

ASPECTOS ECOLOGICOS DEL ROEDOR ARBORICOLA *RHIPIDOMYS LATIMANUS* TOMES, 1860, (RODENTIA: CRICETIDAE) EN EL ORIENTE DE CUNDINAMARCA, COLOMBIA

OLGA MONTENEGRO-DÍAZ

HUGO LÓPEZ-ARÉVALO

ALBERTO CADENA

Instituto de Ciencias Naturales-MHN. Universidad Nacional de Colombia. A.A. 7495, Bogotá, Colombia.

Resumen

Se estudiaron aspectos demográficos de *Rhipidomys latimanus* de febrero a agosto de 1989, utilizando la técnica de captura-recaptura en una cuadrícula de 1.2 Ha. con vegetación de Bosque altoandino y páramo a una altura superior a los 3.000 msnm en el oriente de Cundinamarca, Colombia. La densidad poblacional se incrementó en los meses de mayor precipitación y la supervivencia se mantuvo entre moderada y alta. La actividad reproductiva fue constante en esta época del año. El área de acción promedio de la especie se estimó en 0.21 hectáreas. Se presenta información sobre la dieta de este roedor y su posible papel como dispersor de semillas.

Abstract

The population biology of *Rhipidomys latimanus* was studied by capture-recapture methods from February to August, 1989, on a grid of 1.2 ha of high Andean forest and paramo vegetation, at 3000 m.s.l. elevation in the eastern part of department of Cundinamarca, Colombia. Survivorship was moderately high through the study period, and highest population density was associated with periods of maximum precipitation. Reproduction activity appeared to be constant throughout the study period. Average home range was estimated to be 0.21 ha. Information on diets is given and the possible role of *Rhipidomys latimanus* in seed dispersal is discussed.

Introducción

Dentro de los mamíferos vivientes en Suramérica, el Orden Rodentia es el más abundante y variado, representando aproximadamente el 43% del total de las especies, teniendo un gran significado en la historia de la fauna suramericana desde el Oligoceno hasta el Reciente (Reig, 1981).

En Colombia se han reportado 94 especies de roedores pertenecientes a 40 géneros de 11 familias. Probablemente existen otras 27 especies, dada su distribución geográfica (Cuervo *et al.*, 1986). A pesar de este considerable número de especies, es muy poco lo que se conoce acerca de la biología y ecología de la mayoría de ellas y aún faltan registros para muchas zonas del país.

Los roedores del género *Rhipidomys* Tschudi, 1844, llamados comúnmente ratas arborícolas, tienen una distribución típicamente Neotropical, encontrándose desde el norte de Argentina, Bra-

sil, los Andes nor-occidentales del Perú y toda la parte norte del continente hasta el oriente de Panamá (Emmons and Feer, 1990).

Se reconocen siete especies del género *Rhipidomys* (Honacki *et al.* 1982), de las cuales tres se han reportado para Colombia: *R. leucodactylus* Tschudi, 1845, que se distribuye en las selvas húmedas, Costa Pacífica y Serranía de la Macarena; *R. sclateri* Thomas, 1881, reportado para la Serranía de la Macarena y *R. latimanus* Tomes, 1860, la cual se distribuye a lo largo de las tres cordilleras en el piso térmico templado y frío, siendo la única especie del género que se encuentra por encima de los 2000 msnm. Es probable además la presencia de *R. mastacalis* Lund, 1840 y *R. scandens* Goldman, 1913, (Cuervo *et al.*, 1986).

En este artículo se presentan algunos aspectos demográficos de una población de *Rhipidomys latimanus*, especie poco representada en colec-

ciones mastozoológicas y cuya biología y ecología es aún desconocida. La información aquí presentada hace parte de un estudio ecológico en pequeños mamíferos, realizado entre febrero y agosto de 1989, en la Reserva Biológica Carpanta (Montenegro- Díaz y López-Arévalo, 1990).

Area de estudio

La Reserva Biológica Carpanta se encuentra localizada aproximadamente a los 4° 34' de latitud norte y 73° 41' de longitud oeste; en el costado oriental de la Cordillera Oriental, colindando con el Parque Nacional Natural Chingaza. Administrativamente se encuentra bajo la jurisdicción del Municipio de Junín, en el Departamento de Cundinamarca, Colombia.

La Reserva, con una variación altitudinal de 2.380 a 3.400 m alt. corresponde en su mayor parte a un bosque andino poco intervenido, la vegetación de páramo se encuentra localmente a partir de los 2.950 m alt. El área de estudio se ubicó entre los 3.000 y 3.100 m alt. en vegetación de bosque altoandino y páramo.

La zona presenta el régimen de precipitación unimodal, típico de la ladera oriental de la región andina y los llanos, con un máximo en junio y julio y un período de menores lluvias de diciembre a febrero, alcanzando una precipitación media anual superior a los 3.000 mm. Existe una permanente humedad, superior al 70% todos los meses; la temperatura promedio anual es de 8.8°C, con comportamiento isotérmico a lo largo del año y con fuertes fluctuaciones diarias típicas del ciclo diurno tropical.

Metodología

Se realizó el seguimiento poblacional, de febrero a agosto de 1989, utilizando el método de captura-recaptura, en una cuadrícula compuesta por 100 estaciones de muestreo, con dos trampas de aluminio para captura de animales vivos en cada una. La distancia entre estaciones fue de 12.5 metros, cubriendo un área aproximada de 1.2 hectáreas.

La vegetación presente en la cuadrícula correspondió en un 56% a vegetación de páramo, y

el 44% restante a bosque altoandino y al respectivo ecotono.

Las trampas se activaron por cinco noches consecutivas cada mes, usando como cebo una mezcla de avena, maní y grasa animal. Los animales capturados fueron marcados siguiendo el método de ectomización de falanges (Begon, 1979) y liberados luego de registrar los datos correspondientes a coordenadas de captura, sexo, edad aparente y peso.

La actividad reproductiva se determinó a partir de los individuos adultos capturados en cada mes. En los machos la condición reproductiva se estableció por la posición de los testículos (escrotales o abdominales) y en las hembras por el estado de la vagina (cerrada, perforada o con tapón vaginal), el desarrollo mamario y presencia de leche; el estado de preñez avanzado se detectó por palpación del vientre.

Adicionalmente se activaron trampas de golpe en sitios con vegetación similar a la de la cuadrícula, con el fin de obtener información acerca de sus dietas. Los contenidos estomacales e intestinales se diferenciaron en dos grupos: estructuras de origen vegetal (semillas, pericarpos, pulpa de frutos, hojas y otros restos vegetales, que incluyeron raíces y cortezas) y estructuras de origen animal (larvas, insectos adultos y restos de quitina). La información global para la especie se obtuvo por el promedio de todos los individuos examinados.

Para los individuos capturados en la cuadrícula se estimó el número mínimo de animales vivos en cada período de muestreo, a través de la técnica de enumeración directa (Krebs, 1966). Se calculó también la tasa mínima de supervivencia como la proporción de individuos marcados que sobreviven entre cada período de muestreo y su estimación varía entre 0 y 1.

A partir de las capturas sucesivas se estimó el área de acción utilizando el método de Centro de Actividad ó Índice de Rango de Actividad (Southwood, 1966), con la información de los individuos que se recapturaron al menos en cuatro ocasiones.

Resultados

VARIACION EN LA DENSIDAD POBLACIONAL: durante el período de muestreo se capturaron 20 individuos correspondientes a 10 machos y 10 hembras, obteniéndose un total de 41 recapturas.

El número mínimo de animales vivos varió entre 2 individuos en febrero y 9 en junio y agosto. Se presentó un aumento continuo en la densidad a lo largo del período de muestreo, siendo más constante para las hembras que para los machos, los cuales son los responsables de la disminución en el mes de julio. La tendencia observada indica un incremento en la densidad hacia los meses de mayores lluvias, es decir de junio a agosto, (Fig. 1). La proporción de sexos en cada mes y para el total del muestreo se ajustó al esperado 1:1 ($p < 0.05$).

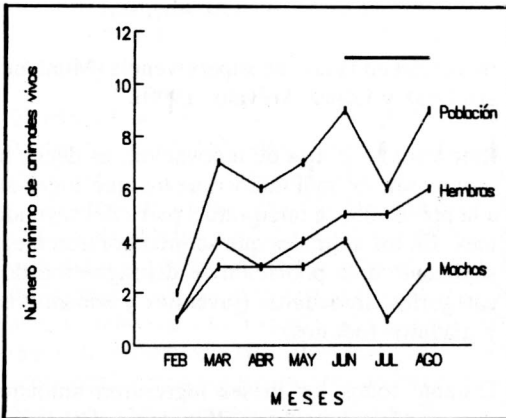


Figura 1. Variación en la densidad poblacional de *Rhipidomys latimanus* entre febrero y agosto de 1989. La línea superior señala los meses de mayor precipitación.

VARIACION EN LA ESTRUCTURA DE EDADES: a partir de características morfológicas de los individuos como tamaño, peso, estado reproductivo y apariencia general se determinaron tres categorías de edad: juvenil, subadulto y adulto (Tabla 1). En los individuos adultos existe dimorfismo sexual siendo las hembras de menor tamaño que los machos con una diferencia en peso cercana a los 10 gr. Las hembras rara vez sobrepasan los 50 gr, mientras que los machos alcanzan pesos hasta de 63 gr.

La estructura de edades se caracteriza por la presencia de juveniles durante los meses iniciales (marzo, abril) y finales del muestreo (julio y agosto), en esta misma época se encuentran individuos subadultos al igual que en los meses posteriores a la aparición de juveniles; los adultos son dominantes en la mayoría de los meses existiendo meses (febrero y mayo) donde su presencia es exclusiva (Fig. 2).

ACTIVIDAD REPRODUCTIVA: la actividad reproductiva tanto en machos como en hembras fue constante durante todo el período de muestreo. Se observaron hembras receptivas durante la mayoría de los meses, y en estado avanzado de gestación o con evidencias de lactancia, durante el inicio y final del muestreo (marzo, junio-agosto, Fig. 3).

El seguimiento en campo de la variación en la condición reproductiva de las hembras indica que la madurez sexual se alcanza en un tiempo aproximado de 95 días y que la gestación puede durar aproximadamente un mes. La observación frecuente de hembras lactantes receptivas y/o con tapón vaginal sugiere que esta especie presenta estro postparto.

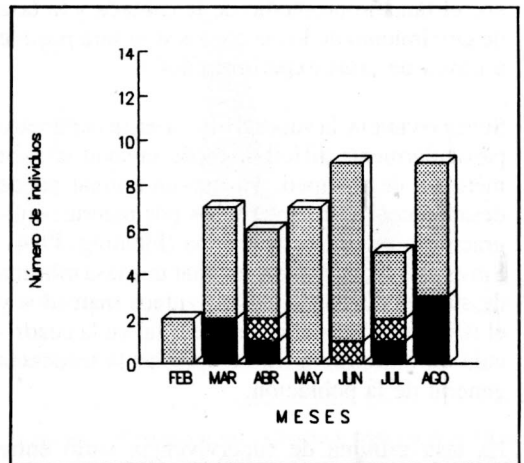


Figura 2. Variación en la estructura etárea de *Rhipidomys latimanus* entre febrero y agosto de 1989. Los individuos juveniles están representados en negro, los subadultos por la línea entrecruzada y los adultos con puntos.

Tabla 1. Categorías de edad en machos y hembras de *Rhipidomys latimanus* con algunas medidas corporales.

Categoría de edad	Sexo	Peso gr	LT mm	LC mm	P mm	O mm
Juvenil	Hembras	27	231	130	24	16
	Machos	26	216	126	18	17
	X (n=2)	26.5	223.5	128	21	16.5
Subadulto	Hembras	36	233	140	25	20
	Machos	46	285	159	25	19
	X (n=2)	41	259	149.5	25	19.5
Adulto	Hembras	50	268	156	25	20.5
	Machos	62	282.5	159.5	25.5	18.5
	X (n=4)	57.5	275.25	157.8	25.3	19.5

LT = Longitud Total; LC = Longitud de la Cola;
P = Pie; O = Oreja; X = Promedio.

Al parecer el tamaño de la camada en esta especie es relativamente pequeño, dado que en la disección de dos hembras preñadas no se observaron en promedio más de dos fetos.

Es poca la información disponible acerca de la biología reproductiva de la especie y por lo tanto una determinación precisa del ciclo reproductivo, el tamaño promedio de la camada y la tasa de crecimiento de los neonatos sólo será posible a través de crías experimentales.

SUPERVIVENCIA: la supervivencia es un parámetro particularmente difícil de medir cuando se usan métodos de trapeo, ya que un animal puede desaparecer de los muestreos por muerte, emigración o rechazo a la trampa (Fleming, 1974). Sin embargo, es posible estimar una tasa mínima de supervivencia de los individuos marcados y el tiempo de permanencia mensual en la cuadrícula de muestreo a fin de apreciar la tendencia general de la población.

La tasa mínima de supervivencia varió entre moderada y alta (0.5 en julio y 0.83 en mayo y agosto), manteniéndose elevada al final del período de máximas lluvias, a diferencia de las otras especies de roedores y marsupiales con las que comparte el bosque, en las cuales se detectó

reducción en la tasa de supervivencia (Montenegro-Díaz y López-Arévalo, 1990).

RENOVACION: la tasa de renovación, es decir, la proporción de individuos nuevos que ingresan a la población, se interpretó a partir del segundo mes. En los animales que se incorporaron mensualmente a la población se distinguieron dos categorías: inmaduros (juveniles y subadultos) y maduros (adultos).

Durante todos los meses ingresaron animales nuevos a la población de *Rhipidomys latimanus*, en una proporción variable entre 85,7% en marzo y 16,6% en abril y julio (Fig. 4). Se presentaron individuos de las dos categorías en todos los meses, excepto en mayo, donde no ingresaron individuos inmaduros. Los individuos maduros nuevos podrían considerarse inmigrantes de zonas aledañas a la cuadrícula y los inmaduros o jóvenes como resultado de la actividad reproductiva.

AREA DE ACCION: *Rhipidomys latimanus* se distribuye, según lo hasta ahora observado, exclusivamente en la zona de bosque y ecotono, ya que no se capturó ningún ejemplar en la zona de páramo, como consecuencia de sus hábitos arborícolas.

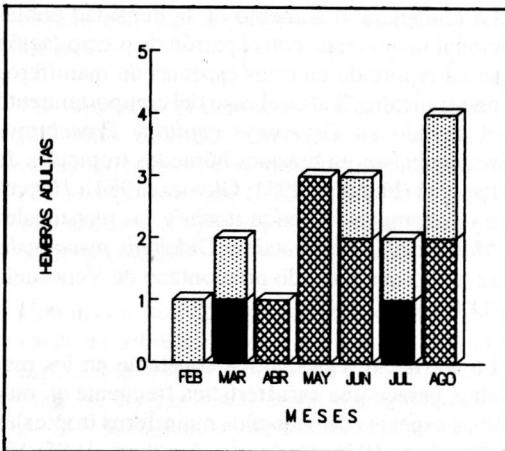


Figura 3. Actividad reproductiva en las hembras adultas de *Rhipidomys latimanus*. Las hembras receptivas están representadas con la línea entrecruzada, las preñadas en negro y las que presentaron evidencia de lactancia con puntos.

El área de acción de la población fue de 0.21 hectáreas, no encontrándose diferencias significativas entre las áreas de machos (0.32 Ha, N=3) y hembras (0.14 Ha, N=4). Sin embargo es importante anotar que el hábito arborícola de esta especie implica el uso del estrato vertical de la vegetación y en consecuencia el área de acción debe ser una medida volumétrica. Por tanto, la estimación bidimensional que se presenta aquí representa solamente una fracción del área que esta especie utiliza realmente en la ejecución de sus actividades rutinarias.

DIETA: se analizaron los contenidos estomacales e intestinales de cinco individuos capturados en trampas de golpe. La proporción de cada grupo se ilustra en la figura 5, en donde se aprecia que las estructuras más abundantes correspondieron en orden descendente, a semillas, pericarpos y pulpa de frutos (68%), y a hojas y otros restos vegetales (26%), mientras que los residuos de larvas e insectos adultos fueron más escasos (6%).

El tamaño de las semillas que pueden atravesar el tracto digestivo de estos animales, sin sufrir daños, varió entre 0.8 y 3.0 mm, aunque se

encontraron eventualmente semillas de hasta 7 mm sin daño considerable. Se reconocieron también residuos de frutos secos con semillas grandes. Se observaron cuatro tipos de semillas entre las que se encuentran ericáceas y piperáceas.

Las larvas de insectos encontradas fueron principalmente de los órdenes Coleoptera y Diptera. En los tractos digestivos donde este tipo de contenido fue abundante se observó frecuente acumulación de grasa.

Ensayos en el campo sobre la preferencia de *R. latimanus* sobre un grupo de frutos seleccionados indicaron que pueden consumir bayas en distinto estado de maduración de *Besleria* sp. un bejuco abundante en el bosque, así como abundantes frutos de ericáceas, sin destruir sus semillas.

Igualmente se determinó que esta especie puede consumir frutos de la palma *Geonoma weberbaueri*, planta que en esta zona fructifica en junio y julio (Montenegro-Díaz y López-Arévalo, 1990). Su papel frente a esta especie podría considerarse como depredador de semillas, aunque es necesario mayor trabajo de campo al respecto.

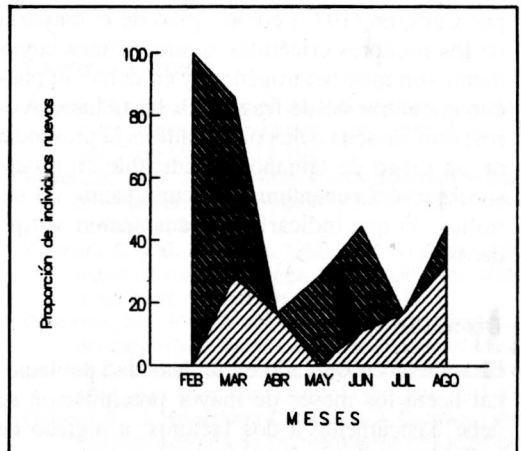


Figura 4. Proporción de individuos nuevos que ingresaron a la población de *Rhipidomys latimanus* en cada mes. Los individuos inmaduros (juveniles y subadultos) están representados en la parte inferior del área sombreada de la figura y los maduros o adultos en la parte superior.

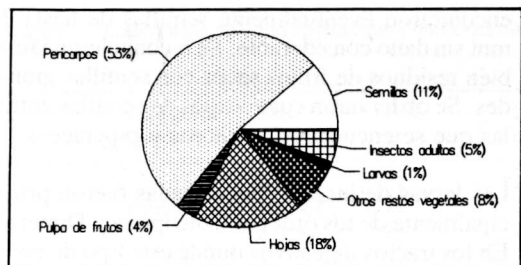


Figura 5. Proporción de cada grupo de alimento encontrado en los contenidos estomacales e intestinales de *Rhipidomys latimanus*.

Las semillas de *Clusia multiflora* hacen parte de su dieta ya que el arilo que las cubre es consumido por *Rhipidomys latimanus* cuando los frutos se abren.

La información obtenida sugiere que *R. latimanus* es una especie principalmente frugívora, aunque puede incluir en su dieta hojas tiernas y otras partes verdes y eventualmente insectos.

El estudio de la morfología gruesa del estómago de *Rhipidomys latimanus* indica que éste corresponde al tipo unilocular hemiglandular descrito por Carleton (1973) como típico de la mayoría de los roedores cricétidos suramericanos cuyas dietas son muy heterogéneas y en donde se pueden encontrar desde frugívoros hasta insectívoros; otra característica observada es la presencia de un ciego de tamaño considerable en donde se observó frecuentemente acumulación de semillas, lo que indicaría una adaptación al tipo de dieta.

Discusión

El aumento observado en la densidad poblacional hacia los meses de mayor precipitación se debe básicamente a dos factores: a ingreso de individuos adultos inmigrantes provenientes de áreas aledañas a la cuadrícula y a los aportes por nacimientos; éstos factores son los responsables del incremento en poblaciones naturales abiertas, a diferencia de las poblaciones cerradas en donde el aumento poblacional está determinado por la actividad reproductiva.

La tendencia al aumento de la densidad poblacional relacionada con el patrón de precipitación se ha reportado en otras especies de mamíferos neotropicales. Tal es el caso del comportamiento observado en *Oryzomys capito* y *Proechimys semispinosus* en bosques húmedos tropicales de Panamá (Fleming, 1971; Gliwicz, 1984), *Heteromys anomalus*, *Akodon urichi* y los marsupiales *Monodelphis brevicauda* y *Didelphis marsupialis* en un bosque húmedo premontano de Venezuela (O'Connell, 1989).

La actividad reproductiva constante en los machos parece una característica frecuente en muchas especies de pequeños mamíferos tropicales (Fleming, 1974; Cartaya y Aguilera, 1985; Vivas, 1986; August, 1984; O'Connell, 1989).

En el trópico se ha considerado que existe una época óptima continua de reproducción, aunque los procesos reproductivos se ven afectados por diversos factores ambientales, principalmente en hábitats caracterizados por cambios estacionales, como los llanos tropicales donde existen épocas de inundación y sequías bien marcadas (O'Connell, 1989). Aunque la actividad reproductiva de *Rhipidomys latimanus* es constante, es probable que la época de mayores lluvias sea la más propicia dado que la permanente nubosidad que caracteriza el bosque altoandino en este período, reduce el riesgo de heladas, lo que favorece una mayor actividad de las poblaciones y posiblemente un mayor éxito reproductivo.

De otra parte, se ha reportado que la disponibilidad del recurso alimenticio también afecta la actividad reproductiva en poblaciones de roedores neotropicales (Fleming, 1971, 1974). Como una adaptación a los hábitats donde este factor varía estacionalmente, se ha encontrado que algunas especies sincronizan su reproducción de tal forma que la llegada de las crías se da en épocas de abundancia de alimento, como en el caso de *Proechimys semispinosus* en la isla Orquídea de Panamá (Gliwicz, 1984). Sin embargo este no parece ser el caso de la población de *R. latimanus* aquí estudiada, ya que durante el período de estudio se detectó un aporte continuo de frutos al suelo del bosque (Montenegro-Díaz y López-Arévalo, 1990), aunque es necesario

evaluar este factor durante un tiempo más prolongado.

Por otro lado, el tiempo estimado en el cual los individuos de *R. latimanus* alcanzan su madurez sexual (tres meses aproximadamente) coincide con el reportado por O'Connell (1989) para *R. mastacalis* y *Rhipidomys* sp. en un bosque húmedo premontano y llano venezolano.

Una mayor tasa de supervivencia en especies de roedores arborícolas en comparación con otras especies terrestres con las que comparten el hábitat, se ha explicado como una consecuencia de la especialización de sus hábitos arborícolas los cuales amortiguan al animal de las fluctuaciones ambientales, como inundación, sequía o frío (O'Connell, 1982). Esta tendencia ha sido observada en roedores que conviven en hábitats estacionalmente inundables como los llanos y bosques premontanos en Venezuela, donde *Rhipidomys* sp. y *Sciurus granatensis* exhiben supervivencias altas en relación con los otros roedores con los que cohabitan; aunque en general las tasas de supervivencia estacional decrecen en la transición de la época seca al comienzo de la época húmeda (O'Connell, 1989). Comportamientos similares al mencionado anteriormente han sido reportados para *Sigmodon alstoni* en Venezuela (Vivas, 1986) y juveniles de *Proechimys semispinosus* en Panamá (Fleming, 1971; Gliwicz, 1984).

Consideraciones finales

Dentro de los patrones demográficos propuestos para las poblaciones de roedores tropicales (French, 1975 citado por O'Connell, 1982), *Rhipidomys latimanus*, de acuerdo con los datos preliminares obtenidos, podría incluirse en el patrón de "supervivencia y fecundidad moderadas", con niveles de población intermedios, aunque es necesario mayor información de campo al respecto.

Las características demográficas y la especialización de los hábitos de *R. latimanus* la señalan como una especie vulnerable a los cambios bruscos de los ecosistemas en que habita, es así como en otras áreas altoandinas, con niveles de

perturbación de moderado a alto (Zúñiga et al. 1988; Malagón, 1988), esta especie no ha sido coleccionada y muy probablemente haya desaparecido de estas zonas.

Rhipidomys latimanus cumple un papel importante en la regeneración de los bosques andinos, dado su papel como dispersor de semillas, por el transporte, acumulación y consumo de frutos.

La ampliación y profundización del estudio de la fauna teriológica de la zonas andinas aportará valiosa información en aspectos sistemáticos y ecológicos, que contribuirán al conocimiento de estos ecosistemas y a la consolidación y/o formulación de teorías biogeográficas y evolutivas.

Agradecimientos

Este trabajo se llevó a cabo en la Unidad de Mastozoología del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá y contó con el apoyo logístico de la Fundación Natura, la colaboración de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá y un auxilio económico de la Wildlife Conservation International, una división de la New York Zoological Society, entidades a las cuales los autores expresan sus profundos agradecimientos.

Literatura citada

- AUGUST, P. 1984. Population ecology of small mammals in the llanos of Venezuela. *Spec. Publ. Mus. Texas Tech Univ.* 22:71-104.
- BEGON, M. 1979. *Investigating animal abundance: capture-recapture for biologist*. University Park Press, Baltimore. 97 pp.
- CARTAYA, E. y M. AGUILERA. 1985. Estudio de la comunidad de roedores plaga en un cultivo de arroz. *Acta Cient. Venezolana* 36:250-257.
- CARLETON, M. 1973. A survey of gross stomach morphology in New World Cricetinae (Rodentia, Muridae), with comments on functional interpretations. *Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. of Michigan* 146:1-43.
- CUERVO, A., J. HERNANDEZ-CAMACHO y A. CADENA. 1986. Lista actualizada de los mamíferos de Colombia. Anotaciones sobre su distribución. *Caldasia* 15(71-75): 471-501.
- EMMONS, L. & F. FEER. 1990. Neotropical Rainforest Mammals. A field guide. *The University of Chicago Press. Chicago and London*. 281 pp.
- FLEMING, T. 1971. Population ecology of three species of neotropical rodents. *Mis. Mus. Zool. Univ. Michigan* 143:1-77.

- 1974. The population ecology of two species of Costarican Heteromyid rodents. *Ecology* 55: 493-510.
- GLIWICZ, J. 1984. Population dynamics of the spiny rat *Proechimys semispinosus* on Orchid Island (Panamá). *Biotropica* 16(1): 73-78.
- HONAKI, J. S., K. E. KINMAN & J. W. KOEPL. 1982. *Mammal species of the world*. Allen Press. Lawrence, Kansas. 694 pp.
- KREBS, Ch. J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecol. Monogr.* 36: 239-273.
- MALAGON, Z. 1988. Estimación de algunos parámetros poblacionales en la fauna de pequeños mamíferos de la región de Monserrate. Tesis Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- MONTENEGRO-DIAZ, O. L. & H. F. LOPEZ-AREVALO. 1990. Aspectos de la ecología y biología de pequeños mamíferos en una zona de bosque altoandino y páramo de la reserva biológica Carpana. Tesis de grado en Biología. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- O'CONNELL, M. A. 1982. Population biology of North and South American grassland rodents. A comparative review, Pp. 167-185. In *Mammalian Biology in South America*. The Pymatuning Symposia in Ecology, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Spec. Publ. Ser.
- 1989. Population dynamics of Neotropical small mammals in seasonal habitats. *J. Mamm.* 70(3): 532-548.
- REIG, O. A. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monografía Naturae. Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia"*. Mar del Plata. Argentina. 162 pp.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1966. *Ecological Methods*. Chapman and Hall. London. 391 pp.
- VIVAS, A. M. 1986. Population biology of *Sigmodon alstoni* (Rodentia: Cricetidae) in the Venezuelan llanos. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 59: 179-191.
- ZUÑIGA, H., J. RODRIGUEZ & A. CADENA. 1988. Densidad de población de pequeños mamíferos en dos comunidades del Bosque andino. *Act. Biol. Colombiana* 1(4): 86-93.