

**Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología**

**Proyecto de Tesis de Graduación para optar al grado de Licenciatura en Biología con
énfasis en Zoología**

**Uso del hábitat y estructura poblacional de *Peromyscus nudipes*
(Rodentia: Cricetidae) en las zonas altas de la Cordillera de Talamanca,
Costa Rica**

**José Daniel Ramírez Fernández
A54506**

**Ciudad Universitaria Rodrigo Facio
2019**

MIEMBROS DEL TRIBUNAL



Bernal Rodríguez Herrera, Ph.D.
Director del Trabajo Final de Graduación



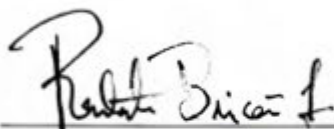
Gilbert Barrantes Montero, Ph.D.
Miembro del Comité Asesor



Mauricio Fernández Otárola, Ph.D.
Miembro del Comité Asesor



Eduardo Chacón Madrigal, Ph.D.
Miembro del Tribunal



R. Daniel Briceño Lobo, M.Sc.
Director Escuela de Biología
Representante Decanato Facultad de Ciencias Básicas

DEDICATORIA

A la memoria de mi hermana Diana y mi tía Olga Fernández, quienes estuvieron siempre apoyándome mientras iniciaba mis estudios y por diferentes circunstancias no pudieron ver la conclusión de este trabajo.

A mi sobrina Abril por sus muchos porqués y su infinita curiosidad por descubrir la vida.

A los más pequeños, a los mal juzgados e incomprensidos, a los menos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco principalmente a mi familia por su apoyo incondicional en estos largos años de estudio, en especial a mis padres quienes también ayudaron en gran parte a financiar el trabajo de campo realizado.

A mis asistentes de campo por su entusiasmo e invaluable ayuda: Paulina Rodríguez, Ingrid Molina, Jorge Ramírez, Víctor Madrigal, David Villalobos y Paula Ledezma. A Daniel Janzen y Winnie Hallwachs por hacer espacio en su apretada agenda y recibirme amablemente en su hogar para instruirme en la técnica de tatuado y hablar de ratones. También agradezco a Mauricio Alfaro y Dennis Sánchez de proveeduría por facilitar siempre el proceso de solicitud y préstamo de equipo. Igualmente, agradezco a Nidia Corrales, Miguel Ángel “Guelo” Esquivel y Federico Valverde por hacer de mi estancia en la Estación Biológica Los Nimbos una experiencia muy agradable.

A Cata Sánchez y GB agradezco profundamente la ayudada brindada con los análisis estadísticos, por su infinita paciencia y gusto al enseñar. A todos mis colegas y amigos de la Escuela de Biología por su amistad, apoyo y por compartir sus conocimientos de forma desinteresada en todos estos años, en especial a Diego Ocampo, Diegao Salas, David Villalobos y Melissa Rodríguez. Agradezco a Fernanda Francis por sus consejos y asesoramiento estadístico, y especialmente por levantarme el ánimo en los momentos de frustración y por siempre creer en mí.

Finalmente agradezco a mi tutor, padrino académico y amigo, Bernal, por siempre impulsarme a explotar todo mi potencial, por los buenos consejos, enseñanzas y lecciones de vida.

ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIA.....	iii
AGRADECIMIENTOS.....	iv
ÍNDICE GENERAL.....	v
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
ÍNDICE DE CUADROS.....	viii
RESUMEN.....	x
I. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Marco Teórico.....	1
1.2 Antecedentes.....	3
1.2.1 Ratones y ratas nativas de Costa Rica.....	3
1.2.2 El ecosistema de páramo.....	4
1.2.3 Bosques de roble.....	5
1.3 Justificación.....	7
II. OBJETIVOS/HIPÓTESIS.....	10
2.1 Objetivos.....	10
2.1.1 Objetivo general.....	10
2.1.2 Objetivos específicos.....	10
2.2 Hipótesis y predicciones.....	10
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
3.1 Sitio de estudio.....	12
3.2 Especie de estudio.....	14
3.3 Captura, recaptura y marcaje de individuos.....	15
3.4 Abundancia de recursos alimenticios.....	17

3.5 Análisis de datos.....	18
3.5.1 Riqueza de especies y abundancia.....	18
3.5.2 Captura-recaptura.....	19
3.5.3 Abundancia de recursos alimenticios.....	20
3.5.4 Uso preferencial del hábitat por <i>Peromyscus nudipes</i>	21
IV. RESULTADOS.....	23
4.1 Riqueza de especies y abundancia.....	23
4.2 Captura-recaptura y supervivencia.....	24
4.3 Abundancia de recursos alimenticios.....	29
4.4 Uso preferencial del hábitat por <i>Peromyscus nudipes</i>	33
V. DISCUSIÓN.....	36
5.1 Riqueza de especies, abundancia y uso del hábitat.....	36
5.2 Estructura social de <i>Peromyscus nudipes</i>	43
VI. CONCLUSIONES.....	45
VII. REFERENCIAS.....	47

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de la ubicación de las estaciones de muestreo en la Estación Biológica Los Nimbúlos, Cerro de la Muerte, Costa Rica; al noroeste y a la derecha del mapa se observa la carretera Interamericana. Cada par de letras representa uno de los cuatro tipos de microhábitats muestreados: PA – Páramo / Arbustos, PC – Páramo / <i>Chusquea</i> , RA – Robledal / Arbustos, y RC – Robledal / <i>Chusquea</i>	13
Figura 2. Número de capturas por individuo marcado de <i>Peromyscus nudipes</i> en el Cerro de la Muerte, desde mayo 2015 a abril 2016.....	25
Figura 3. Proporción de individuos juveniles, adultos en estado reproductivo y adultos no reproductivos de <i>Peromyscus nudipes</i> capturados de mayo 2015 a abril 2016 en la Estación Biológica Los Nimbúlos, Cerro de la Muerte.....	26

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Porcentaje de individuos capturados por microhábitat; el número de individuos capturados por microhábitat se indica entre paréntesis.....	24
Cuadro 2. Resultado de los modelos construidos para determinar la supervivencia (ϕ) y la probabilidad de recaptura (p) de <i>Peromyscus nudipes</i> en el hábitat de páramo en el Cerro de la Muerte. El símbolo (s) denota efecto del sexo sobre el parámetro correspondiente y (.) denota que el parámetro correspondiente fue constante durante el tiempo del muestreo. K corresponde al número de parámetros, ΔAIC_c es la diferencia entre cada modelo y el modelo que mejor se ajusta a los datos y w_i es el peso AIC del modelo (peso Akaike)....	28
Cuadro 3. Resultado de los modelos construidos para determinar la supervivencia (ϕ) y la probabilidad de recaptura (p) de <i>Peromyscus nudipes</i> en el hábitat de robledal en el Cerro de la Muerte. El símbolo (s) denota efecto del sexo sobre el parámetro correspondiente y (.) denota que el parámetro correspondiente fue constante durante el tiempo del muestreo. K corresponde al número de parámetros, ΔAIC_c es la diferencia entre cada modelo y el modelo que mejor se ajusta a los datos y w_i es el peso del modelo (peso Akaike).....	29
Cuadro 4. Resultados de Modelos de Cero Inflado (Zero Inflated Model) con una distribución binomial para la abundancia de hongos en el Cerro de la Muerte. El tipo de microhábitat según la época y el tipo de hábitat fueron incluidos como variables predictoras. E.E. corresponde al error estándar.....	30
Cuadro 5. Resultados de Modelos Lineales Generalizados (GLM) con una distribución binomial negativa para la abundancia de semillas grandes en el Cerro de la Muerte. El tipo	

de microhábitat y la época fueron incluidos como variables predictoras; la variable del tipo de hábitat no fue incluida en este análisis puesto que las semillas grandes solo se encuentran en el robledal. E.E. corresponde al error estándar..... 31

Cuadro 6. Resultados de Modelos de Cero Inflado (Zero Inflated Model) con una distribución binomial negativa para la abundancia de semillas pequeñas en el Cerro de la Muerte. Se incluyeron como variables predictoras el tipo de hábitat, la época, y el tipo de microhábitat anidado al hábitat. E.E. corresponde al error estándar..... 32

Cuadro 7. Resultados de Modelos de Cero Inflado (Zero Inflated Model) con una distribución binomial negativa para la abundancia de agallas en el Cerro de la Muerte. El microhábitat y la época fueron incluidos como variables predictoras; la variable del tipo de hábitat no fue incluida en este análisis puesto que las agallas solo se encuentran en el robledal. E.E. corresponde al error estándar..... 33

Cuadro 8. Resultados de Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM) con una distribución Poisson para el número de capturas de *Peromyscus nudipes* por muestreo, en el Cerro de la Muerte. El tipo de hábitat, la época, el tipo de microhábitat y el sexo fueron incluidos como variables predictoras; el mes de muestreo se incluyó como factor aleatorio. E.E. corresponde al error estándar, y g.l. a los grados de libertad..... 34

Cuadro 9. Resultados de Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM) con una distribución binomial para la proporción de individuos de *Peromyscus nudipes* recapturados por muestreo, en el Cerro de la Muerte. El tipo de hábitat, la época y el tipo de microhábitat fueron incluidos como variables predictoras; el mes de muestreo se incluyó como factor aleatorio. E.E. corresponde al error estándar, y g.l. a los grados de libertad..... 35

RESUMEN

Antecedentes – En Costa Rica el orden Rodentia está representado por 49 especies nativas, lo cual corresponde a cerca del 50% de las especies de mamíferos terrestres no voladores del país. Los neotominos (Cricetidae) son comunes en las cordilleras y zonas montañosas de Costa Rica, donde ocurren siete especies endémicas. El páramo costarricense, y las tierras altas en general, es probablemente el ecosistema menos estudiado en el país en el área de la mastozoología, y particularmente para las especies endémicas existen grandes vacíos de información en aspectos básicos de historia natural. Este estudio determinó la riqueza de especies, la abundancia y el uso del hábitat en roedores pequeños en el Cerro de la Muerte, Cordillera de Talamanca.

Métodos – Del año 2015 al 2016 se capturaron, identificaron y marcaron todos los ratones en cuatro tipos de microhábitat para determinar la riqueza de especies y sus abundancias en la Estación Biológica los Nimbos, Cerro de la Muerte. Se realizaron cuadrículas para cuantificar la abundancia de cuatro tipos de recursos alimenticios potencialmente disponibles para *Peromyscus nudipes* (i.e., semillas > 1cm de diámetro, semillas < 1cm de diámetro, hongos y agallas) y determinar si existe una correlación entre la abundancia de recursos y el uso del hábitat por esta especie. Se utilizaron modelos Cormack-Jolly-Seber (CJS) para estimar la supervivencia aparente y la probabilidad de recaptura de *P. nudipes* en bosque de *Quercus* y páramo. Utilizando modelos lineares generalizados (GLM) o modelos lineares generalizados mixtos (GLMM) se examinó el efecto de la estructura vegetal (hábitat y microhábitat) y de la época, sobre: (1) la abundancia de cada uno de los

recursos alimenticios cuantificado, (2) la abundancia de *P. nudipes*, y (3) la permanencia de *P. nudipes* en un tipo de hábitat o microhábitat en particular.

Resultados – En total se capturaron 108 individuos de cuatro especies, *P. nudipes* representó el 85% de las capturas. Se marcaron 93 individuos de *P. nudipes* y se encontró una proporción de sexos de 1:1 en la población. La supervivencia aparente mensual no mostró diferencias entre sexos y fue mayor en el robledal que en el páramo, 84% y 47%, respectivamente. La probabilidad de recaptura varió entre sexos en el robledal, 26.4% y 8% para machos y hembras, respectivamente. La abundancia y permanencia de individuos de *Peromyscus* fue mayor en el robledal que en el páramo, y dentro del páramo fue mayor en el microhábitat dominado por arbustos durante la época lluviosa. La abundancia de *P. nudipes* se correlacionó con la abundancia de semillas grandes y agallas en el hábitat de robledal, mientras que las abundancias de hongos y semillas pequeñas no tuvieron efecto sobre la abundancia de ratones.

Discusión – La riqueza de especies de roedores pequeños y sus abundancias en el Cerro de la Muerte son influenciadas por la estructura vegetal tanto a nivel macro como micro. El estudio revela que la abundancia de ratones es mayor en el hábitat de robledal que en el páramo, y a nivel del microhábitat es mayor en sotobosque arbustivo que en sotobosque de *Chusquea*. Un aumento en la diversidad de arbustos beneficia a los ratones al proporcionar una mayor diversidad estructural y de recursos alimenticios. Ciertas características del microhábitat, como la densidad de cobertura boscosa y el grado de iluminación, que tienen un efecto sobre el riesgo de depredación, juegan un papel importante al determinar el uso del hábitat por organismos que normalmente ocupan una posición basal en la cadena

trófica. El patrón en la selección de hábitat por *P. nudipes* refleja una variación espacial en la disponibilidad de su recurso alimenticio primordial, las semillas de *Quercus*.

DESCRIPTORES

Captura-recaptura, Cerro de la Muerte, *Chusquea*, mamíferos endémicos, marcación con tatuajes, Neotominae, páramo, *Quercus*, robleal.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Marco Teórico

Las decisiones que un animal toma y que determinan el patrón de sus movimientos están en cierto grado influenciadas por las características del ambiente que los rodea. Los animales responden ante estas características al modificar sus patrones de movimiento con el fin de optimizar el uso de los recursos. Los recursos que busca un animal (*e.g.*, refugio, alimento, o acceso a cópula) son componentes de una matriz con la que los individuos interactúan al dispersarse por su entorno, en donde los movimientos de forrajeo son determinados por las condiciones ambientales (*i.e.*, climáticas y topográficas) y la distribución de los recursos (Schoener 1971, 1987; Pyke 1984; Brown *et al.* 1999; Wells *et al.* 2008). Por ejemplo, ciertas características del paisaje, como troncos caídos, ramas, y un sotobosque denso, hacen que los animales terrestres no voladores que se mueven en esos ambientes lo hagan con cierta tortuosidad y no perfectamente en línea recta ya que la estructura del ambiente obstaculiza y modifica su progresión por el hábitat. El grado de tortuosidad o de modificación en los movimientos realizados dependerá de la escala en la que se mida, puesto que el tamaño corporal tiene un efecto sobre el desempeño de forrajeo en diferentes tipos de hábitat (Farji-Brener *et al.* 2004). Dado que los mamíferos pequeños suelen ser la base de la dieta de muchas especies de depredadores (Mukherjee *et al.* 2004; Lacher *et al.* 2016), el riesgo de depredación también debe ser tomado en cuenta a la hora de decidir sobre el uso del hábitat; seleccionando hábitats donde este factor se vea disminuido (*e.g.*, sitios con abundancia de potenciales refugios o que representen una baja probabilidad de detección por depredadores) sin que se vea comprometido el acceso a otros recursos. De tal forma que, en ambientes heterogéneos, es de esperar que un animal haga

uso diferencial de cada microhábitat según sus características físicas, las del ambiente y la disponibilidad potencial de recursos. Dado que los recursos en paisajes heterogéneos se encuentran usualmente distribuidos en parches (Ostfeld 1992; Silver *et al.* 2000), la forma en la que los animales realizan sus movimientos para encontrar estos recursos ha despertado el interés general (*e.g.*, Oliver *et al.* 2010; Rainho y Palmeirim 2011; García *et al.* 2011; Raposo *et al.* 2011; Massé y Côté 2013; Whisson *et al.* 2016).

El uso del hábitat por un organismo posee significancia adaptativa como un rasgo bajo influencia de la selección natural, y también supone significancia demográfica al determinar la estructura poblacional de una especie (van Schaik *et al.* 1993; Hannebaum *et al.* 2017). Diferencias intra- o interespecíficas en el uso del espacio pueden proveer información sobre probables sistemas de apareamiento y otros factores que moldeen la estructura poblacional. En particular para algunos grupos como roedores, se ha visto que la distribución espacial de los recursos puede influenciar los patrones de uso del hábitat y consecuentemente los sistemas de apareamiento (Ostfeld 1992; Tchabovsky *et al.* 2004; Sundell *et al.* 2012; Borremans *et al.* 2014). Para estos, la reproducción suele ser estacional, y la territorialidad puede ser estacional o específica de un sexo. Esto ha llevado a que se generalice que el uso del espacio entre machos y hembras es determinado por diferentes factores, comúnmente la distribución en parches de los recursos alimenticios para las hembras y el acceso o disponibilidad de potenciales parejas para los machos (Seamon y Adler 1999).

En los bosques tropicales la diversidad de recursos alimenticios es muy alta, sin embargo la distribución de recursos en parches puede presentarse a escalas mayores que las áreas ocupadas por roedores individuales, *i.e.* su ámbito de hogar (Young *et al.* 2017). En el Neotrópico donde existe una época seca definida, es probable que la reproducción de

roedores frugívoros o depredadores de semillas también sea estacional puesto que las plantas tropicales presentan estacionalidad en su reproducción (Janzen 1967, 1978; Howe y Smallwood 1982; van Schaik *et al.* 1993; Cid *et al.* 2013). Por lo tanto, la abundancia o disponibilidad de alimento puede estar limitada espacio-temporalmente y esta limitación en acceso al recurso alimenticio es probable que influya en las relaciones en cuanto al uso del espacio y estructura poblacional en roedores neotropicales.

1.2 Antecedentes

1.2.1 Ratones y ratas nativos de Costa Rica

El orden Rodentia es el grupo de mamíferos más diverso del mundo. Con cerca de 2500 especies vivientes cuenta con representantes nativos en todos los continentes (excepto en la Antártida) y en prácticamente todos los ecosistemas terrestres (Lacher *et al.* 2016). Costa Rica cuenta con una alta diversidad de roedores; el 47% (49 de 104 especies) de los mamíferos terrestres no voladores del país pertenece a este orden (Rodríguez-Herrera *et al.* 2014; Villalobos-Chaves *et al.* 2016). El principal grupo de roedores de Costa Rica está representado por 30 especies nativas de ratones y ratas de la familia Cricetidae, dividida en tres subfamilias (Rodríguez-Herrera *et al.* 2014). Los neotominos, por ejemplo, son originarios de las zonas templadas de Norteamérica (Kalcounis-Rüppell 2007), y son habitantes comunes en las zonas montañosas de Costa Rica (Hooper 1952; McCain 2004; Gardner y Carleton 2009). Mientras que los tilominos y los sigmodontinos irradiaron en Centroamérica y Suramérica, respectivamente (Gutiérrez-García y Vázquez-Domínguez 2012; Leite *et al.* 2014). Los tilominos representan una subfamilia pequeña de ratas arborícolas o trepadoras con solo tres especies en el país (Rodríguez-Herrera *et al.* 2014;

Álvarez-Castañeda 2015; Pardiñas *et al.* 2017a). Los segundos comprenden una subfamilia muy numerosa y diversa ecológicamente tanto en el país como en toda su distribución (Rodríguez-Herrera *et al.* 2014; D'Elía y Pardiñas 2015; Pardiñas *et al.* 2017a, 2017b).

Aunque el pico de diversidad de especies de mamíferos terrestres pequeños en zonas tropicales (latitudes bajas) ocurre a elevaciones intermedias y decrece con el aumento en la elevación (McCain 2004; McCain y Grytnes 2010). La abundancia y el endemismo de roedores cricétidos en el país parece ser mayor en los picos de montañas por encima de los 2000 m (McCain 2006; Rodríguez-Herrera *et al.* 2002, 2014). Solo los tres géneros de neotóminos presentes en el país (*i.e.*, *Scotinomys*, *Peromyscus* y *Reithrodontomys*) con un total de 11 especies, suman nueve especies endémicas, la gran mayoría de estas exclusivas de las tierras altas de la Cordillera de Talamanca (Gardner y Carleton 2009; Rodríguez-Herrera *et al.* 2014; Pérez Consuegra y Vázquez-Domínguez 2015). Mientras que los sigmodontinos cuentan con tres especies endémicas de esta región (Rodríguez-Herrera *et al.* 2014).

1.2.2 El ecosistema de páramo

El páramo es un tipo de ecosistema único justo entre el límite de distribución superior del bosque y el límite superior donde aún se encuentran plantas vivientes (Luteyn 2005). El páramo se caracteriza por una vegetación muy heterogénea de arbustos y hierbas, usualmente sin árboles (Kappelle 2005). En Costa Rica, en algunos sectores los arbustos son reemplazados en su totalidad por grandes parches del bambú *Chusquea subtessellata* (Vargas y Sánchez 2005). La temperatura anual promedio en el páramo es menor a 10°C con cambios de hasta 15°C del día a la noche (Herrera 2005). Se encuentra entre los 3000-5000 m y ocurre de forma discontinua desde las montañas del norte de los Andes

(Colombia, Venezuela, Ecuador, y el norte de Perú) hasta la Cordillera de Talamanca en Costa Rica y Panamá (Kappelle 2005).

El páramo de Costa Rica representa el límite norte de este tipo de ecosistema tan particular y es probablemente el ecosistema menos estudiado del país, posiblemente por sus condiciones climáticas y su difícil acceso. Los primeros estudios en el páramo costarricense, a finales del siglo XIX, se enfocaron principalmente en el área de la geología (Gabb 1895; Hill 1898) y no fue sino hasta la década de 1960-70 que iniciaron los estudios biológicos (Gómez 2005a). Ciertos grupos taxonómicos como plantas vasculares, briófitos, hepáticas y aves, han sido bien estudiados (Barrantes 2005; Gómez 2005b; Gradstein y Holz 2005; Vargas y Sánchez 2005), mientras que otros grupos (*e.g.*, mamíferos) han recibido menor atención. Carrillo y colaboradores (2005) realizaron una lista de mamíferos de los páramos de Costa Rica. Sin embargo, esta lista está compuesta, en su mayoría, por especies que son esperadas en los páramos con base en información bibliográfica sobre sus distribuciones altitudinales globales y no se fundamenta en un muestreo formal del páramo costarricense. En la sección de roedores, esa lista también presenta incongruencias entre el nombre y la descripción física de las especies (JDRF, obs. pers.), lo cual deja dudas sobre su interpretación. Aparte del caso anterior, las investigaciones ecológicas con mamíferos en el páramo costarricense son escasas.

1.2.3 Bosques de roble

Los bosques de roble (*Quercus* sp.) presentan una amplia distribución en el mundo, concentrados principalmente en zonas templadas y subtropicales del hemisferio Norte (Nixon 2006). En la región Neotropical se distribuyen desde México, Centroamérica, hasta alcanzar su límite sur de distribución al norte de la Cordillera de los Andes en Colombia

(Fernández-M. y Sork 2005; Rodríguez-Correa *et al.* 2017). En Costa Rica, altitudinalmente por debajo del ecosistema de páramo, se encuentran bosques maduros montano-altos dominados principalmente por especies de roble (Kappelle *et al.* 2000).

Estos bosques presentan una mayor diversidad de especies vegetales en comparación al páramo, con árboles y arbustos de géneros como *Clethra*, *Drimys*, *Miconia* y *Oreopanax* dominando el sub-dosel, un sotobosque dominado por *Chusquea talamancensis* en algunos parches y un dosel cerrado de robles de 30-45 m de altura (Kappelle *et al.* 2000; Kappelle y van Uffelen 2006). La temperatura en el interior de estos bosques puede bajar hasta menos de 11 °C, con una fluctuación de hasta 6.8 °C del día a la noche durante la época seca (Kappelle y van Uffelen 2006).

En los bosques de roble de diferentes latitudes es conocida la importancia del rol de depredadores y dispersores secundarios de semillas que juegan diferentes especies de roedores pequeños. Se han identificado varias especies como dispersoras/depredadoras de semillas de roble y se ha especulado que cambios en el estado poblacional de estas podría afectar la dinámica de reclutamiento de los mismos robles (Guerrero-Rodríguez *et al.* 2010; Chang *et al.* 2012; Morán-López *et al.* 2015).

Como muchas especies de plantas originarias de zonas templadas los robles presentan una variación temporal en la producción de semillas/frutos (Sork 1993). Dicho fenómeno, conocido en inglés como “masting”, consiste en una reproducción sincrónica de la población en un año, seguido por un largo intervalo de tiempo de baja producción (Janzen 1976). De acuerdo con las teorías ecológicas clásicas (*e.g.*, Connell 1971; Janzen 1971; Silvertown 1980), esta producción masiva de recursos cumple con saciar el hambre de los depredadores de semillas dejando espacio para un alto reclutamiento en la población de la planta. Aunque se ha observado que esta abundancia de recursos puede llevar a un

crecimiento demográfico en las poblaciones de ciertas especies de pequeños roedores (*e.g.*, Wolff 1996; Schnurr *et al.* 2002; Selås *et al.* 2002), la teoría indica que los periodos consecuentes de baja cosecha impiden a los depredadores mantener una alta densidad poblacional ante la ausencia prolongada de recursos (Connell 1971; Janzen 1971). La relación entre estos periodos de reproducción sincronizada, o *masting*, y las fluctuaciones en la densidad poblacional de roedores granívoros ha sido bien estudiada, sin embargo nunca se ha estudiado como pueden variar los movimientos individuales de estas especies de roedores según la disponibilidad de alimento a lo largo del año o si la preferencia en el uso del hábitat varía según la abundancia de recursos alimenticios disponibles.

1.3 Justificación

El cambio climático producido por el calentamiento global es una de las principales amenazas de los ecosistemas de tierras altas en los trópicos (Epstein 2000; Hughes 2000; Hilbert *et al.* 2004; Rull y Vegas-Vilarrúbia 2006; Laurance *et al.* 2011). En Costa Rica, los efectos negativos de este fenómeno global se han modelado para los bosques de zonas montañosas (Karmalkar *et al.* 2008) y han sido puestos en evidencia en ciertos taxa como anfibios, reptiles y aves (Pounds *et al.* 1999; 2006).

Al aumentar la temperatura en las regiones montañosas, muchas de las especies exclusivas de estas zonas se espera que sean obligadas a modificar su rango de distribución actual, moviéndose a elevaciones o latitudes mayores en busca de condiciones climáticas favorables para su supervivencia (Morales-Betancourt y Estévez-Varón 2006; Dimböck *et al.* 2010; Bellard *et al.* 2012; Ripple *et al.* 2014). Sin embargo, las especies con distribuciones restringidas a ambientes en los extremos de latitud o elevación (*e.g.*, especies polares o de páramo), se ven afectadas al reducirse su posibilidad de escape debido a la

continua desaparición de su hábitat. Esto podría representar una pérdida de diversidad local en puntos de alto endemismo (*hotspots*), como los picos de algunas montañas, o en el peor de los escenarios, la extinción de especies endémicas (Thomas *et al.* 2004; Malcom *et al.* 2006; Urban 2015; Pyšek *et al.* 2017).

El efecto de ciertas actividades antrópicas también ha generado impactos negativos sobre los ecosistemas de alta montaña. La actividad agropecuaria que se fue desarrollando en las tierras altas desde mediados del siglo XIX a consecuencia de un aumento en la densidad poblacional, resultó en una tala indiscriminada en busca de madera, leña y carbón amenazando estos ecosistemas en gran parte de su distribución (Kappelle 2006). De tal forma que los robledales del Cerro de la Muerte se redujeron drásticamente durante la década de 1940-1950. La gravedad de estas actividades se magnifica al saber que estos bosques de montaña proveen un gran porcentaje del agua potable y de la utilizada en la producción de energía hidroeléctrica necesaria para subsistir en grandes centros urbanos en Costa Rica.

Estos ambientes tan amenazados en Costa Rica, albergan una gran diversidad de especies endémicas que interactúan entre sí, desde líquenes, plantas, y hongos hasta anfibios, reptiles, aves, y mamíferos (Savage 2002; Mata 2003; Mata *et al.* 2003; Estrada-Chavarría y Zamora-Villalobos 2004; Sánchez-Pérez *et al.* 2004; Sipman 2005; Vargas y Sánchez 2005; Rodríguez-Herrera *et al.* 2014). Dentro de los mamíferos, los roedores tienen relevancia para la biodiversidad nacional y mundial ya que representan aproximadamente el 70% de los mamíferos endémicos del país (Rodríguez-Herrera *et al.* 2014); poseen 18 especies endémicas restringidas a zonas montañosas. También poseen un gran valor ecológico puesto que proveen servicios claves en los ecosistemas, como fuente de alimento, dispersores de semillas y hongos, además de favorecer la circulación de aire en

el suelo, entre otros (Lacher *et al.* 2016). A pesar de la importancia de los roedores, la imagen general de este grupo de organismos se ha proyectado muchas veces como una imagen negativa, debido a los daños ocasionados por algunas pocas especies a los cultivos o al verse relacionados con vectores de ciertas enfermedades (Monge 2008; Lacher *et al.* 2016; Dean *et al.* 2018). Por estas razones este grupo de mamíferos en particular requiere la atención de los investigadores.

Dado que la mayor parte de las investigaciones con mamíferos en el país se han realizado en tierras bajas y que la información sobre mamíferos en el robledal y páramo costarricense es escasa, es de gran importancia realizar investigaciones con este grupo en este hábitat. Aunque las especies de mamíferos endémicas del país son pocas, existen grandes vacíos de información con respecto a aspectos básicos sobre la historia natural de la mayoría de estas especies. Este trabajo pretende llenar algunos de estos vacíos de información y enriquecer el conocimiento en general sobre los mamíferos pequeños endémicos de tierras altas de Costa Rica.

II. OBJETIVOS/HIPÓTESIS

2.1 Objetivos

2.1.1 Objetivo general

- Determinar la riqueza de especies, abundancia y el uso del hábitat en roedores pequeños en el Cerro de la Muerte, Cordillera de Talamanca, Costa Rica, a lo largo de un año.

2.1.2 Objetivos específicos

- Determinar la riqueza de especies de ratones cricétidos y sus abundancias en bosques de roble y páramo.
- Determinar si la variación estacional (época seca / época lluviosa) y espacial en la abundancia de recursos alimenticios potencialmente disponibles influye en la abundancia y permanencia de *Peromyscus nudipes* en el área de estudio en un año sin producción masiva de semillas de *Quercus costaricensis*.
- Estimar la estructura poblacional, en cuanto a proporción de sexos y edades, de *Peromyscus nudipes* en las tierras altas de la Cordillera de Talamanca.
- Determinar los parámetros de supervivencia y probabilidad de recaptura de *Peromyscus nudipes* en bosques de roble y páramo.

2.2 Hipótesis y predicciones

- La estructura del hábitat influye en la riqueza de especies de roedores pequeños y sus abundancias. Se espera una mayor riqueza de especies y abundancia en el

roblechal puesto que este representa condiciones climáticas y ambientales menos extremas para sobrevivir.

- La abundancia de recursos alimenticios varía espacio-temporalmente e influye en el uso del hábitat por *Peromyscus nudipes* en el sitio de estudio. Se espera una mayor abundancia y permanencia de individuos de *Peromyscus nudipes* en el tipo de microhábitat con la mayor abundancia de recursos alimenticios.
- La supervivencia y/o recaptura de *Peromyscus nudipes* difiere según el tipo de hábitat. Se espera que ambos parámetros sean mayores en el ambiente donde se encuentre una mayor abundancia de recursos alimenticios puesto que esto supondría una mejor calidad de hábitat, resultando en una mayor abundancia y permanencia de individuos de *Peromyscus nudipes*.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Estación Biológica Los Nimburos (09°33'N, 83°44'W; 3100-3400 m), en el Cerro de la Muerte (Macizo Buenavista), Cordillera de Talamanca, Costa Rica (Fig. 1). La precipitación promedio anual en la región es de 2500 mm, con una época lluviosa que se extiende desde mediados de mayo a diciembre. En la época seca la temperatura puede variar considerablemente durante el día (desde -5°C hasta 35°C), con un promedio de temperatura anual de aproximadamente 12°C (Kappelle *et al.* 1992; Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica 2015-2016).

El sitio está compuesto principalmente por bosques de una especie de roble endémico de dosel (*Quercus costaricensis*), de los 3100 a 3300 metros aproximadamente, y vegetación de páramo por arriba de los 3300 metros. La estructura de la vegetación del robledal incluye un dosel cerrado por robles de hasta 35 m, donde los adultos presentan periodos sincrónicos de fructificación masiva cada 2 o más años (Camacho y Orozco 1998). El subdosel presenta una mezcla de árboles y arbustos como *Drimys granadensis*, *Gaiadendron punctatum*, *Escallonia myrtilloides*, *Myrrhidendron donnell-smithii*, *Viburnum venustum*, entre otros, y en algunos parches del sotobosque domina el bambú *Chusquea talamancensis* (Kappelle *et al.* 2000; Fuchs *et al.* 2010). También es posible observar una gran diversidad de hongos y líquenes, así como musgos y otras plantas epífitas (Blaser y Camacho 1991; Halling y Mueller 2005).

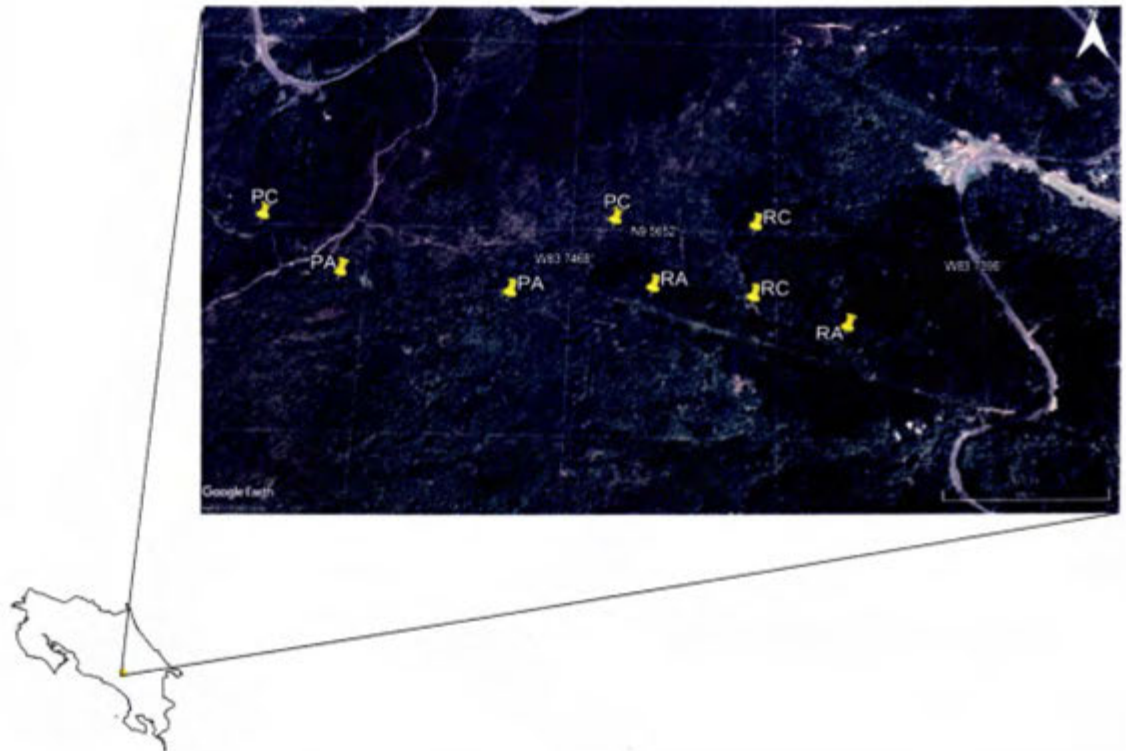


Figura 1. Mapa de la ubicación de las estaciones de muestreo en la Estación Biológica Los Nimbos, Cerro de la Muerte, Costa Rica; al noroeste y a la derecha del mapa se observa la carretera Interamericana. Cada par de letras representa uno de los cuatro tipos de microhábitats muestreados: PA – Páramo / Arbustos, PC – Páramo / *Chusquea*, RA – Robledal / Arbustos, y RC – Robledal / *Chusquea*. Escala de imagen satelital = 300 m.

La vegetación de páramo posee dos microhábitats fácilmente diferenciables: parches dominados por arbustos y hierbas de las familias Asteraceae, Cyperaceae, Ericaceae, Gentianiaceae, Hypericaceae, Rosaceae y Scrophulariaceae, donde los géneros *Pernettya*, *Vaccinium* e *Hypericum* representan el mayor porcentaje de la cobertura; y otros parches muy homogéneos, dominados por el bambú *Chusquea subtessellata* (Kappelle *et al.* 2000; Fuchs *et al.* 2010).

El muestreo se realizó tanto en el robledal como en el páramo, y dentro cada uno de estos hábitats se seleccionaron dos microhábitats, uno dominado por arbustos y otro dominado por *Chusquea* spp. El microhábitat dominado por arbustos fue definido como un área circular de 10 m de diámetro exclusivamente con arbustos en el sotobosque. Igualmente un microhábitat dominado por *Chusquea* fue definido como un área circular de 10 m de diámetro exclusivamente con *Chusquea* spp. en el sotobosque. De tal forma que los cuatro microhábitats a muestrear y comparar, a modo de tratamientos, fueron los siguientes: (1) Páramo / Arbustos, (2) Páramo / *Chusquea*, (3) Robledal / Arbustos, y (4) Robledal / *Chusquea*.

3.2 Especie de estudio

Peromyscus nudipes es una especie de ratón de la familia Cricetidae, subfamilia Neotominae. Se distribuye de 1000 a 3500 metros de elevación, aproximadamente, en las regiones montañosas de Costa Rica y Panamá, en la Cordillera de Talamanca, lo cual le confiere un carácter endémico. Anteriormente incluida en el complejo de especies *Peromyscus mexicanus*, fue separada de este grupo y elevada a nivel específico con base en análisis morfométricos y moleculares (Pérez Consuegra y Vázquez-Domínguez 2015). *Peromyscus nudipes* es una especie de ratón de tamaño mediano, con un peso promedio (\pm E.E.) de 45.34 ± 5.09 g ($n=80$). Aunque es capaz de moverse entre los arbustos y bambusales de sotobosques densos a través de las ramas no es muy hábil para trepar y se mueve incómodamente a niveles medios y altos de la vegetación (JDRE, obs. pers.), por lo cual presenta hábitos principalmente terrestres (Trujano-Alvarez y Alvarez-Castañeda 2010).

En Costa Rica esta especie ha sido reportada como común en bosques de robles y en el páramo, aunque parece evitar zonas alteradas o bordes de bosque también se puede encontrar cerca de asentamientos humanos rodeados de bosque. Los ratones del complejo de especies *P. mexicanus* se han reportado como omnívoros y oportunistas, y su dieta incluye desde insectos pequeños y otros artrópodos, hasta frutos y semillas de diferentes tamaños (Trujano-Alvarez y Alvarez-Castañeda 2010). Sin embargo, en bosques montanos de Costa Rica se ha reportado una fuerte preferencia hacia las semillas de *Quercus* (Rojas Rojas y Barboza Rodríguez 2007). Varias especies del género *Peromyscus* poseen la capacidad de excavar y hacen madrigueras con túneles en el suelo (Weber *et al.* 2013; Hu y Hoekstra 2017). Los refugios para el complejo de especies *P. mexicanus* se han reportado debajo de troncos caídos, entre el sotobosque o entre las raíces de los árboles (Trujano-Alvarez y Alvarez-Castañeda 2010).

3.3 Captura, recaptura y marcaje de individuos

Los ratones fueron capturados utilizando trampas Sherman (5 x 6 x 16 cm; H. B. Sherman Traps, Inc., Florida) cebadas con una mezcla homogénea de hojuelas de avena, banano, mantequilla de maní y esencia de vainilla. Se colocaron 50 trampas por noche, con dos noches seguidas de captura en cada uno de los hábitats estudiados, robledal y páramo, de mayo del 2015 a abril 2016, cada 3-4 semanas. En cada hábitat las trampas fueron divididas equitativamente entre dos tratamientos de microhábitat distinto, (1) sotobosque dominado por bambú del género *Chusquea*, y (2) sotobosque dominado por arbustos; como se describió en la sección "Sitio de estudio". Las trampas fueron colocadas a los lados de los senderos, entre 5-10 metros hacia adentro del sendero y con 10-15 metros de distancia entre cada trampa según las condiciones topográficas y a criterio del investigador.

Las trampas se cambiaron de lugar entre cada muestreo para maximizar la captura dentro de cada tipo de microhábitat. Para cada trampa se tomaron datos de las coordenadas geográficas de su posición exacta usando un GPS Garmin 60Csx (Garmin Corp., Kansas). En cada muestreo se colocaron entre 4-8 trampas en ramas a alturas de 1.5 a 3 m para capturar especies arborícolas o trepadoras.

Para cada individuo capturado se anotaron los siguientes datos: fecha de captura, hábitat (páramo o robledal) y microhábitat (arbustos o *Chusquea*) donde fue capturado, número de trampa (*i.e.*, coordenadas), especie, sexo, categoría de edad (juvenil o adulto) y estado reproductivo. La edad se determinó principalmente por las proporciones corporales de los individuos así como por su peso, coloración y estado reproductivo; ya que los juveniles suelen presentar cabezas y extremidades proporcionalmente más grandes que los adultos, son más pequeños y presentan un pelaje más suave con una coloración oscura o grisácea uniforme en todo el cuerpo (Villalobos-Chaves *et al.* 2016). El estado reproductivo fue categorizado como: (i) lactante, para las hembras que presentaran los pezones abultados; (ii) preñada, para las hembras con notorio crecimiento del abdomen; y (iii) escrotado, para los machos que presentaran los testículos descendidos fuera de la región abdominal.

Los individuos adultos de *Peromyscus* capturados fueron marcados individualmente en la base de la cola con una máquina de tatuar animales Spaulding Revolution I (Spaulding & Rogers, Inc., New York). Los tatuajes consistieron en un código de puntos verdes, rojos, o negros a uno o ambos lados de la base de la cola. Con un máximo de tres puntos por lado y cuatro puntos por individuo; de esta forma es posible realizar miles de combinaciones diferentes. También se tomaron datos sobre marcas distintivas propias de cada individuo como el color de la punta de la cola, el cual se ha observado que puede

variar de negro a casi blanco (JDRF, obs. pers.), cicatrices, y cortes o desgarres en las orejas. Los juveniles de *P. nudipes* e individuos de otras especies más pequeñas se marcaron únicamente con un corte de pelo dorsal en la región lumbar puesto que la máquina de tatuar no es adecuada para animales de esos tamaños.

Para los animales recapturados se anotó la identidad del individuo (*i.e.*, código tatuado o marca), el número de trampa, el hábitat, el microhábitat y el estado reproductivo. Luego del marcaje y la toma de datos cada individuo fue liberado en el lugar preciso donde fue capturado. Dado que la mayoría de especies capturadas son de hábitos nocturnos y fueron liberadas durante el día, se esperó hasta que el animal encontrara un refugio o desapareciera completamente de la vista del investigador antes de dejarlo por su cuenta con el fin de evitar la depredación por animales diurnos a los que no estén habituados.

3.4 Abundancia de recursos alimenticios

Para estimar la abundancia de recursos alimenticios potencialmente disponibles dentro del área de acción de *P. nudipes*, se realizaron cuadrículas en cada uno de los cuatro tipos de microhábitat anteriormente descritos. Dado que la especie de estudio presenta una dieta omnívora, el análisis se realizó tomando en cuenta los recursos más comunes y conspicuos que se observaron en el sitio de estudio. Se realizaron 10 cuadrículas distribuidas aleatoriamente en cada tipo de microhábitat, tanto a mediados de la época seca como a mediados de la época lluviosa.

Los recursos alimenticios se categorizaron en cuatro tipos: (1) hongos, (2) semillas grandes (> 1 cm de diámetro; *e.g.*, bellotas maduras de *Quercus*), (3) semillas y frutos pequeños (< 1 cm de diámetro), y (4) agallas. Las agallas inducidas por las avispas de la familia Cynipidae, tribu Cynipini, en las hojas de *Q. costaricensis* se desprenden de estas

cómo un método de dispersión, caen al suelo del bosque donde las larvas posteriormente pupan ocultas entre la hojarasca, como se ha observado en otras agallas inducidas en roble (Stone *et al.* 2002). Ahí son aprovechadas por los ratones como un recurso alimenticio (JDRF, obs. pers.).

Para cuantificar los recursos se realizaron cuadrículas de 1 m² donde se contaron los cuerpos fructíferos de hongos identificados como comestibles para mamíferos según guías de identificación especializadas (Mata 2003; Mata *et al.* 2003) y observaciones personales en el campo. Dentro de cada una de estas cuadrículas se realizaron dos subcuadrículas de 40 cm² y 30 cm², en la primera se contaron las semillas grandes y en la segunda las semillas pequeñas y las agallas. Se buscó evitar zonas con una alta pendiente para evitar el efecto de la escorrentía sobre las semillas, frutos y agallas.

Los hongos se contaron *in situ* en la cuadrícula, mientras que para el resto de recursos alimenticios se tomó una muestra de hojarasca del tamaño de la subcuadrícula respectiva con 10 cm de profundidad, con un total de 16000 cm³ de hojarasca para cuantificar semillas grandes, y 9000 cm³ para cuantificar semillas pequeñas y agallas. Esta muestra fue analizada *a posteriori* en el laboratorio. Dado que las semillas grandes y las agallas provienen de los robles y estos no se encuentran en el páramo, solamente fueron cuantificadas en el robledal.

3.5 Análisis de datos

3.5.1 Riqueza de especies y abundancia

El análisis de la riqueza de especies presentado fue descriptivo, dado que la muestra total encontrada fue de solo cuatro especies, lo cual no tiene poder estadístico.

La abundancia de las especies de ratones en los cuatro microhábitats se comparó por medio de una tabla de contingencia utilizando un chi cuadrado y una prueba pareada de Fisher. Se utilizó el lenguaje estadístico R, versión 3.4.0 (R Core Team 2017).

3.5.2 Captura-recaptura

Se utilizaron modelos Cormack-Jolly-Seber (CJS) para captura-marcaje-recaptura (Cormack 1964; Jolly 1965; Seber 1965), para estimar la supervivencia aparente (ϕ) y la probabilidad de recaptura (p) de *Peromyscus nudipes* en las tierras altas de la Cordillera de Talamanca. Todo el modelaje fue realizado por medio del programa estadístico MARK 8.0 (White y Burnham 1999), con la función de enlace tipo *sin* (*sin link function*) dado que no se incluyeron covariables individuales en los modelos.

En la elaboración de los distintos modelos CJS, los parámetros ϕ y p de los modelos pueden variar entre ser constantes durante el periodo de muestreo, cambiar con el tiempo o ser diferentes entre grupos (*e.g.*, hábitat o sexo). Para cada parámetro se mantuvo constante el efecto del tiempo ya que el número de capturas no fue suficiente para utilizar un modelo tiempo-dependiente estricto (Hannebaum *et al.* 2017). Para el uso de los modelos seleccionados se debe asumir los siguientes cuatro criterios: (1) las marcas son permanentes durante el tiempo del estudio, (2) el muestreo (marcaje + liberación) es instantáneo, (3) la probabilidad de supervivencia es homogénea entre todos los individuos y (4) la probabilidad de captura es la misma para todos los individuos presentes en el área de estudio. Los últimos dos criterios se asumen como correctos dado que no es posible probarlos y que el muestreo se diseñó de una forma que busca homogenizar la probabilidad de captura.

Se utilizó un Enfoque Teórico Informativo (*Information-Theoretic Approach*; Burnham y Anderson 2002) y el Criterio de Información Akaike corregido para muestras pequeñas (AIC_c) para determinar los mejores modelos de una serie generada previamente para cada análisis. Generalmente se seleccionó el modelo con el menor valor de AIC_c y el mayor peso Akaike (w_i) como el mejor modelo, sin embargo aquellos modelos con una diferencia menor a 2 unidades AIC_c con respecto al mejor modelo seleccionado (*i.e.*; $\Delta AIC_c \leq 2$) fueron considerados como competitivos (Burnham y Anderson 2002).

3.5.3 Abundancia de recursos alimenticios

Se evaluó el efecto de la estructura vegetal a dos niveles (hábitat y microhábitat) y de la época (seca o lluviosa), sobre la abundancia de cada uno de los cuatro tipos de recurso alimenticio cuantificados. Para el análisis de cada una de las variables se realizaron modelos lineales generalizados (GLM) o modelos lineales generalizados mixtos (GLMM). Los datos de los conteos de hongos y semillas pequeñas contienen una gran cantidad de ceros, por lo cual se utilizaron GLMM con cero inflado (*zero inflated models*), con distribución binomial y binomial negativa (librería de R: 'glmmADMB'), respectivamente. Estos modelos son apropiados cuando la variable respuesta (*i.e.*, abundancia de hongos y semillas pequeñas, respectivamente) consiste de conteos y el número de ceros en los datos excede lo esperado por una distribución Poisson o los datos presentan una distribución binomial negativa (Zuur *et al.* 2012); también resultaron apropiados para el análisis ya que disminuyeron notablemente la sobredispersión residual. Para el análisis cuantitativo de la disponibilidad de semillas grandes y agallas se utilizaron GLM con una distribución binomial negativa (librería de R: 'MASS').

De cada set de modelos, según la variable analizada, se seleccionó el que explicara una mayor variación en los datos. Inicialmente se incluyeron todos los factores de interés y se fueron excluyendo del modelo final aquellos que no tuvieran efecto en predecir la abundancia de cada uno de los cuatro recursos alimenticios. Los criterios utilizados para la selección del mejor modelo fueron: el análisis gráfico de los residuos y el criterio AIC (cuando el modelo calculara el valor). Se seleccionaron los modelos con menor valor AIC cuyos residuos tuvieran una mayor homoscedasticidad y se aproximaran más a una distribución normal, es decir aquellos que disminuyeran la sobredispersión. Se utilizó el lenguaje estadístico R, versión 3.4.0 (R Core Team 2017) para todos los análisis estadísticos y gráficos de esta sección.

3.5.4 Uso preferencial del hábitat por *Peromyscus nudipes*

Para determinar la preferencia en el uso del hábitat por *P. nudipes* evaluamos el efecto de la estructura vegetal a dos escalas (hábitat y microhábitat), y de la época (seca o lluviosa), sobre: (1) la abundancia de ratones capturados por muestreo y (2) la proporción de recapturas por microhábitat por muestreo. Esto para identificar el microhábitat con mayor presencia de ratones y para determinar si los individuos recapturados de *P. nudipes* permanecen más en un mismo tipo de microhábitat a lo largo del periodo de muestreo, respectivamente.

Para el análisis de cada una de estas variables se realizaron diferentes GLMM. Para el análisis de la abundancia por muestreo se utilizaron modelos de cero inflado (*zero inflated models*) con una distribución Poisson (librería de R: 'nlme'). Mientras que para el análisis de las recapturas se utilizaron modelos de cero inflado con una distribución binomial (librería de R: 'nlme'), ya que se trabajó con proporciones de individuos

recapturados por muestreo. En los distintos modelos se incluyeron el tipo de hábitat, el microhábitat y la época como variables predictoras, y el mes de muestreo como un factor aleatorio. En el análisis de la abundancia de ratones se incluyó también el sexo de los individuos capturados por muestreo como una variable predictora para determinar cómo varía la proporción de sexos entre los individuos capturados.

IV. RESULTADOS

4.1 Riqueza de especies y abundancia

Se identificaron cuatro especies de ratones cricétidos de un total de 108 individuos capturados, con un esfuerzo de muestreo total de ca. 2100 noches-trampa. En cuanto a la riqueza de especies, tanto páramo como robledal presentaron dos especies en común y una especie única para cada hábitat (Cuadro 1). La especie *Scotinomys xerampelinus* solo fue capturada en el hábitat de robledal, mientras que *Reithrodontomys creper* solo fue capturado en el hábitat de páramo. El ratón *P. nudipes* fue la única especie capturada en los cuatro tipos de microhábitat (Cuadro 1).

El ratón *Peromyscus nudipes* fue la especie dominante, representando 85% del total de individuos capturados y marcados (Cuadro 1). Al comparar las abundancias se encontraron diferencias significativas tanto a nivel de hábitat ($\chi^2 = 43.75$, g.l. = 1, $p < 0.001$) como de microhábitat ($\chi^2 = 36.83$, g.l. = 9, $p < 0.001$). Entre hábitats, el robledal presentó una mayor abundancia de ratones que el páramo. Entre microhábitats, Robledal / Arbustos fue el que presentó la mayor abundancia, con 58 individuos capturados (Cuadro 1). Mientras que el microhábitat de Páramo / *Chusquea* fue el que presentó la menor abundancia, con solo seis individuos capturados durante el periodo de muestreo (Cuadro 1).

Cuadro 2. Porcentaje de individuos capturados por microhábitat; el número de individuos capturados por microhábitat se indica entre paréntesis.

Especie	Robledal /	Robledal /	Páramo /	Páramo /
	Arbustos	<i>Chusquea</i>	Arbustos	<i>Chusquea</i>
<i>Peromyscus nudipes</i>	93 (54)*	91 (31)*	66.6 (12)*	67 (4)
<i>Scotinomys xerampelinus</i>	7 (4)	6 (2)	-	-
<i>Reithrodontomys creper</i>	-	-	16.7 (3)	33 (2)
<i>Reithrodontomys sumichrasti</i>	-	3 (1)	16.7 (3)	-

*aquí se incluyen individuos que fueron capturados en un tipo de microhábitat y recapturados en otro; en total 8 individuos presentaron esta condición.

4.2 Captura-recaptura y supervivencia

Se capturaron y marcaron un total de 93 individuos de *Peromyscus nudipes* durante el tiempo de muestreo. De estos individuos 50 correspondieron a machos y 43 a hembras. Se obtuvieron un total de 47 recapturas de 31 individuos, 17 fueron machos y 14 hembras. No se observaron diferencias significativas en la proporción de sexos entre individuos capturados ($X^2 = 0.53$, g.l. = 1, $p = 0.47$), ni entre individuos recapturados ($X^2 = 0.29$, g.l. = 1, $p = 0.59$). De todas las capturas, solo tres individuos (2.9 %) fueron capturados en los dos tipos de hábitat muestreados y ocho (7.9 %) fueron capturados en más de un microhábitat.

La distancia recorrida por 17 machos de una sesión de muestreo a otra (15 días), fue en promedio 89.06 ± 21.18 m (\pm E.E.), variando de 6.02 a 397.42 m. Mientras que para 14

hembras la distancia promedio fue de 23.79 ± 7.21 m (\pm E.E.), variando de 3.1 a 80.9 m. La distancia promedio varió significativamente entre sexos ($t = -2.92$, $p = 0.008$). Cada individuo fue capturado entre 1 y 6 veces (Fig. 2).

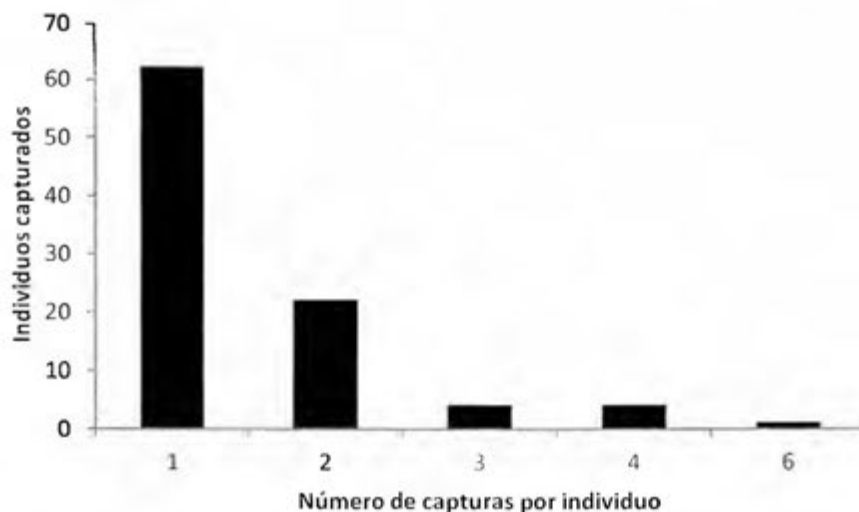


Figura 2. Número de capturas por individuo marcado de *Peromyscus nudipes* en el Cerro de la Muerte, de mayo 2015 a abril 2016.

Con base en la proporción de individuos en estado reproductivo, adultos no reproductivos y juveniles capturados por muestreo, se determinó que la estación reproductiva se extiende desde abril hasta agosto y se identificaron dos picos reproductivos (Fig. 3). Un primer pico reproductivo se da durante el mes de mayo, el cual coincide con el inicio de la época lluviosa, y el segundo se da a mediados de la época lluviosa en agosto (Fig. 3).



Figura 3. Proporción de individuos juveniles, adultos en estado reproductivo y adultos no reproductivos de *Peromyscus nudipes* capturados de mayo 2015 a abril 2016 en la Estación Biológica Los Nimbos, Cerro de la Muerte.

Se calcularon los parámetros de supervivencia y probabilidad de recaptura por separado para cada hábitat. En el hábitat de páramo el mejor modelo correspondió al modelo en el que ambos parámetros fueron constantes durante el tiempo de muestreo y sin efecto del sexo (Cuadro 2). Se obtuvo un estimado promedio de la supervivencia aparente mensual de 0.467 ± 0.208 (\pm E.E.), y un estimado de la probabilidad de recaptura de 0.246 ± 0.168 (\pm E.E.).

En el hábitat de robleal se seleccionaron dos modelos como los mejores, aportando un 89.63% del peso AIC, apoyando modelos con una probabilidad de recaptura con efecto del sexo (Cuadro 3). En cuanto a la supervivencia, uno de los modelos apoya una supervivencia aparente que varía según el sexo y el otro sugiere que la supervivencia es constante y no difiere según el sexo (Cuadro 3). La falta de apoyo substancial por algún modelo en particular con respecto a este parámetro indica falta de certeza en la selección

del modelo, por lo tanto se promedió el estimado de la supervivencia entre los modelos competentes. Aunque hubo cierta evidencia de un efecto del sexo sobre la estimación del parámetro de supervivencia en el modelo $\phi(s) p(s)$, los intervalos de confianza de ambos sexos presentaron un alto traslape entre ellos (0.584 – 0.847 y 0.107 – 0.999 para machos y hembras, respectivamente), sugiriendo que no hubo diferencias significativas para este parámetro entre sexos. En promedio se obtuvo una supervivencia aparente (ϕ) mensual, constante durante el tiempo de muestreo, de 0.837 (± 0.074), y una probabilidad de recaptura dependiente del sexo de 0.264 (± 0.076) y 0.080 (± 0.034) para machos y hembras, respectivamente. Lo cual significa que en promedio los individuos de *P. nudipes* tienen un 84% de probabilidades de sobrevivir mensualmente y una probabilidad de recaptura mensual que varía entre sexos, siendo mayor la probabilidad de recapturar machos (26%) que hembras (8%) en el hábitat de robledal.

Cuadro 2. Resultado de los modelos construidos para determinar la supervivencia (ϕ) y la probabilidad de recaptura (p) de *Peromyscus nudipes* en el hábitat de páramo en el Cerro de la Muerte. El símbolo (s) denota efecto del sexo sobre el parámetro correspondiente y (.) denota que el parámetro correspondiente fue constante durante el tiempo del muestreo. K corresponde al número de parámetros, ΔAIC_c es la diferencia entre cada modelo y el modelo que mejor se ajusta a los datos y w_i es el peso AIC del modelo (peso Akaike).

Modelo	K	ΔAIC_c	w_i
$\phi (.) p (.)$	2	0.000	0.579
$\phi (s) p (.)$	3	2.095	0.203
$\phi (.) p (s)$	3	2.762	0.145
$\phi (s) p (s)$	4	4.144	0.073

Cuadro 3. Resultado de los modelos construidos para determinar la supervivencia (ϕ) y la probabilidad de recaptura (p) de *Peromyscus nudipes* en el hábitat de robledal en el Cerro de la Muerte. El símbolo (s) denota efecto del sexo sobre el parámetro correspondiente y (.) denota que el parámetro correspondiente fue constante durante el tiempo del muestreo. K corresponde al número de parámetros, ΔAIC_c es la diferencia entre cada modelo y el modelo que mejor se ajusta a los datos y w_i es el peso del modelo (peso Akaike).

Modelo	K	ΔAIC_c	w_i
$\phi(s)p(s)$	4	0.000	0.618
$\phi(.)p(s)$	3	1.591	0.279
$\phi(.)p(.)$	2	4.167	0.077
$\phi(s)p(.)$	3	6.274	0.027

4.3 Abundancia de recursos alimenticios

La abundancia de recursos alimenticios, según el tipo de recurso, varió ampliamente de acuerdo con las variables predictoras incluidas en los modelos (Cuadros 4 a 7). La abundancia de hongos fue similar entre los hábitats y también entre microhábitats por época (Cuadro 4). La abundancia de semillas grandes presentó una distribución distinta. El microhábitat de Robledal / Arbustos presentó significativamente una mayor cantidad de semillas grandes que el microhábitat de Robledal / *Chusquea* (Cuadro 5). Las semillas grandes también fueron significativamente más abundantes en época lluviosa que en época seca (Cuadro 5).

La abundancia de semillas pequeñas no presentó diferencias según el hábitat ni la época (Cuadro 6). Sin embargo, se encontró significativamente una menor cantidad de semillas pequeñas en el microhábitat de Robledal / *Chusquea* que en el microhábitat de Páramo / Arbustos (Cuadro 6). La disponibilidad de agallas varió significativamente entre microhábitats y por época. Se encontraron significativamente menos agallas en el microhábitat dominado por *Chusquea* sp. que en el microhábitat con sotobosque de arbustos, y menos agallas durante la época seca que durante la época lluviosa (Cuadro 7).

Cuadro 4. Resultados de Modelos de Cero Inflado (Zero Inflated Model) con una distribución binomial para la abundancia de hongos en el Cerro de la Muerte. El tipo de microhábitat según la época y el tipo de hábitat fueron incluidos como variables predictoras. E.E. corresponde al error estándar.

Factores	Coficiente	E.E.	Valor Z	P
Intercepto	-3.39	1.202	-2.82	0.0048
Arbustos / Seca – Arbustos / Lluviosa	0.49	1.005	0.49	0.6235
<i>Chusquea</i> / Lluviosa – <i>Chusquea</i> / Seca	-0.78	1.291	-0.60	0.5478
Robledal – Páramo	1.79	1.137	1.57	0.1157

Cuadro 5. Resultados de Modelos Lineales Generalizados (GLM) con una distribución binomial negativa para la abundancia de semillas grandes en el Cerro de la Muerte. El tipo de microhábitat y la época fueron incluidos como variables predictoras; la variable del tipo de hábitat no fue incluida en este análisis puesto que las semillas grandes solo se encuentran en el robledal. E.E. corresponde al error estándar.

Factores	Coefficiente	E.E.	Valor Z	<i>P</i>
Intercepto	1.21	0.2629	4.608	<0.00001
<i>Chusquea</i> – Arbustos	-1.01	0.3666	-2.750	0.00595
Seca – Lluviosa	-0.87	0.3625	-2.396	0.01659

Cuadro 6. Resultados de Modelos de Cero Inflado (Zero Inflated Model) con una distribución binomial negativa para la abundancia de semillas pequeñas en el Cerro de la Muerte. Se incluyeron como variables predictoras el tipo de hábitat, la época y el tipo de microhábitat anidado al hábitat. E.E. corresponde al error estándar.

Factores	Coefficiente	E.E.	Valor Z	P
Intercepto	2.59	0.2675	9.68	<0.001
Robledal – Páramo	-0.38	0.3266	-1.17	0.241
Seca – Lluviosa	-0.10	0.2816	-0.36	0.718
Páramo / <i>Chusquea</i> – Páramo / Arbustos	0.10	0.3720	0.26	0.798
Robledal / <i>Chusquea</i> – Páramo / Arbustos	-0.85	0.3834	-2.23	0.026

Cuadro 7. Resultados de Modelos de Cero Inflado (Zero Inflated Model) con una distribución binomial negativa para la abundancia de agallas en el Cerro de la Muerte. El microhábitat y la época fueron incluidos como variables predictoras; la variable del tipo de hábitat no fue incluida en este análisis puesto que las agallas solo se encuentran en el robleal. E.E. corresponde al error estándar.

Factores	Coefficiente	E.E.	Valor Z	P
Intercepto	2.15	0.3717	5.783	<0.0001
<i>Chusquea</i> – Arbustos	-1.14	0.5118	-2.225	0.0261
Seca – Lluviosa	-3.02	0.5954	-5.067	<0.0001

4.4 Uso preferencial del hábitat por *Peromyscus nudipes*

La abundancia de ratones difirió entre hábitats y según la época a nivel de microhábitats. El número de ratones capturados fue significativamente mayor en el robleal que en el páramo (Cuadro 8). Dentro del microhábitat de *Chusquea* durante la época seca se capturaron significativamente menos ratones que en el microhábitat de arbustos durante la época lluviosa (Cuadro 8).

La permanencia de individuos varió entre hábitats y entre microhábitats. Con base en la proporción de individuos recapturados, la permanencia fue significativamente mayor en el robleal que en el páramo (Cuadro 9). A nivel del microhábitat, tanto para robleal como para páramo, la permanencia de individuos fue significativamente menor en el microhábitat de *Chusquea* que en el microhábitat de arbustos (Cuadro 9).

Cuadro 8. Resultados de Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM) con una distribución Poisson para el número de capturas de *Peromyscus nudipes* por muestreo, en el Cerro de la Muerte. El tipo de hábitat, la época, el tipo de microhábitat y el sexo fueron incluidos como variables predictoras; el mes de muestreo se incluyó como factor aleatorio. E.E. corresponde al error estándar y g.l. a los grados de libertad.

Factores	Estimado	E.E.	g.l.	Valor-t	P
Intercepto	-0.4137	0.3546	65	-1.1664	0.2477
Robledal – Páramo	1.6701	0.3310	65	5.0457	<0.0001
Seca – Lluviosa	-0.0957	0.3415	8	-0.2801	0.7865
<i>Chusquea</i> – Arbustos	-1.1340	0.6850	65	-1.6555	0.1026
Machos – Hembras	0.3651	0.2058	65	1.7740	0.0807
Robledal / <i>Chusquea</i> – Páramo / Arbustos	0.6072	0.7184	65	0.8452	0.4011
<i>Chusquea</i> / Seca – Arbustos / Lluviosa	-1.6320	0.7756	65	-2.1043	0.0392

Cuadro 9. Resultados de Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM) con una distribución binomial para la proporción de individuos de *Peromyscus nudipes* recapturados por muestreo, en el Cerro de la Muerte. El tipo de hábitat, la época y el tipo de microhábitat fueron incluidos como variables predictoras; el mes de muestreo se incluyó como factor aleatorio. E.E. corresponde al error estándar y g.l. a los grados de libertad.

Factores	Estimado	E.E.	g.l.	Valor-t	P
Intercepto	-3.1445	0.6490	68	-4.8451	<0.0001
Robledal – Páramo	1.9460	0.6496	68	2.9957	0.0038
Seca – Lluviosa	1.1041	0.5283	8	2.0899	0.0700
<i>Chusquea</i> – Arbustos	-1.2185	0.5603	68	-2.1747	0.0331

V. DISCUSIÓN

5.1 Riqueza de especies, abundancia y uso del hábitat

En las tierras altas de Costa Rica la abundancia y la riqueza de especies de ratones varía según el tipo de hábitat y microhábitat. Como ya han demostrado varios estudios, la estructura vegetal puede influenciar la densidad (*e.g.*, Pardini *et al.* 2005; Blaum *et al.* 2006), diversidad (*e.g.*, Johnson y Vaughan 1993; Muñoz *et al.* 2009) y riqueza de especies de roedores pequeños (*e.g.*, Brehme *et al.* 2011; Thompson y Gese 2013).

Aunque en ambos hábitats muestreados se encontraron tres especies de ratones, estos difirieron en una especie. La complejidad del bosque podría justificar una diferencia en la riqueza de especies entre hábitats adyacentes (McCloskey 1976; Johnson y Vaughan 1993). La diferencia entre hábitats se dio por la presencia de *Scotinomys xerampelinus* únicamente en el hábitat de robledal y *Reithrodontomys creper* únicamente en el páramo, sin embargo ambas especies ocurren en los dos tipos de hábitat (Reid 2009; JDRF obs. pers.). *Scotinomys xerampelinus* es una especie diurna, completamente terrestre e insectívora, mientras que *R. creper* es una especie nocturna y trepadora (Reid 2009; Pardiñas *et al.* 2017a), y aunque no se conocen bien sus hábitos alimenticios, especies emparentadas parecen ser omnívoras (Pardiñas *et al.* 2017a). Por estas razones una exclusión por competencia de nicho no parece ser una posible explicación a la diferencia encontrada. Ya que no se contabilizó la diferencia en abundancia, disponibilidad, ni diversidad de insectos entre ambos hábitats, ni se conocen bien las restricciones fisiológicas o alimenticias, ni los requerimientos específicos de hábitat o sitios de refugio para que ocurran estas especies, esto podría ser tema de futuras investigaciones.

Las abundancias de mamíferos pequeños se pueden ver afectadas por la estructura del hábitat tanto a nivel macro como micro (Mohammadi 2010), lo cual se vio reflejado en las diferencias observadas en el presente estudio. A nivel del hábitat se encontró una mayor abundancia de ratones en el robledal que en el páramo, mientras que a nivel del microhábitat la abundancia presentó diferencias significativas solamente entre el microhábitat de robledal con sotobosque arbustivo y el microhábitat de páramo dominado por *Chusquea subtessellata*. La diversidad de arbustos en el robledal podría beneficiar a las poblaciones de ratones de diferentes formas. Por ejemplo, un aumento en la diversidad vegetal proporciona más diversidad estructural que a su vez genera una mayor diversidad de microhábitats y de recursos para ser ocupados y aprovechados por los roedores (Tews *et al.* 2004).

La diferencia en la frecuencia de uso de cierto tipo de microhábitat en particular, indica que estos animales perciben una variación en cuanto a calidad entre los distintos hábitats disponibles (Simonetti 1989; Hodara y Busch 2010; Mohammadi 2010). Los roedores pueden evitar forrajear por ejemplo en microhábitats desprovistos de cobertura vegetal y en bordes de bosque donde es más probable que sean detectados por depredadores aéreos (*i.e.*, aves; Kotler *et al.* 1988) u otros depredadores vertebrados (Morris y Davidson 2000). Entre el hábitat de robledal y el páramo, la diferencia más evidente en la estructura vegetal corresponde a un dosel de más de 20m de altura brindado por los robles (*Quercus costaricensis*), mientras que la vegetación del páramo corresponde principalmente a una vegetación de menor altura y más homogénea en composición estructural.

El dosel alto del robledal también brinda condiciones de menor luminosidad que un hábitat abierto como el páramo, donde estos animales que suelen ser presas de otros se deberían ver beneficiados al disminuir la probabilidad de detección por depredadores

(Kotler y Brown 1988). Según varios estudios (Longland y Price 1991; Orrock y Danielson 2004; Mohammadi 2010; Perea *et al.* 2011; Falcy y Danielson 2013), un factor que contribuye positivamente al riesgo de depredación y que está determinado por ciertas características físicas del microhábitat es el efecto de la iluminación, ya sea natural o artificial. Esto contribuye a explicar por qué la abundancia y permanencia de individuos de *P. nudipes* es menor en hábitats abiertos como el páramo.

Al buscar recursos como alimento y refugio, los animales se exponen a potenciales depredadores y deben encontrar un balance entre la búsqueda de alimento y su seguridad (Brown y Kotler 2007; Kotler *et al.* 2010). Esto lleva a los animales a distribuir su uso del hábitat hacia parches que ofrezcan una combinación favorable entre disponibilidad de alimento y riesgo de depredación según el estado fisiológico o la necesidad que tenga un individuo. La luz de la luna o un alto nivel de luminosidad, probablemente hace a los organismos más conspicuos ante sus depredadores (Kotler *et al.* 1991; Prugh y Brashares 2010), y son muchos los ejemplos de roedores que evitan forrajear en tales condiciones (Brown y Kotler 2004). Una alta iluminación parece ser ventajosa para depredadores como carnívoros medianos y lechuzas (Longland y Price 1991; Kotler *et al.* 2010). En el área de estudio se han identificado varios potenciales depredadores como comadrijas *Mustela frenata*, pizotes *Nasua narica*, ostoques *Bassariscus sumichrasti*, coyotes *Canis latrans*, felinos silvestres *Leopardus spp.*, y lechuzas *Glaucidium costaricanum*; también hay gatos ferales que fueron introducidos en el sitio (Nai Conservation, obs. pers.; JDRE, obs. pers.). Por lo tanto, es comprensible que los ratones eviten sitios con alta probabilidad de detección por depredadores y altas condiciones de luminosidad.

Si bien es cierto que la distancia mínima entre los dos hábitats muestreados es corta, menor a 100 metros longitudinal y altitudinalmente, otro factor que podría afectar la

abundancia de roedores pequeños es la variación en las condiciones ambientales (McCain y Grytnes 2010). Esta diferencia restringe la productividad, lo cual a su vez limita el tamaño de población y su capacidad de carga (Hawkins *et al.* 2003). Por lo cual, además de alterar la cobertura boscosa y los sitios de refugio, la estructura de la comunidad de plantas también puede alterar la disponibilidad de alimento (Johnson y Vaughan 1993; García *et al.* 2011). Y en el caso de mamíferos pequeños, los patrones en la selección de hábitat pueden reflejar una variación espacio-temporal en la disponibilidad de recursos (Mohammadi 2010), como se observó en los resultados.

Aunque *P. nudipes* es una especie omnívora (Trujano-Alvarez y Alvarez-Castañeda 2010), se ha visto que consume principalmente semillas de *Quercus* (Rojas Rojas y Barboza Rodríguez 2007). Por lo cual, como reflejan los datos presentados en este estudio, no es de sorprender que la mayor abundancia y permanencia de individuos de esta especie se correlacionen con una mayor abundancia de semillas grandes. Este parece ser el principal recurso que define el uso del hábitat en esta especie de ratón.

La abundancia de hongos en los distintos microhábitats no tuvo ningún efecto en la distribución de la especie. Sin embargo, no se contaron los hongos hipogeos que forman asociaciones micorrízicas con las raíces de los robles. Estos también son consumidos y dispersados típicamente por mamíferos pequeños (Mata 2003; Mata *et al.* 2003; Lacher *et al.* 2016), incluyendo a *P. nudipes* (JDRF, obs. pers.), pudiendo tener un efecto importante en su distribución.

La abundancia de semillas pequeñas no mostró diferencias entre hábitats pero si entre microhábitats. La cantidad de semillas pequeñas fue mayor en el microhábitat dominado por arbustos dentro del páramo y fue menor en el microhábitat de *Chusquea* en el robledal. Este resultado concuerda con la mayor permanencia y abundancia de individuos

de *P. nudipes* en el microhábitat de arbustos en el páramo. Sin embargo, esta relación podría cambiar durante los eventos de fructificación masiva del bambú, aumentando la presencia de ratones en los microhábitats dominados por *Chusquea*. Por ejemplo en Suramérica, se ha observado que durante los periodos de fructificación masiva de varias especies del género *Chusquea* se da un aumento exponencial en la abundancia de algunas especies de ratones durante los eventos conocidos como ratadas (Jaksic y Lima 2003; Boric-Bargetto *et al.* 2012). Estos eventos pueden cambiar la dinámica poblacional de especies con ciertas características como: el poseer un ámbito de hogar grande, presentar una dieta principalmente granívora, y tener una distribución definida por la disponibilidad y abundancia de alimento y sitios de refugio (Boric-Bargetto *et al.* 2012). Esto sucede por ejemplo con *P. nudipes* (JDRF *datos sin publicar*; Rojas Rojas y Barboza Rodríguez 2007) y podría suceder con otras especies presentes en el área de estudio.

En las especies de bambú en general (Poaceae: Bambusoideae) los ciclos de floración y fructificación son muy largos, durando hasta más de 100 años entre eventos sucesivos de floración en algunas especies (Janzen 1976). En el caso del género *Chusquea*, los periodos de fructificación masiva ocurren en ciclos de 15-35 años (Janzen 1976; Pohl 1991; Widmer 1998). Para *C. quila* por ejemplo, se ha estimado una producción de hasta 50 millones de semillas/ha. (González y Donoso 1999). Dado que las especies de *Chusquea* que se encuentran en los diferentes hábitats muestreados son distintas (Pohl 1991; Vargas y Sánchez 2005), estos eventos pueden variar entre especies en tiempo de ocurrencia y en producción, influyendo a su vez sobre la abundancia y distribución de los ratones. En el páramo, *C. subtessellata*, a diferencia de otros congéneres, siempre presenta cierto porcentaje de floración anual aunque este varía de un año a otro (Pohl 1991). Mientras que en el robledal, los ciclos de floración de *C. talamancensis* son de 30-35 años

(Widmer 1998). Esta situación podría resultar determinante en la distribución y en el uso del hábitat de las especies que consuman estos recursos alimenticios.

Las avispas de la tribu Cynipini (Cynipidae) son conocidas por inducir la formación de agallas en robles, las cuales se desprenden del árbol antes que el adulto emerja (Stone *et al.* 2002). Varios depredadores vertebrados son conocidos por extraer larvas de Cynipidae de las agallas para alimentarse, entre ellos algunas especies de roedores (Watts 1968; Reichman 1975; Stone *et al.* 2002), incluyendo a *P. nudipes* (JDRE, obs. pers.). Aunque no se sabe bien si son consumidas para aprovechar el contenido nutritivo de la larva dentro de la agalla, o del tejido que conforma la agalla propiamente. La distribución de agallas presentó un comportamiento similar al de las semillas grandes, con una mayor abundancia en el microhábitat de robledal con sotobosque de arbustos durante la época lluviosa. Estos resultados se correlacionan con la abundancia de *P. nudipes* en el microhábitat de robledal con sotobosque arbustivo. Las agallas pueden ser importantes para la alimentación de *Peromyscus* principalmente en años con poca producción de semillas grandes. También podría ser fundamental en parte del desarrollo de los individuos más jóvenes como se ha visto en otras especies (Watts 1968); o podrían ser consumidas ocasionalmente al poseer propiedades medicinales como antiinflamatorio o antibacterial, similar a las agallas de otros robles (*e.g.*, Kaur *et al.* 2004; Basri y Fan 2005). La depredación de agallas por vertebrados en general no ha sido bien documentada, lo cual podría ser objeto de futuras investigaciones.

La fidelidad hacia un tipo de hábitat en particular presentada por *Peromyscus* puede brindarle ciertas ventajas. El optar por moverse dentro o alrededor de un hábitat que resulte familiar o conocido reduce los costos -como un aumento en el riesgo de depredación o un retraso en la reproducción- asociados con encontrar o evaluar un nuevo hábitat apropiado

para subsistir (Hannebaum *et al.* 2017). Por lo tanto, los individuos pueden mejorar su desempeño al aprender de sus experiencias previas de forrajeo y reconocimiento de depredadores en un hábitat conocido (Stamps y Swaisgood 2007; Davis 2008). Ya que no se sabe cuánto tiempo se mantienen los individuos en una misma área, ni si defienden agresivamente algún recurso, se le llamó fidelidad y no territorialidad a este aspecto. Sin embargo, llamó la atención que 11 machos y una hembra capturados mostraban heridas y mordiscos en las orejas (JDRF, obs. pers.). En la especie *P. californicus* se ha observado que tanto machos como hembras defienden agresivamente territorios durante todo el año ante individuos del mismo sexo (Trainor *et al.* 2011). Aunque este tema no se ha investigado en *P. nudipes*, la frecuencia de estas observaciones podría ser un indicio de territorialidad y se requiere de más trabajo para aclarar esta situación.

Aunque *P. nudipes* puede estar presente en diferentes tipos de hábitat, sus actividades parecen estar estrechamente ligadas a los bosques de *Quercus*, ya que estos le brindan una mayor diversidad de alimento y refugios a la especie. Estos resultados concuerdan con lo observado en otras especies cercanas a *P. nudipes* (*e.g.*, Anderson *et al.* 2003; Hannebaum *et al.* 2017). El robledal con sotobosque de arbustos representa un hábitat con una estructura vegetal compleja que permite el crecimiento y desarrollo de una mayor diversidad de plantas y una mayor disponibilidad de frutos, semillas e insectos que podrían ser consumidos por *P. nudipes* (Wolff *et al.* 1985; Anderson *et al.* 2003).

5.2 Estructura social de *Peromyscus nudipes*

No se encontraron diferencias en el número de capturas entre sexos, lo cual sugiere una proporción de sexos de 1:1 en la población. Esto concuerda con lo observado para la especie en otras partes de su distribución (Rojas Rojas y Barboza Rodríguez 2007) y para

otras especies del mismo género (*e.g.*, Lackey *et al.* 1985; Duquette y Millar 1998; Swilling y Wooten 2002; Fernández *et al.* 2010; Trujano-Alvarez y Alvarez-Castañeda 2010) o de latitudes similares (*e.g.*, Fleming 1974; Monge 2008; Romero y Timm 2013). Los mamíferos normalmente producen igual número de hijos de cada sexo y esta proporción se mantiene en la población adulta, sin embargo es sabido que en muchos casos (*e.g.*, rumiantes, roedores, marsupiales y primates) los animales pueden sesgar de diferentes formas la proporción de sexos de su descendencia (Rosenfeld y Roberts 2004).

El patrón general de movimientos entre sexos en el género *Peromyscus* siempre ha sido consistente con la observación de que la dispersión está sesgada hacia los machos (Dice y Howard 1951; Fairbairn 1978; Ribble y Millar 1996; Rehmeier *et al.* 2004). Justo como indican nuestros resultados, la distancia promedio recorrida varió entre sexos, donde los machos se movieron distancias significativamente más largas que las hembras. Las distancias cortas recorridas por las hembras probablemente reflejan un ámbito de hogar de menor tamaño que el de los machos (Bowman *et al.* 2002). Como se ha propuesto para otras especies del género *Peromyscus*, esto se podría explicar por una mayor dependencia de las hembras hacia ciertos recursos para la reproducción o a un enfoque espacial alrededor del refugio de anidación (Hansen y Batzli 1978; Rehmeir *et al.* 2004). Mientras que los machos dependen principalmente del acceso a las hembras para potenciar su reproducción y tienen la necesidad de moverse largas distancias para encontrarlas (Kirkland y Layne 1989; Wolff 1993; Wood *et al.* 2010).

En el género *Peromyscus* se ha reportado una gran variación en el patrón y en la duración del periodo reproductivo, con especies o poblaciones que se reproducen estacionalmente de forma bimodal (*e.g.*, Jameson 1953; Fairbairn 1977; Lackey *et al.* 1985) y otras que se reproducen durante todo el año (*e.g.*, Dalquest 1950; Kalcounis-Rueppell y

Spoon 2009; Sánchez-Hernández *et al.* 2009). De acuerdo con Millar y colaboradores (1979), en ratones, un periodo reproductivo corto es típico de ambientes con condiciones climáticas extremas, en grandes latitudes o en elevaciones altas. En el sitio de estudio, la especie *P. nudipes* presentó un patrón reproductivo bimodal con una duración aproximada de cuatro meses, con picos reproductivos al inicio y a mediados de la época lluviosa. Pruebas de laboratorio en esta especie han demostrado que la incapacidad de reproducirse durante la época seca puede ser influenciada por la falta de alimento o agua (Heideman y Bronson 1992). Como se observó en este estudio, la mayor abundancia de recursos alimenticios en el hábitat más utilizado por *P. nudipes* se presentó durante la época lluviosa, lo cual podría explicar el patrón reproductivo observado.

VI. CONCLUSIONES

El presente estudio analizó la abundancia, riqueza de especies y uso del hábitat por mamíferos pequeños endémicos de las tierras altas de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. También se investigaron algunos aspectos básicos de la demografía e historia natural de la especie de ratón cricétido *Peromyscus nudipes*.

Peromyscus nudipes es la especie de ratón más abundante en los bosques de altura del Cerro de la Muerte. Esta especie es más abundante en el robledal que en el páramo aunque la riqueza de especies en ambos tipos de hábitat no difiere.

La población de *P. nudipes* en esta región presenta una proporción de sexos 1:1. Los machos presentan territorios más grandes o una mayor dispersión que las hembras y su época reproductiva va de abril a agosto, con dos picos reproductivos en mayo y agosto.

La abundancia de *Peromyscus* es mayor en el robledal y los ratones permanecen durante más tiempo en este tipo de hábitat, particularmente en las áreas con sotobosque arbustivo. Aparentemente en el robledal también presentan una mayor supervivencia que sus conspecíficos en el páramo. Esto parece indicar que el uso del hábitat por *P. nudipes* está ligado de cierta forma a la distribución de los bosques de *Quercus* donde puede encontrar recursos alimenticios y refugio para sobrevivir. Además en el robledal con sotobosque de arbustos hay más semillas grandes y agallas, aunque menos semillas pequeñas que en los otros microhábitats, lo cual concuerda con las preferencias alimenticias reportadas para *P. nudipes*.

La mayoría de mamíferos endémicos de Costa Rica son roedores, sin embargo estos cuentan con grandes vacíos de información y es poco lo que se conoce sobre ellos. *Peromyscus nudipes* se distribuye en la Cordillera de Talamanca y es la especie de

mamífero más abundante en donde se encuentre. En los boques de roble se presenta como una especie clave puesto que participa en varios procesos ecológicos importantes en la manutención de estos ecosistemas. Ciertos aspectos, como el rol de estos ratones en la depredación y dispersión de semillas y hongos, su importancia como fuente de alimento para depredadores y su participación en el proceso de aireación del suelo al construir madrigueras subterráneas, requieren de más atención y estudio.

El hábitat de robledal presenta algunas condiciones que podrían resultar más favorables para *P. nudipes* que el páramo. Este estudio revela aspectos básicos de historia natural de esta especie como información sobre estructura social, ciclos reproductivos y uso del hábitat, lo cual es de gran utilidad e importancia en investigaciones donde se evalúe el estado de conservación de la especie y los hábitats que ocupa.

VII. REFERENCIAS

- Álvarez-Castañeda, S. T. 2015. Subfamily Tylomyinae Reig, 1984. Pp. 685-688, en: Mammals of South America. Volume 2. Rodents. (J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas y G. D'Elia, eds.). The University of Chicago Press, Chicago, EEUU.
- Anderson, C. S., A. B. Cady y D. B. Meikle. 2003. Effects of vegetation structure and edge habitat on the density and distribution of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) in small and large forest patches. *Canadian Journal of Zoology* 81:897-904.
- Barrantes, G. 2005. Aves de los páramos de Costa Rica. Pp. 521-532, en: Páramos de Costa Rica (M. Kappelle y S. P. Horn, eds.). INBio, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica.
- Basri, D. F. y S. H. Fan. 2005. The potential of aqueous and acetone extracts of galls of *Quercus infectoria* as antibacterial agents. *Indian Journal of Pharmacology* 37:26-29.
- Bellard, C., C. Bertelsmeier, P. Leadley, W. Thuiller y F. Courchamp. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15:365-377.
- Blaser, J. y M. Camacho. 1991. Estructura, composición y aspectos silviculturales de un bosque de roble (*Quercus* spp.) del piso montano de Costa Rica. Turrialba, Costa Rica. CATIE, Cooperación Suiza al Desarrollo (COSUDE). 58 p. Informe Técnico N° 185.
- Blaum, N., E. Rossmanith y F. Jeltsch. 2006. Land use affects rodent communities in Kalahari savannah rangelands. *African Journal of Ecology* 45:189-195.
- Boric-Bargetto, D., E. Rodríguez-Serrano, C. E. Hernández, F. M. Jaksic y R. E. Palma. 2012. Temporal variation in genetic diversity during an outbreak of *Oligoryzomys*

- longicaudatus* (Rodentia, Sigmodontinae) in a temperate forest of southern Chile. *Biochemical Systematics and Ecology* 44:383-389.
- Borremans, B., N. K. Hughes, J. Reijniers, V. Sluydts, A. A. S. Katakweba, L. S. Mulungu, ... y H. Leirs. 2014. Happily together forever: temporal variation in spatial patterns and complete lack of territoriality in a promiscuous rodent. *Population Ecology* 56:109-118.
- Bowman, J., J. A. G. Jaeger y L. Fahrig. 2002. Dispersal distance of mammals is proportional to home range size. *Ecology* 83:2049-2055.
- Brehme, C. S., D. R. Clark, C. J. Rochester y R. N. Fisher. 2011. Wildfires alter rodent community structure across four vegetation types in Southern California, USA. *Fire Ecology* 7:81-98.
- Brown, J. S. y B. P. Kotler. 2004. Hazardous duty pay: studying the foraging cost of predation. *Ecology Letters* 7:999-1014.
- Brown, J. S. y B. P. Kotler. 2007. The ecology of fear. Pp. 437-480, en: *Foraging* (D. Stephens, R. Ydenberg y J. S. Brown, eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J. S., J. W. Laundré y M. Gurung. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy* 80:385-399.
- Burnham, K. P. y D. R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York, EEUU.
- Camacho, M. y L. Orozco. 1998. Patrones fenológicos de doce especies arbóreas del bosque montano de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 46:533-542.

- Carrillo, E., G. Wong y J. C. Sáenz. 2005. Mamíferos de los páramos de Costa Rica. Pp. 533-545, en: Páramos de Costa Rica (M. Kappelle y S. P. Horn, eds.). INBio, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica.
- Chang, G., T. Jin, J. Pei, X. Chen, B. Zhang y Z. Shi. 2012. Seed dispersal of three sympatric oak species by forest rodents in the Qinling Mountains, Central China. *Plant Ecology* 213:1633-1642.
- Cid, B., L. G. R. Oliveira-Santos y G. Mourão. 2013. Seasonal habitat use of agoutis (*Dasyprocta azarae*) is driven by the palm *Attalea phaleratta* in Brazilian Pantanal. *Biotropica* 45:380-385.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Populations* 7-18: 298-312.
- Coppeto, S. A., D. A. Kelt, D. H. V. Vuren, J. A. Wilson y S. Bigelow. 2006. Habitat associations of small mammals at two spatial scales in Northern Sierra Nevada. *Journal of Mammalogy* 87:402-413.
- Cormack, R. M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51:429-438.
- Corrêa, M. R. J., Y. M. Bellagamba, A. P. de Magalhães, J. P. V. Martins, A. J. do R. Cruz, A. R. Kozovitz, ... y C. S. de Azevedo. 2017. Microhabitat structure and food availability modelling a small mammal assemblage in restored riparian forest remnants. *Mammalia* 82:315-327.
- Dalquest, W. W. 1950. Records of mammals from the Mexican state of San Luis Potosi. *Occasional Papers, Museum of Zoology, Louisiana State University* 23:1-15.

- Davis, J. M. 2008. Patterns of variation in the influence of natal experience on habitat choice. *The Quarterly Review of Biology* 83:363-380.
- Dean, K. R., F. Krauer, L. Walløe, O. C. Lingjærde, B. Bramanti, N. C. Stenseth y B. V. Schmid. 2018. Human ectoparasites and the spread of plague in Europe during the Second Pandemic. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 201715640.
- D'Elía, G. y U. F. J. Pardiñas. 2015. Subfamily Sigmodontinae Wagner, 1843. Pp. 63-70, en: *Mammals of South America. Volume 2. Rodents.* (J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas y G. D'Elía, eds.). The University of Chicago Press, Chicago, EEUU.
- Dice, L. R. y W. E. Howard. 1951. Distance of dispersal by prairie deermice from birthplaces to breeding sites. University of Michigan Press, EEUU.
- Dirnböck, T., F. Essl y W. Rabitsch. 2010. Disproportional risk for habitat loss of high-altitude endemic species under climate change. *Global Change Biology* 17:990-996.
- Duquette, L. S. y J. S. Millar. 1998. Litter sex ratios in a food-supplemented population of *Peromyscus mexicanus*. *Canadian Journal of Zoology* 76:623-629.
- Epstein, P. R. 2000. Is global warming harmful to health? *Scientific American* 283:50-57.
- Estrada-Chavarría, A. y N. A. Zamora-Villalobos. 2004. Riqueza, cambios y patrones florísticos en un gradiente altitudinal en la cuenca hidrográfica del río Savegre, Costa Rica. *Brenesia* 61:1-52.
- Fairbairn, D. J. 1977. Why breed early? A study of reproductive tactics in *Peromyscus*. *Canadian Journal of Zoology* 55:862-871.
- Fairbairn, D. J. 1978. Dispersal of deer mice, *Peromyscus maniculatus*. *Oecologia* 32:171-193.

- Falcy, M. R. y B. J. Danielson. 2013. A complex relationship between moonlight and temperature on the foraging behavior of the Alabama beach mouse. *Ecology* 94:2632-2637.
- Farji-Brener, A. G., G. Barrantes y A. Ruggiero. 2004. Environmental rugosity, body size and access to food: a test of the size-grain hypothesis in tropical litter ants. *Oikos* 104:165-171.
- Fernández, J. A., F. García-Campusano y M. S. Hafner. 2010. *Peromyscus difficilis* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species* 42:220-229.
- Fernández-M., J. F. y V. L. Sork. 2005. Mating patterns of a subdivided population of the Andean Oak (*Quercus humboldtii* Bonpl., Fagaceae). *Journal of Heredity* 96:635-643.
- Fleming, T. H. 1974. The population ecology of two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Ecology* 55: 493-510.
- Fuchs, E. J., J. Ross-Ibarra y G. Barrantes. 2010. Reproductive biology of *Macleania rupestris* (Ericaceae), a pollen-limited Neotropical cloud-forest species in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 26:351-354.
- Gabb, W. M. 1895. Informe sobre la exploración de Talamanca 1873-1874. *Anales del Instituto Físico-Geográfico Nacional de Costa Rica* 5:71-90.
- García, D., R. Zamora y G. C. Amico. 2011. The spatial scale of plant-animal interactions: effects of resource availability and habitat structure. *Ecological Monographs* 81:103-121.
- Gardner, A. L. y M. D. Carleton. 2009. A new species of *Reithrodontomys*, subgenus *Aporodon* (Cricetidae: Neotominae), from the highlands of Costa Rica, with

- comments on Costa Rican and Panamanian *Reithrodontomys*, Chapter 5. Bulletin of the American Museum of Natural History 331:157-182.
- Garshelis, D. L. 2000. Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection and consequences. Pp. 111-164, en: Research Techniques in Animal Ecology: controversies and consequences (L. Boitani y T. K. Fuller, eds.). Columbia University Press, New York, EEUU.
- Gómez, L. D. 2005a. La exploración científica de los páramos costarricenses. Pp. 101-110, en: Páramos de Costa Rica (M. Kappelle y S. P. Horn, eds.). INBio, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica.
- Gómez, L. D. 2005b. Hongos verdaderos (Eumycota) de los páramos de Costa Rica. Pp. 323-330, en: Páramos de Costa Rica (M. Kappelle y S. P. Horn, eds.). INBio, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica.
- González, M. E. y C. Donoso. 1999. Producción de semillas y hojarasca en *Chusquea quila* (Poaceae: Bambusoideae), posterior a su floración sincrónica en la zona centro-sur de Chile. Revista Chilena de Historia Natural 72:169-180.
- Gradstein, S. R. y I. Holz. 2005. Briófitas de los páramos de Costa Rica. Pp. 361-374, en: Páramos de Costa Rica (M. Kappelle y S. P. Horn, eds.). INBio, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica.
- Guerrero-Rodríguez, S. B., E. A. Paz-Camacho y Á. Parrado Rosselli. 2010. Efecto de la intervención antrópica en la distribución de las semillas y plántulas del roble (*Quercus humboldtii* Bonpl., Fagaceae) en la Cordillera Oriental Colombiana. Revista Colombiana Forestal 13:163-180.

- Gutiérrez-García, T. A. y E. Vázquez-Domínguez. 2012. Biogeographically dynamic genetic structure bridging two continents in the monotypic Central American rodent *Ototylomys phyllotis*. *Biological Journal of The Linnean Society* 107:593-610.
- Halling, R. E. y G. M. Mueller. 2005. Common mushrooms of the Talamanca Mountains, Costa Rica. New York Botanical Garden, Bronx, EEUU.
- Hannebaum, S. L., C. R. Brown y W. Booth. 2017. Ecological and phenotypic effects on survival and habitat transitions of white-footed mice. *Journal of Mammalogy* 98:1356-1366.
- Hansen, L. y G. O. Batzli. 1978. The influence of food availability on the white-footed mouse: populations in isolated woodlots. *Canadian Journal of Zoology* 56:2530-2541.
- Hawkins, B. A., R. Field, H. V. Cornell, D. J. Currie, J.-F. Guégan, D. M. Kaufman, ... y J. R. G. Turner. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84:3105-3117.
- Heideman, P. D. y F. H. Bronson. 1992. A pseudoseasonal reproductive strategy in a tropical rodent, *Peromyscus nudipes*. *Journal of Reproduction and Fertility* 95:57-67.
- Herrera, W. 2005. El clima de los páramos de Costa Rica. Pp. 113-128, en: Páramos de Costa Rica (M. Kappelle y S. P. Horn, eds.). INBio, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica.
- Hilbert, D. W., M. Bradford, T. Parker y D. A. Westcott. 2004. Golden bowerbird (*Prionodura newtonia*) habitat in past, present and future climates: predicted extinction of a vertebrate in tropical highlands due to global warming. *Biological Conservation* 116:367-377.

- Hill, R. T. 1898. The geological history of the Isthmus of Panama and portions of Costa Rica. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology of Harvard* 28:151-285.
- Hodara, K. y M. Busch. 2010. Patterns of macro and microhabitat use of two rodent species in relation to agricultural practices. *Ecological Research* 25:113-121.
- Hooper, E. T. 1952. A systematic review of the harvest mice (genus *Reithrodontomys*) of Latin America. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan* 77:1-255.
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- Hu, C. K. y H. E. Hoekstra. 2017. *Peromyscus* burrowing: A model for behavioral evolution. *Seminars in Cell & Development Biology* 61:107-114.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already. *TREE* 15:56-61.
- Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica. 2015-2016. Boletín meteorológico. San José, Costa Rica.: IMN. <https://www.imn.ac.cr/es/boletin-meteorologico>.
- Jaksic, F. M. y M. Lima. 2003. Myths and facts on ratadas: Bamboo blooms, rainfall peaks and rodent outbreaks in South America. *Austral Ecology* 28:237-251.
- Jameson, E. W. Jr. 1953. Reproduction of deer mice (*Peromyscus maniculatus* and *P. boylei*) in the Sierra Nevada, California. *Journal of Mammalogy* 34:44-58.
- Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21:620-637.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:465-492.

- Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:347-391.
- Janzen, D. H. 1978. Seeding patterns of tropical trees. Pp. 83-129, en: *Tropical trees as living systems* (P. B. Tomlinson y M. H. Zimmermann, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resources preference. *Ecology* 61:65-71.
- Johnson, W. E. y C. Vaughan. 1993. Habitat use of small terrestrial rodents in the Costa Rican highlands. *Revista Biología Tropical* 41:521-527.
- Jolly, G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration – Stochastic model. *Biometrika* 52:225-247.
- Jorgensen, E. E. y S. Demarais. 1999. Spatial scale dependence of rodent habitat use. *Journal of Mammalogy* 80:421-429.
- Kalcounis-Rueppell, M. C. y T. R. Spoon. 2009. *Peromyscus boylii* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species* 838:1-14.
- Kalcounis-Rüppell, M. C. 2007. Relationships of basal metabolism and life history attributes in Neotomine-Peromyscine rodents (Cricetidae: Neotominae). *Ecoscience* 14:347-356.
- Kappelle, M. 2005. Hacia una breve descripción del concepto “páramo”. Pp. 29-36, en: *Páramos de Costa Rica* (M. Kappelle y S. P. Horn, eds.). INBio, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica.
- Kappelle, M., A. M. Cleef y A. Chaverri. 1992. Phytogeography of Talamancan montane *Quercus* forests, Costa Rica. *Journal of Biogeography* 19:299-315.

- Kappelle, M., L. van Omme y M. E. Juárez. 2000. Lista de la flora vascular de la cuenca superior del Río Savegre, San Gerardo de Dota, Costa Rica. *Acta Botánica Mexicana* 51:1-38.
- Kappelle, M. y J. G. van Uffelen. 2006. Altitudinal zonation of montane oak forests along climate and soil gradients in Costa Rica. Pp. 39-54, en: *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests* (M. Kappelle, ed.). Springer, Berlin, Alemania.
- Karmalkar, A. V., R. S. Bradley y H. F. Diaz. 2008. Climate change scenario for Costa Rican montane forests. *Geophysical Research Letters* 35:1-5.
- Kaur, G., H. Hamid, A. Ali, M. S. Alam y M. Athar. 2004. Antiinflammatory evaluation of alcoholic extract of galls of *Quercus infectoria*. *Journal of Ethnopharmacology* 90:285-292.
- Kirkland, G. L. y J. N. Layne. 1989. *Advances in the study of Peromyscus* (Rodentia). Texas Tech University Press, EEUU.
- Kotler, B. P. y J. S. Brown. 1988. Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:281-307.
- Kotler, B. P., J. S. Brown y O. Hasson. 1991. Factors affecting gerbil foraging behavior and rates of owl predation. *Ecology* 72:2249-2260.
- Kotler, B. P., J. S. Brown, S. Mukherjee, O. Berger-Tal y A. Bouskila. 2010. Moonlight avoidance in gerbils reveals a sophisticated interplay among time allocation, vigilance and state-dependent foraging. *Proceedings of the Royal Society B* 277:1469-1474.
- Kotler, B. P., J. S. Brown, R. J. Smith y W. O. Wirtz. 1988. The effects of morphology and body size on rates of owl predation on desert rodents. *Oikos* 53:145-152.

- Lacher, T. E., Jr., W. J. Murphy, J. Rogan, A. T. Smith y N. S. Upham. 2016. Evolution, Phylogeny, Ecology, and Conservation of the Clade Glires: Lagomorpha and Rodentia. Pp. 15-26, en: Handbook of the Mammals of the World. Vol. 6. Lagomorphs and Rodents I (D. E. Wilson, T. E. Lacher, Jr y R. A. Mittermeier, eds.). Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Lackey, J. A., D. G. Huckaby y B. G. Ormiston. 1985. *Peromyscus leucopus*. Mammalian Species 247:1-10.
- Laurance, W. F., D. C. Useche, L. P. Shoo, S. K. Herzog, M. Kessler, F. Escobar, ... y C. D. Thomas. 2011. Global warming, elevational ranges and the vulnerability of tropical biota. *Biological Conservation* 144:548-557.
- Leite, R. N., S. Kolokotronis, F. C. Almeida, F. P. Werneck, D. S. Rogers y M. Weksler. 2014. In the wake of invasion: tracing the historical biogeography of the South American cricetid radiation (Rodentia, Sigmodontinae). *PLoS ONE* 9(6): e100687.
- Longland, W. S. y M. V. Price. 1991. Direct observations of owls and heteromyid rodents – can predation risk explain microhabitat use? *Ecology* 72:2261-2273.
- Luteyn, J. L. 2005. Introducción al ecosistema de páramo. Pp. 37-99, en: Páramos de Costa Rica (M. Kappelle y S. P. Horn, eds.). INBio, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica.
- Mata, M. 2003. Macrohongos de Costa Rica. Vol. 1. INBio, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica.
- Mata, M., R. Halling y G. M. Mueller. 2003. Macrohongos de Costa Rica. Vol. 2. INBio, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica.
- Malcom, J. R., C. Liu, R. P. Neilson, L. Hansen y L. Hannah. 2006. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology* 20:538-548.

- Massé, A. y S. D. Côté. 2013. Spatiotemporal variations in resources affect activity and movement patterns of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) at high density. *Canadian Journal of Zoology* 91:252-263.
- McCain, C. M. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography* 31:19-31.
- McCain, C. M. 2006. Do elevational range size, abundance, and body size patterns mirror those documented for geographic ranges? A case study using Costa Rican rodents. *Evolutionary Ecology Research* 8:435-454.
- McCain, C. M. y J. Grytnes. 2010. Elevational gradients in species richness. Pp. 1-10, en: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, Reino Unido.
- McCloskey, R. T. 1976. Community structure in sympatric rodents. *Ecology* 57:728-739.
- Meikle, D. B. y L. C. Drickamer. 1986. Food availability and secondary sex ratio variation in wild and laboratory house mice (*Mus musculus*). *Journal of Reproduction and Fertility* 78:587-591.
- Meikle, D. B. y M. W. Thornton. 1995. Premating and gestational effects of maternal nutrition on secondary sex ratio in house mice. *Journal of Reproduction and Fertility* 105:193-196.
- Millar, J. S., F. B. Wille y S. L. Iverson. 1979. Breeding by *Peromyscus* in seasonal environments. *Canadian Journal of Zoology* 57:719-727.
- Mohammadi, S. 2010. Microhabitat selection by small mammals. *Advances in Biological Research* 4:283-287.
- Monge, J. 2008. Estado del conocimiento sobre la rata de campo (*Sigmodon hirsutus*) en Costa Rica. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología* 79:1-6.

- Morales-Betancourt, J. A. y J. V. Estévez-Varón. 2006. El páramo: ¿ecosistema en vía de extinción? *Revista Luna Azul* 22:39-51.
- Morán-López, T., M. Fernández, C. L. Alonso, D. Flores-Rentería, F. Valladares y M. Díaz. 2015. Effects of forest fragmentation on the oak-rodent mutualism. *Oikos* 124:1482-1491.
- Morris, D. W. y D. L. Davidson. 2000. Optimally foraging mice match path use with habitat differences in fitness. *Ecology* 81:2061-2066.
- Moura, M. C., A. C. Caparelli, S. R. Freitas y M. V. Vieira. 2005. Scale-dependent habitat selection in three didelphid marsupial using the spoo-and-line technique in the Atlantic Forest of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21:337-342.
- Mukherjee, S., S. P. Goyal, A. J. T. Johnsingh y M. R. P. Leite Pitman. 2004. The importance of rodents in the diet of jungle cat (*Felis chaus*), caracal (*Caracal caracal*) and golden jackal (*Canis aureus*) in Sariska Tiger Reserve, Rajasthan, India. *Journal of Zoology* 262:405-411.
- Muñoz, A., R. Bonal y M. Díaz. 2009. Ungulates, rodents, shrubs: interactions in a diverse Mediterranean ecosystem. *Basic and Applied Ecology* 10:151-160.
- Nixon, K. C. 2006. Global and neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests. Pp. 3-13, en: *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests* (M. Kappelle, ed.). Springer, Berlín, Alemania.
- Oliver, T., D. B. Roy, J. K. Hill, T. Brereton y C. D. Thomas. 2010. Heterogeneous landscapes promote population stability. *Ecology Letters* 13:473-484.
- Orrock, J. L. y B. J. Danielson. 2004. Rodents balancing a variety of risks: invasive fire ants and indirect and direct indicators in predation risk. *Oecologia* 140:662-667.

- Ostfeld, R.S. 1992. Small-mammal herbivores in a patchy environment: individual strategies and population responses. Pp. 43-74, en: Effects of resources distribution on animal-plant interactions (M. D. Hunter, T. Ohgushi y P. W. Price, eds.). Academic Press, Inc., California, EEUU.
- Pardini, R., S. M. de Souza, R. Braga-Neto y J. P. Metzger. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* 124:253-266.
- Pardiñas, U. F. J., D. Ruelas, J. Brito, L. C. Bradley, R. D. Bradley, N. Ordóñez Garza, ... y L. León-Paniagua. 2017a. Species accounts of Cricetidae. Pp. 280-535, en: Handbook of the Mammals of the Worlds. Vol. 7. Rodents II (D. E. Wilson, T. E. Lacher Jr. y R. A. Mittermeier, eds.). Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Pardiñas, U. F. J., P. Myers, L. León-Paniagua, N. Ordóñez Garza, J. A. Cook, B. Kryštufek, ... y J. L. Patton. 2017b. Family Cricetidae (True Hamsters, Voles, Lemmings and New World Rats and Mice). Pp. 204-279, en: Handbook of the Mammals of the Worlds. Vol. 7. Rodents II (D. E. Wilson, T. E. Lacher Jr. y R. A. Mittermeier, eds.). Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Perea, R., R. González, A. San Miguel y L. Gil. 2011. Moonlight and shelter cause differential seed selection and removal by rodents. *Animal Behaviour* 82:717-723.
- Perea, R., A. San Miguel, M. Martínez-Jauregui, M. Valbuena-Carabaña y L. Gil. 2012. Effects of seed quality and seed location on the removal of acorns and beechnuts. *European Journal of Forest Research* 131:623-631.
- Pérez Consuegra, S. G. y E. Vázquez-Domínguez. 2015. Mitochondrial diversification of the *Peromyscus mexicanus* species group in Nuclear Central America:

- biogeographic and taxonomic implications. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 53:300-311.
- Pohl, R. W. 1991. Blooming history of the Costa Rican bamboos. *Revista de Biología Tropical* 39:111-124.
- Pounds, J. A., M. R. Bustamante, L. A. Coloma, J. A. Consuegra, M. P. L. Fogden, P. N. Foster, ... y B. E. Young. 2006. *Nature* 439:161-167.
- Pounds, J. A., M. P. L. Fogden y J. H. Campbell. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398:611-615.
- Prugh, L. y J. Brashares. 2010. Basking in the moonlight? Effect of illumination on capture success of the endangered giant kangaroo rat. *Journal of Mammalogy* 91:1205-1212.
- Pyke, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:523-575.
- Pyšek, P., T. M. Blackburn, E. García-Berthou, I. Perglová y W. Rabitsch. 2017. Displacement and local extinction of native and endemic species. Pp. 157-175, en: *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services. Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology, Vol. 12. Springer, Cham, Suiza.*
- R Core Team. 2017. *R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.*
- Rainho, A. y J. M. Palmeirim. 2011. The importance of distance to resources in the spatial modelling of bat foraging habitat. *PLoS ONE* 6:e19227.
- Raposo, E. P., F. Bartumeus, M. G. E. da Luz, P. J. Ribeiro-Neto, T. A. Souza y G. M. Viswanathan. 2011. How landscape heterogeneity frames optimal diffusivity in searching processes. *PLoS Computational Biology* 7:e1002233.

- Rehmeier, R. L., G. A. Kaufman y D. W. Kaufman. 2004. Long-distance movements of the deer mouse in tallgrass prairie. *Journal of Mammalogy* 85:562-568.
- Reichman, O. J. 1975. Relation of desert rodent diets to available resources. *Journal of Mammalogy* 56:731-751.
- Reid, F. A. 2009. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press, New York, EEUU.
- Ribble, D. O. y J. S. Millar. 1996. The mating system of northern populations of *Peromyscus maniculatus* as revealed by radiotelemetry and DNA fingerprinting. *Ecoscience* 3:423-428.
- Ripple, W. J., J. A. Estes, R. L. Beschta, C. C. Wilmers, E. G. Ritchie, M. Hebblewhite, ... y A. J. Wirsing. 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* 343:1241484.
- Rivers, J. P. W. y M. A. Crawford. 1974. Maternal nutrition and sex ratio at birth. *Nature* 252:297-298.
- Rodríguez-Correa, H., K. Oyama, M. Quesada, E. J. Fuchs, M. Quezada, L. Ferrufino, ... y A. González-Rodríguez. 2017. Complex phylogeographic patterns indicate Central American origin of two widespread Mesoamerican *Quercus* (Fagaceae) species. *Tree Genetics & Genomes* 13:62.
- Rodríguez-Herrera, B, F. A. Chinchilla y L. J. May-Collado. 2002. Lista de especies, endemismo y conservación de los mamíferos de Costa Rica. *Revista Mexicana de Mastozoología* 6:19-31.
- Rodríguez-Herrera, B., J. D. Ramírez-Fernández, D. Villalobos-Chaves y R. Sánchez. 2014. Actualización de la lista de especies de mamíferos vivientes de Costa Rica. *Mastozoología Neotropical* 21:275-289.

- Rojas Rojas, L. y M. Barboza Rodríguez. 2007. Ecología poblacional del ratón *Peromyscus mexicanus* (Rodentia: Muridae) en el Parque Nacional Volcán Poás, Costa Rica. *Revista Biología Tropical* 55:1037-1050.
- Romero, A. y R. M. Timm. 2013. Reproductive strategies and natural history of the arboreal Neotropical vesper mouse, *Nyctomys sumichrasti*. *Mammalia* 77: 363-370.
- Rosenfeld, C. S. y R. M. Roberts. 2004. Maternal diet and other factors affecting offspring sex ratio: a review. *Biology of Reproduction* 71:1063-1070.
- Rull, V. y T. Vegas-Vilarrúbia. 2006. Unexpected biodiversity loss under global warming in the neotropical Guayana Highlands: a preliminary appraisal. *Global Change Biology* 12:1-9.
- Savage, J. M. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas. University of Chicago Press, Londres, Reino Unido.
- Sánchez-Hernández, C., G. D. Schnell y M. L. Romero-Almaraz. 2009. *Peromyscus perfulvus* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species* 833:1-8.
- Sánchez-Pérez, J. E., G. Barrantes-Montero y F. J. Durán Alvarado. 2004. Distribución, ecología y conservación de la avifauna de la cuenca del río Savegre, Costa Rica. *Brenesia* 61:63-93.
- Schnurr, J. L., R. S. Ostfeld y C. D. Canham. 2002. Direct and indirect effects of masting on rodent populations and tree seed survival. *Oikos* 96:402-410.
- Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:369-404.
- Schoener, T. W. 1987. A brief history of optimal foraging ecology. Pp. 5-67, en: *Foraging Behavior*. Springer, Boston, EEUU.

- Seamon, J. O. y G. H. Adler. 1999. Short-term use of space by a neotropical forest rodent, *Proechimys semispinosus*. *Journal of Mammalogy* 80:899-904.
- Seber, G. A. F. 1965. A note on the multiple recapture census. *Biometrika* 52:249-259.
- Selås, V., E. Framstad y T. K. Spidsø. 2002. Effects of seed masting of bilberry, oak and spruce on sympatric populations of bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in southern Norway. *Journal of Zoology* 258:459-468.
- Silver, P., J. K. Cooper, M. A. Palmer y E. J. Davis. 2000. The arrangement of resources in patchy landscapes: effects on distribution, survival, and resource acquisition of chironomids. *Oecologia* 124:216-224.
- Silvertown, J. W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society* 14:235-250.
- Simonetti, J. A. 1989. Microhabitat use by small mammals in Central Chile. *Oikos* 56:309-318.
- Sipman, H. J. M. 2005. Líquenes de los páramos de Costa Rica. Pp. 343-360, en: Páramos de Costa Rica (M. Kappelle y S. P. Horn, eds.). INBio, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica.
- Sork, V. L. 1993. Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.). Pp. 133-147, en: Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects (T. H. Fleming y A. Estrada, eds.). Springer, Dordrecht, Holanda.
- Stamps, J. A. y R. R. Swaisgood. 2007. Someplace like home: experience, habitat selection and conservation biology. *Applied Animal Behaviour Science* 102:392-409.

- Stapp, P. 1997. Habitat selection by an insectivorous rodent: patterns and mechanism across multiple scales. *Journal of Mammalogy* 78:1128-1143.
- Stone, G. H., K. Schönrogge, R. J. Atkinson, D. Bellido y J. Pujade-Villar. 2002. The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review of Entomology* 47:633-668.
- Sundell, J., C. Church y O. Ovaskainen. 2012. Spatio-temporal patterns of habitat use in voles and shrews modified by density, season and predators. *Journal of Animal Ecology* 81:747-755.
- Swilling, W. R. y M. C. Wooten. 2002. Subadult dispersal in a monogamous species: the Alabama beach mouse (*Peromyscus polionotus ammobates*). *Journal of Mammalogy* 83:252-259.
- Tchabovsky, A., J. F. Merritt y D. Y. Aleksandrov. 2004. Ranging patterns of two syntopic gerbillid rodents: a radiotelemetry and live-trapping study in semi-desert habitat of Kalmykia, Russia. *Acta Theriologica* 49:17-31.
- Tews, J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M. C. Wichmann, M. Schwager y F. Jeltsch. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31:79-92.
- Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, ... y S. E. Williams. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145-148.
- Thompson, C. M. y E. M. Gese. 2013. Influence of vegetation structure on the small mammal community in a shortgrass prairie ecosystem. *Acta Theriologica* 58:55-61.
- Trainor, B. C., M. C. Pride, R. Villalon Landeros, N. W. Knoblauch, E. Y. Takahashi, A. L. Silva y K. K. Crean. 2011. Sex differences in social interaction behavior following

- social defeat stress in the monogamous California mouse (*Peromyscus californicus*). PLoS ONE 6:e17405.
- Trujano-Alvarez, A. L. y S. T. Alvarez-Castañeda. 2010. *Peromyscus mexicanus* (Rodentia: Cricetidae). Mammalian Species 42:111-118.
- Urban, M. C. 2015. Accelerating extinction risk from climate change. Science 348:571-573.
- Van Schaik, C. P., J. W. Terborgh y S. J. Wright. 1993. The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. Annual Review of Ecology and Systematics 24:353-377.
- Vargas, G. y J. J. Sánchez. 2005. Plantas con flores de los páramos de Costa Rica y Panamá: el páramo ístmico. Pp. 397-435, en: Páramos de Costa Rica (M. Kappelle y S. P. Horn, eds.). INBio, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica.
- Villalobos-Chaves, D., J. D. Ramírez-Fernández, E. Chacón-Madrigal, W. Pineda-Lizano y B. Rodríguez-Herrera. 2016. Clave para la identificación de los roedores de Costa Rica. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- Watts, C. H. S. 1968. The foods eaten by Wood Mice (*Apodemus sylvaticus*) and Bank Voles (*Clethrionomys glareolus*) in Wytham Woods, Berkshire. Journal of Animal Ecology 37:25-41.
- Weber, J. N., B. K. Peterson y H. E. Hoekstra. 2013. Discrete genetic modules are responsible for complex burrow evolution in *Peromyscus* mice. Nature 493:402-406.
- Wells, K., E. K. V. Kalko, M. B. Lakim y M. Pfeiffer. 2008. Movements and ranging patterns of a tropical rat (*Leopoldamys sabamus*) in logged and unlogged rain forests. Journal of Mammalogy 89:712-720.

- Whisson, D. A., V. Dixon, M. L. Taylor y A. Melzer. 2016. Failure to respond to food resource decline has catastrophic consequences for koalas in a high-density population in Southern Australia. PLoS ONE 11:e0144348.
- White, G. C. y K. P. Burnham. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120-139.
- Widmer, Y. 1998. Flowering phenology of *Chusquea* bamboos with special reference to *Chusquea talamancensis* in Costa Rica. *Journal of the American Bamboo Society* 12:1-20.
- Wolff, J. O. 1993. Does the "Chitty effect" occur in *Peromyscus*? *Journal of Mammalogy* 74:846-851.
- Wolff, J. O. 1996. Population fluctuations of mast-eating rodents are correlated with production of acorns. *Journal of Mammalogy* 77:850-856.
- Wolff, J. O., R. D. Dueser y K. S. Berry. 1985. Food habits of *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Journal of Mammalogy* 66:795-798.
- Wood, B. A., L. Cao y M. D. Dearing. 2010. Deer mouse (*Peromyscus maniculatus*) home-range size and fidelity in sage-steppe habitat. *Western North American Naturalist* 70:345-354.
- Young, L. I., C. R. Dickman, J. Addison y C. R. Pavey. 2017. Spatial ecology and shelter resources of a threatened desert rodent (*Pseudomys australis*) in refuge habitat. *Journal of Mammalogy* 98:1604-1614.

Zuur, A. F., A. A. Saveliev y E. N. Ieno. 2012. Zero inflated models and generalized linear mixed models with R, first ed. Highland Statistics Ltd., Newburgh, Reino Unido.