

USO DE HÁBITAT DE LOS PEQUEÑOS MAMÍFEROS EN UN FRAGMENTO DE  
BOSQUE ALTOANDINO: COMPARACIÓN ENTRE BORDE E INTERIOR DE  
BOSQUE

GINNA NARVÁEZ RODRIGUEZ

UNIVERSIDAD DE NARIÑO  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA  
PROGRAMA DE BIOLOGÍA  
SAN JUAN DE PASTO  
2010

USO DE HÁBITAT DE LOS PEQUEÑOS MAMÍFEROS EN UN FRAGMENTO DE  
BOSQUE ALTOANDINO: COMPARACIÓN ENTRE BORDE E INTERIOR DE  
BOSQUE

GINNA NARVÁEZ RODRIGUEZ

Trabajo de grado presentado como requisito parcial  
para optar al título de Bióloga

Directores de tesis:  
Ph.D. Francisco Sánchez  
M.Sc. Jhon Jairo Calderón Leyton

UNIVERSIDAD DE NARIÑO  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA  
PROGRAMA DE BIOLOGÍA  
SAN JUAN DE PASTO  
2010

## NOTA DE RESPONSABILIDAD

Las ideas y conclusiones aportadas en el trabajo de grado son responsabilidad exclusiva de su autor. Artículo primero, acuerdo 324 del 11 de octubre de 1966 del honorable consejo directivo de la Universidad de Nariño

Nota De Aceptación

---

---

---

---

---

---

Director

---

Director

---

Jurado

---

Jurado

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Dios por su protección y ayuda en cada momento. Mis agradecimientos sinceros al profesor Francisco Sánchez quien me enseñó todo con respecto a la técnica aplicada, por su paciencia, apoyo y asesoramiento profesional. Al profesor Jhon Jairo Calderón que de igual forma me asesoró y aportó con sus correcciones y comentarios al desarrollo del proyecto.

El desarrollo de este trabajo también se debe gracias a los profesores Guillermo Castillo y Aquiles Gutiérrez quienes fueron los evaluadores del trabajo. Agradezco a Elkin Noguera por haber llevado los ejemplares a la Universidad de Antioquia para la identificación con la asesoría del biólogo Dr. Sergio Solari.

Estoy agradecida con todas las personas que de alguna forma contribuyeron al desarrollo de este trabajo de grado y a mi mamá por su apoyo en las circunstancias que se presentaron.

## TABLA DE CONTENIDO

|  | Pág. |
|--|------|
| INTRODUCCIÓN   | 12   |
| 1. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA                                  | 15   |
| 2. OBJETIVOS   | 16   |
| 2.1. OBJETIVO GENERAL  | 16   |
| 2.2. OBJETIVOS ESPECIFICOS                                     | 16   |
| 3. MARCO TEORICO   | 17   |
| 3.1. EFECTOS DE BORDE  | 17   |
| 3.2. USO DE HÁBITAT  | 18   |
| 4. ANTECEDENTES – Bordes y pequeños mamíferos                  | 20   |
| 5. MATERIALES Y METODOS  | 22   |
| 5.1. ÁREA DE ESTUDIO   | 22   |
| 5.2. HABITUACIÓN Y ESTANDARIZACIÓN DE LOS METODOS DE CAMPO     | 22   |
| 5.3. DENSIDADES DE ABANDONO, DDA, DE LOS PEQUEÑOS MAMÍFEROS    | 24   |
| 5.4. CAPTURA DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS                             | 26   |
| 5.5. ANALISIS ESTADISTICO                                      | 27   |
| 6. RESULTADOS  | 28   |
| 6.1. ESPECIES ENCONTRADAS EN LA ZONA                           | 28   |
| 6.2. HABITUACION Y ESTANDARIZACION DE LA TÉCNICA               | 31   |
| 6.3. DDA´s DE LOS PEQUEÑOS MAMÍFEROS                           | 32   |
| 7. DISCUSION   | 35   |
| 7.1. VALOR MARGINAL DE LOS PARCHES PARA LOS PEQUEÑOS MAMÍFEROS | 35   |

|   |    |
|---|----|
| 7.2. CONSECUENCIAS DEL USO DE HÁBITAT DE LOS PEQUEÑOS MAMÍFEROS | 36 |
| 8. CONCLUSIONES   | 38 |
| 9. SUGERENCIAS  | 39 |
| 10. BIBLIOGRAFIA  | 40 |

## LISTA DE FIGURAS

|  | Pág. |
|--|------|
| Figura 1. Mapa del fragmento de bosque de roble en el que se hizo el estudio.  | 23   |
| Figura 2. Estación para la medición de las DDA's que permitió la visita de los pequeños mamíferos  | 24   |
| Figura 3. Esquema de estación para la medición de las DDA's  | 25   |
| Figura 4. Esquema de la distribución de estaciones en los transectos de borde e interior   | 25   |
| Figura 5. Revisión y preparación de las estaciones   | 26   |
| Figura 6. Fotografía de <i>Micoureus regina</i>  | 28   |
| Figura 7. (A) Huellas de <i>Micoureus regina</i> encontradas en las estaciones del bosque y (B) huellas de <i>Micoureus regina</i> tomadas en el laboratorio | 29   |
| Figura 8. Fotografía de <i>Microryzomys minutus</i>  | 30   |
| Figura 9. (A) Huellas en estaciones del bosque y (B) huellas con las que se comparó las encontradas en el bosque   | 30   |
| Figura 10. Fotografía de la musaraña <i>Cryptotis</i> sp. encontrado en el borde del bosque  | 31   |
| Figura 11. Número de estaciones visitadas por pequeños mamíferos durante el tiempo de habituación  | 31   |
| Figura 12. Diferencia de las DDA's de los pequeños mamíferos entre borde e interior del bosque de roble  | 33   |
| Figura 13. Diferencias de las DDA's entre las distintas fases lunares  | 33   |
| Figura 14. Efecto de la interacción entre fase lunar y estrato sobre las DDA's de los pequeños mamíferos   | 34   |

## LISTA DE TABLAS

|  | Pág. |
|--|------|
| Tabla 1. Resultados del análisis de varianza usado para estudiar el efecto del sitio, la fase lunar, el estrato y la ocurrencia de lluvia sobre el valor marginal de parches alimentarios para los pequeños mamíferos de un fragmento de bosque de roble | 32   |

## RESUMEN

El uso de hábitat por los organismos depende de los costos y beneficios que el hábitat les brinde para resolver las necesidades de su historia de vida. En un parche de bosque altoandino en el municipio de Pasto, Nariño, estudié el uso de hábitat por parte de pequeños mamíferos. En particular, examiné si había diferencias entre el uso del interior del bosque y el borde, y entre el suelo y el sotobosque (2-4 m sobre el suelo). Adicionalmente estudié si la iluminación por la luna y la ocurrencia de lluvias afecta el uso de hábitat de los mamíferos. Para examinar estas ideas usé un modelo de uso óptimo de parches según en el cual un forrajeador debe dejar de explotar un parche alimentario en el que experimenta ganancias decrecientes cuando los beneficios son iguales a los costos de forrajeo. El modelo permite identificar las preferencias de hábitat de los forrajeadores. Para aplicar el modelo usé parches alimentarios en los que mezclé maíz pira en arena. En este tipo de parches la cantidad de alimento dejada en el parche después que el forrajeador lo explota, la densidad de abandono (DDA), indica el punto en el que los beneficios son iguales a los costos de forrajeo. Entre menor es la DDA, mayor es el valor percibido del parche para el forrajeador. Las DDA's fueron más bajas en el interior del bosque que en el borde lo que indica que los pequeños mamíferos perciben menores costos en el interior del bosque. Encontré un mayor uso de los parches alimentarios por los pequeños mamíferos en el suelo que en el sotobosque tanto en noches con luna y noches sin luna. El uso diferencial de los sitios del fragmento de bosque por los pequeños mamíferos puede afectar el funcionamiento de este ecosistema, ya que el borde es un hábitat menos utilizado por los pequeños mamíferos que el interior del bosque. Por lo tanto, interacciones bióticas como la depredación de semillas, plántulas, huevos, pupas y nidos de aves, o la dispersión de semillas por parte de los pequeños mamíferos pueden ser menos acentuadas en el borde que en el interior.

## ABSTRACT

Habitat use by organisms depends on the costs and benefits that a habitat provides to satisfy the needs related to the organism's life history. I studied the habitat use of small mammals in a patch of Andean forest near Pasto, Department of Nariño, Colombia. Particularly, I examined whether there were differences in the use of food patches between the interior of the forest and the edge, and between stations located at the level of the ground and those on the understory (2-4 m above ground). In addition, I studied whether moonlight and occurrence of rain affects the habitat use of mammals. To examine these ideas I applied an optimal patch use model that states that a forager should cease exploiting a patch, in which it experiences diminishing returns, when the benefits are equal to the costs of foraging. The model allows identifying habitat preferences of the foragers. To apply the model, I mixed pop corn in sand. In such patches the amount of food left in the patch after the forager finishes exploiting it, the giving-up density (GUD), indicates the point where the benefits are equal to the costs of foraging. The lower the GUD, the higher the perceived value of the patch to the forager. GUD's were lower in the interior forest than on the edge, which indicates that small mammals perceive lower costs in the interior of the forest. We found higher use of food patches by small mammals on the ground than on the understory in both nights with moon and moonless nights. The differential use of forest sites by small mammals can affect the functioning of this ecosystem, because the edge is a habitat less used by small mammals than the forest interior. Therefore, biotic interactions such as the predation of seeds, seedlings, eggs, pupae and nests of birds, or seed dispersal by small mammals may be less pronounced in the edge than in the interior.

## INTRODUCCIÓN

La fragmentación y destrucción de los bosques es el reemplazamiento de áreas de bosque nativo por otros ecosistemas generalmente mucho menos complejos, y se constituyen en algunas de las mayores amenazas para la conservación de la biodiversidad al ser la causa principal de la extinción de especies silvestres en el Neotrópico (Murcia 1995, Kerr & Chilar 2004). La fragmentación es una de las formas más comunes de degradación de los hábitats forestales en América Latina, y ésta provoca aislamiento entre parches de bosque (Primack 2002), disminuye la disponibilidad de hábitats núcleo e incrementa el área de borde (Ewers & Didham 2006).

El borde puede ser definido como la frontera entre parches-hábitats con diferente calidad (Strayer et al. 2003), y por ello los procesos ecológicos cerca de bordes a menudo difieren de los procesos al interior del parche-hábitat (Donovan et al. 1997). Los efectos de borde que pueden afectar a los organismos son el resultado de la interacción entre dos ecosistemas adyacentes que son separados por una transición abrupta. Estos efectos pueden deberse a cambios abióticos en el ambiente, e.g. iluminación, temperatura del aire y del suelo (Murcia 1995), o por cambios en las interacciones interespecíficas (Fagan et al. 1999) causadas por el flujo ecológico a través del borde (Cadenasso et al. 2003).

Las especies responden a los efectos de borde en diferentes formas y dichos efectos pueden causar modificaciones en su uso de hábitat (Ries & Sisk 2004); la percepción del borde por un artrópodo variará mucho de la de un mamífero. Por ello los bordes pueden ser específicos para una especie. Los diferentes tipos de borde pueden generar diferencias en la abundancia, composición y comportamiento de forrajeo de pequeños mamíferos, también pueden afectar los patrones de comportamiento o movimiento de los individuos (Mills 1995, Lidicker 1999, Anderson & Boutin, 2002). Lidicker (1999) documentó como hembras del ratón de campo *Microtus canicaudus* prefirieron interiores de bosque comparados con los bordes. Por el contrario, Heske (1995) no encontró ningún cambio en la actividad de cuatro especies de roedores entre el interior del bosque y borde de cultivos. Por su parte, Anderson & Boutin (2002) estudiaron los efectos de borde sobre la supervivencia y comportamiento de ardillas rojas juveniles, *Tamiasciurus hudsonicus*, y encontraron que los individuos del borde tenían una tasa de supervivencia más alta que los juveniles del interior del bosque. Los juveniles del borde pasaron más tiempo en el nido, y menos tiempo moviéndose o forrajeando. Estos autores interpretaron los resultados como un indicativo de que la calidad y cantidad del alimento es mayor en borde que en el interior del bosque.

La alta degradación y fragmentación a la que están actualmente sujetos los ecosistemas forestales como los robledales, junto con los vacíos de información relacionados con su biología y su potencial de aprovechamiento (Solano & Vargas 2006) hacen urgente el entendimiento del impacto que está causando la fragmentación sobre las comunidades del bosque. Los pequeños mamíferos pueden ser usados como modelo para evaluar como el efecto de borde afecta la dinámica de los animales que habitan el bosque, ya que

tienen un papel importante en los ecosistemas al ser presa de diferentes vertebrados, depredadores de invertebrados, dispersores y predadores de semillas y plántulas (Bayne et al. 1997). Este conocimiento es indispensable para entender mejor la sensibilidad de las especies a la fragmentación y los procesos derivados como el efecto de borde, la penetración de los efectos de borde y la capacidad de las especies de animales de adaptarse y moverse dentro de un hábitat perturbado.

Teniendo en cuenta la importancia de conocer los efectos de borde sobre la fauna, desarrollé este trabajo con el objetivo de estudiar el uso del borde e interior de bosque por los pequeños mamíferos en un fragmento de bosque altoandino, donde el roble *Quercus humboldtii* es una especie dominante. Para ello aproveché la teoría de uso óptimo de parches, que permite revelar las preferencias de hábitat de los animales (Brown 1988) y asume que los animales buscan obtener más recursos alimentarios en los hábitats donde los beneficios son mayores que los costos. Según esta teoría un forrajeador debe dejar de explotar un parche cuando los beneficios, expresados en tasas de cosecha, i.e. la comida cosechada por unidad de tiempo, son iguales a los costos de forrajeo. Dichos costos incluyen costos energéticos, costos relacionados con el riesgo de ser depredado y costos asociados con las actividades alternativas perdidas (Brown 1988). Este modelo predice que al comparar dos parches con los mismos costos de forrajeo, el forrajeador dejará de explotar los parches a la misma tasa de cosecha, i.e. tendrán la misma tasa de cosecha de abandono.

El modelo de uso de parches asume que la cantidad de alimento que el forrajeador puede obtener decrece con el tiempo en el parche, i.e. el forrajeador experimenta ganancias decrecientes (Charnov 1976) por la disminución de alimento en el parche y se incrementa el esfuerzo de forrajeo para acceder al alimento, ya que cada vez éste será más difícil de obtener. Así, la tasa de cosecha depende de la cantidad de alimento en el parche, porque entre más alimento halla, mayor será la adquisición de comida por unidad de tiempo. Por lo tanto, la densidad de abandono (DDA), que es la cantidad de alimento dejada en el parche por un animal después de alimentarse, permite estimar la tasa de cosecha de abandono y proporciona una medida de la eficiencia del forrajeo (Brown 1988).

Con base en el modelo de uso óptimo de parches, la presente investigación buscó determinar que hábitat del bosque de roble, borde o interior, fue preferido por los pequeños mamíferos para forrajear, y también examinó si factores ambientales como la fase lunar y la lluvia influyeron en su uso de parches alimentarios en un fragmento de bosque. Se esperaba que en el hábitat del bosque donde los pequeños mamíferos percibieran menores costos de forrajeo los valores de las DDA's fueran más bajos, lo cual indicaría que invirtieron más tiempo en la explotación de los parches alimentarios en ese hábitat. Si los pequeños mamíferos no perciben diferencias entre el borde y el interior del bosque, las DDA's en las dos zonas deben ser iguales. De manera similar, se espera encontrar diferencias en el uso del suelo y sotobosque, y por ello se esperan diferencias en las DDA's de ambos estratos.

El uso de parches por parte de los pequeños mamíferos puede ser afectado por diferentes factores ambientales (Kotler et al. 1993). Un forrajeador generalmente balancea la obtención de alimento y su seguridad para tomar decisiones de cómo y cuándo forrajear,

qué hábitats explotar y cuánto tiempo invertir en cada parche (Lima & Hill 1993). La lluvia y la iluminación en noches de luna pueden incrementar o disminuir los costos energéticos y de depredación para un forrajeador. Por ejemplo, *Gerbillus allenbyi* y *G. pyramidum*, dos especies de roedores de zonas desérticas, en noches de luna llena disminuyen su actividad de forrajeo y uso de parches por el incremento del riesgo de depredación por lechuzas (Kotler et al. 1991). Esto sugiere que los pequeños mamíferos tendrán menor actividad de forrajeo y uso de parches en luna llena que en luna nueva debido al incremento del riesgo de depredación asociado a los niveles más altos de iluminación en las noches de luna llena, por tanto se espera que las DDA's sean mayores en noches de luna llena que en noches de luna nueva.

La lluvia puede ser un factor importante para un forrajeador (Currie 1991), porque incrementa el costo metabólico para la termorregulación del animal, de tal modo que se espera que si aumentan los costos en las noches de lluvia las DDA's serán más altas que en las noches sin lluvia. Por lo contrario, si no existen diferencias en los costos de forrajeo entre las noches de lluvia y noches sin lluvia, se espera que las DDA's sean iguales.

## 1. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La principal amenaza sobre los bosques es la deforestación e inapropiada explotación de los recursos que éstos ofrecen. El borde es una de las consecuencias más significativas de la fragmentación y puede influir en la abundancia y uso de hábitat de los animales. Esto es debido a que la aparición de bordes puede modificar la complejidad de la vegetación, el riesgo de depredación y la oferta de recursos alimentarios (Richard 1988). Adicionalmente, las especies pueden responder de diferentes formas a los efectos de borde.

Los robledales son un tipo de bosque andino que ha sido severamente deteriorado, y en nuestro país son pocos los estudios que evalúan los efectos de la intervención antrópica en las comunidades y poblaciones de mamíferos (Morales et al. 2004). Por esta razón este proyecto busca analizar el impacto del efecto de borde sobre el uso de hábitat por parte de pequeños mamíferos en sistemas fragmentados de bosques de roble. Dado que pueden haber efectos abióticos que se dan en el borde por la estructura disímil entre el bosque y la matriz que lo rodea (Murcia 1995), también se evaluaron factores ambientales como la lluvia y la iluminación dada por la luna para conocer si estos factores pueden modificar los costos de forrajeo de los pequeños mamíferos. Este estudio permite examinar que sitio, borde o interior, proporciona más beneficios para los pequeños mamíferos y esta información puede ayudar a desarrollar planes de manejo y conservación de los pequeños mamíferos en estos ecosistemas mediante la respuesta de siguientes preguntas:

¿Los pequeños mamíferos perciben diferencias en los costos de forrajeo entre el borde y el interior del bosque, es decir que estos sitios son percibidos como hábitats diferentes?

¿Existen diferencias en los costos de forrajeo de los pequeños mamíferos debido a la estratificación del bosque en el borde y el interior?

¿El grado de iluminación en la noche debido a la fases de la luna pueden afectar los costos de forrajeo de los pequeños mamíferos?

¿Cuál es el efecto de la lluvia sobre los costos de forrajeo de los pequeños mamíferos que explotan parches alimentarios?

## 2. OBJETIVOS

### 2.1. OBJETIVO GENERAL

Examinar el efecto de la ubicación del sitio de alimentación, borde e interior, y de algunos factores ambientales, sobre los costos de forrajeo para los pequeños mamíferos de un fragmento de bosque altoandino

### 2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Evaluar el uso de parches con alimento por parte de la comunidad de pequeños mamíferos en el borde e interior de un fragmento de bosque de roble
- Determinar si la estratificación del bosque de roble afecta las preferencias de forrajeo de los pequeños mamíferos
- Describir el comportamiento de forrajeo de los pequeños mamíferos frente a los niveles de iluminación asociados a las fases de la luna
- Determinar si la lluvia afecta las preferencias de forrajeo de los pequeños mamíferos

### 3. MARCO TEORICO

#### 3.1 EFECTOS DE BORDE

En Colombia las altas tasas de destrucción y modificación de los hábitats están relacionadas principalmente con actividades agropecuarias y con la explotación de recursos forestales. Entre los biomas más afectados por esta problemática se encuentran los bosques andinos (Etter 1993). Hasta 1998 el Instituto Alexander von Humboldt había estimado que sólo quedaban alrededor de 45000 km<sup>2</sup> de bosque andino cuya área original era de 170000 km<sup>2</sup>. Los robledales son uno de los ecosistemas más representativos de los bosques andinos en Colombia y han sufrido una considerable reducción en su área por la expansión de la frontera agrícola (Álvarez et al. 2009). Además, la información sobre su estructura y dinámica a escala nacional sigue siendo escasa. La reducción del área de los bosques de roble trae como consecuencia, por ejemplo, el incremento de zonas de borde, reducción de hábitats y desconexión entre ambientes similares. El borde del hábitat es generalmente la región más fluctuante de un fragmento (Primack 2002), y algunos de los posibles efectos de borde incluyen cambios de luminosidad, temperatura, régimen de vientos, humedad e incidencia de incendios (Murcia, 1995, Schelhas & Greenberg 1996), y cambios en el riesgo de depredación (Chalfoun et al. 2002).

De acuerdo con Murcia (1995) hay tres tipos de efectos de borde: (1) los efectos abióticos, que implican cambios en las condiciones ambientales que resultan de la proximidad a una matriz estructural disímil; (2) efectos biológicos directos, que implican cambios en la abundancia y en la distribución de las especies causados por las condiciones físicas cerca al borde (e.g., la desecación, velocidad del viento y el crecimiento vegetal) y por las tolerancias fisiológicas de las especies a las condiciones cercanas al borde; y (3) efectos biológicos indirectos, que implican cambios en interacciones de las especies, tales como la depredación, parasitismo, competencia, polinización, herbivoría y dispersión de semillas, e.g., la mayor cantidad de luz en el borde permite más crecimiento de plantas que pueden atraer insectos herbívoros y esto puede atraer aves que pueden hacer sus nidos en el borde.

La permeabilidad del borde puede modular el efecto de la fragmentación sobre especies características del bosque. Stamps et al. (1987) indicaron que los bordes abruptos o impermeables actúan como una barrera que nunca es cruzada por organismos especializados en un hábitat o con mayor riesgo de ser consumidos en el hábitat adyacente. Los bordes suaves funcionan como membranas permeables a los organismos emigrantes. Entre los bordes suaves y abruptos pueden existir varios niveles de permeabilidad. Algunos estudios sugieren que el tipo de vegetación adyacente a los fragmentos del bosque modula los efectos de borde relacionados con el microclima del bosque (Didham & Lawton 1999) y la depredación de nidos de aves (Donovan et al. 1997). Por ejemplo, se ha encontrado que los bordes suaves, como bordes con estrato herbáceo alto, incrementan la abundancia y movilidad de los dispersores de bellotas como *Peromyscus* spp. en pastizales abandonados con respecto a los bordes abruptos con pastizales pastoreados adyacentes (López-Barrera 2003).

La atracción o evitación hacia los bordes por los animales puede reflejar la abundancia de alimentos (Grindal & Brigham 1999). Así, ciertas especies prefieren los ambientes en el interior del bosque mientras que otras se ven favorecidas por áreas abiertas o ambientes de borde. En efecto, diferencias en la disponibilidad y calidad de alimento entre hábitats pueden explicar variaciones en los patrones de actividad y comportamiento de forrajeo de especies como las ardillas (Wauters et al. 1992).

### 3.2 USO DE HÁBITAT

El hábitat de un organismo es el conjunto de elementos físicos y biológicos del ambiente que éste usa para su supervivencia y reproducción (Block & Brennan 1993). Así, el uso del hábitat se refiere a la manera en que un individuo utiliza los hábitats disponibles para resolver las necesidades de su historia de vida (Block & Brennan 1993).

La selección de hábitat es el proceso en el que el organismo escoge qué hábitats usar (Johnson 1980). Hutto (1985) describe la selección del hábitat como un proceso jerárquico que involucra una serie de comportamientos innatos y aprendidos que pueden resultar en el uso de los hábitats y que influyen en la supervivencia y la eficacia biológica (“fitness”) de los individuos. La escogencia de un hábitat por un animal se relaciona con su calidad, es decir, con los costos y beneficios de estar en dicho lugar (Fretwell & Lucas 1970). Por ejemplo, diferencias en el riesgo de depredación pueden causar que los forrajeadores seleccionen ciertos hábitats o el tiempo del día o noche en el cual ser activos (Kotler et al. 1994).

El uso de hábitat se ha estudiado con distintos métodos y entre ellos se puede mencionar la técnica de polvos fluorescentes para evaluar el uso de hábitat, que consiste en marcar a los animales con los polvos fluorescentes. Una vez capturados y marcados se realiza un seguimiento del rastro y se hace el mapa del área recorrida (Dominguez et al. 2007). También se han usado los muestreos con trampas Sherman para evaluar el uso de hábitat. Los rastros también han sido una herramienta valiosa para trabajar en campo y sirven de base para registrar la presencia de una especie en un lugar, y para determinar cómo está usando su hábitat (Aranda 1981). Los métodos indirectos ayudan a detectar mamíferos medianos y grandes, los cuales son muy difíciles de observar debido a sus hábitos crepusculares o nocturnos, además de ser fácilmente perturbables por el mínimo ruido. Dentro de los métodos indirectos están las trampas de huellas que al igual que los transectos de observación de rastros, resultan ser métodos económicos, aplicables a grandes áreas y con la capacidad de ser reproducibles en otras áreas o en la misma área en épocas diferentes del año (Nachman 1993)

Un método para evaluar el uso de hábitat de los animales es el de las densidades de abandono, derivado de la teoría de uso óptimo de parches, y que evalúa los costos de forrajeo y permite medir las preferencias de hábitat de un animal (Brown 1988). Según esta teoría el valor marginal de un parche depende de los costos marginales y beneficios marginales; los costos de explotar un parche incluyen: costos energéticos, costos relacionados con el riesgo de ser depredado y costos asociados con las actividades alternativas perdidas y los beneficios son la cantidad de comida cosechada por unidad de

tiempo. El valor marginal del parche es mayor cuando los beneficios son más altos que los costos y menor cuando los costos son más altos que los beneficios. La forma en que se evalúan esos costos y beneficios es a través de parches artificiales de alimento. Un forrajeador después de ubicar un parche alimentario debe decidir si acepta o rechaza la oportunidad de explotarlo (Rosenzweig 1981) y cuanto tiempo invertirá en él (Charnov 1976). La cantidad de tiempo invertida en explotar un parche está relacionada con los costos y beneficios que éste ofrece, i.e., entre mayores sean los beneficios con respecto a los costos, mayor tiempo invertirá y dejará menos alimento. Así, la cantidad de alimento dejada por el animal al abandonar un parche agotable, la densidad de abandono (DDA), puede ser usada para estimar la tasa de cosecha de abandono (Brown 1988) y para evaluar los costos de forrajeo (Kotler et al. 1991).

Las DDA's son usadas para probar efectos específicos, porque este método es sensible a los costos que un forrajeador tiene en el momento de forrajear, de tal modo que provee una medida cuantitativa de cómo el individuo percibe su ambiente, y la ventaja de este método es que el forrajeador permanece en su ambiente natural (Brown 1988, Kotler et al. 1993). Las DDA's han sido usadas para medir en el espacio y tiempo diferencias en el riesgo de depredación y han permitido determinar los hábitats que los animales prefieren al comparar hábitats abiertos y hábitats con cobertura arbustiva (Kotler et al. 1992). Si las DDA's de un forrajeador son distintas al comparar dos sitios, esto indica que hay diferencias en los costos de forrajeo para el animal entre los hábitats que se evalúan. Estos costos pueden ser energéticos, costos relacionados con el riesgo de ser depredado, o costos asociados con la pérdida de actividades alternativas. De tal modo que los bajos costos de forrajeo en un hábitat hacen que el animal invierta una mayor cantidad de tiempo forrajear el parche de alimento en ese hábitat, generando DDA's más bajas que en un hábitat donde los costos sean mayores.

#### 4. ANTECEDENTES

##### Bordes y pequeños mamíferos

Diferentes estudios han demostrado que el incremento de borde y la reducción del tamaño de los hábitats por la fragmentación de los bosques tiene efectos negativos en muchas especies de aves. Por ejemplo, las tasas de depredación, parasitismo y competencia pueden incrementarse cerca al borde y en parches pequeños (Andrén 1995). El borde puede ser un ambiente hostil para los nidos de las aves por el incremento de la depredación y parasitismo (Paton 1994). A pesar de esto, Lahti (2001) encontró en su revisión de 54 estudios entre 1978-1998 que sólo en el 43% de éstos estudios registraron algún efecto de borde.

Al contrario de las aves, parches pequeños de bosque separados por un borde abrupto, suelen soportar mayores densidades de pequeños mamíferos que bosques largos continuos. No obstante, se conocen poco los efectos directos del borde en la abundancia de los pequeños mamíferos (Stamps et al. 1987). Algunos estudios que han examinado la abundancia de pequeños mamíferos en bosques en regiones templadas que son rodeados por campos de cultivo no han mostrado diferencias entre el borde y el interior del bosque (Mills 1995). Heske (1995) encontró que el ratón *Peromyscus maniculatus* mostró más abundancia en el borde que en el interior de un bosque. Esta especie es omnívora y su dieta es dominada por semillas, y su abundancia en el borde puede indicar que hay un alta producción de semillas ya que estos bosques están rodeados por cultivos y por eso hay más acceso a semillas y residuos de granos, además los cultivos incrementan la cobertura y reducen el riesgo de depredación. Al contrario, hay bosques rodeados por cultivos que tienen poca cobertura de arbustos y a menudo tienen baja abundancia de recursos de alimento debido a los bajos niveles de humedad y altas temperaturas (Saunders et al. 1999). Estas condiciones por ejemplo reducen la abundancia del hongo que es el principal alimento para *Clethrionomys californicus*, por lo cual la abundancia de este roedor es seis veces mayor en el interior que en el borde del bosque (Mills 1995).

La musaraña *Zorex trowbridgii* no parece reconocer los bordes e interior del bosque como hábitats diferentes (Mills 1995). Por el contrario, Lidicker (1999) encontró que las hembras del ratón de campo *Microtus canicaudus* prefirieron interiores de bosque comparados con los bordes debido a que la depredación de nidos y adultos era mayor en el borde que en el interior.

La intensidad y dirección de los efectos de borde pueden ser modificadas por el tipo de borde por distintos mecanismos. Por ejemplo, en el estudio de Kollmann & Buschor (2002), los bordes que mantuvieron el estrato arbustivo posiblemente proveyeron más cobertura para los ratones y como resultado se registró mayor remoción de semillas. Así mismo, López-Barrera et al. (2005) estudiaron los efectos de diferentes tipos de borde en el comportamiento de forrajeo de depredadores de semillas de roble, y sugirieron a *Sciurus* spp. y *Peromyscus* spp. como potenciales dispersores de bellotas de roble y

encontraron que los roedores arbóreos removieron más bellotas en el borde que en el interior de bosque.

Las densidades y la dinámica del área de acción de las ardillas arbóreas parecen ser influidas por la fragmentación (Koprowzki 2005). Ardillas holárticas como *Tamiasciurus hudsonicus* y *Sciurus vulgaris* presentaron mayores densidades en paisajes fragmentados que en bosques continuos (Bayne & Hobson 2000); estas altas densidades de ardillas en pequeños fragmentos de bosque sugieren que áreas con incremento de borde proporcionan hábitats de mayor calidad para las ardillas que áreas de bosque continuo (Koprowzki 2005). Los fragmentos de bosque pueden sostener altas densidades de ardillas debido a una mayor productividad, incluyendo incremento de crecimiento arbóreo e incremento de producción de semillas cerca a los bordes (Johns 1988).

Con base en mi revisión de la literatura, en contraste con el conocimiento disponible sobre pequeños mamíferos holárticos, la respuesta de roedores y marsupiales en el neotrópico a la fragmentación de bosques, en particular en los Andes colombianos, no ha sido estudiada.

## 5. MATERIALES Y METODOS

### 5.1 ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se realizó en el parque ambiental Chimayoy ubicado sobre el kilómetro cuatro de la carretera panamericana al norte de la ciudad de Pasto, Departamento de Nariño, entre los 2670 y 2950 m.s.n.m. Las observaciones de uso de hábitat se realizaron en un fragmento de bosque altoandino con un área aproximada de 223565 m<sup>2</sup>. El fragmento está rodeado por áreas de bosque en regeneración, potrero, subpáramo, plantación de pino (*Pinus* sp.) y por bosque secundario con entresaca de madera (Figura 1). En el interior del bosque predomina el roble *Quercus humboldtii* con alturas entre 15 y 22 m de altura, y también se encuentran especies de árboles como *Clusia multiflora*, *Weinmannia* sp., *Freziera canescens* y *Hyeronima macrocarpa*.

Realicé observaciones en el fragmento en una sección en la que el bosque limita con un área de potrero abandonado, dominada por pastos, y en el interior del bosque. Consideré como interior de bosque aquellas áreas de bosque a 100 m del borde (Lopez-Barrera et al. 2005). El bosque de roble presentó tres estratos: arbóreo con alturas de 20-30 m, sotobosque con altura de 2 a 8m y herbáceo con alturas de 0.5 m

### 5.2 HABITUACION Y ESTANDARIZACION DE LOS METODOS DE CAMPO

Durante 35 días entre los meses de abril y mayo de 2007, ubiqué siete estaciones de huellas en transectos en el interior y el borde del bosque, ubiqué cuatro estaciones en el sotobosque entre 2 y 4 m sobre el suelo, y tres estaciones las puse en el suelo. Como estaciones para la medición de las DDA's usé bandejas plásticas (28×14×6 cm), las cuales tenían un techo plástico para proteger la arena y el alimento de la lluvia. En un inicio probé varios tipos de alimento, maíz, maní y alpiste, en la superficie de la arena para atraer a los animales, pero no registré ninguna visita a las estaciones durante las primeras 22 noches. Por ello durante tres días cubrí las estaciones con una mezcla de agua y tierra del bosque para que el olor de las estaciones se asemejara al de su alrededor y adicione al alimento esencia de vainilla, y así logre que los pequeños mamíferos forrajearan en las estaciones (Figura 2).

Figura 1. (A) Mapa del fragmento de bosque de roble en el que se hizo el estudio. El fragmento está rodeado por áreas de bosque en regeneración, bosque de pino (*Pinus* sp.), subpáramo y potrero. Los transectos (líneas amarillas) para la ubicación de las estaciones de medición del uso de parches alimentarios por los pequeños mamíferos se hicieron a 0-10 m del borde que está rodeado por potrero (1) y en el interior del fragmento a 100 m del límite del bosque (2). (B) Foto de una sección del borde del bosque rodeada por potrero, la línea de color rojo muestra el borde entre el bosque y la matriz de potrero.



B



Figura 2. Estación para el estudio del uso de parches alimentarios por los pequeños mamíferos en un fragmento de bosque de roble. Esta estación fue cubierta con una mezcla de agua y tierra.



### 5.3 DENSIDADES DE ABANDONO, DDA, DE LOS PEQUEÑOS MAMÍFEROS

Después de la habituación tomé datos por 30 días en el borde y el interior del bosque, en los meses de junio y julio de 2007. Para la medición de las DDA's escogí usar maíz pira ya que el maíz fue poco aceptado por los forrajeadores que visitaban las estaciones y el alpiste aunque si fue consumido por los animales era muy difícil separarlo de la arena.

En cada estación se colocaron tres gramos de maíz pira (20-22 granos), mezclados en tres litros de arena cernida (Figura 3) La mayor cantidad de arena con respecto a las semillas hace que un animal que explota la estación tenga que esforzarse de manera creciente para encontrar semillas adicionales con el tiempo invertido en el parche, y así se generan ganancias decrecientes para el forrajeador (Brown 1988).

Ubiqué las estaciones para medir las DDA's en dos transectos, uno en el interior y uno en el borde. En cada transecto se colocaron un total de ocho estaciones, cuatro estaciones sobre árboles de roble entre dos y cuatro metros de altura (sotobosque), y otras cuatro estaciones se colocaron en el suelo, alternando en cada sitio la posición de la estación, i.e., árbol-suelo-árbol-suelo (Figura 4).

Preparé y coloqué las estaciones para medir las DDA's antes del atardecer (ca. 1830-1900 h) y las revisé después del amanecer (ca. 0530-0600 h). La preparación de cada estación incluyó colocar los tres gramos de maíz, mezclarlos con la arena de manera

uniforme y aplanar la superficie de la arena para permitir la impresión de las huellas del individuo cuando visite la estación

Figura 3. Esquema de la estación para la medición de las DDA's que muestra como los granos de maíz estaban mezclados con arena cernida. Nótese que los granos de maíz están mezclados aleatoriamente en los tres litros de arena.

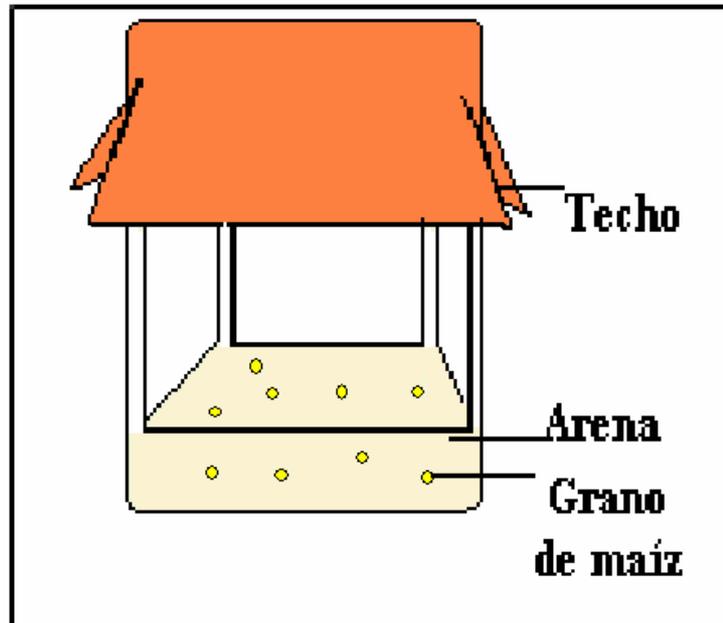
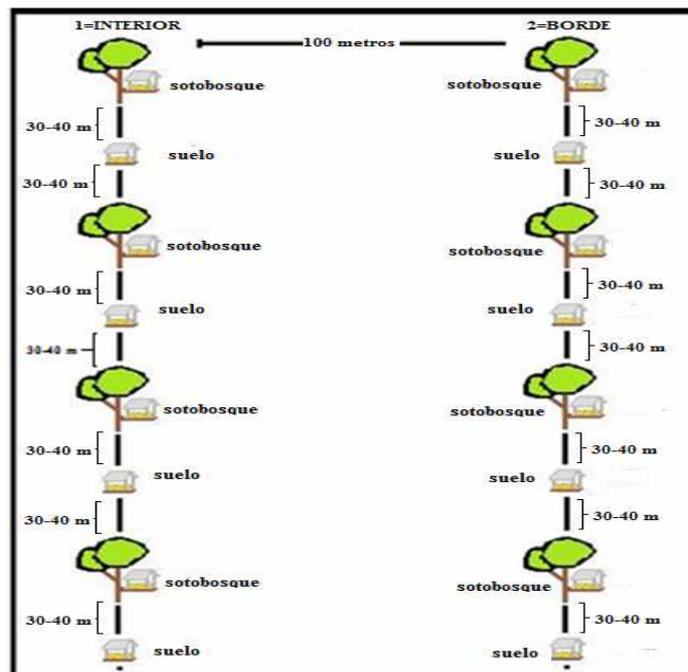


Figura 4. Esquema de la distribución de las estaciones para la medición de las DDA's en los transectos del borde e interior del bosque. Entre cada estación de sotobosque y suelo hay una distancia de 30-40 metros para reducir la probabilidad de que un mismo individuo forrajeara más de una estación.



Al revisar cada estación observé los rastros dejados por la visita del animal, y separé la arena del maíz con la ayuda de un cernidor, el maíz lo recolecté en una bolsa plástica marcada con el número de la estación, estrato y sitio (borde-interior) para luego pesarlo y la masa obtenida de los granos de maíz fue la DDA (Figura 7). Para asegurar que la masa del maíz no fuera afectada por las lluvias del bosque, cubrí las estaciones con un techo de plástico y cambié la arena cada día para que permaneciera seca y fue necesario cada día medir los tres litros de arena para que no afectara el esfuerzo de los animales cuando visitaran las estaciones.

Figura 5. (A) Revisión de una estación en el sotobosque, que incluye observar si la estación fue visitada y establecer a quien pertenecen los rastros, cuando estaban presentes. Luego se sacaba la arena para poder recuperar el alimento que el forrajeador haya dejado. (B) Para separar los restos del maíz de la arena se usó un cernidor de malla fina.

A



B



#### 5.4 CAPTURA DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS

Después de terminar las mediciones de uso de hábitat de los pequeños mamíferos hice muestreos durante 16 noches en el mes de agosto del 2007 para tratar de identificar las especies que visitaban las estaciones. Para esto usé 32 trampas Sherman y seis trampas de caída cada noche.

Los animales capturados fueron preparados como ejemplares de colección y fueron identificados en el museo de la Universidad de Medellín por comparación con pieles y

cráneos con la asesoría del Dr. Sergio Solari. Los ejemplares recolectados fueron depositados en el museo PSO de la Universidad de Nariño.

## 5. 5 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para evaluar el uso de parches con alimento por parte de los pequeños mamíferos en el fragmento de bosque de roble, realicé un análisis de varianza (ANDEVA) en donde la cantidad de comida dejada por el animal, la DDA, fue la variable dependiente, el sitio (borde - interior), la fase lunar, la ocurrencia de lluvia y el estrato (suelo - sotobosque) fueron los factores fijos, y las variables día y estación fueron usadas como bloques (Zar 1999). Un análisis de residuales no mostró desviaciones de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza. Se usaron pruebas de Tukey para hacer comparaciones múltiples entre los niveles de cada factor fijo. Se tomó  $\alpha = 0.05$  como el nivel de significancia para evaluar las hipótesis estadísticas. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa JMP 5.0.1.

## 6. RESULTADOS

### 6.1 ESPECIES ENCONTRADAS EN LA ZONA

Registré cuatro especies de pequeños mamíferos en Chimayoy. Un individuo del marsupial, *Micoureus regina* (Familia Didelphidae, Orden Didelphimorphia) (Figura 6) cuyo rastro fue encontrado en varias estaciones de huellas (Figura 7), dos *Microrhizomys minutus* (Figura 8) y dos *Reithrodontomys mexicanus* (Familia Cricetidae, Orden Rodentia), Los dos roedores son muy similares en su tamaño, y sus rastros también se registraron en las estaciones para la medición de las DDA's (Figura 9). Con las trampas Sherman capturé los roedores, y el marsupial fue capturado por un campesino de la zona. Adicionalmente, encontré muerta una musaraña, *Cryptotis* sp. (Familia Soricidae, Orden Soricomorpha), en la parte del borde del bosque (Figura 10). Debido al limitado esfuerzo de captura, se requieren muestreos adicionales para completar el inventario de especies en la zona.

Figura 6. Fotografía de *Micoureus regina* tomada de un individuo capturado en el bosque de roble del parque ambiental Chimayoy.



Figura 7. (A) Huellas de *Micoureus regina* encontradas en las estaciones del bosque y que concuerdan, por su forma y tamaño, con huellas de esta especie tomadas en el laboratorio (B).

**A**



**B**



Figura 8. Ejemplar de *Microryzomys minutus* capturado con trampas Sherman en el bosque de roble.



Figura 9. (A) Estación con huellas tomadas en el bosque que no se pueden definir si pertenecen a *Microryzomys minutus* o a *Reithrodontomys mexicanus* y (B) huellas de *Microryzomys minutus* tomadas en cautiverio. Por su tamaño y forma, se deduce que las huellas de la estación pertenecen a alguna de las dos especies

A



B



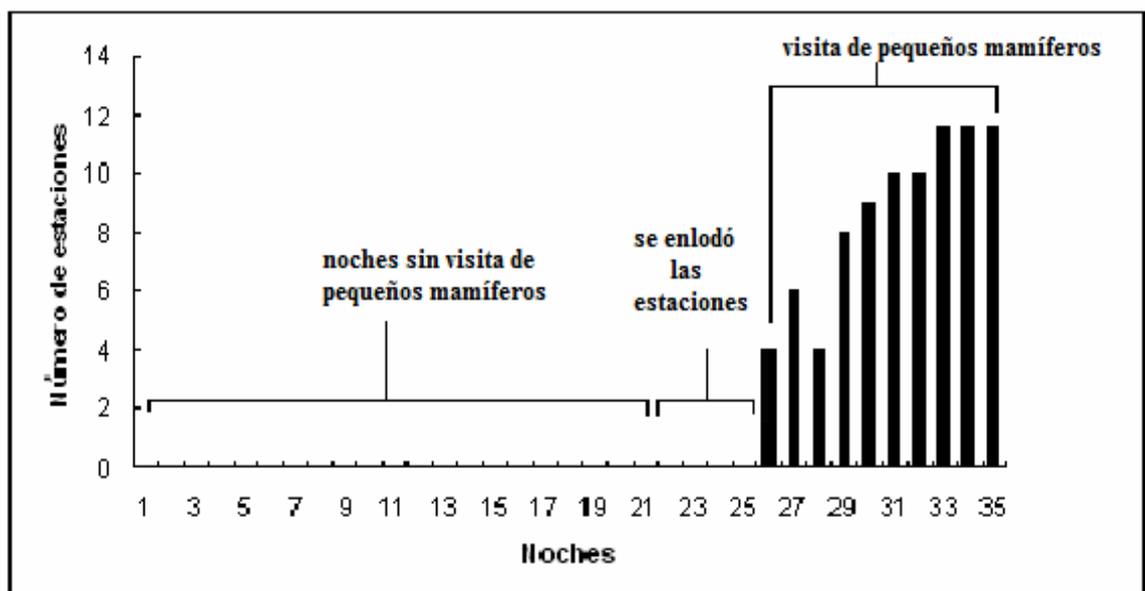
Figura 10. Fotografía de la musaraña *Cryptotis* sp. encontrada muerta en el borde del bosque



## 6.2. HABITUACION Y ESTANDARIZACION DE LA TÉCNICA

Las estaciones cubiertas con la mezcla de agua y tierra del bosque funcionaron durante 10 días en los cuales registre la presencia o ausencia de rastros de pequeños mamíferos sobre la arena; al final de estos 10 días se consiguió que todas las estaciones fueran visitadas (Figura 11).

Figura 11. Número de estaciones visitadas por pequeños mamíferos durante el tiempo de habituación a las estaciones. Después de adicionar la mezcla de agua y tierra a las estaciones, el número de estaciones con huellas aumentó durante la habituación y al final de ésta todas las estaciones registraron visitas de pequeños mamíferos.



### 6.3. DDA's DE LOS PEQUEÑOS MAMÍFEROS

Las 480 estaciones, 16 estaciones×30 noches, fueron visitadas por pequeños mamíferos. El uso de los parches permitió conocer el uso del hábitat en el fragmento de bosque por los pequeños mamíferos. Los valores marginales de los parches para los pequeños mamíferos fueron significativamente diferentes entre el borde e interior del bosque (ANDEVA  $F_{1,462} = 14,1$ ;  $P=0,0002$ , Tabla 1).

Tabla 1. Resultados del análisis de varianza usado para estudiar el efecto del sitio (interior-borde), la fase lunar, el estrato (suelo-sotobosque) y la ocurrencia de lluvia sobre el valor marginal de parches alimentarios para los pequeños mamíferos de un fragmento de bosque de roble. En negrita se resaltan los efectos que fueron significativos,  $\alpha = 0.05$ .

| <b>Factor</b>  | <b>g.l.</b> | <b>F</b> | <b>P</b>          |
|----------------|-------------|----------|-------------------|
| Sitio          | 1           | 14.109   | <b>0.0002</b>     |
| Estrato        | 1           | 55.698   | <b>&lt;0.0001</b> |
| Luna           | 3           | 2.677    | <b>0.046</b>      |
| Lluvia         | 1           | 0.316    | 0.57              |
| Día            | 1           | 0.765    | 0.38              |
| Estación       | 1           | 3.622    | 0.057             |
| Sitio*Estrato  | 1           | 3.684    | <b>0.05</b>       |
| Sitio*Luna     | 3           | 0.687    | 0.56              |
| Sitio*Lluvia   | 1           | 2.074    | 0.15              |
| Estrato*Luna   | 3           | 4.768    | <b>0.0028</b>     |
| Estrato*Lluvia | 1           | 3.121    | 0.078             |

En el interior del bosque la cantidad de alimento dejada por los animales fue menor (DDA=1,944 g/estación  $\pm$  0,04; Promedio  $\pm$  error estándar) que en el borde del bosque (DDA=2,157 g/estación  $\pm$  0,04). Esto refleja diferencias en los costos de forrajeo para los pequeños mamíferos entre los dos hábitats. En particular, los resultados indican que el valor marginal de los parches en el interior fue mayor que el de los parches en el borde para los pequeños mamíferos (Figura 13).

Las DDA's de los pequeños mamíferos mostraron diferencias entre el suelo y el sotobosque (Tabla 1). Las DDA's fueron más bajas en las estaciones del suelo del bosque (DDA=1,837 g/estación  $\pm$  0,04) con respecto al sotobosque (DDA=2,266 g/estación  $\pm$  0,04), y se observó que existe una interacción entre el sitio (borde-interior) y el estrato del bosque. Así, en el sotobosque, tanto en el borde como en el interior, las DDA's fueron similares, mientras que en el suelo las DDA's fueron más altas en el borde que en el interior del bosque (Figura 11). En otras palabras, para los pequeños mamíferos el valor marginal de los parches fue mayor en el suelo e interior del bosque que en el sotobosque y borde, o suelo y borde.

Figura 12. Valor marginal de los parches alimentarios, medidos por densidades de abandono (DDA), de los pequeños mamíferos entre borde e interior del bosque de roble. Se muestran promedios  $\pm$  error estándar. Las DDA's fueron más altas en el borde que en el interior del bosque (ANDEVA,  $P < 0.01$ ). La interacción entre estrato y sitio fue significativa, y los parches tuvieron valores marginales mayores en el interior-suelo que en el borde-sotobosque o suelo-borde.

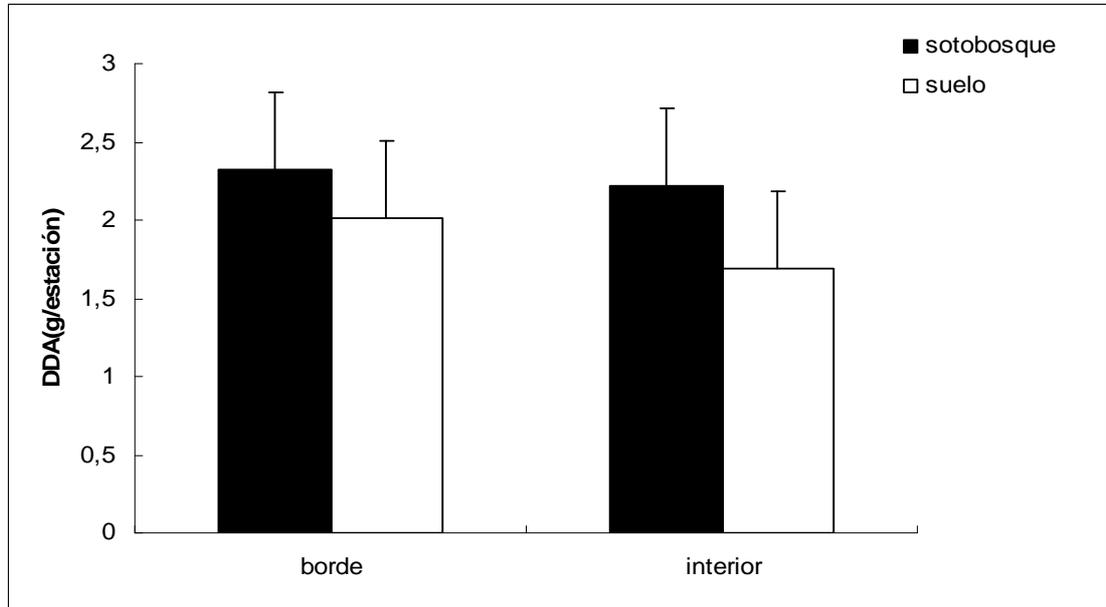
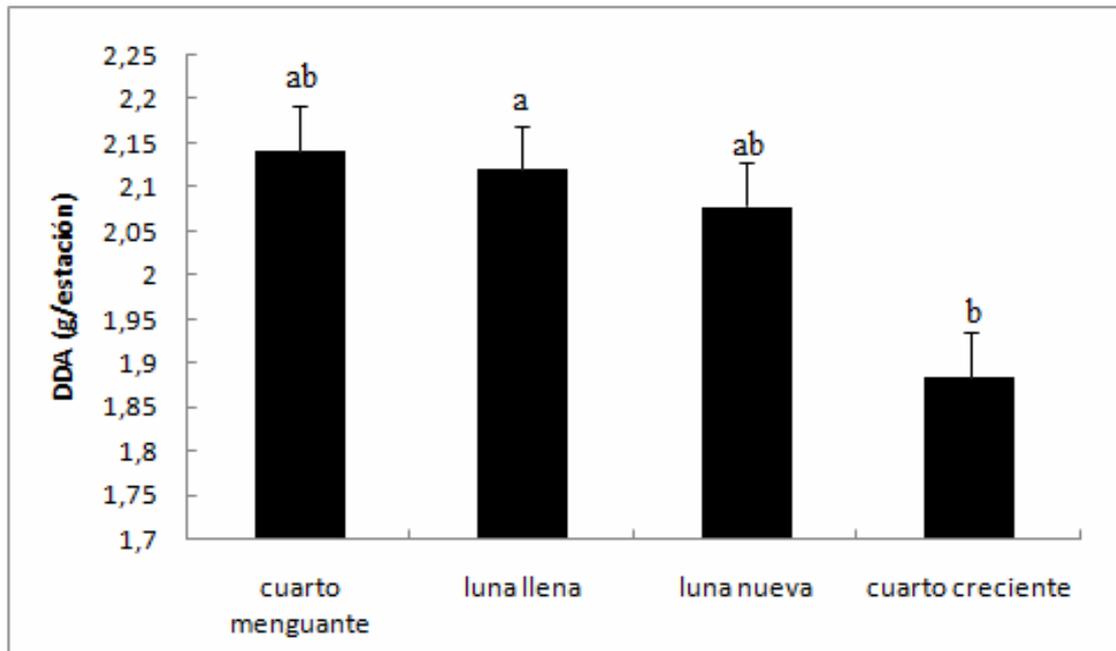
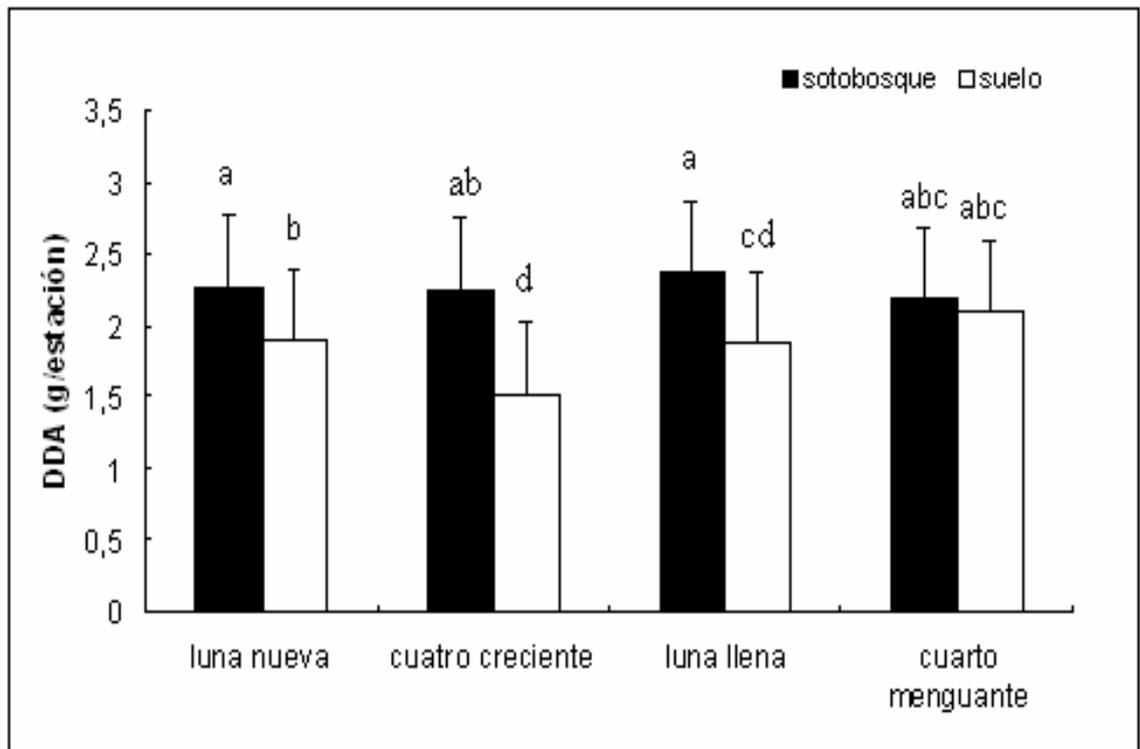


Figura 13. Efecto de la fase lunar sobre las DDA's de los pequeños mamíferos. Los promedios con letras diferentes indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $P < 0,05$ ) entre cuarto creciente y las otras fases de la luna. Se muestran promedios  $\pm$  error estándar.



El valor marginal de los parches alimentarios para los pequeños mamíferos fue afectado por la fase lunar (ANDEVA,  $F_{3, 462}$ ,  $P = 0,046$ , Tabla 1); las DDA's fueron más bajas en cuarto creciente que en las otras fases de la luna (Figura 12). No hubo un efecto significativo de la interacción entre el sitio y la fase lunar sobre las DDA's. Es decir, tanto en el borde como en el interior del fragmento las DDA's permanecieron iguales en las diferentes fases lunares (Tabla 1). El efecto de la fase lunar interactuó con el estrato (ANDEVA,  $F_{1, 462}$ ,  $P = 0,0028$ ), i.e., para los pequeños mamíferos fueron más valiosos los parches en el suelo en noches de luna llena, luna nueva y luna creciente que en noches con cuarto menguante donde los parches tuvieron el mismo valor tanto en el suelo como en el sotobosque (Figura 13). La lluvia no tuvo un efecto significativo sobre las DDA's (Tabla 1).

Figura 14. Efecto de la interacción entre fase lunar y estrato sobre el valor marginal de los parches alimentarios para los pequeños mamíferos. En noches de cuarto menguante los parches tuvieron el mismo valor en el suelo y el sotobosque, mientras que en noches de luna llena, cuarto creciente y luna nueva en el estrato suelo los parches fueron más utilizados que los parches del sotobosque. Se muestran promedios  $\pm$  error estándar, y los promedios con letras diferentes indican diferencias significativas (Prueba de Tukey  $P < 0.05$ ).



## 7. DISCUSION

### 7.1 VALOR MARGINAL DE LOS PARCHES ALIMENTARIOS PARA LOS PEQUEÑOS MAMÍFEROS

En apoyo a las predicciones sobre el efecto de borde en el valor marginal de los parches para los pequeños mamíferos, se encontraron diferencias en las DDA's entre el borde e interior del bosque. Esto indica que para los pequeños mamíferos existen diferencias en los costos de forrajeo entre estos sitios y los tratan como hábitats diferentes. Estos costos pueden ser energéticos, costos relacionados con el riesgo de ser depredado, o costos asociados con la pérdida de actividades alternativas.

Los bajos costos de forrajeo en un hábitat hacen que el animal invierta una mayor cantidad de tiempo forrajeando el parche de alimento en ese hábitat, generando DDA's más bajas que en un hábitat donde los costos sean mayores. Las bajas DDA's en el interior del bosque indican que para los pequeños mamíferos existen menos costos en ese hábitat que en el borde. Esto implica que invirtieron mayor cantidad de tiempo en la cosecha de semillas en las estaciones del interior que en las del borde del bosque, lo que sugiere una preferencia por el interior del bosque por parte de los pequeños mamíferos.

Teniendo en cuenta que la cobertura es una parte esencial de todo hábitat y que la carencia de esta característica puede limitar el uso del espacio de un animal y su movimiento a través del paisaje tal como lo planteó Vijayan et al. (2007), es posible que el interior del bosque está brindando mayor cobertura para los pequeños mamíferos que el borde. Esta mayor disponibilidad de cobertura puede ser útil para reducir el riesgo de depredación como lo explica Vijayan et al. (2007) en su estudio en *Gerbillus pyramidum* y *Gerbillus andersoni allenbyi* dos especies de roedores, donde encontró que la cobertura afecta el comportamiento de forrajeo de los roedores al proveer a los individuos refugio y seguridad para forrajear.

Las DDA's más altas en el borde muestran que los pequeños mamíferos usan más el interior del bosque que el borde, este resultado apoya la hipótesis de que los pequeños mamíferos pueden evitar los bordes porque el riesgo de depredación es más alto que en el interior de los bosques. Esto coincide con lo encontrado por Lidicker (1999) en hembras del ratón de campo *Microtus canicaudus* un pequeño mamífero de las zonas holárticas, las cuales prefieren interiores de bosque comparados con los bordes debido a que la depredación de nidos y adultos era mayor en el borde que en el interior

Las DDA's más altas en el sotobosque que en el suelo reflejan costos más altos de forrajeo en el sotobosque que a nivel del suelo. Estos posibles costos podrían estar asociados al riesgo de estar sobre un árbol. Lic (2001) encontró un resultado similar en mapaches los cuales tienen DDA's mayores a medida que ascienden en los árboles. Así, el menor valor marginal de los parches en el sotobosque podría relacionarse con el riesgo de sufrir caídas al tratar de evitar, por ejemplo, depredadores o competidores. Otra

posibilidad por la cual las DDA's fueron mas bajas en el suelo que en estratos más elevados pudo ser porquelo beneficios sean mayores en el suelo que en el sotobosque, tal como lo sugiere Díaz de Pascual (1994) en su estudio sobre *Mycroryzomys minutus*, encontró que esta especie prefiere forrajear en el suelo porque puede consumir grandes cantidades de *Renalmia* sp. y semillas de palmas, además puede encontrar más sitios de refugio tales como rocas, agujeros en el suelo y raíces. Así mismo, Cáceres et al. (2002) plantearon que, *Micoureus demerarae* a pesar de ser una especie de hábitos arbóreos, desciende al suelo cuando la disponibilidad de alimento es baja en los árboles.

El uso de hábitat de los pequeños mamíferos fue afectado por la interacción entre fase lunar y estrato. Los pequeños mamíferos forrajearon más en el suelo en noches con más iluminación, i.e. luna llena y luna creciente, posiblemente porque en el suelo hay menos iluminación y menor riesgo de ser depredado que en el sotobosque. Esto concuerda con los estudios de Kotler et al. (1991) y Julien-Lafarriere (1997) que muestran que roedores y marsupiales, reaccionan ante el aumento de la iluminación mediante el uso de espacios cerrados y disminuyen su actividad de forrajeo con el fin de evitar depredadores. Aunque se podría esperar que la ocurrencia de lluvias aumentara los costos energéticos de forrajeo, debido a la mayor pérdida de calor de un individuo mojado como lo explica Currie (1991), se encontró que la actividad de los pequeños mamíferos fue igual en noches con lluvia y noches sin lluvia. Esto puede deberse a que existen ventajas de ser activos durante noches con lluvia. Vickery (1981) plantea que probablemente se puedan evitar depredadores con más facilidad ya que la lluvia puede hacerlos más difíciles de escuchar por la humedad de las hojas, además el aroma de los senderos pueden ser arrastrados más fácilmente por la lluvia.

## 7.2 CONSECUENCIAS DEL USO DE HABITAT DE LOS PEQUEÑOS MAMÍFEROS

Los pequeños mamíferos juegan un papel importante en la dinámica de los bosques tropicales, ya que pueden ser presa para aves y mamíferos carnívoros son depredadores de nidos, semillas e insectos, y además pueden dispersar semillas y esporas (Abranches et al. 1998, Cáceres et al. 2002). Así el uso de hábitat de los pequeños mamíferos puede afectar a otras especies de animales y plantas. Por ejemplo, en los bosques de roble de las montañas tropicales los pequeños mamíferos pueden alimentarse de las bellotas del roble durante los años de mayor producción de semillas afectando los patrones de germinación (López-Barrera & Manson 2006). La depredación de plántulas por conejos y roedores es una causa importante de mortalidad en algunas especies afectando la regeneración del bosque (Bonfil 2006). En este estudio se encontró un mayor uso del interior del bosque que del borde por parte de los pequeños mamíferos y esto puede estar beneficiando la regeneración del borde por la reducción en el efecto depredador de estos mamíferos sobre las semillas y plántulas. De la misma forma, es posible que la depredación de pupas y huevos de aves sea menor en el borde que en el interior del bosque por el poco uso que los pequeños mamíferos dan al borde del bosque. Semillas, plántulas, huevos, pupas y nidos de aves son presas inmóviles cuya distribución depende de las decisiones tomadas por los adultos de su especie, y el riesgo de depredación puede afectar esa distribución (Schmidt 2004). En ausencia de movimiento se espera que el mayor uso del interior que del borde del bosque por parte de los pequeños mamíferos

genere una espacio libre de enemigos para el desarrollo de los nidos de aves, semillas plántulas y pupas en el borde del bosque.

## 8. CONCLUSIONES

Este estudio mostró que los pequeños mamíferos del bosque de roble perciben diferencias entre el borde e interior del bosque, es decir que perciben estos dos sitios como hábitats diferentes

El mayor uso de los parches alimentarios por los pequeños mamíferos en el suelo que en el sotobosque tanto en noches con luna y noches sin luna lo que sugiere que los costos son mayores que los beneficios en el sotobosque que en el suelo del bosque.

La iluminación debido a las fases lunares tuvo un efecto en los costos de forrajeo de los pequeños mamíferos y el uso de hábitat de los pequeños mamíferos fue afectado por la interacción entre fase lunar y estrato.

La lluvia no afectó la actividad de forrajeo de los pequeños mamíferos.

## 9. SUGERENCIAS

Para entender mejor los efectos que están afectando el uso de hábitat de los pequeños mamíferos se pueden desarrollar experimentos manipulando niveles de depredación y de iluminación como los hechos por Kotler et al. (1993) o Kotler et al. (1994), para definir como la depredación afecta el uso de hábitat por los pequeños mamíferos.

Para identificar con mayor precisión los forrajeadores y poder diferenciar el uso de animales con huellas muy similares como los pequeños roedores se pueden buscar opciones metodológicas más refinadas. Por ejemplo, se podrían usar marcadores electrónicos individuales. Dichos marcadores son transmisores que son reconocidos por un escáner que está bajo la bandeja con arena y permiten saber exactamente que animal visitó cada estación (Magen 2007).

## 10. BIBLIOGRAFIA

- ABRANCHES, J., VALENTE, P., NÓBREGA, N., FERNANDEZ, F., MENDOCA, L., & HAGLER, A. Yeast diversity and killer activity dispersed in fecal pellets from marsupials and rodents in a Brazilian tropical hábitat mosaic. *FEMS Microbiology Ecology* 1998. 26:27-33
- ANDERSON, E. M. & BOUTIN, S. Edge effects on survival and behaviour of juvenile red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Canadian Journal of Zoology* 2002. 80:1038-1046.
- ANDREN, H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat. *Oikos* 1994. 71:355-366
- ARANDA, J. M. 1981. Rastros de los mamíferos silvestres de México: Manual de Campo. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos (Xalapa, México). 198 p.
- BAYNE, E. M. & HOBSON, K. A., & FARGEY, P. Predation on artificial nests in relation to forest type: contrasting the use of quail and plasticine eggs. *Ecography* 1997. 20:233-239
- BAYNE, E. M. & HOBSON, K. A. The effects of habitat fragmentation by forestry and agriculture on the abundance of small mammals in the southern boreal mixedwood forest. *Canadian Journal of Zoology* 1998.76: 62-69
- BAYNE, E. M. & HOBSON, K. A . Relative use of habitat fragmented boreal forest by red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Canadian Journal of Zoology* 2000. 78:359-365
- BLOCK, W. M. & BRENNAN, L.A. That habitat concept in ornithology: Theory and applications. *Current Ornithology* 1993. 11: 35-91
- BONFIL, C. Regeneration and population dynamics of *Quercus rugosa* at the Ajusco Volcano, Mexico. En: *Ecological studies. Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests*. Springer-Verlag. Berlin 2006. Vol 185 Pp. 155-161
- BOWERS, M. A. & BRELAND, B. Foraging of gray squirrels on an urban-rural gradient: use of the GUD to assess anthropogenic impact. *Ecological Applications* 1996. 6: 1135-1142
- BROWN, J. S. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk, and competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1988. 22:37-47

- BROWN, J. S., JOSSEF, A., ABRSMISKY, Z., & KOTLER, B. P. Patch use by gerbils (*Gerbillus allenby*) in sandy and rocky habitats. *Journal of Mammalogy* 1992. 73:821-829
- CABELLO, D., BIANCHI-PEREZ, G., & RAMONI-PERAZZI, P. Population dynamics of the rat *Microryzomys minutus* (Rodentia: Muridae) in the Venezuelan Andes. *Revista de Biología Tropical* 2006. 54:651-655
- CÁCERES, N. C., GHIZONI, I. R., & GRAIPEL, M. E. Diet of two marsupials, *Lutreolina crassicaudata* and *Micoureus demerarae*, in a coastal Atlantic Forest island of Brazil. *Mammalia* 2002. 66:331-340
- CADENASSO, M. L., PICKETT, S. A., WEATHERS, K. C., & JONES, C. G. A framework for a theory of ecological boundaries. *Bioscience* 2003. 53:750-758
- CHALFOUN, A., THOMPSON, F., & RATNASWAMY, M. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology* 2002. 16:306
- CHARNOV, E. L. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 1976. 9:129-136
- CURRIE, D. Energy and large-scale patterns of animal and plant-species richness. *American Naturalist* 1991. 137:27-49
- DESROCHERS, A., HANSKI, I. K. & SELONES, V. Siberian flying squirrel responses to high- and low-contrast forest edges. *Landscape Ecology* 2003. 18:543-552
- DÍAZ DE PASCUAL, A. The rodent community of the Venezuelan cloud forest, Mérida. *Ecological Studies* 1994. 20: 155-161
- DIDHAM, R., & LAWTON, J. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 1999. 31:17-30
- DOMÍNGUEZ, Y., PIMENTEL, F., & CEBALLOS, G. Uso de hábitat de roedores arborícolas en la selva seca de la reserva de la biosfera Chamela - Cuixmala, Jalisco. *Revista Mexicana de Mastozoología* 2007. 11:21-40
- DONOVAN, T., JONES, P., ANNAND, E. & THOMPSON, F. Variation in local-scale edge effects: mechanisms and landscape context. *Ecology* 1997. 78: 2064-2075
- EMMONS, L. H. Mamíferos de los bosques húmedos de América Tropical. Una Guía de campo, Bolivia. 1999. pp. 298.
- ETTER, A. Diversidad ecosistémica en Colombia hoy. *Nuestra Diversidad Biológica*. En: *Nuestra diversidad biológica*. CEREC, Fundación Alejandro Angel Escobar, Bogotá. 1993. pp. 47-66

- EWERS, R., & DIRHAM, R. The effect of fragment shape and species` sensitivity to habitat edges on animal population size. *Conservation Biology* 2006. 21:926-936
- FAGAN, W. E., CANTRELL, R. S., & COSNER, C. How habitat edges change species interactions. *American Naturalist* 1999. 153:165-182.
- FLORES, D. A. & Díaz, M. 2002. Extensión austral a la distribución conocida de *Micoureus constantiae* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Acta Zoológica Mexicana* 86:239-242
- FRETEWELL, S. D., & LUCAS, H. L. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution of birds. *Acta Biotheorica* 1970.19:16-36
- GRINDAL, S. D., & BRIGHAM, R. M. Impacts of forest harvesting on habitat use by foraging insectivorous bats at different spatial scales. *Ecoscience* 1999. 6:25-34
- GURNELL, J. Woodland rodent communities. *Symposia of the Zoological Society of London* 1985. 55:377-441
- HESKE, E. J. Mammalian abundances on forest-farm edges versus forest interiors in southern Illinois: is there an edge effect? *Journal of Mammalogy* 1995. 76: 562-568
- HUTTO, R. L. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. En: *Habitat selection in birds* (M. L. Cody, ed.) Academic press, New York. 1985. Pp. 455-476
- INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN EN RECURSOS BIOLÓGICOS ALEXANDER VON HUMBOLDT. Informe Nacional sobre el estado de la biodiversidad en Colombia. Bogotá. 1998
- JOHNS, A. D. Effects of selective timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores. *Biotropica* 1988. 20: 31-37
- JOHNSON, D. H. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 1980. 61:65-71
- JULIEN-LAFERRIERE, D. The influence of moonlight on activity of woolly opossums (*Caluromys philander*). *Journal of Mammalogy* 1997. 78:251-255
- KERR, J. T., & CIHLAR, J. Patterns and causes of species endangerment in Canada. *Ecological Applications* 2004. 14: 743-753
- KOLLMANN, J., & BUSCHOR, M. Edge effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland. *Plant Ecology* 2002. 164: 249-261
- KOTLER, H. P., BROWN, J. S., & HASSON, O. Owl predation on gerbils the role of body size, illumination and habitat structure on rates of predation. *Ecology* 1991. 71:2249-2260

- KOTLER, H. P., BROWN, J. S., & MITCHELL, W. Environmental factors affecting patch use in two species of gerbilline rodents. *Journal of Mammalogy* 1993. 74:614-620
- KOTLER, B.P., AYAL, Y., & SUBACH, A. Effects of predatory risk and resource renewal on the timing of foraging activity in a gerbil community. *Oecologia* 1994. 100:391-396
- KOPROWSKI, J. The response of tree squirrels to fragmentation: a review and synthesis. *Animal Conservation* 2005. 8: 369-376
- LAHTI, D. C. The 'edge effect on nest predation' hypothesis after twenty years. *Biological Conservation* 2001. 99: 374
- LIC, V. Applying foraging theory to wildlife conservation: An application with the raccoon (*Procyon lotor*). Unpublished Master's thesis: University of Illinois at Chicago. 2001
- LIDICKER, W. Z. Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology* 1999. 14:333–343
- LÓPEZ-BARRERA, F., & MANSON, R. H. Ecology of acorn dispersal by small mammals in montane forest of Chiapas, Mexico. En: *Ecological studies, Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests* Editorial: Springer-Verlag. Berlin 2006. Vol.185 Pp. 165-173
- LOZANO, C., & TORREZ, G. J. Aspectos generales sobre la distribución, sistemática fitosociológica y clasificación ecológica de los bosques de roble (*Quercus*) en Colombia. *Ecología Tropical*. 1974. 1:45-79
- MAGEN, T. Fear of predation as a significant cost affecting foraging related decisions made under predation risk. M.Sc. Thesis. Ben-Gurion University of the Negev, Israel 2007
- MILLS, L. S. Edge effects and isolation: red-backed voles on forest remnants. *Conservation Biology* 1995. 9:395–402
- MURCIA, C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 1995. 10:58-62
- PATON, P. W. Survival estimates for snowy plovers breeding at great salt lake, Utah. *Condor* 1994. 96:1106-1109
- PRIMACK, R. *Essentials of conservation biology*. Editorial: Sinauer Associates, Inc. Publishers. USA 2002
- RICHARD, H. Changes in wildlife communities near edges. *Conservation biology*, 1988. 2:333- 339

- RIES, L. & SISK, T. D. A predictive model of edge effects. *Ecology* 2004. 85: 2917-2926
- ROSENZWEIG, M. L. A theory of habitat selection. *Ecology* 1981. 62 :327-335
- SAUNDERS, S. C., CROW, T., NAIMAN, R., BROSOFSKE, K., MROZ, G., BROOKSHIRE, B. & FRANKLIN, J. Microclimate in Forest Ecosystem and Landscape Ecology Variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *Bioscience* 1999. 49:288-297
- SCHELHAS, J., & GREENBERG, R. (eds). *Forest patches in tropical landscapes*. Islands Press, Washington, D.C. 1996
- SCHMIDT, K. A. Incidental predation, enemy-free space and the coexistence of incidental prey. *Oikos* 2004.106: 335- 343
- SOLANO, C. & VARGAS, N. (eds). *Memorias del I Simposio Internacional de Robles y Ecosistemas Asociados*. Fundación Natura-Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá 2006
- STAMPS, J. A., BUECHNER, M. & KRISHNAN, V. V. The effects of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. *American Naturalist* 1987.129:533-552
- STRAYER, D. L., POWER, M. E. & FAGAN, W. F. A classification of ecological boundaries. *BioScience* 2003. 53:723–729
- TIRIRA, D. *Mamíferos del Ecuador*. Ediciones Murciélago Blanco. Quito. 2006.
- VALDÉS, M. Las ardillas de México. *Biodiversitas* 2003. 51:1-11
- VICKERY, W. L., & BIDER, J. R. The influence on rodent activity. *Journal of Mammalogy* 1981. 62:140-145
- VIJAYAN, S., KOTLER, B., MUKHERJEE, S., BROWN, J., & BOUSKILA, A. Influence of cover on the foraging behavior of Negev Desert gerbils. *Basic and Applied Dryland Research* 2007. 1: 51-66
- WAUTERS, L. A., SWINNEN, A. A., & DHONDT, A. A. Activity budget and foraging behaviour of red squirrel *Sciurus vulgaris* in coniferous and deciduous habitats. *Journal of Zoology* 1992. 227:71–86
- WOODMAN, N., & DÍAZ DE PASCUAL, A. *Cryptotis meridensis*. *Mammalian species* 2004. 761: 1-5
- WOODMAN, N. AND PÉFAUR, J.E. Order Soricomorpha Gregory, 1910. En *Mammals of South America*. Volume I: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats (Gardner, A.L.). University of Chicago Press. 2007. Pp. 177-187

YOUNG, P. J., GREER, V. L., & SIX, S. K. Characteristics of bolus nests of red squirrels in the Pinaleño and White Mountains of Arizona. *Southwestern Naturalist* 2002. 47: 267–275

ZAR, J. H. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. USA. 1999