

00381
10



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**HABITOS ALIMENTICIOS Y REPRODUCCION DE TRES
ESPECIES DE ROEDORES CRICETIDOS: Neotomodon
alstoni, Peromyscus maniculatus y Reithrodontomys
megalotis (familia: Cricetidae)**

T E S I S
PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRIA EN CIENCIAS (BIOLOGIA)
P R E S E N T A
MARTINA ISABEL PRIETO BOSCH

MEXICO, D. F.

1988

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



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.

INDICE

RESUMEN.....	I
1. INTRODUCCION.....	1
1.1 Características de los pequeños mamíferos.....	4
1.2 Aspectos demográficos.....	6
1.3 Energética y reproducción.....	10
1.4 Alimentación.....	16
2. OBJETIVOS.....	19
3. HIPOTESIS.....	19
4. ANTECEDENTES.....	20
5. AREA DE ESTUDIO.....	25
6. METODOLOGIA.....	26
6.1 Metodología de campo.....	26
6.2 Metodología de laboratorio.....	27
6.3 Análisis estadístico.....	30
7. RESULTADOS.....	31
8. DISCUSION.....	50
9. CONCLUSIONES.....	64
10. BIBLIOGRAFIA.....	67

RESUMEN

Se analizó la dieta y el patrón reproductivo de tres especies de roedores cricétidos (*Neotomodon alstoni*, *Peromyscus maniculatus* y *Reithrodontomys megalotis*) de una zona templada (Parres, D.F.) con el fin de:

1. Conocer su dieta a lo largo de un ciclo anual.
2. Establecer si existe una relación entre la disponibilidad del alimento y su patrón reproductivo.
3. Determinar, a través de la dieta, si la calidad y la disponibilidad del alimento influyen sobre su reproducción.

La hipótesis de trabajo que se planteó fue que la disponibilidad y la calidad energética del alimento influyen sobre el patrón reproductivo de las tres especies.

La metodología utilizada consistió: en el campo, métodos de captura-recaptura; en el laboratorio, análisis estomacal y los datos se analizaron a través de estadística no paramétrica (Kruskal-Wallis). Se concluyó que: 1. los patrones reproductivos observados están relacionados con las demandas energéticas de cada especie y con las restricciones biológicas y evolutivas de cada grupo. 2. Los patrones reproductivos pueden ser explicados a través de una limitación en el alimento disponible y por lo tanto en la adquisición de energía.

Con respecto a la dieta, las tres especies seleccionan el alimento de mayor calidad energética y sincronizan su reproducción con la máxima disponibilidad del mismo.

N. alstoni es la especie más "conservadora" energéticamente hablando y se atribuye a esto su éxito reproductivo en un medio limitado en cuanto a la disponibilidad de su alimento. *P. maniculatus* y *R. megalotis* son especies con un requerimiento energético mayor y por tanto no pueden cumplir con todas las demandas energéticas que presuponen sus altas tasas de fecundidad.

"It would be instructive to know not only by what physiological mechanism a just apportionment is made between the nutriment devoted to the gonads and that devoted to the rest of the parental organism, but also what circumstances in the life-history and environment would render profitable the diversion of a greater or lesser share of the available resources towards reproduction."

R.A.Fisher (1930)

INTRODUCCION.

La reproducción en los mamíferos es un proceso complejo que involucra diferentes aspectos ecológicos, energéticos, fisiológicos, conductuales, entre otros. Para poder entender la reproducción de los pequeños mamíferos desde un punto de vista ecológico, es necesario proveer un marco conceptual. En primer lugar y debido a que la adecuación de un individuo es medida por el número de descendientes sobrevivientes y reproductivos que produce a lo largo de su vida, las características demográficas representan uno de los ejes centrales para estudiar el aspecto reproductivo. Segundo, los estudios tienen que partir, en muchos casos, de un resultado dado, en donde las características demográficas son la consecuencia no sólo de un proceso reproductivo sino de todo aquellos factores que condujeron a los individuos a presentar ciertas características demográficas. En este sentido existe una enorme variedad de trabajos teóricos en donde se aborda el tema de la evolución de las características demográficas (Cole, 1954; Golley, et al., 1975; Stearns, 1976, 1977).

Existen también aspectos del medio que repercuten directamente sobre las respuestas demográficas como son: la estabilidad de un habitat o su variabilidad, su estacionalidad, su heterogeneidad espacial, por ejemplo, (Southwood, et al., 1974, 1977; Mac Arthur y Wilson, 1967).

Desde hace ya algún tiempo, los estudios sobre ecología

y reproducción de pequeños mamíferos plantean, cada vez de manera más clara, el tipo de preguntas que deben ser contestadas para poder abordar el estudio de los patrones reproductivos en los mamíferos pequeños. Fundamentalmente se puede decir que a partir de la década de los sesentas se plantean preguntas concretas sobre este tema, como por ejemplo:

¿Cuáles son los parámetros ecológicos que determinan la existencia de ciertos patrones reproductivos?

Si la reproducción es un proceso que forzosamente involucra un gasto energético, ¿cuáles son las fuentes de energía?, ¿cómo son utilizadas por los animales?, de qué manera reparten esa energía los mamíferos entre otras actividades que también requieren de energía?, etc.

El poder contestar a estas preguntas depende del apoyo de otra serie de estudios. Es esencial, para este caso, contar con una base teórica en lo que se refiere a:

- características demográficas del grupo taxonómico de estudio; características del área de estudio; características bioenergéticas del grupo de estudio.

Las limitaciones biológicas de cada grupo, en conjunto con las características del medio en donde habitan, dan como resultado una determinada respuesta demográfica.

En este trabajo se pretende analizar el patrón reproductivo de *Neotomodon alstoni*, *Peromyscus maniculatus* y *Reithrodontomys megalotis*, tomando como punto de partida el

hecho de que estas tres especies requieren de energía para llevar a cabo actividades propias de cualquier mamífero, entre ellas, la reproducción. La pregunta básica que surge entonces es la siguiente: de qué manera influye la calidad y la disponibilidad de alimento, como fuente energética, sobre la reproducción de las tres especies?

Para abordar esta pregunta, se revisaron los siguientes aspectos que se consideraron de mayor influencia sobre los patrones reproductivos y sobre la disponibilidad del recurso alimento:

- características biológicas de los pequeños mamíferos
- patrones demográficos
- reproducción y bioenergética de los pequeños mamíferos -
- alimentación

1.1 Características de los pequeños mamíferos. (menos de 1kg.)

El tamaño de un animal le concede una serie de ventajas y desventajas. Bourlière (1975) y Fleming (1979) sintetizan la información señalando como ventajas, las siguientes: un mamífero pequeño tiene acceso a fuentes de alimento que sólo son explotadas parcialmente por otros vertebrados. Pueden explotar microhabitats que no son accesibles a mamíferos de mayor tamaño. Muchos presentan un patrón reproductivo de tipo poliestro, de tal manera que una hembra puede concebir en un segundo estro o en el siguiente. Las altas tasas de concepción, aunado a tamaños de camada grande y períodos de gestación y crecimiento cortos, proveen a los pequeños mamíferos con un potencial de producción no igualado en otros vertebrados homeotérmicos. Las altas tasas de fertilidad permiten a las poblaciones de pequeños mamíferos ajustarse eficientemente con cambios drásticos en el ambiente. El tiempo generacional tan corto y la alta tasa de recambio hacen posible que una población, en un momento dado, se divida en varias poblaciones locales, adaptadas a ciertas condiciones locales.

Las restricciones que impone el tamaño son entre otras las siguientes:

El ser mamíferos pequeños homeotérmicos representa un alto costo energético. un mamífero pequeño tiene, proporcionalmente una superficie mucho más grande que un mamífero de mayor tamaño, esto impone una mayor demanda en

las tasas de transferencia de calor y pérdida de agua por evaporación. Lo anterior conduce a un incremento en la tasa metabólica. Al haber una mayor pérdida energética, incrementa la tasa metabólica, para poder mantener la temperatura corporal constante. (Kleiber, 1961). La mayor parte de sus procesos ocurren a una velocidad mayor que en un mamífero más grande, (a excepción de los murciélagos). Los períodos de gestación y crecimiento son más cortos así como los de envejecimiento. Al tener un gasto energético mayor, requieren de una tasa mayor de consumo de alimento. En ambientes altamente estacionales, (templados o tropicales) muchos mamíferos pequeños sólo pueden mantener sus poblaciones si, periódicamente, entran en un estado en el cual reducen su metabolismo, ya sea comiendo alimento concentrado (semillas, néctar) cuando sea posible y almacenando energía en forma de grasa. Finalmente señalan como desventaja del tamaño el alto costo energético que implica la locomoción.

1.2

Aspectos demográficos.

Las consecuencias poblacionales de los fenómenos de historia de vida han sido estudiados tanto teórica como experimentalmente. Los mamíferos pequeños optimizan algunas características de sus historias de vida y adquieren así mecanismos adecuados para mantener sus poblaciones a través del tiempo (French, et al, 1975). Dada la gran cantidad de literatura sobre demografía de pequeños mamíferos, los autores anteriores utilizaron el material disponible con el fin de establecer tendencias generales a través de las cuales las poblaciones de pequeños mamíferos han desarrollado la capacidad de sobrevivir y explotar el habitat que ocupan. Asimismo, intentaron proponer relaciones entre diferentes características biológicas de los mamíferos y el medio.

El resultado de esta recopilación de información permite hacer una serie de generalizaciones. Sin embargo, debe tenerse presente la enorme variación que puede presentarse no sólo entre los grupos sino entre las poblaciones de una misma especie. La clasificación que proponen es la siguiente:

Grupo I. Son poblaciones caracterizadas por tasas reproductivas altas, tasas de sobrevivencia bajas y una alta tolerancia a la densidad; el resultado son poblaciones con grandes fluctuaciones poblacionales. En cuanto a su sobrevivencia y reproducción, presentan una tasa alta de

incremento a través de una producción en forma de reproducción y un rápido crecimiento hacia la madurez, una serie de factores denso-dependientes son los que controlan a la población. Asimismo, son poblaciones que invierten poca energía en cada descendiente pero tienen una alta productividad. Ejemplo: microtípidos y múridos.

Grupo II. Son poblaciones con una tasa reproductiva media, tasas de sobrevivencia medias y densidad poblacional media. Se caracterizan por ser poblaciones más estables que las anteriores. rara vez se encuentran en densidades altas. Presentan una sobrevivencia efectiva de los miembros reproductivos de la población y bajas tasas de incremento. En este grupo las condiciones ambientales (recurso alimento) actúan sobre la densidad poblacional. Son poblaciones que invierten mucha energía por cada descendiente y tienen una productividad baja. Ejemplo: cricétidos.

Grupo III. Presentan tasas reproductivas bajas, sobrevivencia alta y densidades poblacionales bajas. Son poblaciones muy estables y en muchos casos se presenta dormancia estacional. Ejemplo: heterómidos, familia Sciuridae, Zapodidae.

De manera formal, surgen una serie de modelos teóricos que analizan las estrategias reproductivas y demográficas, en general, entre ellos, cabe mencionar el concepto de selección

r y K que fue definido por Mac Arthur y Wilson en 1967 y complementado por Pianka, en 1970. Sostienen que la selección r ocurre en medios no saturados con organismos, sin efectos de densidad y competencia mínima; la selección K ocurre donde el medio está saturado con organismos y los efectos de la densidad son máximos.

De acuerdo con los autores, la importancia relativa de los diversos parámetros demográficos depende de la estrategia adoptada por la población para ser exitosa. De acuerdo con esto se tiene que:

I. Las poblaciones que dependen de una tasa alta de producción para ser exitosas, optimizan el tamaño de la camada, la tasa de crecimiento para llegar a la madurez y el número de camada por estación.

II. Las poblaciones que dependen de una tasa alta de sobrevivencia, han optimizado aquellos parámetros que llevan a una mayor longevidad, es decir, presentan una mayor sobrevivencia, por lo general almacenan energía y ajustan su período reproductivo con las condiciones ambientales óptimas.

Aún cuando es posible decir a grandes rasgos que existen estas tendencias generales, el ambiente lleva a las poblaciones a modificar, de manera importante, las proporciones de energía dedicadas a la sobrevivencia, longevidad o reproducción, de tal manera que en gran medida, la cantidad de energía disponible en el medio para las poblaciones de pequeños mamíferos, determinará como la distribuyen, siempre y cuando sea compatible con las

restricciones biológicas de cada grupo.

Reproducción y Energética.

En los puntos anteriores se analizaron dos aspectos de importancia fundamental para entender el aspecto de reproducción y energética.

La tendencia general en los años sesentas y setentas fue la de buscar patrones y tendencias evolutivas para diversos fenómenos de las historias de vida de los pequeños mamíferos. En el caso de la reproducción vista desde una perspectiva ecológica, la influencia del ambiente sobre la reproducción se vuelve un punto central a estudiar, esencialmente el aspecto de sincronización o regulación de la reproducción en función de diferentes aspectos del medio ambiente. Sin embargo, se cuenta con principios fragmentados, que impiden establecer generalizaciones al respecto. Bronson (1985) recopila toda la información que de alguna manera aporta datos sobre la regulación ambiental de la reproducción en mamíferos.

Los factores ambientales que se sabe influyen de manera directa sobre la reproducción en mamíferos son, entre otros: la disponibilidad del alimento, factores sociales y características físicas del medio como por ejemplo ciclos día-noche, temperatura, lluvia y humedad.

La disponibilidad del alimento debe ser vista como una parte esencial puesto que todas las funciones de un animal son dependientes, en última instancia, de la energía obtenida del alimento.

En estudios recientes, se ha tomado como punto de partida para el estudio de la reproducción a la regulación bioenergética, esto en parte ha sido debido a la falta de conocimiento que se tiene de otros aspectos por ejemplo requerimientos nutricionales de las poblaciones de mamíferos silvestres, procesos fisiológicos detallados, etc. Si se considera la parte de energética como un punto de partida, podemos establecer la siguiente red: todos los mamíferos deben buscar su alimento, deben asimilarlo, y después, deben distribuir la energía obtenida del alimento en varias actividades demandantes de energía. Tan sólo una de esas actividades es la reproducción (Bronson, 1985).

Las demandas que deben ser satisfechas en orden de importancia son: mantenimiento celular, termorregulación y locomoción (Bronson, 1985; McNab, 1964). Una vez que han sido satisfechas estas necesidades, toda aquella energía que permanece puede ser destinada al crecimiento o a las demandas fisiológicas y conductuales de la reproducción o bien, puede ser almacenada en forma de grasa.

La temperatura ambiente determina las demandas termorregulatorias de los mamíferos y por tanto, influye directamente sobre la cantidad de energía disponible para la reproducción (Mc Nab, 1964).

En cuanto a las características del alimento, los nutrientes presentes en cada alimento, también deben ser repartidos entre las actividades reproductivas y las no reproductivas.

Otro aspecto fundamental es en relación al medio ambiente, existen ambientes estacionales y no estacionales. Un ambiente estacional produce alteraciones directas sobre el clima y por ende sobre el recurso alimento. El mejor argumento para apoyar la hipótesis de que existe una relación ambiental de la reproducción se encuentra en los estudios realizados en el género *Peromyscus* quien presenta una enorme variación en los patrones reproductivos en función de las condiciones ambientales. Puede presentar una reproducción discontinua, altamente estacional, por arriba de los 60° Latitud Norte hasta un patrón reproductivo continuo, cerca de los 40° Latitud Norte (Bronson, 1985).

Numerosos estudios reconocen como factores últimos en el control de la reproducción de los mamíferos al clima, disponibilidad y calidad del alimento. Sin embargo, como ya se ha venido mencionando, la reproducción no puede ser tomada como un proceso que ocurre aisladamente, una vez más se presenta una estrecha relación entre las demandas energéticas que impone la reproducción y aquellas que imponen las restricciones propias de cada animal, en este caso, el tamaño juega un papel fundamental en la regulación de la reproducción .

La proporción superficie-volumen de un mamífero pequeño resulta en costos de termorregulación muy altos, al enfrentarse el animal a temperaturas bajas (McNab, 1964). Millar (1977) analiza los costos reproductivos de hembras de *Peromyscus* en función de limitantes energéticas y de las

limitantes propias del grupo. Los costos energéticos del ciclo reproductivo de una hembra de tamaño pequeño son muy altos en lo que respecta a su habilidad para obtener comida y almacenar grasa. El costo-beneficio de la búsqueda de alimento, en términos energéticos, puede volverse crítico al bajar la temperatura del medio. Ferrigo y Bronson (1985) demostraron que un cierto grado de escasez de alimento y la combinación de una baja temperatura en el ambiente, producen un serio compromiso energético. Sostienen que el tiempo que un animal invierte en la búsqueda de alimento en relación con la temperatura ambiental, es un factor energético crítico. En relación a este problema, se encuentra el hecho de que los mamíferos pequeños tienen muy poca capacidad para almacenar grasa (Millar, 1980). Un mamífero de 25 g. tiene grasa almacenada para sobrevivir tan sólo dos días sin comida, a 27° C. Al reducir la temperatura a 10° C. la probabilidad de sobrevivir se reduce a unas pocas horas (Bronson, 1985). Debido a esta limitante, el proceso de designación de energía, en general, favorece a una acumulación de energía antes que al proceso reproductivo, estos hechos conducen una vez más, a pensar en la importancia del alimento como regulador de la reproducción.

Otro de los costos energéticos más altos es el de la lactancia. Stebbins (1977) muestra que la cantidad de energía requerida para la producción de crías incrementa constantemente desde los inicios de la lactancia. Una hembra en etapa tardía de lactancia necesita consumir alrededor de 4

ó 5 veces más alimento que antes del embarazo. Al considerar la demanda energética que representa la lactancia, la poca capacidad para almacenar grasa que tienen las hembras pequeñas y por otro lado, las variaciones estacionales y anuales que presentan los ambientes en cuanto a temperatura y precipitación y por lo tanto en la disponibilidad de alimento, es factible esperar patrones reproductivos altamente variables. Sin embargo, estrechamente ligado a esto, se encuentra la corta esperanza de vida de los mamíferos pequeños. Esto significa que los mamíferos pequeños deben necesariamente, reproducirse cada vez que se presente la oportunidad de satisfacer los costos energéticos de la reproducción, especialmente la lactancia. Es por esto que usualmente se presentan patrones reproductivos para pequeños mamíferos muy flexibles e incluso oportunistas, pero asociados, en general a la máxima disponibilidad de recursos alimenticios. Confirman estas observaciones los trabajos sobre alimentación complementaria que han llevado a cabo Taitt y Krebs(1981) y Smith(1971) en donde al proporcionar un suplemento alimenticio a las hembras, se extendió significativamente la época de reproducción. esto sugiere que la disponibilidad alimenticia es un factor que limita la época de reproducción en los pequeños mamíferos.

Antes de analizar específicamente el alimento en relación con la reproducción, es importante mencionar el aspecto energético de los machos. Las hembras y los machos difieren radicalmente en lo que se refiere a la magnitud del

costo energético que implica la reproducción para unos y para otros. Gran parte del éxito reproductivo de los machos radica en la dominancia sobre otros machos y en atraer a las hembras. Es por esto que los costos energéticos de la reproducción en machos, son básicamente, conductuales (Morse, 1986) y por tanto no tienen que mantener una demanda energética en la reproducción tan alta ni por tanto tiempo como en el caso de las hembras.

1.4 Alimentación.

Hasta este momento se ha tomado como eje de discusión un punto de vista esencialmente bioenergético. Se ha hablado de la necesidad de energía para la reproducción y se ha tomado a la energía como fuerza responsable, en última instancia de la variación estacional vista en los patrones reproductivos, sin embargo la fuente de energía la proveen los alimentos, los cuales, además, presentan una serie de atributos independientemente de la energía. Indudablemente existen muchas situaciones en las que la reproducción está regulada en gran medida por la variación estacional de nutrientes específicos, independientemente de la variación en las condiciones energéticas del alimento.

En un gran número de casos, los patrones demográficos presentan una relación directa con los hábitos alimenticios básicos del grupo, es decir, si se trata de un animal omnívoro, herbívoro, granívoro, insectívoro, etc. (McNab, 1980). Tales limitaciones en la dieta requieren de una serie de ajustes que muchas veces incluyen la sincronización de la reproducción con las condiciones ambientales óptimas en cuanto a la presencia de ciertos nutrientes.

La simple relación bioenergética que se ha tomado como punto de partida para este tipo de estudios es, indudablemente una simplificación de la realidad, que se ha estado llevando a cabo con el fin de proveer una base teórica. Ciertamente, las demandas de un animal no se

limitan tan sólo a demandas energéticas sino que también existe una demanda a nivel nutricional entre las actividades reproductivas y las no reproductivas. Sin embargo, el conocimiento que se tiene acerca de la importancia de ciertos nutrientes específicos para la reproducción en animales silvestres, es escasa. Se han llevado a cabo experimentos en donde es patente un incremento en la disponibilidad del alimento, pero en realidad, no se puede establecer si es el elemento "caloría" o el elemento "nutricional" el determinante para que se llevara a cabo la reproducción. (Taitt y Krebs, 1981; Millar, 1981).

Otro aspecto importante es la manera en la que se alimentan los animales, esta depende de la variedad de alimento disponible para ellos y de las características de esos alimentos. Los alimentos potenciales difieren con respecto a la eficiencia con la que pueden ser localizados y consumidos, la intensidad con la cual compiten otros animales por estos alimentos, la vulnerabilidad a la depredación durante el proceso de alimentación y la manera en la que interfieren el clima y otros factores en el uso del recurso (Morse, 1980).

Por otro lado, cada uno de los posibles alimentos disponibles para un animal, tiene un valor nutricional diferente, un cierto patrón de distribución y abundancia así como un cierto costo de captura y procesamiento. Debido a que un animal tiene tiempo y energía limitados, la elección que haga entre los diferentes alimentos potenciales, puede

afectar de manera crítica a su sobrevivencia y éxito reproductivos (Morse, 1980).

En lo que respecta al contenido nutritivo de un alimento, se sabe que el hecho de que un organismo consuma cantidades adecuadas de comida, no necesariamente le provee de una dieta adecuada. Se tiene poca información acerca del balance nutritivo en condiciones naturales (Robbins, 1983) sin embargo, es aparente la buena condición de los animales en poblaciones naturales, lo que sugiere, ya sea, la existencia de estrategias energéticas redituables o que los animales tienen algún mecanismo sutil de discriminar en favor de nutrientes críticos (Morse, 1980). Estudios al respecto han sido llevados a cabo por Baker (1971), Smith (1971), Batzli (1979, 1986), Gill (1977) y Clark (1980).

El problema de obtener una variedad de alimentos adecuada, tiene probablemente, una base filogenética tal, que taxa completos no se extienden a áreas en donde sus requerimientos nutritivos no puedan ser cubiertos con relativa facilidad y de manera regular y/o mantienen bajas su densidad cuando ciertos elementos están muy limitados (Morse, 1980).

OBJETIVOS.

1. Conocer la dieta de *Neotomodon alstoni*, *Peromyscus maniculatus* y *Reithrodontomys megalotis* en un ciclo anual.
2. Establecer si existe una relación entre la disponibilidad del alimento y el patrón reproductivo de las tres especies.
3. Determinar, a través de la dieta, si la calidad y disponibilidad del alimento influyen sobre la reproducción de las tres especies.

HIPOTESIS.

La disponibilidad y calidad del alimento influye sobre el patrón reproductivo de *Neotomodon alstoni*, *Peromyscus maniculatus* y *Reithrodontomys megalotis*.

Se espera que la dieta fluctúe en función de los requerimientos energéticos de las especies, especialmente el de la reproducción y a su vez, que el evento reproductivo ocurra durante la época de mayor disponibilidad de alimento.

ANTECEDENTES.

Los antecedentes sobre el tema de reproducción y alimentación cubren una enorme gama de aspectos que incluyen desde los meramente técnicos, los trabajos que aportan nuevos conceptos teóricos y aquellos en donde sólo se describen los hábitos alimenticios de las especies, hasta trabajos en donde se integran ambos temas, el reproductivo y el de alimentación. Por otro lado, existen también temas laterales, pero íntimamente ligados a la alimentación y la reproducción como son los trabajos sobre selección de habitat en relación con la alimentación, la territorialidad, etc.

Sería imposible mencionar todos los estudios que realmente han sido antecedentes de las investigaciones sobre alimentación y reproducción; sin embargo, existe una tendencia clara en el tipo de trabajos que se han venido realizando desde la década de los sesentas aproximadamente a la fecha y es claro cómo, a través del tiempo, los estudios han sido encaminados a contestar preguntas cada vez más detalladas sobre el tema; esto ha sido posible gracias a que fueron sentadas las bases teóricas sobre el tema, en trabajos anteriores.

El primer grupo de trabajos se centra fundamentalmente en describir la dieta de diferentes grupos, tal es el caso del trabajo de Jameson (1952) y en comparar las dietas con los recursos disponibles. Posteriormente se intenta, a través del estudio de los hábitos alimenticios, plantear

preguntas ecológicas, por ejemplo, sobre la coexistencia de varias especies en un área (Zimmerman, 1965; Baker, 1971; Alcoze y Zimmerman, 1973; Reichman, 1975; Meserve, 1976; Gill, 1977).

Paralelamente se desarrollan estudios en donde ya se incluye de alguna manera el aspecto energético de las poblaciones de mamíferos, como son los trabajos de Chew y Chew (1969), en donde se aborda el tema de la energía requerida para el mantenimiento y crecimiento individual (Em., Eg.) y el metabolismo basal, estableciendo así relaciones energéticas de un grupo de mamíferos de una comunidad de Larrea tridentata; posteriormente se desarrollan trabajos como el de Bradley y Mauer (1971), en donde ya se sugiere una correlación entre la disponibilidad de plantas verdes y el período reproductivo de Dipodomys merriami y el de Batzli y Pitelka (1971) en donde se analiza la dieta de poblaciones cíclicas de Microtus californicus.

Desde otro punto de vista, se le da un gran peso al aspecto energético de la reproducción, así como a la parte de las historias de vida de los mamíferos, en relación con la reproducción. Tales son los trabajos de Millar (1975, 1981, 1982); Stebbins (1977); Fairbairn (1977), en donde fundamentalmente, se analizan las tácticas de Peromyscus para repartir la energía disponible entre diversas actividades. Millar (1977) plantea una serie de características adaptativas de la reproducción en mamíferos y sostiene que es necesario definir aquellos parámetros ecológicamente importantes en la

reproducción de los mamíferos, como son: las demandas energéticas de la lactancia; el tamaño corporal; las tácticas de alimentación y plantea su definición de esfuerzo reproductivo en términos de alimentación. En este sentido, también se encuentran los trabajos de Blueweiss, Fox, Kuduzma, et al. (1978) y Tuomi (1980) quienes plantean una serie de relaciones entre el tamaño corporal y otros parámetros de las historias de vida; asimismo, se le da un peso importante al consumo de alimento de las hembras en relación a la capacidad reproductiva. Se sugiere que un parámetro importante relacionado con las estrategias reproductivas incluye la disponibilidad de alimento así como el número y tamaño de la camada.

Antes de mencionar los trabajos específicos sobre alimentación en relación a la reproducción, es importante hacer notar dos puntos. Primero, la presentación de la teoría de alimentación óptima, la cual produce un fuerte impacto en un gran número de trabajos sobre alimentación y durante mucho tiempo los trabajos giraron alrededor de este nuevo fundamento teórico. No es el propósito de este trabajo, analizar la serie de ideas que se originaron a raíz de las propuestas de Schoener (1971); Pyke, et al. (1977), etc. Sin embargo, de alguna manera cambiaron la tendencia prevaleciente en los estudios de alimentación-reproducción. En segundo lugar, las revisiones teóricas sobre las historias de vida de diferentes grupos también produjeron un fuerte impacto (Gadall, et al., 1970) con su trabajo "Life Historical

Consequences of Natural Selection", Hirshfield, Michael y Tinkle (1975) quienes abordan el tema de la Selección Natural y la evolución del esfuerzo reproductivo; Demetrius (1975) con el tema de las estrategias reproductivas y la selección natural y finalmente, la serie de trabajos de Stearns (1976, 1977, 1980) en donde se analizan los conceptos acerca de evolución.

Al contar ya con una sólida base de conceptos teóricos, se desencadenan una serie de estudios con una nueva visión. Fundamentalmente son trabajos que se caracterizan por presentar una visión mucho más integral, utilizan en gran medida las aportaciones teóricas para contestar así una nueva serie de preguntas sobre ecología animal. Específicamente sobre el papel de la alimentación en la reproducción. Ejemplos de estos trabajos son los siguientes: sobre el tema del alimento como factor limitante (Smith, 1971; Taitt y Krebs, 1981; Ford, *et al*, 1984; Ostfeld, 1983). Sobre la selección de habitat y alimento (Drickamer, 1975; con respecto a la dinámica poblacional y el alimento (Fairbairn, 1977; Cole y Batzli, 1979; McNab, 1980; Merritt, 1984).

Temas específicos sobre alimentación y su influencia en la reproducción (Clark, 1980, 1982; Fox, 1981; Batzli, 1986; Young y Stout, 1986; Rodgers, Arthur y Lewis, 1986). Finalmente, el tema de la reproducción y la estacionalidad del medio, visto éste, en términos de la disponibilidad de recursos, es tratado ampliamente por Millar (1984) y Karasov (1985). De una manera totalmente integral y con una

perspectiva ecológica por Bronson(1985,1987) quien revisa a fondo todos aquellos aspectos de influencia en la regulación estacional de la reproducción.

AREA DE ESTUDIO

El trabajo se llevó a cabo en Parres, D.F. que corresponde a la delegación Tlalpan, al sur de la ciudad de México, en el km. 41-42 de la carretera federal, México-Cuernavaca.

Pertenece a la provincia fisiográfica del eje neovolcánico transversal (Rzedowski, 1978). La altitud varía de los 3,000m. a los 3,450m. y se encuentra localizada en la ladera sur del Volcan Cerro Pelado.

Presenta un clima tipo Cw"2(w) (b')ig, templado semifrío y subhúmedo con una temperatura del mes más cálido no mayor a los 22°C. La época de lluvias se presenta en verano, y en invierno el porcentaje de precipitación es menor al 5% anual.

La vegetación pertenece a la región mesoamericana de montaña, correspondiente al reino holártico (Rzedowski, 1978). La vegetación dominante corresponde a un bosque natural de pinos y zacatones amacollados (*Muhlenbergia macrochaeta*, *Esetuca tolucaensis* y el género *Stipa*). (Cervantes, 1980).

METODOLOGIA

1. Metodología de campo.

Se llevaron a cabo salidas mensuales al campo desde febrero de 1986 a julio de 1987. El trabajo de campo consistió en establecer 2 cuadrantes de 1800 metros cuadrados cada uno en dos zonas similares, se colocaron 5 filas (A, B, C, D, E) con 10 trampas sherman en cada fila, haciendo así un total de 50 trampas en cada cuadrante, las trampas se colocaron cada 5 metros de separación en las filas y las filas se colocaron con 10 metros de separación entre cada una.

Las trampas se identificaron con la letra correspondiente a su fila y el número correspondiente al lugar que ocupó en la fila (trampa A1, A2, B1, etc.). Se utilizaron hojuelas de avena con vainilla como cebo y las trampas se cebaron siempre aproximadamente a las 18:00 hrs. Se dejaron toda la noche y al día siguiente en la mañana se revisaron, este procedimiento se siguió durante los cuatro días de colecta de cada mes.

Los datos que se obtuvieron de los animales capturados fueron los siguientes:

- especie
- sexo
- medidas corporales (longitud total, cola vertebral, oreja,

peso).

- condición reproductiva en las hembras: vagina perforada, regenerada o cornificada, presencia o ausencia de embriones, desarrollo mamario (pequeño, mediano, grande, lactante)
- condición reproductiva en los machos: testículos (abdominales o escrotados)

Todos los individuos fueron marcados por ectomización selectiva de los dedos. Una vez marcados los individuos, se registraban sus datos, y la trampa en la que fueron capturados, asimismo se anotaba si se trataba de individuos nuevos o recapturas. Posteriormente, eran liberados en el mismo sitio de su captura.

Paralelamente, se colocaron, también, durante 4 noches de cada mes, 20 trampas de golpe "museum special", en un área equivalente en cuanto a sus características de habitat, pero lo suficientemente lejos de ambos cuadrantes para evitar sacrificar animales ya marcados. Los animales sacrificados fueron utilizados para llevar a cabo el análisis estomacal en el laboratorio.

2. Metodología para el análisis estomacal.

El objetivo de sacrificar a una parte de la población para estudiar la dieta, fue el de averiguar, de manera más directa, qué consumen estas tres especies de roedores. Se

eligió trabajar con los estómagos y no a través de las heces fecales, primero, debido a que es mucho más accesible identificar el material que permanece en el estómago, al que se encuentra en las heces o en el intestino. Al sacrificar a los animales, se detiene el proceso de digestión y se puede observar material mucho menos deteriorado y en ocasiones en estado de digestión poco avanzado, lo cual no sucede con el material del intestino o las heces fecales. Por supuesto, en este caso, no se puede obtener material de más tiempo como sería el que se puede observar en el intestino o heces. Otra ventaja metodológica de analizar el material del estómago es la facilidad de poder separar el cebo del alimento natural, lo cual no sucede con el material del intestino o las heces.

La metodología que se utilizó para analizar el contenido estomacal fue basada en la utilizada por Williams (1962) y Hansson (1970). Para el caso de los animales sacrificados también se registraron los mismos datos que para los animales capturados en los cuadrantes.

Una vez sacrificados, se extrajo el estómago y se colocó en alcohol al 90%. De cada estómago se extrajo el contenido, separando el cebo. El contenido se hirvió en agua con "photoflo" (detergente) durante un minuto, con el fin de homogeneizar y disgregar las partículas de alimento. La muestra así obtenida se pasó por un cedazo fino y se lo volvió a agregar agua para aclararla.

De cada estómago se tomaron 10 muestras y de cada muestra

se observaron 96 campos visuales bajo el microscopio óptico, con un aumento de 10x10. A lo largo de los 96 campos se registró en cuantos campos aparecía alguna de las categorías de alimento que previamente habían sido establecidas. (ver tabla 1), sin importar cuantos elementos aparecían en cada campo, es decir, si en el campo 1 aparecían 5 granos de polen, y en el campo 30, aparecían 2. en ambos campos se registraba sólo la presencia de polen. Al número de veces que aparecía una cierta categoría de alimento, se lo definió como "frecuencia de ocurrencia"

Tabla 1. Definición de las 4 categorías de alimento.

CATEGORIAS DE ALIMENTOS

- I. Polen (de gramíneas, compuestas, pino y otros)
- II. Material vegetal (tallos, raíces, hojas o pétalos)
- III. Hongos (esporas, hifas o esporangios de ascomicetos y basidiomicetos)
- IV. Material animal (fundamentalmente se identificó quitina)

Como ya se trató anteriormente, este trabajo no pretende como fin último conocer la dieta de las tres especies de roedores de manera aislada, sino enmarcar la dieta dentro de un marco reproductivo-energético-ecológico. Al conocer qué comen, se pretende poder contestar a las preguntas planteadas

inicialmente, es por esto, que no se profundizó en llegar a determinar la dieta de una manera más fina. Con las 4 categorías de alimento, es posible contestar de dónde obtiene la energía requerida cada una de las especies y cómo la distribuyen para cumplir con sus demandas energéticas, especialmente la reproducción.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LOS DATOS.

El análisis estadístico fue utilizado para los datos del análisis estomacal. Se utilizó estadística no paramétrica puesto que la distribución del alimento, en los diferentes meses tiene tales características que no se cumplían con los supuestos de ANOVA. Es decir: i) la distribución de los datos no es normal y ii) las varianzas no son homogéneas. Por esta razón se eligió trabajar con la prueba equivalente del ANOVA, la prueba de Kruskal-Wallis.

RESULTADOS

Como resultado de las colectas mensuales realizadas de febrero de 1986 a julio de 1987 se obtuvieron los siguientes resultados:

Neotomodon alstoni: se capturaron un total de 78 hembras adultas (100%), 40 en estado reproductivo (vagina perforada) (51.2%) y 12 lactantes (15.2%).

Peromyscus maniculatus: se capturaron un total de 28 hembras (100%), 10 reproductivas (vagina perforada) (35.7%) y 7 lactantes (25%).

Reithrodontomys megalotis: se capturaron 18 hembras (100%), 6 reproductivas (vagina perforada) (33.3%) y 2 lactantes (11.1%).

Con respecto a la distribución en el tiempo de las hembras lactantes y reproductivas, se observó un incremento en abril y mayo y otro, de menor proporción en octubre para *N. alstoni*; para las otras dos especies, *P. maniculatus* y *R. megalotis* sólo se observó un pico reproductivo en marzo y abril. (Figs. 1a, 1b, 2a, 2b, 3a, 3b).

No se consideró la condición reproductiva de los machos debido a que las implicaciones energéticas de la reproducción en machos, son mínimas, es decir, los machos no dependen de la disponibilidad de alimento en forma tan importante como lo

hacen las hembras. los machos invierten la energía disponible en maximizar el acceso a las hembras, lo cual no requiere de tanta energía como es la producción de críos, en el caso de las hembras. (Ostfeld, et al, 1985; Morse, 1980).

Los análisis estomacales si se llevaron a cabo tanto en hembras como en machos, aún cuando el interés principal fue ver la dieta de las hembras en función de la reproducción, a través del análisis estomacal de los machos se verificó cual era el alimento más disponible para las tres especies.

Los resultados de los análisis estomacales realizados en las tres especies mostraron lo siguiente:

Para Neotomodon alstoni se analizaron 20 estómagos de hembras y 22 de machos. Para Peromyscus maniculatus se analizaron 5 estómagos de hembras y 4 de machos. Para Reithrodontomys megalotis 4 de hembras y 4 de machos.

En las tres especies se cubrió un período de marzo de 1986 a julio de 1987.

En los casos en los que no se encontraron diferencias significativas entre algún mes de 1986 y su correspondiente de 1987. (mediante la prueba de Kruskal-Wallis), se graficó este mes considerándolo como el mismo año.

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo para cada una de las especies y para cada sexo, así como para cada categoría de alimento (polen, material vegetal, hongos, material animal).

Los resultados obtenidos se refieren a frecuencias de ocurrencia, la cual se definió como el número de veces que

apareció una cierta categoría de alimento en un número definido de campos visuales, (96 campos visuales), bajo el microscopio óptico (aumento de 10x10).

Las gráficas se refieren a promedios de frecuencia de ocurrencia, por cada estómago, y los puntos graficados se refieren al máximo valor de las muestras de un cierto mes, es decir, si para abril se analizaron 2 estómagos con frecuencias de ocurrencia de 63.8 y 53.0 respectivamente, se graficó el valor mayor para el mes de abril. La distribución de frecuencias de ocurrencia de cada categoría de alimento se muestra en las figuras 4-23.

Con el fin de poder contar con algún parámetro de disponibilidad de alimento, se graficó la distribución a lo largo de un año de las plantas con flor (productoras de polen) más abundantes en el área.

Además se colectaron muestras de plantas más comunmente observadas, no se calculó su abundancia ni su dominancia, simplemente, al conocer cuáles eran las familias y/o los géneros de plantas con flor más comunes en el área, se obtuvo la información de su ciclo fenológico basándose en Benítez (1986) "Arboles y flores del Ajusco". (Tabla 4 y Fig. 24).

La gráfica que se presenta de fenología, se refiere a la época en que las plantas están en plena floración, es importante hacer notar que no es esta la época de mayor producción de polen puesto que las flores están abiertas y la mayor parte del polen se ha dispersado y por lo tanto no está disponible para los ratones. La máxima disponibilidad de

polen se presenta antes (de febrero a junio), cuando las flores aún no han abierto.

En el caso de *N. alstoni*, tanto hembras como machos, fue posible comparar las muestras mes por mes, sin embargo, en los casos de *P. maniculatus* y *R. megalotis* no fue posible hacerlo debido a lo reducido de la muestra y a la poca representación de meses en el año. En todos los casos, la prueba que se utilizó fue la de Kruskal-Wallis.

Los resultados obtenidos fueron los siguientes:

Neotomodon alstoni (hembras): se encontraron diferencias significativas entre los diez meses de análisis para cada una de las categorías de alimento (polen, material vegetal, hongos, y material animal). (Kruskal-Wallis, $p < 0.0001$).

Al comparar las muestras entre diferentes meses de análisis, para cada categoría de alimento, se obtuvieron también diferencias significativas ($p < 0.0001$).

POLEN

mar-abr.	$p < 0.0001$
abr-may.	$p = 0.0003$
may-jun	$p = 0.0004$
jun-jul.	$p < 0.0001$
jul-ago.	$p < 0.0001$
ago-sep.	$p < 0.0001$
sep-oct.	$p < 0.0001$
oct-nov.	$p < 0.0001$

jun86-jun87 p=0.0002

VEGETAL

mar-abr. p=0.004
 abr-may. p=0.001
 may a ago. p=0.0002
 sep-oct-nov. p=0.01
 jun86-jun87 p=0.005

HONGOS

abr a sep. p<0.0001
 oct-nov. p<0.0001
 jun86-jun87 p=0.0001

ANIMAL

abr a ago. p<0.0001
 sep a mar. p<0.0001
 jun86-jun87 p<0.0001

Peromyscus maniculatus (hembras): se analizaron muestras correspondientes a junio y a febrero, no se obtuvieron muestras para los demás meses. Se encontraron diferencias significativas entre los dos meses para las siguientes categorías de alimento (polen, hongos y material animal). (Kruskall-Wallis, $p<0.0001$).

Para el material vegetal, con un valor de $p=0.002$ las diferencias no fueron significativas.

Reithrodontomys megalotis (hembras): se encontraron diferencias significativas entre los meses de muestreo: junio, agosto, abril y mayo y para todas las categorías de alimento (polen, material vegetal, hongos, material animal). (Kruskall-Wallis, $p<0.0001$).

Neotomodon alstoni (machos): se encontraron diferencias significativas entre los diez meses de análisis para todas las categorías de alimento (polen, material vegetal, hongos y material animal) (Kruskall-Wallis, $p<0.0001$).

Peromyscus maniculatus (machos): se encontraron diferencias significativas entre los meses de análisis: febrero, junio y julio para todas las categorías de alimento excepto el polen, en donde con una $p=0.30$, no hay diferencias significativas entre estos meses.

Reithrodontomys megalotis (machos): se encontraron diferencias significativas entre los meses de análisis: junio86, junio87, febrero86 para las siguientes categorías de alimento (material vegetal, hongos, material animal). (Kruskall-Wallis, $p<0.0001$). Para el polen, las diferencias no fueron significativas ($p=0.84$).

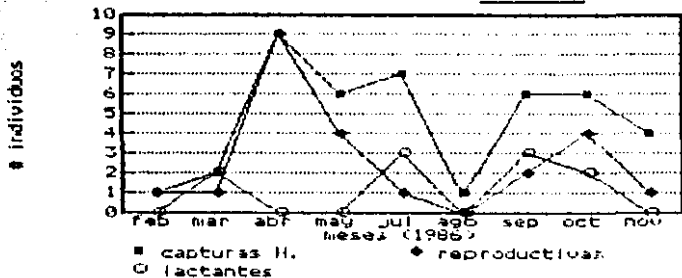


Fig. 1a. Distribución de hembras capturadas, reproductivas y lactantes de Neotomodon alstoni.

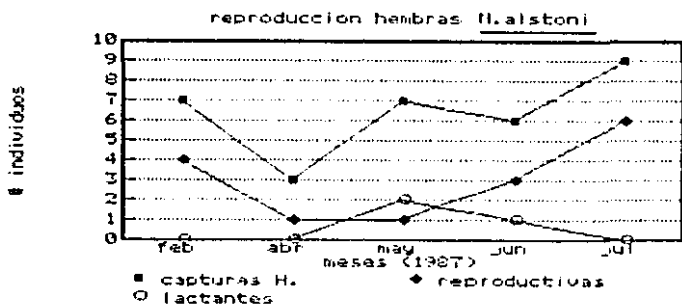


Fig. 1b. Distribución de hembras capturadas, reproductivas y lactantes de Neotomodon alstoni.

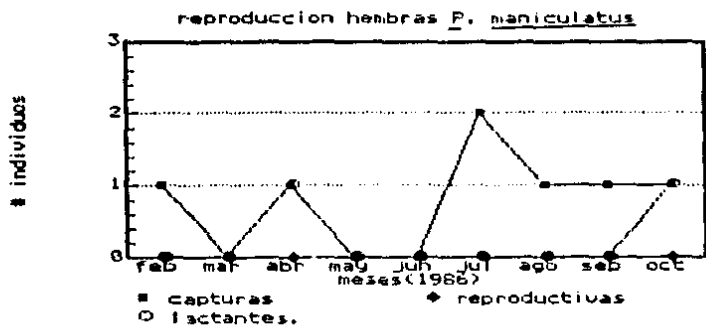


Fig. 2a. Distribución de hembras capturadas, reproductivas y lactantes de Peromyscus maniculatus.

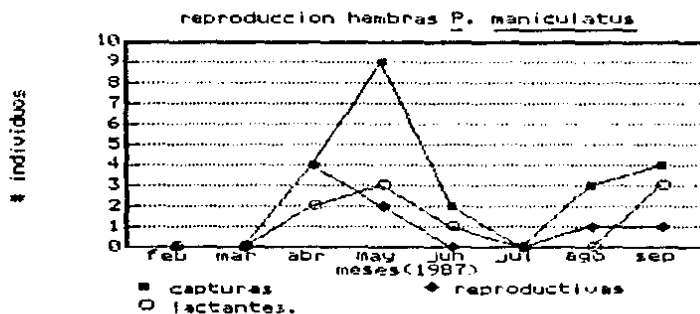


Fig. 2b. Distribución de hembras capturadas, reproductivas y lactantes de Peromyscus maniculatus.

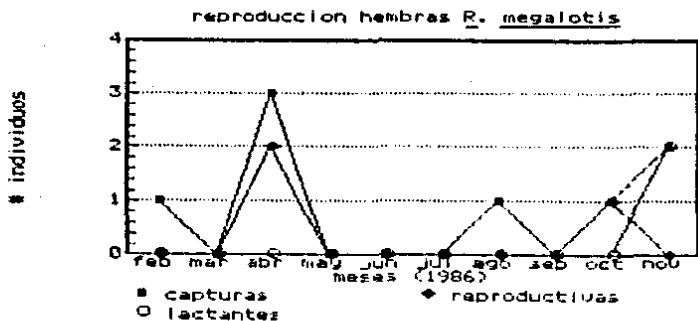


Fig. 3a. Distribución de hembras capturadas, reproductivas y lactantes de Reithrodontomys megalotis.

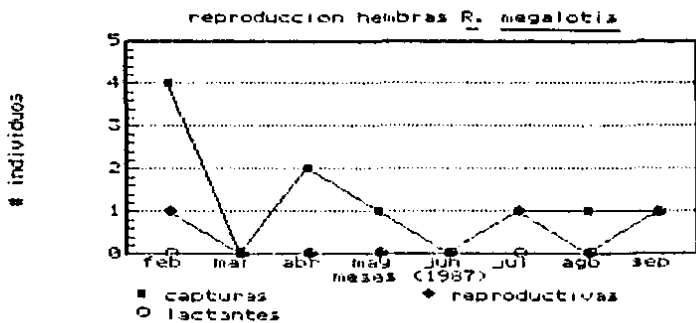


Fig. 3b. Distribución de hembras capturadas, reproductivas y lactantes de Reithrodontomys megalotis.

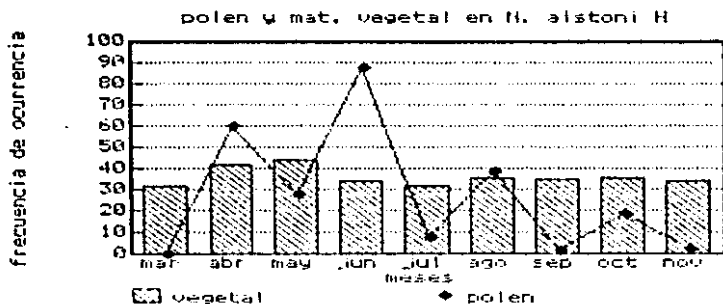


Fig. 4. Consumo de polen y material vegetal en hembras de Neotomodon alstoni (1986-1987).

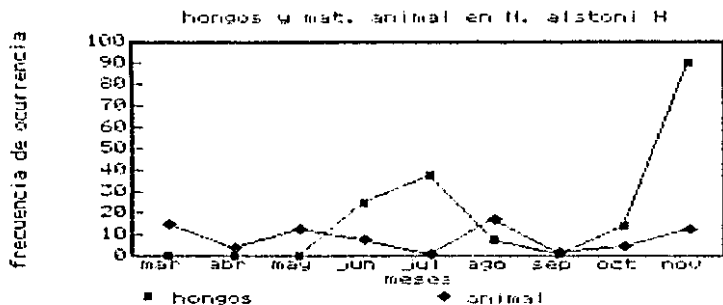


Fig. 5. Consumo de hongos y material animal en hembras de Neotomodon alstoni (1986-1987).

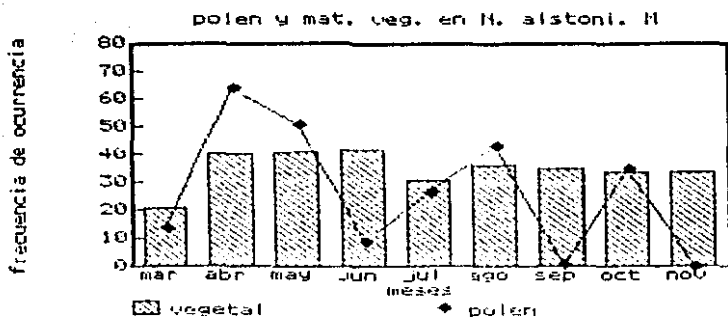


Fig. 6. Consumo de material vegetal y polen en machos de Neotomodon alstoni (1986-1987).

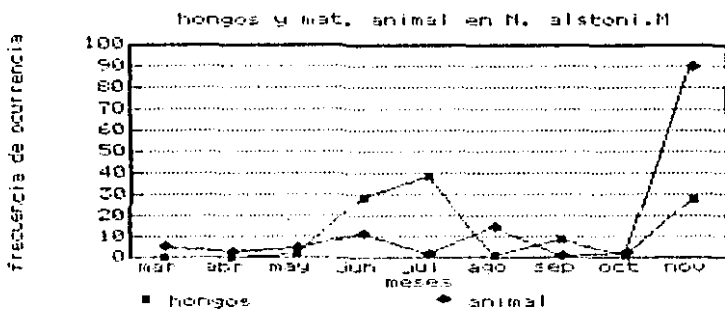


Fig. 7. Consumo de hongos y material animal en machos de Neotomodon alstoni (1986-1987).

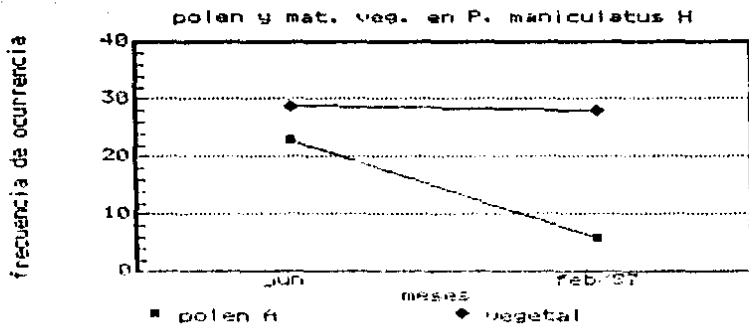


Fig. 8. Consumo de polen y material vegetal en hembras de *Peromyscus maniculatus* (1986-1987).

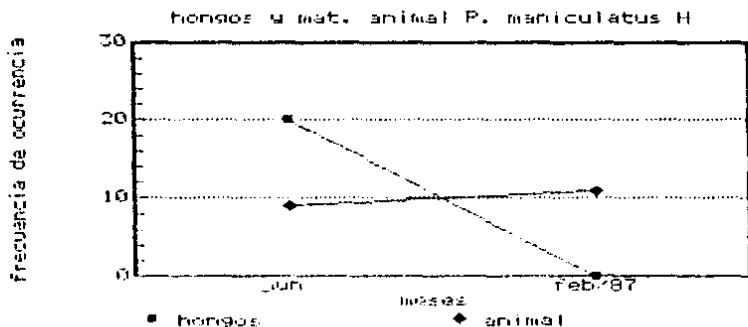


Fig. 9. Consumo de hongos y material animal en hembras de *Peromyscus maniculatus* (1986-1987).

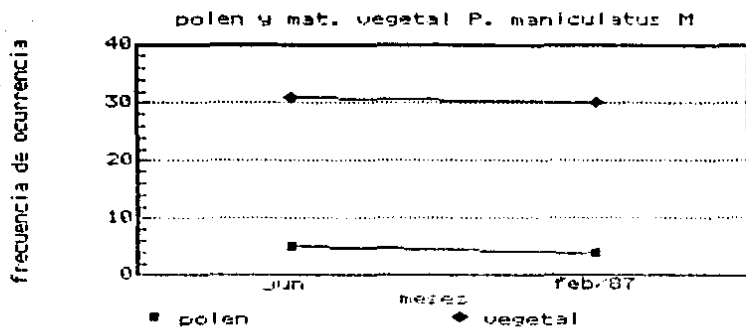


Fig. 10. Consumo de polen y material vegetal en machos de Peromyscus maniculatus (1986-1987).

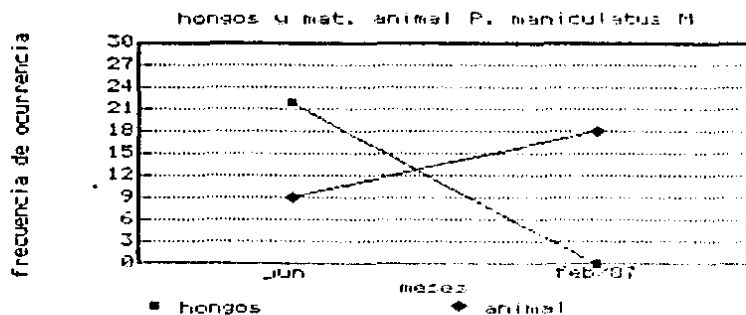


Fig. 11. Consumo de hongos y material animal en machos de Peromyscus maniculatus (1986-1987).

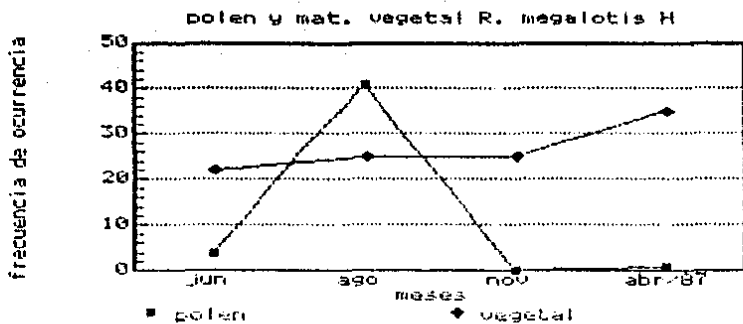


Fig. 12. Consumo de polen y material vegetal en hembras de Reithrodontomys megalotis (1986-1987).

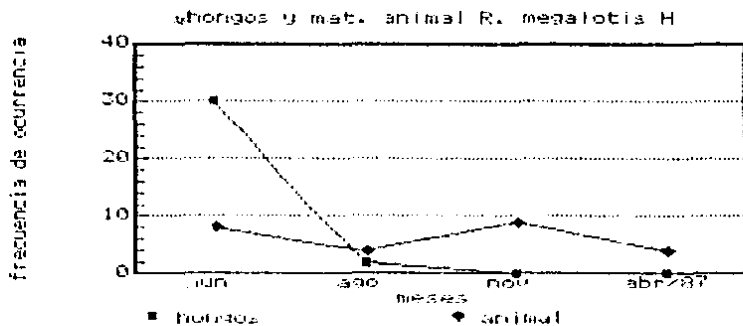


Fig. 13. Consumo de hongos y material animal en hembras de Reithrodontomys megalotis (1986-1987).

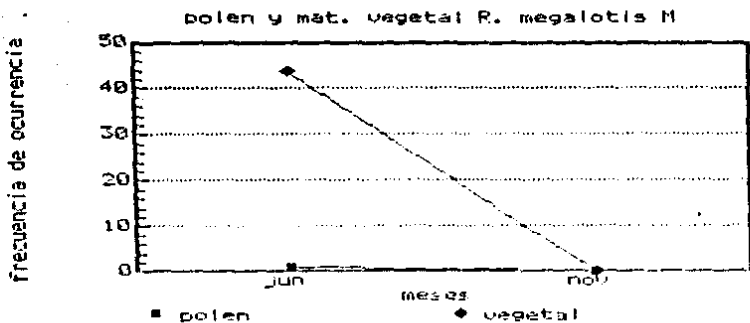


Fig. 14. Consumo de polen y material vegetal en machos de Reithrodontomys megalotis (1986-1987).

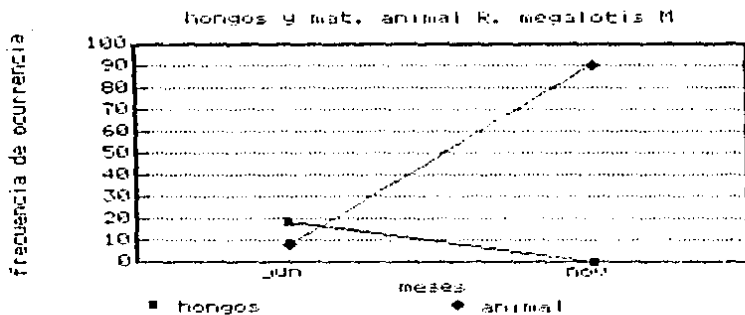


Fig. 15. Consumo de hongos y material animal en machos de Reithrodontomys megalotis (1986-1987).

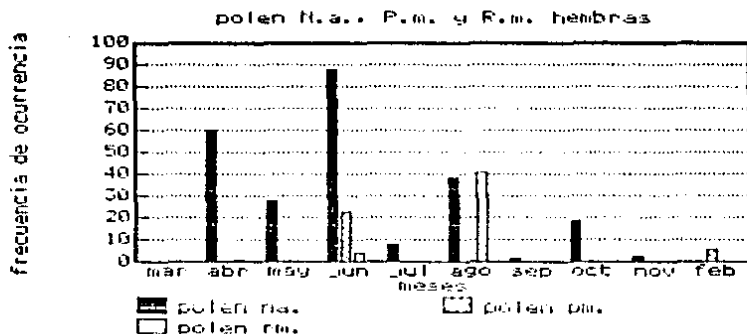


Fig. 16. Consumo de polen en las hembras de N.a. (*Neotomodon alstoni*), P.m. (*Peromyscus maniculatus*) y R.m. (*Reithrodontomys megalotis*) 1986-1987.

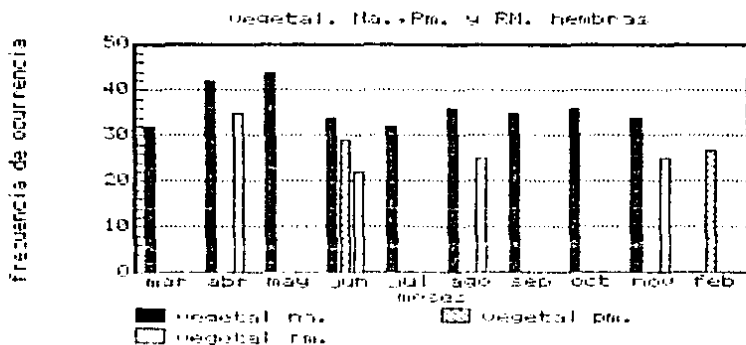


Fig. 17. Consumo de material vegetal en hembras de N.a. (*Neotomodon alstoni*), *Peromyscus maniculatus* y R.m. (*Reithrodontomys megalotis*) 1986-1987.

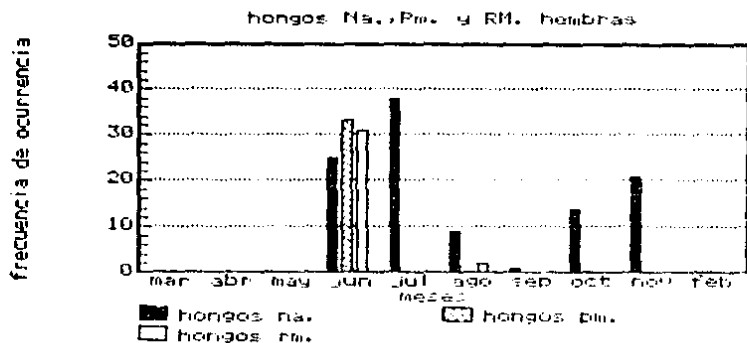


Fig. 18. Consumo de hongos en hembras de N.a. (Neotomodon alstoni), P.m. (Peromyscus maniculatus) y R.m. (Reithrodontomys megalotis) 1986-1987.

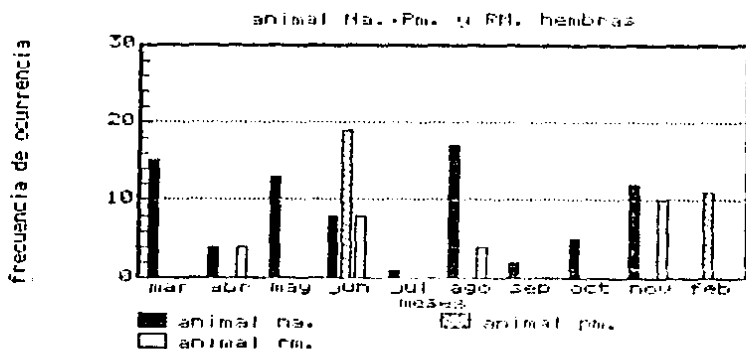


Fig. 19. Consumo de material animal en hembras de N.a. (Neotomodon alstoni), P.m. (Peromyscus maniculatus) y R.m. (Reithrodontomys megalotis) 1986-1987.

	Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Sep.	Oct.	Nov.	Dic.	Familia
<u>Erigeron</u>						x	x	x	x				Compositae
<u>Sebania</u>								x	x	x			Compositae
<u>Senecio</u>	x	x							x	x	x	x	Compositae
<u>Gnaphalium</u>								x	x				Compositae
<u>Cirsium</u>	x									x	x	x	Compositae
<u>Eupatorium</u>		x	x	x				x	x	x	x		Compositae
<u>Bidens</u>							x	x	x	x	x	x	Compositae
<u>Tagetes</u>								x	x	x			Compositae
<u>Salvia</u>	x						x	x	x			x	Labiatae
<u>Bouvardia</u>							x	x	x				Rubiaceae
<u>Castilleja</u>	x							x	x	x	x	x	Scrophulariaceae
<u>Geranium</u>									x	x			Geraniaceae
<u>Oxalis</u>									x	x	x		Oxalidaceae
<u>Argemone</u>					x	x	x	x					Papaveraceae
<u>Helianthemum</u>			x	x	x	x	x	x					Cistaceae
<u>Lobelia</u>									x	x			Campanulaceae
<u>Eryngium</u>							x	x	x	x			Umbelliferae
<u>Plantago</u>							x	x					Plantaginaceae
<u>Festuca</u>								x	x				Graminae
<u>Muhlenbergia</u>								x	x	x	x		Graminae
<u>Trietum</u>	x	x	x	x	x								Graminae
<u>Pinus</u> *		x	x	x									Pinaceae
n=22	4	4	4	3	3	3	8	16	18	12	6	5	
100%	18	18	18	14	14	14	36	72	82	54	27	23	

* Se incluyó el género Pinus por haberse encontrado en las muestras de estómagos, polen de este género.

Tabla 4. Ciclo fenológico de las plantas con flor más comunes en el área.

FENOLOGIA

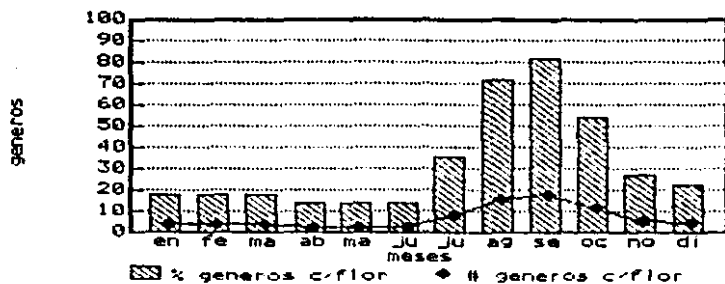


Fig. 24. Distribución en porcentaje y número de plantas con flor más comunes en el área de estudio (1986). (Tomado de Benítez, 1986).

DISCUSION

Los datos indican que las tres especies "ajustan" su época reproductiva a la estación que ofrece la disponibilidad alimenticia energéticamente más redituable, por lo tanto, las mayores demandas energéticas de la reproducción pueden ser satisfechas.

Neotomodon alstoni muestra un patrón reproductivo estacional, presenta un pico reproductivo (número de hembras receptivas) en abril y mayo, lo cual puede ser interpretado como el inicio de un nuevo ciclo reproductivo y otro, aunque en menor proporción en octubre, lo cual corresponde a las primeras hembras (f2) del primer ciclo que alcanzaron la madurez ese mismo año y pudieron volver a reproducirse.

Pergomyscus maniculatus Presenta un patrón reproductivo en donde sólo hay un pico reproductivo en abril y mayo. Sánchez-Cordero (1980) reporta un descenso en la población de marzo a julio y sugiere que la reproducción está limitada en la primavera (marzo-abril). Dunnière (1960) informa que se presentan estaciones reproductivas todo el año para P. maniculatus, lo mismo que Olivera et al, (1986) y Estrada et al. (1976) para N. alstoni.

En el caso de Reithrodontomys megalotis, debido al bajo número de capturas, es difícil establecer un patrón reproductivo; sin embargo, el mayor número de capturas de hembras receptivas fue entre marzo y abril, el resto del año,

fue muy bajo y constante. Sánchez-Cordero (1980) sugiere que la actividad reproductiva se centra entre agosto y diciembre.

Es claro que aún cuando el número de muestra en cada uno de los estudios es diferente, es indudable que existe una alta variabilidad en los patrones reproductivos de las poblaciones de las tres especies así como una alta variación temporal intra-específica.

En este trabajo se sugiere que los patrones reproductivos observados para las tres especies, pueden ser explicados, en gran medida, a través del estudio de sus hábitos alimenticios, considerando tan sólo a las hembras.

Los resultados de los análisis estomacales mostraron que: 1) las tres especies mantienen niveles constantes en el consumo de material vegetal (raíces, tallos, hojas), no hay diferencias significativas a lo largo de 10 meses de análisis en ninguna de las tres especies. Por el contrario, el consumo de las otras categorías de alimento, fue significativamente diferente a lo largo de los 10 meses.

Bajo un punto de vista energético, es aparente que las tres especies dependen de la materia vegetal para el mantenimiento del metabolismo basal. La materia vegetal proporciona fundamentalmente los siguientes elementos: agua, aminoácidos, glúcidos, lípidos, lipoproteínas, sales minerales, pero no los proporciona de manera concentrada como es el caso de las semillas y el polen (Mazliak, 1976). Asimismo los vegetales proporcionan un alto contenido de carbohidratos estructurales, pero no son fácilmente

aprovechables por los ratones debido a su anatomía digestiva. Es decir, no llegan a aprovechar eficientemente los carbohidratos estructurales como es el caso de herbívoros de mayor tamaño que cuentan con mecanismos especiales (rumen, bacterias). Con el fin de demostrar la eficiencia de conversión de materia vegetal a energía, sería necesario hacer estudios completos sobre la estructura del aparato digestivo de las tres especies y analizar el tipo de estómago, (unilobular, bilobular, disco o hemiglandular) así como la presencia o ausencia de ciego. Considerando que en este sentido, existe una limitante para aprovechar al máximo el contenido de la materia vegetal, es importante hacer notar que hay un incremento en el contenido nutricional de las plantas, durante su etapa de crecimiento o regeneración (e.g. después de un incendio). Robbins (1983) calculó que el contenido nutricional de una planta puede cambiar de un 20-30% en la etapa de crecimiento o regeneración y disminuir a un 3-4% en la etapa de madurez de la planta, esto correspondería en nuestra área de trabajo a primavera y otoño, respectivamente. (ver figs. 1a, 1b, 2a, 2b, 3a, 3b).

En cuanto al consumo de polen (pino, compuestas y gramíneas), el consumo en las tres especies fue el siguiente: *N. alstoni* presentó un fuerte incremento en los períodos reproductivos y de lactancia. Cockburn y Lidicker (1983) encontraron una fuerte correlación entre el patrón florístico y los períodos reproductivos de *Microtus californicus*. En el caso de *P. maniculatus* y *R. megalotis*, el consumo de polen

también incrementa durante el probable período reproductivo, coincidiendo así con la máxima disponibilidad de polen (figs. B, 9, 10, 11 y 24).

Estos resultados adquieren significado al analizar lo que proporciona nutricionalmente el polen. En el polen se encuentran de manera concentrada los siguientes elementos de acuerdo con el análisis realizado por Saenz (1978).

- lípidos: 1-20%; esteroides (colesterol, B-estradiol)
- aminoácidos esenciales libres: se encuentran todos los aminoácidos esenciales, es el sitio de la planta en donde hay mayor cantidad.
- proteínas: 18-20% (globulinas, albúminas, nucleoproteínas, fosfoproteínas, lipo y gluco-proteínas)
- vitamina C, E, complejo B

Con respecto al consumo de hongos (hifas, esporas y esporangios de basidio y ascomicetos) los valores encontrados fueron muy bajos para las tres especies, excepto en junio-julio, en donde ocurre la máxima disponibilidad de hongos debido a la época de lluvias (figs. 18, 22).

Con respecto a lo que aportan los hongos, en su composición se incluye, de manera general: proteínas en una proporción del 2-4%, de la cual, sólo una parte es asimilable; vitamina A, bajo la forma de carotenos, complejo B y vitamina D; minerales (K, Cu, ácido fosfórico); lecitina: 1% y agua de un 80 a 90% (Boletín de la Sociedad de Micología, A.C., 1984). Aún cuando los hongos constituyen un alimento de buena calidad, la distribución en el tiempo se

concentra en una sola época, por otro lado, el polen ofrece una mejor opción en cuanto a la calidad y la concentración de los nutrientes.

En lo que respecta al consumo de material animal se sabe que éste contiene un total de proteína más alto que las plantas y de forma más disponible para los roedores (Robbins, 1983), (fundamentalmente se observó quitina), en N. albigeni hay un ligero incremento en los dos picos reproductivos, en P. mani culatus hay presencia de este elemento en junio y febrero, sin embargo no son datos concluyentes puesto que no se cuenta con muestras de los otros meses. lo mismo ocurrió con B. mega lotis, excepto por una muestra en donde el contenido total del estómago fue de material animal, sin embargo, fue sólo un caso y no se consideró como representativo. En general, el consumo de esta categoría de alimento fue bajo para las tres especies, aún cuando se considera un alimento de alta calidad nutricional, fundamentalmente en cuanto a proteínas. El hecho de que no haya un consumo mayor de material animal puede deberse a varias razones: 1. la falta de disponibilidad, aunque esto no pudo demostrarse pues no se hicieron censos constantes de las poblaciones de artrópodos. 2. Un mayor costo debido al tiempo invertido en la búsqueda y captura de este alimento. 3. Una baja eficiencia en la digestibilidad del material animal. Con el fin de analizar a fondo las causas de un bajo consumo de material animal, sería necesario, por una parte, realizar estudios anatómicos y

fisiológicos de las tres especies, pruebas de digestibilidad, censos poblacionales para ver la disponibilidad del recurso y pruebas de selección de este alimento, considerando tiempos de búsqueda, captura y manejo del recurso.

Aparentemente, y de acuerdo con los resultados obtenidos en los análisis estomacales, los requerimientos energéticos para cubrir las necesidades de crecimiento y mantenimiento de las especies, están dados por el material vegetal, sin embargo, no es suficiente el aporte nutricional de este material como para cubrir las demandas energéticas de la reproducción. Existe una tendencia general de las hembras de las tres especies de iniciar el período reproductivo en el momento de mayor disponibilidad de polen en el medio (figs.16,20,24). alimento que proporciona de manera más concentrada nutrientes y calorías de alta calidad. Desde este punto de vista, sería importante conocer cuales son los requerimientos nutricionales de las especies, no sólo sus requerimientos en cuanto a calorías, con el fin de conocer de manera más fina los requerimientos durante la reproducción. Con respecto al papel de los hongos y el material animal, aparentemente, están actuando como complementos de la dieta, pero por sí solos, aún cuando aportan nutrientes de buena calidad, son otros los factores que impiden a las tres especies depender de ellos para iniciar y mantener las necesidades de la reproducción (e.g. disponibilidad, digestibilidad, etc.)

Los hábitos alimenticios de N. alstoni, P. maniculatus y

R. megalotis, permiten interpretar los patrones reproductivos desde un punto de vista energético.

Los resultados mostraron que para *N. alstoni*, el patrón reproductivo es básicamente bimodal, siendo el principal pico reproductivo en marzo-abril y otro, aunque menor en octubre (figs. 1, 1a). *P. maniculatus* y *R. megalotis* sugieren fundamentalmente un solo período reproductivo en marzo-abril (figs. 2a, 2b, 3a, 3b, 4a, 4b.).

La literatura relacionada con los patrones reproductivos predice que la capacidad reproductiva depende de diversos factores, entre ellos: la longevidad, los intervalos entre los diferentes nacimientos, y el tamaño promedio de la camada. También se sostiene que estos tres factores varían de acuerdo con el tamaño corporal del adulto y con su tasa metabólica (Eisenberg, 1981). De acuerdo con lo anterior, las especies más grandes tienen el ciclo de desarrollo más grande y el tamaño de camada más pequeño. La producción promedio de crías también es menor. Por el contrario, las especies más pequeñas producen un número promedio de crías mayor. (Eisenberg, 1981; Millar, 1977).

Por otro lado, existe un factor evolutivo que establece ciertas restricciones en los grupos. Millar (1977) encontró que el tamaño y las tasas de crecimiento de las crías son relativamente constantes, mientras que el tamaño de la camada y el tiempo al destete parecen ser variables adaptativas. Posteriormente, Millar (1987) da una nueva interpretación a este factor evolutivo, y sostiene que el tamaño de la camada

es un factor fenotípicamente poco plástico. Concluye que el factor determinante que fija los requerimientos energéticos de las hembras es el tamaño de la camada y a su vez, el alimento como una variable ambiental, es lo que más influencia tiene sobre el tipo de patrón reproductivo.

De acuerdo con este tipo de relación, se espera entonces, que exista una variación considerable en las relaciones entre el tamaño corporal y el tamaño de la camada si se asume que el tamaño del adulto está gobernado por la disponibilidad de recursos.

Basándose también en relaciones alométricas, Tuomi (1980) predice una serie de relaciones entre el tamaño corporal y el tamaño de la camada, a partir de un modelo con el cual intenta generar hipótesis que expliquen este tipo de relaciones. Concluye que las relaciones entre el tamaño de camada y el tamaño corporal son diferentes en cada taxón y también son diferentes entre especies de mamíferos pequeños y grandes. Además, sostiene que los modelos predicen condiciones óptimas a las cuales usualmente, no puede llegar un grupo determinado de mamíferos por las limitaciones conductuales, fisiológicas, ambientales, etc. que pueden presentarse.

Los modelos teóricos asumen que la sobrevivencia de las camadas tiende a ser máxima de acuerdo con los límites permitidos por el peso de la camada y las tasas metabólicas.

Al hacer una breve revisión de lo propuesto por diversos autores en cuanto a la evolución de los patrones

reproductivos, es indudable, que ya sea que partan de uno u otro tipo de relación, el aspecto energético juega siempre un papel fundamental. En este sentido, McNab (1980) provee otra explicación más para interpretar los patrones reproductivos. Se basa fundamentalmente en las limitaciones energéticas de cada grupo. McNab sugiere que la tasa metabólica de un mamífero es fijada por su tamaño corporal y por la calidad y cantidad, tanto temporal como espacial de su alimento. Bajo este punto de vista, algunos de los patrones reproductivos observados para las tres especies en estudio, pueden ser explicados. Se sostiene que si una especie presenta una masa grande y una tasa metabólica reducida, sus poblaciones tenderán a ser estables, lo contrario sucederá si se trata de una especie de masa pequeña y tasa metabólica alta. Sostiene también que la manera más viable en la que un mamífero de una masa dada puede incrementar r (tasa intrínseca de crecimiento poblacional) es a través de un incremento en la tasa metabólica, pero esto sólo puede ocurrir si el mamífero tiene disponible, suficiente cantidad y calidad de alimento como para sostener este incremento.

La relación de tasas metabólicas con hábitos alimenticios lleva a la conclusión de que las tácticas ecológicas de los mamíferos están fundamentadas en el tipo de alimentación de cada grupo (e.g. herbívoros que presentan una tasa metabólica alta, una alta eficiencia en la conversión de materia a energía, pueden incrementar r).

Finalmente McNab sugiere que todas las especies tratan

de maximizar sus eventos reproductivos y por tanto maximizar r . Aquellas especies con tasas metabólicas bajas y r baja, simplemente se han visto forzadas a tener esas características debido a las limitaciones impuestas por el medio (esencialmente disponibilidad de recursos).

Bajo el criterio energético propuesto por McNab, es a través del cual se pueden interpretar, de manera más parsimoniosa, los resultados encontrados en los patrones reproductivos y la dieta de *N. alstoni*, *E. maniculatus* y *R. megalotis*.

Para el caso del grupo de los cricétidos, la literatura predice que presentan tasas reproductivas intermedias y fluctuaciones poblacionales también intermedias, en comparación con microtífnidos y heteródmidos (French, *et al*, 1975). A un nivel más fino y con datos de laboratorio se reporta que el número promedio de camada para *Nestomodon* es de 2.75 (Martin y Alvarez, 1972) y de 3.07 (Olivera, *et al*, 1986), que presenta un patrón reproductivo todo el año y que un 80% de las hembras presenta estro-postparto, de las cuales un 90% llega con crías a la lactancia de manera exitosa. Nuestros datos muestran proporciones de hembras lactantes muy bajos (15%) y sólo un caso de lactancia y vagina perforada. Para el caso de *Peromyscus*, se reporta un número promedio de camada de 4-5.6.

Los resultados aún cuando no muestran el tamaño de camada, sí muestran en parte, el patrón reproductivo para las tres especies. Se espera que *Peromyscus* y *Reithrodontomys*

presenten tasas de fecundidad mayores que *Nectomodon* y un patrón reproductivo anual de acuerdo con los datos presentados en estudios de estos géneros (Sánchez-Cordero, 1980; Canela-Rojo, 1981; Rojas, 1984).

Nuestros datos muestran, a través de los patrones reproductivos observados, que existe alguna limitante que impide que las tres especies lleguen a lo esperado bajo los criterios teóricos establecidos.

Para el caso de *N. alstoni*, la especie más abundante en el área, aún con sólo dos periodos reproductivos e índices de hembras lactantes bajos, puede decirse que probablemente el tamaño de camada sea una variable fenotípicamente no plástica para este grupo, como predice Millar (1987), de ser una variable plástica, el número de camada se incrementaría bajo condiciones de laboratorio, lo cual no sucedió (Olivera *et al.*, 1986). Si asumimos que el número de camada reportado por Olivera es un número óptimo, al cual *Nectomodon* llega por efecto de paridad, a través de eventos reproductivos continuos, nosotros esperaríamos que bajo condiciones de campo, el número de eventos reproductivos fuese menor, debido a restricciones de energía, y que sólo reduciendo la inversión en eventos reproductivos, puede mantener exitosamente ese número de camada.

Si tomamos en cuenta los modelos teóricos propuestos, se puede explicar el comportamiento reproductivo de *N. alstoni* si se asume que existe alguna limitación en la adquisición de energía, es decir, sabemos que *N. alstoni* puede reproducirse

todo el año, sin embargo, sólo observamos dos picos reproductivos, que corresponden a picos en la abundancia de alimento, energéticamente redituable; es lógico pensar entonces que la táctica de *Neotomodon* es no disminuir el número de camada, por ser una variable fija, pero sí limitar el número de eventos reproductivos en el año, con lo cual optimiza los recursos disponibles para cubrir las demandas energéticas de la reproducción.

Con respecto a los patrones reproductivos de *P. maniculatus* y *R. megalotis*, nuestros datos muestran que el número de capturas es mucho menor. Sin embargo, la teoría predice tasas de fecundidad mayores que para *Neotomodon*. En este caso, si asumimos que el tamaño de camada es una medida de la tasa metabólica (McNab, 1980), entonces, *Peromyscus* y *Reithrodontomys* tienen una tasa metabólica mayor que *Neotomodon*; sin embargo, también tienen requerimientos energéticos mayores debido a la mayor tasa de fecundidad y por tanto mayor tamaño de camada. Debido a que *Peromyscus* y *Reithrodontomys* son especies menos conservadoras en cuanto a su gasto energético, deben presentar alguna táctica que les permita reproducirse en un medio con limitaciones energéticas aparentes. Si asumimos, como predice Miller (1987) que el tamaño de camada es un parámetro poco flexible, *Peromyscus* y *Reithrodontomys* deben mantener un número de camada mayor que *Neotomodon* pero no les es posible mantener a toda la camada exitosamente, por lo tanto, es probable que presenten mecanismos como reabsorción embrionaria, o que no toda la camada sobreviva

hasta la lactancia, es probable que ésta sea una de las razones por las cuales se observó una menor abundancia.

Es indudable que el tipo de información obtenida puede ser explicada en gran medida desde una perspectiva energética. Sin embargo, y como se ha venido recalcando a lo largo del trabajo, las respuestas demográficas no pueden estar determinadas por un solo factor. En este caso no han sido considerados otro tipo de parámetros, pero es indudable que existen aspectos en cada una de las especies que las limitan o las favorecen bajo ciertas circunstancias en particular (competencia, depredación, parasitismo, entre otras).

Para el caso de *N. alstoni*, *P. maniculatus* y *R. megalotis*, se tiene registro de su comportamiento agonístico (Méndez, com. pers.) *Neotomodon* restringe su comportamiento agonístico tan solo a los periodos reproductivos, por el contrario, las otras dos especies mantienen siempre niveles altos de agresión y se incrementan en la época de reproducción. Si volvemos a retomar la explicación energética, es claro, que en este sentido, *Neotomodon* tiene un gasto energético menor con respecto a las otras dos especies.

En lo que se refiere a características del medio, en el área, predomina una cobertura de zacatón, la cual, se ha observado es preferida por *Neotomodon*, mientras que las otras dos especies prefieren áreas con una menor cobertura de zacatón, grietas, zonas rocosas y de bosque.

ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

63

Con el fin de encontrar una respuesta más integral al patrón reproductivo de las tres especies, sería necesario, complementar el aspecto demográfico y de alimentación con estudios sobre:

- área de actividad de las especies: quienes tienen mayor o menor área en función de sus requerimientos energéticos; si el tamaño del área se mantiene igual todo el tiempo o varía; si es igual para hembras que para machos, etc.
- comportamiento agonístico y territorial: quiénes lo presentan y quienes no; cuándo se presenta.
- estudios sobre digestibilidad: es necesario conocer la eficiencia en la conversión de materia a energía de cada una de las especies.
- seguimientos de las hembras y sus camadas, por ejemplo a través de cajas de nido en el campo, de esta manera se verificarían una serie de predicciones sobre el tamaño de camada, sobrevivencia, etc y en realidad se tendría una manera de conocer las tácticas de cada una de las especies.
- experimentos sobre suplemento alimenticio para determinar la respuesta reproductiva.

CONCLUSIONES.

Con respecto a la dieta se concluyó lo siguiente:

1. Las tres especies seleccionan su alimento de acuerdo a la disponibilidad y calidad, por lo menos en lo que se refiere al polen.
2. La reproducción se ajusta con la máxima disponibilidad y calidad del alimento energéticamente más redituable.
3. El alimento energéticamente más redituable es el polen y el principal evento reproductivo se sincroniza con la máxima disponibilidad de éste (de enero a junio).
4. El material vegetal se consume constantemente a lo largo de todo el año, se sugiere que probablemente sea un alimento esencial para el mantenimiento del metabolismo basal de las especies pero que no sea capaz de cubrir, por sí solo las demandas energéticas de la reproducción.
5. El consumo de hongos y material animal no corresponde a ningún patrón que se ajuste con la reproducción, se sugiere que es un alimento consumido de manera oportunista, cuando se presenta en el área, sin embargo no dependen de ellos para iniciar o mantener las demandas de la reproducción.

Con respecto a los patrones reproductivos de cada una de las especies, pueden ser explicados a través de una interpretación energética. Aparentemente el medio presenta limitaciones en la disponibilidad del alimento y por tanto, cada una de las especies reacciona de manera diferente a esto. Neotomodon alstoni es la especie más conservadora

energéticamente hablando (tiene tasas de fecundidad menores a las otras dos especies y un metabolismo menor), de aquí su mayor éxito reproductivo y su abundancia, es una especie capaz de mantener el tamaño de camada previsto. *Peromyscus maniculatus* y *Reithrodontomys megalotis* son especies con mayores requerimientos energéticos (mayor tasa metabólica, mayor tamaño de camada, comportamiento agonístico, etc.), lo que las lleva, en un medio con limitaciones energéticas, a no poder sostener, exitosamente las tasas de fecundidad previstas para ellas, de aquí posiblemente, su menor abundancia.

Estas conclusiones fueron basadas en los patrones reproductivos observados para las tres especies y en el consumo que hicieron de los alimentos presentes en el área. Sin embargo, sería necesario conocer desde otro punto de vista, las tácticas reproductivas de las tres especies así como otros aspectos de su alimentación para poder demostrar con más argumentos si se trata de poblaciones limitadas en sus patrones reproductivos por la disponibilidad de alimento o si intervienen otros factores en ellos.

Sería necesario llevar a cabo estudios en donde se midiera la eficiencia en la conversión de materia a energía; hacer seguimientos de las hembras y sus crías bajo condiciones naturales; hacer experimentos de alimentación suplementaria y de esta manera, se integrarían una serie de puntos de vista que confirmarían lo que aquí se sugiere a partir de los patrones reproductivos observados y de los hábitos

alimenticios de las tres especies.

BIBLIOGRAFIA.

- Alcoze, M.t. y E.G. Zimmerman. 1973. Food habits and dietary overlap of two heteromyid rodents from the mezquite plains of Texas. Jour. of Mamm. 54(4).
- Baker, R.h. 1971. Nutritional strategies of Myomorph rodents in Northern American grasslands. Jour. of Mamm. 52(4).
- Batzli, G.O. 1986. Nutritional ecology of the California vole: effects of food quality on reproduction. Ecology 67(2), 406-412.
- y F.A. Pitelka. 1971. Condition and diet of a cycling vole, *Microtus californicus*. Jour. of Mamm. 52(1), 141-163.
- y F.R. Cole. 1979. Nutritional ecology of microtine rodents: digestibility of forage. Jour. of Mamm. 50(4), 740-750.
- Belovsky, G.E. 1984. Herbivore optimal foraging: a comparative test of three models. Amer. Natur. 124(1), 97-115.
- Benitez. B.G. 1986. Arboles y flores del Ajusco. Instituto de Ecología. Museo de Historia Natural de la Ciudad de Mexico. Publ. 17. Mexico, D.F.
- Blueweiss, L.H.; Fox, V., Kuduzma, D.; Nakashima, R. y S. Sams. 1978. Relationships between size and some life-history parameters. Oecologia (Berl.) 37: 257-272.
- Bourliere, F. 1975. Mammals, Small and Large: the ecological implications of size. En: Small mammals: their productivity and populations dynamics (Ed. F.B. Golley, K. Petruszewicz and L. Ryskowsky) Cambridge Univ. Press.
- Bronson, F.H. 1985. Mammalian reproduction: an ecological perspective. Biology of Reproduction 32: 1-26.
- 1987. Seasonal regulation of reproduction in mammals. In: Physiology of reproduction (Ed. E. Knobil). Raven Press, N.Y.
- y E.F. Riasman. 1986. The biology of puberty. Biol. Rev. (6): 157-195. Great Britain.
- Canela-R.M. 1981. Ambito hogareño del ratón de los volcanes *N. a. alstoni* (Rodentia: Cricetinae) en la sierra del Ajusco. Tesis profesional. Fac. Ciencias. U.N.A.M., México, D.F.

- Canala-Rojo, M. y V. Sánchez-Cordero. 1984. Patrón del área de actividad de *Neotomodon alstoni alstoni* (Rodentia: Cricetinae). An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auton. Mexico. 55, Ser. Zoología (2):285-306.
- Carleton, M.D. 1973. A survey of gross-stomach morphology in New World cricetinae with comments of functional interpretations. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. 146:1-47.
- Cervantes, F.A. 1980. Principales características biológicas del conejo de los volcanes *Romerolagus diazi*, Ferrari Perez, 1983 (Mammalia: Lagomorpha). Tesis profesional. Fac. Ciencias. U.N.A.M., México, D.F.
- Clark, D.A. 1980. Age- and sex-dependent foraging strategies of a small mammalian omnivore. Jour. of An. Ecol. 49:549-563.
- , 1982. Foraging behavior of a vertebrate omnivore (*Rattus rattus*): meal structure, sampling and diet breadth. Ecol. 63(3):763-772.
- Cockburn, A. y W.Z. Lidicker. 1983. Microhabitat heterogeneity and population biology of an herbivorous rodent, *Microtus californicus*. Oecologia (Berl) 59:167-177.
- Cole, L.C. 1954. The population consequences of life-history phenomena. Quart. Rev. of Biol. 29:103-137.
- Cole, R.F. y G.O. Batzli. 1979. Nutrition and population dynamics of the prairie vole, *Microtus ochrogaster* in central Illinois. Jour. of An. Ecol. 48:455-470.
- Chew, M.R. 1969. Energy relationships of the mammals of a desert shrub (*Larrea tridentata*) community. Ecol. Monogr. 40(1).
- Davis, W.B. y Follansbee, L.A. 1945. The Mexican volcano mouse, *Neotomodon*. Jour. of Mamm. :401-411.
- Demetrius, L. 1975. Reproductive strategies and natural selection. Amer. Natur. 109(967):243-249.
- Drickamer, L.L. 1975. Hypothesis linking food habits and habitat selection in *Peromyscus*. Jour. of Mamm. 57 (4):763-766.
- Dunniere, W.W. 1960. An altitudinal survey of reproduction in *P. maniculatus*. Ecol. 41 (1):174-182.
- Eisenberg, J.F. 1981. The mammalian radiations. An analysis of trends in evolution, adaptation and behavior. The Univ. of Chicago Press. Chicago. 610 pp.

- Estrada, E.; Cárdenas, R. y H. Granados. 1976. Estudios sobre la biología del ratón de los volcanes. XIX Congr. Nal. de Ciencias Fisiológicas, Durango, Dgo.
- Fairbairn, D.J. 1977. Why breed early? a study of reproductive tactics in *Peromyscus*. Can. Jour. Zool. 55:862-871.
- , 1977. The Spring decline in deer mice: death or dispersal? Can. Jour. Zool. 55:84-92.
- Fisher, R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford Univ. Press. XIV+272p.
- Fleming, T.H. 1979. Life-history strategies. In: Stoddart: Ecology of small mammals. Chapman and Hall. London.
- Ford, Glen.R. y F.A. Piteika. 1984. Resource limitation in populations of the California vole. Ecol. 65(1):122-136.
- French, N.R.; D.M. Stoddart y B. Bobek. 1975. Patterns of demography in small mammal populations. In: Small mammals: their productivity and population dynamics. (Ed. F.B. Golley y K. Petruszewicz) Cambr. Univ. Press.
- Gadgil, Madhav y W.H. Bossert. 1970. Life historical consequences of natural selection. Amer. Natur. 104(935):1-24.
- Gill, E.A. 1977. Food preferences of the California vole, *Microtus californicus*. Jour. of Mamm. 58(2):229-233.
- Glen, W.B. y Mauer, R. 1971. Reproduction and food habits of Merriam's kangaroo rat, *Dipodomys merriami*. Jour. of Mamm. 52(3).
- Golley, F.B. 1961. Energy values of Ecological materials. Ecology. 42(3).
- , K. Petruszewicz y L. Ryskowsky. 1975. Small mammals: their productivity and population dynamics.
- Hansson, L. 1970. Methods of morphological diet micro-analysis in rodents. Oikos 21:255-266. Copenhagen.
- , 1979. Condition and diet in relation to habitat in bank voles *Clethrionomys glareolus*: population or community approach? Oikos 33:55-63.
- Hirshfield, F.M. y D.W. Tinkle. 1975. Natural selection and the evolution of reproductive effort. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 72(6): 2227-2231.

- Jameson, E.W. 1952. Food of deer mice *Peromyscus maniculatus* and *P. boylii*, in the Northern Sierra Nevada, California. Jour. Mamm. 33(1).
- Kincaid, B. y N. Cameron. 1985. Interactions of Cotton rats with a patchy environment: dietary responses and habitat selection. Ecol. 66(6): 1769-1783.
- Kleiber, M. 1961. The fire of life. Wiley, New York.
- Martin, F.E. 1967. Crecimiento y desarrollo en el laboratorio de *Neotomodon alstoni* (Rodentia: Cricetidae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias. U.N.A.M., Mexico, D.F.
- y T. Alvarez. 1982. Crecimiento y desarrollo en el laboratorio de *Neotomodon alstoni* (Rodentia: Cricetidae). An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Mexico. 26:55-84.
- Mazliak, P. 1976. Fisiología vegetal. Nutrición y metabolismo. Ed. Omega, S.A., Barcelona.
- Merritt, J.E. 1984. Winter ecology of small mammals. Carnegie Museum of Natural History. Special Publication (10), Pittsburgh.
- Meserve, L.P. 1976. Food relationships of a Rodent Fauna in a California coastal sage scrub community. Jour. of Mammal. 57(2): 300-319.
- Millar, J.S. 1975. Tactics of energy partitioning in breeding *Peromyscus*. Can. Jour. of Zool. 53:967-976.
- , 1977. Adaptive features of mammalian reproduction. Evolution 31:370-386.
- , 1981. Pre-partum reproductive characteristics of eutherian mammals. Evolution 35(66):1149-1163.
- , 1982. Life cycle characteristics of Northern *Peromyscus maniculatus borealis*. Can. Jour. of Zool. 60: 510-515.
- , y Zammuto, R.M. 1983. Life histories of mammals: an analysis of life tables. Ecol. 64(4):631-635.
- Morse, D.H. 1980. Behavioral mechanisms in ecology. Harvard Univ. Press. Cambridge, Mass. 383 pp.
- Mac Arthur y Wilson, 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Mac Pherson, S.L.; F.A. Servello y R.L. Kirkpatrick. 1984. A method of estimating diet digestibility in wild meadow voles. Can. Jour. of Zool. 63:1020-1022.

- McNab, B.K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *Amer. Natur.* XCVII(894):133-140.
- , 1980. Food habits and the population biology of mammals. *Amer. Natur.* 116(1).
- Olivera, L.J. 1984. Reproducción de *Neotomodon alstoni* (Rodentia; Cricetidae) en condiciones de laboratorio. Tesis de Maestría en biología de la reproducción animal. U.A.M.-I. División de C.B.S., Mexico, D.F.
- Ostfeld, R.S. 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *Amer. Natur.* 126:1-15.
- , W.Z. Lidicker, Jr. y E.J. Heske. 1985. The relationship between habitat heterogeneity, space use and demography in a population of California voles. *Oikos* 45:433-442. Copenhagen.
- Perrigo y Bronson. 1985. Behavioral and physiological responses of female house mice to foraging variation. *Physiology and Behavior*, Vol. 34:437-440.
- Pianka, E.R. 1970. On r- and K-selection. *Amer. Natur.* 104:592-597.
- Pyke, G.H.; H.R. Pulliam y E.L. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quart. Rev. of Biol.* 52(2).
- Reichman, D.J. 1975. Relation of desert rodent diets to available resources. *Jour. of Mamm.* 56(4).
- Robbins, C.T. 1983. Wildlife feeding and nutrition. Academic Press inc. N.Y. 343 pp.
- Rodgers, A. y Lewis, M.C. 1985. Diet selection in arctic lemmings (*Lemmus sibiricus* and *Dicrostonyx groenlandicus*): forage availability and natural diets. *Can. Jour of Zool.* Vol. 64:1684-1689.
- Rojas, M.A.E. 1984. Descripción del micro-habitat de cinco especies de ratones en la sierra del Ajusco. Tesis profesional. Fac. Ciencias, U.N.A.M., Méx., D.F.
- Rzedowski, J. 1970. Vegetación de México. Ed. Limusa. México.
- Saenz, R.C. 1978. Polen y esporas: introducción a la palinología y vocabulario palinológico. H. Blume ed. Rosario 17, Madrid 5.
- Sánchez-Cordero, V. 1980. Patterns of demography and reproduction in a rodent community in central Mexico. Tesis de Maestría. Univ. de Michigan.

- Sanford, D. y Schemnitz. 1980. Procedures for food-habit analyses. in: Wildlife management techniques manual. 4a. ed. The Wildlife Society Washington, D.C.
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. Ann. Rev. of Ecol. and Syst. 1:369-404.
- Smith, M.H. 1971. Food as a limiting factor in the population ecology of *Peromyscus polinotus* (Wagner). Ann. Zool. Fennici 8:109-112.
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? Jour. of An. Ecol. 46:337-365.
- ; May, Hassell y Conway. 1974. Ecological strategies and population parameters. Amer. Natur. 108(964).
- Stearns, C.S. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. Quart. Rev. of Biol. 51(1).
- , 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8:1450-71.
- , 1980. A new view of life history evolution. Oikos 35: 266-281.
- Stebbins, L.L. 1977. Energy requirements during reproduction of *Peromyscus maniculatus*. Can. Jour. of Zool. 55:1701-1704.
- Stoddart. 1979. Ecology of small mammals. Chapman and Hall. London.
- Taitt, M.J. y Krebs, C.J. 1981. The effect of extra food on small rodent populations: II. Voles (*Microtus townsendii*) Jour. Anim. Ecol. 50:125-137.
- Tuomi, J. 1980. Mammalian reproductive strategies: a generalized relation of litter size to body size. Decologia (Berl.) 45:39-44.
- Williams, O. 1962. A technique for studying microtine food habits. Jour. of Mammal. 43(3).
- Williams, S.L.; J.R. Pulido y R.J. Baker. 1985. Mammalian species 242:1-4. *Peromyscus alstoni*. American Society of Mammalogists.
- Wolff, J.O. 1986. The effects of food on midsummer demography of white-footed mice, *Peromyscus leucopus*. Can. Jour. of Zool. 64:855-858.

Young, B.L. y J. Stout. 1986. Effects of extra food on small rodents in a south temperate zone habitat: demographic responses. Can. Jour. of Zool. 64:1211-1217.

Zimmerman, E.G. 1945. A comparison of habitat and food of two species of *Microtus*. Jour. of Mamm. 46(4): 605-612.