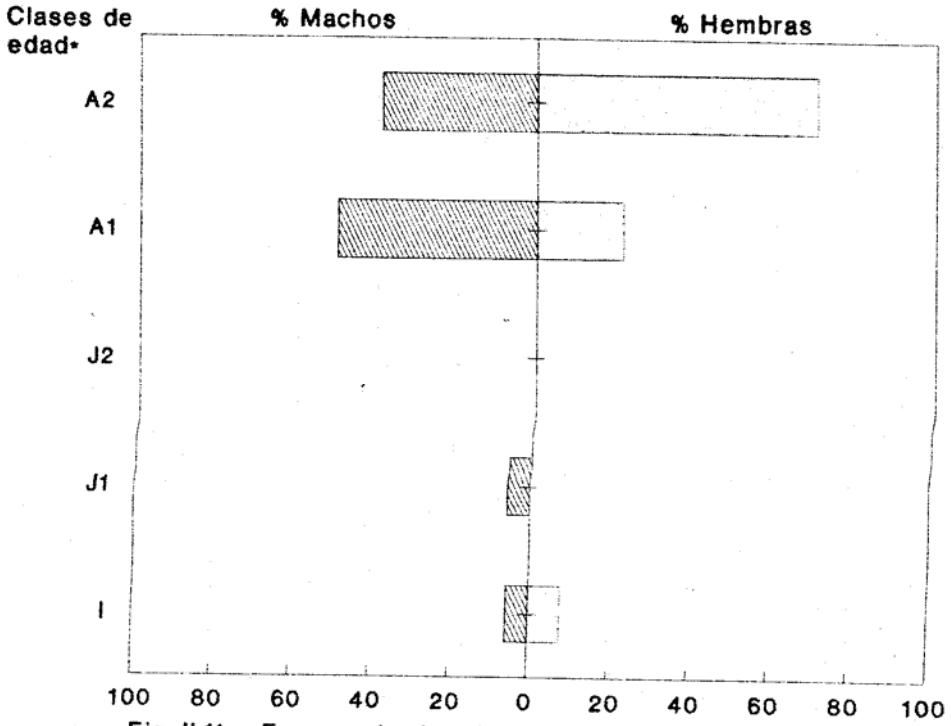


Fig. II.11.a. Frecuencia de edades en *M. xerophila* para la estación climática: S2 (Jul-Ago-Sep 94). (*clases de edad según Tablas II.3.a y b)

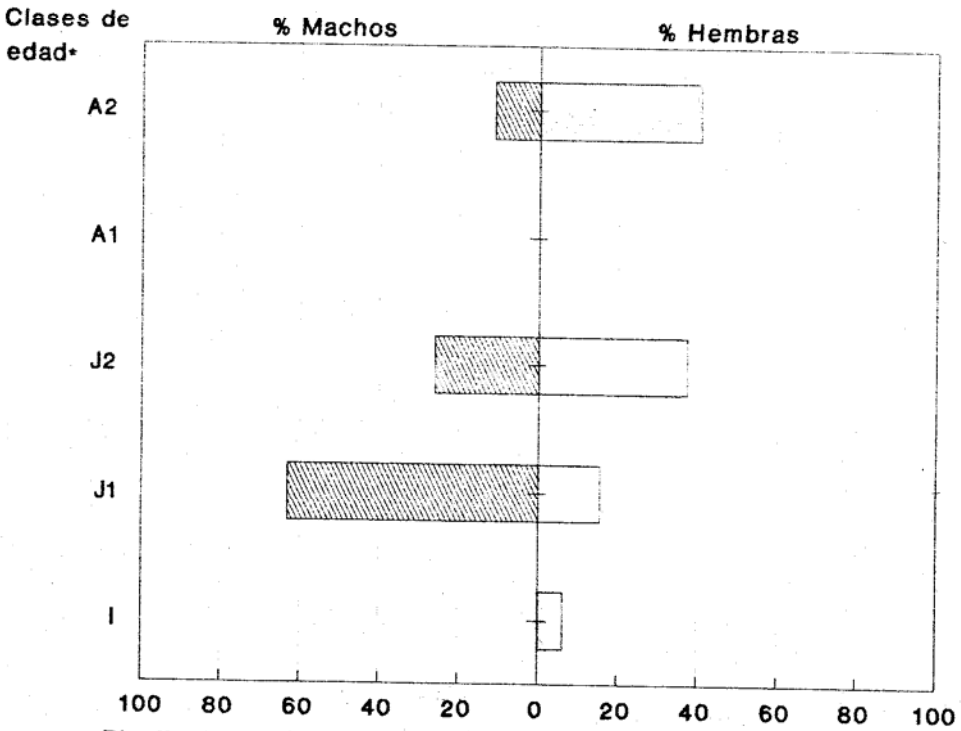


Fig. II.11.b. Frecuencia de edades en *M. xerophila* para la estación climática: H1 (Oct-Nov-Dic 1994). (*clases de edad según Tablas II.3.a y b).

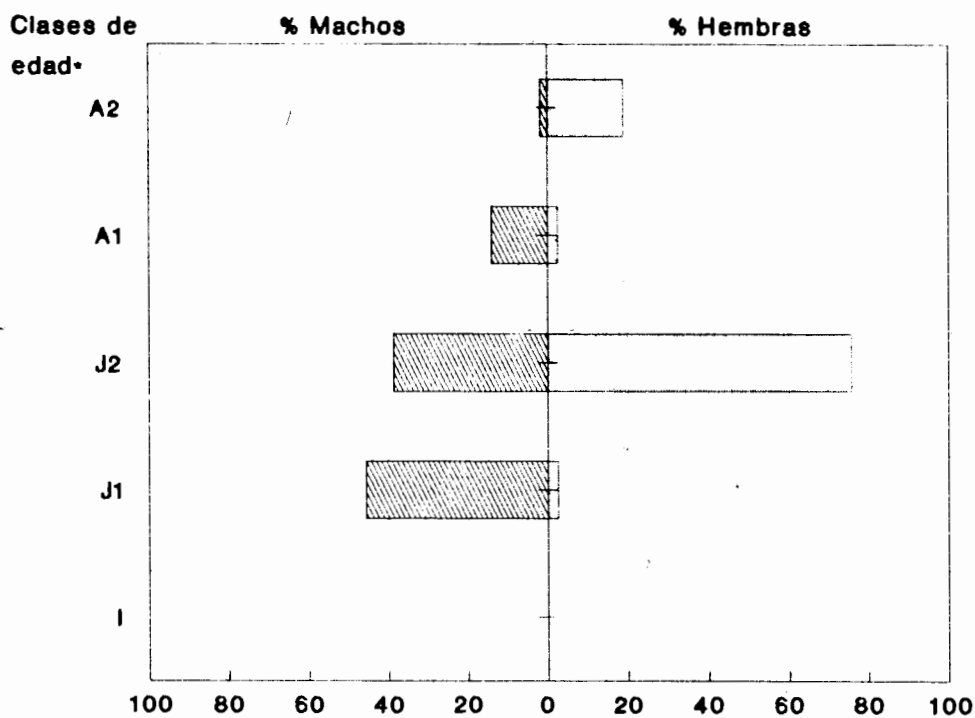


Fig. II.11.c. Frecuencia de edades en *M. xerophila* para la estación climática: H2 (Ene-Ene-Mar 95). (*clases de edad según Tablas II.3. a y b).

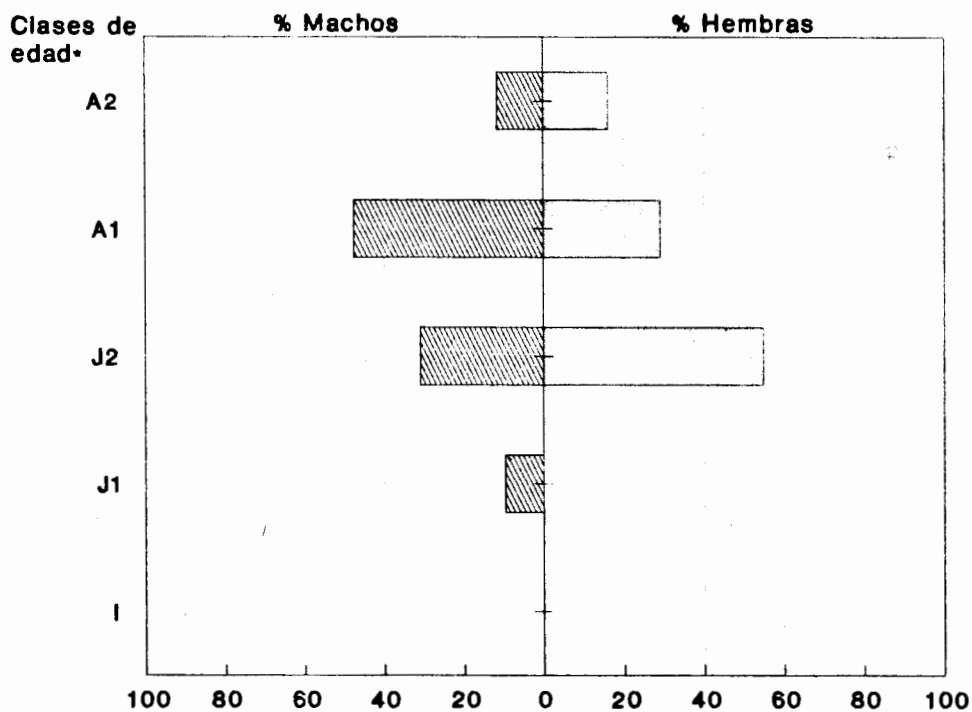


Fig. II.11.d. Frecuencia de edades en *M. xerophila* para la estación climática: S1 (Abr-May-Jun 1995). (*clases de edad según Tablas II.3.a y b).

las clases J1 y J2 (juveniles) en las estaciones húmedas. Los individuos de la clase I, en ambos sexos, solo son capturados a finales de S2 y comienzos de H1.

Las Figuras II.12. a y b muestran que la estructura etaria de Julio de 1994 es muy similar a la de Junio de 1995 (ambos S2 e inicio y final del estudio), donde todos los individuos capturados pertenecían a las clases de edad A1 y A2.

Una distribución mensual de las clases de edad en hembras presentes en los diferentes trampeos se presenta en la Figura II.13.a. Tomando en cuenta los datos sobre la distribución mensual en la condición reproductiva de estos mismos individuos se obtiene la Figura II.13.b, donde se pueden distinguir las siguientes cuatro condiciones:

NR: clase no reproductiva compuesta principalmente por hembras I, J1 y J2, y pocas A1.

Se distingue por ausencia de coloración naranja en la región de las mamas y donde los pezones son imperceptibles (ver Fig. II.14);

CC: con crías, clase reproductiva donde se observan las crías adheridas a los pezones (ver Fig. II.15);

LAC: lactante, clase reproductiva donde existe una coloración naranja fuerte en la región de las mamas al igual que secreción de leche ante un estímulo (ver Fig. II.16);

DEST: destetada, por lo general reproductiva. Se reconoce por la coloración naranja en la región de las mamas, aunque mas tenue que en LAC. Los pezones se perciben a simple

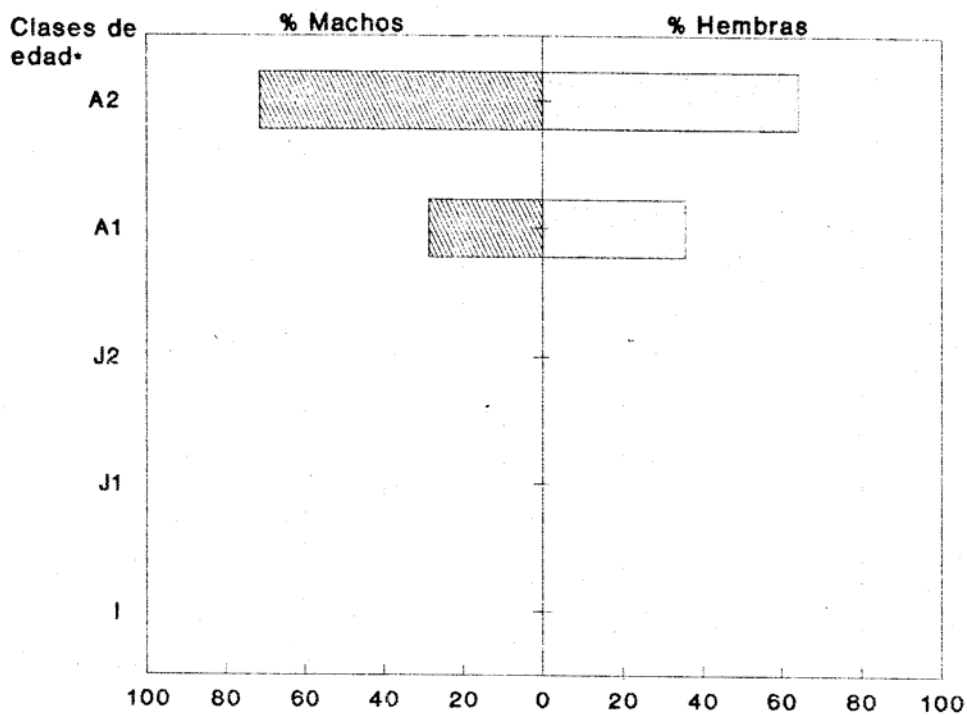


Fig. II.12.a. Frecuencia de edades en *M. xerophila* para la primera sesión de trapeo: Julio 1994 (S2). (*clases de edad según Tablas II.3.a y b)

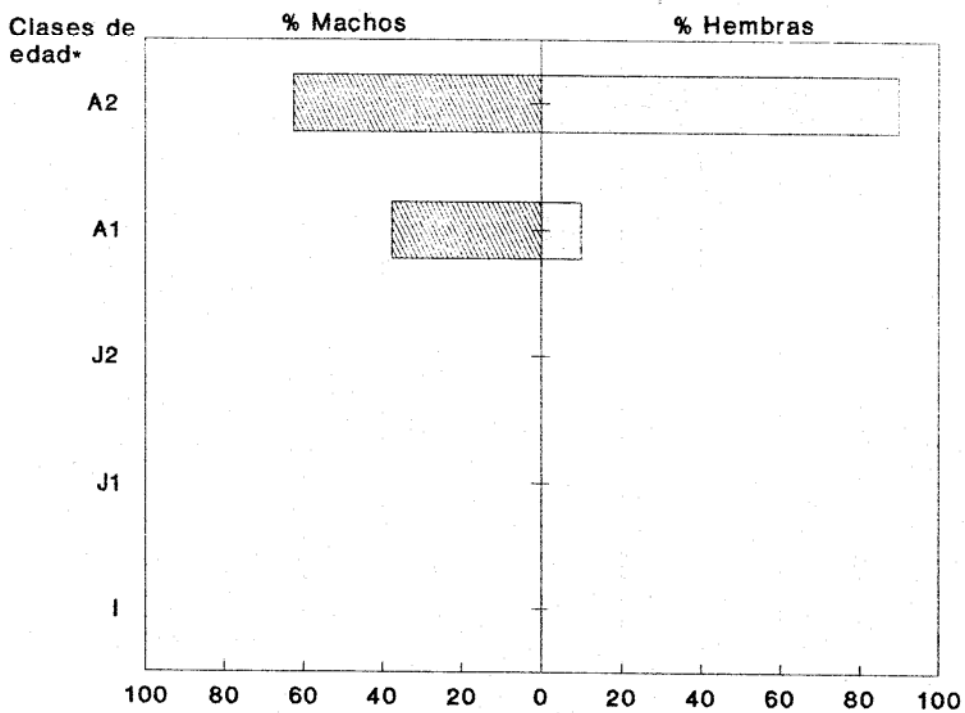


Fig. II.12.b. Frecuencia de edades de *M. xerophila* para la última sesión de trapeo: Junio 1995 (S2). (*clases de edad según Tablas II.3.a y b).

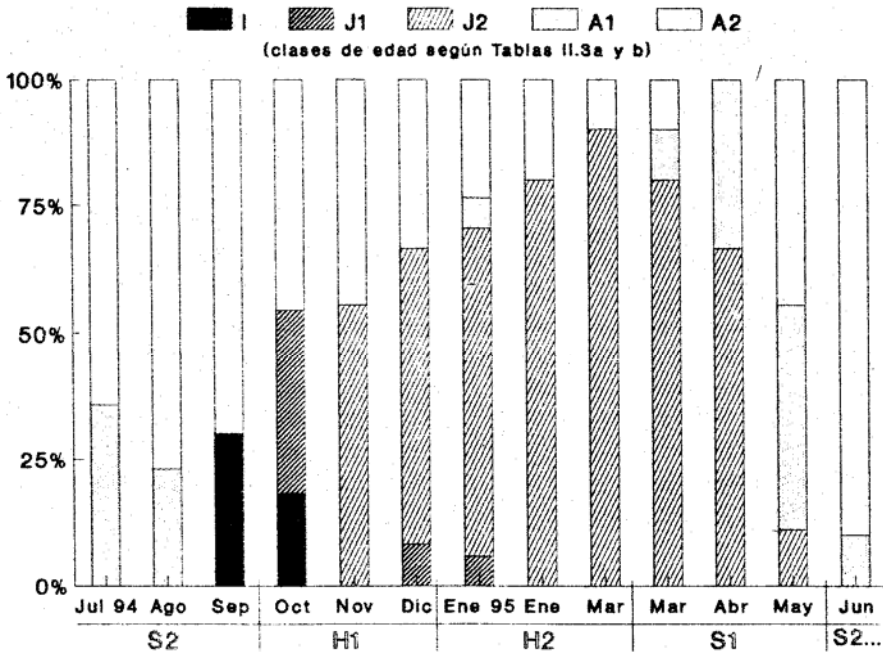


Fig. II.13.a. Clases de edad de HEMBRAS de *M. xerophila* presentes en las diferentes sesiones de trampeo y estaciones climáticas.

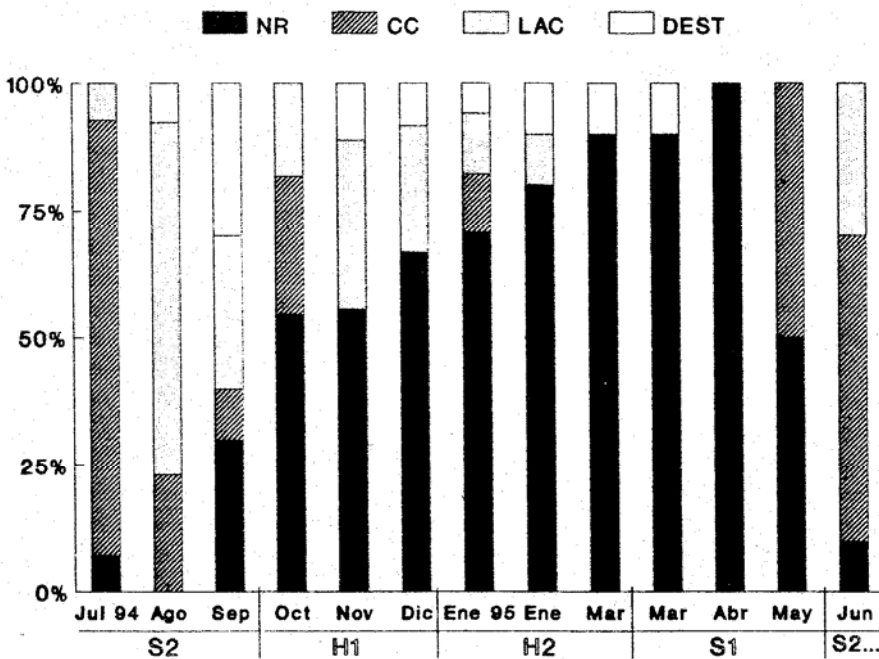


Fig. II.13.b. Condición reproductiva en HEMBRAS de *M. xerophila* para los diferentes trampeos y estaciones climáticas. (NR= no-reproductivo, CC= con crías, LAC= lactante, DEST= destetada).



Fig II.16. Región de las mamas de una hembra de *M. xerophila* lactando (LAC). Los pezones son perceptibles y existe una fuerte coloración naranja en la zona.



Fig II.17. Región de las mamas de una hembra de *M. xerophila* que ha destetado (DES). La coloración naranja persiste. Se perciben los pezones pero no hay secreción de leche.

vista. Estas condiciones son bastante persistentes y no se evidenció una involución completa que lleve a confundir esta condición con la de NR (ver **Fig. II.17**)

Más del 50% de las hembras capturadas en las estaciones H1, H2 y en los dos primeros meses de la estación S1 son no-reproductivas (NR). El inicio de la reproducción ocurrió en la última parte de S1. Más del 90% de las hembras capturadas en los dos primeros meses de la estación S2 tenían crías adheridas a los pezones o estaban lactando. La **Tabla II.4** señala algunas características de las camadas y sus crías observadas en los diferentes trampeos.

En lo que respecta a la distribución etaria en machos, los adultos (clases A1 y A2) son especialmente frecuentes a partir del segundo mes de la estación S1 hasta finales de la estación S2 (**Fig. II.18.a**). Por otro lado, los juveniles (clases J1 y J2) dominan la escena durante las dos estaciones húmedas y principios de S1. Solo se capturaron individuos I en el último mes de la estación S2.

Se lograron identificar dos condiciones reproductivas en los machos y que son:

NR: clase no reproductiva, donde el diámetro testicular no supera los 5,0 mm y la glándula esternal no se ha desarrollado. Esta compuesta, principalmente por las clases de edad I, J1, J2 y algunos pocos A1 (ver **Figs. II.19 y II.20**);

R: clase reproductiva, el diámetro testicular supera en todo caso los 5,0 mm, el desarrollo de la glándula esternal es notorio acompañado en la mayoría de los casos por secreciones

Tabla II.4. Variaciones en la morfometría de las crías y otras características de las camadas de M. xerophila.

Trampeo o Mes lunar	Tamaño promedio de las crías (mm)*	Tamaño promedio de las camadas (mm)	No. de camadas censadas
Jul 94	11.6 (11.2 - 12.0)	8.0	56
Ago	11.5 (11.1 - 11.8)	6.9	16
Sep	9.6 (9.0 - 10.3)	5.2	6
Oct	13.6 (12.9 - 14.3)	9.5	13
Nov	13.5 (12.9 - 14.1)	5.0	2
Dic	9.2 (9.2 - 9.2)	9.0	1
Ene 95	15.5 (14.9 - 16.0)	9.0	3
Ene	-	-	-
Mar	-	-	-
Mar	-	-	-
Abr	-	-	-
May	-	-	-
Jun	9.9 (9.3 - 10.5)	6.9	10
GENERAL	11.5 (11.1 - 12.0)	7.7	107

* medida de la corona hasta la cadera

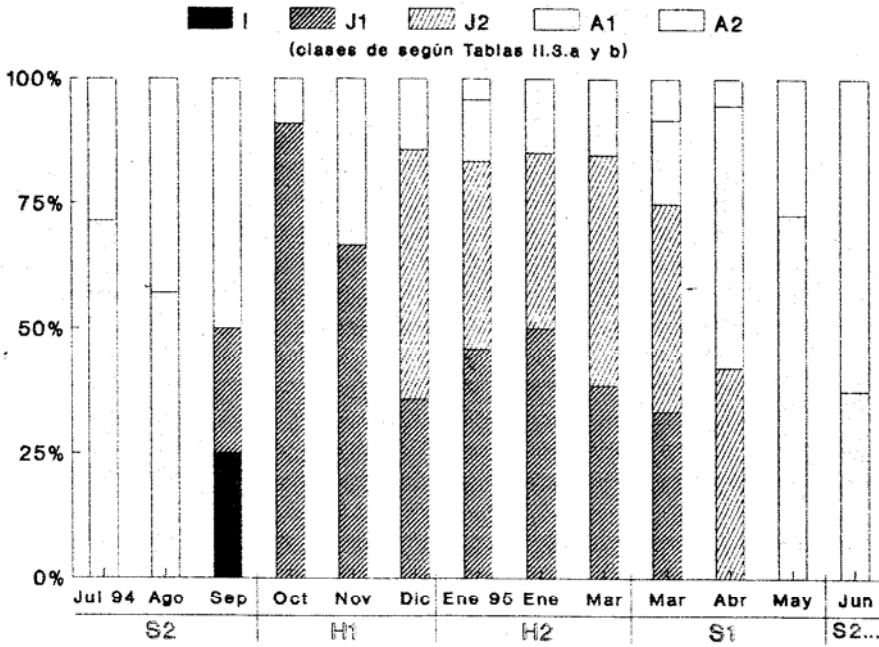


Fig. II.18.a. Clases de edad en MACHOS de *M. xerophila* para los diferentes trampeos y estaciones climáticas.

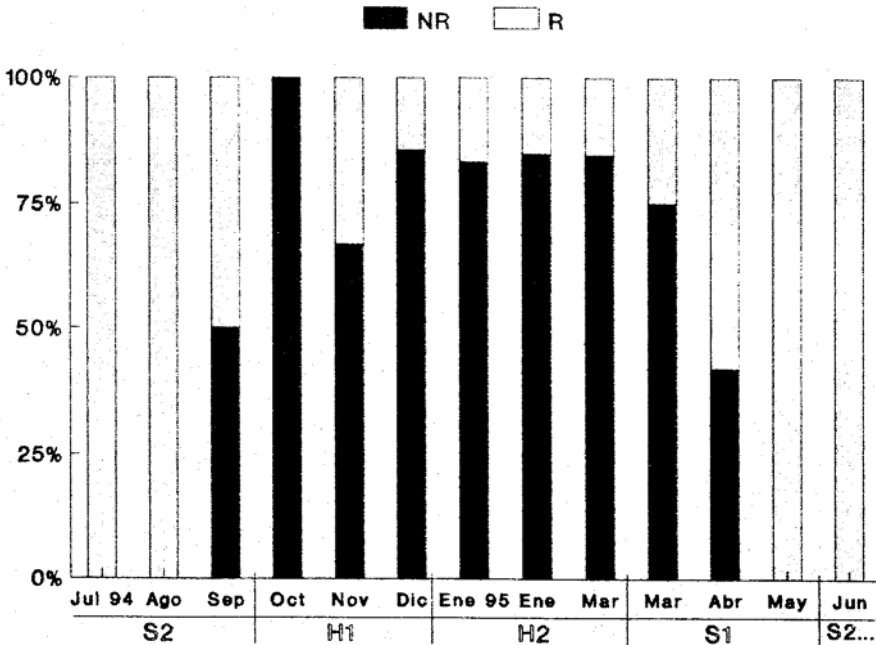


Fig. II.18.b. Condición reproductiva en MACHOS de *M. xerophila* para los diferentes trampeos y estaciones climáticas. (NR= no-reproductivo, R= reproductivo).

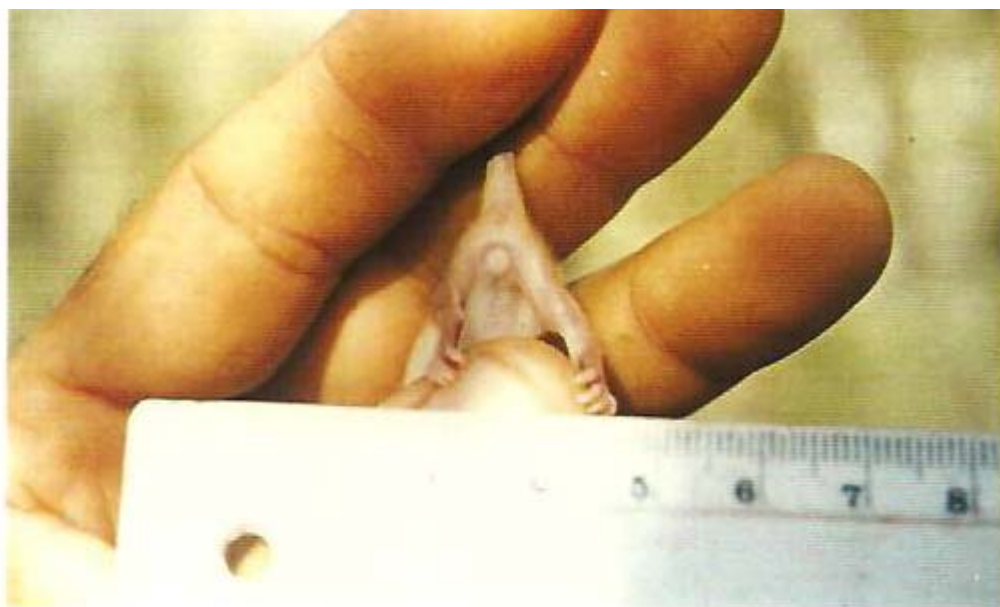


Fig II.19 Testículos de un macho de *M. xerophila* de la clase de edad infantil (I).



Fig II.20 Testículos de un macho de *M. xerophila* de la clase de edad juvenil (J1).



Fig II.21 Testículos de un macho adulto reproductivo de *M. xerophila* de la clase de edad A1. La coloración azul aparece luego que el bellón que los recubre cae. La mancha azul oscuro en la base de los testículos se observó en el 5% de la población.

que tiñen las zonas adyacentes de color naranja. El escroto, para este momento, tiene un fuerte color azul (ver **Fig. II.20**).

En la **Figura II.18.b** se observa que los individuos sexualmente activos (R) son especialmente frecuentes en las estaciones secas (mediados de S1 hasta finales de S2). Mientras que las capturas sobre individuos no-reproductivos (NR) son la norma durante las estaciones húmedas (H1 y H2). Al comparar los meses de Julio de 1994 con Junio de 1995 en las **Figuras II.18.a y b**, se observa que en ambas las capturas se lograron exclusivamente sobre individuos de las clases adultas y reproductivas.

La variación del diámetro testicular ocurrida a lo largo del año de estudio esta representada en la **Figura II.21**; para esto se tomaron en cuenta las medidas tomadas a 224 machos capturados a lo largo del tiempo de estudio.

Para la elaboración de una curva de crecimiento de una especie animal es necesario conocer la edad de los individuos involucrados. Las **Figuras II.22.a y b** fueron elaboradas a partir de 7 hembras y 11 machos cuyas edades pudieron ser estimadas con ± 15 días de precisión, esto gracias a que dichos individuos fueron capturados continuamente desde los primeros meses de trampeo hasta finalizado el estudio donde se observó su evolución desde las clases de edad más jóvenes (I y J1) hasta llegar a adultos reproductivos (A2). Los trabajos sobre *M. robinsoni* (**Eisenberg, 1981; Godfrey 1975 y Hunsaker, 1977**), así como las observaciones hechas en este estudio sobre la evolución de camadas (ver **Apéndice D**), nos señalan que la apreciación de ± 15

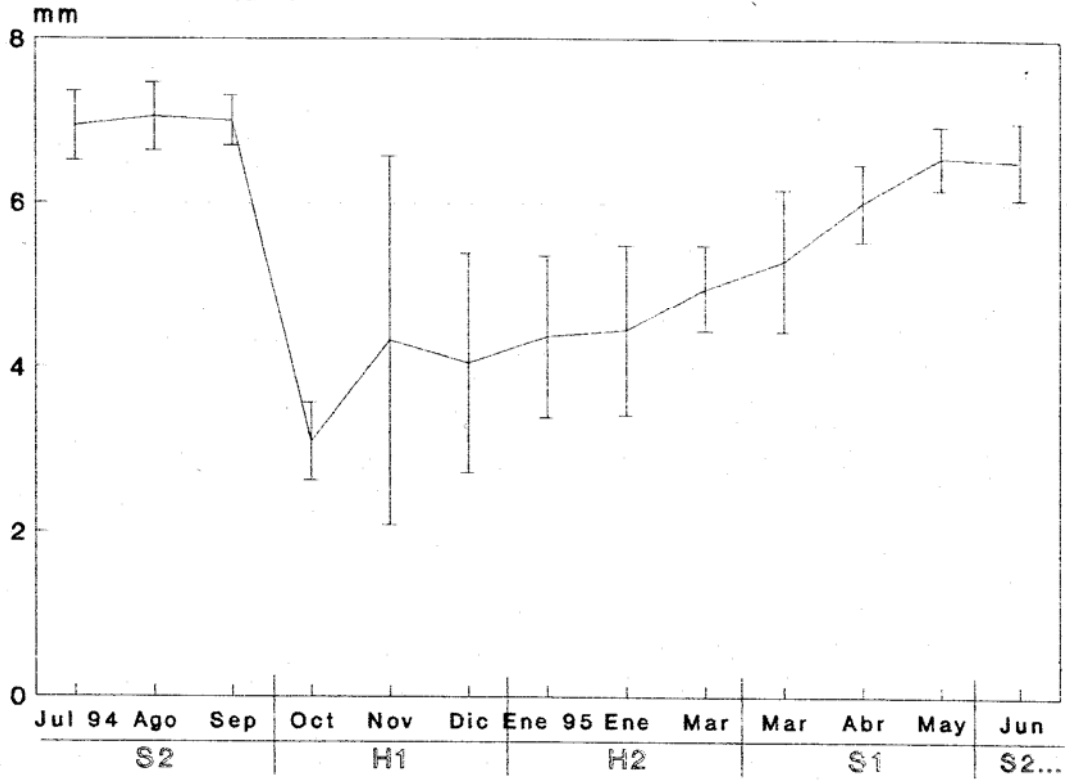


Fig. II.21. Variación del diámetro testicular en *M. xerophila* por trampeo y estación climática.

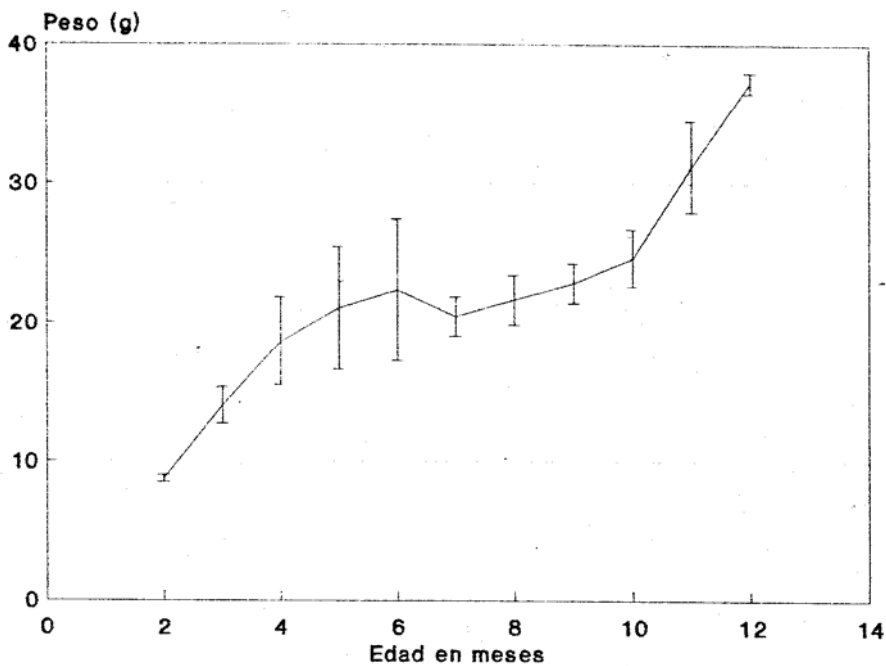


Fig. II.22.a. Proyección de curva de crecimiento para HEMBRAS de *M. xerophila* a partir de individuos de edad conocida (n= 7).

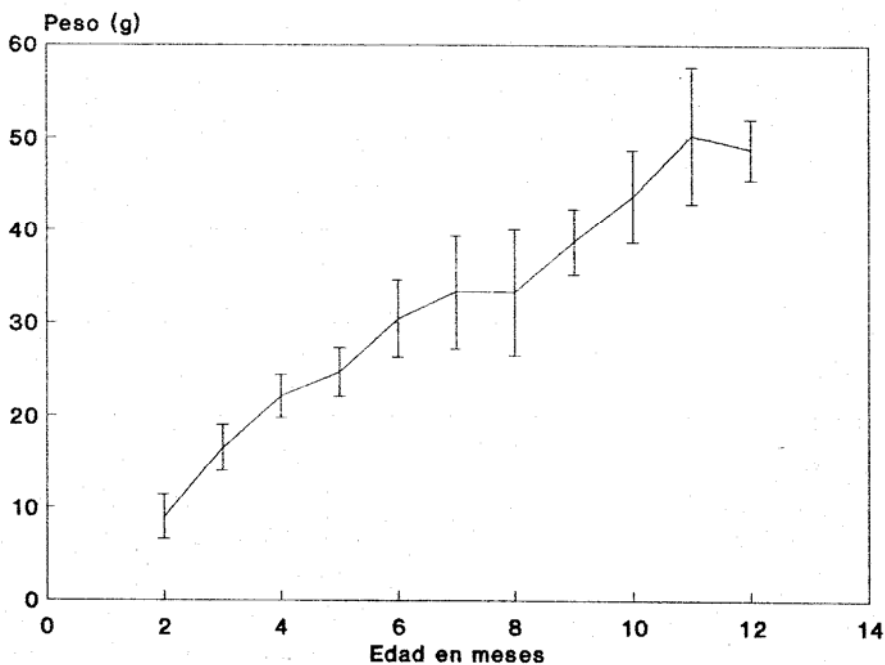


Fig. II.22.b. Proyección de curva de crecimiento en MACHOS de *M. xerophila* a partir de individuos de edad conocida (n= 11).

días es bastante acertada. La **Figura II.23** ilustra la evolución de las curvas de crecimiento para ambos sexos, así como su paso por las diferentes clases de edad.

La densidad, la biomasa y la sobrevivencia:

La densidad poblacional se estimó por dos métodos: el de enumeración directa (**Krebs, 1966**) o Número Mínimo de Animales que se saben Vivos (NMAV) y el de Jolly-Seber (**Jolly, 1965; Seber, 1965**). El método de NMAV permite obtener el mínimo valor de la densidad a partir del número de animales que se saben vivos en el área de trampeo (**Aguilera, 1994**). En la **Figura II.24.a** se muestran los resultados de las estimaciones obtenidas por este método, indicando que la población partió de un mínimo (6,2 indiv./ha) al final de la estación S2, para luego aumentar hasta 20,0 indiv./ha en la primera parte de la estación H2. Por otro lado, la **Figura II.24.b** muestra las estimaciones obtenidas por el método de Jolly-Seber, donde se puede ver que, al igual que en la gráfica anterior, la población parte de un mínimo a finales de la estación seca S2 (7,3 indiv./ha) y obtiene su máximo a comienzos de la estación H2 (22,6 indiv./ha).

La biomasa de la población a través del tiempo (**Fig. II.25**) fue estimada multiplicando el promedio del peso de los individuos capturados en cada mes por la densidad del mes en cuestión. La biomasa varía entre 188 a 529 g/ha, presentándose el valor mas bajo a finales de la estación S2 y el mas alto a comienzos de H2.

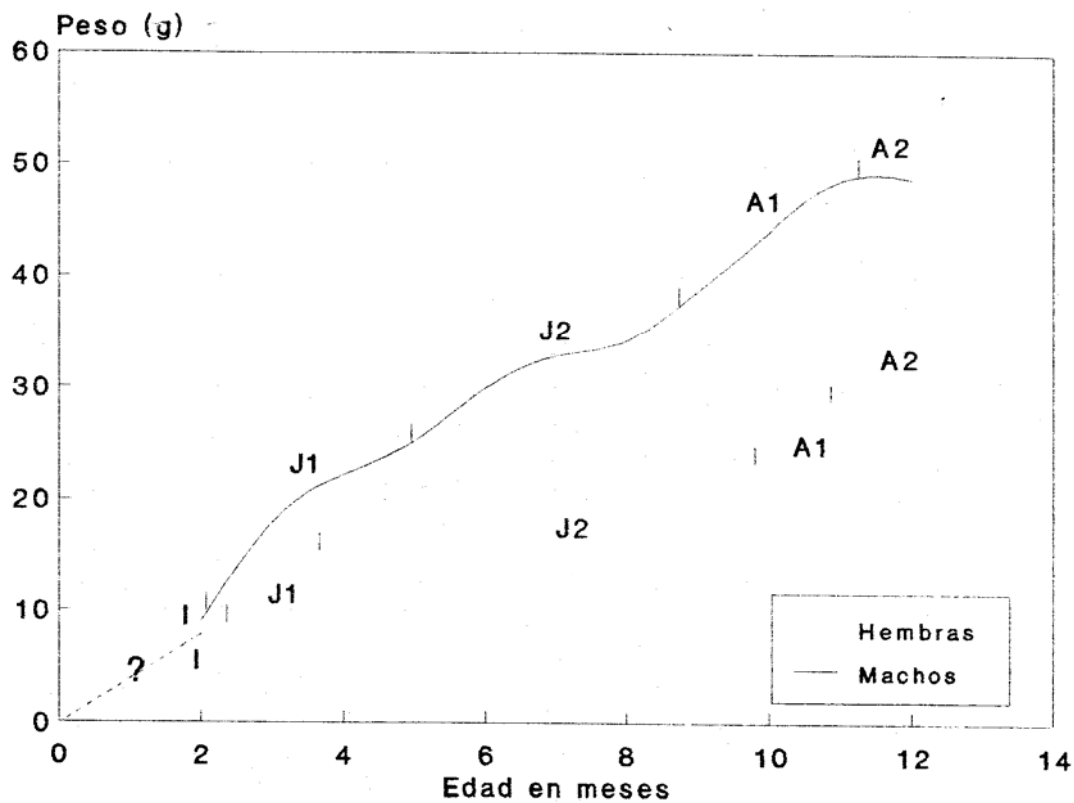


Fig. II.23. Proyección de curvas de crecimiento y clases de edad en *M. xerophila* a partir de individuos de edad conocida. (hembras, n= 7; machos, n=11)

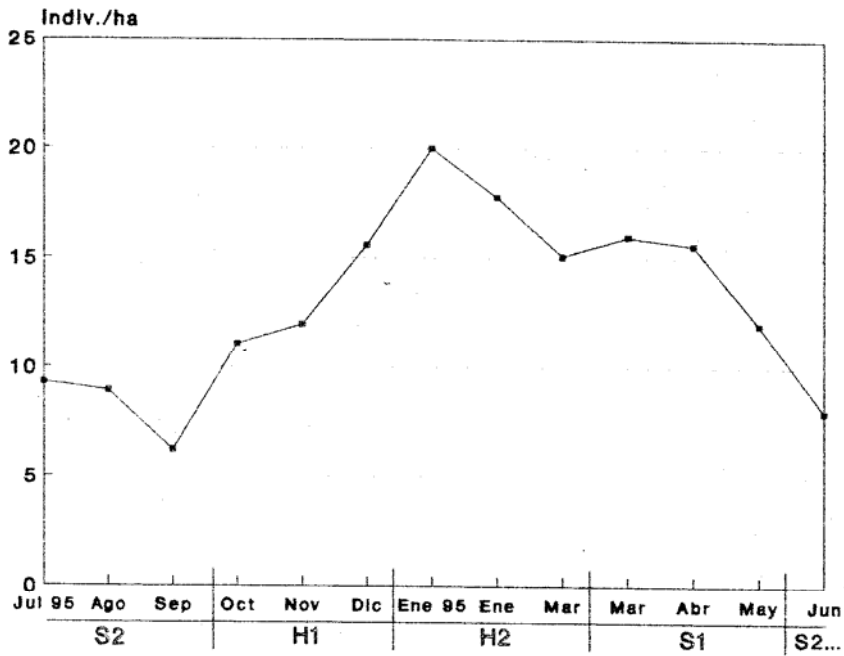


Fig. II.24.a. Variaciones por trapeo y estación en la población de *M. xerophila* estimada por el método de Número Mínimo de Animales que se saben Vivos (NMAV).

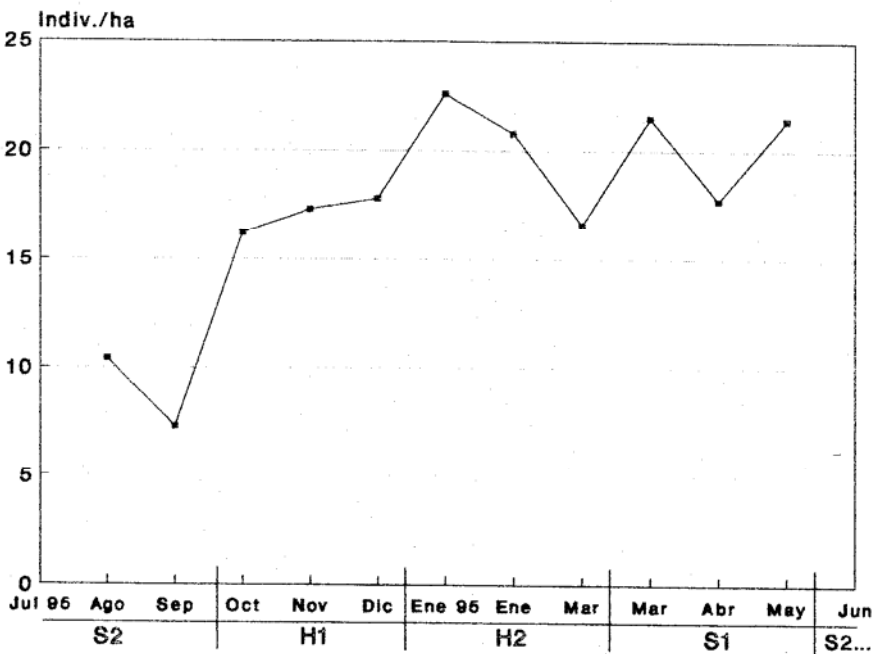


Fig. II.24.b. Variaciones por trapeo y estación en la población de *M. xerophila* estimada por el método de Jolly-Serber.

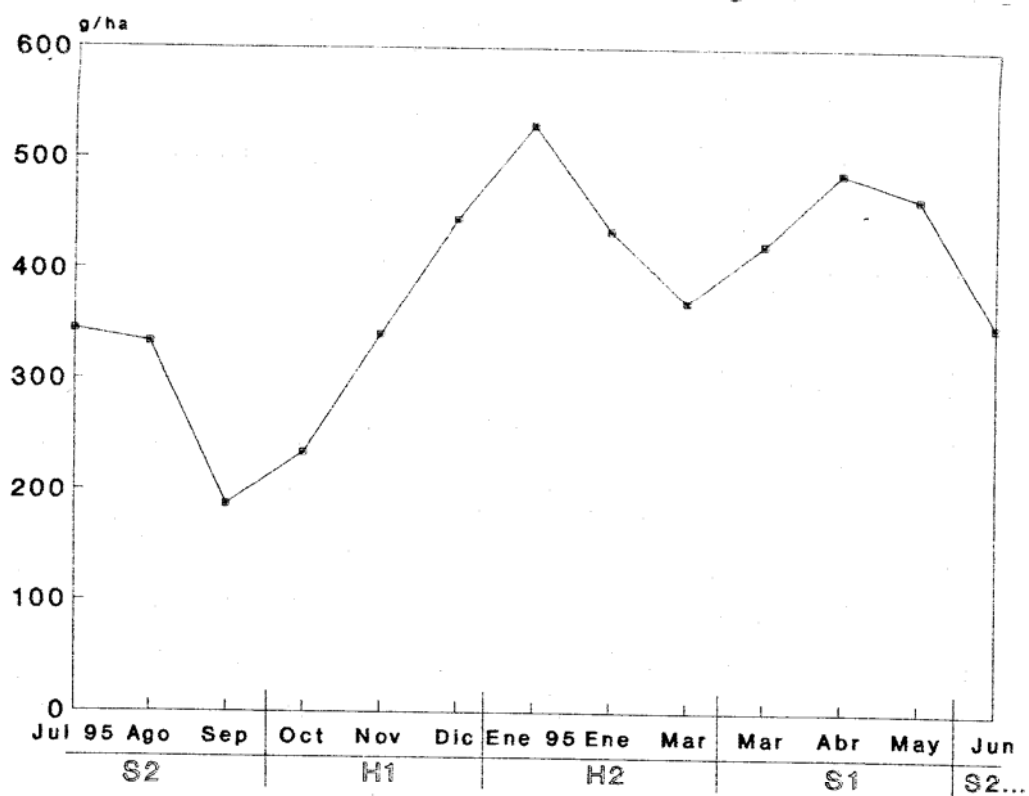


Fig. II.25. Biomasa de la población de *M. xerophila* estimada por los datos del método de NMAV.

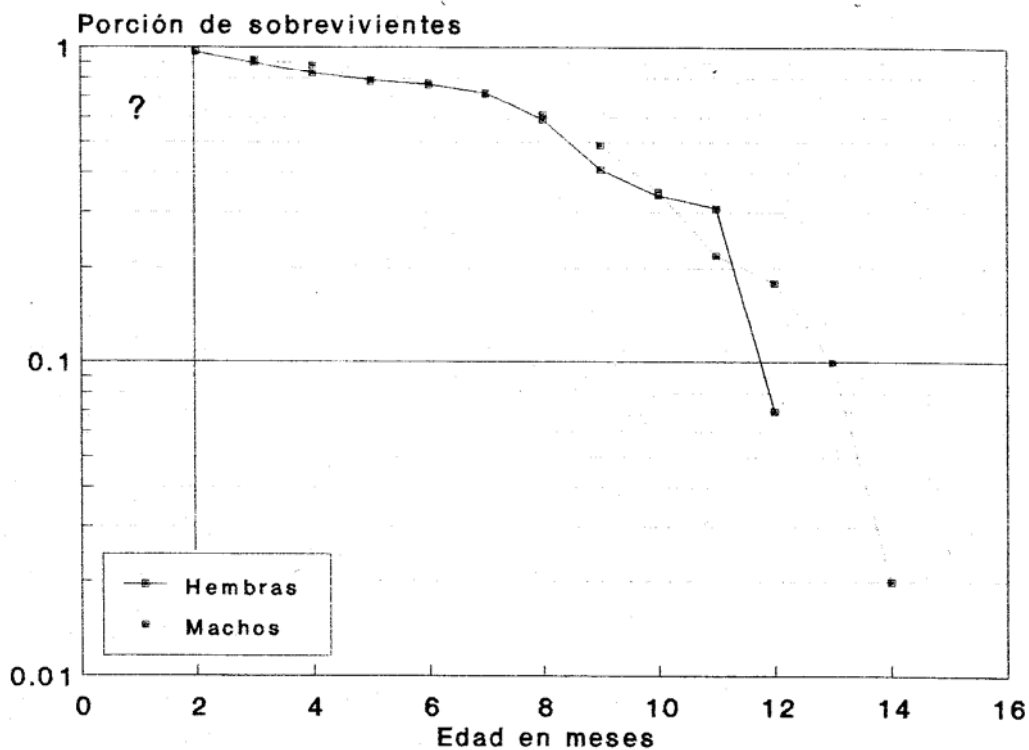


Fig. II. 25.b. Curvas de sobrevivencia de *M. xerophila* estimadas a partir de individuos de edad conocida. (hembras, n= 29; machos, n= 51)

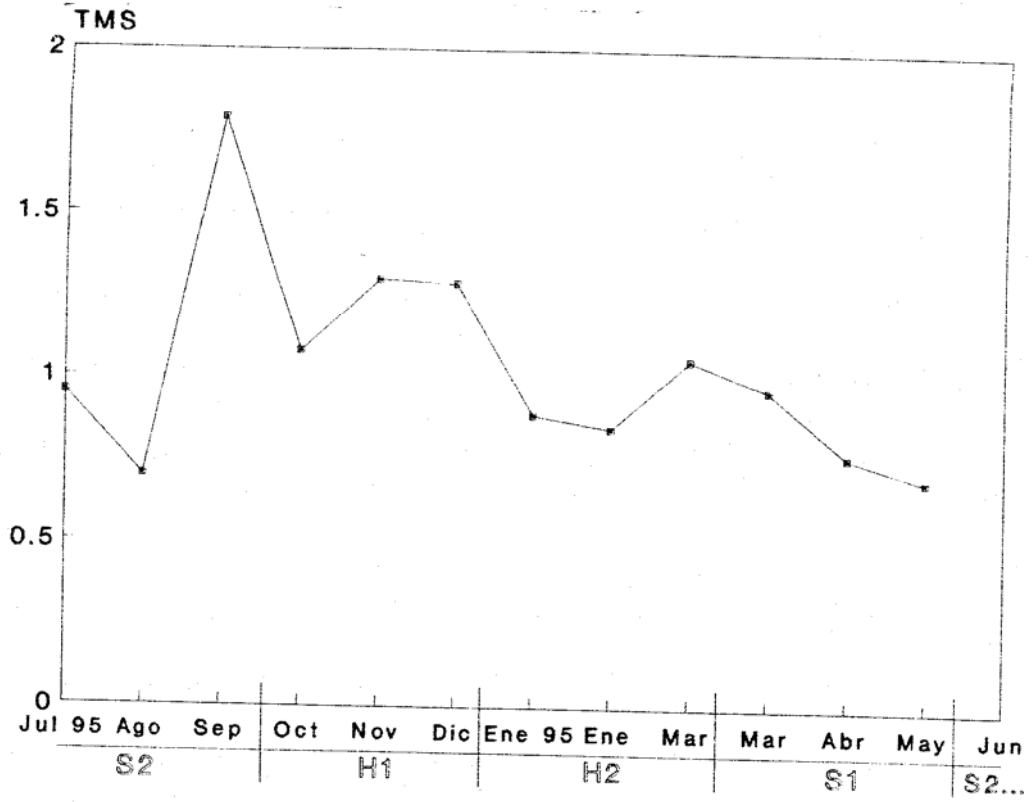


Fig. II.26. Tasa Mínima de Supervivencia (TMS) para la población de *M. xerophila*.

Siguiendo la proposición de **O'Connell (1989)** se estimó la tasa mínima de sobrevivencia (TMS) para la población dividiendo la densidad de la población para un determinado mes entre la densidad del siguiente. En la **Figura II.26** se observa que la distribución de TMS a lo largo del año de estudio es abrupta y, en especial, en la estación S2.

Por último, se calcularon curvas de sobrevivencia a partir de 29 hembras y 51 machos cuyas edades podían ser estimadas con una certeza de ± 1 mes (ver **Figura II.27**). No existen diferencias estadísticamente significativas entre los promedios de sobrevivencia de ambos sexos (Mann-Whitney, $P < 0,01$). Aquí se observa que la curva de supervivencia tiende a la de tipo I (**Wilson y Bossert, 1971; Emmel, 1976; Hutchinson, 1981**). Esto significa que los integrantes de una población de esta especie tienen una alta probabilidad de sobrevivir durante todas las etapas de la vida hasta prácticamente el final, cuando los individuos son adultos (**Rabinovich, 1980**).

II.4. Discusión y Conclusiones

Las capturas:

El éxito total de captura obtenido en este estudio es elevado (3,38%), si lo comparamos con los resultados de estudios realizados en otros ecosistemas con *Marmosa robinsoni*. **Fleming (1972)** en una Selva Húmeda Tropical obtuvo un éxito de 1,42% con un esfuerzo de 24.732 trampas/noche; mientras que **August (1984)**, en un trabajo realizado en cinco hábitats del Llano venezolano obtuvo un éxito de solo 0,46% con un esfuerzo de 38.329 trampas/noche.

No se determinó una diferencia estadísticamente significativa en el éxito de captura de individuos con un peso superior a los 10 g para ambos sexos entre las trampas Sherman pequeñas y grandes. Por otro lado, los individuos de la clase I, de 5,0 a 9,5 g, se capturaron en las trampas pequeñas solamente (n=8). **Dalby y Straney (1976)** indican, que de existir, la diferencia en el éxito de captura entre trampas Sherman grandes y pequeñas radica en la sensibilidad de la trampa y no en razones propias del animal.

En lo que respecta a capturabilidad, ésta estuvo por encima del 50%; excepto para el mes de Noviembre de 1994 donde los machos solo alcanzaron el 25%. La capturabilidad de los individuos de una población depende de múltiples factores. Según **Smith et al. (1975)**, ésta depende de variables discretas o controlables (e.g. tipo de trampa, tipo de cebo), variables

continuas o incontrolables (e.g. tiempo atmosférico, estación del año) y la combinación de ambas. **Aguilera (1994)**, citando a **Kikkawa (1964)**, presenta un esquema que resume los factores que pueden afectar la capturabilidad de los individuos de una población (ver **Figura II.28**). Con el objeto de minimizar el efecto de las variables controlables se siguió el procedimiento de trampeo de aquellos trabajos previos realizados sobre *M. robinsoni* (**August, 1984; O'Connell, 1979 y 1989; Fleming, 1972 y 1973**).

La alta capturabilidad, así como la inexistencia de diferencia de capturas entre los individuos marcados y no marcados (**Fig. II.4**), señalan que la marca (el corte de falange) no afectó la captura de los individuos (**Aguilera, 1994**).

Al comparar el número de individuos capturados y recapturados por mes (**Fig. II.5**), observamos que en promedio se trabaja con un 78,5% de animales marcados. Esto se debe al elevado éxito de captura mensual aunado a la alta capturabilidad, donde los individuos que han sido recientemente marcados son rápidamente incorporados a la población de recapturados. En el mes de Octubre de 1994 se trabajó con solo el 54,5% de individuos recapturados, debiéndose esto, a la incorporación de juveniles en la población de individuos capturables.

No se determinó una diferencia estadísticamente significativa en la permanencia en días entre hembras y machos de *M. xerophila* de cualquier edad (**Tabla II.2.a**). Este resultado coincide con los de **August (1984)** y **O'Connell (1979 y 1989)** quienes trabajaron con *M. robinsoni* en Los Llanos. Por otro lado, **Fleming (1972)**, quien trabajó en una Selva Húmeda en Panamá, indica

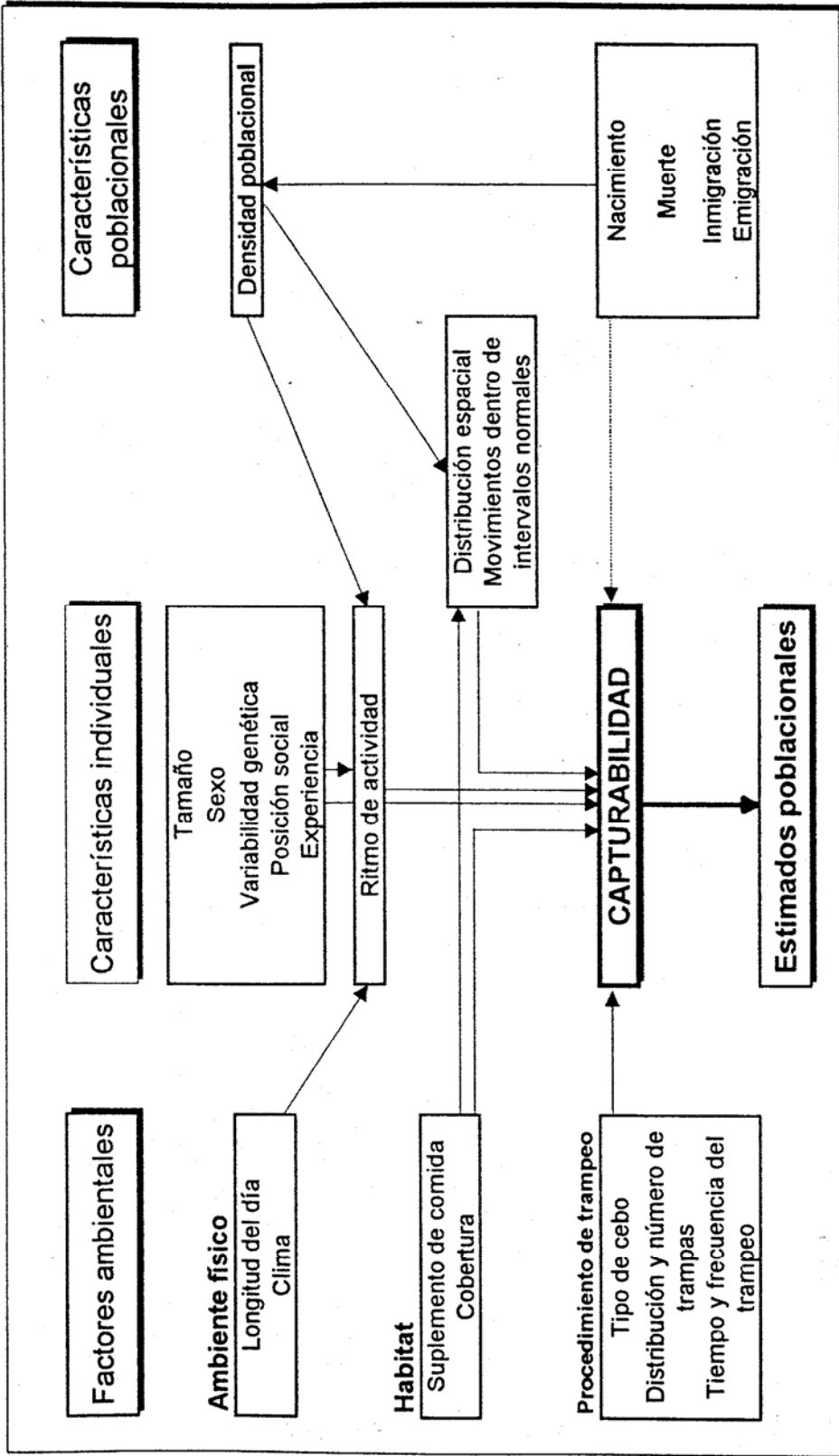


Fig. II. 28. Principales factores que afectan la capturabilidad de pequeños mamíferos (tomado de Kikkawa, 1964)

que la permanencia de las hembras duplica la de los machos. Si bien los valores de permanencia que se obtuvieron en este estudio, tanto para machos como hembras, son en todo momento superiores a los que se obtuvieron en Selva Húmeda y en Los Llanos, éstos siguen la misma tendencia de este último ecosistema. Contrario a los resultados de **August (1984)**, donde no se determinó una diferencia significativa en la permanencia entre juveniles y adultos capturados como tal en la primera captura, los resultados de este estudio indican que la permanencia de individuos capturados inicialmente como juveniles es significativamente mayor a la de los que inicialmente son capturados como adultos (**Tabla II.2.b**). Tomando en cuenta la estacionalidad, **August (1984)** no logró determinar una diferencia significativa en la permanencia entre los individuos capturados por primera vez en la estación húmeda y seca; mientras que los resultados de este estudio, indican que la permanencia de los individuos que se incorporan por primera vez en la estación húmeda es significativamente superior a la de los que se incorporan en la estación seca (**Tabla II.2.c**), esto debido principalmente a la incorporación de los juveniles ya que cuando el análisis anterior se realiza tomando en cuenta solo los datos de permanencia de los adultos (**Tabla II.2.d**) no hay diferencias significativas. La disimilitud entre los resultados de **August (1984)** y los de este estudio puede deberse al bajo éxito de captura logrado sobre *M. robinsoni* en Los Llanos (0,46%), donde se usaron en promedio 19 datos para los cálculos; mientras que para este estudio, el éxito de captura (3,38%) permitió trabajar con 64 datos para la estimación de la permanencia.

La estructura sexual y etaria:

La ausencia de diferencias significativas entre la captura y recaptura de ambos sexos sugiere que, durante el tiempo de estudio, la población mantuvo una relación sexual próxima a 1:1. Al realizar una prueba de Chi-cuadrado se pudo confirmar que, a lo largo de los meses de trampeo, se mantuvo esta relación ($X^2=1,99$, $P>0,05$). Los resultados sobre relación sexual de los trabajos de **August (1984)**, **Vivas y Calero (1985)** y **O'Connell (1979 y 1989)** en Los Llanos venezolanos coinciden con los de este estudio; mientras que, los resultados de **Fleming (1972 y 1973)** en Selva Húmeda muestran una relación que favorece significativamente a los machos.

Las diferencias significativas entre las pendientes y los interceptos de las rectas que resultan de la regresión lineal en la relación del peso con el tamaño del cuerpo de las diferentes clases de edad de machos y hembras (**Figs. II.10.a y b**) evidencian un dimorfismo sexual significativo. Similarmente, **Hunsaker (1977)**, **Eisenberg (1981 y 1989)**, **August (1984)** y **O'Connell (1983)** coinciden en la existencia de un dimorfismo sexual para *M. robinsoni*.

La evolución etaria (**Figs. II.11.a,b,c y d**) pone de manifiesto que los individuos adultos (A1 y A2) se encuentra presentes principalmente en las estaciones secas (S1 y S2). Si la reproducción en las hembras se inicia finalizando el trimestre S1 (mediados de la estación seca) (**Fig. II.13.b**) y, tomando en cuenta que el destete ocurre aproximadamente a los 2 meses después del parto (ver **Apéndice D**), los juveniles (J1 y J2) comienzan a aparecer finalizando la estación seca S2. También se observa que los individuos de esta clase de edad dominarán la escena hasta principios

de la estación seca S1 (Figs. II.13.a y II.18.a). Como se había mencionado, la presencia de hembras con crías o lactantes se concentra en la estación S2 y disminuye progresivamente hasta desaparecer a mediados de la estación húmeda H2, indicio de que la reproducción en esta especie es estacional. La presencia de actividad reproductiva en las estaciones húmedas es producto de segundos y terceros partos ($n=10$ y $n=3$, respectivamente) por parte de algunas hembras. Sobre esto, también se debe tomar en cuenta, la incorporación a ésta actividad de hembras que alcanzaron tardíamente el peso mínimo para la reproducción. Los resultados de este estudio concuerdan con los de August (1984), O'Connell (1989), Enders (1966) y Fleming (1973) quienes determinaron que la ritmicidad estacional se refleja en los ciclos reproductivos, donde la reproducción de *M. robinsoni* en Los Llanos venezolanos y en la Selva Húmeda panameña se inicia a finales de la estación seca y principios de la estación húmeda, pudiendo presentarse un segundo pico reproductivo en el transcurso de la estación húmeda (Hunsaker, 1977; O'Connell, 1979).

Es tentadora la idea de que el inicio de las lluvias funcione como un detonante de la reproducción. Pero, según Fleming (1973 y 1975), la sincronización de los eventos reproductivos depende de algo más complejo; donde, entre otras cosas, debe existir una fuerte presión selectiva en orden de que los adultos estén energéticamente más activos y las crías sean destetadas cuando los niveles de alimentos sean los más elevados. Al respecto, el capítulo V de este trabajo tratará de explicar la dinámica de la población a través de las variaciones en la disponibilidad de alimentos.

A partir de las 107 camadas censadas se pudo determinar que el número promedio de crías es de 10,4 variando entre 3 y 11, siendo este último el número máximo de pezones presentes en *M. xerophila*. El número promedio de crías para Selva Húmeda es de 10 (6 a 13, para $n=7$) (Fleming, 1973), para Los Llanos de 14 (13 a 15, para $n=13$) (O'Connell, 1979 y 1989) y en colonias de *M. robinsoni* en cautiverio Godfrey (1975), Russell (1982) y Hunsaker (1977) estimaron el promedio en 8.

Por otra parte, en este estudio, el 67,7% de las hembras produjeron una sola camada, el 25,8% produjeron dos camadas y el 6,5% de las hembras lograron producir tres camadas en un mismo año. Ante esto, el número promedio de camadas por año por hembra es de 1,4. La productividad anual (número promedio de crías producidas por el número promedio de camadas por hembra por año) para este estudio es de 14,6 ($10,4 \times 1,4$). Fleming (1975) y O'Connell (1989) reportan que la productividad anual de *M. robinsoni* en Selva Húmeda y en Los Llanos es de 10,0 y 19,6 respectivamente. Estos dos autores también señalan que, si bien es posible una segunda reproducción en un mismo año por parte de las hembras, la tendencia es a producir una sola. La elevada productividad anual observada en Los Llanos se debe, principalmente, al alto número de crías que las hembras logran producir por camada. La diferencia entre la productividad obtenida en los trabajos citados y la de este estudio puede radicar en la variabilidad y predictibilidad de las estaciones. Se observa, por ejemplo, que para la Selva Húmeda la productividad es menor que para Los Llanos, siendo este primer ecosistema menos variable que el segundo. La productividad obtenida en este estudio tiende a parecerse a la de Los Llanos, donde en ambos ecosistemas se observa una marcada estacionalidad caracterizada por un período

húmedo seguido por un prolongado periodo seco. Según **O'Connell (1979 y 1989)** y **Spencer y Steinhoff (1968)**, existe una presión selectiva sobre los didélfidos de aquellos hábitats con una alta variabilidad donde la tendencia es a producir pocas camadas de gran tamaño durante la estación mas favorable. La presencia, mas o menos frecuente, de segundos y hasta de terceros partos en *M. xerophila* puede deberse a la extrema impredecibilidad del ecosistema semiárido en relación con el de Selva Húmeda y de Los Llanos. **Hunsaker (1977)** y **O'Connell (1979 y 1989)** lo consideran como un mecanismo adaptativo para compensar la corta vida reproductiva de las hembras y la alta mortalidad infantil característica de aquellos didélfidos que habitan estas zonas.

Las hembras de *M. xerophila* alcanzan la madurez sexual a partir del noveno mes de vida (ver **Fig. II.23**) y logran sobrevivir, en promedio, un poco mas de un año (**Figs. II.23 y II.27**). Si bien **O'Connell (1989)** encontró que en Los Llanos las hembras de *M. robinsoni* alcanzan la madurez sexual a los seis meses de edad, **Hunsaker (1977)** y **Godfrey (1975)** sugieren un lapso mínimo de 8 a 9 meses para que éstas alcancen dicha condición. Los resultados de **O'Connell (1989)** pueden ser interpretados como producto de una influencia particularmente favorable por parte de una prolongada estación húmeda, característica ésta de Los Llanos venezolanos, durante el desarrollo de los juveniles. Aún así, no debe descartarse, en este caso, el relativo bajo número de datos acumulados ($n= 13$) como posible fuente de error. Todos los autores sugieren que la actividad reproductiva por parte de hembras de *M. robinsoni* se limita al primer año de vida. Sobre la presencia de segundos y terceros partos en este estudio, es probable que ésta haya ocurrido en hembras que lograron alcanzar el peso mínimo para la reproducción en un tiempo especialmente breve; así como que sus longevidades se vieran particularmente favorecidas, como

es el caso de una hembra con tres partos que llegó a una edad estimada de 15 meses. En una interpretación que hacen **Fitch y Sandidge (1953)** sobre la multiparidad en *Didelphis virginiana* ellos plantean la posibilidad de que algunas hembras sean predadas luego del primer parto o han quedado demasiado exhaustas con la primera camada como para llevar a cabo un segundo parto. En este estudio, cinco hembras deambularon, antes de desaparecer, durante tres a cuatro meses luego de haber destetado sin presentar una nueva camada. El clima y la nutrición son factores indiscutibles en la posibilidad de la multiparidad (**Hunsaker, 1977**).

En cuatro casos se confirmó la desaparición de entre 30 y 60% de las crías adheridas a los pezones y en dos, la pérdida total de la camada. Si bien la alta capturabilidad, que es sinónimo de alta manipulación, puede haber incidido en la mortalidad de los neonatos; **Fleming (1973)**, **Enders (1966)** y **O'Connell (1979 y 1989)** también reportan una gran mortalidad en esta fase. Según **Hunsaker (1977)**, la mortalidad puede alcanzar el 60% en el lapso comprendido entre el nacimiento y el destete. Debido a la desaparición de las madres, no se pudo determinar si las crías nacidas de un tercer parto tuvieron alguna posibilidad de ser destetados. Dos hembras que perdieron sus camadas cuando las crías tenían entre 8 y 11 mm de largo, presentaron un nuevo parto a los 28 días de la pérdida. El tamaño estimado de las crías al nacer, y que se determinó a partir de dos partos ocurridos durante una sesión de trampeo resultó ser de 6,7 a 7,4 mm, tamaño que es inferior al reportado por **Eisenberg y Maliniak (1967)** para *M. robinsoni* y que es de 8 a 10 mm.

La presencia de testículos escrotados permite determinar, en el campo, la condición reproductiva de los machos de algunas especies de micromamíferos. En algunos roedores, por ejemplo, este método tiene una precisión de 87 a 94% (McCravy y Rose, 1992). El problema radica en que los machos de *M. xerophila*, así como el resto de los miembros de este género, presentan testículos escrotados en todo momento. Esta situación lleva a utilizar otras claves para la identificación de la condición reproductiva. Barnes (1977) y August (1984) sugieren que la presencia de una glándula esternal desarrollada es indicio de que el macho está sexualmente activo. A parte de esto, a medida que los testículos se desarrollan tienden a tomar una coloración azul intenso y pierden la bellosidad que recubre los testículos desde las fases iniciales. Combinando esta serie de observaciones, fue posible determinar que la captura de machos sexualmente activos se concentra en las estaciones secas (S1 y S2) y que coinciden con las concentraciones de hembras reproductivas (ver Figs. II.18.b, II.21 y II.13.b). Los machos de *M. xerophila* alcanzan la madurez sexual más o menos al mismo tiempo que las hembras, pero con un peso apreciablemente mayor (machos 35g y hembras 25g, ambos a los 9 meses)(Fig. II.23).

La densidad, la biomasa y la sobrevivencia:

Si bien las estimaciones de densidad obtenidas por el método de Jolly-Seber (Fig. II.24.b) son en todo momento superiores a las del método de NMAV (Fig. II.24.a), sus distribuciones son similares solo hasta el mes de Marzo donde a partir de este momento se pierde cualquier semejanza. Al realizar un Test-*t* se evidencia que las estimaciones obtenidas por ambos métodos

son significativamente diferentes ($P < 0,05$). Debido a la disparidad entre las estimaciones obtenidas por los dos métodos, así como a la ausencia de estimados en los primeros y últimos meses de estudio por parte de método de Jolly-Seber, aunado a la necesidad de comparar los resultados de este estudio con aquellos de otros autores y que han utilizado el NMAV, se optó por realizar los análisis a partir de los datos aportados por el método de NMAV exclusivamente.

Al analizar los resultados del método de NMAV se observa que la densidad poblacional es, en promedio, de 12,9 indiv./ha; ésta disminuye hasta 6,2 indiv./ha en Septiembre (finales de la estación seca S1), aumentando luego a 20,0 indiv./ha en Enero (mediados de las estaciones húmedas H1 y H2). El mínimo alcanzado en Septiembre se debe, aparentemente, a una elevada tasa de desaparición de los individuos adultos de ambos sexos (**August, 1984**) y la aparición de una clase de edad cuya capturabilidad es muy baja como lo es la infantil ($I \leq 9,5$ g). La imposibilidad de medir la población infantil de una manera efectiva en este estudio hace dudar que la densidad haya alcanzado realmente niveles tan bajos. Para trabajos futuros, es interesante modificar el sistema de trampeo incorporando trampas mas sensibles que estén en capacidad de capturar individuos de poco peso, y esto durante el lapso en que se considere que los infantiles se estén incorporando a la población.

Ahora bien, si se ignora la dificultad antes expuesta y se toman los trabajos de **Fleming (1972)**, **O'Connell (1979 y 1989)** y **August (1984)** como referencias, éstos indican que para la Selva Húmeda y Los Llanos los niveles mas altos en la densidad poblacional de *M. robinsoni* son alcanzados a finales de la estación húmeda y a lo largo de la estación seca. Se observa entonces

que, en líneas generales, la dinámica de la densidad poblacional de *M. xerophila* sigue el mismo patrón de *M. robinsoni* en otros ecosistemas. Pero, debe notarse que, el pico poblacional en *M. xerophila* tiende a adelantarse en la estación húmeda con respecto a los resultados de los otros trabajos. Esto último puede deberse a un problema de resolución al momento de definir las estaciones climáticas; donde, por ejemplo, estos autores han adoptado entre dos y tres estaciones para definir las características climáticas de sus áreas de trabajo y en este estudio, se utilizaron cuatro estaciones: dos húmedas y dos secas.

La densidad poblacional de *M. xerophila* mostró ser en todo momento superior a la observada en Los Llanos para *M. robinsoni*: 2,7 (0,89-5,78) según **August (1984)** y 6,9 (1-22) según **O'Connell (1979)**; al igual que en Selva Húmeda, 0,31 a 2,25 indiv./ha (**Fleming, 1972**). El hecho de que la densidad de *M. xerophila* en una zona semiárida sea tan elevada al compararla con otros ecosistemas y tomando en cuenta de que no se lograron capturas sobre ninguna otra especie de micromamífero, hace pensar que ésta especie está favorecida por la ausencia de competidores. En los trabajos citados anteriormente se confirmó la presencia de *Didelphis marsupialis* y *Philander opossum* (en Selva Húmeda) y, *D. marsupialis*, *Zygodontomys brevicauda*, *Heteromys anomalus*, *Rhipidomys sp.*, *Echimys semivillosus* y *Sciurus granatensis* (en Los Llanos). Estas especies pueden estar ocupando, en mayor o menor grado, el nicho reservado para *M. robinsoni*; donde la competencia por los recursos no permite alcanzar, en Los Llanos y en la Selva Húmeda, la densidad observada en el ecosistema semiárido. Es válido advertir en este punto, que se están considerando como competidores potenciales, solo a aquellas especies de mamíferos capturables por el diseño de trapeo de este trabajo; es interesante por lo

tanto medir hasta que punto las especies "no-capturables" (quirópteros, por ejemplo) están compitiendo con *M. xerophila* en el ecosistema semiárido. Para esto, es necesario incluir otros tipos de trampas, así como modificar la formulación del cebo.

El análisis sobre la tasa mínima de sobrevivencia (TMS) (ver **Fig. II.26**) confirma la observación hecha anteriormente, donde se señaló la desaparición abrupta de los individuos adultos a finales de la estación seca (S2). Pero, de inmediato, la TMS aumenta por la incorporación a la población de infantiles y juveniles a principios de la estación húmeda (H1) donde tiende a estabilizarse. La tasa de sobrevivencia determinada por este método mostró ser mas elevada para *M. xerophila* en un ecosistema semiárido que para *M. robinsoni* en un ecosistema del Llano venezolano (**O'Connell, 1989**). Según este autor, la mortalidad de juveniles en Los Llanos es especialmente elevada debido a la fuerte competencia por parte de otras especies.

La tasa de desaparición tiende a estabilizarse en aquellos individuos capturados por primera vez en las estaciones húmedas. Al consultar las **Figuras II.11.b y c** se observa que los principales componentes de esta población son individuos jóvenes. Ahora bien, retomando los resultados de la **Tabla II.2.b y c** y considerándolos como índices de longevidad se confirma que los individuos que se incorporan como juveniles en la estación húmeda disfrutan de una mayor tasa de sobrevivencia hasta que alcanzan la edad reproductiva donde desaparecen abruptamente (**Fig. II.27**). El 80% de las hembras que alcanzaron la condición reproductiva logró parir por lo menos una vez antes de desaparecer.

II.4 Bibliografía

- ad hoc Committee on Acceptable Field Methods in Mammalogy.** 1987. Acceptable field methods in Mammalogy: Preliminary guidelines approved by the American Society of mammalogist. J. Mammal. Supplement to Vol. 68(4). pp1-18.
- Aguilera, M.** 1994. Especiación y ecología de la Casiraguas (*Proechimys*, Rodentia: Echimyidae) al norte del río Orinoco (Venezuela). Tesis Doctoral. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Ambrose III, H.W.** 1972. Effect of habitat familiarity and toe-clipping on rate of owl predation in *Microtus pennsylvanicus*. J. Mammal., 53(4):909-912.
- August, P.V.** 1984. Population ecology of small mammals in the Llanos of Venezuela. Spec. Publ. Mus., Texas Tech. Univ., 22:71-104.
- Barnes, R.D.** 1977. The special anatomy of *Marmosa robinsoni*. En: The biology of marsupials. D. Hunsaker (Ed.). Academic Press, New York. pp387-413.
- Braun-Hill, S.E. y D.F. Williams.** 1986. A method for determining optimum distance between traps on line transects. Acta Theriol., 31(26):353-358.
- Cabello, D.** 1982. Estudios ecológicos en *Didelphis marsupialis* Linnaeus, 1758 (Marsupialia: Didelphidae) en un área boscosa intervenida de Los Andes de Venezuela. Trabajo de Ascenso. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 38p.
- Caughley, G. (Ed.)** 1977. Analysis of Vertebrate Populations. John Wiley & Sons, New York. 234pp.
- Chao, A.** 1987. Estimating the population size for Capture-Recapture data with unequal catchability. Biometrics, 43:783-791.
- Cody, M.L.** 1971. Ecological aspects of reproduction. En: Avian Biology. Farner, D. y J. King (Eds.). Volumen 1. Academic Press, New York. pp461-512.
- Dalby, P.L. y D.O. Straney.** 1976. The relative effectiveness of two size of Sherman traps. Acta Theriol. 21(23):311-313.

- Eisenberg, J.F. (Ed.) 1981.** The mammalian radiations: analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior. The University of Chicago Press. Chicago. 610p.
- Eisenberg, J.F. (Ed.) 1989.** Mammals of the Neotropics. Vol. 1. The Northern Neotropics: Panama, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname and French Guiana. The University of Chicago Press. Chicago. 449p.
- Eisenberg, J.F. y E. Maliniak. 1967.** Breeding the murine opossum *Marmosa sp.* in captivity. *Int. Zoo. Yb.* 7:78-79.
- Emmel, T.C. (Ed.) 1976.** Population Biology. Harper & Row, Publishers. New York. 371p.
- Enders, R.K. 1966.** Attachment, nursing, and survival of young in some didelphids. *Symp. Zool. Soc. London*, 15:195-203.
- Fitch, H.S. y L.L. Sandidge. 1953.** Ecology of the opossum on a natural area in northeastern Kansas. *Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kans.* 7:305-338.
- Fleming, T.H. 1971.** Population ecology of three species of neotropical rodents. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan*, 143:1-77.
- Fleming, T.H. 1972.** Aspects of the population dynamics of three species of opossums in the Panama Canal Zone. *J. Mammal.*, 53(3):619-623.
- Fleming, T.H. 1973.** The reproductive cycles of three species of opossums and other mammals in the Panama Canal Zone. *J. Mammal.*, 54(2):439-455.
- Fleming, T.H. 1975.** The role of small mammals in tropical ecosystems. En: *Small mammals: their productivity and population dynamics.* Golley, F., K. Petrusewicz y L. Ryszkowski (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge. pp269-298.
- Fleming, T.H. 1979.** Life-history strategies. En: *Ecology of small mammals.* D.M. Stoddart (Ed.). Capítulo 1. Chapman y Hall, London. pp1-61.
- Godfrey, G.K. 1975.** A study of oestrus and fecundity in a laboratory colony of Mouse opossums (*Marmosa robinsoni*). *J. Zool., London* 175:541-555.
- Hilborn, R., J.A. Redfield y C.J. Krebs. 1976.** On the reability of enumeration for mark and recapture census of voles. *Can. J. Zool.* 54:1019-1024.
- Hunsaker, D. (Ed.) 1977.** Ecology of the New World Marsupials. En: *The Biology of Marsupials.* Cap. 3. Academic Press, New York. 537pp.

- Hutchinson, G.E. (Ed.) 1981.** Introducción a la ecología de poblaciones. Editorial Blume, Barcelona. 492p.
- Jolly, G.M. 1965.** Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52(1-2):225-247.
- Kavanau, J.L. y R.M. Havenhill. 1975.** Compulsory regime and control of environment in animal behaviour. III. Light level preferences of small mammals. *Behaviour* LIX(3-4):203-225.
- Kikkawa, J. 1964.** Movement, activity and distribution of the small rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus sylvaticus* in woodland. *J. Anim. Ecol.* 33(2):259-299.
- Krebs, C.J. 1966.** Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecol. Monographs*, 36(3):239-273.
- Krebs, C.J., B.L. Keller y R.H. Tamarin. 1969.** *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. *Ecology* 50(4):587-607.
- McCrary, K.W. y R.K. Rose. 1992.** An analysis of external features as predictors of reproductive status in small mammals. *J. Mammal.* 73(1):151-159.
- O'Connell, M.A. 1979.** Ecology of Didelphid Marsupials from Northern Venezuela. En: *Vertebrate Ecology in the northern Neotropics*. J.F. Eisenberg (Ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.. pp73-87.
- O'Connell, M.A. 1983.** *Marmosa robinsoni*. *Mammalian species*. 203:1-6.
- O'Connell, M.A. 1989.** Population dynamics of Neotropical small mammals in seasonal habitats. *J. Mammal.*, 70(3):532-548.
- O'Farrell, M.J., D.W. Kaufman, y D.W. Lundahl. 1977.** Use of live-trapping with the assessment line method for density estimation. *J. Mammal.*, 58(4):575-582.
- Pelikan, J. 1967.** The estimation of population density in small mammals. En: *Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems*. Cap. 2.2.4. K. Petruszewicz (Ed.). Warsaw. pp267-273.
- Price, M.V., N.M. Waser y T.A. Bass. 1984.** Effects of moonlight on microhabitat use by desert rodents. *J. Mammal.*, 65(2):353-356.
- Rabinovich, J.E. (Ed.) 1980.** Introducción a la ecología de poblaciones animales. Compañía Editorial Continental, S.A., México. 313p.

- Russell, E.M. 1982.** Patterns of parental care and parental investment in Marsupials. *Biol. Rev.*, 57:423-486.
- Sanderson, G.C. 1966.** The study of mammal movements- a review. *J. Wildl. Mgt.*, 30(1):215-234.
- Seber, G.A.F. 1965.** A note on the multiple-recapture census. *Biometrika* 52:249-259.
- Simonetti, J.A. 1989.** Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos*, 56:309-318.
- Smith, M.H., R.H. Gardner, J.B. Gentry, D.W. Kaufman y M.H. O'Farrell (1975).** Density estimations of small mammal populations. En: *Small mammals: their productivity and population dynamics*. Golley, F.B., K. Petruszewicz y L. Ryszkowski (Eds.). Cap. 2. Cambridge University Press, Cambridge.
- Spencer, A.W. y H.W. Steinhoff. 1968.** An explanation of geographic variation in litter size. *J. Mammal.* 49(2):281- 286.
- Vivas, A.M. y A.C. Calero. 1985.** Algunos aspectos de la ecología de los pequeños mamíferos en la Estación Biológica de Los Llanos. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* 143:79-99.
- Wilbur, H.M., D.W. Tinkle y J.P. Collins. 1974.** Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. *Am. Nat.* 108:805-817.
- Wilson, E.O y W.H. Bossert. 1971.** A primer of population biology. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts. 192p.

CAPITULO III

MOVIMIENTOS Y AREA VITAL EN LA ESPECIE *Marmosa xerophila*

III. Introducción

El concepto de Area Vital (Home Range) tiene un profundo significado en la ecología de las poblaciones animales. Su conocimiento es una herramienta útil en la interpretación de la distribución espacial de los individuos y su relación con las variaciones en la disponibilidad de los recursos y la presencia de conespecíficos. Ya en 1909, **Seton** (citado por **Burt, 1943**) había postulado: "Ningún animal silvestre se desplaza al azar en el campo; cada uno tiene su área de acción..."; esto es, todos tienden a vivir en un área confinada. Para algunas especies, esta área no excede de unos pocos metros cuadrados, mientras que en otras, las migratorias por ejemplo, puede abarcar una considerable extensión. De acuerdo a **Burt (1943)** se podría definir Area Vital como aquel donde el animal normalmente transita en orden de cumplir sus actividades de rutina. Es aquí donde se llevan a cabo actividades consideradas clave y que garantizan la supervivencia de cualquier especie, como son: búsqueda de alimento o pareja, refugio, cuidado de las crías, etc., y su tamaño esta relacionado con las necesidades vitales del individuo.

Algunas especies parecen ocupar completamente el área vital, mientras que otras lo ocupan parcialmente (**Hayne, 1949**). En algunos casos existe un solapamiento casi completo del área vital (**Brown, 1962**), mientras que en otros, existen áreas defendidas y zonas de exclusión de conespecíficos a las que se les ha denominado "Territorio" (**Sanderson, 1966**). Debe considerarse territorio cualquier área defendida por un individuo, variando el grado de

territorialidad enormemente entre las especies. Los territorios son considerados como parte del área vital y no son tratados independientemente (**Sanderson, 1966**).

Tanto la distribución espacial como temporal de los recursos pueden determinar la presencia de un territorio o el tamaño de un área vital, y la importancia que se les dé puede variar entre los diferentes individuos de una población. Por ejemplo, en pequeños roedores, el área vital de una hembra está determinado por el alimento, refugio y agua (**Brown, 1966**) mientras que en los machos está sujeto a una selección sexual para un incremento del acceso de hembras y sus áreas vitales son por lo general más grandes pues tienen que incluir aquellas de varias hembras (**Eisenberg, 1966**). El tamaño del área vital puede variar también con la edad del individuo (**Fitch y Shirer, 1970; Alho, 1978**) y con la estación climática a través de sus efectos sobre la disponibilidad de los recursos (**Brown, 1966; Hunsaker, 1977; Cabello, 1982; Díaz de Pascual, 1984; Soriano y Clulow, 1988; Jiménez et al., 1992**).

En *M. robinsoni*, tanto para Los Llanos como para la Selva Nublada, no se han detectado diferencias significativas entre los desplazamientos de machos y hembras (**August, 1984; O'Connell, 1979 y 1989; Fleming, 1972**). Contrario a las observaciones de **Fleming (1972)** en Selva Húmeda, **August (1984)** determinó que para Los Llanos, los machos de esta especie tienden a excluir a otros machos de sus áreas, observándose una tolerancia al solapamiento entre las hembras. Según este último autor, el área vital de *M. robinsoni* tiende a ser mayor durante la estación seca en relación con la húmeda.

En el ecosistema semiárido, donde la estación seca puede extenderse por nueve meses consecutivos, *M. xerophila* debe conservar el tamaño del área vital mas o menos constante a lo largo del año. Aún así, los desplazamientos de los machos deben ser superiores a los de las hembras producto de una selección sexual, resultando en un área vital mayor donde se incluyen aquellos de varias hembras. La territorialidad exige un gasto energético por parte del individuo que defiende un territorio, por lo que el solapamiento entre miembros del mismo sexo y sexos opuestos de esta especie debe ser mayor al observado *M. robinsoni* en otros ecosistemas.

III.2. Materiales y Métodos

Para las estimaciones del área vital, de la distribución espacial y de los movimientos en general se trabajaron con dos métodos: el de Captura-Marcado-Recaptura (CMR) y el de Marcado-Localización con Radioisótopos (MLR).

El método de CMR, descrito en el capítulo II, permitió determinar las ubicaciones, dentro de la cuadrícula, de las capturas logradas sobre cada individuo con la ayuda de un sistema de coordenadas (ver **Fig. II.1**). En adición a esto, y en orden de facilitar la interpretación de los movimientos realizados por los individuos capturados durante el estudio, así como medir con mayor precisión los límites de las áreas vitales de aquellos individuos ubicados en los bordes de la

cuadrícula, se colocaron dos líneas de trampas externas a ésta, denominadas "Líneas de Apreciación" (*Assessment Lines*), siguiendo las recomendaciones de **O'Farrell et al. (1977)** y de **Van Horne (1982)**. Las líneas de apreciación formaban dos cuadrados concéntricos distanciados 15 m entre sí y 15 m de la cuadrícula (**Fig. III.1**), provistas de un total de 104 estaciones también distanciados a 15 m una de otra. Al igual que en la cuadrícula, cada estación estaba provista de dos trampas: una arbórea y una en el suelo. Se decidió adoptar esta configuración siguiendo las advertencias de **Simth et al. (1971)** quienes indican que las líneas de apreciación no deben modificar las tasas de captura de la cuadrícula. El trampeo en las líneas de apreciación se realizó dos días después del último día de cada sesión de trampeo en la cuadrícula por tres días consecutivos.

El análisis de la distribución espacial de las capturas logradas por el método de CMR permitió:

- 1.- Estimar las variaciones en el tiempo entre la actividad arbórea y terrestre de la población (**O'Connell, 1989; Fleming, 1971; August, 1984**).
- 2.- Estimar la distancia promedio entre recapturas sucesivas dentro de una misma sesión de trampeo y para el tiempo de estudio (**Fleming, 1972; O'Connell, 1989; August, 1984**); así como, la distancia entre las diferentes estaciones climáticas (**August, 1984**).

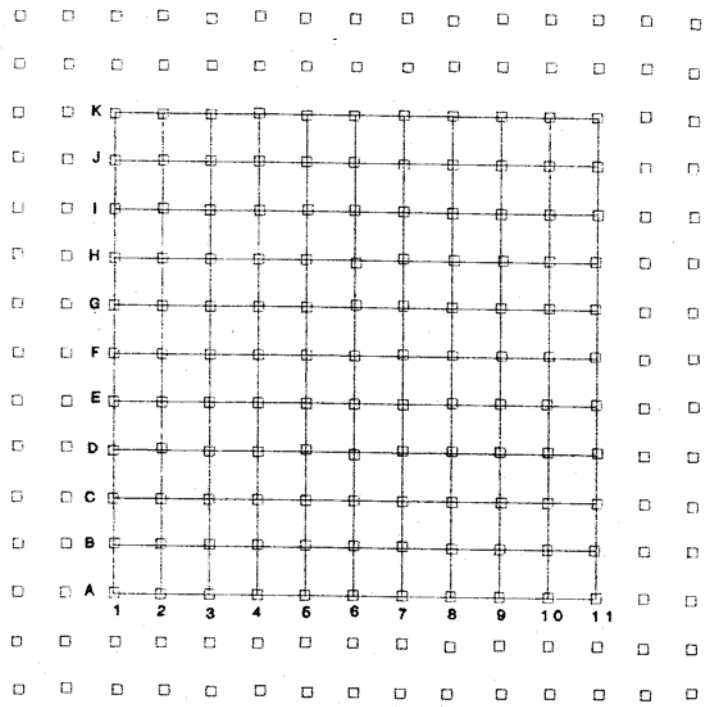


Fig. III.1. Esquema de la cuadrícula mas las líneas de apreciación.

3.- Estimar las variaciones a lo largo del estudio en el tamaño del área vital por el método de área mínima (**Stickel, 1954; Southwood, 1966; Delany, 1974**); esto por sexo, por mes de trampeo, por estación climática y por condición reproductiva (**August, 1984**).

4.- Estimar las variaciones en el grado de solapamiento entre las áreas vitales (**August, 1984**), así como en el tipo de distribución espacial de la población (**Fowler y Cohen, 1993**).

El segundo método empleado, Marcado-Localización con Radioisótopos (MLR), consiste en marcar un individuo con una fuente radioactiva, con la cual al ser liberado es posible determinar su ubicación con la ayuda de un detector Geiger-Müller (**ad hoc Committee on Acceptable Field Methods in Mammalogy, 1987; Peterle, 1987; Southwood, 1966; Sanderson, 1966; Delany, 1974**). En este estudio, la marca consistió en una fuente de I-131 de un poco menos de 3 mCi, debidamente sellada y revestida para evitar lesiones que pudieran generar las radiaciones ionizantes del tipo β . La marca tenía solo 1,9 mm de largo por 0,9 mm de ancho, lo que permitió su implantación subcutánea con la ayuda de una aguja hipodérmica de calibre 15, minimizando el trauma del marcado⁵. El lugar que se escogió para la implantación fue la región dorsal del animal, un poco mas arriba de los omoplatos. Aún cuando la marca era lo suficientemente pequeña, la implantación en este lugar garantizaba la eliminación de cualquier incomodidad que pudiera perturbar los movimientos naturales del animal (**Ambrose III, 1969**). El marcado del individuo con una fuente radioactiva fue rápido y sencillo, lo que permitió que el mismo se realizara en el

⁵ En el **Apéndice E** se presenta un discusión sobre los posibles efectos del implante de fuentes radioactivas en la conducta y la fisiología de los micromamíferos.

campo sin necesidad de trasladar al animal hasta un laboratorio. En este estudio, se marcaron cuatro hembras y un macho a los que se les ubicó durante el día en sus madrigueras por el lapso de tiempo que el decaimiento radioactivo de las marcas permitió su detección con la ayuda de un detector Geiger-Müller marca Victoreen modelo Thyac IV-290. La búsqueda de un animal marcado se iniciaba al día siguiente del implante, extendiéndose en una sesión de ubicaciones diarias hasta que el animal expusiera el inventario de madrigueras del cual disponía; esto es, hasta que después de 10 días consecutivos de ubicaciones el animal no demostrara la utilización de una nueva madriguera. La búsqueda del animal se realizaba describiendo una espiral excéntrica tomando como centro la última madriguera que había utilizado el animal hasta lograr una nueva ubicación.

III.3. Resultados

Resultados obtenidos por el método de Captura-Marcado-Recaptura (CMR):

El número total de capturas en las líneas de apreciación durante los trece meses de estudio fue de 343, y que al sumarlas a las 532 capturas logradas en la cuadrícula, el éxito de captura del área

de estudio queda en 3,67% (875 capturas/23.842 trampas noche x 100), y esto sobre 163 individuos.

Las estimaciones sobre las variaciones en el tiempo entre la actividad arbórea y terrestre se hicieron a partir de las 532 capturas logradas en la cuadrícula. Esta consideración se hizo para mantener el mismo esfuerzo de captura empleado en la medición de las variables consideradas en el capítulo II, y así facilitar la identificación de posibles relaciones entre las variaciones de la actividad arbórea y terrestre con aquellas de la estructura etaria y sexual. Las variaciones en las estimaciones de la actividad arbórea a través del tiempo y que se expresan en la **Figura III.2**, se obtuvieron al dividir el número de capturas logradas en árbol en un trapeo determinado entre el total de capturas logradas en el trapeo en cuestión y esto multiplicado por cien. La **Tabla III.1** resume las estimaciones que se obtienen al discriminar por sexo, por clase de edad y por condición reproductiva la relación entre la actividad arbórea y terrestre. En líneas generales, la actividad arbórea fue significativamente mayor (Mann-Whitney; $P < 0,05$) a la actividad en el suelo, 69,9 y 30,1% respectivamente. En lo que respecta a las clases de edad y la actividad en el suelo, se observa un aumento en esta actividad a medida que los individuos se desarrollan. La actividad arbórea fue superior en los individuos no-reproductivos y esto en ambos sexos.

La distancia promedio entre recapturas sucesivas se calculó a partir de los datos de capturas de la cuadrícula mas aquellas de las líneas de apreciación. En un primer análisis, se estimó la distancia promedio desplazada por todos aquellos individuos con mas de una recaptura durante los trece meses del estudio. Para este análisis, se clasificaron las estimaciones por sexo, clase de

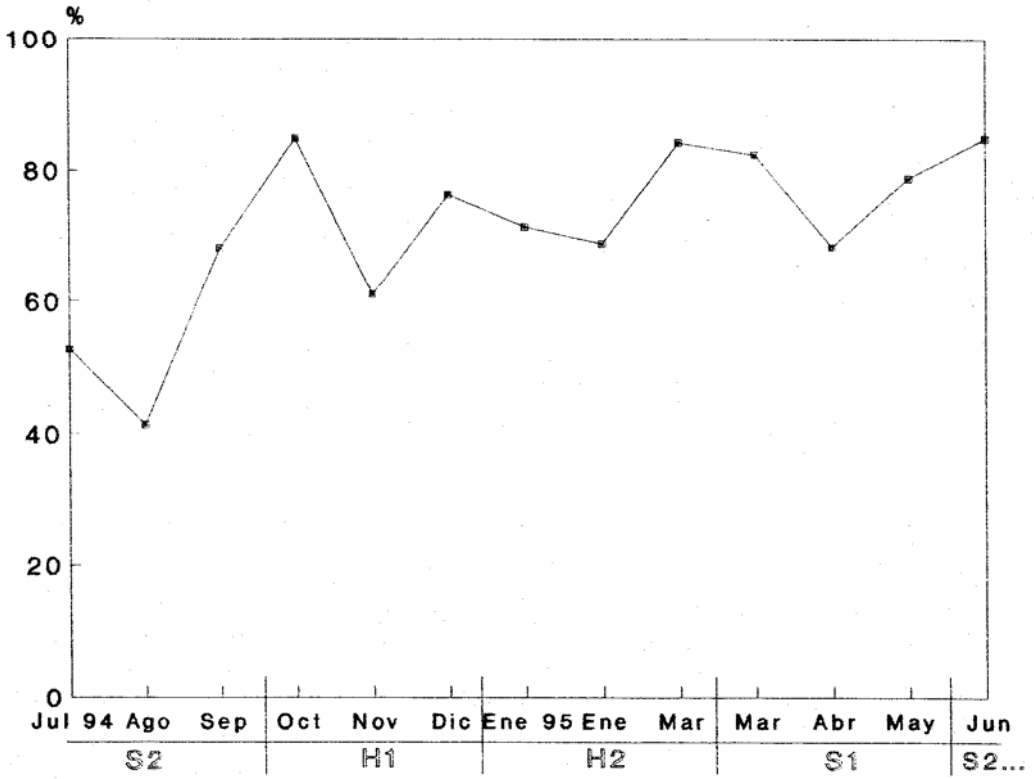


Fig. III.2. Variación estacional en la actividad arboorea de *M. xerophila*. S2, H1, H2, y S2 según Fig. III.8

Tabla III.1. Variaciones entre la actividad arbórea y terrestre de M. xerophila ante diferentes situaciones

	No. Capturas Arbórea	No. Capturas Suelo	% Activ. Arbórea	% Activ. Suelo
Por Sexo				
Hembras	190	93	67.1	32.9
Machos	182	67	73.1	26.9
Por Clase de Edad *				
I	5	2	71.4	28.6
J1	68	15	81.9	18.1
J2	127	25	83.6	16.4
A1	68	43	61.3	38.7
A2	105	75	58.3	41.7
Por Condición Reproductiva **				
Hembras				
NR	98	22	81.7	18.3
CC	47	25	65.3	34.7
LAC	26	33	44.1	55.9
DEST	17	12	58.6	41.4
Machos				
NR	114	27	80.9	19.1
R	68	40	63.0	37.0
General	372	160	69.9	30.1

* clases de edad según Tablas II.3.a y b

** condición reproductiva:

NR = no-reproductivo

R = reproductivo

CC = hembra con crías

LAC = hembra lactando

DEST = hembra destetada

edad y condición reproductiva (ver **Tabla III.2**). Los resultados evidencian un desplazamiento entre recapturas significativamente mayor por parte de los individuos adultos reproductivos de ambos sexos, siendo el de los machos significativamente mayor al de las hembras (Mann-Whitney, $P < 0,01$). De igual forma, se hizo un análisis tomando en cuenta, esta vez, los promedios de distancia recorrida entre recapturas ocurridas dentro de una misma estación climática (**Tabla III.3**). De aquí se observa, que para los machos, los mayores desplazamientos tienden a ocurrir en las estaciones secas, en especial en la última parte (S2) (Mann-Whitney, $P < 0,05$). De igual forma, entre las estaciones húmedas, los desplazamientos ocurridos en la primera parte (H1) tienden a ser mayores a las de la segunda (H2).

El área vital se calculó utilizando el método de área mínima, para lo cual se unieron los puntos mas externos de captura de un individuo y se expresaron estos sobre un plano (**Delany, 1974**). A pesar de que el área vital de *M. xerophila*, por ser una especie escansorial, es un volumen, para los fines de comparar los resultados de este estudio con aquellos de otros autores sobre *M. robinsoni*, los resultados se expresarán de un plano bidimensional. Para los cálculos se tomaron en cuenta todos los individuos que tuvieran tres capturas como mínimo, logradas tanto en la cuadrícula como en las líneas de apreciación.

En el **Apéndice F** se expresan las distribuciones por trampeo de las áreas vitales así como los puntos de captura de aquellos individuos que no acumularon el mínimo de tres puntos requeridos por el método. A partir de los resultados de estas representaciones se estimó el tamaño promedio del área vital por sexo, por clase de edad y por condición reproductiva (ver **Tabla III.4**). El área

Tabla III.2. Distancia en metros entre recapturas sucesivas para todos aquellos individuos de M. xerophila con mas de una captura

	Media	D.E.	max	n
Por sexo				
Hembras	27.8	16.7	96.0	388
Machos	38.0	27.8	200.0	313
Por Clase de Edad *				
Hembras				
I	-	-	-	0
J1	12.1	8.9	21.2	3
J2	24.4	14.8	87.5	107
A1	26.7	14.0	76.5	52
A2	29.9	17.7	96.0	226
Machos				
I	-	-	-	0
J1	25.9	18.5	120.0	69
J2	33.3	27.7	200.0	89
A1	41.0	26.6	174.9	99
A2	55.3	29.9	173.0	56
Por Condición Reproductiva *				
Hembras				
NR	24.5	14.5	87.5	141
CC	27.9	16.8	96.0	111
LAC	30.7	18.8	94.6	95
DES	32.6	15.9	76.5	41
Machos				
NR	30.0	24.4	200.0	158
R	46.2	28.6	174.9	155
Total	32.4	22.9	200.0	701

* Leyenda: según Tabla III.1

Tabla III.3. Variaciones en la distancia entre recapturas sucesivas de M. xerophila para las diferentes estaciones climáticas (en metros)

	Media	D.E.	max	n
HEMBRAS				
S2	29.1	19.0	138.4	123
H1	27.6	18.6	94.6	68
H2	27.5	17.5	91.2	95
S1	28.6	16.9	87.5	75
MACHOS				
S2	53.7	37.4	173.0	38
H1	36.5	25.6	120.0	36
H2	29.6	27.4	174.9	110
S1	43.1	31.7	200.0	115

* Leyenda: según Fig. II.8

Tabla III.4. Estimaciones del promedio del tamaño del área (m²) de M. xerophila para diferentes situaciones a partir de los datos de captura por trampeo

	Media	D.E.	max	pts*	n
General					
Hembras	573.2	449.7	2363.0	4.3	53
Machos	810.0	967.5	3487.5	3.9	40
Clase de edad**					
Hembras					
I	-	-	-	-	0
J1	225.0	-	-	-	1
J2	353.6	297.2	1012.5	4.0	7
A1	534.4	223.2	900.0	4.6	8
A2	632.5	495.9	2363.0	4.3	37
Machos					
I	-	-	-	-	0
J1	356.3	199.3	675.0	4.3	6
J2	490.9	754.3	2700.0	3.3	11
A1	767.7	818.8	3150.0	4.0	17
A2	1968.8	1231.9	3487.5	3.8	6
Condición reproductiva **					
Hembras					
NR	365.6	252.1	1012.5	3.9	12
CC	468.9	238.0	900.0	4.3	18
LAC	727.6	554.1	2363.0	4.5	15
DES	829.8	584.5	2025.0	4.3	8
Machos					
NR	443.4	621.6	2700.0	3.7	17
R	1081.0	1081.5	3487.5	4.0	23

* promedio de puntos empleados en el trazado de los áreas vitales

** Leyenda: según Tabla III.1

vital de los machos resultó ser en todo momento significativamente mayor al de las hembras (Mann-Whitney; $P < 0,01$). De igual forma, se observa una evolución progresiva en el tamaño del área vital (ver **Fig. III.3**); donde, en el caso de las hembras el mayor incremento se percibe en la clase de edad A1. En los machos, por otro lado, el incremento es gradual hasta entrar en la clase de edad A2. Al tomar en cuenta la condición reproductiva, las hembras manifiestan un aumento significativo en el tamaño del área vital al entrar a la condición "Lactante" (Mann-Whitney; $P < 0,05$), mientras que en los machos, esto ocurre una vez alcanzada la edad reproductiva.

Las variaciones estacionales en el tamaño y distribución de las áreas vitales se pueden apreciar en el **Apéndice G**. En la **Tabla III.5** se presentan los valores que se obtienen al promediar los tamaños del área vital obtenidos en las diferentes estaciones climáticas. Los resultados se presentan discriminados por sexo, clase de edad y condición reproductiva. En ambos sexos, se observa un área vital significativamente mayor en las clases de edad adultas en relación con las juveniles (Mann-Whitney; $P < 0,05$). Las hembras que presentan las condiciones reproductivas LAC y DES tienen un área vital significativamente mayor a las que presentan las condiciones CC y NR ($P < 0,01$). De igual forma, se identificó una diferencia altamente significativa en el tamaño del área vital entre los machos reproductivos (R) sobre los no-reproductivos (NR) ($P < 0,001$). Al comparar el tamaño del área vital entre ambos sexos, tomando en cuenta sus condiciones reproductivas, no se evidenció una diferencia significativa entre los individuos no-reproductivos ($P > 0,05$). Donde, el área vital de los machos es significativamente mayor al de las hembras solo cuando se toman los promedios de aquellos machos reproductivos y se comparan con los de las hembras no-reproductivas o con crías ($P < 0,05$).

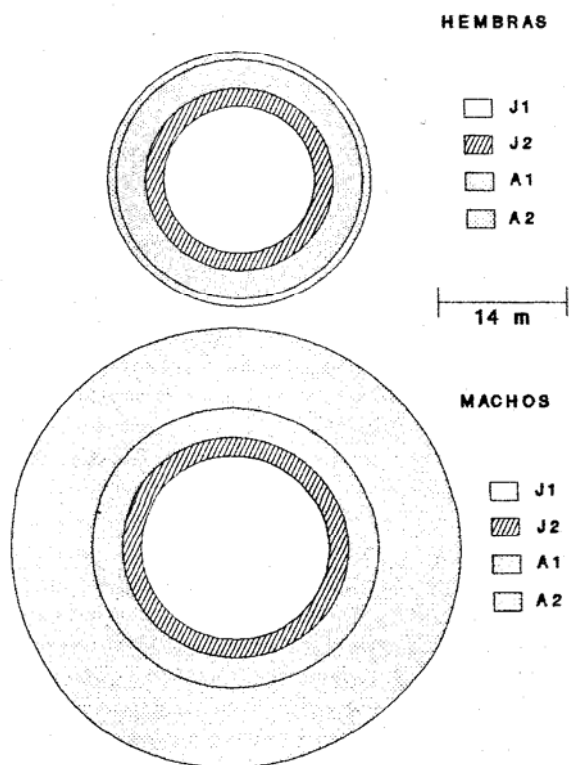


Fig. III.3. Evolución del tamaño del área vital de machos y hembras de *M. xerophila* según los valores aportados por la Tabla III.6.

(I, J1, J2, A1 y A2: clases de edad según

Tablas II.3.a y b). Nota: esta representación no sugiere que la forma del área vital sea circular.

Tabla III.5. Estimaciones del promedio del tamaño del área vital de *M. xerophila* para diferentes situaciones a partir de los datos de captura por estación climática

	Media	D.E.	pts*	n
General				
Hembras	998.4	910.4	7	48
Machos	1237.5	1230.5	5	49
Por clase de edad **				
Hembras				
J2	450.0	313.2	6	8
J2-A1	607.5	535.3	5	5
A1	1462.5	562.5	7	2
A2	1156.5	954.3	7	25
Machos				
J1	492.2	177.3	6	8
J2	746.6	827.1	4	11
J2-A1	1092.9	575.9	5	7
A1	3015.0	999.7	6	5
A2	3150.0	1240.1	6	4
Por condición reproductiva **				
Hembras				
NR	562.5	402.9	6	17
CC	819.6	597.5	6	7
CC-LAC	1350.0	788.4	8	9
LAC-DE	2062.5	1618.2	11	3
Machos				
NR	562.5	603.2	5	24
NR-R	1368.8	909.1	6	12
R	2362.5	1466.2	5	13

* promedio de puntos empleados en el trazado de los áreas vitales

** Leyenda: según Tabla III.1

En lo que respecta a la estacionalidad, el área vital de las hembras no presenta variaciones significativas (ver **Tabla III.6**). Contrario a esto, en los machos se observa una variación estacional, donde el tamaño del área vital de las estaciones secas (S1 y S2) es significativamente mayor al de las húmedas (H1 y H2) (Mann-Whitney; $P < 0,05$). No se determinó una diferencia significativa en el tamaño del área vital de machos y hembras durante las estaciones húmedas (H1 y H2) ($P > 0,05$).

A partir de las distribuciones por estación climática de las áreas vitales expresadas en el **Apéndice G** se estimaron las variaciones en el grado de solapamiento entre individuos de un mismo sexo y sexos opuestos. Para esto, se dibujaron las áreas vitales de todos los individuos pertenecientes a una misma estación climática sobre un papel grueso. Dichas áreas se recortaron, se discriminaron por sexo y fueron pesadas en una balanza analítica (0,0001 g de apreciación). Las áreas que presentaban solapamiento fueron a su vez recortadas y pesadas, para luego ser restadas de los totales obtenidos anteriormente tomando en cuenta si dichos solapamientos ocurrían entre miembros de un mismo sexo o sexos opuestos. Los resultados se expresaron de forma porcentual. En la **Tabla III.7** se aprecia que el solapamiento para los miembros del mismo sexo se aproxima al 10%; mientras que, entre sexos opuestos, el promedio es significativamente mayor ubicándose en 31,01% (Mann-Whitney; $P < 0,05$).

Finalmente, se procedió a determinar la distribución espacial, por sexo y de la población, tomando en cuenta el número de individuos capturados por trampeo y por estación climática,

Tabla III.6. Variaciones estacionales en el area vital de machos y hembras de *M. xerophila* (en m²)

	Media	D.E.	max	n
HEMBRAS				
S2	1297.1	907.5	3937.5	17
H1	945.0	817.8	3150.0	10
H2	889.8	1142.7	4275.0	11
S1	663.8	439.9	1575.0	10
MACHOS				
S2	2298.2	1463.8	4387.5	7
H1	900.0	1498.8	4837.5	8
H2	840.8	989.1	3825.0	19
S1	1425.0	851.5	3150.0	15

* Leyenda: segun Fig.II.8

Tabla III.7. Variación porcentual en el solapamiento de áreas vitales de *M. xerophila* para las diferentes estaciones climáticas*

	H/H	M/M	M/H	GENERAL
S2	18.68	0.06	27.28	32.79
H1	22.29	12.18	12.69	25.95
H2	0.00	7.71	35.44	22.10
S1	0.00	24.16	48.64	45.39
Media	10.24	11.03	31.01	31.56
D.E.	10.32	8.73	13.04	8.85

H/H = solapamiento entre hembras

M/M = solapamiento entre machos

M/H = solapamiento de hembras por parte de machos

* estaciones climáticas según Fig. II.8.

valores estos que se estimaron en el capítulo II (ver **Fig. II.8**). Para esto se utilizó el índice de dispersión propuesto por **Fowler y Cohen (1993)**

$$ID = s^2 / X,$$

donde s^2 y X son la varianza y la media, respectivamente, del número de individuos capturados en un determinado periodo y, según estos autores.

$$s^2/X < 1 = \text{dispersión uniforme}$$

$$s^2/X \gg 1 = \text{dispersión azarosa}$$

$$s^2/X > 1 = \text{dispersión agregada}$$

Tanto el análisis por trampeo como el estacional indican que la distribución de la población es significativamente agregada ($ID= 4,93$ y $11,7$; $X^2= 59,2$ y $35,2$; $v= 12$ y 3 ; $P<0,05$). Al realizar este análisis con una discriminación por sexo se observa que, tanto en los cálculos por trampeo como por estación, la distribución es significativamente agregada para los machos y azarosa para las hembras ($P<0,05$).

Resultados obtenidos por el método de Marcado-Localización con Radioisótopos (MLR):

A través de este método se pudo determinar que *Marmosa xerophila*, dentro de su área vital, tiene a su disposición un conjunto de madrigueras las cuales usa de forma alterna. El proceso de ubicación diaria de un individuo marcado no duró, por lo general, más de 30 minutos y para

obtener el inventario completo de madrigueras no llevó más de 21 días. El área vital de los individuos marcados se obtuvo al expresar la ubicación de las madrigueras sobre un plano y, al igual que en la sección anterior, se trazó un polígono uniendo los puntos de ubicación de las madrigueras más externas.

Inicialmente, se trabajó fuera del área de influencia del trampeo con una hembra no reproductiva de clase de edad A1, a quien se le hizo un seguimiento durante 36 días consecutivos. Este individuo mostró, para la tercera semana, un inventario total de nueve madrigueras, cuyo uso alternaba sin permanecer más de dos días en la misma. En el capítulo IV se hará una descripción detallada de las mismas. El polígono resultante de la unión de las madrigueras más externas resultó ser de 1.330 m². En la **Figura III.4** se aprecia el área vital de este individuo sobre una fotografía aérea de la zona, tomada a una altura de 350 m para una escala de 1:4,2. Los números que acompañan las ubicaciones de las madrigueras hacen referencia al orden de aparición de las mismas. Si bien algunas de las madrigueras periféricas eran utilizadas con regularidad, dos madrigueras ubicadas más o menos en el centro del área vital fueron usadas con mayor frecuencia (madrigueras 3 y 6 en la Figura). El desplazamiento promedio entre madrigueras fue de 23,1 m con un desplazamiento máximo de 64 m. Al finalizar el seguimiento de este individuo se le removió la marca y se le liberó. La madriguera 3 tenía una pequeña abertura natural que permitía determinar si ésta estaba ocupada sin necesidad de perturbar a su inquilino, por lo que fue revisada con regularidad en orden de chequear la permanencia de esta hembra en su área vital, ya que esta fue la madriguera utilizada con mayor frecuencia por ella. A los dos meses de haber concluido el seguimiento de la hembra, fue detectada en la madriguera la

FECHA	Madriz	Dist. (m)
30-Jun-94	0	
01-Jul-94	1	49
02-Jul-94	2	33
03-Jul-94	3	39
04-Jul-94	3	-
05-Jul-94	2	33
06-Jul-94	2	-
07-Jul-94	4	45
08-Jul-94	5	50
09-Jul-94	3	28
10-Jul-94	6	21
11-Jul-94	6	-
12-Jul-94	3	21
13-Jul-94	3	-
14-Jul-94	6	21
15-Jul-94	3	21
16-Jul-94	6	21
17-Jul-94	6	-
18-Jul-94	7	21
19-Jul-94	8	12
20-Jul-94	6	11
21-Jul-94	9	20
22-Jul-94	9	-
23-Jul-94	4	59
24-Jul-94	3	39
25-Jul-94	3	-
26-Jul-94	6	21
27-Jul-94	3	21
28-Jul-94	9	25
29-Jul-94	8	30
30-Jul-94	4	64
31-Jul-94	3	39
01-Aug-94	3	-
02-Aug-94	6	21
03-Aug-94	9	20
04-Aug-94	3	25

# No. Madriz	No. días ocupada	Per dos días consecutivos
1	1	-
2	3	1
3	12	4
4	3	-
5	1	-
6	8	2
7	1	-
8	2	-
9	4	1

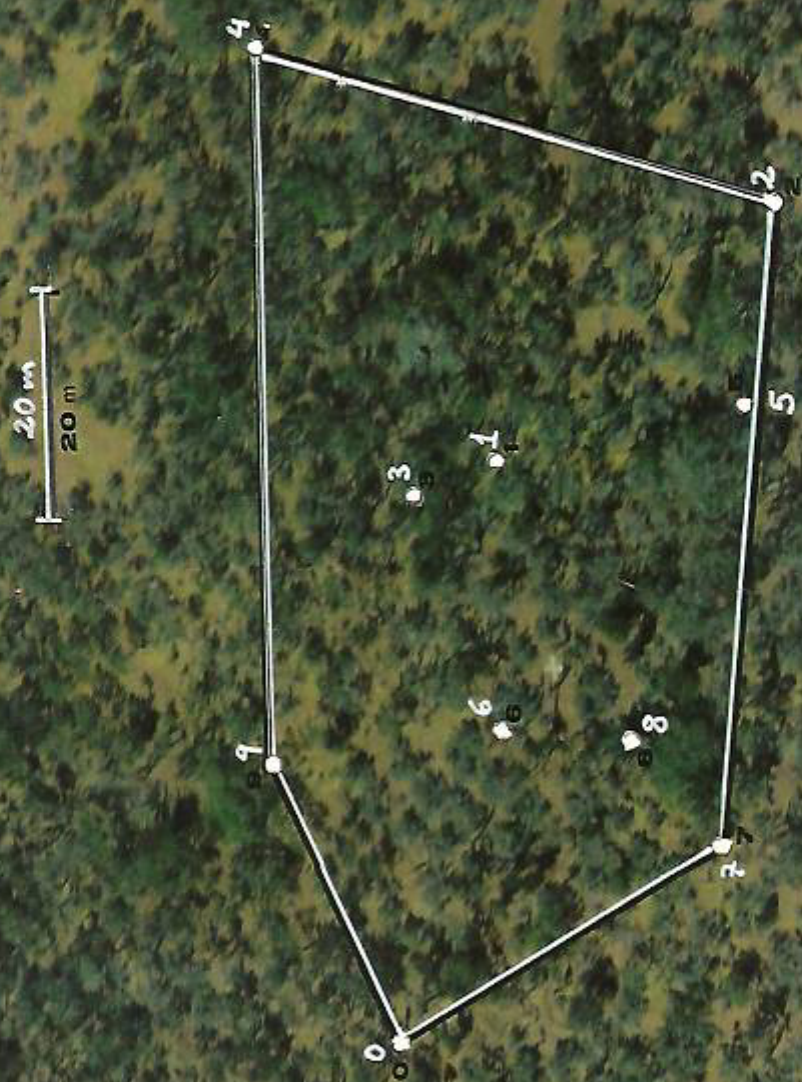


Fig III.4 Vista aérea del área vital y la distribución de las madrigueras de una hembra no reproductiva de *M. xerophila*. Las tablas se refieren al cronograma y la intensidad de uso de las mismas.

presencia de un macho de clase de edad J1, pesando 17,0 g y con un diámetro testicular de 2,9 mm. Se marcó este individuo por medio de la amputación de falanges y se le retornó a la madriguera. Para este momento, no se pudo confirmar la presencia de la hembra en el área, aún con la ayuda de trampas Sherman colocadas con este propósito. Luego de una desaparición de 211 días, el joven macho se presentó en la cuadrícula en una sesión ordinaria de trampeo, implicando un desplazamiento de más de 200 m desde la madriguera 3. Para este momento, el macho pesaba 30,0 g con un diámetro testicular de 5,8 mm.

El segundo individuo al que se le hizo un seguimiento con el método de MLR fue un macho A2 reproductivo con un peso de 52,0 g. A éste, se le determinaron 3 madrigueras las cuales alternaba frecuentemente. La permanencia máxima en una misma madriguera fue de tres días. No se pudo determinar un área vital para este individuo ya que las mismas estaban dispuesta en línea más o menos recta. La orientación era Este-Oeste con una distancia de 100 m entre las madrigueras más distantes. Esta situación duró hasta que, por el decaimiento natural de la marca, no fue posible ubicar más el individuo. Pero, luego de 16 días, aparece en la cuadrícula en una sesión normal de trampeo involucrando un desplazamiento de 173 m. Para este momento, el individuo pesaba 59,0 g. Al cerrar el punto de esta captura con la línea de madrigueras detectadas por el método de MLR resulta un triángulo de casi 1 hectarea. Pero, este no puede considerarse su área vital ya que este último desplazamiento pudiera considerarse como una emigración, esto si se toma en cuenta de que el individuo permaneció en la cuadrícula durante las siguientes tres sesiones de trampeo. Las capturas durante este tiempo fueron escasas (solo cuatro) y cercanas una de otra (ver macho 48 en las representaciones de áreas vitales para las estaciones S2 y

H1 del **Apéndice G**). Lamentablemente, el animal murió al ser atacado por hormigas cuando cayó en una de las trampas.

Para el tercer individuo marcado con radioisótopos se trabajó dentro del área de influencia de las trampas, tratándose esta vez de una hembra lactante A2 con un peso de 36,5 g. Se escogió este animal tomando en cuenta el gran número de capturas acumuladas (32) por el método de CMR, así como a la ubicación mas o menos céntrica de su área vital dentro de la cuadrícula (ver hembra 81 en las representaciones de áreas vitales en los **Apéndices F y G**). Durante los 14 días siguientes al marcado la hembra dispuso de una sola madriguera y era aquella donde se refugiaban sus crías⁶. En una sesión ordinaria de trampeo llevada a cabo durante esos días, el área vital resultante por el método CMR fue de 112,5 m²; esto a partir de cuatro puntos de captura (ver **Fig. III.5.a**). Luego de una perturbación generada por la revisión del interior de la madriguera, la hembra, junto a algunas de sus crías, se desplazó a una nueva (*B*) ubicada a 50 m (ver **Fig. III.5.b** puntos *A* y *B*), permaneciendo en la misma por los siguientes 9 días. Al cabo de este tiempo, se desplaza una nueva madriguera, ubicada esta vez a 45,0 m. Aparentemente, la hembra había destetado, y es a partir de este momento que comienza a utilizar de forma alterna siete madrigueras, sin permanecer mas de dos días en la misma. El área vital resultante fue de aproximadamente 1.903 m² (ver **Fig. III.5.c**). El estimado de esta área no incluye las madrigueras donde ocurrió la Fase Nido (*A* y *B* en la figura). Durante una sesión de trampeo ordinaria esta hembra fue capturada junto a un macho A2 (hembra en árbol, macho en suelo). En la sesión

⁶ En las **Figs. IV.3 a la IV.5** se observan algunos detalles de esta madriguera; así como, en el **Apéndice D** se hará referencia a la evolución de esta hembra y sus crías durante este lapso, que es considerado por algunos autores como la "Fase Nido" (**Eisenberg, 1983**).

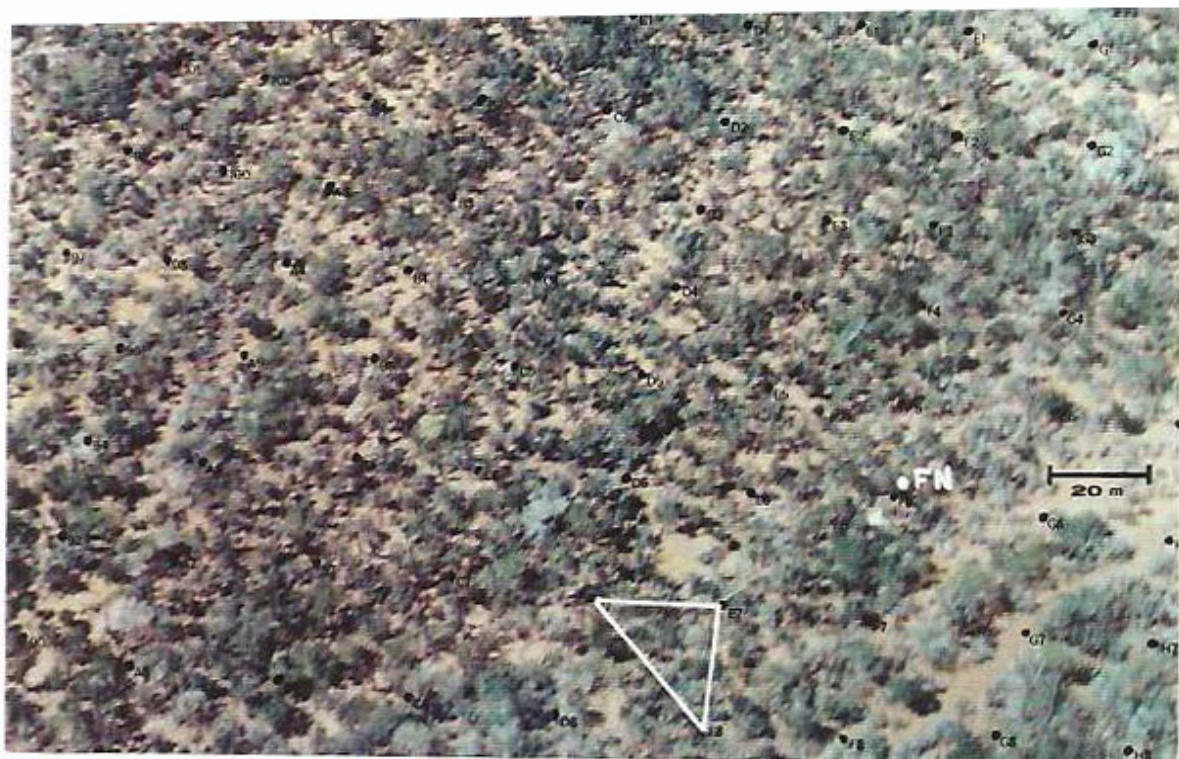


Fig III. 5.a. Ubicación de una madriguera donde se lleva a cabo una fase nido (FN) y el área vital que resulta de una sesión de trampeo sobre la hembra de *Marmosa xerophila* que dispone de esa madriguera.



Fig III.5.b. Distancia entre las madrigueras A y B y que fué recorrido por una hembra lactante de *Marmosa xerophila* con sus crías aún en Fase Nido.

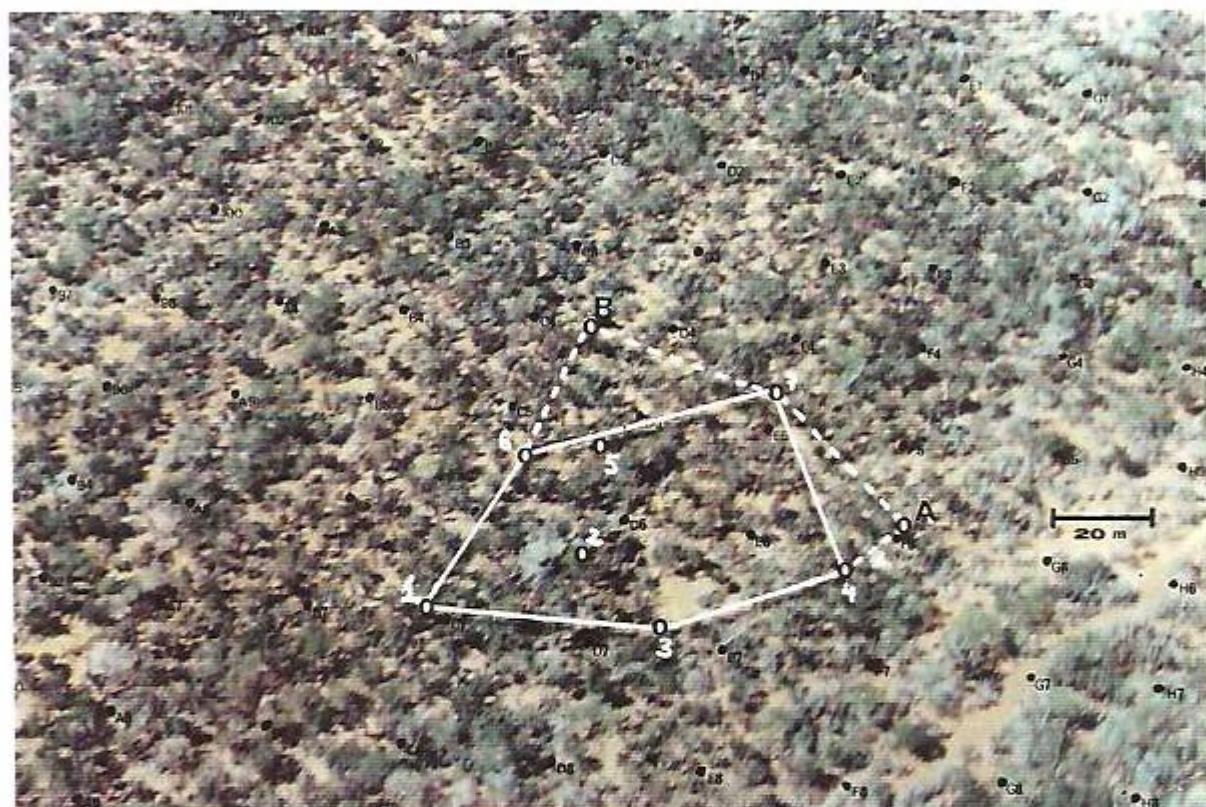


Fig III.5.c. Area vital y distribución de las madrigueras de una hembra de *Marmosa xerophila* luego que destetó a sus crías (en líneas sólidas). Las líneas punteadas se refieren a la extensión del área si se toman en cuenta las madrigueras donde se llevaron a cabo la fase de nido (A y B).

de trapeo siguiente, la hembra murió por ataque de hormigas cuando se hallaba cautiva en una trampa. Para este momento presentaba 9 crías de 13,8 a 16,0 mm adheridas a sus pezones.

El cuarto individuo marcado con radioisótopos, y que se trataba de una hembra joven (J1) de 17,5 g de peso, era hija de la hembra No. 81, cuyo seguimiento con radioisótopos se acaba de describir. Se identificó como tal gracias a la marca por amputación de falange que se le infligió a ella así como al resto de las crías presentes durante la revisión a la madriguera *A*. Para el momento del marcado con radioisótopos, este individuo tenía tres capturas acumuladas, todas dentro de lo que había sido el área vital de la madre (ver individuo No.48 en la representación de área vital para la estación H2 del **Apéndice G**). Habían transcurrido 4 meses del destete y 3 de la desaparición de la madre, por lo que el seguimiento de este individuo, daría indicaciones sobre la disposición del área vital materna por parte de una hija ante la ausencia de la madre. En la **Figura III.6** se observa que el área vital de la hija (en rojo) solapa en un 18% al de la madre (línea punteada). El tamaño del área vital se estimó en 1.813 m² con un inventario de siete madrigueras, donde la madriguera número 4 fue utilizada con mayor frecuencia. Llama la atención que esta madriguera también fue utilizada por la madre, una vez que esta había destetado y se encontraba a solo 10 m de la madriguera *A* donde se había llevado a cabo la primera parte de la Fase Nido. Los desplazamientos realizados por este individuo entre las diferentes madrigueras involucró una distancia de 23 m en promedio, siendo 72 m el mayor de los desplazamientos.

En la **Figura III.8** se observa la distribución espacial de la hembra A2 - Lactante (hembra 81) marcada con radioisótopos cuando sus crías estaban en "Fase Nido" (ver **Fig. III.5.a**). De igual

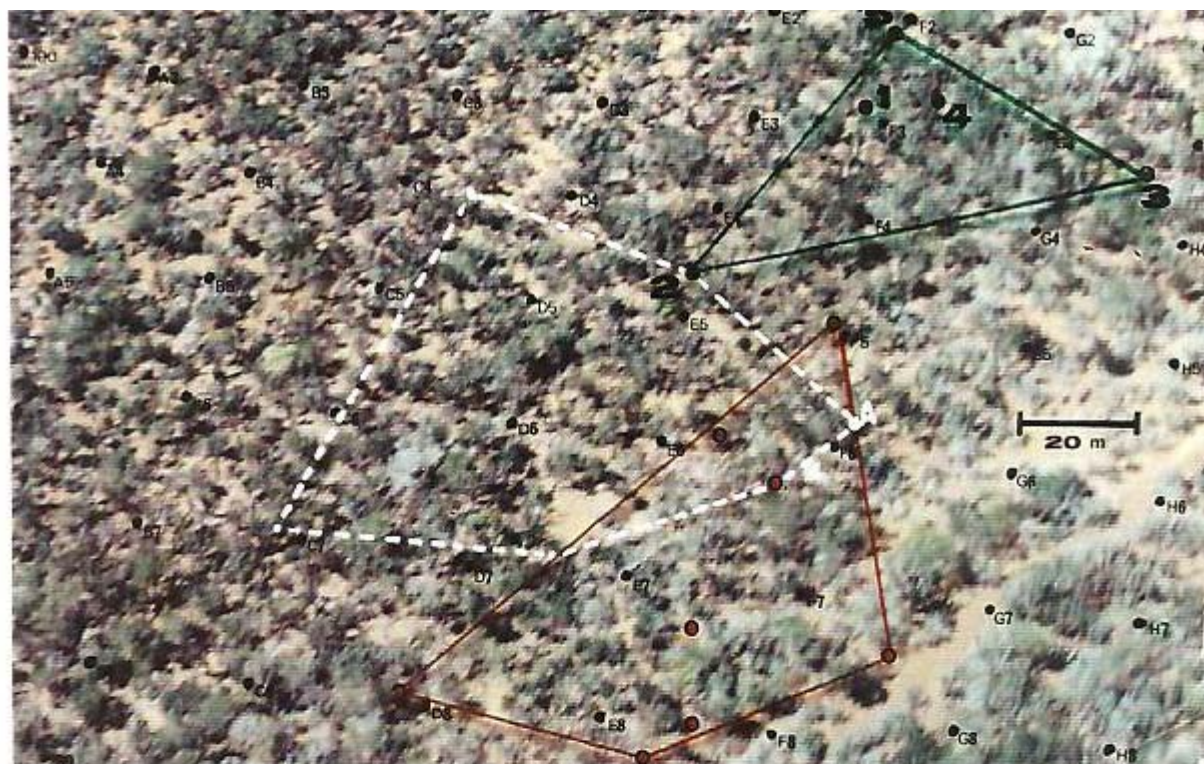


Fig III.7 Distribución del área vital y las madrigueras de una hembra adulta no reproductiva de *M.xerophila* en relación con las áreas de una hembra reproductiva y una hija destetada.



Fig III.6 Distribución del área vital y de las madrigueras de una hija destetada (en rojo) con respecto a la de la madre (línea punteada).

DESCRIPCION:

Area sombreada (A) = área vital de la madre donde se incluyen todas las capturas

Area a rayas (B) = área vital de la madre luego del destete

Areas huecas = áreas vitales de las crías donde se incluyen todas las capturas

FN = ubicación de la madriguera donde ocurrió la Fase Nido

PERMANENCIA Y EVOLUCION:

MADRE = 04/07/94 al 08/01/95
(A1-CC a A2-CC)*

18 (hija) = 05/01/95 al 21/06/95
(J1-NR a A2-CC)*

28 (hijo) = 06/12/94
(J1-NR)*

38 (hijo) = 09/01/95 al 27/04/95
(J1-NR a J2-NR)*

48 (hija) = 06/01/95 al 26/05/95
(J1-NR a J2-NR)*

58 (hija) = 13/01/95 al 31/05/95
(J2-NR a A2-CC)*

* clases de edad y condición reproductiva según Tablas II.3.a y b.

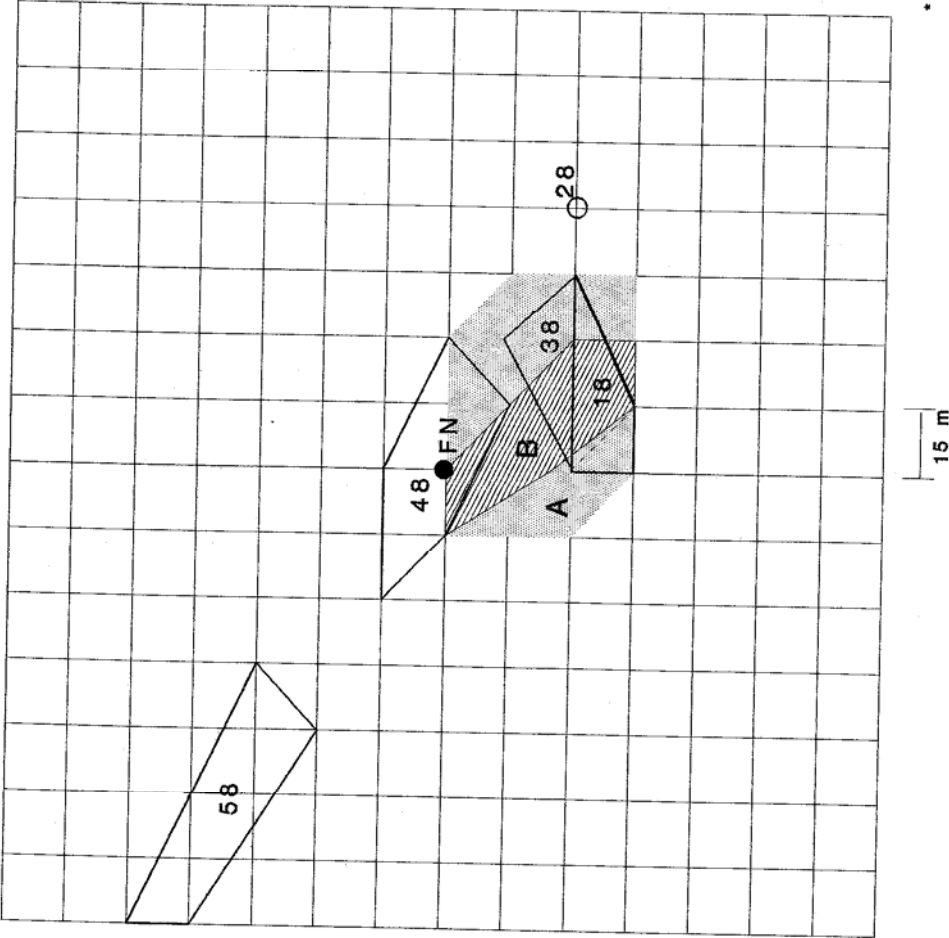


Fig. III.8. Distribución espacial de una hembra de *M. xerophila* y algunas de sus crías recientemente destetadas.

forma, se ilustra la distribución espacial de 5 de estas crías luego de que fueran destetadas. La zona sombreada (área *A*) representa el área vital de la madre que resulta de todas las capturas logradas sobre ella durante su permanencia en la cuadrícula, mientras que la zona rayada representa el área que dispuso luego de que sus crías fueran destetadas (área *B*). Tomando el 01 de Diciembre de 1994 como la fecha límite en que ocurrió el destete⁷, llama la atención de que transcurridos 30 días se confirma la presencia de tres de las crías dentro del área vital materno. Para este momento, la madre presentaba una nueva camada adherida a los pezones. Esto evidencia una tolerancia en el solapamiento del área vital de la madre con el de las crías, donde estas solapan entre 38 y 100% el área *A* y entre 18 y 70% el área *B*. De igual forma, se observa una tolerancia en el solapamiento entre las crías donde la hembra 18 y el macho 38 comparten 50% de sus áreas vitales. A pesar de la tolerancia de la madre a la presencia de crías destetadas en su área vital, en ningún momento se capturaron juntas en una misma estación, donde la distancia entre sus capturas era en promedio 21,5 m, pero nunca superior a 33,5 m. Entre las crías cuya presencia fue detectada fuera del área vital materno, se tiene al macho 28. Este fue capturado una sola vez y a 67 m de la madriguera donde se llevó a cabo la fase nido (madriguera *A* en la **Fig. III.5.a**) y esto a los cinco días del destete. Por otro lado, la hembra 58 fue capturada a 129 m y a los 43 días del destete.

Finalmente, se marcó una hembra no-reproductiva A1, quien para el momento de la marca tenía 7 capturas acumuladas en 8 sesiones de trampeo ordinarias, adyacentes éstas al área vital de

⁷ A partir de esta fecha la madre abandona la madriguera donde se llevaba cabo la Fase Nido y comienza a utilizar madrigueras nuevas. Se confirmó que a partir de este momento la madre estaba sola. No se pudo determinar si el destete fue gradual o si todas las crías lograron mudarse junto a la madre cuando la madriguera *A*, donde se llevaba a cabo la fase nido, fue intervenida (ver **Fig. III.5.b**).

la hembra No.81 y muy próximas al área ocupada por su hija (ver hembra 75 en la representación de áreas vitales para la estación H2 del **Apéndice G**). Para determinar la disposición del espacio entre dos animales cuyas áreas vitales estaban muy próximas, el seguimiento de este nuevo individuo se hizo simultaneo al de la joven hembra cuyo seguimiento se acaba de describir. Esta nueva hembra mostró un área vital de 1.132 m² (ver **Figura III.7**, pag. 124). Si bien la distancia mas corta entre una madriguera de esta hembra y una de la hembra No.48 fue de 25 m (madrigueras 2 y 5 de las hembras 75 y 48 respectivamente en en la figura), estas no fueron ocupadas simultáneamente. La menor distancia entre madrigueras ocupadas simultáneamente por estas hembras fue de 40 m (madrigueras 2 y 4 de las hembras 75 y 48 respectivamente). La madriguera 2 de la hembra 75 fue la misma que la madriguera 7 utilizada en dos ocasiones por la hembra 81.

III.4. Discusión y Conclusiones

Las variaciones estacionales en la actividad arbórea señalan un mínimo de 54,1% para la estación seca S2, incrementándose luego, a 75,0% para el resto de las estaciones (**Fig. III.2**). Al comparar estas cifras con las que se observan en la **Tabla III.1** se evidencia que la actividad arbórea para un determinado lapso esta fuertemente influenciada por la edad y condición reproductiva de los individuos de la población para dicho lapso. Donde, la baja actividad arbórea

presente en la estación S2 se explicaría por la predominancia de individuos adultos y reproductivos, clases estas que presentan los niveles mas bajos de actividad arbórea. Para Los Llanos venezolanos **O'Connell (1979)** reporta una actividad arbórea general en *M. robinsoni* de solo el 59%, mientras que **August (1984)** obtuvo un 84% para este mismo ecosistema. Por otro lado, **Handley y Gordon (1979)** reportan un 81% de actividad arbórea por parte de *M. xerophila*, esto a partir de 246 capturas logradas en la franja de costa seca que se extiende desde Capatárida, Edo. Falcón hasta Paraguaipoa en La Guajira colombiana. La continuidad del estrato arbóreo, así como la distribución en un estrato vertical de los alimentos disponibles, deben también jugar un papel regulador en la actividad arbórea. Estas dos variables serán consideradas en los capítulos IV y V de este trabajo, por lo que la discusión sobre sus efectos será postergada para ese momento.

La distancia promedio entre recapturas sucesivas, al igual que la actividad arbórea, parece estar condicionada por la clase de edad y condición reproductiva de los miembros que componen la población, así como por la estación climática. Se tiene, por ejemplo, que los mayores desplazamientos se observaron en aquellos individuos adultos reproductivos, especialmente abundantes en las estaciones secas. Esto se obtiene al relacionar las estimaciones de las **Tablas III.2 y III.3** con aquellas de las **Figuras II.13.a y b y II.18.a y b**. A parte de esto, el sexo aparenta ser un fuerte condicionante en la magnitud de los desplazamientos de los individuos, se tiene por ejemplo, que las distancias recorridas entre recapturas por parte de los machos son superiores a las de las hembras (**Tablas III.2 y III.3**). Sobre este tema **O'Connell (1979)**, en su trabajo sobre *M. robinsoni* en Los Llanos, señala que no existe una diferencia significativa en los

desplazamientos entre individuos de las diferentes clases de edad y condición reproductiva tanto para las hembras como los machos aún cuando los valores de estos últimos eran siempre mas elevados. La distancia promedio entre recapturas para una población de *M. robinsoni* en Los Llanos es de 47 ± 36 m (n=101) (August, 1984), resultado que no es estadísticamente diferente al que obtuvo Fleming (1972) en una Selva Húmeda panameña. Los desplazamientos observados en *M. xerophila* durante este estudio son significativamente mas cortos y menos variables ($32,4 \pm 22,9$ m, n=701) que los reportados para *M. robinsoni* en otros ecosistemas (prueba de Welch de *t* aproximado; $P < 0,001$). Entre las variables que pudieran estar influyendo dicha diferencia debe tomarse en cuenta que *M. robinsoni* tiene un tamaño corporal mayor a *M. xerophila*, ya que August (1984), Hunsaker (1977) y Eisenberg (1983) han demostrado que, en líneas generales, existe una correlación positiva entre los desplazamientos y el tamaño corporal de una especie. Las variables ambientales, como la disponibilidad de alimentos y la cobertura vegetal, pueden de igual forma haber afectado estos resultados. Si se toma en cuenta la continuidad de la cobertura vegetal, las estimaciones de distancias desplazadas son mas bien artificiales (August, 1984), puesto que asumen un desplazamiento sobre un plano sin considerar que estos ocurren en un espacio, cuyo volumen depende de la estratificación y continuidad de la vegetación presente en cada ecosistema. La inexistencia de diferencias significativas en la magnitud de los desplazamientos de las hembras entre las diferentes estaciones climáticas (Tabla III.3) son un indicio de que éstas conservan de forma mas o menos permanente su área vital (August, 1984).

La distancia promedio entre madrigueras para los diferentes individuos marcados con radioisótopos es similar a la distancia promedio entre recapturas sucesivas para individuos

pertenecientes a la misma clase de edad y condición reproductiva. Mientras que, la distancia máxima entre recapturas sucesivas supera en todo momento la distancia máxima entre madrigueras. Esto hace pensar que, las distancias máximas desplazadas determinadas por el método de CMR son indicio de salidas exploratorias fuera del área vital o emigraciones por parte de los individuos. Con el método de MLR se detectaron dos emigraciones y que involucraron una distancia de 173 y 200 m (para un macho A2 y un macho J2 respectivamente). Con el método de CMR, por otro lado, se confirmó la emigración de una hembra J2 (96 m) y dos hembras A2 (81 y 134 m), así como de tres machos J1 (120, 101 y 150 m), de un macho J2 (175 m) y tres machos A1 (128, 175 y 162 m). Tomando en cuenta que durante el estudio se trabajó con una población de 163 individuos, la emigración estimada por el método de CMR es de 6%; de éste, el 30% corresponde a las hembras y el resto a los machos.

Hunsaker (1977), en un análisis de los datos de **Fleming (1972)**, estimó el tamaño del área vital de *M. robinsoni* para la Selva Nublada en 2.200 m², esto partir del área del círculo que resulta al tomar como diámetro la distancia promedio entre recapturas. **O'Connell (1979)** y **August (1984)**, utilizando el mismo análisis, señalan un área vital para Los Llanos de 1.030 y 1.700 m², respectivamente. Al utilizar los datos de distancia entre recapturas para la estimación del área vital (**Tabla III.2**), *M. xerophila* mostró un área sensiblemente menor (739 m²). Estas estimaciones no discriminan los resultados por sexo ni por alguna otra condición, por lo que sus valores representan una estimación generalista.

Al utilizar el método de Área Mínima, **August (1984)** en su trabajo con *M. robinsoni* en Los Llanos, señala que el área vital de las hembras tiende a ser mayor al de los machos aunque no significativamente ($P > 0,05$), sugiriendo los valores de 1.970 m^2 y 974 m^2 para las hembras y los machos respectivamente. Contrario a esto, el análisis estacional en este estudio (**Tabla III.5**) señala un tamaño del área vital para las hembras inferior al de los machos ($998,4 \text{ m}^2$ y $1237,5 \text{ m}^2$, respectivamente) (Mann-Whitney; $P > 0,05$). La ausencia de diferencias significativas en estas estimaciones se debe, principalmente, a la gran variabilidad en el tamaño del área vital que presentan los machos durante su evolución a través de las diferentes clases de edad y condiciones reproductivas. En su trabajo, **August (1984)** también consideró la variación en el tamaño del área vital entre la estación seca y la húmeda obteniendo los valores respectivos 1.515 m^2 y 993 m^2 donde no se manifestó una diferencia significativa. Sobre este aspecto, las estimaciones que se obtuvieron en este estudio señalan que no hay variaciones estacionales significativas en el tamaño del área vital de las hembras; los machos, por otro lado, muestran una variación estacional donde los mayores valores son alcanzados durante las estaciones secas (**Tabla III.6**). La ausencia de variaciones estacionales en el tamaño del área vital de las hembras de *M. xerophila*, puede responder a una adaptación al ecosistema semiárido donde el período seco es especialmente largo si se compara con el de otros ecosistemas. De igual forma, la ausencia de competidores pudiera reflejarse en una mayor disponibilidad de alimentos para *M. xerophila* a lo largo del año, no requiriéndose variaciones estacionales significativas en el tamaño del área vital para cubrir los requerimientos energéticos. Las variaciones estacionales en el área vital de los machos de *M. xerophila* debe responder a una selección sexual; esto, tomando en cuenta de que el área de los machos es significativamente mayor en las estaciones secas si se compara con el de las húmedas

($P < 0,001$), lapso en el cual la mayoría de los machos son reproductivos. El incremento en el área vital de un macho reproductivo esta orientado a un mayor acceso a las hembras (**Eisenberg, 1966**).

Existen muchos métodos para la determinación del tamaño del área vital para una especie (**Caughley, 1977; Delany, 1974**). De igual forma, existe mucha controversia sobre el número mínimo de puntos de captura que deben emplearse para su determinación. Sobre este aspecto, en el **Apéndice H** se hace una discusión sobre las estimaciones del tamaño del área vital de *M. xerophila* que se obtienen por los métodos de CMR y MLR.

Fleming (1972), en su análisis de la distribución espacial de *M. robinsoni* en la Selva Húmeda, determinó que los machos se distribuyen al azar, donde el solapamiento entre ellos es mayor al de las hembras donde estas tienden a excluirse. **August (1984)**, por otro lado, determinó que el solapamiento entre hembras en Los Llanos es mayor al de los machos ($17,9 \pm 20,5$ y $13,7 \pm 15,4$ respectivamente); donde, el solapamiento para ambos sexos disminuye sensiblemente durante la estación húmeda. En este estudio, el análisis de solapamiento por estación climática señala un solapamiento entre hembras y entre machos de 10,24 y 11,03% respectivamente, mientras que el solapamiento entre ambos sexos es de 31,01%. Pero, si solamente se toma en cuenta el solapamiento entre individuos de una misma clase de edad, se observa que el solapamiento entre hembras adultas solo ocurre a finales de la estación seca; mientras que, entre machos adultos esto ocurre a comienzos de la estación seca exclusivamente (ver **Apéndice G**). El solapamiento que se presenta en la estación húmeda ocurre entre

individuos juveniles y/o entre juveniles y adultos. De acuerdo a la **Figura III.8**, este solapamiento pudiera tratarse de una tolerancia relativa entre la madre y algunas de sus crías destetadas o entre los hermanos de una misma camada.

III.5. Bibliografía

- ad hoc Committee on Acceptable Field Methods in Mammalogy. 1987.** Acceptable field methods in Mammalogy: Preliminary guidelines approved by the American Society of Mammalogist. J. Mammal. 68(4, November, Ed: American Society of Mammalogist):1-18. (Supplement to Vol.68(4)).
- Alho, C.J.R. 1978.** Ecological space and distribution of small mammals in different habitats. Rev. Brasil. Biol. 38(3):693-705.
- Ambrose, H.W. III. 1969.** A comparison of *Microtus pennsylvanicus* home ranges as determined by isotope and live trap methods. Am. Midl. Nat. 81(2):535-555.
- August, P.V. 1984.** Population ecology of small mammals in the Llanos of Venezuela. Spec. Pub. Mus. Texas Tech. Univ.22:71-104.
- Brown, L.E. 1962.** Home range in small mammal communities. Pp. 131-179. En: Survey in Biological Progress. Vol. 4. Academic Press, New York. pp465.
- Brown, L.E. 1966.** Home range and movements of small mammals. Symp. Zool. Soc. Lond. 18:111-142.
- Burt, W.H. 1943.** Territoriality and home range concepts as applied to mammals. J. Mammal. 24:346-352.
- Cabello, D. 1982.** Estudios ecológicos en *Didelphis marsupialis* Linnaeus, 1758 (Marsupialia: Didelphidae) en un área boscosa intervenida de Los Andes de Venezuela. Trabajo de Ascenso. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 38p.
- Caughley, G. (Ed.) 1977.** Analysis of vertebrate populations. John Wiley & Sons, Ltd., New York. 234p.
- Delany, M.J. (Ed.) 1974.** The ecology of small mammals. Studies in Biology No.51. The Camelot Press, Ltd., Southampton. 60p.
- Díaz de Pascual, A. 1984.** Componentes y variaciones numéricas en una comunidad submontana Andina de pequeños mamíferos venezolanos. Stud. Neotrop. Fauna Environ. 19(2):89-98.
- Eisenberg, J.F. 1966.** The social organization of mammals. Handb. Zool. 10(7):1-92.

- Eisenberg, J.F. (Ed.) 1983.** The mammalian radiations: an analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior. The University of Chicago Press, Chicago, 610p.
- Fitch, H.S. y H.W. Shirer. 1970.** A radiotelemetric study of spatial relationships in the opossum. *Amer. Midl. Nat.* 84(1):170-186.
- Fleming, T.H. 1971.** Population ecology of three species of neotropical rodents. Misc. Publ. Mus Zool., Univ. Michigan 143:1-77.
- Fleming, T.H. 1972.** Aspects of the population dynamics of three species of opossums in the Panama Canal Zone. *J. Mammal.* 53(3):619-623.
- Fowler, J. y L. Cohen (Eds.) 1993.** Practical statistics for field biology. John Wiley & Sons, Ltd., New York, 227p.
- Handley, C.O. y L.K. Gordon. 1979.** New species of mammals from northern South America. Mouse possums, genus *Marmosa* Gray. En: *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics*. J.F. Eisenberg (Ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.. pp65-72.
- Hayne, D.W. 1949.** Calculation of size of home range. *J. Mammal.* 30(1):1-18.
- Hunsaker, D. (Ed.) 1977.** The Biology of Marsupials. Academic Press, New York. 537p.
- Jimenez, J.E., P. Feinsinger y F.M. Jaksic. 1992.** Spatiotemporal patterns of an irruption and decline of small mammals in Northcentral Chile. *J. Mammal.* 73(2):356-364.
- O'Connell, M.A. 1979.** Ecology of didelphid marsupials from northern Venezuela. En: *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics*. J.F. Eisenberg (Ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.. pp324-360.
- O'Connell, M.A. 1989.** Population dynamics of neotropical small mammals in seasonal habitats. *J. Mammal.* 70(3):532-548.
- O'Farrell, M.J., D.W. Kaufman y D.W. Lundahl. 1977.** Use of live-trapping with the assessment line method for density estimation. *J. Mammal.* 58(4):575-582.
- Peterle, T.J. 1987.** Radioisotopos y su uso en investigaciones de la vida silvestre. Chap. 30. In: *Manual de Técnicas de Gestion de Vida Silvestre*. Spanish ed. T.R. Rodriguez (Ed.). W.W.F., Maryland, 703pp.
- Sanderson, G.C. 1966.** The study of mammal movement: a review. *J. Wildl. Manage.* 30(1):215-234.

- Seton, E.T. 1909.** Life histories of northern animals. Vol.I. Charles Scribner's Sons, New York. 673pp.
- Smith, M.S., R. Blessing, J.G. Chelton, J.B. Gentry, F.B. Golley y J.T. Ginnis. 1971.** Determining density for small mammal populations using grid and assessment lines. *Acta Theriol.* 16(8):105-124.
- Soriano, P. y F.V. Clulow. 1988.** Efecto de las inundaciones estacionales sobre poblaciones de pequeños mamíferos en Los Llanos Altos occidentales de Venezuela. *ECOTROPICOS* 1(1):3-10.
- Southwood, T.R.E. 1966.** Ecological methods: with particular reference to the study of insect populations. Methuen & Co., Ltd., London
- Stickel, L.F. 1954.** Comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *J. Mammal.* 35:1-15.
- Van Horne, B. 1982.** Effective trapped area for live-trap grids. *J. Mammal.* 63(1):155-157.

CAPITULO IV

SELECCION DEL MICROHABITAT EN LA ESPECIE *Marmosa xerophila*

IV. Introducción

Muchos investigadores han reconocido la importancia de la heterogeneidad del hábitat en la dinámica poblacional de pequeños mamíferos (**Birney et al., 1976; Hansson, 1977; Lomnicki, 1978; Anderson, 1980; Rosenzweig y Abramski, 1980 y Stenseth, 1980** citados por **Bonaventura et al., 1992**). En la mayoría de los estudios de Captura-Marcado-Recaptura se asume que la cuadrícula de trampeo utilizadas para analizar la dinámica poblacional es homogénea. **Bonaventura et al. (1992)** y **Lomnicki (1978 y 1980)** sostienen que dicho supuesto conduciría a interpretaciones erróneas de los procesos poblacionales. En muy pocos estudios de poblaciones se ha investigado la variación espacial de la densidad y de otros parámetros demográficos en relación a la heterogeneidad del hábitat (**Bondrup-Nielsen, 1987; Cockburn y Lidicker, 1983; Rosenzweig y Abramski, 1980;** citados por **Bonaventura et al., 1992**).

Los micromamíferos seleccionan algunos microhábitats con mas frecuencia que otros, lo que sugiere que estos perciben diferencias en su calidad (**Simonetti, 1989**). Los factores que rigen esta selección son materia de mucha controversia (**Simonetti y Otaiza, 1982; Mares, 1983; Price y Brown, 1983**). Aparte de la disponibilidad de alimentos, densidad de la población y predación (**Bowers y Dooley, 1993**), otro factor que puede determinar un criterio de selección del microhábitat es la estructura de la vegetación (**Simonetti y Otaiza, 1982**).

Es poco lo que se sabe de la selección del microhábitat por parte de *M. robinsoni*. **August (1984)**, en su trabajo en Los Llanos, determinó que un requisito mínimo de esta especie es la presencia de vegetación arborescente, no existiendo una diferencia en el uso del hábitat entre los sexos.

En el ecosistema semiárido, *M. xerophila* debe seleccionar por las zonas donde se concentre una mayor cantidad de especies vegetales arborescentes. La actividad en el suelo debe limitarse a los lugares donde la cobertura sea mayor. La selección por estos microhábitats garantizaría un mayor acceso a los alimentos (frutos, P ej.), así como protección contra los predadores.

IV.2. Materiales y Métodos

Uno de los métodos más utilizados en la identificación de las preferencias ambientales por parte de un micromamífero es aquel donde, a través de análisis multivariantes, se correlacionan las capturas logradas en diferentes estaciones de una cuadrícula o transecta y las variables ambientales de cada estación, en especial, las que conciernen a la estructura y composición de la vegetación (**Price y Kramer, 1984**).

Para determinar un posible criterio de selección del microhábitat por parte de *M. xerophila* se seleccionaron 90 de las 121 estaciones de la cuadrícula donde se midieron las siguientes variables ambientales: número de especies vegetales presentes, sumatoria de la alturas de los individuos por especie vegetal presente, número de madrigueras o refugios potenciales y cobertura vegetal a 30 y 100 cm de altura. La selección de estas estaciones se hizo al azar, quedando incluidas aquellas donde se habían logrado, durante el año de estudio, el mayor número capturas, así como aquellas con ninguna captura ($n= 3$). Estas capturas se clasificaron bajo los siguientes criterios:

Capturas Generales (CG): es el número total de capturas por estación.

Capturas sobre Individuos (CI): se obtiene a partir de CG e indica el número total de individuos capturados por estación.

Capturas Arbóreas (CA): es el número total de capturas que se lograron en el estrato arbóreo por estación.

Capturas en Suelo (CS): es el número total de capturas que se lograron en el suelo y por estación.

Capturas sobre Hembras (CH): se estima a partir de CG y es el número total de capturas sobre hembras por estación.

Capturas sobre Machos (CM): al igual que CH, se estima a partir de la totalidad de las capturas, donde se toma en cuenta solo las capturas sobre machos y por estación.

En cada una de las estaciones seleccionadas se trazó un círculo de 4 m de radio (para un área $\approx 50 \text{ m}^2$) dentro del cual se midieron las variables ambientales.

El número de especies vegetales (**NE**) se determinó por el conteo directo de todas aquellas especies presentes en cada estación. La sumatoria de las alturas de todos los individuos de cada especie vegetal presente se estimaron hasta el centímetro mas próximo para todos aquellos individuos con una altura inferior a 3 m; mientras que, la estimación de la altura de los individuos superiores a 3 m se hizo por apreciación ocular. Tomando en cuenta de que estas estimaciones fueron en todo momento realizadas por la misma persona y a una distancia constante se pudo determinar que se trabajó con una apreciación de $\pm 0,5$ m. Los resultados se expresaron para cada especie vegetal como la suma total de la altura de todos sus individuos.

El número de madrigueras potenciales (**NM**) presentes se midió contando el número de oquedades en los troncos de los árboles así como el de brazos secos presentes en las cactáceas columnares⁸. Si bien es probable que, no todas estas oquedades ofrecieran un mínimo de condiciones para que fuesen tomadas en cuenta como madrigueras por una *Marmosa*, las mismas representaban refugios potenciales disponibles ante la presencia eventual de un predador o algún otro peligro imprevisto durante sus desplazamientos en el área vital.

La cobertura vegetal a dos alturas: 30 cm (**COB30**) y 100 cm (**COB100**), se midió con la ayuda de un espejo convexo de 7 cm de diámetro colocado en posición horizontal. Dicho espejo reflejaba las imágenes de aquellos objetos ubicados hasta 90° de su foco, donde, para un dosel de 5 m de alto, por ejemplo, $78,5 \text{ m}^2$ del mismo serían reflejados en el espejo. La imagen fue

⁸ Los brazos secos de estas cactáceas son huecos en su interior producto de una médula central muy rígida.

dibujada (sombreada) con un marcador indeleble sobre una película de polietileno colocada sobre su superficie. Dicha película era posteriormente retirada y extendida sobre un plano; donde, la cobertura se estimaba con la ayuda de un planimetro restando el área sombreada del área total del dibujo. Las medidas de cobertura para cada altura se hicieron en los cuatro puntos cardinales; donde, luego de una lectura y tomando el punto central de la estación como eje de rotación, se hacia girar al espejo describiendo una circunferencia de 30 cm de diámetro hasta el próximo punto cardinal.

La correlación existente entre las capturas y las variables ambientales fue determinada realizando un Análisis de Componente Principal (ACP), donde se tomó como matriz principal los datos de capturas y como secundaria las estimaciones de las variables ambientales.

Para determinar si las estaciones se encontraban distribuidas en un gradiente con respecto a las variables ambientales, se realizó un ACP tomando en este caso los valores de las variables ambientales para cada estación como la matriz de datos.

Por último, se realizaron observaciones generales sobre las madrigueras que se detectaron a los individuos marcados con radioisótopos en orden de identificar un criterio en su selección⁹. Algunas de estas observaciones incluye la especie vegetal que soporta la madriguera, el diámetro interior así como la altura sobre el suelo. De igual forma, se midió la temperatura interior de cuatro madrigueras a intervalos de una hora durante un día en el lapso comprendido entre las

⁹ Incluye todas las madrigueras de los individuos a los que se les hizo referencia en el capítulo III.

09:00 y las 18:00 horas. Para esto, se utilizó un teletermómetro de $0,1^{\circ}\text{C}$ de apreciación provisto de una extensión que facilitaba la colocación de los termopares dentro de la madriguera sin necesidad de alterar su estructura original. De igual forma, se midió la temperatura ambiental, esto a la misma hora, en el mismo lugar y a la misma altura de la madriguera.

IV.3. Resultados

La **Tabla IV.1** resume los valores de correlación Pearson y Kendall entre los componentes principales y las otras variables. El 97,5% de la varianza es absorbida por los tres primeros ejes, lo que indica que las correlaciones entre las variables de la matriz principal son fuertes. En las **Figuras IV.1.a** a la **IV.1.c** se representa la correlación de las capturas y las variables con estos ejes de ordenamiento. El círculo central señala que la correlación es significativa para cualquier variable que este ubicada fuera del mismo ($N= 90$; $r= 0,205$; $P<0,05$).

El ACP de las estaciones con respecto a las variables ambientales no evidenció un gradiente ambiental definido (**Figuras IV.2.a** a la **IV.2.c**). Las estaciones se dispersan de una forma que se aproxima a la de un esferoide y el porcentaje de varianza absorbida por los ejes es bajo, donde el porcentaje de absorción que se obtuvo para el tercer componente en el ACP anterior no es igualado sino hasta el décimo eje en este nuevo ACP.

Tabla. IV.1. Resultados del ACP entre las capturas y las variables ambientales medidas en las estaciones seleccionadas

Absorción de la varianza por los ejes:			
Eje	Autovalor	% de la Varianza	% de la varianza acum.
1	4.139	68.979	68.979
2	0.920	15.329	84.308
3	0.792	13.195	97.503
4	0.150	2.497	100.000
5	0.000	0.000	100.000
6	0.000	0.000	100.000

Correlación Person-Kendall (r) con los ejes*:			
Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3
CG	-0.994	0.034	0.030
CI	-0.935	-0.066	-0.076
CA	-0.793	0.606	0.026
CS	-0.668	-0.738	0.018
CH	-0.771	0.019	0.634
CM	-0.779	0.034	-0.618
CaEr	0.218	-0.333	-0.121
JaAr	-0.009	-0.337	-0.124
OpCa	-0.070	-0.365	-0.125
PrJu	0.034	0.270	-0.044
StGr	-0.024	-0.366	-0.113
SuRe	0.045	0.057	-0.092
CeDe	0.128	-0.061	0.104
CrGl	-0.267	-0.299	0.095
MeCa	0.099	-0.038	-0.066
AcPe	-0.125	0.226	-0.035
NE	-0.072	-0.052	-0.143
NM	0.091	0.110	-0.013
COB30	-0.068	-0.349	-0.129
COB100	-0.102	-0.350	-0.134

* N = 90; r = 0.205; P < 0,05

Donde:

CG = captura general

CI = capturas sobre individuos

CA = capturas arbořeas

CS = capturas en suelo

CH = capturas sobre hembras

CM = capturas sobre machos

CaEr = Castela erecta

JaAr = Jacquinia aristata

OpCa = Opuntia caracasana

PrJu = Prosopis juliflora

StGr = Stenocereus griceus

SuRe = Subpilocereus repandus

SuDe = Subpilocereus deficiens

CrGl = Croton glabellus

MeCa = Melocactus caesius

AcPe = Acanthocereus pentagonus

NE = número de especies vegetales

NM = número de madrigueras

COB30 = cobertura a 30 cm

COB100 = cobertura a 100 cm

Fig. IV.1.a. ACP entre las capturas y las variables ambientales

(Leyenda: según Tabla IV.1)

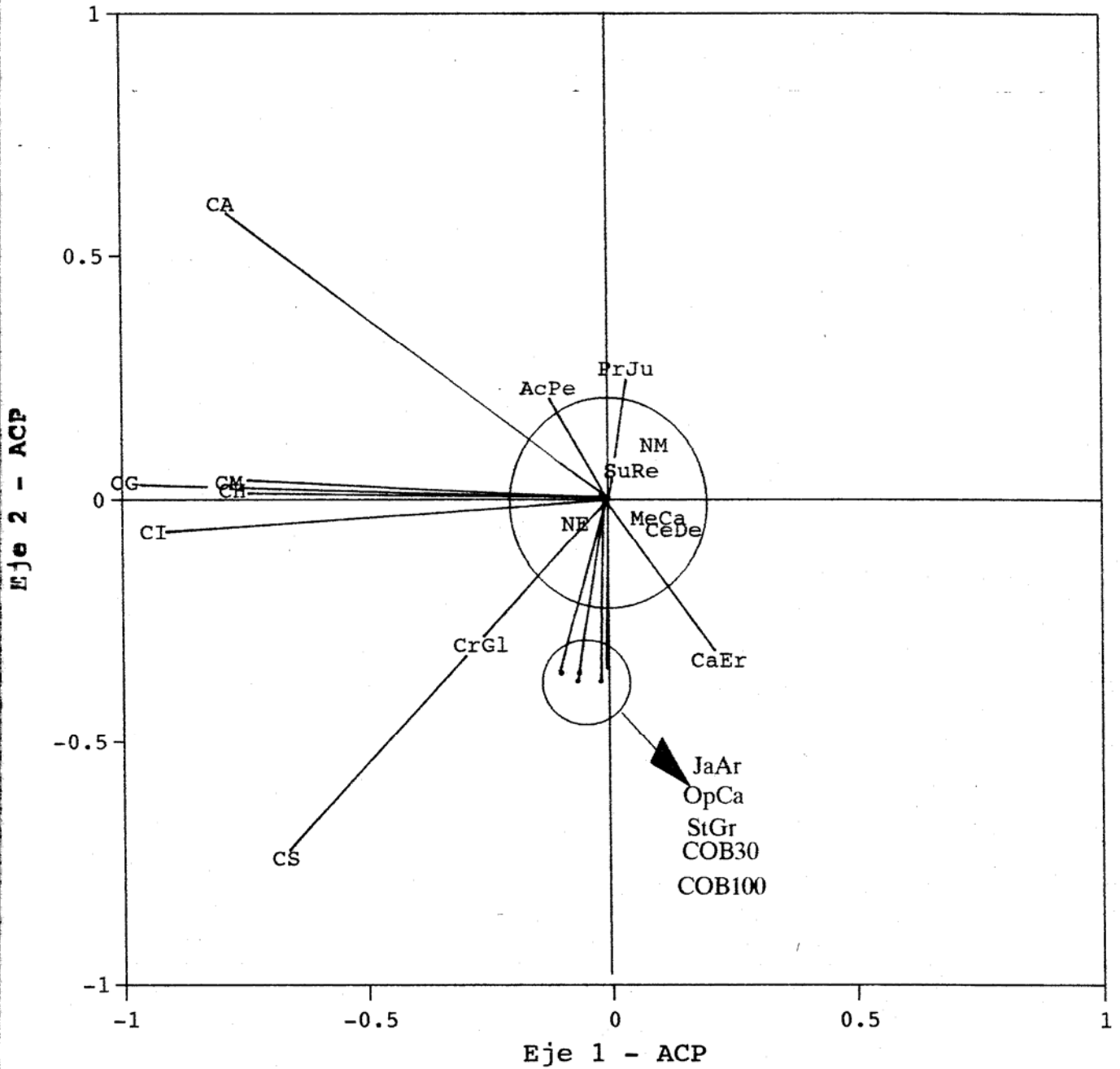


Fig. IV.1.b. ACP entre las capturas y las variables ambientales

(Leyenda: según Tabla IV.1)

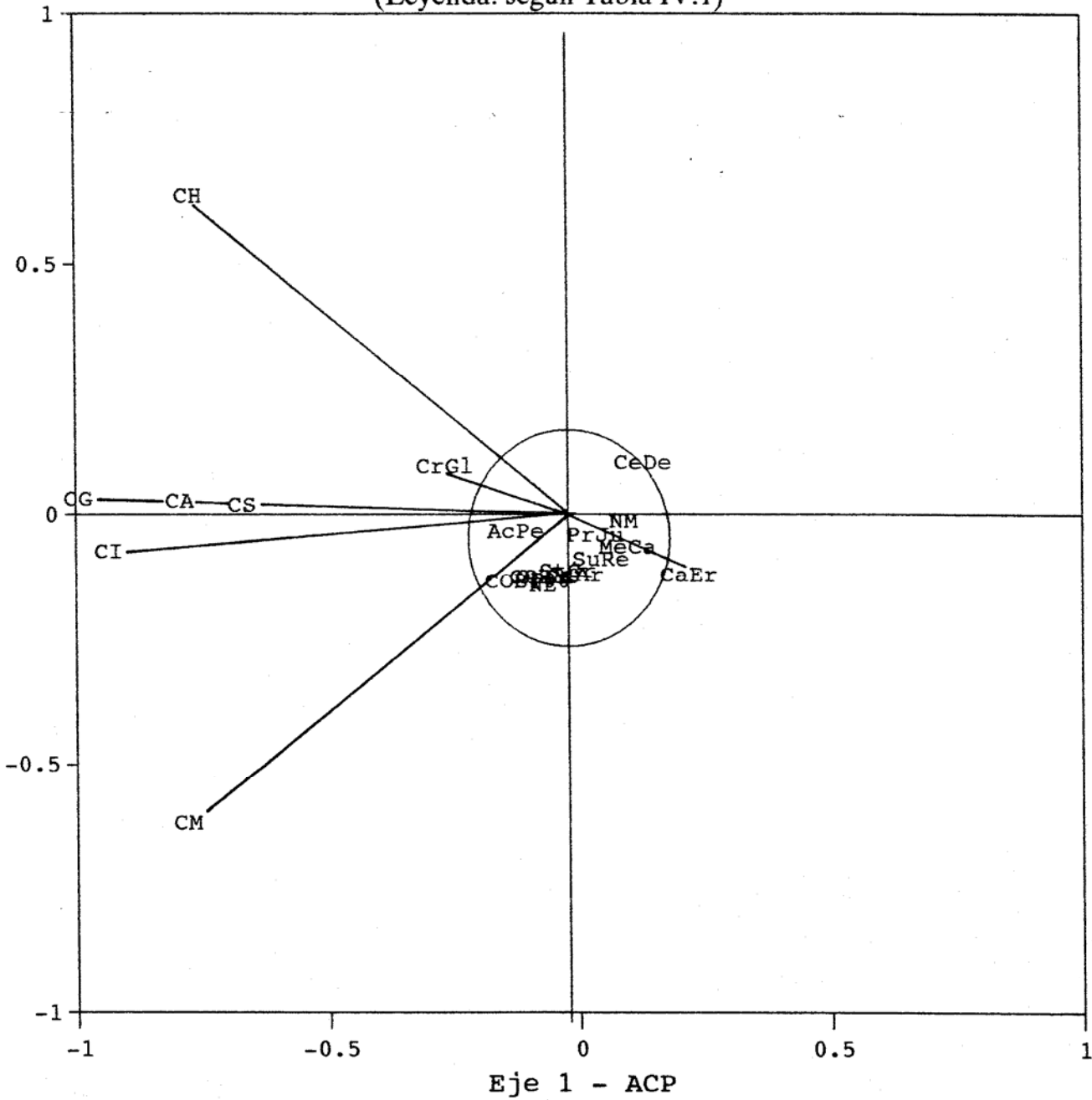


Fig. IV.1.c. ACP entre las capturas y las variables ambientales

(Leyenda: según Tabla IV.1)

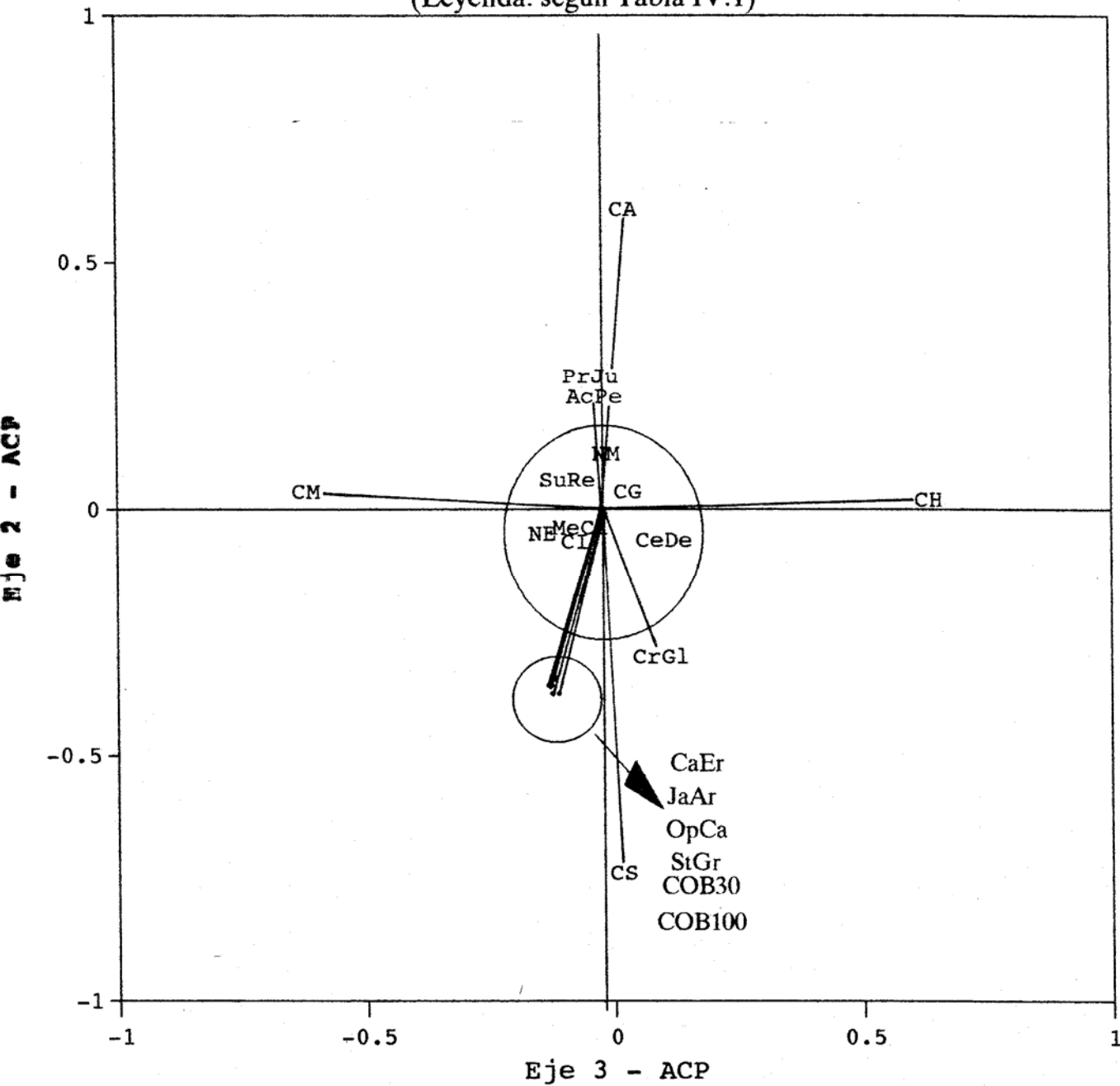


Fig. IV.2.a. Ordenamiento de estaciones
con respecto a los ejes 1 y 2

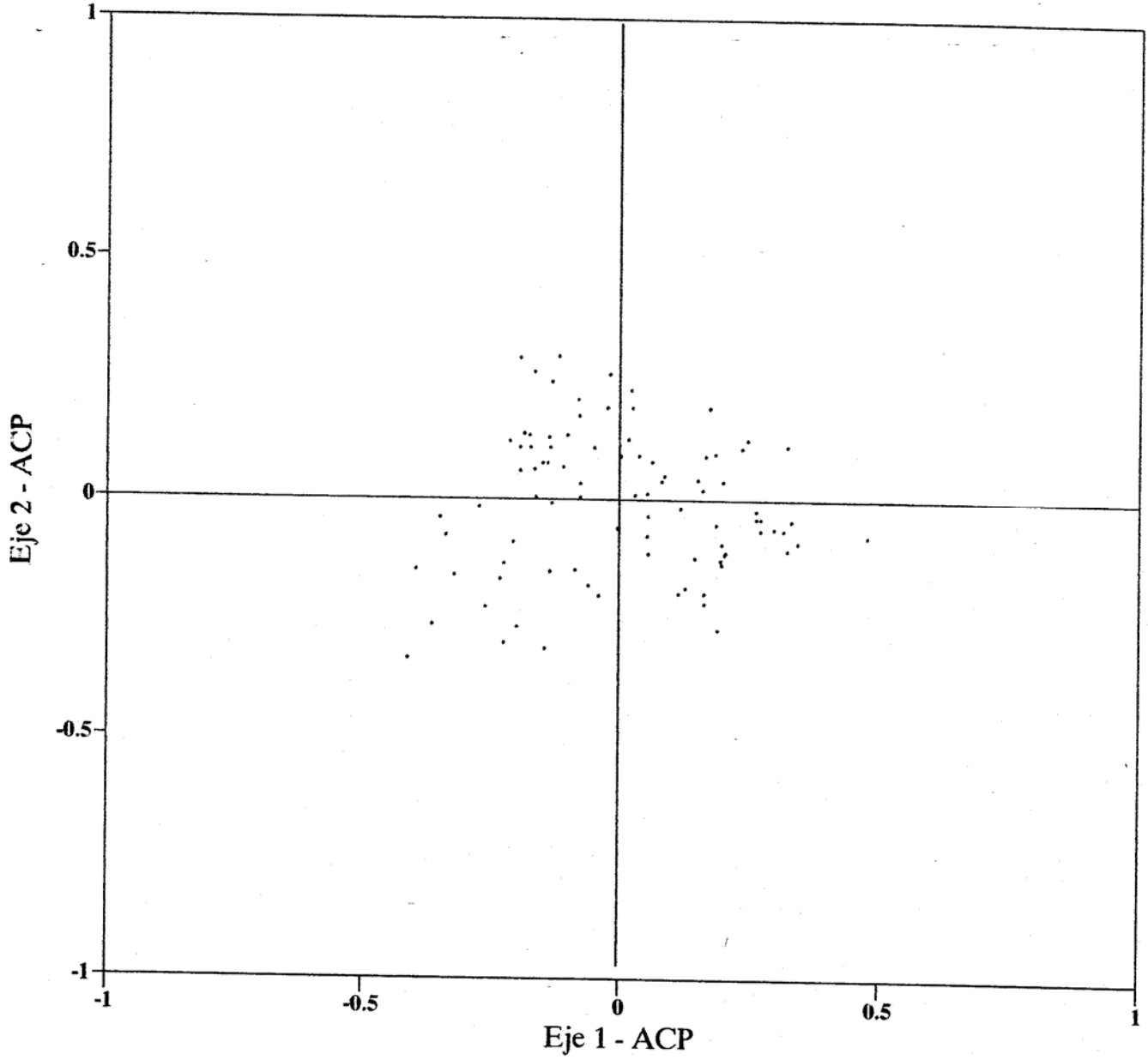


Fig. IV.2.b. Ordenamiento de estaciones
con respecto a los ejes 1 y 3

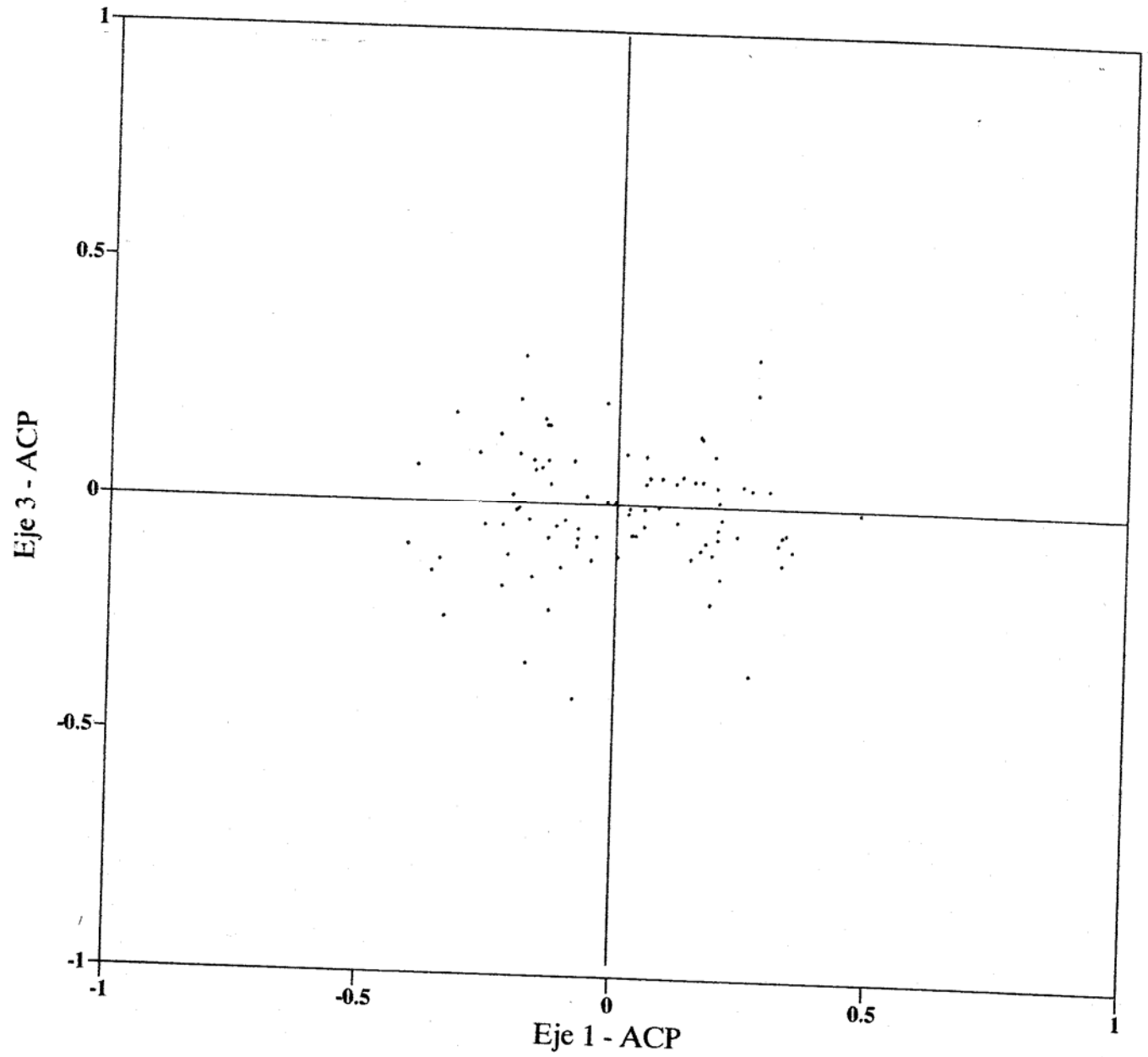
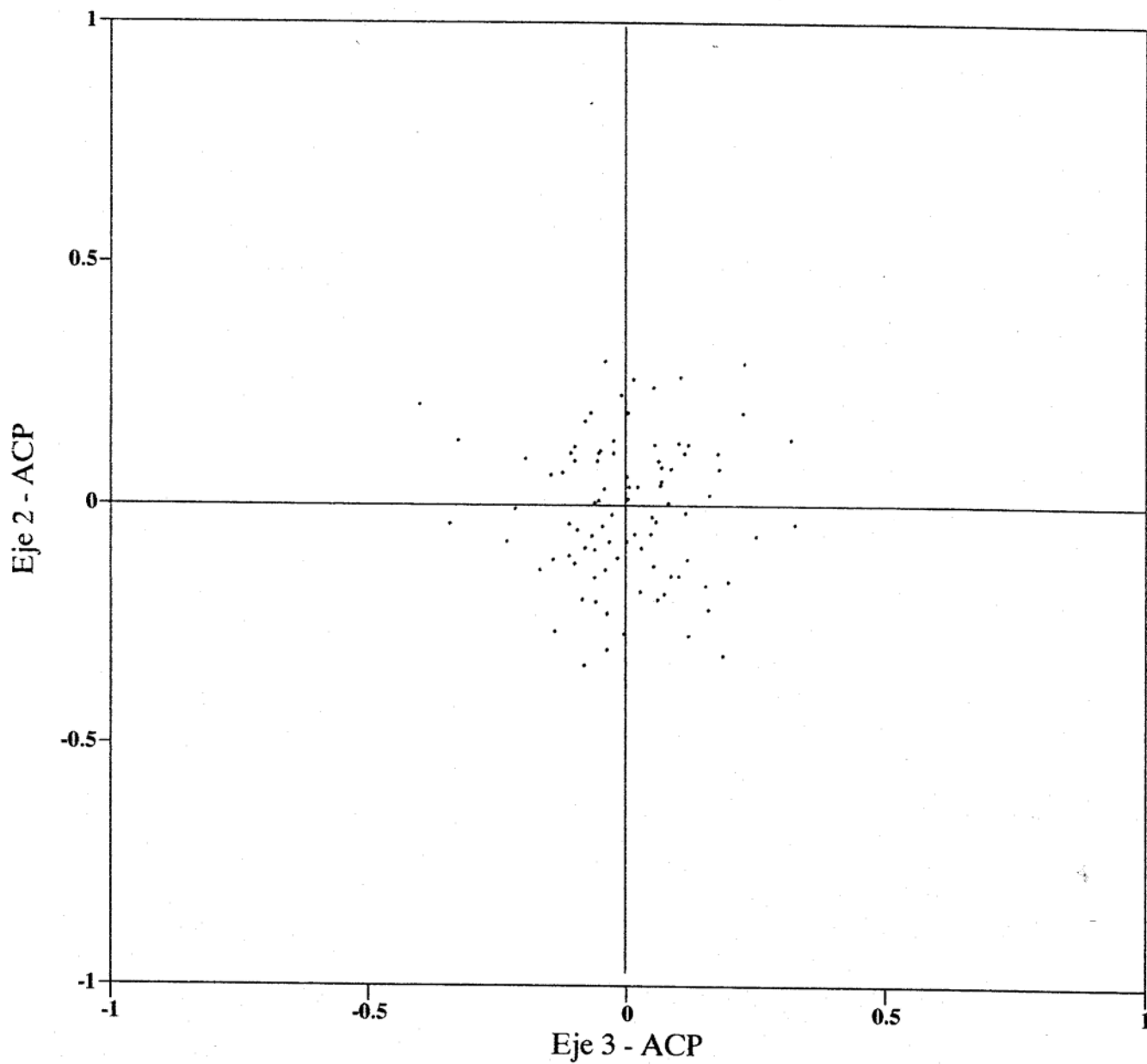


Fig. IV.2.c. Ordenamiento de estaciones
con respecto a los ejes 1 y 3



Por el método de MLR se lograron detectar 48 madrigueras para 7 individuos marcados. De éstas, 28 estaban ubicadas en brazos secos de *Stenocereus griceus* a una altura entre 1 y 4 m. Estas madrigueras estaban constituidas por las médulas centrales o haces xilemáticos que quedan luego de que una rama o brazo de esta especie vegetal se seca formándose un cilindro muy rígido y hueco con un diámetro interior de 4 a 5 cm (ver **Figs. IV.3 y 4**). La mayoría de estas madrigueras presentaba un colchón de hojas de *Jacquinia aristata* y *Croton glabellus*. Este tipo de madrigueras era el que las hembras no-reproductivas y machos adultos marcados usaba con mayor frecuencia dentro de su área vital. De igual forma, se detectaron dos madrigueras en los brazos secos de esta cactácea donde se llevaba a cabo la Fase Nido ; pero esta vez los individuos no se alojaban dentro de la caña central sino mas bien en el espacio entre esta y una corteza seca que la recubre (ver **Figs. IV.5 y 6**). El acolchamiento en estas dos madrigueras era mas abundante que el que se detectó para cualquier otra (**Fig. IV.7**) e incluía hojas de una gramínea anual (*Panicum fasciculatum?*). La hembra No. 81, y a la que se le hizo referencia en el capítulo anterior, llevaba a cabo una Fase Nido en este tipo de madriguera, pero cuando esta fue revisada para obtener información sobre la camada, la madre junto algunas de sus crías cambiaron de madriguera; esta vez, a un nido abandonado de ave (*Troglodytes* spp.?) constituido por un tejido compacto de ramas secas que formaban una esfera cerrada excepto por una pequeña entrada lateral, donde se llevó a cabo el resto de la Fase Nido. La segunda especie vegetal mas seleccionada por *Marmosa* para la ubicación de sus madrigueras era *C. glabellus*, esto en la base de los troncos de individuos vivos que frecuentemente presentaban aberturas naturales que comunicaban a un interior hueco y bastante amplio. Se detectaron 7 madrigueras de este tipo, donde 3 pertenecían a hembras con crías, 2 a hembras no-reproductivas, 1 a un macho adulto y



Fig V.3 Brazo seco de *S. griceus* donde esta ubicada la madriguera de una hembra de *Marmosa xerophila*



Fig IV.4 Detalle de la madriguera de *Marmosa xerophila*. La abertura que se observa se realizó para su inspección. La entrada inicial era por la parte superior de este brazo seco



Fig IV.5 Ubicación de una madriguera de *M. xerophila* donde una hembra y sus crías llevan a cabo la Fase de Nido.



Fig IV.6 Vista exterior de una madriguera de *M. xerophila*. La abertura que se observa en la parte inferior se realizó con la intención de inspeccionar el interior de la madriguera. La flecha señala la entrada original de la madriguera.



Fig IV.7 Detalle del interior de la madriguera de *M. xerophila*. Notese la cantidad de hojarasca acumulada en su interior.

otra a una hembra en Fase Nido. Una hembra con crías usó este tipo de madriguera con mayor frecuencia que las otras 7 madrigueras que se le detectaron en brazos secos de cactaceas columnares. El resto de las madrigueras que se detectaron a los individuos marcados dentro de sus áreas vitales estaban constituidas por brazos secos de las cactaceas *Subpilocereus repandus* (3) y *Cereus deficiens* (2) así como oquedades en los troncos de individuos vivos de *Jacquinia aristata* (5); todas usadas con menor frecuencia que los otros tipos de madriguera.

En las Figuras IV.8.a,b,c y d se observan las variaciones en la temperatura interior y exterior de cuatro madrigueras vacías: dos en cañas de los brazos secos de *S. griceus* y dos en la base de troncos vivos de *C. glabellus*. Las dos primeras estaban ubicadas a unos 2 m de altura y pertenecieron a hembras no-reproductivas; mientras que las otras dos, estaban a nivel del suelo con entrada a 50 cm de altura y pertenecieron a una hembra con crías adheridas a los pezones y otra hembra con crías en Fase Nido. En los tres primeros casos, fueron las madrigueras utilizadas con mas frecuencia por los individuos dentro de sus áreas vitales.

IV.4. Discusión y Conclusiones

El Apéndice I reseña los resultados que se obtienen al realizar el ACP entre las capturas y las variables ambientales; donde, en lugar de la sumatoria de las alturas de las especies vegetales, se

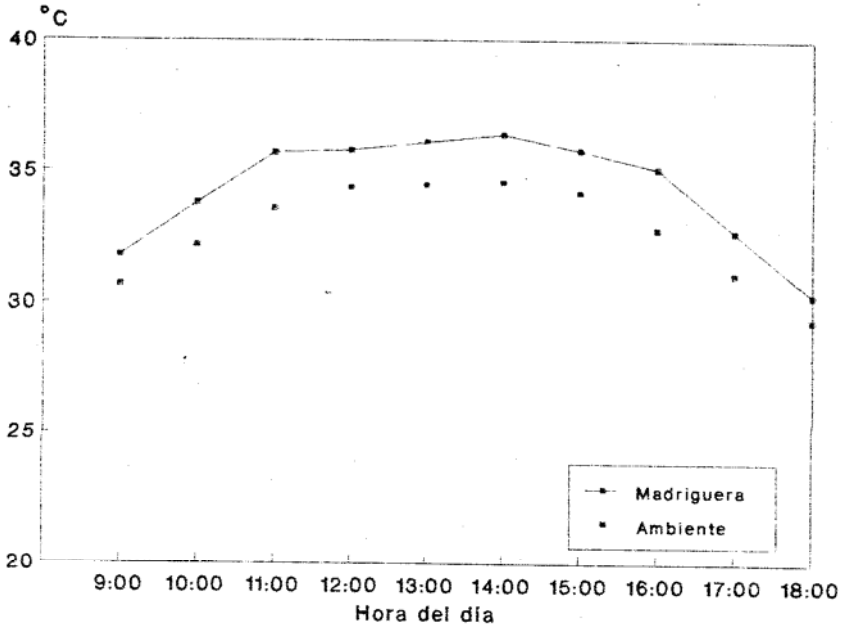


Fig. IV.8.a. Temperatura interna de una madriguera en *Stenocereus griceus* de una hembra no-reproductiva de *M. xerophila*.

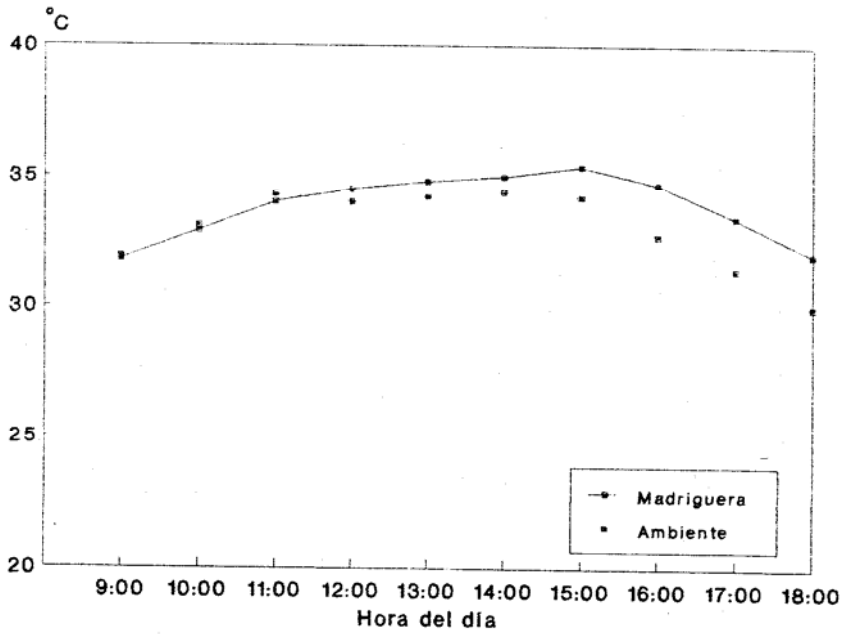


Fig. IV.8.b. Temperatura interna de una madriguera en *Stenocereus griceus* de una hembra no-reproductiva de *M. xerophila*.

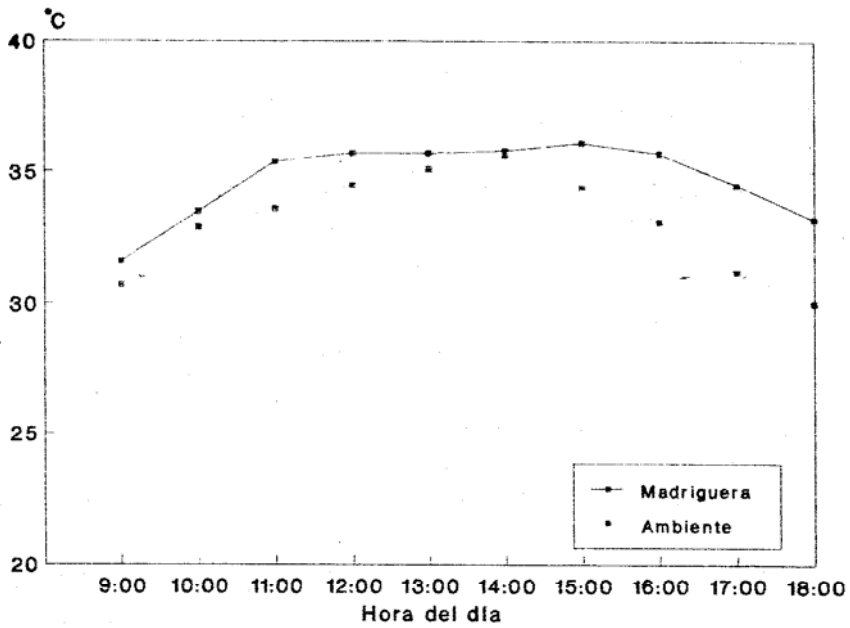


Fig. IV.8.c. Temperatura interna de una madriguera en *Croton glabellus* de una hembra de *M. xerophila* con crías adheridas a los pezones.

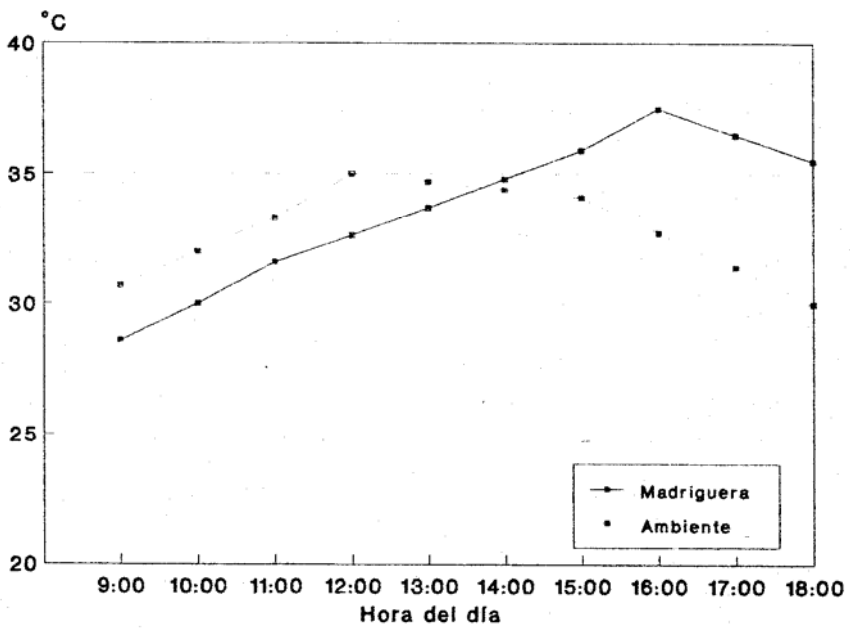


Fig. IV.8.d. Temperatura interna de una madriguera en *Croton glabellus* de una hembra de *M. xerophila* con crías en Fase Nido.

han tomado en cuenta el número de individuos (**Apéndice I.1**) y la altura promedio de cada especie vegetal (**Apéndice I.2**). La poca significación de las correlaciones que se obtienen en estos dos ACP en relación con la que se obtiene al considerar la sumatoria de las alturas hace que la discusión sobre este tema gire en torno a los resultados de este último ACP.

Las capturas generales (**CG**) y las capturas sobre individuos (**CI**) están correlacionadas muy débilmente con las variables ambientales (ver ordenamiento con los ejes 1 y 2 en la **Figura IV.1.a**). Esto se evidencia en las especies vegetales arborescentes *J. aristata* (**JaAr**), *P. juliflora* (**PrJu**) y *S. griceus* (**StGr**) y en las coberturas tomadas a dos alturas (**COB30** y **COB100**) donde la correlación es estadísticamente significativa pero tiende a 0. Lo mismo ocurre si se toman en cuenta las capturas sobre machos y hembras (**CM** y **CH**). La correlación negativa que existe entre las capturas **CG**, **CI**, **CH** y **CM** con la especie arbustiva *C. erecta* (**CaEr**) es reflejo de que su presencia afecta de forma negativa la actividad arbórea (**CA**) (ordenamientos con los ejes 1 y 2 y los ejes 3 y 2). Como se vio en el capítulo anterior, la actividad arbórea implica el 70% de las capturas por lo que una disminución significativa en **CA** repercutirá de forma negativa en **CG**, **CI**, **CH** y **CM**. Como es de esperarse, la actividad en el suelo (**CS**) es favorecida por la presencia de **CaEr** y esto debido al efecto positivo que esta especie vegetal tienen sobre las coberturas. La actividad en el suelo es de igual forma favorecida por la presencia de las especies arborescentes **JaAr**, **StGr** y *C. glabellus* (**CrGl**), y esto debido a su fuerte contribución a la cobertura (**Figuras IV.1.a y c**). Por otro lado, la morfología compacta de los individuos de estas especies vegetales genera una discontinuidad en el dosel, por lo que la actividad arbórea no se beneficia de su presencia. Se tiene, por ejemplo, que la presencia de **PrJu** sí favorece la actividad arbórea gracias

a que la forma de su copa ofrece un estrato extenso que se entreteje con otras especies vegetales. La correlación positiva que existe entre las capturas **CG** y **CI** con **CrGI**, aunque no es fuerte (**Figuras IV.1.a y b**), pudiera ser reflejo del efecto que tiene una alta tasa de captura de hembras (**CH**) en las estaciones con esta especie vegetal (**Figuras IV.1.b y c**). Si bien son observaciones puntuales, el análisis de las madrigueras de los individuos marcados con radioisótopos indicó una preferencia por parte las hembras adultas reproductivas en ubicar sus madrigueras en **CrGI**; el total de capturas que se lograron sobre estas hembras representa una parte importante de **CG** y **CI**. La razón de la existencia de la correlación positiva, aunque débil, que se observa entre **CG** y *A. pentagomis* (**AcPe**) (**Figura IV.1.a**) pudiera deberse más a un "ruido" generado por la omnipresencia de individuos de esta especie (3.134 indiv./ha) en el sotobosque que a una selección directa de esta variable por parte de *Marmosa*. Ahora bien, no se descarta su contribución a la actividad en el suelo al ofrecer una cobertura rala pero profusamente armada.

En las 90 estaciones seleccionadas, y que representaron el 20% del total del área de estudio, no se evidenció un gradiente en la estructura y composición de la vegetación. Esto se observa en la distribución esferoide que tienden a tomar las estaciones al ordenarlas sobre los ejes (**Figuras IV.2.a a la IV.2.c**). La respuesta no lineal de las estaciones influencia el resultado producido por el ACP. Esta respuesta es afectada a su vez por la extensión del gradiente así como por las diferencias florísticas entre sus extremos (**Fariñas, 1996**). La distribución de las estaciones en forma de cuadrícula no permitió la expresión en gradiente de las variables ambientales que se consideraron en este estudio (**Fariñas, comunicación personal**).

Si bien el mayor número de capturas se logró en las zonas arboladas, **August (1984)**, en su trabajo sobre la ecología poblacional de *M. robinsoni* en Los Llanos venezolanos, no logró determinar un criterio definido de selección del microhábitat. Este autor no atribuye estos resultados a la homogeneidad del ambiente (que mostró ser heterogéneo en la escala utilizada en su estudio) sino al bajo número de capturas logradas durante el mismo.

La poca selectividad del microhábitat, evidenciada por los resultados del ACP entre las capturas y las variables ambientales, por parte de los individuos de una población de *M. xerophila* cuya distribución espacial es significativamente agregada ante un ambiente homogéneo como el que resulta de la resolución de este estudio y donde el número de capturas para los análisis no representó un factor limitante, hace pensar que el principal criterio de selección del microhábitat es la familiaridad que se tenga del mismo. Esta hipótesis toma fuerzas si se retoman los resultados del capítulo anterior donde se evidenció que los desplazamientos de los individuos de esta especie son significativamente mas cortos y menos variables que los que se han reportado para *M. robinsoni* en otros ecosistemas, y el área vital se conserva de forma mas o menos constante. Aunado a esto, se tienen evidencias de que la distribución de las crías, luego de que son destetadas, esta fuertemente relacionado al área vital materno. **Hunsaker (1977)**, señala que en la última parte de la Fase Nido las crías de *M. robinsoni* están en capacidad de acompañar a la madre en sus salidas en búsqueda de alimento, situación que permite la familiarización de las crías con el área vital materno. El elevado solapamiento que se determinó entre el área de una madre y el de sus crías, y entre los miembros de una misma cohorte, aunado al compartimiento de madrigueras por individuos cuyas áreas están solapadas o contiguas, en una zona donde

aparentemente la disponibilidad de éstas no es un factor limitante, hacen pensar en una estrategia donde la familiaridad con el microhábitat aumenta las probabilidades de sobrevivencia. La presencia de un elevado número de predadores puede seleccionar por esta estrategia Eisenberg (1983). Sobre esto, el análisis de las heces de predadores colectadas en el área de estudio confirmó la presencia de fragmentos de mandíbulas de *M. xerophila* en heces de *Bubo virginianus*, *Felis pardalis* y/o *Felis yagouaroundi* y *Cerdocyon thous*. De igual forma, se ha confirmado la presencia en la zona de las serpientes *Crotalus durissus*, *Boa constrictor* y *Mastigodryas sp.* quienes también fungen como predadores potenciales. Las variaciones en la disponibilidad de alimentos, al igual que la predación, deben modular la intensidad del uso de los diferentes microhábitats disponibles. Sobre esto, en el próximo capítulo se hará un análisis del efecto de la disponibilidad de los alimentos sobre la dinámica de los individuos y de la población en general.

Finalmente, y para concluir la discusión de este capítulo, llama la atención que de cuatro madrigueras que se seleccionaron para la medición de su temperatura tres mostraron una temperatura interna superior en todo momento a la externa durante el lapso entre las 09:00 y las 18:00. La temperatura media anual del área de estudio fue de 30,4 °C y no existían cuerpos de agua libre disponibles. Es evidente la necesidad de realizar estudios ecofisiológicos sobre *M. xerophila* para conocer con precisión la magnitud de la adaptación de esta especie a un ecosistema donde el estrés térmico e hídrico es acentuado, y mas aún cuando es evidente que en la conducta de muchos de los individuos no se incluye una evasión a estos estrés mediante la selección de madrigueras.

IV.5. Bibliografía

- Anderson, P.K. 1980.** Evolutionary implications of microtine behavioral systems on the ecological stage. *The Biologist*, 2:70-80.
- August, P.V. 1984.** Population ecology of small mammals in the Llanos of Venezuela. *Spec. Pub. Mus. Texas Tech. Univ.* 22:71-104.
- Birney, E.C., W.E. Grant y W.W. Baird. 1976.** Importance of vegetation cover to cycles of *Microtus* populations. *Ecology*, 57:1043-1051.
- Bonaventura, S.M., M.J. Piantanida y L. Gurini. 1992.** Selección de hábitat en roedores cricetidos del delta bonaerense. *Acta Científica Venezolana*, 43(6):373-380.
- Bondrup-Nielsen, S. 1987.** Demography of *Clethrionomys gapperi* in different habitats. *Can. J. Zool.*, 65:277-283.
- Bowers, M.A. y J.L. Dooley. 1993.** Predation hazard and seed removal by small mammals: microhabitat versus patch scale effects. *Oecologia*, 94:247-254.
- Cockburn, A. y W.Z. Lidicker. 1983.** Microhabitat heterogeneity and population ecology of an herbivorous rodent, *Microtinus californicus*. *Oecologia*, 59:167-177.
- Eisenberg, J.F. (Ed.) 1983.** *The Mammalian Radiations: an analysis of trends in evolution, adaptation, and behaviour.* The University of Chicago Press, Chicago. 610pp.
- Fariñas, M.R. 1996.** Análisis de comunidades y sus relaciones con el ambiente mediante métodos de ordenamiento. Trabajo de Ascenso. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Hansson, L. 1977.** Spatial dynamics of field voles *Microtus agrestis* in heterogeneous landscapes. *Oikos*, 29:539-544.
- Hunsaker, D. (Ed.) 1977.** *The Biology of Marsupials.* Academic Press, New York. 537pp.
- Lomnicki, A. 1978.** Individual differences between animals and natural regulation of their numbers. *J. Anim. Ecol.*, 47:461-475.

- Lomnicki, A. 1980.** Regulation of population density due to individual differences and patchy environments. *Oikos*, 5:185-193.
- Mares, M.A. 1983.** Desert rodent adaptation and community structure. *Great Basin Nat. Mem.*, 7:30-43.
- Price, M.V. y J.H. Brown. 1983.** Patterns of morphology and resource use in North American desert rodent communities. *Great Basin Nat. Mem.*, 7:117-134.
- Price, M.V. y K.A. Kramer. 1984.** On measuring microhabitat affinities with special reference to small mammals. *Oikos*, 42:394-354.
- Rosenzweig, M.L. y Z. Abramski. 1980.** Microtine cycles: the role of habitat heterogeneity. *Oikos*, 34:141-146.
- Simonetti, J.A. 1989.** Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos*, 56:309-318.
- Simonetti, J.A. y R.D. Otaíza. 1982.** Ecología de micromamíferos de Chile central: una revisión. *Publ. Ocas., Mus. Nac. Hist. Nat. (Chile)*, 38:61-103.
- Stenseth, N.C. 1980.** Spatial heterogeneity and population stability: some evolutionary consequences. *Oikos*, 35:165- 184.

CAPITULO V

DISPONIBILIDAD DE ALIMENTOS Y LA DINAMICA
POBLACIONAL EN LA ESPECIE *Marmosa xerophila*

V.1. Introducción

En las regiones ecuatoriales, donde las temperaturas y el fotoperíodo sufren pocas variaciones anuales, son las precipitaciones y la disponibilidad de alimentos las que rigen la dinámica de una población de micromamíferos (**Julien-Laferrière y Atramentowicz, 1990**). Según estos autores, en los didélfidos neotropicales se puede observar, dependiendo de la especie y del ecosistema, un gradiente en la sincronización de los eventos reproductivos a los picos en las ofertas de alimentos. A medida que la disponibilidad de alimentos disminuye, se elevan los costos energéticos en obtenerlos pues los animales deben estar más tiempo activos en orden de cubrir sus requerimientos alimentarios. Si la energía que se emplea en la búsqueda de los alimentos es mayor a la que éstos aportan, la tasa de supervivencia se verá sensiblemente afectada (**MacArthur y Pianka, 1966; Jones, 1990**).

En los estudios sobre la disponibilidad de alimentos y sus efectos en la dinámica poblacional de una especie se requiere del conocimiento de sus hábitos y preferencias alimentarias. La estimación de estas dos variables tiene una profunda justificación ecológica. En la comprensión del papel que juega una especie en un ecosistema, ésta aporta información sobre las relaciones tróficas y el nicho, al igual que permite estimar la capacidad de carga (K) de los ecosistemas a una especie determinada (**Petrides, 1975**).

En la determinación de la dieta de aves y mamíferos es común el uso de índices relativos de consumo, expresados como la frecuencia porcentual del número de muestras que contienen un rubro alimentario determinado; los cuales, al ser relacionados con regularidad a los índices de abundancia, pueden dar referencia sobre la variabilidad en los hábitos y las preferencias alimentarias de una especie en particular (Kunz y Whitaker, 1983).

Son muy escasos los trabajos sobre las variaciones en el tiempo en la disponibilidad de alimentos y los hábitos alimentarios de los marsupiales neotropicales. Sobre el genero *Marmosa* se tiene información sobre las preferencias alimentarias de colonias de *M. robinsoni* mantenidas en cautiverio y que muestran una fuerte tendencia a la dieta frugívora e insectívora (Eisenberg y Maliniak, 1967; Barnes, 1968; Barnes y Wolf, 1971; Hunsaker, 1977; O'Connell, 1983). La ecomorfología del cráneo de *M. robinsoni* apunta hacia una dieta a base principalmente de artrópodos de exoesqueleto duro (Medellin, 1991). En lo que respecta a la estudios sobre dieta en condiciones naturales, solo se tiene información sobre algunas observaciones eventuales hechas a los contenidos estomacales de individuos capturados en el campo donde se ha determinado una preferencia al consumo de insectos sobre las frutas (August, 1984; O'Connell, 1989). Estas observaciones son de carácter puntual y no reflejan la variaciones que puedan estar ocurriendo en la dieta con respecto a la disponibilidad de los diferentes rubros alimentarios. Para un mejor entendimiento de la dinámica poblacional de *Marmosa* es necesario realizar estudios prolongados que permitan detectar la variabilidad anual en la oferta de alimentos y sus efectos sobre los diferentes parámetros poblacionales (August, 1984).

V.2. Materiales y Métodos

Para la determinación de las variaciones estacionales en la disponibilidad de los alimentos potenciales se trabajó con dos índices relativos y que se midieron mensualmente:

Índice de abundancia relativa de invertebrados (IAR-I) e

Índice de abundancia relativa de frutos (IAR-F)

Para la medición del **IAR-I** se colocaron 12 trampas del tipo "Pit-Fall" que consistían en envases plásticos de un litro abiertos por la parte superior, enterradas a nivel del suelo y provistas de 700 cc de una solución de formalina al 5%. En cada lado del área de estudio fueron colocadas tres de estas trampas de forma permanente y a una distancia suficiente para que su presencia no perturbara de alguna forma la conducta de la población de *Marmosas* del área de estudio. El **IAR-I** para un determinado mes se estimó a partir de la biomasa de invertebrados capturados por las 12 trampas durante los diez días de la sesión de trapeo del mes en cuestión (5 días de trapeo en la cuadrícula + 2 días de descanso + 3 días de trapeo en las líneas de apreciación = 10 días). Esta biomasa era clasificada a su vez de acuerdo al Orden a que pertenecían los invertebrados, lo que permitía estimar un **IAR-I** expresado como el porcentaje del peso de cada Orden del total de la biomasa de invertebrados capturados para un determinado mes.

La variaciones mensuales en el **IAR-F** se estimaron a través de estudios fenológicos realizados sobre las especies vegetales presentes en un círculo de 4 m de radio en 18 estaciones de la cuadrícula. Con esto se incluyeron un mínimo de 15 individuos para las especies mas abundantes. A cada individuo se le tomó la fecha de inicio y culminación en la producción de hojas, flores, frutos verdes y frutos maduros. Los resultados de este estudio fenológico se presentan en el **Apéndice B**. El **IAR-F** se estimó a partir de abundancia de frutos maduros en una escala de 0 a 4; donde las copas de las plantas no-columnares se dividieron en cuatro cuadrantes y desde el punto central de la estación, se hicieron anotaciones de aquellos con frutos maduros presentes; esto es: 1 = un cuadrante con frutos, 2 = dos cuadrantes con frutos, y así sucesivamente (**Miriam Diaz, comunicación personal**). En las especies columnares, se contó directamente el número de frutos maduros presentes en cada planta. Al igual que en el caso anterior, el **IAR-F** de cada especie suculenta se estimó en base a una escala de 0 a 4, tomando como referencia el mes con mayor cantidad de frutos maduros por parte de la especie en cuestión y asignándole el valor de 4.

Por último, se estimaron los **Indices de Consumo Relativo de Invertebrados y Frutos (ICR-I e ICR-F, respectivamente)**. Para esto, se colectaron las heces que se encontraban en las trampas o que eran excretadas durante la manipulación de aquellos individuos capturados por primera vez en una sesión de trampeo. El análisis de estas heces bajo una lupa de 50X de aumento permitió apreciar las variaciones mensuales en la dieta de los individuos a partir de la presencia fragmentos del exoesqueleto de los diferentes Ordenes de invertebrados (**ICR-I**) así como la presencia de semillas de los frutos de las diferentes especies vegetales (**ICR-F**). Para

facilitar la identificación de los distintos fragmentos contenidos en las heces se les comparó con un catálogo de invertebrados y de semillas de las diferentes especies presentes en el área de estudio a partir de muestras tomadas en los estudios fenológicos de estos dos grupos. La abundancia relativa mensual de los diferentes fragmentos o rubros alimentarios se determinó a partir del porcentaje del total de las muestras de heces que las contenían para el mes en cuestión.

Las correlaciones entre los índices de abundancia relativa de los diferentes rubros alimentarios (**IAR-I** e **IAR-F**) y los índices de consumo relativo de estos rubros (**ICR-I** e **ICR-F**) se obtuvieron mediante un Análisis de Componente Principal (ACP) donde la matriz principal estaba conformada por los datos de los índices de abundancia mientras que la secundaria por los de consumo.

De igual forma, se estimó un índice mensual de preferencia (**IP**) para los diferentes rubros alimentarios a partir de sus índices de consumo y abundancia; donde según **Reichman (1975)**:

$$\mathbf{IP} = \mathbf{ICR-(I \text{ o } F)} / \mathbf{IAR-(I \text{ o } F)}$$

Finalmente, y en orden de relacionar la disponibilidad de alimentos con la dinámica poblacional, se realizó un ACP donde se tomó como matriz principal los **IAR-I** e **IAR-F** y se correlacionaron a una segunda que incluía las variaciones estacionales en:

- el origen de la dieta (animal o vegetal)
- las precipitaciones en el área de estudio
- la densidad poblacional de *M. xerophila* (ver **Fig. II.24.a**)
- la condición reproductiva de las hembras de *M. xerophila* (ver **Fig. II.13.b**)
- el tamaño del área vital de las hembras de *M. xerophila* (ver **Apéndice G**)
- la actividad arbórea (ver **Fig. III.2**), y
- la tasa mínima de sobrevivencia (ver **Fig. II.26**)

V.3. Resultados

La **Figura V.1.a** ilustra las variaciones en la biomasa de invertebrados con relación a la de las precipitaciones. Se observa aquí, que los máximos alcanzados por la biomasa coinciden con aquellos de las precipitaciones. Aún así, no existe una diferencia significativa en la biomasa promedio de invertebrados entre los meses húmedos (H1 y H2) y los meses secos (S1 y S2) (Mann-Whitney; $P > 0,05$).

Por otro lado, en la **Figura V.1.b** se aprecia la variación estacional en la abundancia relativa de invertebrados, donde la misma se ha dividido en seis grupos o índices (**IAR-I**) tomando en cuenta sus frecuencias de capturas, y que son: Coleopteros, Orthopteros, Hymenopteros, Larvas

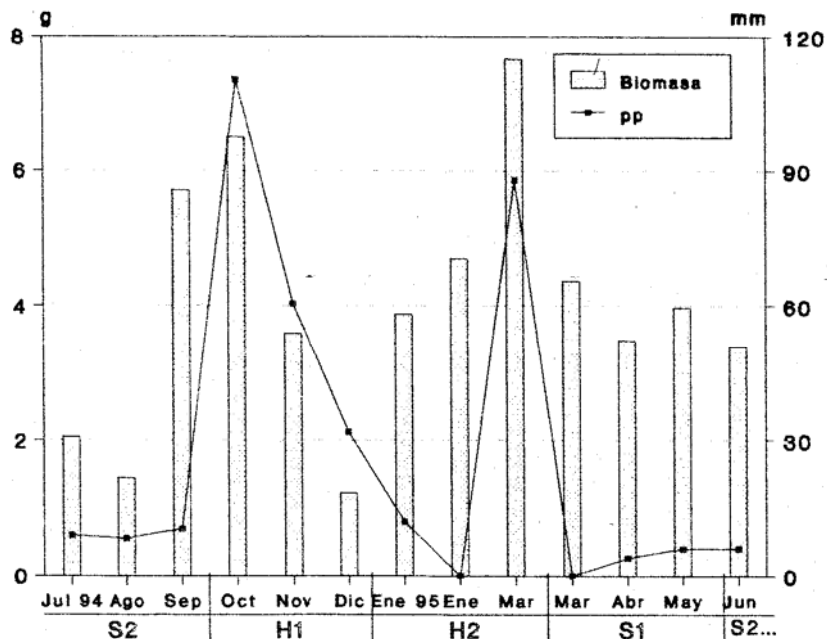


Fig. V.1.a. Variación estacional en la biomasa de invertebrados y las precipitaciones.

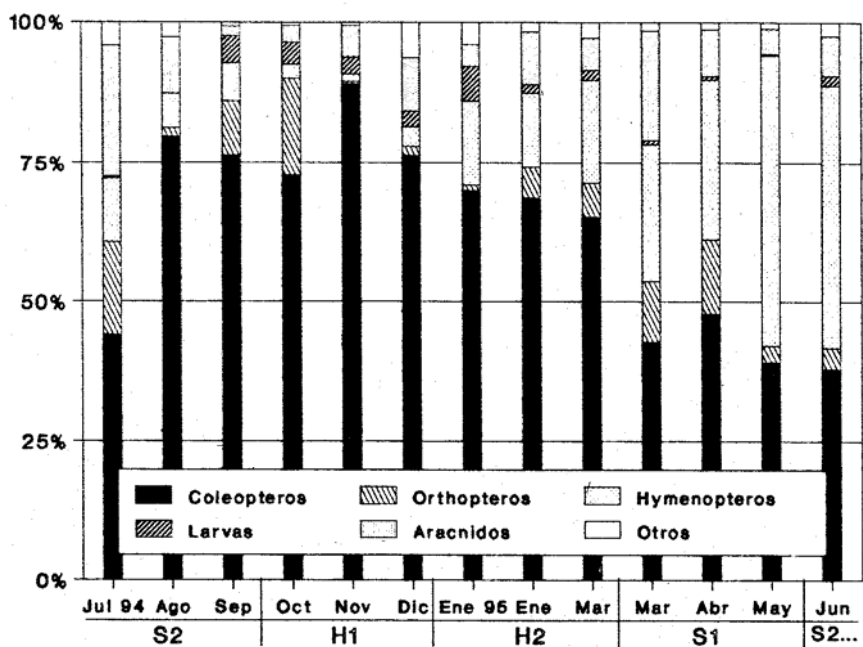


Fig. V.1.b. Variación porcentual en la biomasa total de invertebrados por estación climática.

no-identificadas, Aracnidos y otros. El grupo "otros" esta conformado por aquellos Ordenes de insectos capturados con menor frecuencia y con poca repercusión en la biomasa total, entre los que se tienen: *Thysanura*, *Isoptera*, *Hemiptera*, *Homoptera*, *Neuroptera*, *Lepidoptera* y *Diptera*; así como otros arthropodos pertenecientes a las Clases *Crustacea* y *Chilopoda*. De igual forma, se observa que la contribución promedio de cada índice al total de la biomasa es de: 62,3% para los Coleopteros, 17,7% para los Hymenopteros, 8,6% para los Aracnidos, 7,0% para los Orthopteros, 2,2% para las larvas y 2,3% para los otros grupos.

De acuerdo a los estudios fenológicos, realizados en las 18 estaciones que se seleccionaron para tal fin, 11 de las 18 especies vegetales perennes presentes lograron producir frutos maduros (ver **Apéndice B**). Sin embargo, es poco probable que todas estas especies representaran fuentes de alimentos para *M. xerophila*, producto quizás, de una baja palatabilidad aunado a la baja densidad de los individuos de algunas de estas especies. Tomando esto en cuenta, se estimaron los **IAR-F** solo para aquellas especies vegetales donde se pudo confirmar, a través de la presencia de semillas en las heces, el consumo de frutos por parte de *M. xerophila*. De igual forma, se consideraron aquellas especies cuyos frutos tenían una gran demanda por parte de otros consumidores (insectos, aves, otros mamíferos, etc.). En las **Figuras V.2 a la V.5** se aprecian los frutos de cuatro de estas especies, **La Figura V.6** resume las variaciones estacionales en el **IAR-F** de las cinco especies vegetales que se seleccionaron bajo este criterio¹⁰.

¹⁰ Las semillas de cuatro especies de cactaceas fueron detectadas en las heces de *M. xerophila*, mientras que los frutos de *Malphigia puniceifolia* tuvieron una gran demanda por parte de muchas especies de aves, así como se pudo confirmar su consumo por parte de *Felis pardalis* y/o *F. yagouaroundi* y *Cercocyon thous* por la presencia de grandes cantidades de sus semillas en las heces de estos mamíferos.



Fig V 2. Frutos maduros de *Subpilocereus repandus*.



Fig V.3 Frutos maduros de *Stenocereus griceus*.



Fig V.4 Frutos maduros de *Malphigia puniceifolia*

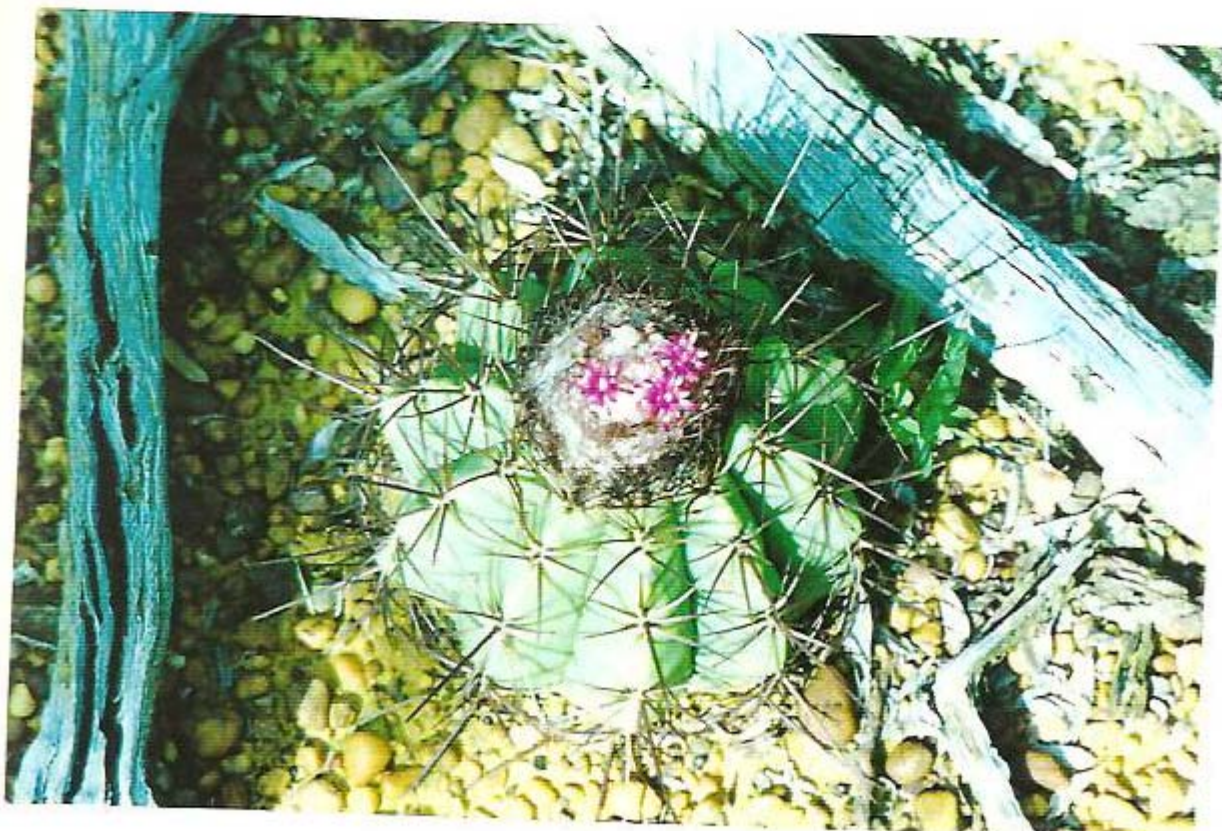


Fig V.5 Flores y frutos verdes de *Melocactus caesius*

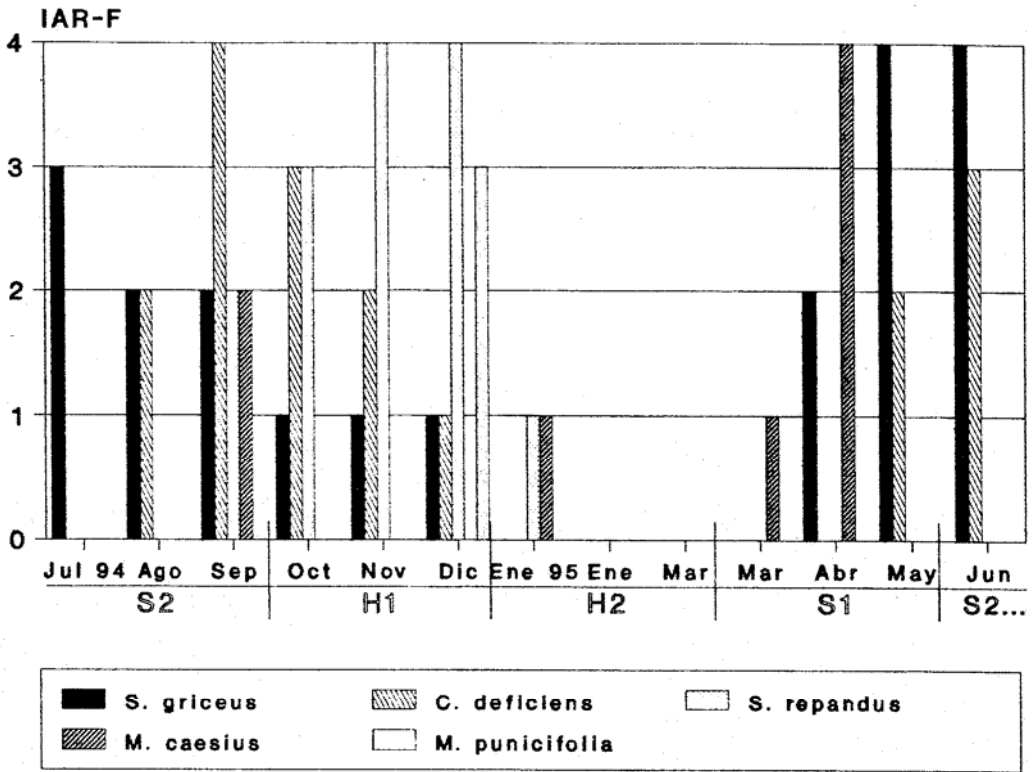


Fig. V.6. Variación estacional en el Índice de Abundancia Relativo de frutos maduros (IAR-F).

El análisis de las heces permitió detectar las variaciones en el origen de la dieta de *M. xerophila* a lo largo del año de estudio (ver Fig. V.7) y esto a partir de la estimación de un índice relativo de presencia de partículas de origen animal y vegetal en cada muestra analizada. Se observa aquí que la dieta durante las estaciones húmedas incluye una fracción significativamente mayor de partículas de origen animal (Coleopteros, Orthopteros, Hymenopteros, Aracnidos y Larvas) que de origen vegetal (semillas, estambres y polen) (Mann-Whitney; $P < 0,05$).

En la **Tabla V.1** se observan las variaciones en los **ICR-I** e **ICR-F** tomados como el porcentaje del total de muestras analizadas contentivas de las diferentes fracciones o rubros alimentarios. Se observa que, dentro de las de origen animal, las fracciones de Coleopteros son las mas abundantes; donde el 62,9% de las muestras de heces analizadas ($n = 294$) contenían fragmentos, en cantidades variables, del exoesqueleto de estos insectos. El 36,8% del total de las muestras contenían restos de Orthopteros y 12,7% de Hymenopteros. En 2,4% de las muestras se confirmó la presencia de agujones y tenazas de escorpiones así como extremidades de otros Aracnidos. Dentro de las fracciones de origen vegetal los **ICR-F** mas elevados fueron para *S. griceus* y estambres presumiblemente de flores de cactaceas; 18,8 y 18,1% de las muestras respectivamente. De igual forma, se confirmó la presencia en las heces de semillas de las cactaceas *C. deficiens*, *S. repandus* y *M. caesius* con un **ICR-F** de 9,9, 5,6 y 2,8% cada uno. Una última fracción que se detectó en las heces fue "pelos", y esto en el 8% de las muestras analizadas. Estos pelos tenían las mismas características de los de las *Marmosas*. La ausencia de fragmentos de huesos en las heces no permite asumir que su origen sea por canibalismo. Su

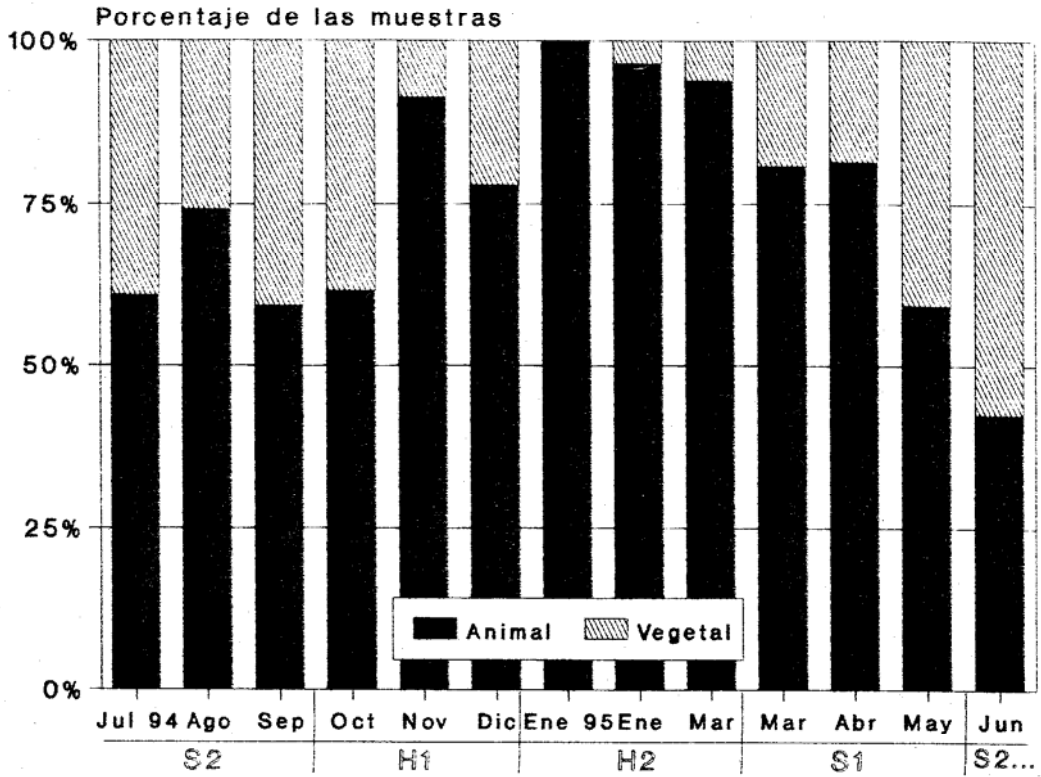


Fig. V.7. Variación estacional en la dieta de *M. xerophila* de acuerdo a su origen.

Tabla V.1. Variación estacional en la presencia de los diferentes rubros alimentarios en las heces.
Las cifras indican el porcentaje de las muestras contentivas de dicho rubro.

Estacion	Mes	n	Origen Animal					Origen Vegetal					Otr		
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		11	12
S2	Jul	24	62.5	29.2	8.3	0.0	0.0	45.8	16.7	0.0	4.2	29.2	4.2	4.2	4
	Ago	26	76.9	23.1	26.9	0.0	0.0	15.4	15.4	0.0	7.7	34.6	3.8	3.8	3
	Sep	15	73.3	20.0	20.0	0.0	0.0	26.7	0.0	6.7	6.7	40.0	26.7	0.0	0
H1	Oct	21	61.9	38.1	19.0	0.0	0.0	47.6	14.3	0.0	0.0	9.5	0.0	0.0	0
	Nov	16	25.0	75.0	6.3	6.3	6.3	0.0	6.3	0.0	6.3	0.0	0.0	0.0	0
	Dic	23	52.2	43.5	8.7	0.0	0.0	30.4	8.7	21.7	4.3	4.3	0.0	0.0	4
H2	Ene	37	64.9	48.6	5.4	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0
	Feb	27	55.6	48.1	11.1	3.7	0.0	0.0	0.0	0.0	3.7	0.0	0.0	0.0	0
	Mar	21	95.2	14.3	9.5	4.8	0.0	4.8	4.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0
S1	Abr	30	60.0	53.3	6.7	3.3	0.0	6.7	3.3	3.3	3.3	23.3	3.3	3.3	0
	May	23	52.2	47.8	30.4	8.7	0.0	8.7	8.7	8.7	0.0	4.3	0.0	0.0	4
	Jun	15	80.0	20.0	13.3	0.0	0.0	40.0	13.3	13.3	0.0	40.0	6.7	6.7	6
S2...	Jul	16	62.5	12.5	0.0	0.0	0.0	18.8	37.5	18.8	0.0	50.0	0.0	12	
		MEDIA	63.2	36.4	12.7	2.3	0.5	18.8	9.9	5.6	2.8	18.1	3.4	2	

n = número de muestras analizadas 7 = C. deficiens
1 = Coleopteros 8 = S. repandus
2 = Orthopteros 9 = M. caesius
3 = Hymenopteros 10 = Estambres de flores
4 = Aracnidos 11 = Polen de flores
5 = Larvas no identificadas 12 = Pelo
6 = S. griceus

S2, H1, H2 y S1 según Fig. II.8

ingesta es probablemente accidental, ocurriendo cuando los individuos se acicalan. Esta fracción no fue considerada como parte de la dieta

La **Tabla V.2** resume los valores de correlación Pearson y Kendall que resultan del ACP entre la disponibilidad de alimentos (**IAR-I** e **IAR-F**) y su consumo (**ICR-I** e **ICR-F**) así como las precipitaciones y la densidad poblacional de *M. xerophila*. Casi el 70% de la varianza acumulada se explica en el tercer eje, pero no es sino hasta el décimo en que ésta es absorbida completamente, indicando que las correlaciones entre las variables de la primera matriz (los índices de abundancia) son débiles. En las **Figuras V.8.a,b** y **c** se representan las correlaciones de las variables con los tres primeros ejes de ordenamiento. El círculo central señala que la correlación es estadísticamente significativa entre cualquier par de variables que estén fuera del mismo ($n= 13$; $r= 0,514$; $P<0,05$).

De igual forma, la **Tabla V.3** resume las estimaciones del índice relativo de preferencia (**IRP**) entre los diferentes rubros alimentarios por parte de *M. xerophila*. Las estimaciones de estos índices solo incluye aquellos rubros cuyo consumo se pudo confirmar a través de análisis de heces. Aquí se confirman los resultados presentados en la **Figura V.7**: la preferencia en la dieta de *M. xerophila* tiende a la de origen animal (entiéndase invertebrados) y dentro de ésta a los Orthopteros.

Absorción de la varianza por los ejes:				
Eje	Autovalor	% de la Varianza	% de la varianza acum.	
1	3.630	36.297	36.297	
2	1.919	19.185	55.482	
3	1.446	14.461	69.943	
4	1.092	10.922	80.865	
5	0.893	8.930	89.795	
6	0.493	4.931	94.726	
7	0.248	2.485	97.211	
8	0.154	1.545	98.756	
9	0.124	1.242	99.998	
10	0.000	0.002	100.000	

Correlación Person-Kendall (r) con los ejes#:				
Indice	Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3
IAR-I	Orth	-0.335	-0.115	0.046
	Cole	0.919	-0.092	0.014
	Hyme	-0.759	-0.209	-0.026
	Larv	0.736	0.144	0.378
	Arac	-0.520	-0.306	-0.110
IAR-F	StGr	-0.513	0.678	-0.196
	CeDe	0.305	0.817	0.078
	SuRe	0.851	0.079	-0.096
	MeCa	-0.179	-0.045	0.732
	MaPu	0.416	-0.179	-0.547
ICR-I	OA	0.356	-0.629	0.067
	Cole*	-0.281	0.166	-0.014
	Orth*	0.350	-0.462	0.129
	Hyme*	-0.023	-0.233	0.065
	Arac*	-0.046	-0.363	0.384
ICR-F	Larv*	0.411	0.064	-0.105
	OV	-0.356	0.629	-0.067
	StGr*	-0.128	0.284	-0.110
	CeDe*	-0.418	0.490	-0.340
	SuRe*	-0.113	0.450	-0.416
	MeCa*	0.361	-0.155	-0.205
	Estam*	-0.478	0.605	-0.137
Polen*	0.090	0.369	0.349	
DENSID		0.089	-0.569	-0.004
PP		0.500	-0.008	0.101

N = 13; r = 0,514; P<0,05

Donde:

IAR-I = IAR para invertebrados

Orth = Orthopteros

Cole = Coleopteros

Hyme = Hymenopteros

Larv = Larvas

Arac = Aracnidos

IAR-F = IAR para frutos

StGr = S. griceus

CeDe = C. deficiens

SuRe = S. repandus

MeCa = M. caesius

MaPu = M. puniceifolia

ICR-I = ICR para invertebrados

OA = origen animal

Cole* = Coleopteros

Orth* = Orthopteros

Hyme* = Hymenopteros

Arac* = Aracnidos

Larv* = Larvas

ICR-F = ICR para frutos

OV = de origen vegetal

StGr* = S. griceus

CeDe* = C. deficiens

SuRe* = S. repandus

MeCa* = M. caesius

Estam* = Estambres de flores

Polen* = Polen de flores

DENSID = densidad poblacional de M. xerophila

PP = precipitaciones

Fig. V.8.a. ACP entre los índices de abundancia (IAR) y consumo (ICR)

(Leyenda: según Tabla V.2)

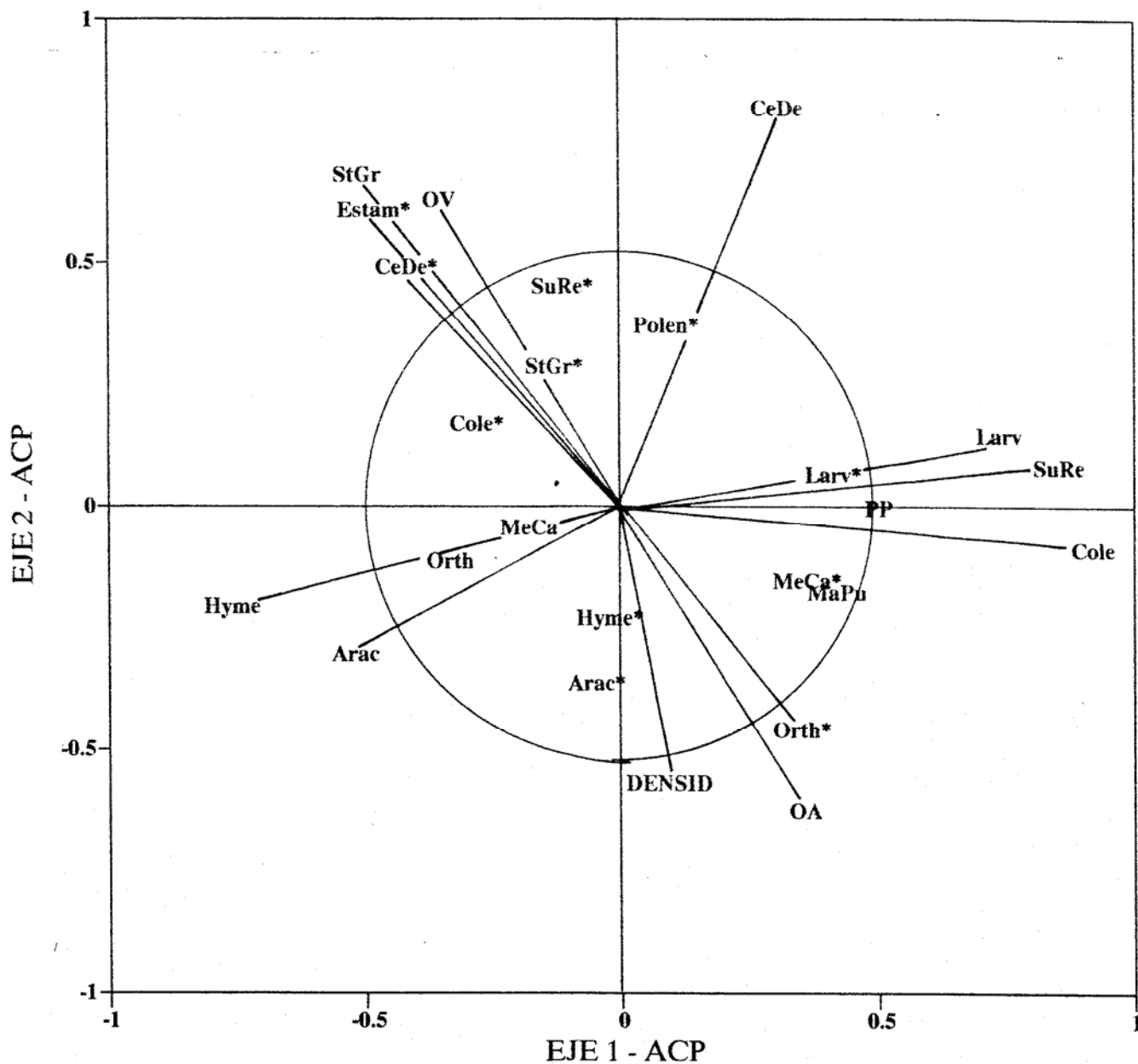


Fig. V.8.b. ACP entre los índices de abundancia (IAR) y consumo (ICR)

(Leyenda: según Tabla V.2)

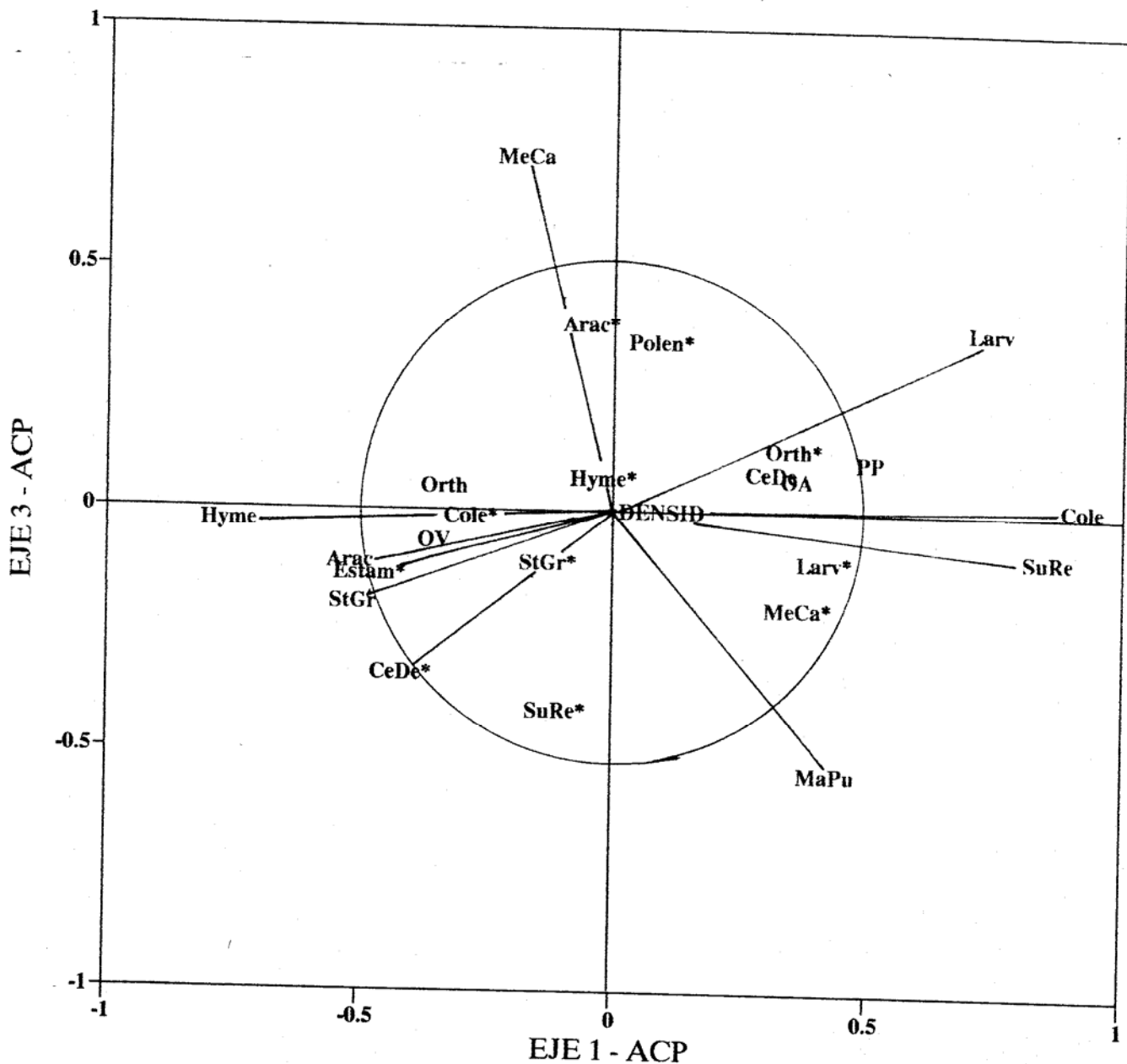


Fig. V.8.c. ACP entre los índices de abundancia (IAR) y consumo (ICR)

(Leyenda: según Tabla V.2)

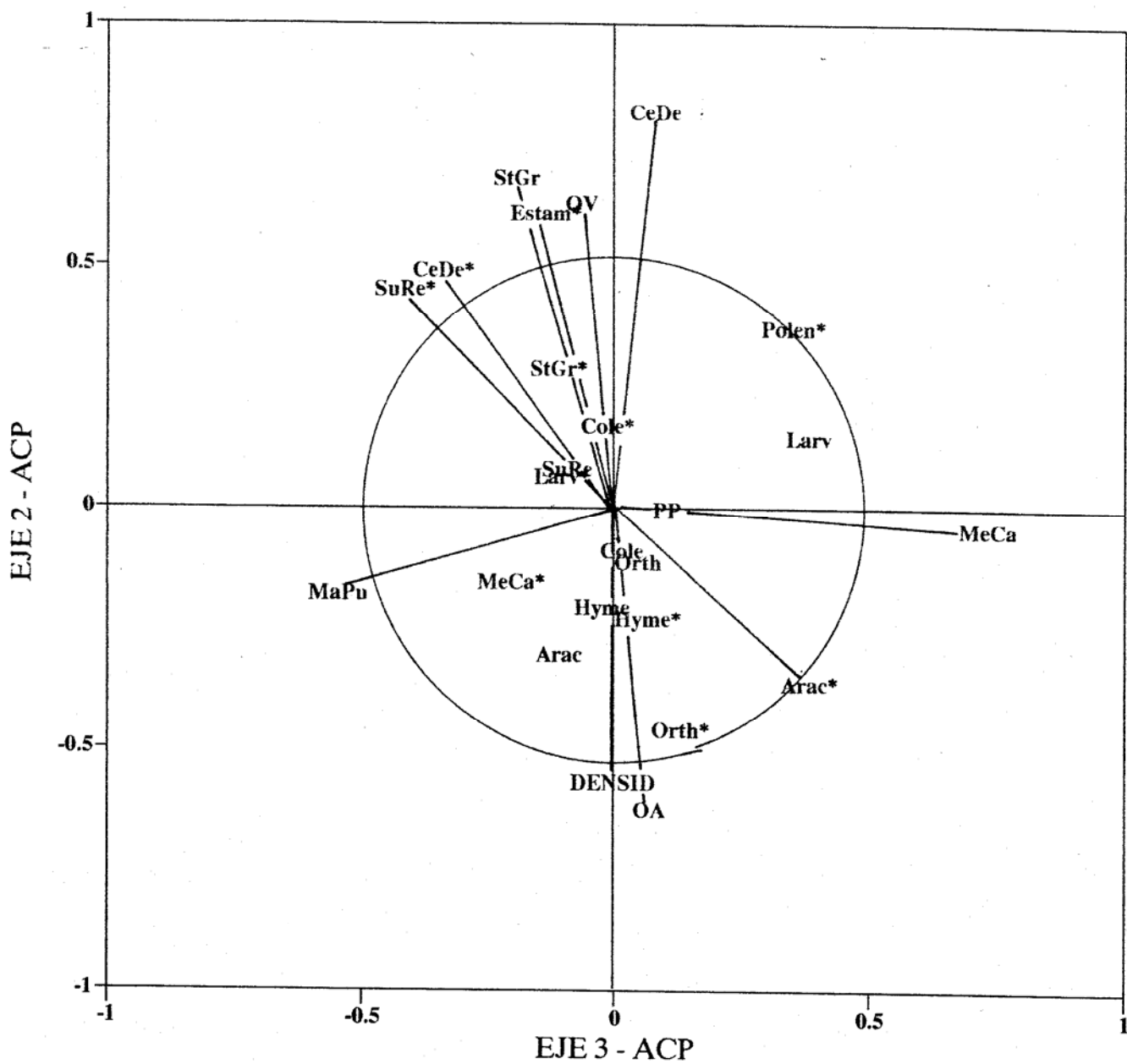


Tabla V.3. Estimacion del Indice de Preferencia Relativa (IPR) de los diferentes rubros alimentarios a partir de sus índices de abundancia y consumo (IAR y ICR) donde $IPR = ICR / IAR$

Indices de Abundancia Relativa (IAR):										
Estacion	Mes	Orthop	Coleop	Hymeno	Aracni	Larvas	StGr	CeDe	SuRe	MeCa
S2	Jul 94	16.6	44.0	11.6	23.2	0.4	75.0	0.0	0.0	0.0
	Ago	1.4	79.6	6.2	10.0	0.0	50.0	50.0	0.0	0.0
	Sep	9.7	76.3	6.7	1.8	4.8	50.0	100.0	50.0	50.0
H1	Oct	17.2	72.8	2.5	3.1	3.9	25.0	75.0	75.0	0.0
	Nov	0.4	89.0	1.3	5.7	3.0	25.0	50.0	100.0	0.0
	Dic	1.6	76.3	3.5	9.5	2.8	25.0	25.0	100.0	0.0
H2	Ene 95	1.0	70.0	14.9	3.9	6.2	0.0	0.0	25.0	25.0
	Feb	5.4	68.8	13.2	9.4	1.5	0.0	0.0	0.0	0.0
	Mar	6.2	65.2	18.2	5.8	1.7	0.0	0.0	0.0	0.0
S1	Abr	10.8	42.8	24.7	19.4	0.9	0.0	0.0	0.0	25.0
	May	13.3	47.8	28.6	8.3	0.6	50.0	0.0	0.0	100.0
	Jun	3.0	39.1	51.9	4.4	0.2	100.0	50.0	0.0	0.0
Indices de Consumo Relativo (ICR):										
S2	Jul 94	29.2	62.5	8.3	0.0	0.0	45.8	16.7	0.0	4.2
	Ago	23.1	76.9	26.9	0.0	0.0	15.4	15.4	0.0	7.7
	Sep	20.0	73.3	20.0	0.0	0.0	26.7	0.0	6.7	6.7
H1	Oct	38.1	61.9	19.0	0.0	0.0	47.6	14.3	0.0	0.0
	Nov	75.0	25.0	6.3	6.3	6.3	0.0	6.3	0.0	6.3
	Dic	43.5	52.2	8.7	0.0	0.0	30.4	8.7	21.7	4.3
H2	Ene 95	48.6	64.9	5.4	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Feb	48.1	55.6	11.1	3.7	0.0	0.0	0.0	0.0	3.7
	Mar	14.3	95.2	9.5	4.8	0.0	4.8	4.8	0.0	0.0
S1	Abr	53.3	60.0	6.7	3.3	0.0	6.7	3.3	3.3	3.3
	May	52.2	47.8	30.4	8.7	0.0	8.7	8.7	8.7	0.0
	Jun	20.0	80.0	13.3	0.0	0.0	40.0	13.3	13.3	0.0
Indice de Preferencia Relativa (IPR) = ICR / IAR										
S2	Jul 94	1.8	1.4	0.7	0.0	0.0	0.6	0.0	0.0	41.7
	Ago	15.9	1.0	4.4	0.0	0.0	0.3	0.3	0.0	76.9
	Sep	2.1	1.0	3.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.1	0.1
H1	Oct	2.2	0.9	7.5	0.0	0.0	1.9	0.2	0.0	0.0
	Nov	171.5	0.3	4.8	1.1	2.1	0.0	0.1	0.0	62.5
	Dic	27.5	0.7	2.5	0.0	0.0	1.2	0.3	0.2	43.5
H2	Ene 95	47.8	0.9	0.4	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Feb	8.9	0.8	0.8	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	37.0
	Mar	2.3	1.5	0.5	0.8	0.0	47.6	47.6	0.0	0.0
S1	Abr	5.0	1.4	0.3	0.2	0.0	66.7	33.3	33.3	0.1
	May	3.9	1.0	1.1	1.1	0.0	0.2	87.0	87.0	0.0
	Jun	6.6	2.0	0.3	0.0	0.0	0.4	0.3	133.3	0.0

Leyenda: según Fig. II.8

Finalmente, la **Tabla V.4** resume los valores de correlación que resultan del ACP entre la disponibilidad de alimentos (**IAR-I** e **IAR-F**) y las variaciones en el origen de la dieta, la condición reproductiva y algunas variables poblacionales de *M. xerophila*. En vista de que en este, así como en el ACP anterior, se tomó como matriz principal las estimaciones de los índices de abundancia, los resultados son similares: las correlaciones entre sus variables son débiles. Las **Figuras V.9.a,b** y **c** muestran la distribución de las variables consideradas con los ejes de ordenamiento.

V.4. Discusión y Conclusiones

Al comparar los resultados de la **Figura II.25** con los de la **Figura V.1.a** se observa que éstos sugieren una respuesta contingente por parte de la biomasa de invertebrados a los picos de precipitación; mientras que, la biomasa de *M. xerophila* alcanza su máximo solo luego de haber transcurrido entre 2 y 3 meses.

La respuesta de las especies vegetales a las precipitaciones en su oferta de frutos maduros fue variable y en especial en las cactáceas. *S. griceus* y *M. caesius*, por ejemplo, presentaron una mayor oferta durante la estación climática S1; mientras que para *C. deficiens* y *S. repandus*, esto ocurrió a finales de S2 y mediados de H1 respectivamente. La respuesta de *M. puniceifolia*

Absorción de la varianza por los ejes:			
Eje	Autovalor	% de la Varianza	% de la varianza acum.
1	3.803	38.025	38.025
2	1.687	16.867	54.892
3	1.347	13.475	68.367
4	1.198	11.979	80.345
5	0.936	9.363	89.709
6	0.483	4.830	94.538
7	0.253	2.534	97.073
8	0.162	1.625	98.698
9	0.130	1.300	99.998
10	0.000	0.002	100.000
Correlación Person-Kendall (r) con los ejes *:			
Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Orth	-0.409	0.088	-0.162
Cole	0.925	-0.058	0.02
Hyme	-0.737	-0.056	-0.147
Larv	0.736	0.031	-0.155
Arac	-0.588	-0.154	-0.232
StGr	-0.392	0.57	-0.605
CeDe	0.515	0.704	-0.272
SuRe	0.844	0.018	-0.165
MeCa	-0.258	0.417	0.554
MaPu	0.387	-0.42	-0.423
OA	0.194	-0.555	0.421
OV	-0.193	0.556	-0.421
DENSID	-0.069	-0.532	0.358
PP	0.48	0.03	0.084
NR	-0.096	-0.213	0.479
CC	-0.441	0.167	-0.398
LAC	0.537	0.051	-0.309
DES	0.464	0.166	0.175
AA	0.037	-0.192	0.112
AV	0.319	0.037	-0.133
TMS	0.609	0.172	0.143

* N = 12; r = 0,532; P<0,05

Donde:

Indices de Abundancia Relativa:

Orth = Orthopteros
 Cole = Coleopteros
 Hyme = Hymenopteros
 Larv = Larvas
 Arac = Aracnidos
 StGr = S. griceus
 CeDe = C. deficiens
 SuRe = S. repandus
 MeCa = M. caesius
 MaPu = M. puniceifolia

Indices de Consumo Relativo:

OA = dieta de origen animal
 OV = dieta de origen vegetal

Parámetros poblacionales de M. xerophila:

DENSID = densidad poblacional
 AA = actividad arborea
 AV = tamaño del área vital
 TMS = tasa mínima de supervivencia

Condición reproductiva en M. xerophila:

NR = no-reproductivo
 CC = con crías
 LAC = lactante
 DES = destetado

Parámetro ambiental:

PP = precipitaciones

Fig. V.9.a. ACP entre los IAR y las variables poblacionales de *M. xerophila*

(Leyenda: según Tabla V.4)

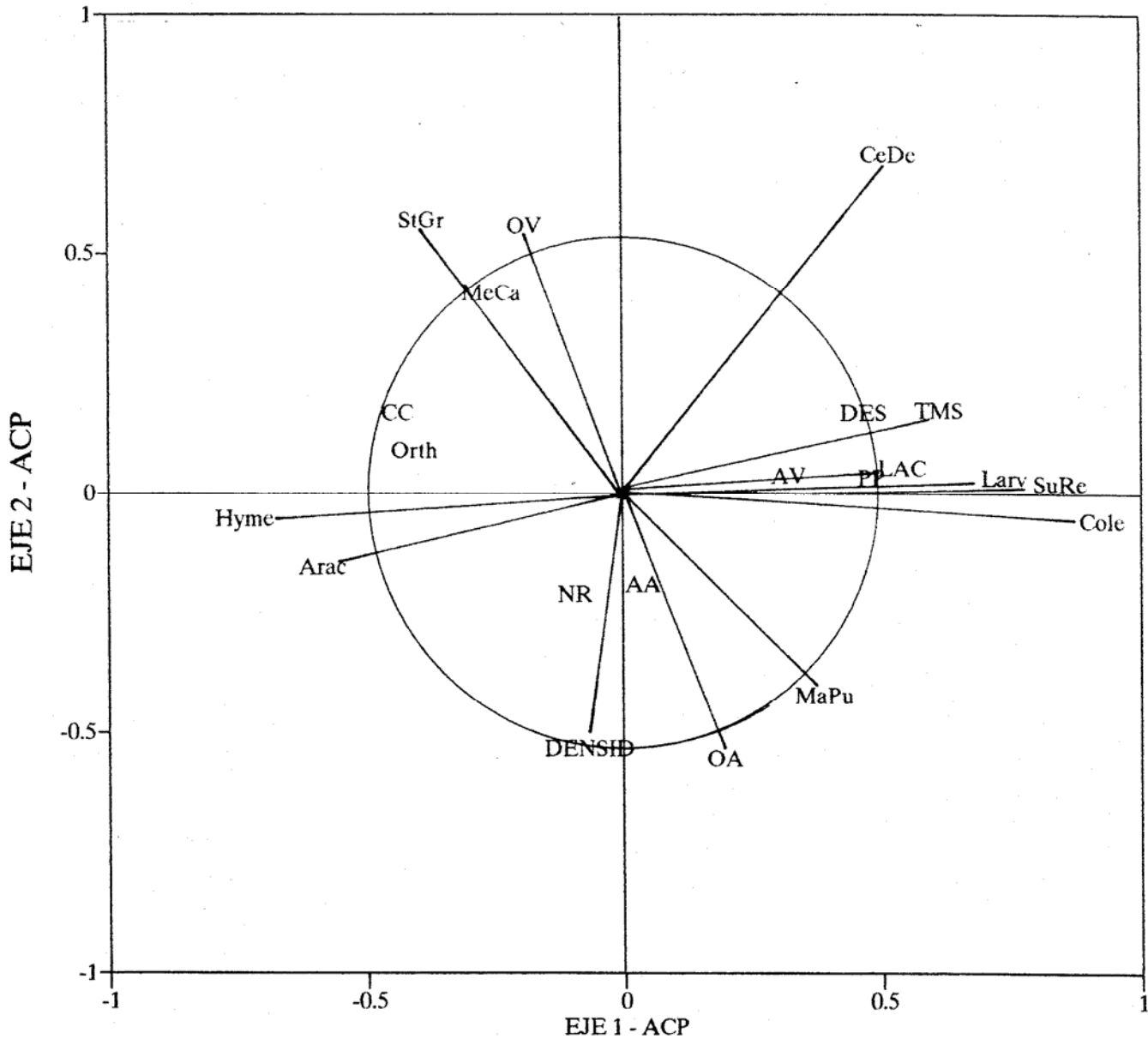
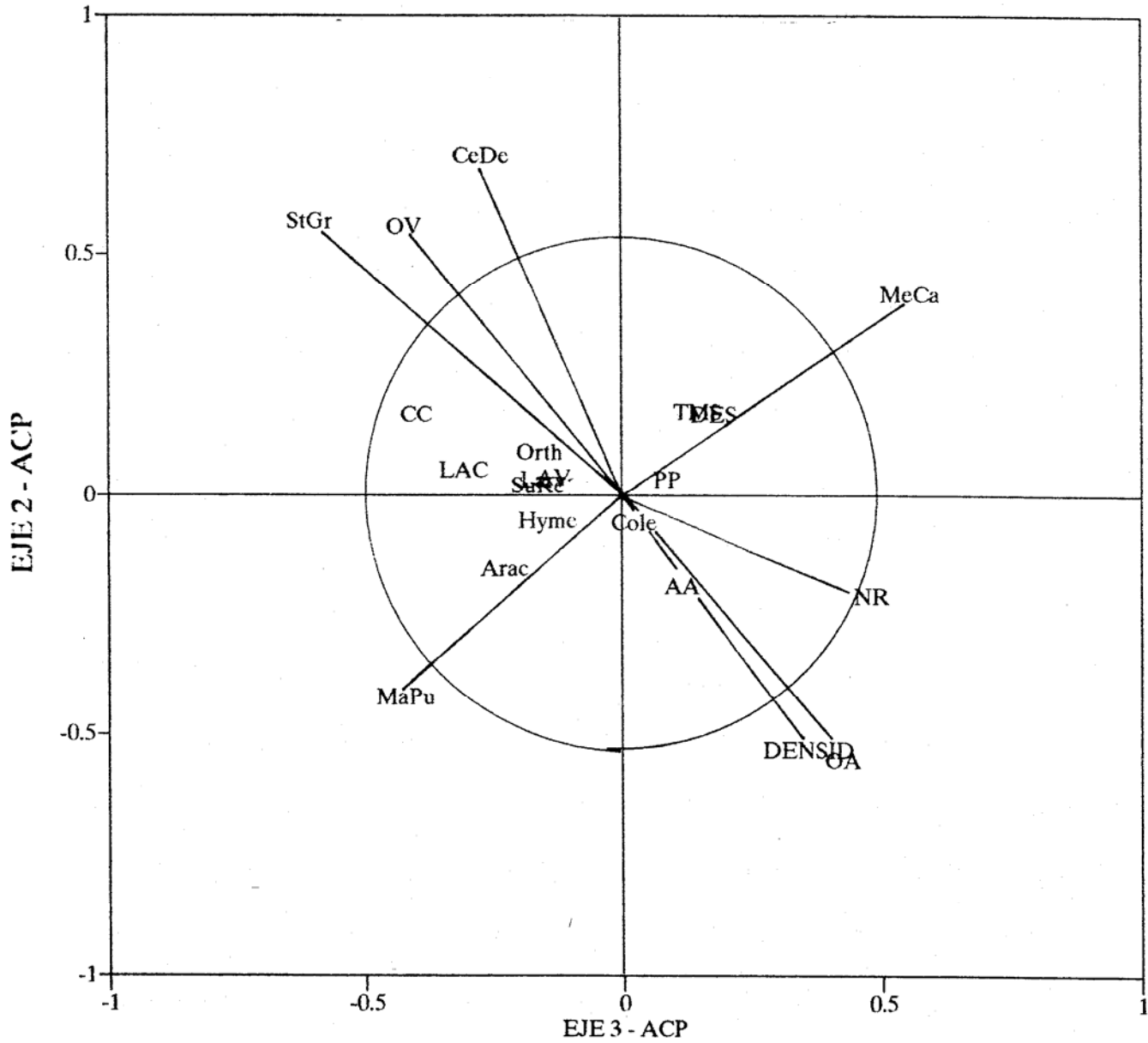


Fig. V.9.c. ACP entre los IAR y las variables poblacionales de M. xerophila

(Leyenda: según Tabla V.4)



(*Malphigiaceae*) mostró ser la más contingente: a los dos meses de haber ocurrido el pico de precipitaciones ésta presentó su mayor IAR-F. En la estación H2 y comienzos de S1 la oferta de frutos maduros por parte de cualquier especie vegetal estuvo en su punto más bajo.

De acuerdo a la Fig. V.7 la dieta de *M. xerophila* es predominantemente insectívora y en especial en las estaciones húmedas (H1 y H2). Esto coincide con las observaciones de Hunsaker (1977), Eisenberg (1981) y O'Connell (1983) quienes plantean que, si bien *M. robinsoni* es oportunista, el principal componente de la dieta lo conforman los invertebrados. El incremento de fracciones de origen animal en las heces durante las estaciones húmedas puede deberse a la capacidad de respuesta contingente de los invertebrados a través de un incremento de su biomasa lo que equivale a una mayor oferta la cual es aprovechada por *M. xerophila*.

En la Figura V.1.b se pudo observar que el principal aporte en la biomasa total de invertebrados era por parte de los Coleopteros. Llama la atención que, en los ejes 1 y 2 del ACP entre los IAR y ICR (Fig. V.8.a), la correlación entre la disponibilidad de estos invertebrados (CoLe) y la dieta de origen animal (OA) sea débil. En este mismo ACP (ejes 1 y 2), aunque sin significación estadística ($P > 0,05$), se observa que las fracciones de Orthopteros en las heces (Orthop*) tienden a estar relacionadas a la dieta de origen animal (OA). Al consultar los resultados de las estimaciones del Índice Relativo de Preferencia (IRP) de Reichman (1975) donde, para los Orthopteros, éste fue significativamente mayor ($P < 0,05$) a cualquiera de los otros grupos de invertebrados (Coleopteros incluidos), se confirman las sospechas de que pudiera estar ocurriendo una selección sobre los Orthopteros independientemente de las variaciones

estacionales en su IAR (ver Fig. V.8.a). El porcentaje de muestras de heces contentivas de fracciones de Orthopteros solo fue inferior al de Coleopteros a mediados de la estación húmeda H1 (Tabla V.1), momento en el cual sus ofertas alcanzaban un mínimo y un máximo respectivamente (Fig. V.1.b). En algunas especies de Coleopteros se observó la facultad de expeler gases irritantes ante una perturbación, mecanismo anti-predador éste que pudiera ser efectivo en disuadir a las *Marmosas* en seleccionarlos como parte de sus dietas. De acuerdo al IPR (Tabla V.3), el consumo de Aracnidos y de Larvas es accidental. Por otro lado, y para cerrar la discusión sobre las variaciones en la dieta de origen animal por parte de *M. xerophila*, es importante resaltar el elevado número de muestras de heces (12,7%) que presentaron fracciones de Hymenopteros (ver Tabla V.1). Su presencia fue variable, pero mas notoria en las estaciones secas S1 y S2. El cebo colocado en las trampas para la captura de *Marmosas* tuvo una gran demanda por parte de los Hymenopteros, lo que pudo haber magnificado el consumo indirecto normal de hormigas. Pero, en las heces colectadas de aquellos individuos capturados manualmente¹¹, es decir sin consumo previo de cebo, también se detectó un alto contenido de hormigas. Luego de las fracciones de Coleopteros y de Orthopteros, las de Hymenopteros aparecen con mayor frecuencia en las heces de *M. xerophila*, por lo que el consumo de estos invertebrados debe ser un evento frecuente en condiciones naturales. En la Tabla V.3 se observa que, finalizando la estación seca S2 y durante la húmeda H1, hay una selección por este rubro alimentario.

¹¹ Incluye aquellos individuos capturados en sus madrigueras luego de su localización con la ayuda de radioisótopos (n=10; método MLR).

En lo que respecta a la dieta de origen vegetal (OA) se observa una correlación fuerte ($P < 0,05$) entre ésta y la disponibilidad de frutos de *S. griceus* (StGr) a pesar de que la correlación entre la presencia de semillas de los frutos de esta especie vegetal (StGr*) y OA no es significativa ($P > 0,05$) (ejes 1 y 2 de la Fig. V.8.a). Para las otras especies de Cactaceas, las correlaciones entre OA y la abundancia de sus frutos varían entre débiles (para *C. deficiens*, CeDe) y negativas (para *S. repandus*, SuRe) ($P < 0,05$; ejes 1 y 2 de la Fig. V.8.a). La preferencia de *S. griceus* sobre las otras Cactaceas (ver Tabla V.3) puede deberse a que la densidad de esta especie es notablemente superior (ver Apéndice A); esto aunado al hecho de que los picos de fructificación en *S. repandus* y *C. deficiens* coincidieron con los de los invertebrados (ver Figs. V.1.a y V.6) donde, como se había discutido anteriormente, *M. xerophila* preferirá el consumo de invertebrados ante una oferta equivalente de frutos. En lo que respecta a *M. caesius*, su correlación con OA tiende a 0. Esto pudiera deberse a que su fruto es pequeño, esto si se compara al de las otras Cactaceas; y de acuerdo a las observaciones de este estudio, la fructificación ocurre durante el día donde sufre de una gran demanda por parte de las aves, mermando significativamente la oferta de sus frutos durante el periodo de actividad nocturno de *Marmosa*.

Soriano et al. (1991) en su trabajo sobre los hábitos alimentarios de *Glossophaga longinostris* en una zona semiárida de Los Andes venezolanos resalta la importancia de este quiróptero como dispersor de semillas de Cactaceas. Es interesante, por lo tanto, realizar pruebas de germinación sobre las semillas de las diferentes especies consumidas por *M. xerophila* en

orden de conocer los efectos que tienen el consumo de los frutos sobre la dispersión de sus semillas.

Otro resultado digno de mencionar en la discusión de la dieta de origen vegetal es el alto porcentaje de muestras de heces que presentaron fracciones de estambres y polen. El ACP muestra una fuerte correlación positiva entre estas fracciones y la oferta de frutos por parte de *S. griceus* y *C. deficiens* (Figs. V.8.a y c), lo que hace pensar que los estambres y el polen pertenecen a las flores de estas suculentas. En el **Apéndice B** se observa que la floración en estas Cactaceas se extiende por el tiempo que dura la fructificación y son las únicas especies vegetales que ofertan sus flores durante el lapso en que las fracciones de estambres y polen en las heces son mas frecuentes. El consumo de flores de Cactaceas bien puede ser accidental, ocurriendo éste cuando una *Marmosa* captura y devora un insecto que se halle posado sobre una flor. Pero, existe también la posibilidad de que su consumo sea intencional, bien por un acto de nectarivoría o el consumo de la flor *per se*. Gridel (1988), Julien-Lafferrière y Atramentowicz (1990), Steiner (1981) y Janson *et al.* (1981) en sus trabajos sobre los hábitos alimentarios de los didélfidos en las Selvas Húmedas Tropicales han confirmado la nectarivoría, la polinivoría y el consumo directo de flores de diversas especies vegetales arborescentes por parte de algunos miembros de esta Familia.

En el ACP entre los índices de abundancia y consumo (Figs. V.8.a,b y c) se pudo observar que existe una correlación positiva fuerte y significativa ($P < 0,05$) entre la densidad poblacional de *M. xerophila* y la dieta de origen animal. Esta situación se repite en el ACP que se realizó entre

los índices de abundancia y los diferentes parámetros poblacionales en *Marmosa* (Figs. V.9.a,b y c). Retomando los resultados que se obtuvieron en el capítulo II de este trabajo (ver Figs. II.24.a, II.13.b y II.18.b), se observa que la densidad poblacional alcanza un máximo cuando la condición reproductiva de los individuos es no-reproductiva (NR) y que ocurre en las estaciones húmedas (H1 y H2). En la Figuras V.9.a y b también se observa que para los ejes de ordenamiento 1-2 y 1-3 la condición reproductiva "Lactante" (LAC) esta correlacionada de forma positiva ($P < 0,05$) con las ofertas de Coleopteros y las larvas así como los frutos de *C. deficiens* y *S. repandus*. Barnes y Wolf (1971) consideran que, aparte de las frutas, es indispensable incorporar alimentos de origen animal (invertebrados) a la dieta de los individuos de *M. robinsoni* que se mantiene en cautiverio, no solo para que los individuos se mantengan saludables sino para estimular el inicio de la actividad reproductiva en las hembras. Los animales cautivos que son alimentados con una dieta exclusiva de frutas mueren prontamente (Hunsaker, 1977). Para concluir la discusión sobre los resultados del ACP entre la oferta de alimentos y los parámetros poblacionales se considerarán aquellos que conciernen a la Tasa Mínima de Supervivencia (TMS). La TMS mostró una correlación positiva ($P < 0,05$) entre la oferta de Coleopteros y de larvas (ejes 1-2 y 1-3). En la Fig. II.26 se observa que la TMS es especialmente alta a comienzos de la estación húmeda H1 y es cuando ocurre un repunte en la biomasa total de invertebrados. Las precipitaciones atípicas acontecidas en el mes de Marzo 95 causaron un segundo repunte en esta biomasa, con repercusiones positivas e inmediatas en la TMS. Si bien estos repuntes en la TMS de *M. xerophila* son producto de la capacidad de respuesta contingente ante precipitaciones mayores por parte de los invertebrados (los Coleopteros entre ellos), los picos en las ofertas de frutos por parte *S. repandus*, *C. deficiens* y *M. caesius*, y que están

sincronizados para ocurrir en las estaciones húmedas, deben de igual forma favorecer un incremento en la TMS (ver las correlaciones entre estas variables en las Figs. V.9.a y b).

En líneas generales, tanto en el ACP entre los índices de oferta y consumo de rubros alimentarios, así como en el ACP entre los índices de oferta y los parámetros poblacionales, se observa poca significación estadística en las correlaciones entre sus variables. Los estudios de dieta deben incluir, no sólo determinaciones cualitativas de los diferentes rubros alimentarios; sino también, determinaciones cuantitativas de los mismos, y la correspondiente valoración de su oferta o disponibilidad en el ambiente, para así poder establecer sus preferencias alimentarias (Daniel Cabello, comunicación personal). Es probable, entonces, que la poca significación estadística de los resultados se deba a la necesidad de cuantificar los índices de oferta y consumo tanto para invertebrados como para frutos. Una aproximación a la cuantificación de la oferta de invertebrados se puede obtener aumentando el tamaño, el número y el tipo de trampas que se han de utilizar. Las dos primeras medidas aumentarían la biomasa de invertebrados capturados reduciendo el error en los cálculos de los índices. La implementación de nuevos tipos de trampas distribuidas en los diferentes estratos de la vegetación permitiría la cuantificación de la biomasa de especies e incluso Ordenes de insectos cuya captura no es posible con las trampas "Pit-Fall" con las que solo se pueden lograr capturas de invertebrados que habiten en el sotobosque. Si bien los IAR-F's resultaron del conteo directo de sus frutos (como es el caso de las suculentas), éste debe ajustarse a la densidad de los individuos de la especie en cuestión: un IAR de 4 para *C. deficiens* con una densidad de 22 indiv./ha no tiene el mismo potencial de oferta que un IAR de 4 para *S. griceus* con 2.898 indiv./ha. En lo que respecta a los índices de consumo, el análisis de

heces debe incluir la cuantificación de las diferentes fracciones que se identifiquen en las muestras. Los rubros alimentarios que son consumidos en pequeñas cantidades y que están presentes en todas las muestras arrojan valores de ICR e IRP similares a aquellos rubros que son consumidos en cantidades mayores (Kunz y Whitaker, 1983). De igual forma, es necesario lograr identificar estructuras diferentes a las semillas para la confirmación del consumo de los frutos de una determinada especie vegetal por parte de *M. xerophila*.

Si bien este trabajo solo se pudo señalar las tendencias que siguen algunas variables poblacionales con respecto a las ambientales, así como conocer algo de la historia natural de una especie de micromamífero hasta ahora poco conocida, es importante incluir en trabajos posteriores las modificaciones sugeridas tanto en éste, como en el resto de los capítulos de este estudio. Tomando en cuenta de que algunas de las variables poblacionales y ambientales que se midieron durante este estudio respondían a otras que habían ocurrido con anterioridad (como es el caso del pico reproductivo de *Marmosa* y la fructificación de algunas cactáceas observados en la estación S2), una de las modificaciones más importantes es la extensión del tiempo en el seguimiento de las variables donde estén incluidos dos ciclos de estaciones húmedas completos, por lo menos.

V.5 Bibliografía

- August, P.V. 1984.** Population ecology of small mammals in the Llanos of Venezuela. Special Publications of the Museum of Texas Tech. Univ.
- Barnes, R.D. 1968.** Small marsupials as experimental animals. *Lab. Anim. Care*, 18(2):251-257.
- Barnes, R.D. y H.G. Wolf. 1971.** The husbandry of *Marmosa mitis* as a laboratory animal. *Int. Zoo. Yb.*, 11:50-54.
- Eisenberg, J.F. y E. Maliniak. 1967.** Breeding the murine opossum *Marmosa* sp. in captivity. *Int. Zoo. Yb.*, 7:78-79.
- Eisenberg, J.F. (Ed.). 1981.** The Mammalian Radiations: An analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior. The University of Chicago Press, Chicago. 610pp.
- Gridel, R. 1988.** Visits of *Caluromys lanatus* (Didelphidae) to flowers of *Pseudobombax tomentosum* (Bombacaceae): a probable case of pollination by marsupials in Central Brazil. *Biotropica*, 20(4):344-347.
- Hunsaker, D. (Ed.). 1977.** Ecology of the New World Marsupials. En: The Biology of Marsupials. Cap. 3. Academic Press, New York. 537pp.
- Janson, C.H., J. Terborgh y L.H. Emmons. 1981.** Non-flying mammals as pollinating agents in the Amazonian forest. *Biotropica*, 13:1-6.
- Jones, E.N. 1990.** Effects of forage availability on Home Range and population density of *Microtus pennsylvanicus*. *J. Mammal.*, 71(3):382-389.
- Julien-Laferrierre, D. y M. Atramentowicz. 1990.** Feeding and reproduction of three didelphid marsupials in two Neotropical forests (French Guiana). *Biotropica*, 22(4):404-415.
- Kunz, T.H. y Whitaker, J.O. 1983.** An evaluation of fecal analysis for determining food habits of insectivorous bats. *Can. J. Zool.*, 61:1317-1321.
- Mac Arthur, R.H. y E.R. Pianka. 1966.** On optimal use of patchy environment. *Am. Nat.*, 100:603-609.

- Medellin, R.A. 1991.** Ecomorfología del cráneo de cinco didélfidos: tendencias, divergencias e implicaciones. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Auton. México, Ser. Zool.*, 62(2):269-286.
- O'Connell, M.A. 1983.** *Marmosa robinsoni*. *Mammalian Species*, 203:1-6.
- O'Connell, M.A. 1989.** Population dynamics of neotropical small mammals in seasonal habitats. *J. Mammal.*, 70(3):532-548.
- Petrides, G.A. 1975.** Principal foods versus preferred foods and their relations to stocking rate and range condition. *Biol. Conserv.*, 7:161-169.
- Reichman, O.J. 1975.** Relation of desert rodent diets to available resources. *J. Mammal.*, 65:731-751.
- Soriano, P., M. Sosa y O. Rossell. 1991.** Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) en una zona árida de Los Andes venezolanos. *Rev. Biol. Trop.*, 39(2):263-268.
- Steiner, K.E. 1981.** Nectarivory and potential pollination by a neotropical marsupial. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 68:505-513.

CONCLUSIONES GENERALES

Conclusiones Generales

Los resultados de este trabajo confirman que *M. xerophila* muestra una sincronización de los diferentes parámetros que rigen su dinámica poblacional con las variaciones que ocurren en el ambiente. Esta sincronización o estacionalidad se ajusta, en mayor o menor grado, a las observadas en *M. robinsoni* para otros ecosistemas.

La densidad poblacional de *M. xerophila* alcanza un máximo a mediados de la estación húmeda; mientras que el mínimo, ocurre a finales de la estación seca. Para la Selva Húmeda y Los Llanos, los niveles mas altos en la densidad poblacional de *M. robinsoni* son alcanzados a finales de la estación húmeda y a lo largo de la estación seca. Se observa entonces que, en líneas generales, la dinámica de la densidad poblacional de *M. xerophila* sigue el mismo patrón de *M. robinsoni* en otros ecosistemas. La densidad poblacional de *M. xerophila* mostró ser, en todo momento, superior a la observada para *M. robinsoni* en otros ecosistemas. En el ecosistema semiárido la densidad poblacional esta correlacionada significativamente con los alimentos de origen animal. La ausencia observada de micromamíferos no-voladores que compitan por los alimentos y otros recursos, puede haber favorecido los altos niveles alcanzados en la densidad poblacional de *M. xerophila* en relación con las observaciones para *M. robinsoni* en otros ecosistemas, donde la presencia de un gran número de competidores está confirmada. Para esto, se requieren estudios que midan simultáneamente, la dinámica poblacional de *M. robinsoni* con la de algunos de sus competidores y relacionarla con las variaciones en la disponibilidad de

alimentos, en orden de determinar hasta que punto, la competencia representa un factor limitante en la densidad de *Marmosa* en otros ecosistemas. De igual forma, se requieren estudios que midan la competencia que pudiera estar ocurriendo en el ecosistema semiárido entre *M. xerophila* y competidores que no pudieron ser detectados por los métodos empleados en este estudio (quirópteros, por ejemplo) en orden de lograr una mejor estimación de la disponibilidad real de los alimentos y sus efectos sobre la densidad poblacional.

La relación sexual de la población de *M. xerophila* se mantuvo en 1:1 por la duración del estudio, situación que se repite para *M. robinsoni* en el ecosistema del Llano. Los individuos adultos se encuentran presentes principalmente en la estación seca; mientras que, los juveniles dominan la escena en la estación húmeda.

Al igual que para *M. robinsoni* en otros ecosistemas, la evolución etaria de *M. xerophila* en un ecosistema semiárido responde a la estacionalidad de la reproducción. La presencia de hembras con crías o lactantes es mayor a finales de la estación seca y disminuye progresivamente hasta desaparecer a finales de la estación húmeda. La presencia de actividad reproductiva en la estación húmeda responde a segundos y terceros partos por parte de algunas hembras.

La productividad anual de las hembras de *M. xerophila* oscila entre los valores que se obtienen para *M. robinsoni* en otros ecosistemas. Este es superior al de la Selva Húmeda pero inferior a la de Los Llanos. La variabilidad y predictibilidad de las estaciones, así como la presencia de competidores, de los ecosistemas en cuestión, deben actuar como reguladores de la

productividad. La poca variabilidad climática que se observa en las Selvas Húmedas no exige de la productividad valores elevados. Mientras que, la alta variabilidad climática característica de Los Llanos, y que es compartida por el ecosistema semiárido, requiere de una producción anual de crías superior al de otros ecosistemas tomando en cuenta la existencia de numerosos competidores en el ecosistema del Llano.

Las hembras de *M. xerophila* alcanzan la madurez sexual a partir del noveno mes de vida; mientras que para Los Llanos, las hembras de *M. robinsoni* alcanzan la madurez sexual a los seis meses de edad. Esto puede ser interpretado como producto de una influencia particularmente favorable por parte de una prolongada estación húmeda, característica ésta de Los Llanos venezolanos, durante el desarrollo de los juveniles.

En líneas generales, la tasa de sobrevivencia es mas elevada para *M. xerophila* en un ecosistema semiárido que para *M. robinsoni* en un ecosistema del Llano venezolano, producto de una elevada mortalidad juvenil. Los efectos de la competencia sobre la disponibilidad de alimentos debe jugar un papel decisivo en esta situación. En *M. xerophila*, los individuos que se incorporan como juveniles a la población en la estación húmeda disfrutan de una mayor tasa de sobrevivencia, momento en el cual, ocurre una correlación positiva y significativa entre esta variable y la disponibilidad de alimentos, y en especial, los de origen animal. La tasa de sobrevivencia sobre estos juveniles es elevada hasta que alcanzan la edad reproductiva donde desaparecen abruptamente. Sin embargo, debe mencionarse que los resultados sobre la tasa de sobrevivencia juvenil para *M. xerophila* estimada en este estudio pudo haber sido favorecida por

las precipitaciones atípicas acontecidas en el mes de Marzo de 1995 y que causaron un repunte en la biomasa de invertebrados.

Las estimaciones que se tienen del tamaño del área vital de *M. robinsoni* en los ecosistemas de Selva Húmeda y de Los Llanos son de carácter generalista, y no reflejan las variaciones que pudieran ocurrir por los efectos de la clase de edad y la condición reproductiva a la que pertenecen los individuos sobre los cuales se realizaron las mediciones. Aún así, se puede concluir que, de una forma muy general, el tamaño del área vital de *M. xerophila* en un ecosistema semiárido es superior al de *M. robinsoni* en Los Llanos e inferior al de esta especie en Selva Húmeda. Estos resultados se pudieran interpretar como el producto de la homogeneidad de la vegetación presente en cada ecosistema. Sobre esto, el área de estudio mostró ser homogéneo por lo que no se manifestó, a través de las capturas, un criterio de selección o uso del microhábitat por parte de *M. xerophila*. Mientras que para Los Llanos, muchos individuos de *M. robinsoni* restringían su área vital a pequeñas formaciones arbóreas presentes en este ecosistema, limitando así su extensión.

La poca selectividad del microhábitat por parte de los individuos de una población de *M. xerophila* cuya distribución espacial es significativamente agregada ante un ambiente homogéneo como el que resulta de la resolución de este estudio y donde el número de capturas para los análisis no representó un factor limitante, hace pensar que el principal criterio de selección del microhábitat es la familiaridad que se tenga del mismo. Sobre esto, se evidenció que los desplazamientos de los individuos de esta especie son significativamente mas cortos y menos

variables que los que se han reportado para *M. robinsoni* en otros ecosistemas, y el área vital se conserva de forma mas o menos constante. De igual forma, se tienen evidencias de que la distribución de las crías, luego de que son destetadas, esta fuertemente relacionado al área vital materno. El elevado solapamiento que se determinó entre el área de una madre y el de sus crías, y entre los miembros de una misma cohorte, aunado al compartimiento de madrigueras por individuos cuyas áreas están solapadas o contiguas, en una zona donde aparentemente la disponibilidad de éstas no es un factor limitante, hacen pensar en una estrategia donde la familiaridad con el microhábitat aumenta las probabilidades de sobrevivencia.

Ya para concluir, y aún cuando este trabajo solo pretendía señalar las tendencias que siguen algunas de las variables poblacionales de *M. xerophila* con respecto a la dinámica ambiental, al igual que conocer algo de la historia natural de una especie hasta ahora poco estudiada, es importante comentar que los resultados de este estudio arrojan evidencias de una similitud en las estrategias que adoptan estas dos especies de *Marmosa* filogenéticamente parecidas que habitan en diferentes ecosistemas. Esta similitud muestra a su vez, una flexibilidad para sobre llevar las diferentes condiciones a las que están expuestas estas especies en cada ecosistema. Si bien son necesarios mas estudios para confirmarlo, esta flexibilidad puede ser la razón de que el Genero *Marmosa* no solo sea el mas numeroso entre los didélfidos, sino que representa a un grupo de micromamíferos cuyos miembros han logrado distribuirse exitosamente en los diferentes ecosistemas del Neotrópico.

APENDICES

APENDICE A

Densidad de las especies vegetales presentes en el área de estudio

Estimaciones de la densidad y el estrato al que pertenecen las especies vegetales presentes en el área de estudio.¹²

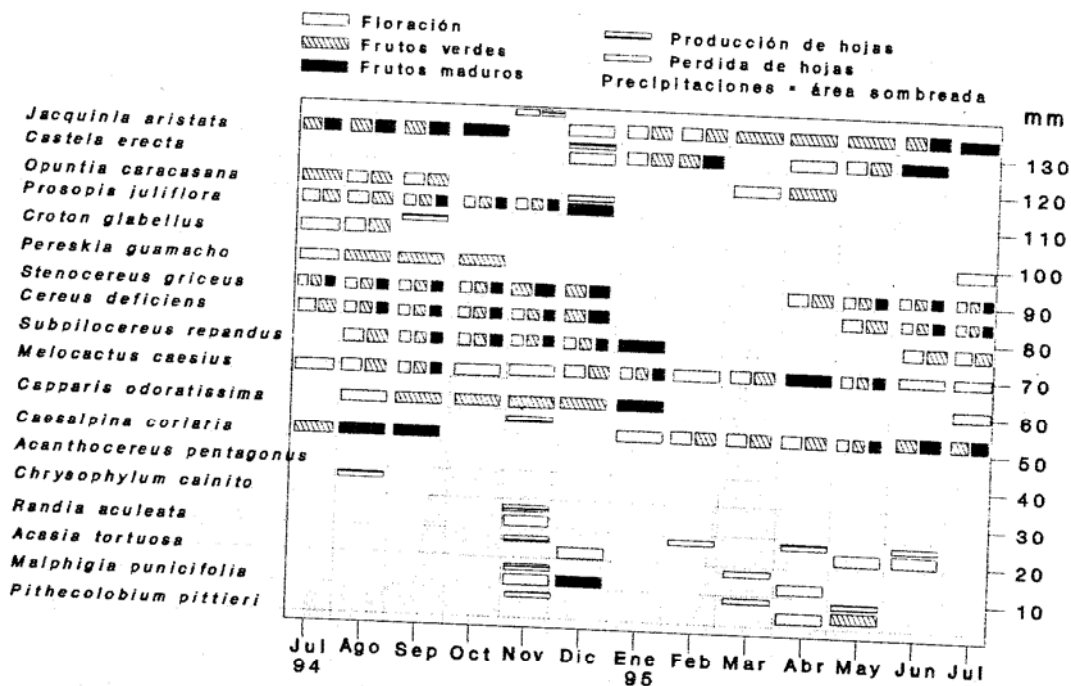
Especie	Familia	Nombre local	Indiv./ha	Estrato
<i>Acanthocereus pentagonus</i>	Cactaceae	Pitahaya	3433	B
<i>Opuntia caracasana</i>	Cactaceae	Tuna	3365	B
<i>Stenocereus griceus</i>	Cactaceae	Cardón Dato	2898	A*
<i>Castela erecta</i>	Simarubaceae	Urupaguaita	2839	B
<i>Jacquinia aristata</i>	Theophrastaceae	Trompito	1315	A
<i>Subpilocereus repandus</i>	Cactaceae	Cardón Blanco	730	A*
<i>Croton glabellus</i>	Euphorbiaceae	Quipito	520	A
<i>Prosopis juliflora</i>	Leguminosae	Cují	176	A
<i>Melocactus caesius</i>	Cactaceae	Buche	161	C
<i>Caesalpinia coriaria</i>	Leguminosae	Dividive	113	A
<i>Malphigia puniceifolia</i>	Malphigiaceae	Semeruco	63	A
<i>Randia aculeata</i>	Rubiaceae	Cruceto	44	A
<i>Capparis odoratissima</i>	Capparidaceae	Olivo	35	A
<i>Cereus deficiens</i>	Cactaceae	Lefaria	22	A*
<i>Pithecolobium pittieri</i>	Leguminosae	Laguari	15	A
<i>Pereskia guamacho</i>	Cactaceae	Supí	15	A
<i>Chrysophyllum cainito</i>	Sapotaceae	Caimito	4	A
<i>Acacia tortuosa</i>	Leguminosae	Uveda	2	A
<i>Machaonia ottonis</i>	Rubiaceae	Palito Blanco	2	A
<i>Lycium tweedianum</i>	Solanaceae	Chiguare	2	B
<i>Beureria cumanensis</i>	Boraginaceae	Guatacare	1	A

- A = presente en el estrato ARBOREO
 B = presente en el estrato ARBUSTIVO
 C = presente en el SOTOBOSQUE
 * = especie emergente

¹² La densidad se estimó por conteo directo de todos los individuos de las diferentes especies vegetales presentes en 90 estaciones de 50 m² cada una distribuidas al azar en un área de 2,25 ha.

APENDICE ***B***

Fenología de las especies vegetales presentes en el área de estudio



Fenología de la vegetación y su relación con las precipitaciones

APENDICE C

Lista de vertebrados presentes en el área de estudio de acuerdo a
varias fuentes

CLASE	ORDEN	SUB-ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	FUENTE		
Amphibia	Anura		Bufonidae	<i>Bufo marinus</i>	2-4		
				<i>Bufo granulatus</i>	4		
			Leptodactylidae	<i>Leptodactylus fragilis</i>	2		
				<i>Leptodactylus poecilochilus</i>	2		
				<i>Ceratophrys cornuta</i>	4		
			<i>Pleurodema brachyops</i>	4			
Reptilia	Squamata	Sauria	Gekkonidae	<i>Gonatodes vittatus</i>	2-4		
				<i>Gonatodes sp.</i>	2		
				<i>Leptodoble pharis montecanoensis</i>	4		
				<i>Phyllodactylus ventralis</i>	4		
				<i>Thecadactylus rapicaudus</i>	4		
			Iguanidae	<i>Iguana iguana</i>	1-2-4		
				<i>Anolis onca</i>	2-4		
				<i>Anolis auratus</i>	4		
				<i>Anolis sp.</i>	4		
			Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	1-2-4		
		<i>Ameiva bifrontata</i>		1-2-4			
		<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>		1-2-4			
		<i>Gymnophthalmus speciosus</i>		4			
		Scincidae	<i>Mabuia mabuia</i>	2-4			
		Serpentes			Viperidae	<i>Crotalus durissus</i>	1-2-4
					Elapidae	<i>Micrurus dissololeucus</i>	1-2-4
					Colubridae	<i>Leptodeira bakeri</i>	4
						<i>Leptodeira ahaetulla</i>	4
						<i>Masticophis lewisi</i>	4
						<i>Mastigodryas pleii</i>	2-4
						<i>Dimarchon sp.</i>	2
						<i>Oxybelis aeneus</i>	4
						<i>Phimophis guianensis</i>	4
<i>Pseudoboa nemurei</i>	4						
<i>Tautilla semicincta</i>	4						
Leptotyphlopidae	<i>Leptotyphlops goudotti</i>				4		
Anomalepididae	<i>Hemionophis flavoterminalis</i>				4		
	<i>Liotyphlops albirostris</i>	4					
Boidae	<i>Boa constrictor</i>	1-4					
	<i>Epicrates cenchria</i>	4					
Testudinea	Kinosternidae	<i>Kinosternon scorpioides</i>	1-2-4				
Aves	Falconiformes		Cathartidae	<i>Coragyps atratus</i>	1-2		
				<i>Cathartes burrovianus</i>	1-2		
			Accipitridae	<i>Buteo albicaudatus</i>	1-2		
				<i>Parabuteo unicinctus</i>	1-2		
			Falconidae	<i>Falco sparverius</i>	1-2		
				<i>Poliborus plancus</i>	1-2		
			Galliformes	Phasianidae	<i>Colinus cristatus</i>	1-2	
	Charadriiformes	Burhinidae	<i>Burhinus bistriatus</i>	1-2			
	Columbiformes		Columbidae	<i>Columba corensis</i>	1-2		
				<i>Columba cayennensis</i>	2		
				<i>Zenaidura macroura</i>	1-2		
				<i>Columbina passerina</i>	1-2		
				<i>Leptotila verreauxi</i>	1-2		

CLASE	ORDEN	SUB-ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	FUENTE
	Psittaciformes		Psittacidae	<i>Aratinga pertinax</i>	1-2
	Cuculiformes		Cuculidae	<i>Coccyzus americanus</i> <i>Crotophaga sulcirostris</i>	2 1-2
	Strigiformes		Strigidae	<i>Otus choliba</i> <i>Bubo virginianus</i>	2 1-2
	Caprimulgiformes		Caprimulgidae	<i>Chordeiles minor</i>	1-2
	Apodiformes		Trochilidae	<i>Chlorostilbon gibsoni</i> <i>Leucippus fallax</i> <i>Chlorostilbon mellisugus</i>	2 1-2 2
	Piciformes		Bucconidae	<i>Hypnelus ruficollis</i>	2
			Picidae	<i>Melanerpes rubricapillus</i>	1-2
	Passeriformes		Dendrocolaptidae	<i>Xiphorhynchus picus</i>	1-2
			Furnariidae	<i>Synallaxis albicollis</i> <i>Poecilurus candei</i>	2 2
			Formicariidae	<i>Sayornis canadensis</i> <i>Formicivora grisea</i>	2 2
			Tyrannidae	<i>Tyrannus melancholicus</i> <i>Tyrannus dominicensis</i> <i>Myiarchus tyrannulus</i> <i>Elaenia flavogaster</i> <i>Sublegatus modestus</i> <i>Camptostoma obsoletum</i>	1-2 2 1-2 1-2 2 2
			Mimidae	<i>Mimus gilvus</i>	1-2
			Turdidae	<i>Turdus leucomelas</i>	2
			Sylviidae	<i>Polioptila plumbea</i>	1-2
			Vireonidae	<i>Cyclophorus guianensis</i> <i>Vireo olivaceus</i>	2 2
			Icteridae	<i>Icterus icterus</i> <i>Icterus nigrogularis</i>	1-2 2
			Parulidae	<i>Coereba flaveola</i> <i>Dendroica striata</i>	1-2 2
			Thraupidae	<i>Euphonia sp.</i> <i>Thraupis glaucocolpa</i>	2 1-2
			Fringillidae	<i>Saltator coerulescens</i> <i>Saltator albicollis</i> <i>Cardinalis phoeniceus</i> <i>Tiaris bicolor</i> <i>Volatinia jacarina</i> <i>Coryphospingus pileatus</i>	2 2 1-2 1-2 2 2
Mammalia	Marsupialia	Polyprotodonta	Didelphidae	<i>Marmosa xerophila</i> <i>Marmosa robinsoni*</i>	1-3 2-3
	Chiroptera	Microchiroptera	Mormoopidae	<i>Pteronotus davyi</i> <i>Pteronotus parnellii</i> <i>Mormoops megalophylla</i>	2-3 2-3 3
			Glossophaginae	<i>Glossophaga longirostris</i> <i>Leptonicteris curasoae</i>	2-3 2-3
			Natalidae	<i>Natalus tumidirostris</i>	2-3
			Molossidae	<i>Molossus molossus</i>	2-3
	Lagomorpha		Leporidae	<i>Sylvilagus floridanus</i>	1-2-3
	Rodentia	Sciuromorpha	Heteromidae	<i>Heteromys anomalus</i>	2-3

CLASE	ORDEN	SUB-ORDEN	FAMILIA	ESPECIE	FUENTE
			Muridae	<i>Rhipidomys venezuelae</i>	2-3
				<i>Calomys hummelincki</i>	2-3
				<i>Rattus rattus</i>	2-3
				<i>Mus musculus</i>	2-3
	Carnivora	Fissipeda	Mustelidae	<i>Conepatus semistriatus</i>	1-2-3
			Canidae	<i>Cerdocyon thous</i>	1-2
			Felidae	<i>Felis pardalis</i>	1-2-3
				<i>Felis yagouaroundi</i>	1-2
	Artiodactyla	Ruminantia	Cervidae	<i>Mazama gouazoubira</i>	2

1 observado en este estudio

2 Bisbal, F.J. (1990). Acta Científica Venezolana, 41(3):177-176.

3 Handley, C.O. (1976). Brigham Young Univ. Sci. Bull. Biol. Ser., 20(5):1-91.

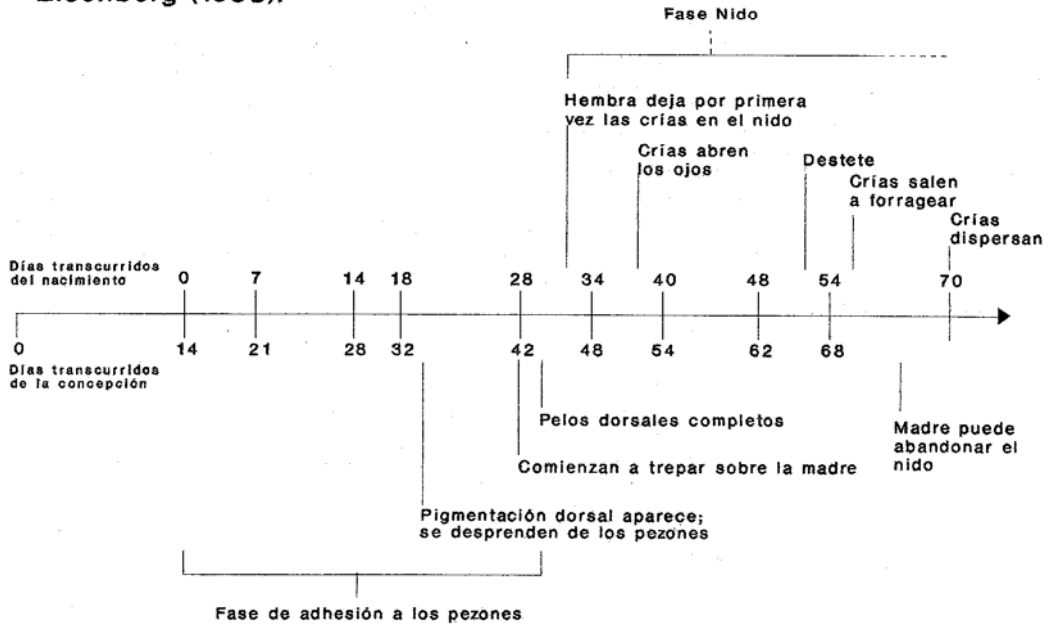
4 Abraham Mijares (CIEZA, UNEFM) comunicación personal

* solo capturado en el cerro Santa Ana y sus proximidades

APENDICE **D**

Evolución de una camada de *Marmosa xerophila*

Evolución de una camada de
Marmosa robinsoni según
Eisenberg (1983).



Evolución de una camada de
Marmosa xerophila según
los datos de este estudio
acumulados por los métodos
de CMR Y MLR.

Nota: los números en paréntesis denotan el número de camadas sobre las cuales se hicieron las observaciones.

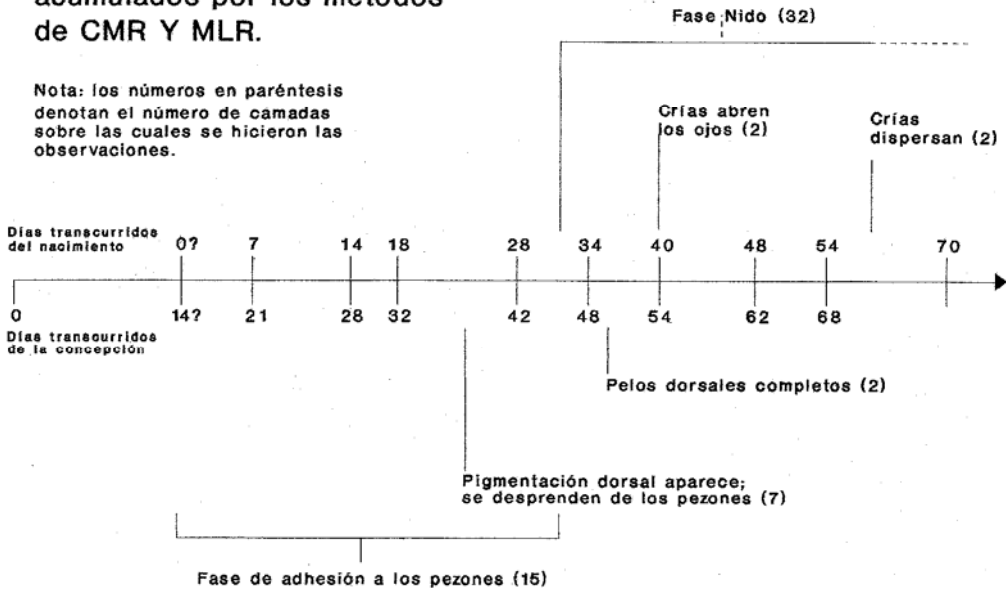




Figura 1



Figura 2



Figura 3



Figura 4



Figura 5



Figura 6

Las descripciones que se hacen a las fotografías y que se presentan a continuación se refieren a algunas de las observaciones que se lograron con los métodos de Captura-Marcado-Recaptura (CMR) y en especial, con el de Marcado-Localización con Radioisótopos (MLR):

Foto 1: Detalle de las crías de 7 días de edad. Permanecerán firmemente adheridas a los pezones por las próximas dos semanas.

Fotos 2 y 3: Detalle de las crías de 15 días de edad. Permanecen aún firmemente adheridas a los pezones. Pero están en capacidad, ante una remoción manual del pezón, de adherirse nuevamente a él. En varios casos, hembras que habían presentado un número de crías adheridas a sus pezones inferior al que presentaron el día anterior, fueron capturadas al día siguiente con el número inicial de crías. Aparentemente, éstas quedaron en el nido cuando la madre inició su período de actividad.

Foto 4: Cría de 40 días de edad. Su pelaje esta completamente formado y del color de un individuo adulto. Los ojos están abiertos y reaccionan a los estímulos visuales. Su desplazamiento, si bien torpe, denotan una acción de huida ante un agente perturbador, aunque no efectiva para lograr un escape.

Foto 5: Crías de 40 días de edad aferradas a la madre luego de que la madriguera donde se llevaba a cabo la Fase Nido fuera examinada. Aparentemente, esta situación no se presenta en condiciones naturales, esto ante el hecho de que no se lograron capturar hembras con crías en este estado de desarrollo. Los desplazamientos en esta hembra se vieron por demás entorpecidos.

Foto 6: Detalle de las crías (10) en una madriguera donde se lleva a cabo la Fase Nido en las cortezas secas de *L. griceus*. El aspecto exterior de esta madriguera se apreció en las Fotos IV.3,4 y 5 del cuarto capítulo. En la esquina inferior derecha se aprecia algo del acolchamiento que, presumiblemente, fue transportado por la madre y consistente en hojas de *J. caracasana* y *C. glabellus*. Las crías permanecerán en esta madriguera hasta haber cumplido los 60 días de edad.

APENDICE *E*

Ventajas y desventajas del marcado de animales con
radioisótopos

Son innumerables las contribuciones de los radioisótopos a los estudios de la ecología de pequeños mamíferos. La lista de bibliografía que se presenta al final de este Apéndice pretender ser solo una pequeña muestra. Entre las variables que interesan a los estudios en dinámica poblacional y que han sido medidas en forma efectiva por el método de marcado de individuos con fuentes radioactivas selladas están, entre otras: las relaciones presa-predador, las variaciones en el tamaño del área vital, las migraciones, el período de actividad y la selección del microhábitat.

Entre las ventajas citadas por diferentes autores para este método y que pudieron confirmarse a través de este estudio están:

- 1- el tamaño de las marcas puede ser realmente pequeño
- 2- las marcas no son detectadas por los individuos marcados o por sus predadores
- 3- el marcado es rápido e implica un mínimo de manipulación
- 4- luego del marcado, no son necesarias manipulaciones adicionales
- 5- la ausencia de interferencias humanas permite al animal desenvolverse con naturalidad
- 6- las condiciones meteorológicas no alteran la calidad de la señal en el instrumento de lectura
- 7- dependiendo de la vida media del radioisótopo, se puede utilizar una misma fuente sobre varios individuos sin que esto signifique el sacrificio de aquellos que habían sido previamente marcados
- 8- para la marca, existe una enorme oferta en radioisótopos; su selección dependerá de las variables que se deseen medir y la duración del estudio.

Sobre este último punto, la selección del I-131 para este estudio mostró ser la mas correcta. Una fuente sellada de este radioisótopo con una actividad de 2,7 mCi permitió el seguimiento de un individuo marcado por un lapso de mas de 20 días, tiempo por demás suficiente para la recolección de datos sobre las variables consideradas en este proyecto. La disponibilidad del I-131 en el mercado venezolano no representa un factor limitante. Este radioisótopo es de uso común en la medicina nuclear por lo que su oferta es permanente y a precios muy accesibles.

Entre las desventajas del método de Marcado-Localización con Radioisótopos se tienen:

- 1- La presencia de dos o mas fuentes de igual actividad hace difícil su distinción. Esto es importante si se desea hacer un estudio de varios individuos marcados cuyas áreas vitales pudieran solapar. La experiencia aportada en este estudio aunado a la disponibilidad de equipos de alta sensibilidad señalan que es posible distinguirlos con algo de entrenamiento. Otra forma de solventar esta desventaja es mediante el marcado de

individuos con fuentes de actividades diferentes. Para esto, se recomienda el uso de radioisótopos con una vida media algo superior a los 15 días, en orden de que la fuente de menor actividad no decaiga a un nivel que no permita su detección antes de que el seguimiento que se realiza con la fuente de mayor tamaño haya concluido.

- 2- Comparado con otros métodos radiotelemétricos, la detección de un individuo marcado con radioisótopos es de poco alcance. Si bien esto depende de la actividad de la fuente, la distancia máxima a la que se logró detectar la presencia de una fuente de 2,7 mCi en este trabajo fue de 8 m. Pero, tomando en cuenta que esta discusión es sobre las aplicaciones del método al estudio de pequeños mamíferos (no incluye a los quirópteros), el área vital es relativamente pequeño. En el caso de *M. xerophila*, el poco alcance de la señal no demostró ser un factor limitante.
- 3- Las radiaciones pueden afectar la fisiología del animal y por ende, su comportamiento.

Sobre esta última desventaja, es oportuno argumentar que los efectos de las radiaciones sobre los organismos han sido bien estudiadas desde los años 40 cuando la energía atómica demostró su enorme potencial bélico. El uso de los radioisótopos en los estudios de la ecología animal, así como en las otras ramas de la ciencia, debe ser responsable. El tamaño de la fuente debe adecuarse a la vida media de radioisótopo seleccionado así como al tamaño corporal de la especie que se estudia. Los trabajos de **Markham y Whicker (1970)**, **O'Farrell et al. (1973)**, **Iverson y Turner (1976)** y **Snyder et al. (1976)** versan sobre los efectos de las radiaciones en la supervivencia y el comportamiento de micromamíferos con pesos corporales similares a *M. xerophila*. Sus observaciones señalan que los efectos no aparecen sino hasta que los animales han sido expuestos a una dosis acumulada entre 600 y 700 Rads. Las gráficas que se presentan en este apéndice se refieren a la curva de decaimiento de I-131 ($t_{1/2} = 8,06d$) así como a la dosis acumulada en un cuerpo por una fuente de I-131 con una actividad inicial de 2,7mCi. Aquí se observa que, aún a los 80 días de exposición a las radiaciones, es decir 4 veces mas el tiempo requerido para el seguimiento de los individuos marcados en este estudio, la dosis acumulada fue de solo 356 Rads, o lo que equivale, a la mitad de la dosis requerida para que las radiaciones afecten a los individuos. De acuerdo a los resultados de **Mikesic y Drickamer (1992)** y **Barbour y Harvey (1968)** sobre los efectos del marcado de individuos con radiotransmisores, polvos fluorescentes y radioisótopos en el comportamiento de pequeños roedores, son estos últimos los menos lo afectan. La presencia de radiotransmisores sujetos en collares o polvos fluorescentes impregnados sobre la piel de estos micromamíferos incrementó significativamente su actividad.

Si bien el método de marcado con radioisótopos debe competir con los avances que se han logrado en la electrónica de los radiotransmisores, en especial a lo que se refiere a la disminución de sus tamaños, este método sigue ofreciendo, aún en sus diseños iniciales, un enorme potencial hasta ahora poco explotado en Venezuela; planteamiento que toma fuerzas al considerar que los avances electrónicos que se logren en los radiotransmisores, así como en cualquier otro método, implican un aumento de sus costos. Para el diseño de cualquier estudio que incluya el marcado de animales con radioisótopos se cuenta con la excelente asesoría del Servicio de Radiofísica Sanitaria (IVIC) en el sector público, y de Gamma Nuclear, S.A. en el sector privado.

BIBLIOGRAFIA RECOMENDADA

- Ambrose, H.W., III. 1969. A comparison of *Microtus pennsylvanicus* home ranges as determined by isotope and live trap methods. *Am. Midl. Nat.*, 81(2):535-555.
- Barbour, R.W. 1963. *Microtus*: A simple method of recording time spent in the nest. *Science*, 141:41.
- Barbour, R.W. y M.J. Harvey. 1968. The effect of radioactive tags on the activity of rodents. *Am. Nat.*, 79(2):519-522.
- Chang, M.C., D.W. Hunt y C. Turbyfill. 1964. High resistance of Mongolian Gerbils to irradiation. *Nature*, 203(4944):536-537.
- French, N.R., B.G. Maza y A.P. Aschwanden. 1967. Life spans of *Dipodomys* and *Perognathus* in the Mojave desert. *J. Mammal.*, 48(4):537-548.
- Frigerio, N.A. y W.J. Eisler, Jr. 1968. Low cost, automatic, nest and burrow monitor using radioactive tagging. *Ecology*, 49(4):788-791.
- Genoud, M. y P. Vogel. 1981. The activity of *Crocidura russula* (Insectivora, Soricidae) in the field and in captivity. *Z. Säugetierkunde*, 72:222-232.
- Gifford, C.E. y D.R. Griffin. 1960. Notes on homing and migratory behaviour of bats. *Ecology*, 41(2):378-381.
- Giles, R.H., Jr. 1963. Instrumentation in wildlife investigation: Radioisotopes. Chap. 1. En: *Wildlife*

Investigational Techniques. 2nd ed. Mosby, H.S. (Ed.). The Wildlife Society, Michigan, 419pp.

- Godfrey, G.K. 1954. Tracing field voles (*Microtus agrestis*) with a Geiger-Müller counter. *Ecology*, 35(1):5-10.
- Godfrey, G.K. 1954. Use of radioactive isotopes in small-mammal ecology. *Nature*, 174(4438):951-952.
- Godfrey, G.K. 1955. A field study of the activity of the mole (*Talpa europaea*). *Ecology*, 36(4):678-687.
- Graham, W.J. y H.W. Ambrose, III. 1967. A technique for continuously locating small mammals in field enclosures. *J. Mammal.*, 48(4):639-642.
- Griffin, D.R. 1952. Radiative tagging of animals under natural conditions. *Ecology*, 33(3):329-335.
- Harvey, M.J. 1976. Home range, movements, and diel activity of the Eastern Mole, *Scalopus aquaticus*. *Am. Midl. Nat.*, 95(2):436-445.
- Inglis, J.M., L.J. Post, C.W. Lahser y D.V. Gibson. 1968. A device for automatically detecting the presence of small animals carrying radioactive tags. *Ecology*, 49(2):361-363.
- Iverson, S.L. y B.N. Turner. 1976. Effects of acute irradiation on survival of captive and free-ranging Meadow Voles. En: *Radioecology and energy resources*. C.E. Cushing (Ed.). The Ecological Society of America. Spec. Pub. No.1.
- Jahoda, J.C. 1973. The effect of the lunar cycle on the activity pattern of *Onychomys leucogaster breviauritus*. *J. Mammal.*, 54(2):544-549.
- Kaye, S.V. 1960. Gold-198 wires used to study movements of small mammals. *Science*, 131:824.
- Kaye, S.V. 1961. Movements of harvest mice tagged with gold-198. *J. Mammal.*, 42(3):323-337.
- Madison, D.M. 1981. Time patterning of nest visitation by lactating Meadow Voles. *J. Mammal.*, 62(2):389-391.
- Markham, O.D. y F.W. Whicker. 1970. Radiation LD₅₀₍₃₀₎ of Pikas (*Ochotona princeps*) in the natural environment and in captivity. *Am. Midl. Nat.*, 84(1):248-252.
- Mikesic, D.G. y L.C. Drickamer. 1992. Effects of radiotransmitters and fluorescent powders on activity of

wild house mice (*Mus musculus*). J. Mammal., 73(3):663-667.

Miller, L.S. 1957. Tracing vole movements by radioactive excretory products. Ecology, 38(1):132-136.

O'Farrell, T.P., J.D. Hedlund, R.J. Olson y R.O. Gilbert. 1973. Radiation effects in free-ranging Pocket Mice, *Perognathus parvus*, during the breeding season. Science, 179:289-291.

Pendleton, R.C. 1956. Uses of marking animals in ecological studies: labeling animals with radioisotopes. Ecology, 37(4):686-689.

Peterle, T.J. 1987. Radioisotopos y su uso en investigaciones de la vida silvestre. Chap. 30. In: Manual de Técnicas de Gestion de Vida Silvestre. Spanish ed. T.R. Rodriguez (Ed.). W.W.F., Maryland, 703pp.

Sanderson, G.C. 1966. The study of mammal movement. J. Wildl. Mgt., 30(1):215-234.

Schaefer, V.H. 1982. Movements and diel activity of the coast mole *Scapanus orarius* True. Can. J. Zool., 60:480-482.

Snyder, D.P., C.A. Tryon y D.L. Graybill. 1976. Effects of gamma radiation on range parameters in the eastern chipmunk. En: Radioecology and Energy Resources. C.E. Cushing (Ed.) The Ecological Society of America. Spec. Publ. No. 1.

Wolff, J.O. y D.F. Holleman. 1978. Use of radioisotope labels to establish genetic relationships in free-ranging small mammals. J. Mammal., 59(4):859-860.

APENDICE *F*

Estimaciones del área vital de *Marmosa xerophila* por sesión de
trampeo

Representación de áreas vitales y puntos de captura por individuo para el mes de:

AGOSTO

HEMIERAS				MACHOS					
No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)	No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)
1	A1	CC	2	-	2	A1	R	3	2250
3	A2	LAC	2	-	11	A2	R	4	-
6	A2	LAC	5	13500	15	A1	R	2	-
12	A2	DES	2	-	18	A1	R	4	3380
14	A2	LAC	2	-	34	A2	R	1	-
15	A1	LAC	6	6750	36	A2	R	2	-
17	A2	CC	5	7880	45	A1	R	1	-
21	A1	LAC	2	-	46	A2	R	3	13500
25	A2	LAC	4	6750	47	-	NR	1	-
31	A2	LAC	1	-					
32	A2	LAC	4	9000					
33	A2	CC	3	-					
41	A2	CC	5	4500					
81	A2	LAC	5	3380					
435	A2	LAC	4	6750					

No. = número del individuo

CE = clase de edad

CR = condición reproductiva

cap = capturas acumuladas

AREA = basado en la unión de los puntos

mes = settembre de captura

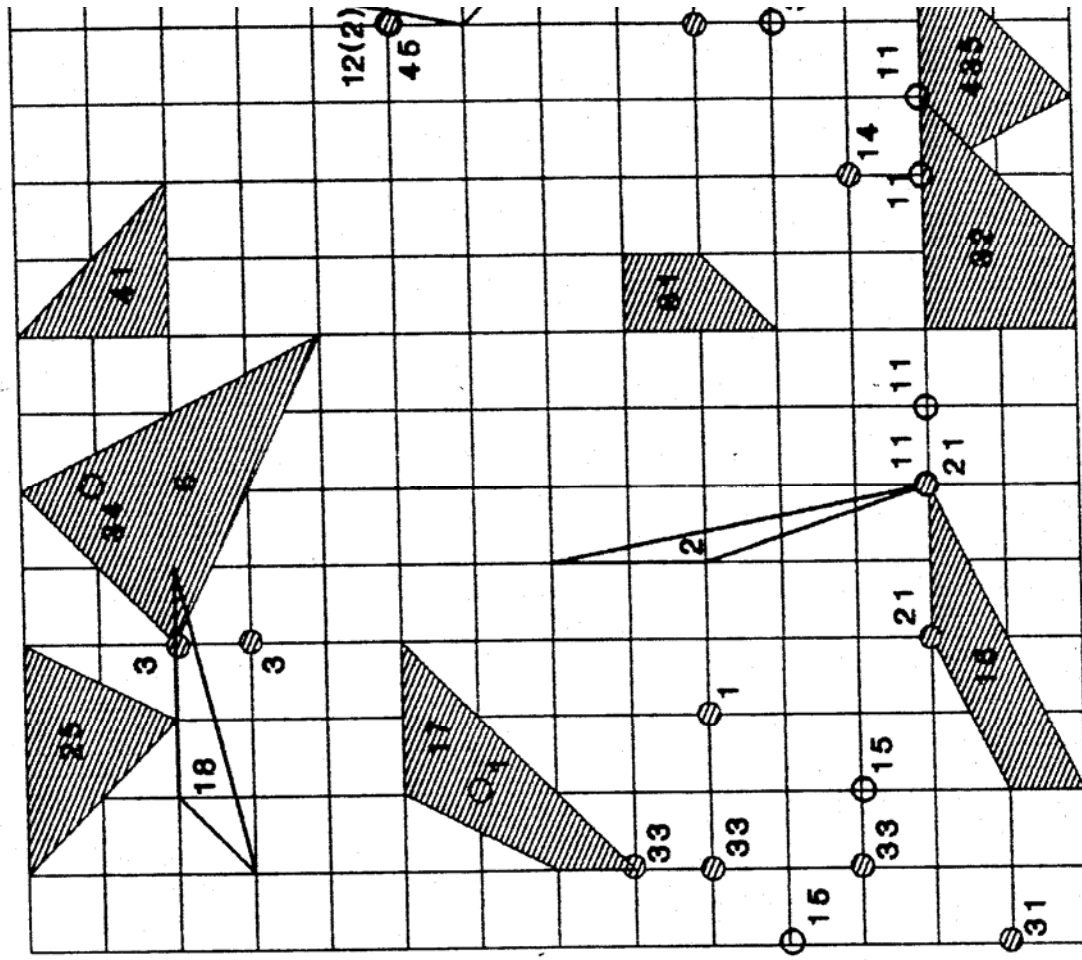
NR = no reproductivo

R = sexualmente maduro

CC = con crías

LAC = lactando

DES = destetado



HEMIERAS- zonas sombreadas
MACHOS- zonas huecas

Representación de áreas vitales y puntos de captura por individuo para el mes de:



HEMBRAS- zonas sombreadas
MACHOS- zonas huecas

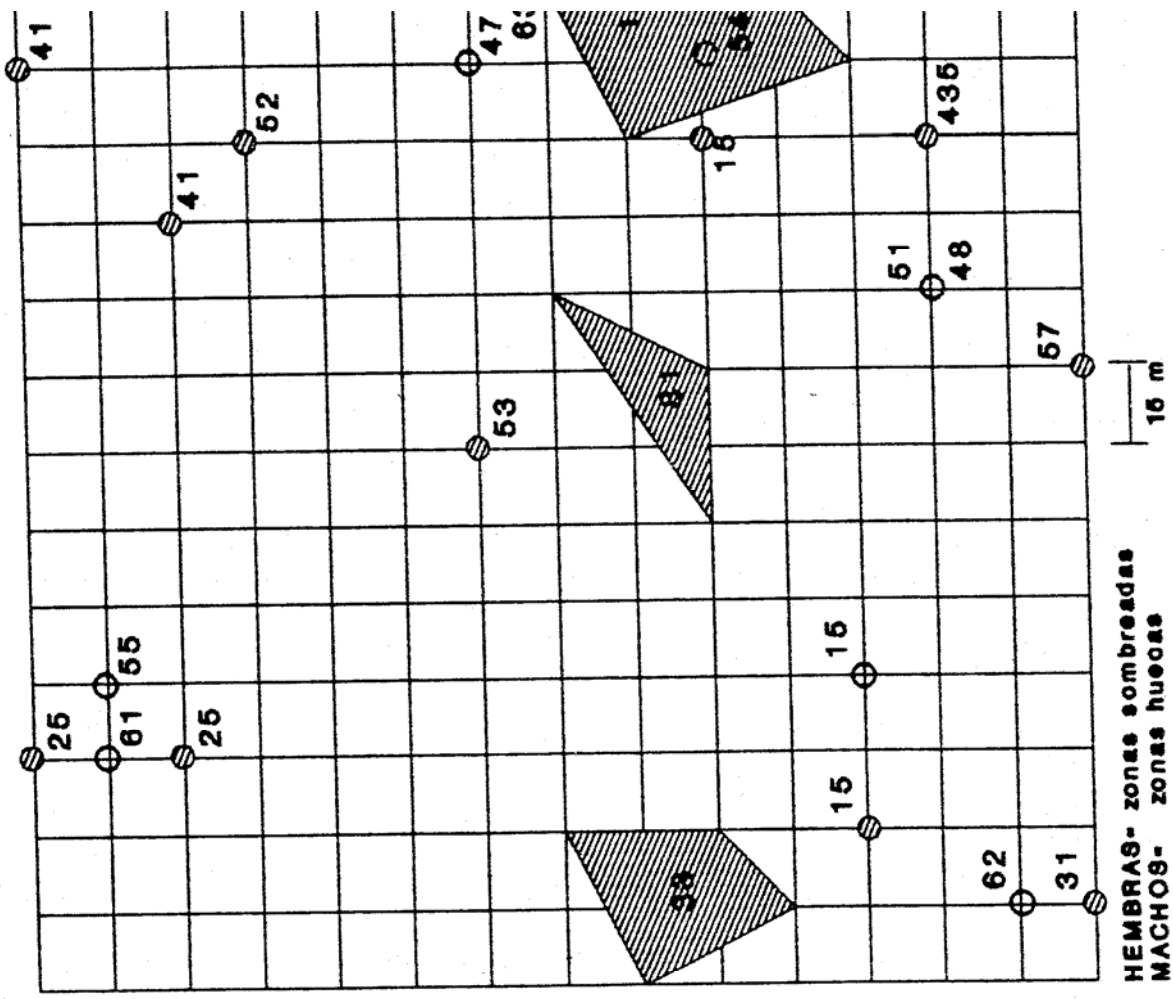
HEMBRAS				MACHOS					
No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)	No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)
1	A1	CC	2	.	2	A1	R	3	225.0
3	A2	LAC	2	.	11	A2	R	4	.
6	A2	LAC	5	1350.0	15	A1	R	2	.
12	A2	DES	2	.	18	A1	R	4	338.0
14	A2	LAC	2	.	34	A2	R	1	.
15	A1	LAC	6	675.0	36	A2	R	2	.
17	A2	CC	5	788.0	45	A1	R	1	.
21	A1	LAC	2	.	46	A2	R	3	1350.0
25	A2	LAC	4	675.0	47		NR	1	.
31	A2	LAC	1	.					
32	A2	LAC	4	900.0					
33	A2	CC	3	.					
41	A2	CC	5	450.0					
81	A2	LAC	5	338.0					
435	A2	LAC	4	675.0					

No.= número del individuo
CE= clase de edad
CR= condición reproductiva
cap= capturas acumuladas
AREA= basado en la unión de los puntos mas externos de captura

NR= no reproductivo
R= sexualmente maduro
CC= con crías
LAC= lactando
DES= destetado

Representación de áreas vitales y puntos de captura por individuo para el mes de:

HEMBRAS				MACHOS					
No.	CE	GR	pts	AREA(m ²)	No.	CE	GR	pts	AREA(m ²)
14	A2	DES	5	1463.0	15	A2	R	1	-
15	A2	DES	2	-	36	A2	R	1	-
25	A2	CC	2	-	47	J1	NR	2	-
31	A2	DES	1	-	48	A2	R	1	-
33	A2	CC	3	788.0	51	I	NR	1	-
41	A2	LAC	2	-	55	A2	R	1	-
52	I	NR	1	-	58	J1	NR	1	-
53	I	NR	1	-	61	J1	NR	1	-
54	I	NR	1	-	62	I	NR	1	-
56	I	NR	1	-	63	J1	NR	1	-
57	A2	CC	1	-					
81	A2	DES	4	450.0					
435	A2	LAC	2	-					



No. = número del individuo
 CE = clase de edad
 GR = condición reproductiva
 cap = capturas acumuladas
 AREA = basado en la unión de los puntos
 mai = externos de captura

NR = no reproductivo
 R = sexualmente maduro
 CC = con crías
 LAC = lactando
 DES = destetado

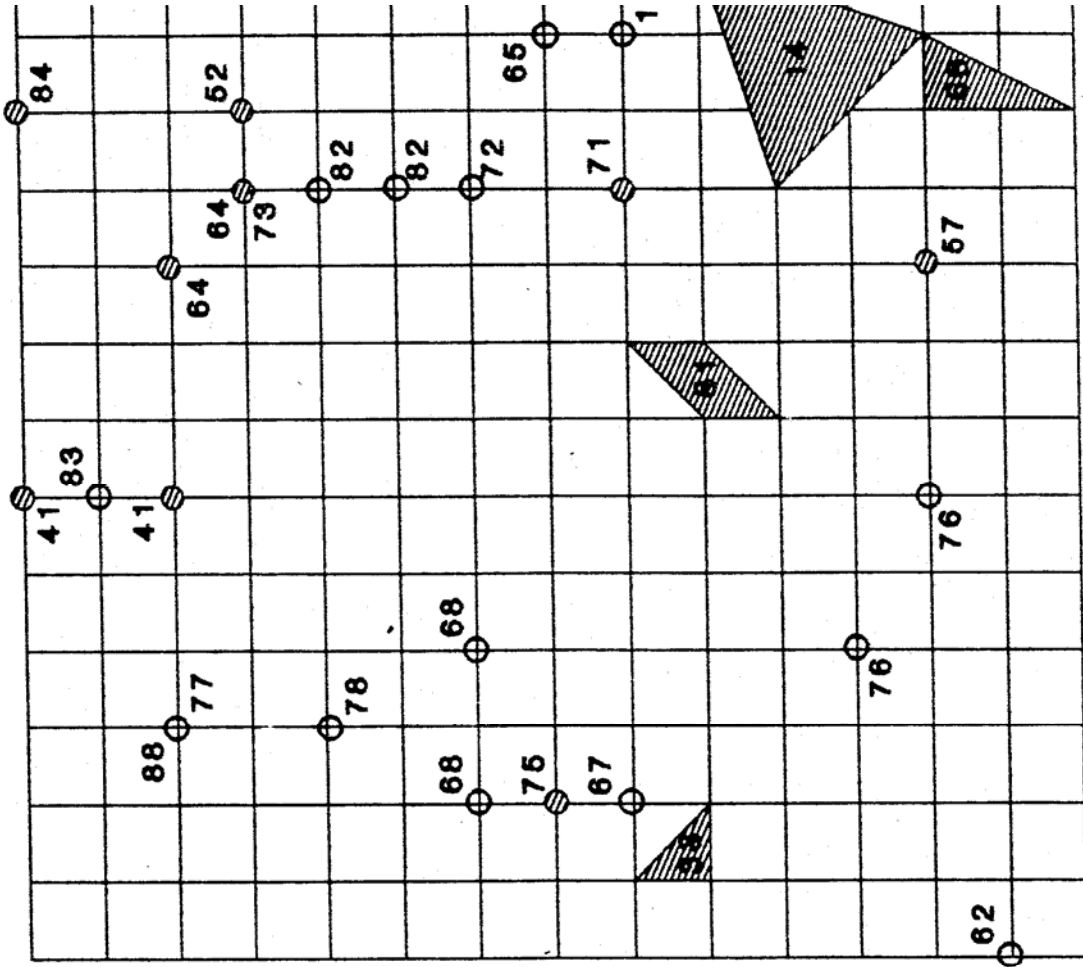
Representación de áreas vitales y puntos de captura por individuo para el mes de:

OCTUB

HEMBRAS				MACHOS					
No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)	No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)
14	A2	CC	6	900.0	62	J1	NR	1	-
33	A2	LAC	3	112.5	63	J1	NR	1	-
41	A2	LAC	2	-	65	J1	NR	1	-
52	J1	NR	1	-	67	J1	NR	1	-
57	A2	CC	1	-	68	J1	NR	2	-
64	I	NR	2	225.0	72	J1	NR	1	-
66	J1	NR	3	-	76	J1	NR	2	-
71	J1	NR	1	-	77	J1	NR	1	-
73	I	NR	1	-	78	J1	NR	1	-
75	J1	NR	1	-	82	J1	NR	2	-
81	A2	CC	5	225.0	83	J1	NR	1	-
84	J1	NR	1	-	85	A2	R	1	-
86	A2	LAC	1	-	88	J1	NR	1	-
					183	J1	NR	2	-

No.= número del individuo
 CE= clase de edad
 CR= condición reproductiva
 cap= capturas acumuladas
 AREA= basado en la unión de los puntos mas externos de captura

NR= no reproductivo
 R= sexualmente maduro
 CC= con crías
 LAC= lactando
 DES= destetado



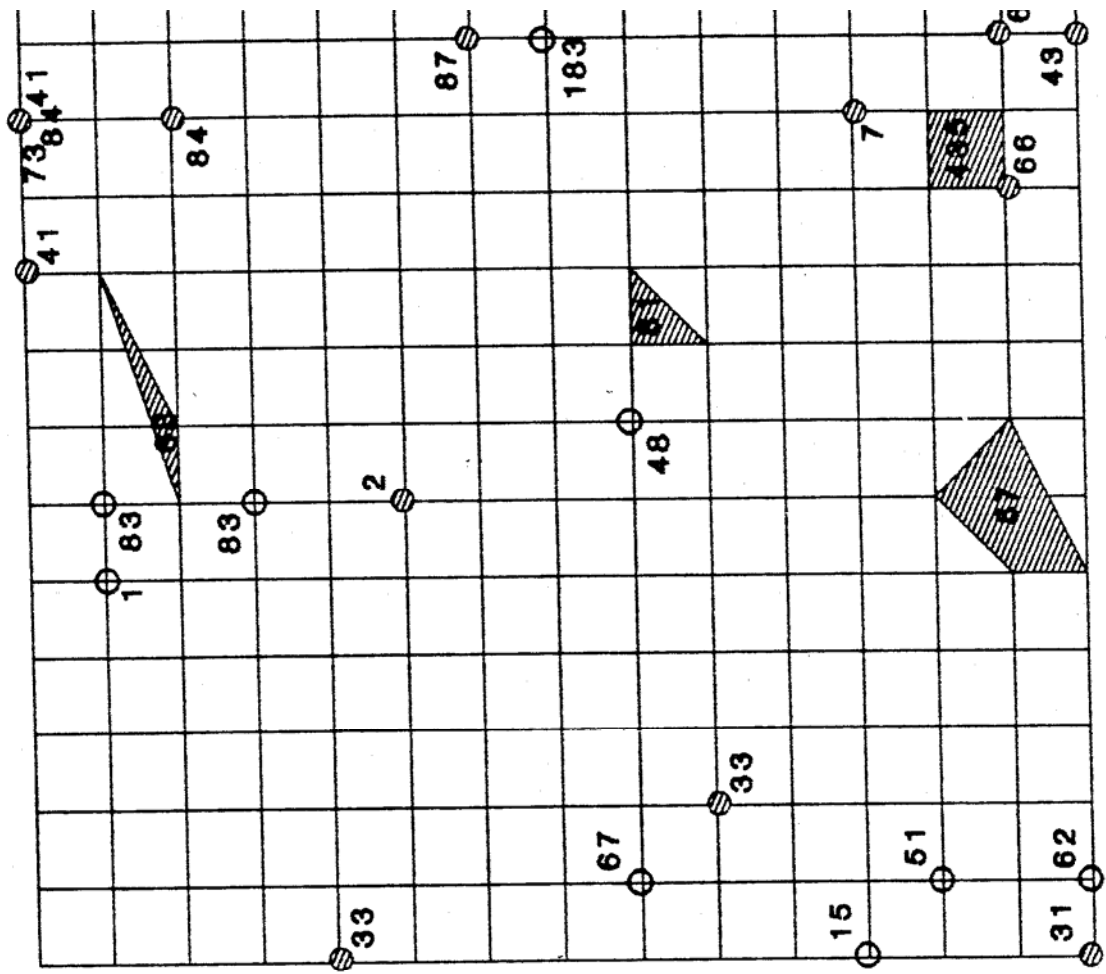
HEMBRAS- zonas sombreadas
 MACHOS- zonas huecas

Representación de áreas vitales y puntos de captura por individuo para el mes de:

HEMBRAS				MACHOS					
No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)	No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)
2	I2	NR	1	-	1	J1	NR	1	-
7	I2	NR	1	-	3	J1	NR	1	-
8	I2	NR	1	-	15	A2	R	1	-
11	I2	NR	1	-	48	A2	R	1	-
31	A2	LAC	1	-	51	J1	NR	1	-
33	A2	LAC	2	-	62	J1	NR	1	-
41	A2	CC	2	-	63	J1	NR	1	-
43	A2	LAC	1	430.0	67	I2	NR	1	-
57	A2	DES	4	-	83	J1	NR	2	-
66	I2	NR	2	-	183	J1	NR	1	-
73	I2	NR	1	-					
81	A2	LAC	5	112.5					
84	I2	NR	2	-					
87	I2	NR	1	-					
88	I2	NR	1	112.5					
435	A2	LAC	4	225.0					

No.= número del individuo
 CE= clase de edad
 CR= condición reproductiva
 cap= capturas acumuladas
 AREA= basado en la unión de los puntos más externos de captura

NR= no reproductivo
 R= sexualmente maduro
 CC= con crías
 LAC= lactando
 DES= destetado



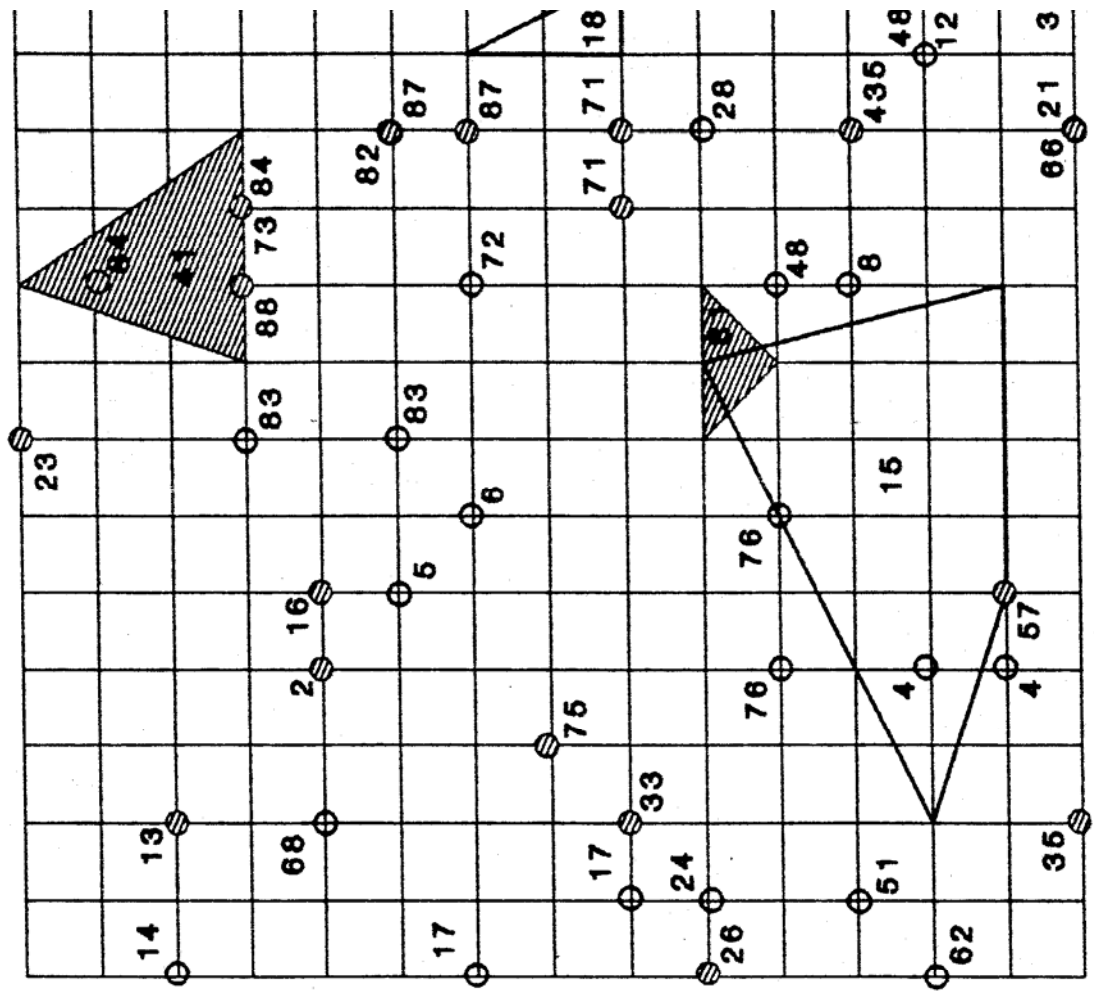
Representación de áreas vitales y puntos de captura para el mes de:

DICIEMBRE

HEMBRAS				MACHOS					
No.	CE	CR	ptr	AREA(m ²)	No.	CE	CR	ptr	AREA(m ²)
2	J2	NR	1	-	4	J2	NR	2	-
13	A2	LAC	1	-	5	J1	NR	1	-
16	J1	NR	1	-	6	J1	NR	1	-
23	J2	NR	1	-	8	J2	NR	1	-
26	J2	NR	1	-	12	J2	NR	1	-
33	A2	CC	1	-	14	J2	NR	1	-
34	A2	DES	1	-	15	A2	R	4	34875
35	J2	NR	1	-	17	A2	R	2	-
41	A2	LAC	3	10125	21	A1	R	1	-
57	A2	LAC	1	-	22	J2	NR	1	-
66	A1	NR	1	-	24	J1	NR	1	-
71	J2	NR	2	-	26	J1	NR	1	-
73	J2	NR	1	-	48	A2	R	2	-
75	J2	NR	1	-	51	J1	NR	1	-
81	A2	DES	4	2250	62	J2	NR	1	-
84	J2	NR	2	-	63	J2	NR	1	-
87	J2	NR	2	-	68	J2	NR	1	-
88	J2	NR	1	-	72	J2	NR	1	-
435	A2	LAC	1	-	76	J1	NR	2	-
					82	J2	NR	1	-
					83	J2	NR	2	-
					83	J1	NR	3	-
					183	J1	NR	3	2250

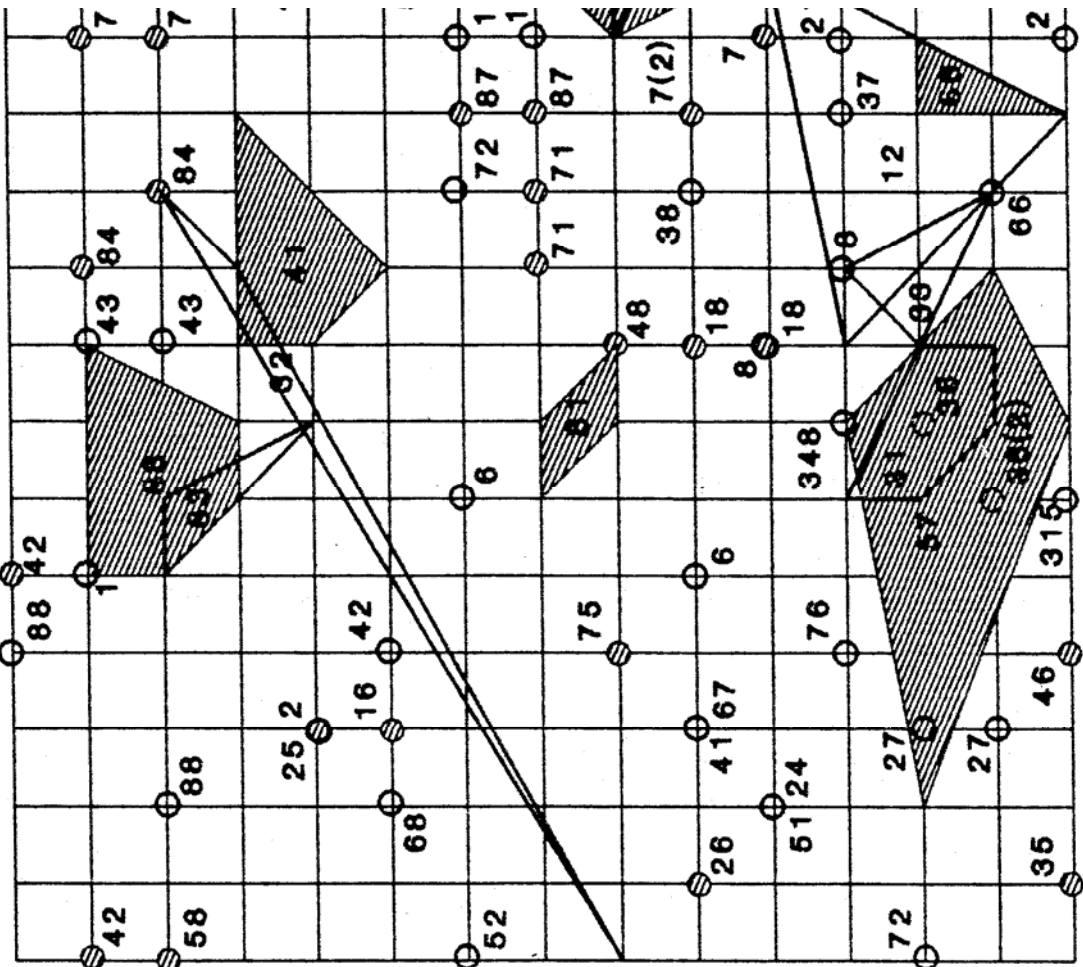
No.= número del individuo
 CE= clase de edad
 CR= condición reproductiva
 cap= capturas acumuladas
 AREA= basado en la unión de los puntos
 mai= externos de captura

NR= no reproductivo
 R= sexualmente maduro
 CC= con crías
 LAC= lactando
 DES= destetado



16 m

Representación de áreas vitales y puntos de captura por individuo para el mes de:



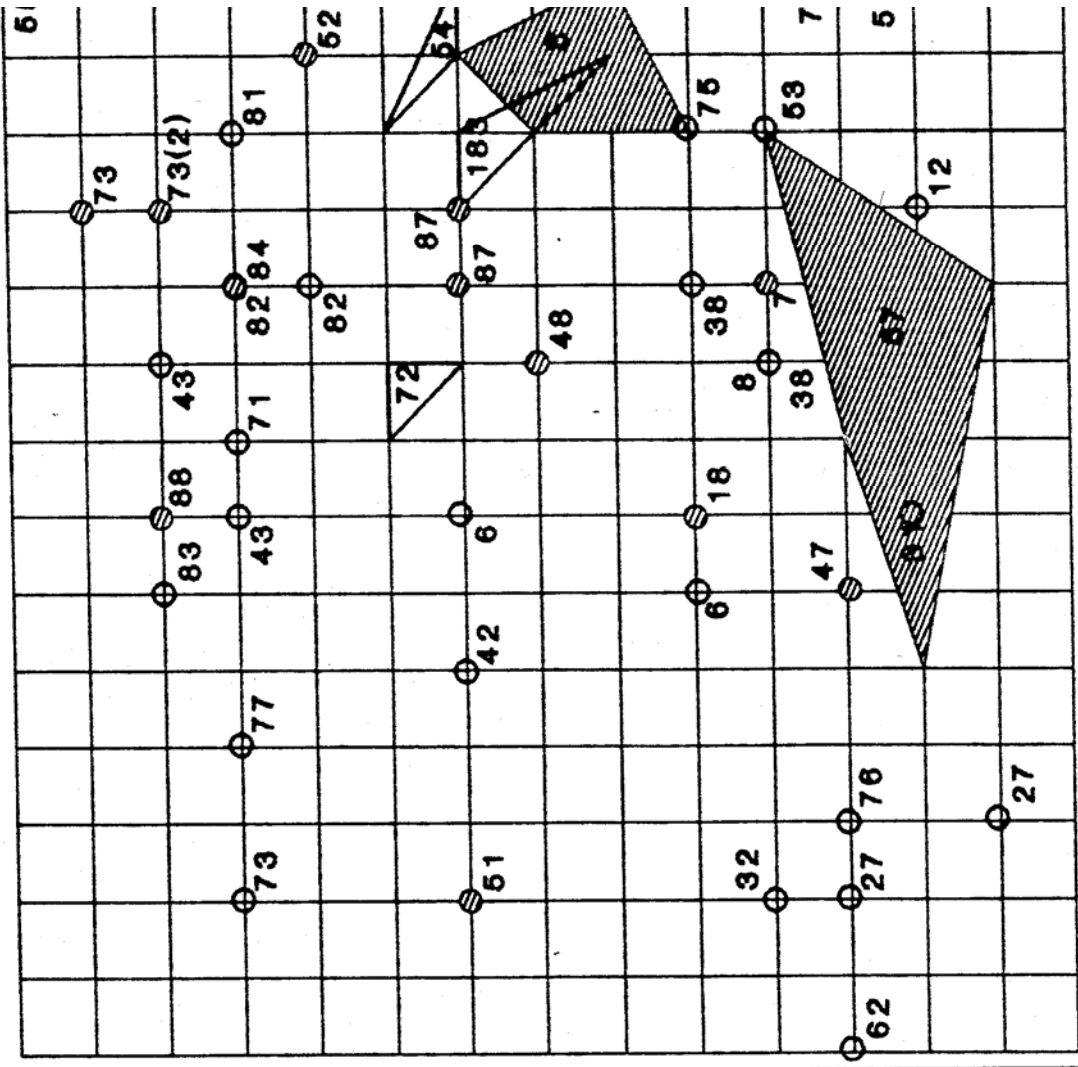
16 m

HEMBRAS- zonas sombreadas
MACHOS- zonas huecas

HEMBRAS				MACHOS					
No.	CE	GR	pts	AREA(m ²)	No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)
2	J2	NR	1	-	1	J2	NR	1	-
7	J2	NR	3	-	6	J2	NR	2	-
8	A1	LAC	4	675.0	8	J2	NR	2	-
16	J2	NR	1	-	12	A1	R	6	2025.0
18	J2	NR	2	-	21	A1	R	2	-
26	J2	NR	1	-	24	J1	NR	1	-
35	J2	NR	1	-	25	J1	NR	1	-
36	J2	NR	3	-	27	J1	NR	2	-
41	A2	DES	5	787.5	31	J1	NR	7	562.5
42	A2	LAC	2	-	32	A1	R	3	450.0
45	J2	NR	1	-	33	J2	NR	3	337.5
46	J2	NR	1	-	37	J1	NR	1	-
48	J1	NR	1	-	38	J1	NR	1	-
57	A2	LAC	7	2963.0	41	J1	NR	1	-
58	J2	NR	1	-	42	J1	NR	1	-
66	A2	CC	4	225.0	43	J1	NR	2	-
71	J2	NR	2	-	44	J2	NR	1	-
73	J2	NR	2	-	51	J2	NR	1	-
75	J2	NR	1	-	52	J2	NR	1	-
81	A2	CC	4	225.0	53	J2	NR	3	112.5
84	J2	NR	2	-	54	J2	NR	2	-
87	J2	NR	2	-	57	A1	R	1	-
88	J2	NR	7	1012.5	63	J2	NR	3	112.5
					64	A1	R	1	-
					66	J1	NR	1	-
					67	J2	NR	1	-
					68	J2	NR	1	-
					72	J2	NR	2	-
					76	J1	NR	1	-
					83	J2	NR	3	225.0
					88	J2	NR	2	-
					123	J1	NR	3	-
					315	J1	NR	1	-
					348	A2	R	1	-

No.= numero del individuo
 CE= clase de edad
 CR= condicion reproductiva
 cap= capturas acumuladas
 AREA= basado en la union de los puntos mas externos de captura
 NR= no reproductivo
 R= sexualmente maduro
 CC= con crías
 LAC= lactando
 DES= destetado

Representación de áreas vitales y puntos de captura para el mes de trampeo:



HEMBRAS- zonas sombreadas
MACHOS- zonas huecas

15 m

HEMBRAS			MACHOS						
No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)	No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)
7	J2	NR	1	-	6	J2	NR	2	-
8	A2	LAC	5	787.5	8	J2	NR	1	-
18	J2	NR	1	-	12	A1	R	1	-
47	J2	NR	1	-	27	J1	NR	2	-
48	J2	NR	1	-	31	J1	NR	1	-
51	J2	NR	1	-	32	A1	R	1	-
52	J2	NR	1	-	38	J1	NR	2	-
55	J2	NR	1	-	42	J1	NR	1	-
57	A2	DES	4	2025.0	43	J1	NR	2	-
73	J2	NR	3	-	53	J2	NR	2	-
84	J2	NR	1	-	54	A1	R	3	112.5
87	J2	NR	2	-	62	J2	NR	1	-
88	J2	NR	1	-	71	J1	NR	1	-
					72	J2	NR	3	112.5
					73	J1	NR	1	-
					75	J1	NR	2	-
					76	J1	NR	1	-
					77	J2	NR	1	-
					81	J1	NR	1	-
					82	J2	NR	2	-
					83	J2	NR	1	-
					183	J1	NR	3	225.0

NR= no reproductivo
R= sexualmente maduro
CC= con crías
LAC= lactando
DES= destetado

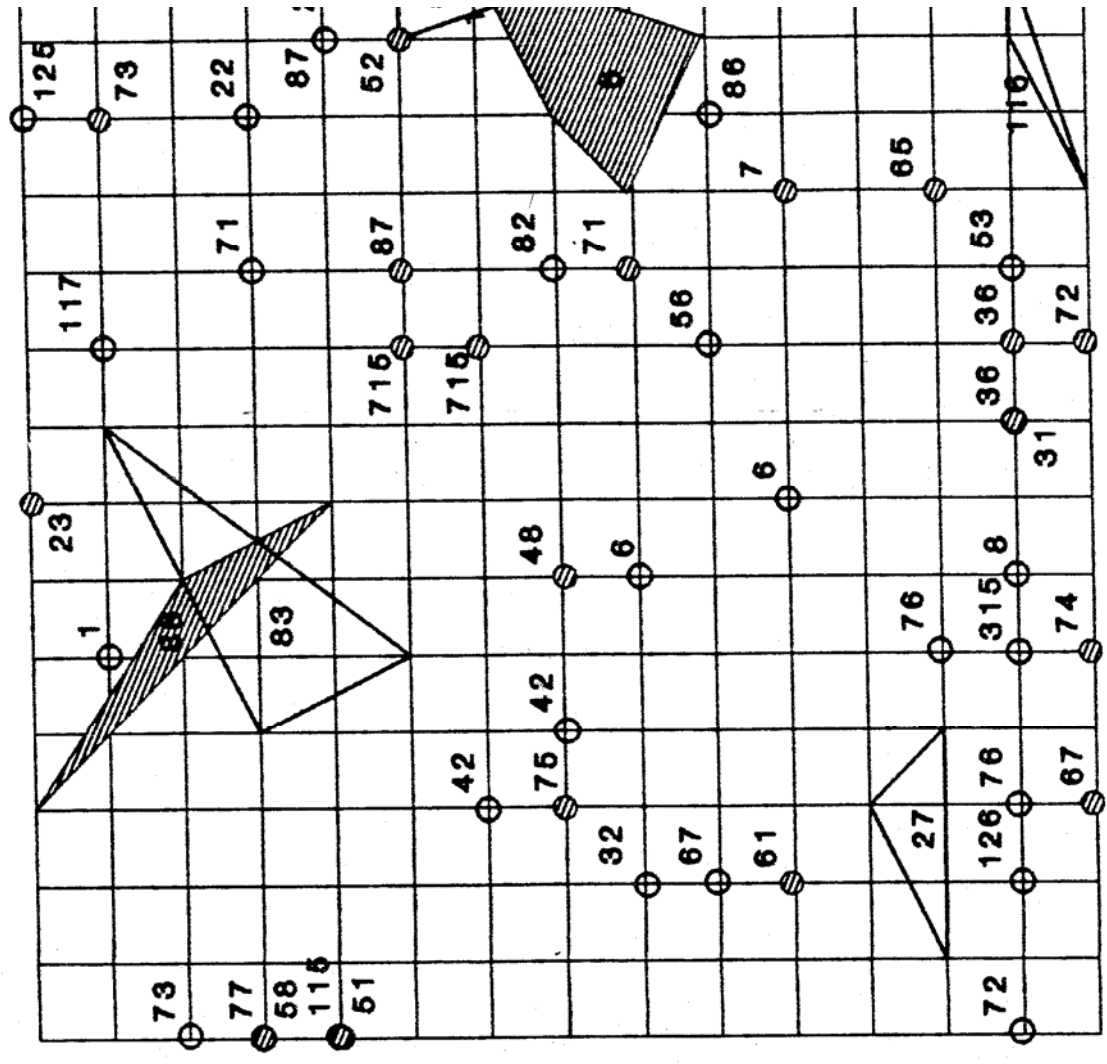
No.: número del individuo
CE=: clase de edad
CR=: condición reproductiva
cap=: capturas acumuladas
AREA= base de la unión de los puntos
no. = número de captura

Representación de áreas vitales y puntos de captura por individuo para el mes de trapeo.

HEMBRAS				MACHOS					
No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)	No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)
7	A1	NR	1		1	A1	R	1	
8	A2	DES	4	900.0	6	J2	NR	2	
23	J2	NR	1		8	J2	NR	1	
36	J2	NR	2		22	A1	R	2	337.5
48	J2	NR	1		27	J1	NR	6	
51	A1	NR	1		31	J2	NR	1	
52	J2	NR	1		32	A2	R	1	
58	J2	NR	1		42	J2	NR	2	
61	J2	NR	1		53	J2	NR	1	
65	J2	NR	1		54	A1	R	3	337.5
67	J2	NR	1		56	J1	NR	1	
71	J2	NR	1		67	A1	R	1	
72	J2	NR	1		71	J1	NR	1	
73	J2	NR	1		72	A1	R	1	
74	A1	NR	1		73	J1	NR	1	
75	J2	NR	1		75	J2	NR	1	
87	J2	NR	1		76	J2	NR	2	
88	J2	NR	1		77	A1	R	1	
715	J2	NR	4	450.0	82	J2	NR	1	
			2		83	J2	NR	4	1125.0
					86	J1	NR	1	
					87	J1	NR	1	
					115	A1	R	1	112.5
					116	J2	NR	3	
					117	A1	R	1	
					118	A1	R	1	
					125	A1	R	1	
					126	J2	NR	1	
					315	J1	NR	1	

No.= número del individuo
 CE= clase de edad
 CR= condición reproductiva
 cap= capturas acumuladas
 AREA= basado en la unión de los puntos mas externos de captura

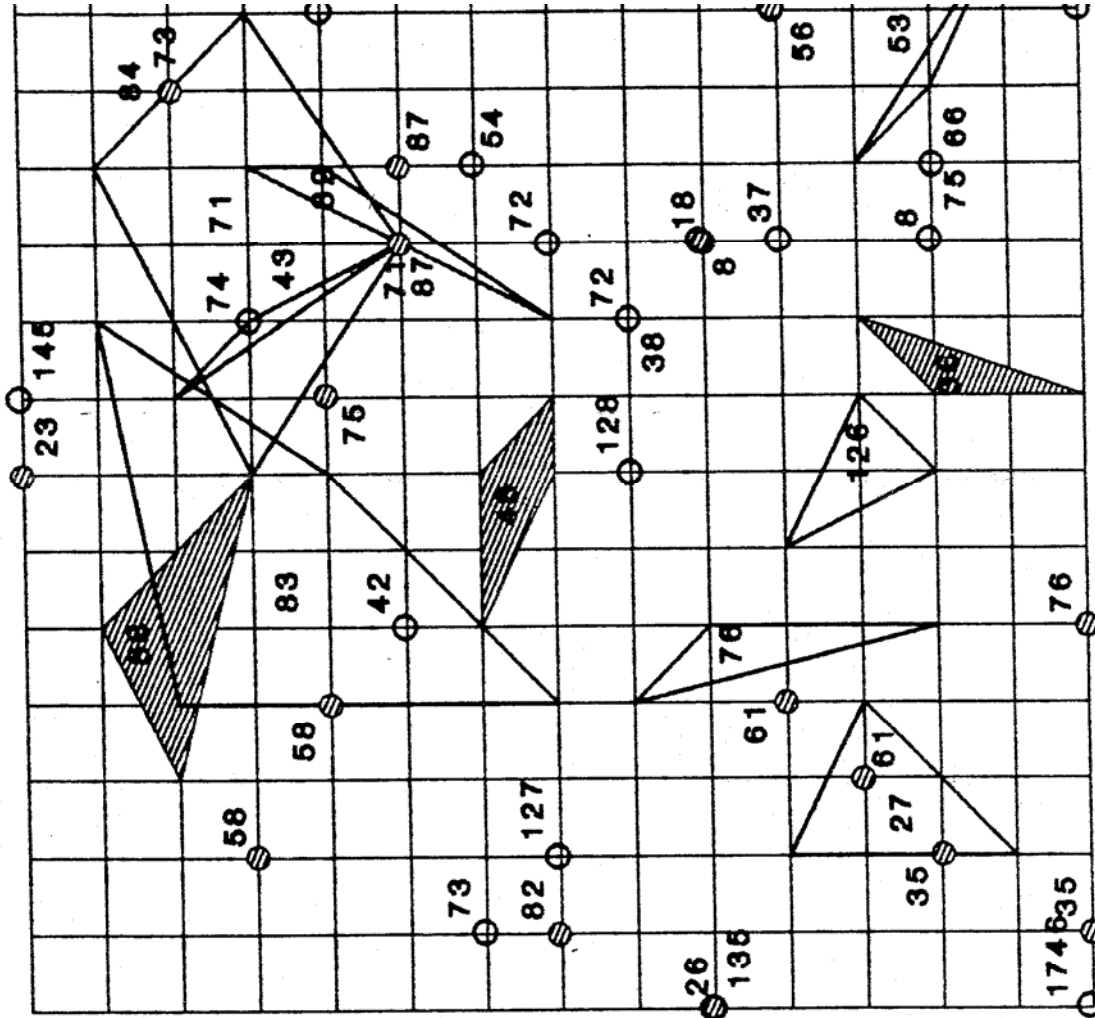
NR= no reproductivo
 R= sexualmente maduro
 CC= con crías
 LAC= lactando
 DES= destetado



HEMBRAS - zonas sombreadas
 MACHOS - zonas huecas

16 m

Representación de áreas vitales y puntos de captura por individuo para el mes de trampeo.



HEMBRAS- zonas sombreadas
MACHOS- zonas huecas

HEMBRAS				MACHOS					
No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)	No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)
18	I2	NR	1	-	8	A1	R	2	-
23	A1	NR	1	-	27	A1	R	5	6750
28	A2	NR	1	-	37	I2	NR	1	-
35	A1	NR	2	-	38	I2	NR	1	-
36	A1	NR	5	2250	42	A1	R	1	-
48	I2	NR	4	3375	43	I2	NR	3	1125
58	I2	NR	2	-	53	A1	R	3	1125
61	I2	NR	2	-	54	A2	R	1	-
71	I2	NR	1	-	56	I2	NR	1	-
73	I2	NR	1	-	63	A1	R	1	-
75	I2	NR	1	-	64	A2	R	1	-
76	A1	NR	1	-	66	I2	NR	1	-
77	A1	NR	1	-	71	I2	NR	4	2700.0
82	A2	NR	1	-	72	A1	R	2	-
83	A1	NR	1	-	73	I2	NR	1	-
84	A1	NR	1	-	74	I2	NR	1	-
87	I2	NR	2	6750	75	A1	R	1	-
88	A1	NR	3	-	76	A1	R	3	3375
					78	I2	NR	1	-
					82	A1	R	3	2250
					83	A1	R	6	3150.0
					126	I2	NR	4	3375
					127	A1	R	1	-
					128	I2	NR	1	-
					135	A2	NR	1	-
					138	A2	NR	1	-
					145	A2	NR	1	-
					1746	A2	NR	1	-

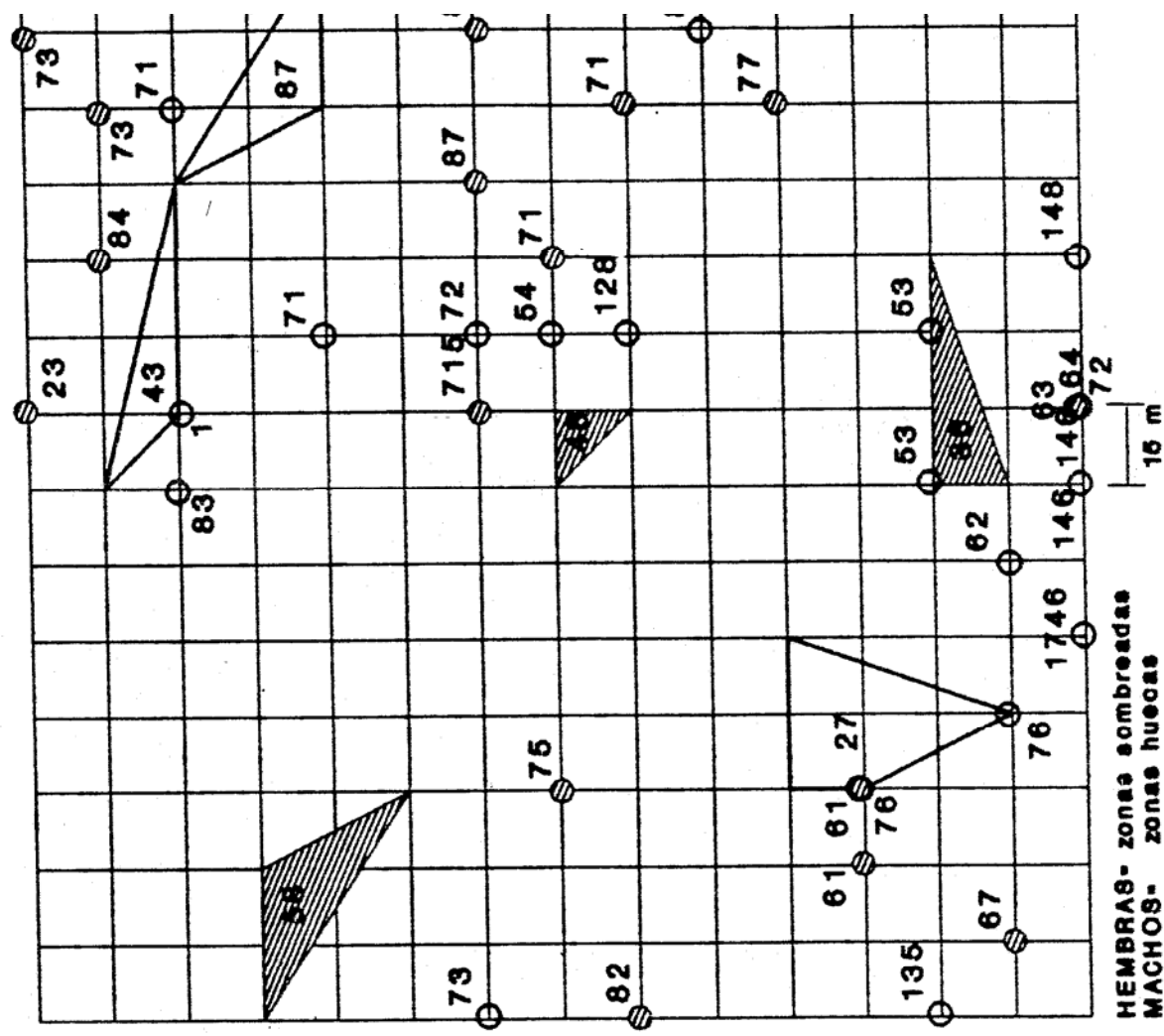
No. = número del individuo
CE = clase de edad
CR = condición reproductiva
Cap. = capturas acumuladas
AREA = basada en la unión de los puntos
ptas externos de captura

NR = no reproductivo
R = sexualmente maduro
CC = con crías
LAC = lactando
DES = destetado

HEMBRAS				MACHOS					
No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)	No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)
23	A2	CC	1	-	1	A2	R	1	7875
36	A2	NR	3	3375	27	A1	R	4	3375
45	A2	CC	1	-	43	A1	R	3	-
48	A2	NR	3	1125	53	A1	R	2	-
58	A2	CC	3	4500	54	A2	R	1	-
61	A2	NR	2	-	62	A2	R	1	-
67	A1	NR	1	-	63	A1	R	1	-
71	A1	NR	2	-	64	A2	R	1	-
72	A2	CC	1	-	71	A1	R	2	-
73	A1	NR	2	-	72	A1	R	1	-
75	A2	CC	1	-	73	A1	R	1	-
77	A2	CC	1	-	76	A1	R	2	-
82	A1	CC	1	-	81	A2	R	1	-
84	A2	CC	1	-	83	A2	R	1	-
87	A1	CC	2	-	86	A2	NR	1	4500
715	A1	NR	1	-	87	A1	R	4	-

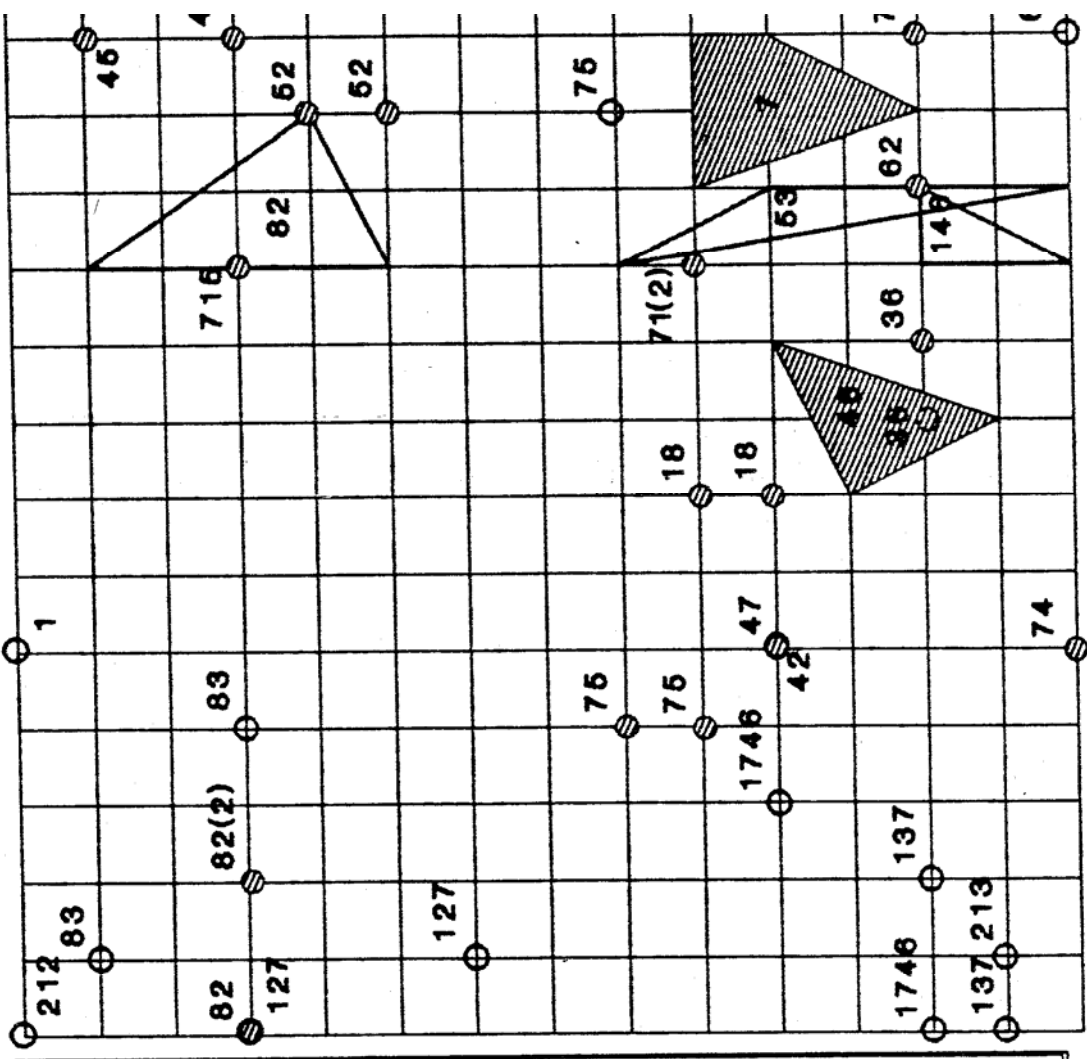
No. = número del individuo
 CE = clase de edad
 CR = condición reproductiva
 cap = capturas acumuladas
 AREA = basado en la unión de los puntos mas externos de captura

NR = no reproductivo
 R = sexualmente maduro
 CC = con crías
 LAC = lactando
 DES = destetado



HEMBRAS- zonas sombreadas
 MACHOS- zonas hachadas

Representación de áreas vitales y puntos de captura para el mes de trameco:



HEMBRAS- zonas sombreadas
MACHOS- zonas huecas

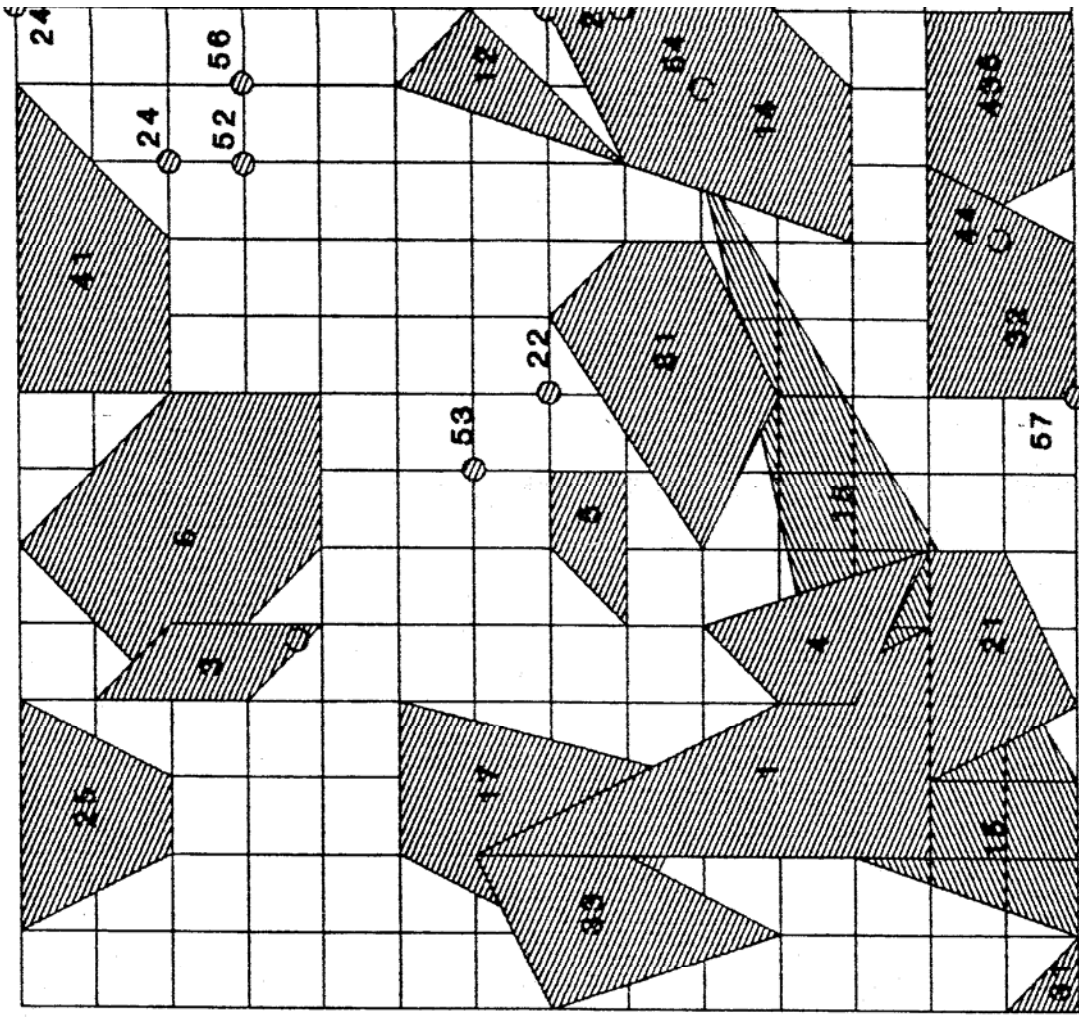
HEMBRAS			MACHOS						
No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)	No.	CE	CR	pts	AREA(m ²)
7	A2	LAC	5	787.5	1	A2	R	1	
18	A2	CC	2		42	A1	R	1	450.0
36	A2	CC	2		53	A1	R	7	
45	A2	CC	2		64	A2	R	1	
46	A2	CC	3	562.5	75	A1	R	1	
47	A1	CC	1		82	A2	R	3	900.0
52	A2	LAC	2		83	A2	R	2	
62	A2	LAC	1		86	A2	NR	1	
71	A1	NR	2		127	A2	R	2	
73	A1	CC	1		137	A2	R	2	
74	A2	LAC	1		146	A2	R	3	225.0
75	A2	CC	2		212	A1	R	1	
77	A2	LAC	1		213	A2	R	1	
82	A2	CC	3		1746	A2	R	2	
715	A2	CC	1						

Nc.= número del individuo
CE= clase de edad
CR= condición reproductiva
cap= capturas acumuladas
AREA= basado en la unión de los puntos más cercanos de captura

NR= no reproductivo
R= sexualmente maduro
CC= con crías
LAC= lactando
DES= destetado

APENDICE **G**

Estimaciones del área vital de *Marmosa xerophila* por estación
climática



No.	CE*	CR*	pt*	AREA(m ²)	No.	CE*	CR*	pt*	AREA(m ²)
1	A1	NR-CC	7	20250					
3	A2	CC-LAC	8	4500					
4	A2	CC	4	6750					
5	A2	CC	4	3375					
6	A2	CC-LAC	8	22500					
12	A2	LAC-DES	6	4500					
14	A2	CC-DES	10	21375					
15	A1-A2	CC-DES	12	36375					
17	A2	CC	8	18000					
21	A1	CC-LAC	7	9000					
22	A1	CC-LAC	2	-					
24	A2	CC	2	-					
25	A2	CC-CC	10	9000					
27	A2	CC	1	-					
28	A2	CC	1	-					
31	A2	CC-DES	3	1125					
32	A2	CC-LAC	7	11250					
33	A2	CC-LAC	11	10125					
37	A2	CC	2	-					
38	A2	CC	2	-					
41	A2	CC-LAC	8	13500					
43	A2	CC	1	-					
44	A2	CC	1	-					
52	I	NR	1	-					
53	I	NR	1	-					
54	I	NR	1	-					
56	J2	NR	1	-					
57	A2	DES	1	-					
81	A1-A2	CC-DES	14	14625					
435	A2	CC-LAC	8	11250					

No. = número del individuo

CE* = clase de edad inicial y final

CR* = condición reproductiva inicial y final

pt* = capturas acumuladas

AREA = basado en la unión de los puntos

mas externos de captura

NR = no reproductivo

R = sexualmente maduro

CC = con crías

LAC = lactando

DES = destetado

15 m

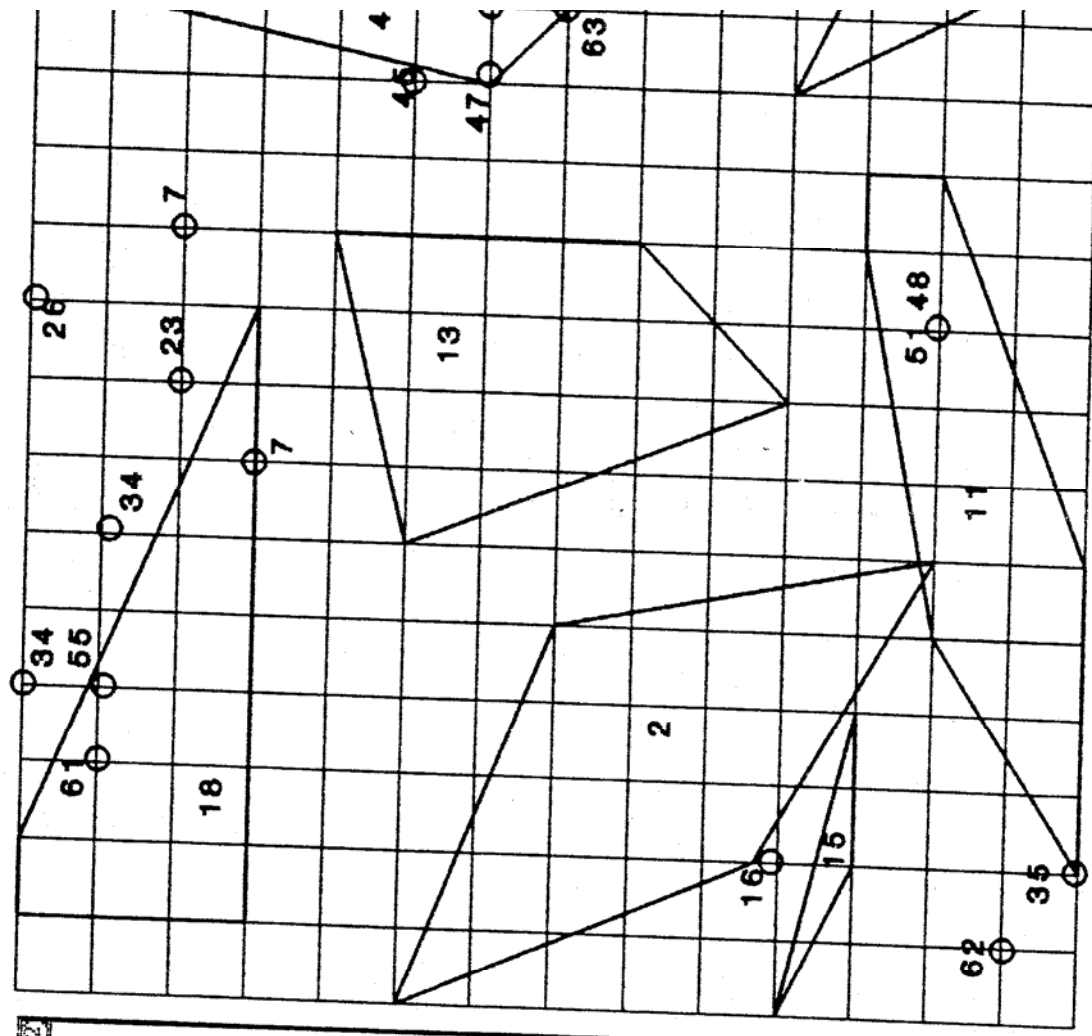
Representación de áreas vitales y puntos de captura para:

MACHOS

en la estación:

No.	CE*	CR*	pts	AREA(m ²)	No.	CE*	CR*	pts	AREA(m ²)
2	A1	R	8	4387.5					
7	A1	R	2						
11	A2	R	10	3037.5					
13	A2	R	4	3375.0					
15	A1-A2	R	3	225.0					
16	A1	R	1						
18	A1	R	8	3037.5					
23	A1	R	1						
26	A2	R	1						
34	A1-A2	R	2						
35	A1	R	1						
36	A1-A2	R	4	675.0					
45	A1	R	1						
46	A2	R	3	1350.0					
47	J1	NR	3						
48	A2	R	1						
51	I	NR	1						
55	A2	R	1						
58	J1	NR	1						
61	J1	NR	1						
62	I	NR	1						
63	J1	NR	1						

No. = número del individuo
 CE* = clase de edad inicial y final
 CR* = condición reproductiva inicial y final
 pts = capturas acumuladas
 AREA = basado en la unión de los puntos más exterior de captura
 NR = no reproductivo
 R = sexualmente maduro
 CC = con crías
 LAC = lactando
 DES = destetado



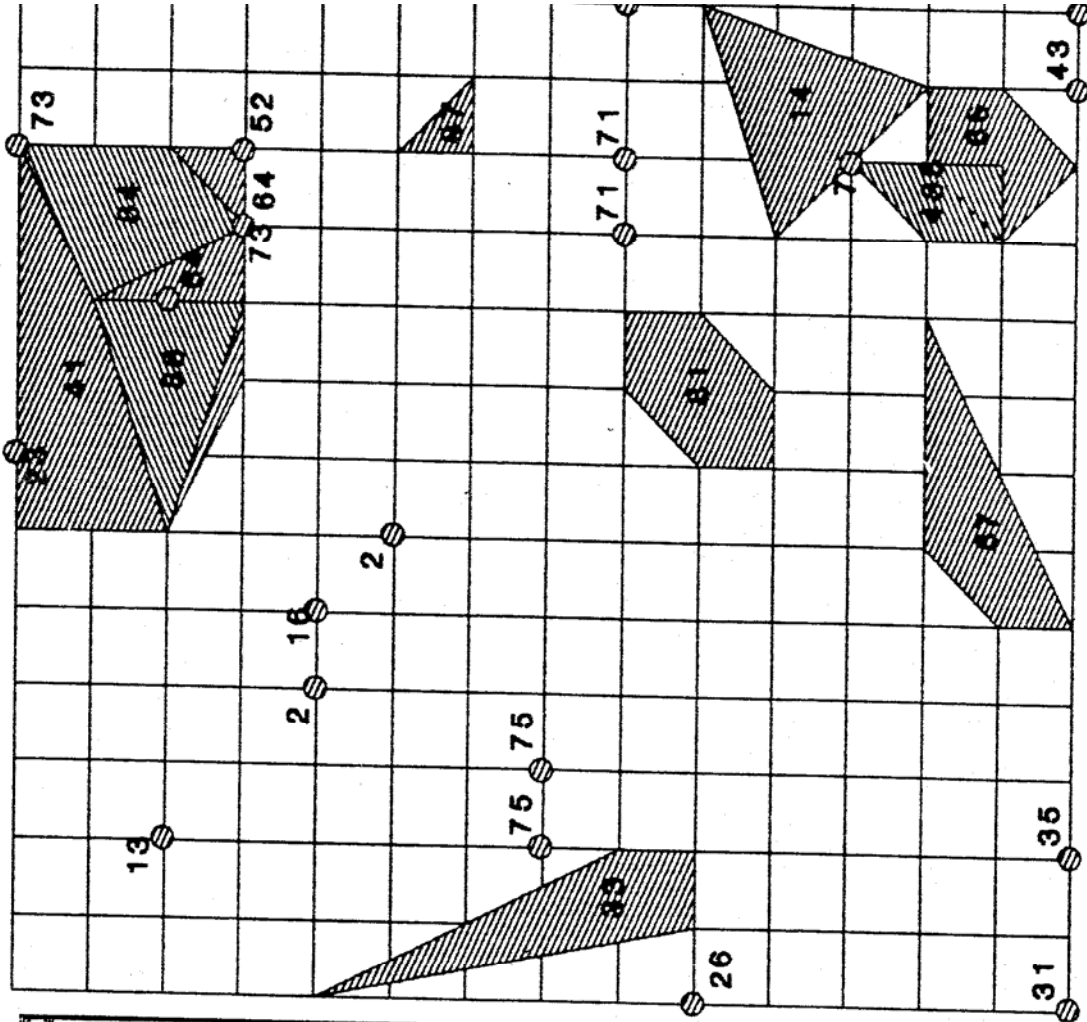
16 m

Representación de áreas vitales y puntos de captura para:

HERIBRAS

en la estación:

No.	CE*	CR*	pts	AREA(m ²)	No.	CE*	CR*	pts	AREA(m ²)
2	I2	NR	2	.					
7	I2	NR	1	.					
8	I2	NR	1	.					
11	I2	NR	1	.					
13	A2	LAC	1	.					
14	A2	CC	6	1575.0					
16	J1	NR	1	.					
23	I2	NR	1	.					
26	I2	NR	1	.					
31	A2	LAC	1	.					
33	A2	LAC-CC	6	787.5					
34	A2	DES	1	.					
35	I2	NR	1	.					
41	A2	CC-LAC	7	3150.0					
43	A2	LAC	1	.					
52	J1	NR	1	.					
57	A2	CC-LAC	6	787.5					
64	I-J1	NR	2	.					
66	I2-A1	NR	6	562.5					
71	J1-I2	NR	3	.					
73	I-J2	NR	3	.					
75	J1-J2	NR	2	.					
81	A2	CC-DES	14	675.0					
84	J1-J2	NR	5	787.5					
86	A2	LAC	1	.					
87	I2	NR	3	112.5					
88	J1-J2	NR	4	675.0					
435	A2	LAC	5	337.5					



No. = número del individuo
 CE* = clase de edad inicial y final
 CR* = condición reproductiva inicial y final
 pts = capturas acumuladas
 AREA = basado en la unión de los puntos
 mas externos de captura

NR = no reproductivo
 R = sexualmente maduro
 CC = con crías
 LAC = lactando
 DES = destetado

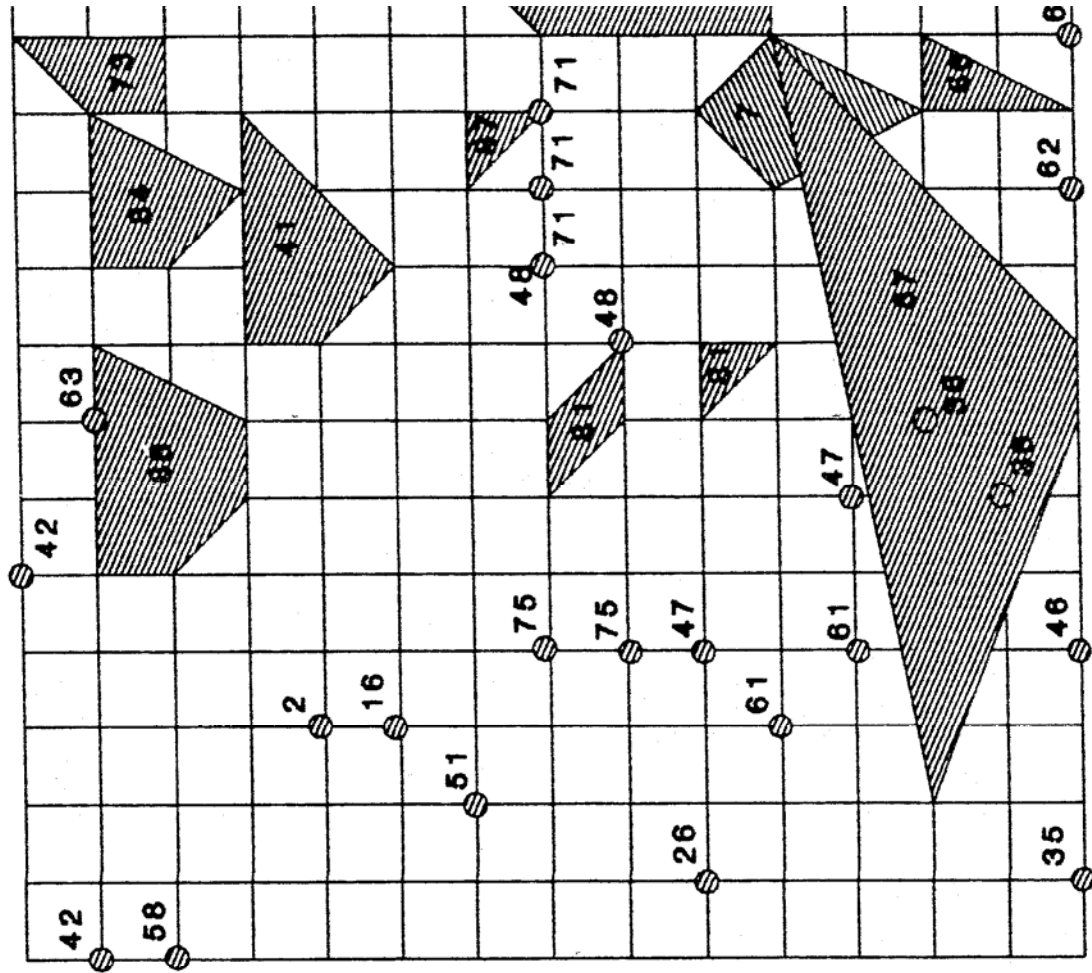
15 m

Representación de áreas vitales y puntos de captura para:

No.	CE*	CR*	pts	AREA(m ²)	No.	CE*	CR*	pts	AREA(m ²)
2	A2	NR	1						
7	A2	NR	5	675.0					
8	A2	LAC-DES	13	1462.5					
16	A2	NR	1						
18	A2	NR	3						
26	A2	NR	2						
35	A2	NR	1						
36	A2	NR	2						
41	A2	DES	5	787.5					
42	A2	LAC	2						
45	A2	NR	1						
46	A2	NR	1						
47	A2	NR	2						
48	A2	NR	3						
51	A2	NR	1						
52	A2	NR	2						
55	A2	NR	1						
57	A2	LAC-DES	13	4275.0					
58	A2	NR	1						
61	A2	NR	2						
62	A2	NR	2						
63	A2	NR	1						
66	A2	CC	4	225.0					
71	A2	NR	3						
73	A2	NR	8	337.5					
75	A2	NR	2						
81	A2	CC	4	225.0					
84	A2	NR	5	562.5					
87	A2	NR	4	112.5					
88	A2	NR	12	1012.5					

No.= número del individuo
 CE* = clase de edad inicial y final
 CR* = condición reproductiva inicial y final
 pts= capturas acumuladas
 AREA= basado en la unión de los puntos mas externos de captura

NR= no reproductivo
 R= sexualmente maduro
 CC= con crías
 LAC= lactando
 DES= destetado



MACCHIOS

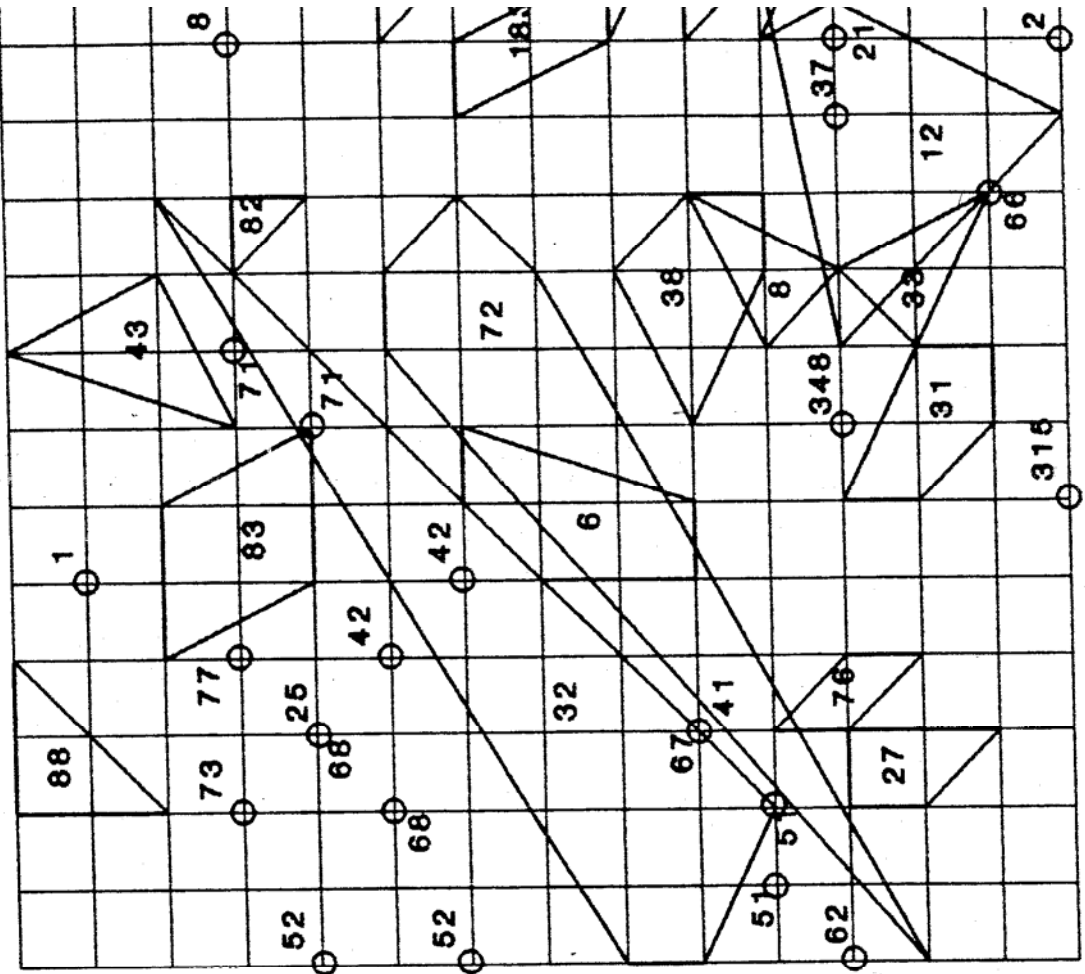
en la estación:

Representación de áreas vitales y puntos de captura para:

No.	CE*	CR*	pts	AREA(m ²)	No.	CE*	CR*	pts	AREA(m ²)
1	J2	NR	1	900.0	81	J1	NR	1	112.5
6	J2	NR	6	337.5	82	J2	NR	3	5000.0
8	J2	NR	4	2025.0	83	J2	NR	7	450.0
12	A1	R	7	-	84	J2	NR	1	-
21	A1	R	2	-	88	J2	NR	3	-
22	A1	R	1	-	125	A1	R	1	-
24	J1	NR	1	-	183	J1	NR	8	-
25	J1	NR	2	-	315	J1	NR	1	-
27	J1	NR	7	337.5	348	A2	R	1	-
31	J1	NR	9	562.5					
32	A1	R	5	3825.0					
33	J2	NR	3	337.5					
37	J1	NR	1	-					
38	J1	NR	7	787.5					
41	J1	NR	1	-					
42	J2	NR	1	-					
51	J2	NR	2	-					
52	J2	NR	2	-					
53	J2	NR	2	-					
54	J2-A1	NR-R	5	450.0					
57	A1	R	6	337.5					
62	J2	NR	1	-					
63	J2	NR	1	-					
64	A1	R	3	112.5					
66	J1	NR	2	-					
67	J2	NR	1	-					
68	J2-A1	NR-R	1	-					
71	J1	NR	2	-					
72	J2	NR	2	3037.5					
73	J1	NR	6	-					
75	J1	NR	1	225.0					
76	J1-J2	NR	3	225.0					
77	J2	NR	4	-					
			1	-					

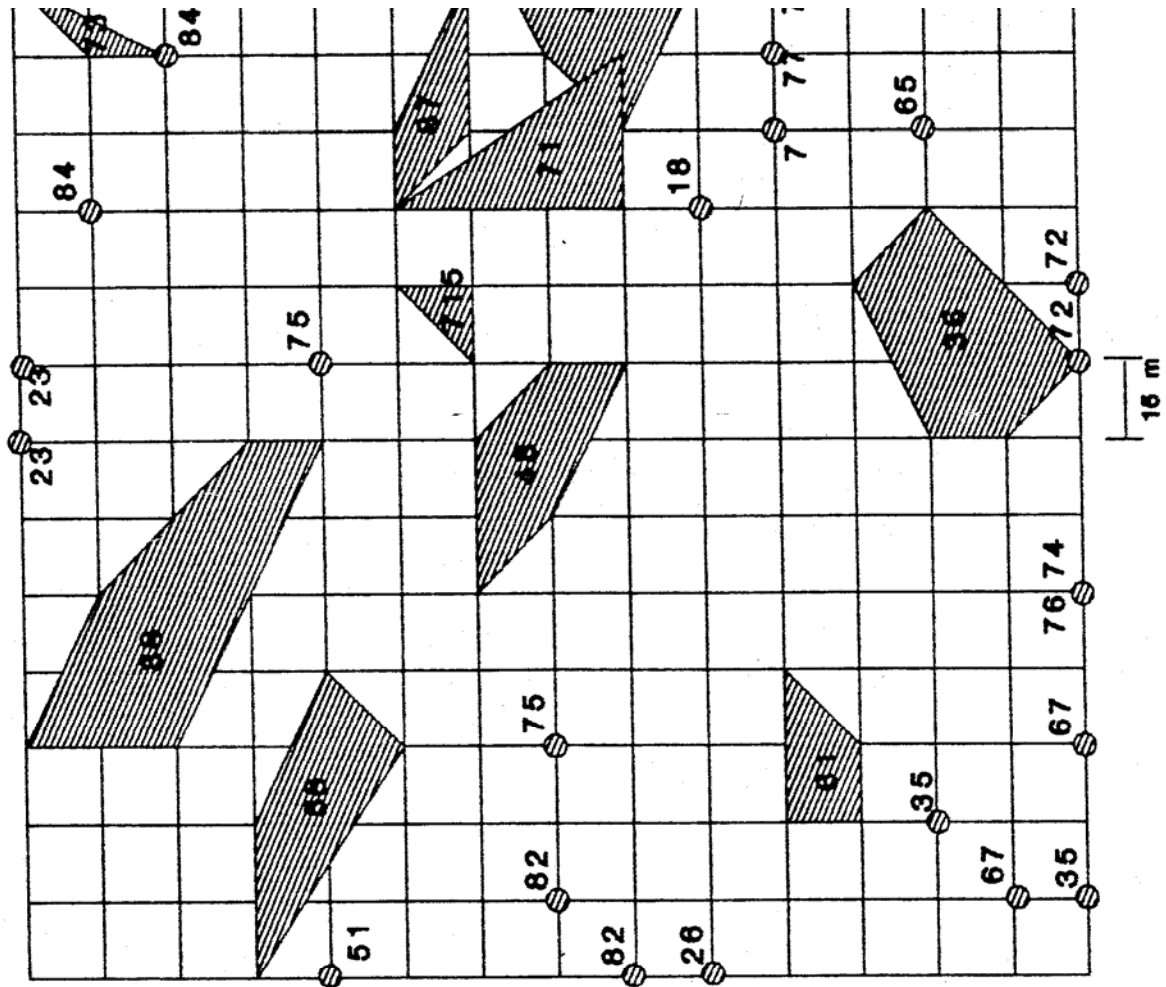
NR = no reproductivo
 R = sexualmente maduro
 CC = con crías
 LAC = lactando

No. = número del individuo
 CE* = clase de edad inicial y final
 CR* = condición reproductiva inicial y final
 pts = capturas acumuladas
 AREA = basado en la unión de los puntos
 mas externos de captura



16 m

Representación de áreas vitales y puntos de captura para:

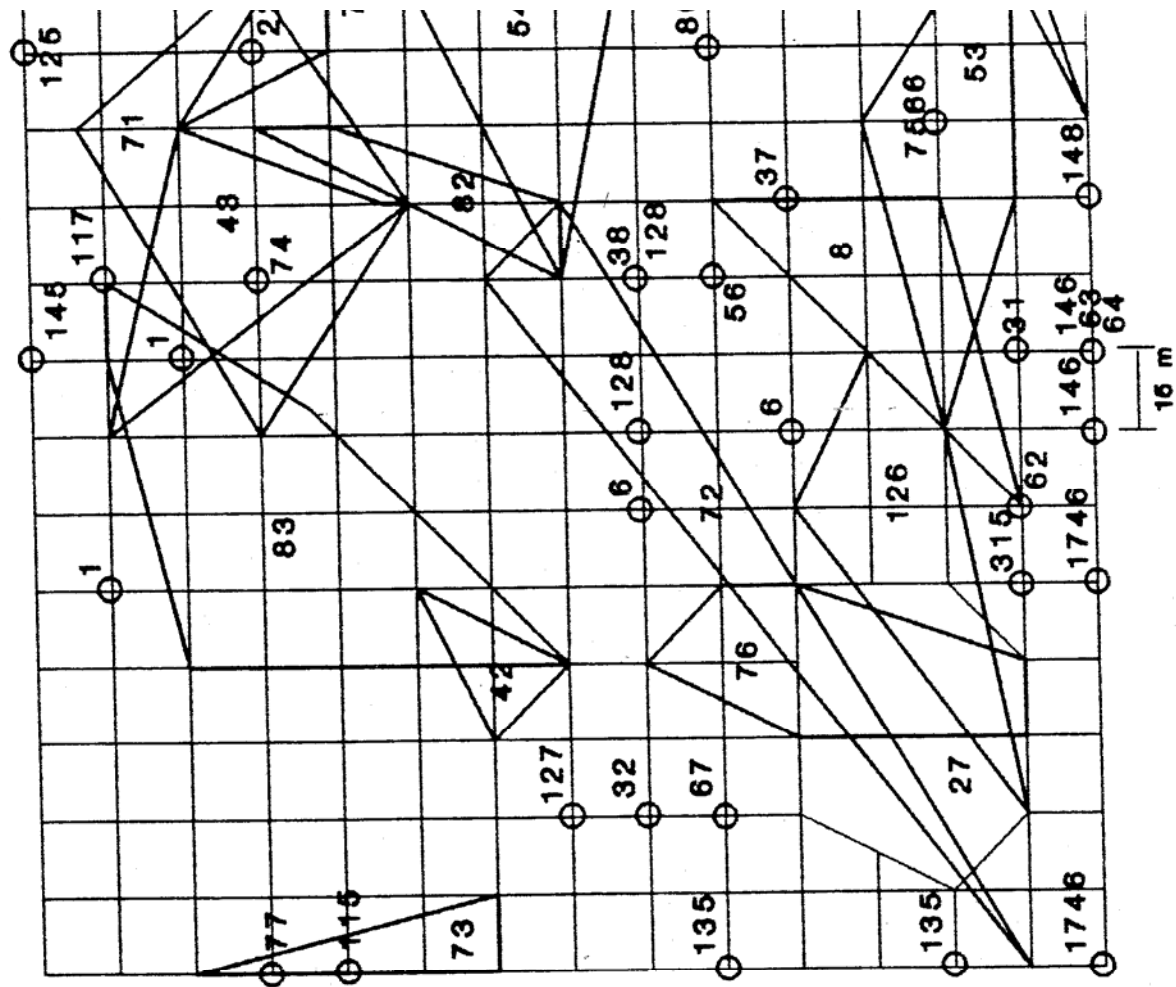


No.	CE*	CR*	ptb	AREA(m ²)	No.	CE*	CR*	ptb	AREA(m ²)
7	A1	NR	1	.					
8	A2	DES	4	900.0					
18	D2	NR	1	.					
23	D2-A2	NR-CC	3	.					
26	A2	NR	1	.					
35	A1	NR	2	.					
36	D2-A2	NR	10	1125.0					
45	A2	CC	1	.					
48	D2	NR	8	675.0					
51	A1	NR	1	.					
52	D2	NR	1	.					
58	D2-A2	NR-CC	6	787.5					
661	D2-A2	NR	5	337.5					
65	D2	NR	1	.					
67	D2-A2	NR	2	.					
71	D2-A1	NR	4	675.0					
72	D2-A2	NR-CC	2	.					
73	D2-A1	NR	4	112.5					
74	A1	NR	1	.					
75	D2-A2	NR-CC	3	.					
76	A1	NR	1	.					
77	A1-A2	NR-CC	2	.					
82	A1	NR-CC	2	.					
83	A2	NR	1	.					
84	A1-A2	NR	2	.					
87	D2-A2	NR-CC	5	337.5					
88	D2-A1	NR	7	1575.0					
715	D2-A1	NR	3	112.5					

No. = número del individuo
 CE* = clase de edad inicial y final
 CR* = condición reproductiva inicial y final
 ptb = capturas acumuladas
 AREA = basado en la unión de los puntos mas externos de captura

NR = no reproductivo
 R = sexualmente maduro
 CC = con crías
 LAC = lactando

Representación de áreas vitales y puntos de captura para:



No.	CE*	CR*	pt*	AREA(m ²)	No.	CE*	CR*	pt*	AREA(m ²)
1	A1-A2	R	2	-	118	A1	R	1	-
6	I2	NR	2	-	125	A1	R	1	-
8	I2-A1	NR-R	3	1350.0	126	I2	NR	5	1462.5
22	A1	R	2	-	127	A1	R	1	-
27	J1-A1	NR-R	15	2025.0	128	I2-A1	NR-R	2	-
31	I2	NR	1	-	135	A2	R	2	-
32	A2	R	1	-	138	A2	R	1	-
37	I2	NR	1	-	145	A2	R	1	-
38	I2	NR	1	-	146	A2	R	2	-
42	I2-A1	NR-R	3	450.0	148	A2	R	1	-
43	I2-A1	NR-R	6	1462.5	315	J1	NR	1	-
53	I2-A1	NR-R	6	1687.5	1746	A2	R	2	-
54	A1-A2	R	5	1912.5					
56	J1-I2	NR	2	-					
62	A2	R	1	-					
63	A1	R	2	-					
64	A2	R	2	-					
66	I2	NR	1	-					
67	A1	R	1	-					
71	J1-A1	NR-R	7	2700.0					
72	A1	R	4	1800.0					
73	J1-A1	NR-R	3	450.0					
74	I2	NR	1	-					
75	I2-A1	NR-R	2	-					
76	I2-A1	NR-R	7	1800.0					
77	A1	R	1	-					
78	I2	NR	1	-					
81	A2	R	1	-					
82	I2-A1	NR-R	4	562.5					
83	I2-A2	NR-R	11	3150.0					
86	J1-I2	NR	2	-					
87	J1-A1	NR-R	5	450.0					
115	A1	R	1	-					
116	I2	NR	3	112.5					
117	A1	R	1	-					

NR= no reproductivo
 R= sexualmente maduro
 CC= con crías
 LAC= lactando

No.= número del individuo
 CE*= clase de edad inicial y final
 CR*= condición reproductiva inicial y final
 pt*= capturas acumuladas
 AREA= basado en la unión de los puntos
 nat= externos de captura

APENDICE *H*

Discusión sobre los métodos de Marcado-Localización
con Radioisótopos y Captura-Marcado-Recaptura

Sobre el tamaño del área vital, se puede decir que las estimaciones logradas por el método de MLR duplican y hasta triplican los valores de las obtenidas por el método de CMR; y esto, cuando los datos de captura de individuos pertenecientes a la misma clase de edad y condición reproductiva, son analizados por trapeo (ver **Tabla III.4** del capítulo III de este trabajo). Al promediar el tamaño de las áreas vitales de tres hembras no-reproductivas que se marcaron con radioisótopos resulta un área de 1.425 m². Ahora bien, al analizar la evolución en el tamaño del área vital que resulta de la acumulación de puntos de captura a través de las diferentes sesiones de trapeo (método CMR) de aquellas hembras no-reproductivas (J2 y A1) se obtiene la **Figura H.1**. Aquí se observa que, el 90% del área vital promedio que se obtuvo por el método de MLR es alcanzado solo por aquellas hembras J2 o A1 no-reproductivas que hayan acumulado 12 capturas, 3 individuos en este caso. Pero, como se aprecia en la **Figura H.2**, fue necesario realizar 9 sesiones o meses de trapeo con un esfuerzo acumulado de 16.506 trampas/noche para obtener dicha aproximación y que se obtuvo en un promedio de solo 21 días y para el mismo número de individuos. Este análisis justifica la similitud en los estimados de área vital de los individuos marcados con radioisótopos con aquellos que se presentan en la **Tabla III.5** (Capítulo III), calculados a partir de todas las capturas acumuladas sobre los individuos durante el estudio. El método de Marcado-Localización con Radioisótopos se presenta entonces, como una excelente alternativa que reduce significativamente el tiempo, el esfuerzo, y por ende los costos, de aquellos estudios donde este planteado la medición del área vital de un micromamífero con las características de *M. xerophila*. **August (1984)**, tomando en cuenta la discrepancia en los resultados sobre área vital y distribución espacial en *M. robinsoni* con los resultados de otros autores que también utilizaron el método de CMR en esta especie, resalta la necesidad de

implementar nuevos métodos para la medición de dichas variables que eliminen el efecto que tiene sobre los resultados la restricción de los movimientos que ocurre cuando un animal cae en una trampa. La captura por lo general ocurre al inicio del período de actividad del individuo, lo que lleva a una subestimación de los resultados ante esta reducción forzada en el potencial sus desplazamientos. Pero, también debe hacerse una advertencia sobre una posible desviación en la estimación del área vital que se obtiene por el método de MLR, esto si se toma en cuenta de que el mismo fue determinado a partir de la unión de las madrigueras mas externas.

APENDICE I

**Análisis de Componentes Principales entre las capturas
por estaciones con el número y la altura promedio de las
especies vegetales presentes**

Absorción de la varianza por los ejes:			
Eje	Autovalor	% de la Varianza	% de la varianza acum.
1	4.139	68.979	68.979
2	0.920	15.329	84.308
3	0.792	13.195	97.503
4	0.150	2.497	100.000
5	0.000	0.000	100.000
6	0.000	0.000	100.000

Correlación Person-Kendall (r) con los ejes*:			
Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3
CG	-0.994	0.034	0.030
CI	-0.935	-0.066	-0.076
CA	-0.793	0.606	0.026
CS	-0.668	-0.738	0.018
CH	-0.771	0.019	0.634
CM	-0.779	0.034	-0.618
CaEr	0.194	-0.170	-0.012
JaAr	0.036	-0.111	0.017
OpCa	-0.039	-0.071	0.024
PrJu	-0.042	0.189	-0.005
StGr	-0.137	0.790	0.006
SuRe	0.650	-0.019	-0.170
CeDe	0.101	-0.099	0.097
CrGl	-0.341	-0.396	-0.025
MeCa	0.130	-0.146	-0.078
AcPe	-0.087	0.139	0.033

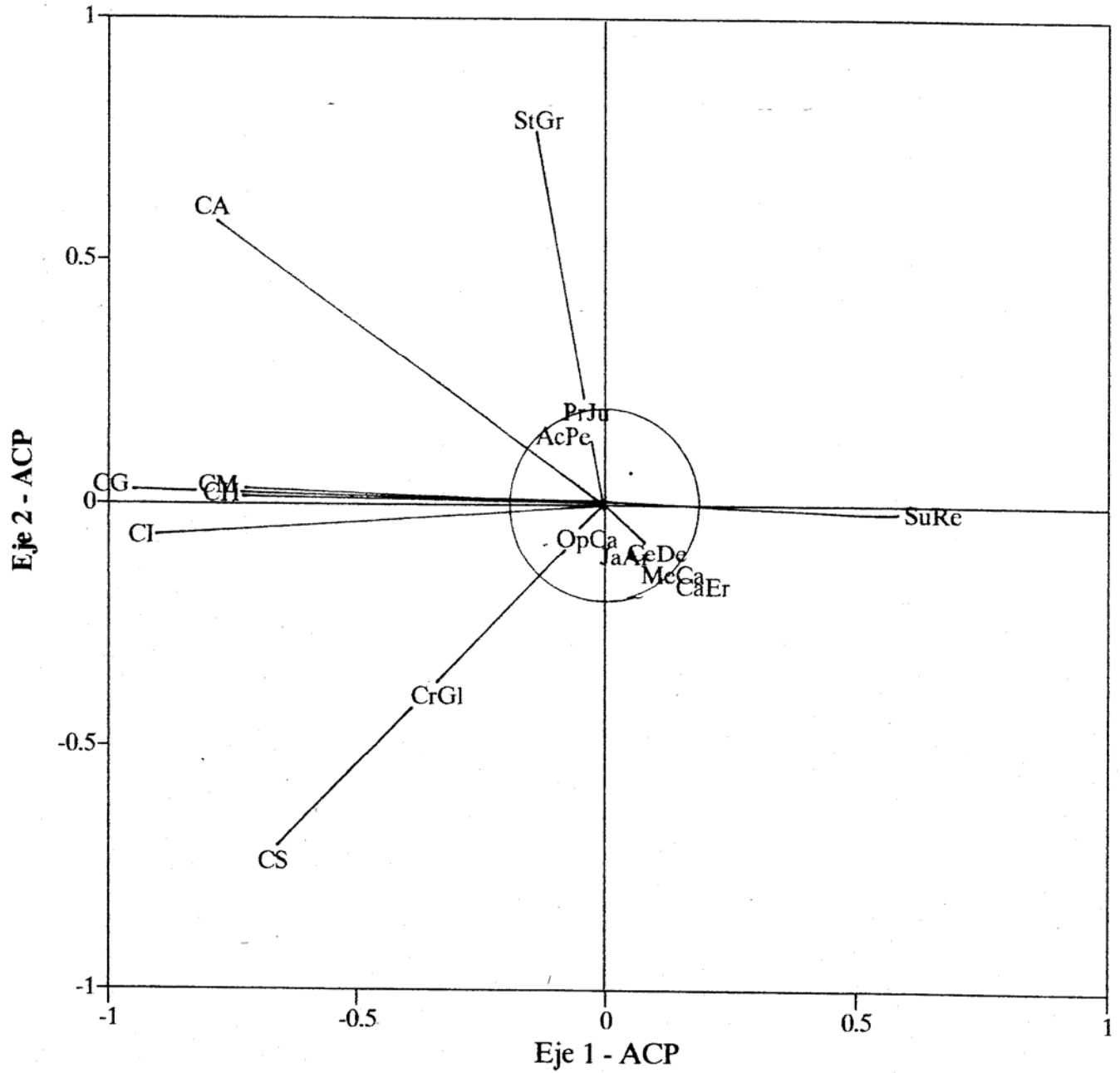
* N = 90; r = 0.205; P < 0,05

Donde:

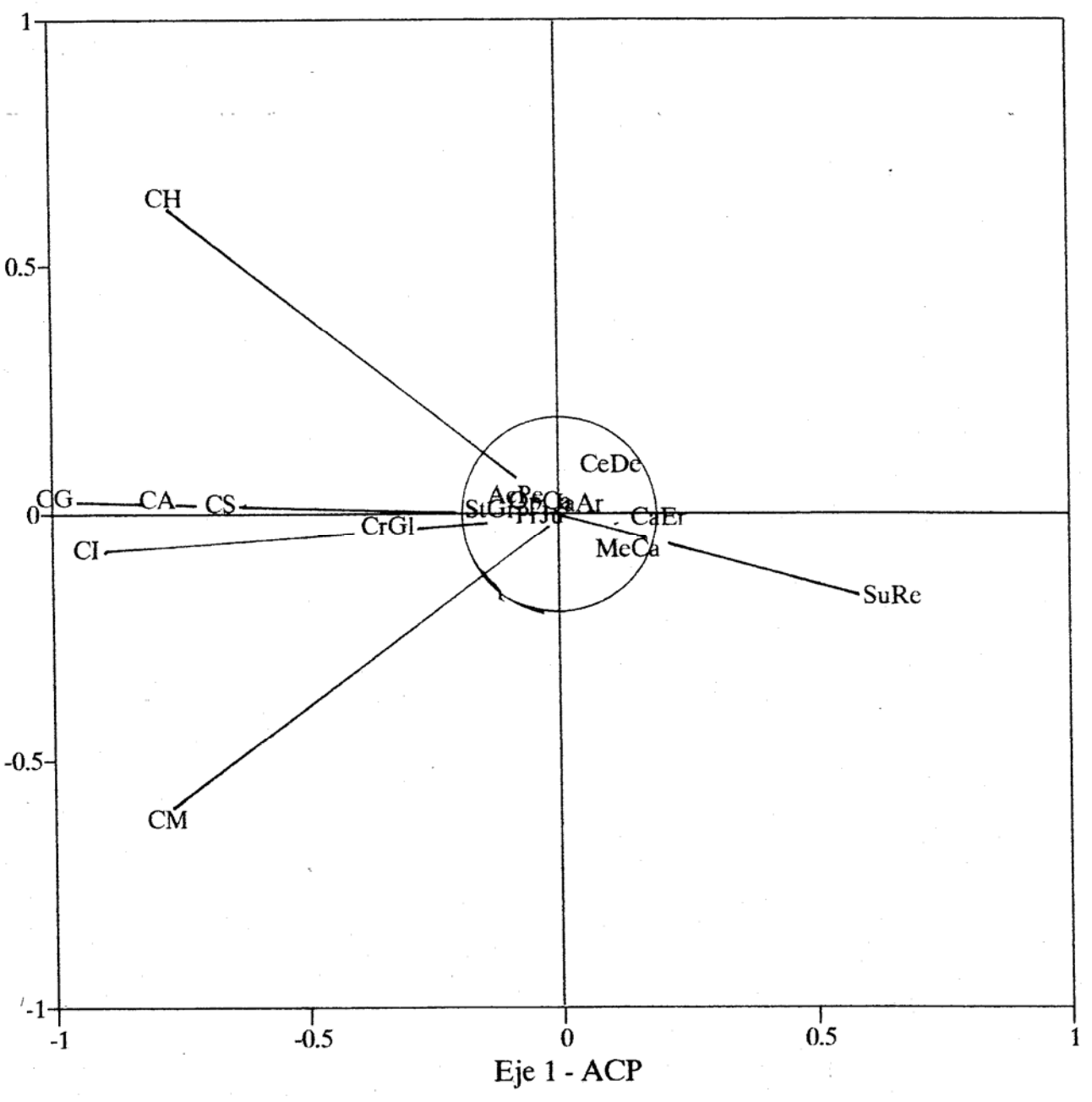
CG = captura general
 CI = capturas sobre individuos
 CA = capturas arbóreas
 CS = capturas en suelo
 CH = capturas sobre hembras
 CM = capturas sobre machos

CaEr = Castela erecta
 JaAr = Jacquinia aristata
 OpCa = Opuntia caracasana
 PrJu = Prosopis juliflora
 StGr = Stenocereus griceus
 SuRe = Subpilocereus repandus
 CeDe = Cereus deficiens
 CrGl = Croton glabellus
 MeCa = Melocactus caesius
 AcPe = Acanthocereus pentagonus

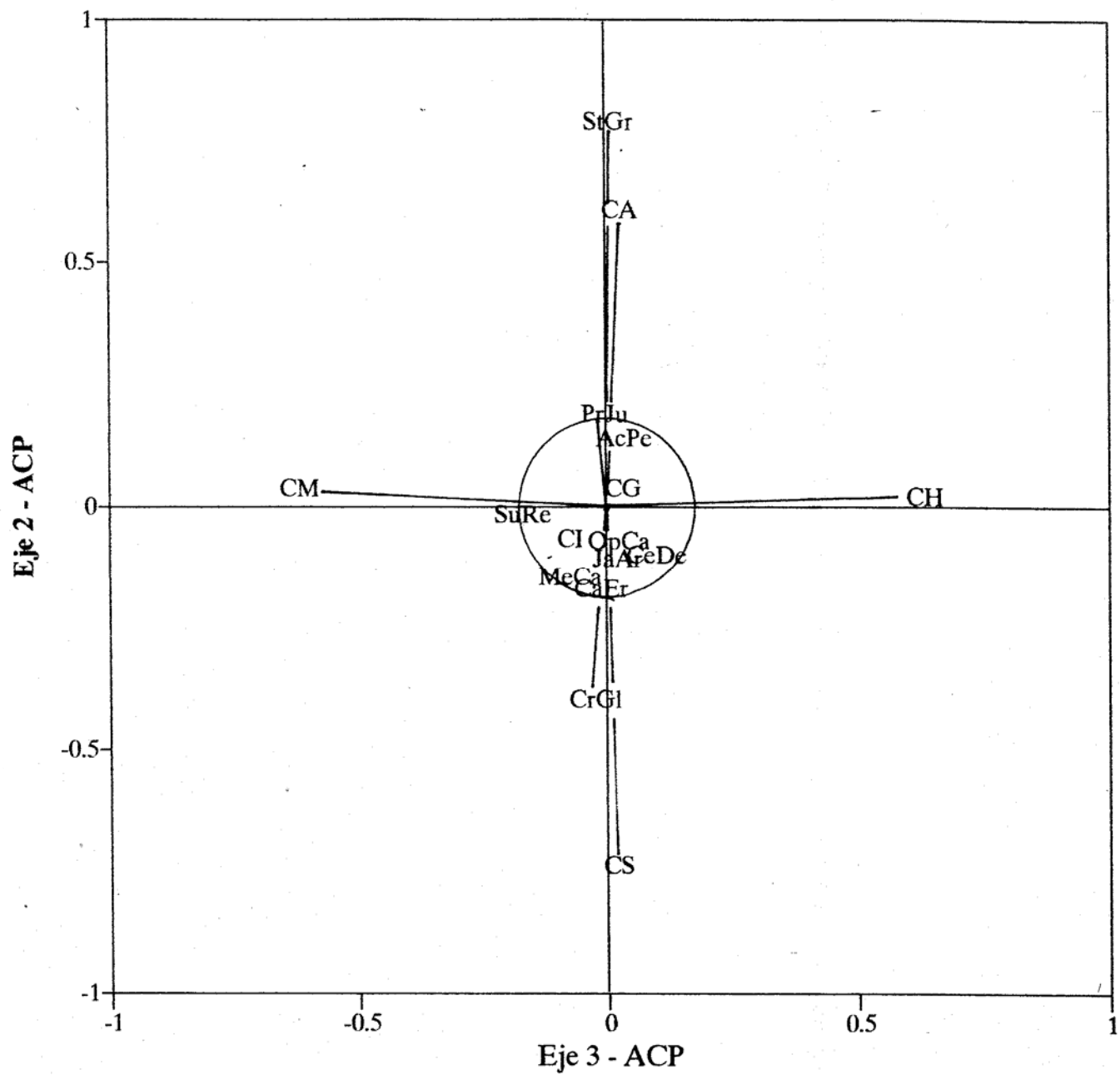
Ordenamiento de las variables con
los ejes 1 y 2



Ordenamiento de las variables con los ejes 1 y 3



Ordenamiento de las variables con
los ejes 3 y 2



Absorción de la varianza por los ejes:			
Eje	Autovalor	% de la Varianza	% de la varianza acum.
1	4.139	68.979	68.979
2	0.920	15.329	84.308
3	0.792	13.195	97.503
4	0.150	2.497	100.000
5	0.000	0.000	100.000
6	0.000	0.000	100.000

Correlación Person-Kendall (r) con los ejes*:			
Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3
CG	-0.994	0.034	0.030
CI	-0.935	-0.066	-0.076
CA	-0.793	0.606	0.026
CS	-0.668	-0.738	0.018
CH	-0.771	0.019	0.634
CM	-0.779	0.034	-0.618
CaEr	0.088	-0.358	-0.131
JaAr	0.001	-0.302	-0.126
OpCa	-0.053	-0.374	-0.125
PrJu	0.790	0.241	-0.119
StGr	0.159	-0.362	-0.128
SuRe	-0.039	0.029	-0.139
CeDe	0.128	-0.061	0.104
CrGl	-0.034	-0.100	0.045
MeCa	0.130	0.096	0.017
AcPe	-0.287	0.195	-0.095

* N = 90; r = 0.205; P < 0,05

Donde:

CG = captura general

CI = capturas sobre individuos

CA = capturas arbóreas

CS = capturas en suelo

CH = capturas sobre hembras

CM = capturas sobre machos

CaEr = Castela erecta

JaAr = Jacquinia aristata

OpCa = Opuntia caracasana

PrJu = Prosopis juliflora

StGr = Stenocereus griseus

SuRe = Subpilocereus repandus

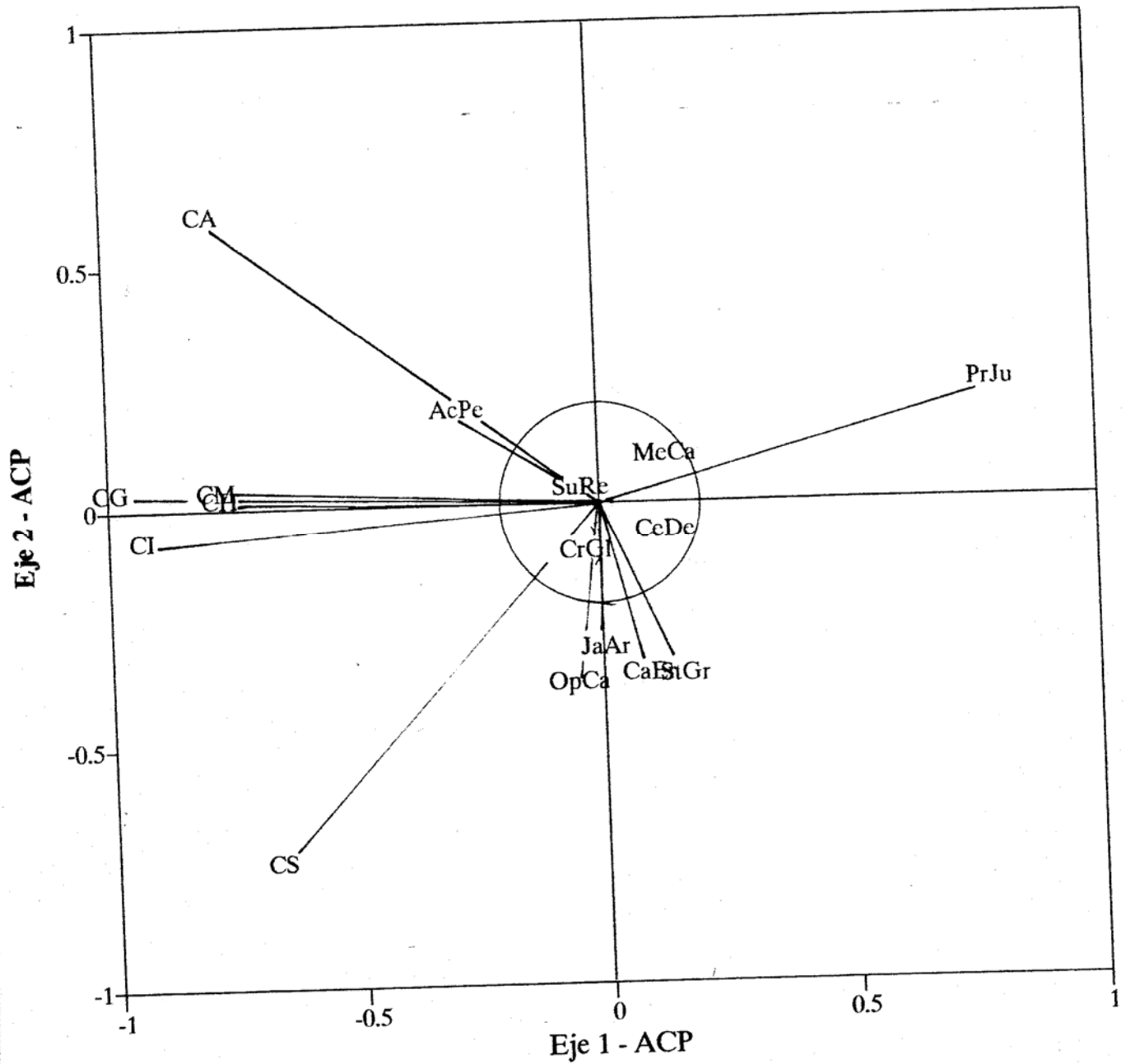
CeDe = Cereus deficiens

CrGl = Croton glabellus

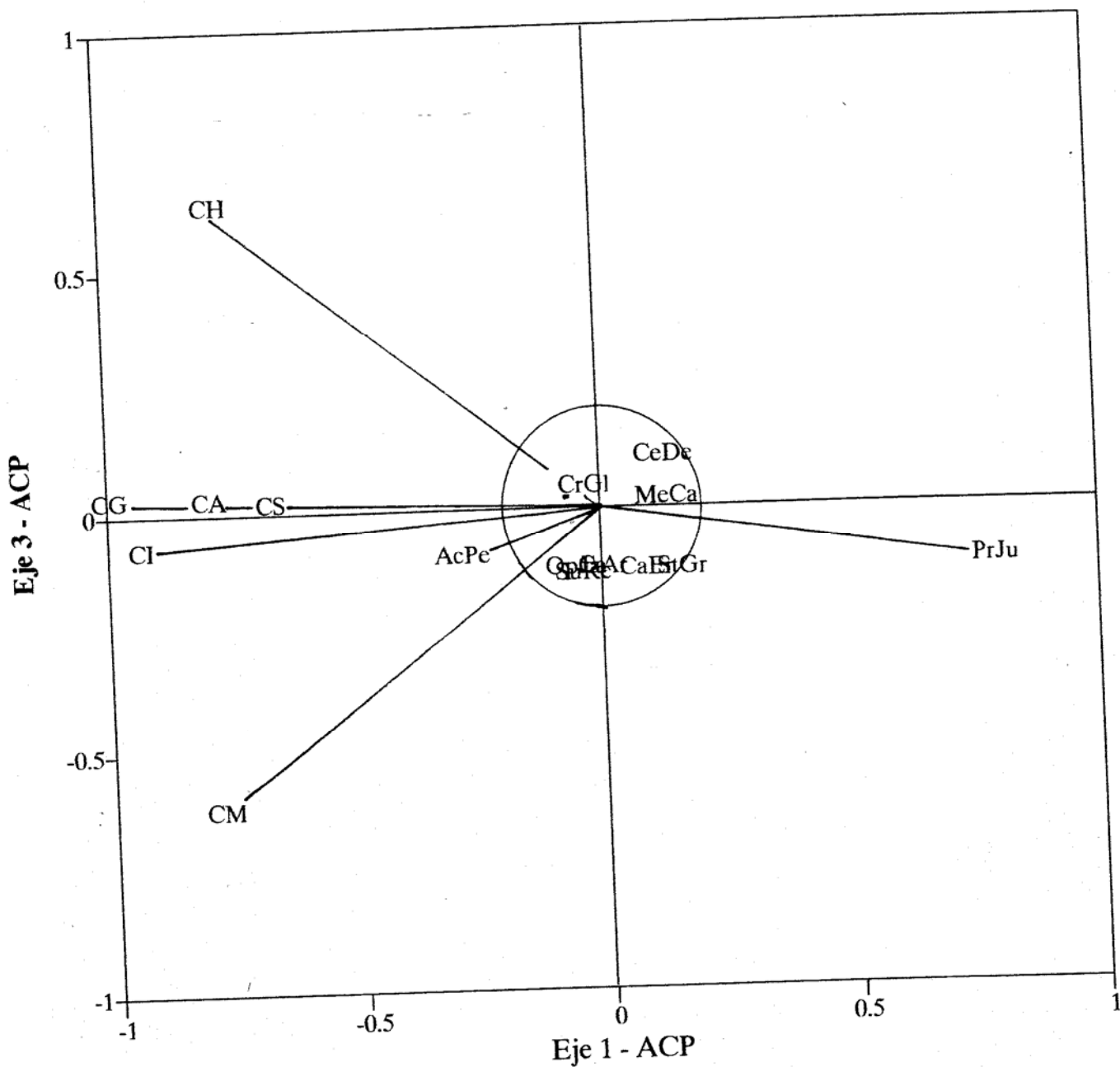
MeCa = Melocactus caesius

AcPe = Acanthocereus pentagonus

Ordenamiento de las variables con
los ejes 1 y 2



Ordenamiento de las variables con
los ejes 1 y 3



Ordenamiento de las variables con los ejes 3 y 2

