



00376 6
91
**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**EFFECTO DE LA ADICION DE ALIMENTO EN LA
DINAMICA DE POBLACIONES Y ESTRUCTURA DE
COMUNIDADES DE PEQUEÑOS MAMIFEROS EN
UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)**

P R E S E N T A I

MARIA DE LOS ANGELES MENDOZA DURAN

DIRECTOR DE TESIS: DR. GERARDO CEBALLOS GONZALEZ

MEXICO, D. F.

1997

**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 esta 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.

AGRADECIMIENTOS

La presentación de este trabajo representa la culminación de una etapa de gran trascendencia en mi vida en la cual, de una forma u otra, y a diferentes tiempos, muchas personas me han alentado a continuar.

Las sugerencias y críticas, siempre constructivas, que recibí de la M. en C. Livia León y del Biol. Oscar Sánchez, miembros de mi comité tutorial, me ayudaron a integrar los resultados del trabajo de campo en una primer versión, misma que fue enriquecida posteriormente por los comentarios de mis sinodales, los doctores Fernando Cervantes R., Miguel Martínez R., Rodrigo Medellín R. y Victor Sánchez-Cordero. El Dr. Gerardo Ceballos, además de fungir como mi director de tesis, también llegó a asumir el papel de consejero en algunos momentos difíciles de mi vida, alentándome siempre a perseverar en el camino que elegí.

Mis amigos de escalada, Octavio, Adrián, Arturo, Aristeo, Gilberto, Leticia, Raul, Laura, Gloria, Rosa, Carlos, Gabriel, Martha, Irma, Dixon y Julieta, entre otros, que a pesar de no comprender del todo las implicaciones de la ecología, han confiado su vida en mis manos, compartiendo conmigo el gusto por la naturaleza que me lle llevó a elegir la carrera de bióloga, y a buscar en las montañas y paredes rocosas otra perspectiva de nuestro mundo, buscando comprender mejor a los otros habitantes de esas agrestes zonas al incursionar en su ambiente y ver el mundo desde donde ellos nos contemplan.

Mis compañeros de laboratorio, Jesus P., Jesus R., Gisselle, Ella, Lupita, David V., David O., César, Gerardo, Ivan, Osiris y compañía, y Cuauhtemoc (que también me ayudó con las pruebas estadísticas) siempre han alegrado los momentos que paso en la ciudad, alejando la soledad que a veces amenazó con cernirse sobre mí. Jani y Enrique, Miguel B., Gerardo S., la Sra. Eva, la Sra. Elena, Felipe y Alicia, Ricardo, Ramón y los demás trabajadores, contribuyeron a hacer de la Estación de Biología de Chamela mi segunda casa.

Mis tías, Lola y Sabi, mi abuela Epigmenia, mis primos y primas, la Sra. Toña, mis hermanos Jorge y Elena y todos mis sobrinos me han dado su apoyo y amor incondicional, y mi madre aún cuando mucho tiempo estuvo lejos, siempre ha estado cerca de mí, demostrándome que pocas cosas son imposibles si buscamos una forma de hacerlas y peseveramos en lograrlas. Finalmente, Per me ha ayudado a comprender que todo tiene su tiempo, y que la espera vale la pena.

Y sobre todo, al Dador de la Vida "...el que sostiene y eleva a los hombres...", como cantara Nezahualcoyotl, por haberme permitido iniciar el camino en este mundo, y por dejarme continuar el él.

RESUMEN.- La productividad de un hábitat se ha señalado como factor limitante del tamaño de las poblaciones y de la diversidad de especies en las comunidades animales ya que determina la cantidad de recursos disponibles para las especies de un mismo gremio. Se han llevado a cabo diversos experimentos para determinar de qué manera la cantidad de alimento determina los patrones de dinámica poblacional observados en las poblaciones animales, como el decremento en los niveles poblacionales de varias especies de pequeños mamíferos. Sin embargo, casi todos los experimentos se han realizado en zonas templadas, en plazos menores a un año y enfocándose al efecto sobre una especie. Este estudio se llevo a cabo en la estación de Biología de Chamela, Jalisco, a fin de determinar el efecto de la adición de la cantidad de alimento en la dinámica poblacional y la estructura de comunidades de pequeños mamíferos en un ambiente tropical, así como la variación anual en el tipo de recursos utilizados como alimento por una especie de heterómido.

Se empleó el método de captura-recaptura para atrapar mensualmente a los pequeños mamíferos en cuatro cuadrantes de media hectarea cada uno, ubicados en selva baja. Las trampas se colocaron en un arreglo de 8×8 y se muestreó durante tres días por cuadrante durante la fase de luna nueva. El trabajo se desarrolló en dos fases: una pre-adición, para determinar las características de las poblaciones presentes en los sitios de estudio, y una de adición de alimento, durante la cual dos de los cuadrantes se designaron como sitios experimentales en los que se adicionaron semillas de girasol. Cada fase se realizó durante dos años.

Durante la fase previa a la adición de alimento se analizó el contenido de los abazones de *Liomys picinus* para determinar la diversidad de semillas que este roedor consume, así como la variación interanual que se presenta tanto en la riqueza como en la abundancia de cada especie de semilla. En esta parte se incluyeron los datos del muestreo en dos cuadrantes de selva mediana ubicados en la misma zona de estudio. Se encontró que hay una gran variación anual entre la riqueza y abundancia de las especies de semillas utilizadas por este roedor, sin que se haya alguna relación significativa entre el número de semillas colectadas de los abazones de los roedores y la precipitación, tomada esta como un indicador de la productividad. El total de especies colectadas por este roedor fue de 144, aunque sólo 20 de ellas aportaron más del 1% del total de semillas en los abazones. Las especies con mayor número de semillas en los abazones fueron *Panicum* sp., *Ipomea* sp., y *Lonchocarpus lanceolatus*. Los árboles fueron la forma de vida más abundante en el contenido de los abazones, lo que indica que este roedor

puede influir en la estructura de la vegetación al reducir el número de semillas que quedan disponibles para germinar debido a su papel como depredador o dispersor de semillas de las especies que más consume.

Los dos años de la adición de alimento tuvieron resultados diferentes. En el primero se observó un efecto significativo en el número de individuos nuevos que se reclutaron cada mes y en el porcentaje de hembras en condición reproductiva. sin embargo no hubo cambios ni en la densidad poblacional ni en la riqueza de especies, ambos efectos reportados en otras zonas. Durante el segundo año, sin embargo, además de los efectos en el reclutamiento y en la actividad reproductiva de hembras, se observó un incremento significativo (hasta de un 100%) en la densidad de individuos, y un decremento en el desplazamiento diario promedio para machos. Aunque no se pudo establecer un aumento significativo en la riqueza de especies exclusivo a los sitios con alimento adicional si se observó un aumento en la abundancia de algunas especies.

Por otro lado, la modificación de los niveles de recursos no afectó significativamente algunos de los parámetros analizados, como por ejemplo el crecimiento o la sobrevivencia, ni previno el decline observado en las poblaciones durante el fin de las temporadas de secas. Lo anterior concuerda con los resultados obtenidos en otras reguines climáticas y apoya lo sugerido por algunos autores en el sentido de que es necesario considerar, junto con el alimento, otros factores como el comportamiento o las interacciones con otros organismos que puedan influir en los patrones de dinámica poblacional de pequeños mamíferos o bien, que pueden atenuar el efecto de la manipulación experimental sobre las especies estudiadas. Los resultados apoyan la conveniencia de realizar estudios de manipulación a largo plazo, a fin de tener registro de las variaciones intrínsecas a los sistemas que se estudian y de observar algunos efectos que puedan darse a mediano o largo plazo como consecuencia de la manipulación.

CONTENIDO

Agradecimientos	1
Resumen	2
Introducción General	5
Capítulo 1.- Acaparamiento de recursos por <i>Liomys pictus</i> en selva baja y selva mediana.	
Introducción	9
Área de estudio	13
Método	15
Resultados	17
Discusión	22
Conclusiones	32
Apéndice	35
Capítulo 2.- Efecto de la adición de alimento en la dinámica de poblaciones y estructura de comunidades de pequeños mamíferos en un bosque tropical caducifolio.	
Introducción	39
Área de estudio	42
Método	43
Resultados	47
Discusión	54
Conclusiones	64
Literatura Citada	66

INTRODUCCION GENERAL

Los bosques tropicales son el tipo de vegetación más diverso. de acuerdo a las condiciones ambientales donde se presentan y a la fenología que presentan se pueden agrupar en tres categorías principales. el perennifolio. el subcaducifolio y el caducifolio. Los bosques tropicales perennifolios son el tipo de vegetación más diverso de los que existen en la Tierra y se presentan en regiones donde la temperatura y la disponibilidad de agua no son factores limitantes de la productividad vegetal. La vegetación presenta varios estratos y más del 75% de las especies arbóreas mantienen el follaje durante todo el año. La escasa precipitación durante algunos meses del año determina la fenología característica de los otros dos tipos de bosque tropical. Los bosques tropicales subcaducifolio presentan características intermedias entre los perennifolios. en cuanto a fisonomía y estructura. pero son semejantes al selva baja caducifolia en la fenología: en el bosque tropical subcaducifolio al menos la mitad de los árboles pierden sus hojas en la época de sequía. pero hay especies que se mantienen siempre verdes y otras que pierden el follaje sólo por algunas semanas. Los bosques tropicales caducifolios incluyen un conjunto de bosques y selvas propios de clima cálido. dominados por especies arbóreas que pierden sus hojas en la época seca que generalmente abarca seis meses del año (Gómez-Pompa, 1985; Rzedowsky, 1981).

La distinción entre un bosque y una selva está determinada por la diversidad presente. los bosques son comunidades muy abiertas con pocas especies dominantes de árboles (1 a 2) y escasas plantas trepadoras. en tanto que las selvas son comunidades arbóreas muy densas. con varias especies dominantes de árboles y frecuentemente con diferentes plantas trepadoras. Una distinción adicional puede realizarse en cuanto a la altura de la vegetación. las selvas se pueden considerar como altas cuando el estrato superior alcanza un promedio de 40 m de altura: medianas. si alcanza de 15 hasta 40 m: o bajas. si el promedio de altura de los árboles es de 15 m o menos (Gómez-Pompa, 1985).

Los bosques tropicales secos y selvas bajas caducifolias abarcan un 40% de la cobertura vegetal de la superficie terrestre. siendo el tipo de vegetación más abundante. A pesar de su amplia distribución. son uno de los tipos de vegetación menos conocidos y más amenazados en el mundo. Presentan una gran riqueza y un notable grado de endemismo aún cuando no son los más ricos en especies (Ceballos y García, 1995; Janzen, 1988. Murphy y Lugo, 1986). La estacionalidad de las lluvias y la temperatura son los factores de más influencia en su distribución. estructura y dinámica. ya que estos se presentan en zonas donde la temperatura media anual es mayor a los 17.5°C y la precipitación media anual va de

200 a 2.000 mm. determinando esto una gran variación en la fenología de la vegetación a lo largo del año (Bullock y Solis Magallanes. 1990; Murphy y Lugo. 1986).

En México, las selvas bajas caducifolias, subcaducifolias y bosques espinosos se localizan a lo largo de la costa del Pacífico, desde el nivel del mar hasta los 1.500 metros de altitud; ocupan aproximadamente un 17% del territorio y albergan un 20% del total de la flora. Hasta un 40% de las especies vegetales que se presentan en estos bosques son endémicas (Rzedowsky. 1991). La riqueza de especies presente en estos tipos de vegetación es una de las más altas del país. En México se encuentran 2.507 especies de vertebrados (11% del total mundial) y un 33% de estas se han registrado en bosques tropicales caducifolios. El endemismo es una característica importante de la fauna en estas selvas, el 31% de las 796 especies endémicas reportadas para México se encuentra en selvas caducifolias (Ceballos y García. 1995). A pesar de presentar una tasa de deforestación alta (2% al año), albergan una parte considerable de la biodiversidad Neotropical, tanto en riqueza como en endemidad (Ceballos y García. 1995, Janzen. 1988). En la región de Chamela-Cuixmala, municipio de La Huerta, Jalisco, el tipo de vegetación predominante es la selva baja caducifolia, que se presenta en lomeríos, con manchones de selva mediana subcaducifolia asociada a los cauces de arroyos permanentes y de temporal.

La productividad de un hábitat se mide por el ritmo al que fluye la energía en un ecosistema, y para las zonas áridas y semiáridas, un índice que suple las mediciones directas de la productividad es la precipitación. La relación existente entre la productividad primaria y la diversidad de especies a escala regional muestra, como patrón general, que al aumentar la productividad, la diversidad de especies va incrementándose hasta un punto a partir del cual va disminuyendo a pesar de que la productividad siga aumentando (Rosenzweig y Abramsky. 1993). De esta forma, la productividad del hábitat, junto con la estructura de la vegetación, la cantidad de alimento disponible y las interacciones intraespecíficas, se ha señalado como factor limitante del tamaño de las poblaciones y de la diversidad de especies, y se ha tomado en cuenta para explicar los mecanismos de coexistencia y uso de hábitat entre los organismos de un mismo gremio (Abramsky. 1978; Brown y Munger. 1985; Ceballos. 1989; Collet *et al.*. 1975; Davidson. 1977; Deslippe y Savolainen. 1994; O'Donoghue y Krebs. 1992; Owen. 1990; Reichman. 1975; Simonetti. 1989; Vander Wall. 1990).

En los desiertos de Norte y Sur América, al igual que en Europa del Este (Desierto del Negev), se ha encontrado que la diversidad de roedores en zonas áridas se ajusta aparentemente a este patrón

general. La diversidad de especies se incrementa con la precipitación hasta que esta alcanza 350 mm por año, a partir de este valor la diversidad empieza a declinar por dos tercios conforme la diversidad se incrementa. También en los trópicos hay evidencias de que este patrón puede ser cierto, al menos para aves y mamíferos (Rosenzweig y Abramsky, 1993).

Si bien algunas características de la vegetación, como la productividad, influyen en las comunidades animales, también la actividad de los animales puede determinar aspectos de la vegetación como la complejidad, la estructura, la composición de especies y su abundancia. Los roedores, por ejemplo, al depredar semillas y plántulas, o al dispersar semillas y frutos, pueden ejercer una gran influencia en la estructura de la vegetación, ya que al modificar el tipo y cantidad de semillas presentes en el suelo alteran los procesos de regeneración de la vegetación y sus patrones de distribución (Goldberg, 1985; Lwanga, 1994; Vázquez-Yañez y Orozco-Segovia, 1982, 1993).

Comparando con otros tipos de vegetación, en las selvas bajas caducifolias se han realizado pocos estudios que contribuyan a conocer su estructura y funcionamiento, así como la influencia de las variaciones ambientales y la disponibilidad de recursos a lo largo del año (Ceballos, 1995; Janzen, 1988, Martínez-Yrizar *et al.*, 1995). La falta de estudios sobre la dinámica poblacional de especies en los trópicos secos (Groenendael *et al.*, 1995), y el escaso número de estudios realizados en esta misma región sobre los efectos de la adición de alimento, en relación a los realizados en zonas templadas y boreales (Boutin, 1990) indican dos áreas en las que se necesita realizar más investigación y que permitirían realizar comparaciones con otras zonas geográficas más estudiadas. La mayoría de los experimentos en que se ha estudiado el efecto de la disponibilidad de alimento en poblaciones animales han tenido lugar en zonas templadas o boreales, principalmente bosques templados y pastizales (Boutin, 1990), y con respecto a la granivoría, ésta ha sido estudiada principalmente en desiertos (Brown y Ojeda, 1987), por lo que se conoce poco del papel que tienen ambos factores en la dinámica poblacional o la estructura de comunidades en ecosistemas tropicales.

El establecimiento de reservas para proteger y estudiar los bosques tropicales secos del Pacífico mexicano, como es el caso de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala, con 13,200 hectáreas de superficie, ha facilitado la realización de inventarios y estudios taxonómicos para conocer la diversidad biológica de este tipo de vegetación. Esta zona es excepcionalmente alta en cuanto a diversidad a pesar de la poca precipitación (Bullock y Solis-Magallanes, 1990; Ceballos y García, 1995, Ceballos y Miranda, 1986; Lott, 1985, Lott *et al.*, 1987). En la Estación de Biología de Chamela de la Universidad

Nacional Autónoma de México. diversos estudios han contribuido al conocimiento de la estructura y funcionamiento de los bosques tropicales caducifolios, abarcando aspectos como la climatología del área (Bullock. 1987; Garcia-Oliva *et al.*, 1991, 1995), la fenología y productividad de la vegetación (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Castellanos *et al.*, 1989; Martínez-Yrizar *et al.*, 1995), las relaciones tróficas (Filip *et al.*, 1995; Sánchez, 1993), la biología de especies (Briones, 1991; Romero, 1993, Parra, 1995) y sobre la dinámica de comunidades animales (Ceballos, 1989, 1990; Collet *et al.*, 1975).

CAPITULO I

ACAPARAMIENTO DE RECURSOS POR *Liomys pictus* EN SELVA BAJA CADUCIFOLIA Y SUBCADUCIFOLIA

INTRODUCCION

Las semillas forman parte de la alimentación de diversos taxa animales, y varios de ellos, considerados como granívoros, se han especializado en la búsqueda, recolección y consumo de semillas después de que han sido dispersado por la planta madre. Las semillas son una fuente concentrada de energía y nutrientes, además de ser el estadio juvenil de vida libre en las plantas superiores, con gran importancia para la persistencia de las poblaciones. Para varias especies de plantas son el único estado capaz de dispersión y de tolerar las condiciones ambientales desfavorables (Brown y Ojeda, 1987; Brown *et al.*, 1979; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993). Uno de los factores que ha motivado la preferencia de los investigadores por los desiertos para estudiar interacciones tróficas como la granivoría, es su relativa simplicidad estructural, además de que contienen varias especies que utilizan el mismo tipo de recurso, lo que permite estudiar aspectos como la competencia o realizar manipulaciones experimentales (Brown *et al.*, 1979).

En los desiertos y zonas áridas, los granívoros corresponden a tres taxa principales: insectos, aves y roedores, y aunque se considera que cuando varias especies cercanas coexiste muestran diferentes características que les permiten subdividirse los recursos existentes, cuando se trata de taxa no muy cercanos que utilizan el mismo tipo de recursos, como en este caso, las interacciones competitivas que se presenten pueden ser de gran importancia en la ecología de las comunidades (Brown *et al.*, 1975, 1979). Las variaciones en los patrones de depredación de semillas en desiertos, matorrales y bosques montanos evidencian como patrón general una mayor eficiencia por parte de los roedores en el acaparamiento de semillas, a la vez que sugieren diferencias en la organización de las comunidades de granívoros debidas al clima, la producción de semillas, y la intensidad de las interacciones entre los taxa, determinadas por aspectos de su comportamiento alimenticio (Brown y Ojeda, 1987; Brown *et al.*, 1975, 1979).

En Norte América, los géneros dominantes de roedores granívoros especializados pertenecen a la familia Heteromyidae (Brown y Ojeda, 1987), que se distribuye desde el sur de Canadá hasta la parte norte de América del Sur. Esta familia habita varios tipos de vegetación aunque presenta la mayor diversidad en las regiones áridas y semiáridas. Es en estas zonas donde la reducción en la productividad y la escasez de alimento durante una parte del año han propiciado el desarrollo de un amplio espectro de estrategias de acaparamiento de alimento (French, 1993; Schmidly *et al.*, 1993). En los desiertos de dunas de Norte América, donde coexisten varias especies de roedores, se pueden presentar varias estrategias que permiten la utilización de las semillas disponibles: una cosecha diferencial de semillas en base al tamaño de la semilla el que muestra relación con el tamaño corporal del roedor; diferentes especies pueden forrajear en diferentes áreas en relación a la cubierta de arbustos perennes; y finalmente, la actividad de las especies puede variar a lo largo del año, pues mientras algunas están activas a lo largo de todo el año, otras pueden entrar en torpor o hibernar por varios meses (Brown y Lieberman, 1973).

Entre las características de los heterómidos que les permiten la adaptación a los ambientes áridos se puede mencionar su capacidad de metabolizar agua a partir de grasas o de entrar en torpor para reducir las pérdidas de agua y energía. Se distinguen de otros roedores por la estructura de su mandíbula y la forma de los dientes, ambos especializados para el consumo de semillas y para una dieta uniforme. También poseen abazones, plegamientos externos de la piel a los lados de la boca, que les facilita el acarreo de semillas y otros materiales a sus madrigueras (French, 1993; Reichman y Price, 1993; Vander Wall, 1990).

El transporte de alimento a la madriguera disminuye las tasas de depredación, ya que al permanecer menos tiempo en el exterior disminuyen el riesgo de ser depredados. También pueden destinar más tiempo y energía a actividades como buscar pareja o cuidar las crías. El alimento y otros materiales pueden guardarse en varios sitios dispersos en la superficie, o concentrarse en alguno, los heterómidos se inclinan por utilizar la madriguera como almacén único o principal (Fleming y Brown, 1975; Krebs, 1985; Matson y Christian, 1977; Vander Wall, 1990).

La alimentación de los heterómidos se basa en semillas. Se ha reportado que en los desiertos las semillas constituyen un 94% de los materiales colectados y almacenados a lo largo del año. Las semillas recolectadas tienden a ser pequeñas, menores a 3mm en longitud y de hasta 25 mg. Otros componentes de la dieta que fluctúan en importancia estacionalmente son los insectos y la vegetación fresca (hojas y

flores). Los insectos, fuente importante de proteínas y agua, han constituido hasta un 50% de los materiales colectados (Reichman, 1975; Reichman y Price, 1993; Vander Wall, 1990).

En algunos estudios se ha sugerido que la selección de los materiales acaparados puede estar determinada por factores como el olor, la palatabilidad, la disponibilidad, el tamaño, el contenido energético, la facilidad de manejo y los requerimientos nutritivos y fisiológicos de los roedores. El tiempo destinado al forrajeo parece variar de acuerdo a condiciones del hábitat, asociadas a la vulnerabilidad de ser depredados. La temperatura, la cantidad de luz en la noche, la productividad y la latitud; así como también factores intrínsecos a los individuos como el sexo y la condición reproductiva influyen en el tiempo de forrajeo (Matson y Christian, 1977; Reichman y Price, 1993).

Aunque se dispone de información sobre los recursos utilizados como alimento por varios géneros de heterómidos, para otros como *Liomys* se conoce poco. Los heterómidos del género *Liomys*, conocidos también como ratones espinosos, están restringidos a los hábitats áridos y semi-áridos en los trópicos húmedos y secos. Se encuentran desde el norte de México, y sur de Texas, (E. U. A.) hasta Centro América. La precipitación es señalada como un factor importante en su distribución; no se han reportado en zonas con menos de 250 mm de precipitación media anual, ni en zonas muy húmedas con precipitación mayor a 1.200 mm (Ceballos, 1986, 1989, 1990; Schmidly *et al.*, 1993). A lo largo de la costa del Pacífico Mexicano, en la región de Chamela-Ciuxmala, Jalisco, *Liomys pictus* es la especie más abundante, con densidades que van desde 2 hasta 71 ind/ha en selva baja caducifolia, y desde 2 hasta 49 ind/ha en selva mediana subperennifolia. Se considera un ratón de hábitos estrictamente terrestres con madrigueras subterráneas (Ceballos, 1989, 1990). El volumen de semillas almacenadas puede ser considerable: por ejemplo, algunos individuos de la rata canguro (*Dipodomys*) llegan a almacenar de 55 a 120 litros de semillas en una sola madriguera, por lo que su efecto en la vegetación puede ser significativo. Aun cuando se ha estudiado en laboratorio el acaparamiento de alimento por algunas especies de heterómidos, es poco lo que se conoce sobre la fisiología, ecología, consumo y dispersión de semillas, así como la influencia de éstos en la vegetación (Augspurger y Kelly, 1984; Brown *et al.*, 1986; Davidson *et al.*, 1980; Fleming *et al.*, 1985; Goldberg, 1985; Hansell, 1993; Howe, 1984; Janzen, 1969, 1982, 1986; Vander Wall, 1990; Vazquez-Y, y Segovia, 1993).

Los objetivos fundamentales de este estudio son describir los componentes de la dieta de *L. pictus* (*Liomys*, de aquí en adelante) para conocer en qué medida la vegetación verde, los insectos y las semillas, contribuyen a la alimentación de esta especie; y evaluar cuál es la variación temporal y

espacial en los componentes de su alimentación. Deseamos analizar el efecto de la estacionalidad climática en la variación espacial y temporal que se presenta en la diversidad y abundancia del contenido de los abazones. En la variación temporal se espera comparar la diversidad y abundancia de componentes entre las épocas de lluvias y de secas, y en la variación espacial la comparación se realizará entre hábitats, es decir, entre selva mediana y selva baja. Se tiene evidencia de que la disponibilidad de semillas, follaje e insectos, así como la estructura y composición de especies de plantas difiere entre selva baja y selva mediana. Las semillas son más abundantes en época de secas, en tanto que los insectos y el follaje lo son en la época de lluvias. Para analizar lo anterior, se tomará el contenido de los abazones como indicador del tipo y cantidad de recursos alimenticios utilizados por esta especie.

Con respecto al tipo de componentes, se manejan dos hipótesis: a) Que no hay diferencia en la abundancia de semillas, insectos y vegetación verde entre la selva baja y la selva mediana, y b) Que no hay variación en la abundancia de componentes entre las épocas de secas y de lluvias. Si la abundancia de los componentes en el contenido de los abazones no está en función de las condiciones ambientales, principalmente humedad, esperamos que estos componentes se registren indistintamente entre épocas y de manera similar entre selva baja y mediana.

En cuanto al tamaño de las semillas en los abazones, la hipótesis que manejamos es que no hay preferencia por algún tamaño de semillas. Si es que *Liomys* no forrajea semillas con base en un tamaño preferido, esperamos que la frecuencia de semillas pertenecientes a diferentes intervalos de tamaño sea similar, en tanto que si existe preferencia por algún tamaño esperamos que en el contenido de los abazones exista predominio de algún tamaño de semilla.

Con respecto a la variación temporal, la primera hipótesis que consideramos es que no hay diferencia en la riqueza y abundancia de componentes en el contenido de los abazones entre la época de sequía y la época de lluvias. Podemos predecir que si el acaparamiento de alimento es una actividad que se realiza de forma constante a lo largo del año, el contenido de los abazones no mostrará diferencias en la riqueza y abundancia de componentes entre las épocas consideradas. Por el contrario, si el acaparamiento de alimento en *Liomys* se ve afectado por las condiciones ambientales, esperaríamos diferencias en el contenido de los abazones entre la época de secas y la de lluvias. La segunda hipótesis planteada es la riqueza y abundancia del contenido de los abazones no mostrará diferencia entre diferentes años. Podemos predecir que si el acaparamiento no se ve afectado por las variaciones en la

precipitación anual, tomada como indicador de la productividad, no habrá variaciones en la riqueza y abundancia de los componentes encontrados en los abazones entre años: en tanto que si hay influencia, la variación en la riqueza y abundancia de los componentes de la alimentación en los abazones reflejará las variaciones en las condiciones ambientales, en este caso en la precipitación anual.

Por lo que respecta a la variación espacial, en la Estación de Biología Chamela, la selva baja y la selva mediana muestran diferencias en cuanto a estructura y composición de especies (Bullock y Solis-Magallanes, 1990; Lott *et al.*, 1987), y aún cuando se encuentran adyacentes y no existen obstáculos evidentes que impidan la dispersión de especies entre ambos tipos de vegetación, los movimientos entre estos son muy escasos (Ceballos, 1986). La hipótesis que consideramos es que el contenido de los abazones no mostrará diferencias en cuanto a la riqueza y abundancia de los componentes entre los dos hábitats. Podemos predecir que si el acaparamiento por parte de *Liomys* responde a su preferencia por algunos componentes, tanto en la selva baja como en la selva mediana se colectarán los mismos materiales, por lo que no habrá diferencia entre hábitats. Por el contrario, si el tipo de materiales colectados por *Liomys* está determinado por las condiciones ambientales, en este caso las diferencias de composición de especies, el contenido de los abazones mostrará diferencias debidas a la composición de especies y la disponibilidad de recursos en los dos tipos de vegetación.

AREA DE ESTUDIO

El estudio se desarrolló en la Estación Biológica de Chamela, de la Universidad Nacional Autónoma de México y que forma parte de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala, en el Estado de Jalisco. La estación, de 3,300 ha, se ubica en las coordenadas 19° 30' N y 105° 03' W. La altitud varía de 20 a 500 m, y la topografía consiste principalmente de laderas bisectadas por cursos de agua temporales (Figura 1). El clima se caracteriza por una pronunciada estacionalidad que distingue una época de lluvias y una de sequías. La temperatura media mensual es de 24.9°C, con una precipitación promedio anual de 748 mm/año, de la cual un 80% se presenta entre julio y octubre (Bullock, 1987). La ocurrencia de tormentas tropicales y ciclones es el elemento más importante en determinar el patrón de precipitación en la zona, y la probabilidad de ocurrencia de las tormentas influye en la distribución de la precipitación total anual, en su estacionalidad y en la cantidad de precipitación mensual. Esta variación

en la precipitación llega a influenciar de forma considerable la productividad de la vegetación entre diferentes años (García-O. *et al.*, 1991, 1995).

Los tipos de vegetación predominantes en la estación son la selva baja caducifolia y la selva mediana subperennifolia (Rzedowsky, 1981), ambos se encuentran adyacentes y están sujetos a las mismas condiciones climáticas; sin embargo, difieren en fenología, composición florística y estructura debido a diferencias hidrológicas y edafológicas. La primera se encuentra ampliamente distribuida en lomeríos y la segunda, de menor distribución, se asocia a los cursos temporales de agua (Ceballos 1989, 1990; Lott *et al.*, 1987). En la Estación de Biología se han registrado 700 especies vegetales, con 182 especies arbóreas, y se reporta que aproximadamente el 16% de las especies vegetales son endémicas (Ceballos 1989, 1990; Filip *et al.*, 1995; Lott, 1985; Lott *et al.*, 1987).

En la selva baja los árboles alcanzan alturas entre los 4 y 15 m, el estrato arbustivo se presenta sobretodo en las laderas y el estrato herbáceo se desarrolla principalmente durante la época de lluvias. Además de la alta densidad de árboles y arbustos, se presenta una notable densidad y riqueza de plantas epífitas. La fenología de este tipo de selva, regulada principalmente por la disponibilidad de agua y el fotoperiodo, muestra un gran contraste entre la época de lluvias y la de sequías: un 95% de las especies pierden completamente las hojas durante la época seca y el dosel se presenta desarrollado en un 75% o más sólo durante 3 ó 4 meses al año. Aunque hay especies floreciendo durante todo el año, la producción de hojas y flores se concentra entre junio y agosto (Bullock y Solis-Magallanes, 1990).

La selva mediana se encuentra en las cercanías de los arroyos permanentes y de temporal, ocupando una franja de entre 50 y 300 metros de ancho. Presenta dos estratos arbóreos semidecíduos bien definidos: uno hasta 15 m y otro entre 25 y 40 m. Los estratos herbáceo y arbustivo son menos evidentes que en la selva baja, aún en la época de lluvias. De las especies arbóreas, sólo del 50 al 75% llegan a perder las hojas por periodos mayores a 2 semanas (S. H. Bullock, com. pers.). Las enredaderas leñosas son un componente importante en este tipo de selva, su densidad, al igual que la de los árboles, es más de dos veces la de la selva baja (Lott *et al.*, 1987; Bullock y Solis Magallanes, 1990).

La diversidad de especies no difiere significativamente entre los dos tipos de vegetación, pero en general ambas selvas presentan diferencias en la composición de especies. El 47% de las especies que se presentan en la selva mediana no se localizan en la selva baja. La abundancia de las especies presenta diferencias en los dos hábitats, ya que la mayoría de las especies son más abundantes en un tipo de

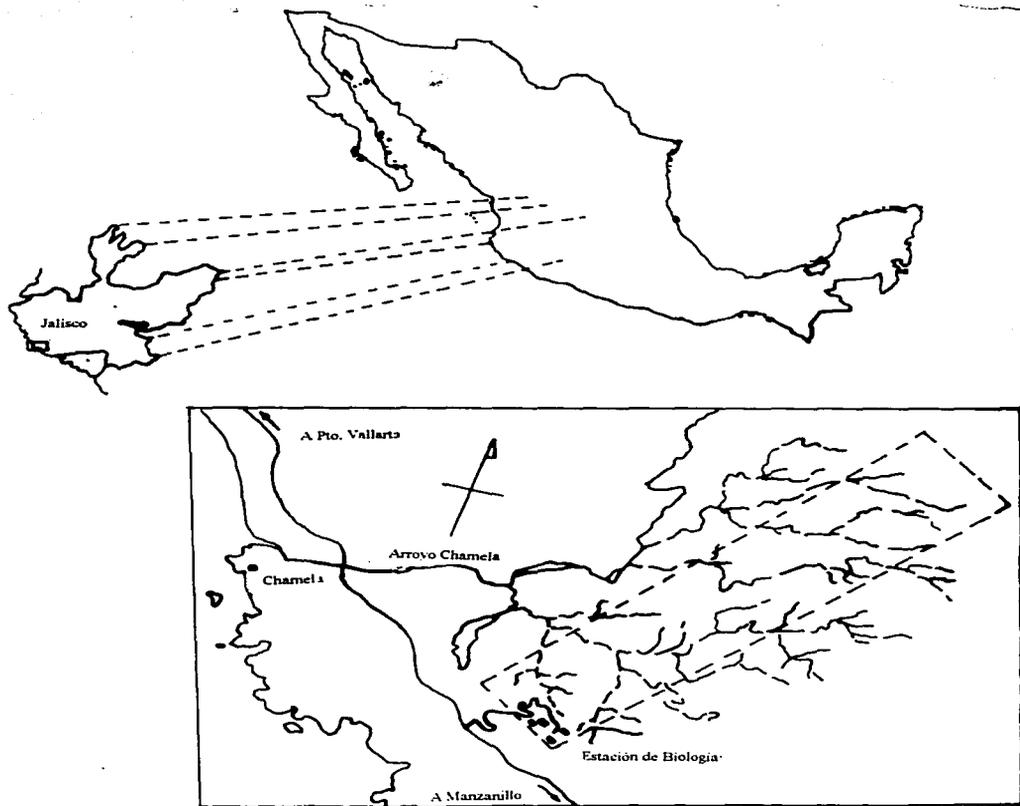


Figura 1.- Situación geográfica de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala, y de la Estación de Biología Chamela.

vegetación que en el otro. Comparando con otras selvas similares, en Chamela se encuentra una riqueza florística superior a la que podría esperarse dado el promedio de precipitación anual presente en la zona (Lott, *et al.*, 1987). En cuanto a productividad, ambos tipos de selva difieren notablemente, en la selva baja la producción de hojarasca es de aproximadamente 4 ton/ha al año, en tanto que en la selva mediana alcanza las 7 ton/ha al año (Ceballos, 1986).

METODO

Los datos considerados en este estudio fueron obtenidos en dos períodos de estudio, uno realizado de mayo de 1986 a junio de 1987, y otro de febrero de 1990 hasta abril de 1994. Los roedores se capturaron en seis cuadrantes de media hectárea. La ubicación y el tamaño de los sitios estuvo determinado por el área disponible de selva mediana. Durante el primer año de estudio se ubicaron tres cuadrantes en selva baja y otros 3 en selva mediana. De 1990 a 1994 uno de los sitios de selva mediana se eliminó ya que fue destinado a otro estudio, y al no haber otra extensión de selva similar que permitiera la ubicación de otro cuadrante, se substituyó por otro de selva baja. Los cuadrantes estuvieron separados entre 60 y 150 m entre hábitats, y entre 300 y 600 m en un mismo tipo de vegetación. Los individuos de *Liomys* se capturaron con trampas Sherman para animales vivos durante tres noches consecutivas en cada sitio, dentro de la fase de luna nueva.

Como cebo se empleó una mezcla de avena, crema de cacahuate y vainilla. En cada cuadrante se colocaron 64 trampas en un arreglo de 8 x 8, separadas 8 metros. El sitio de cada trampa estuvo marcado por una estaca de metal indicando el número de línea y de trampa. Los datos que se registraron para cada individuo capturado fueron: número, sexo, peso, condición reproductiva y sitio de captura. Los ratones se marcaron por el método de ectomización de falanges (ver capítulo 2). A lo largo del período de estudio se registró el número de ratones que transportaron materiales en los abazones, anotando las especies y semillas en los abazones de cada individuo. Por mes y por año se obtuvo el número de especies y semillas que estuvieron presentes en los abazones, con estos valores se calcularon los promedios mensuales y anuales de especies y semillas transportadas por individuo.

Contenido de los abazones

Para conocer en qué medida la vegetación verde, los insectos y las semillas, contribuyen al contenido de los abazones y a la alimentación de *Liomys*, se colectaron los materiales que transportaban los ratones en los abazones o que dejaban dentro de la trampa. El material se clasificó de acuerdo a su origen en animal o vegetal. El material animal se dividió en moluscos, larvas y partes de insectos, y el vegetal en estructuras vegetales -tallos, flores, hojas- y semillas. El material transportado por cada ratón se colocó en una bolsa de papel marcada con la fecha, el tipo de vegetación y el número de ratón. La determinación de las especies de semillas se hizo comparando las semillas en el contenido de los abazones con un catálogo con semillas de especies presentes en el área de estudio. El catálogo incluyó 77 especies identificadas a nivel de familia, género o especie. Las especies determinadas se separaron de acuerdo a su forma de vida en árboles, arbustos, lianas y herbáceas con base en Bullock y Solís Magallanes (1990), Lott *et al.* (1987) y observaciones personales de G. Ceballos y de la autora de este trabajo. Además, se clasificaron en tres categorías dependiendo del tipo de vegetación donde se colectaron: exclusivas de selva baja, exclusivas de selva mediana, y presentes en ambas selvas.

Análisis de datos

Para determinar la preferencia de *Liomys* por semillas de un tamaño específico se designaron 9 intervalos de tamaño de semillas (longitud, en mm) y se graficó, el contenido de los abazones, el número de semillas dentro de cada intervalo. También se determinó el tamaño de semilla para cada especie y se hizo el histograma de frecuencias para el número de especies dentro de cada intervalo de tamaño de semilla.

A fin de evaluar la variación temporal -entre estaciones y años- y espacial -entre selvas- se estimó la composición, el promedio y la diversidad de especies por mes y por año. Se calcularon los promedios anuales y mensuales de semillas colectadas de los abazones, así como el total para todos los años. En cuanto a las especies colectadas por los roedores, se registró el número total, el promedio anual y el mensual. Para comparar entre tipos de vegetación se emplearon análisis de varianza no paramétricos

("U", Mann-Withney), y las comparaciones entre época de lluvias y época de sequía se realizaron mediante pruebas de χ^2 realizadas con el programa SPSS.

Empleando el programa de Ludwig y Reynolds (1988) se calcularon los índices de diversidad (Shanon, Margalef, Menhinick y Número de especies) y equitatividad (Pielou, Sheldon, Heip, Hill y Hill modificado) para los diferentes años. Con este mismo programa se calculó el número de especies abundantes (N1) y muy abundantes (N2) en cada muestra anual, empleando las fórmulas $N1 = S \cdot e^{H'}$, y $N2 = 1/\lambda$, donde S es el número de especies, e el logaritmo natural y H' el índice de diversidad. Ambos valores de N se consideraron como una medida de la distribución de abundancia de semillas y otros materiales entre especies para los distintos años. Para relacionar N1 y N2 con el número anual de especies de semillas en los abazones, se estimó el porcentaje que de cada una representaban las especies abundantes (%N1) y muy abundantes (%N2) del total de especies.

Para evaluar si *Liomys* muestra preferencia para coleccionar ciertas especies, y al no disponer de datos sobre la abundancia por especie en la zona, se propuso la hipótesis de que si no hay preferencia por parte de *Liomys*, la composición de especies de semillas en los abazones reflejará la composición florística de la zona, y el número de especies disponibles para el roedor estará en función del número de especies por familia reportado para la zona (Lott, *et al.*, 1987), de esta forma la distribución de especies por familia será similar para el contenido de los abazones y para la flora de Chamela. Por el contrario, si hay preferencia por parte de *Liomys*, ambas distribuciones serán diferentes. Se realizó una prueba de χ^2 para comparar el número de especies por familia reportadas para la estación y el número de especies por familia en el contenido de los abazones, tomándose en cuenta a las familias que reunieron un 1% o más del total de semillas en los abazones.

RESULTADOS

Durante el estudio se acumuló un total de 88,856 noches-trampa en las cuales se tuvieron 10,300 capturas de *Liomys*. De esas capturas, 949 (9.2%) correspondieron a roedores que transportaban materiales en los abazones. El 98.8% del material fue vegetal, y casi en su totalidad correspondió a semillas (98%). El aporte de partes de insectos y moluscos (1.2%) fue muy reducido.

Composicion de especies

El número de semillas colectadas durante el estudio fue de 6.285, que fueron clasificadas en 144 especies: este número representa un 25% del total de especies presentes en la región. Sólo se pudieron determinar 77 especies que pertenecieron a 25 familias y reunieron el 88% de las semillas colectadas (Figura 2, Apéndice). Cinco familias (Leguminosae, Euphorbiaceae, Sapindaceae, Boraginaceae, y Convolvulaceae) reunieron el 60% de las especies determinadas. La distribución del número de especies por familias, y del número de semillas por especie mostraron una distribución logarítmica. Pocas familias estuvieron representadas por varias especies, siendo mayor el número de familias que estuvieron representadas por sólo una o pocas especies. Leguminosae y Euphorbiaceae fueron las familias de plantas con más especies en los abazones. Las semillas constituyeron un 98% de los materiales colectados por *Liomys*, una gramínea, *Panicum* sp., acumuló la mayor cantidad de semillas (17%), seguida por *Lonchocarpus lanceolatus* (Leguminosae, 7%) e *Ipomea* sp. (Convolvulaceae, 5%). Fueron pocas las semillas que acumularon un gran número de semillas a lo largo del estudio, siendo mayor el número de especies que reunieron pocas semillas durante todo el periodo de estudio. Sólo 20 especies acumularon 1% o más del total de semillas, y 41 especies acumularon menos de 10 semillas (Figura 3). Hubo una diferencia significativa al comparar el número de especies por familia en las semillas colectadas por *Liomys* y el número de especies por familia reportadas para el sitio de estudio ($\chi^2 = 510.39$, $P < 0.001$).

Considerando nuestra hipótesis, de que la composición de especies en los abazones reflejaría la composición florística de la zona, y al ser ambas distribuciones diferentes, esto nos lleva a considerar ahora dos opciones, la primera, que los sitios de estudio tengan una composición de especies diferente de la reportada para la zona, lo que requiere determinar la vegetación en los sitios de estudio, y la otra, que *Liomys* no colecta todas las especies presentes, sino que utiliza solo algunas de las que se encuentran en la zona. La preferencia sobre algunas especies que ha mostrado *Liomys* en experimentos de laboratorio (Ceballos, 1989.; Sánchez, 1993) nos llevan a apoyar la segunda opción. El estado de las semillas encontradas en los abazones sugiere que, al menos durante el transporte de semillas a la madriguera, la actividad de *Liomys* puede considerarse más como dispersión que como depredación, ya que se pudo observar que pocas de las semillas en los abazones presentaban algún daño que impidiera la germinación. El daño de las semillas fue notorio principalmente para *Lonchocarpus lanceolata* (15 %

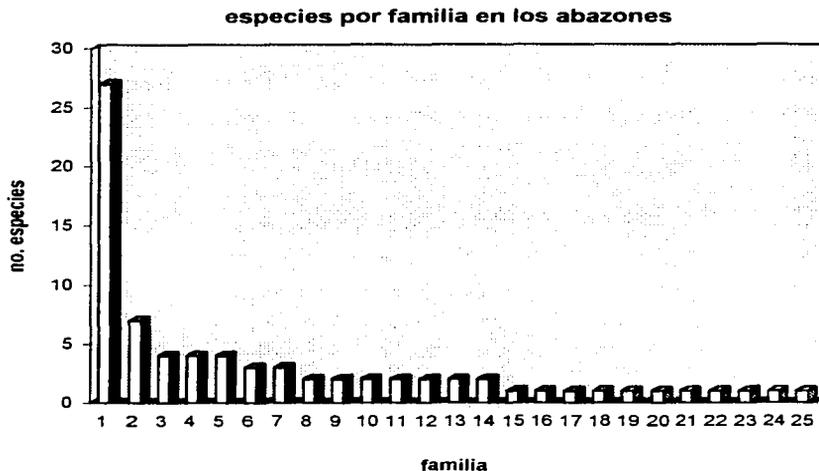


Figura 2.- Familias encontradas en los abazones. Se muestran las familias de plantas con semillas determinadas en el contenido de los abazones de *Liomys pictus*, así como el número de especies pertenecientes a cada una. El total de especies en los abazones fue de 144, y las especies determinadas 77. 1) Leguminosae, 2) Euphorbiaceae, 3) Sapindaceae, 4) Boraginaceae, y 5) Convolvulaceae, otras familias con menos especies fueron: 6) Solanaceae, 7) Gramineae, 8) Malvaceae, 9) Meliaceae, 10) Polygonaceae, 11) Acanthaceae, 12) Bombaceae, 13) Cucurbitaceae, 14) Moraceae, 15) Rubiaceae, 16) Coclospermaceae, 17) Theophrastaceae, 18) Capparidaceae, 19) Stearaceae, 20) Simaroubiaceae, 21) Bignoniaceae, 22) Tiliaceae, 23) Caricaceae, 25) Anacardiaceae.

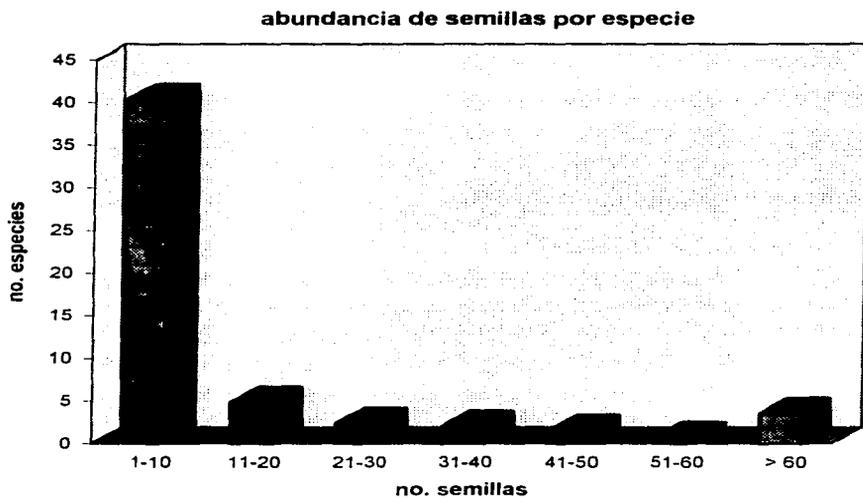


Figura 3.- Semillas por especie en el contenido de los abazones de *Liomys pictus*. Nótese que la mayoría de las especies contaron con menos de 10 semillas cada una. Total de semillas = 6,285, intervalo = 1 - 662, promedio = 7.88 semillas por especie.

de las semillas) y *Rechia* (20 % de las semillas). Los daños consistieron en remoción del tegumento y en el consumo de parte del endospermo. El resto de las semillas se encontraba sin daño aparente.

Riqueza de especies y abundancia

El número de especies y de semillas presentes en los abazones varió entre años al igual que entre hábitats. La correlación del número de semillas en los abazones de *Liomys* con la precipitación, o con el número de individuos colectados, no fue significativa. El promedio anual de especies en los abazones fue de 55, y el de semillas de 988. En 1990 se obtuvo la mayor cantidad de semillas de los abazones, y en 1992 la menor (Cuadro 1). Durante 1990 se registró el mayor número de especies por año (87 especies), casi el doble de lo reportado por Ceballos (1989, 46 especies) y casi tres veces lo mencionado por Pérez (1978, 27 especies). En los años sucesivos el número de especies fue menor, pero el número acumulado de especies se incrementó hasta 144 especies utilizadas por *Liomys* en 1994.

La diversidad de especies varió para los diferentes años, el menor valor de diversidad se obtuvo en 1986, y el mayor en 1993. La equitatividad se incrementó de 1986 a 1994 ($J' = 0.788$), lo mismo que la abundancia de especies. El número de especies abundantes en las muestras se consideró como una medida de la heterogeneidad -y por ende de la equitatividad- con que se distribuyeron las semillas entre las diversas especies colectadas de los abazones. Aunque el número de especies abundantes (N1) y muy abundantes (N2) fluctuó en los diferentes años, el porcentaje que cada categoría representó del total de semillas colectadas por año (%N1) y (%N2) fue incrementándose (Cuadro 2). El año con mayor porcentaje de especies abundantes fue 1993, con 39% de las especies en la categoría de abundantes y 23% en la de muy abundantes. Valores mayores de abundancia se obtuvieron en 1994, pero de este año sólo se tuvieron datos para cuatro meses. La disminución del número de semillas colectadas en algunas especies pudo reflejarse como un aumento en la abundancia de otras, con lo que el patrón general sería un aparente aumento en la abundancia de ciertas especies y en la equitatividad a lo largo del estudio.

Formas de Vida

Sólo se pudieron asignar a alguna forma de vida 44 de las especies determinadas; sin embargo, estas sobrepasaron el 75% del total de semillas colectadas, incluyendo especies no determinadas. Los

Cuadro 1.- Riqueza y abundancia de especies y semillas en los abazones de *Liomys pictus*. NS = número de semillas, NP = número de especies. NS/NP = promedio anual de número de semillas por especie, AN = número acumulado de especies, H' = índice de diversidad, J' = equitatividad.

AÑO	NS	NP	NS/NP	AN	H'	H' MAX	J
1986	1146	46	24,9	46	1,042	1,66	0,627
1990	2035	87	23,4	101	1,226	1,94	0,632
1991	679	48	14,5	119	1,317	1,68	0,783
1992	650	47	13,8	126	1,165	1,67	0,697
1993	1024	65	15,7	142	1,4	1,81	0,772
1994	436	38	11,5	144	1,245	1,58	0,778

Cuadro 2.- Abundancia por especies en los abazones de *Liomys pictus*.
 N1 = número de especies abundantes, N2 = número de especies muy abundantes, % N1 = porcentaje que N1 representa del total de especies para un año, % N2 = porcentaje que N2 representa del total de especies para un año, T PS = número total de especies en los abazones.

AÑO	T PS	N1	% N1	N2	% N2
1987	25	12,38	51,32	9,39	37,58
1986	46	11	23,91	6,6	14,34
1990	87	16,8	19,31	7,15	8,21
1991	48	12,62	26,29	5,81	12,1
1992	47	14,61	31,06	7,09	15,08
1993	65	25,09	38,6	15,26	23,47
1994	38	17,57	46,23	12,73	33,5

árboles fueron la forma de vida predominante, con 36% del total de semillas en los abazones, y siguieron en abundancia las enredaderas con 14% del total de semillas. En cuanto a porcentaje de especies, árboles y lianas representaron un 35% de todas las especies colectadas de los abazones y un 64% considerando sólo las especies determinadas. Los arbustos y herbáceas tuvieron poco aporte en el contenido de los abazones (Cuadro 3. Apéndice). Por el número de semillas que se reunieron en las categorías de árboles y lianas (50% del total de semillas colectadas), se considera que ambas pueden ser las formas de vida más afectadas por *Liomys* a través de la dispersión o la depredación.

Tamaño de semillas

La distribución de frecuencias para las especies y las semillas en los abazones no mostró diferencia significativa ($\chi^2 = 5.77$, $P > 0.21$), lo que sugiere en gran medida los tamaños de semilla colectadas por *Liomys* pueden estar en función de los tamaños de semillas presentes en las especies del área. De los 9 intervalos de tamaño considerados (Figura 4), la mayoría de las semillas colectadas por *Liomys* (72%) estuvieron entre 4 y 8 mm de longitud, siendo las de 8 mm las más colectadas (28%). En cuanto a las especies, las más colectadas tuvieron semillas entre 4 y 8 mm de longitud, aunque en este caso no hubo diferencia en el porcentaje de especies entre 6 y 8 mm, que reunieron, cada uno, 27% de las especies.

Especies y semillas colectadas por individuo

Con respecto a las especies, se obtuvo un promedio anual de 1.75 especies colectadas por ratón, con valores entre 0.87 para 1992 y 1.46 para 1993. Los valores máximos se obtuvieron hacia fines de las temporadas secas, con el valor más alto en junio de 1992 (2.67 especies/ratón/mes). No en todos los meses se colectaron semillas de los abazones, y fue hasta 1993, un año después del año con mayor precipitación, cuando el valor de especies por individuo fue mayor (1.46). El promedio mensual de especies por ratón fue de 1.19. Los valores mayores se registraron en el mes de mayo y los mínimos para julio y agosto (Figura 5).

En cuanto a semillas, el promedio por mes no se sobrepasó 16 semillas por individuo, aunque hubo valores extremos, de 1 a 209 semillas por individuo, con los máximos en los meses de diciembre y

Cuadro 3.- Porcentaje de especies y semillas por forma de vida. NSS = Número de especies, % T = Porcentaje del total de especies, % I = Porcentaje considerando sólo las especies determinadas, % Tsd = Porcentaje del total de semillas en los abazones de *Liomys pictus*.

FORMA DE VIDA	NSS	%T	%I	%Tsd
Arbol	36	25	46	36
Liana	14	9,7	18	14
Arbusto	6	4,1	7,7	8,2
Herbácea	2	1,4	2,5	1,4

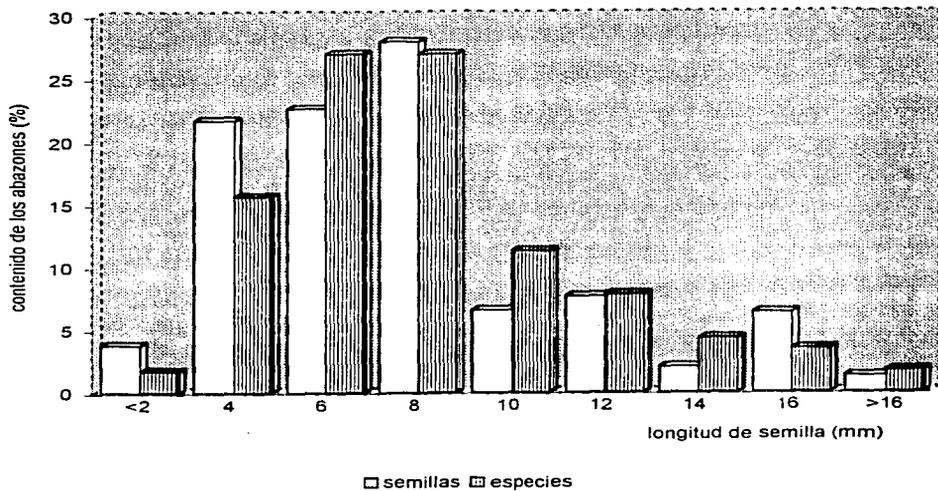


Figura 4.- Frecuencia del número de especies y semillas en los abazones de *Liomys pictus*. Las especies presentes en los abazones se clasificaron en 9 tamaños de semilla (especies), del mismo modo, todas las semillas colectadas de los abazones se clasificaron en los 9 intervalos para ver la frecuencia por cada tamaño.

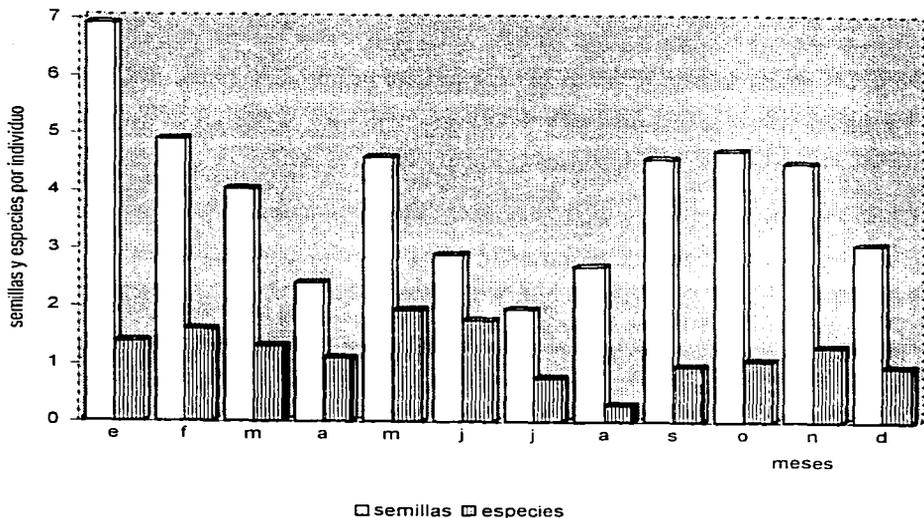


Figura 5.- Promedio mensual del número de especies y semillas por individuo. Para calcular el promedio mensual de especies por individuo, se tomó el número de especies registradas por mes en los abazones, y el número de ratones que transportaban semillas. Para calcular el promedio de semillas por individuo, se tomó el total de semillas por mes en los abazones y el número de ratones que transportaban semillas. Especies: promedio de especies por individuo: 1.19, std = 0.43, intervalo = 0.29 - 1.92; semillas: promedio = 3.92, std = 1.33, intervalo = 213 - 15.9

enero, en el inicio de la época de secas (Figura 5). El año en que hubo mayor número de semillas transportadas por individuo fue 1993. El promedio anual de semillas por individuo fue de 4.6, y el mensual de 3.92. El promedio mayor se obtuvo en enero (6.9 semillas /ratón) y el menor en agosto (0.94 semillas/ratón).

Variación espacial: selva baja y selva mediana

El número de especies colectadas por *Liomys* en selva baja fue estadísticamente diferente del número de especies que el roedor colectó en selva mediana ($t > 4.44$, $P < 0.001$). Una gran cantidad de especies (54%, 80 especies) se colectaron sólo en la selva baja, y pocas fueron exclusivas de selva mediana (4%, 7 especies). El resto de las especies fueron colectadas en ambos tipos de selva (Figura 6. Apéndice). *Liomys* colectó en selva baja más especies por mes y por año, con una diferencia significativa con respecto a la selva mediana ($t_{(10,001), (12)} = 5.52$, $(U_{12,12}) = 127$, $P < 0.001$). El promedio de especies colectadas mensualmente por *Liomys* fue de 29 en selva baja y de 6.2 en selva mediana. También el promedio mensual de semillas en los abazones fue mayor en selva baja (88 vs. 23, respectivamente), aunque en los dos tipos de vegetación hubo más colecta de semillas durante los meses de la época de secas que en los de lluvias (Figura 7).

Variación Temporal: temporada de secas y lluvias

En este estudio se consideró como época de lluvias a los meses de julio a noviembre, ya que en estos se presentan las lluvias más importantes, y la vegetación presenta abundante follaje. La época de secas abarcó los meses restantes ya que durante éstos las lluvias son esporádicas y se presenta la caída de follaje, quedando la vegetación sin hojas. En la época seca, el número de especies y de semillas en los abazones fue significativamente mayor que en la de lluvias ($\chi^2_{(1,100)} = 0.02$, $U_{(1,1)} = 20$). El promedio de especies en los abazones fue 47 para la época seca y 15 para la de lluvias (Figura 7). Con respecto a las semillas, se colectaron 789 semillas por año en secas y 292 semillas por año en lluvias. Considerando

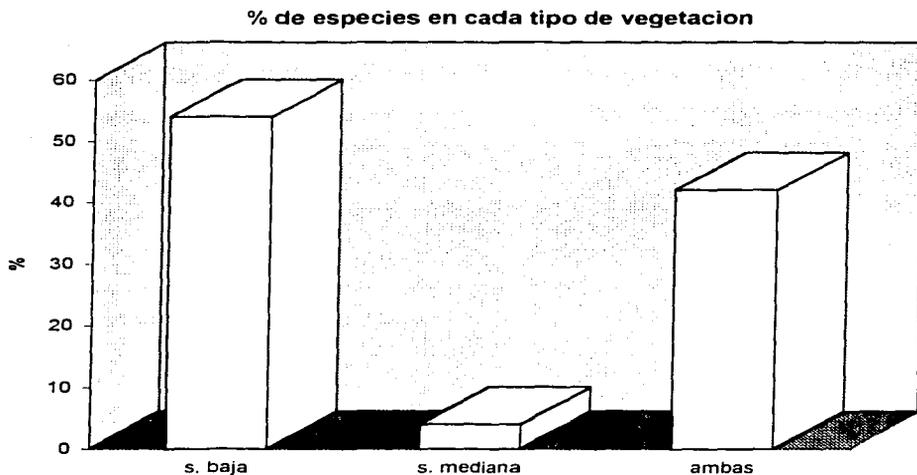


Figura 6. - Porcentaje del número de especies en cada tipo de vegetación, en los abazones de *Liomys pictus*. Las especies en los abazones se clasificaron de acuerdo al tipo de vegetación en que fue colectado el ratón, la mayoría fueron colectadas solamente en selva baja, y sólo un pequeño porcentaje de especies fue exclusivo a la selva mediana.

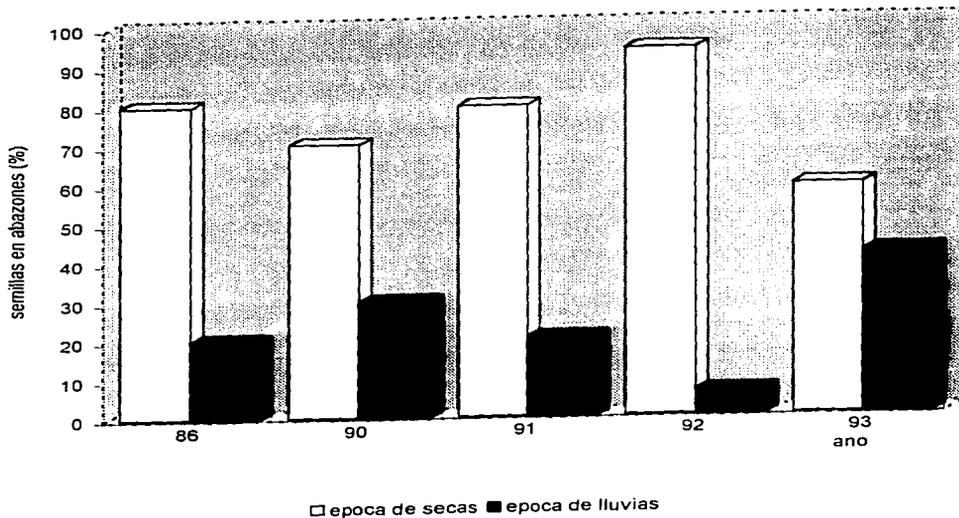


Figura 7.- Porcentaje de semillas colectadas por *Liomys pictus* en época seca y época de lluvias. Las semillas en los abazones se dividieron de acuerdo a la época del año en que fueron colectadas por los ratones. En todos los años la mayoría de las semillas fueron colectadas durante la época de secas.

todo el periodo de estudio, el 76% (3,448 semillas) de las semillas fue colectado por *Liomys* en la época seca, contra un 23% (1,171) en la húmeda. El porcentaje de semillas colectadas en la época seca de los diferentes años fluctuó entre el 59% (en 1992) y el 93% (en 1993).

DISCUSION

Contenido de los abazones

Considerando que los heterómidos son granívoros especializados, se esperaba que las semillas fueran el componente principal en el contenido de los abazones de *Liomys*, teniendo otros componentes como insectos o vegetación verde una menor importancia o una ocurrencia estacional, debido a la estacionalidad tan marcada en el área. Correspondiendo con esta predicción, las semillas fueron el componente principal en los abazones; aunque contrariamente a lo que se esperaba, otros componentes vegetales como hojas y tallos, y los insectos tuvieron poca relevancia sin importar la época del año.

Semillas

Se esperaba que las semillas fueran el componente más abundante durante los primeros meses del año y al inicio de la época de lluvias, que es cuando se han registrado las mayores concentraciones en la producción de semillas (Bullock y Solis-Magallanes, 1990). Nuestra predicción se cumplió en parte, ya que en los primeros meses del año se registró la mayor cantidad de semillas en los abazones; pero, por otro lado, al inicio de la época de lluvias en los distintos años fue cuando disminuyó notablemente la presencia de las semillas y otros componentes.

Aún cuando en Chamela la floración parece tener un patrón más o menos constante a nivel de comunidad, la fructificación tiende a variar ya que la cantidad de individuos de una especie que fructifica cada año y la cantidad de semillas producidas fluctúan en relación a las condiciones prevalecientes cada año, especialmente precipitación; no obstante, se identifican notables concentraciones de especies que fructifican en febrero-marzo y en julio-agosto (Bullock, com. pers.:

Bullock y Solis-Magallanes, 1990). De acuerdo a lo anterior, el descenso tan marcado en el contenido de abazones durante el inicio de la época de lluvias no parece corresponder a la fenología de la vegetación, por lo que cabe la posibilidad de que durante este periodo *Liomys* muestre preferencia por los componentes que solo se hayan disponibles en esta época, aun cuando no los acapare como ocurre con las semillas.

Dentro de las semillas colectadas se encuentran presentes algunas especies como *Caesalpinia eriostachys*, y *Lonchocarpus* spp., que en otras zonas se han reportado como tóxicas para los roedores. Algunas especies de estos géneros han sido rechazadas por los ratones en condiciones de laboratorio, o han ocasionado pérdida de peso o la muerte en individuos experimentales cuando son el único alimento proporcionado (Ceballos, 1989; Janzen, 1982a, Sánchez, 1993); sin embargo, en condiciones naturales podrían ser consumidas en pequeñas cantidades o combinadas con otras especies.

Tal como se ha observado para otros heterómidos en zonas áridas, las semillas son el principal componente en el contenido de los abazones de *Liomys*. Considerando periodos cortos (< 1 año), las especies abundantes difirieron entre años, pero a mediano plazo se pudo identificar como especies más abundantes en el contenido de los abazones a *Panicum* sp., *Lonchocarpus lanceolatus* e *Ipomea* sp. Lo anterior difiere de lo reportado previamente en la zona por otros autores, puesto que Ceballos (1986) señala a *Ipomea* sp. y *Phaseolus microcarpus* como las especies más colectadas por este roedor, mientras que Pérez (1978) menciona como tales a *Nissolia fruticosa* y *Ficus* sp. Esta discordancia puede subsanarse si se considera que ambos tomaron en cuenta periodos de aproximadamente un año.

Lo anterior nos indica que para poder establecer un patrón general en cuanto a los recursos utilizados por una especie, especialmente en ecosistemas con marcada estacionalidad y fluctuaciones de un año a otro como lo son los trópicos secos, es necesario tomar en cuenta las variaciones en el ambiente (Ceballos, 1989; Howe *et al.*, 1985; Reichman y Price, 1993; Vander Wall, 1990). En este caso, aunque el número de semillas y especies en los abazones de *Liomys* tendió a disminuir a lo largo del estudio -con variaciones entre estaciones, años y tipos de vegetación- la diversidad, la equitatividad y la abundancia de semillas por especie fue incrementándose con lo que hubo menor heterogeneidad en el contenido de los abazones para los distintos años. Lo anterior sugiere que la comunidad va mostrando cambios dentro de periodos largos de tiempo, lo que podría establecerse con estudios a largo plazo, pues aunque en este estudio se consideraron varios años, esto parece no ser suficiente para mostrar la gama de variaciones que se da a nivel de ecosistema.

Al parecer, el cambio en el patrón de precipitación influyó en la productividad de la vegetación, afectando diferencialmente a varias especies, lo que explicaría en parte la falta de correlación entre la precipitación y el número de semillas en los abazones. La producción de frutos y semillas disminuyó en el año de lluvias abundantes y en el siguiente ya que el aporte de lluvia en la temporada de secas, cuando varias especies se encuentran floreciendo, se indujo la caída de flores y la producción de follaje en las especies cuya fenología está regulada por la disponibilidad de agua (Bullock y Solis-Magallanes, 1990; Parra, 1994).

Tamaño de semilla

De acuerdo a los resultados, la hipótesis de que *Liomys* no forrajea semillas en base a un tamaño preferido, por lo que en el contenido de los abazones no se evidenciaría preferencia por algún tamaño de semillas en particular, debe ser rechazada ya que en el contenido de los abazones de *Liomys* se presentaron con más frecuencia semillas de 8 mm de longitud. Una excepción fue *Panicum* sp. (semilla < 2mm), que acumuló un número considerable de semillas (17% del total), y podría ser un caso en el que la densidad de los bancos de semillas, y el tamaño pequeño de semilla, contribuya a la colecta. Este tamaño es mayor que el reportado para otras comunidades de granívoros de zonas áridas (Abramsky, 1983; Recihman y Price, 1993; Van der Wall, 1990).

Aunque el tamaño de semilla se considera uno de los factores determinantes para la selección de semillas que son forrajeadas, determinando en consecuencia la posible coexistencia o la competencia entre taxa que emplean el mismo recurso (Brown *et al.*, 1975; Van der Wall, 1990), y a pesar de que varios autores indican que la depredación es denso-dependiente y tiene relación tanto con el tamaño de la semilla como con el tamaño de los depósitos de semillas (Brown *et al.*, 1975; Davidson *et al.*, 1980; Janzen, 1986; Lott *et al.*, 1995), no tenemos elementos suficientes para establecer que en el caso de *Liomys*, y bajo condiciones naturales, se cumpla eso. La notoria presencia de semillas de 8 mm de longitud puede representar tanto una preferencia por semillas de ese tamaño como también un reflejo de la distribución del tamaño de semillas en la comunidad. Esto último podría ser cierto si se considerara que las especies presentes en los abazones son una muestra representativa de la comunidad.

Dentro de las especies de semilla presentes en los abazones predominaron las que tuvieron tamaño de entre 6 y 8 mm. Comparando la distribución de especies por familia en el contenido de los abazones y en la flora reportada para la estación, se encontró que ambas son significativamente diferentes. lo que -de acuerdo a nuestra hipótesis- sugeriría que el contenido de los abazones no es una muestra al azar de la flora de la región, dejando abierta la posibilidad de que exista un forrajeo selectivo; sin embargo, sería necesario contar con datos puntuales de la distribución de especies para afirmar esto.

No se dispone de estudios que comparen aspectos como la palatabilidad, el valor nutricional y la facilidad de manejo que muestre *Liomys* para varias especies de semillas. Ceballos (1989) y Sánchez (1993) analizaron en este roedor los efectos de dietas basadas en una sola especie, encontrando que varias especies, cuando son la única fuente de alimento, pueden resultar en pérdida de peso o incluso causar daños fatales a los roedores; desafortunadamente, entre las especies analizadas no se encuentran las que resultaron más abundantes en el contenido de los abazones. Al momento podemos pensar que el tamaño de la semilla y la abundancia son algunos de los factores que pueden influir en la preferencia de *Liomys* sobre ciertas especies de semillas.

Otros componentes vegetales

La vegetación fresca, es decir tallos, follaje y flores, constituyó una porción muy pequeña de los materiales colectados por *Liomys* durante los cinco años (< 1%), las observaciones realizadas al liberar a los individuos capturados mostraron que durante la época de lluvias estos materiales son consumidos fuera de la madriguera. En el interior de algunas madrigueras excavadas se han encontrado partes vegetales frescas, y los nidos localizados están recubiertos de hojas, aunque éstas ya secas (Obs. pers.). En un estudio de dos años con *Neotoma*, se encontró que la vegetación fresca compone de un 2.1 a un 78% de la alimentación, variando los porcentajes de un año a otro en relación a las condiciones ambientales (Post *et al.*, 1993; Reichman y Price, 1993; Van der Wall, 1990). Si es que la vegetación fresca es importante en la alimentación de *Liomys*, esta debe ser más consumida cuando el ratón se encuentra forrajeando o bien, durante las etapas en que requiere construir nuevos nidos

En relación a nuestra hipótesis, con respecto al tipo de componentes, la presencia de insectos y vegetación verde sí estuvo en relación a las condiciones ambientales, principalmente humedad, aunque durante la época de secas estos componentes no se registraron en ninguno de los dos tipos de vegetación. Se esperaba que el consumo de material verde e insectos fuese similar en la época de lluvias en ambos tipos de vegetación, y que durante la época de secas se localizara principalmente en la selva mediana, pero el aporte de estos componentes en el contenido de los abazones resultó muy escaso como para establecer alguna generalidad.

Componentes animales

Insectos y moluscos constituyeron un 1% de los materiales en los abazones, presentándose principalmente en la época de lluvias. Se pueden considerar como de poca importancia dentro del contenido de los abazones, aunque queda por determinar en qué medida son consumidos ambos cuando el ratón está fuera de la madriguera. Observaciones personales han sugerido que los insectos y la vegetación verde son consumidos en el exterior.

En relación a otras especies de heterómidos, para las que se ha reportado que los insectos constituyen hasta el 50% de la alimentación dependiendo de la época del año, la constancia en resultados durante los años de estudio indica que los insectos y moluscos constituyen un componente menor entre los materiales que acapara *Liomys*, aunque su consumo fuera de la madriguera puede ser mayor (Reichman y Price, 1993; Van derWall, 1990). Las larvas y los moluscos, en contraste con los insectos adultos, podrían conservarse por más tiempo dentro de la madriguera y presentarían menor movilidad. Se han encontrado diversas larvas de insectos, principalmente escarabajos (E. Ramirez, com. pers.) en madrigueras de *Liomys*, pero no se puede asegurar que sean consumidas por el ratón.

Variación espacial: Diferencias entre selva baja y selva mediana

Como se había esperado, hubo diferencias en la riqueza y abundancia de especies consumidas por *Liomys* en los dos tipos de vegetación, pero, contrariamente a la predicción original, no fue en el ambiente más productivo -selva mediana- donde hubo mayor acaparamiento. Aun cuando la vegetación de selva baja y mediana presentan un índice de diversidad similar, la composición de especies difiere un

poco. Géneros como *Croton*, *Lonchocarpus* y *Cordia* son más características de las laderas donde se presenta la selva baja, mientras que *Thoumidium*, así como varias lianas, son más características de la selva mediana. Aún cuando no difieren significativamente, la riqueza florística de árboles y lianas es mayor en selva mediana que en selva baja. El predominio de árboles y lianas en el contenido de los abazones podría ser un reflejo de la estructura de la vegetación, ya que de acuerdo a lo reportado por Lott *et al.* (1978), para la selva mediana los árboles constituyen un 22 % del número de individuos, y las lianas un 31%; en tanto que para selva baja, los árboles constituyen en promedio un 15% de los individuos y las lianas un 10%. No obstante, fue en la selva baja donde *Liomys* colectó mayor número de especies y de semillas. Este resultado apoya la idea de que en una misma especie el acaparamiento de alimento varía dependiendo de las condiciones ambientales (Ceballos, 1989; Vander Wall, 1990), lo que sugiere un uso diferencial de recursos en ambos tipos de vegetación por parte de *Liomys*.

En este caso, el acaparamiento es más importante en la selva baja, ambiente que se considera tradicionalmente como menos productivo. Para evaluar los factores que determinan esta diferencia, un paso a seguir es comparar ambos hábitats en relación a la disponibilidad de insectos, vegetación verde y semillas como estímulos que motivan el acaparamiento. Esto complementaría lo que se conoce sobre las diferencias en fenología y productividad en ambos tipos de selva, ya se ha reportado para Chamela que las variaciones en la precipitación de un año a otro, al igual que diferencias individuales, pueden afectar la producción de flores y frutos (Bullock y Solís Magallanes, 1990), y aunque la producción de biomasa es mayor en selva mediana (Ceballos, 1989), no se ha evaluado aún si hay diferencias en la producción de semillas en ambas selvas.

Variación temporal: época de secas y de lluvias

El acaparamiento de semillas por parte de *Liomys* se concentra fundamentalmente en la época de sequía. De forma similar a lo que se ha reportado para otras especies, (Reichman y Price, 1993; Van derWall, 1990) durante la época de lluvias las semillas decaen en importancia para *Liomys*, lo que parece relacionarse con la presencia de alimento fresco en forma de hojas, flores o insectos. A pesar de que no haya un efecto directo de la precipitación anual sobre la producción de semillas, se puede presentar un efecto indirecto y a mediano plazo, dependiendo de la época en que se presenten las lluvias

pues la presencia de lluvias en la época de secas ocasiona pérdida de flores y producción de follaje en varias especies, con lo que la producción de frutos decae (S. Bullock y V. Parra, com. pers.). Se ha reportado para Chamela que aún cuando varias especies vegetales tienen un aporte importante al número de individuos, sólo una porción pequeña de la población florece cada año, siendo la disponibilidad de agua el factor principal que desencadena los procesos reproductivos (Bullock y Solís-Magallanes, 1990).

Influencia en la estructura de la vegetación

El forrajeo por *Liomys pictus* parece enfocarse principalmente en semillas, con insectos y otros materiales vegetales en menor proporción, coincidiendo esto con lo reportado para otros heterómidos (Reichman, 1975; Reichman y Price, 1993; Post *et al.*, 1993; Vander Wall, 1990). El número acumulado de especies en los abazones indica que estamos muy próximos a conocer el número de especies que este roedor consume en Chamela. El número total de especies es de dos a seis veces el reportado en otros estudios en la misma zona (Ceballos, 1989: 46; Pérez, 1978: 27; Sánchez, 1993: 76). Para la flora de Chamela se reportan 107 familias y 758 especies (Lott, 1985), por lo que el contenido de los abazones indica que *Liomys* es depredador o dispersor, en diferente grado, de al menos un 23% de las familias y de un 20 % de las especies de la región. El predominio de algunas especies y familias es notorio: de 144 especies colectadas sólo 20 acumularon 1% o más del total de semillas, lo que sugiere que aún cuando la actividad de acaparamiento, depredación y dispersión de semillas involucre a un gran número de especies, el efecto puede concentrarse en algunas, en este caso en leguminosas.

Aunque se reporta que la madriguera es el principal depósito de semillas para los heterómidos, varias observaciones realizadas en los sitios de estudio durante la adición de alimento sugieren que *Liomys* puede utilizar depósitos externos que cubriría con suelo y hojas, o tener depósitos subterráneos separados de la madriguera, lo que también protege a las semillas de ser consumidas por otros animales y las puede dejar disponibles para germinar posteriormente. Factores como la cantidad de semillas producidas, la densidad de semillas producida por la lluvia de semillas, la distancia a la madriguera, y posiblemente por la accesibilidad de las semillas para otros animales se han mencionado como determinantes del consumo de ciertas especies por parte de organismos granívoros y en su almacenamiento dentro o fuera de la madriguera (Brown *et al.*, 1975; Davidson *et al.*, 1980; Janzen,

1986; Van der Wall, 1990), por lo que sería conveniente en estudios posteriores tratar de establecer en qué medida cada uno contribuye al forrajeo por parte de *Liomys*.

No conocemos aún en qué medida la remoción de semillas por *Liomys* puede disminuir el banco de semillas y por tanto afectar la estructura de la vegetación y su regeneración. En zonas áridas, el volumen de semillas acumulada en madrigueras de algunas especies de *Dipodomys* puede estar entre 35 y 120 (Mason, 1943; Reynolds, 1958, y Shaw, 1934 en Hansell, 1993). Si *Liomys* llegara a comportarse de forma similar, y tomando en cuenta que para los sitios de estudio se han registrado hasta 70 individuos por hectárea, la disminución del banco de semillas en el suelo podría afectar notablemente los procesos de regeneración de la vegetación, ya que la cantidad de semillas retiradas o trasladadas de una zona a otra afectaría considerablemente los patrones de regeneración y modificaría la estructura y composición de la vegetación.

En este caso, el que árboles y lianas sean componentes muy colectados por *Liomys* puede estar ejerciendo un efecto muy significativo en determinar las diferencias estructurales y de composición de especies entre selva baja y selva mediana en Chamela, además de las condiciones ambientales, aunque sería conveniente determinar a nivel de especies cómo se balancean la depredación y la dispersión. La remoción de semillas repercute en varios atributos de las comunidades vegetales como la composición, la dominancia, la densidad de especies, la producción de biomasa y la regeneración (Brown *et al.*, 1975; Fleming y Heithaus, 1981; Fleming *et al.*, 1985; Foster y Janson, 1985; Heithaus *et al.*, 1982; Janzen, 1969, 1982, 1986). A la remoción post-dispersión de semillas por roedores, que puede llegar hasta un 100% de la lluvia de semillas de varias especies (Ceballos, 1989; Janzen, 1982; Rodríguez V., 1994; Sánchez, 1993), hay que sumar la depredación de plántulas, que podría alcanzar niveles similares y dificultar el establecimiento de especies de crecimiento lento o baja producción de frutos (Lwanga, 1994).

Se ha reportado que los heterómidos y otros roedores tienden a acumular semillas dentro de su madriguera, lo que contribuye a disminuir los riesgos de depredación (Fleming y Brown, 1975; Reichman y Price, 1993; Vander Wall, 1990); sin embargo, la acumulación de hojas y tallos observado en los contenedores durante la adición de alimento, así como el ocultamiento de éstos con tierra y hojas sugieren que, al menos en la selva baja, *Liomys* podría construir y utilizar caches dispersos en la superficie con más frecuencia de la que se ha mencionado, aunque la estructura de la vegetación y la presencia de hojarasca en estos ecosistemas dificulten el seguimiento de individuos durante el forrajeo y

la localización de estos depósitos. Algunos autores que han trabajado en el área mencionan la posibilidad de acaparamiento por parte de *Liomys* (Ceballos, 1989; Matson y Christian, 1977; Romero, 1993); sin embargo, hasta esta ocasión no se había encontrado evidencia del uso de caches externos por parte de esta especie. La excavación de algunas madrigueras en el área de estudio sugiere que algunas madrigueras tienen diferentes funciones, ya que algunas son semejantes a túneles y son empleadas sólo como vías de escape, algunas otras carecen de nidos y al parecer se usan como refugios temporales contra depredadores y como depósitos de alimento fuera de la madriguera, ya que disponen de una cámara de alimento (obs. pers).

Ya se ha reportado que la depredación de semillas por roedores es uno de los factores que influye en la distribución de especies, ya que al consumir las semillas o las plántulas determina la exclusión de especies de un tipo de vegetación aún cuando otros factores propicien su establecimiento (Goldberg, 1985), y aunque hay gran evidencia de que *Liomys* ejerce una influencia importante en la vegetación, un tema para futuras investigaciones sería analizar con detalle su influencia en la distribución de las especies más removidas por él o en aquellas que son reportadas como exclusivas a un tipo de vegetación en Chamela.

El tamaño de la semilla es otro aspecto que puede determinar un mayor efecto de *Liomys* sobre ciertas especies y por consiguiente en la vegetación. Aparentemente, los mamíferos tienden a dispersar semillas de tamaño mayor que las aves (Foster y Janson, 1985). El tamaño de semillas producida por una planta determina en parte su estrategia reproductiva ya que producir semillas grandes limita el número de semillas producidas y requiere un mayor tiempo de fructificación; el tamaño influye además en la distancia que pueden ser transportadas las semillas así como en el tipo de dispersor. Generalmente las especies pioneras que se establecen en áreas abiertas, tienen semillas de un tamaño menor al que tienen las especies características de estados sucesionales avanzados (Foster y Janson, 1985). Al respecto, sería conveniente estudiar la relación entre el tamaño de semilla y los requerimientos para la germinación y establecimiento de plántulas en especies de selva baja y selva mediana, a fin de determinar de que forma la preferencia por *Liomys* de especies con tamaño entre 6 y 10 mm puede afectar la regeneración de la vegetación en ambos tipos de vegetación.

En Panama se ha visto que otras especies de heterómidos pueden actuar tanto como depredadores como dispersores de semillas (Bonacorso *et al.*, 1980). La depredación de flores, frutos y semillas por los roedores puede afectar la persistencia de las comunidades vegetales al influir en aspectos como la

dispersión de propágulos dentro y fuera de la comunidad, la colonización de nuevos territorios, la sobrevivencia del germoplasma a través de las estaciones y la reproducción (Heithaus *et al.*, 1982; Howe y Smallwood, 1982). En Chamela, por ejemplo, la mortalidad post-dispersión en *Cordia allagoides*, especie de importancia en el dosel de la selva baja, es debida principalmente a la depredación de semillas por roedores. En esta especie, a pesar de que las flores son polinizadas por el viento y dispersadas por el mismo medio, y a pesar de que las semillas pueden resistir periodos de latencia de dos o más años, el reclutamiento se considera ausente a lo largo de una década (Groenendaal *et al.*, 1996).

Se ha reportado que la viabilidad de las semillas para especies de ecosistemas tropicales lluviosos es menor que la de especies de ecosistemas tropicales estacionales, como las selvas caducifolias, ya que en estos últimos la preservación del germoplasma durante los periodos de condiciones adversas es un factor importante para que el establecimiento de las especies sea exitoso. Sin recibir los estímulos desencadenantes de la germinación, las semillas enterradas pueden permanecer viables durante varios meses (Vázquez-Y., 1993; Vázquez-Yañez y Segovia, 1982). De acuerdo a lo anterior, la actividad de acaparamiento de semillas por *Liomys* puede favorecer la regeneración de la vegetación creando una reserva de germoplasma: ya que pocas de las semillas transportadas presentan daños que pudieran impedir su germinación, las semillas no consumidas por el roedor están aisladas de los estímulos que desencadenan la germinación y permanecen protegidas de otros consumidores hasta que sean expuestas al ser destruida la madriguera o sean movilizadas por el roedor hacia otros reservorios. En Chamela hay varios factores que pueden favorecer la destrucción de madrigueras por deslizamientos o erosión del suelo como el desenraizamiento de árboles muertos por vientos, o la actividad de animales, como los armadillos o los zorrillos, que suelen excavar para buscar su alimento, facilitando la germinación de semillas almacenadas en las madrigueras o en otros depósitos.

Competencia con hormigas

En Chamela no ha habido estudios sobre la competencia entre roedores e insectos, pero los resultados sugieren que puede tratarse de una interacción fuerte ya que al adicionar alimento se observó que tanto roedores como hormigas se apropiaban de algunos contenedores disminuyendo, en este caso, la cantidad de alimento a que tuvieron acceso los roedores. Algunos contenedores fueron cubiertos por los

ratones con tierra y hojas, en tanto que otros fueron invadidos por las hormigas hasta que consumían todas las semillas. Cuando se trataban de rellenar los contenedores invadidos por hormigas estas reaccionaron agresivamente. La diferencia en la acaparación por ambos organismos fue que los roedores preservaban la semilla íntegra o sólo desprovista del tegumento, mientras que las hormigas las reducían a fragmentos para transportarlas. Esto sugiere que en los trópicos secos esta interacción puede tener una importancia similar a la que se ha observado en otros ecosistemas como son los desiertos.

En Chamela la interacción entre roedores y hormigas granívoros podría ser comparable a lo que se ha reportado para desiertos, donde la competencia entre roedores e insectos granívoros y su influencia en la estructura y composición de la vegetación ha sido bien documentada. En éstos, se ha encontrado que la actividad de un taxa disminuye al incrementarse la densidad del taxa competidor pudiendo limitar el tamaño de las poblaciones en ambos organismos, además de que disminuye los beneficios del acaparamiento cuando hay solapamiento en los recursos que utilizan (Brown *et al.* 1975; Brown y Davidson, 1977; Brown, 1979; Brown *et al.*, 1979; Brown *et al.*, 1986; Mitchell *et al.*, 1990; Reichman y Price, 1993). El consumo de semillas y el solapamiento de recursos entre ambos organismos influye en la heterogeneidad y complejidad del hábitat, teniendo como resultado cambios en la estructura de la vegetación y la dominancia de especies debidas a la disminución del banco de semillas, al consumo preferencial de algunas especies, y a la herbivoría sobre las plántulas de algunas especies (Abramsky, 1983; Brown y Davidson, 1976, 1977; Davidson, 1977; Davidson *et al.*, 1980; Heithaus, 1981; Howe, 1977; Mares y Rosenzweig, 1978).

CONCLUSIONES

Las semillas son el componente principal en el contenido de los abazones de *Liomys*, aunque las variaciones estacionales y anuales que se presentan sugieren que estacionalmente disminuye el acaparamiento prefiriendo otros materiales como vegetación verde e invertebrados de acuerdo a su disponibilidad. Las formas de vida más colectadas por *Liomys* son árboles y lianas, ambos componentes estructurales importantes en ambos tipos de selva, aunque hay variaciones en el número de especies y cantidad de semillas colectadas por el roedor dependiendo de la época del año y del tipo de hábitat, siendo mayor el acaparamiento en la selva baja. Entre diferentes años, las variaciones observadas en la abundancia y composición de especies pueden atribuirse a las variaciones en las condiciones

ambientales y en la fenología de los individuos. El transporte de materiales por *Liomys* se registró durante casi todo el periodo de estudio, aunque hubo decrementos notables al inicio de las temporadas de lluvias.

Las semillas y otros materiales presentes en los abazones al momento de capturar a los roedores podrían provenir tanto del banco de semillas presente en el suelo como de caches externos que el ratón vaya formando durante el año. Los ratones podrían aprovechar oquedades naturales que pueden ser cubiertas con hojas y suelo, los que aunado a la presencia de hojarasca o de herbáceas dificultaría su detección visual. El número de semillas en los abazones pudo verse afectado por el tiempo que el ratón estuvo forrajeando antes de caer en la trampa, lo que podría variar de una estación a otra. Cuando el ratón está fuera de la madriguera, el consumo de otros materiales (como insectos o vegetación fresca) también puede disminuir el tiempo dedicado a la recolección de semillas en diferentes épocas del año.

A pesar de que los heterómidos son principalmente acaparadores que concentran el alimento en las madrigueras, se pudo observar que también hace uso de depósitos externos. Conocer en que medida se presentan ambos tipos de acaparamiento aportará información útil para comprender la posible influencia de *Liomys* en la regeneración de la vegetación. Por la cantidad de especies que utiliza *Liomys*, su influencia en la composición y estructura de la comunidad vegetal puede ser más importante de lo que se había considerado anteriormente. Algunos estudios, como analizar el contenido de las madrigueras y realizar exclusiones a mediano y largo plazo, pueden ayudar a precisar de que forma, y en qué medida, este heterómido influye en la vegetación de la región.

El análisis del contenido de los abazones de *Liomys pictus* durante varios años apoya la idea de que esta especie ejerce una influencia importante en la vegetación de la zona al dispersar o depredar semillas, pudiendo influir en la estructura y composición de la selva baja y la selva mediana.

Aunque los resultados sugieren que la competencia entre roedores e insectos granívoros puede darse en la selva baja caducifolia de manera similar a lo observado en otros tipos de vegetación, sería conveniente evaluar esta interacción para ahondar en el entendimiento de los mecanismos de uso y reparto de recursos entre organismos de un mismo gremio. Comparar el esfuerzo dedicado al acaparamiento de alimento en dos hábitats, es este caso selva baja y selva mediana, mediante tiempo de actividad o estructura de madrigueras complementaria la información obtenida sobre el uso diferencial de recursos por esta especie en los dos hábitats.

Algunos aspectos que se desprenden de este estudio para futuras investigaciones son conocer la viabilidad de semillas almacenadas en las madrigueras, así como el tipo y cantidad de depósitos externos que puede generar un roedor y su accesibilidad para otros granívoros ayudará a definir cómo se balancean la depredación y la dispersión de semillas para distintas especies vegetales. Aunque se ha visto que puede haber una respuesta diferencial entre machos y hembras a la cantidad de alimento disponible, no se sabemos aún si hay también diferencias en el acaparamiento de recursos por ambos sexos.

APENDICE.- Especies vegetales encontradas en los abazones de *Liomys pictus* incluyendo forma de vida y tipo de vegetación en que se colectó el ratón. Se muestra el total de semillas acumulado por cada especie (TOT SM), el porcentaje acumulado del total de semillas en los abazones (% SM), la forma de vida, para las especies que se pudo determinar. (F DE VIDA): a= árbol, b= arbusto, c) herbácea, l) liana, i) restos de insecto, y k) molusco. La forma de vida se determinó con base en Bullock y Solís-Magallanes (1990) y Lott et al. (1987). El tipo de vegetación en que fueron colectadas las semillas de los abazones corresponde a: B = selva baja, M = selva mediana, y BM = en ambos tipos de selva.

ORDEN	TOT. SM	SMS	ESPECIE	FAMILIA	F DE VIDA	VEGETACION		
						B	M	BM
1	1058	17.66867	bejuco	Graminea	b			x
2	450	7.51503	Lonchocarpus lanceolatus	Leguminoseae	a			x
3	315	5.260521	Ipomea 3	Convolvulaceae				x
4	309	5.160321	Leucanea lanceolata	Leguminoseae	a			x
5	254	4.241817	Phaseolus micrccarpus	Leguminoseae				x
6	250	4.175017	Cyclanthera multifoliata	Cucurbitaceae				x
7	235	3.924516	Ipomea nil	Convolvulaceae	1			x
8	233	3.891116	Croton 2	Euphorbiaceae				x
9	220	3.674015	Cordia alliodora	Boraginaceae	a			x
10	189	3.156313	Crotalaria	Leguminoseae				x
11	154	2.57181	bolita estrella					x
12	142	2.371409	Recchia mexicana	Simaroubaceae	a			x
13	123	2.054308	Cochlospermum vitifolium	Cochlospermaceae	a			x
14	114	1.903803	Croton 5	Euphorbiaceae				x
15	99	1.653307	Heliocarpus pallidus	Tiliaceae	a	x		
16	84	1.402806	Nisolia fruticosa	Leguminoseae	1?			x
17	72	1.202405	Pithecellobium mangense	Leguminoseae	a			x
18	72	1.202405	Cardiospermum halicacabum	Sapindaceae	1			x
19	70	1.169005	Ipomea wolcottiana	Convolvulaceae	a			x
20	63	1.052104						x
21	59	0.985304	gira					x
22	58	0.968604	Brosimum alicastrum	Moraceae	a	x		
23	56	0.935204	Momordica charantia	Cucurbitaceae	1			x
24	49	0.818303	Ipomea 2	Convolvulaceae		x		
25	48	0.801603	ae					x
26	47	0.784903	Comocladia engleriana	Anacardiaceae	a			x
27	45	0.751503	Ipomea 1	Convolvulaceae				x
28	44	0.734803			5			x
29	43	0.718103	huevos arropodo		1			x
30	42	0.701403	Phaseolus lunatus	Leguminoseae		x		x
31	41	0.684703	Phaseolus leptostachys	Leguminoseae		x		
32	41	0.684703	b					x
33	40	0.668003	Ceriba aesculifolia	Bombaceae	a			x
34	39	0.651303	Croton 4	Euphorbiaceae				x
35	39	0.651303	Entadopsis polystachya	Leguminoseae	1			x
36	38	0.634603	Lysiloma microphylla	Leguminoseae	a			x
37	35	0.584802	bolita roja					x
38	35	0.584802	bugambilia		a		x	
39	32	0.534402	Cordia sp	Boraginaceae	a?	x		
40	28	0.467602	Manihot chlorosticta	Euphorbiaceae	1			x
41	28	0.467602	Trichilia trifolia	Meliaceae	a			x
42	23	0.384102	Ficus	Moraceae	a			x
43	22	0.367401			68			x
44	22	0.367401			14			x
45	22	0.367401			70			x
46	20	0.334001	Cordia eleagnoides	Boraginaceae	a	x		
47	19	0.317301	Jacaratia mexicana	Caricaceae	a			x
48	18	0.300601	Tapebulla rosea	Bignoniaceae	a			x
49	18	0.300601	Caesalpinia eriostachys	Leguminoseae	a			x
50	18	0.300601	Ruellia sp	Acanthaceae		x		
51	18	0.300601	alc				x	
52	17	0.283901	Echinopsepum racuncis	Cucurbitaceae				x
53	15	0.250501	Serjania brachycarpa	Sapindaceae	1			x
54	14	0.233801	Caesalpinia platyloba	Leguminoseae	a?			x
55	14	0.233801	Larrea		1			x
56	14	0.233801	Nimosa ervendbergii	Leguminoseae	1?			x
57	13	0.217101	Randia	Rubiaceae	a			x
58	12	0.200401				x		
59	11	0.183701	as			x		
60	11	0.183701	Pithecellobium tortum	Leguminoseae	a?			

61	11	0.183701		89			x		
62	10	0.187001	Physalis leptophylla		Solanaceae				
63	10	0.187001	Pithecellobium selesi		Leguminosae	a7	x		
64	9	0.150301	Borde transparente				x		
65	9	0.150301	a7						x
66	9	0.150301		69			x		
67	9	0.150301	Podopterus		Polygonaceae	17			
68	9	0.150301	bolita rallada				x		
69	9	0.150301		31					x
70	8	0.133601	c				x		
71	8	0.133601		4			x		
72	8	0.133601	chile			b	x		
73	8	0.133601	Croton l		Euphorbiaceae		x		
74	7	0.1169	Sumara brachicarpa						x
75	7	0.1169	CARACOLES			k	x		
76	7	0.1169		104			x		
77	7	0.1169	Cordia dentata		Boraginaceae	a			
78	7	0.1169	leguminosa		Leguminosae		x		
79	7	0.1169	Cupania dentata		Sapindaceae				x
80	6	0.1082	fruto			f	x		
81	5	0.0835	tallos			f	x		
82	4	0.0668	negra dulce					x	
83	4	0.0668		40			x		
84	4	0.0668	Stearaceae				x		
85	3	0.0501	as						x
86	3	0.0501	Caesalpinia pulcherrima		Leguminosae	a	x		
87	3	0.0501		55					x
88	3	0.0501	Caesalpinia chica		Leguminosae	a?	x		
89	3	0.0501	Jatropha		Euphorbiaceae	a	x		
90	3	0.0501	Crataeva tapia					x	
91	2	0.0334	Merremia aegyptica		Convulvulaceae	1?			x
92	2	0.0334	Paulinia		Sapindaceae	1?			
93	2	0.0334		22			x		
94	2	0.0334		15			x		
95	2	0.0334	bolita rojo-negro				x		
96	2	0.0334	Sapindaceae						
97	2	0.0334		79			x		
98	2	0.0334		66			x		
99	2	0.0334		60			x		
100	2	0.0334	Ceiba sp		Bombaceae	a	x		
101	2	0.0334		86			x		
102	2	0.0334		72			x		
103	2	0.0334		80			x		
104	2	0.0334	Caesalpinia sp		Leguminosae	a?	x		
105	2	0.0334	escarabajo			1			x
106	2	0.0334	al				x		
107	2	0.0334	casc. rojo-nar				x		
108	2	0.0334	capullo			1	x		
109	2	0.0334	Physalis maxima		Solanaceae		x		
110	2	0.0334	Ruprechtia pallida		Polygonaceae	a			x
111	1	0.0167		43			x		
112	1	0.0167		51				x	
113	1	0.0167		37			x		
114	1	0.0167		90			x		
115	1	0.0167		62				x	
116	1	0.0167		82			x		
117	1	0.0167		102			x		
118	1	0.0167		65				x	
119	1	0.0167		105			x		
120	1	0.0167		81			x		
121	1	0.0167		76			x		
122	1	0.0167		67			x		
123	1	0.0167		83			x		

124	1	0.0167	chapulin			i	x		
125	1	0.0167		103			x		
126	1	0.0167	graminea l		Gramineae				
127	1	0.0167		44			x		
128	1	0.0167	caracol			k			
129	1	0.0167	colorin		Leguminosae	a	x		
130	1	0.0167	esponja			f	x		
131	1	0.0167	az				x		
132	1	0.0167	Phaseolus sp		Leguminosae		x		
133	1	0.0167	flores			f	x		
134	1	0.0167		93			x		
135	1	0.0167		75			x		
136	1	0.0167	insectos			i	x		
137	1	0.0167		77			x		
138	1	0.0167	Cresencia alata		Bignoniaceae				
139	1	0.0167	Coccoloba		Polygonaceae	a	x		
140	1	0.0167		1				x	
141	1	0.0167	Dicliptera resupinata		Acanthaceae				
142	1	0.0167	gocita naranja				x		
143	1	0.0167	Spondia purpurea		Anacardiaceae	a			
144	1	0.0167	Jacquinia pungens		Theophrastaceae				

CAPITULO II

EFFECTO DE LA ADICION DE ALIMENTO EN LA COMUNIDAD DE ROEDORES DE UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO

INTRODUCCION

Una de las preguntas fundamentales en la ecología de comunidades es conocer cuáles son los factores que determinan el número, abundancia relativa y distribución de las especies que componen una comunidad (Deslippe *et al.*, 1994; O'Donoghue y Krebs, 1992; Price y Brown, 1982). Los cambios temporales observados a lo largo de varios años en comunidades de roedores en desiertos y ecosistemas templados muestran fluctuaciones interanuales en los niveles poblacionales, aunque la magnitud de dichos cambios difieren entre especies. En general, la densidad poblacional, la biomasa y el número de individuos aparentemente están positivamente correlacionados con factores de medio como la precipitación, la densidad de plantas anuales, la productividad de la vegetación y con la disponibilidad de recursos alimenticios. Entre especies competidoras se ha observado también correlación en los patrones de dinámica poblacional, lo cual sugiere que, a nivel de comunidad, hay respuestas similares a las variaciones ambientales a largo plazo que tienen que ver con las fluctuaciones en los recursos (Brown y Heske, 1990; Brown y Zeng, 1989; Ceballos, 1989, 1990).

Aún cuando a nivel general se acepta que los individuos y las poblaciones se encuentran limitados por la disponibilidad de alimento, en condiciones naturales factores como la depredación, las variaciones en las condiciones ambientales, o la territorialidad, pueden interactuar para enmascarar la influencia de la disponibilidad de alimento, por lo que no se ha podido establecer un patrón general, creándose controversia sobre el papel que tiene este factor en determinar la historia de vida, la dinámica poblacional y la estructura de las comunidades (Smith, 1971; Deslippe *et al.*, 1994). Una dificultad para estudiar el efecto de la disponibilidad de alimento en las poblaciones animales es determinar la cantidad de alimento en condiciones naturales, por lo que una alternativa es recurrir a manipular experimentalmente la cantidad de alimento y comparar la dinámica de poblaciones en condiciones naturales y con alimento adicional (Boutin, 1990; Deslippe *et al.*, 1994).

Las semillas constituyen la forma por la cual las comunidades vegetales superan las épocas de precipitación irregular que limitan la producción primaria, y para los granívoros, las semillas proveen los recursos alimenticios que siempre se encuentran disponibles en el suelo y que pueden ser colectados

y almacenados para su consumo posterior. En los ecosistemas áridos, las semillas presentan una gran variedad en cuanto a morfología, composición química, abundancia y distribución espacial. En el banco de semillas del suelo, las plantas anuales pueden dominar en lo referente a biomasa, número y diversidad, dejando una pequeña parte a las plantas perennes (Brown *et al.*, 1979). Los patrones de abundancia temporal y distribución de semillas son dependientes de la cantidad y distribución temporal de la precipitación, por lo que en los ecosistemas estacionales se espera una gran variación anual en la producción de semillas y, por consiguiente, en las comunidades que dependen de ellas (Brown *et al.*, 1979; Ceballos, 1989).

En los ecosistemas áridos las hormigas, las aves y los roedores son los principales consumidores de semillas. Por lo que respecta a roedores, en Norte América los más especializados en el consumo de semillas pertenecen a la familia Heteromyidae y, además de ellos, varias especies de la familia Muridae y Cricetidae recurren con frecuencia a las semillas como parte de su alimentación. En conjunto, los roedores granívoros pueden tener gran influencia en la dinámica de la vegetación al dispersar o depredar semillas y también al consumir otras partes vegetales modificando el patrón de regeneración de la vegetación (Brown y Ojeda, 1987; Brown *et al.*, 1979; Ceballos, 1989; Lwanga, 1994).

A pesar del interés por conocer cuál es la influencia del alimento en la dinámica de comunidades, no se ha podido establecer un patrón general ya que la investigación se ha enfocado a nivel de individuos o de poblaciones, con resultados a veces contradictorios, además de que la distribución geográfica de los estudios de adición de alimento ha sido limitada (Boutin, 1990; Krebs y DeLong, 1965; Smith, 1971). La mayoría de los estudios sobre adición de alimento se han realizado en ecosistemas considerados estructuralmente sencillos, principalmente en bosques templados y boreales de Norte América, y en menor medida en pastizales, matorrales y desiertos. Pocos estudios se han realizado en los trópicos, y estos sólo corresponden a reptiles y aves, por lo que se desconoce el papel que tiene la disponibilidad de alimento en determinar la dinámica de comunidades en los trópicos y especialmente para mamíferos. En una revisión sobre experimentos de adición de alimento se encontró que de 138 estudios sólo 9 se realizaron en regiones tropicales; de estos, 6 se realizaron con reptiles y los restantes con aves (Boutin, 1990). Recientemente se ha realizado un estudio sobre el efecto de la adición de alimento, pero en el mismo no se pudo encontrar respuesta por parte de la población a la manipulación (Duquette y Millar, 1995).

En los estudios mencionados anteriormente, se han identificado efectos en el comportamiento, la historia de vida, la demografía, o la estructura de las comunidades, aunque los periodos de experimentación están sesgados hacia periodos de adición menores a un año y la escala espacial ha sido

pequeña, con menos de 50 individuos (Boutin, 1990). Comúnmente, el efecto del alimento se puede evidenciar como un aumento de la densidad poblacional y la adecuación de los organismos (Dunning y Brown, 1982; Morris, 1991; O'Donoghue y Krebs, 1992; Smith, 1971; Taitt, 1984; Taitt y Krebs, 1984), un incremento en el crecimiento corporal y el éxito reproductivo de los individuos (Cole y Batzli, 1978; Taitt, 1981), un adelanto de la época de reproducción (O'Donoghue y Krebs, 1992), un aumento en las tasas de inmigración y la disminución del ámbito hogareño (Ims, 1987; Flowerdew, 1972; Taitt, 1981; Taitt y Krebs, 1981), un incremento de la supervivencia de los individuos (Flowerdew, 1972; Taitt y Krebs, 1981) y cambios en la estructura de la comunidad por la adición de una especie (Abramsky, 1978).

Por otro lado, algunos autores han encontrado que la modificación de los niveles de recursos no afecta parámetros como el crecimiento, la reproducción o la supervivencia; ni tampoco previene el declive observado en las poblaciones animales durante algunos periodos del año. Por lo anterior, se ha planteado que el aumento en la cantidad de alimento puede tener un efecto significativo pero principalmente en ambientes pobres en calidad o cantidad de recursos (Boutin, 1991; Boutin y Larsen, 1993; Cole y Batzli, 1978; Krebs y DeLong, 1965; O'Donoghue y Krebs, 1992).

Estudios realizados en el trópico mexicano sobre la dinámica poblacional de pequeños mamíferos en zonas áridas y en la región de Chamela, en selva baja caducifolia, sugieren que puede haber un efecto significativo de la disponibilidad de alimento en la dinámica poblacional y en la estructura de comunidades, ya que los niveles poblacionales se han relacionado con las épocas de fructificación y las fluctuaciones en la productividad de la comunidad o en la diversidad de especies. La riqueza de especies se ha asociado a una mayor productividad y complejidad de la vegetación (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Ceballos, 1989, 1990; Collett *et al.*, 1975; Fleming y Brown, 1975; O'Connell, 1989; Romero, 1993). Aunque entre los pequeños mamíferos la especie dominante es el heterórido *Liomys pictus*, otras especies como *Reithrodontomys fulvescens*, *Osgoodomys banderanus*, o *Peromyscus perfulvus* recurren a las semillas como parte importante de su alimentación, y han presentado también fluctuaciones poblacionales en aparente relación con la productividad del hábitat y la cantidad de alimento disponible (Briones, 1991; Ceballos, 1989, 1990; Collett *et al.*, 1975; Romero, 1993).

Aunque este es el segundo estudio que analiza el efecto de la adición de alimento en mamíferos tropicales, este es el primer estudio que busca determinar el efecto de la adición de alimento a nivel de comunidades en el trópico seco, pues anteriormente sólo se ha realizado un estudio a nivel de una especie (*Peromyscus mexicanus*) pero sin encontrar resultados (Duquette y Millar, 1995), por lo que el objetivo de este estudio es, primero, determinar los patrones de dinámica poblacional y estructura de

comunidades que muestran las poblaciones de pequeños mamíferos en un ambiente tropical estacional como es la selva baja caducifolia, y segundo, analizar el efecto que tiene la adición de alimento en dichos patrones a nivel de población y de comunidades.

La hipótesis que deseamos analizar es que si el alimento es un factor limitante de los niveles poblacionales de las especies de pequeños mamíferos en un ecosistema tropical estacional, en forma similar a lo que se ha observado en algunas zonas templadas, entonces al aumentar la cantidad de alimento disponible podremos detectar cambios en la dinámica de poblaciones o en la estructura de la comunidad de pequeños mamíferos en la selva baja de Chamela.

A nivel de poblaciones, esperamos que como resultado de una mayor disponibilidad de alimento se presente:

- a) un aumento en la densidad poblacional.
- b) un incremento en la actividad reproductiva y la persistencia de los individuos, lo que contribuirá al aumento en la densidad poblacional.
- c) una disminución en el desplazamiento que presentan los individuos, en los sitios con alimento adicional. De acuerdo a la disponibilidad natural de semillas, concentrada fundamentalmente en una época del año, se espera que haya diferencias en el desplazamiento de los roedores entre las épocas secas, y las de lluvias.
- d) al prolongar la adición de alimento por dos años, es de esperar que durante el segundo año sean más marcados los efectos debidos a la manipulación.

A nivel de comunidad, finalmente, si la diversidad de especies está en función de la cantidad de recursos, alimento en este caso, esperamos que como resultado de una mayor disponibilidad de alimento se presente un incremento en la diversidad de especies por un aumento en los niveles de recursos disponibles ya sea como resultado de una mayor riqueza de especies o por un aumento en la abundancia, principalmente para especies granívoras.

AREA DE ESTUDIO

La investigación se desarrolló en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco ($19^{\circ}30'N$, $105^{\circ}03'W$), perteneciente a la Universidad Nacional Autónoma de México. La estación está ubicada dentro de la Reserva de la Biósfera Chamela -Cuixmala (Figura 1). El clima de la región se caracteriza por la marcada estacionalidad de la época de lluvias; la precipitación promedio es de 748 mm y un 80%

se presenta a lo largo de 53 días del año entre julio y noviembre. La temperatura media anual es de 24.9 °C (Bullock, 1986).

La selva baja caducifolia es el tipo de vegetación con mayor distribución en la zona. Se compone por árboles con altura entre 4 y 10 metros, e incluye elementos xerófilos como cactus y nopales, además de una gran cantidad de epifitas. Un 95% de las especies del dosel pierde sus hojas durante la estación seca, y el sotobosque, compuesto fundamentalmente de herbáceas anuales, sólo está presente durante la época de lluvias (Ceballos, 1989; Lott, 1985). La producción de hojarasca en la selva baja es de 4.2 toneladas por hectárea al año, en tanto que en la selva mediana adyacente es de 6.9 toneladas por hectárea al año (Ceballos, 1989). Una descripción más detallada del área de estudio se encuentra en el Capítulo 1.

En la región de Chamela, las especies de pequeños mamíferos que se presentan en selva baja son un marsupial, *Marmosa canescens*, y nueve especies de roedores. *Liomys pictus* es el roedor más abundante, seguido por *Reithrodontomys fulvescens*, *Oryzomys melanotis*, *Oryzomys palustris*, *Osgoodomys banderanus* y *Peromyscus perfulvus*, como especies poco comunes, y por *Sigmodon mascotensis*, *Xenomys nelsoni* y *Batomys musculus* como raras (Ceballos, 1990; Ceballos y Miranda, 1986; Romero, 1993).

METODO

Muestreo

Para el muestreo de los roedores se utilizó el método de captura/recaptura, empleando trampas tipo Sherman para atrapar mensualmente a los animales en 4 cuadrantes ubicados en selva baja caducifolia. El número de cuadrantes estuvo limitado por las características de la vegetación y la topografía de la zona, y por el número de cuadrantes que es posible revisar en un día por una persona. Los cuadrantes tuvieron una superficie de media hectárea; sin embargo, para los análisis de datos se consideró un área de 0.8 hectáreas ya que se incluyó el efecto de borde; es decir, se incluyó el desplazamiento promedio de los roedores obtenido en un estudio anterior que equivale a 10 m (Ceballos, 1989). Las trampas se colocaron siguiendo un arreglo de 8 x 8 para hacer un total de 64 puntos de trapeo por cuadrante. Durante los dos primeros años los cuatro cuadrantes se muestrearon de forma simultánea, sin ninguna manipulación, y posteriormente, dos de los cuatro cuadrantes se eligieron al azar para efectuar la adición de alimento, quedando los restantes como control. Dos cuadrantes se

ubicaron en el Camino Antiguo Norte y dos en el Eje Central. Los muestreos se hicieron durante tres días consecutivos cada luna nueva. Las trampas fueron cebadas con una mezcla de avena en hojuelas, crema de cacahuete y vainilla.

Colecta de datos

Los datos que se registraron de los individuos capturados fueron: número (marcado por ectomización de falanges), peso (g), sexo, edad, condición reproductiva, sitio de captura y, para las especies semiarborícolas y arborícolas, longitud de la oreja y de la pata trasera. Los parámetros poblacionales considerados para el estudio fueron a) densidad poblacional, b) biomasa capturada, c) estructura de edades, d) sobrevivencia, e) reclutamiento de individuos por nacimientos y migración, y f) cambios en la estructura de la comunidad, como aumento en la riqueza o abundancia de especies.

Periodos de captura

Los 50 muestreos realizados entre febrero de 1990 y abril de 1994 se dividieron en dos periodos: el primero, con los meses 1 al 23, corresponde a la fase previa a la manipulación, y el segundo, con los meses 24 al 50, a la adición de alimento.

Densidad y Biomasa

Se compararon los valores de la densidad poblacional (individuos por hectárea) y la biomasa (gramos) entre sitios control y experimentales mediante análisis de varianza no paramétricos (Prueba de Mann-Whitney "U") empleándose una $P = 0.05$. Para el análisis de la densidad poblacional se empleó el método de enumeración directa para estimar el número mínimo de individuos vivos, por ser este el que ha mostrado sobreestimar menos los valores de densidad poblacional (Ceballos, 1989; Krebs, 1966). Se compararon dos valores de biomasa: la biomasa total, correspondiente a la suma del peso de todos los individuos capturados por periodo, y la biomasa de *Liomys pictus*, que consideró sólo a individuos de esta especie. Los análisis fueron realizados con el paquete SPSS y con los procedimientos indicados en Zar (1984).

Estructura de edades

En *Liomys*, los individuos se agruparon en tres clases de edades de acuerdo al criterio seguido por Ceballos (1989), considerando como juveniles a los individuos de 25 g de peso o menos, subadultos a los de 26 a 35 g, y adultos a los que pesaron más de 35 g.

Desplazamiento diario promedio

A fin de determinar si la adición de alimento tuvo alguna influencia en la distancia que recorren los individuos, se calculó el desplazamiento diario promedio (en metros), como un indicador del ámbito hogareño, considerando a los individuos que fueron capturados dos o tres ocasiones por periodo de muestreo. Para los que fueron capturados en dos ocasiones se tomó la distancia lineal entre dos sitios de captura y para los que fueron capturados en tres ocasiones, se tomó el promedio del desplazamiento entre los tres puntos de captura. Con los datos por individuos se calculó el promedio para cada sitio, tanto en total, como por sexo.

Se utilizaron análisis de varianza no paramétricos (programa Sygmastats) para comparar los valores antes y durante la adición de alimento, entre sitios experimentales y sitios control, primero a nivel general, y posteriormente para cada sexo y entre ambos sexos. Se compararon los cuatro cuadrantes durante los dos primeros años sin adición, posteriormente los dos años siguientes, con adición de alimento y al final comparando cada cuadro antes y durante la adición. Se realizaron también comparaciones entre las épocas de sequía y de lluvia entre los diferentes años para ver si había diferencia en el desplazamiento debida a la estacionalidad. Los análisis se realizaron primero entre los cuatro cuadros, para ver si se podían considerar como réplicas, y en caso afirmativo, se proseguía tomando en conjunto a los sitios control y los experimentales.

Sobrevivencia

Como es difícil establecer con precisión el destino de un individuo que no se vuelve a capturar, ya que pudo haber muerto o migrado, se tomó a la persistencia y la residencia como dos indicadores de la sobrevivencia de los organismos. La persistencia se consideró como el porcentaje de individuos presentes a "n" meses de haber sido capturados por vez primera, y la residencia como el tiempo promedio (meses) que los individuos estuvieron en el sitio.

Reproducción

Para asignar la condición reproductiva se consideraron como machos activos los que presentaron testículos escrotados. Las hembras se consideraron activas cuando presentaron la vagina abierta o con el tapón que se forma después de que copulan; también se consideraron como activas cuando presentaban las mamas con indicios de estar alimentando crías. La proporción de sexos se obtuvo comparando el número total de individuos (n), el de machos (m) y el de hembras (h) capturadas en cada periodo. Para analizar diferencias en la proporción de machos y hembras, y en la actividad reproductiva de cada sexo, se hicieron tablas de contingencia de 2×2 y se aplicó una prueba de χ^2 con corrección de Yates.

Reclutamiento

Como medida de reclutamiento para cada sitio se consideró el porcentaje de individuos nuevos capturados cada periodo con respecto a las capturas totales. De los individuos nuevos marcados, los juveniles o subadultos se consideraron nacidos en el sitio, y los adultos como inmigrantes.

Estructura de comunidades

Se comparó la diversidad y abundancia de especies presentes en cada sitio por periodo de muestreo antes y durante la adición de alimento. Las especies se consideraron como comunes si se capturaron más de 20 individuos, poco comunes si hubo entre 6 y 20 individuos y raras si se capturaron 5 o menos individuos.

Adición de Alimento

La cantidad de alimento adicionada por cuadrante fue en promedio de 1.200 Kg/ha/año. Esto corresponde a un 28 % de la producción de biomasa reportada para la selva baja en los sitios de estudio (Ceballos, 1989). Se eligió esta cantidad de alimento ya que la intención de la adición fue incrementar la cantidad de alimento disponible y mantenerlo constante a lo largo del año, y no proveer a las poblaciones *ad libitum*, ya que esto podría llevar a que otros tipos de organismos, y no los roedores,

fueran atraídos a los sitios experimentales. Se colocó un frasco de plástico de 960 ml como alimentador en cada sitio del cuadrante cerca de donde se colocaban las trapas (Figura 8). El frasco se llenó con 200 g de semillas de girasol y se cubrió con una tapa perforada que permitiera el paso de los roedores excluyendo a animales de tamaño mayor. Los alimentadores se revisaron semanalmente para rellenar aquellos que estuvieran vacíos. Durante los periodos de trapeo la tapa perforada se substituyó por una no perforada para propiciar la captura. Este método difiere un poco de los empleados por otros autores en experimentos similares (Cole y Bateri, 1978; Flowerdew, 1972; Fordham, 1971; Taitt, 1981; Taitt y Krebs, 1981; Watts, 1970) ya que la posición de los frascos (horizontal) y el uso de las tapas, a diferencia de alimentadores comerciales o la simple dispersión del alimento, reducen el consumo de semillas por aves u otros animales.

RESULTADOS

Los sitios de estudio se muestrearon de febrero de 1990 a marzo de 1992 sin manipulación alguna; posteriormente, de marzo de 1992 a abril de 1994, se adicionó el alimento en los sitios experimentales. En los cuatro años se tuvieron 9,216 noches/trampa por año para los 4 sitios, acumulándose 38,864 noches-trampa en el periodo de estudio. El éxito de captura promedio fue del 30%. El número de individuos capturados por mes para todos los sitios fluctuó entre 46 y 128 individuos ($\bar{X} = 86.66$).

Uso de los alimentadores

Se observaron tres modos de utilización de los frascos dispuestos como alimentadores por parte de los roedores. La mayoría de los frascos (80%) fueron utilizados por los roedores, que consumieron principalmente las semillas. En ocasiones removieron el endospermo y dejaron la cáscara, aunque algunos individuos capturados transportaban semillas enteras, sin cáscara o incluso la cáscara únicamente. Al rededor de 7 % de los frascos fueron rellenos con tierra y parcialmente cubiertos por tierra y hojas en el extremo con la tapa perforada. Otros frascos, aproximadamente un 15 %, contenían, además de semillas, hojas secas y fragmentos de troncos de diámetro menor a 2 cm. Finalmente, algunos de los frascos con semillas (10%) fueron invadidos por hormigas, y no mostraban indicios de haber sido utilizados por los roedores.



Figura 8.- Contenedores de semillas. Se utilizaron frascos transparentes de plástico, de 950 ml, que se llenaban de semillas de girasol cada semana. Durante la captura la tapa perforada se substituyó por una no perforada.

Estructura de Comunidades

Riqueza de especies

El promedio de especies durante la fase pre-manipulación fluctuó entre 1.08 y 1.43 especies, la menor riqueza para este periodo fue de dos especies y la máxima de 5. En la fase de manipulación, tanto para los cuadros con alimento como para los control, el promedio como los valores máximo y mínimo fueron superiores, el promedio mensual varió entre 1.37 y 1.81 especies, con una riqueza mínima de 4 y una máxima de 6 especies (Cuadro 4). Uno de los sitios con alimento, el que tenía menor riqueza antes de la adición, y los dos sitios control incrementaron la riqueza con dos especies, mientras que el otro experimental, que tenía la mayor riqueza inicial, permaneció con el mismo número de especies. La comparación de la riqueza de especies entre los sitios experimentales y los control no dió diferencia significativa antes de la adición de alimento ($\chi^2_{0.05(2), g1 = 6} = 1.55$), y si durante la adición de alimento ($\chi^2_{0.05(2), g1 = 7} = 64.1262$). La diferencia en la riqueza de especies puede deberse, primero a la mayor presencia de *Reithrodontomys fulvescens* en los sitios con alimento, pero también a la presencia, aunque de muy pocos individuos, de *Oryzomys megalotis* y *Baiomys musculus* en uno de los sitios experimentales.

Diversidad de especies

El índice de diversidad de Hill (H') fue diferente para todos los sitios, tanto antes como durante la manipulación. En todos los sitios el índice de diversidad fue mayor durante la fase de manipulación, aunque la diferencia fue significativa para los dos sitios experimentales y uno de los controles (Cuadro 4). Considerando todos los sitios, la riqueza de especies alcanzó 7 antes de la adición de alimento y 8 durante la adición. En ambas fases *Liomys* fue la especie dominante. Antes de agregar alimento se registraron temporalmente *Reithrodontomys* y *Marmosa* como no comunes, y *Peromyscus perfilvus*, *Osgoodomys banderanus* y *Oryzomys palustris* como especies raras. Durante la adición de alimento, además de *Liomys*, otras dos especies, *Reithrodontomys* y *Marmosa*, cayeron en la categoría de comunes. Como no común se mantuvo *Oryzomys palustris*, en tanto que *Baiomys musculus*, *Oryzomys melanotis*, *Peromyscus perfilvus* y *Osgoodomys banderanus* fueron especies raras.

Cuadro 4.- Especies y número de individuos en sitios experimentales (A) y control (C), antes y durante la adición de alimento. Lp = *Liomys pictus*, Mc = *Marmosa canescens*, Rf = *Reithrodontomys fulvescens*, Ob = *Osgoodomys banderanus*, Pp = *Peromyscus perfulvus*, Op = *Oryzomys palustris*, Om = *Oryzomys melanotis*, Bm = *Baiomys musculus*. *Liomys* fue la especie dominante antes y durante la adición, tanto para sitios control como para experimentales.

ANTES	A1	A2	C1	C2
Lp	515	478	519	420
Mc	2	1	4	3
Rf	1	2		
Pb		1		
Pp		1	4	
Op		1		
ADICION	A1	A2	C1	C2
Lp	881	957	658	686
Mc	2	1	3	19
Rf	42	17	2	34
Pb	2		1	1
Op	6	2	2	
Om			1	
Bm			2	

Dinámica Poblacional

Densidad poblacional

No se encontró correlación entre la precipitación anual y la densidad poblacional. En 1991, año de escasa precipitación, se registraron los menores niveles poblacionales, este año tuvo escasa precipitación; en 1992, año con una precipitación alta debido a los efectos de la corriente de "El Niño", la población se mantuvo baja y fue hasta el año siguiente en que se presentó un incremento considerable que fue seguido por otro descenso hacia el final del estudio (Figura 9).

La densidad total no varió entre los sitios experimentales y los sitios control durante la fase previa a la adición de alimento (Figura 9). Antes de la adición de alimento la densidad poblacional fue de 24.2 individuos por hectárea en los sitios control (STD= 9.67) y de 21.5 ind/ha en los sitios con alimento (STD = 11.59), en esta fase, aunque la densidad fue ligeramente superior en los sitios control, no hubo diferencia significativa ($U_{0.05, 23, 23} = 0.38$). Durante la fase de adición, en el primer año, el promedio de densidad fue similar para sitios con alimento y control (21.5 ind/ha), y no obstante que la densidad poblacional en los sitios con alimento adicional presentó más fluctuaciones que en los sitios control, la diferencia no fue significativa ($U_{0.05, 12, 12} = 79$). En cambio, para el segundo año de adición sí hubo una diferencia significativa, presentándose un notable incremento en la densidad en los sitios experimentales ($U_{0.05, 15, 15} = 203$) alcanzándose en estos una densidad promedio de 44.1 ind/ha. (STD= 14.44) mientras que en los sitios control fue de 27.6 ind/ha (STD=9.74) (Figura 9).

La única especie común durante las dos fases del estudio y que tuvo individuos suficientes para realizar todos los análisis fue *Liomys* (Cuadro 5), por ello es la única considerada para los análisis subsecuentes. En general, la población alcanzó los mayores niveles poblacionales durante la primavera, que corresponde a la época de sequía, mostrando descensos hacia fin del año durante los meses correspondientes al fin de la temporada de lluvias (Figura 9).

Para *Liomys*, en la fase pre-adición y durante el primer año de la fase de adición, la densidad promedio fue similar en los sitios experimentales y los control, con valores de 26 individuos por hectárea en los sitios experimentales. Durante el segundo año de adición si se observó una diferencia significativa en la densidad poblacional ($U_{0.05, 15, 15} = 203$, Figura 10), presentándose un notable incremento en el número de individuos y la densidad en los sitios experimentales, alcanzándose en estos una densidad promedio de 55 ind/ha, mientras que en los sitios control fue de 34 ind/ha.

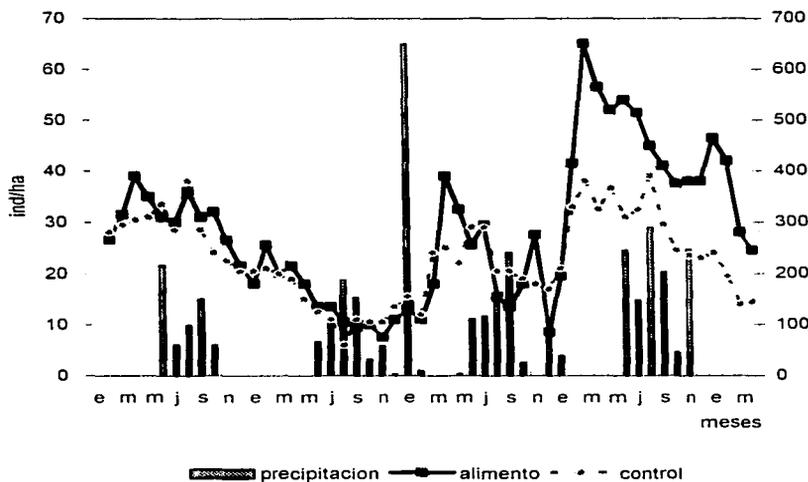


Figura 9.- Datos mensuales de precipitación y densidad poblacional de *Liomys pictus* en sitios control y con alimento adicional. La línea punteada indica el inicio de la adición de alimento. Las barras indican la precipitación mensual. Se nota un incremento en la densidad en los sitios con alimento hacia el final del periodo de adición.

Cuadro 5.- Diversidad y equitatividad de especies en sitios con alimento (experimental) y control, antes y durante la adición. N = Número de especies. Simpson = Índice de Simpson, H' = Índice de Shanon. La letra A corresponde a los sitios con alimento adicional, y la C a los sitios control.

ANTES	A1	A2	C1	C2
N		4	5	4
Simpson	0,98464	0,97535	0,96261	0,98588
H'	0,05319	0,08323	0,11368	0,04216
ADICION	A1	A2	C1	C2
N		6	5	6
Simpson	0,886	0,95583	0,9674	0,86196
H'	0,27901	0,12494	0,10928	0,31473

Dos especies, *Reithodontomys* y *Marmosa*, se encontraron temporalmente en los sitios de estudio, la primera en los dos experimentales y uno de los control, y la segunda en uno de los control, aunque algunos individuos se registraron ocasionalmente en los otros sitios. Para ambas especies la densidad poblacional fue baja y sin una relación clara con los tratamientos: para la primera estuvo entre 1.25 individuos por hectárea en los sitios control y 3 individuos por hectárea en los experimentales, y para la segunda de 2.9 individuos por hectárea en uno de los controles.

Biomasa

Al comparar el promedio mensual de biomasa capturada tanto para sitios con alimento adicional como en sitios control, no se encontraron diferencias significativas ni en la fase pre-adición ni en la fase de adición, ni para el total de los individuos capturados ni para *Liomys* ($F_{0.05(2)22,22} = 0.65392$, para antes de la adición: $F_{0.05(2)26,26} = 1.0994$, durante la adición de alimento). Antes de la adición la biomasa mensual promedio capturada fue ligeramente mayor en los sitios control (702.4 g alimento, vs. 857.4 g control), mientras que durante la adición los sitios con alimento presentaron una biomasa mensual promedio un poco mayor que los sitios control (1006.1 g, alimento vs. 860.4g control).

Durante la fase pre-adición la curva de biomasa capturada fue similar en ambos casos, en tanto que durante la fase de adición la biomasa capturada de *Liomys* presentó un comportamiento más fluctuante en los sitios experimentales que en los control, siguiendo el mismo patrón que la densidad poblacional, aunque la diferencia no alcanzó a ser significativa. Las variaciones en la biomasa anual promedio (g) capturada (Cuadro 6), tanto entre meses, como entre los diferentes años, correspondieron en general a las variaciones en la densidad poblacional.

Reclutamiento

Durante la fase previa a la manipulación, el reclutamiento no mostró diferencia significativa para ninguno de los sitios (137 individuos no capturados previamente en los sitios con alimento, y 140 e los control). A partir del primer año de adición de alimento el reclutamiento se incrementó significativamente en los sitios con alimento extra (345 vs 121 individuos en sitios control, $U_{0.05(2),27,27} = 133$).

El porcentaje de individuos nuevos reclutados por mes fluctuó entre el 10 y el 76% (prom.= 38%, std = 23.23) con alimento y entre el 9 y el 35% (prom. = 23%, std = 13.68) en los sitios control (Figura

Cuadro 6.- Biomasa mensual promedio (BMP, en gramos) capturada en los sitios experimentales, antes y durante la adición de alimento. No hubo diferencia en la biomasa debido a la adición de alimento. Uno y dos corresponden a los años de cada fase.

PERIODO	BMP (g) CONTROL	ALIMENTO
ANTES 1	949	1064
ANTES 2	582	581
ADICION 1	616	616
ADICION 2	929	829

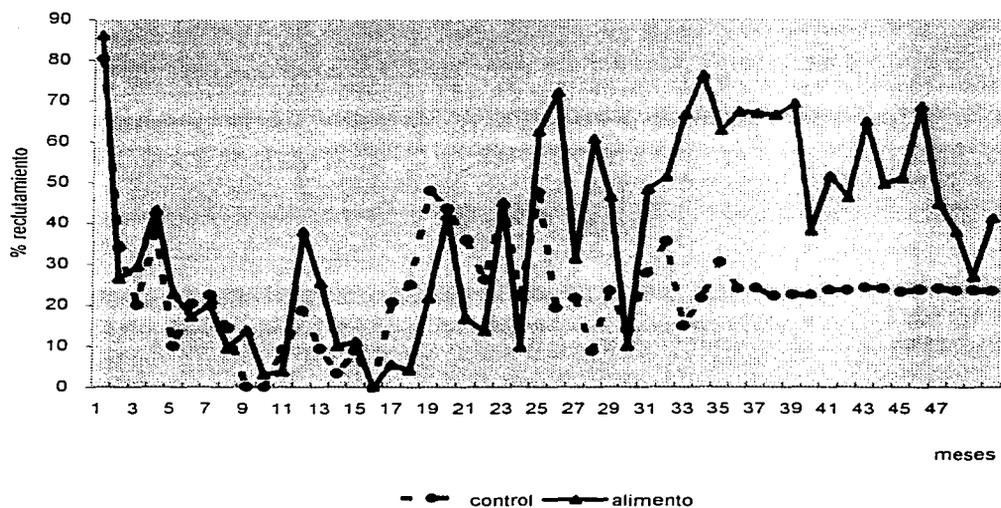


Figura 10.- Reclutamiento de individuos en *Liomys pictus*.
 La línea punteada indica el inicio de la adición de alimento.
 Se nota un incremento en el reclutamiento durante el periodo de adición de alimento en los sitios experimentales.

10). En varios meses el reclutamiento fue hasta tres veces mayor en sitios con alimento adicional. Contrariamente a lo que se pudo observar en estos sitios, donde el reclutamiento se mantuvo alto con algunas variaciones, en los sitios control se estabilizó después de algunas fluctuaciones durante los primeros meses de manipulación.

En general, hubo descensos en el reclutamiento para los sitios experimentales en los primeros meses de las épocas de lluvias y hacia el final de la manipulación, en el mes de marzo. Los adultos constituyeron la mayoría de los individuos nuevos marcados, teniendo las crías un pequeño aporte. Al parecer, el alimento atrae a un gran número de individuos nuevos aunque pocos se establecen en los sitios.

Proporción de sexos y Actividad reproductiva

Hubo marcadas variaciones en el número de hembras y machos presentes en los sitios experimentales y en los control, al igual que en la proporción de hembras o machos que se encontraban en condición reproductiva, en ocasiones con cambios drásticos de un mes a otro: sin embargo, durante la fase de pre-adición no hubo diferencia significativa en ninguno de estos parámetros entre sitios experimentales y controles. Por lo que respecta a la fase de adición, sólo se observó diferencia significativa para hembras, registrándose tanto un mayor número como una proporción mayor de hembras en condición reproductiva en los sitios experimentales (Figura 11).

Por lo que respecta a machos, no hubo diferencia entre sitios experimentales y control ni en el número de machos ni en la proporción de estos en condición reproductiva ($U_{0.01(2)(12,12)} = 117$). Aunque el porcentaje de machos con actividad reproductiva resultó similar, se observaron más fluctuaciones en los sitios con alimento adicional.

Al comparar el promedio mensual del número de machos y hembras presentes en los cuadrantes, no se encontró diferencia en la proporción de sexos que había en sitios experimentales con respecto a sitios control en los años pre-adición, mientras que en los años de manipulación, si bien el número de machos en los sitios experimentales y sitios control fue similar, el número de hembras fue significativamente mayor en los sitios con alimento ($\chi^2_{0.05, 3} = 7.815$).

Para comparar el porcentaje de individuos de cada sexo que se encontraron en condición reproductiva, se hicieron comparaciones por años antes y durante la adición de alimento, encontrándose diferencia significativamente para hembras en los dos años de la adición ($U_{0.05(2), 11,11} = 15$; $U_{0.05(2), 15,15} = 31$)

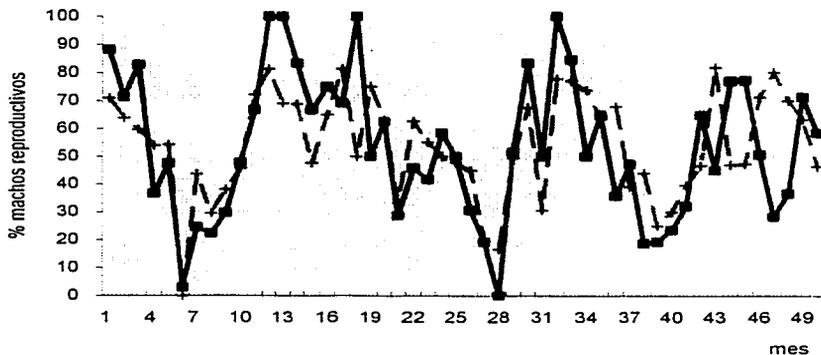
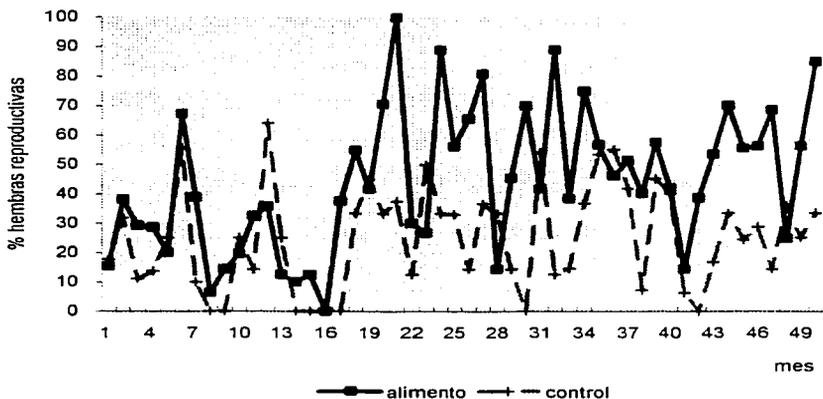


Figura 11.- Porcentaje de hembras (a) y machos (b) de *Liomys pictus* con actividad reproductiva en sitios control (cont) y con alimento adicional (exp). La línea punteada indica el inicio de la adición de alimento. Sólo para hembras se observó un incremento significativo en la actividad reproductiva en los sitios con alimento adicional.

Estructura de edades

No se encontró diferencia significativa, ni antes ni durante la manipulación, en la proporción de individuos pertenecientes a las tres clases de edad consideradas ($\chi^2_{0.05, 2} = 3.841$, Figura 12).

A lo largo del estudio se capturaron pocas crías, siendo abril (para el control) y mayo (para el experimental) los meses con mayor número de crías en los diferentes años. Para los juveniles se observaron dos picos, uno en la época de sequía y otro a fines de la época de lluvia, hubo un adelanto en el primer pico de emergencia de juveniles en los sitios experimentales (mayo y noviembre, vs. junio y noviembre). Con respecto a los adultos, los sitios control presentaron menos variación en el número de adultos que los sitios con alimento adicional, en estos últimos se registró el mayor número de adultos por mes (23 individuos).

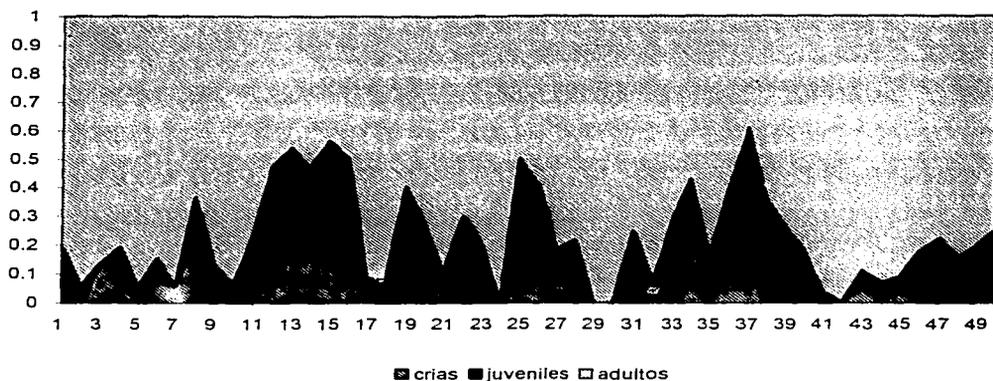
Tanto el número de crías como el de juveniles mostraron dos picos, coincidiendo ambos en el primero (junio), pero presentando un desfase de un mes para el segundo, (noviembre para crías y diciembre para juveniles). El número de adultos fue bajo al inicio del periodo, con incrementos notables en junio, octubre y enero (Figura 12).

Persistencia y residencia

El tiempo promedio de residencia para *Liomys* fue de 3.2 meses en los sitios control, y 2.5 en los sitios experimentales. La persistencia, o porcentaje de individuos que sobrevivieron a lo largo de la adición de alimento no mostró diferencias significativas entre sitios control y tratamiento ($F_{0.05(2), 24, 24} = 1.1388$): sin embargo, fue ligeramente mayor en los sitios control. En estos, un 36% de los roedores permaneció tres meses o más en los sitios, en comparación a un 29% en los sitios con alimento extra. A doce meses del inicio de la manipulación, sólo un 4 por ciento de los roedores permaneció tanto en los sitios control como en los experimentales.

Aún cuando en los sitios control se registró un mayor porcentaje de individuos marcados al inicio del experimento, fue en los sitios experimentales donde se observó el mayor tiempo permanencia de algún individuo (24 meses, Figura 13).

alimento



control

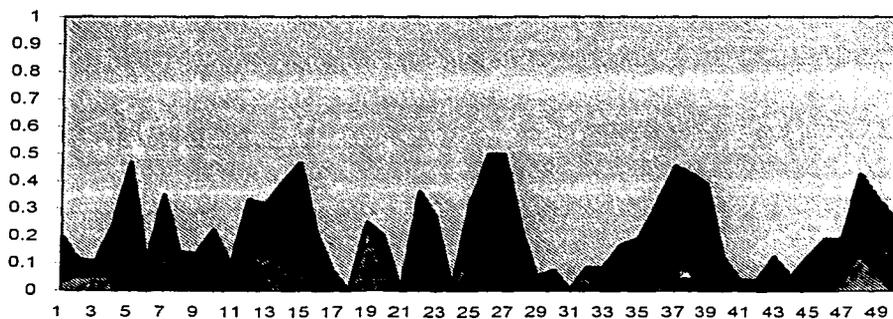


Figura 12.- Clases de edad para *Liomys pictus*. No hubo diferencia entre sitios control y sitios con alimento adicional.

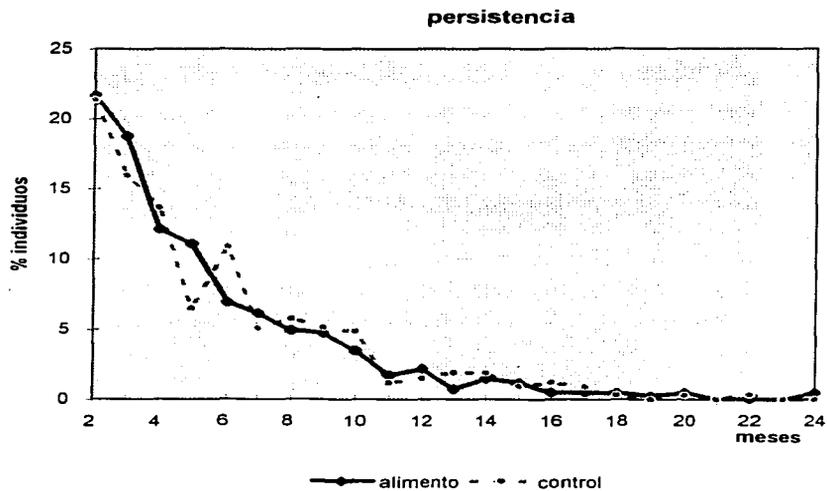


Figura 13.- Persistencia de individuos en *Liomys pictus*. No hubo diferencia significativa en la persistencia en sitios control y sitios con alimento adicional, aunque en estos últimos se registró la mayor persistencia (24 meses).

Desplazamiento diario promedio

Al comparar el desplazamiento diario entre las épocas de lluvia y de sequías tampoco se encontró diferencia significativa ni antes ni durante la adición de alimento para ninguno de los sitios ($H_{0.0094, g1 = 8} = 13.8904$). Sin embargo, cuando se comparó el desplazamiento que tuvieron durante todo el estudio los roedores en los sitios experimentales en relación a los sitios control, sí se encontró una diferencia significativa, con una mediana menor en los sitios experimentales (8 tratamiento vs. 9.84, control. $H_{0.0059, g1 = 1} = 7.585$) sugiriendo esto que hubo menor desplazamiento en los sitios con alimento. Del mismo modo, sólo para los sitios experimentales se encontró una diferencia significativa al comparar el movimiento de los roedores en los sitios experimentales antes y durante la adición, la mediana fue menor durante la adición de alimento (mediana 8.0 antes, 3.71 después; $T_{0.0001, n = 92, 108} = 10730.5 : 9.46$ vs. 8. $H_{0.0153, g1 = 1} = 5.88614$) lo que sugiere que hubo menor desplazamiento. Para los sitios control, hubo también una diferencia significativa antes y durante la adición, pero en este caso la mediana fue mayor durante la adición, lo que sugiere que el desplazamiento fue mayor durante la adición de alimento (mediana 8.0 antes, 9.64 durante; $T_{0.0203, n = 92, 108} = 8298.5$).

Al analizar el desplazamiento por sexos, en cuanto a hembras, no hubo diferencia significativa en el desplazamiento de hembras ni entre épocas de sequías y de lluvias ($H_{0.7125, g1 = 3} = 2.1265$). En cambio, durante los dos años previos a la adición sólo uno de los dos sitios experimentales mostró una mediana superior a los otros sitios lo que dió una diferencia significativa (10.1 y 5, tratamiento vs. 8 y 8, control, $H_{0.0277, g1 = 3} = 9.123$; $T_{0.026, (2), n = 23/27} = 701$); sin embargo, no hubo ninguna diferencia significativa durante los dos años de la adición entre sitios experimentales y controles, aunque la mediana fue mayor en los sitios control que en los experimentales (11.5 y 9.79 control vs. 5.33 y 8 tratamientos; $H_{0.0415, g1 = 3} = 8.23$), lo que indicaría que en estos hubo menor desplazamiento.

Para machos, durante los dos años previos a la adición de alimento no hubo diferencias en el desplazamiento antes de la adición, tampoco entre épocas aunque las medianas difirieron entre los sitios experimentales y control (8 y 6 control, vs. 12.4 y 8, tratamiento.; $H_{0.2578, g1 = 3} = 4.03$). En cambio, durante los dos años de adición sí hubo diferencia entre los tratamientos, con una mediana mucho menor sobre todo en uno de los sitios experimentales (4 y 0, tratamiento, vs. 8 y 9, control; $H_{0.0001, g1 = 3} = 21.72$). También, al comparar el desplazamiento de machos en los sitios experimentales antes y durante la adición se encontró una diferencia significativa con una mediana menor durante la adición (mediana 8.0 antes, 0.0 después; $T_{0.0001, n = 46, 54} = 2802.5 : 12.39$ y 8, antes vs. 4 y 0, durante; $T_{0.0157, n = 23, 27} = 711$;

$T_{0.0314, n=23, 27} = 697.5$) mientras que en los sitios control no hubo diferencia alguna (mediana 8.0 antes, 8.1 durante: $T_{0.1493, n=46, 54} = 2114$).

Al comparar el desplazamiento de hembras con respecto al de machos no se encontró diferencia en cada sitio, antes y durante la adición, no se encontró diferencia ni en sitios experimentales ni en control ($T_{0.46, n=46/46} = 2045$).

DISCUSION

Riqueza de especies y densidad poblacional

Como resultado de la adición se esperaba un efecto a nivel de comunidad, consistente principalmente en un incremento en la diversidad de especies, expresada a través de la riqueza o la abundancia de las especies presentes; aunque en pocos casos se ha estudiado el efecto de la adición de alimento a nivel de comunidad, se ha reportado un cambio en la estructura una comunidad debido a la adición de una especie, resultante en el aumento de la riqueza en los sitios con alimento adicional (Abramsky, 1978); en otro caso, aunque hubo adición de dos especies a los sitios con alimento extra, estos desplazaron a otras especies por lo que la riqueza no varió (Cole y Batzli, 1978). Se ha mencionado que no es claro aún si la adición de una nueva especie en los sitios experimentales es resultado de un incremento absoluto en los recursos o de la adición de un nuevo recurso (Boutin, 1990). Por lo que respecta a nuestro caso, la predicción no se cumplió plenamente, ya que a pesar de que se registró una diferencia en la riqueza de especies al haber, durante la adición de alimento, dos especies más en los sitios control (*Oryzomys megalotis* y *Batomys musculus*) el bajo número de individuos de cada una (uno y dos, respectivamente) sugiere que se puede tratar de individuos transitorios que fueron capturados en su paso hacia otros sitios. El cambio de abundancia en algunas de las especies tampoco muestra relación clara con la adición, ya que no obstante haber registrado una mayor presencia de *Reithrodonomys fulvescens* en los sitios con alimento, en los sitios control también que hubo un incremento en el número de individuos de *Marmosa canescens*.

El incremento en el índice de diversidad tanto en los sitios experimentales como en los controles nos sugiere que el aumento en la riqueza de especies -y en la abundancia de dos de ellas- puede ser un fenómeno independiente de la manipulación, posiblemente relacionado con la migración de especies entre diferentes regiones de la zona de estudio debidas, tal vez, a cambios en las condiciones microambientales requeridas por estas especies. *Liomys pictus* fue la especie más capturada, seguida

por *Reithodontomys* y *Marmosa*. Las especies restantes se podrían considerar como visitantes ocasionales, posiblemente individuos en tránsito hacia otros sitios o individuos residentes de zonas aledañas que incursionan en estos sitios en búsqueda de alimento o algún otro recurso.

Un factor cuya influencia no se pudo evaluar fue la perturbación ocasionada por el fenómeno de "El Niño", que ocasionó cambios en la cantidad y distribución de la precipitación en el primer año de la manipulación, afectando también la calidad del hábitat debido a inundaciones y acarreo de suelo, hojarasca y semillas. Es factible que algunas perturbaciones ocasionadas por este fenómeno influyeran en la riqueza y abundancia de las especies de pequeños mamíferos, aunque no se puede especificar aún si la disminución de las poblaciones es debida a los cambios drásticos en la disponibilidad de recursos en la zona, o a cambios en el ambiente resultado de las perturbaciones. Lo que se evidencia durante el periodo de estudio es una marcada disminución en la densidad poblacional posterior a la ocurrencia de "El Niño" y un aumento pero hasta el año siguiente de "El Niño".

Densidad Poblacional

Por lo que respecta al efecto de la adición de alimento en la densidad poblacional y el decline de las poblaciones, la predicción de que la adición de alimento llevaría un notable incremento en la densidad no se cumplió sino hasta el segundo año, ya que durante el primer año de adición no se encontró efecto significativo, lo que coincide con los resultados de otros estudios (Abramsky, 1978; Duquette y Millar, 1995; Watts, 1978). Durante el segundo año de adición, se observa un aumento de hasta el doble de densidad en los sitios con alimento extra, lo que concuerda con los resultados de otros estudios en zonas templadas (Brown y Munger, 1985; Cole y Batzi, 1978; Fordham, 1971; O'Donoghue y Krebs, 1992; Taitt y Krebs, 1981) lo que muestra la conveniencia de realizar estudios estudios por un periodo mayor de tiempo al que se ha considerado en la mayoría de los casos (un año o menos) a fin de establecer los efectos a corto, mediano y largo plazo de las manipulaciones, así como para tener seguimiento de los mecanismos de recuperación después de las manipulaciones. En este caso, fue necesario adicionar alimento por dos años para observar un efecto significativo en la densidad, aún cuando otros cambios como el aumento en el reclutamiento o la proporción de hembras con actividad reproductiva requirieron menos tiempo para evidenciarse. Se ha mencionado los heteromidos pueden almacenar grandes cantidades de alimento en las madrigueras (Hansell, 1993), por lo que el efecto de la adición podría variar considerablemente dependiendo del comportamiento alimenticio. Se podría esperar que se presentaran diferencias en la respuesta a la presencia de alimento adicional entre organismos

acaparadores y no acaparadores si es que los primeros el alimento acaparado se destina, más que a un consumo inmediato, a una reserva para las épocas de escases, con lo que en los primeros el efecto de la adición podría manifestarse en un plazo mayor.

En el caso de otras especies, no se observó efecto alguno, lo que podría deberse principalmente a dos razones, que estas especies no consuman en cantidades importantes semillas -aunque esto parece poco probable- por lo que una mayor disponibilidad de alimento no les afectaría, o que estas especies en selva baja sean desplazadas por *Liomys*.

Para el caso de los pequeños mamíferos, especialmente *Liomys*, el comportamiento alimenticio puede ser un factor determinante en el tiempo de respuesta a nivel poblacional, ya que bajo las condiciones de experimentación no se puede conocer el tiempo que transcurre entre la apropiación del recurso y su consumo ya que las semillas pueden permanecer almacenar por varios meses.

Un factor que conviene estudiar es la estabilidad de los ecosistemas ante manipulaciones experimentales, ya que, como se ha mencionado, los ecosistemas tienen un tiempo de respuesta a los cambios en el ambiente (Krebs, 1985). Aunque resulta aventurado hacer comparaciones entre las respuestas de la vegetación y la fauna, hay coincidencia entre el tiempo de respuesta -dos años- a una adición de nutrientes en *Ipomea wolcottiana* en Chamela y en la adición de semillas para *Liomys*. En un experimento de adición de fósforo realizado en la misma zona de estudio durante dos años se encontró, en forma similar a nuestros resultados, que durante el primer año los árboles de *Ipomea wolcottiana* no hubo respuesta ni en la acumulación de biomasa ni en la producción de estructuras reproductivas, aunque sí en el aumento de peso de las semillas, mientras que en el segundo año hubo, además del aumento en peso de las semillas, incremento en el número de inflorescencias, flores y frutos (Parra, 1995). Esto sugiere también que el tiempo de asimilación de recursos y su asignación a diferentes estructuras o funciones puede pasar desapercibido si el tiempo de estudio es menor al tiempo en que se puede apreciar la respuesta del sistema. En este sentido, realizar estudios a largo plazo contribuiría a poder establecer que patrones o procesos de esta comunidad tienen respuestas a corto, mediano o largo plazo.

Independientemente de las diferencias significativas en los niveles poblacionales entre sitios experimentales y sitios control, y a pesar de que en los primeros los niveles poblacionales fueron mayores, el decline de las poblaciones observado entre fines de las épocas de lluvias e inicio de las épocas de secas se presentó con un patrón similar en ambos casos.

Los resultados parecen apoyar la idea de que una mayor cantidad de alimento no es suficiente para prevenir la disminución que experimentan las poblaciones de pequeños mamíferos anual o

multianualmente (Boutin, 1991; Cole y Batzli, 1978; Flowerdew, 1972; Krebs y DeLong, 1965; Taitt, 1981; Taitt y Krebs, 1981), y deja duda respecto a la creencia de que las disminuciones cíclicas observadas en poblaciones naturales se deben a cambios en la disponibilidad de alimento (Romero, 1993) pero cabe también la posibilidad de que se requieran tiempos mayores de experimentación, o la adición en un área mayor, para inducir un cambio significativo y prevenir esos declines, tal como lo mencionas Duquette y Millar (1995) al no encontrar incrementos en la densidad después de un año de adición de alimento en el trópico con *Peromyscus mexicanus*. Paralelamente, el estudio de la producción en masa de semillas en ciertas especies de árboles sugiere la dependencia entre los ciclos de fructificación y el aumento cíclico en la densidad para organismos relacionados directa o indirectamente con la producción (Otsfeld *et al.*, 1996); sin embargo, la existencia de pocos estudios a largo plazo de poblaciones animales, y la menor cantidad de estudios que evalúen paralelamente la disponibilidad natural de alimento y sus variaciones a largo plazo, dificultan poder establecer una relación más precisa entre niveles cíclicos poblacionales y ciclos de fructificación.

Es conveniente evaluar otros factores, como pueden ser los niveles de depredación sobre los roedores en sitios con diferente cantidad de recursos, o las diferencias en el comportamiento de los individuos, como el tiempo dedicado al forrajeo, motivadas por la disponibilidad de recursos y que pueden repercutir en la adecuación o sobrevivencia de los individuos.

La densidad encontrada a lo largo del estudio fue mayor que la reportada por Romero (1993), pero similar a la reportada por Ceballos (1989) y Briones (1992). Romero considera que la cercanía de las trampas en los dos estudios mencionados puede haber influido en la atracción de roedores a la zona de muestreo, sin embargo, el tiempo relativamente corto que las trampas permanecen en los sitios -tres días- y la similar proporción de capturas del primer día con respecto al tercero, no parecen apoyar esta idea.

Patrones poblacionales, comparación con otros estudios y tendencias a mediano plazo.

Durante los cuatro años que abarcan este estudio se pudo monitorear mensualmente a las poblaciones de pequeños mamíferos en la zona, lo que permitió observar diversas fases de la dinámica que siguen estas poblaciones en el área.

En el estudio realizado por Ceballos (1989) en la misma zona, se menciona que la población de *Liomys* se incrementó en once veces a lo largo del año de estudio. Los menores niveles poblacionales se detectaron al inicio del estudio, de Mayo a Diciembre, con densidades de 6.4 ind/ha. Después, la

población aumentó notablemente de Enero a Junio, alcanzando un pico en Mayo y presentando una densidad máxima de 67.7 ind/ha. La densidad presentó valores diferentes para un mismo mes en años sucesivos y valores diferentes, pero no significativos, para los sitios de un mismo tipo de vegetación. De forma similar a nuestros resultados, *Liomys* fue la especie dominante, abarcando la mayoría de las capturas. En general, se observó un progresivo aumento en la población durante la época de sequía, y un nivel estable, pero menor, en la época de lluvias.

Romero (1993), encontró a lo largo de 12 años, que la población presentaba variaciones entre los diversos años, pero sólo contó con datos de capturas bimestrales por un año. Los niveles poblacionales reportados fueron menores que en el estudio de Ceballos y en otro de Briones (1992), y aunque ella lo atribuye al método de muestreo, considero que, además de las variaciones ambientales entre su periodo de estudio y el presente, las diferencias en la densidad pueden también ser atribuidas a diferencias entre los sitios de captura que no pudieron evidenciarse al trabajar ella en un sólo sitio, aunque haya sido de mayor área que el nuestro. Tanto Ceballos, como yo, encontramos variaciones en la densidad poblacional entre sitios aún dentro de un mismo hábitat.

Es difícil hacer alguna comparación entre los resultados obtenidos por Romero y Ceballos, ya que la primera sólo cuenta con tres muestreos para el mismo periodo. Sin embargo, una comparación muy burda sugiere que ambos obtuvieron un patrón similar, con densidad baja al principio, un incremento en la primera parte de la época de sequía de 1997, y un descenso de mediados-fines de la época de sequía que se prolongó hasta la época de lluvia.

En nuestro caso, la densidad poblacional estuvo alrededor de 30 ind/ha durante el primer año (1990), presentándose un decline hacia fines de la época de lluvias. En este primer año hubo dos picos poblacionales, uno en época de secas y el otro en lluvias. La población fue decreciendo constantemente desde mediados de la época de lluvia (agosto) hasta el fin de la temporada de lluvia del año siguiente (alrededor de 10 ind/ha, noviembre 1991). En lo que normalmente hubiera correspondido a inicio de la época de sequía del año posterior (1992), se presentó el fenómeno de "El Niño", ocasionando que en el mes de enero se presentara una precipitación mayor al total anual registrado para algunos años. Durante los meses de enero a abril se registró un aumento en la población a niveles similares a los registrados el primer año. A partir de abril, se registraron fluctuaciones en la densidad y en general se presentó un descenso a niveles de entre 10 y 17 ind/ha. En este año (1992) se inició la adición de alimento, y no hubo un patrón claro en cuanto a la densidad y la cantidad de alimento disponible, ya que en los sitios con alimento se registraron en varias ocasiones los niveles de densidad más bajos. Para 1993, el inicio de la época de sequía coincidió con un nuevo incremento en la densidad poblacional que se mantuvo

hasta mediados de la época de secas. (abril-mayo). Posteriormente, en los sitios control se observaron variaciones en la densidad, pero en general hubo un descenso que se mantuvo hasta fines del estudio. Para los sitios con alimento, se observó un descenso gradual, pero a niveles de densidad mayores, que se mantuvo hasta el fin del estudio.

Se puede decir que en esos cuatro años se la densidad poblacional varió considerablemente, aunque en las épocas de secas se registraron los mayores niveles poblacionales, y sólo para 1993, el segundo año de la adición, se registraron valores muy por encima de los registrados previamente, pero sólo para los sitios con alimento adicional, aunque no se evitó que se presentara el descenso normal en la densidad poblacional que acompaña a la época de lluvias.

Una posibilidad para explicar estos descensos, aparte de la probable influencia del alimento disponible, es el aumento en la presencia (número) y actividad de depredadores durante la época de lluvias, ya que, al menos en los sitios de estudio, durante las lluvias se observaron con frecuencia serpientes y aves que se alimentan de roedores.

Biomasa

En algunos estudios al adicionar alimento se ha obtenido un claro aumento del peso, el ritmo de crecimiento o el tamaño promedio en individuos (Boutin, 1991; Cittadino *et al.*, 1994; Cole y Batzli, 1978; Deslippe y Savolainen, 1994; Flowerdew, 1972); en este caso sin embargo, hubo gran variación en el peso que tuvieron los individuos a lo largo del estudio. Aunque se esperaba que la biomasa capturada o el peso de los individuos con alimento adicional fuesen mayores, no se observó alguna respuesta significativa en ninguno de los dos años. Para el segundo año de adición, se esperaba que a mayor densidad poblacional en los sitios experimentales correspondiera una mayor biomasa capturada; sin embargo, esto no fue así y hay que considerar que la densidad poblacional se calculó en base al mínimo número vivo, lo que toma en cuenta para un periodo dado tanto a los individuos que se capturaron como a los que no se capturaron en dicho periodo pero que se capturaron después; la biomasa capturada, en cambio, se evaluó sumando el peso corporal de los individuos capturados en cada periodo.

Reclutamiento y desplazamiento

Al parecer la población de *Liomys pictus* se compone en gran parte de individuos que migran de otros sitios, lo que se deja ver por el alto porcentaje de individuos nuevos que se reclutan cada mes (hasta un 76 %). Este incremento en la inmigración coincide con lo esperado al inicio del estudio, y con lo reportado por otros autores como efecto de la adición de alimento (Cittadino *et al.*, 1994; Doonan y Slade, 1995; Klenner y Krebs, 1991; Taitt y Krebs, 1981; Taitt, 1981). Posiblemente bajo las condiciones en que se desarrollan los experimentos se afecten patrones de comportamiento (dispersión y organización espacial) más que aspectos reproductivos, como lo indica la modificación del tamaño de territorio, principalmente para hembras, en algunos estudios. Por ejemplo, el alimento adicional repercutió en una disminución del ámbito hogareño de hembras en *Clethrionomys rufocanus*, en tanto que los machos presentaban mayor solapamiento conforme aumentaba la densidad (Ims, 1987), del mismo modo, para *Peromyscus maniculatus* y *Microtus townsendii* también se ha observado una disminución en el ámbito hogareño cuando hay más alimento (Taitt, 1981; Taitt y Krebs, 1981). Esta disminución del ámbito hogareño parece ser un factor que determina el aumento en la densidad al permitir la presencia de un mayor número de organismos en el mismo territorio. En el caso de *Peromyscus mexicanus*, también en el trópico, pero húmedo, no se encontró ningún efecto de la adición de alimento en un año de estudio (Duquette y Millar, 1995), lapso en el cual para *Liomys* ya se evidenciaba un aumento en los individuos nuevos -adultos- que se registraban en los sitios experimentales.

Aunque se esperaba que hubiese diferencias importantes en el desplazamiento de los individuos entre las épocas de secas y de lluvias, y aunque varios autores han reportado cambios importantes en el tamaño del ámbito hogareño debidas a la adición de alimento, para este estudio el desplazamiento diario promedio en general no difirió ni entre épocas ni entre sitios experimentales y control, pero sí dentro de los sitios experimentales al comparar antes y durante la adición.

El que no se haya encontrado diferencia entre estaciones nos indica que las diferencias observadas sí pueden ser atribuidas al efecto de la adición, pero también fueron un resultado contrario a lo que se esperaba, ya que la marcada estacionalidad y la concentración de producción de semillas en una época del año nos sugerían que los roedores deberían de encontrarse más activos en la época de sequía, y que en la época de lluvias deberían de tener un desplazamiento menor ya que, además de que hay menor disponibilidad de semillas, depredadores como las serpientes suelen estar más activos en la época de lluvias.

En general el cambio registrado puede atribuirse principalmente a la disminución del desplazamiento en machos, ya que no hubo diferencia significativa en lo que concierne a hembras. En los sitios control el desplazamiento diario promedio fue similar, aunque no igual, al reportado por Ceballos (1989) (cerca de los 10 mts), aunque la varianza fue grande tanto antes como después de la adición, ya fuera en los sitios control o en los experimentales.

La diferencia observada para las hembras en uno de los sitios antes de la adición de alimento, puede sugerir alguna deficiencia en el alimento disponible en esos sitios antes de la adición, lo que determinaba que tuvieran que desplazarse mayores distancias. De ser cierto esto, concordaría con lo que se ha mencionado, de que adicionar la cantidad de alimento tiene efecto significativo principalmente en los sitios donde hay carencia del recurso (Boutin, 1990): con la adición se pudo haber subsanado esa deficiencia por lo que después ya no se registraría diferencia. Para las hembras, la adición no fue suficiente, o bien no influye, para que se evidencie un efecto significativo, como en el caso de los machos, para los cuales el contar con alimento suplementario sí parece influir en que requirieran desplazarse menos.

Desafortunadamente, al considerar únicamente a los individuos que son capturados dos o más ocasiones por periodo de muestreo excluye a aquellos individuos migrantes que pueden incursionar en los sitios con alimento extra. En este caso, la disminución -aunque parcial- del ámbito hogareño coincide con el aumento en la inmigración (Boutin, 1990; Taitt y Krebs, 1981).

El comportamiento migratorio registrado hace pensar que los desplazamientos de los individuos para conseguir alimento puedan ser más comunes de lo que se había considerado para esta zona (Ceballos, 1989). Koford (1992) reporta que el incremento en la población de *Tamiasciurus hudsoni* puede reflejar el aumento o extensión de los movimientos de esas ardillas en áreas con alimento extra. Esto coincide con el hecho de que en nuestro estudio la densidad poblacional en los sitios con alimento adicional no se incrementara debido a una mayor actividad reproductiva, sino aparentemente por migración, ya que aún cuando se detectó una mayor proporción de hembras con actividad reproductiva en los sitios con alimento adicional, el número de crías capturadas no fue superior.

El efecto del alimento puede no estar restringido a individuos residentes en los sitios de adición, sino repercutir en zonas adyacentes y en formas no analizados en este estudio. Las áreas experimentales pueden ser elegidas como territorio temporal para reproducción o como sitios surtidores de alimento, y no necesariamente como lugares de residencia permanente. Las hembras con crías pueden viajar a estos sitios para coleccionar semillas y regresar a otros sitios donde tengan sus madrigueras fuera de los sitios de trampeo. Algunas evidencias que apoyan esto son haber encontrado acúmulos de semillas de girasol a

más de 70 metros de uno de los sitios experimentales. el hecho de que varios de los individuos capturados en las trampas de la periferia al momento de ser liberados se dirigieran hacia sitios fuera del cuadrante. y que en cuadrantes adyacentes de selva mediana se capturaran individuos de *Liomys* con semillas de girasol en los abazones. Desafortunadamente la estructura de la vegetación y la poca visibilidad resultante de ella dificultan el seguimiento de individuos a fin de poder localizar sus madrigueras.

El balance entre los costos y beneficios de trasladarse a otras zonas para recolectar alimento y los de construir una madriguera en los sitios con alimento adicional. o de competir con otras hembras o machos para ocupar alguna que esté vacante. podría influir en que las hembras sólo realicen incursiones para alimentarse pero mantengan su madriguera en otro sitio. Si. como menciona Hansell (1993). la construcción de madrigueras y nidos implica costos como la acumulación de materiales de construcción. y la inversión de tiempo y energía para construirla. puede ser que el balance sea desfavorable para el ratón. y le resulte más económico desplazarse -posiblemente en forma ocasional- a sitios con alimento abundante. Evaluar estos costos y beneficios. y en general el esfuerzo dedicado a diferentes actividades. daría un mejor idea de las actividades que implican mayor inversión de energía. o en su momento. un mayor riesgo para los individuos. y que podrían influir en su adecuación y sobrevivencia.

Reproducción

En otros estudios. uno de los efectos más evidentes de la adición de alimento ha sido el adelanto y. o el alargamiento de la época reproductiva. También se ha registrado un descenso en la edad a la primera reproducción y un incremento en la intensidad reproductiva para las hembras. es decir. un mayor número de eventos reproductivos a lo largo del año (Boutin. 1990; Cittadino *et al.*. 1994; Cole y Batzli. 1978; Taitt y Krebs. 1981). En Chamela. a pesar de la marcada estacionalidad en la región. no hubo una época de reproducción claramente definida. y se pudieron detectar hembras y machos en condición reproductiva a lo largo de todo el año.

El aumento en la actividad reproductiva que se esperaba como consecuencia de la manipulación se cumplió parcialmente. puesto que en los sitios con alimento adicional se registró un mayor número de hembras que en los sitios control y. del mismo modo. se detectó una mayor proporción de hembras en condición reproductiva. Sin embargo. los machos no mostraron diferencia significativa ni en el número de machos presentes en los sitios ni en la proporción de machos en condición reproductiva. La falta de respuesta en la actividad reproductiva de machos ante una mayor disponibilidad de alimento ha sido reportada para otros casos. (Cole y Batzli. 1978; Doonan y Slade. 1995). Lo anterior. junto con las

diferencias en el desplazamiento entre hembras y machos refuerza la idea de que, en *Liomys*, machos y hembras pueden mostrar una respuesta diferencial ante los cambios en el ambiente pues se considera que las diferencias numéricas en las respuestas de machos y hembras pueden indicar la existencia de diferentes mecanismos de regulación para los sexos dentro de una misma especie (Fordham, 1971).

Las grandes variaciones en el número de hembras y machos presentes tanto en sitios experimentales como en sitios contribuyó a que no se encontrara diferencia en la proporción de sexos entre tratamiento y control, aunque durante la adición de alimento si se encontró un mayor número de hembras en los sitios con alimento adicional. El que la presencia de machos sea similar entre sitios control y tratamientos apoya el hecho de que el número de machos en épocas reproductivas puede estar controlado por mecanismos de comportamiento (Fordham, 1971), no así el de hembras que podría estar influenciado por recursos disponibles.

Sobrevivencia y estructura de edades

Contrariamente a lo esperado, no se pudo detectar una diferencia estadística en los indicadores de la supervivencia de los organismos (persistencia y residencia) entre los tratamientos, algo que también se ha reportado por otros autores (Boutin, 1991; Boutin y Larsen, 1993), se pudo observar una mayor persistencia de los individuos en los sitios con alimento adicional. En nuestro caso los adultos fueron la clase de edad que estuvo presente a lo largo de todo el estudio, y cabe la posibilidad de que hayan sido favorecidos por la adición más que los juveniles o las crías. Ya en otro estudio se ha reportado un efecto diferencial de la adición de alimento en la supervivencia de las distintas clases de edad, favoreciéndose a adultos, más no a crías (Fordham, 1971). El que haya habido un mayor número de hembras en condición reproductiva en los sitios con alimento sugiere que si se vió favorecida la reproducción, aunque el número de crías no se haya incrementado también. Posiblemente la supervivencia de crías esté más relacionada con factores como la depredación que con la presencia de alimento: de ser así, la estructura de edades y el número de crías no se vería modificado significativamente por la adición.

En algunos estudios se ha reportado un avance en la emergencia de crías en sitios con alimento adicional (O'Donoghue y Krebs, 1992; Watts, 1970), y aunque la coincidencia inicial observada en el pico del número de crías y juveniles en los sitios experimentales puede sugerir que algunas de las hembras fueron receptivas antes que otras, lo que permitiría el nacimiento de crías y su emergencia del nido antes que en los sitios control, en nuestro caso no hay evidencias suficientes para atribuir a la

manipulación estos desfases, especialmente porque el número de crías y juveniles capturados fue pequeño.

CONCLUSIONES

La adición de alimento en el bosque tropical caducifolio tuvo efecto significativo sólo en algunos de los parámetros analizados, los resultados coinciden con otros estudios que reportan un aumento en la densidad poblacional y el reclutamiento, con una disminución del ámbito hogareño debido a la adición de alimento, pero principalmente para machos. Aunque se observó un incremento en la actividad reproductiva de hembras, no se registró ningún aumento en el número de crías ni en la presencia de juveniles debido al alimento adicional. Del mismo modo, la adición de alimento no parece tener efecto en el peso que muestran los individuos, ni en la sobrevivencia o en la proporción de sexos.

Los efectos de la adición de alimento se observaron a diferentes plazos, lo que sugiere que la adición de alimento va modificando paulatinamente varias características de los individuos y las poblaciones, por lo que para conocer el efecto real de la manipulación de alimento es preferible realizar manipulaciones que contemplen evaluaciones a corto y largo plazo. En este caso, algunos cambios observados se dieron a corto plazo, como el aumento en el porcentaje de individuos nuevos reclutados por periodo de muestreo, y en la actividad reproductiva de las hembras, y otros a mediano plazo, como el aumento en la densidad de individuos en los sitios experimentales y la disminución del desplazamiento diario promedio en machos.

La suspensión de la adición a los dos años anuló la posibilidad de registrar otros posibles efectos observables a largo plazo. Cabe la posibilidad, tanto para este como para otros estudios similares, que en los parámetros para los que no se observó efecto, el lapso de tiempo haya sido insuficiente para detectar una respuesta significativa. El hábito de acaparar alimento pudo haber sido un factor que retrazó la manifestación de efectos esperados.

Liomys picuts es la especie dominante en la selva baja caducifolia, y por lo que respecta a las otras especies capturadas, los cambios en la riqueza y abundancia tanto en sitios control como en experimentales sugieren que los individuos capturados constituyen pequeños grupos que se establecen temporalmente y que se van desplazando dependiendo de la abundancia de recursos. De acuerdo a lo encontrado en los diferentes años, podemos indicar que la diversidad, la riqueza y la abundancia de las especies presentaron variaciones inter- e intra- anuales, aunque se observó un incremento al paso del tiempo pero sin aparente relación con la adición de alimento. En estudios de manipulación es

conveniente disponer de datos previos a la manipulación para distinguir los efectos debidos a la manipulación de los que puedan ser causados por otros factores.

Al parecer, hembras y machos de *Liomys pictus* presentan una respuesta diferencial a la cantidad de alimento disponible, la cual podría depender de factores fisiológicos o de comportamientos desencadenados por la cantidad de alimento disponible, siendo este último un aspecto que conviene estudiar.

La falta de concordancia entre el aumento en la cantidad de hembras con actividad reproductiva y la baja proporción de crías capturadas es un aspecto que debe considerarse con detalle, ya que hay factores que no se pudieron evaluar con el método utilizado, tales como la sobrevivencia y emigración de crías, la depredación, el comportamiento alimenticio de la especie y otros factores como la competencia que puedan disminuir la cantidad real de alimento que es aprovechado por los organismos.

Hay varios factores que no se han evaluado en este experimento y que pueden tener influencia en que no se detectara un aumento en el número de crías capturadas como consecuencia de un mayor número de hembras con actividad reproductiva. Algunos experimentos de laboratorio ayudarían a evaluar con más precisión el tamaño de camada en hembras bajo diferentes condiciones de alimento, y un seguimiento individual aún fuera de los cuadrantes podría indicar mejor la emigración de individuos. Será conveniente evaluar otros factores como la depredación y la competencia con otros organismos, por ejemplo hormigas, a fin de valorar con mayor precisión los mecanismos de apropiación de recursos por parte de una especie y saber de qué forma estos se destinan a cubrir diferentes aspectos de la historia de vida.

LITERATURA CITADA

- Abramsky, Z. 1978. Small mammal community ecology. Changes in species diversity in response to manipulated productivity. *Oecologia*, 34:113-123.
- Abramsky, Z. 1983. Experiments on seed predation by rodents and ants in the Israeli desert. *Oecologia*, 57:328-332.
- Augspurger, C. K. y C. K. Kelly. 1984. Pathogen mortality of tropical seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia*, 61:211-217.
- August, P. V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64(6):1495-1507.
- Bonacorso, F. J., W. E. Glanz, y Clark M. Sandford. 1980. Feeding assemblages of mammals at fruiting *Dipterix panamensis* (papilionaceae) trees in Panama: seed predation, dispersal, and parasitism. *Revista de Biología Tropical*, 28(1):61-72.
- Boutin, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology*, 68:203-220.
- Boutin, S. y K. W. Larsen. 1993. Does food availability affect growth and survival of males and females differently in a promiscuous small mammal. *Tamiasciurus hudsonicus*? *Journal of Animal Ecology*, 62:364-370.
- Briones Sálas, M. A. 1991. Patrón demográfico y reproductivo de *Liomys pictus* (Rodentia: Heteromiidae) en un bosque tropical caducifolio. Tesis de Maestría no publicada. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 101 pp.
- Brown, J. H. y D. W. Davidson. 1976. Rodent seed-foraging strategies and competition with ants in the Sonoran Desert. US/IBP Desert Biome Research Memorandum 76-19. Utah State University, vol. 3: vertebrate section, pp. 11-16.
- Brown, J. H. y D. W. Davidson. 1977. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science*, 196:880-882.
- Brown, J. H., D. W. Davidson, J. C. Munger y R. S. Inouye. 1986. Experimental community ecology: the desert granivore system. Pp. 41-61. en: *Community Ecology*. (Diamond, J. y T. J. Case, eds.). Harper & Row, N. York. 665 pp.
- Brown, J. H. y E. J. Heske. 1990. Temporal Changes in a Chihuahuan Desert Rodent Community. *Oikos*, 59:1-12.
- Brown, J. H. y J. C. Munger. 1985. Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. *Ecology*, 66(5):1545-1563.
- Brown, J. H. y R. A. Ojeda. 1987. Granivory: patterns, processes, and consequences of seed consumption on two continents. *Revista Chilena de Historia Natural*, 60:337-349.

- Brown, J. H. y Z. Zeng. 1989. Comparative population Ecology of Eleven Species of Rodents in the Chihuahuan Desert. *Ecology*, 70(5):1507-1525.
- Bullock, S. 1987. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Arch. Met. Geogr. Biocl. Ser. B.*, 36:297-316.
- Bullock, S. y A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22(1):22-35.
- Ceballos, G. 1989. Population and community ecology of small mammals from tropical deciduous and arroyo forest in Western México. Unpublished Ph. D. Thesis. University of Arizona, Tucson, Arizona, 158 pp.
- Ceballos, G. 1990. Comparative natural history of small mammals from tropical forest in Western México. *Journal of Mammalogy*, 71(2):263-266.
- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in neotropical dry forests. Pp. 195-220, en: *Tropical Deciduous Forest*. (Bullock, S., E. Medina y H. Mooney, eds.) Cambridge University Press, Cambridge.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. Los Mamíferos de Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., 436 pp.
- Ceballos, G. y A. García. 1995. Conserving Neotropical Biodiversity: The Role of Dry Forests in Western Mexico. *Conservation Biology*, 9(6):1349-1353.
- Citadino, E. A., P. De Carli, M. Busch y F. O. Kravetz. 1994. Effects of food supplementation on rodents in winter. *Journal of Mammalogy*, 75(2):446-453.
- Cole, F. R. y G. O. Bateri. 1978. Influence of supplemental feeding on a vole population. *Journal of Mammalogy*, 59(4):809-819.
- Collett, S. F., C. Sánchez, K. A. Shum, W. R. Teska y R. H. Baker. 1975. Algunas características poblacionales demográficas de pequeños mamíferos en dos hábitats mexicanos. *Anales del Instituto de Biología, Ser. Zool.*, Universidad Nacional Autónoma de México, 46(1):101-124.
- Davidson, D. W. 1977. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology*, 58:711-724.
- Davidson, D. W., J. H. Brown, and R. S. Inouye. 1980. Competition and the structure of granivory communities. *Bioscience*, 30(4):233-238.
- Deslippe, R. J., y R. Savolainen. 1994. Role of food supply in structuring a population of *Formica* ants. *Journal of Animal Ecology*, 63:756-764.
- Dunning, J. B., Jr., y J. H. Brown. 1982. Summer rainfall and winter sparrow densities: a test of the food limitation hypothesis. *The Auk*, 99:123-129.
- Filip, V., R. Dirzo, J. M. Maass y J. Sarukhán. 1995. Within- and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican Tropical deciduous forest. *Biotropica*, 27:78-86.

- Fleming, T. H. 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperacea), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia*, 51:42-46.
- Fleming, T. H. y G. J. Brown. 1975. An experimental analysis of seed hoarding and burrowing behaviour in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy*, 56(2):301-315.
- Fleming, T. H. and E. R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forest. *Reproductive Botany*, 45-53.
- Fleming, T. H., C. F. Williams, F. J. Bonaccorso, y L. H. Herbst. 1985. Phenology, seed dispersal, and colonization in *Muntingia calabura*, a neotropical pioneer tree. *American Journal of Botany*, 72(3):383-391.
- Flowerdew, J. R. 1972. The effect of supplementary food on a population of wood mice (*Apodemus sylvaticus*). *Journal of Animal Ecology*, 41:553-566.
- Foster, S. A. y C. H. Janson. 1985. The relationships between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*, 66:773-780.
- Fordham, R. A. 1971. Field populations of deer mice with supplemental food. *Ecology*, 52(1):138-146.
- French, A. R. 1993. Physiological ecology of the Heteromyidae: economics of energy and water utilization. Pp. 509-538. en: *Biology of the Heteromyidae*. (Genoways, H. H. y J. H. Brown, eds.). Special Publications (10) of the American Society of Mammalogists, USA. 719 pp.
- García-Oliva, F., J. M. Maass y L. Galicia. 1995. Rainstorm analysis and rainfall erosivity of a seasonal tropical region with a strong cyclonic influence on the Pacific Coast of Mexico. *Journal of Applied Meteorology*, 11:2491-2498.
- García-Oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler*, 73 (3-4):179-186.
- Goldberg, D. E. 1985. Effects of soil pH, competition, and seed predation on the distributions of two tree species. *Ecology*, 66(2):503-511.
- Gómez-Pompa, A. 1985. Los Recursos Bióticos de México. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Alhambra Mexicana, Xalapa, Ver., México. 122 pp.
- Groenendael, J. M. V., S. H. Bullock y L. A. Pérez-Jiménez. 1996. Aspects of the population biology of the gregarious tree *Cordia eleagnoides* in Mexican tropical deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology*, 12:11-24.
- Hansell, M. H. 1993. The ecological impact of animal nests and burrows. *Functional Ecology*, 7:5-12.
- Heithaus, E. R. 1981. Seed predation by rodents on three ant-dispersed plants. *Ecology*, 62(1):163-145.
- Heithaus, R. E., E. Stashko y P. K. Anderson. 1982. Cumulative effects of plant-animal interactions on seed production by *Bauhinia unguolata*, a neotropical legume. *Ecology*, 63(5):1294-1302.
- Howe, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology*, 58:539-550.

- Howe, H. F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation*, 30:261-281.
- Howe, H. F. y J Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13:201-28.
- Howe, H. F., E. W. Schupp, and L. C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Pirola surinamensis*). *Ecology*, 66(3):781-791.
- Ims, R. A. 1987. Responses in spatial organization and behavior to manipulations of the food resource in the vole *Clethrionomys rufocanus*. *Journal of Animal Ecology*, 56:585-596.
- Janzen, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, 23(1):1-25.
- Janzen, D. H. 1977. Promising directions of study in tropical animal-plant interactions. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 64:706-736.
- Janzen, D. H. 1982. Seed removal from fallen guanacastle fruits (*Enterolobium cyclocarpum*) by spiny pocket mice (*Liomys salvini*). *Brenesia*, 19/20:425-429.
- Janzen, D. H. 1982. Fruit traits, and seed consumption by rodents, of *Crescentia alata* (Bignoniaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *American Journal of Botany*, 69(8):1258-1268.
- Janzen, D. H. 1986. Mice, big mammals, and seeds: it matters who defecates what where. Pp. 251-271, in: *Frugivores and seed dispersal*. (Estrada, A. and T. H. Fleming, eds.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Klenner, W. y C. Krebs. 1991. Red squirrel population dynamics. I. The effect of supplemental food on demography. *Journal of Animal Ecology*, 60:961-978.
- Koford, R. K. 1992. Does supplemental feeding of red squirrels change population density, movements, or both? *Journal of Mammalogy*, 73(4):930-932.
- Krebs, C. y T. DeLong. 1965. A *Microtus* population with supplemental food. *Journal of Mammalogy*, 46(4):566-573.
- Krebs, Ch. 1985. *Ecología, estudio de la distribución y abundancia*. 2a. edición. Harla, México, 753 pp.
- Lott, E. 1985. *Listados florísticos de México*. III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., 47 pp.
- Lott, E. J., S. H. Bullock y J. A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica*, 19:228-235.
- Lott, R. H., G. N. Harrington, A. K. Irvine, y S. McIntyre. 1995. Density dependent seed predation and plant dispersion of the tropical palm *Normanbya normanbyi*. *Biotropica*, 27(1):87-95.
- Lwanga, J. S. 1994. The role of seed and seedling predators and browsers in the regeneration of two forest canopy species (*Mimusops bagshawei* and *Strombosia scheffleri*) in Kibale Forest Reserve, Uganda: an overview. Unpublished. Ph. D. University of Florida (Manuscrito).

- Ludwig, J. A. y J. F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology: a primer on methods and computing*. John Wiley & Sons. USA. 367 pp.
- Mares, M. A. and M. L. Rosenzweig. 1978. Granivory in North and South American Deserts: rodents, birds, and ants. *Ecology*, 54(2):235-241.
- Martínez-Yrizar, A., J.M. Maass, L. A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhan. 1995. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12:169-175.
- Matson, J. O. y D. P. Christian. 1977. Laboratory study of seed caching in two species of *Liomyx* (Heteromyidae). *Journal of Mammalogy*, 58(4):670-671.
- Mitchell, W. A., Z. Abramsky, B. P. Kotler, B. Pinshow y J. S. Brown. 1990. The effect of competition on foraging activity in desert rodents: Theory and experiments. *Ecology*, 71(3):844-854.
- Morris, D. W. 1991. Fitness and patch selection by white-footed mice. *American Naturalist*, 138(3):702-716.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. the Ecology of Tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17:67-88.
- O'Connell, M. A. 1989. Population dynamics of neotropical small mammals in seasonal habitat. *Journal of Mammalogy*, 70(3):532-548.
- O'Donoghue, M. y C. J. Krebs. 1992. Effects of supplemental food on snowshoe hare reproduction and juvenile growth at a cyclic population peak. *Journal of Animal Ecology*, 61:631-641.
- Owen, J. G. 1990. Patterns of mammalian species richness in relation to temperature, productivity and variance in elevation. *Journal of Mamalogy*, 71(1):1-13.
- Parra Tabla, V. P. 1995. Factores ecológicos limitantes de la fecundidad y selección natural en características florales de *Ipomea wolcottiana* Rose (Convolvulaceae). Tesis de doctorado. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., 133 pp.
- Pérez, S. A. 1978. Observaciones sobre la morfología alimentación y reproducción de *Liomyx pictus* (Rodentia:Heteromyidae). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., 61 pp.
- Post, D. M., O. J. Reichman y D. E. Wooster. 1993. Characteristics and significance of the caches of eastern woodrats (*Neotoma floridana*). *Journal of Mammalogy*, 74(3):688-692.
- Reichman, O. J. 1975. Relation of desert rodent diets to available resources. *Journal of Mammalogy*, 56(4):731-751.
- Reichman, O. J. y M. V. Price. 1993. Ecological aspects of heteromid foraging. Pp. 539-569. en: *Biology of the Heteromyidae*. (Genoways, H. H. y J. H. Brown, eds.), Special Publications (10) of the American Society of Mammalogists, USA. 719 pp.

- Rodríguez Velázquez, J. E. 1994. Efecto del mosaico de regeneración y la densidad sobre la remoción post-dispersión de las diásporas de la palma tropical *Astrocaryum mexicanum* Liebm. Tesis de licenciatura. Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F., 74 pp.
- Romero Almaraz, M. de L. 1993. Biología de *Liomys pictus*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F., 108 pp.
- Rosenzweig, M. L. y Z. Abramsky. How are Diversity and Productivity related? Pp. 52-65. en: Species Diversity in Ecological Communities. (R. E. Ricklefs y D. Schluter, eds.). The University of Chicago Press, Chicago. 416 pp.
- Rzedowsky, J. 1981. Vegetación de México. Ed. LIMUSA. México. 432 pp.
- Rzedowsky, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Botánica Mexicana, 14:3-21.
- Sánchez Rojas, G. 1993. Remoción post-dispersión de semillas por roedores en la Estación de Biología "Chamela", Edo. de Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (ENEP Iztacala), Edo. de México. 39 pp.
- Schmidly, D., Wilkins y Deer. 1993. Biogeography. Pp. 319-356. en: Biology of the Heteromyidae. (Genoways, H. H. y J. H. Brown, eds.). Spec. Publ. no. 10 of the American Society of Mammalogists, USA. 719 pp.
- Simonetti, J. A. 1989. Microhabitat use by small mammals in Central Chile. Oikos, 56(3):309-318.
- Smith, M. H. 1971. Food as limiting factor in the population Ecology of *Peromyscus polionotus* (Wagner). Annals Zoologica Fennici, 8:109-112.
- Taitt, M. J. 1981. The effect of extra food on small rodent populations: deer mice (*Peromyscus maniculatus*). Journal of Animal Ecology, 50:111-124.
- Taitt, M. J. y C. J. Krebs. 1981. The effect of extra food on small rodent populations: II. Voles (*Microtus townsendii*). Journal of Animal Ecology, 50:125-137.
- Van Groenendael, J. M., S. H. Bullock y L. A. Pérez-Jiménez. 1995. Aspects of the population biology of the gregarious tree *Cordia eleagnoides* in Mexican Tropical deciduous forest. Journal of Tropical Ecology, 12:11-24.
- Vander Wall, S. 1990. Food hoarding in animals. The University of Chicago. Press, Chicago. 445 pp.
- Vázquez-Yanes and A. Orozco-Segovia. 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (*Heliocarpus donnell-smithii*) in response to diurnal fluctuation of temperature. Physiological Plantarum, 56:295-298.

- Vázquez-Yañez, C. and A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24:69-87
- Watts, C. H. S. 1970. Effect of supplementary food on breeding in woodland rodents. *Journal of Mammalogy*, 51:169-171.
- Whittingham, L. A. y R. J. Robertson. 1994. Food availability, parental care and male mating success in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Journal of Animal Ecology*, 63:139-150.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hal, New Jersey. 718 pp.