

Heterogeneidad de recapturas de *Akodon subfuscus subfuscus* y *Oxymycterus paramensis paramensis* (Rodentia: Muridae) en fragmentos de bosques altoandinos de Bolivia

Recapture heterogeneity of *Akodon subfuscus subfuscus* and *Oxymycterus paramensis paramensis* (Rodentia: Muridae) in forest fragments of the high andes of Bolivia

Renzo R. Vargas

Centro de Biodiversidad y Genética, Universidad Mayor de San Simón,
Casilla 538, Cochabamba-Bolivia
renzo_vr@gmx.net

Resumen

Varios métodos de captura-recaptura utilizados para la estimación de tamaños poblacionales suponen que la probabilidad de recaptura es homogénea entre los individuos de una población dada. Este supuesto es empíricamente falso para dos especies de pequeños mamíferos de Bolivia. Las probabilidades de recaptura de *Oxymycterus paramensis paramensis* y *Akodon subfuscus subfuscus* fueron heterogéneas. Algunos individuos fueron capturados un número menor de veces que lo esperado por azar mientras que otros fueron capturados más frecuentemente que lo esperado por azar. Dicha heterogeneidad en la respuesta a las capturas excluye el uso de métodos basados en probabilidades homogéneas de recaptura. Se discuten las implicaciones de la violación de este supuesto en la estimación de parámetros poblacionales.

Palabras claves: Heterogeneidad de captura, captura-recaptura, estimaciones poblacionales, *Oxymycterus paramensis paramensis*, *Akodon subfuscus subfuscus*, Bolivia.

Abstract

Several capture-recapture methods used to estimate population size assume that the probability of recapture is homogeneous among individuals of a given population. This assumption is empirically false for two species of bolivian small mammals. Recapture probabilities are heterogeneous for *Oxymycterus paramensis paramensis* and *Akodon subfuscus subfuscus*. Some individuals are captured more than expected by chance while others are recaptured less than expected by chance. The heterogeneity in their trap response precludes the use of capture-recapture methods based on homogeneous probabilities of recaptures. Implications of assumptions violation for population parameters estimates are discussed.

Keywords: Heterogeneity, capture-recapture, population estimates, *Oxymycterus paramensis paramensis*, *Akodon subfuscus subfuscus*, Bolivia.

Introducción

Los métodos de captura-recaptura son comúnmente usados para la estimación del tamaño poblacional y el uso del espacio en pequeños mamíferos. Estos métodos utilizan la razón entre el número de individuos marcados sobre el número de individuos no marcados para determinar el tamaño poblacional (Krebs 1999). El supuesto crítico de todos los modelos de captura-recaptura es que los animales tienen probabilidades de captura homogénea, es decir, que los individuos tienen la misma probabilidad de ser capturados en cualquier periodo del muestreo (Krebs 1999). No obstante, algunos animales tienen diferentes tendencias a ser capturados; así, algunos individuos serán trampa-adictos y otros serán trampa-tímidos. Esta variación en la probabilidad de ser capturados es llamada heterogeneidad y es una fuente importante de violación del supuesto de homogeneidad de muchos modelos de captura-recaptura (Eberhardt 1969, Link 2003). La heterogeneidad sesga a las estimaciones de abundancia debido a que los individuos trampa-adictos tienen una probabilidad de captura mayor que otros individuos de la población, subestimando este parámetro. Al contrario, los individuos trampa-tímidos serían menos probables de capturar y por lo tanto se sobrestimarían sus tamaños poblacionales. Los ámbitos de hogar también son susceptibles a sesgo, ya que individuos trampa-adictos pueden recorrer menores distancias y en forma consecutiva con el fin de acceder a más trampas. Por tanto, las estimaciones podrían ser el resultado de una diferencia biológica real o de un artefacto de la técnica y metodología utilizadas en el cálculo.

En Bolivia, pocos estudios han utilizado métodos de captura-recaptura para la estimación de densidad poblacional de pequeños mamíferos (Santivañez 1998, Vargas 2001). De las 104 publicaciones aparecidas en

los últimos 11 años en la revista "Ecología en Bolivia", el 25% tratan sobre mamíferos y de éstas, sólo dos realizan estimaciones de densidades poblacionales mediante métodos de avistamiento a distancia (Gómez et al. 2001, Gómez et al. 2003) y ninguna mediante métodos de captura-recaptura.

El propósito de este artículo es contribuir con elementos nuevos al tratamiento y análisis teórico del problema inherente a estimar los tamaños poblacionales y los ámbitos de hogar para pequeños mamíferos. Dada la necesidad de generar dicha información, el presente estudio pone a prueba el supuesto de homogeneidad de capturas en *Oxymycterus paramensis paramensis* y *Akodon subfuscus subfuscus* en fragmentos de bosques de *Polylepis berteroi*. Se espera que el análisis contenido en el presente trabajo permita seleccionar los métodos y modelos más apropiados para evaluar el estado de las poblaciones de pequeños mamíferos en Bolivia y analizar las implicaciones de no cumplir con el supuesto de homogeneidad en la probabilidad de capturas.

Área de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en dos fragmentos de bosque de *Polylepis berteroi* de 6.3 y 9.3 ha de superficie, separados por una distancia de 60 m. El sitio de estudio se encuentra aproximadamente a 12 km del cruce de Pocona, en dirección Sudoeste, a 17° 44,399' de latitud sur y 65° 34,060' de longitud oeste, entre 3.835 y 3.600 m en la localidad de Sacha Loma, provincia de Mizque, Cochabamba (centro de Bolivia).

El estrato arbóreo de los fragmentos consta exclusivamente de *P. berteroi* de 2 - 6 m de altura. El estrato arbustivo está constituido por *Berberis paucidentata*, *Ribes brachybotris*, *Baccharis peruviana* y *Vaccinium floribundum* con alturas de 1 a 2 m. El estrato herbáceo consta de *Fuchsia apetala*, *Calceolaria sp.*, *Gentianella larecajensis*, *Calamagrostis antoniana*

y *Festuca dolychophylla* con alturas de 0.5 a 1 m (Fernández et al. 2001). La vegetación de la matriz circundante está constituida por pajonales de *F. dolychophylla* y *C. antoniana* de muy baja altura, probablemente debido a la presión de forrajeo por pastoreo. Además de individuos de *Puya raimondii* dispersos en el área. La vegetación del lugar corresponde a la serie de *Berberis commutata*-*Polylepis besseri* de la provincia biogeográfica de la Puna Peruana (según Navarro & Maldonado 2002).

Métodos

Tres series de muestreos de captura viva fueron llevados a cabo durante el 17 al 23 de marzo, 19 al 25 de abril y 22 al 28 de mayo del 2000, con un esfuerzo total de 3.600 trampas noche. En cada fragmento se utilizaron dos grillas de muestreo simultáneamente. Todas las grillas presentaron forma cuadrada, excepto una, la cual debido a las condiciones del terreno tuvo forma de L. En las grillas de forma cuadrada, las trampas fueron dispuestas en cuadrícula de 10 x 10 trampas. En la grilla de forma de L, se colocaron tres líneas de 33 trampas, más una trampa al final de una de las líneas. Cada grilla consistió de 100 trampas Sherman de dos tamaños (7.5 x 9 x 30 cm y de 7.5 x 9 x 20 cm) colocadas en forma alternada en cada línea. En todos los casos la distancia entre trampas fue de 10 m y la localización de éstas fue siempre la misma durante las tres series de muestreo. Todos los animales capturados fueron marcados con aretes numerados y todos los eventos de capturas fueron utilizados para el cálculo de la homogeneidad. Varios individuos fueron colectados para su posterior identificación mediante claves especializadas (Anderson 1993, Anderson 1997) y comparadas con especímenes de la Colección Boliviana de Fauna del Instituto de Ecología de La Paz, con el apoyo de especialistas.

De existir una probabilidad homogénea de captura entre todos los miembros de una población dada, la frecuencia de recapturas

debe ajustarse a una distribución de Poisson (Eberhardt 1969). Así, la distribución de recapturas de acuerdo al número de individuos capturados fue determinada y comparada con la distribución esperada para Poisson. Las bondades de ajuste de las distribuciones observadas y esperadas fueron probadas mediante una prueba de Chi-cuadrado (Dytham 2000). Las frecuencias en las colas de las distribuciones fueron acumuladas para evitar frecuencias esperadas menores a 1,0. Los animales encontrados muertos en las trampas y aquellos capturados por primera vez durante el último día del último periodo de muestreo, fueron excluidos del análisis.

Para determinar si la heterogeneidad afecta a la estimación del ámbito de hogar, se evaluó la distancia entre recapturas sucesivas como un índice del ámbito de hogar para ambas especies (Simonetti 1986, Agüero & Simonetti 1988). Para las comparaciones de la distancia promedio recorrida entre individuos trampa-adictos o trampa-tímidos con el resto de la población, se usó la prueba de Mann-Whitney (U). Para comparar las proporciones de individuos trampa-adictos y trampa-tímidos se usó la prueba de Z para proporciones con la corrección de Yates (Sokal & Rohlf 1995). Para determinar la variación del ámbito de hogar en función del número de recapturas, se calculó el porcentaje promedio de cambio y la variación de la desviación estándar de cada recaptura en relación a la distancia recorrida con el máximo de recapturas (Agüero & Simonetti 1988).

Resultados

Un total de 267 individuos de ambas especies (162 de *O. p. paramensis* y 105 de *A. s. subfuscus*) fueron capturados y marcados durante el periodo de estudio. Sin embargo, solo el 62.3% de los individuos de *O. p. paramensis* y el 39% de *A. s. subfuscus* fueron capturados en dos o más ocasiones (Figs. 1 y 2). El número modal de capturas fue 2 para ambas especies.

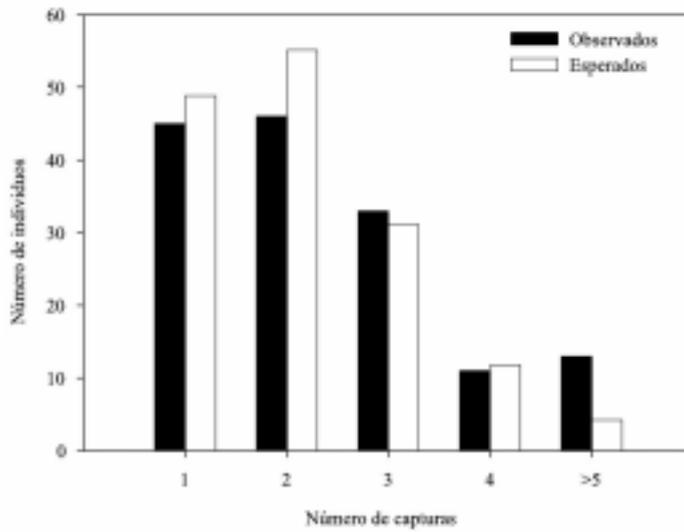


Fig. 1: Distribución de frecuencias de capturas observadas y esperadas de *Oxymycterus paramensis paramensis*.

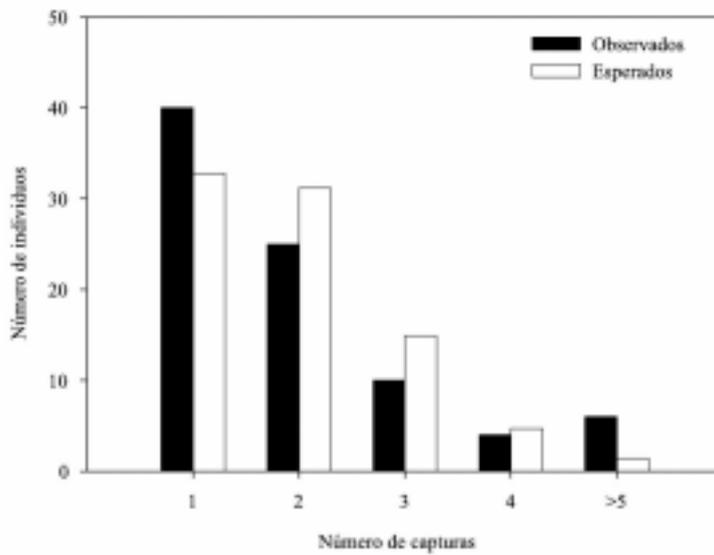


Fig. 2: Distribución de frecuencias de capturas observadas y esperadas de *Akodon subfuscus subfuscus*.

Tabla 1: Prueba de homogeneidad para la probabilidad de recaptura de dos especies de pequeños mamíferos de Bolivia. Las columnas corresponden a: la frecuencia de captura promedio (Media), tamaño de la muestra (N), número total de capturas (TC), valor de Chi-cuadrado (X^2) para la bondad de ajuste de la distribución observada de recapturas a la distribución de Poisson, grados de libertad (gl), probabilidad asociada al valor de Chi-cuadrado (P).

	Media	N	TC	X^2	gl	P
<i>Oxymycterus p. paramensis</i>	1.33	148	355	3.32	3	<0,001
<i>Akodon s. subfuscus</i>	0.88	85	167	20.01	3	<0,001

Tabla 2: Comparación de individuos trampa-adictos y trampa-tímidos de dos especies de pequeños mamíferos de Bolivia por grupos demográficos. Los valores representan la proporción de individuos por especie que son trampa-adictos y trampa-tímidos. N es el número de individuos, Z es la diferencia entre proporciones (con corrección de Yates para la continuidad) y P el valor de significancia.

Especie	Grupos	Trampa-adictos	Trampa-tímidos	N	Z	P
<i>Oxymycterus p. paramensis</i>	Adultos	0.35	0.61	140	4.18	<0.001
	Total	0.22	0.61	148	6.72	<0.001
	<hr/>					
<i>Akodon s. subfuscus</i>	Hembras	0.62	0.21	56	4.27	<0.001
	Adultos	0.44	0.32	71	1.21	0.225
	Total	0.47	0.41	85	0.61	0.542

La probabilidad de recaptura de *O. p. paramensis* fue heterogénea (Tabla 1, figura 1). En general, el 22.3% de la población fue trampa-adicta, mientras que el 61% fue trampa-tímida, siendo estas proporciones significativamente diferentes (Tabla 2). Los individuos adultos de *O. p. paramensis* también mostraron probabilidades de captura

heterogénea ($X^2=16.94$; $gl=4$; $P<0.002$). El 35% de la población adulta fueron trampa-adictos, mientras que el 61% fueron trampa-tímidos, siendo ambas proporciones significativamente diferentes (Tabla 2). Los juveniles mostraron un bajo número de individuos capturados (13) por lo cual las estimaciones no se realizaron en este grupo. Los machos y

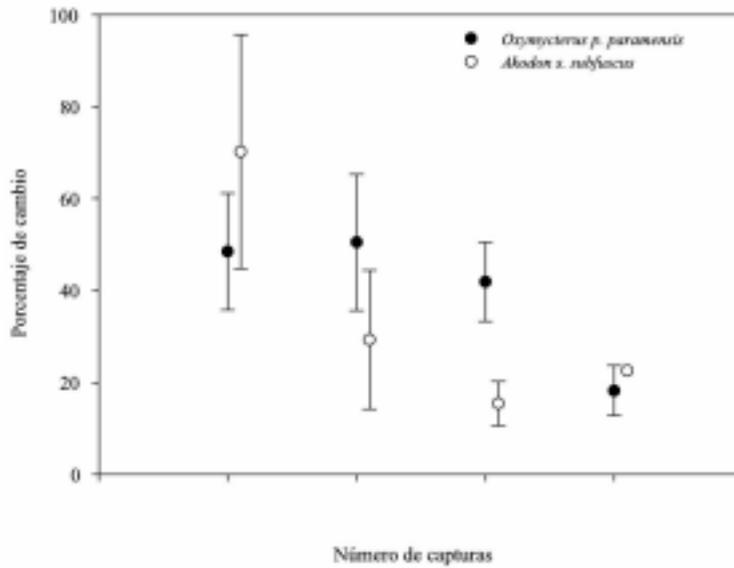


Fig. 3: Porcentaje promedio de cambio de la distancia recorrida entre recapturas sucesivas (Media \pm SE) para *Oxymycterus paramensis paramensis* y *Akodon subfuscus subfuscus*.

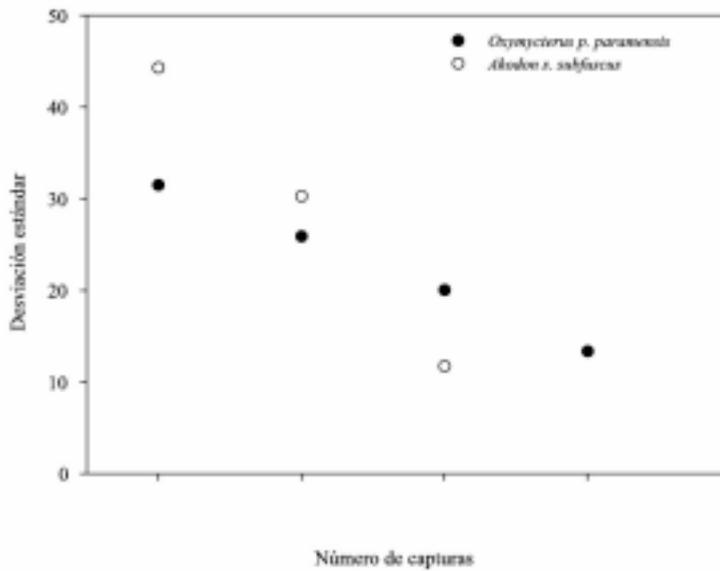


Fig. 4: Desviación estándar de la distancia recorrida entre recapturas sucesivas de *Oxymycterus paramensis paramensis* y *Akodon subfuscus subfuscus*.

hembras de la población mostraron homogeneidad de capturas ($X^2_{\text{hembras}}=2.61$; $gl=3$; $P=0.45$. $X^2_{\text{machos}}=1.09$; $gl=3$; $P=0.78$).

La probabilidad de recaptura de *A. s. subfuscus* también fue heterogénea (Tabla 1. Figura 1). El 47% de la población en general fueron trampa-adictos y un menor porcentaje de estos fueron trampa-tímidos (41.2%), aunque dichas proporciones no fueron significativamente diferentes (Tabla 2). Los adultos de la población mostraron heterogeneidad de recapturas ($X^2=10.32$; $gl=3$; $P=0.016$). El 43.7% de la población de adultos fueron trampa-adictos y el 32,4% fueron trampa-tímidos (Tabla 2). Aunque los machos mostraron homogeneidad de capturas ($X^2=4.72$; $gl=2$; $P=0.09$), las hembras exhibieron probabilidades de recaptura heterogéneas ($X^2=8.03$; $gl=3$; $P=0.018$). El 62,5% de las hembras fueron trampa-adictas, mientras que el 21.4% fueron trampa-tímidas, siendo ambas proporciones significativamente diferentes (Tabla 2). Los juveniles de *A. s. subfuscus* también mostraron una baja tasa de captura (18 ind. = 16%) imposibilitando la realización del análisis de heterogeneidad.

En cuanto a la distancia promedio recorrida entre recapturas sucesivas por individuos de *O. p. paramensis*, al considerar el total de la población no se encontraron diferencias significativas entre individuos trampa-adictos y trampa-tímidos (Trampa-adictos= 16.6 ± 3 m; Trampa-tímidos= 14 ± 1.4 m; $U=1.28$; $P=0.74$). Sin embargo, la distancia recorrida por los adultos trampa-adictos de *O. p. paramensis* fue mayor que la de los individuos trampa-tímidos (Adultos trampa-adictos= 31.9 ± 7.7 m; trampa-tímidos= 17 ± 1.6 m; $U=451$; $P=0.01$). Para *A. s. subfuscus* la distancia promedio entre recapturas no fue diferente entre individuos trampa-tímidos y el resto de los miembros de la población (Trampa-tímidos= 17.2 ± 2 m; todos los otros= 19.8 ± 3.5 m; $U=242$; $P=0.34$). Tampoco existieron diferencias en la distancia entre recapturas de adultos trampa-tímidos y trampa-adictos (Trampa-tímidos= 17.5 ± 2 m;

Trampa-adictos= 20.4 ± 4.7 m; $U=68.5$; $P=0.41$), y en la distancia promedio entre recapturas de hembras trampa-adictas y trampa-tímidas (Hembras trampa-adictas= 17.4 ± 7.6 m; hembras trampa-tímidas= 14 ± 2 m; $U=29$; $P=0.35$).

El porcentaje de cambio en la distancia recorrida entre recapturas sucesivas de ambas especies varió de acuerdo al número de recapturas. Así, en *O. p. paramensis* con una recaptura el porcentaje promedio de cambio respecto a la distancia con el total de recapturas fue de 48.5%, mientras que con cuatro recapturas fue de 18.3%. En *A. s. subfuscus*, el porcentaje de cambio en la distancia recorrida con una recaptura, respecto a la distancia con el máximo de recapturas fue de 70.25%, mientras que con 3 recapturas se alcanzó el cambio mínimo de 15.4% (Fig. 3). Además, la desviación estándar del porcentaje promedio de cambio de las distancias entre recapturas también varió con el tamaño de la muestra para ambas especies. Así, para *O. p. paramensis* la desviación máxima fue de 31.5 con una recaptura y la menor desviación fue de 13.34 con cuatro recapturas. Para *A. s. subfuscus* la desviación máxima fue de 44.3 con una recaptura y de 11.7 con tres recapturas (Fig. 4).

Discusión

Oxymycterus p. paramensis y *A. s. subfuscus* exhiben probabilidades de recaptura heterogénea (Tabla 1). En el caso de *O. p. paramensis*, la mayoría de los individuos de la población mostraron ser trampa-tímidos. En *A. s. subfuscus*, similares proporciones de los individuos de la población fueron trampa-tímidos y trampa-adictos. Sin embargo, una mayoría de las hembras fueron trampa-adictas. Esta respuesta posiblemente sea consecuencia de una dominancia social en la población, como es interpretado en otros animales (Krebs 1999). Los individuos juveniles de ambas especies tuvieron bajas tasas de captura, lo que concuerda con el patrón general de que

individuos juveniles de los mamíferos son menos probables de ser capturados (Simonetti 1986, Krebs 1999). Además, diferentes porciones de una población pueden mostrar una respuesta heterogénea al trapeo, reflejándose esto a nivel poblacional. Aunque generalmente se espera que la probabilidad de recapturas de la mayoría de las poblaciones animales sea heterogénea (Krebs 1999), algunos ejemplos demuestran que pueden existir poblaciones con una probabilidad de captura homogénea como fue observado para *Marmosa elegans* en la zona central de Chile (Simonetti 1986, Agüero & Simonetti 1988). De esta manera, este representa un atributo de las poblaciones y no así de las especies, ya que diferentes poblaciones de una misma especie podrían responder de forma distinta.

Dada la heterogeneidad de captura de ambas especies de pequeños mamíferos, los métodos que suponen homogeneidad de capturas son inapropiados para determinar el tamaño poblacional de éstos. Según Seber (1982) y White et al. (1982), en general se obtienen tamaños poblacionales más pequeños de los que realmente existen, cuando se detectan diferentes probabilidades de captura entre individuos de una población dada. Por cuanto, se podría incurrir en una desviación de los valores reales, si es que no se considera y evalúa este supuesto previamente, para poder ajustar los modelos y obtener estimaciones más parsimoniosas (Cooch & White 2000, Link 2003). Por otro lado, esta heterogeneidad puede ser independiente de las características del paisaje, ya que se han detectado patrones similares de heterogeneidad de captura de pequeños mamíferos en fragmentos de bosque (presente estudio) y hábitats continuos (Simonetti 1986 y Agüero & Simonetti 1988).

Programas computarizados para el análisis poblacional (por ejemplo: MARK, CAPTURE), consideran dentro de sus opciones de estimación modelos de heterogeneidad de capturas (Cooch & White 2000, Vargas 2001,

Mogens & Kéry 2003). Por lo tanto, es de gran importancia poner a prueba los supuestos de los modelos de estimación y seleccionar el modelo que mejor se ajuste a los datos.

Por otra parte, el efecto de la heterogeneidad en la estimación del ámbito de hogar fue diferente para ambas especies de pequeños mamíferos. En el presente estudio, no se encontraron diferencias en la distancia promedio recorrida entre recapturas sucesivas en individuos de *A. s. subfuscus*, mostrando que no existiría un sesgo en la estimación del tamaño del ámbito de hogar para esta especie debido a la heterogeneidad. Por el contrario, los adultos trampa-adictos de *O. p. paramensis*, además de ser una pequeña proporción de la población, se desplazaron mayores distancias que los trampa-tímidos, lo cual reflejaría un mayor ámbito de hogar. En consecuencia, el ámbito de hogar de estos pocos individuos podría no representar al resto de la población.

Aunque la habituación a las trampas puede incrementar el número de recapturas en algunos individuos de la población y generar estimaciones del ámbito de hogar más precisas, para otros individuos de la población se requiere un mayor esfuerzo de muestreo para alcanzar una mayor precisión. Tanto para *O. p. paramensis* como para *A. s. subfuscus*, el porcentaje promedio de cambio de la distancia entre recapturas sucesivas y la desviación estándar disminuyeron al aumentar el número de recapturas. Sin embargo, el esfuerzo empleado en el presente estudio no fue suficiente para estimar el ámbito de hogar con un error menor al 15.4%. Agüero & Simonetti (1988) detectaron que un número mayor a 10 recapturas sería necesario para obtener un porcentaje de cambio entre recapturas sucesivas menor que 10% en pequeños mamíferos de Chile. Por consecuencia, es necesario realizar un mayor esfuerzo de muestreo ya que el índice del ámbito de hogar es más preciso si el número de recapturas aumenta (Swihart & Slade 1985, Stenseth et al. 1992).

La evaluación del tamaño poblacional de mamíferos y cómo usan éstos su espacio es una línea de investigación poco desarrollada en Bolivia, pese a su importancia en el entendimiento de la ecología de poblaciones y comunidades. Es primordial estimar dichos parámetros en forma precisa a través de técnicas, métodos y modelos apropiados, ya sea para el control de posibles plagas, como el caso de los roedores transmisores de enfermedades o para conocer el estado de conservación de diferentes especies. La violación del supuesto de homogeneidad de captura sesga las estimaciones de abundancia y ámbito de hogar relacionados con los métodos de captura-recaptura. Por lo tanto, es esencial que los estudios poblacionales y comunitarios de pequeños mamíferos incluyan como primera prioridad una prueba del supuesto de homogeneidad de recapturas o su consideración en la aplicación de diferentes modelos para la estimación de atributos poblacionales.

Agradecimientos

Agradezco a Damián Rumiz, Luis F. Aguirre, A. J. Troncoso y H. M. Niemeyer por los comentarios útiles de versiones preliminares del manuscrito. En especial a J. A. Simonetti por las contribuciones y revisiones del mismo. A K. Moya, C. Coca, S. Ayzama, F. Alfaro y M. San Cristobal por su ayuda en el trabajo de campo. A la Colección Boliviana de Fauna (CBF-MNHN) en particular a T. Tarifa por su colaboración en la identificación de los especímenes. El estudio se realizó con el apoyo logístico y financiero del Centro de Biodiversidad y Genética-UMSS, la Colección Boliviana de Fauna-UMSA (N. Bernal y T. Tarifa), Wildlife Conservation Society (Damián Rumiz) e Idea Wild. Este trabajo fue escrito durante la estadía del autor en el Laboratorio de Ecología Terrestre de la Universidad de CHILE, con el apoyo de LANBIO.

Referencias

- Anderson, S. 1993. Los mamíferos de Bolivia: Notas de distribución y claves de identificación. Publicación Especial del Instituto de Ecología (CBF), La Paz. 157 p.
- Anderson, S. 1997. Mammals of Bolivia: Taxonomy and distribution. Bulletin of the American Museum of Natural History, New York. (231): 1-652 p.
- Agüero, T. & J. A. Simonetti. 1998. Home range assessment: a comparison of five methods. Revista Chilena de Historia Natural 61: 223-229.
- Cooch, E. & G. White. 2000. Analysis of Data from Marked Individuals: A Gentle Introduction. 2 ed. <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book>.
- Dytham, C. 2000. Choosing and using statistics: a biologist guide. Ed. Blackwell Science Ltd. Londres. 218 p.
- Eberhardt, L. L. 1969. Population estimates from recapture frequencies. Journal of Wildlife Management 33:28-39.
- Fernández, M., M. Mercado, S. Arrázola & E. Martínez. 2001. Estructura y composición florística de un fragmento boscoso de *Polylepis besseri* Hieron subsp. *besseri* en Sacha Loma (Cochabamba). Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental 9:15-27.
- Gómez, H., G. Ayala, R. Wallace & F. Espinoza. 2003. Densidad de la ardilla roja amazónica (Familia Sciuridae, *Sciurus spadiceus*) en el valle del río Tuichi (Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi, La Paz, Bolivia). Ecología en Bolivia 38: 79-88.
- Gómez, H., R. B. Wallace & C. Veitch. 2001. Diversidad y abundancia de mamíferos medianos y grandes en el noreste del área de influencia del Parque Nacional Madidi durante la época húmeda. Ecología en Bolivia 36: 17-29.

- Krebs, J. C. 1999. *Ecological Methodology*. Addison Wesley Longman. Menlo Park, Nueva York. 620 p.
- Link, W. 2003. Nonidentifiability of population size from capture-recapture data with heterogeneous detection probabilities. *Biometrics* 59: 1123-1130.
- Mogens, T. & M. Kéry. 2003. Estimation of ocelot density in the Pantanal using capture-recapture analysis of camera-trapping data. *Journal of Mammalogy* 84(2): 607-614.
- Navarro, G. & M. Maldonado. 2002. *Geografía ecológica de Bolivia: vegetación y ambientes acuáticos*. Editorial: Centro de Ecología Simón I. Patiño. Cochabamba. 718 p.
- Santivañez, J. L. 1998. Evaluación poblacional de pequeños mamíferos (marsupiales y roedores) en cinco ecosistemas de la estancia San Miguelito de Santa Cruz, Bolivia. Tesis de grado de licenciatura. Universidad Autónoma Gabriel Rene Moreno. Santa Cruz. 75 p.
- Seber, G.A.F. 1982. *The estimation of animal abundance and related parameters*. Second edition. Mac Millan Publishing Company, Nueva York. 654 p.
- Simonetti, J. A. 1986. Heterogeneity of recaptures in Chilean small mammals. *Revista Chilena de Historia Natural*. 59: 59-63.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3^{ra} edition. Freeman New York, 887 p.
- Stenseth, N. C. & W. Z. Lidicker, Jr. 1992. *Animal dispersal: small mammals as a model*. Chapman and Hall, Nueva York. 365 p.
- Swihart, K. R. & N. A. Slade. 1985. Influence of sampling interval on estimates of home-range size. *Journal of Wildlife Management* 49(4): 1019-1025.
- Vargas, R. R. 2001. *Abundancia y estructura poblacional de *Oxymycterus paramensis* en fragmentos de bosque de *Polylepis besseri* en la localidad de Sacha Loma, Mizque, Bolivia*. Tesis de grado, Carrera de Biología. Universidad Mayor de San Simón. Cochabamba. 100 p.
- White, G. C., D. R. Anderson, K. E. Burnham, & D. L. Otis. 1982. *Capture-Recapture Removal Methods for Sampling Closed Populations*. Los Alamos National Laboratory Publication LA-8787-NERP. Los Alamos, Nuevo Mexico. 235 p.

Artículo recibido en: Enero de 2004.

Manejado por: Lilian Painter

Aceptado en: Enero de 2005.