

161  
2ej



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“DETERMINACION Y FACTORES QUE INFLUYEN EN EL TAMAÑO DEL AREA DE ACTIVIDAD DE Heteromys desmarestianus (HETEROMYIDAE: RODENTIA), DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

GERARDO HUMBERTO QUINTERO ALTAMIRANO

MEXICO, D. F.,

ENERO, 1988



Universidad Nacional  
Autónoma de México



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

Pág.

INTRODUCCION

I. GENERALIDADES..... 1

II. UBICACION TAXONOMICA..... 10

III. ORIGEN DE HETEROMYS..... 13

DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO..... 18

OBJETIVOS..... 20

HIPOTESIS Y PREDICCIONES..... 21

METODOLOGIA..... 24

RESULTADOS

1.- Area de Actividad y Número de Individuos Colectados..... 28

2.- Area de Actividad y Reproducción..... 32

3.- Area de Actividad y Disponibilidad del Alimento..... 38

4.- Area de Actividad y Organización Social..... 41

5.- Area de Actividad y Peso del Cuerpo..... 43

DISCUSION..... 56

CONCLUSIONES..... 73

LITERATURA CITADA..... 76

## RESUMEN

EL ESTUDIO ECOLOGICO DE POBLACIONES DE ROEDORES TROPICALES EN MEXICO ES ESCASO, POR LO QUE ESTE TRABAJO TRATA DE SER UN A PORTE MAS PARA REUNIR UN MAYOR ACERVO SOBRE ESTE TEMA.

SE ESTUDIO LA RELACION DEL AREA DE ACTIVIDAD DE HETEROMYS DESMARESTIANUS CON OTROS FACTORES COMO SON LA DENSIDAD POBLACIONAL, ACTIVIDAD REPRODUCTIVA, PESO DEL CUERPO Y ORGANIZACION SOCIAL Y DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO.

ESTE TRABAJO SE REALIZO EN LA ESTACION DE BIOLOGIA TROPICAL "LOS TUXTLAS", VERACRUZ, DE LA UNAM EN UN PERIODO DE TIEMPO QUE ABARCO A PARTIR DE NOVIEMBRE DE 1982 A MAYO DE 1984 CON UN TOTAL DE 16 COLECTAS.

PARA LA COLECTA DE LOS ANIMALES EN VIVO SE UTILIZO EL METODO DE CAPTURA-RECAPTURA POR MEDIO DE TRAMPAS TIPO SHERMAN CEBADAS CON HOJUELAS DE AVENA.

EN EL ANALISIS DE RESULTADOS SE UTILIZARON DOS METODOS: CENTRO DE ACTIVIDAD PARA CUANTIFICAR EL AREA DE ACTIVIDAD Y EL DE LA DISTANCIA MAYOR RECORRIDA PARA CUANTIFICAR LA DISTANCIA QUE RECORRIAN LOS ROEDORES DURANTE SUS ACTIVIDADES DIARIAS.

SE OBTUVO QUE LA RELACION ENTRE EL AREA DE ACTIVIDAD CON LA DENSIDAD POBLACIONAL NO EXISTE EN LOS MACHOS Y EN LAS HEMBRAS FUE INVERSA.

LA RELACION ENTRE EL AREA DE ACTIVIDAD Y LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN MACHOS ES NULA: PERO CON LAS HEMBRAS REPRODUCTIVAMENTE ACTIVAS ES DE TIPO DIRECTA.

LA RELACION ENTRE EL AREA DE ACTIVIDAD Y LA DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO EN LOS MACHOS ES DE TIPO DIRECTA Y EN LAS HEMBRAS ES INVERSA.

LA RELACION ENTRE EL EL AREA DE ACTIVIDAD Y EL PESO DEL CUERPO EN LOS MACHOS ES DIRECTA, EN LAS HEMBRAS NO EXISTE.

POR ULTIMO SE ENCONTRO QUE EN LOS MACHOS COMO FORMA DE ORGANIZACION SOCIAL SE PRESENTA LA DOMINANCIA, EN INDIVIDUOS REPRODUCTIVAMENTE ACTIVOS.

EN LAS HEMBRAS SE APRECIA LA PRESENCIA DE TERRITORIOS EN INDIVIDUOS REPRODUCTIVAMENTE ACTIVOS.

## INTRODUCCION

### I. GENERALIDADES

En México se presenta una amplia variedad de ecosistemas terrestres, que reflejan los diferentes factores fisiográficos que integran el territorio nacional.

De estos, la Selva Alta Perennifolia (Miranda y Hernández-X., 1963), es el más productivo y el de una mayor diversidad de especies, tanto animales como vegetales.

En este bioma, se encuentran comunidades bióticas actualmente amenazadas por la forma de explotar los recursos, que -- consiste en su transformación a monocultivos y praderas para la ganadería extensiva (Carabias, 1980).

Los roedores son un grupo de mamíferos bastante diverso y abundante, que incluye a más de una tercera parte de los géneros actuales (Cockrum, 1962; Walker, 1964; Vaughan, 1972).

Estos animales constituyen el Orden Rodentia y presentan hábitos alimenticios variados. Por lo que juegan un papel preponderante en los diferentes eslabones de las cadenas alimenticias, al ser un paso importante de energía para los siguientes niveles tróficos, debido a que sirven como alimento a diversos carnívoros (Colinvaux, 1980; Pianka, 1982).

Algunos actúan como depredadores de plantas, semillas e invertebrados (Janzen, 1970; 1982a,b; Vandermeer, 1979; Perry y Fleming, 1980) y también como dispersores de semillas; siendo éste el caso de los roedores heterómidos, que son animales altamente almacenadores de granos (Eisenberg, 1963; Fleming y Brown, 1975).

Existen roedores que afectan negativamente al hombre, como por ejemplo, en plagas a cultivos, como transmisores de enfermedades y como agentes contaminantes de alimentos (Villa, 1963; Walker, 1964).

Algunos estudios ecológicos sobre roedores se han desarrollado en áreas tropicales (Rood y Test, 1968, Fleming, 1970, 1971; 1974a, b; 1979; Fleming y Brown, 1975; Anderson, 1982b) y específicamente en México (Fey, 1976; Sánchez-Cordero, 1985), los que constituyen un aporte importante, pero reducido, si se considera la amplia diversidad de los roedores habitantes de estas zonas, por lo que es necesario aumentar el conocimiento de su biología y ecología.

## II. AREA DE ACTIVIDAD

El concepto de área de actividad o ámbito hogareño, fue definido por Burt (1943) de la siguiente forma "es el área recorrida por el animal durante sus actividades diarias, en bús-

queda de alimento, pareja y cuidado de las crías, excluyendo - las salidas ocasionales fuera del área".

A esta definición es necesario añadirle la noción de lo-- que es la frecuencia del uso de ciertas áreas preferenciales-- favorables en el tiempo; porque el área de actividad es dinámi-- ca, debido a que cambia en tamaño, posición y forma, como posi-- ble respuesta a las diferentes presiones que actúan sobre la-- población (Stickel, 1954; Martinsen, 1968; Myton, 1974; Koepl et al., 1975).

Si existe la defensa de alguna parte del área de activi-- dad; o de su totalidad, en su lugar se utiliza el concepto de-- territorio en el que va implícita la idea de un comportamiento-- agonístico por parte de él o los propietarios, hacia otros in-- dividuos de la misma especie o sexo (Burt, 1940; Getz, 1961; - Sheppe, 1966; Jorgensen, 1968; Simon, 1975). El grado de agre-- sividad varía con respecto a la especie, a la época del año, y-- con el sexo (Burt, 1940, 1943; Healey, 1967; Yeaton, 1972; Si-- mon, 1975; Kinsey, 1977; Murie y Harris, 1978).

El entendimiento adecuado de lo que es el área de activi-- dad de un animal es importante para conocer su historia de vi-- da, para comprender los problemas de censado y control de pe-- queños mamíferos, así como para saber la forma en que es utili-- zado el espacio y sus recursos, los tipos de organización so-- cial y el grado de competencia intra- e interespecífica de los

individuos de una población (Blair, 1942; Burt, 1943; Ilayne, - 1949a; Dice y Clark, 1953; Getz, 1961; Sheppe, 1966; Jorgensen, 1968; Fleming, 1971, 1974a,b; Burge y Jorgensen, 1973; Maza et al., 1973; Metzgar, 1973; Myton, 1974; Abramsky y Tracy, 1980; O'Farrell, 1980; Scheibe, 1984).

La posible variación en el tamaño del área de actividad, se debe al efecto de factores como son:

#### ALIMENTACION

La disponibilidad del alimento, se considera un factor -- que afecta al cambio de tamaño del área de actividad de un ani mal (Dice y Clark, 1953; Stickel, 1954; Morris, 1955; Jorgen-- sen, 1968; Van Vleck, 1969; Cornaby, 1973).

Estudios recientes indican la existencia de una correla-- ción inversa entre estas dos variables, o sea que, en épocas-- de escasez de alimento, las áreas de actividad de los animales son amplias, para cubrir las necesidades energéticas básicas-- de los organismos; que cuando la disponibilidad del alimento-- es mayor (Stickel, 1960, 1968; Fleming, 1970; Cranford, 1977;-- Myllymaki, 1977; Jenkins, 1981).

#### REPRODUCCION

Para que las funciones reproductivas de los individuos de una población se efectúen oportunamente, es necesario que cuen ten con un apoyo energético, que lo aseguran por medio de la -

obtención del alimento (Burt, 1940; Jameson, 1955; Watts, 1970; Fordham, 1971; Cole y Batzli, 1978; Taitt, 1981; Canela y Sánchez-Cordero, 1984), que a su vez, permita un aumento en el peso del roedor y así cumplir con el imperativo de la reproducción, el apareamiento oportuno.

El periodo reproductivo muchas veces está restringido a una determinada época del año, y sucede cuando las condiciones climáticas son propicias y la productividad del ecosistema es elevada; su duración depende entre otros factores del tipo de hábitat y de la disponibilidad del alimento (Schoener, 1968).

Durante este periodo, las estrategias referentes al uso del espacio, por parte de la mayoría de los roedores en ambos sexos, son distintas. Las hembras reproductivamente activas (preñadas y receptivas), poseen áreas de actividad propias, no compartidas con otras hembras, debido a que el comportamiento agonístico entre sí es elevado (Burt, 1940; Metzgar, 1971; Miller y Getz, 1977; Canela, 1981). Las hembras lactantes presentan una área de actividad mayor que las hembras no reproductivas, debido a la demanda energética que éstas sufren (Canela y Sánchez-Cordero, 1984; Scheibe, 1984), por lo que tienen que recorrer mayores distancias en la búsqueda de alimento.

Los machos reproductivamente activos (testículos en posición inguinal), presentan áreas de actividad mayores que las de los machos inactivos o no reproductivos, debido a que reco-

rren mayores distancias en la búsqueda de pareja para aparearse (Hawes, 1977; Murie y Harris, 1978; Canela y Sánchez-Cordero, 1984); la sobreposición de las áreas de actividad entre los machos reproductivamente activos es escaso, debido a la existencia de un comportamiento agonístico entre sí, que los separa (Yeaton, 1972; Murie y Harris, 1978; Scheibe, 1984).

#### PESO CORPORAL

En algunos estudios sobre mamíferos, Mc Nab (1963, 1980) demuestra que el tamaño del área de actividad de éstos varía de acuerdo al tamaño de su cuerpo, además de tomar en cuenta el tipo de dieta alimenticia del animal; por lo tanto, el tamaño del área de actividad, está determinado significativamente por el requerimiento energético del animal (Schoener, 1968; Hawes, 1977; Harestad y Bunnell, 1979).

Se postula la existencia de una relación directa entre el tamaño del área de actividad y el peso corporal de los individuos, por lo tanto, animales de mayor peso, presentan áreas de actividad más grandes, que las áreas de los individuos más ligeros, debido tal vez a la mayor distancia recorrida en búsqueda de alimento, por los animales más pesados (Mc Nab, 1963, 1980; Harestad y Bunnell, 1979).

#### DENSIDAD POBLACIONAL

La densidad de una población se define como el número de individuos por unidad de área o volumen (Krebs, 1978). Esta--

puede aumentar debido a 1) el nacimiento, 2) la inmigración de jóvenes, subadultos y adultos, hacia dentro del área en cuestión; puede disminuir debido a 3) muerte de los residentes y 4) el movimiento de los individuos residentes hacia fuera del área, o emigración (Blair, 1951).

Por diversos estudios (Calhoun, 1952; Getz, 1961; Krebs, 1966; Fleming, 1970, 1971, 1974a,b; Sánchez-Cordero, 1980, 1985; Canela, 1981; Taitt, 1980; Anderson, 1982b), se sabe que durante las distintas épocas del año, el número de individuos de una población varía, debido a las diversas presiones a que está sometida.

La literatura referente a mamíferos registra relaciones de controversia entre el área de actividad y la densidad poblacional.

La mayoría de los investigadores mencionan una relación de tipo inverso entre estas dos variables, indicando que, durante las altas densidades o picos poblacionales, se registran pequeñas áreas de actividad y que en bajas densidades, se reportan mayores áreas de actividad (Stickel, 1960, 1968; Getz, 1961; Buckner, 1966; Sheppe, 1966; Van Vleck, 1969; Fleming, 1970, 1971; Metzgar, 1971; O'Farrell, 1980; Canela, 1981), debido al comportamiento agonístico existe entre los individuos de la población, precisamente durante la época de un mayor número de organismos (Krebs, 1970; Canela y Sánchez-Cordero, 1984).

Otros autores sugieren una correlación lineal y negativa (White, 1964; Abramsky y Tracy, 1980), que es la relación entre estas dos variables, donde resulta una línea recta, con pendiente negativa; que indica mayores áreas de actividad en bajas densidades.

Algunos investigadores informan una ausencia de relación entre estas dos variables, concluyendo que son independientes una de la otra (Batzli, 1968; Myllymaki, 1977).

#### ORGANIZACION SOCIAL

La competencia por el espacio, por el alimento o la pareja, ocasiona interacciones agonísticas entre los individuos de una población (Burt, 1940, 1943); una forma de reducir tales presiones, por parte de los roedores, es el establecer un tipo de organización social entre éstos, que sirva como un mecanismo regulador de su crecimiento poblacional (Healcy, 1967; Fleming, 1970, 1971, 1974a; Maza et al., 1973; Taitt, 1981).

Puede existir una relación directa, entre las fuerzas que determinan el tamaño poblacional, como es la interacción social, que se reflejen en el tamaño del área de actividad (Sheppe, 1966; Maza et al., 1973).

La forma de utilizar el espacio por los individuos está en relación con el tipo de organización social que presentan (Maza et al., 1980), brindando diversas estrategias en la for-

ma de explotar los recursos, y una manera de verificar su uso, es por medio de la cuantificación del área de actividad del animal (O'Farrell, 1980).

Un resultado de la organización social en una población, es la dominancia o jerarquía social, su posible relación con el área de actividad es la siguiente:

La jerarquía social se refiere al establecimiento de diversos grados de dominancia dentro de un grupo de individuos de la misma especie (población, clan, harem, familia) y se caracteriza por la presencia de organismos dominantes y subordinados (Fleming, 1974a; O'Farrell, 1980).

Este comportamiento es establecido y mantenido por un aspecto fisiológico, como lo es la condición reproductiva del animal y además por algunos caracteres de la morfología externa de éste, como son su tamaño y peso (Fleming, 1974a).

Por lo tanto, los individuos dominantes, son aquellos que presentan un mayor peso y tamaño, además de que se encuentran sexualmente activos (Fleming, 1974a; Taitt, 1981).

## II. UBICACION TAXONOMICA Y DESCRIPCION DE LA ESPECIE

Según Hall (1981), el género Heteromys, forma parte del Orden Rodentia, Suborden Sciuromorpha, Familia Heteromyidae, Subfamilia Heteromyinae.

De acuerdo con la investigación sistemática más reciente realizada por Rogers y Schmidly (1982), referente al género Heteromys, de la especie desmarestianus, señalan a esta especie en una ubicación dentro del subgénero Heteromys y que está constituida por dos subespecies; que son H. d. desmarestianus, localizado en los estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco, Chiapas y Quintana Roo de la República Mexicana; y H. d. temporalis distribuido exclusivamente en la parte central de Veracruz. Estas dos subespecies se distinguen entre sí por sus medidas somáticas, como son la longitud total y de la cola (Hall, 1981).

A este grupo de roedores se les conoce comúnmente con el nombre de ratones espinosos con abazones, y son de tamaño grande, la longitud total del cuerpo varía entre los 255 a 345 mm., la de la cola entre 130 a 190 mm. y la de la pata trasera de 13 a 42 mm.

La parte superior del cuerpo varía de un color gris a negro; sombras oscuras limitan usualmente la región media dorsal, salpicado con delgados pelos ocres; las partes ventrales inferiores son blancas, la línea lateral del cuerpo es de

un color ocre, cuando está presente se observa poco pronunciada; la longitud de la cola es mayor que la longitud de la cabeza y del cuerpo juntas; es raramente peluda; obscura por encima y blanco por debajo; la superficie ventral de las extremidades usualmente está bañada por un color ocre (Hall, 1981).

El cráneo es grande, abovedado; el interparietal variable, bula pequeña, la fosa interpterigoidea tiene forma de v, y su fórmula dentaria es I 1/1 C 0/0 Pm 1/1 M 3/3  $\bar{=}$  20.

Heteromys desmarestianus se encuentra presente en zonas boscosas tropicales y selváticas húmedas, con alturas que varían desde el nivel del mar, hasta regiones montañosas, incluyendo planicies (Goldman, 1911; Hall y Kelson, 1959; Hall, 1981; Rogers y Schmidly, 1982).

Estos roedores son animales de hábitos nocturnos, esquivos y buscan refugio en madrigueras construidas bajo tierra, cuyas entradas están usualmente localizadas bajo un tronco, un árbol, una roca o cerca de algún arbusto; al oscurecer comienzan su búsqueda de alimento, como son semillas, hojas verdes, tallos, frutos, nueces de palmas y a veces insectos o sus larvas, así como también lombrices de tierra. Tales insumos son transportados a su madriguera donde son comidos o almacenados, esto lo pueden realizar gracias a las invaginaciones cutáneas externas, localizadas junto a la boca, denominadas abazones (Goldman, 1911; Walker, 1964).

Esta especie es sexualmente dimórfica, con los machos --- adultos pesando alrededor de un tercio más que las hembras --- adultas; aparentemente los machos alcanzan la madurez sexual-- al tener un peso aproximado de 75 gr. o más y tienen una actividad reproductiva a lo largo de todo el año (Fleming, 1974b); las hembras, paren de tres a cinco crías por camada principalmente en primavera y verano (Asdell, 1946), aunque también se pueden aparear durante todo el año (Goldman, 1911; Fleming, -- 1974b), en zonas tropicales disminuyen su actividad reproductiva en la época de secas, reiniciándola en la de lluvias; el periodo de gestación es de 28 días aproximadamente; las hembras-- son poliestras y producen alrededor de cinco camadas al año;-- al parecer no presentan un estro postparto (Fleming, 1974b).

### III. POSIBLE ORIGEN DE Heteromys

La familia Heteromyidae está razonablemente bien conocida en el aspecto taxonómico y presenta un respetable registro fósil (Wood, 1935). Tomando como base la revisión paleontológica hecha por Wood (1935), se sabe que los primeros registros-- fósiles de heterómidos, comprenden al género Heliscomys, que-- data del Oligoceno Inferior.

Posiblemente durante esta época, dos poblaciones se separaron, una dio origen a la presente subfamilia Heteromynae y-- la segunda línea de descendencia dio origen a otros géneros.-- Dentro de la primera línea, tal vez Liomys y Heteromys se separaron en el Mioceno; este evento se cree relacionado con un incremento general de aridez en Norte América.

Durante el Eoceno el continente tuvo un clima húmedo y la vegetación dominante fue boscosa, pero una elevación de las masas terrestres, en el Oligoceno, dio la formación de planicies húmedas. Así, la construcción montañosa del Mioceno, incrementó la aridez en el oeste de Norte América y, a pesar de la glaciación del Pleistoceno, se superimpuso un patrón alternante en las condiciones de aridez y humedad; los restos fósiles de --- Heteromys están asociados con un hábitat húmedo. (Wood, 1935).

## ANTECEDENTES

El concepto del área de actividad en pequeños mamíferos-- ha recibido una considerable atención durante los últimos 20 - años por parte de muchos ecólogos. Desafortunadamente no ha - existido y en la actualidad no existe un acuerdo general entre los investigadores, que indique el método más adecuado para la cuantificación del área de actividad de los animales y que ade más se pueda aplicar en diversos casos, para permitir la compa ración de resultados (Anderson, 1982a).

Cada investigador ha desarrollado su propia metodología,- y no existe una relación concordante entre éstas, pues cada -- una está basada en situaciones especiales, difíciles de repe-- tir y que brindan una alta variabilidad en los resultados obte nidos, por lo que es necesario hacer una estandarización de ta les metodologías (Mohor, 1947; Davis, 1953; Getz, 1961; Van -- Vleck, 1969; Burge y Jorgensen, 1973).

Entre las situaciones especiales, se puede considerar el comportamiento de la especie seleccionada (Sealander y James, - 1958; Metzgar, 1973; Sarrazin y Bider, 1973); el tipo y forma- de trampeo (Hayne, 1950; Getz, 1961; Taitt, 1981), su duración (Morris, 1955; Martinsen, 1968; Van Vleck, 1959), el tamaño -- del área trampeada, así como del número de trampas (Van Vleck, 1969), tipo de cebo utilizado (Sealander y James, 1958), la -- época del año y algunos factores bióticos, como son la compe- tencia y la depredación (Sarrazin y Bider, 1973).

La mayoría de los cálculos del área de actividad, han sido determinados por el método de trampeo en vivo, conocido también como el método de captura-marcaje-recaptura (Hayne, 1949b; Getz, 1961; White, 1964; Smith, 1968; Van Vleck, 1969; Andrewartha, 1973; Wilbur y Landwehr, 1974; Hilborn et al., 1976;-- Nichols y Pollock, 1983), mediante el cual los animales son -- capturados, marcados individualmente y liberados en el lugar-- original de captura; las trampas pueden ser colocadas en una-- línea, en un cuadrante o al azar (Hayne, 1949; Davis, 1953; Mo-- rris, 1955; Delany, 1980; Anderson et al.; 1983).

Estos estudios se basan en la suposición de que todos los individuos que se localizan en el área de trabajo tienen la -- misma probabilidad de captura (Hayne, 1949a; Stickel, 1954; -- Smith, 1968; Wilbur y Landwehr, 1974; Hilborn et al., 1976).

Los métodos utilizados para cuantificar el área de activi-- dad, se pueden dividir en aquellos que sólo usan el área ence-- rrada por los puntos de captura, conocido como área mínima --- (Mhor, 1947; Hayne, 1949a; Stickel, 1954; Van Vleck, 1969; My-- ton, 1974); aquellos que añaden a esta área una zona limitante para compensar el error del trampeo, en el área limitante, co-- nocido con el nombre de área límite (Blair, 1940, 1941; Hayne, 1949a; Stickel, 1954; Van Vleck, 1969; Myton, 1974), y otros-- que consideran la distancia mayor entre los puntos de captura-- más separados para ser el radio o eje del área de actividad -- (Burt, 1940; Stickel, 1946, 1964; Hayne, 1949a; Van Vleck, ---

1969; Myton, 1974; Abramsky y Tracy, 1980). Uno más está basado en la probabilidad de captura del animal, denominado centro de actividad (Hayne, 1949a; 1950; Dice y Clark, 1953; Stickel, 1954; Getz, 1961, Burge y Jorgensen, 1973; Maza et al., 1973; Koepl et al., 1975).

Otros métodos usados para el cálculo del área de actividad, que no se basan en el trapeo en vivo, son el de evidencias indirectas, como son el de rastros y huellas; el marcaje por radio isótopos; por observación directa y por radio telemetría (Myton, 1974).

Los estudios ecológicos de heterómidos tropicales no son muy abundantes, y T. H. Fleming es quien más ha contribuido con aportaciones al respecto, entre las que se tienen las realizadas en Panamá, referentes a la dinámica poblacional del género Liomys (1970, 1971); y las efectuadas, de Costa Rica, sobre Heteromys desmarestianus, en particular, con relación a su dinámica poblacional (1974b), así como las de su organización social y comportamiento (1974a), otras sobre la forma de almacenar semillas y construcción de su madriguera (Fleming y Brown, 1975) y sobre algunos aspectos de su crecimiento y desarrollo (1977).

En otras investigaciones relativas a algunas especies del género, como las realizadas por Rood y Test (1968), quienes trabajaron aspectos de la ecología de H. anomalus en Venezuela;

Rood (1963), lo hizo sobre el comportamiento de H. melanoleucus; Eisenberg (1963), estudió la etología de los diferentes géneros que forman parte de la familia Heteromyidae.

Por otro lado, también existen algunas obras referentes a la medida del tamaño del área de actividad de heterómidos del desierto (Maza et al., 1973; Schroeder, 1979).

El presente estudio es el primer trabajo relativo a la ecología de Heteromys desmarestianus, en la selva mexicana de la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas", Veracruz.

## DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

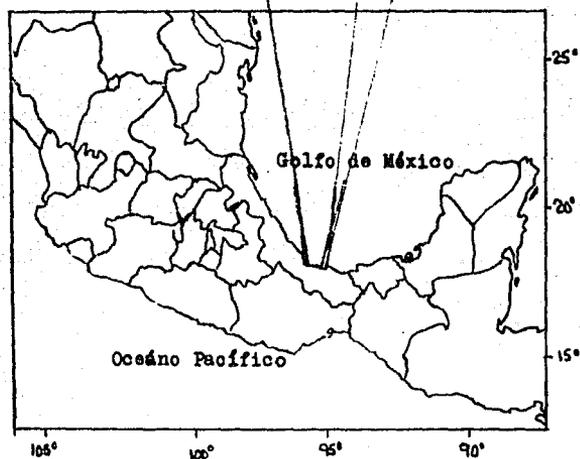
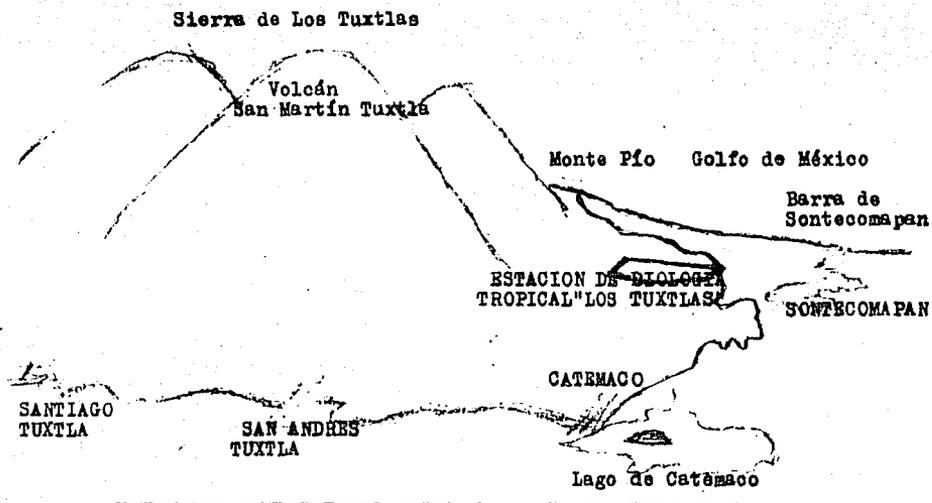
La Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas", se ubida en la parte Sureste del Estado de Veracruz, en la Sierra de Los Tuxtlas (Navarro, 1982; Piñero y Sarukhán, 1982), la estación se sitúa en las coordenadas geográficas que varían entre los 95° 04' y 95° 09' oeste y entre los 18° 34' y 18° 36' norte, aproximadamente sobre el kilómetro 35 de la carretera deterracería que va de Catemaco a Monte Pío (Martínez, 1980).

La región donde se ubica la estación presenta un clima cálido húmedo con lluvias en verano y principios de otoño (Am(f)) (García, 1970). Esta región se caracteriza por la presencia de fuertes vientos del norte, en invierno, denominados comúnmente "nortes".

Desde el punto de vista geológico, se puede decir que en esta zona se presentó una gran actividad volcánica, que se inició en el Terciario y prosiguió durante el Plio-Pleistoceno. La región es de origen basáltico, dominada por el volcán de -- San Martín, con abundantes piroclastos, que originan latoseles de migajón arcilloso. Por lo tanto, se observan suelos derivados de cenizas volcánicas, litosoles, regosoles lateríticos rojos, amarillos y andosoles tropicales (Ríos MacBeth, 1952).

La variación altitudinal de la reserva, se presenta entre los 160 m. a los 630 m., además de la altura del volcán de San Martín, que se extiende hasta los 1500 m.

REGION DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ.



Mapa 1. Localización de la estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", en Veracruz.

El tipo de vegetación del lugar es la Selva Alta Perennifolia (Miranda y Hernández-X, 1963; Sousa, 1968), en donde las asociaciones vegetales siguen un patrón de variación gradual.

La selva de "Los Tuxtlas", presenta tres estratos arbóreos: uno superior, con una variación altitudinal de 20 a 35 m., en el que se encuentran especies como Nectandra ambigens (Lauraceae), Poulsenia armata (Moraceae), Omphalea alicastrum (Euphorbiaceae), Dussia mexicana (Leguminosae), Brosium alicastrum (Moraceae), Pithecellobium arboreum (Leguminosae), Bernoullia flammea y Ficus tecolutensis. En la variación de altura de los 10 m. a 20 m. se detecta un estrato medio formado, principalmente, por árboles de Pseudolmedia oxyphylaria (Moraceae), Quararibea funebris (Bombacaceae), Croton glabellus (Euphorbiaceae), Stemmadenia donnell-smithii (Apocynaceae). Por último, por debajo de los 10 m. se encuentra un estrato inferior caracterizado por la abundancia de la palma Astrocaryum mexicanum, otras palmas como Geonoma mexicana y árboles de Faramea occidentalis (Rubiaceae) y Trophis racemosa (Moraceae).

Esparcidos en sitios donde hubo perturbaciones naturales o causadas por el hombre, se pueden encontrar árboles de especies secundarias, tales como Cecropia obtusifolia (Moraceae), Heliocarpus appendiculatus, H. donnell-smithii (Tiliceae), Trema micrantha (Ulmaceae), Ochroma lagopus (Bombaceae) y Piper amalago (Martínez, 1980).

## OBJETIVOS

### Objetivo General.

Determinar el área de actividad de Heteromys desmarestianus y establecer su relación con las épocas estacionales de lluvia y sequía de la región de "Los Tuxtlas", con Selva Alta-Perennifolia.

### Objetivos Particulares.

Establecer cómo afectan los siguientes factores al cambio en el tamaño del área de actividad de Heteromys desmarestianus.

- Densidad Poblacional.
- Disponibilidad del alimento.
- Actividad reproductora en ambos sexos.
- Organización Social.
- Peso del cuerpo del animal.

## HIPOTESIS Y PREDICCIONES

### A) Densidad Poblacional.

I. Conforme aumenta la densidad poblacional, se incrementa el comportamiento agonístico entre los individuos, afectando de manera inversa al tamaño del área de actividad.

1.- En altas densidades poblacionales, se reduce el tamaño del área de actividad de los individuos y cuando las densidades son bajas, aumenta el tamaño del área de actividad.

2.- Durante las altas densidades poblacionales, la superposición de las áreas de actividad entre individuos del mismo sexo es mínimo, debido a la presencia de una conducta agonística entre sí, que los separa.

### B) Reproducción.

II. Durante la época reproductiva, los machos y las hembras presentan estrategias diferentes en el uso del espacio; los machos reproductivamente activos tienen áreas de actividad mayores que los inactivos, debido a la búsqueda de pareja para el apareamiento.

Las hembras de distinto estadio reproductivo se caracterizan por la presencia de áreas de actividad de diferente tamaño, dependiendo de sus necesidades energéticas.

- 3.- Los machos activos recorren mayores distancias, o bien tienen áreas de actividad máximas, debido a la búsqueda de pareja para el apareamiento.
- 4.- Las hembras reproductivamente activas, presentan áreas de actividad excluyentes, para con otras hembras de igual estadio reproductivo y por lo tanto, con poca sobreposición.
- 5.- Las hembras lactantes presentan áreas de actividad más grandes, que las hembras de otros estadios reproductivos, debido a la alta demanda energética.

C) Alimento.

III. La disponibilidad del recurso alimenticio afecta de una manera inversa al tamaño del área de actividad de los individuos, debido a que la abundancia de este recurso está determinada por los factores ambientales de la zona, propiciando como respuesta el cambio en el tamaño de las áreas de actividad de los roedores.

- 6.- Durante la época de abundancia de alimento, el tamaño del área de actividad de los individuos se reduce, y en el de escasez se amplía.

D) Peso del Cuerpo.

IV. Existe una relación directa entre el tamaño del área de

actividad y el peso del cuerpo de los individuos, porque los individuos más pesados necesitan recorrer mayores distancias para la búsqueda de alimento, no sucediendo lo -- mismo con los de más bajo peso, que poseen áreas de actividades menores.

7.- Los individuos de mayor peso presentan áreas de actividad más amplias que los individuos de un peso menor.

## METODOLOGIA

Al iniciar este trabajo, el área de estudio se dividió en tres zonas, denominadas con los números I, II y III. La distancia aproximada existente entre zona y zona, fue de 250 a 300 m., estando separadas por algunos arroyuelos.

Para su estudio, cada zona se dividió en cuadrantes; se trazó a lo largo una línea formada por 15 puntos, con una distancia de separación entre punto y punto de 10 metros. A su vez, se enumeraron de una forma creciente, del 1 al 15. A partir de cada uno de estos puntos, se trazó otra línea horizontal constituida por tres puntos, con una separación entre punto y punto de 15 metros, denominados con las letras A, B y C respectivamente.

Para cada vértice se asignó una trampa, la que fue marcada con el número y letra que le correspondía, es decir A-1, B-1, C-1, etc. El área total cubierta, para cada zona de estudio fue de 4500 m<sup>2</sup>.

Al realizar este trabajo se utilizó el método denominado como "captura-marcado-recaptura", que como su nombre lo indica consiste en la colecta del animal en vivo, su posterior manejo y marcaje, y su devolución al lugar donde fue colectado.

Los roedores fueron colectados por medio de trampas en---

"vivo", del tipo Sherman plegables de aluminio, de 23 x 9 x 9-cm., que fueron cebadas con hojuelas de avena.

A lo largo de este trabajo se efectuó un total de 16 colectas, que fueron:

- 1.- Del 24 al 26 de Septiembre de 1982.
- 2.- Del 29 de Octubre al 1 de Noviembre de 1982.
- 3.- Del 27 al 29 de Noviembre de 1982.
- 4.- Del 14 al 17 de Enero de 1983.
- 5.- Del 25 al 28 de Febrero de 1983.
- 6.- Del 29 de Marzo al 1 de Abril de 1983.
- 7.- Del 23 al 25 de Abril de 1983.
- 8.- Del 29 al 31 de Mayo de 1983.
- 9.- Del 15 al 19 de Julio de 1983.
- 10.- Del 26 al 28 de Agosto de 1983.
- 11.- Del 30 de Septiembre al 2 de Octubre de 1983.
- 12.- Del 11 al 13 de Noviembre de 1983.
- 13.- Del 16 al 18 de Diciembre de 1983.
- 14.- Del 19 al 21 de Enero de 1984.
- 15.- Del 10 al 12 de Marzo de 1984.
- 16.- Del 6 al 8 de Mayo de 1984.

Cada periodo de colecta consistió de 3 a 4 noches seguidas; la separación entre periodo y periodo fue aproximadamente de 30 días.

Durante el manejo del animal en el laboratorio, se tomaron datos como son las medidas de la longitud total del cuerpo, longitud de la cola, longitud de la pata trasera, longitud de la oreja, peso, tipo de pelaje, presencia o ausencia de muda, presencia de ectoparásitos; condición reproductiva; en machos; posición de los testículos y tamaño; en hembras, tipo de vagina abierta, cerrada o regenerada, desarrollo mamario lactante o no, sínfisis púbica y presencia o ausencia de embriones; además del contenido en los abazones de ambos sexos.

Después de tomados los datos, se procedía a marcar al animal por medio de la técnica de ectomización de falanges.

También se tomaron datos de la zona, línea y número de la trampa en que el animal fue colectado, así como de la especie.

La puesta de las trampas se hacía a las 15 hs. y la revisión y colecta de ejemplares se hacía a las 7 AM del día siguiente.

Para obtener el cálculo del área de actividad, se aplicó el método utilizado por Hayne (1949a) modificado por Canela (1981), que consiste en localizar en un plano de coordenadas con ejes x y y, los puntos de los lugares de captura, conocidos como centro de actividad. De estos puntos medios ( $\bar{x}, \bar{y}$ ) obtenidos, se trazó una línea recta denominada radio de recaptura, al punto más lejano de la serie de puntos (coordenadas) in

dicados en el plano, completando una circunferencia que resulta ser el área de actividad total.

El área de actividad mensual, o por época del año de un individuo, se obtuvo de la misma forma, con la excepción del radio, trazado hacia el punto promedio del periodo señalado.

También se utilizó el método de distancia mayor entre dos sitios sucesivos de captura (Stickel, 1954; Van Vleck, 1969; Fleming, 1974b), que indica una medida de longitud y da información acerca de la cantidad de movimientos que el animal presenta en un tiempo determinado. En este caso se tomaron registros por época del año, debido a su escasez.

## RESULTADOS

### 1.- Area de Actividad y Número de individuos colectados.

La fluctuación del número de individuos colectados de Heteromys desmarestianus de "Los Tuxtlas", Veracruz, se indica en la figura 1, donde se aprecia que el pico de un mayor número de individuos colectados, coincide en Julio de 1983, con un total de 61 individuos; seguido por los meses de Agosto con 59 individuos, Septiembre con 56 individuos, Noviembre con 57 individuos. Los periodos de un bajo número de individuos colectados corresponden a Noviembre de 1982 con 10 individuos, Febrero de 1983 con 12 individuos y Mayo de 1984 con 11 individuos.

En la figura 2 se observa la gráfica que indica el cambio en el número de individuos colectados machos adultos, en distintos meses; en donde el mayor pico se informa para el mes de Agosto de 1983 con un total de 23 individuos y los de menor número se reportan para los meses de Enero y Febrero de 1984 con 1 individuo respectivamente, y en Mayo de 1984 con 3 individuos. También se observa la fluctuación en el número de hembras adultas colectadas, el mayor número de hembras se reporta para el mes de Noviembre de 1983 con un total de 35 individuos; y el de menor número en Noviembre de 1982 con 3 individuos y Mayo de 1984 con 3 individuos.

En la figura 3 se observa la gráfica del número de individuos subadultos y juveniles registrados por mes. Para los subadultos el pico del mayor número se observa en Marzo de 1983-- con un total de 14 individuos, y el de menor número en Septiembre de 1982 con 1 individuo, en Noviembre de 1983 con 2 individuos y en Mayo de 1984 con 1 individuo. El mayor número de juveniles reportados es para Julio de 1983 con 13 individuos y-- el de menor, es en Enero, Febrero y Mayo de 1984 con 1 individuo respectivamente.

En la figura 4a se grafica el aumento en el número de individuos machos adultos colectados en diferentes meses contra su área de actividad promedio.

Al analizar esta figura, se observa poca variación en el tamaño del área de actividad promedio (cuadro 2); durante el mes en que se colectó el mayor número de individuos (Agosto de 1983), el área de actividad sufre una leve disminución en el tamaño, la que no es muy significativa; y cuando el número de individuos colectados es bajo, como en los meses de Abril y Mayo de 1983, el área de actividad se mantienen con poca variación.

En la figura 4b se grafica el número de individuos machos adultos colectados por mes contra su distancia recorrida promedio. Así, se analiza la distancia recorrida por los machos durante cada época del año, y se observa una clara relación directa con el número de individuos registrados, debido a que --

cuando se observa un mayor número de individuos, la distancia recorrida es mayor (Verano y Otoño, 19 mts. respectivamente); y que en un bajo número de individuos, se recorren menores distancias (Primavera de 1983, 10 mts.).

Por otra parte, en la figura 5a se grafica la curva de la fluctuación en el número de hembras adultas colectadas por mes contra su área de actividad promedio.

Se observa que el pico de mayor número de hembras (cuadro 2) es para el mes de Noviembre de 1983, correspondiéndole una área de actividad pequeña en tamaño ( $113 \text{ m}^2$ ), y cuando el número de hembras disminuye, las áreas de actividad se agrandan -- ( $6 \text{ ind. vs } 246 \text{ m}^2$ ), lo que indica que existe una relación inversa entre estas dos variables.

En la figura 5b se grafica el número de hembras adultas colectadas por mes, contra la distancia recorrida promedio; y se observa también una relación inversa entre estas dos variables, ya que en la época de bajo número de hembras (Otoño de 1982), se recorrió una mayor distancia; no así, en la época donde se reporta el mayor número de hembras (Otoño de 1983), con menor distancia recorrida (14 m.).

Por lo que respecta a la densidad poblacional (cuadro 1), se observa que para el mes de Julio de 1983 se localiza el pico de mayor densidad, con un total de 45 individuos por hectá-

rea, seguido por los meses de Agosto (44 ind./ha.), Septiembre (41 ind./ha.), y Noviembre de 1983 (42 ind./ha.). En lo que concierne a la menor densidad registrada, ésta se indica para los meses de Noviembre de 1982 con 7 ind./ha., Febrero (9 ind./ha.) y Mayo de 1983 (8 ind./ha.).

## 2.- Area de Actividad y Reproducción.

En la figura 6a, se aprecia el porcentaje de actividad reproductiva de machos adultos activos sexualmente (testículos--escrotados), el área de actividad promedio, con respecto a cada mes de colecta. Y en la figura 6b, también se aprecian estas variables, pero en vez del área de actividad, se grafica--la distancia recorrida promedio por época del año.

En el análisis de estos resultados (cuadro 3), se observa que en el mes de Septiembre de 1983, se registra la mayor área de actividad ( $273 \text{ m}^2$ ), con un porcentaje de actividad reproductiva de 71 y es durante esta época del año que los roedores recorren mayores distancias (18 m.). Para Mayo de 1983 se registra la menor área de actividad ( $48 \text{ m}^2$ ), en este mes se presenta un porcentaje de actividad reproductiva de 80; durante esta época (primavera) no se pudo obtener un cálculo de la distancia recorrida, por la escasez de registros de los animales.

La menor actividad reproductiva se registra durante los--meses de Marzo y Abril de 1983, con un porcentaje de 33, sin--registros del área de actividad o de la distancia recorrida.

De manera general, se puede decir que las áreas de actividad, no varían mucho en tamaño, con la excepción de los registros de los meses de Mayo y Septiembre de 1983; lo mismo sucede con las distancias recorridas, que varían entre los 14 y 18

mts.

Por la escasez de registros, no se puede establecer algún tipo de relación entre las variables cuantificadas.

La actividad reproductiva de los machos y, por lo tanto, la época reproductiva, se observa durante todo el año (1983), con diferentes porcentajes de actividad que son, en su mayoría, elevados, como sucede en los meses de Enero, Febrero, Mayo, Noviembre y Diciembre de 1983.

La figura 7a, indica el porcentaje de machos reproductivamente inactivos (machos con testículos abdominales) y el área de actividad promedio de cada mes de colecta; la figura 7b, señala el mismo porcentaje de inactividad por muestra, pero ahora graficado contra la distancia recorrida promedio de los machos en cada época del año.

Se observa que durante la época de un elevado porcentaje de inactividad reproductiva (Marzo y Abril de 1983), las áreas de actividad son menores ( $118 \text{ m}^2$  y  $89 \text{ m}^2$  respectivamente); así como la distancia recorrida promedio (10 m). En la época de poca actividad reproductiva de machos (Verano 83), el área de actividad promedio es mayor ( $229 \text{ m}^2$ ), junto con la distancia recorrida promedio (23 m); así se establece una relación de tipo inverso entre las variables.

En la figura 8a y en el cuadro 4, se indica el porcentaje de actividad reproductiva para las hembras sexualmente activas (sólo preñadas y receptivas), junto con el área de actividad-- promedio de cada mes de colecta; y en la figura 8b, se grafica el mencionado porcentaje de actividad reproductiva contra la - distancia recorrida, calculada para cada época del año.

Lo primero que se observa es que las hembras muestran --- áreas de actividad promedio de tamaño variable en el tiempo, - lo mismo sucede con los porcentajes de actividad reproductiva.

El análisis de resultados de las hembras reproductivamen- te activas, no puede ser muy completo, porque los registros de éstas son escasos. De los obtenidos, se observa que en los me- ses de mayor actividad reproductiva (Enero 22%, Marzo 50%, Sep- tiembre 34% y Diciembre 39% de 1983), las áreas de actividad-- son grandes ( $153 \text{ m}^2$ ,  $341 \text{ m}^2$ ,  $151 \text{ m}^2$  y  $167 \text{ m}^2$  respectivamente), en específico durante el mes de Marzo de 1983, cuando se alcan- za el área de actividad máxima registrada ( $341 \text{ m}^2$ ); el mes de- baja actividad reproductiva (Marzo de 1984 con 7%) presenta -- una área de actividad mínima ( $40 \text{ m}^2$ ). De tal manera que se es- tablece una relación directa entre las variables cuantificadas.

Lo mismo sucede para el porcentaje de actividad reproduc- tiva de hembras sexualmente activas y la distancia recorrida-- por éstas.

En la figura 9a y el cuadro 5, se indica el porcentaje de actividad reproductiva de hembras lactantes, con su área de actividad promedio de cada mes de colecta; y en la figura 9b se grafica el mismo porcentaje de lactancia contra la distancia recorrida promedio en cada época del año.

Se observa que el porcentaje de lactancia no excede del 50% en ninguna época del año, en relación al número total de hembras adultas registradas; además de que no se registraron hembras lactantes en todos los meses del año. También se considera la presencia de hembras territoriales (hembras lactantes colectadas en la misma trampa durante todo o casi todo el periodo de trabajo), que están en más de un 50% del tiempo total de sus registros (11 meses), hecho que indica posiblemente una estrategia en la forma de organización social de las hembras lactantes.

La medida de las áreas de actividad promedio es muy variable, así en Octubre de 1982 es de  $77 \text{ m}^2$ , con un 50% de actividad reproductiva éste, es uno de los porcentajes más elevados que se registran en este trabajo; en Enero de 1983, la medida del área de actividad es de  $77 \text{ m}^2$ , con un 33% de actividad reproductiva (lactancia); en Febrero de 1983, se obtiene el registro máximo del área de actividad y que es de  $154 \text{ m}^2$ , con un porcentaje de 50% de actividad reproductiva. La menor área de actividad para hembras lactantes, corresponde al mes de Septiembre de 1983 y es de  $55 \text{ m}^2$ , con un porcentaje mínimo de lac

tancia de 12.5%. Por lo tanto, se aprecia una posible relación directa entre el área de actividad promedio y el porcentaje de actividad reproductiva de hembras lactantes, o simplemente porcentaje de lactancia.

Al hacer el análisis de la distancia recorrida promedio, se observa que en Verano de 83, se encuentra la menor distancia recorrida (10 m) y, a su vez, un 19% de lactancia; para Otoño la distancia aumenta a 12.5 m, al igual que el porcentaje de lactancia a 33.5%; en Invierno de 1983, la distancia recorrida se mantiene en 12.5 m, bajando el porcentaje de lactancia a 15.5%. Entonces se aprecia una relación directa entre la distancia recorrida promedio y el porcentaje de lactancia, aunque, de una manera no muy patente.

En la figura 10a y en el cuadro 5, se documenta el porcentaje de hembras inactivas reproductivamente y el área de actividad promedio de éstas durante cada mes de colecta; la figura 10b, muestra el mismo porcentaje de inactividad reproductiva, ahora graficado contra la distancia recorrida promedio de las hembras en cada época del año.

Al hacer el análisis de los resultados, se observa que existe un elevado porcentaje de inactividad reproductiva durante la mayor parte del periodo de colecta, así como la variabilidad en el tamaño del área de actividad promedio. La mayor medida del área de actividad, corresponde al mes de Febrero de

1983, con un porcentaje de inactividad reproductiva de 33%; la menor área de actividad ( $61 \text{ m}^2$ ), se registra para el mes de -- Enero de 1984, con un porcentaje de inactividad de 77%. Se es tablece en este caso, una relación inversa entre las dos varia bles.

La cuantificación de la distancia recorrida promedio, indica que en Otoño de 1983, se obtiene el menor registro (12 m), con un 55% de inactividad reproductiva; y la mayor distancia-- recorrida se observa en Otoño de 1982 (25 m), con un 65% de -- inactividad.

### 3.- Area de Actividad y Disponibilidad del Alimento.

En la figura 12, se indica de una manera general, la caída de semillas en la Selva Alta Perennifolia de "Los Tuxtlas", Veracruz, durante el lapso de tiempo comprendido entre Junio de 1982 a Mayo de 1984; estos datos fueron obtenidos por Alvarez (1984).

La época de una menor caída de frutos corresponde a los periodos que abarcan los meses de Septiembre y Octubre de 1982; y de Marzo, Abril y Mayo de 1983. Existiendo un pico de máxima producción de frutos, en los meses de Julio, Agosto, Septiembre, Octubre, Noviembre y Diciembre de 1983.

En esta parte del análisis de resultados, se separan a los machos y hembras, y se toman exclusivamente en cuenta a los individuos reproductivamente activos.

La figura 6a, y 6b indican el área de actividad y la distancia recorrida de los machos reproductivamente activos. Se observa que la mayor área de actividad ( $273 \text{ m}^2$ , cuadro 3) se registra para Septiembre de 1983, existiendo, en este mes, una alta producción de frutos. La menor área de actividad, corresponde al mes de Mayo de 1983, mes en el que se registra una baja producción de frutos; al parecer se establece una relación directa entre el área de actividad promedio de machos activos y la disponibilidad de alimento (frutos).

En Otoño de 1983, estos animales recorren las mayores distancias, coincidiendo con la época de mayor caída de semillas, así se establece una posible relación directa entre la distancia recorrida promedio y la caída de alimento (frutos).

En la figura 8a, las hembras reproductivamente activas, -- muestran una área de actividad grande en Marzo de 1983, que -- sobrepasa a todas, en este mes, la disponibilidad del alimento empieza a disminuir. Desafortunadamente, no se obtuvieron registros de hembras activas en los siguientes meses de escasez de frutos, para poder inferir alguna posible relación entre--- estas variables. Marzo de 1984, representa el mes donde se encuentra la menor área de actividad para hembras reproductiva-- mente activas, aunque este dato no es muy confiable, debido a que solamente corresponde al registro de un animal. Con estas limitantes, se puede indicar una relación inversa entre la actividad reproductiva de las hembras y la disponibilidad del -- alimento.

Al analizar y comparar las figuras 9 y 12, referentes al área de actividad promedio de hembras lactantes y a la caída-- de frutos respectivamente, permite establecer una relación inversa entre estas variables; debido a que durante el mes registrado con la mayor área de actividad (Febrero de 1983), se observa una producción baja en frutos; y durante el mes en que - se encuentra la menor área de actividad de hembras lactantes - (Septiembre de 1983); la producción de frutos es alta.

Si se compara la presencia de hembras lactantes, poseedoras de áreas de actividad mutuamente excluyentes o territorios (cuadro 5), con la disponibilidad alimenticia (figura 12), se observan registros de estas hembras en meses de baja producción así como en los meses de elevada producción de alimento.

#### 4.- Area de Actividad y Organización Social.

En el cuadro 6, se indican a los individuos considerados como territoriales, siendo hembras en su totalidad, que presentan una área de actividad idéntica en tamaño a su territorio; - también se señala el porcentaje de registros en la misma trampa durante el periodo de colecta; de su total, por ejemplo, la hembra 175 tuvo un 100% de colecta, lo que significa, que solamente se registró en esa trampa (B-10) durante todo el periodo que duró el estudio y este criterio es el utilizado para designar como territorial a un roedor.

Por otro lado, el porcentaje de visita indica en qué porcentaje es compartida o visitada una trampa por otros roedores de la misma especie durante el periodo de colecta.

En el cuadro 7, se señala el porcentaje de las hembras territoriales con respecto al total de hembras incluidas en el cálculo del área de actividad; se observa que en Enero y Mayo de 1983, son los meses con mayor presencia de individuos territoriales con un 66%, seguidos de los meses de Abril y Agosto, - con un 40% y 41.6% respectivamente.

En el cuadro 8a, se indican a los individuos que compar--  
ten la misma trampa, durante el mismo periodo de colecta (mes), así como al sexo a que pertenecen, su peso y condición reproductiva. Aquí mismo se señala el porcentaje de las diferentes --

combinaciones existentes entre los sexos y entre los individuos con distinta condición reproductiva; se observa que los porcentajes más elevados corresponden a las combinaciones de individuos machos reproductivamente activos con hembras reproductivamente inactivas (28.6) y los machos reproductivamente activos con machos inactivos (28.6%); y los porcentajes más bajos o nulos son los de las hembras reproductivamente activas con hembras reproductivamente activas (0%), el de hembras activas con hembras inactivas (0%).

Como complemento de la tabla anterior se incluye la tabla 8b, que indica el solapamiento de las áreas de actividad de individuos localizados en la misma trampa, pero con una diferencia máxima de separación en el tiempo de dos meses; al sacarlos porcentajes de cada una de las combinaciones existentes entre los individuos y su condición reproductiva, y al sumarlos con los obtenidos en el cuadro 8a, se obtienen los porcentajes totales; que no varían demasiado con respecto a los anteriores. Los porcentajes totales más altos, son los que se obtienen entre las combinaciones de individuos machos reproductivamente activos con hembras reproductivamente inactivas (22.5%), machos reproductivamente activos con machos reproductivamente inactivos (22.5%); y el porcentaje más bajo corresponde a la combinación de hembras reproductivamente activas con hembras reproductivamente activas (0%), seguido por la combinación de machos reproductivamente activos con machos reproductivamente activos (3.2%).

## 5.- Area de Actividad y Peso del Cuerpo.

En la figura 11 (cuadro 9), se indica la posible relación existente entre el área de actividad promedio de individuos--- machos y hembras adultos, con su peso medio; se señala, además, el símbolo de su sexo en el punto que le corresponde en la gráfica, en su interior, el número del animal tratado.

Se establece que los machos más pesados, ubicados en el-- intervalo de 75 a 95 gr., presentan áreas de actividad más --- grandes, que los individuos machos de menor peso (65 a 74 gr.). Aunque también se registran algunos machos de elevado peso con pequeñas áreas de actividad.

La relación entre las hembras y su peso, con respecto al-- área de actividad, se observa que se agrupan alrededor de la-- variación de peso que oscila entre los 75 y los 90 gr., y no-- varía mucho el tamaño del área de actividad.

CUADRO 1 DENSIDAD POBLACIONAL

Año	Mes	No. de Individuos	Sexo	ESTRUCTURAS DE EDADES						T O T A L	
				Dp.Ad.	Núm.	Dp.Sud.	Núm.	Dp.Auv.	Núm.	Dp ♂/♀	Núm.Ind.
1982	Sep	15	♂	2	3	-	-	-	-	2	3
			♀	8	9	1	1	1	2	10	12
	Oct	14	♂	1	2	-	-	1	2	2	4
			♀	7	8	-	-	1	2	8	0
	Nov	10	♂	1	1	-	-	-	-	1	1
			♀	2	3	2	3	2	3	6	9
1983	Ene	18	♂	1	1	1	1	1	1	3	3
			♀	8	9	4	6	-	-	12	15
	Feb	12	♂	1	1	1	1	-	-	2	2
			♀	4	6	2	3	-	-	6	9
	Mar	41	♂	8	9	7	8	1	2	16	19
			♀	9	12	4	6	3	4	16	22
	Abr	35	♂	4	6	1	1	1	1	6	8
			♀	15	20	3	4	2	3	20	27
	May	20	♂	4	5	4	5	1	1	9	11
			♀	8	9	-	-	-	-	8	9
	Jul	61	♂	13	18	4	6	1	1	18	25
			♀	16	21	2	3	9	12	27	36
	Ags	59	♂	17	23	3	4	-	-	20	27
			♀	21	28	3	4	-	-	24	32
	Sep	56	♂	16	21	1	2	-	-	17	23
			♀	24	32	1	1	-	-	25	33
	Nov	57	♂	12	17	1	1	1	1	14	19
			♀	26	35	1	1	1	2	28	38
	Dic	30	♂	7	8	1	2	1	2	9	12
			♀	10	13	3	4	1	1	14	18
1984	Ene	24	♂	7	8	-	-	-	-	7	8
			♀	10	13	2	3	-	-	12	16
	Mar	25	♂	7	8	2	3	-	-	9	11
			♀	10	14	-	-	-	-	10	14
	May	11	♂	2	3	-	-	1	1	2	3
			♀	4	6	1	1	-	-	5	7

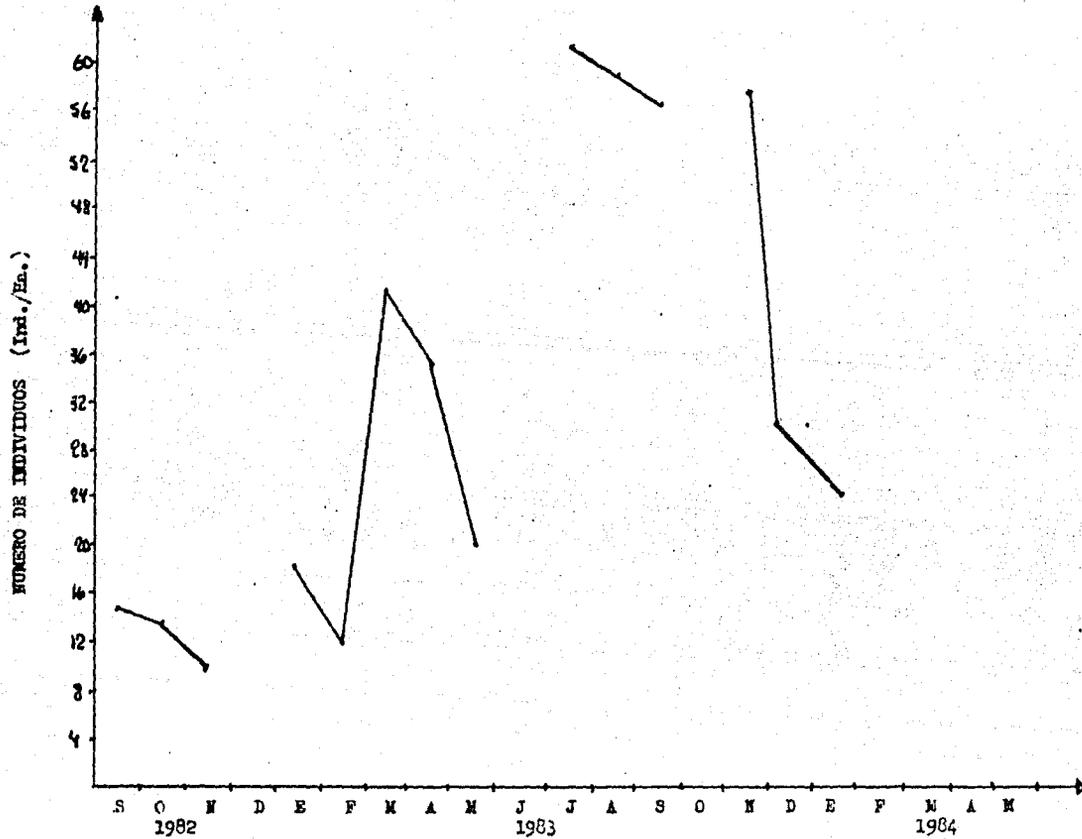


Figura 1 NUMERO TOTAL DE INDIVIDUOS DE Heteromys desmarestianus.

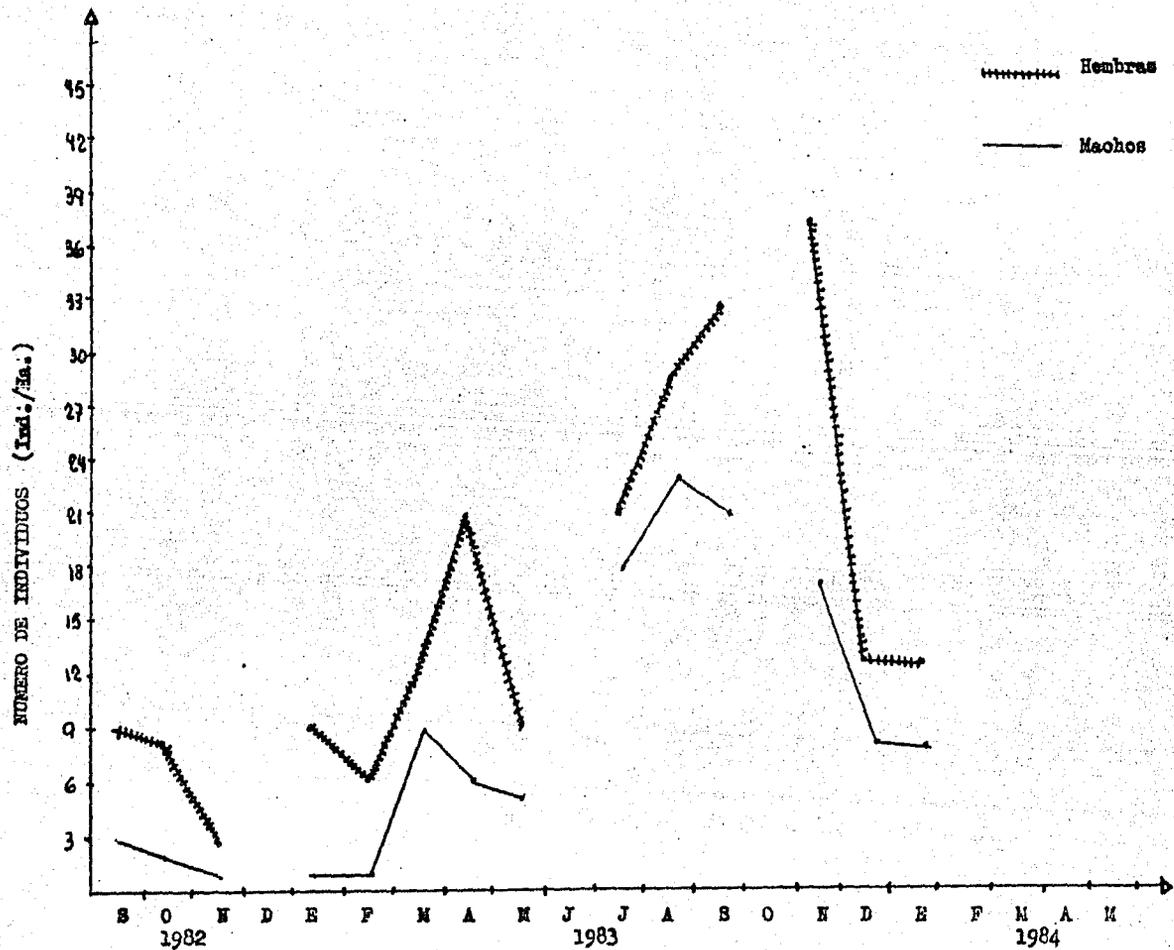


Figura 2. NUMERO DE INDIVIDUOS ADULTOS COLECTADOS POR MES

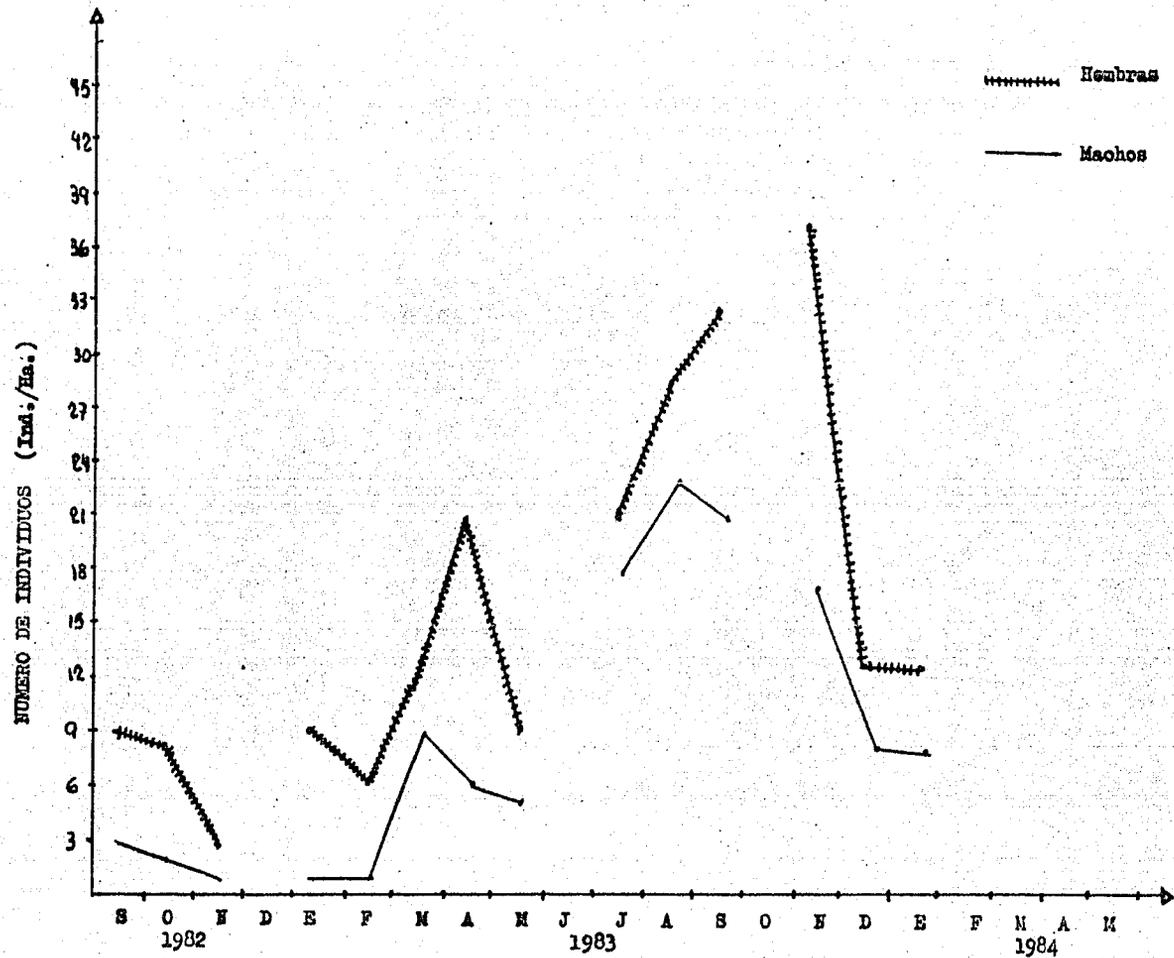


Figura 2. NUMERO DE INDIVIDUOS ADULTOS COLECTADOS POR MES

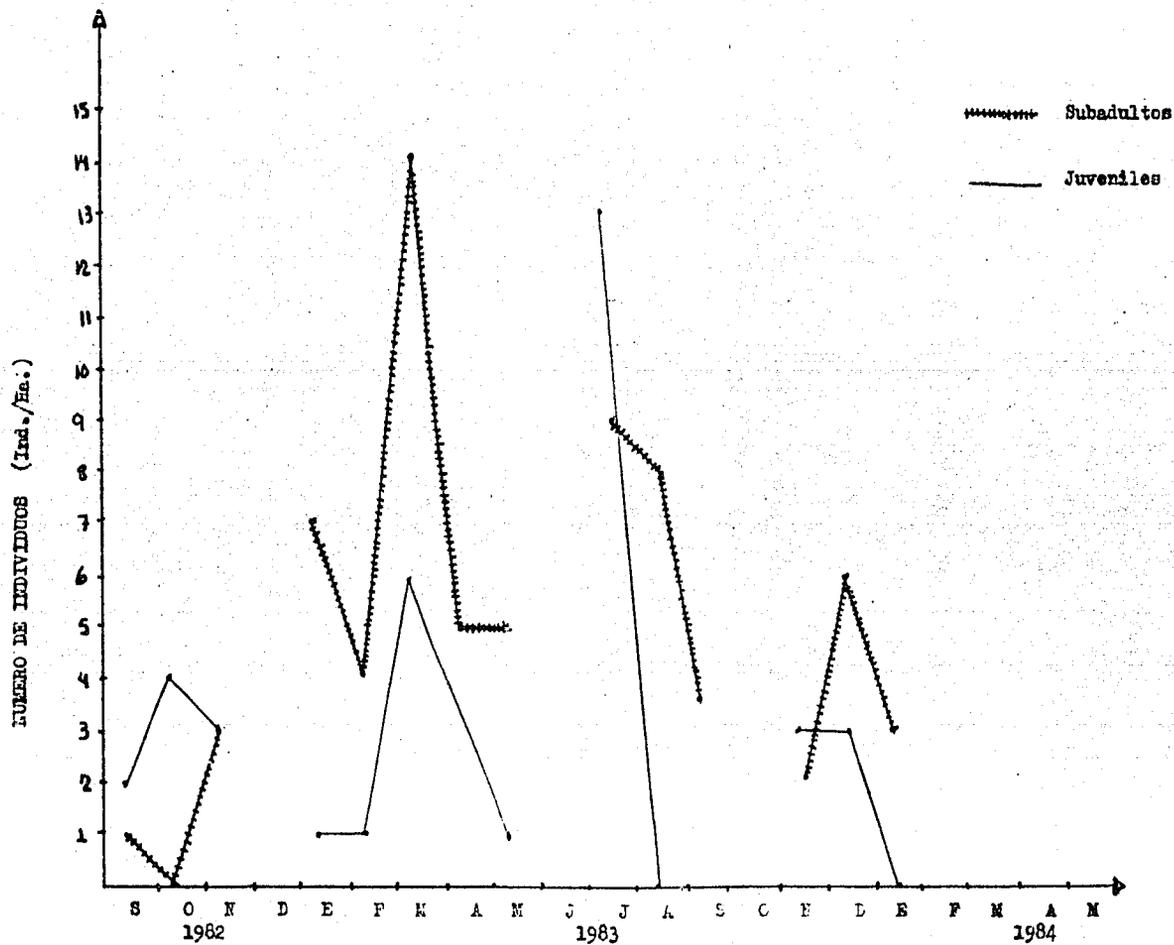


Figura 3: NUMERO DE INDIVIDUOS SUBADULTOS Y JUVENILES COLECTADOS POR MES

CUADRO 2 AREA DE ACTIVIDAD DE HETEROMYS DESMARESTIANUS

Año	Epoca	Mes	Dp.Tot.	Núm.	Machos Dp. Núm.	Area de Activ.(M <sup>2</sup> )	Dist.May. (m)	Hembras Dp. Núm.	Area de Activ.(m <sup>2</sup> )	Dist.May. (m)
1982	Otoño	Sep	10	12	2 3	-	-	8 9	218	25
		Oct	8	10	1 2	-		7 8	158	
		Nov	3	4	1 1	-		2 3	171	
1983	Invier- no	Ene	9	10	1 1	-	-	8 9	115	-
		Feb	5	7	1 1	-		4 6	246	
	Primavera	Mar	17	21	8 9	118	10	9 12	278	20
		Abr	19	26	4 6	124		15 20	265	
		May	12	14	4 5	88		8 9	134	
	Verano	Jul	29	39	13 18	138	19.4	16 21	117	13
Ags		34	51	17 23	128	21 28		154		
1984	Otoño	Sep	40	53	16 21	148	19.1	24 32	92	14
		Nov	38	52	12 17	125		26 35	113	
	Invier- no	Dic	17	21	7 8	158	15	10 13	156	16.2
		Ene	17	21	7 8	112		10 13	108	
	Prima- vera	Mar	17	22	7 8	121	15	10 14	155	20
May		6	9	2 3	438	4 6		172		

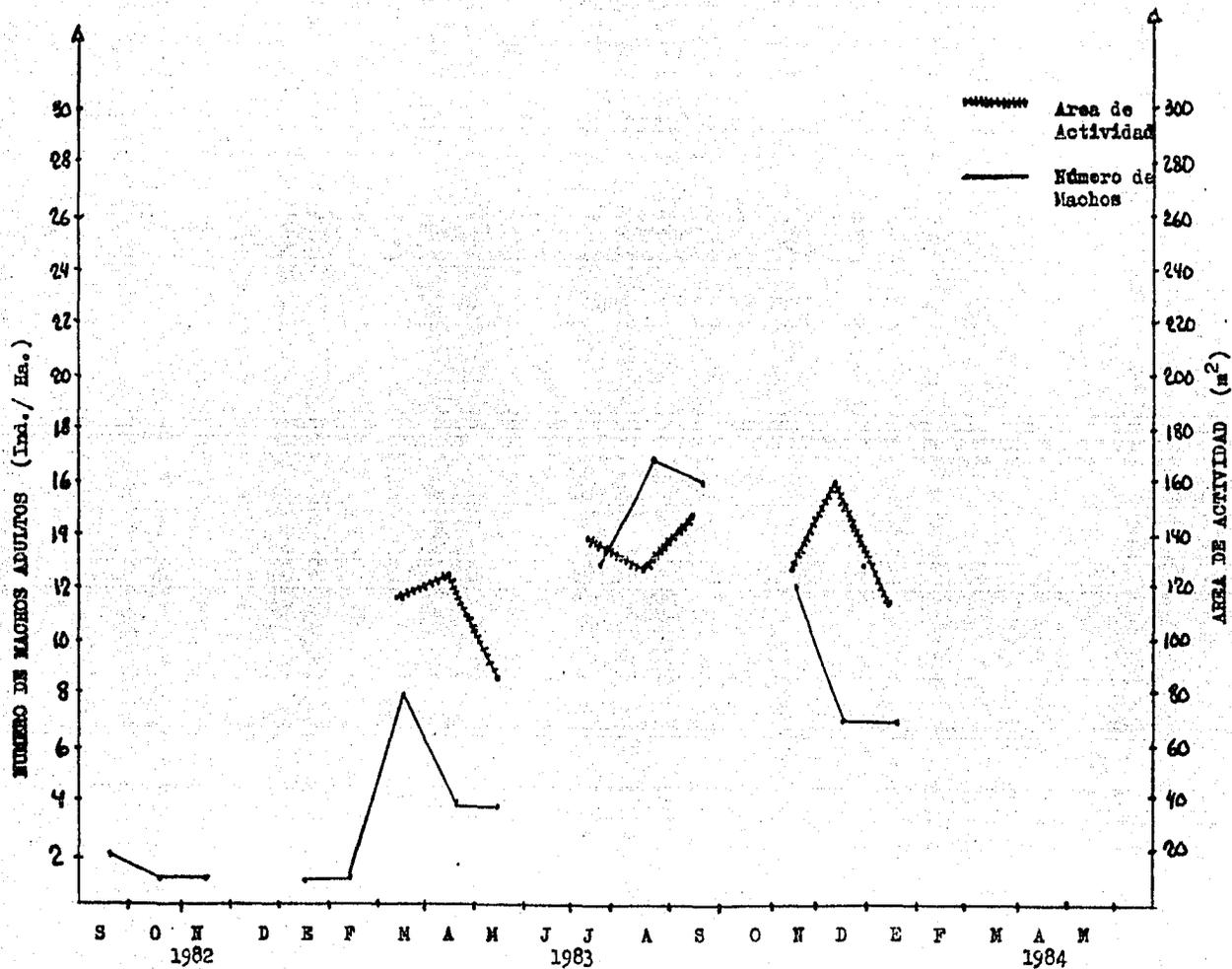


Figura 4a. RELACIONE ENTRE EL AREA DE ACTIVIDAD Y EL NUMERO DE MACHOS ADULTOS

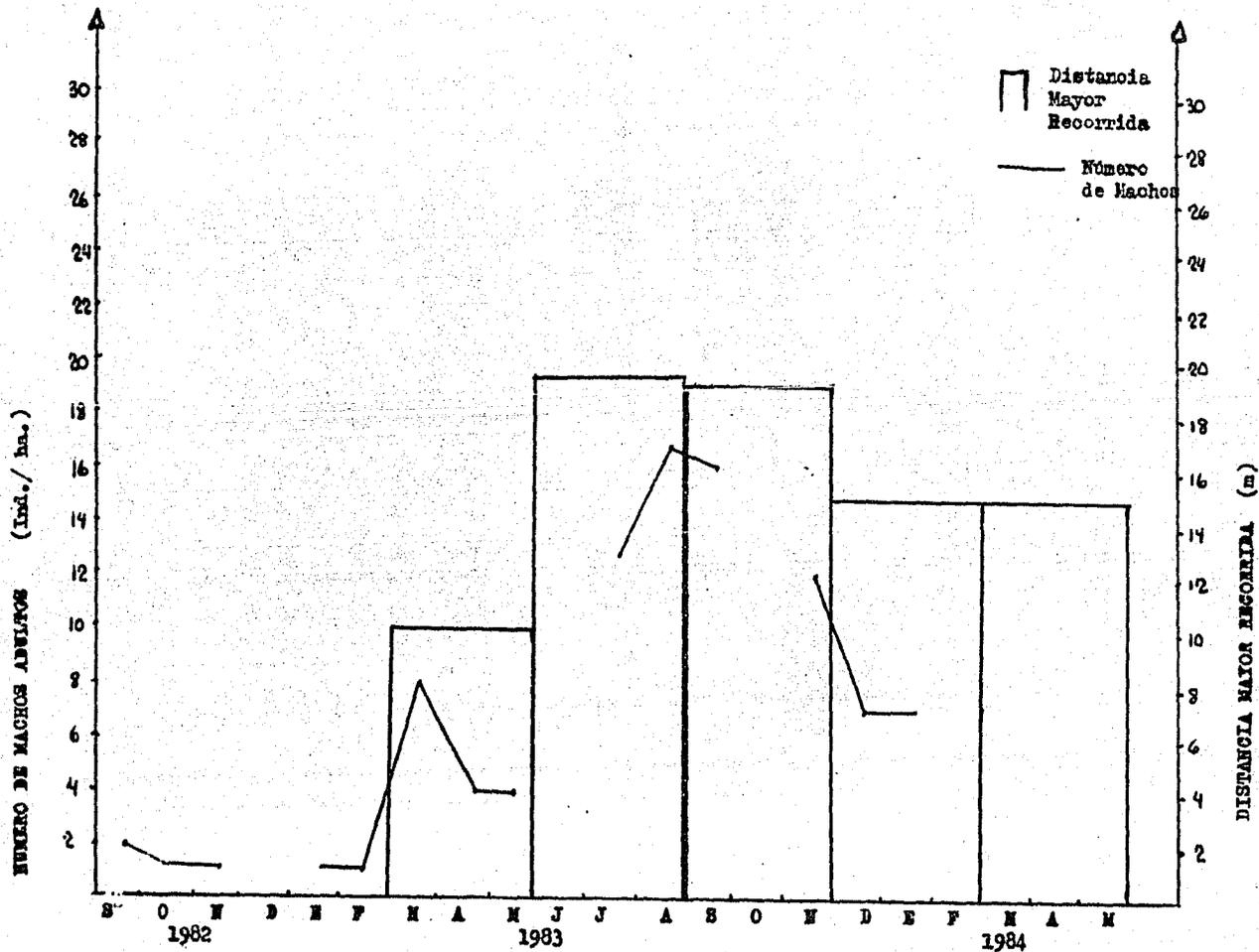


Figura 4b. RELACION ENTRE LA DISTANCIA MAYOR RECORRIDA Y EL NUMERO DE MACHOS ADULTOS

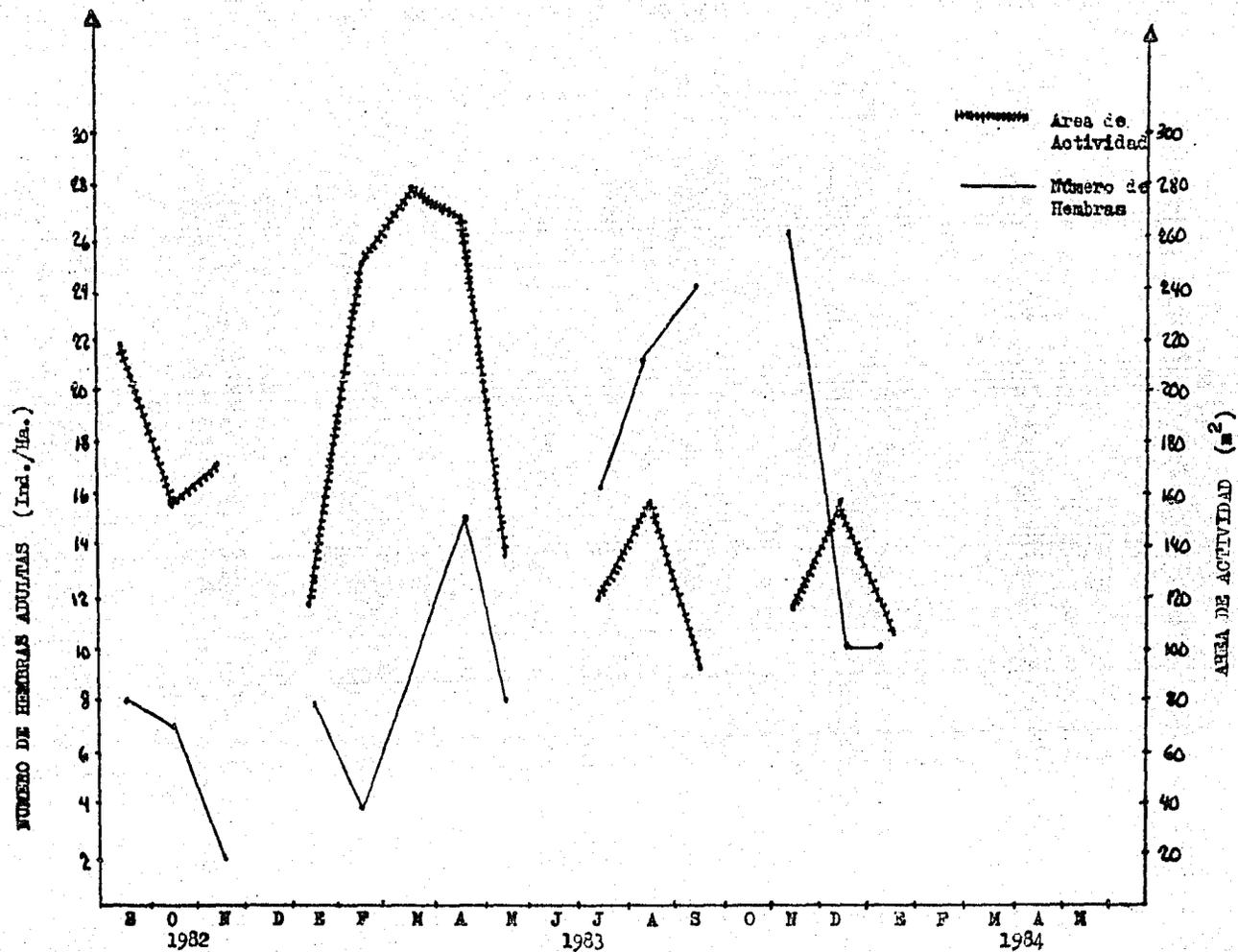


Figura 5a. RELACION ENTRE EL AREA DE ACTIVIDAD Y EL NUMERO DE HEMBRAS ADULTAS

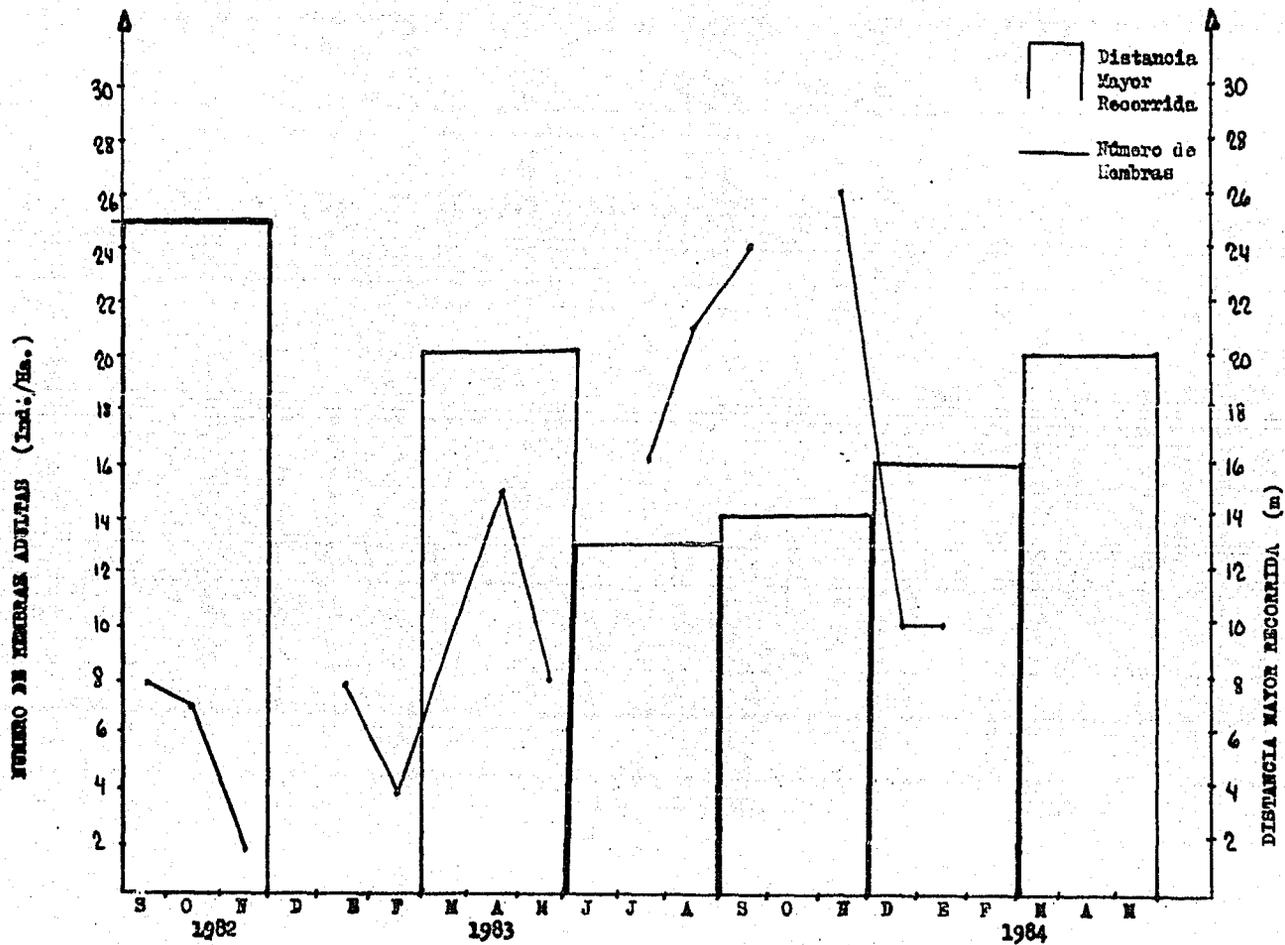


Figura 5b: RELACION ENTRE LA DISTANCIA MAYOR RECORRIDA Y EL NUMERO DE HEMBRAS ADULTAS

CUADRO 3 ACTIVIDAD REPRODUCTIVA DE MACHOS. Heteromys desmarestianus

Año	Epoca	Mes	Total de ♂ Adultos	% Testículos Inguinales	Area de Actividad (m <sup>2</sup> )	Distancia Mayor (m)	% Testículos Abdominales	Area de Actividad (m <sup>2</sup> )	Distancia Mayor (m)
1982	Otoño	Sep	3	100	-	-	0	-	-
		Oct	2	100	-		0	-	
		Nov	1	0	-		100	-	
1983	Invier- no	Ene	1	100	-	-	0	-	-
		Feb	1	100	-		0	-	
1983	Primavera	Mar	9	33.4	-	-	66.6	118	10
		Abr	6	33.4	-		66.6	89	
		May	5	80	48		20	127	
1983	Verano	Jul	18	66.6	127	14	33.4	229	23
		Ags	23	60.8	168		39.2	121	
1983	Otoño	Sep	21	71.4	273	18.2	28.6	167	10
		Nov	17	88.2	152		11.8	109	
1983	Invier- no	Dic	8	100	158	15	0	-	-
1984		Ene	8	100	112		0	-	
1984	Prima- vera	Mar	8	75	121	15	25	-	-
		May	3	100	458		0	-	

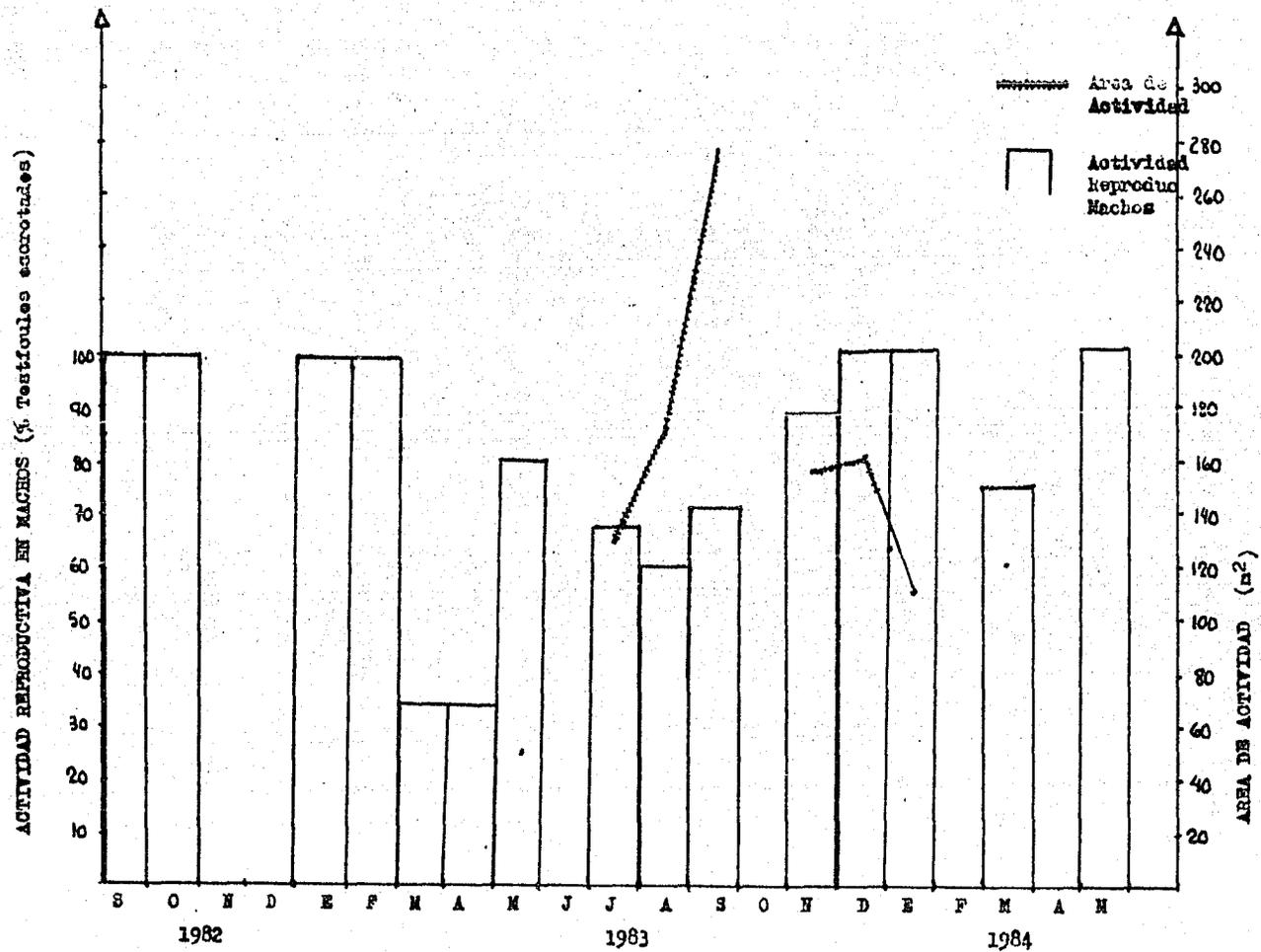


Figura 6a. RELACION ENTRE EL AREA DE ACTIVIDAD Y LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN LOS MACHOS

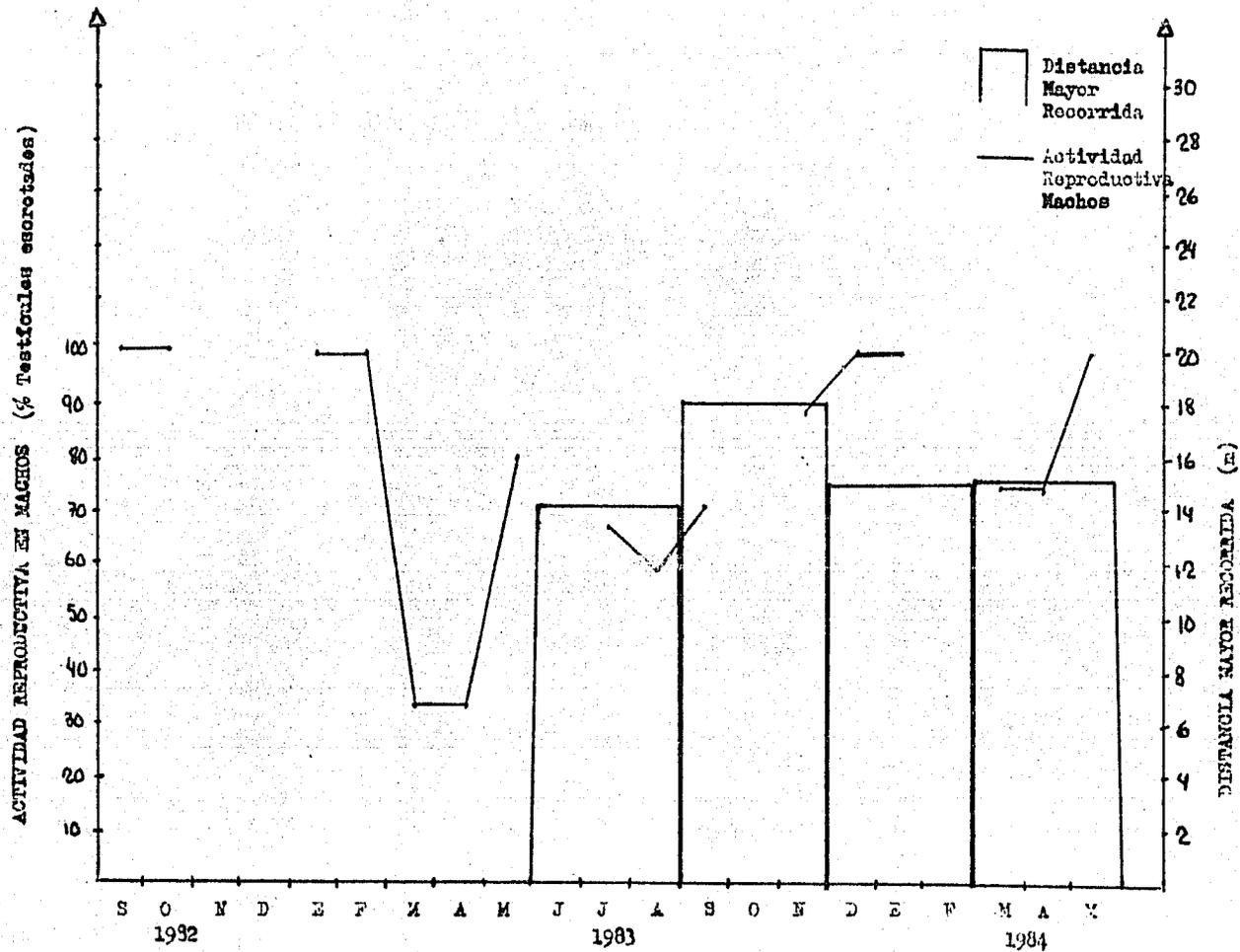


Figura 6b. RELACION ENTRE LA DISTANCIA RECORRIDA Y LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN LOS MACHOS

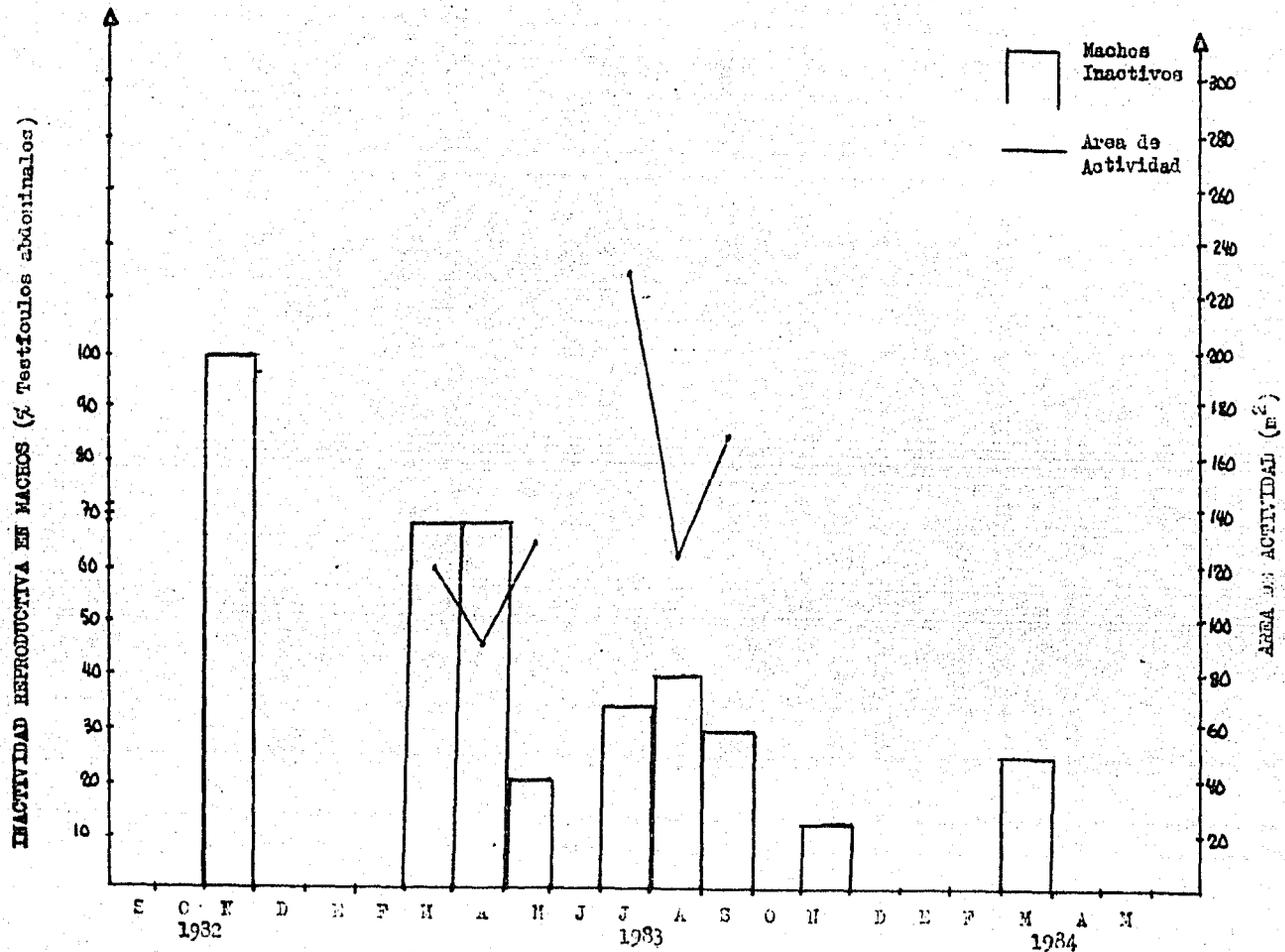


Figura 7a. RELACION ENTRE EL AREA DE ACTIVIDAD Y LA INACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN LOS MACHOS

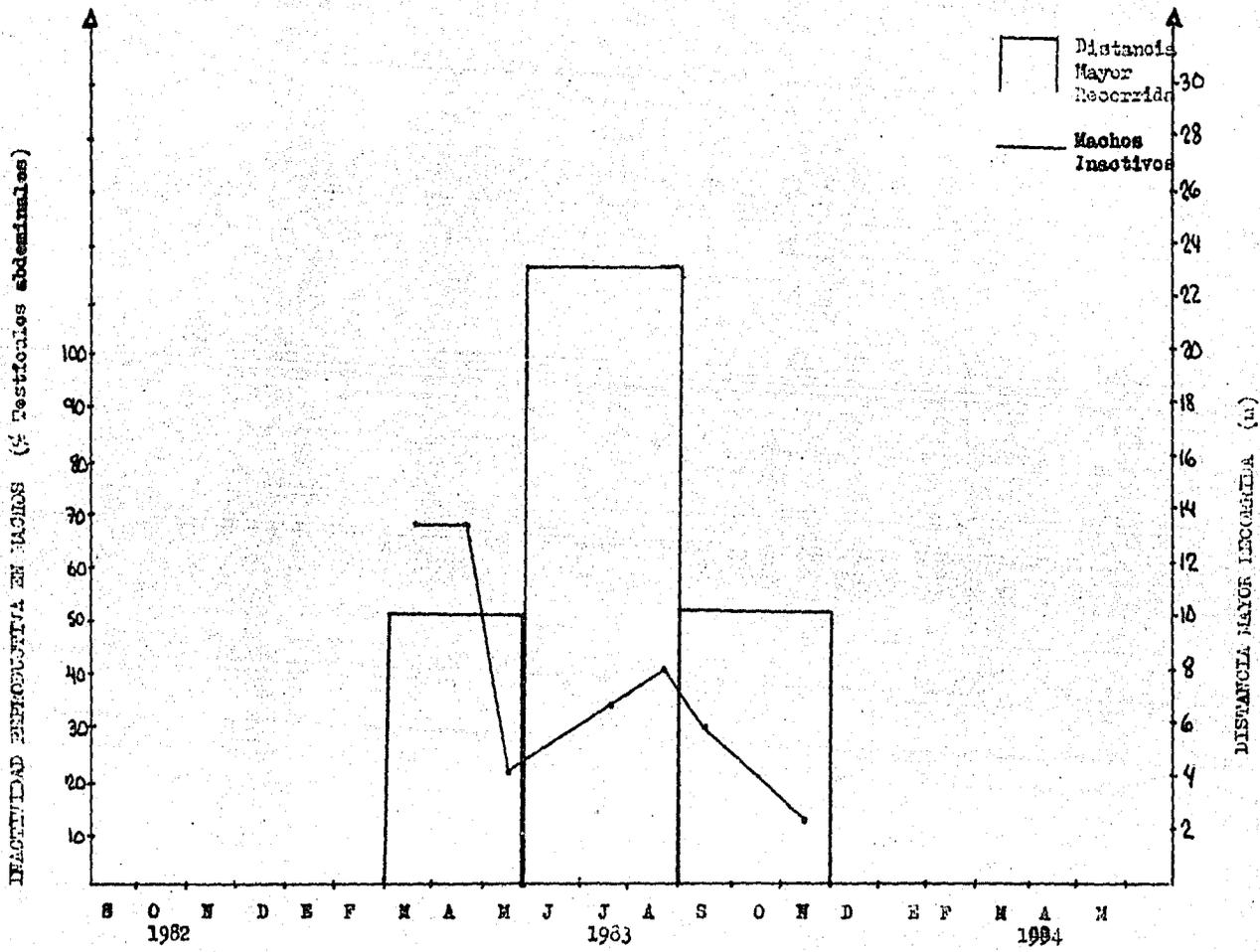


Figura 7b. RELACION ENTRE LA DISTANCIA MAYOR RECORRIDA Y LA INACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN LOS MACHOS

CUADRO 4 ACTIVIDAD REPRODUCTIVA DE HEMBRAS\* Heteromys desmarestianus

Año	Epoca	Mes	Total de hembras adultas	% ♀♀ Rep. Activas*	Area de Actividad	Distancia Mayor (m)	% ♀♀ Rep. Inactivas	Area de Actividad (m <sup>2</sup> )	Distancia Mayor (m)	
1982	Otoño	Sep	9	1 = 11.1	-	-	5 = 55.5	203	25	
		Oct	8	1 = 12.5	-		3 = 37.5	164		
		Nov	3	0 = 0	-		3 = 100	171		
1983	Invierno	Ene	9	2 = 22.2	153	-	4 = 44.5	-	-	
		Feb	6	1 = 16.6	-		2 = 33.2	430		
	Primavera	Mar	12	6 = 50	341 <sup>ψ</sup>		-	6 = 50	153	20
		Abr	20	3 = 15	-			12 = 60	265	
		May	9	1 = 11.1	-			5 = 55.5	134	
	Verano	Jul	21	2 = 9.5	-		10	15 = 71.5	117	14
		Ags	28	3 = 10.7	- <sup>ψ</sup>			25 = 89.3	180	
	Otoño	Sep	32	11 = 34.3	151 <sup>ψ</sup>		18	17 = 53.2	148	12
		Nov	35	3 = 8.5	- <sup>ψ</sup>			20 = 57.2	133	
	Invierno	Dic	13	5 = 38.6	167 <sup>ψ</sup>		-	7 = 53.8	234	20
Ene		13	0 = 0	-	10 = 77	61				
Primavera	Mar	14	1 = 7.1	40	15	13 = 92.9	212	22.5		
	May	6	2 = 33.4	-		4 = 66.6	172			

\* Exclusivamente hembras receptoras y preñadas.

ψ Presencia de hembras territoriales.

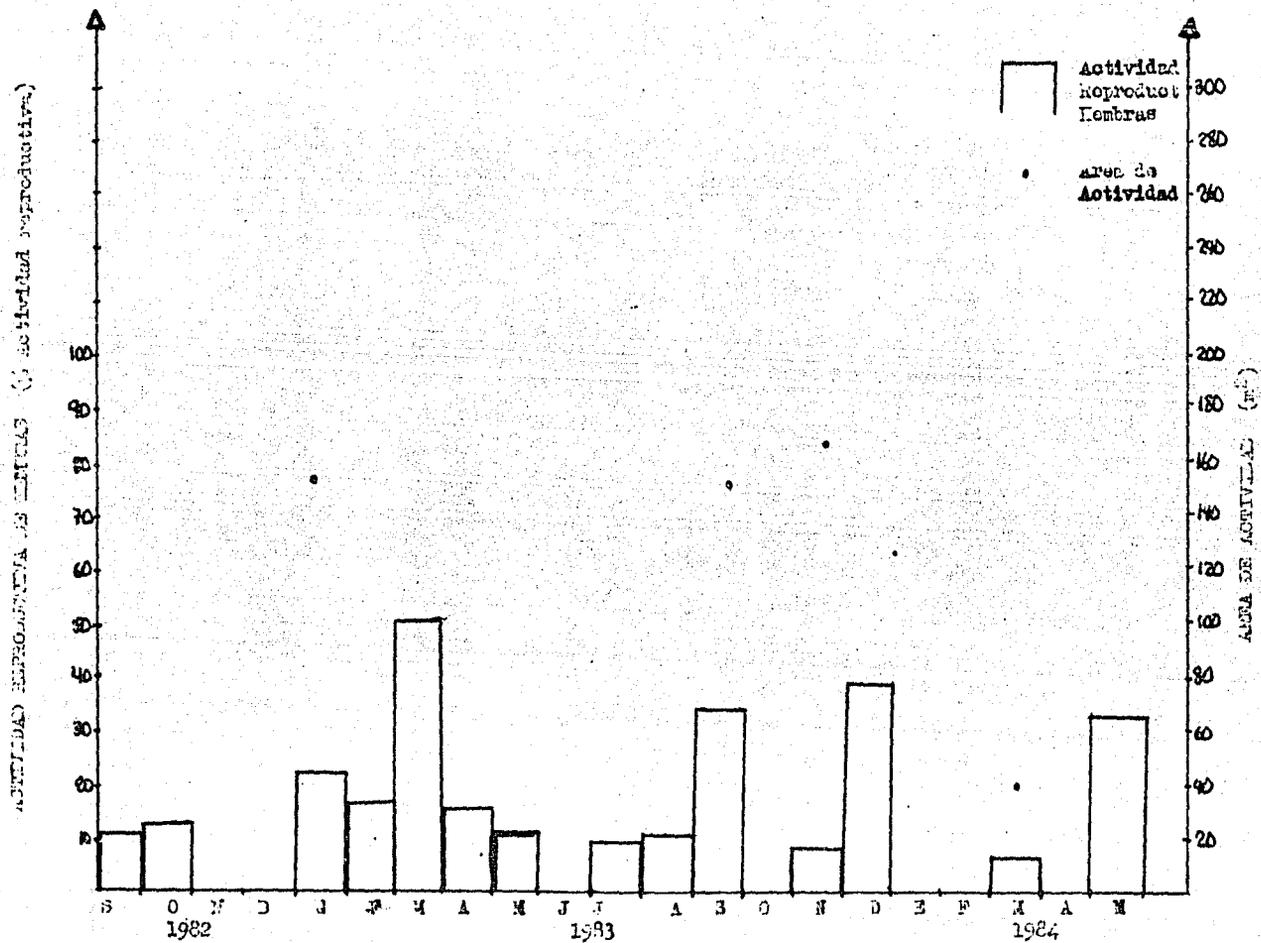


Figura 8a. RELACION ENTRE EL AREA DE ACTIVIDAD Y LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN HEMBRAS

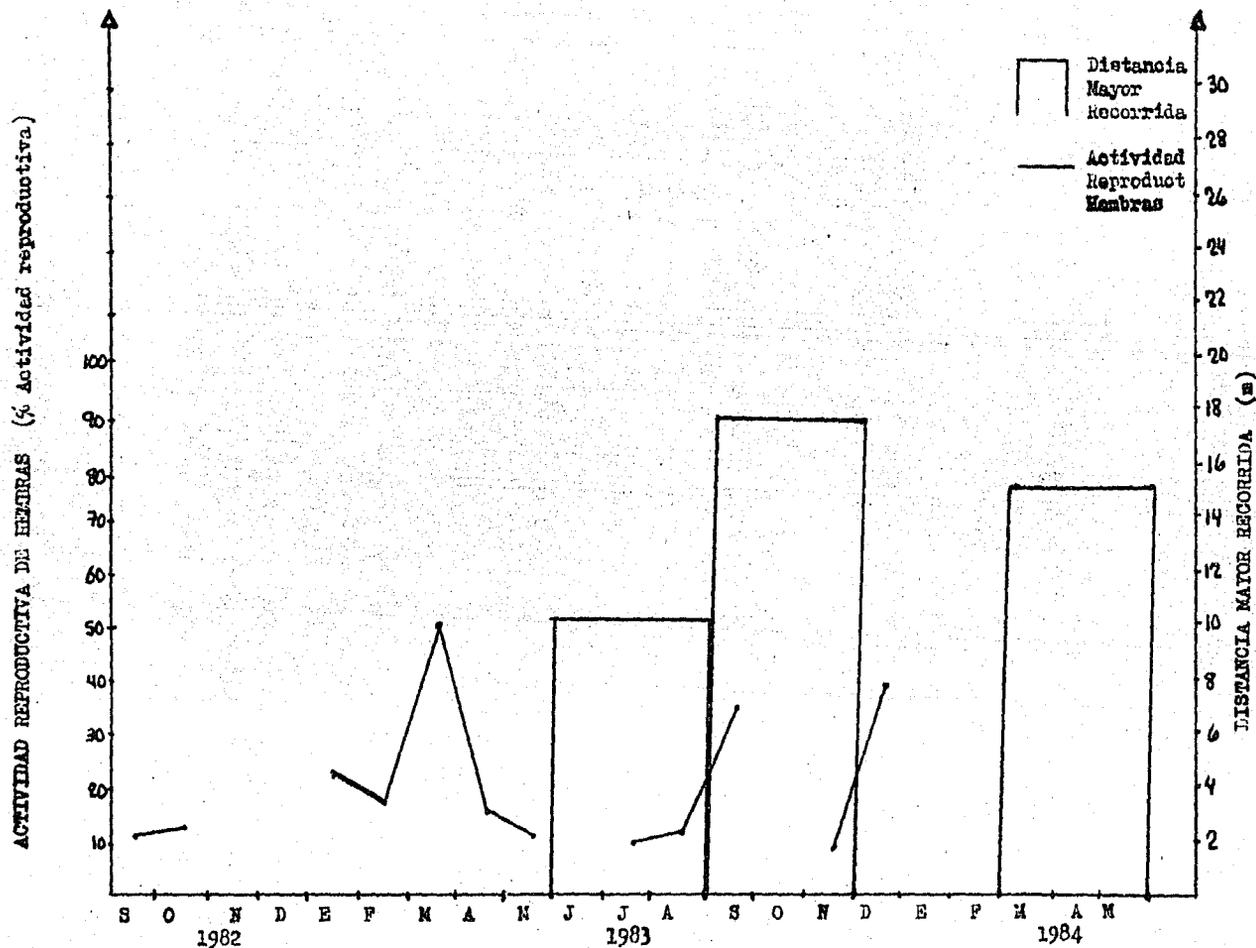


Figura 8b. RELACION ENTRE LA DISTANCIA MAYOR RECORRIDA Y LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN LAS HEMBRAS

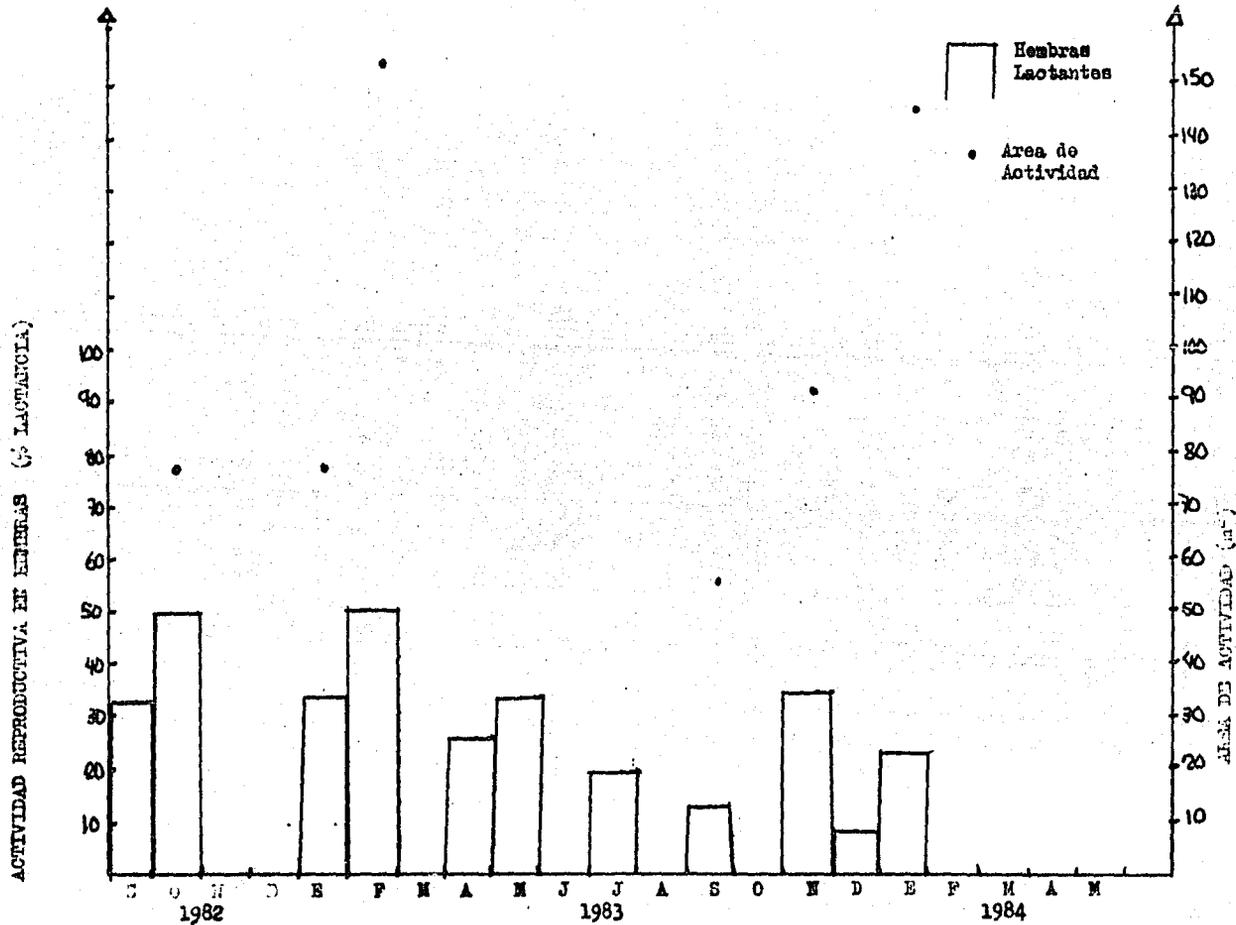


Figura 9a. RELACION ENTRE EL AREA DE ACTIVIDAD Y LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN HEMBRAS LACTANTES

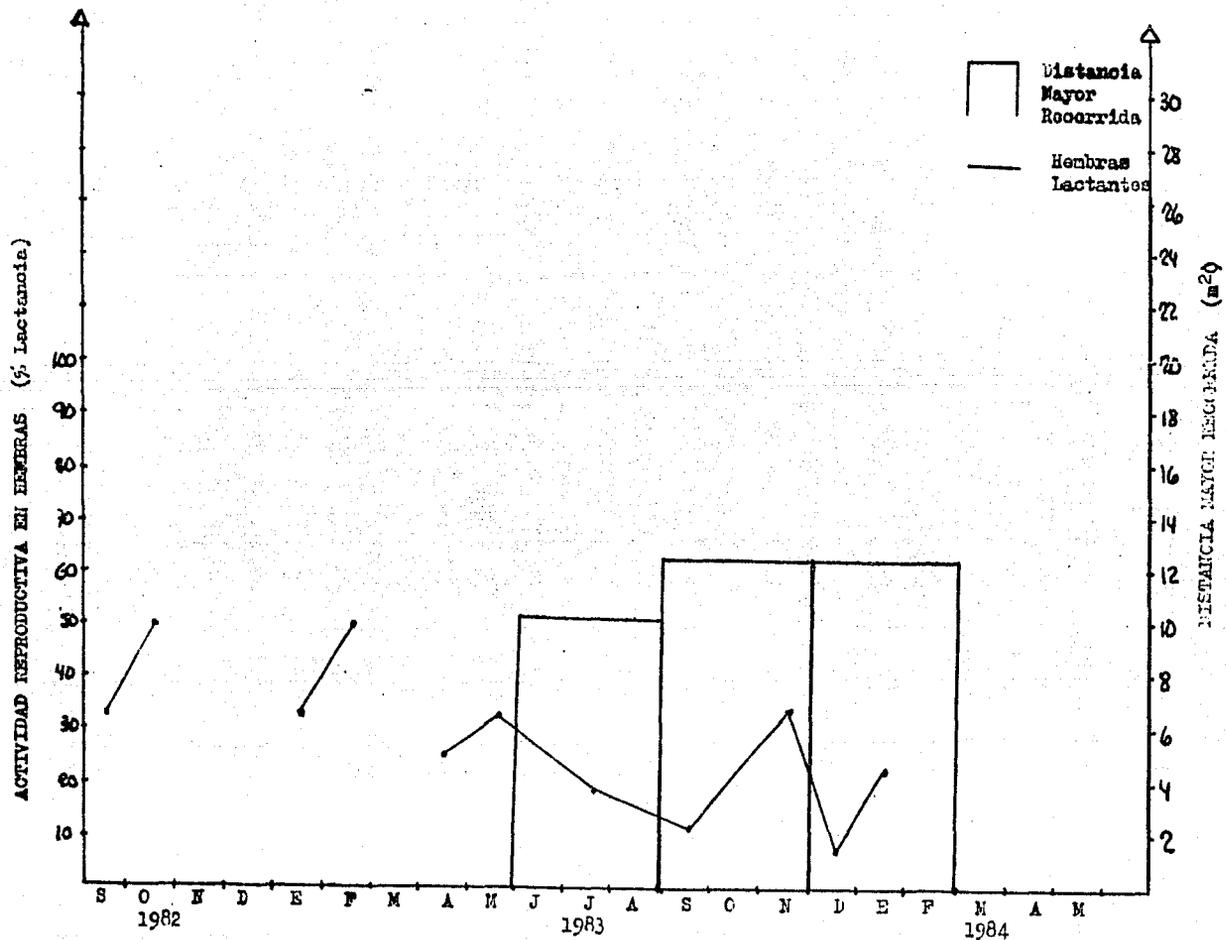


Figura 9b. RELACION ENTRE LA DISTANCIA MAYOR RECORRIDA Y LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN HEMBRAS LACTANTES

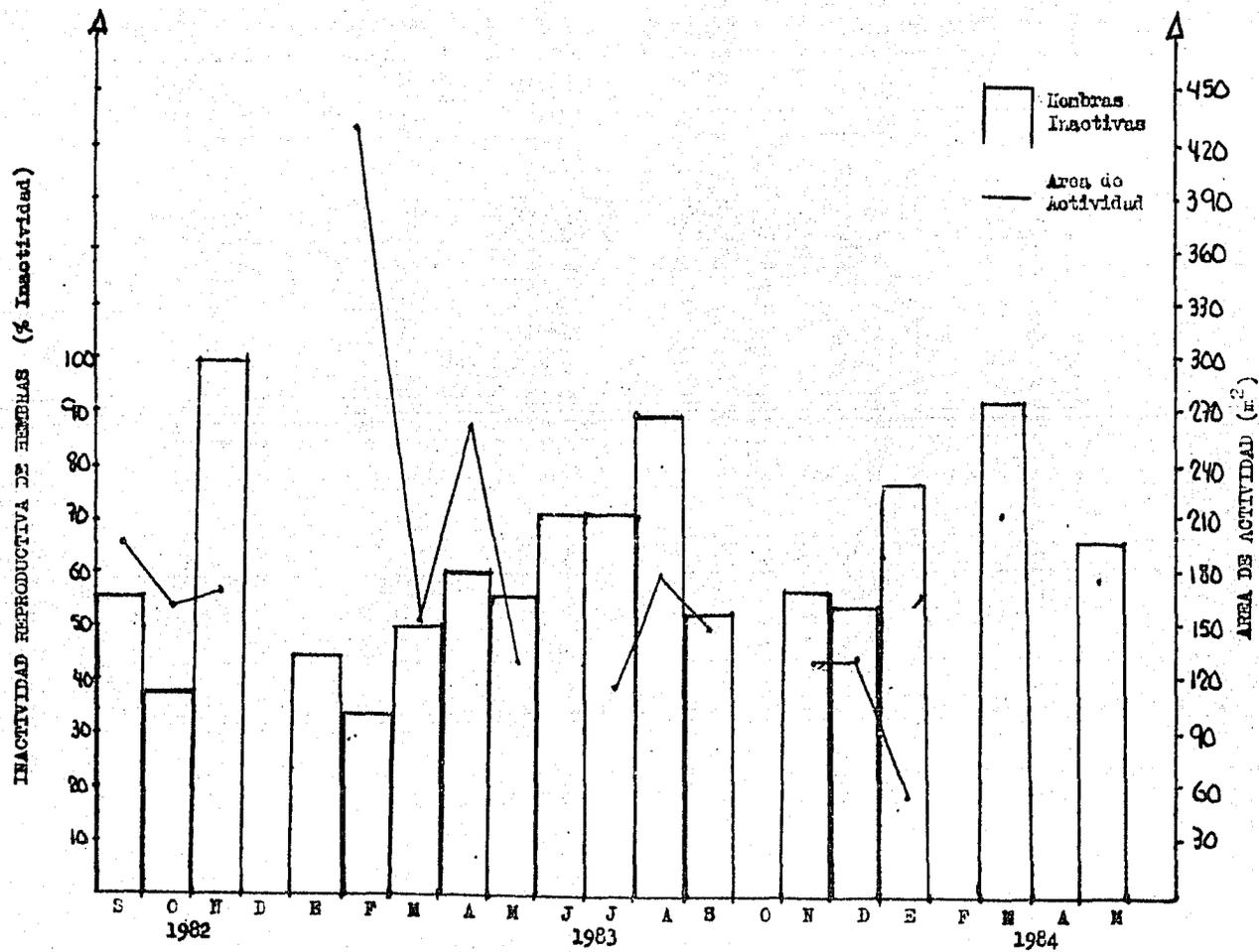


Figura 10a. RELACION ENTRE EL AREA DE ACTIVIDAD Y LA INACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN HEMBRAS

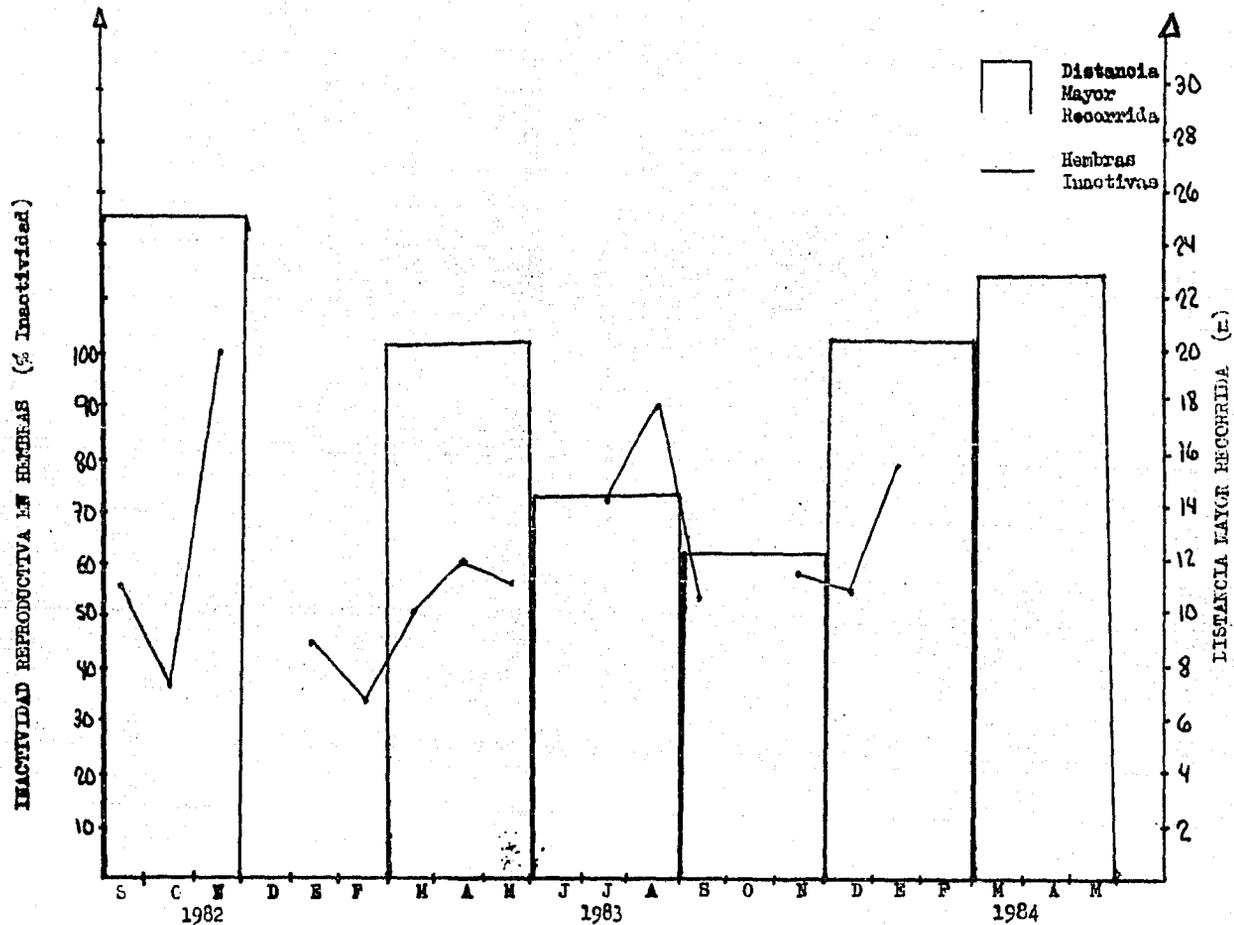


Figura 10b. RELACION ENTRE LA DISTANCIA MAYOR RECORRIDA Y LA INACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN HEMBRAS

CUADRO 5 ACTIVIDAD REPRODUCTIVA DE HEMBRAS\* *Heteromys desmarestianus*

Año	Epoca	Mes	Total de ♀♀ adultas	% ♀♀ Rep. Activas*	Area de actividad	Distancia Mayor (m)	% ♀♀ Rep. Inactivas	Area de Actividad (m <sup>2</sup> )	Distancia Mayor (m)
1982	Otoño	Sep	9	3 = 33	Ψ	-	5 = 55.5	203	25
		Oct	8	4 = 50	77		3 = 37.5	164	
		Nov	3	0 = 0	-		3 = 100	171	
1983	Invierno	Ene	9	3 = 33	77	-	4 = 44.5	-	-
		Feb	6	3 = 50	154		2 = 33.2	430	
	Primavera	Mar	12	0 = 0	-	-	6 = 50	153	20
		Abr	20	5 = 25	Ψ		12 = 60	265	
		May	9	3 = 33.3	Ψ		5 = 55.5	134	
	Verano	Jul	21	4 = 19	-	10	15 = 71.5	117	14
		Ags	28	0 = 0	-		25 = 89.3	180	
	Otoño	Sep	32	4 = 12.5	55 Ψ	12.5	17 = 53.2	148	12
		Nov	35	12 = 34.2	91 Ψ		20 = 57.2	133	
	Invierno	Dic	13	1 = 7.6	-	12.5	7 = 53.8	134	20
Ene		13	3 = 23	155	10 = 77		61		
Primavera	Mar	14	0 = 0	-	-	13 = 92.9	212	22.5	
	May	6	0 = 0	-		4 = 66.6	172		

\* Exclusivamente hembras lactantes.

Ψ Presencia de hembras territoriales.

CUADRO 6 TERRITORIALIDAD

Núm. del Indiv.	Sexo	Edad	Peso (gr)	Trampa	Zona	Fecha	% de registros de su total	% de compartir la trampa
179	♀	SAD	38	B-12	III	170183	85.7	33.4
179	♀	AD	70	B-12	III	140483		
179	♀	AD	83	B-12	III	300583		
179	♀	AD	-	B-12	III	260883	85.7	33.4
179	♀	AD	88	B-12	III	131183		
179	♀	AD	80	B-12	III	110384		
175	♀	AD	59	B-10	III	160183	100	44.5
175	♀	AD	60	B-10	III	160883		
175	♀	AD	54	B-10	III	300983	Exclusiva	
175	♀	AD	54	B-10	III	21083		
175	♀	AD	70	B-10	III	131183		
103	♀	AD	67	C-10	III	310383		
103	♀	AD	59	C-10	III	310583	66.6	55.6
103	♀	AD	52	C-10	III	160783		
103	♀	AD	62	C-10	III	170783		
62	♀	AD	79	A-14	III	270982	100	55.6
62	♀	AD	92	A-14	III	240483		
62	♀	AD	87	A-14	III	130983	Exclusiva	
62	♀	AD	76	A-14	III	181283		
403	♀	AD	77	B-13	II	280883	100	50
403	♀	AD	76	B-13	II	300983	Exclusiva	
403	♀	AD	86	B-13	II	121183		
58	♀	AD	73	A-8	II	160783	60	40
58	♀	AD	73	A-8	II	270883		
58	♀	AD	87	A-8	II	300983		
404	♀	AD	79	C-11	I	280883	100	0
404	♀	AD	68	C-11	I	111183		
404	♀	AD	68	C-11	I	121183	Exclusiva	
404	♀	AD	68	C-11	I	131183		

CUADRO 7 VARIACIONES DE LOS TERRITORIOS DE H. desmarestianus EN EL AÑO

Año	Mes	Número total de hembras adultas	Número de hembras incluidas en el cálculo del área de actividad	Número de hembras territoriales	Por ciento de hembras territoriales
1982	Sep	9	5	1	20
1982	Oct	8	4	-	0
1982	Nov	3	1	-	0
1983	Ene	9	3	2	66
1983	Feb	6	3	-	0
1983	Mar	12	4	1	25
1983	Abr	20	5	2	40
1983	May	9	3	2	66
1983	Jul	21	7	2	28.5
1983	Ags	28	12	5	41.6
1983	Sep	32	9	3	33.3
1983	Nov	35	14	5	35.7
1983	Dic	13	4	1	25
1984	Ene	13	4	-	0
1984	Mar	14	4	1	25
1984	May	6	3	0	0

CUADRO 8a SOBREPOSICION DE TERRITORIOS DE Heteromys desmarestianus\*

No. del Indiv.	Sexo	Condición Reproductiva	Peso	vs.	No. del Indiv.	Sexo	Condición Reproductiva	Peso	Fecha	Trampa	Zona
374	♂	Abdm.	51		401	♂	Abdm.	71	Ags 83	A - 5	II
401	♂	Abdm.	71		262	♂	Ing 35x12	86	Ags 83	A - 5	II
315	♂	Ing 10x7	70		387	♂	Abdm.	72	Ags 83	B - 3	II
374	♂	Abdm.	51		262	♂	Ing 35x12	86	Ags 83	A - 5	II
355	♂	Ing 30x15	92		254	♀	Inactiva	82	Ags 83	B - 14	III
311	♂	Abdm.	51		240	♂	Abdm.	83	Ags 83	C - 11	III
240	♂	Abdm.	60		254	♀	Inactiva	60	Abr 83	B - 12	III
240	♂	Abdm.	60		179	♀	Inactiva	70	Abr 83	B - 12	III
254	♀	Inactiva	60		179	♀	Inactiva	70	Abr 83	B - 12	III
300	♂	Ing 35x10	70		254	♀	Inactiva	79	May 83	A - 14	II
331	♂	Ing 20x12	97		330	♀	Inactiva	71	Nov 83	B - 14	II
300	♂	Ing 52x13	95		417	♂	Abdm.	87	Nov 83	B - 14	III
460	♀	Inactiva	-		387	♂	Ing 17x9	81	Ene 84	B - 3	II
315	♂	Ing 26x12	70		401	♂	Ing 22x10	79	Mar 84	A - 6	II

\* Mismo mes

PORCENTAJES DE SOBREPOSICION

Sexo	Condición Reproductiva	vs.	Sexo	Condición Reproductiva	No. del Indiv.	%
♂	Activa		♀	Inactiva	4	28.6
♂	Activa		♂	Inactiva	4	28.6
♂	Inactiva		♂	Inactiva	2	14.3
♂	Inactiva		♀	Inactiva	2	14.3
♂	Activa		♂	Activa	1	7.1
♂	Activa		♀	Activa	1	7.1
♀	Activa		♀	Inactiva	-	0
♀	Activa		♀	Activa	-	0

CUADRO 8b SOBREPOSICION DE TERRITORIOS DE Heteromys desmarestianus

Núm. del Indiv.	Sexo	Condición Reproductiva	vs.	Núm. del Indiv.	Sexo	Condición Reproductiva	Meses	Trampa	Zona
331	♂	Abdm.		387	♂	Abdm.	Jul-Ags 83	B - 3	II
331	♂	Abdm.		315	♂	Ing	Jul-Ags 83	B - 3	II
402	♀	Inactiva		165	♀	Inactiva	Jul-Ags 83	C - 9	II
355	♂	Abdm.		381	♀	Inactiva	Jul-Ags 83	B - 13	III
103	♀	Inactiva		252	♂	Ing	Jul-Ags 83	C - 10	III
254	♀	Inactiva		417	♂	Abdm.	Ags-Sep 83	B - 14	III
355	♂	Ing		417	♂	Abdm.	Ags-Sep 83	B - 14	III
254	♀	Inactiva		62	♀	Activa	Abr-May 83	A - 14	III
403	♀	Activa		164	♂	Ing	Sep 83	B - 13	II
374	♂	Abdm.		331	♂	Ing	Sep-Nov 83	C - 4	II
300	♂	Ing		62	♀	Activa	Sep-Nov 83	A - 14	III
308	♀	Inactiva		252	♂	Ing	Sep-Nov 83	B - 11	III
263	♀	Activa		84	♀	Inactiva	Nov-Dic 83	A - 9	II
438	♀	Inactiva		402	♀	Inactiva	Nov-Dic 83	B - 8	II
308	♀	Inactiva		240	♂	Ing	Nov 83-Ene 84	B - 13	III
179	♀	Inactiva		228	♀	Activa	Nov 83-Ene 84	B - 13	III
228	♀	Activa		179	♀	Inactiva	Ene-Mar 84	B - 12	III
228	♀	Activa		355	♂	Ing	Ene-Mar 84	B - 13	III

PORCENTAJE TOTAL DE SOBREPOSICION (TABLAS 8a y 8b)

Sexo	Estado Reproductivo	vs.	Sexo	Estado Reproductivo	8a + 8b	Total	%
♂	Activos		♀	Inactivas	4 + 3	7	22.5
♂	Activos		♂	Inactivos	4 + 3	7	22.5
♂	Activos		♀	Activas	1 + 3	4	12.9
♀	Activas		♀	Inactivas	0 + 4	4	12.9
♂	Inactivos		♂	Inactivos	2 + 1	3	9.6
♂	Inactivos		♀	Inactivas	2 + 1	3	9.6
♀	Inactivas		♀	Inactivas	0 + 2	2	6.4
♂	Activos		♂	Activos	1 + 0	1	3.2
♀	Activas		♀	Activas	0 + 0	0	0

CUADRO 9 RELACION ENTRE EL PESO CORPORAL Y EL AREA DE ACTIVIDAD EN H. desmarestianus

Número del Individuo	Sexo	Peso (gr)	Area de Actividad (m <sup>2</sup> )
315	♂	76	131
252	♂	85	263
164	♂	76	296
300	♂	84	241
331	♂	90	299
387	♂	79	303
250	♂	65	127
355	♂	96	36
401	♂	73	36
305	♂	81	135
417	♂	85	219
221	♀	70	219
84	♀	78	138
165	♀	83	133
228	♀	77	171
263	♀	87	172
402	♀	59	121

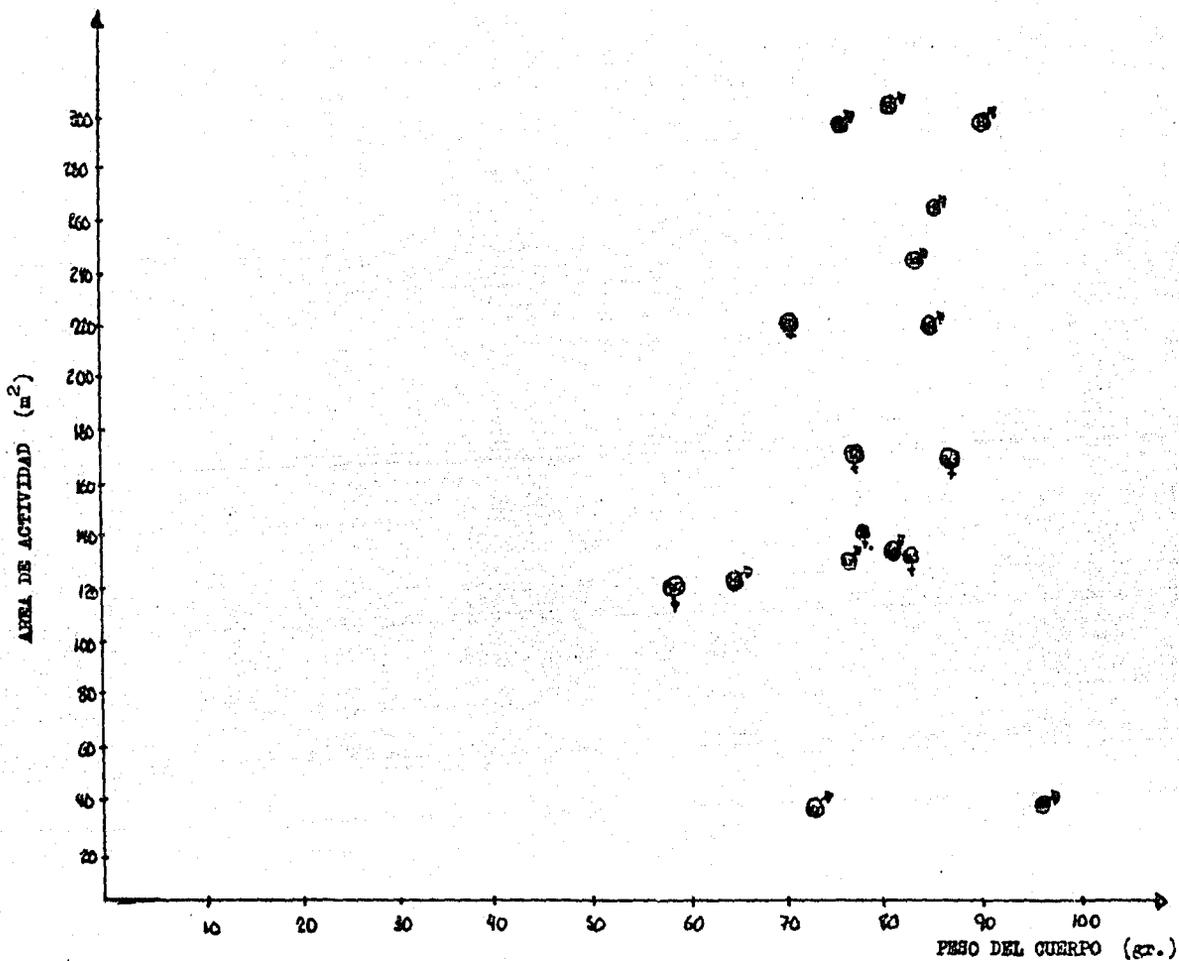


Figura 11. RELACION ENTRE EL AREA DE ACTIVIDAD Y EL PESO DEL CUERPO

CUADRO 10      DISPONIBILIDAD DE ALIMENTO EN "LOS TUXTLAS" PARA <u>H. desmarestianus</u>		
Año	Mes	Caída de frutos (gr/m <sup>2</sup> /día)
1982	Sep	0.003
	Nov	0.070
	Dic	0.040
1983	Feb	0.045
	Mar	0.030
	Abr	0.005
	May	0.020
	Jun	0.075
	Ags	0.300
	Oct	0.250
	Nov	0.400
	1984	Ene
Mar		0.070
Abr		0.030
May		0.150

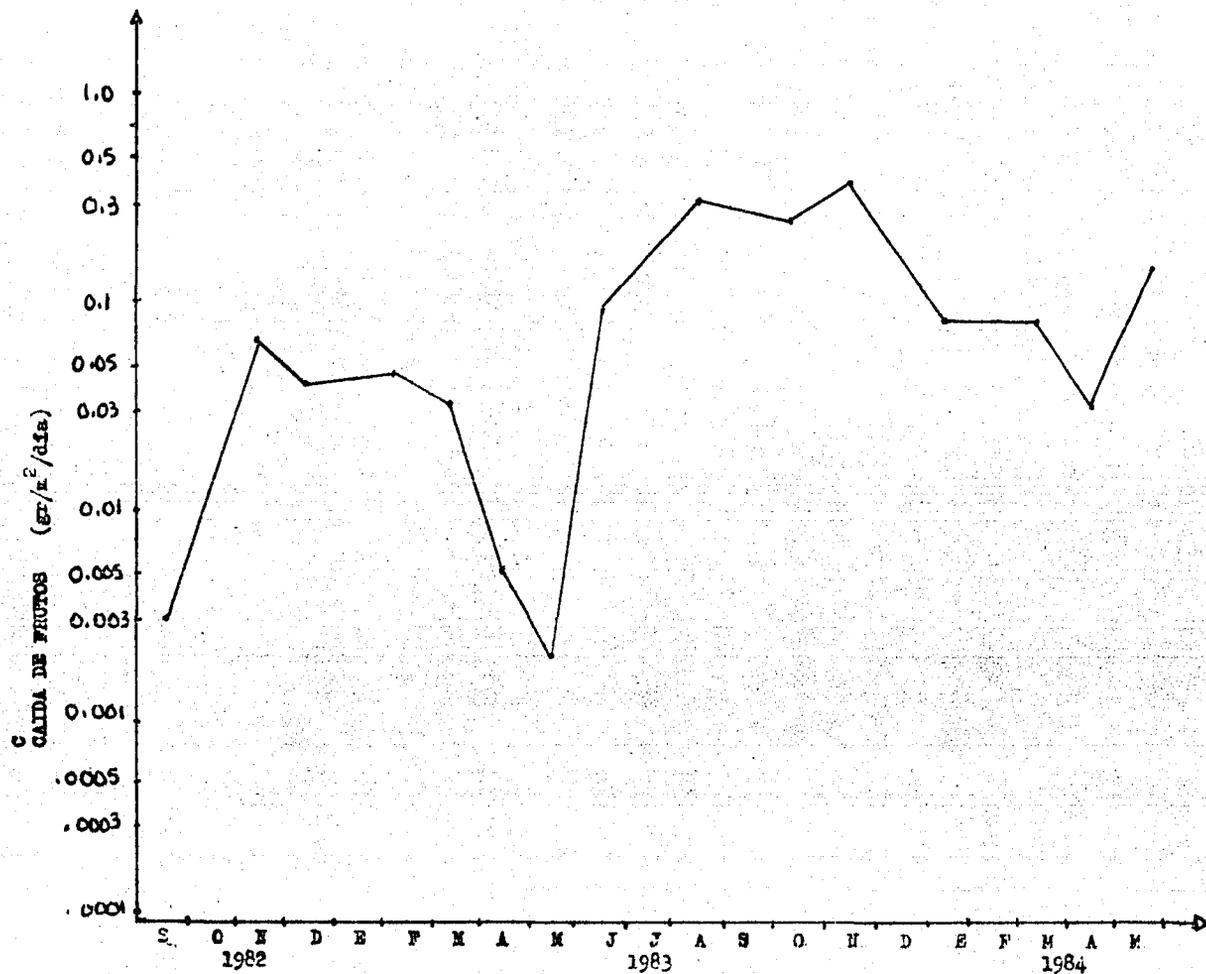


Figura 12. DISPONIBILIDAD DE ALFALFA (FRUTOS)

## DISCUSION

El curso de esta discusión se realizará de acuerdo a los resultados obtenidos en el presente trabajo para Heteromys desmarestianus y a su comparación con reportes de la literatura para la misma especie y otros roedores heterómidos.

Durante el análisis de resultados referentes a la densidad poblacional de Heteromys desmarestianus, se observa que éste es el máximo registro obtenido, para esta especie, en comparación con los anteriores (Fleming, 1974b; Anderson 1982b). -- Esto se debe tal vez a la existencia de un número bajo de depredadores, como es la posible disminución de la población de mamíferos carnívoros de tamaño mediano y grande de esta región. Además de que, el año de 1983 fue altamente productivo en frutos y semillas (Alvarez, 1984); lo que permitió quizás un mayor aumento en la densidad, como sucede en otras especies de roedores (Bendell, 1959; Calhoun, 1952; Smith y Blessing, 1969; Watts, 1970; Fordham, 1971; Taitt, 1981).

Existen informes contrastantes referentes a la relación entre el área de actividad con la densidad poblacional (entre otros: Stickel, 1960, 1968; White, 1964; Maza et al., 1973; -- Myllymaki, 1977; Mares et al., 1980), debido a las diferencias en los tipos de habitat y de organización social de las distintas especies en estudio.

Así, los roedores presentan tipos definidos de organización social, específicamente, durante los picos de altas densidades poblacionales, cuando se presenta un elevado nivel de comportamiento agonístico entre los miembros, propiciando una disminución en el tamaño del área de actividad (Krebs, 1970; Myllymaki, 1977; O'Farrell, 1980; Canela y Sánchez-Cordero, 1984). Por esta razón, se postula una relación de tipo inverso entre estas dos variables (predicción 1, apoyada en trabajos realizados por Stickel, 1960, 1968; Getz, 1961; Buckner, 1966; Sheppe, 1966, Van Vleck, 1969; Fleming, 1970, 1971; Metzgar, 1971; Maza et al., 1973; O'Farrell, 1980).

Al analizar los resultados, se observa que para individuos machos adultos, las áreas de actividad promedio no cambian en tamaño considerablemente conforme transcurre el tiempo y ni durante las altas densidades. De esta manera se sugiere que la densidad poblacional no afecta al tamaño del área de actividad de los individuos machos adultos.

Este hecho indica que el comportamiento agonístico entre los individuos machos durante las elevadas densidades, tal vez no existe o es reducido, a diferencia de lo que se esperaba, no cumpliéndose así la primera predicción.

Fleming (1971), encontró para Liomys adspersus una relación inversa entre estas dos variables, en el mismo caso se encuentra la investigación realizada por Maza et al. (1973) para

Perognathus formosus y por O'Farrell (1980) para algunas especies de Dipodomys. El habitat donde se localizan estas especies varía, desde el árido o semiárido hasta el tropical seco, coincidiendo en la marcada estacionalidad de épocas que, posiblemente influye en el comportamiento de las especies.

Las áreas de actividad de los individuos machos adultos, en el mes de mayor densidad poblacional no se reducen en tamaño y sin embargo el porcentaje de solapamiento de áreas de actividad es elevado, hecho que apoya la hipótesis propuesta por Eisenberg (1963), Fleming (1974a) y O'Farrell (1980), quienes consideraron a Heteromys como tolerante con individuos de su propia u otras especies. Este tipo de comportamiento tal vez se deba a que H. desmarestianus habita ambientes estacionalmente estables, caracterizados por una elevada productividad, razón por la cual el antagonismo se reduce o elimina (Fleming, 1974b).

Si se analiza la distancia recorrida promedio de los machos y la densidad poblacional, se puede establecer una relación directa, indicando que a bajas densidades los individuos recorren menores distancias, en comparación con las altas densidades, donde sus movimientos son mayores, pero no variando mucho en longitud. Este hecho no afecta de manera alguna al tamaño del área de actividad, ya que los recorridos no son de una distancia tal que ayude a ampliar su área. Los movimientos se pueden deber a la búsqueda de alimento o al patrullaje

de las áreas por parte de los machos dominantes (ver más adelante, organización social).

O'Farrell (1980) encontró que según la especie, durante los picos poblacionales el solapamiento de las áreas de actividad entre los individuos del mismo sexo es mínimo, debido a la presencia de una conducta agonística entre sí, que los separa, la que se toma como predicción (2) de este trabajo.

Al analizar los resultados, se observa que no se cumple tal predicción, pues en altas densidades de machos el porcentaje de solapamiento es máximo, indicando poca agresividad entre sí (Redman y Sealander, 1958).

Los resultados referentes a la densidad poblacional y el área de actividad de hembras adultas (figura 5a, tabla 2), muestran el posible establecimiento de una relación inversa, indicada específicamente durante el pico de densidad, donde las áreas de actividad se reducen en tamaño, coincidiendo con lo postulado en la primera predicción, teniéndose la misma relación para la densidad y la distancia recorrida promedio.

El significado que se puede dar a esta relación, es el de que las presiones poblacionales como la densidad, efectivamente afectan al tamaño de las áreas, estableciéndolas individuales o mutuamente excluyentes (Burt 1940, Metzgar 1971) y propiciando un comportamiento agresivo (Blair 1957; Sheppe 1966;-

Healey 1967) entre las hembras, por la defensa del espacio,--- del alimento y de las crías, entre otros aspectos (Grant 1972; Getz 1961; Burt 1940).

La segunda predicción, por parte de las hembras se ajusta a los resultados obtenidos, ya que el porcentaje de solapamiento en el mes de mayor densidad (Noviembre 1983) es bajo,-- considerando la posible territorialidad de las hembras, como-- anteriormente lo hicieron otros autores (Redman y Sealander -- 1958; Canela 1981) apoyados en resultados semejantes.

Algunos autores como Maza et al (1973) para Perognathus-- formosus, Fleming (1971) para Liomys adpersus, y O'Farrell -- (1980) para Dipodomys, postulan una relación inversa entre el área de actividad y la densidad poblacional de hembras adultas, coincidiendo con los resultados de este trabajo, indicando la misma tendencia en hembras de diversos roedores heterómidos de diferentes ambientes. Para hembras de Heteromys desmarestia-- nus, Fleming (1974a) indica la carencia de territorios y sobre lapamiento de áreas de actividad, al presentar una distribu--- ción uniforme, durante la época de secas. De alguna manera -- los resultados de este trabajo, coinciden con los de Fleming,-- con la excepción de que en este estudio, se encuentra la pre-- sencia de territorios, por parte de las hembras.

Otro factor adjudicado como modificador del tamaño del -- área de actividad, es la condición reproductiva de los indivi-

duos presentes en una población. Se considera que la forma de utilizar el espacio durante la época reproductiva, por parte de cada sexo es muy diferente, debido a su tipo de comportamiento, dirigido a asegurar el espacio y el suministro del alimento necesario para cada individuo. Por tal razón se postulan varias predicciones para cada sexo y para cada estadio reproductivo de las hembras.

Algunos autores (Hawes, 1977; Murie y Harris, 1978; Canela y Sánchez-Cordero, 1984; Scheibe, 1984) han obtenido resultados semejantes para diferentes especies de mamíferos, indicando que los machos reproductivamente activos, recorren grandes distancias y presentan áreas de actividad máximas durante la época reproductiva debido a la búsqueda de pareja para el apareamiento.

Los resultados referentes al área de actividad y la condición reproductiva de machos (cuadro 3, figura 6), no coinciden con los esperados y no muestran relación alguna entre estas dos variables, debiéndose posiblemente a los escasos registros de roedores, para realizar la cuantificación de las áreas de actividad, las que muestran una cierta estabilidad en su tamaño.

Parte de los resultados de este trabajo, se asemejan con lo informado por Fleming (1974a) para H. desmarestianus, en lo que se refiere a la estabilidad de las áreas de actividad, el-

prolongado periodo reproductivo, así como en la época de baja actividad reproductiva (secas) de los individuos machos.

La discordia de los datos con la tercera predicción, tal vez tenga como base que, ésta es el resultado de estudios realizados en regiones distintas a las tropicales y con condiciones ambientales caracterizadas por la presencia de una marcada estacionalidad, que influyen de una manera distinta en el comportamiento del animal.

Maza et al. (1973) encontraron que para algunos heterómidos de zonas áridas (Perognathus y Dipodomys), existe una correlación directa entre los movimientos de individuos machos y su condición reproductiva, resultando que los machos activos, son los que presentan mayores movimientos o excursiones: Fleming (1974a,b) registró para Liomys salvini, una época de apareamiento más estacional que para H. desmarestianus y el mayor movimiento se muestra durante el periodo reproductivo, resultados que no coinciden con los obtenidos en este estudio.

En el caso de las hembras reproductivamente activas, se postulan dos predicciones, apoyadas en los resultados de diversos trabajos. Una, establece que las hembras reproductivamente activas presentan áreas de actividad propias o mutuamente excluyentes, que se consideran en este estudio como territorios, por su escaso solapamiento, debido a su conducta agresiva (Burt, 1940; Nicholson, 1941; Blair, 1951; Redman y Sealan-

der, 1958; Getz, 1961; Healey, 1967, Yeaton, 1972; Cranford,--  
1977; O'Farrell, 1980).

Al realizar el análisis de resultados (cuadro 4 y 5, figu  
ras 8 y 9), se observa la presencia de hembras activas durante  
casi todo el periodo de trabajo; desde luego, con variación---  
en los porcentajes de actividad, estos datos coinciden con los  
registrados por Fleming (1974a,b) para la misma especie. Las-  
áreas de actividad también varían en tamaño, sobre todo las de  
hembras receptoras y preñadas, sucediendo lo mismo con la dis-  
tancia recorrida. Esta variabilidad se debe tal vez a la de-  
manda energética que presenta cada uno de los estadios repro-  
ductivos de las hembras (Canela y Sánchez-Cordero, 1984).

Los resultados muestran una relación directa entre el área  
de actividad y el porcentaje de actividad reproductiva de hem-  
bras receptoras y preñadas, indicando que en épocas de un alto  
porcentaje de actividad reproductiva, se observan grandes áreas  
de actividad (Marzo de 1983), y durante bajos porcentajes de--  
actividad reproductiva, se registran pequeñas áreas de activi-  
dad (Marzo de 1984), la misma relación se cumple para la dis-  
tancia recorrida y el porcentaje de actividad reproductiva. Es  
tos resultados, a simple vista, parecen indicar una alta fre-  
cuencia de solapamiento de áreas de actividad durante las épo-  
cas de mayor actividad reproductiva, debido a su máxima exten-  
sión. Al consultar los cuadros 8a y 8b se desecha esta idea,-  
debido a que no existe algún registro de solapamiento de áreas

de actividad durante las épocas de mayor actividad reproductiva, debido a su máxima extensión. Al consultar los cuadros -- 8a y 8b se desecha esta idea, debido a que no existe algún registro de solapamiento de áreas de actividad de las hembras ac tivas, en este mes (Marzo de 1983); de hecho, se registra un-- escaso porcentaje de solapamiento (0%) entre hembras activas-- para todo el periodo de trabajo, indicando que, posiblemente,-- las hembras reproductivamente activas, presentan áreas de acti vidad mutuamente excluyentes; un dato que apoya esta idea es-- el registro obtenido de hembras en una misma trampa, durante-- diferentes épocas del año (cuadro 6); mostrando un escaso por-- centaje de solapamiento de áreas y, por lo tanto, de indivi-- duos encontrados en la misma trampa, confirmándose de esta ma-- nera la cuarta predicción.

La siguiente predicción (5), se refiere específicamente a las hembras lactantes y sugiere que éstas necesitan mayores -- áreas de actividad, en comparación con las hembras de otros -- estadios reproductivos, debido a sus mayores demandas energéti cas (Canela y Sánchez-Cordero, 1984; Scheibe, 1984).

Para poder confirmar esta predicción, es necesario compa-- rar los resultados referentes al área de actividad de hembras-- reproductivamente activas (receptivas y preñadas, cuadro 4),-- con las de hembras lactantes (cuadro 5), tomando la medida de-- las áreas de actividad promedio como un valor representativo.-- Este valor es mayor para las hembras activas ( $170.4\text{m}^2$ ), que el

de las hembras lactantes ( $101.5\text{ m}^2$ ), no coincidiendo con lo pronosticado en la predicción (5), indicando que no es necesario aumentar el tamaño de las áreas de actividad por parte de las hembras lactantes, hecho relacionado posiblemente, con las condiciones ambientales de un habitat tropical lluvioso; debido a que la Selva Alta Perennifolia, es una zona de alta productividad en recursos y de una estacionalidad menos marcada que otras zonas (Fleming, 1970, 1971, 1974b; Robertson, 1975); y por lo tanto, de una producción elevada y constante de alimento, que permiten la presencia de áreas de actividad estables en tamaño para las hembras lactantes.

Una manera de asegurar las demandas de energía intrínsecas a la lactancia, puede ser por medio de la obtención de una área de actividad de alta calidad en los recursos (Schibe, --- 1984), idea apoyada por la presencia de hembras lactantes territoriales o con áreas mutuamente excluyentes (cuadro 5, figura 9). Cranford (1977) obtuvo resultados semejantes a los del presente trabajo, encontró una disminución en el área de hembras lactantes, debido a las demandas fisiológicas de la lactancia y el cuidado maternal.

Fleming (1974a,b) encontró para hembras de Liomys salvini y Heteromys desmarestianus que, durante la época reproductiva, éstas se mueven poco, resultados que no concuerdan con los de este trabajo.

Bateman (1948, en Slade y Swihart, 1983), propone una hipótesis en la que establece que los movimientos de las hembras no son más grandes de los necesarios en la obtención de recursos para las funciones reproductivas, y que el área de los machos se amplía debido a la búsqueda de pareja para el apareamiento; la que coincide con lo registrado en este trabajo, para la relación entre la actividad reproductiva de machos y hembras con sus movimientos.

Los cambios de tamaño en el área de actividad de acuerdo a las diferentes épocas del año, pueden ser probables respuestas a la acción de diversos factores, entre los que se encuentra la abundancia y la escasez del alimento (Myllymaki, 1977). Algunos investigadores (Stickel, 1960, 1968; Schoener, 1968; -- Fleming, 1970; Simon, 1975; Cranford, 1977; Jenkins, 1981; --- Taitt, 1981) proponen una relación inversa entre el área de actividad o territorio y la disponibilidad del recurso alimenticio. Tomando como apoyo a esta hipótesis, se postula la siguiente predicción (6): durante la época de mayor disponibilidad del recurso alimenticio, el tamaño del área de actividad de los individuos se reduce y en épocas de escasez del recurso alimenticio, el área de actividad se amplía.

En este estudio, las hembras activas (receptivas y preñadas) muestran una relación inversa entre el área de actividad y la época de producción de frutos; esto indica que cuando existe escasez de alimento, las hembras reproductivamente activas-

amplían su área para la búsqueda de alimento, coincidiendo con la predicción. Es durante este periodo de escasez, cuando se encuentra el mayor porcentaje de actividad reproductiva, apoyando la idea de que las hembras reproductivamente activas amplían su área de actividad en épocas de baja producción de alimento, debido a la necesidad de asegurar el aporte energético mínimo para realizar las funciones reproductivas (Burt, 1940; Jameson, 1955; Stickel, 1960; Sheppe, 1966; Fordham, 1971; Simon, 1975; Hawes, 1977; Cole y Batzli, 1978; Taitt, 1981; Slade y Swihart, 1983).

Para hembras lactantes, el mismo tipo de relación inversa se demuestra; así se observa que, en épocas de baja producción de frutos (Febrero de 1983 y Enero de 1984), las áreas de actividad son máximas; y en periodos de alta producción de frutos (Septiembre y Noviembre de 1983), las áreas de actividad son mínimas, coincidiendo con la predicción anteriormente mencionada. Este hecho indica que las hembras lactantes presentan como una estrategia adaptativa la sincronía en la forma de explotar los recursos, tratando de ahorrar la mayor energía posible para su beneficio, al no recorrer mayores distancias que las necesarias, e invertir esa energía en la lactancia.

En caso de los machos reproductivamente activos es contrario al de las hembras reproductivamente activas, porque se establece una relación directa entre el área de actividad, la distancia recorrida o ambas, con la caída de alimento. Se ---

muestra que, en épocas de baja producción de frutos (Mayo de 1983), las áreas de actividad son mínimas y en periodos de una elevada producción (Septiembre de 1983), las áreas de actividad son máximas. Esto sugiere una división del recurso para su explotación, por medio de diferentes formas de comportamiento entre ambos sexos, que ayuda a evitar la competencia intraespecífica.

Una posible razón que indica la causa del porqué de la existencia de una mayor área de actividad por parte de los individuos machos durante el periodo de elevada producción de frutos, es la estrategia de recolección de semillas. Schroder (1979) encontró para Dipodomys spectabilis un elevado comportamiento en la toma de alimento, durante la época de caída de semillas, incluyendo mayor actividad y movimientos del roedor, resultados semejantes a los obtenidos en este trabajo y que sirven de apoyo para encontrar la razón de los movimientos de los roedores.

La relación existente entre el área de actividad y el tipo de organización social presentes en una población, es de gran importancia, debido a que ésta es el resultado de las diferentes formas de adaptación a los distintos ambientes de una región por parte de los roedores (Sheppe, 1966; Fleming, 1970, 1974a; Metzgar, 1971; Maza et al., 1973; O'Farrell, 1980; Smith et al., 1980).

Los roedores heterómidos presentan una compleja organización social (Fleming, 1974a; O'Farrell, 1980) y ésta varía dependiendo del tipo de ambiente en el que el animal se encuentre (Eisenberg, 1963; Maza et al., 1973), puede tener diferentes niveles de agresividad entre sus géneros, siendo antagónicos como Dipodomys hasta llegar a ser "tolerantes", como es el caso de Heteromys.

Fleming (1974a) encontró que en H. desmarestianus el establecimiento de la dominancia no es fácil de pronosticar, porque en esta especie las características de los individuos dominantes no se cumplen, así el tamaño del cuerpo y el peso no son los mejores indicadores, sino más bien su condición reproductiva.

En este trabajo no se realizaron experimentos en el laboratorio para cuantificar y establecer el grado de dominancia, por lo tanto, el único recurso restante es el realizar un análisis de los datos existentes en la literatura.

De acuerdo con los resultados, se puede sugerir un tipo de organización social para Heteromys desmarestianus, tendiente a la dominancia, al considerar como individuos dominantes a los machos reproductivamente activos (apoyado en Fleming, --- 1974a) y éstos son los que presentan grandes áreas de actividad con un elevado porcentaje de solapamiento, principalmente con machos inactivos (22.5%), con hembras inactivas (22.5%) y

y mínimamente entre machos activos (3.2%); lo que apoya la idea de la existencia de una jerarquización social entre los individuos machos de la población (Wolffe, 1966; O'Farrell, 1980; Vázquez, 1980).

Además, estos datos concuerdan con los registrados por Fleming (1974a) para la misma especie; así como para H. anomalus (Rood, 1963; Rood y Test, 1968) y para algunos heterómidos del desierto (Maza et al., 1973; O'Farrell, 1980). H. desmarestianus es una especie solitaria, por lo tanto, el establecimiento de la dominancia funciona donde las áreas de actividad se traslapan.

Se considera que el comportamiento y estrategias de las hembras son diferentes a las de los machos; en este trabajo se apoya a la territorialidad de las hembras, como resultado de una forma de comportamiento. Los registros de hembras territoriales (cuadros 6 y 7), junto con el escaso porcentaje de solapamiento de las áreas de actividad de las hembras reproductivamente activas (0%) y con las inactivas (12.9%); son argumentos que sirven como base para declararlas territoriales. Apoyándose en informes de diversos autores como son Burt (1940), Redman y Sealander (1958), Getz (1961), Metzgar (1971), Simon (1975) y O'Farrell (1980).

El tamaño del territorio y el comportamiento territorial varían, dependiendo del tipo de función para que sean necesari-

rios, como puede ser el cuidado de las crías, del alimento, el apareamiento, protección contra depredadores, contra las condiciones climáticas (Burt, 1940; Schoener, 1968; Simon, 1975).

Fleming (1974a) registró la ausencia de territorios para H. desmarestianus de Costa Rica, a diferencia de los resultados de este trabajo; posiblemente por la diferencia ambiental existente entre "La Selva" y "Los Tuxtlas", porque en zonas de mayor contraste ambiental, como lo son las zonas templadas y áridas, el comportamiento territorial es patente (Eisenberg, 1963) y la región de "Los Tuxtlas" es un poco más estacional que "La Selva".

Los resultados del presente trabajo, referentes al peso de los animales en relación con el área de actividad, coinciden con los obtenidos por Mac Nab (1963, 1980), Schoener (1958), Turner et al. (1969), Hawes (1977), Harestad y Bunnell (1979); encontrando una relación directa para machos, que muestra a individuos con mayor peso y a su vez con mayores áreas de actividad, así como a individuos de menor peso que presentan áreas de actividad pequeñas. Desde luego, que también en esta relación se toma en cuenta a organismos con idéntico tipo de alimentación, así como el tamaño del cuerpo.

Por último, se discute el efecto de sesgo en los resultados, desafortunadamente, por la carencia de un número mayor de registros no se pudo realizar, ni utilizar medidas estadísti-

cas que ayudaran a clarificar las relaciones encontradas para los diversos factores incluidos en el estudio; por lo tanto,-- se tuvo que conformar con realizar una comparaci3n de las gr3ficas y tratar de encontrar dichas relaciones, adem3s de establecer su raz3n de ser. Por tal motivo, se considera que los m3todos utilizados en la medida del 3rea de actividad, son los m3s apropiados, debido a que se pueden utilizar en base a un-- n3mero reducido de registros, como los obtenidos en este trabajo.

## CONCLUSIONES

De acuerdo al análisis de resultados y apoyados en la discusión anterior, se puede concluir, de una manera general, que la forma de explotar y utilizar el recurso por parte de ambos sexos de Heteromys desmarestianus, es muy diferente, ya que:

- I. Durante la época de mayor densidad poblacional las áreas de actividad de machos adultos no presentan ninguna relación con ésta y solamente se aprecia una relación directa con la distancia recorrida; el solapamiento de las áreas en este periodo es amplio. Lo que hace pensar que tal vez, el comportamiento agonístico de estos roedores, no sea una característica general de toda la población, sino, más bien, una característica particular de los individuos dominantes (reproductivamente activos) que presentan grandes áreas de actividad y un amplio porcentaje de solapamiento, debido al patrullaje de las áreas. No se estableció relación alguna entre la actividad reproductiva de machos y su área de actividad, debido, tal vez, a que se encontraron machos activos durante todo el año. Para los machos activos se encontró una relación directa, entre el área de actividad y la época de caída de frutos, indicando que, en épocas de abundancia de alimento, las áreas de actividad son amplias, tal vez por la forma de recolectar las semillas que le sirven de alimento a estos roedores. Y por último se observa que los roedores machos de eleva-

do peso poseen áreas de actividad amplias, tal vez, por la necesidad de consumir más alimento, a diferencia de los de menor peso corporal.

II. Las hembras, por otro lado, presentan algunas diferencias de comportamiento en comparación con los machos, así, durante los periodos de elevadas densidades de la población, las áreas de actividad de las hembras adultas, muestran una relación de tipo inverso, propiciando un comportamiento agonístico entre sí, por la defensa del recurso posiblemente, pudiendo ser sus áreas mutuamente excluyentes (territorios) y, por lo tanto, el porcentaje de solapamiento de sus áreas es mínimo. Tomándose esto último como base para establecer el concepto de territorialidad y su aplicación para tales hembras, apoyado además por los registros de trampas encontrados con exclusividad para una sola hembra durante el periodo de estudio.

Se encuentra una relación directa entre el porcentaje de actividad de hembras activas (lactantes, receptoras y preñadas) y su área de actividad, lo que indica que dichas hembras presentan mayores áreas, cuando la actividad reproductiva es alta, quizás debido a la necesidad de tener el mejor recurso durante este periodo. El área de actividad promedio de las hembras activas (solamente receptoras y preñadas en este caso), es mayor que el de las hembras lactantes debido, tal vez, a que estas últimas se estable

cen en un territorio de alta calidad en el recurso, como respuesta a las demandas fisiológicas de la lactancia y del cuidado maternal de las crías.

Las hembras activas (receptivas, lactantes y preñadas), muestran una relación inversa entre su área de actividad y la disponibilidad del alimento, así en épocas de baja producción, las hembras amplían su área para la búsqueda de alimento, para asegurar un aporte energético y poder realizar sus funciones reproductivas.

En la medida del peso del cuerpo de las hembras, no existió mucha variación, y quizás por esta razón, sus áreas de actividad se mantuvieron poco cambiantes en tamaño.

III. Este trabajo, es el primer intento en hacer un estudio ecológico de la población de Heteromys desmarestianus en México, el que por su propia naturaleza no trata en lo más mínimo de ser definitivo, ni total, al contrario, se encontraron deficiencias, como es el escaso número de registros de cada individuo, lo que imposibilitó el uso de la estadística, que proporcionaría ciertos grados de confianza y seguridad en los resultados.

Por lo tanto, se trata de dar una idea del posible comportamiento y estrategias de los machos y hembras de H. desmarestianus de regiones tropicales en México.

LITERATURA CITADA

- Abramsky, Z. y C.R. Tracy. 1980. Relation between home range size in Microtus ochrogaster. *Oikos* 34: 347-355.
- Alvarez, S.F.J. 1984. Dinámica de la hojarasca en una Selva Alta Perennifolia: Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Anderson, J.D. 1982. The home range: A new nonparametric estimation technique. *Ecology* 63(1): 103-112.
- Anderson, J.D. 1982b. Comparative population ecology of Peromyscus mexicanus in a Costa Rica wet forest. Ph. D. Thesis University of Southern California.
- Anderson, D.R., K.P. Burnham, G.C. White, y D.L. Otis. 1983. Density estimation of small mammal populations using a trapping web and distance sampling methods. *Ecology* 64(3): 674-680.
- Andrewartha, H.B. 1973. Introducción al estudio de poblaciones animales. Ed. Alhambra, Madrid, 332 pp.
- Asdell, S.A. 1946. Patterns of mammalian reproduction, Ithaca, New York: Comstock. 473 pp.
- Bateman, A.J. 1948. Intersexual selection in Drosophila. *Heredity* 2: 349-368.
- Batzli, G.O. 1968. Dispersion patterns of mice in California annual grasslands. *J. Mammal.* 49: 239-250.

- Bendell, J.F. 1959. Food as a control of a population of White-footed mice. Peromyscus leucopus noveboracensis (Fischer). Can. Jour. of Zool. 37: 173-209.
- Blair, W.F. 1940. Home ranges and populations of the meadow vole in Southern Michigan. Jour. Wild. Mgt. 4: 149-161.
- Blair, W.F. 1941. Techniques for the study of mammal populations Jour. Mamm. 22: 148-157.
- Blair, W.F. 1942. Size of home range and notes on the life history of the wood land deer mouse and eastern chipmunk in northern Michigan. Jour. Mamm. 23: 27-36.
- Blair, F.W. 1951. Population structure, social behavior and environmental relations in a natural population of the beach mouse (Peromyscus polinotus leucocephalus). Contr. Lab. Vert. Biol. Univ. Michigan. 48: 1-47.
- Buckner, C.H. 1966. Populations and ecological relationships of shrews in Tamarack bogs of Southeastern Manitoba. Jour. Mamm. 47(2): 181-194.
- Burt, W.H. 1940. Territorial behavior and populations of some small animals in Southern Michigan. Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan 45: 1-58.
- Burt, W.H. 1943. Territoriality and Home Range concepts as applied to mammals. Jour. Mamm. 24: 346-352.

- Burge, J.R. y C.D. Jorgensen. 1973. Home range of small mammals: A reliable estimate. Jour. Mamm. 54(2): 483-488.
- Calhoun, J.B. 1952. The social aspects of population dynamics. Jour. Mamm. 33: 139-159.
- Canela, R.M. 1981. Ambito hogareño del ratón de los volcanes Neotomodon a. alstoni (Rodentia: Cricetinae) en la Sierra del Ajusco. Tesis Profesional. Univ. Nal. Auton. México.
- Canela, R.M. y Sánchez-Cordero, V. 1984. Patrón del Area de Actividad de Neotomodon alstoni alstoni (Rodentia: Cricetinae).
- Carabias, J.L. 1980. Análisis de la vegetación de la Selva Alta Perennifolia y comunidades derivadas de ésta, en una zona cálida-húmeda de México, Los Tuxtlas, Ver. Tesis Prof. Fac. Cien. UNAM
- Cockrum, E.L. 1962. Introduction to Mammalogy. The Ronald Press Co. New York, viii 1-455 pp.
- Colinvaux, P.A. 1980. Introducción a la Ecología. Ed. LIMUSA. México, 679 pp.
- Cornaby, B.W. 1973. Space usage by the small mamal, Dipodomys microps. Amer. Midland Nat. 89: 294-306.
- Cole, F.R. y G.O. Batzli 1978. Influence of a suplemental feeding on a vole population. Jour. Mamm. 59: 809-819.

- Cranford, J.A. 1977. Home range and habitat utilization by Neotoma fuscipes as determined by radiotelemetry. Jour. Mamm. 58: 165-172.
- Davis, D.E. 1953. Analysis of home range from recapture data. Jour. Mamm. 34:(2): 352-357.
- Delany, M.J. 1981. Ecología de los micromamíferos. Ed. Omega. Barcelona. 64 pp.
- Dice, L.R. y P.J. Clark. 1953. The statistical concept of home range as applied to the recapture radius of the deermouse (Peromyscus). Contrib. Lab. Vert. Biol., Univ. Mich. 62: 1-15.
- Eisenberg, J.F. 1963. The behavior of heteromyid rodents. Univ. California Publ. Zool., 69: 1-100.
- Estrada, A. y E.R. Coates. 1983. Rain forest in Mexico: research and conservation at Los Tuxtlas. Oryx 17(4): 201-204.
- Fey, J.E. 1976. Estudio de la actividad de algunos roedores en una zona de interacción Selva Alta Perennifolia y zonas abiertas a la agricultura y ganadería en Balzapote, Veracruz. Tesis Prof. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Fleming, T.H. 1970. Notes on the rodent faunas of two Panamanian forest. Jour. Mamm. 51: 473-490.
- Fleming, T.H. 1971. Population ecology of three species of Neotropical rodents. Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich. 143: 5-77.

- = Fleming, T.H. 1974a. Social organization in two species of Costa Rican heteromyid rodents. Jour. Mamm. 55(3): 543-561.
- Fleming, T.H. 1974b. The population ecology of two species of Costa Rican heteromyid rodents. Ecology 55(3): 493-510.
- Fleming, T.H. 1977. Growth and development of two species of tropical heteromyid rodents. Am. Midl. Nat. 98(1): 109-123.
- Fleming, T.H. y G.J. Brown. 1975. An experimental analysis of seed hoarding and burrowing behavior in two species of Costa Rican heteromyid rodents. Jour. Mamm. 56(2): 301-315.
- Fordham, R.A. 1971. Field population of deermice with supplemental food. Ecology 52: 138-146.
- García, E. 1970. Los climas del Estado de Veracruz. AN. Inst. Biol., Univ. Nal. Aut. Mex. 41 Scr. Bot. (1): 3-42.
- Getz, L.L. 1961. Home ranges, territoriality, and movement of the meadow vole. Jour. Mamm. 42(2): 24-36.
- Goldman, E.A. 1911. Révision of the spiny pocket mice (Genera Heteromys and Liomys). North American Fauna 34: 7-63.
- Gómez-Pompa, A., Y.C. Vázquez, S. del Almo y A. Butanda. 1976. Regeneración de Selvas INIREB. Ed. CECSA. México.
- Grant, M.E. 1972. Interespecific competition among rodents. Annu. Rev. Ecol. Syst. 3: 79-106.

- Hall, E.R. y K.R. Kelson. 1959. The mammals of North America. The Ronald Press Co. N.Y. Vol. 1: XXX 1-546 79 pp.
- Hall, E.R. 1981. The mammals of North America. John Wiley and Sons, Vol. 1: XV 600 1-90.
- Harestad, A.S. y F.L. Bunnell. 1979. Home range and body weight A reevaluation. Ecology 60(2): 389-402.
- Hawes, M.L. 1977. Home range, territoriality, and ecological separation in sympatric shrews, Sorex vagrans and Sorex obscurus. Jour. Mammal. 58: 354-367.
- Hayne, D.W. 1949a. Calculation of size of home range. Jour. Mamm. 30(1): 1-18.
- Hayne, D.W. 1949b. Two methods for estimating population from trapping records. Jour. Mamm. 30(4): 399-411.
- Hayne, D.W. 1950. Aparent home range of Microtus in relation to distance between traps. Jour. Mamm. 51(1): 26-39.
- Healey, M.C. 1967. Agression and self-regulation of population size in deermice. Ecology 48(3): 377-392.
- Hilborn, R., J.A. Redfiel y C.J. Krebs. 1976. On the reliability of enumeration for mark and recapture census of voles. Can. J. Zool. 54: 1019-1024.
- Jamson, E.W. Jr. 1955. Some factors affecting fluctations of Microtus and Peromyscus. Jour Mamm. 36: 206-214.

- Janzen, D.H. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Am. Nat.* 104: 501-528.
- Janzen, D.H. 1982a. Removal of seeds from horsedung by tropical rodents: Influence of habitat and amount of dung. *Ecology* 63(6): 1887-1900.
- Janzen, D.H. 1982b. Seed removal from fallen guanacaste fruits by spiny pocket mice. *Brenesia* 19-20: 425-429.
- Jenkins, S.H. 1981. Common patterns in home range -body size relationships in birds and mammals. *Am. Nat.* 118: 126-128.
- Jorgensen, C.D. 1968. Home ranges as a measure of probable interactions among populations of small mammals. *Jour. Mamm.* 49(1) 104-112.
- Kinsey, D. 1977. Agonistic behavior and social organization in a reproductive population of allegheny woodrats, Neotoma floridana magister. *Jour. Mamm.* 58(3): 417-419.
- Koepl, J.W., N.A. Slade y R.S. Hoffmann. 1975. A bivariate home range model with possible application to ethological data analysis. *Jour. Mamm.*, 56(1): 81-90.
- Krebs, C.J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of Microtus californicus. *Ecol. Monogr.*, 36: 239-273.
- Krebs, C.J. 1970. Microtus population biology: Behavioral changes associated with the population cycle in M. ochrogaster and M. pennsylvanicus. *Ecology* 51: 34-52.

- Krebs, C.J. 1978. Dispersal and cyclic changes in populations of small rodents. Agression, Dominance, and Individual Spacing (Ed. by L. Krames, P. Pliner, T. Alloway), pp. 49-60. Plenum Publishing Corporation.
- Mares, M. A., M.R. Willig y N.A. Bitar. 1980. Home range size in eastern chipmunks, Tamias striatus, as a function of number of captures: statical biases of inadequate sampling. Jour. Mamm. 61 (4): 661-669.
- Martínez M.R. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia. Tesis Prof. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Martinsen, D. 1968. Home range and temporal Patterns of chipmunks (Eutamias). Jour. Mamm. 49(1): 83-92.
- Maza, B.G., N.R. French, y A.P. Aschwanden. 1973. Home range dynamics in a population of heteromyid rodents. Jour. Mamm. 54(2): 405-425.
- Mc Nab, B. 1963. Bioenergetics and home range size determination Am. Nat. 97(3): 133-140.
- Metzgar, L.H. 1971. Behavioral population regulation in the woodmouse, Peromyscus leucopus. Am. Midl. Nat. 86(2): 434-448.
- Metzgar, L.H. 1973. Home range shape and activity in Peromyscus leucopus. Jour. Mamm. 54(2): 383-390.

- Miller, D.H. y L.L. Getz. 1977. Comparations of population dy  
dinamics of Peromyscus and Clethrionomys in New England. Jour.  
Mamm. 58(1): 1-16.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación  
de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Mex. 28: 29-1979.
- Mohr, C.O. 1947. Table of equivalent populations of North  
American small mammals. Am. Midl. Nat. 37: 223-249.
- Morris, R.F. 1955. Population studies on some small forest  
mammals in Eastern Canada. Jour. Mamm. 36(1): 21-35.
- Murie, J.O. y M.A. Harris. 1978. Territoriality and dominance  
in males of terrestrial squirrel colombian (Spermophilus  
columbianus). Can. Jour. Zool. 36: 2402-2412.
- Myllymaki, A. 1977. Intraspecific competition and home range  
dynamics in the field vole Microtus agrestis. Oikos 29: 553-569.
- Myton, B. 1974. Utilization of space by Peromyscus leucopus  
and other small mammals. Ecology 55(2): 277-290.
- Navarro, D.L. 1982. Mamíferos de la Estación de Biología  
Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz. Tesis Profesional. Fac. de  
Ciencias, UNAM. 128 pp.
- Nichols, J.D. y K.H. Pollock. 1983. Estimation methodology in  
contemporary samll mammal capture-recapture studies. Jour.  
Mamm. 64(2): 253-260.

- Nicholson, A.J. 1941. The homes and social habits of the wood-mouse (Peromyscus leucopus noveboracensis) in Southern Michigan. AM. Midl. Nat. 25: 196-203.
- O'Farrell, M.J. 1980. Spatial relationships of rodents in a sagebrush community. Jour. Mamm. 61 (4): 589-605.
- Perry, A.E. y T.H. Fleming, 1980. Ant and rodent predation on small animal-dispersed seeds in a dry tropical forest. Brenesia 17: 11-22.
- Pianka, E.R. 1982. Ecología Evolutiva. Ed. Omega, Barcelona. X 1-365 pp.
- Piñero, D.J., J. Sarukhán y E. Gonzales. 1977. Estudios demográficos en plantas. Astrocaryum mexicanum Leibm. Leibm. 1. Estudios de poblaciones. Bol. Soc. Bot. Mex. 37: 69-118.
- Piñero, D. y J. Sarukhan. 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, Astrocaryum mexicanum. Jour. Ecol. 70: 461-472.
- Redman, J.P. y J.A. Sealander. 1958. Home range of deer mice in southern of Arkansas. Jour. Mamm. 39: 390-395.
- Rickart, E.A. 1977. Reproduction, growth and development in two species of cloud forest Peromyscus from Southern Mexico. Occas. Papers Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas 67: 1-22.
- Ríos Macbeth, F. 1952. Estudio geológico de la región de "Los Tuxtlas", Veracruz. Asoc. Mex. Geol. Petrol., 4: 425-376.

- Robertson, P.B. 1975. Reproduction and community structure of rodents over a transect in southern Mexico. Ph. D. dissertation Univ. of Kansas, Dept. of Systematics and Ecology.
- Rogers, D.S. y D.J. Schmidly. 1982. Systematics of spiny pocket mice (Genus Heteromys) of the desmarestianus species group from Mexico and Northern Central America. Jour. Mamm. 63 (3): 375-386.
- Rood, J.P. 1963. Observations of the behaviour of the spiny rat Heteromys melanoleucus in Venezuela. Mammalia 17: 186-192.
- Rood, J.P. y F.H. Test. 1965. Ecology of the spiny rat, Heteromys anomalus at Rancho Grande, Venezuela. Amer. Midl. Nat. 79(1): 89-102.
- Sánchez-Cordero, V. 1980. Demographic and reproductive patterns in a community of rodents in Central Mexico. Ma. Sc. Thesis. Univ. of Michigan. 121 pp.
- Sánchez-Cordero, V. 1985. Reproductive tactics of two tropical species of rodents inhabiting a rain forest in Veracruz, México. Ph. D. Thesis. Univ. of Michigan. 121 pp.
- Sarrazin, J-P. R. y J.R. Bider. 1973. Activity, a neglected parameter in population estimates. The development of a new technique. Jour. Mamm. 54(2): 369-382.
- Scheibe, J.S. 1984. Sexual differences in the home ranges of Peromyscus truei and Dipodomys panamintinus (Rodentia). The Southwest. Nat. 29(1): 7-13.

- Schoener, T.W. 1968. Sizes of feeding territories among birds. Ecology 49(1): 132-140.
- Shroeder, G.D. 1979. Foraging behaviour and home range utilization of the bannertail kangaroo rat (Dipodomys spectabilis) Ecol. 60(4): 657-665.
- Sealander, J.A. y D. James. 1958. Relative efficiency of different small mammal traps. Jour. Mamm. 39(2): 215-223.
- Sheppe, W. 1966. Determinants of home range in the deer mouse, Peromyscus leucopus. Proceed. Calif. Acad. Sci. 34(4): 377-418.
- Simon, C.A. 1975. The influence of food abundance on territory size in the iguanid lizard Sceloporus jarrovi. Ecol. 56: 993-998.
- Slade, N.A. y R.K. Swihart. 1983. Home range indices for the hispid cotton rat (Sigmodon hispidus) in northeastern Kansas. Jour. Mamm. 64(4): 580-590.
- Smith, M.H. 1968. A comparison of diferent methods of capturing and estimating numbers of mices. Jour. Mamm. 49(3): 455-462.
- Smith, M.H. y R.W. Blessing. 1969. Trap response and food availability. Jour. Mamm. 50(2): 368-369.
- Sousa, M. 1968. Ecología de las leguminosas de "Los Tuxtlas", Veracruz, Anal. Inst. Biol. UNAM 39 Ser. Bot. (1): 3-42.
- Stickel, L.F. 1946. Experimental analysis of methods for measuring small mammal populations. Jour. Wildl. Mgt. 10:150-159.

- Stickel, L.F. 1960. Peromyscus ranges at high and low population densities. Jour. Mamm. 41(1): 433-441.
- Stickel, L.F. 1968. Home range and travels. Chapter 10. En Biology of Peromyscus (Rodentia). Ed. J.A. King. Spec. Publ. No. 2. The American Society of Mammalogsts.
- Taitt, M.J. 1981. The effect of extra food on small rodent populations. I Deermice (Peromyscus maniculatus). Jour. Anim. Ecol. 50: 111-124.
- Turner, F.B., R.I. Jennrich y J.D. Weintraub. 1969. Home ranges and body size of lizards. Ecol. 50(6): 1076-1081.
- Vandermer, J.H. 1979. Hoarding behaviour of captive Heteromys desmarestianus (Rodentia) on the fruits of Welfia georgii, a rain forest dominant palm in Costa Rica. Brenesia 16: 107-116.
- Van Vleck, D.B. 1969. Standarization of Microtus home range calculation. Jour. Mamm. 50(1): 69-80.
- Vaughan, T. 1972. Mammalogy. W.B. Saunders Co.
- Vázquez, A.L. 1980. Contribución al conocimiento del área de actividad, densidad de población y actividad reproductiva de Microtus mexicanus mexicanus (Rodentia: Microtinae) en la Sierra del Ajusco, México. Tesis Profesional Fac. Cienc. UNAM.
- Villa, R.B. 1953. Mamíferos silvestres del Valle de México. An. Inst. Biol. UNAM. 23(1-2): 269-492.

- Walker, E. 1964. The mammals of the world. Vol. II. Johns Hopkins.
- Watts C.H.S. 1970. Effects of supplementary food on breeding in woodland rodents. Jour. Mamm. 51(1): 169-171.
- White, J.E. 1964. An index of the range of activity. Am. Midl. Nat. 71(2): 369-373.
- Wilbur, H.M. y J.M. Landwehr. 1974. The estimation of population size with equal and unequal risk of capture Ecol. 55(6): 1339-1348.
- Wolfe, J. 1966. Agonistic Behaviour and dominance relationships of the eastern chipmunk, Tamias striatus. Am Midl. Nat. 76: 190-200.
- Wood, A.E. 1935. Evolution and relationship of the heteromyid rodents with new forms from the Tertiary of western North America. Ann. Carneg. Mus. 24: 73-262.
- Yeaton, R. 1972. Social behaviour and social organization in Richardson's ground squirrel (Spermophilus richardsonii) in Saskatchewan. Jour. Mamm. 53(1): 139-147.