

00381



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO**

---

---

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

**ESTUDIO DE LA COMUNIDAD DE ROEDORES  
RELACIONADOS A MATORRAL ARIDO TROPICAL  
DE BAJA CALIFORNIA SUR, MEXICO**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)**

**P R E S E N T A**

**PATRICIA CORTES CALVA**

**DIRECTOR DE TESIS: DR. SERGIO TICUL ALVAREZ-CASTAÑEDA**

**MEXICO, D. F. 2004**



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.

## CONTENIDO

	Pág.
Índice.....	i
Resumen.....	ii
Abstract.....	iii
1. Dedicatoria.....	iv
2 Agradecimientos.....	v
3.- INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
Marco teórico.....	4
Justificación.....	7
Hipótesis.....	8
Objetivo general.....	8
Objetivos particulares.....	9
4.- MATERIAL Y MÉTODOS.....	9
Descripción de la zona de estudio.....	9
Diagrama ombrotérmico.....	10
Mapa de los sitios.....	11
Descripción de las especies de roedores.....	14
Muestreo de roedores.....	19
Aspectos reproductivos.....	19
Estructura de la vegetación.....	19
Datos climáticos.....	20
Manejo y análisis de datos.....	20
Índice de anomalías.....	20
Método del Mínimo número de individuos vivos (MNIV).....	21
Método de Jolly-Seber.....	21
Uso de microhábitat.....	21
Análisis estadísticos.....	22
5.- RESULTADOS: ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD (ÁREA ALTERADA Y ÁREA PRESERVADA).....	22
Vegetación.....	22
Roedores.....	24
Abundancia y densidad de roedores.....	29
Reproducción.....	32
ASPECTOS ECOLÓGICOS DE LAS POBLACIONES.....	36
Densidad relativa de las poblaciones.....	36
Inmigración y reclutamiento por especie.....	39
Uso de microhábitat.....	41
EFFECTO DEL ENSO EN LAS COMUNIDADES.....	43
Información climática.....	43
Índice de anomalías de la captura de roedores.....	44
Índice de anomalías por especie.....	46

CICLOS REPRODUCTIVOS DE LAS ESPECIES Y SU RELACIÓN CON LA VARIACIÓN CLIMÁTICA.....	51
6.- DISCUSIÓN.....	61
ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD (ÁREA ALTERADA Y ÁREA PRESERVADA .....	61
ASPECTOS ECOLÓGICOS DE LAS POBLACIONES .....	65
EFFECTO DEL ENSO.....	67
CICLOS REPRODUCTIVOS DE LAS ESPECIES Y SU RELACIÓN CON LA VARIACIÓN CLIMÁTICA .....	73
6.- CONCLUSIONES GENERALES.....	78
7.- LITERATURA CITADA.....	81

## RESUMEN

### Estudio de la Comunidad de roedores relacionados a matorral árido tropical de Baja California Sur.

En un estudio de largo plazo (1994-1999), en el área noroeste de Baja California Sur, México. Se determinó la variación anual de la estructura de la comunidad de roedores en dos hábitats diferentes (natural preservado y pastoreado) con diferentes niveles de disturbio ambiental (años ENSO y no ENSO). Durante este estudio se aplicó el método de captura y recaptura por cinco noches cada mes a lo largo de cinco años; para relacionar el uso del microhábitat se utilizó una fotografía que cubrió un área de 10m<sup>2</sup>. La diversidad vegetal fue mayor en el área preservada que en el área pastoreada; mientras que la densidad de roedores fue mucho mayor en el área pastoreada, existiendo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre ambas localidades. El impacto de El Niño fue mayor en el área pastoreada que en la preservada; el análisis de la comunidad de roedores en el área preservada muestra en ambos sitios una relación con la precipitación, en la pastoreada el efecto es mucho mas fuerte, ya que la población se incrementó, pero en el periodo seco las poblaciones decrecieron drásticamente. La estación seca (La Niña) fue la más significativa del evento. El patrón de reproducción en el hábitat preservado fue de abril a septiembre en el alterado de marzo a septiembre. En ambas localidades los machos iniciaron su actividad reproductora primero. El genero *Chaetodipus* fue dominante en los distintos microhábitats analizados; *Chaetodipus arenarius* es la especie clave del matorral sarcocaula. Los heterómidos son un grupo de consumidores primarios que han desarrollado la capacidad de modificar la duración de su periodo de reproducción.

## ABSTRACT

### Estudio de la Comunidad de roedores relacionados a matorral árido tropical de Baja California Sur.

by Patricia Cortés-Calva

In a long-term field study (1994-1999) northwest of La Paz, Baja California Sur, Mexico, annual variations of rodent structural communities was determined in two related habitats (a biological preserve and an open grazing land) under two sets of climatic environmental conditions (ENSO and non-ENSO years). During this study, the mark and recapture method was used five nights in every month of the five-year study. Additionally, the relationship between microhabitat and rodent activity was studied from photographs covering 10-m<sup>2</sup> areas. The biological preserve contained slightly more vegetal diversity than the area with livestock activity. The density of rodents was greater in the area with livestock activity, and significantly more rodents were caught ( $p < 0.05$ ). El Niño years impacted the grazing area, but the preserve appeared to receive insignificant damage. The analysis shows that rodent communities in both areas showed variations that can be related to the rainfall. In the grazing area, the beneficial effect is strong and the population increases. In dry periods, the population dramatically declines in altered desert areas. The dry season of the ENSO (La Niña) event was the most significance part of the entire event. The reproduction period in the preserve was April-September, and in the grazed area, March-September. Male reproductive activity begins earlier than females in both areas. The most common genus of mouse in these microhabitats is *Chaetodipus* in most plots. *Chaetodipus arenarius* is a key species in the subtropical desert. Like other heteromyids, they are a group of primary consumers that have the capacity to modify the duration of the reproductive period to correspond to the carrying capacity of the microhabitat.

## DEDICATORIA

Con cariño a mi familia quienes me han dando amor, confianza y apoyo, muy especialmente a ti papá que siempre permanecerás en mi mente y corazón (†).

A Luis Carlos que ha sido mi compañero, por tu cariño y por soportar todo lo necesario para la finalización de este proyecto.

A Sergio Ticul por estos once años de gran amistad, de apoyo, cariño y motivación en el campo de la mastozoología.

A mis amigos que he mantenido y conocido durante este lapso de tiempo, gracias por sus palabras.

## AGRADECIMIENTOS.

Al Centro de investigaciones Biológicas el Noroeste S.C., por el apoyo y desarrollo de los proyectos de donde se generó la información. Al Dr. Mario Martínez por el apoyo brindado para la finalización del manuscrito, así como al Dr. Sergio Hernández, Dra. Thelma Castellanos y Dr. Ricardo Rodríguez-Estrella.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo brindado mediante el programa de Cátedras Patrimoniales de Excelencia nivel II, "Apoyo a profesores e Investigadores para obtener el doctorado".

A los miembros de mi Comité revisor de tesis por sus comentarios y aportaciones al manuscrito: Dr. Alfredo Ortega Rubio, Dr. Víctor Sánchez Cordero, Dra. Alondra Castro-Campillo; Dr. Pablo Arturo Salame-Méndez; Dr. Miguel Ángel Briones, Dr. Jesús Martínez, Dra. Elizabeth Arellano y Dr. Sergio Ticul Álvarez-Castañeda.

Al personal de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, en especial a la Dra. Margarita Collazo, Dra. Claudia Dení Rodríguez, Rafael Serrano por su gran ayuda en los trámites administrativos.

Un agradecimiento muy especial a Oscar Armendáriz, por su apoyo incondicional y compañía en las primeras colectas en campo, por tu tiempo, paciencia, pero sobre todo tu amistad y por ese espíritu de Biólogo que tienes.

A mis compañeros del CIBNOR, Dr. Bernardo Murillo, Franco Cota, Lidia Hiraes, Enrique Murillo, Marcos Acevedo, Abelino Cota, al grupo de pequeños mamíferos que apoyaron en campo durante 1996 a 1999. Así mismo, a todas las personas que de una u otra forma me ayudaron en cualquiera de las fases de la tesis....gracias.

De forma especial agradezco a los chicos del Instituto de Biología UNAM a mis queridos amigos Rosa María González, Jesús Martínez, Antonio Moreno, Julieta Vargas por su ayuda con mis trámites escolares.

A mis amigos del CIBNOR S.C., de quienes he recibido mucho cariño y siempre han echado porras Chabelita, Susy, Edgar, Tita, Isela, Esther, Chepis, Marcos Fabián, Regis, Tony, Laura, Eli, Yoli Maya, Oscar, Luis Enrique (Güerito), Rubén, Ale, Carmen, Anahid y Mayra, .

A Sergio Ticul Álvarez Castañeda por creer en mí, por tu apoyo, amistad y cariño.

A la familia Salame-Castro por sus palabras, confianza y ayuda, pero sobre todo su amistad.

A mi familia, padres y hermanos.

A Luis Carlos por su amor y apoyo.



## INTRODUCCIÓN GENERAL

El aislamiento relativo de la Península de Baja California del resto de Norteamérica (5.5 Ma), originó un número considerable de especies endémicas de plantas y animales (Riddle *et al.*, 2000) a finales de la época del Pleistoceno (1.8 Ma). El clima húmedo permitió la propagación de la flora y la fauna por toda la Península constituyendo diferentes zonas bióticas donde ocurren especies estenotópicas y euritópicas (Woloszyn y Woloszyn, 1982). Posteriormente se produjo un cambio en el clima hacia parámetros más cálidos y secos (desérticos y secos), a los que se adaptaron la flora y la fauna (Wiggins, 1980; Woloszyn y Woloszyn, 1982).

Con base en el análisis climático, a Baja California Sur se le ubica en el Desierto Sudcaliforniano, que se caracteriza por su heterogeneidad en suelos, fisiografía, vegetación y clima. Se menciona que este último es menos caliente en la región occidental en comparación con la región oriental (Salinas-Zavala, 1995).

En fechas recientes se han estudiado las respuestas del cambio del clima en el ecosistema terrestre, los episodios de El Niño y La Niña, que conforman el llamado fenómeno El Niño Southern Oscillation (denominado comúnmente ENSO por sus siglas en inglés), son eventos climáticos irregulares que pueden llegar a presentarse cada tres o seis años (Allan *et al.*, 1996 citado en Holmgren *et al.*, 2001). Durante la fase de El Niño las lluvias pueden incrementarse, mientras que la fase siguiente conocida como La Niña produce patrones opuestos (Holmgren *et al.*, 2001).

En las regiones áridas del hemisferio sur se ha generado información de respuesta a los cambios del clima, en la que menciona que los periodos no ENSO ocurre una disminución de la precipitación y por ende disminuye la productividad: predomina en el sistema el efecto de "abajo-hacia arriba" o "bottom-up", donde la precipitación limita la productividad y la competencia interspecífica de las especies puede ser muy severa. Por el contrario, durante el efecto del ENSO se incrementa la precipitación y la productividad de las plantas, aparecen los consumidores en turno y sus depredadores potenciales, observándose el control de "arriba-abajo" o "top-down", en el que las interacciones llegan a ser más dominantes (Meserve *et al.*, 2003).

Estos cambios abruptos de respuesta se pueden presentar en Baja California Sur, ya que por su localización geográfica se encuentra expuesta a influencias climáticas que modifican la cantidad de precipitación (Magaña, 1999). Otro factor que altera la respuesta de las comunidades naturales es la influencia antropogénica. Como en la mayoría de los hábitats desérticos, en la Península se práctica el pastoreo extensivo (desde

aproximadamente 400 años), actividad que ha venido alterando la fisonomía de la vegetación y por ende la distribución de la fauna.

En ambientes semiáridos y áridos con presencia de pastoreo, la vegetación comúnmente se distribuye a manera de parches (HilleRisLambers *et al.*, 2001; Bromley *et al.*, 1997), aunque algunos autores sugieren que la iniciación de los mosaicos de vegetación ocurre debido a la sodicidad y salinidad presente en el suelo (Belsky, 1986), siendo varios los atributos adaptativos que intervienen en el éxito de presencia de las especies.

Un indicador de la presión de pastoreo es por lo tanto la variación de la composición vegetal, ya que el forrajeo tiende a dañar a las especies más palatables y a reducir su abundancia (Fleischner, 1994), aunque existe el debate acerca de la influencia del pastoreo sobre la distribución de especies silvestres. Algunos estudios efectuados en otras regiones áridas mencionan que el pastoreo va en detrimento de las plantas (Crawley, 1983), en tanto que otros refieren que promueve el crecimiento (Paige y Whitham, 1987).

Localmente ha sido poca la información generada que mencione el efecto del pastoreo. Arriaga y Cancino (1992) asumen que la pérdida de especies vegetales, ya sea por ingestión o pisoteo del ganado se asocia con una baja infiltración de agua en el suelo, por lo que el ganado ejerce mayor presión sobre las especies que se distribuyen en la vertiente oriental, mientras que Maya *et al.* (2004) hace referencia a la perturbación del suelo y creación de senderos en la parte sur de la Península.

En cuanto a la estructura de la comunidad de mamíferos, es diferente en función del tipo de ecosistema del que forman parte. La distribución y la abundancia de las especies generalmente se interpretan en términos de partición de nicho, esto es, la forma en la cual las especies dividen sus recursos ecológicos y en la que intervienen factores como competencia, requerimientos de alimento y estacionalidad (Kelt, 1996) o evolutivos, como son los caracteres de desplazamiento y especiación (Huston, 1994; Kelt, 1996; Kincaid y Cameron, 1985; Maza *et al.*, 1973; Morton *et al.*, 1994; Quintero y Sánchez-Cordero, 1989).

El entendimiento íntegro sobre la estructura de cualquier comunidad debe lograrse bajo el contexto de variación temporal y espacial (Barret y Peles, 1999; Leirs *et al.*, 1997; Morris, 1990). Además, debe considerar la correlación existente entre la heterogeneidad ambiental y la riqueza específica de las especies, que tiene un efecto sobre su diversidad genética (Huston, 1994) durante su evolución. Tal diversidad permite su supervivencia,

reproducción y adaptación al hábitat que ocupan, logrando persistir y/o invadir nuevos hábitats, lo que se ve reflejado en su especialidad o generalización (Hengeveld, 1997).

De las comunidades de mamíferos presentes en el ambiente árido de la Península el 63 % lo constituyen los mamíferos de talla pequeña (Álvarez-Castañeda, 1997). Destacan los roedores heterómidos, múridos y algunos sciuridos que presentan una serie de adaptaciones en su metabolismo (independencia del agua), actividad nocturna, uso de madrigueras, la tasa de natalidad y de crecimiento, la talla al nacer de las crías y la longevidad (Meserve *et al.*, 2003). Todas estas adaptaciones en conjunto han favorecido la colonización en los hábitats áridos.

Entre las familias Heteromyidae y Muridae existe similitud en el aprovechamiento de los recursos alimentarios (Brown, 1973), pero también presentan diferencias en el uso de los recursos. De esta forma, especies de talla más grande (*Dipodomys*) explotan eficientemente ambientes abiertos en comparación con especies pequeñas (*Perognathus* y *Chaetodipus*) las cuales se restringen a áreas arbustivas (Lemen y Rosenzweig, 1978).

Los géneros más comunes de heterómidos son *Dipodomys*, cuya masa corporal oscila de los 34 a 140 g y *Chaetodipus* y *Perognathus* de 7 a 36 g, mientras que *Peromyscus* oscila entre 12 a 20 g. Schroder (1987) menciona que es raro encontrar en una comunidad de roedores especies granívoras del mismo tamaño, otros autores coinciden en que existe un factor de diferencia en masa  $>1.5$ , la cual tiene un papel funcional en la reducción de la competencia (Bowers y Brown, 1982). Sin embargo, existe una excepción a la regla en el género *Dipodomys*: *D. merriami* y *D. ordii* son simpátricas en algunos hábitats de Norteamérica.

Los niveles de investigación en roedores de ambientes desérticos incluyen patrones de distribución en las comunidades (Kelt *et al.*, 1996; 1999), uso de microhábitat (Brown y Lieberman, 1973; Harvey *et al.*, 1983; Bowers y Smith, 1979; Bowers, 1986), segregación espacial (Wondolleck, 1978) e interacciones intra e interespecíficas en las poblaciones (Rosenzweig, 1981). En conjunto esta información nos ayuda a inferir las respuestas temporales de las comunidades de roedores desérticos.

## MARCO TEÓRICO

Para interpretar las interacciones que ocurren entre las especies de roedores y la dinámica temporal por la selección de hábitats, se han realizado algunos estudios donde se ha obtenido que la densidad varía con la estructura de la vegetación en una escala local (Price y Kramer, 1984; Price y Waser, 1984), de manera que cada especie tiene preferencia por un tipo de microhábitat.

La definición de cambio en la densidad, obtenida mediante la técnica de regresión definida por Hallet y Pimm (1970), delimita como factor principal a la competencia, eludiendo los supuestos de los métodos de traslapamiento de recursos. Sin embargo se debe mencionar la complejidad en la relación competencia y la selección del hábitat. Los cambios en el microhábitat por algunas especies de roedores han sido testimonios de cambios seguidos en las densidades de otras especies (Crowell y Pimm, 1976; Price, 1978).

Estudios realizados con especies de roedores residentes de desiertos fríos en Norteamérica (Great Basin, Mojave y Sonorense), advierten que el tamaño poblacional de los heterómidos esta influenciado por la precipitación, la temperatura y la calidad del ambiente. Con respecto a su forrajeo establecen que *Dipodomys* se asocia a microhábitats abiertos y prefiere semillas grandes, mientras que las especies de *Chaetodipus* y *Perognathus* se asocian a microhábitats arbustivos y seleccionan semillas pequeñas y dispersas (Bowers, 1986; Brown *et al.*, 1979; Harris, 1984; Munger *et al.*, 1983; Thompson, 1982 a, Thompson *et al.*, 1980).

Reichman y Price (1993) mencionan que los patrones de uso diferencial del microhábitat y de semillas están relacionados con los gastos energéticos de movimiento, cosecha o forrajeo (formas bípedas que puedan explotar las semillas dispersas de forma eficaz, asociado con la evasión a depredadores). Comparativamente con otros roedores (microtinidos y múridos), los heterómidos tienen una sobrevivencia alta y tasa reproductora baja (Thompson, 1982 b):

Si bien investigaciones acerca de dinámica cíclica multianual de poblacionales de pequeños mamíferos mencionan que la variación ocurre como parte de la biología de las especies (Turching, 1993; Hansen *et al.*, 1999), los estudios de Ostfeld *et al.*, (1985) mencionan que las variaciones climáticas son un factor de causa en los cambios del tamaño de la población de roedores y en el uso de los recursos.

Algunos estudios recientes han examinado el efecto del cambio del clima sobre la densidad de las poblaciones de animales (Brown *et al.*, 1997). Se han explorado las

consecuencias del ENSO en los sistemas áridos que se caracterizan por una estación seca prolongada, donde el potencial de evaporación excede a la precipitación anual y las plantas tienen un crecimiento limitado por la disponibilidad de agua (Holmgren *et al.*, 2001; Rietkerk *et al.*, 2002). De esta manera destacan las investigaciones de floración en desiertos (Dillon y Rundel, 1990) y el impacto en la agricultura (Taylor y Tulloch, 1985) con relación al ENSO.

En la actualidad son escasos los estudios enfocados hacia la influencia ambiental del ENSO sobre aspectos de densidad, productividad y diversidad de las comunidades vegetales (Gutiérrez *et al.*, 2000) y animales silvestres (Jaksic *et al.*, 1997; Lima y Jaksic, 1999; Lima *et al.*, 1999; Meserve *et al.*, 1995). Entre ellos, algunos estudios versan sobre las correlaciones temporales de las precipitaciones abundantes e incremento de productividad primaria y su reciprocidad con el fenómeno de El Niño en regiones desérticas de Chile (Lima *et al.*, 1999, Meserve *et al.*, 1999).

Por otro lado, en localidades del sureste de Estados Unidos se menciona que El Niño puede influir en la probabilidad de aparición de enfermedades en *Peromyscus* sp. (hantavirus) y en el incremento de la densidad poblacional después de un invierno con precipitación abundante (Mills y Childs, 1998; Mills *et al.*, 1999).

Para el noroeste de México se ha registrado que el ENSO altera el patrón anual de lluvia y temperatura (Magaña, 1999), afectando diversas actividades económicas como son la pesquería (Lluch-Cota *et al.*, 1995), la agricultura (Conde *et al.*, 1999) e influyendo en la desertificación (Salinas-Zavala *et al.*, 1998) al alterar el hábitat y la abundancia de las especies vegetales y animales.

Al respecto, es importante resaltar el comportamiento de respuesta de las comunidades silvestres de las islas del canal del Golfo de California, en donde, durante el intervalo húmedo del ENSO (El Niño) las plantas anuales incrementan el número de flores y frutos y los insectos llegan a duplicar su abundancia, la cual declina drásticamente en la época seca (La Niña, Polis *et al.*, 1997).

El parámetro reproductivo en los pequeños mamíferos se ha venido asociando a los factores ambientales. Es por ello que, considerando la influencia del ENSO en otras regiones geográficas, es de particular interés conocer su influencia sobre la biología reproductora de las especies de roedores presentes en la Península, para así poder describir el comportamiento de sus comunidades.

Cabe señalar que algunos autores mencionan que la precipitación es el factor que determina el cambio en la densidad poblacional de roedores de hábitats áridos (Lima *et al.*

1999). Sin embargo, el patrón de reproducción de *Perognathus formosus* se asoció con el fotoperiodo más que con la lluvia y la temperatura (Cramer y Chapman, 1990). Otra aseveración es la de Morrison *et al.* (1992), quienes mencionan que los parámetros de restricción del cambio en la densidad de las poblaciones son la cantidad y calidad de los recursos.

Se han documentado respuestas repentinas en el patrón de reproducción de *Dipodomys merriami* relacionados con la presencia de vegetación producto del aprovechamiento de agua (Randall, 1989), por lo que se ha denominado como una especie oportunista temporal (Kenagy, 1973).

Las hembras de los heterómidos son poliéstricas no estacionales; sin embargo dependen de las condiciones ambientales imperantes en su hábitat (Smith y Jorgensen, 1975), y pueden reproducirse en cualquier época del año. En el hábitat tropical pueden reproducirse en la época seca (Ceballos, 1989) y en la de lluvias. Randall (1987; 1991), menciona que el apareamiento en los heterómidos desertícolas es quizá monogámico.

La proporción de sexos de los heterómidos parece estar influenciada por el tamaño del cuerpo, locomoción y dieta (Conley *et al.*, 1977; Whitford, 1976). Otra condición que se menciona es que el periodo de gestación es más largo en las especies tropicales que en las del desierto (Fleming, 1974). El tamaño promedio de camada de la especie tropical *Liomys* es de tres, con intervalos de tres a cinco (Ceballos, 1989).

Respecto a las especies de hábitats áridos, se sabe que las hembras y los machos de *Chaetodipus arenarius subclucidus* son capaces de reproducirse la mayor parte del año, distinguiéndose picos estacionales de marzo a abril (temporada seca) y agosto a septiembre (temporada húmeda). El tamaño promedio de camada es de cuatro, con intervalos de cuatro a ocho (Cortés-Calva, 1994; Cortés-Calva y Álvarez-Castañeda, 1996). Los machos de *C. arenarius* evidencian actividad reproductora un mes antes que las hembras (Cortés-Calva y Álvarez-Castañeda, 1999).

Otra especie que se distribuye en el ambiente desértico es *Dipodomys*. Su patrón de reproducción se define como facultativo, ya que puede suscitarse si las condiciones son favorables. El ciclo estral es de 13 días (Wilson *et al.*, 1985) y el tamaño de camada observado es de tres a cuatro crías (Cortés-Calva, 1997; Bradley y Mauer, 1971). Kenagy (1976) y Randall (1984) mencionan que los machos de *Dipodomys merriami* y *D. spectabilis* tienen un comportamiento de competencia al tratar de conseguir pareja, mientras la conducta territorial de las hembras disminuye en la época de reproducción.

*Peromyscus* es otro género presente en el hábitat desértico y tiene estrecha relación con la vegetación suculenta y una gran interacción con los heterómidos (Christian, 1980). En su mayoría son especies sensitivas a cambios de temperatura, de ahí que la reproducción ocurra en los meses menos extremos (Millar, 1989). Las hembras de *Peromyscus* son políestricas con ciclo estral de cinco a siete días, pueden tener hasta cuatro camadas al año con un número promedio de camada de tres crías y el tiempo de gestación es de 21 a 27 días (Sánchez *et al.*, 1997).

#### JUSTIFICACIÓN

Existen hipótesis que destacan las interacciones sinérgicas de los factores bióticos (vegetación, competencia, depredación) y abióticos (temperatura, precipitación, humedad, suelo) y su influencia en la biología de las especies simpátricas de desiertos fríos de Estados Unidos, enfatizando la pronta respuesta que tienen a la precipitación (Price, 1978; M'Closkey, 1980; Brown y Harney, 1993).

Las condiciones climáticas que prevalecen en el desierto árido tropical de Baja California Sur son distintas a los hábitats de los desiertos fríos, por lo que la información biológica y ecológica acerca de especies residentes de roedores debe de ser distinta ya que evolutivamente tienen la capacidad de adecuarse a la calidad del hábitat que ocupan.

Además de ser consumidores primarios, pueden ser buenos indicadores del grado de alteración del matorral sarcocaulé. Hasta el momento, en el noroeste mexicano son pocas las investigaciones que abordan los cambios demográficos y las respuestas de roedores residentes a factores como el pastoreo y variación climática (ENSO) en un largo plazo.

Considerando esta información surge la pregunta ¿Cómo responden las comunidades de roedores al evento del ENSO (El Niño y La Niña) en dos ambientes con características árido tropicales y con grado de alteración distinto (alterado por pastoreo [Brisamar] y otro preservado [El Comitán]) ¿Qué factor determina el cambio en las comunidades de desierto? ¿Cuál es el comportamiento de las poblaciones de roedores?

Al ser los heterómidos y los múridos los de mayor distribución en la Península se espera aportar información que pueda ser extrapolada a comunidades de roedores de ambientes similares en la región y colaborar en el entendimiento de las poblaciones nativas.

## HIPÓTESIS

1. Se espera que las especies que conforman la comunidad de roedores del ambiente árido tropical tengan una adecuación a los recursos presentes y con ello resaltar la importancia de su historia de vida y las estrategias relacionadas a su patrón de reproducción, presentando un patrón distinto al registrado en heterómidos de otras regiones áridas.

2. Se asume que el área alterada por pastoreo tiene una respuesta de comportamiento diferente a la comunidad del área preservada, ya que tiene mayor heterogeneidad (vegetación y roedores), siendo fundamental la acción indirecta de la precipitación en la abundancia de recursos alimenticios. Se espera que la interacción entre especies y entre individuos sea mayor a largo plazo en el área pastoreada que en la preservada, debido a la coexistencia de roedores con tallas corporales y tácticas de forrajeo distinto.

3. En los años previos al ENSO la comunidad de roedores debe mantener una densidad cíclica constante, mientras que en los años ENSO se debe de incrementar. Con base en el conocimiento del patrón reproductivo de especies (Cortés-Calva y Álvarez-Castañeda, 1996), se esperaría que en años ENSO se prolongue el intervalo reproductivo, así como el número de hembras y machos con esta actividad.

4. El ENSO debe de ocasionar cambios en la estructura de las poblaciones, sobre todo en el área alterada, por lo que se deberían registrar mayores relaciones interespecíficas.

## OBJETIVO GENERAL

El propósito de este estudio fue evaluar cómo la estructura de la comunidad de roedores responde a los cambios en los recursos (espacio, tiempo y alimento) y a la variación climática en el ambiente árido tropical.

## OBJETIVOS PARTICULARES

Documentar información ecológica (demografía, uso de hábitat, proporción de sexos, estructura de edades, entre otras) sobre las especies que conforman la comunidad de roedores en un área con presencia de pastoreo y otra preservada, pertenecientes al ambiente árido tropical.



Describir los patrones de reproducción de las especies de roedores en dos hábitats con condiciones distintas de perturbación, y su relación con la variación climática en un intervalo de largo plazo.

Determinar la variación interanual en la densidad de las poblaciones de heterómidos en dos áreas semiáridas (pastoreada y preservada).

Determinar si las especies de roedores de un ambiente árido tropical presentan patrones intra e interespecíficos en la selección y partición de hábitats.

Determinar el comportamiento de las poblaciones de roedores (cambios en las clases de edades, reproducción y densidad) durante el efecto del ENSO a largo plazo.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

El área considerada en este estudio corresponde al de matorral árido tropical *sensu lato* Wiggins (1980); los árboles dominantes se caracterizan por tener troncos con apariencia turgente e hidrópica: *Cercidium microphyllum*, *Bursera microphilla*, *Jatropha cinerea*, *Pachycereus pringlei* y algunas especies de *Opuntia* y *Ferocactus*, además de muchas plantas herbáceas (Wiggins, 1980). El tipo de suelo corresponde a Yermosoles háplicos calcáreos, con horizontes débilmente diferenciados con colores claros y de textura arenosa, pobres en materia orgánica (INEGI, 1981).

El clima, de acuerdo con García (1981) es BW (h') hw (e), muy árido, seco cálido, con precipitación invernal inferior al 10% del total anual; el invierno es fresco, la precipitación total anual es en promedio de 185 mm y la temperatura media anual es de 28 °C (Fig.4.1). Debido a las características climáticas, las corrientes superficiales son muy escasas y sólo son evidentes como consecuencia de precipitaciones torrenciales (López-Ramos, 1980).

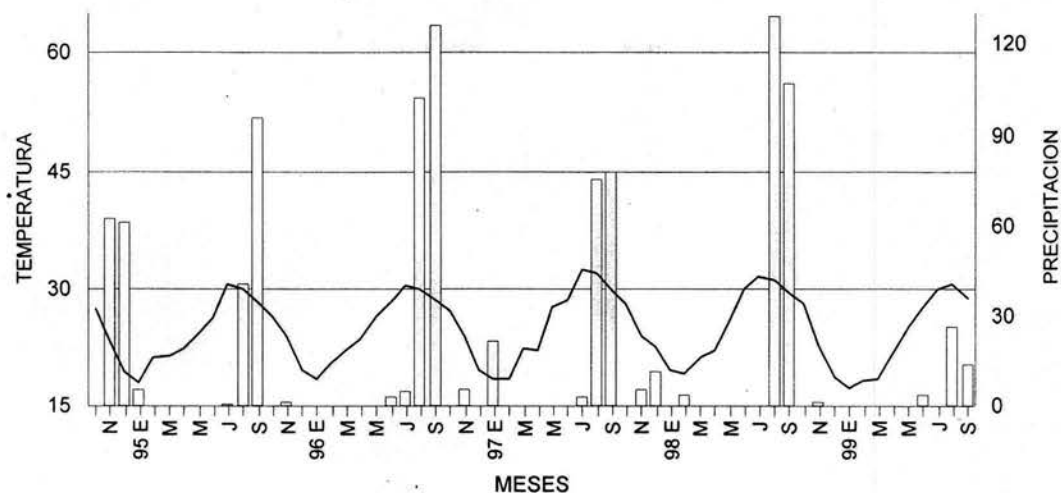


Figura 4.1 Diagrama ombrotérmico, en barras los valores de precipitación; líneas representan la temperatura promedio. Información obtenida de la subestación climatológica de la CNA La Paz

Las áreas elegidas para este estudio se localizan al oeste de La Paz, Baja California Sur. El Comitán ( $24^{\circ} 05' N$  y  $110^{\circ} 21' W$ ), se caracteriza por ser una planicie, mientras que Brisamar ( $24^{\circ} 11' N$  y  $110^{\circ} 30' W$ ) es un lomerío con algunas elevaciones cercanas (Fig. 4.2). Las especies vegetales representativas en ambas localidades son pitaya agria (*Stenocereus gummosus*), cholla (*Opuntia cholla*), lomboy (*Jatropha cinerea*), cárdón (*Pachycereus pringlei*), palo Adán (*Fouquieria diguetii*), matacora (*Jatropha cuneata*) y torote (*Bursera microphylla*).

El área alterada por pastoreo (Brisamar) presenta parches de vegetación y mayor proporción de suelo desnudo debido a los senderos creados por el pastoreo extensivo del ganado vacuno, actividad que se ha realizado en ella en los últimos años, repercutiendo en la disminución de las especies perennes y en el incremento de las anuales (Figs. 4.3, 4.4). En el área preservada (El Comitán) la vegetación se distribuye de forma más homogénea, predominando las especies con coberturas mayores (Figs. 4.5, 4.6).

Las especies de roedores heterómidos son la rata canguro (*Dipodomys merriami melanurus*), ratones de abazones (*Chaetodipus arenarius sublucidus*, *C. baileyi extimus*, y *C. spinatus peninsulae*) y dos especies de múridos rata y ratón de campo (*Neotoma lepida arenacea* y *Peromyscus eva eva*). En ambas localidades encontramos especies depredadoras como el coyote (*Canis latrans*), zorra (*Urocyon cinereoargenteus*), tejón

(*Taxidea taxus*), cacomixtles (*Bassariscus astutus*), gato montes (*Lynx rufus*), víbora de cascabel (*Crotalus* sp), caracara (*Polyborus plancus*), gavián (*Buteo* sp.), zopilotes (*Cathartes aura*) y búho, (*Tyto alba*).

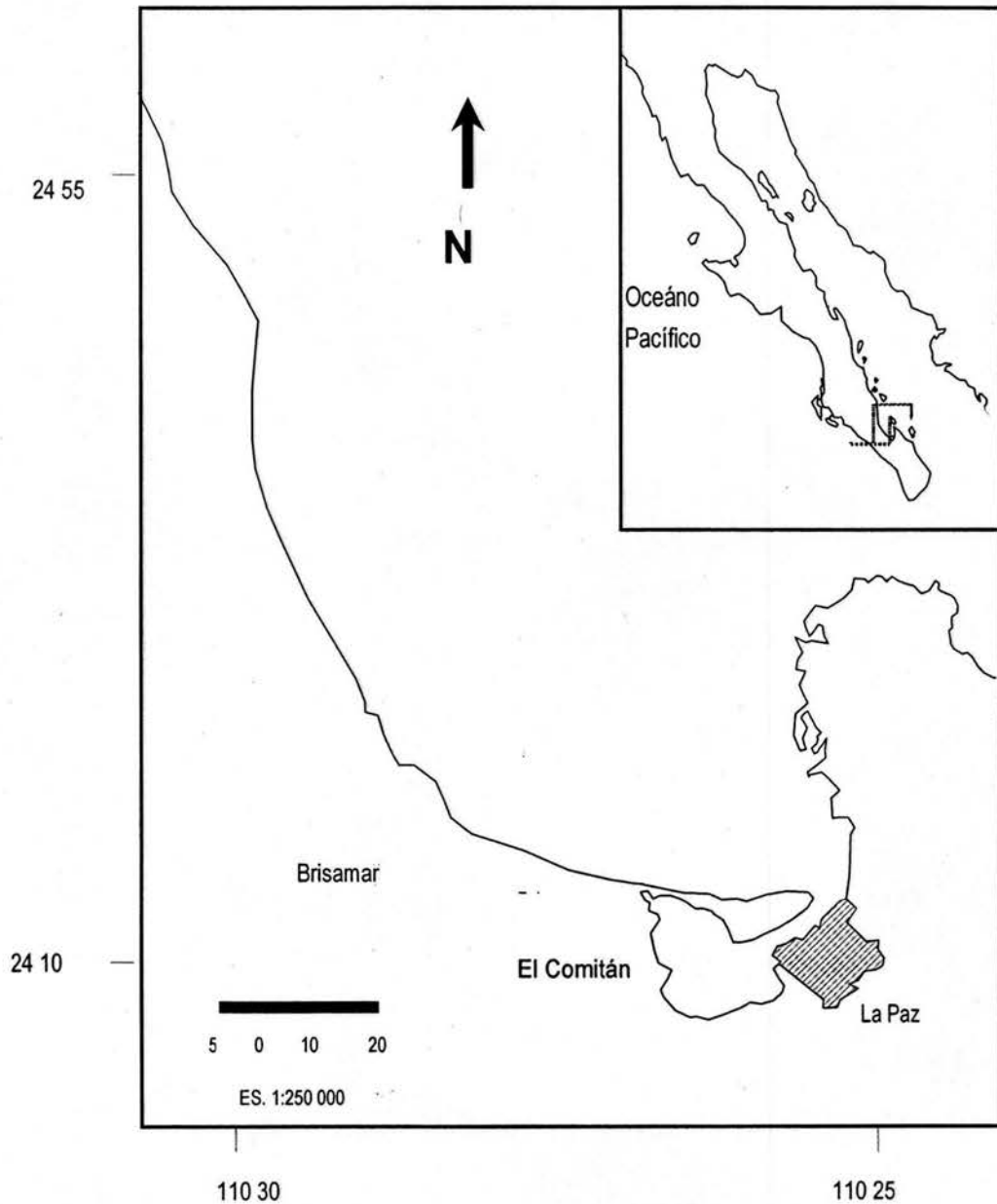


Figura 4.2 Localización de los sitios de estudio, área alterada por pastoreo Brisamar y el área preservada El Comitán, con relación a la Ciudad de La Paz, Baja California Sur.



Figura 4.3. Esquema de la distribución y abundancia de las especies vegetales en el área alterada por pastoreo (Brisamar).



Figura 4.4. Fotografía de la distribución, abundancia y espacio asociado a la zona alterada por pastoreo (Brisamar).



Figura 4.5. Esquema de distribución, abundancia y espacio existentes en la zona preservada (El Comitán).



Figura 4.6. Fotografía de la distribución, abundancia y espacio asociado a la zona preservada (El Comitán).

## DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE ROEDORES

*Chaetodipus arenarius subluclidus* Nelson y Goldman, 1929.



DESCRIPCIÓN. De tamaño pequeño (151-166 mm) y peso (12-15 g.). Especie que se distribuye a lo largo de la península, con 11 subespecies. *C. a. subluclidus* corresponde sólo a la ciudad de La Paz (Patton y Álvarez-Castañeda, 1999). Se encuentra preferentemente en hábitats arenosos (Cortés-Calva y Álvarez-Castañeda, 1997).

En la región dorsal el pelo es largo con

tonalidades entremezcladas de grises, ocre y cremas, presenta línea lateral de color ocre, la parte interna del cuerpo es clara (crema) y el pelo corto, la cola de color gris, en la parte terminal presenta un mechón oscuro; molares braquiodontos ( $i1/1, c0/0, p1/1, m3/3 = 20$ ); falo largo y delgado en la base y obturado en la punta, pero de forma simple (Burt, 1936; Hafner y Hafner, 1983).

CARACTERÍSTICAS: Consumidores primarios (granívoros) que almacena semillas en sus abazones. Se menciona que sus madrigueras son el medio idóneo para el establecimiento de microorganismos, invertebrados y reptiles (Kay y Whitford, 1978) y el almacenamiento de semillas (Eisenberg, 1963; Brown *et al.*, 1979; Nikolai y Bramble, 1983). Con la finalidad de satisfacer los requerimientos energéticos normales durante la época de sequía y de frío (Kenagy, 1973; MacMillen y Hinds, 1983), su dieta refleja la disponibilidad ambiental de insectos y vegetación verde (Harris, 1984). Tiene hábitos nocturnos y locomoción cuadrúpeda (Reichman y Price 1993); su número de camada en promedio es de cuatro (Cortés Calva-Álvarez-Castañeda, 1996) y son capaces de reproducirse a lo largo del año, siempre y cuando las condiciones le favorezcan. El periodo de gestación de 23-25 días (Eisenberg, 1993).

*Chaetodipus spinatus peninsulae* Merriam, 1894



DESCRIPCIÓN. De tamaño (167-180 mm) y peso medianos (14-25 g.). Esta especie, que se localiza a lo largo de la Península de Baja California, cuenta con 17 subespecies. *C. s. peninsulae*, se distribuye en la Región del Cabo en B. C. S., desde la Bahía de La Paz hasta Los Cabos (Patton y Álvarez-Castañeda, 1999). El pelaje tiene modificaciones dependiendo de la zona del cuerpo: en la parte

dorsal es largo, mientras que en la parte interna el pelo es corto. A diferencia de *C. arenarius* y *C. baileyi*, tiene el pelo con una textura más gruesa y rígida a la altura de las caderas a manera de espinas; la coloración corresponde a grises, ocre y cremas, con presencia de línea lateral de color ocre; la parte interna del cuerpo es clara (crema), la cola de color gris, que en la parte terminal presenta un mechón oscuro; molares braquiodontos ( $i1/1, c0/0, p1/1, m3/3 = 20$ ); falo largo y delgado en la base y obturado en la punta, pero de forma simple (Burt, 1936; Hafner y Hafner, 1983).

CARACTERÍSTICAS. Consumidores primarios (granívoros) que almacenan semillas en sus abazones, cuadrúpedos y con locomoción escansorial; *C. spinatus* se encuentra relacionado a sustratos duros y pedregosos (Cortés -Calva y Álvarez-Castañeda 1997), aunque puede coexistir en hábitats diferentes. Por el tipo de locomoción (cuadrúpeda) inferimos que el forrajeo que realiza *C. spinatus*, es igual que el de otras especies del mismo género (Price y Waser, 1985; Harris, 1984). Se ha observado entre los arbustos o manchones de vegetación (Kotler, 1984), lo que en el desierto de Baja California corresponde principalmente a manchones de gobernadora (*Larrea tridentata*), lomboy (*Jatropha cinerea*) y maticora (*J. cuneata*). Se ha observado un intervalo de una a ocho crías y el número de camada promedio es de cuatro crías (Cortés Calva obs. pers.) con un tiempo de gestación de 23-25 días (Eisenberg, 1993).

*Chaetodipus baileyi extimus* Nelson y Goldman, 1930



DESCRIPCIÓN. De tamaño (133-210 mm) y peso medianos (14-36 g.). Esta especie cuenta con siete subespecies; la distribución de *C. b. extimus* es amplia en Baja California Sur: va desde el norte de Comondú hasta el sureste y sur del estado (Hall, 1981; Patton y Álvarez-Castañeda, 1999). Pelaje similar al de *C. arenarius*, la parte dorsal el pelo es largo, destacando el de las caderas, mientras que en la parte interna el pelo es corto; la textura del pelaje es más suave, en comparación con *C. arenarius*; las tonalidades corresponden a grises, ocre y cremas entremezclados, con presencia de línea lateral de color ocre, aunque la tonalidad en la parte interna del cuerpo es clara (crema). La

cola, de color gris, en la parte terminal presenta un mechón oscuro; molares braquiodontos ( $i1/1, c0/0, p1/1, m3/3 = 20$ ); falo largo y delgado en la base y obturado en la punta, pero de forma simple (Burt, 1936; Hafner y Hafner, 1983). De las tres especies de *Chaetodipus*, ésta es la más grande, seguida por *C. spinatus* y por último *C. arenarius*.

CARACTERÍSTICAS. Hábitos nocturnos, cuadrúpedos con locomoción escansorial; granívoros, que utilizan sus abazones como medio de almacenamiento y transporte de su alimento; sus madrigueras se encuentran entre arbustos (Paulson, 1988). Su dieta incluye semillas de tamaño grande (*Jatropha* Cortés-Calva obs. pers.), insectos y vegetación. Se ha relacionado con hábitats arenosos y con gran cobertura vegetal (Cortés-Calva y Álvarez-Castañeda, 1997). Con actividad a lo largo del año, al parecer no hibernan. Durante los años 70's en algunos hábitats de Estados Unidos se obtuvo que la densidad poblacional varía de 43 a 86 ind/ha dependiendo de la calidad del hábitat (Paulson, 1988). Como los demás integrantes del género, ésta es una especie solitaria y agresiva. Las madrigueras de las hembras tienen túneles más complejos que las de los machos (Álvarez-Castañeda *et al.* en prensa). El número de camada promedio es de cuatro, aunque el intervalo es de 2-9 crías. Se menciona que el periodo de gestación es de 23-25 días (Paulson, 1988).



*Dipodomys merriami melanurus* Merriam, 1893



DESCRIPCIÓN. De tamaño (248-257mm) y peso variables (24-48 g). Esta especie se distribuye en Baja California Sur. La parte más norteña donde se ha colectado corresponde a San Jorge y la parte más sureña a San José del Cabo (Patton y Álvarez-Castañeda, 1999).

Cuerpo adaptado para movimiento rincocetal, con miembros alargados, los miembros

anteriores cortos; la cola es más larga que el cuerpo, el primer dedo de la pata posterior es vestigial o externamente ausente; el pelo en estos organismos es largo, la parte dorsal del cuerpo de tonalidad oscura (rojizo a castaño) en comparación a la parte interna del cuerpo la cual es clara (blanca); la cola tiene un patrón similar y en la parte terminal presenta un mechón oscuro; dentición hipsodonta ( $i1/1, c0/0, p1/1, m3/3 = 20$ ) de crecimiento continuo. El falo presenta espinas y una muesca dorsal con la punta fuertemente obturada (Burt, 1936; Hall, 1981; Hafner y Hafner, 1983; Homan y Genoways, 1978; Wahlert, 1985; Wood, 1935; Zakrzewski, 1981).

CARACTERÍSTICAS. De hábitos nocturnos, especie granívora aunque su dieta puede incluir vegetación e insectos (Nowak, 1997). Un estudio efectuado por Reichman (1975) menciona que las semillas constituyeron el 78 % y los insectos el 16%.

Se menciona que existe una tendencia de *D. merriami* a mayor actividad en noches templadas que en noches frías (Behrends, 1984). Su densidad poblacional varía de 4 a 18 ind./ha (Banfield, 1974), aunque McClenaghan (1984), observó una máxima de 29 ind./ha. Presentan un patrón de reproducción facultativo que puede reiniciarse si las condiciones son favorables; el ciclo estral es de 13 días (Wilson *et al.*, 1985); el tamaño de camada es de 2 a 2.6 (Cortés-Calva, 1997; Bradley y Mauer, 1971). Esta especie no es tan agresiva como *Chaetodipus*, se ha observado que las hembras muestran mayor actividad durante el periodo de preñez y lactancia, tiempo en el que deben de cubrir sus requerimientos energéticos, durante seis h de actividad por noche (Behrends, 1984).

*Peromyscus eva eva*. Thomas, 1898.



DESCRIPCIÓN. De tamaño (132-200 mm) y peso medianos (12-17 g). Esta especie se distribuye a lo largo de Baja California Sur, exceptuando La Sierra de la Laguna; cuenta con dos subespecies; *P. e. eva*, se distribuye desde la parte media de la península (no incluyendo la planicie de Vizcaíno), hasta la región de Los

Cabos (Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 1999). De pelaje corto y denso, la coloración dorsal es ocre amarillenta, mezclada con líneas oscuras con una distribución uniforme, excepto en la parte baja de los costados, línea lateral notoria, orejas oscuras; en la región ventral la tonalidad es clara sin mancha pectoral, cola oscura (Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 1999). Su fórmula dental  $i1/1, c0/0, p0/0, m3/3 = 16$  (Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 2003).

CARACTERÍSTICAS. Cuadrúpedos y trepadores, se relaciona a esta especie con ambientes pedregosos (Cortés-Calva y Álvarez-Castañeda, 1997), aunque son considerados cosmopolitas y asociados a parches de vegetación suculenta, ya que obtienen agua a través de las plantas (Reichman, 1975). Son de hábitos nocturnos y activos a lo largo del año; su dieta incluye frutos, semillas, plántulas y algunos invertebrados en estadio de larva o pupa, principalmente (Jameson, 1952.); para este género se ha obtenido información acerca de la dieta, obteniéndose que el 68 % lo constituye materia animal (Wolfe y Linzey 1977). *Peromyscus* puede construir con hojarasca su madriguera aunque también pueden ocupar la de otras especies (Banfiel, 1974). La actividad de reproducción se presenta siempre y cuando no exista ni mucho calor ni mucho frío, son especies políestricas; el ciclo estral es de cinco a siete días y pueden tener hasta cuatro camadas al año; el tiempo de gestación es de 21 a 27 días. Sánchez *et al.* (1997) menciona un número promedio de camada de tres crías. Sin embargo, debe mencionarse que la reproducción dependerá de las condiciones ambientales y calidad del hábitat (Millar, 1989).

## MUESTREO DE ROEDORES

En campo se aplicó de forma mensual y de forma consecutiva de octubre de 1994 a septiembre de 1999, la metodología de captura–marcaje–recaptura durante cinco noches consecutivas por mes. En cada sitio se estableció un cuadrante de 70 x 70 m<sup>2</sup> cubriendo una superficie de 0.49 ha, colocando 49 trampas Sherman para animales vivos (7.5 x 9 x 23 cm), con una distancia entre cada trampa y transectos de 10 m (Jones *et al.*, 1996). Se utilizó como cebo hojuelas de avena. Los roedores se marcaron mediante la mutilación de falanges (*Chaetodipus*) y etiquetas de oreja (*Dipodomys* y *Peromyscus*, Rudran, 1996). En cada comunidad se elaboraron bases de datos que incluyeron nombre de las especies, medidas morfométricas, peso, sexo, condición reproductora de hembras (inactivas, preñadas, lactantes y post lactantes) y machos (activos e inactivos) y edad relativa (adulto, subadulto, juvenil y cría).

## ASPECTOS REPRODUCTIVOS

Durante 60 meses se registró la condición reproductora de cuatro especies de heterómidos (*Chaetodipus arenarius*, *C. baileyi*, *C. spinatus*, *Dipodomys merriami*), y una especie de múrido (*Peromyscus eva*) en dos localidades con distinto grado de alteración (el área de pastoreo Brisamar y el área preservada El Comitán). Las hembras se registraron como: hembras sin evidencia de actividad reproductora con vulva y glándulas mamarias sin inflamación (inactivas); hembras con evidencia de preñez, vulva y glándulas mamarias inflamadas (preñadas); hembras con glándulas inflamadas y salida de leche (lactantes) y hembras con glándulas agrandadas pero sin salida de leche, ni vulva inflamada (receptivas/postlactantes). La condición reproductora de los machos se clasificó como: testículos en posición inguinal (machos sin actividad), machos con testículos descendidos (escrotados) y machos con grado máximo de actividad reproductora (muy escrotados). Ambas condiciones denotaban actividad reproductora. Las cuatro categorías de edad consideradas (adulto, subadulto y joven y cría) se establecieron en función de las características del tamaño, peso y coloración del pelo (Genoways, 1973).

## ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN

La caracterización de la estructura vegetal se hizo de manera cuantitativa en cada área de estudio. Para ello se efectuaron mediciones a transectos de 70 m de largo, en una franja de cinco m de ancho cubriendo un área de 850 m<sup>2</sup>, obteniendo valores relativos

de cobertura, altura, frecuencia y densidad vegetal, para jerarquizar a las especies con base en el índice de valor de importancia (IVI) (Brower y Zar, 1984). Para la determinación de la diversidad se utilizó el índice de diversidad de Shannon-Wiener donde se evaluó la riqueza y abundancia relativa de especies de plantas en cada comunidad (Krebs, 1999).

Para la caracterización cuantitativa y cualitativa en cada microhábitat, se utilizó una fotografía tomada con orientación perpendicular al suelo y con referencia al centro de la trampa cubriendo un área de 10 m<sup>2</sup>. Se asignó una clasificación con base en el número de individuos vegetales y cobertura medida. De esta forma se registraron 49 microhábitats por localidad, designándose como abiertos (68-100% de suelo desnudo), intermedio (68-100%) y cerrado (0-33%).

#### DATOS CLIMÁTICOS

Con la información recabada de la base de datos de la Comisión Nacional del Agua, subestación La Paz (CNA), se ponderó la temperatura media y precipitación mensual para la región desde 1994 a 1999, la que se utilizó en el análisis de anomalías. De esta forma se obtuvo el patrón de lluvias por año. También se contó con la información acerca del inicio del ENSO de agosto de 1997 hasta octubre de 1998 (periodo de El Niño) y de noviembre de 1998 a septiembre de 1999 al de La Niña. Esta información se utilizó de forma general en las dos localidades.

#### ÍNDICE DE ANOMALÍAS

Con base en las condiciones climáticas, se clasificaron periodos pre-ENSO (enero de 1995 a julio de 1997), ENSO- El Niño (agosto de 1997 a octubre de 1998) y ENSO-La Niña (noviembre 1998 a septiembre de 1999). Para cada periodo se consideró la información de las capturas de las comunidades de roedores (especies que representaron más del 5% de la captura total) y los valores de precipitación. A estos datos se aplicó el índice de anomalías, que consiste en un simple proceso aritmético.

$$\text{Índice de anomalías} = a_1 - \bar{a}$$

Donde:  $a_1$  = valor observado en el tiempo 1.

$\bar{a}$  = valor promedio  $a_1$  hasta  $a_5$ .

## MÍNIMO NÚMERO DE INDIVIDUOS VIVOS (MNIV).

Los datos generados de octubre de 1994 a septiembre de 1999 se utilizaron para estimar la abundancia de las especies de roedores de cada comunidad, por temporada, por localidad. Para la estimación de la densidad de roedores se recurrió a dos métodos: el primero, denominado método de conteo directo propuesto por Krebs (1966), en este estudio se alude como el Mínimo Número de Individuos Vivos (MNIV) y el método probabilístico de Jolly-Seber, que se utilizó para complementar la información ecológica de las poblaciones (sobrevivencia y reclutamiento).

El MNIV es un método simple que se ha aplicado en distintos trabajos de taxocenosis (Pollock, 1982), en el que se considera que los individuos pueden ser capturados en uno o más periodos de muestreo. Así, en cada intervalo de tiempo ( $t$ ) se considera al número total de individuos marcados ( $m_t$ ) y al número de individuos marcados antes y después de ese intervalo, pero no durante este ( $Z_t$ ).

$$MNIV = m_t + Z_t$$

## MÉTODO DE JOLLY-SEBER

El método probabilístico de Jolly-Seber estima la probabilidad de sobrevivencia, captura y tamaño poblacional. Es un estimador de densidad absoluta, que se aplica a poblaciones abiertas (poblaciones que tienen cambio en tamaño y composición causado por nacimientos, muertes y migraciones). Las consideraciones de importancia son que cada individuo tiene la misma probabilidad de ser capturado no importando si está marcado o no; cada individuo marcado tiene la misma probabilidad de sobrevivir de un intervalo de tiempo a otro; los individuos no deben perder su marca y el observador no debe pasar por alto la marca ya existente; el tiempo de muestreo es insignificante con relación a los intervalos de muestreo.

$$N_t = M_t / \alpha_t$$

$N_t$  = Tamaño de la población

$M_t$  = tamaño de la población marcada

$\alpha_t$  = Proporción de individuos marcados

## USO DE MICROHÁBITAT

El uso del microhábitat fue determinado por la proporción total de individuos capturados en cada estación de muestreo a través del tiempo, evaluando la riqueza

específica y la dominancia de especies vegetales y de roedores mediante la fórmula del índice de diversidad de Shannon-Wiener y el traslape de nicho mediante el índice simplificado de Morisita (Software Ecological Methodology, 2002, que incluye el programa Niche, ver. 6.0).

#### ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Se aplicaron análisis estadísticos de comparación de medias ANOVA de una y dos vías, para comparar el comportamiento de ambas comunidades, tanto en aspectos demográficos como entre los periodos reproductivos anuales de hembras y machos de cada especie de roedor por localidad y entre ellas, así como para la comparación de la estructura vegetal en cada localidad y uso de microhábitat (STATISTICA ver. 6). Así como el coeficiente de correlación de Spearman (Zar, 1994) para medir el grado de relación lineal entre la precipitación mensual con la densidad de roedores de cada comunidad.

#### RESULTADOS: ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

##### VEGETACIÓN

Mediante el índice de Shannon-Wiener, se determinó que el área preservada (El Comitán) tuvo mayor diversidad de especies vegetales que el área alterada (Brisamar), es decir que los valores de diversidad se mantuvieron más o menos constantes de 1995 a 1996 ( $H' = 3.41, 3.44$ ). Así como, en 1997 y 1999 ( $H' = 3.49$  y  $3.48$ ), el valor más bajo de diversidad fue en 1998 ( $H' = 3.21$ ). Por otro lado, en el área alterada (Brisamar) el valor más bajo de diversidad vegetal fue en 1995 ( $H' = 2.9$ ), mientras que en 1996 fue cuando se registró la diversidad más alta ( $H' = 3.18$ ); en los años con influencia ENSO (1997 y 1998) la diversidad tuvo valores similares ( $H' = 2.95$ ), la diversidad vegetal tuvo un incremento en 1999 ( $H' = 3.06$ ).

Con los resultados del índice de valor de importancia (IVI) de las especies vegetales de cada comunidad, se obtuvo su referencia de participación y la composición florística de las especies dominantes (Tabla 5.1), y con base en el estudio de León de la Luz *et al.* (1996) acerca de la fenología, se observa que la floración de *Fouquieria digetii* (palo Adán) ocurre de enero a diciembre; mientras que *Cytocarpa edulis* (ciruelo) es la principal proveedora de semillas de mayo a julio; *Bursera microphyla* y *Jatropha cuneata* (torote y matacora, julio a agosto), (*Jatropha cinerea*, agosto a octubre), *Prosopis articulata* (mesquite) de febrero a junio y *Larrea divaricata* (gobernadora) de enero a diciembre.

Tabla 5.1. Especies representativas del área alterada por pastoreo (Brisamar) y el área preservada (El Comitán), según el Índice de Valor de Importancia (IVI).

Área alterada (Brisamar)	IVI	Área preservada (El Comitán)	IVI
<i>Fouquieria diguetii</i>	743.6	<i>Fouquieria diguetii</i>	370.2
<i>Stenocereus gummosus</i>	76.3	<i>Cytocarpa edulis</i>	288.3
<i>Opuntia cholla</i>	72.9	<i>Jatropha cinerea</i>	246.3
<i>Bursera microphyla</i>	61.0	<i>Opuntia cholla</i>	211.7
<i>Jatropha cuneata</i>	59.5	<i>Pachycereus pringlei</i>	191.4
<i>Jatropha cinerea</i>	59.4	<i>Bursera microphyla</i>	126.3
<i>Cytocarpa edulis</i>	36.3	<i>Prosopis articulata</i>	125.5
<i>Larrea divaricata</i>	24.5	<i>Stenocereus gummosus</i>	123.3
<i>Pedilanthus macrocarpus</i>	8.7	<i>Pedilanthus macrocarpus</i>	57.4
<i>Krameria parvifolia</i>	5.4	<i>Krameria parvifolia</i>	21.2

Respecto a la cobertura promedio anual de las plantas se observó que fue mayor en el área preservada (El Comitán), los años con mayor cobertura fueron 1996 (115 m<sup>2</sup>) y 1997 (67 m<sup>2</sup>), mientras que en el área alterada por pastoreo (Brisamar), la cobertura de 1996 fue de 68 m<sup>2</sup> y en 1999 de 44 m<sup>2</sup>. Al realizar el análisis de varianza (ANOVA) se encontraron diferencias significativas entre las localidades ( $F_{(4,175)} = 4.09, p = 0.044$ ) y entre los años ( $F_{(4,175)} = 3.06, p = 0.018$ ) el año con mayor cobertura vegetal fue 1996 y 1998 con el registro más bajo.

En el área alterada se observó que la densidad vegetal fue semejante en algunos años como fueron 1995 (136 ind/ha) y 1997 (139 ind/ha), para 1996 hubo un promedio total de 190 ind/ ha, mientras que en 1998 y 1999 hubo un aumento en el número de plantas (223 y 271 ind/ha).

En el área preservada la densidad vegetal fue similar en 1995 y 1996 (141 y 148 ind/ha), a partir de 1997 se incrementó a 205 ind/ha, registrando el valor máximo en 1998 con 231 ind/ha, para 1999 hubo una disminución en el número de plantas (188 ind/ha). La densidad vegetal entre localidades no tuvo diferencias significativas ( $F = 1.24, p = 0.29$ ), tampoco entre los años ( $F = 0.38, p = 0.53$ ).

De la evaluación cualitativa de las 49 estaciones de muestreo por localidad (preservada y alterada) en función de la diversidad y disposición de las especies de

plantas y suelo desnudo, en el área preservada se obtuvo que el 55% de las estaciones tuvieron caracterización de microhábitat cerrado, continuando el microhábitat intermedio con el 43% y por ultimo el microhábitat abierto con el 1%. En el área alterada el 41 % de las estaciones se clasificó como microhábitat cerrado, el 55% como microhábitat intermedio y el 4% como microhábitat abierto. Las diferencias entre localidades fueron significativas  $F_{(1, 92)} = 1.87, p = 0.17$ .

En el área alterada el microhábitat abierto tuvo mayor diversidad vegetal, mientras que en el área preservada el más diverso fue el microhábitat cerrado. Al efectuar la interacción microhábitat / localidad las diferencias fueron significativas ( $F_{(2, 92)} = 7.54, p = 0.00$ , Fig. 5.1) observando un comportamiento inversamente proporcional entre el microhábitat abierto y cerrado.

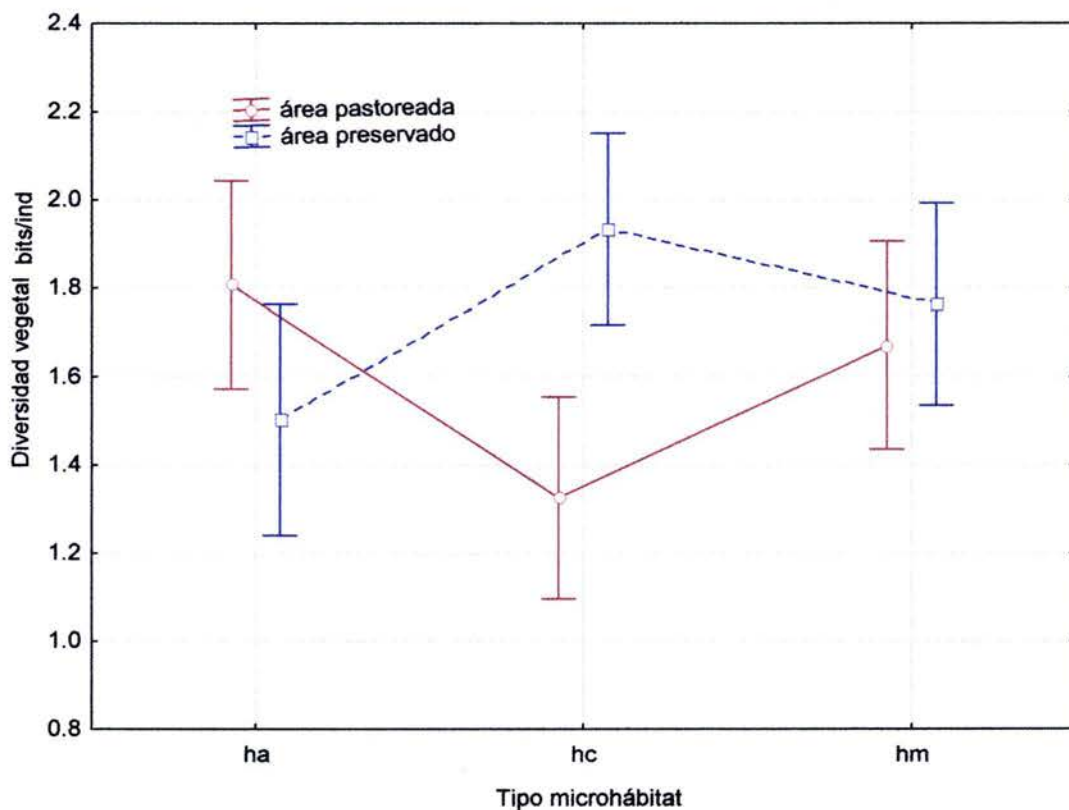


Figura 5.1. Comparación estadística de la diversidad vegetal (índice de Shannon-Wiener), en los tres tipos de microhábitats definidos ha = microhábitat abierto; hc = microhábitat cerrado; hm = microhábitat intermedio en las áreas de estudio área alterada (Brisamar) y preservada (El Comitán)

#### ROEDORES

Con relación a la diversidad de especies de roedores, se observó que fue mayor en el área alterada ( $H' = 1.36$ ) que en el área preservada ( $H' = 1.24$ ), las diferencias



fueron significativas ( $F_{(1,92)} = 7.33, p = 0.01$ ). En el área alterada los valores de diversidad de roedores fueron similares en los tres microhábitats ( $H' = 1.36$ ), mientras que en el área preservada hubo mayor diversidad de roedores en el microhábitat abierto ( $H' = 1.31$ ), en los microhábitats intermedio y cerrado se obtuvo una diversidad más baja ( $H' = 1.2$  y  $1.19$ ), las diferencias no fueron significativas entre los microhábitats de cada localidad ( $F_{(2,92)} = 0.52, p = 0.59$ ).

En ambas localidades la comunidad de roedores se conformó de tres géneros y cinco especies (*Chaetodipus arenarius*, *C. baileyi*, *C. spinatus*, *Dipodomys merriami* y *P. eva*). En el área alterada por pastoreo (Brisamar) se registraron 3 602 capturas totales de 788 roedores, mientras que en el área preservada fueron 2 216 capturas totales de 707 roedores. Entre localidades las diferencias de captura fueron significativas ( $F_{(1,90)} = 113, p = 0.00 < 0.05$ ). La especie con mayor porcentaje de captura en los dos sitios fue *C. arenarius* (Tabla 5.2).

Tabla 5.2 Datos del muestreo: roedores capturados en el área preservada (El Comitán) y en el área alterada por pastoreo (Brisamar). n = número de capturas; %= proporción de cada especie.

Especies	Área preservada		Área alterada	
	n	%	n	%
<b>Heteromyidae</b>				
<i>Chaetodipus arenarius</i>	1321	(62)	1655	(45)
<i>C. baileyi</i>	682	(28)	1218	(34)
<i>C. spinatus</i>	49	(3)	24	(1)
<i>Dipodomys merriami</i>	21	(1)	626	(18)
<b>Muridae</b>				
<i>Peromyscus eva</i>	143	(6)	79	(2)
Captura total (n)	2 216		3 602	
Éxito de captura (%)	15		25	
Noches de muestreo (n)	300		300	
Trampas (n)	14 700		14 700	

En el área alterada (Brisamar), hubo tres meses (febrero, septiembre y octubre) en los que el índice de captura entre años fue semejante, los demás meses tuvieron diferencias significativas en las capturas registradas. En el área preservada (El Comitán) octubre fue el único mes que no tuvo diferencias significativas. Por consiguiente, se destacan las diferencias entre los años y en las dos localidades, en el área pastoreada

hubo mayor número de roedores por trampa-noche durante 1995, 1997 y 1996, a diferencia del área preservada donde cambió el orden de efectividad de captura siendo mayor en 1997, 1995 y 1996 (Tabla 5.3).

Tabla 5.3 Valores del índice de captura (número de animales capturados por unidad de tiempo y esfuerzo: roedores por trampa-noche) del área alterada (Brisamar) y preservada (El Comitán) por mes y año. Se muestra el resultado del análisis de varianza (F) con una probabilidad  $\alpha 0.05$ . NS: no significativa, se resalta en negritas los años con diferencia significativa

Área alterada (Brisamar)									
Meses	1994	1995	1996	1997	1998	1999	F	P(0.05)	
enero		0.1	0.2	<b>0.3</b>	0.1	0	4.9	0.064 *	
febrero		0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	3.8	0.018 NS	
marzo		0.1	0.2	<b>0.3</b>	0.1	0.1	26.5	0.000 *	
abril		<b>0.3</b>	0.2	<b>0.3</b>	0.1	0	30.9	0.000 *	
mayo		<b>0.5</b>	0.3	0.4	0.2	0.1	8.7	0.000 *	
junio		<b>0.5</b>	0.3	0.3	0.2	0.2	10.2	0.000 *	
julio		<b>0.6</b>	0.2	0.4	0.2	0.2	30.4	0.000 *	
agosto		<b>0.6</b>	0.3	0.3	0.1	0.1	11.9	0.000 *	
septiembre			0.4	0.3	0.4	0.3	2.23	0.102 NS	
octubre	0.2	0.3	0.3	0.4	0.2		1.42	0.272 NS	
noviembre	0.1	0.2	<b>0.4</b>	<b>0.4</b>	0.2		11.84	0.000 *	
diciembre	0.1	0.2	<b>0.4</b>	<b>0.4</b>	0.1		11.74	0.000 *	
Área preservada (El Comitán)									
enero		0.1	0.1	<b>0.0</b>	0.1	0.0	4.8	0.007 *	
febrero		<b>0.2</b>	<b>0.2</b>	0.1	0.0	0.1	4	0.015 *	
marzo		<b>0.2</b>	0.1	<b>0.2</b>	0.0	0.1	24.8	0.000 *	
abril		<b>0.2</b>	<b>0.2</b>	<b>0.2</b>	0.0	0.1	15	0.000 *	
mayo		0.2	0.2	<b>0.3</b>	0.1	0.2	13.8	0.000 *	
junio		<b>0.2</b>	<b>0.2</b>	<b>0.2</b>	0.0	<b>0.2</b>	7.3	0.001 *	
julio		0.1	0.0	0.1	0.0	<b>0.2</b>	27.6	0.000 *	
agosto		<b>0.1</b>	<b>0.1</b>	0.0	0.0	0.0	3.3	0.031 *	
septiembre			0.2	0.2	<b>0.4</b>	0.1	0.2	16.7	0.000 *
octubre	0.2	0.4	0.4	0.3	0.2		0.6	0.654 NS	
noviembre	<b>0.3</b>	<b>0.3</b>	<b>0.3</b>	0.2	0.1		4.9	0.014 *	
diciembre	0.1	0.1	<b>0.2</b>	0.1	0.1		8.9	0.001 *	

Las especies dominantes fueron las pertenecientes al género *Chaetodipus*, continuando *Dipodomys* y *Peromyscus*. Cabe destacar el comportamiento de respuesta de *C. spinatus*, la que sólo fue registrada de diciembre de 1995 a mayo de 1996. Así como el comportamiento de 1998, cuando disminuyó la población de *C. baileyi*, mientras

que *C. arenarius* incrementó su población. La especie que mantuvo una constante en su ocurrencia fue *D. merriami*.

La riqueza de especies de roedores de ambas comunidades mostró fluctuaciones entre meses y entre los años. En el área alterada (Brisamar) las cinco especies (*Chaetodipus arenarius*, *C. baileyi*, *C. spinatus*, *Dipodomys merriami* y *Peromyscus eva*) se mantuvieron en la temporada de lluvia de 1994 y 1996, en los años restantes el número de especies disminuyó (Fig. 5.2).

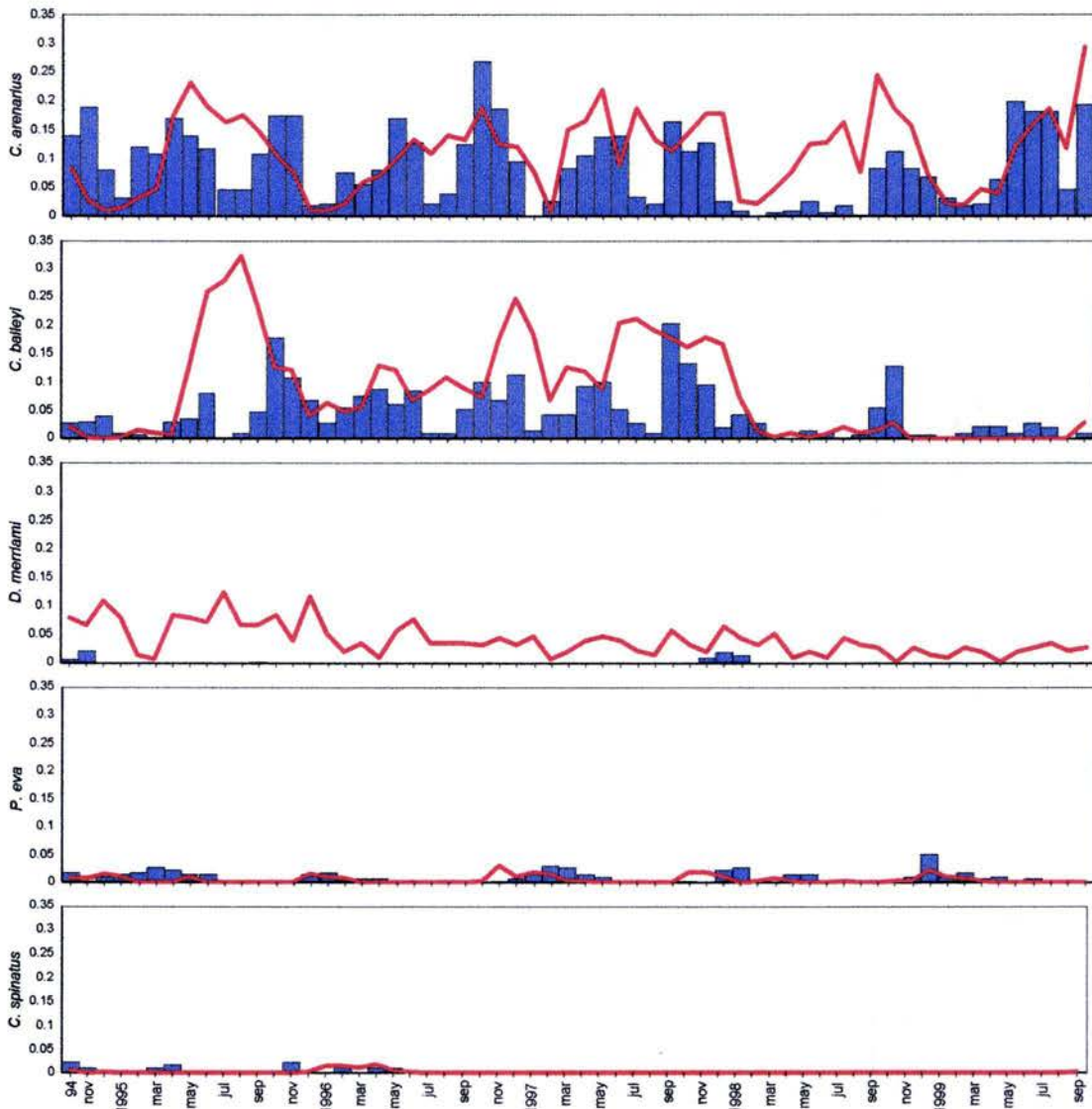


Figura 5.2. Valores del índice de captura de las especies de roedores a través de los meses en ambas localidades, área alterada "Brisamar"(línea) y área preservada "El Comitán" (barras), señalando la variación de la riqueza específica en tiempo y localidad.

En el área preservada las cinco especies (*Chaetodipus arenarius*, *C. baileyi*, *C. spinatus*, *Dipodomys merriami* y *Peromyscus eva*) se registraron en los meses de 1994. El número de especies disminuyó en la mayoría de los meses subsecuentes, incluso el intervalo de captura de *D. merriami* fue solo en 1994 y en la temporada de lluvia de 1997. Por otra parte, *C. spinatus* se registró hasta la época seca de 1997, caso contrario a la respuesta de *C. baileyi*, especie que incrementó la frecuencia de ocurrencia a partir de la época de lluvia de 1995 hasta la época seca de 1998.

En la mayoría de los meses de 1998, el número de especies presentes en el área preservada fue de dos, las interacciones en abril, mayo y diciembre fueron entre *C. arenarius* y *P. eva*, mientras que en los meses restantes fueron entre *C. baileyi* y *C. arenarius*, en los primeros seis meses de 1999 aumentó la interacción de especies (*C. arenarius* / *C. baileyi* / *P. eva* Fig.5.2).

La mayoría de los roedores capturados en ambas localidades tuvieron edad adulta, seguido de los subadultos y algunos jóvenes, la representación de crías fue escasa, en la tabla 5.4 se listan los meses en los que se capturó a roedores jóvenes y crías de ambas localidades.

Tabla 5.4. Variación mensual y anual de la presencia de roedores jóvenes (J) y crías (C) en ambas comunidades de estudio.

Años	Edad	área alterada (Brisamar)												área preservada (El Comitán)											
		Meses												Meses											
		e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d	e	f	m	a	m	j	j	a	s	o	n	d
1995	C																						x	x	
	J				x	x	x	x	x	x	x	x	x	x											x
1996	C																							x	x
	J							x	x		x	x												x	x
1997	C																								
	J								x	x						x								x	
1998	C																								
	J							x	x	x	x	x												x	x
1999	C																								
	J			x																				x	

#### ABUNDANCIA Y DENSIDAD DE ROEDORES.

En el área pastoreada la abundancia estimada con el método de numeración directa Mínimo Número de Individuos Vivos (MNIV), osciló de 29 a 135 roedores a lo largo del tiempo. A partir de la época de lluvia de 1995, la abundancia promedio fue de 102 ratones, gradualmente hubo un incremento máximo registrado en la época seca de 1997 (135 roedores), decreciendo de forma paulatina en la época de lluvia de ese mismo año (119 roedores). A partir de la época seca de 1998 se registró una disminución en el número de ratones (78), prácticamente correspondió al 50% de lo observado en las temporadas anteriores, este comportamiento fue evidente en la época seca de 1999, donde sólo hubo 36 roedores.

En el área preservada la abundancia osciló de 15 a 52 roedores. En las temporadas de lluvia de 1994 y sequía de 1995 se registraron en promedio 29 ratones; a partir de la estación seca de 1995 hubo un incremento constante hasta la temporada de lluvia de 1997 (superior a los 40 roedores), excepto la temporada de lluvia de 1996 cuando se obtuvieron 52 ratones. La abundancia promedio de 1998 fue la más baja (15 roedores) en las dos épocas subsecuentes aumentó la abundancia en un 50% (36 y 31 individuos respectivamente).

Comparativamente el área alterada por pastoreo y el área preservada tuvieron diferencias significativas ( $F_{(1,90)} = 113, p = 0.00$ ); así como entre las temporadas seca y lluviosa ( $F_{(8,90)} = 17, p = 0.00$ ) y en la interacción de la localidad y temporada ( $F_{(8,90)} = 6.06, p = 0.00$ ). Las diferencias significativas se observaron en las temporadas de sequía de 1997 con relación a la de 1998 y 1999 (área alterada) y en el área preservada, la abundancia de roedores obtenida en la época seca de 1996 con relación a la temporada seca de 1998.

Respecto a la densidad de roedores por localidad, en el área pastoreada los registros casi duplicaron el valor del área preservada (Fig. 5.3). Las temporadas con mayor densidad correspondieron a las de lluvia de 1995 (200 roedores/ha) y 1996 (267 roedores/ha) así como la temporada seca de 1997 con una densidad promedio de 276 roedores/ha. En la temporada seca de 1998 la densidad promedio fue de 158 roedores/ha destacan en ella julio con 168 roedores/ha; la densidad más baja se registró en 1999 con 73 roedores/ha

En el área preservada por temporada se obtuvo que los meses de lluvia de 1994 y sequía de 1995 la densidad fue semejante (58 y 57 roedores/ha); a partir de los meses de lluvia de 1995 se incrementó la densidad especialmente en octubre y noviembre (153 y

116 roedores/ha), la densidad promedio fue de 98 roedores/ha. En la época de lluvia de 1996 la densidad promedio fue de 105 roedores/ha, observando que en los meses de lluvia de 1997 la densidad promedio disminuyó a 90 roedores/ha, de las densidades menos representativas estuvieron la temporada de lluvia de 1998 (73 ratones /ha) y 1999 con 66 roedores/ha (Fig. 5.3).

En ambas localidades existió cambio en la densidad mensual, así, en el área alterada febrero y marzo fueron los meses con la densidad más baja (81 y 79 roedores/ha), comparativamente con lo obtenido en los demás meses cuando la densidad sobrepasó los 85 roedores/ha de julio a noviembre (más de 90 roedores/ha). Los valores de densidad más bajos de la comunidad de roedores en el área preservada fueron en julio y agosto comparativo a los máximos de septiembre y diciembre, las diferencias estadísticas fueron significativas ( $F_{(10, 98)} 3.06, p = 0.00$ ).

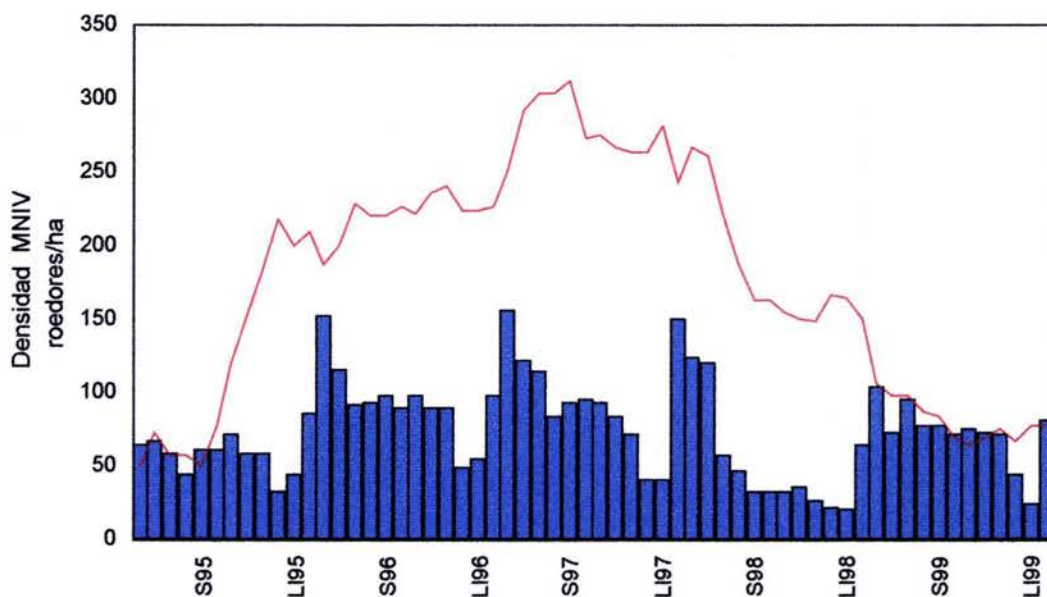


Figura. 5.3. Variación mensual de la densidad por temporada y localidad; área alterada Brisamar (línea); área preservada El Comitán (barras)

Con el método de Jolly, se obtuvo información complementaria del comportamiento de ambas comunidades de roedores, la abundancia obtenida con este método fue mayor (Tabla 5.5) en comparación a la abundancia obtenida con el MNIV. El tamaño de cada comunidad tuvo diferencias en las temporadas (seca y de lluvias) y entre comunidades. Destacó la abundancia de roedores de la temporada de lluvia de 1995,

seca de 1996 y seca de 1997 (2024, 2855 y 2043, Tabla 5.5). Mientras que en el área preservada no sobrepasó los 800 roedores, el intervalo más representativo fue la temporada de lluvia de 1995 y la 1997 (Tabla 5.5). Estadísticamente las diferencias fueron significativas entre las localidades ( $F_{(1, 98)} = 9.95, p = 0.00$ ).

Tabla 5.5. Abundancia promedio de roedores en cada comunidad por temporada. Datos obtenidos con el método de Jolly. Se muestran los intervalos de confianza al 95% (I. C. 95%).

Temporada	área alterada		área preservada	
	No. de roedores	I.C. 95%	No. de roedores	I.C. 95%
LI94	164	(81-753)	182	(91-787)
S95	392	(287-663)	204	(111-563)
LI95	2024	(1204-4576)	518	(290-1314)
S96	2855	(1530-7682)	600	(285-3681)
LI96	1324	(913-2389)	795	(312-4061)
S97	2043	(1327-3983)	757	(287-3681)
LI97	1431	(908-3047)	528	(220-3063)
S98	949	(550-2225)	125	(32-1169)
LI98	749	(392-2127)	346	(166-1229)
S99	537	(228-2153)	734	(251-4018)

La sobrevivencia de la comunidad de roedores del área alterada fue mucho mayor que en el área preservada, en la mayoría de los meses se obtuvo un valor cercano a uno. A excepción de los años de 1997 y 1998 cuando se registraron valores menores (0.37-0.85) en el área preservada. Independiente del año se observó en ambas comunidades que en septiembre y octubre la sobrevivencia decreció.

En las dos comunidades se observó inmigración a través del tiempo, en el área alterada destacaron los intervalos de abril a septiembre en 1995; de abril de 1996 a enero de 1997; de marzo a mayo de 1997; julio a diciembre de 1997; junio a septiembre en 1998 y mayo a septiembre en 1999. Mientras que en el área preservada fue evidente durante la temporada de lluvia de 1995; posteriormente hubo un desfaseamiento en los meses de sequía de 1997 (aumento de abril a junio y de septiembre a octubre), en los meses de sequía de 1998 hubo menor número de ingresos (mayo fue el menos escaso), mientras que en el periodo de lluvia se observó una recuperación (septiembre a noviembre) con un máximo en septiembre (Fig. 5.4).

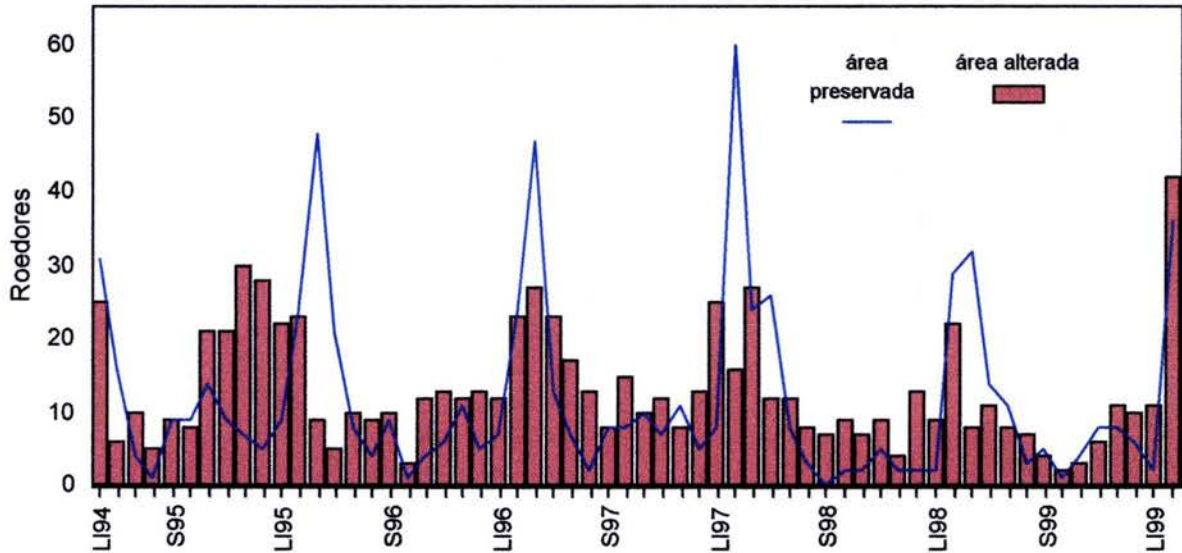


Figura 5.4 Representa el número de inmigrantes en las dos comunidades de estudio, (S) meses correspondientes a la temporada seca; (L) meses de la temporada de lluvia

#### REPRODUCCIÓN EN FUNCIÓN DE LAS COMUNIDADES.

La comunidad de roedores conformada por *Chaetodipus arenarius*, *C. baileyi*, *Dipodomys merriami* y *Peromyscus eva* en el área alterada por pastoreo mostró que el patrón de reproducción ocurre a lo largo del año, con picos máximos de agosto a noviembre, cabe destacar que en los años de 1995, 1996 y 1998 se capturó un máximo de 15 hembras con evidencia reproductiva (Fig. 5.5).

Las hembras iniciaron su actividad reproductora en la denominada temporada seca en la región (febrero a julio) con clara evidencia en junio y julio, mientras que en la temporada de lluvia (agosto a enero) hubo mayor número de hembras preñadas, las hembras en estadio de lactancia fueron evidentes a partir de julio hasta diciembre, este comportamiento se observó en 1996, 1997 y 1998.

El patrón de reproducción en 1995 fue distinto, debido a que en la época seca del año (abril a julio) se observó el máximo de hembras receptivas, preñadas y lactantes; en la temporada de lluvia el número de hembras con evidencia de reproducción fue mínimo; por otra parte en 1999 se observó que desde febrero algunas hembras se encontraban preñadas dominando esta condición en junio y julio continuando hasta septiembre; las hembras lactantes se registraron de julio a septiembre.



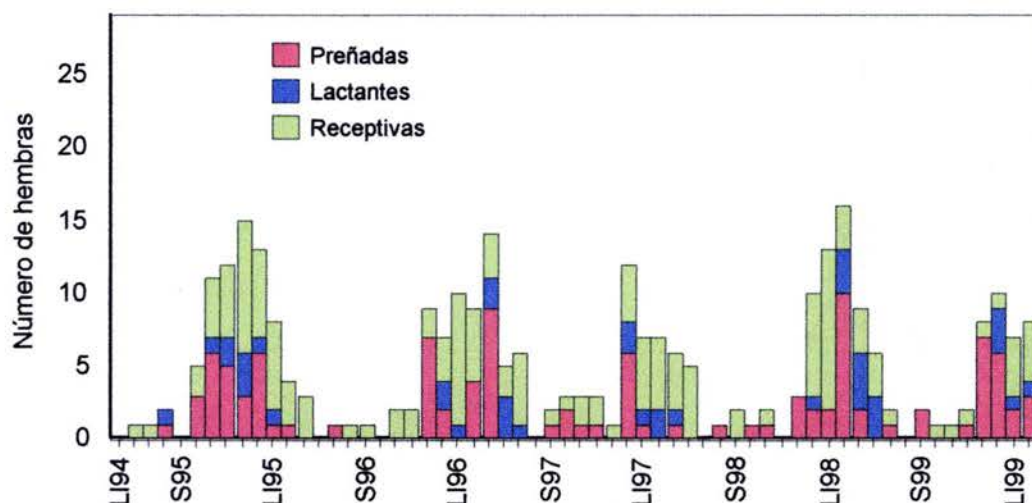


Figura 5.5. Patrón de reproducción de las hembras de la comunidad de roedores en el área alterada (Brisamar), LI= meses de lluvia; S= meses de sequía

Respecto a la actividad reproductiva de los machos (Fig. 5.6), éstos mantuvieron los testículos con algún grado de escrotación durante todo el año, aunque hubo variación interanual del número de roedores con esta condición. De 1995 a 1997 se registró el mayor número de machos con testículos escrotados, la mayor actividad se observó a mediados de la temporada seca, continuando en los siguientes tres meses correspondientes a la época de lluvia; destacaron los nueve meses de 1997 donde hubo gran cantidad de machos activos mientras que en 1998 y 1999 hubo un decremento en el número de machos sexualmente activos, pero se mantuvo el patrón de actividad.

En el área alterada por pastoreo (Brisamar) hubo mayor número de machos con condición reproductiva que de hembras. Considerando los meses con picos de actividad de ambos sexos se señala que la proporción registrada durante 1995, 1997 y 1999 fue de 2:1, mientras que en 1996 y 1998 fue de 1:1. El patrón de reproducción obtenido en la época seca de 1995 fue distinto a los demás años, comparativamente tuvo diferencias significativas con lo observado durante 1998 ( $p < 0.5$ ).

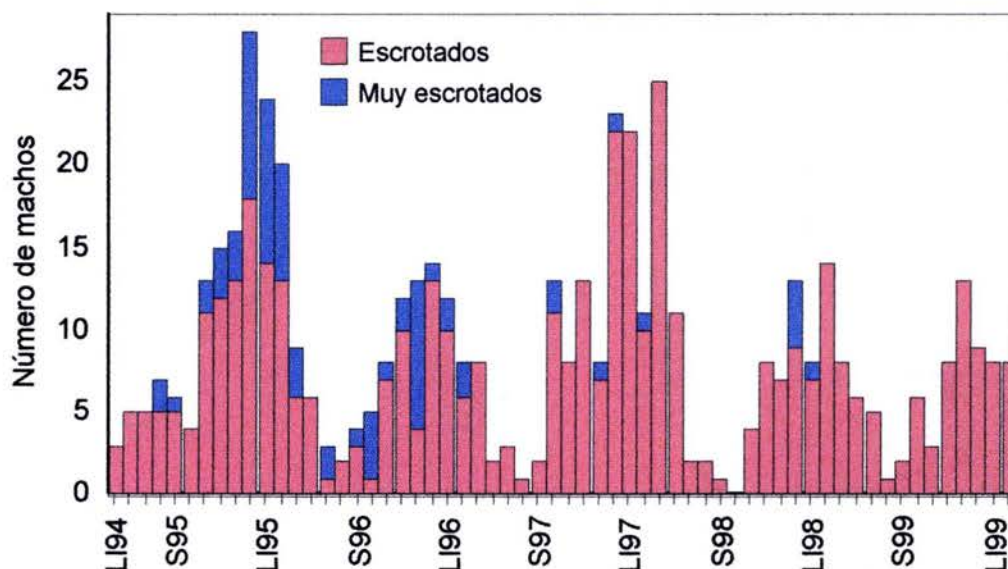


Figura 5.6. Patrón de reproducción de los machos de la comunidad de roedores en el área alterada (Brisamar), LI= meses de lluvia; S= meses temporada seca.

El patrón de reproducción de las hembras de la comunidad de roedores en el área preservada (El Comitán) se inició a partir de mayo (temporada seca del año), aunque la mayor proporción de hembras con alguna condición de reproducción (receptiva, preñada y lactante) fue evidente en la temporada de lluvia. El mayor número de hembras con condición de reproducción se registró en 1996 y 1999, cabe destacar que en las temporadas secas de 1998 y 1999 durante cuatro meses únicamente se colectaron hembras sin actividad reproductora (Fig. 5.7).

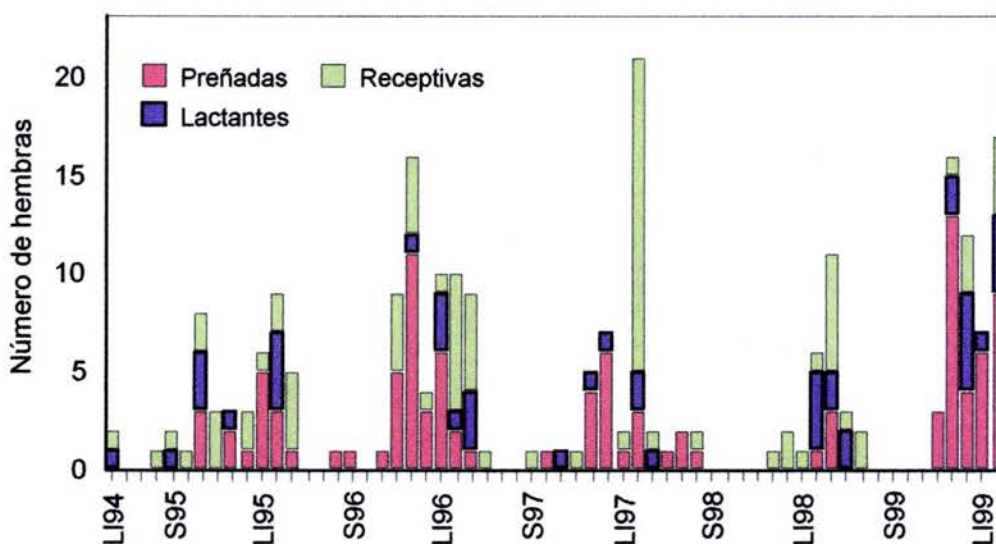


Figura 5.7. Patrón de reproducción de las hembras de la comunidad de roedores en el área preservada (El Comitán), LI= meses de la temporada de lluvia; S= meses de la temporada seca.

Las hembras estuvieron activas en la mayoría de los meses de estudio. La etapa de preñez fue evidente de marzo a octubre, mientras que la lactancia fue más evidente de abril a noviembre (misma proporción de meses de la época seca y lluviosa). El número de hembras con capacidad reproductiva disminuyó a partir de la temporada seca de 1997 acentuándose en 1998 cuando se capturaron algunas hembras receptivas, la mayoría de las hembras colectadas no tuvieron evidencia de reproducción. Las temporadas de lluvia de estos dos años también fueron distintas a las previamente registradas, en septiembre de 1997 hubo un gran número de hembras receptivas el mayor número registrado de todo el estudio, ese desfase continuó hasta mayo de 1999 cuando se recolectó a hembras preñadas.

En la temporada seca de 1998 hubo menor representatividad de hembras con alguna evidencia de reproducción, fue hasta los meses finales de la temporada cuando se registró a hembras receptivas, en los meses de lluvia (septiembre a noviembre) se observó preñez y lactancia. Al inicio de la temporada de sequía de 1999 las hembras capturadas no mostraron actividad reproductora, fue hasta mayo cuando se incrementó el número de hembras preñadas (12 hembras) y lactantes continuando hasta septiembre.

El comportamiento reproductivo de los machos de la comunidad del área preservada (El Comitán), se registró en la mayoría de los meses (Fig. 5.8), el mayor número de machos con evidencia reproductiva se presentó en los meses de la época seca del año (marzo a junio) este comportamiento se observó de forma consecutiva en las temporadas secas de 1995, 1996 y 1997, mientras que en 1998 hubo un decremento de roedores con condición de reproducción. Las temporadas de lluvia que destacaron por la cantidad de machos con testículos escrotados fueron las de 1995 y octubre de 1998.

A partir de febrero los machos mostraron testículos escrotados manteniendo esta característica hasta noviembre, el grado máximo de escrotación se observó de mayo a julio (de 1995-1997). En diciembre y enero la mayoría de los machos no presentaron actividad de reproducción, la temporada seca de 1998 fue diferente debido a que hubo meses en los que los machos no tuvieron actividad.

La proporción de machos con relación a las hembras durante 1995 y 1997 fue mayor, en los meses con actividad reproductora la proporción fue de 1.5:1, para 1998 fue de 2:1, mientras que en 1996 fue de 1:1, en las temporadas de 1999 se recapturaron más hembras 1.8:1. El patrón reproductivo de la temporada seca de 1998 fue distinto, los machos activos disminuyeron en número, fue hasta mediados de temporada cuando hubo

cinco individuos con testículos escrotados, mientras que la época seca de 1995 fue la más favorable, registrando un máximo de 15 roedores con actividad.

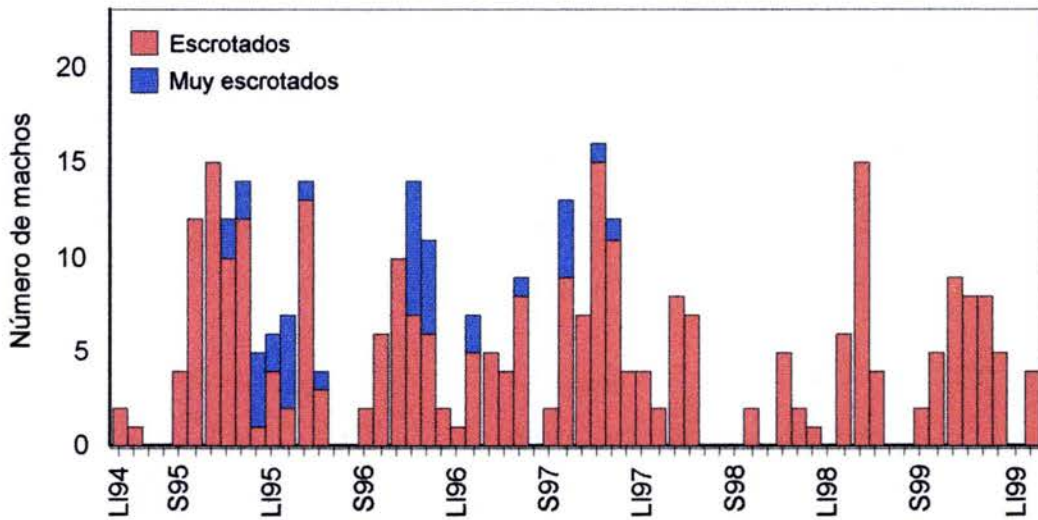


Figura 5.8. Patrón de reproducción de los machos de la comunidad de roedores en el área preservada (El Comitán), LI = meses de la temporada de lluvia; S = meses de la temporada seca.

#### ASPECTOS ECOLÓGICOS DE LAS POBLACIONES

##### DENSIDADES POBLACIONALES.

La densidad poblacional de *Chaetodipus arenarius* en el área alterada por pastoreo (Brisamar) mantuvo un comportamiento cíclico constante (Fig. 5.9A). El incremento en la densidad se observó a mediados de la época seca perdurando en la mayoría de los meses de lluvia; los picos máximos en 1995 y 1996 fueron superiores a los 50 roedores/ha, en 1997 se incrementó a 60 roedores/ha en 1998 la densidad más alta se presentó en septiembre con 71 roedores/ha, mientras que en los meses de 1999 la densidad más alta se registró en septiembre con 96 roedores/ha.

En el área preservada *C. arenarius* tuvo de septiembre a noviembre de 1995 una densidad de 43-63 roedores/ha, destacando octubre con 63 roedores/ha. Esta especie incrementó su densidad a partir de mayo (temporada seca), siendo más favorable la temporada de lluvia; destaca el comportamiento de 1996 (octubre 100 roedores/ha y noviembre 69 roedores/ha); septiembre de 1997 (con una densidad de 67 roedores/ha, la que se mantuvo más o menos constante hasta noviembre con 51 roedores/ha). En 1998 se registró la densidad más baja en la época seca en comparación al área pastoreada, estadísticamente las diferencias fueron significativas en 1998 ( $p < 0.05$ ); la densidad en

1999 tuvo un pico en junio con 52 roedores/ha, y septiembre con 84 roedores/ha (Fig. 5.9B).

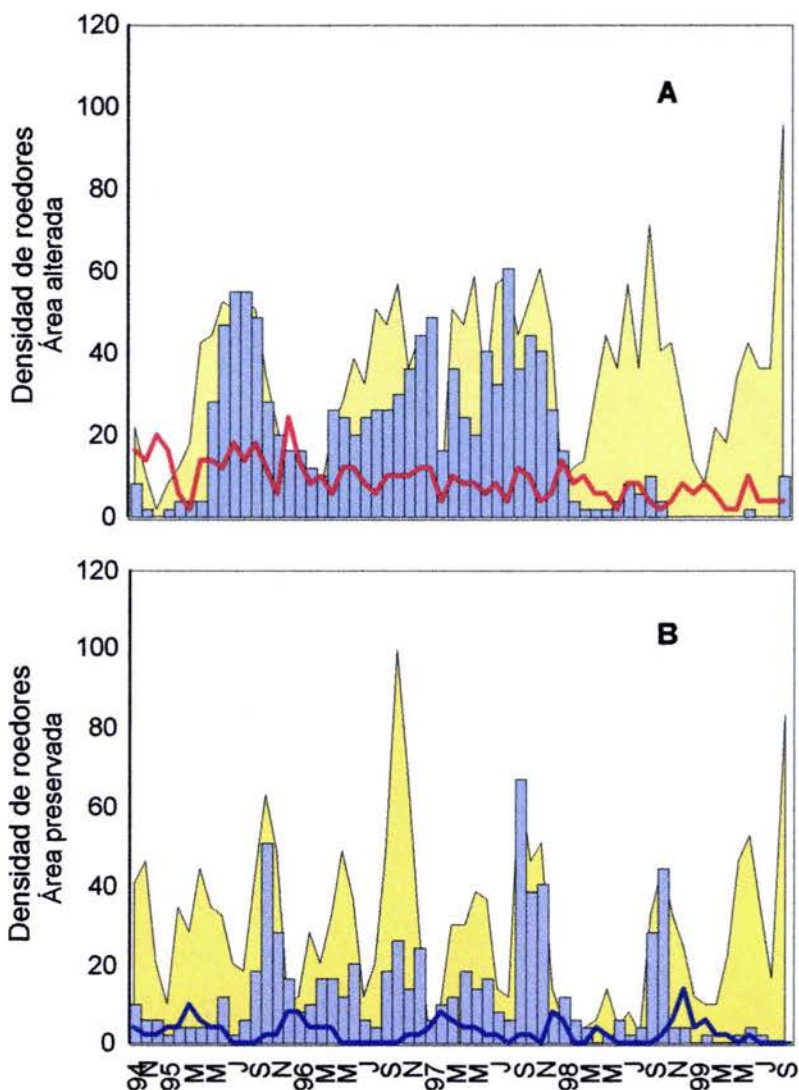


Fig. 5.9. Densidades poblacionales (roedores/ha), A) área alterada: *C. arenarius* (área); *C. baileyi* (barras) y *D. merriami* (línea). B) área preservada, *C. arenarius* (área), *C. baileyi* (barras) y *P. eva* (línea)

La densidad de *Chaetodipus baileyi* en el hábitat alterado por pastoreo fue mayor en los meses de la temporada de lluvia con relación a los meses del periodo seco; la temporada de lluvia de 1995 y de 1997 fueron las más significativas ya que tuvieron

densidades de 55 roedores/ha y 39-67 roedores/ha respectivamente, continuando en importancia la época de 1996 la que osciló de 37 a 45 roedores/ha; a partir de 1998 la densidad de esta especie tuvo una disminución, la máxima registrada fue en septiembre y octubre (29 y 45 roedores/ha), en 1999 *C. baileyi* prácticamente desapareció, la densidad máxima registrada fue de 4 roedores/ha en junio (Fig. 5.9A).

En el hábitat preservado *C. baileyi* mantuvo densidades que superaron los 15 roedores/ha de septiembre de 1995 a junio de 1997, con una tendencia favorable hacia la temporada de lluvia; cabe destacar la densidad obtenida en septiembre de 1997 (67 roedores/ha), además de los valores de densidad en octubre y noviembre (39 y 49 roedores/ha). En importancia siguió octubre y noviembre de 1995 con 51 roedores/ha; en los demás meses la densidad decreció un poco, por ejemplo en 1996 la densidad se mantuvo entre 27 y 24 roedores/ha tanto en la temporada seca como en octubre y diciembre, por otra parte en 1998 se presentaron picos aislados en septiembre y octubre con una densidad de 29 y 45 roedores/ha, este efecto de irregularidad continuó hasta 1999 cuando la densidad máxima fue de 4 roedores/ha (Fig. 5.9B).

Las densidades de *D. merriami* y *P. eva* se mencionan únicamente para una localidad, debido a su baja representatividad. En el área alterada *D. merriami* tuvo densidades poblacionales altas, principalmente en los meses correspondientes a la temporada de lluvia.

De noviembre de 1994 a enero de 1995 la densidad más alta fue de 20 roedores/ha, mientras que en 1995 en las dos temporadas esta especie tuvo densidades que sobrepasaron los 10 roedores/ha, destacaron agosto y septiembre (18 roedores/ha). Las temporadas de 1996 fueron más homogéneas en la densidad (máximos en enero con 14 roedores/ha, mayo, junio y diciembre con 12 roedores/ha); en la mayoría de los meses de la época seca de 1997 la densidad se mantuvo de 8 a 10 roedores/ha, mientras que en septiembre y octubre se registró la densidad más alta con 12 y 10 roedores/ha. Para 1998 se observó que enero y marzo fueron los meses con mayor densidad (14 y 10 roedores/ha respectivamente). En la temporada de lluvia de ese año la densidad máxima se registró de agosto a diciembre con 8 roedores/ha, finalmente en la temporada seca de 1999 se observó variación de 2 a 10 roedores/ha, los máximos se obtuvieron en febrero junio con 8 a 10 roedores/ha (Fig. 5.9A).

La densidad de *P. eva*, en el área preservada se registró con intervalos cíclicos los cuales presentaron sus máximos de forma intermitente, ya sea en los meses iniciales o finales del año, así de octubre de 1994 hasta junio de 1995 la densidad máxima se obtuvo

en marzo (10 roedores/ha); mientras que de octubre de 1995 a abril de 1996 los valores máximos fueron de 8 roedores/ha. El periodo representativo para esta especie fue de noviembre de 1996 a enero de 1998 con densidades que fluctuaron de 2 a 8 roedores/ha (excepto en agosto y noviembre de 1997 donde no se capturó ningún ejemplar), a finales de la temporada de lluvia e 1998 la densidad máxima fue 14 roedores/ha mientras que en la época seca de 1999 la densidad máxima fue de 6 roedores/ha (Fig. 5.9B).

#### INMIGRACIÓN Y RECLUTAMIENTO POR ESPECIE

Respecto a la tasa de entrada (inmigración) y reclutamiento observado en *C. arenarius* en el área alterada (Brisamar) destaca la temporada seca de 1995 y se incluyen dos meses de la temporada de lluvia de ese año. En los años subsiguientes el ingreso de los individuos fue de agosto a octubre, excepto en 1997 que se alargó hasta noviembre; la temporada con menor inmigración fue la de lluvia de 1998 y tres meses de la temporada seca de 1999 (Fig. 5.10). En el hábitat preservado, los valores de inmigración más evidentes se registraron en la temporada de lluvia (septiembre a noviembre), el pico máximo ocurrió en octubre de 1996, continuando en importancia septiembre y octubre del 1997, posterior a esta fecha, hubo una disminución destacando los registros de la época seca de 1998.

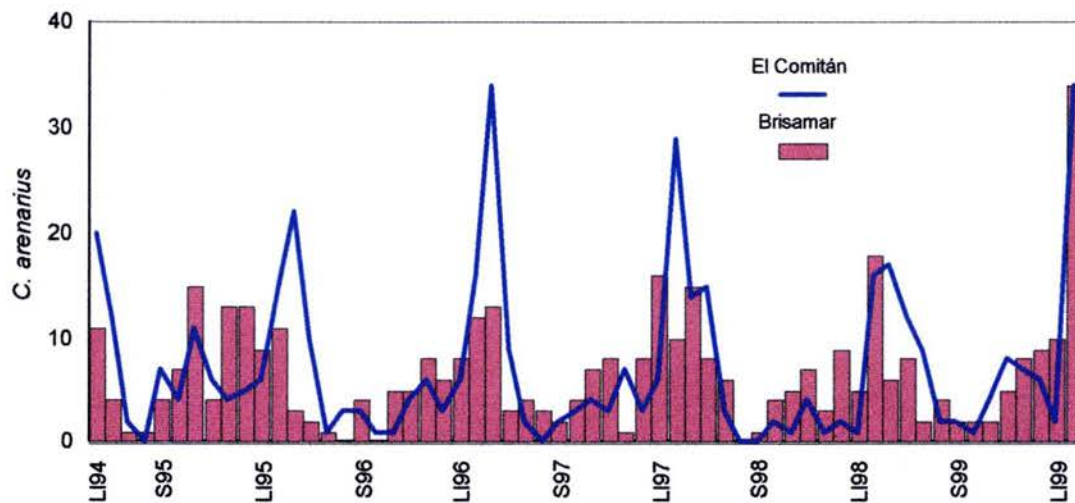


Figura 5.10. Representación de la inmigración mensual de *C. arenarius* durante las temporadas de estudio, (S) meses correspondientes al periodo seco; (L) meses del periodo de lluvia.

El patrón de inmigración de esta especie por localidad no fue estadísticamente distinto ( $F_{(1,98)} = 0.107, p = 0.74$ ), tampoco hubo diferencias significativas en la interacción temporada/localidad ( $F_{(10,98)} = 0.673, p = 0.75$ ), sin embargo al comparar las temporadas obtuvimos que los resultados de la temporada seca de 1996 y 1998 del área preservada fueron las de menor inmigración ( $F_{(10,98)} = 3.26, p = 0.001$ ).

En cuanto al ingreso de nuevos individuos de *C. baileyi* en el área alterada fue menos evidente y con constantes fluctuaciones, el periodo más favorable fue de mayo a septiembre de 1995 con una inmigración máxima de 15 roedores, continuando el intervalo de septiembre de 1996 hasta enero de 1998, el número máximo de inmigrantes fue de 10; en la mayoría de los meses de 1998 y 1999 no hubo inmigración, excepto en septiembre y octubre (Fig. 5.11).

En el área preservada *C. baileyi* tuvo un inmigración máxima en la época de lluvia, destacando 1997 (septiembre a noviembre con un pico de 30 ratones) y el intervalo de octubre a noviembre de 1995 (con máximos de 20 roedores); observando una homogeneidad con menor magnitud de entrada de nuevos roedores desde la época seca de 1996 a la época seca de 1997; la inmigración en 1998 fue escasa, de agosto a septiembre sólo inmigraron 10 roedores; estadísticamente las diferencias fueron significativas entre las temporadas ( $F_{(10,98)} = 3.14, p = 0.002$ , época seca de 1998 y 1999, Fig. 5.11).

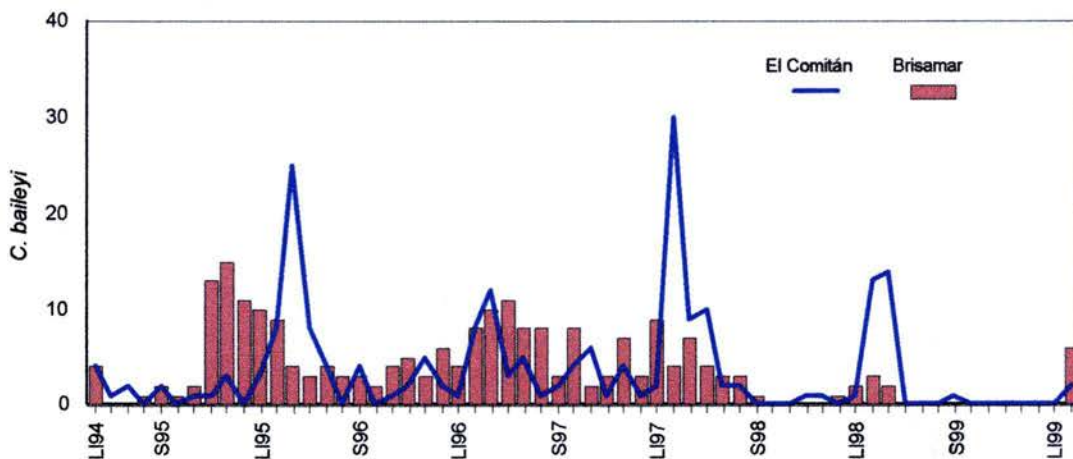


Figura 5.11. Representación de la inmigración mensual de *C. baileyi* durante las temporadas de estudio, (S) meses correspondientes a la temporada seca y en los meses de lluvia (L).



La población de *D. merriami* únicamente se registró en el hábitat alterado, mostró una tasa de entrada constante pero en menor proporción en comparación del género *Chaetodipus*, al igual que las demás especies de heterómidos se observó una tendencia de incremento en la inmigración en la época de lluvia, aunque hubo excepciones como fueron los años de 1995 y 1998 donde en ambas temporadas la inmigración fue constante e incluso fue mayor en los meses secos, mientras que de las temporadas de lluvia destacó el intervalo de septiembre a diciembre de 1996 donde hubo más de cuatro roedores por mes (Fig. 5.12).

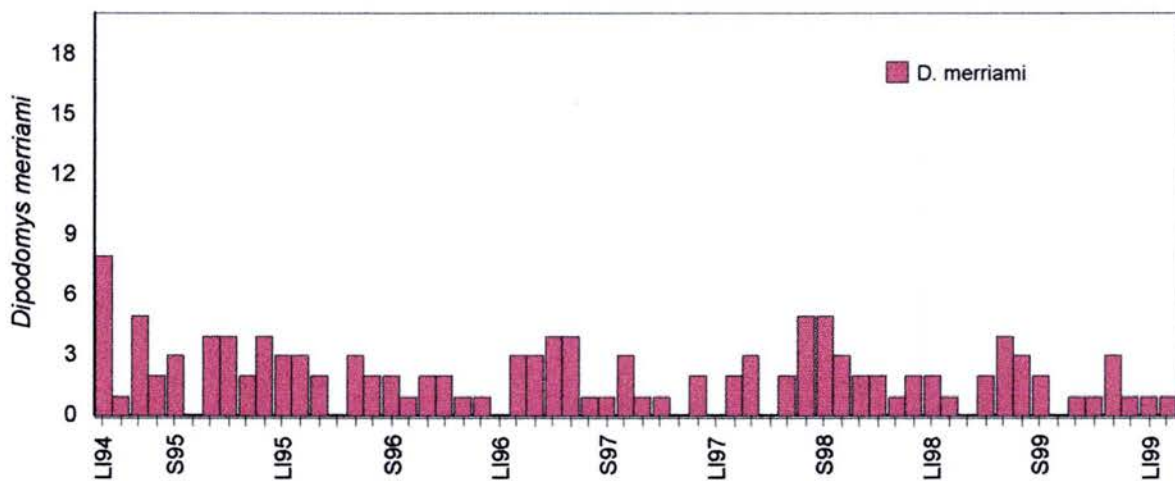


Figura 5.12 Representación de la inmigración mensual de *D. merriami* en las temporadas de estudio, (S) meses del periodo seco y los meses de lluvia (LI).

Los valores de inmigración mensual de *P. eva* fueron escasos, ocurrió principalmente en los meses correspondientes a la temporada de lluvia; las temporadas con mayor número de roedores incorporados fue la de 1994, seguida de 1996, específicamente en noviembre donde hubo un ingreso hasta de ocho ejemplares. La temporada de lluvia de 1998 fue adversa registrando únicamente tres individuos, en las temporadas secas en promedio sólo hubo ingreso de dos individuos por temporada.

#### USO DE MICROHÁBITAT

Respecto al uso del microhábitat sólo se consideró a las especies más representativas (mayor al 5% de la captura total), en el área alterada por pastoreo

(Brisamar) fueron *C. arenarius*, *C. baileyi* y *Dipodomys merriami*, mientras que en la preservada (El Comitán) correspondió a *C. arenarius*, *C. baileyi* y *Peromyscus eva*.

Los resultados del uso de los microhábitats (abierto, mediano y cerrado) por *C. arenarius* en ambas localidades mostraron preferencia hacia el microhábitat cerrado, seguido del intermedio y por último los microhábitats abiertos, este comportamiento no tuvo diferencias significativas ( $F_{(4,182)} = 0.65, p = 0.62$ ).

Para *C. baileyi* la tendencia fue hacia los microhábitats abiertos, intermedios y finalmente el cerrado, estadísticamente las diferencias no fueron significativas entre los microhábitats ( $F_{(4,182)} = 0.65, p = 0.63$ ); de la interacción estadística se observó que en el área alterada *C. baileyi* tiende más a microhábitats intermedios, mientras que en la preservada fue más común en los abiertos, estadísticamente las diferencias no fueron significativas ( $F_{(4,182)} = 0.54, p = 0.71$ ).

*Dipodomys merriami* sólo fue considerada en el ambiente alterado, la ocurrencia en los tres tipos de microhábitats no tuvo diferencias estadísticas ( $F_{(2,92)} = 37, p = 0.69$ ), aunque hubo una tendencia ligera hacia el uso de los microhábitats abiertos, y casi imperceptible entre el microhábitat cerrado y el intermedio.

En el ambiente preservado *Peromyscus eva* mostró preferencia por el microhábitat cerrado, seguido del denominado abierto, estadísticamente las diferencias no fueron significativas ( $F_{(2,46)} = 1.84, p = 0.17$ ).

Con la aplicación del índice simplificado de Morisita en el área alterada en los 49 microhábitats analizados fue evidente la interacción entre *C. arenarius* y *C. baileyi* especies del mismo género de distinto tamaño y peso corporal, el valor promedio del índice fue de 92%; mientras que entre *C. baileyi* y *D. merriami* se obtuvo una proporción de 83%, estas especies difieren en su táctica de desplazamiento y peso, la relación interespecífica de *C. arenarius* / *D. merriami* fue también considerable 77% a pesar de las diferencias en peso y desplazamiento.

De los 49 microhábitats analizados en el área preservada la mayor interacción ocurrió entre dos especies del mismo género aunque de talla y peso distintos *C. arenarius* y *C. baileyi* (87%); así como la interacción entre dos especies de distinta familia, talla y peso *C. baileyi* y *P. eva* (76%), finalmente la interacción entre *C. arenarius* y *Peromyscus eva* fue del 71%, estas dos especies de talla y desplazamiento similar.

## RESULTADOS: EFECTO DEL ENSO EN LA COMUNIDAD DE ROEDORES

### INFORMACIÓN CLIMÁTICA

Con los datos recabados de la base de datos de la Comisión Nacional del Agua, sub-estación La Paz (CNA), de precipitación de 1995 a 1999 se obtuvieron los valores de las anomalías (Fig. 5.13), también se ponderó la temperatura promedio de los años, la cual tuvo oscilación entre los 24 °C en 1995 y 1999; 25°C 1996 y 1998 y 26°C en 1997.

Con el índice de anomalías se pudo observar que en 1995 hubo mayor cantidad de meses con anomalías negativas excepto enero y septiembre (anomalías positivas), fue un año muy seco, la precipitación total fue de 145 mm. Las anomalías de junio a septiembre de 1996 tuvieron valores positivos, sobresaliendo las de agosto y septiembre, diciembre fue el mes con menor lluvia, la precipitación total fue de 242 mm. Las anomalías registradas en enero y de julio a septiembre de 1997 fueron positivas, destacando agosto, no se registraron anomalías mensuales muy negativas, la precipitación total fue de 195 mm.

La mayoría de los meses correspondientes a la época de lluvias de 1998 tuvieron anomalías negativas, excepto agosto (60mm) y septiembre donde se registró precipitación abundante (107 mm), en este año la precipitación total fue de 241 mm. Por último, el año de 1999 lo citaremos como el periodo más seco con precipitación escasa, en junio se obtuvo una anomalía positiva, la precipitación total anual fue de 44 mm.

Los eventos de precipitación tuvieron distinta intensidad como consecuencia de la

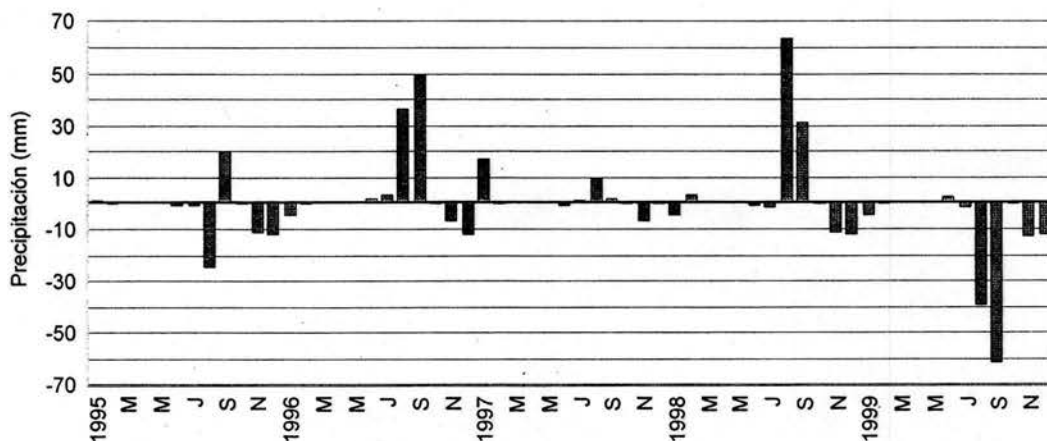


Figura 5.13. Valores del índice de anomalías obtenidas de 1995 a 1999. Datos de la estación climática de La Paz, B.C.S.

presencia de huracanes (Fig. 5.14). En 1995, destacaron dos eventos de precipitación debido al huracán "Henriette"; para 1996 el número de eventos de precipitación disminuyó, habiendo dos eventos contiguos a finales de agosto y principios de septiembre consecuencia de la presencia del huracán "Fausto". En los meses de época de lluvia de 1997 (excepto octubre) se registro precipitación, hubo presencia del huracán "Nora", este año fue muy diferente a un año promedio.

En el periodo de lluvia de 1998 hubo una disminución en el número de eventos, y existió desfase de las primeras lluvias anuales (febrero), los eventos de agosto (distintos días) y septiembre (un sólo día) debido al huracán "Isis". En 1999 el patrón de lluvias fue atípico con relación al año sin presencia de huracán, los eventos de precipitación fueron escasos y se presentaron en la parte final de agosto e inicio de septiembre.

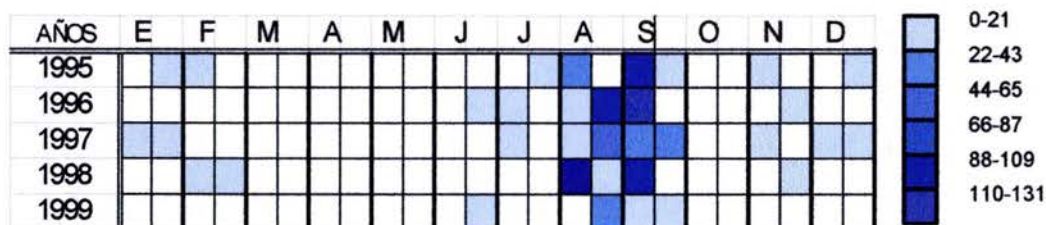


Figura 5.14. Esquematación de la intensidad de la precipitación registrada anualmente en la región.

#### ANOMALÍAS DE CAPTURA DE ROEDORES

Aplicando el índice de anomalías a las capturas de roedores obtenidas en el área preservada (El Comitán), durante los meses pre-ENSO (enero 1995 a julio 1997 Fig. 5.15A), se observó que estos años no distan del valor promedio general, incluso la mayoría de las anomalías fueron positivas, los valores negativos se registraron en julio y septiembre de 1995; julio, septiembre y a partir de noviembre de 1996 hasta febrero y julio de 1997.

El primer mes con influencia del ENSO (fase El Niño) fue agosto, y tuvo una ligera anomalía negativa. A partir de octubre de 1997 existió un decremento drástico en las capturas de roedores, excepto en enero y diciembre de 1998; cabe señalar que el intervalo de abril a junio de 1998 fue el que registró los valores más negativos de captura. Mientras que en 1999 hubo recuperación de mayo a agosto (Fig. 5.15A).

Respecto a la comunidad de roedores en el área alterada (Brisamar, Fig. 5.15B), se observó un comportamiento positivo en los valores de las anomalías de los años pre-ENSO (enero 1995 a julio 1997), fueron escasos los meses con valores negativos (enero

a marzo; noviembre y diciembre de 1995); la información obtenida en 1996 señala a este año como el de menor variación con respecto al patrón promedio general, algunas anomalías tuvieron tendencia ligeramente negativa, sobresaliendo los registros de enero, julio y septiembre; mientras que de octubre a diciembre existió un incremento en las capturas que se mantuvo hasta julio de 1997.

Respecto a lo obtenido en los años con influencia del ENSO, de agosto a diciembre de 1997 se registraron anomalías positivas, destacaron las anomalías de noviembre y diciembre. A partir de enero de 1998 hasta agosto de 1999 el índice fue negativo, los meses con menor captura fueron junio, agosto y diciembre de 1998, y de abril a agosto de 1999.

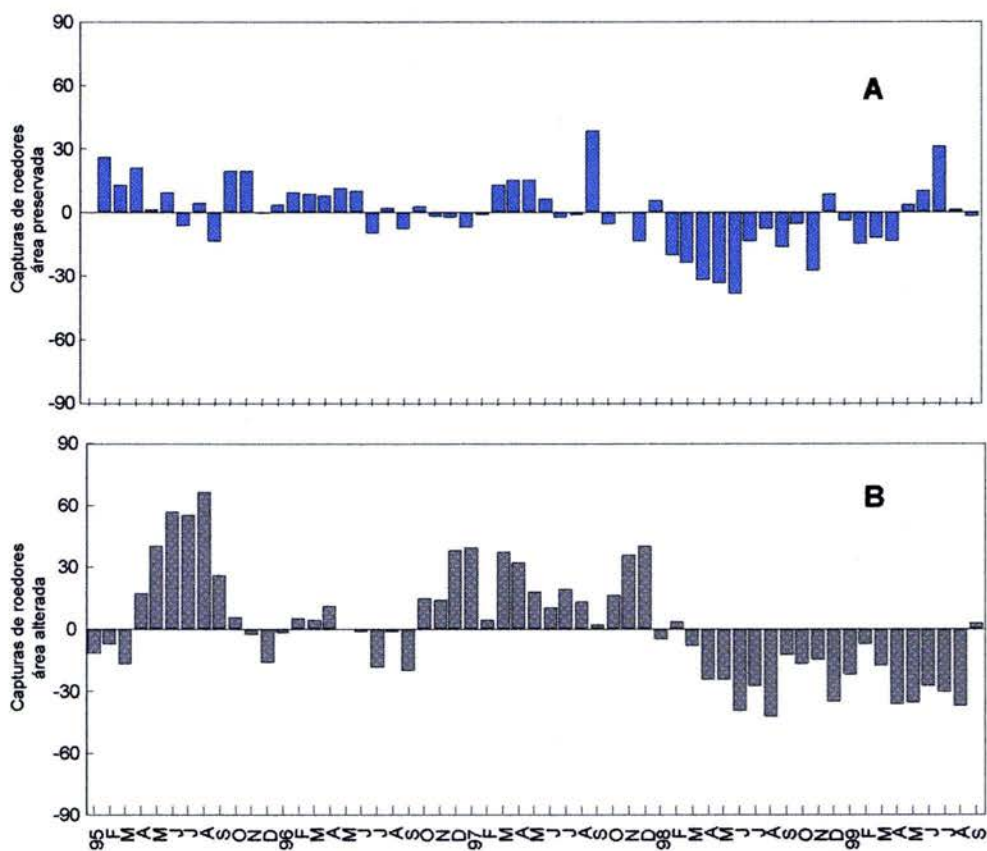


Figura 5.15. Variación de la captura de roedores de enero de 1995 a septiembre de 1999. A) Índice de anomalías de capturas en el área preservada (El Comitán); B) Anomalías en el área alterada (Brisamar).

Mediante el análisis de varianza bifactorial (ANOVA) entre los meses de estudio con condiciones pre-ENSO y ENSO (El Niño y La Niña) en ambas localidades se obtuvieron diferencias significativas ( $F_{(2,108)} = 16.57, p = 0.001$ ). En la interacción meses-

localidad las diferencias fueron significativas ( $F_{(2, 108)} = 5.56$ ,  $p = 0.005$ ) en el área alterada por pastoreo los meses con efecto ENSO (La Niña) fueron adversos, mientras que el área preservada el menor número de capturas se registró durante la fase de El Niño.

#### ANOMALÍAS POR ESPECIE

##### *Chaetodipus arenarius*

Los resultados obtenidos con el índice de anomalías en el área alterada por pastoreo no mostraron un patrón en el periodo pre-ENSO. Únicamente se observó que de abril a agosto de 1995 hubo una respuesta positiva, la que se registró nuevamente en octubre de 1996 a julio de 1997. En el periodo de influencia del ENSO las oscilaciones positivas tuvieron intervalos más cortos. Destacó el comportamiento de noviembre y diciembre donde sobrepasó con 15 roedores el promedio general, otros meses con tendencia positiva fue el intervalo de septiembre a noviembre mientras que en 1999 junio, julio y septiembre tuvieron un acrecentamiento en el índice (Fig. 5.16A).

En el área preservada durante los meses pre-ENSO *C. arenarius* no tuvo un patrón de respuesta constante, sin embargo se registraron anomalías positivas de febrero a abril de 1995, así como de noviembre a diciembre de 1996, estos datos fueron los más sobresalientes, cabe señalar que las anomalías negativas no sobrepasaron los 10 roedores.

A partir del periodo del ENSO *C. arenarius* tuvo una respuesta desfavorable, únicamente en septiembre de 1997 se registro una anomalía positiva, a partir de octubre de 1997 hasta diciembre de 1998 fue un intervalo desfavorable para esta especie, hubo recuperación de la captura en diciembre 1998, enero, mayo a septiembre de 1999, destaco el índice de julio de 1999 (Fig. 5.16B).

Al aplicar el análisis de varianza entre los meses pre-ENSO y ENSO (Niño y Niña) de ambas localidades se obtuvieron diferencias significativas ( $F_{(2,108)} = 5.21$ ,  $p = 0.007$ ); en la interacción estadística entre localidades y meses (pre-ENSO y ENSO) hubo diferencias significativas ( $F_{(2, 108)} = 4.90$ ,  $p = 0.009$ ) debido al comportamiento de los meses de El Niño, el que tuvo efecto positivo en el área alterada mientras que en la preservada hubo una respuesta inversa.

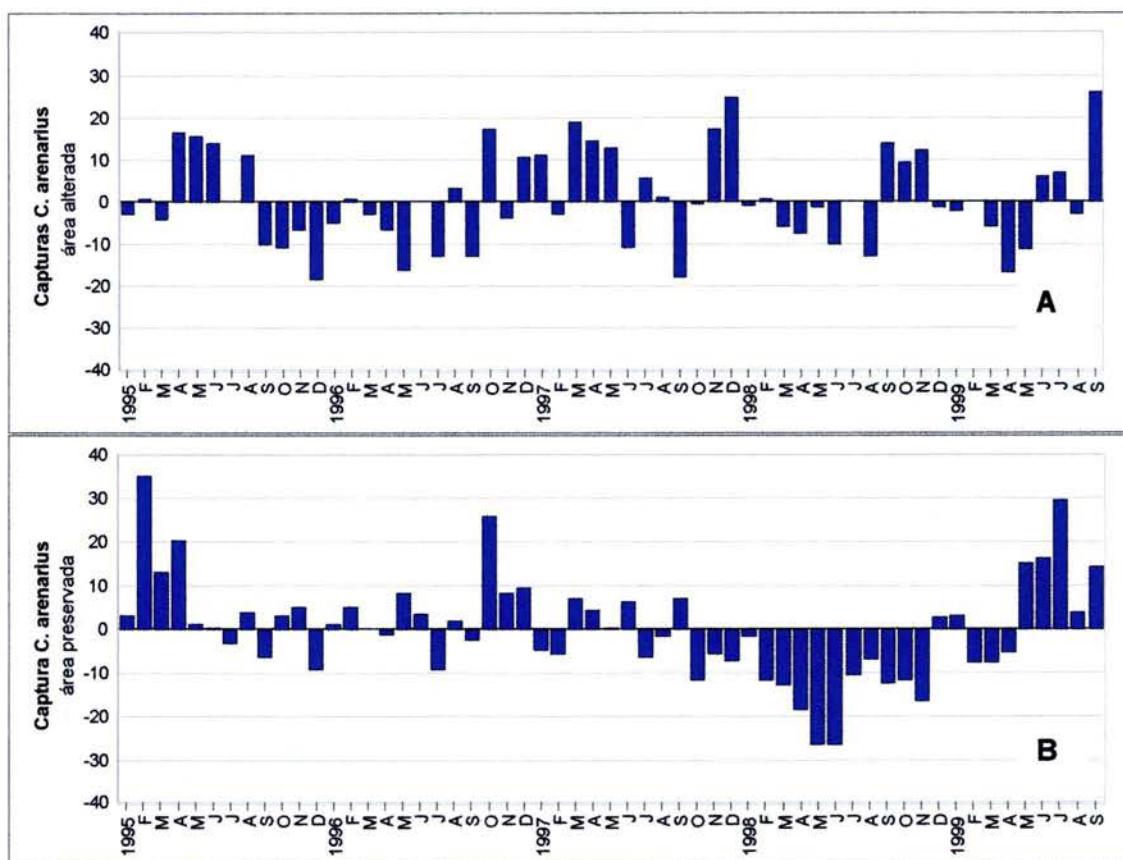


Figura 5.16. Índice de anomalías de *C.arenarius*. A) área alterada (Brisamar); B) área preservada (El Comitán).

### *Chaetodipus baileyi*

Esta especie mostró un patrón de oscilación en el área sometida a pastoreo (Fig. 5.17 A), fueron escasos los meses en donde hubo anomalías negativas, en su mayoría observamos intervalos positivos en 1995 y 1997. Para los meses considerados como ENSO (agosto 1997-septiembre 1999), *C. baileyi* mantuvo tendencia positiva de agosto a enero de 1998. A partir de febrero de 1998, las anomalías fueron negativas hasta septiembre de 1999. En este intervalo se observaron valores más negativos de junio a diciembre, y en 1999 de junio y agosto.

En el área preservada no hubo un patrón definido de comportamiento de *C. baileyi*, ya que las variaciones fueron menores con respecto al patrón general, a partir de octubre de 1995 a agosto de 1996; y de febrero a julio de 1997 las anomalías fueron positivas (Fig. 5.17 B).

Para el periodo considerado como ENSO, en los primeros seis meses, las capturas tuvieron valores positivos, destacando la respuesta de septiembre. En los meses de 1998

y 1999 las anomalías negativas predominaron, no sobrepasando los 10 roedores a excepción de enero, y octubre de 1998.

Hubo diferencias estadísticas significativas entre los periodos pre-ENSO y ENSO ( $F_{(2,108)} = 18.27$   $p = 0.00$ ), así como en la interacción meses-localidad ( $F_{(2,108)} = 7.83$ ,  $p = 0.00$  Fig. 5.17), los meses con influencia de El Niño fueron los más favorables, continuando los años pre-ENSO, La Niña fue más negativa en el área alterada por pastoreo.

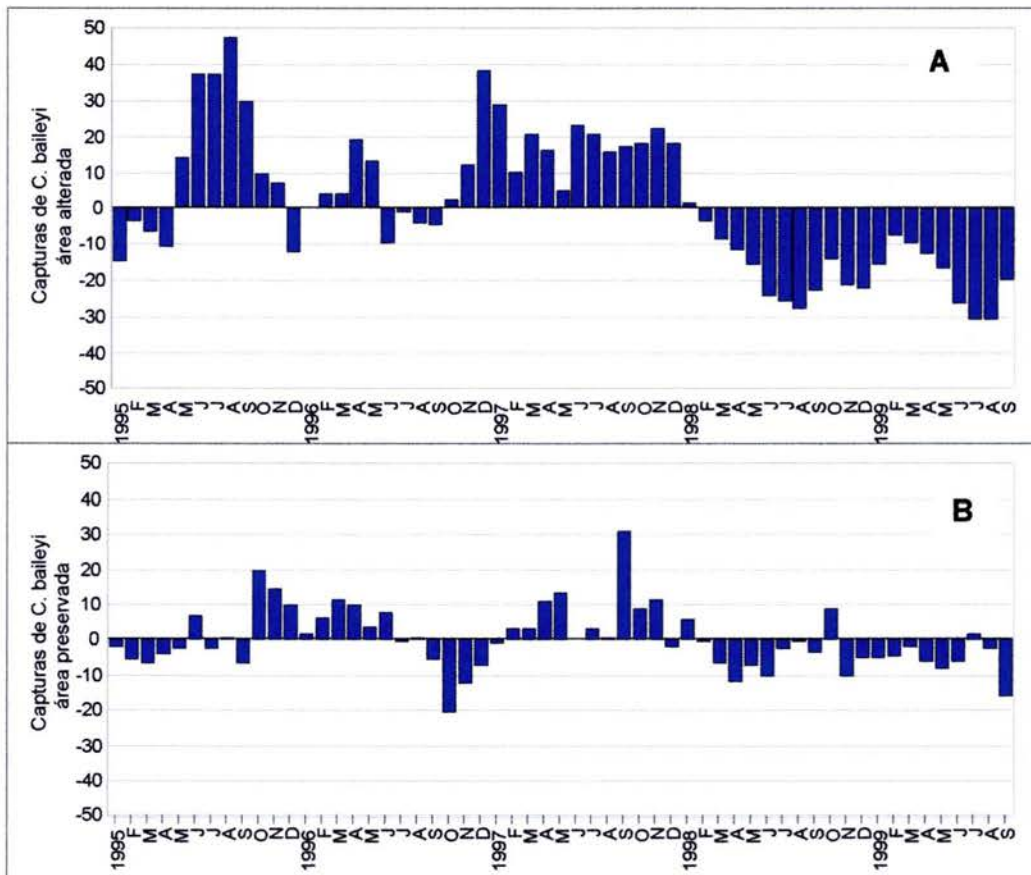


Figura 5.17. Índice de anomalías de *C. baileyi* A) área alterada (Brisamar) y B) área preservada (El Comitán)

### *Dipodomys merriami*

Esta especie sólo se consideró en el área sometida a pastoreo. El comportamiento registrado en 1995 fue positivo, siendo el más constante, que en los meses subsecuentes cuando se observó una disminución en su captura, existiendo valores positivos en algunos meses de 1996 y 1997 (marzo, mayo, junio). La respuesta de *D. merriami* durante los meses considerados como ENSO, fue en su mayoría negativa excepto en septiembre



de 1997, febrero y marzo de 1998 (Fig. 5.18). Estadísticamente hubo diferencias significativas entre los meses pre-ENSO y ENSO ( $F_{(2,54)} = 6.72, p = 0.002$ ). Los periodos distintos fueron los pre-ENSO y los de “La Niña” ( $p = 0.003$ ), entre los meses pre-ENSO y El Niño no hubo diferencias significativas ( $p = 0.06$ ), aunque hubo diferencias entre El Niño y La Niña, éstas no fueron significativas ( $p = 0.46$ ).

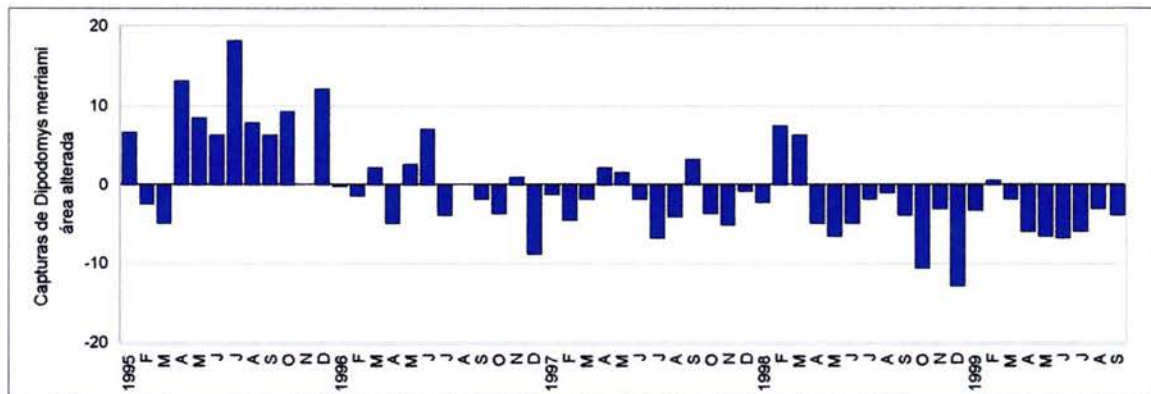


Figura 5.18. Índice de anomalías de *Dipodomys merriami* en el área alterada (Brisamar).

### *Peromyscus eva*

En el área sometida a pastoreo, se pudo observar que la abundancia fue mucho menor con relación a los heterómidos (Fig. 5.19A). De manera general fueron pocos los meses en los que se tuvo valores positivos, destacó el intervalo de noviembre de 1996 a abril del 1997, de las anomalías negativas la más negativa fue en octubre y noviembre de 1995. En los meses con influencia ENSO se observó una tendencia positiva en 1998, las anomalías negativas se registraron principalmente en enero, octubre y noviembre, de diciembre de 1998, en 1999 predominaron las tendencias negativas.

En el área preservada (Fig. 5.19B), *P. eva* tuvo mayor representación que en el área pastoreada, en los primeros seis meses de 1995 el índice de anomalías fue positivo, a partir de julio de 1995 hasta enero de 1997 las anomalías fueron negativas, a partir de febrero 1997 las anomalías fueron positivas a excepción de junio.

En los meses ENSO no se observó un patrón definido, fue notoria la disminución de febrero y marzo de 1998, pero también hubo meses con valores positivos como fueron los de noviembre y diciembre; en los meses iniciales de 1999 las anomalías fueron negativas, únicamente en julio y agosto el índice fue positivo. Las diferencias estadísticas no fueron significativas en la interacción localidad / temporadas ( $F_{(2, 108)} = 1.09, p = 0.34$ ), ni entre los meses pre-ENSO y ENSO en cada localidad ( $F_{(2, 108)} = 0.44, p = 0.65$ ).

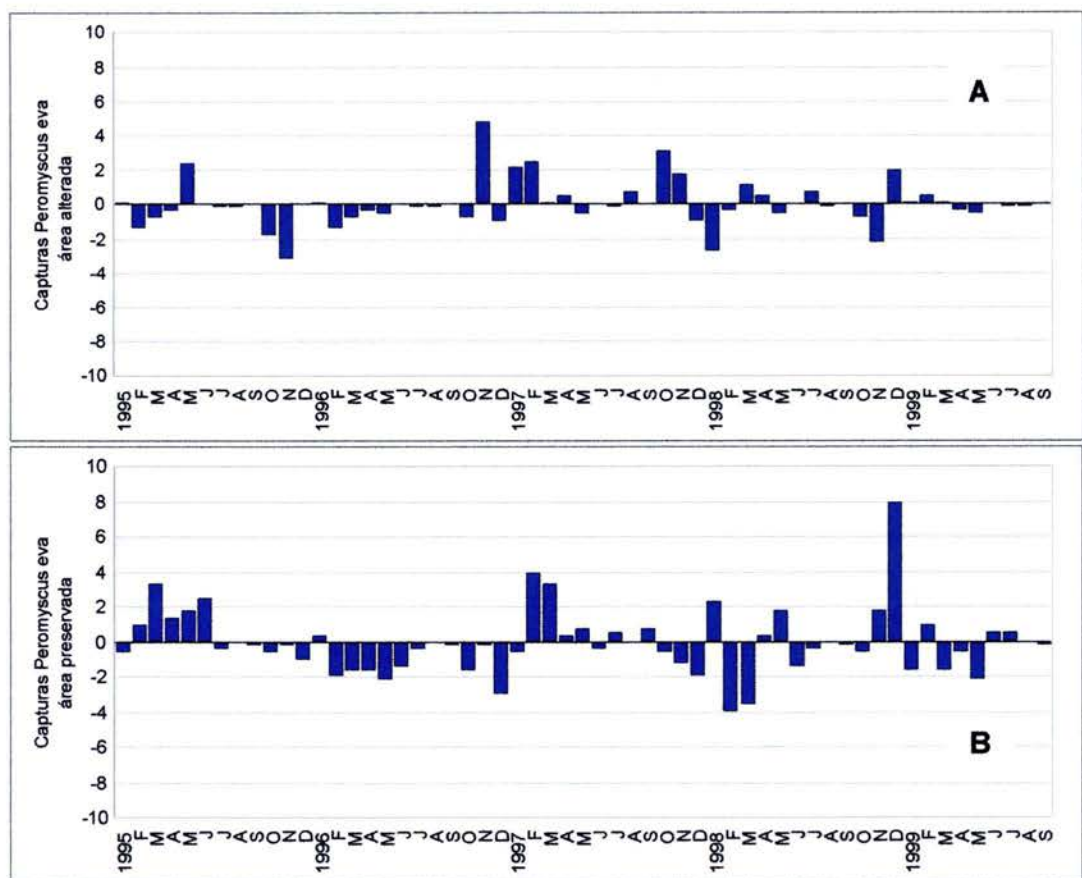


Figura 5.19. Índice de anomalías de *Peromyscus eva* A) área alterada (Brisamar), B) área preservada (El Comitán).

Se efectuó la correlación de Spearman entre la densidad de roedores y la precipitación efectiva y total para ambas localidades, siendo significativa ( $p < .05$ ) la precipitación total con la densidad de roedores en el área preservada  $r = 0.29$ , mientras que con el área alterada no hubo relación  $r = - 0.17$

## CICLOS REPRODUCTIVOS DE LAS ESPECIES Y SU RELACIÓN CON LA VARIACIÓN CLIMÁTICA

En la región se han determinado dos temporadas climáticas la “seca” que comprende los meses de febrero a julio y la “de lluvia” de agosto a enero (García, 1981), de esta última existe variación en la intensidad y frecuencia de la precipitación, por lo que se subdivide en lluvias de verano e invierno (menos representativas). La variación climática obtenida de 1994 a 1999 en el ambiente árido tropical se resume en la Tabla 5.6.

Tabla 5.6. Datos climáticos registrados en las temporadas de lluvia (LI) y seca (S), para cada año. La temperatura se expresa como el promedio y los valores (máximos y mínimos). Se subdivide la temporada de lluvia, teniendo los meses que se registró (precipitación de verano e invernal) y la cantidad por temporada (mm).

Temporada	T °C	precipitación en verano	precipitación de verano (mm)	precipitación invernal	precipitación invernal (mm)	precipitación total (mm)
LI94	25 (35-15)	noviembre	62.4	diciembre y enero	66.7	129.1
S95	25 (38-13)					
LI95	23 (34-14)	agosto a noviembre.	145			145.0
S96	25 (34-17)	junio y julio	8.5			
LI96	25 (32-19)	agosto, sept. y noviembre	233.5	enero	22	264.0
S97	25 (38-22)	julio	3.2			
LI97	26 (35-22)	agosto, sept. y noviembre	158.2	diciembre	12	173.2
S98	25 (38-13)	febrero	4			
LI98	25 (30-18)	agosto, sept. y noviembre	237.4			241.4
S99	24 (38-11)	junio	3.8			
LI99	27 (39-12)	agosto y sept.	41			44.8

Respecto a la actividad reproductiva de las poblaciones de roedores en la comunidad del hábitat alterado (Brisamar) se observó que *D. merriami* fue la primer especie en reproducirse (Fig. 5.20).

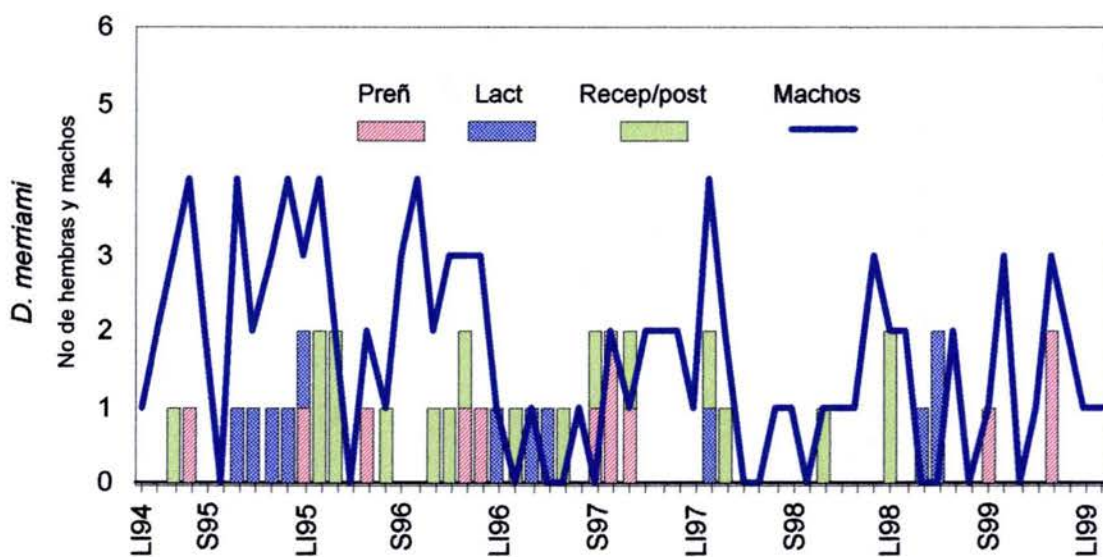


Figura 5.20 Respuesta reproductora de hembras y machos de *D. merriami* en el área alterada (Brisamar) a través de los meses. S = meses de la temporada seca, LI = meses de la temporada de lluvia.

En la época de lluvia de 1994 (diciembre) el 14% de las hembras capturadas tuvieron condición de postlactancia, mientras que en enero el 25% de las hembras presentaron preñez. En esa temporada del 60 al 100% de los machos capturados presentaron testículos escrotados y la proporción de machos con relación a las hembras fue de 3:1. En la época seca de 1995 se pudo observar que la proporción de hembras lactantes varió del 25 al 33%, mientras la mayoría de los machos tuvieron los testículos escrotados.

Iniciada la temporada de lluvia de 1995 hubo hembras con preñez y lactancia (agosto); en septiembre y octubre el 50% de las hembras fueron postlactantes y de noviembre a enero las hembras no mostraron actividad reproductora (80 al 100%). En los machos se observó de agosto a octubre (75 al 100% machos con testículos descendidos). La proporción de machos con relación a las hembras fue de 4:1 en la mayoría de los meses de la temporada seca, mientras que en la de lluvia fue de 2:1.

En abril y mayo (temporada seca) de 1996 las hembras estuvieron receptivas; en junio y julio la proporción de hembras preñadas se incrementó del 30 al 100%, mientras que los machos estuvieron activos en toda la temporada, destacando el grado máximo de testículos escrotados de marzo a junio.

En los meses de lluvia (agosto a noviembre) de 1996 el 20% de las hembras de *D. merriami* estuvieron lactantes, en diciembre la misma proporción presentó postlactancia, al finalizar esta temporada el 100% de las hembras estuvieron inactivas. Respecto a los machos la mayoría tuvo los testículos escrotados en agosto y octubre; en noviembre y diciembre no se tuvo capturas de este sexo. Las proporciones de machos y hembras en la época seca fueron de 3:1 y en la de lluvia de 1:1. Los machos antecedieron dos meses en su actividad reproductora a las hembras.

El comportamiento de las hembras en la época seca 1997 fue de preñez de febrero a abril, mientras que de mayo a julio el 100% de las hembras colectadas estuvieron inactivas. De marzo a julio la mayoría de los machos (50 al 100%) tuvieron escrotación de testículos. En febrero se careció de información, debido a que no se capturó a ningún macho.

Respecto al patrón de reproducción de las hembras de en los meses de lluvia de 1997, la condición fue de lactancia y postlactancia principalmente en septiembre y octubre. Mientras que los machos mantuvieron escrotación de testículos de agosto a octubre y en enero. La proporción de machos respecto a las hembras de *D. merriami* en los meses de mayor actividad fue de 2:1.

La información recabada en 1998 fue escasa, hubo disminución del número de hembras y machos con evidencia reproductiva. Únicamente se registró una hembra receptiva en abril, los machos tuvieron testículos escrotados de febrero a julio, en este último mes hubo machos con grado máximo de actividad reproductiva.

Iniciada la temporada de lluvia de 1998 las hembras de *D. merriami* estuvieron receptivas (agosto), mientras que en octubre y noviembre fue evidente la etapa de lactancia. Respecto a los machos únicamente se obtuvo información sobre la reproducción en agosto, septiembre y diciembre; durante el periodo de actividad la proporción de sexos fue de 1:1

Con relación a la actividad reproductiva de las hembras en 1999, sólo en febrero y junio se capturó a una hembra preñada. El número de machos activos se incrementó en febrero, marzo, junio y julio, habiendo mayor proporción de machos que de hembras (Fig. 5.20).

*C. arenarius*, estuvo presente en ambas comunidades e inició su patrón reproductivo en los meses de la temporada seca continuando en el preámbulo de los meses de lluvia. Los machos mantuvieron cierto grado de escrotación de enero a diciembre, con máximos de abril a septiembre. En el área alterada (Brisamar) se observaron hembras receptivas desde enero y aunque se colectaron hembras preñadas y lactantes en abril, el mayor número de hembras preñadas se obtuvo a finales de la temporada seca e inicios de la temporada de lluvias, los machos mostraron el mismo comportamiento hacia la temporada de lluvia.

Para 1996, las hembras tuvieron receptividad de febrero a mayo, las hembras preñadas se colectaron en gran número en junio coincidiendo con un evento de lluvia, presentándose hasta octubre; durante seis meses obtuvimos información de reproducción en esta especie, incluso en noviembre y diciembre hubo hembras lactantes siendo el único año donde se tuvo esta respuesta (Fig. 5.21).

En el área preservada (El Comitán) hubo hembras preñadas en enero (temporada de lluvia, Fig. 5.22), aunque en los dos meses subsecuentes no mostraron ninguna actividad, de abril a octubre hubo preñez, dominando las hembras preñadas de junio a agosto coincidiendo con los eventos de precipitación, las hembras lactantes se encontraron en los meses finales de la temporada seca e inicios de la de lluvia (junio a septiembre), durante este tiempo los eventos de precipitación fueron sucesivos.

Los machos tuvieron un comportamiento similar en ambas localidades, en dos periodos mostraron un máximo de actividad mayo, junio y septiembre coincidiendo con

evento de precipitación, la mayor cantidad de machos con testículos descendidos se registró de mayo a agosto.

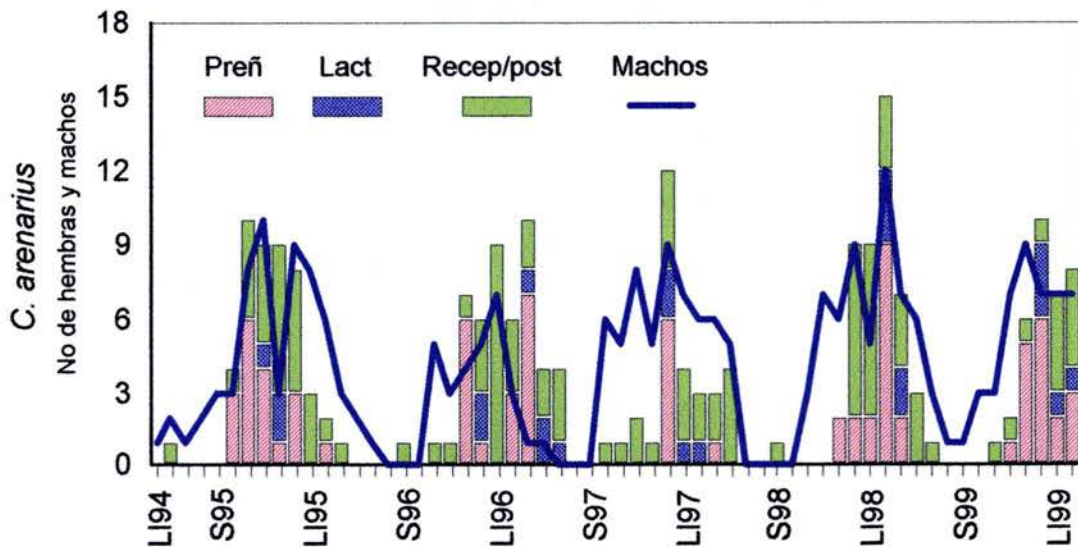


Figura 5.21. Respuesta reproductora de hembras y machos de *C. arenarius* a través de los meses en el área alterada (Brisamar), S= meses de la temporada de sequía, L= meses de la temporada de lluvia.

El patrón de reproducción de las hembras de *C. arenarius* durante 1997 en el área alterada (Brisamar) fue evidente a partir de marzo a junio (receptivas) al finalizar la época seca (julio) hubo aumentó en el número de hembras activas predominando las preñadas (50%), las receptivas (33%) y lactantes (17%), mientras que en los meses de lluvia (agosto y septiembre) se registro la condición de lactancia, predominando las hembras receptivas, en octubre se evidenció preñez, en esta ocasión no hubo relación directa con los procesos de precipitación de agosto y septiembre. El comportamiento de los machos mostró que de marzo a noviembre hubo actividad reproductora (escrotación máxima de testículos en junio y julio).

Las hembras en el área preservada (El Comitán, Fig. 5.22), mostraron un patrón de reproducción de junio a septiembre de 1997, observándose un decremento en el número de hembras capturadas con evidencia de reproducción, en la temporada seca del año hubo mayor cantidad de hembras preñadas, en los inicios de la temporada de lluvias hubo poca actividad de reproducción, en septiembre aumentó el número de hembras receptivas (coincidiendo con la precipitación) y algunas hembras postlactantes, no habiendo hembras lactantes. En los machos de mayo a agosto el 100% tuvieron actividad reproductora, la escrotación máxima de testículos fue en marzo, mayo y junio.

El comportamiento de reproducción en las temporadas de 1998 de las hembras de *C. arenarius* en el área alterada fue de preñez de junio a octubre, el número de hembras receptoras se incrementó en julio y agosto (meses de transición entre las épocas de sequía y lluvia) posteriormente en septiembre hubo gran cantidad de hembras preñadas coincidiendo con el evento de precipitación (septiembre), aumentando las hembras lactantes. La actividad de los machos fue de abril a diciembre, la escrotación máxima de testículos se observó en julio y septiembre

En los meses de la temporada seca de 1998, en el área preservada se obtuvo escasa información de hembras receptoras en junio y julio, en septiembre y octubre las hembras estuvieron en estadio de preñez, en octubre aumentó también se registró a hembras receptoras y lactantes; respecto a los machos en varios meses se careció de capturas enero, junio y agosto, siendo intermitente la información de febrero a octubre, los meses con mayor número de machos activos fueron mayo y octubre.

En el área alterada (Brisamar) las hembras tuvieron actividad reproductora de abril a septiembre de 1999, en abril hubo receptoras, mientras que en mayo se registró preñez la que se presentó hasta septiembre; el periodo de lactancia y postlactancia fue de julio a septiembre, en julio hubo mayor número de hembras con actividad reproductora. En el área preservada, el periodo de preñez se obtuvo en mayo a septiembre, mientras que el de lactancia fue de junio a septiembre (junio y septiembre fueron los picos reproductivos). El comportamiento reproductivo de los machos se observó desde el inicio de año, incrementándose en número a partir de junio, coincidiendo con la primera lluvia registrada en esa temporada; en el área preservada los machos mostraron escrotación a partir de febrero hasta julio, con valores máximos de abril a junio, decreciendo en agosto.

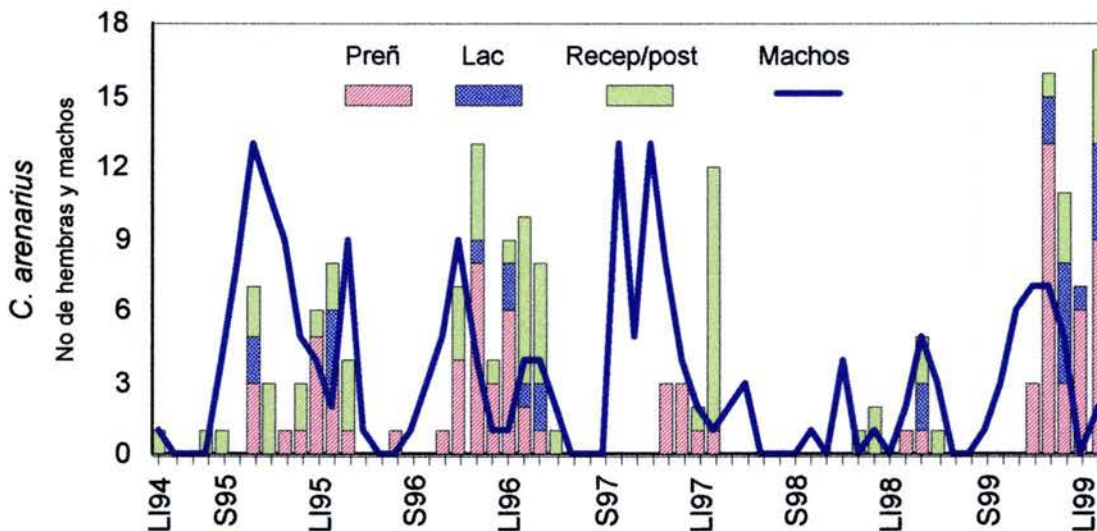


Figura 5.22. Respuesta reproductora de hembras y machos de *C. arenarius* a través de los meses en el área preservada (El Comitán), S = meses de la temporada seca, LI = meses de la temporada de lluvia.

En la mayoría de los meses de la época seca de 1995, las hembras de *Chaetodipus baileyi* en el área alterada (Brisamar), estuvieron inactivas (Fig. 5.23), a partir de marzo hubo evidencia de actividad reproductora en mayo, junio y julio las hembras estuvieron preñadas y receptivas, en julio coincidió con la presencia de lluvia. En el área preservada, la evidencia de reproducción de las hembras de *C. baileyi*, fue a inicios de la temporada de lluvia (septiembre y octubre, Fig. 5.24) registrando lactancia y postlactancia, en octubre aumentó el número de hembras inactivas, las cuales dominaron hasta la temporada seca de 1996.

El comportamiento de los machos en ambas localidades mostró que estos tuvieron actividad en la mayoría de los meses, registrando algunos machos con escrotación de testículos desde enero a noviembre, en el área alterada observamos que el pico máximo de actividad de junio a agosto, mientras que el área preservada fue en junio, septiembre y octubre.

Para la temporada seca de 1996 no se registró el patrón de reproducción de las hembras, fue hasta septiembre cuando capturaron hembras preñadas y receptivas, en octubre preñadas y postlactantes (época lluviosa). En el área preservada esta especie tuvo un comportamiento reproductivo de mayo a octubre (periodo de transición entre la temporada seca y la temporada de lluvia); en la época seca se registro preñez, en la temporada de lluvia lactancia.

Los machos del área alterada tuvieron actividad reproductora evidente de abril a octubre de 1996, con picos máximos de mayo a octubre, la época más favorable para la activación de la reproducción fue la de lluvia. En el área preservada se registró a machos con escrotación de testículos a lo largo del año, aunque fueron evidentes los picos de junio, septiembre y diciembre, en junio coincidió con la presencia de la precipitación.

El patrón reproductivo de las hembras en el área alterada (Brisamar) durante la época seca de 1997 fue escaso, no obstante que en mayo se capturó una hembra preñada predominando en esa temporada las hembras inactivas; en la temporada de lluvia (agosto y enero de 1998) hubo preñez y de septiembre a noviembre las hembras fueron postlactantes.



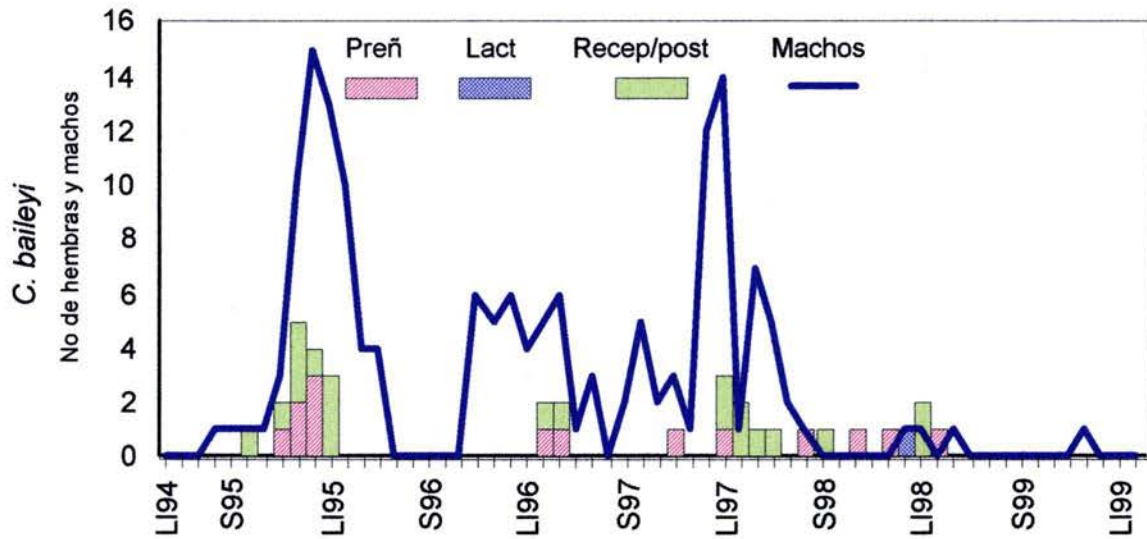


Figura 5.23. Respuesta reproductora de hembras y machos de *C. baileyi* a través de los meses en el área alterada (Brisamar), S = meses de la temporada seca y LI = meses de lluvia.

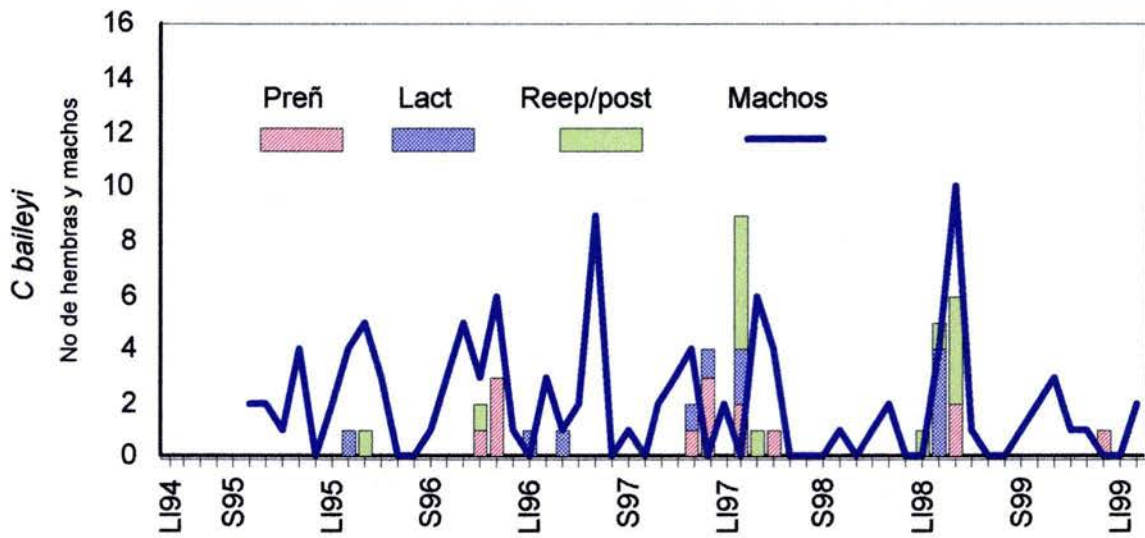


Figura 5.24. Respuesta reproductora de hembras y machos de *C. baileyi* a través de los meses en el área preservada (El Comitán), S = meses de la temporada de sequía, L = meses de la temporada de lluvia.

En el área preservada de junio a noviembre hubo evidencia de reproducción, durante este intervalo se colectaron hembras preñadas en junio, julio, septiembre y noviembre; lactantes en junio, julio y septiembre y postlactantes en septiembre y octubre, lo que coincidió con el periodo en el que se registró precipitación. Los machos del área alterada (Brisamar) tuvieron actividad reproductora de febrero a diciembre, en marzo hubo

mayor escrotación; el patrón de reproducción de los machos en el área preservada, mostró dos picos (junio y octubre).

En el área alterada (Brisamar) durante la temporada seca de 1998, hubo un comportamiento distinto al de años anteriores. A partir de febrero hasta septiembre hubo hembras con evidencia reproductora; en la época seca se registró la etapa de preñez, en septiembre coincidió con el evento de precipitación, no se colectaron hembras a partir de noviembre de 1998 hasta septiembre de 1999, en este periodo las hembras no mostraron evidencia de actividad reproductiva.

En el área preservada el patrón de reproducción de las hembras se observó únicamente en los meses de la época de lluvia (agosto a octubre de 1998), cuando se colectó a las hembras receptivas, en septiembre la mayoría estuvo lactante y en octubre el 40 % de las hembras estuvieron preñadas, este comportamiento coincide con dos eventos de precipitación, y aunque no se colectó a hembras de noviembre de 1998 a abril de 1999, a finales de la época seca de 1999 (julio) se capturó una hembra preñada.

En los primeros meses de la época seca de 1998 no se colectaron machos en el área alterada (Brisamar), fue hasta junio y julio cuando se colectaron machos (inactivo y con escrotación respectivamente); en agosto y octubre (época lluviosa) sólo se capturó un macho por mes con testículos escrotados. De noviembre de 1998 a mayo de 1999 no se colectaron machos, en junio y septiembre hubo un solo macho por mes.

En el área preservada (El Comitán) los machos estuvieron escrotados de marzo a junio y en la época de lluvia de septiembre a noviembre de 1998. Para 1999, los machos tuvieron testículos escrotados de febrero a junio y septiembre, con un pico en abril; en julio y agosto no se capturó a ningún macho.

La condición reproductora de las hembras de *P. eva* (Fig. 5.25), fue inconstante, en el área alterada, sólo en algunos meses se obtuvo información. Al finalizar la época lluviosa de 1994 se observó una hembra lactante, fue hasta la época de lluvia de 1996 (octubre) cuando se registró una hembra preñada y en diciembre postlactancia. En octubre de 1997 se tuvo información de lactancia; en la época seca de 1998 (marzo) hubo preñez, habiendo mayor actividad en la época de lluvia de 1998, hembras lactantes en octubre y preñez en diciembre. En febrero y marzo de 1999 hubo preñez y postlactancia.

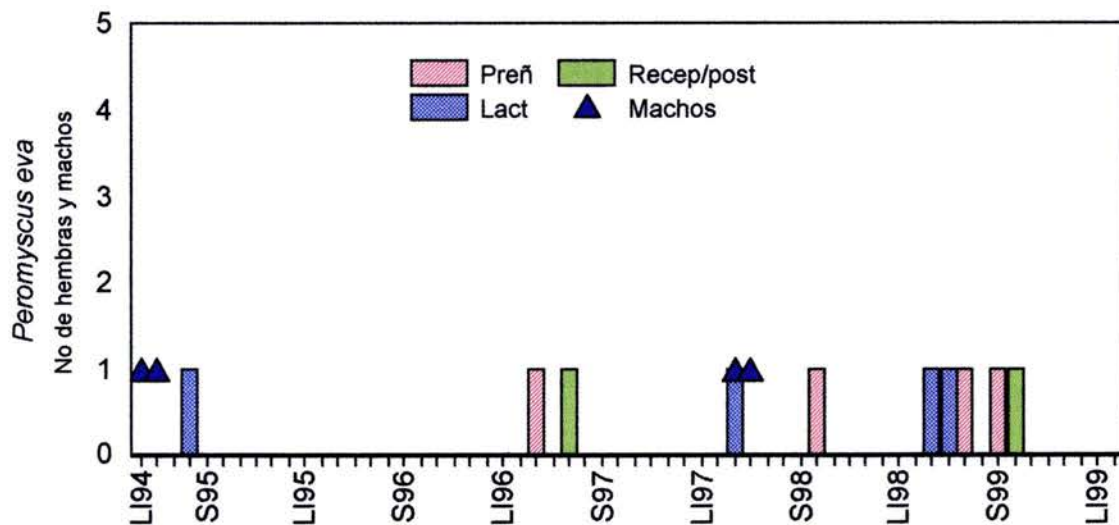


Figura 5.25. Respuesta reproductora de hembras y machos de *P. eva* a través de los meses en el área alterada (Brisamar), S = meses de la temporada seca, LI = meses de la temporada de lluvia.

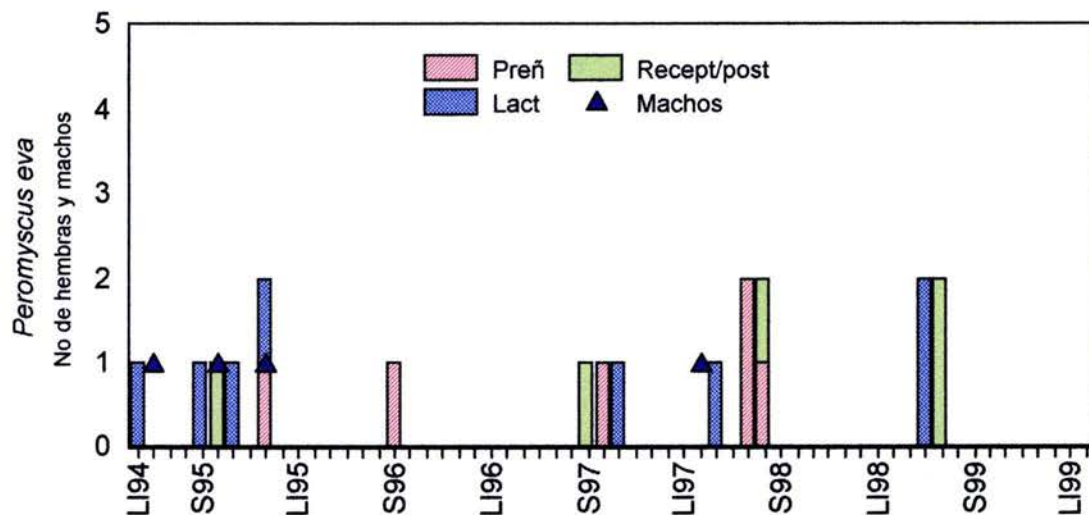


Figura 5.26. Respuesta reproductora de hembras y machos de *P. eva* a través de los meses en el área preservada (El Comitán), S = meses de la temporada de sequía, LI = meses de la temporada de lluvia.

En el área preservada hubo mayor número de meses con información sobre la reproducción de las hembras de *P. eva* (Fig. 5.26). En los meses finales de la época de lluvia de 1994 las hembras estuvieron en estadio de lactancia, iniciando la época seca con esta misma condición y otras receptoras en junio hubo preñez y lactancia.

En agosto de 1996 se capturó una hembra preñada, siendo hasta la siguiente temporada seca de 1997 cuando se evidenció la actividad de las hembras de forma gradual ya que hubo hembras receptivas, preñadas y lactantes, para los meses de lluvia de ese mismo año se obtuvo una hembra lactante en octubre, mientras que en diciembre y enero aumento el número de hembras preñadas. En noviembre y diciembre de 1998 (época lluviosa) se colectaron hembras lactantes y postlactantes.

Los machos de *P. eva* fueron escasos en el área alterada (Brisamar), únicamente en octubre y noviembre de 1994 y octubre de 1997, hubo un número significativo de machos escrotados, en los demás meses los machos mostraron inactividad. En el área preservada (El Comitán) se obtuvo una densidad mayor de machos a través de las temporadas, pero en casi todas ellas las características de reproducción estuvieron ausentes, únicamente se tuvo registro de machos con testículos escrotados en los meses finales de 1994, en marzo y junio de 1995 y en septiembre de 1997, este último dato fue el que coincidió con el patrón de lluvia.

La condición sexual de las hembras de *C. spinatus*, se observó escasamente en el área preservada (El Comitán), algunas hembras tuvieron alguna condición de reproducción, sólo en mayo de 1997 se capturó una hembra postlactante, a partir de esta fecha las hembras estuvieron ausentes hasta la finalización de este reporte. Los machos de *C. spinatus* tuvieron evidencia de reproducción en marzo de 1995, mayo y junio de 1996 y febrero de 1997 careciendo de capturas posteriores a esta fecha hasta septiembre de 1999.

## DISCUSIÓN: COMUNIDADES (área preservada y alterada)

Cada comunidad reflejó la respuesta y estrategias de las especies que la conforman (vegetales y animales) y que caracterizan al hábitat desértico del matorral sarcocaulé. Hubo diferencias en la riqueza de especies, en la abundancia, en la densidad, y en la cobertura vegetal por lo que se pudo observar el cambio interanual de estos atributos ecológicos.

Al efectuar actividades de pastoreo sobre la vegetación de matorral se ha ocasionado una heterogeneidad en la estructura del hábitat (alteración mecánica y química el suelo, creación de espacios abiertos y cambio en la vegetación), si bien, no son plantas preferidas por el ganado (Domínguez-Cadena comp. pers), si se ha afectado en la creación de senderos y mayor proporción de suelo desnudo, como lo mencionan algunos autores (Andren, 1994; Turner, 1998; Adler *et al.*, 2001).

Con la información del valor de importancia (IVI) de las especies de plantas representativas en cada uno de los sitios, inferimos que el recurso alimenticio se encuentra presente a través del año, por lo que el aporte de semilla se mantiene en la temporada seca en ambas localidades, por ejemplo *Cytocarpa edulis* (ciruelo) de mayo a julio y *Prosopis articulata* (mesquite) de febrero a junio en el área preservada.

A partir de la temporada de lluvia en ambas localidades existe mayor disponibilidad de semillas de diversas especies como son *Bursera microphyla* y *Jatropha cuneata* (torote y matacora) en julio y agosto; *Jatropha cinerea* (lomboy) de agosto a octubre, mientras que otras especies se mantienen a lo largo del año como *Larrea divaricata* y *Fouquieria digetii* (gobernadora, palo Adán de enero a diciembre) esta información se deduce según el trabajo de León de la Luz *et al.* (1996).

Un parámetro que indicó la alteración en la vegetación fue la cobertura vegetal, siendo menor en el área alterada (Brisamar) en comparación al área preservada (El Comitán). Sin embargo, en el área alterada los claros de suelo desnudo frecuentemente se cubrieron con el crecimiento de plantas anuales las que aportan semillas y protección a los roedores de los posibles depredadores.

Algunos autores mencionan que la subsistencia de los roedores desérticos se debe a las semillas de las plantas anuales (Shargal *et al.* 2000), sin embargo en este estudio no se contabilizó la productividad, pero si se registró la presencia de algunas especies como fueron *Bouteloua barbata*, *Chamaesyce micromera*, *Marina peninsularis* y

*Perytile emoryi* especies que aportan gran cantidad de semillas, principalmente después de la temporada de precipitación.

La permanencia de las plantas anuales en el área alterada por pastoreo en promedio fue de cinco meses, durante ese intervalo se colectaron en los abazones de *Chaetodipus* algunas semillas por lo que se infiere su contribución como recurso alimenticio, teniendo como respuesta el aumento del número de roedores en la mayoría de los meses. Mientras que en el ambiente preservado las especies anuales fueron escasas, lo que disminuye la opción de alimento a lo largo del año.

Con relación a la interacción de las especies de cada comunidad, en el área alterada estuvieron presentes dos géneros de roedores heterómidos (*Chaetodipus* y *Dipodomys*), morfotipos distintos en talla y locomoción; mientras que en el área preservada, las especies representativas correspondieron al mismo género (*Chaetodipus*) y aunque diferentes en talla y peso tienen similitud en la movilidad y en el forrajeo típico de los hábitats con cobertura vegetal mayor (Brown y Lieberman, 1973; Reichman y Price, 1993). Mientras que *Dipodomys merriami* tuvo un efecto negativo con la cobertura vegetal, ya que en varios meses estuvo ausente en el área preservada coincidiendo con lo señalado por Brown *et al.* (1997) y Bowers y Brown (1992).

La escasa representación de *Peromyscus* en el área alterada se atribuyó a su preferencia y forrajeo en sitios con vegetación arbustiva y densa (Parmenter y MacMahon, 1983), por lo que su ocurrencia en el área alterada se considera como oportunista y temporal, siendo más frecuente en el área preservada. La inconsistencia del registro de *C. spinatus* en ambos sitios, se debió principalmente a que esta especie se asocia comúnmente a suelos gravosos y duros (Cortés-Calva y Álvarez-Castañeda, 1997), y que al cohabitar con especies habituadas a los suelos arenosos la desventaja por el uso de los recursos fue mayor.

Las diferencias en la captura y densidad de roedores entre los dos sitios de estudio fueron significativas ( $p < 0.05$ ), en el área alterada la densidad duplicó el valor de la registrada en el área preservada, este resultado coincide con lo obtenido en otros estudios donde se menciona la existencia de mayor número de heterómidos en áreas alteradas (Hayward *et al.*, 1997), mientras que Ortega-Rubio *et al.* (1993) refieren que la actividad de pastoreo en Baja California Sur favorece la distribución de especies de roedores heterómidos, no así a las especies de múridos. La presencia de ganado altera la estructura de la vegetación y las características del suelo del hábitat natural, permitiendo

la invasión de especies de heterómidos típicos de ambientes con menor cobertura vegetal y distintas tácticas de forrajeo.

En el área alterada por pastoreo la interacción entre tres especies (*C. arenarius*, *C. baileyi* y *D. merriami* Fig. 5.2) ocurrió principalmente de forma mensual y temporal, quizá como una respuesta a las diferencias de peso corporal y de talla (Bowers y Brown, 1982; Bowers *et al.* 1987), reproductiva (Cortés-Calva, 1997) y de forrajeo (Frank, 1987; Reichman y Rebar, 1985). El cambio en el número de especies indicó de alguna forma el reparto de recursos presentes en el hábitat. Por observaciones hechas en campo sabemos que *Chaetodipus* tiene más horas de actividad, debido que cuenta con un intervalo de tolerancia de temperatura mayor a la de *Dipodomys*.

Como se observó en la Figura 5.3, la densidad de roedores fue notoriamente mayor en el área alterada por pastoreo que en el área preservada, la respuesta de los heterómidos en los meses posteriores a la lluvia fue evidente y coincide con el comportamiento que se ha descrito en otros estudios en desiertos con condiciones ambientales distintas como son los desiertos fríos de Norteamérica (Nuevo México, y Arizona) donde se menciona la capacidad de respuesta de los heterómidos a los factores ambientales (Brown y Heske, 1990 ; Meserve *et al.*, 1996; Munger *et al.*, 1983).

En el área preservada la comunidad mostró un patrón definido dependiente a factores ambientales (precipitación), lo que indirectamente afecta la disponibilidad de recursos, creando un efecto regulador en las poblaciones, que no permite el crecimiento demográfico extremo; en esta localidad la interacción competitiva predominante fue entre especies del mismo género (*Chaetodipus*) pero de distinto tamaño e interacción con *Peromyscus* especie típica arbustiva de talla similar (Fig. 5.2).

Analizando los resultados de ambas localidades y destacando la importancia de la presencia de *Dipodomys*, en el área alterada en algunos estudios se menciona que cuando se distribuyen en un mismo hábitat *Dipodomys* y *C. baileyi*, la primera desplaza a la segunda (Parmenter y MacMahon, 1983), lo cual no se observó en el área alterada.

Si bien, *Dipodomys* es de mayor tamaño y presenta adaptaciones evolutivas (*v. gr.*, bulas auditivas grandes y desplazamiento bípedo, Webster, 1961; Eisenberg, 1963 citado en Thompson, 1982a; Reichman y Price, 1993; Kotler y Brown, 1988), que le permiten explotar de una mejor manera los ambientes abiertos, en el área alterada *C. baileyi* mantuvo mayor proporción de abundancia, incluso en 1995 fue la especie dominante y con mayor interacción con *C. arenarius* a diferencia de *Dipodomys*.

Dentro de las comunidades de roedores no existió un desplazamiento ya que el desfase que sufre *C. baileyi* en la comunidad del área alterada se debió al efecto negativo indirecto causado por los factores ambientales (periodo del ENSO), lo que se corrobora con lo obtenido en el área preservada donde no hubo presión de *D. merriami* y la densidad y ocurrencia de *C. baileyi* disminuyó.

La coexistencia de dos especies de heterómidos de tamaño mediano en el área alterada, denota la importancia de las estrategias de forrajeo que cada una posee, *Dipodomys* tiene la capacidad de explotar ambientes perturbados y tolerar condiciones extremas del ambiente, teniendo ventaja en su dieta, pues además de consumir semillas ingiere follaje (Kerley y Whitford, 1994). Incluso a este género se le denomina en algunas ocasiones como oportunista, debido a la plasticidad de su respuesta a la precipitación (Zeng y Brown, 1987) siendo una ventaja sobre otras especies de heterómidos. Sin embargo, en el área alterada aún ejercen presión las especies de *Chaetodipus*, debido a que el grado de alteración aún no es demasiado. Si bien, *C. baileyi*, fue más sensible al ambiente extremo, en ambas localidades cada especie tuvo patrones de repuestas distinto, la oscilación de la densidad en cada uno de los meses permitió conocer la capacidad de las especies en cada localidad (Fig.5.9,  $F_{(10, 98)} = 6.17, p = .000$ ).

En la mayoría de los estudios efectuados en los años 70's en el desierto Sonorense sugieren que las especies de heterómidos puede repartir el espacio que forrajean para colectar semillas en diferentes microhábitats (Thompson, 1982a), existiendo discrepancia al respecto (Morris, 1987, Reichman y Oberstein, 1977, Rosenzweig, 1987), quienes inclinan por selección y preferencia en el tamaño de la semilla.

Este estudio apoya la hipótesis del reparto de recursos, debido a la existencia de heterogeneidad en el hábitat la que influye en el cambio de la densidad de los consumidores primarios, conforme ocurre el cambio de la estructura vegetal. Sin embargo, si existe la presión de algún factor limitante (biótico o abiótico), la especie mejor adaptada será quien aproveche de mejor forma los recursos existentes y pareciera que a corto plazo son las especies de *Chaetodipus* en especial *C. arenarius*. Mientras *D. merriami* parece que se aclimata a los cambios del ambiente, manteniéndose al margen de los competidores.

En ambientes homogéneos, es factible la competencia entre especies que comparten similitud en el aprovechamiento de los recursos. En algunos estudios se ha obtenido evidencia que sugiere que la competencia aumenta conforme a la



especialización por un hábitat, siendo más competitivos los heterómidos que los múridos (Hallett, 1982), este comportamiento se observó particularmente en el área alterada.

En cada localidad la abundancia y densidad tuvo variación a través del tiempo. Al aplicar los dos métodos de estimación (Jolly y Mínimo Número de Individuos Vivos- MNIV) se observó que Jolly es un método que sobrestima el tamaño de cada comunidad a diferencia del MNIV. Los intervalos de confianza al 95%, mostraron valores muy altos, no aportan una aproximación de lo que ocurre en cada localidad, en literatura se menciona que el MNIV se acerca más a la realidad, sin embargo, como herramienta Jolly proporcionó información de sobrevivencia y reclutamiento de las comunidades de estudio. De esta forma se complementó la información de las comunidades, deduciendo que en el área alterada existió mayor persistencia de los individuos y con semejanza en la sobrevivencia en ambas localidades, *C. arenarius* pudo sobrevivir hasta periodos de 45 meses en el área alterada y en la preservada perduro hasta 43 meses.

Las comunidades de roedores mantuvieron una respuesta cíclica de su densidad a través del tiempo, en el área alterada la respuesta fue apreciable, existiendo temporadas benéficas en comparación a otras. Con frecuencia se observó que las especies sufren una disminución a inicios de la temporada seca, pero sus máximos se registraron a principio de la temporada de lluvia. En el área preservada queda marcada la estacionalidad ya que es hasta un mes después del inicio de lluvia es cuando la densidad poblacional aumenta, de ahí la importancia que tienen los factores ambientales sobre la biología de los heterómidos (Munger *et al.*, 1983).

#### DISCUSIÓN: ASPECTOS ECOLÓGICOS DE LAS POBLACIONES

La especie representativa en ambas localidades fue *C. arenarius* con un patrón cíclico mensual (marzo-noviembre) y anual (1996 y 1997), intervalos donde existió un incremento notorio en la población. En el área alterada predominaron las hembras a excepción de 1995 cuando la proporción de sexos fue de 1:1. En el área preservada, los machos fueron los más abundantes a excepción de la temporada seca de 1996 y 1999. En un estudio realizado para la región se menciona que el ámbito hogareño de los machos es mayor que el de las hembras, como estrategia reproductiva (Trujano-Álvarez, 2000)

Por lo anterior se puede interpretar que *C. arenarius*, al ser la especie dominante las proporciones sexuales no tienen diferencia, ya que al tener interacción con otras especies de mayor tamaño tienen que salir en busca de alimento, de ahí que se capturará

en misma proporción sexual, incluso se debe de relacionar con los periodos de apareamiento, pues como es sabido el periodo de lactancia es uno de los que más demanda tiene y de esta forma las hembras cubren sus requerimientos energéticos (Brown y Harney, 1993; Maza *et al.*, 1973; O'Farrel, 1980).

El aumento de la población de *C. arenarius* ocurrió en la temporada de lluvia, destacando la temporada de 1996, la respuesta efímera de 1997 y el desfase de diciembre de 1997 a septiembre de 1999. La incorporación de roedores a la población fue similar en las dos comunidades, la temporada distinta fue la de sequía de 1995, donde hubo mayor número de inmigrantes en el área preservada; dos fueron los periodos en los que se registraron ingresos, la época seca (marzo-mayo), y la más evidente en la época de lluvia (agosto-octubre), época que coincide con el periodo de reproducción, destacando en el área preservada la época de lluvia de 1996.

En cuanto al uso de microhábitat esta especie fue más frecuente en los microhábitats intermedios, continuando los cerrados y por ultimo el abierto, aunque sus diferencias no fueron significativas ( $p < 0.05$ ). En el área alterada fue menos evidente esta preferencia, en literatura se menciona que esta especie prefiere los microhábitats cerrados, debido a sus hábitos de búsqueda de alimento (Rosenzweig y Winakur, 1969; Thompson, 1982b; Lemen y Rosenzweig, 1978) y de protección.

Este comportamiento se atribuye a que no tiene una fuente constante de alimento y deben salir en busca de éste, por lo que no hubo una especie vegetal determinante para su distribución, a pesar de que se han encontrado frecuentemente semillas de *Jatropha*.

Como se pudo observar *C. baileyi* mostró mayor sensibilidad a los cambios en el entorno, si bien la ciclicidad que tuvo la convirtió en la segunda especie en importancia. En la temporada seca de 1998 se alteró completamente su presencia, incluso hubo intervalos de tiempo en que estuvo ausente, lo que indirectamente nos señala una variación en los recursos en este caso el efecto del ENSO y la sensibilidad de una especie que tiene desventaja en el tamaño corporal y que requiere satisfacer sus requerimientos energéticos, a pesar de que mantuvo una densidad constante en algunos meses, no parece estar completamente adaptado y es más sensible a los cambios en el ambiente.

Inferimos que "La Niña" ocasionó alteración en la cantidad y calidad de alimento, diezmando a esta especie, la cual tiene requerimientos mayores a los necesarios de *C. arenarius* y esta menos adaptada que *D. merriami* para explotar los recursos en hábitats

alterados. El comportamiento de *C. baileyi* tuvo diferencias significativas entre las dos localidades ( $p < 0.5$ , Fig. 5.9A y B).

El ingreso de individuos de *C. baileyi* a la población fue mayor durante el periodo de lluvia; en el área preservada la presión competitiva fue mayor entre las especies del género *Chaetodipus*, siendo la especie de mayor talla *C. baileyi*, la relación intraespecífica demostró que los machos dominaron sobre las hembras, con una tendencia por ocupar microhábitats abiertos e intermedios, lo cual se atribuye fuertemente al tamaño de la especie, ya que para forrajear necesita espacios con menor densidad vegetal.

El hábitat alterado por pastoreo tuvo características adecuadas para la ocurrencia constante de *D. merriami*, a pesar de poseer una densidad muy alta, el ambiente pastoreado logró soportar especies con distinto grado de forrajeo, de tamaño y horarios de actividad. Algunos autores hacen referencia a la influencia que *Dipodomys* ejerce a los demás miembros de las especies que cohabitan con ellas (Waser y Ayers, 2003), e incluso se menciona un efecto negativo (Ernest y Brown 2001). Sin embargo, para el caso del matorral aun no se observa este comportamiento, tan sólo hay que recordar que la proporción entre *Dipodomys* y *Chaetodipus* fue de 3:1. Sería interesante observar como sería la permanencia de esta especie con un mayor efecto antropogénico.

En los distintos años se capturo mayor cantidad de machos, excepto en la temporada de lluvia de 1996, donde predominaron las hembras, comúnmente se menciona que los machos son dominantes debido a la búsqueda de pareja (Maza *et al.* 1973), y como se observó *Dipodomys* tienen una plasticidad a los cambios ambientales, quizá por ello hubo mayor número de machos que de hembras, siendo la especie que inicia en los primeros meses del año su periodo de reproducción.

El ingreso de individuos de *D. merriami* fue constante a lo largo del año con tendencia a las temporadas de lluvia, destacando las temporadas de 1995, la de lluvia de 1996 y los meses de transición de 1997 a 1998. Su ocurrencia tuvo una tendencia mayor hacia los microhábitats abiertos, seguido de cerrados e intermedios, a pesar de que las diferencias no fueron significativas ( $p < 0.5$ ), esta respuesta permite la inferencia de su capacidad para explotar los distintos microhábitats, y aunque parece preferir los microhábitats abiertos, es de suponerse que es debido al tamaño del cuerpo, ya que efectúa movimientos en la búsqueda de las semillas. El ambiente alterado le permite explotar la mayoría de sus microhábitats.

Finalmente *Peromyscus eva*, especie confinada exclusivamente a las temporadas lluviosas, tuvo una destacada respuesta en 1999, considerando su especialización y

oportunismo (Brown y Zeng, 1989), es claro el porque de la preferencia de el microhábitat cerrado, seguido del abierto e intermedio y la interacción que llega a tener con especies con similitud en tácticas de forrajeo, no siendo común su captura en el área alterada. Esta especie se encontró en desventaja sobre las especies granívoras como son los heterómidos, su respuesta favorable se observó únicamente cuando una de las especies dominantes tuvo menor densidad y representación.

#### DISCUSIÓN: EFECTO DEL ENSO

En el ambiente árido tropical se tuvo un patrón climático recurrente, con temperaturas promedio de 25-26 °C, con intervalos de temperatura máxima de julio a octubre (1995 a 1997) y de junio a octubre (1998 a 1999); respecto a la precipitación se modifico la intensidad y ocurrencia como consecuencia de huracanes y del ENSO, este último tuvo influencia en el patrón de lluvias de la región, las cuales regularmente se presentan en la segunda mitad del año, conforme a la información obtenida al final del periodo de "El Niño", agosto a septiembre de 1998, las precipitaciones fueron anormales, ya que ocurrieron en dos eventos independientes de dos días cada uno, lloviendo el equivalente a toda la precipitación anual promedio de años previos.

A partir de noviembre de 1998, el evento de "La Niña" estuvo presente y ocasionó disminución en la precipitación, aunque en agosto y septiembre de 1998 se registraron precipitaciones máximas, no así en 1999 cuando los valores de precipitación fueron los más bajos de los últimos años.

El efecto del ENSO en la región alteró la frecuencia de la precipitación, este comportamiento coincide con la información obtenida en la zona de transición del desierto Chihuahuense y es similar a lo obtenido en la zona árida de Australia, en esas regiones "El Niño" ha causado incremento en el crecimiento de la cobertura vegetal y reclutamiento de especies de matorral y cactus en el desierto Sonorense (Barbour y Díaz, 1973), mientras que "La Niña" originó episodios de sequía (Holmgren *et al.*, 2001).

Sin embargo, al hacer el análisis de correlación de Sperman entre la precipitación y la densidad de los roedores (desfasada tres meses) en cada una de las comunidades, el coeficiente de correlación mostró asociación únicamente en el área preservada  $r_s = 0.29$ , mientras que en el área alterada la relación fue negativa no habiendo asociación entre las variables. Quizá el desfasamiento no fue el adecuado, pero se eligió en función de la ontogenia de los heterómidos (Eisenberg, 1993; gestación = 30 días; lactancia y destete =

20 días y madurez sexual 10 días = un total de 60 días, mientras que el intervalo generacional fue de 90 días).

No se pudo reflejar de forma consistente la influencia que tiene la cantidad de precipitación efectiva, únicamente se obtuvo la relación en el área preservada, pero en el área alterada la densidad no se pudo relacionar directamente, es necesario complementar este estudio con la obtención de productividad de plantas anuales y perennes.

Los valores de cobertura fueron similares en los años sin influencia ENSO (1995 a 1996) en ambas localidades, las diferencias se observaron a partir de 1997. En el área alterada por pastoreo se observó que la respuesta a la influencia del ENSO fue negativa, el efecto más negativo fue en 1998, periodo que abarca meses El Niño e inicio de La Niña, registrando una ligera recuperación en 1999.

En el área preservada la cobertura disminuyó a partir de 1997, pero se mantuvo constante de 1997 a 1999. Hubo un efecto positivo en la densidad vegetal durante el ENSO en el área pastoreada, mientras que en el área preservada en el periodo de "El Niño" aumentó en el número de plantas, decreciendo en 1999 aunque, estadísticamente las diferencias no fueron significativas ( $p < 0.05$ ).

La interpretación a este comportamiento se atribuye a que la falta de agua reduce el crecimiento foliar (Karnieli *et al.*, 2002) además cabe destacar que la práctica del pastoreo conlleva al consumo del follaje y dispersión de semillas, de ahí que existan parches de vegetación con un mayor número de individuos y poca cobertura, siendo parches muy heterogéneos.

En el área preservada la distribución vegetal es de forma homogénea, que permite que las coberturas sean mayores, lo que ayuda a la producción de semillas y provee a las especies residentes de roedores protección en contra de depredadores.

La mayoría de los heterómidos viven en áreas con patrones estacionales de precipitación pluvial, de modo que tienen que enfrentarse a los ciclos anuales del clima y a las proliferaciones de plantas que ocurren en los desiertos, siendo quizá, la adaptación más importante su capacidad de sobrevivencia por largos periodos a partir de semillas secas (Reichman y Price, 1993) las que dependiendo de la disponibilidad del alimento será su aprovechamiento (Lemen, 1978).

En la región se pudo observar este patrón conductual, tanto en áreas "naturales" como en un hábitat modificado, donde las plantas anuales están presentes y mientras el sistema siga aportando alimento se tendrá un crecimiento constante de las poblaciones, sin embargo cuando se presenta una alteración se desfasa de tal manera que aun con la

alteración pueden mantener un crecimiento sostenido por las plantas perennes del matorral, las cuales tienen una fenología escalonada, que permite mantener el banco de semillas a lo largo del año.

En el área pastoreada, en los años sin influencia del ENSO se observaron respuestas favorables en la mayoría de los meses, el ciclo del ENSO (El Niño y La Niña) tuvo un efecto negativo en las poblaciones de roedores en ambas localidades, existiendo diferencias significativas entre los meses pre-ENSO y ENSO, teniendo menor número de capturas durante los meses con influencia de "La Niña".

En los años sin presencia del ENSO, pero con influencia de huracanes la densidad de roedores fue mayor, al presentarse el cambio climático ocurre un desfase que tiene un efecto gradual que se acentúa en el periodo de La Niña, a diferencia de lo señalado en otros estudios donde se menciona que las poblaciones de roedores aumentan indiscriminadamente durante los meses del ENSO en comparación a los años donde no se registra ENSO (Lima *et al.*, 1999; Meserve *et al.*, 1996).

En el área alterada (Brisamar) el ENSO fue desfavorable para las especies de roedores. De forma inmediata la lluvia ocasiona cambios en el entorno y una respuesta en los roedores, aumenta el alimento, la interacción entre especies y la densidad, incluso se reinicia el periodo reproductivo, sin embargo a mediano plazo la respuesta la podemos citar como negativa, principalmente al periodo de "La Niña".

Al cambiar el patrón de precipitación el banco de semillas no puede reactivarse de forma eficiente y con ello se reduce la cantidad y calidad de alimento disponible, particularmente las plantas anuales proveen nutrientes alimenticios para los roedores desérticos, los que al existir en demasía compiten por el alimento y como consecuencia decrece su tamaño poblacional.

En el área preservada los efectos más negativos se adjudican en el periodo influenciado por "El Niño", en este ambiente al no haber plantas anuales, la respuesta debe de ser en las perennes ya que son las que aportan las semillas, si bien la cobertura se vio favorecida no así la productividad (semillas) y se ve reflejado en la densidad de los consumidores primarios (roedores).

*C. arenarius* especie representativa del área alterada, no mostró un patrón claro de respuesta en los meses previos al ENSO, en los meses con influencia ENSO (El Niño) fue más negativo que "La Niña". Mientras que en el área alterada por pastoreo *C. baileyi* tuvo una respuesta positiva en los meses previos al ENSO. Sin embargo, en los primeros seis meses el efecto de "El Niño" mostró una respuesta positiva, mientras que "La Niña" tuvo un

efecto negativo, incluso desapareció por algunos meses. En el área preservada, la variación fue mínima en los meses previos al ENSO, los cambios fueron notorios durante los meses de "El Niño" y afecto de forma negativa los meses de "La Niña"

La variación interanual en el área de pastoreo de la población de *Dipodomys merriami*, fue positiva en los meses previos al ENSO, sin embargo durante el periodo de influencia meses de "El Niño" empezó a registrarse un decremento en las capturas de esta especie, teniendo una respuesta muy negativa en el periodo de "La Niña", este comportamiento fue similar a lo obtenido en la población de *D. spectabilis*, la que declina después de que inicia el ENSO (Randall, 1991).

En el área de pastoreo *Peromyscus eva* tuvo una respuesta positiva al efecto de "El Niño" el que favoreció ligeramente la ocurrencia de esta especie, mientras que "La Niña" ocasiona una disminución. En el área preservada se observó claramente un efecto negativo, durante los meses de "El Niño", recuperándose en el periodo de "La Niña", donde se obtuvieron valores máximos de captura, quizá como consecuencia de la disminución de una de las especies dominantes (*C. bailey*), y a la especialización de *Peromyscus* que como se ha citado en otros estudios (Hallett, 1982).

De esta forma en el hábitat alterado por pastoreo, los heterómidos respondieron a los cambios ambientales de una forma cíclica, incrementan su tamaño poblacional avanzada la temporada de sequías, para volver a tener un pico de valores máximos en la temporada de lluvias, ese patrón obtuvo desde 1995 hasta el periodo de lluvia de 1997, justo cuando se tuvo el influjo del ENSO.

Inferimos que los años previos al ENSO habían ocasionado un efecto positivo, ya que las poblaciones de especies se habían incrementado, pero al ocurrir el desfase de la precipitación disminuyó el crecimiento, el que gradualmente quedo reducido en el periodo más seco ("La Niña"). "El Niño" ocasiona una respuesta mediata positiva, observando un repunte en la densidad resultado de la influencia de la precipitación sobre el alimento, posteriormente hubo un efecto negativo en la abundancia de los roedores de esa localidad.

La respuesta obtenida en la comunidad de roedores del área preservada, mostró a poblaciones más estables a través de los años, quedando mejor representado el patrón cíclico de respuesta. La base primordial fueron los individuos adultos. En cada temporada existió variación de las edades relativas.

Como se comento anteriormente el ENSO afectó la abundancia, en cuanto a edades los roedores residentes fueron adultos en su mayoría quedando escasamente

representadas las demás clases de edad; este comportamiento se atribuye principalmente a los movimientos de las especies, se menciona que los machos tienen mayor desplazamiento como estrategia reproductiva (Cortés-Calva y Álvarez-Castañeda, 1999), aunque en periodos de reproducción las hembras tienen que cubrir sus requerimientos energéticos necesarios para el éxito de la prole.

En el área preservada, la época que mostró modificación fue la lluvia de 1997, alterándose las clases de edad, mientras que 1998 mostró la mejor equidad entre las tres clases de edad, lo que hace suponer que las condiciones fueron más estables en el área preservada que en el área de pastoreo. Los cambios en el patrón de reproducción tuvieron coherencia con lo reportado en algunos estudios donde se menciona la influencia de los factores ambientales (Van de Graff, 1975, Price, 1978). La reproducción ocurre después del periodo de lluvias esporádicas y, por ende, durante la subsecuente germinación de semillas y crecimiento de plántulas (Kenagy y Bartholomew, 1985), lo que asegura que la prole aproveche los recursos alimenticios.

En 1998, la reproducción tuvo un retraso en ocurrencia, hubo menor número de roedores con esta condición. Las diferencias se atribuyen a la disponibilidad de recursos en el área preservada en ella existió una mayor homogeneidad, mientras que en el área alterada se observó más variabilidad.

Cabe mencionar que la diferencia en el patrón de reproducción de la comunidad del área alterada se debió a la presencia de *Dipodomys*, especie que tuvo actividad reproductora en los periodos posteriores a lluvias.

Los cambios significativos en los atributos de la vegetación y de la estructura de las poblaciones de roedores fueron el reflejo del efecto de la precipitación, de ahí que se considerarán hipótesis probables, como el que los dos eventos de precipitación fueron intensos y ocasionaron la reactivación "temporal" del banco de semillas en el área sometida a pastoreo, pero no se presentaron en una época adecuada, ocurriendo antes de la temporada "normal" de lluvias, cuando la temperatura media fue próxima a los 30° C, con máximas de 35 °C a 40 °C, y la evaporación fue rápida, no produciendo estancamiento necesario para que el agua se filtre y las plantas completaran su productividad.

El efecto fue notorio en el área alterada, debido a su heterogeneidad, y por ende las respuestas de los roedores fueron variadas, gracias a las adaptaciones evolutivas en las historias de vida (Marti, 2001). Se obtuvieron valores más negativos conforme avanzó el periodo del ENSO a diferencia de lo observado en el área preservada, donde el efecto



más negativo correspondió a los meses de "El Niño", con una recuperación en el periodo "La Niña".

En el área pastoreada *Chaetodipus arenarius* prácticamente no modificó su comportamiento en cada uno de los periodos, caso contrario al comportamiento de *C. baileyi* y *D. merriami* quienes tuvieron una respuesta negativa al evento ENSO, siendo más afectados en el periodo de "La Niña" que de "El Niño", para este comportamiento es de importancia considerar que son especies de tamaño mayor al de *C. arenarius*, que necesitan mayores requerimientos para su éxito reproductivo, se sabe que son especies que traslapan sus preferencias de forrajeo ya que tienen similitud en requerimientos.

Mientras que *C. baileyi* en el periodo de "El Niño" tuvo una ligera disminución, pero "La Niña" fue la que afectó a esta especie. Si comparamos estos dos comportamientos podemos inferir que la falta de algún recurso fue el que ocasionó una competencia interespecífica, resultando dañada la especie de talla más grande (*C. baileyi*) y en menor grado la pequeña *C. arenarius*, siendo más exitosa ésta última.

#### DISCUSIÓN: CICLOS REPRODUCTIVOS DE LAS ESPECIES Y VARIACION CLIMÁTICA.

Se ha mencionado que la aclimatación (Withers, 1992 citado en Randall y Walsber, 2000), representa un tipo especial de plasticidad fenotípica que permite responder a corto plazo a diferentes condiciones ambientales, siendo típica de *Dipodomys merriami*, *Chaetodipus arenarius*, *C. baileyi* y *Peromyscus eva*.

Los resultados señalan que las hembras fueron más sensibles a los cambios del entorno, reflejándose en el número de hembras y meses con condición reproductiva. Los machos tuvieron la capacidad de iniciar con antelación y mantener más tiempo su capacidad reproductora en cada hábitat como respuesta a una serie de factores que influyeron en su comportamiento (*i.e.* talla de las especies coexistentes, tipo de locomoción, características del microhábitat, disponibilidad de alimento, precipitación etc.).

Las hembras en el área preservada mantuvieron el estadio de preñez por 19 meses consecutivos, es decir desde la temporada seca de 1995 hasta la de lluvia de 1996, este comportamiento se atribuyó a la precipitación registrada en esos años y a los recursos disponibles y por ende se reflejó en la reproducción de 1997, no así en los dos años subsecuentes 1998 y 1999, donde hubo tres meses consecutivos en los que no se registro reproducción en las hembras (época seca de 1998), existiendo una disminución en el número de meses con hembras preñadas y retraso de dos meses en la actividad reproductiva (época seca de 1999). La única diferencia que hubo en el área alterada fue

que las hembras tuvieron un intervalo más largo de actividad de preñez en 1998, particularmente de marzo a octubre, no obstante de la influencia climática del ENSO.

Esta plasticidad coincide con lo mencionado por Randall (1991) y Kenagy y Bartholomew (1985), quienes destacan que la reproducción de los heterómidos se encuentra relacionada con la presencia de la lluvia resaltando con ello su capacidad de respuesta a la calidad de los recursos disponibles lo que queda reflejado en los dos ambientes de estudio.

En los años con precipitación constante (1995 a 1997), la densidad y actividad reproductora de los heterómidos se mantuvo alta y reincidente, mientras que en años con menor precipitación y mayor temperatura el número de hembras con capacidad de reproducción disminuyó, no presentando los picos máximos de actividad de cada época restringiéndose únicamente al periodo de lluvia.

Se considera que para *Chaetodipus* y *Dipodomys* en el desierto de matorral sarcocule, el fotoperiodo no es la fuerza determinante de la reproducción, como se ha referido para los machos de *Perognathus formosus* (Saunders, 1977). Aunque, en los meses con mayor fotoperiodo (abril a septiembre) se registra la mayor actividad reproductora de las hembras en la mayoría de los años.

Sin embargo, fue evidente que cuando el patrón de precipitación cambió (1998), y por ende la disponibilidad de alimento, fue cuando hubo una alteración en la reproducción, coincidiendo con algunos autores quienes enmarcan la importancia de estos factores (Waser y Jones, 1991). Aún existe discrepancia acerca de qué factor abiótico es más importante (el fotoperiodo, la temperatura o la precipitación), en otros estudios efectuados con heterómidos se han obtenido respuestas distintas y poco concluyentes (Kenagy y Bartholomew, 1981; Beatley 1976; Kenagy, 1973; Zucker *et al.*, 1980), por lo que se piensa que la plasticidad de los heterómidos se desarrolla en función del hábitat donde se encuentren.

El comportamiento de ambas comunidades de roedores en estudio, hacen suponer que la vegetación del matorral sarcocaula proporciona el recurso alimenticio en la mayor parte del año ocasionando cambios positivos en cuanto a la disponibilidad de semillas viéndose favorecido con los eventos de precipitación constante, este comportamiento coincide con lo señalado por Reichman y Van de Graaff (1975).

La precipitación, el crecimiento y productividad de las plantas alteraron el esquema de reproducción principalmente en los meses de sequía de 1998, fisiológicamente las hembras iniciaron su actividad, ya que en campo se observó a hembras con vulvas

inflamadas, pero en los meses subsecuentes no se evidenció preñez, por lo que se asume que no lograron una preñez exitosa, comportándose de forma facultativa con relación al ambiente, este comportamiento se ha reconocido en los heterómidos, incluso pueden iniciar o suspender su reproducción (Zeng y Brown, 1987).

En el área preservada la estacionalidad afectó de forma negativa la conducta de las hembras quienes en algunos meses dejaron de presentara actividad reproductiva (predominando las hembras sin actividad), no logrando camadas viables; en este hábitat quedó reflejada la respuesta de *Chaetodipus*, mientras que en el área alterada *D. merriami* ha desarrollado una mejor adaptación al ambiente de mayor estrés, lo que indica una mejor estrategia de supervivencia en ambientes inhóspitos, pues como se observó la densidad de roedores de la comunidad del área pastoreada fue mucho mayor a la preservada.

*C. arenarius* inició su actividad en los meses de la temporada seca, continuando esta condición de preñez a los meses de la época de lluvia, donde se observó mayor número de hembras lactantes coincidiendo con presencia de semillas ya que las plantas productoras de semillas completan su ciclo fenológico en esa temporada aportando los requerimientos energéticos, debido a que la etapa de lactancia es una de las más demandantes (Glazier, 1990; Weiner, 1987).

*C. arenarius*, es una especie que comúnmente habita lugares con mayor cobertura, y se puede nominar como un estratega "r", tiene la capacidad de aprovechar de mejor manera los recursos disponibles. El ambiente árido tropical se caracteriza por no ser un desierto extremoso, en las épocas secas se registro en la mayoría de las especies el inicio de la reproducción, durante estos intervalos se registro una temperatura que oscilo de los 24 a 25 °C, mientras que en la temporada de lluvias se favorece en mayor proporción a la etapa de lactancia.

Algunos autores mencionan que el incremento repentino de un sexo, se debe a los altos requerimientos que necesitan para su éxito reproductivo y su progenie (Jackson y Bernard, 1999; Millar, 1989), quizá esta sea la explicación de la recuperación que tuvo *C. arenarius* sobre las demás especies con las que cohabita.

Continuando con las especies de importancia en ambas localidades *C. baileyi*, coexistió con *Dipodomys* en el área alterada, se diferencian por sus distintas estrategias reproductivas y de forrajeo, se pudo observar que estas especies de tamaño medio escalonaron su patrón de reproducción.

*C. baileyi* y *C. arenarius*, comparten características de locomoción, fisiología y tipo de forrajeo, pero difiere en tamaño y por ende en requerimientos energéticos, lo que se traduce en estrategias reproductivas, ejemplo de ello es su tamaño de camada (dos a tres crías vs seis crías) de talla mayor a las de *C. arenarius* (Cortés-Calva, 1997), estos superan el número de camada de *Dipodomys*.

Al considerar las características ecológicas y ventajas de aprovechamiento, en el hábitat preservado *C. arenarius* se comporta más como un estratega "r" en comparación a *C. baileyi*. En el área pastoreada las interacciones intraespecíficas favorecen a la especie más pequeña (*C. arenarius*), mientras que *C. baileyi* tuvo mejor respuesta con relación a *D. merriami*.

Las hembras de *Dipodomys merriami* fueron muy sensibles a la modificación de la precipitación que ocurrió a partir de julio de 1997, no respondió positivamente a las lluvias de septiembre y noviembre de 1997, a pesar de presentarse en grandes cantidades, así como a la precipitación de enero de 1998, hubo disminución en la densidad, debido a los cambios ambientales ocasionados por el ENSO, sin embargo esta especie mantuvo su ciclicidad de años anteriores. Como los mejores años con actividad reproductiva estuvieron 1999, 1995 y 1996.

Los machos se mantuvieron activos mayor número de meses que las hembras. Son más tolerantes a los cambios ambientales, fisiológicamente permanecieron con capacidad de apareamiento, los machos precedan a las hembras en el inicio de la actividad reproductora, esta respuesta es una táctica en respuesta al rápido y efímero período receptivo de las hembras (Kenagy y Bartholomew, 1981; 1985).

Los machos poseen la aptitud de mantener la producción de esperma durante la época de sequías, además de desplazarse grandes distancias durante el periodo de apareamiento (Behrends *et al.* 1986; Randall, 1991). La reproducción ocurrió después de lluvias esporádicas y, por ende, durante la subsiguiente germinación de las semillas anuales y el crecimiento de las plántulas (Kenagy y Bartholomew, 1985; Van de Graaff y Balda, 1973), lo que asegura aprovechamiento de recursos. A *Dipodomys* la han denominado como especie de reproducción oportunista, debido a su pronta respuesta a la precipitación (Kenagy y Bartholomew, 1985), lo cual se comprobó en este ambiente.

En la mayoría de los estudios que versan sobre el conocimiento de las poblaciones de roedores de ambientes desérticos se ha venido resaltando la importancia de los heterómidos y su relación con los factores abióticos. Los resultados de este estudio confirman que aun cuando el matorral sarcocaula no es un ambiente extremo, las

poblaciones mantienen el patrón de respuesta semejante a otros ambientes, independiente al tipo de hábitat, en cada uno de ellos mantienen un equilibrio.

La presencia del evento ENSO, es una fuerza que influye en las poblaciones, la fase de El Niño de manera general tiene un efecto positivo sobre las poblaciones, no siendo tan evidente como lo obtenido en otros desiertos Sudamérica. La alteración causada por los factores climáticos limita la distribución y presencia de especies de roedores, haciendo vulnerables los patrones cíclicos de las poblaciones naturales. Por el momento el efecto del pastoreo ha sido benéfico para la mayoría de los heterómidos, aunque se pudo observar que *C. baileyi* fue la especie vulnerable, a pesar de que por varios años tuvo una densidad semejante a la de *C. arenarius*.

El problema evidente de este estudio fue la no cuantificación de las plantas anuales, para determinar el grado de importancia. Es importante tomar en cuenta que para poder definir al factor de importancia en la respuesta de los heterómidos son necesarios mas estudios que recaben información más puntual, este estudio a mediano plazo a mostrado un panorama general del comportamiento de las especies, esta información puede servir como base para extrapolar el comportamiento de otras poblaciones e inferir sus posibles respuestas.

Durante este intervalo de tiempo he observado que el ambiente alterado por pastoreo ha soportado mayor diversidad de especies de roedores, sin embargo es lógico pensar que con el aumento en la creación de senderos y creación de infraestructura se está alterando la distribución de especies y creando presión sobre otras, las que a largo plazo tendrán un efecto negativo en las poblaciones.

## CONCLUSIÓN GENERAL

- Se puede concluir que la comunidad de roedores que habita en el matorral sarcocaulé, mantiene una ciclicidad en su riqueza específica de forma estacional y entre años. Las densidades más altas se registran en el área alterada, por lo que el pastoreo favorece la diversidad de roedores heterómidos.
- La comunidad vegetal del área preservada tiene un patrón homogéneo, el cual permite el equilibrio de las poblaciones del género *Chaetodipus*. La especie más abundante fue *Chaetodipus arenarius*, especie capaz de aprovechar de mejor manera los recursos disponibles, a pesar de ocurrir en un hábitat alterado por pastoreo y coexistiendo con especies de talla más grande, además fue la especie que mantuvo la mayor permanencia en los dos hábitats de estudio superando los 43 y 45 meses.
- En el área alterada coexisten principalmente tres especies de heterómidos (*Chaetodipus arenarius*, *C. baileyi* y *Dipodomys merriami*, mientras que en el área preservada son dos especies del mismo género (*Chaetodipus arenarius*, *C. baileyi*) y un múrido (*Peromyscus*).
- La riqueza de especies no se mantiene a través del tiempo, entre los años de 1994 a 1995 el número de especies fue de cinco, mientras que de 1996 a 1997 fue de tres, en 1998 la riqueza de especies disminuyó a dos.
- Se logró una mejor aproximación del tamaño de las poblaciones en ambas comunidades mediante el método de Mínimo Número de Individuos Vivos (MNIV), el que proporcionó información un poco más confiable, la cual fluctuó de 29 a 135 ratones en el área alterada, mientras que en el área preservada fue de 15 a 52 ratones.
- El método de Jolly sobre estimó el tamaño de las poblaciones, sin embargo fue útil en la información de sobrevivencia, la que en promedio fue alta (cerca a uno) en ambas comunidades.
- En el hábitat alterado existió mayor interacción entre especies del mismo género (*C. arenarius* y *C. baileyi* con el 92% de traslape), así como entre *C. baileyi* y *D. merriami*

## ESTA TESIS NO SALE DE LA BIBLIOTECA

(83%) especies con distinta táctica de forrajeo, pero no tan distintas en tamaño, la tercer interacción fue entre *C. arenarius* y *D. merriami* con el 77 % de traslape estas especies difieren en talla y forrajeo.

- Las hembras son más sensibles a los cambios del entorno que los machos y tienen la capacidad de modificar su intervalo de duración y número de hembras con condición reproductiva. Los machos inician con antelación su capacidad reproductiva y la mantienen por largos periodos.

- En el área alterada por pastoreo (Brisamar) el intervalo de actividad reproductiva fue más largo, la etapa de preñez fue constante de marzo a octubre, a pesar de que en 1997 y 1998 hubo influencia climática del ENSO y originó que la preñez se alargara hasta finales de la temporada de lluvia de 1998, por lo que se cumple la hipótesis planteada.

- En el área preservada la estacionalidad afectó de forma negativa la conducta de las hembras por lo que predominaron las hembras sin actividad, no logrando camadas viables; en este hábitat quedó reflejada la respuesta de *Chaetodipus*, mientras que en el área alterada *D. merriami* ha desarrollado una mejor adaptación al ambiente de mayor estrés lo que indica una mejor estrategia de supervivencia en ambientes inhóspitos.

- No existe una selección de hábitat evidente entre las especies de heterómidos, sin embargo intraespecíficamente los machos ocupan en mayor proporción de microhábitats que las hembras. El traslape por el uso de recurso fue más recurrente entre *Chaetodipus arenarius* y *C. baileyi*; *C. baileyi* y *D. merriami*. Para *D. merriami* se observó la tendencia hacia los microhábitats abiertos y medianos, mientras que *Chaetodipus* fue más generalista, aunque tuvo tendencia mínima hacia los cerrados

- Con respecto al comportamiento antes y durante el efecto ENSO, cabe señalar que los años más húmedos fueron 1996 (año previo al ENSO) y 1998 (año ENSO), mientras que el más seco fue 1999 (año ENSO). Las poblaciones de consumidores primarios son afectadas notoriamente, por lo que son altamente vulnerables a las sequías prolongadas y al efecto de estas, y requieren de un periodo de estabilización en la temporada de lluvias. La respuesta de la mayoría de las especies a periodos de sequía

extrema ("La Niña") fue negativa, aunque *Peromyscus* se favoreció con estas alteraciones, no así *C. baileyi*.

- Por lo tanto, en años promedio existió un equilibrio normal de la población, mientras que en años atípicos (con efecto ENSO), el incremento de lluvias provocó en la fase de El Niño un desarrollo en la cobertura y densidad, mientras que en la fase "La Niña" causó un efecto negativo en la presencia de plantas anuales.

- Los adultos constituyeron más del 50% del tamaño de la población en las comunidades. Dentro del género *Chaetodipus*, *C. baileyi* fue una especie que se comportó como competidora de *C. arenarius*, pero que en condiciones adversas se vuelve más sensible a los cambios y menos eficiente en su residencia.



## LITERATURA CITADA

- Adler, P. B., D. A. Raff, y W. K. Lauenroth. 2001. Effects of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, 128:465-479.
- Álvarez-Castañeda, S. T. 1997. Diversidad y conservación de pequeños mamíferos terrestres de Baja California Sur. *Tesis Doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México*, México D. F.
- Álvarez-Castañeda, S. T., M. del R. Vázquez, y P. Cortés-Calva. *en prensa*. Structure and contents of the burrows of pocket mouse (*Chaetodipus baileyi*) near La Paz, Baja California Sur, Mexico. *Libro en Homenaje al Dr. Bernardo Villa Ramírez* (V. Sánchez-Cordero, y R. Medellín, eds.). México.
- Álvarez-Castañeda, S. T., y P. Cortés-Calva. 1999. Familia Muridae. Pp. 445-570, en: Mamíferos del Noroeste de México (S. T., Álvarez-Castañeda, y J. L. Patton, eds.), *Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C*, Baja California Sur, México.
- Álvarez-Castañeda, S. T., y P. Cortés-Calva. 2003. *Peromyscus eva*. *Mammalian species*, 738:1-3.
- Andren, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat a review. *Oikos*, 71:355-366.
- Arriaga, L., y J. Cancino 1992. Prácticas pecuarias y caracterización de especies forrajeras en la selva baja caducifolia, Pp. 155-184, en: *Uso y manejo de los recursos naturales en la Sierra de la Laguna, Baja California Sur*, (A. Ortega-Rubio ed.). *Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur*, A. C. La Paz, México.
- Banfield, A. W. F. 1974. The mammals of Canada. *Universidad de Toronto Press*, Cánada.
- Barbour, M. G., y D. Diaz. 1973. *Larrea* plant communities on bajada and moisture gradients in the United States and Argentina. *Vegetatio*, 28: 335-352.
- Barret, G. W., y J. D. Peles. 1999. Landscape ecology of small mammals. *Springer-Verlag*. Ed. New York, USA.
- Beatley, J. 1976. Environments of kangaroo rats (*Dipodomys*) and effects of environmental change on populations in southern Nevada. *Journal of Mammalogy*, 57:67-93.

- Behrends, P. 1984. Spatiotemporal activity patterns of Merriam kangaroo rats (*Dipodomys merriami*). *Ph D. dissertation, McMaster University, Hamilton, Ontario.*
- Behrends, P., M. Daly, y M. Wilson. 1986. Above ground activity of Merriam's kangaroo rat (*Dipodomys merriami*) in relation to sex and reproduction. *Behaviour*, 96:210-226.
- Belsky, A. J. 1986. Population and community processes in mosaic grassland in the Serengeti, Tanzania. *Ecology*, 74:841-856.
- Bowers, M. A. 1986. Geographic comparison of microhabitats use by three heteromyids in response to rarefaction. *Journal of Mammalogy*, 67:46-51.
- Bowers, M. A., D. B. Thompson, y H. Brown. 1987. Spatial organization of a desert rodent community: food addition and species removal. *Oecologia*, 72:77-82.
- Bowers, M. A., y H. D. Smith. 1979. Differential habitat utilization by sexes of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*. *Ecology*, 60:869-875.
- Bowers, M. A., y J. H. Brown. 1982. Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure?. *Ecology*, 63:391-400.
- Bowers, M. A., y J. H. Brown. 1992. Structure in a desert rodent community: use of space around *Dipodomys spectabilis* mounds. *Oecologia*, 92:242-249.
- Bradley, W. G., y R. A. Mauer. 1971. Reproduction and food habits of Merriam's kangaroo rat, *Dipodomys merriami*. *Journal of Mammalogy*, 52:497-507.
- Brower, J. E., y J. H. Zar. 1984. Field and laboratory methods for general ecology. *Ww. C. Brown, Co. pub.* Dubuque, Iowa, USA.
- Bromley, J., J. Brouwer, A. P. Barker, R. S. Gaze, y C. Valentin. 1997. The role of surface water redistribution in an area of patterned vegetation in a semi-arid environment, southwest Niger. *Journal of Hidrology*, 198:1-29.
- Brown, J. H. 1973. Species diversity of seed-eating rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 54:775-787.
- Brown, J. H., O. J. Reichman, y D. W. Davison. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10:201-227.
- Brown, J. H., T. J. Valone, y C. G. Curtin. 1997. Reorganization of an arid ecosystem in response to recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94:9729-9733.
- Brown, J. H., y B. A. Harney. 1993. Population and community ecology of heteromyid rodents in temperate habitats. Pp. 618-651, en: *Biology of the Heteromyidae* (H. H. Genoways, y J. H. Brown eds.). *Special Publication, American Society of Mammalogists*, Provo UT, USA.

- Brown, J. H., y E. J. Heske. 1990. Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science*, 250:1705-1707.
- Brown, J. H., y G. A. Lieberman. 1973. Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 54: 788-797.
- Brown, J. H., y Z. Zeng. 1989. Comparative population ecology of eleven species of rodents in the Chihuahuan desert. *Ecology*, 70:1507-1525.
- Burt, W. H. 1936. A study of the baculum in the genera *Perognathus* and *Dipodomys*. *Journal of Mammalogy*, 17:145-156.
- Ceballos, G. 1989. Population and community ecology of small mammals in a tropical deciduous forest in western México. *Ph D. Dissert. University of Arizona*, Tucson, USA.
- Christian, D. P. 1980. Vegetative cover, water resources, and microdistributional patterns in a desert rodent community. *Journal of Animal Ecology*, 49:807-816.
- Conde, C., R. M. Ferre, R. Araujo, C. Gay, V. Magaña, J. L. Perez, T. Morales, y S. Orozco. 1999. El Niño y la agricultura. Pp. 103-135, en: Los impactos de El Niño en México (V. Magaña, ed). *Universidad Nacional Autónoma de México*, México D.F.
- Conley, W. J., D. Nichols, y A. R. Tripton. 1977. Reproductive strategies in desert rodents. Pp. 123-215, en: Transaction of the symposium on the biological resource of the Chihuahuan desert region, United States and Mexico (R. A. Wauer, y D. H. Riskind, eds). *Proceeding Transaction National Park Service*, Washington USA.
- Cortés-Calva, P. 1994. Algunos aspectos reproductivos y variación gonadal de *Chaetodipus arenarius subblucidus* (Rodentia: Heteromyidae) en la región Norte de La Paz, Baja California Sur, México. *Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México*, México, D.F.
- Cortés-Calva, P. 1997. Sinopsis de la biología y ecología reproductiva de tres especies de heterómidos, en áreas de matorral sarcocaula, Baja California Sur, México. *Tesis de Maestría, Universidad nacional Autónoma de México*, México D.F.
- Cortés-Calva, P., y S. T. Álvarez-Castañeda. 1996. Estimación y número de camada de *Chaetodipus arenarius subblucidus* (Rodentia: Heteromyidae) en Baja California Sur, México. *Revista Biología Tropical*, 44:301-304.
- Cortés-Calva, P., y S. T. Álvarez-Castañeda. 1997. Diversidad de roedores en zonas de la bahía de La Paz, B. C. S. Pp. 265-272, en: La Bahía de La Paz, Investigación y

- Conservación (R. J., Urban, y M. Ramírez, Eds.). *Universidad Autónoma de Baja California Sur*, Baja California Sur, México.
- Cortés-Calva, P., y S. T. Álvarez-Castañeda. 1999. Tamaño gonadal de machos de *Chaetodipus arenarius* (Rodentia: Heteromyidae) durante un ciclo reproductivo en Baja California Sur, México. *Biología Tropical*, 47:609-613.
- Cramer, K., y J. A. Chapman. 1990. Reproduction of three species of pocket mice (*Perognathus*) in the Bonneville basin, Utah. *Great Basin Naturalist*, 50:361-365.
- Crawley, M. J. 1983. Herbivory, the dynamics of animal-plant interactions. Berkeley: *University of California Press*, California USA.
- Crowell, K. L., y S.L. Pimm. 1976. Competition and niche shifts of mice introduced onto small islands. *Oikos*, 27:251-258.
- Dillon, M.O. y P. W. Rundel. 1990. The botanical response of the Atacama and Peruvian desert floras to the 1982-1983 El Niño event, Pp. 487-504, en *Global Ecological Consequences of the 1982-1983 El Niño Southern Oscillation* (P. W., Glynn ed). *Elsevier Oceanographic series* 52.
- Eisenberg, J. F. 1963. The behavior patterns of heteromyid rodents. *University of California Publications in Zoology*, 63:1-114.
- Eisenberg, J. F. 1993. Ontogeny. Pp. 479-490, en: *Biology of the Heteromyidae* (H. H. Genoways, y J. H. Brown eds.). *Special Publication, American Society of Mammalogists*, Provo UT, USA.
- Ernest, S. K. M., y J. H. Brown. 2001. Delayed compensation for missing keystone species by colonization. *Science*, 292:101-104.
- Fleischner, T. L. 1994. Ecological costs of livestock grazing western North America. *Conservation Biology*, 8:629-644.
- Fleming, T. 1974. Social organization in two species of Costa Rican Heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy*, 55:543-561.
- Frank, C. 1987. The influence of moisture content on heteromyid rodent seed preferences. *Journal of Mammalogy*, 69:358-362.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de Clasificación de Koopen. 2ª. ed. *Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México*, Mexico, D.F.
- Genoways, H.H. 1973. Systematics and evolutionary relationships of spiny pocket mice, genus *Liomys*. *Special Publication Museum Texas Tech University*, 51:1-368.
- Glazier, D. S. 1990. Reproductive efficiency and timing of gestation and lactation in rodents. *The American naturalist*, 135:269-277.

- Gutiérrez, J. R., G. Arancio y F. M. Jaksic. 2000. Variation in vegetation and seed bank in a Chilean semi-arid community affected by ENSO 1997. *Journal of Vegetation Science*, 11: 641-648.
- Hafner, J. C., y M. C. Hafner. 1983. Evolutionary relationships of heteromyids rodents. *Great Basin Naturalist Memoirs*, 7:3-29.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America. Second edition. *John Wiley and Sons*, New York, USA.
- Hallett, J. G. 1982. Habitat selection and the community matrix of a desert small-mammals fauna. *Ecology*, 63:1400-1410.
- Hallett, J. G., y S. L. Pimm. 1970. Direct estimation of competition. *The American Naturalist*, 113:593-600.
- Hansen, T. F., N. C. Stenseth, y H. Henttonen. 1999. Multiannual vole cycles and population regulation during long winters: an analysis of seasonal density dependence. *The American Naturalist*, 154:129-139.
- Harris, J. H. 1984. An experimental analysis of desert rodent ecology. *Ecology*, 65:1579-1584.
- Harvey, P. H., R. K. Colwell, J. W. Silverton, y R. M. May. 1983. Null models in ecology. *Annual Review Ecology and Systematics*, 14:189-211.
- Hayward, B., E. Heske, y C. Paiter. 1997. Effects of livestock grazing on small mammals at a desert cienega. *Journal Wildlife Management*, 6:123-129.
- Hengeveld, R. 1997. Impact of biogeography on a population-biological paradigm shift. *Journal of Biogeography*, 24:541-547.
- Hillier, R., M. Rietkerk, F. Van den Bosch, H. H. T. Prins, y H. de Kroon. 2001. Vegetation pattern formation in semi-arid grazing systems. *Ecology*, 82:50-61
- Holmgren, M., M. Scheffer, E. Ezcurra, J. R. Gutierrez, y G. M. J. Mohren. 2001. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 16:89-94.
- Homan, J. A., y H. H. Genoways, 1978. An analysis of hair structure and its phylogenetic implications among heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy*, 59:740-760.
- Huston, M. A. 1994. Biological diversity, the coexistence of species on changing landscapes. *Cambridge University Press*. New York, USA.
- INEGI. 1981. Carta edafologica 1:1000000. *Dirección General de Geografía del Territorio Nacional*, México D. F.

- Jackson, C., y R. T. F. Bernard. 1999. Short day length alone does not inhibit spermatogenesis in the seasonally breeding four-striped field mouse (*Rhabdomys pumilio*). *Biology of Reproduction*, 60:1320-1323.
- Jaksic, F. M., S. I. Silva, P. L. Meserve y J. R. Gutiérrez. 1997. A long-term study of vertebrate predator responses to an El Niño (ENSO) disturbance in western South America. *Oikos* 78: 341-354.
- Jameson, E. W., Jr. 1952. Food of deer mice (*Peromyscus maniculatus* and *Peromyscus boylii*) in the northern Sierra Nevada, California. *Journal of Mammalogy*, 33:50-60.
- Jones, C. McShea W. J., M. J. Conroy, y T. H. Kunz. 1996. Capturing Mammals. Pp 115-155, en: Measuring and monitoring Biological Diversity Standard Methods for Mammals (D. E. Wilson, F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran, y M. Foster eds.). *Smithsonian Institution Press*. Washington, USA.
- Karnieli, A., A. Gabai, C. Ichoku, E. Zady, y M. Shachak. 2002. Temporal dynamics of soil and vegetation spectral responses in a semi-arid environment. *International Journal of Remote Sensing*, 23: 4073-4087.
- Kay, F., y W. Whitford. 1978. The burrow environment of the banner-tailed kangaroo rat, *Dipodomys spectabilis*, in south-central New Mexico. *American Midland Naturalist*, 99: 270-279.
- Kelt, D. A. 1996. Ecology of small mammals across a strong environmental gradient in Southern South America. *Journal of Mammalogy*, 77:205-219.
- Kelt, D. A., J. H. Brown, E. J. Heske, P. A. Marquet, S. R. Morton J. R. W. Reid, K. A. Rogovin, y G. Shenbrot. 1996. Community structure of desert small mammals: Comparison across four continents. *Ecology*, 77:746-761.
- Kelt, D. A., K. Rogovin, G. Shenbrot y J. H. Brown. 1999. Pattern in the structure of Asia and North American desert small mammal communities. *Journal of Biogeography*, 26:825-841.
- Kenagy, G. J. 1973. Daily and seasonal patterns of activity and energetics in a heteromyid rodent community. *Ecology*, 54:1201-1219.
- Kenagy, G. J. 1976. Field observations of male fighting, drumming, and copulation in the Great basin Kangaroo rat, *Dipodomys microps*. *Journal of Mammalogy*, 57:781-785
- Kenagy, G. J., y G. A. Bartholomew. 1985. Seasonal reproductive patterns in five coexisting California desert rodent species. *Ecology Monographs*, 55:371-397.

- Kenagy, G. J., y G. A. Bartolomew. 1981. Effects of day length, temperature, and green food on testicular developmens in a desert pocket mouse, *Perognathus formosus*. *Physiology Zoology*, 54:62-73.
- Kerley, G. I. H., y W. G. Whitford. 1994. Desert dwelling small mammals as granivores: Intercontinental variations. *Australian Journal Zoology*, 42:543-555.
- Kincaid, W. B., y G. N. Cameron. 1985. Interactions of cotton rats with a patchy environment: dietary responses and habitat selection. *Ecology*, 66:1769-1783.
- Kotler, B. P. 1984. Predation risk and the structure of desert rodent communities. *Ecology*, 65:689-701.
- Kotler, B. P., y J. S. Brown. 1988. Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19:281-307.
- Krebs, C. J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations in *Microtus californicus*. *Ecology Monographs*, 36: 240-273.
- Krebs, C. J. 1999. Program for Ecological Methodology, 2nd ed. Ver. 6. 1. *Published Benjamin/Cummings*, California, USA.
- Leirs, H., N. C. Stenseth, J. D. Nichols, J. E. Hines, R., Verhagen, y W. Verheyen. 1997. Stochastic seasonality and nonlinear density-dependent factors regulate population size in an African rodent. *Nature*, 389:176-180.
- Lemen, C. 1978. Seed size selection in heteromyids: a second look. *Oecologia*, 35:13-19.
- Lemen, C. A., y M. L. Rosenzweig. 1978. Microhabitat selection in two species of heteromyids rodents. *Oecologia (Berl.)*, 33:127-135.
- León de la Luz, J. L., R. Coria-Benet, y M. Cruz-Estrada. 1996. Fenología floral de una comunidad arido-tropical de Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana*, 35:45-64.
- Lima M., y F. M. Jaksic. 1999. Population dynamics of three Neotropical small mammals: Time series models and the role of delayed density-dependence in population irruptions. *Australian Journal of Ecology*, 24:25-34.
- Lima, M. J. E. Keymer, y F. Jaksic. 1999. El Niño Souther Oscillation driven rainfall vatiability and delayed density dependence cause rodent outbreaks in Western South America: from demography to population dynamics. *American Naturalist*, 153: 476-491.
- Lluch-Cota, D. B., S. A. Salinas-Zavala, P. del Monte-Luna, y D. Lluch-Belda. 1995. El Niño y la pesca en el noroeste de México. *Reporte técnico. Oceanología, DGCTM-SEP*, México

- López- Ramos, E. 1980. Geología general y de México. *Trillas Ed.*, México.
- M'Closkey, R. T. 1980. Spatial patterns types of seed collected by four species of heteromyid rodents. *Ecology*, 61: 488-489.
- MacMillen, R. E, y D. S. Hinds. 1983. Water regulatory efficiency in heteromyid rodents: a model and its application. *Ecology*, 64:152-164.
- Magaña, V. 1999. El Niño y el clima. Pp.23-66, en: Los Impactos de El Niño en México. (V. Magaña, ed). *Dirección General de Protección Civil, Secretaría de Gobernación México*.
- Marti, T. E. 2001. Abiotic vs Biotic influences on habitat selection of coexisting species: Climate change impacts?. *Ecology*, 82:175-188.
- Maya, Y., B. Lacaze, M. Monteforte y M.-F. Passini. 2004. Análisis de imágenes SPOT: Erosión en la región montañosa del sur de la Península de Baja California México. *Terra*, 22:23-34.
- Maza, B. G., N. R. French, y A. P. Aschwanden. 1973. Home range dynamics in a population of the heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy*, 54:405-425.
- McClenaghan, L. R. Jr. 1984. Comparative ecology simpatric *Dipodomys agilis* and *Dipodomys merriami* populations in southern. California. *Acta Theriologica*, 29:175-185.
- Merriam, C. H. 1893. Description of eight new ground squirrels of the genera *Spermophilus* and *Tamias* from California, Texas, and México. *Proceeding Biology Society of Washington*, 8:129-138
- Merriam, C. H. 1894. Description of four new pocket mice from Lower California, Collected by Walter E. Bryant. *Proceeding of California Academy Science, Serie, 2, 4:457-462*
- Meserve, P. L. W. B. Milstead, J. R. Gutiérrez, y F. M. Jaksic. 1999. The interplay of biotic and abiotic factors in a semiarid Chilean mammal assemblage: Results of a long-term experiment. *Oikos*, 85: 364-372.
- Meserve, P. I., D. A. Kelt., W. B. Milstead, y J. R. Gutierrez. 2003. Thirteen years of shifting top down and botton-up control. *BioScience*, 53: 633-646.
- Meserve, P. L., J. A. Yunger, J. R. Gutiérrez, L. C. Contreras, W. B. Milstead, B. K. Lang, K. L. Cramer, S. Herrera, V. O. Lagos, S. I. Silva, E. L. Tabilo, M A. Torrealba, y F. M. Jaksic. 1995. Heterogeneous responses of small mammals to an El Niño Southern Oscillation event in Nortcentral semiarid Chile and the importance of ecological scale. *Journal of Mammalogy*, 76:580-595.



- Meserve, P. L., J. R. Gutiérrez, J. A. Yunger, L. C. Contreras y F. M. Jaksic. 1996. Role of the biotic interactions in a small mammal's assemblage in semi-arid Chile. *Ecology*, 77:133-148.
- Millar, J. S. 1989. Reproduction and development. Pp. 169-232, en: *Advances in the study of Peromyscus (Rodentia)* (G. L. Jr. Kirkland, y J. N. Layne, eds). *Texas Tech University Press, Lubbock, USA*.
- Mills, J. N., T. L., Yates, T. G. Ksiazek, C. J. Peter, y J. E. Childs. 1999. Long-term studies of hantavirus reservoir populations in the southwestern United States. *Emerging Infectious Diseases*, 5: 95-101.
- Mills, J. N., y J. E., Childs. 1998. Ecologic studies of rodent reservoirs: their relevance for human health. *Emerging Infectious Diseases*, 4: 529-537.
- Morris, D. W. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology*, 68:362-369.
- Morris, D. W. 1990. Temporal variation, habitat selection and community structure. *Oikos*, 59:303-312.
- Morrison, M. L., B. G. Marcot, y R. W. Mannan. 1992. Wildlife-habitat relationships: concepts and applications. *University of Wisconsin Press, Madison, USA*.
- Morton, S. R., J. H. Brown, D. A. Kelt, y J. R. W. Reid. 1994. Comparisons of community structure among small mammals of North American and Australian deserts. *Australian Journal of Zoology*, 42:501-525.
- Munger, J. C., M. A. Bowers, y W. T. Jones. 1983. Desert populations: factors affecting abundance, distribution and genetic structure. Pp 91-116, en: *Biology of desert rodents* (O. J., Reichman, y J. H. Brown, eds.). *Great Basin Naturalist Memoirs*, 1-134.
- Nelson, E. W., y E. A. Goldman, 1930. A new pocket mouse from Southern Lower California. *Journal Washington Academic Science*, 20:223-224.
- Nelson, E. W., y E. A. Goldman. 1929. Six new pocket mouse from Lower California and notes on the status of several described species. *Proceeding Biology Society Washington*, 42:103-112.
- Nichols, J. D., y K. H. Pollock. 1983. Estimation methodology in contemporary small mammals capture-recapture studies. *Journal of Mammalogy*, 64:253-260.
- Nikolai, J.C., y D. M. Bramble. 1983. Functional morphology of heteromyids. Pp. 44-64, en *Biology of desert rodents* (O. J., Reichman, y J. H. Brown, eds.). *Great Basin Naturalist Memoirs*, 7:134.

- O'Farrell, M. J. 1980. Spatial relationships of rodents in a sagebrush community *Journal of Mammalogy*, 61:589-605.
- Ortega-Rubio, A., H. Romero-Schmidt, C. Arguelles-Méndez, R. Coria-Benet, y F. Solis-Marin. 1993. Livestock exclusion: consequences on nocturnal rodents in Baja California Sur. *Revista Biología Tropical*, 41:907-909.
- Ostfeld R. S., W. Z. Jr. Lidicker, y E. J. Heske. 1985. The relationship between habitat heterogeneity, space use, and demography in a population of California voles. *Oikos*, 45:433-445.
- Paige, K. N., y T. G. Whitham. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist*, 129:407-416.
- Parmenter, R. R., y J. A. MacMahon. 1983. Factors determining the abundance and distribution of rodents in a shrub-steppe ecosystem: the role of shrubs. *Oecologia (Berlin)*, 59:145-156.
- Patton, J. L., y S. T. Álvarez-Castañeda. 1999. Familia Heteromyidae. Pp. 351-442, en: Mamíferos del Noroeste de México (S. T., Álvarez-Castañeda, y J. L. Patton, eds), *Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C.*, Baja California Sur, México.
- Paulson, D. D. 1988. *Chaetodipus baileyi*. *Mammalian Species*, 297:1-5.
- Polis, G. A., W. G. Anderson, R. D. Holt, A. Abelson, y M. Denny. 1997. El Niño effects on the dynamics and control of an island ecosystem in the Gulf of California. *Ecology*, 78:1884-1897.
- Pollock, K. H. 1982. A capture-recapture designs robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management*, 57:158-163.
- Price, M. V. 1978. The role of microhabitat structuring desert rodent communities. *Ecology*, 59:910-921.
- Price, M. V., y K. A. Kramer. 1984. On measuring microhabitat affinities with special reference to small mammals. *Oikos*, 42:349-354.
- Price, M. V., y N. M. Waser. 1984. On the relative abundance of species: postfire changes in a coastal sage scrub rodent community. *Ecology*, 65:1161-1169.
- Price, M. V., y N. M. Waser. 1985. Microhabitat use by heteromyid rodents: effects of artificial seed patches. *Ecology*, 66:211-219.
- Quintero, G., y V. Sánchez Cordero. 1989. Estudio del área de actividad de *Heteromys desmarestianus* (Rodentia: Heteromyidae) en una selva alta. *Anales del Instituto de Biología, serie Zoología*, 60:223-240.

- Randall, J. A. 1984. Territorial defense and advertisement by footdrumming in bannertail kangaroo rats. *American Midland Naturalist*, 117:211-213.
- Randall, J. A. 1987. Sandbathing as a territorial scentmark in the bannertail kangaroo rat, *Dipodomys spectabilis*. *Animal Behavior*, 35:426-434.
- Randall, J. A. 1989. Neighbor recognition in solitary desert rodent (*Dipodomys merriami*). *Ethology*, 81:123-133.
- Randall, J. A. 1991. Mating strategies of a nocturnal desert rodent (*Dipodomys spectabilis*). *Behaviour Ecology Sociobiology*, 22:215-220.
- Randall, L. T., y G. E. Walsberg. 2000. Prevalence of cutaneous evaporation in Merriam's kangaroo rat and its adaptive variation at the subspecific level. *Journal of Experimental Biology*, 203:773-781.
- Reichman, O. J. 1975. Relation of desert rodent diets to available seed resources. *Journal of Mammalogy*, 56:731-751.
- Reichman, O. J., y C. Rebar. 1985. Seed preferences by desert rodents based on levels of mouldiness. *Animal Behaviour*, 33:726-729.
- Reichman, O. J., y D. Oberstein. 1977. Selection of seed distribution types by *Dipodomys merriami* and *Perognathus amplus*. *Ecology*, 58:636-643.
- Reichman, O. J., y K. M. Van de Graaff. 1975. Association between ingestion of green vegetation and desert rodent reproduction. *Journal of Mammalogy*, 56:503-506.
- Reichman, O. J., y M. V. Price. 1993. Ecological aspects of heteromyid foraging. Pp. 539-574, en: *Biology of Heteromyidae* (H. H. Genoways, y J. H. Brown, eds.). *Special Publication, American Society of Mammalogists*, Provo UT, USA.
- Riddle, B. R., D. J. Hafner, I. F. Alexander. 2000. Phylogeography and systematics of the *Peromyscus eremicus* species group and the historical biogeographic of North American warm regional desert. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17:145-160.
- Rietkerk, M., M. C. Boerlijst, F. van Langevelde, R. HilleRisLambers, J. van de Koppel, L. Kumar, H. H. T. Prins, y A. M. De Roos. 2002. Self-organization of vegetation in arid ecosystems. *The American Naturalist*, 160:524-530.
- Rosenzweig, M. L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology*, 62:327-335.
- Rosenzweig, M. L. 1987. Habitat selection as a source of biological diversity. *Evolutionary Ecology*, 1:315-330.
- Rosenzweig, M. L., y J. W. Winakur. 1969. Population ecology of desert rodent communities: habitats and environmental complexity. *Ecology*, 50:558-572.

- Rudran, R. 1996. Methods for marking mammals. Pp. 299-303, en: Measuring and monitoring biological diversity Standard methods for mammals (D.E., Wilson, F. R. Cole, J. D. Nichols. R. Rudran y M. S. Foster eds) *Smitsonian Institution Press*, Washington. USA.
- Salinas Zavala, C. A., E. Leyva, F. De Lachica, y E. Díaz. 1988. Distribución geográfica de los regímenes térmicos y pluviométricos en Baja California Sur, México. *Atmósfera*, 3:217-237
- Salinas Zavala, C.A., D. Lluch-Belda, S. Hernández-Vazquez, y D.B. Lluch-Cota. 1998. La aridez en el noroeste de México. Un análisis de variabilidad espacial y temporal. *Atmósfera*, 11:29-44.
- Salinas-Zavala, C. A. 1995. La aridez en el noroeste de México, un análisis de su variabilidad en función de la conducción térmica oceánica. *Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.*
- Sánchez-Hernández, C., S. Santillán-Alarcón, y I. Anaya-Calvo. 1997: Observaciones sobre mamíferos terrestres de algunas islas del Golfo de California, Pp. 325-342, en: Homenaje al Profesor Ticol Álvarez (J. Arroyo Cabrales, y O. J. Polanco eds). *Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.*
- Saunders, D. S. 1977. An introduction to biological rhythms. *Wiley Press*, New York, USA.
- Schroder, G. D. 1987. Mechanisms for coexistence among three species of *Dipodomys*: habitat selection and an alternative. *Ecology*, 68:1071-1083.
- Schroder, G. E., y M. L. Rosenzweig. 1975. Perturbation analysis of competition and overlap in habitat utilizations between *D. ordii* and *D. merriami*. *Oecologia*, 19:9-28.
- Shargal, E., L. N. Kronfeld-Schor, y T. Dayan. 2000. Population biology and spatial relationships of coexisting spiny mice (*Acomys*) in Israel. *Journal of Mammalogy*, 81:1046-1052.
- Smith, H. D., y C. D. Jorgensen. 1975. Reproductive biology of the North American desert rodents. Pp. 305-330, en: Rodents in desert environments (I., Prakash, y P. K. Ghosh eds.). *Dr. W. Junk, The Hague, The Netherlands.*
- Software, Ecology methodology 2002. Program Niche ver. 6.0.
- STATISTICA, 2003. Statistica Program, Data analysis, ver. 6.0. Stat-Soft Inc. Tulsa Oklahoma, USA.
- Taylor, J. A., y D. Tulloch. 1985. Rainfall in the wet-dry tropics: extreme event at Darwin and similarities between years during the period 1870-1983 inclusive. *Australian Journal Ecology*, 10:281-295.

- Thomas, O. 1898. On the mammals obtained by Mr. John White head during his recent expedition to the Philippines. *Transaction Zoology Society of London*, 14:377-441.
- Thompson, S. D. 1982a. Microhabitat utilization and foraging behavior of bipedal and quadrupedal heteromyid rodents. *Ecology*, 63:1303-1312.
- Thompson, S. D. 1982b. Structure and species composition of desert heteromyid rodent species assemblages: effects of a simple habitat manipulation. *Ecology*, 63:1313-1321
- Thompson, S. D., R. E. MacMillen, E. M. Burke, y C. R. Taylor. 1980. The energetic cost of bipedal hopping in small mammals. *Nature*, 287:223-224.
- Trujano-Álvarez, A. L. 2000. Estudio del ambito hogareño de la comunidad de heterómidos del matorral sarcocaulés en la Paz, Baja California Sur, México. *Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.*
- Turching, P. 1993. Chaos and stability in rodent population dynamics: evidence from non-linear time-series analysis. *Oikos*, 68:167-172.
- Turner, M. D. 1998. Long-term effects of daily grazing orbits on nutrient availability in Sahelian West Africa: Gradients in the chemical composition of rangeland soil and vegetation. *Journal of Biogeography*, 25:669-682.
- Van de Graaff, K. M. 1975. Reproductive ecology of some Sonoran desert rodents. *Unpubl. Ph. D. dissert, Northern Arizona University, USA.*
- Van de Graaff, K. M., y R. P. Balda. 1973. Importance of green vegetation for production in the Kangaroo rat *Dipodomys merriami merriami*. *Journal of Mammalogy*, 54:509-512.
- Wahlert, J. H. 1985. Skull morphology and relationships of geomyoid rodents. *American Museum, Novitates*, 2812:1-20.
- Waser, P. M., y J. M. Ayers. 2003. Microhabitat use and population decline in banner-tailed kangaroo rats. *Journal of Mammalogy*, 84:1031-1043.
- Waser, P. M., y W. T. Jones. 1991. Survival and reproductive effort in banner-tailed kangaroo rats. *Ecology*, 72: 771-777.
- Webster, D. B. 1961 The ear apparatus of the kangaroo rat, *Dipodomys*. *American Journal Anatomy*, 108:123-148.
- Weiner, J. 1987. Limits to energy budget and tactics in energy investments during reproduction in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus sungorus* Pallas 1970). *Symposia of the Zoological Society of London*, 57:167-187.

- Whitford, W. G. 1976. Temporal fluctuations in density and diversity of desert rodent populations. *Journal of Mammalogy*, 57:351-369.
- Wiggins, I. L. 1980. Flora of Baja California. *Stanford University Press*. California USA.
- Wilson, M., M. Daly, y P. Behrends. 1985. The estrous cycle of two species of kangaroo rats (*Dipodomys microps* and *D. merriami*). *Journal of Mammalogy*, 66:726-32.
- Wolfe, J. L., y A. V. Linzey. 1977. *Peromyscus gossypinus*. *Mammalian Species*, 70:1-5.
- Woloszyn, D., y B. W. Woloszyn. 1982. Los mamíferos de la Sierra de La Laguna, Baja California Sur. *Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología*, Baja California Sur, México.
- Wondolleck, J. T. 1978. Forage-area separation and overlap in heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy*, 59:510-518.
- Wood, A. E. 1935. Evolution and relationships of the heteromyid rodents with new forms from the Tertiary of western North America. *Annals Carnegie Museum*, 24:73-262.
- Zakrzewski, R. J. 1981. Kangaroo rats from the Borchers local fauna, Blacan, Meade County, Kansas. *Transaction of the Kansas Academy of Sciences*, 84:78-88.
- Zar, J. H. 1994. Biostatistical analysis, 4 ed. Englewood cliffs *Prentice Hall*, New Jersey, USA.
- Zeng, Z., y J. H. Brown. 1987. Life history of a desert rodent: a seven study of *Dipodomys merriami* in the Chihuahuan desert. *Ecology*, 68:1328-1340.
- Zucker, I., P. G. Johnston, y D. Frost. 1980. Comparative, physiological and biochronometric analices of rodent seasonal reproductive cycles. *Progress Reproductive Biology*, 5:102-133.