



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA

Biología de Liomys pictus

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS
P R E S E N T A :
MARIA DE LOURDES ROMERO ALMARAZ



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

BIOLOGIA DE L. pictus.

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA)
PRESENTA MARIA DE LOURDES ROMERO ALMARAZ

A Cornelio

Por su apoyo y comprensión

A mis padres

Por su amor y ejemplo
de superación

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Cornelio Sánchez Hernández, por su constante estímulo a lo largo de toda mi carrera y por la dirección de esta tesis. A la Dra. Miriam Benabib por su asesoría e interés hacia mi trabajo.

Al Dr. Ismael Ferrusquía Villafranca y al M. en C. Aurelio Remírez por su amistad y apoyo. Al Biól. Luis Jiménez Sánchez por su valiosa colaboración en las diferentes fases del trabajo.

Al jurado dictaminador Drs. Cornelio Sánchez Hernández, Ismael Ferrusquía Villafranca, Miriam Benabib Nisembaum, Jorge Soberón Maineiro, Ricardo López Wilchis, Víctor Sánchez-Cordero Dávila y Héctor Takeshi Arita Watanabe por sus observaciones y comentarios.

A todas las personas que de una o de otra manera participaron en el trabajo de campo.

A las autoridades del Instituto de Biología, UNAM, por las facilidades otorgadas para la realización de este trabajo.

A las autoridades de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, por su distinción en otorgarme la beca para la realización de mis estudios.

A las autoridades de la Coordinación General de estudios de Posgrado, por su distinción económica de 1990 a 1993 bajo el programa: Apoyo a proyectos de Investigación, Tesis Doctorales.

Al M. en C. Gerardo Avila García, Coordinador de la Investigación y del Posgrado de la UAEM, y al Dr. Oscar Dorado, Director del Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla, por el apoyo otorgado para terminar este trabajo.

CONTENIDO

Resumen	1
Capítulo I. Introducción Descripción del área de estudio Material y Métodos	3
Capítulo II. Demografía Material y Métodos Resultados Discusión	17
Capítulo III. Reproducción Material y Métodos Resultados Discusión	49
Capítulo IV. Ciclos poblacionales multianuales Material y Métodos Resultados Discusión	82
Consideraciones finales	96
Literatura citada	99



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

PIE DE FIGURAS

CAPITULO 1.

Figura 1.1 Mapa de la localización de la estación de Biología, Chamela, en Jalisco, México.

Figura 1.2 Climograma de la estación de Biología, Chamela.

CAPITULO 2.

Figura 2.1 Fluctuación de la densidad poblacional de Liomys pictus obtenida por medio del conteo directo, y del mínimo número de individuos vivos (NMIV) durante el periodo de estudio.

Figura 2.2 Regresión de la densidad poblacional de L. pictus obtenida por medio del conteo directo y del mínimo número de individuos vivos (NMIV). Intervalos al 95% de confianza.

Figura 2.3 Fluctuación de la densidad poblacional de los machos y de las hembras, obtenida por medio del conteo directo, durante el periodo de estudio.

Figura 2.4 Cambios en la estructura de edades de las hembras de L. pictus durante el periodo de estudio.

Figura 2.5 Cambios en la estructura de edades de los machos de L. pictus durante el periodo de estudio.

Figura 2.6 Curva de sobrevivencia de los machos y las hembras de L. pictus en Chamela, Jalisco.

Figura 2.7 Reclutamiento de individuos nuevos a la población durante el periodo de estudio.

Figura 2.8 Cambios en el reclutamiento de las hembras y de los machos, a la población de L. pictus durante el periodo de estudio en Chamela, Jalisco.

Figura 2.9 Cambios en el reclutamiento de jóvenes, subadultos y adultos, a la población de L. pictus durante el periodo de estudio en Chamela.

Figura 2.10 Cambios en la biomasa (g/ha) de la población de L. pictus en la región de Chamela durante el periodo de estudio.

Figura 2.11 Precipitación total anual y precipitación promedio anual, durante el periodo de estudio. Los datos fueron tomados de la estación climatológica de la estación de Biología, Chamela.

Figura 2.12 Precipitación quincenal desde el inicio de la estación húmeda hasta el final de la estación seca siguiente, durante el periodo de estudio. Los datos provienen de la estación climatológica de la estación de Biología, Chamela.

Figura 2.13 Regresión entre la precipitación total del periodo húmedo y la densidad de la población de L. pictus.

Figura 2.14 Promedio mensual y promedio anual de la temperatura mínima durante el periodo de estudio. Los datos fueron tomados de la estación climatológica de la estación de Biología, Chamela.

Figura 2.15 Regresión entre el promedio mensual de la temperatura mínima y la densidad de la población de L. pictus.

CAPITULO 3.

Figura 3.1 Condiciones de reproducción de las hembras de L. pictus a lo largo del periodo de estudio en Chamela.

Figura 3.2 Proporción de machos reproductivos de L. pictus a lo largo del periodo de estudio en Chamela.

Figura 3.3 Promedio mensual de las hembras en reproducción a lo largo del año. Se consideraron los 12 años de trabajo de campo.

Figura 3.4 Promedio mensual de los machos en reproducción a lo largo del año. Se consideraron los 12 años de trabajo de campo.

Figura 3.5 Comportamiento reproductor de las hembras de L. pictus. Se consideró sólo la información de 21 cohortes.

Figura 3.6 Comportamiento reproductor de los machos de L. pictus. Se consideró sólo la información de 21 cohortes.

Figura 3.7 Edad a la madurez y éxito de la lactancia de las hembras de L. pictus. Considerando los datos de 21 cohortes.

Figura 3.8 Edad a la primera madurez en los machos de L. pictus. Considerando la información de 21 cohortes.

Figura 3.9 Edad a la que se concentró la reproducción en las hembras de L. pictus. Considerando los datos de 21 cohortes.

Figura 3.10 Edad a la que se concentró la reproducción en los machos de L. pictus. Considerando los datos de 21 cohortes.

Figura 3.11 Frecuencia reproductiva considerando el número de periodos de preñez y lactancia que tuvieron las hembras en cualquier momento de su vida. Analizando los datos de 21 cohortes.

Figura 3.12 Frecuencia reproductiva en los machos, considerando el número de periodos de captura en que tuvieron los testiculos escrotados de más de 20 mm y el epididimo de más de 10 mm. Analizando los datos de 21 cohortes.

Figura 3.13 Frecuencia reproductiva considerando el número de periodos preñez y lactancia consecutivos que mostraron las hembras a lo largo de su vida. Analizando los datos de 21 cohortes.

Figura 3.14 Proporción de eventos reproductivos en las hembras primíparas a diferentes edades. Considerando los datos de 21 cohortes.

Figura 3.15 Proporción de eventos reproductivos en los machos primíparas a diferentes edades. Considerando los datos de 21 cohortes.

Figura 3.16 Exito de la lactancia con relación a la edad a la madurez en las hembras de L. pictus. Considerando los datos de 21 cohortes.

Figura 3.17 Cambios en la longitud total de las hembras de L. pictus a diferentes edades, y su relación con la edad a la madurez. Considerando los datos de 21 cohortes.

Figura 3.18 Cambios en la longitud total de los machos de L. pictus a diferentes edades, y su relación con la edad a la madurez. Considerando los datos de 21 cohortes.

Figura 3.19 Cambios en el peso de los machos a diferentes edades, y su relación con la edad a la madurez. Considerando los datos de 21 cohortes.

Figura 3.20 Variación en el tamaño de la camada a lo largo del año. Se consideraron datos de 21 especímenes depositados en la colección mastozoológica del IBUNAM.

CAPITULO 4.

Figura 4.1 Cambios en la densidad poblacional de L. pictus obtenida del mínimo número de individuos vivos (NMIV); línea con puntos). Comportamiento de la población que predice el modelo ciclico (línea con asteriscos). Y valores que predice el modelo al incluir la precipitación del periodo húmedo anterior (línea con cruces).

RESUMEN

Este estudio aporta información sobre la biología del ratón de abazones Liomys pictus pictus, en la región de Chamela, Jalisco, durante 12 años de trabajo de campo. El área se encuentra aproximadamente a 6 km al E del poblado de Chamela a 60 m sobre el nivel del mar. Se caracteriza por presentar vegetación de selva baja caducifolia y selva mediana subperennifolia poco alteradas. El estudio se realizó de mayo de 1979 a agosto de 1990, en una área efectiva de trabajo 4.3 ha. Se utilizaron 240 trampas tipo Sherman, cebadas con hojuelas de avena. Se utilizó el método de captura-recaptura, y se identificó individualmente a los ratones por medio de la ectomización de falanges.

Para conocer cómo varía la densidad y la reproducción de la población, en respuesta a los cambios ambientales, intento contestar las siguientes preguntas: 1) ¿la densidad poblacional y/o las características reproductivas de L. pictus sufren cambios durante el periodo que comprende el estudio?; 2) ¿Los cambios en la densidad poblacional y/o los cambios en las características reproductivas se asocian con las variaciones en la precipitación o la temperatura?

Los resultados obtenidos muestran que la densidad poblacional aumentó en los años siguientes a una estación húmeda favorable (cuando la precipitación total de la estación húmeda estuvo sobre el promedio anual), y disminuyó en los años siguientes a una estación húmeda corta o menor al promedio de precipitación anual. En las hembras, la

reproducción fue continua a lo largo del año, aunque en condiciones desfavorables como fue la sequía que ocurrió de 1985 a 1987, disminuyó, e incluso se inhibió por completo en agosto de 1986. Se sabe que la precipitación influye sobre la productividad del ambiente y como consecuencia, sobre la disponibilidad del alimento. Lo que sugiere que la abundancia del alimento es un factor limitante, y afecta la dinámica poblacional y los patrones de reproducción.

Asimismo, se demuestra por primera vez que una especie de distribución tropical, presenta ciclos poblacionales multianuales. Al parecer, el comportamiento cíclico es propio de la población, pero la precipitación total de la estación húmeda influye sobre la densidad poblacional, durante esa estación y la estación seca siguiente.

La ecología de los mamíferos pequeños está pobremente conocida en las selvas deciduas, y es necesario realizar estudios a largo plazo para saber cómo influyen las variaciones climáticas sobre sus poblaciones. Estos estudios nos permitirán conocer el verdadero papel que desempeñan las especies en la naturaleza y establecer medidas apropiadas para su conservación.

CAPITULO 1. INTRODUCCION.

De tiempo atrás se ha sugerido que la selección natural opera de manera diferente sobre los individuos en las zonas templadas que en los trópicos (Dobzhansky, 1950; Pianka, 1970). La idea subyacente es que en las zonas templadas, gran parte de la mortalidad se debe a eventos catastróficos, debido a que los factores físicos son más limitantes que en las zonas tropicales. Por su parte, en los trópicos el crecimiento está limitado por interacciones bióticas, como la competencia y la depredación (Mac Arthur y Wilson, 1967; Pianka, 1970). Además, en las zonas templadas el suplemento estacional del alimento fluctúa principalmente con la temperatura ambiental (Fleming y Rauscher, 1978; Millar y Gyug, 1981), mientras que en regiones tropicales, los recursos dependen generalmente de la consistencia relativa de los patrones de precipitación que pueden resultar en ambientes estacionales o no (Benabib, 1991).

Como consecuencia, la variación en los patrones de precipitación y la disponibilidad de alimento, afectan los patrones de demografía y reproducción de las especies. La respuesta de los individuos a las fluctuaciones ambientales depende de varios factores, como son lo predecible y la intensidad de las fluctuaciones, la biología poblacional de las especies, el grado de especialización a los recursos, y

la presencia o ausencia de competidores y depredadores (Leigh, 1990).

Se han realizado algunos estudios sobre la dinámica poblacional de mamíferos tropicales en México (Collett, et al. 1975; Pérez, 1978; Pérez et al. 1979; Ceballos, 1989, 1990; Briones, 1991; Sánchez-Cordero, en prensa; Sánchez-Cordero y Fleming, en prensa), en Panamá (Fleming, 1970, 1971; Russell, 1990), en Costa Rica (Fleming, 1974a, 1974b) y en Venezuela (O'Connell, 1989) entre otros. En estos estudios se ha observado parcialmente la respuesta de algunos mamíferos a las variaciones climáticas. Sin embargo, los estudios relacionados con los cambios poblacionales a largo plazo son limitados (Glanz, 1990).

La historia de vida implica una serie de respuestas adaptativas (el tamaño de la camada, el tamaño de las crías al nacer, la edad a la madurez, la fecundidad específica de cada edad y el número de episodios reproductivos a lo largo de la vida de los individuos) acumuladas a lo largo del proceso evolutivo (Wilbur et al. 1974), y enfatizan las probabilidades de sobrevivencia y las tasas de reproducción de cada edad a lo largo de la vida (Partridge y Harvey, 1988). La teoría de historias de vida predice cómo podrían evolucionar las variables de historia de vida en diferentes especies animales o vegetales, en respuesta a diferentes presiones ambientales (Wilbur et al. 1974; Mac Arthur y

Wilson, 1967; Pianka, 1970), y a los patrones de mortalidad específica de cada edad (Stearns, 1976; Reznick, 1985).

Una historia de vida óptima, sería aquella que maximizara el parámetro maltusiano "r" (tasa intrínseca de crecimiento). Hipotéticamente, un organismo podría maximizar su adecuación si se reprodujera inmediatamente después de nacer, produjera numerosas camadas, con gran número de crías durante toda su vida y tuviera una vida reproductiva larga. Sin embargo, este organismo "ideal" no existe, porque se debe repartir un presupuesto energético limitado, asignando la energía disponible al crecimiento, mantenimiento, almacenaje, reproducción, reparación del cuerpo, evasión de depredadores y defensa del territorio (Williams, 1966). La selección natural deberá favorecer al fenotipo que permita alcanzar la mayor adecuación dado un ambiente específico (Mac Arthur y Wilson, 1967; Pianka, 1970) y un cierto patrón de sobrevivencia (Stearns, 1976; Reznick, 1985).

Se han realizado una gran cantidad de trabajos en regiones templadas de otros países, que tratan de comprobar estas teorías. Pero en regiones tropicales de Latinoamérica, sólo se cuenta con el trabajo de Fleming (1974b) que analizó la historia de vida de Liomys salvini y Heteromys desmarestinaus en Costa Rica, el de Sánchez-Cordero (1985) que analizó los patrones de reproducción de

Oryzomys alfaroi y Peromyscus mexicanus en los Tuxtlas, Veracruz, y el de Cervantes (1991) que analizó algunos conceptos de historias de vida en mamíferos tropicales.

La historia de vida de una especie puede ser diferente dependiendo de la topografía del lugar, las variaciones climáticas, la estacionalidad (O'Connell, 1989), la disponibilidad de recursos, la variabilidad genética (Boyce, 1988) el tamaño del cuerpo (Jones, 1985), la demografía, los competidores y los depredadores. Por esta razón, una misma especie puede tener variaciones en su historia de vida de acuerdo con el lugar que habite (Cameron y McClure, 1988). México, por su accidentada topografía, su diversidad de ambientes, y su gran biodiversidad, hace del estudio de las historias de vida un amplio campo de trabajo.

Los objetivos de este estudio son: 1) contribuir al conocimiento del patrón demográfico y reproductivo de Liomys pictus pictus; y 2) analizar las variables de historia de vida de esta especie, y su respuesta hacia las variaciones en la precipitación y la temperatura. Con ésto se pretende entender mejor el efecto de las variaciones ambientales sobre las poblaciones animales.

En las regiones tropicales la distribución y abundancia anual de la lluvia difiere de un año a otro, y se refleja en la abundancia de alimento determinando los ciclos

reproductivos y los niveles poblacionales. La hipótesis de este trabajo es que los patrones de demografía y reproducción varían en respuesta a los cambios ambientales; por lo que se predice que cuando la precipitación total de la estación húmeda es mayor a la precipitación promedio anual, la reproducción de las hembras durante esa estación húmeda y la estación seca siguiente, es continua, con una alta proporción de individuos reproductivos y como consecuencia que la densidad poblacional aumenta o se mantiene alta. Por el contrario cuando la precipitación total de la estación húmeda es menor a la precipitación promedio anual, la reproducción no es continua, y como consecuencia la densidad poblacional disminuye o se mantiene baja.

Para probar la hipótesis anterior, intento contestar las siguientes preguntas.

1. ¿La densidad poblacional de L. pictus fue mayor en los años que siguieron a una estación húmeda donde la precipitación total estuvo por arriba del promedio anual?.
2. ¿La intensidad reproductiva de L. pictus fue mayor en los años que siguieron a una estación húmeda donde la precipitación total estuvo por arriba del promedio anual?.

Antecedentes. A pesar de que los roedores del género Liomys son los mamíferos más abundantes en las selvas secas estacionales y en las zonas con arbustos espinosos de regiones tropicales, los estudios sobre su ecología son escasos y están limitados a uno o dos años de trabajo de campo. Liomys pictus ha sido estudiado solamente en los terrenos de la estación de biología de Chamela, Jalisco. El primer estudio fue realizado por Collett et al. (1975), quienes encontraron que durante tres veranos (1972 a 1974) fue la especie más abundante. También determinaron que su densidad fluctuó de 15 a 26 individuos/ha; que los nacimientos se concentraron principalmente en mayo y junio; y que sólo dos individuos alcanzaron más de dos años de edad. Posteriormente, Pérez (1978) y Pérez et al. (1979), analizaron algunos aspectos de su reproducción y alimentación, así como las variaciones somáticas y craneales, encontrando que se alimentan principalmente de semillas de leguminosas, las cuales son más abundantes durante el invierno, período en que se concentra la reproducción. Más recientemente Ceballos (1989, 1990) estudió durante un año la historia natural, la dinámica poblacional y la ecología de la comunidad de roedores en los dos tipos de vegetación que predominan en la estación de Chamela, la selva tropical caducifolia y la selva tropical subcaducifolia, encontrando que la diversidad de especies fue mas alta en la selva subcaducifolia, aunque la densidad y sus fluctuaciones poblacionales fueron similares en los

dos tipos de selvas, y que la reproducción estuvo asociada con la estacionalidad en la disponibilidad de alimento. Finalmente, Briones (1991) estudió la dinámica poblacional de L. pictus, de junio de 1989 a enero de 1991, en esos dos tipos de vegetación de Chamela, y encontró fluctuaciones significativas en la densidad poblacional, con el máximo al final de la estación de lluvias (agosto) e inicios de las secas (octubre a diciembre). La sobrevivencia máxima de las hembras fue de 17 meses y de los machos de 12 meses; la información sobre la actividad reproductora fue limitada, lo que no permitió apreciar el patrón reproductor de la especie. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la demografía y la reproducción de L. pictus en los dos tipos de vegetación.

En 1979, el Dr. Cornelio Sánchez H. tuvo la inquietud de continuar con el trabajo de Liomys pictus que habían interrumpido Collett et al. (1975), de manera que uniendo los dos cuadrantes en que trabajaron originalmente estos autores, se estableció uno sólo de mayor tamaño (en 1985 yo me incorporé al trabajo de campo). Sin embargo, este trabajo no sólo viene a ser la continuación de los estudios sobre la biología y la ecología de Liomys pictus en el área, sino que pretende demostrar que sólo los estudios a largo plazo permitirán conocer el comportamiento poblacional y reproductivo de las especies, así como entender el verdadero papel que tienen éstas en la naturaleza.

Ubicación sistemática y características de L. pictus. De acuerdo con Hall (1981), L. pictus se incluye en el Suborden Sciuromorpha, en la Familia Heteromyidae. Los integrantes de esta Familia se distribuyen en las áreas secas, semi-desérticas (Dipodomys, Microdipodops y Perognathus), árido tropicales (Liomys), o húmedo tropicales y de bosque nublado (Heteromys) de nuestro continente, en ambientes marcadamente estacionales. Pertenecen a la Subfamilia Heteromyinae; se alimentan de semillas y pueden tener un patrón de reproducción poliestro estacional o poliestro continuo (Hall y Dalquest, 1963; Fleming, 1974a; French et al. 1975). Las especies del género Liomys tienen una longitud total de 180 a 300 mm; la coloración del dorso es moreno; las partes laterales son más claras y el vientre es blanquecino; el pelo es delgado y suave, entremezclado con pelo duro y espinoso. El género incluye cinco especies que se distinguen principalmente por el número de los tubérculos plantares, el tamaño y la coloración del cuerpo. El cráneo es estrecho y las bulas auditivas están desarrolladas; tienen tendencia a la locomoción saltatorial; pueden vivir sin tomar agua aunque necesitan de algunos alimentos suculentos para mantener los procesos metabólicos normales y la regulación de la temperatura (Pinkham, 1973). De acuerdo con Genoways (1973) Liomys pictus comprende cuatro subespecies: L. p. annectens, L. p. hispidus, L. p. pictus, y L. p. platinarensis.

Liomys p. pictus se distribuye en la región costera de Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Veracruz, Oaxaca, y Chiapas. Es un roedor que mide de 180 a 300 mm de longitud total; de 90 a 170 mm de largo de la cola, y de 26 a 30 mm de la pata; la longitud del cráneo varía de 26.0 a 36.7 mm (Hall, 1981); el peso promedio es de 40 g, con un intervalo de 20 a 67 (Collett et al. 1975). Habita desde los límites inferiores del bosque de pino-encino, hasta la selva baja caducifolia o mediana perennifolia, comprendiendo el matorral xerófilo; prefiere las zonas abiertas y el suelo con hojarasca (Hall y Dalquest, 1963). La gestación dura 26 días (Pinkham, 1973), alcanzan la edad de subadulto entre los 22 y 27 días, y la de adulto entre las 6 y 9 semanas (Eisenberg, 1963). Collett et al. (1975) reportan un pico de nacimientos en mayo y junio, y ejemplares maduros en agosto; el tamaño de la camada varía de 2 a 6 (Eisenberg, 1963). Las crías de L. pictus son altricias, pesan 2 gramos aproximadamente al nacer y el destete se realiza a los 23 días de edad (Ceballos, 1989).

Especies asociadas. Otros mamíferos pequeños que se encontraron asociados con Liomys pictus en el área de estudio fueron: Marmosa canescens, Nyctomys sumichrasti, Oryzomys couesi, O. melanotis, O. fulvescens, Baiomys musculus, Osgoodomys banderanus, Peromyscus perfulvus, Reithrodontomys fulvescens, Sigmodon mascotensis, Xenomys nelsoni, Rattus rattus, Mus musculus y Spilogale pygmaea.

DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

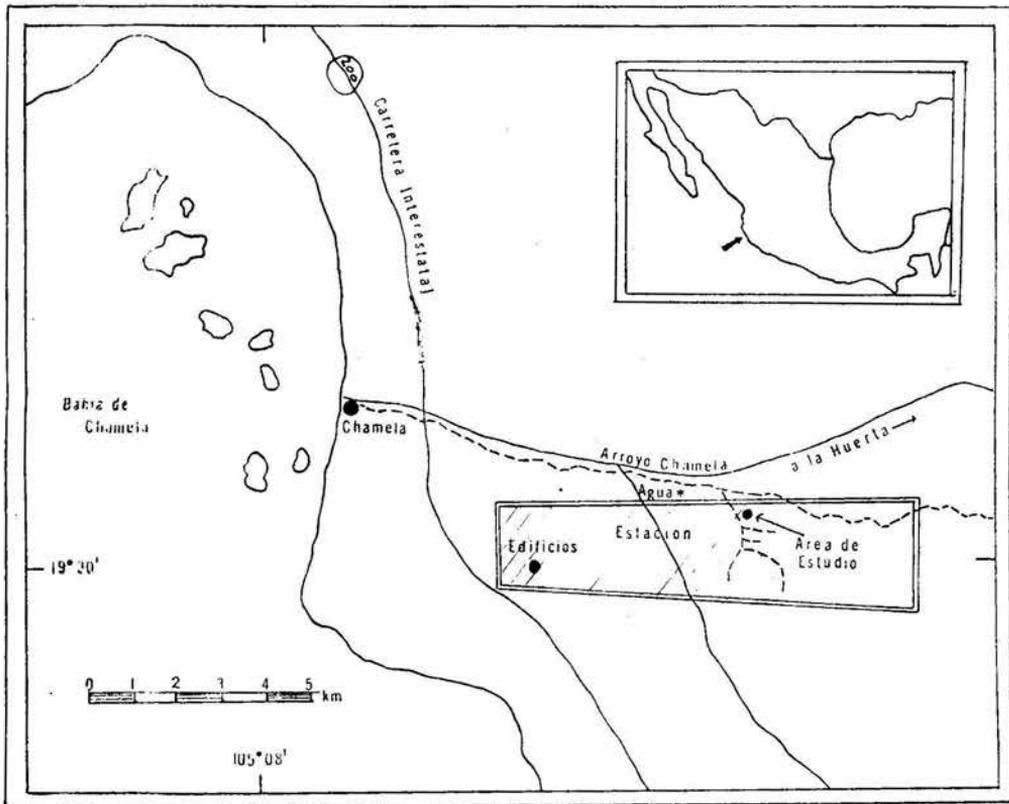
Situación geográfica. El área de estudio se encuentra dentro de los terrenos de La Estación de Investigación, Experimentación y Difusión de Biología Chamela, de la UNAM. Localizada en la vertiente de la costa del Pacífico, en la parte central del Estado de Jalisco, México. Se ubica entre los $19^{\circ} 33'$ de latitud norte y los $105^{\circ} 5'$ de longitud oeste (fig. 1.1), a una altitud de 60 m y aproximadamente a 6 km al E del poblado de Chamela.

Topografía. El área de trabajo es una región plana con algunas elevaciones hasta de 20 m.

Hidrografía. En los terrenos de la Estación no existe un cuerpo de agua permanente. Cuando las lluvias son muy abundantes, en las vertientes y en las partes planas se forman corrientes de agua producidas por escurrimientos. Al norte de la Estación se encuentra el arroyo Chamela, con una dirección de este a oeste que lleva agua durante el periodo de lluvias, y en el periodo de secas conserva un mínimo de agua cerca de su desembocadura (Collett *et al.* 1975).

Clima. La región de Chamela es una zona altamente estacional; con clima tipo $Aw_0(x')i''$, que es el más seco de los cálidos subhúmedos. Tiene un promedio de temperatura anual mayor a los $24^{\circ}C$; el mes más frío es febrero, con una

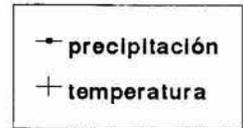
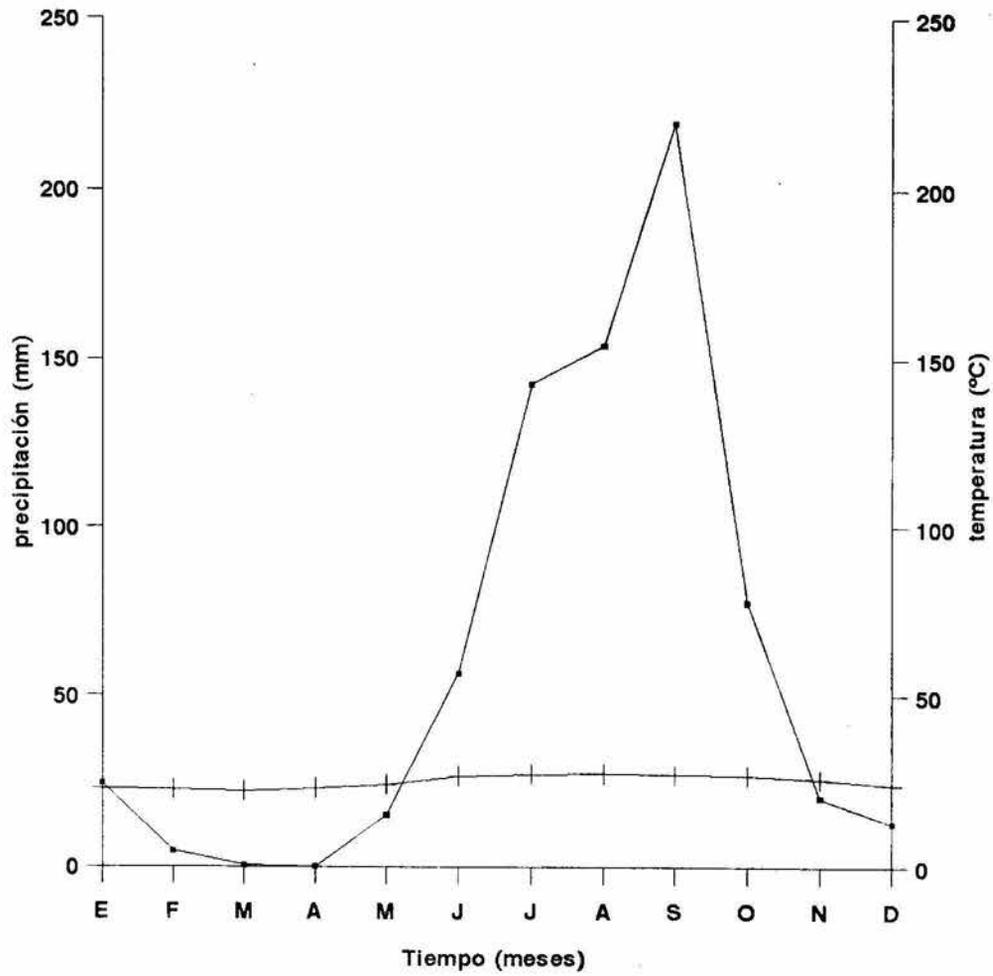
Figura 1.1 Mapa de la localización de la estación de Biología, Chamela, en Jalisco, México.



temperatura por arriba de los 18°C, y el más lluvioso es septiembre. El 80% de la precipitación ocurre de julio a octubre (fig. 1.2); el promedio de días con lluvia (con al menos 0.254 mm) entre 1977 a 1988 fue de 53.0 ± 6.0 días (43 a 61 días). En algunos años llovió por lo menos una vez entre diciembre y febrero, pero la cantidad de lluvia llegó a 30 mm sólo en dos años. La temperatura mínima promedio más baja fue de $15.9 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ en febrero y estuvo arriba de los 22°C desde julio hasta septiembre. El intervalo de variación de la temperatura mínima promedio fue de 6.7°C , y de 3.4°C el de la temperatura máxima promedio y al parecer, la variación de la temperatura mínima define mejor la estacionalidad del área (Bullock, 1986, 1988).

Vegetación. El área de estudio es un cuadrante con una superficie de 2.4 ha, donde la vegetación está poco alterada y el acceso es posible sólo por los senderos entre las líneas de trampas. En las partes planas se encuentra selva mediana subperennifolia; en las partes con pendiente ligera, hay selva con características intermedias entre la selva mediana subcaducifolia y la selva baja caducifolia. En las partes con pendiente pronunciada y en las lomas hay selva baja caducifolia. En la selva mediana y la selva intermedia las especies arbóreas más sobresalientes son: Astronium graveolens, Pterocarpus amphymenun, Mastichodendrum capiri, Platymiscium lasiocarpum y Ceiba aesculifolia, durante el periodo seco del 50 al 75% de los árboles dominantes pierden

Figura 1.2 Climograma de la estación de Biología, Chamela.



las hojas. En la selva baja y en la intermedia dominan: Cordia elaeagnoides, Caesalpinia eriotachys, Forchameria pallida, Recchia mexicano, Swietenia humilis, Cedrella odonata y Psidium sartorianu (Martínez, 1980; Lott, 1985). A pesar de que en la región el estrato herbáceo es escaso en los periodos de lluvia y ausente en los de secas, en el área de estudio las herbáceas son abundantes en la estación húmeda. Son comunes las epifitas y otras especies de hábito trepador (Martínez, 1980; Lott, 1985).

Cabe mencionar que hace 25 años en el área de trabajo y sus alrededores los árboles de mayor tamaño fueron talados, sin embargo, la composición florística general se mantuvo (Collett et al. 1975). En la actualidad el área de trabajo se ha recuperado parcialmente y se encuentra poco perturbada, a pesar de que cerca de la zona se han abierto caminos para la construcción de viviendas.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

MATERIAL Y METODOS.

En este capítulo se describen los métodos generales del trabajo, y en el capítulo respectivo se especifica el método utilizado para cubrir los objetivos planteados.

El trabajo comprende 41 periodos de captura realizados de mayo de 1979 a agosto de 1990. De 1979 a 1982 las observaciones se realizaron con intervalos de dos meses, de 1983 a 1984 con intervalos de tres a cuatro meses, y a partir de 1985 cada seis meses. El estudio se llevó a cabo en un cuadrante de 2.4 ha, formado por seis líneas de trampas separadas entre sí por 20 m, y marcadas con estacas con letras de la A a la F; cada hilera estuvo integrada por diez estaciones, separadas una de la otra cada 20 metros y marcadas con números del 1 al 10.

Se utilizaron 240 trampas tipo Sherman plegadizas de 7.5 x 9.0 x 30.0 cm, colocando cuatro en cada estación de trampeo, dos en el suelo y dos en el estrato arbóreo, con una separación de aproximadamente un metro entre ambas trampas en cada estrato. Las trampas que se colocaron en el suelo se cebaron con hojuelas de avena, y las que se pusieron sobre los árboles se cebaron con una mezcla de hojuelas de avena y plátano. El estudio abarcó un total de 29,520 noches-trampa; los periodos de muestreo se llevaron a cabo durante tres noches, colocando las trampas el primer

día por la tarde y recebando los dos días siguientes por la mañana.

Se utilizó el método de captura-recaptura y se identificó a los ratones con un número progresivo por medio de la ectomización de falanges (Martoff, 1963). Todos los ejemplares fueron liberados en el mismo sitio de su captura. El área efectiva de trabajo se calculó adicionando una franja de 26 m alrededor del perímetro del cuadrante. El valor de 26 metros se obtuvo tomando en cuenta la distancia media individual recorrida por L. pictus en el área de estudio (Collett et al. 1975). A los organismos se les tomaron los datos de la estación de captura; la fecha de captura; el número del ejemplar; las medidas somáticas; el peso; sexo; edad; condición reproductora y cambio de pelaje. Para la condición reproductora se consideró en el caso de los machos, la posición y el tamaño de los testículos (escrotados, abdominales o inguinales) y el tamaño del epidídimo. En las hembras se consideró el desarrollo de las glándulas mamarias y la presencia de embriones por el método de palpación, la abertura de la sínfisis púbica, la inflamación de la vagina, o la inactividad reproductora.

Los análisis estadísticos se procesaron mediante el paquete estadístico SPSS y STAT GRAPHICS. Los análisis se consideraron estadísticamente significativos con una $P \leq 0.05$.

CAPITULO 2. DEMOGRAFIA.

Debido a que la adecuación de un individuo se mide como el número de descendientes que sobreviven y se reproducen, las variables demográficas han venido a representar el mayor foco de interés en la evolución de estrategias de historias de vida (Sánchez-Cordero y Canela, 1991). Se han desarrollado varias teorías que ayudan a explicar el efecto de la selección natural sobre los parámetros demográficos (Demetrius, 1975), tales como la selección "r" y "K" (Mac Arthur y Wilson, 1967; Pianka, 1970) y la teoría de "Bet-Hedging" (Schaffer, 1974).

La teoría de la selección "r" y "K" se desarrolló como una respuesta para explicar diferencias en las variables de historia de vida que presentan las especies que se desarrollan en ambientes estables e inestables. De acuerdo con Mac Arthur y Wilson (1967) y Pianka (1970), los estrategias "r" se desarrollan en ambientes inestables; se caracterizan por ser de tamaño pequeño, de desarrollo rápido, reproducción temprana, tener camadas grandes, poco cuidado paterno y vida corta. Las estrategias "K" se encuentran en ambientes estables; se caracterizan por ser de tamaño grande, de desarrollo lento, y madurez sexual tardía, por tener camadas pequeñas, con cuidado paterno altamente desarrollado y vida larga.

La teoría de Bet-Hedging se desarrolló para tratar de explicar el comportamiento que tienen los organismos cuando la mortalidad se concentra en el estadio de juvenil o de adulto. De acuerdo con Stearns (1976), en ambientes inestables en los que la mayor mortalidad se da a una edad temprana, lo más importante para los individuos debe ser el crecer rápido y pasar a la siguiente clase de edad, con lo que se retarda la madurez; ante la posibilidad de tener una vida larga, tienen una reproducción iterópara, un esfuerzo reproductivo (de acuerdo con Vitt y Congdon (1978) es la proporción de recursos energéticos dedicados a la reproducción) pequeño y múltiples camadas pequeñas. Cuando la mortalidad se concentra en los adultos, lo importante es tener un desarrollo rápido, madurez sexual temprana, tendencia a la semelparidad, gran esfuerzo reproductivo, más crías por camada y vida corta.

Por el contrario, en los ambientes estables, cuando la mortalidad se concentra en el estadio juvenil, se favorece una madurez temprana, iteroparidad, gran esfuerzo reproductivo, vida corta, más crías por camada y pocas camadas. Mientras que cuando la mortalidad se concentra en el estadio de adulto, se favorece un desarrollo lento, retardo en la madurez, iteroparidad, esfuerzo reproductivo pequeño, pocas crías y vida larga.

Sin embargo, algunos autores (Bronson, 1979; Stearns, 1977, 1984; Gill, 1978; Boyce, 1984), no están de acuerdo con esta teoría, debido a que los supuestos de los modelos no siempre se cumplen (Boyce, 1984), o no se hace nada para verificar que se cumplan o no. Esto se debe a que las características de historia de vida de las especies están influenciadas por diferentes factores ecológicos (Stearns, 1989; Stearns y Koella, 1986) y filogenéticos (Dunham et al. 1988) entre otros, que no están incluidos en la teoría. Por lo tanto, no es posible agrupar a las especies dentro de las categorías mencionadas porque no presentan el conjunto de características que predice una estrategia u otra, sino una combinación de éstas.

A pesar de que la teoría de historias de vida está bien desarrollada (Cole, 1954; Gadgil y Bossert, 1970; Schaffer, 1974; Stearns, 1976), el estudio de los mecanismos genéticos que subyacen la evolución de las historias de vida se encuentran en su fase inicial (Benabib, 1993), debido entre otras cosas, a que las características de historia de vida muestran componentes de variación genéticos y no genéticos (Boyce, 1988), y algunos componentes tienen una considerable plasticidad fenotípica. Por ejemplo, el tamaño de camada, la edad a la primera reproducción, y la frecuencia de eventos reproductivos generalmente responden a variaciones en los recursos alimenticios (Dobson, 1988, Negus y Berger, 1988) y organismos genéticamente idénticos que se

desarrollan bajo diferentes condiciones ambientales pueden tener características fenotípicas distintas (Stearns, 1989) lo cual ha sido llamado norma de reacción. Stearns y Koella (1896) y Stearns (1989) señalan que una norma de reacción representa el rango de fenotipos potenciales que un sólo genotipo podría desarrollar, si se expusiera a una variación específica de condiciones ambientales. Stearns y Koella (1986) desarrollaron un modelo en el que analizaron la respuesta fenotípica de un mismo genotipo (normas de reacción), cuando el tamaño y la edad a la madurez varía. Aunque los datos de que se dispone son insuficientes para probar adecuadamente el modelo, la esperanza de que algunas de las predicciones puedan probarse dentro de una sola generación, pueden incrementar los estudios que relacionan la experimentación con la observación (Stearns y Koella, 1986).

La teoría de historias de vida intenta predecir cómo evolucionarían sus variables en respuesta a diferentes presiones ambientales. Para ello es importante conocer primero que factores ambientales influyen de manera más determinante sobre las diferentes especies. Por lo tanto, el objetivo de esta parte del estudio, es conocer cómo afectan los diferentes factores climáticos (precipitación y temperatura) el patrón demográfico de L. pictus en la región de Chamela, Jalisco.

El roedor en estudio se alimenta principalmente de semillas (Pérez, 1978; Pérez et al. 1979; Ceballos, 1989, 1990). Aunque no se conoce con exactitud cómo influye el patrón de precipitación sobre la productividad primaria, podría pensarse que de manera general, la producción de semillas durante la estación húmeda está influenciada por la abundancia de la precipitación de esa estación, mientras que la producción de semillas en la estación seca depende de la abundancia de la precipitación de la estación húmeda anterior. A pesar de que en este estudio no se obtuvieron datos de la producción de semillas, ni de sus variaciones, se asume que la precipitación afecta la productividad primaria, y como consecuencia los patrones de demografía de los ratones. Es por eso, que se espera, que la densidad de los roedores en la estación húmeda de un año, se relacione positivamente con la precipitación de la estación húmeda de ese año; a su vez, la densidad de la población de ratones durante la estación seca, deberá responder a la abundancia de la precipitación de la estación húmeda anterior.

MATERIAL Y METODOS

2.1.a Demografía. La densidad poblacional de los ratones en el área de estudio se calculó de dos formas:

1) **Observación directa.** Considerando el número total de organismos capturados por periodo de captura.

2) **El método de enumeración de Krebs (1966)**, que permite calcular el mínimo número de individuos que se conoce están vivos (NMIV) en la población. Los resultados se representan por periodo de captura en individuos/ha.

Cabe destacar que el método de conteo directo marca el límite inferior del tamaño real de la población en una sesión de trampeo, mientras que el índice de Krebs puede subestimar la densidad poblacional (Sánchez-Cordero y Magaña, en prensa). Sin embargo, este método es el que se ha empleado de manera general en los trabajos de demografía de heterómidos tropicales (Fleming, 1974b; Collett *et al.* 1975; Ceballos 1989, 1990; Briones, 1991), y permite hacer una comparación más real de la que se pudiera obtener empleando otros métodos.

2.1.b. Proporción de sexos. Se analizó la proporción de sexos para el 100% de los individuos capturados, por periodos de captura, usando la prueba de X^2 .

2.1.c. Estructura de edades. Se consideraron tres categorías, que se determinaron por medio del tamaño, el peso y la condición reproductiva:

a) jóvenes, con una longitud total menor de 190 mm y un peso menor de 25 g.

b) subadultos, con una longitud total entre los 191 y los 210 mm, con un peso de 26 a 35 g.

c) adultos, con una longitud mayor a 210 mm y un peso mayor a 35 g.

Se representan considerando el total de los individuos capturados de todas las clases de edad y por sexos, como el 100% de la población. Las diferencias entre los sexos se analizaron con la prueba de χ^2 .

2.1.d. Supervivencia. Es el porcentaje de individuos que sobrevivió a través del tiempo. Se incluyó sólo a los individuos capturados como jóvenes o subadultos, porque no se conocía con precisión la edad de los adultos. Se excluyó a los que se capturaron sólo una vez y no se volvieron a recapturar, y los del último muestreo.

2.1.e. Residencia. Es el tiempo promedio que los individuos que se capturaron a la edad de joven o de subadulto estuvieron presentes en el área (se incluyó sólo a los individuos que se recapturaron por lo menos una vez).

2.1.f. Reclutamiento. Es el número de individuos nuevos (no marcados) que se registró en cada período de captura. Se analizó el reclutamiento por sexos y por edades.

2.1.g. Biomasa. La biomasa total de los ratones en el área de estudio por período de captura, se obtuvo al sumar el peso de cada ratón que se capturó sin importar su edad o sexo, y está representada en g/ha.

Variación climática.

2.1.h. Precipitación. Se obtuvo el promedio y la desviación estandar de la precipitación anual de 1978 a 1990. Para comprobar si efectivamente la precipitación del período húmedo influyó sobre la densidad poblacional de esa estación y de la estación seca siguiente, se aplicó el método de regresión lineal. Se consideró la precipitación total del período húmedo (julio a octubre) como la variable X, y la densidad de la población en cada período de captura como la variable Y. Se consideraron como años normales a aquellos en los que la precipitación total de la estación húmeda, estuvo dentro del promedio anual \pm una desviación estandar; como años secos a aquellos en los que la precipitación de la estación húmeda estuvo por debajo del promedio menos una desviación estandar; y como años húmedos a aquellos en los que la precipitación de la estación húmeda estuvo por arriba del promedio más una desviación estandar.

2.1.i. Temperatura. Se obtuvo el promedio, mínimo, máximo y la desviación estandar de la temperatura mínima anual de 1978 a 1990, que de acuerdo con Bullock (1986) refleja mejor

la estacionalidad del área. Para determinar su influencia sobre la densidad poblacional, se aplicó una regresión lineal, utilizando el promedio de la temperatura mínima anual como la variable independiente, y el promedio de la densidad anual como la variable dependiente.

RESULTADOS

Individuos procesados. Durante los 41 periodos de recolecta, y a lo largo de 12 años de trabajo de campo, se marcaron un total de 1330 individuos. De éstos, se recapturaron por lo menos una vez a 609 (46%). El total de recapturas fue de 1777, haciendo un total de 3107 registros.

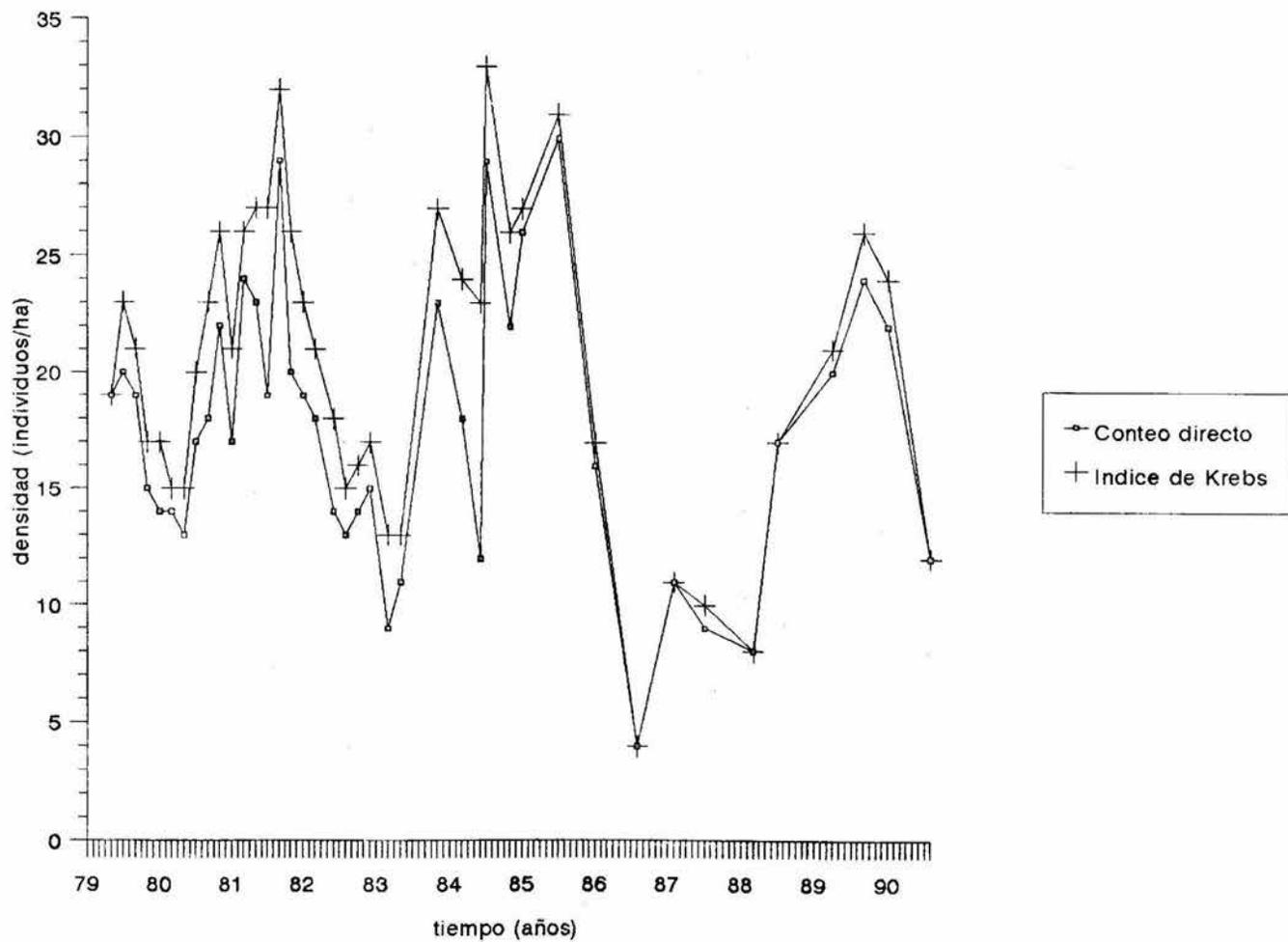
2.2.a. Demografía.

Variaciones anuales en la densidad de Liomys p. pictus. En Chamela, Jalisco la densidad poblacional de L. pictus manifestó variaciones anuales de la siguiente manera: En enero de 1980 la densidad de estos roedores fue de 14 individuos/ha. Este número se mantuvo más o menos constante hasta julio en que comenzó a incrementarse lentamente alcanzando el máximo poblacional en octubre con 22 individuos/ha, y posteriormente disminuyó (a 17 individuos/ha) en diciembre de ese año. En enero de 1981 la densidad fue alta (24 individuos/ha) y disminuyó hasta julio a 19 individuos/ha, para incrementarse rápidamente y alcanzar el máximo poblacional en septiembre con 29

individuos/ha, comenzando a descender nuevamente en noviembre de ese año. En enero de 1982 la densidad fue de 19 individuos/ha y disminuyó gradualmente hasta agosto en que presentó 13 individuos/ha, y el número aumentó sólo a 15 individuos/ha hasta el final del año. A partir de 1983 los periodos de captura se hicieron más espaciados por lo que no se pudo apreciar con exactitud las variaciones estacionales en la densidad poblacional (fig. 2.1).

Densidad poblacional de L. p. pictus durante el período de estudio. Método de conteo directo. En general la densidad de L. pictus presentó cuatro picos de abundancia (fig. 2.1). El primero ocurrió en septiembre de 1981, con 29 individuos/ha; el segundo en julio de 1984 con 29 individuos/ha; el tercero en julio de 1985 con 30 individuos/ha y el cuarto en septiembre de 1989 con 24 individuos/ha. Asimismo, hubieron cuatro mínimos: En mayo de 1980 con 13 individuos/ha, en marzo de 1983 con 9 individuos/ha, en agosto de 1986 con 4 individuos/ha y en agosto de 1990 con 12 individuos/ha. El cambio más notable durante todo el estudio fue de 30 a 4 individuos/ha (de julio de 1985 a agosto de 1986), es decir, la variación en el tamaño poblacional fue de 7.5 veces. El promedio de la densidad durante el estudio fue de 18 individuos/ha; entre estos mínimos y máximos se observan ligeras fluctuaciones, como resultado de las variaciones estacionales del año.

Figura 2.1 Fluctuación de la densidad poblacional de Liomys pictus obtenida por medio del conteo directo, y del mínimo número de individuos vivos (NMIV) durante el periodo de estudio.



Índice de Krebs. Con el método de enumeración de Krebs, se observan valores de densidad poblacional un poco mayores a los registrados con la densidad absoluta, aunque con el mismo comportamiento (fig. 2.1).

Densidad obtenida con el método de observación directa vs la densidad del índice de Krebs. En la figura 2.2 se representa la regresión entre la densidad absoluta y la densidad del Índice de Krebs, que está representada por la función: $Y = 1.73265 + 1.0583 X$; con $r^2 = 0.8861$ y $F = 303.3$ y $P > 0.001$). Lo que indica que las densidades obtenidas con el índice de Krebs, fueron mayores en aproximadamente 2 individuos/ha en cada período de captura.

Densidad de cada sexo. Durante el período de estudio se observaron los cambios en la densidad poblacional de las hembras y de los machos (fig. 2.3). Para las hembras hubieron cuatro mínimos: el primero de enero a mayo de 1980 (de 7 a 8 individuos/ha); el segundo en marzo de 1983 (5 individuos/ha); el tercero en julio de 1987 (3 individuos/ha) y el cuarto en agosto de 1990 (6 individuos/ha). En los machos se observaron también cuatro mínimos: en marzo y mayo de 1980 con 6 individuos/ha; en marzo de 1983 con 4 individuos/ha; en agosto de 1986 con cero individuos/ha, y el cuarto en agosto de 1990 con 6 individuos/ha. Una diferencia entre los machos y las hembras fue que en el período que se encontró entre los dos primeros

Figura 2.2 Regresión de la densidad poblacional de L. pictus obtenida por medio del conteo directo y del mínimo número de individuos vivos (NMIV). Intervalos al 95% de confianza.

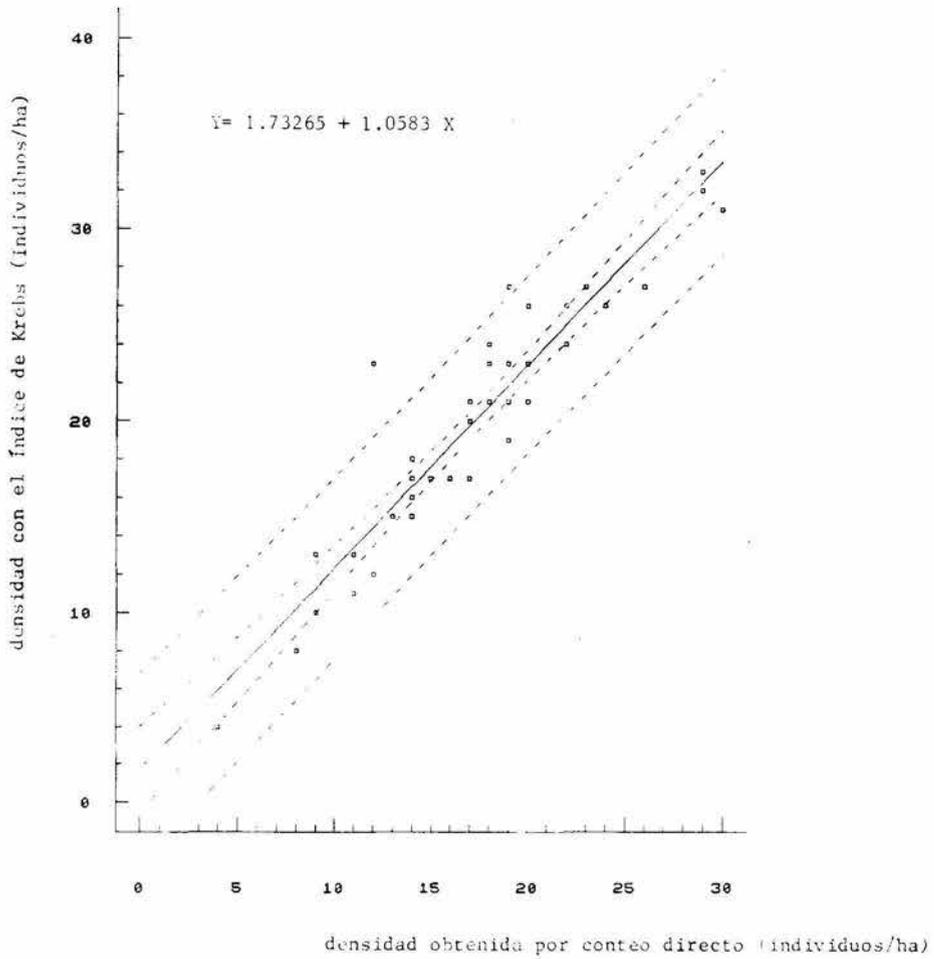
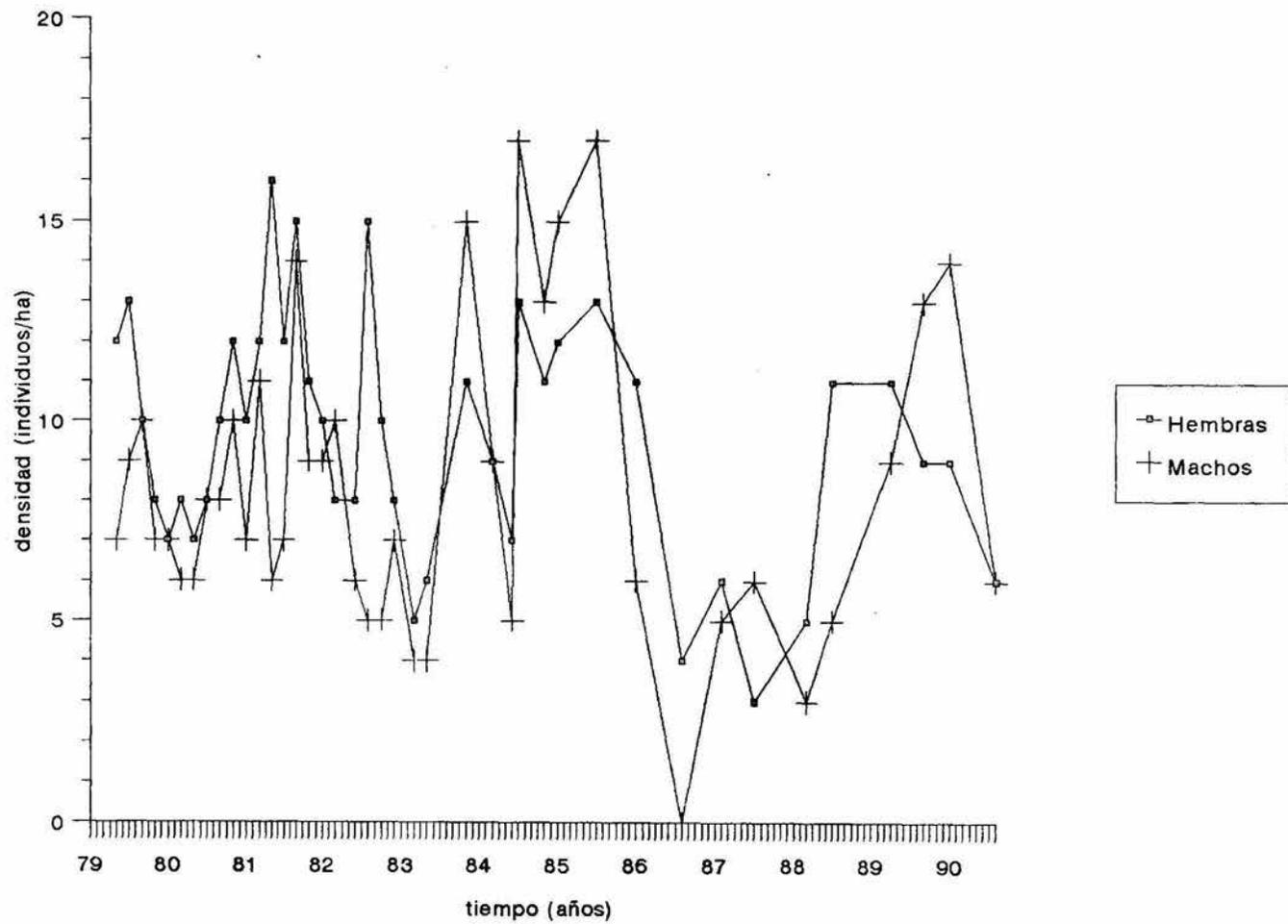


Figura 2.3 Fluctuación de la densidad poblacional de los machos y de las hembras, obtenida por medio del conteo directo, durante el período de estudio.



mínimos, la densidad de los machos fue menor a la de las hembras y posteriormente aumentó y las sobrepasó, pero tuvo un descenso pronunciado llegando a cero en agosto de 1986. A partir de ahí la densidad de los machos se desfasó; en septiembre de 1989 y enero de 1990 fue mayor al de las hembras, con un descenso semejante entre los sexos al final del trabajo. La densidad por sexos tuvo el mismo comportamiento que la densidad total.

2.2.b. Proporción de sexos en la población total. En los 41 periodos de captura en conjunto, la proporción de sexos fue de 1 macho por 1.08 hembras, siendo significativa esta diferencia ($\chi^2 = 5.57$; $P < 0.025$ y los grados de libertad = 1).

En 30 capturas, la proporción de sexos estuvo sesgada hacia las hembras y el sesgo fue significativo en 12. La mayor diferencia fue en agosto de 1986 con una proporción de 0:18. Los valores estuvieron sesgados hacia los machos en 10 capturas, siendo significativos en 7. La diferencia más notable fue en septiembre de 1989 y enero de 1990. Sólo en marzo de 1984 la proporción fue de 1:1.

2.2.c. Estructura de edades. Durante todo el periodo de estudio los individuos adultos formaron la mayor parte de la población en todas las capturas, alcanzando el 100% en diciembre de 1980 y agosto de 1986. La menor cantidad de

adultos se encontró en enero-febrero de 1986 (54.4%). Los subadultos alcanzaron el máximo en julio de 1987 (30.8%), y los jóvenes en julio de 1985 (18.6%). Estas dos últimas clases de edad no estuvieron representadas en varios períodos de captura.

Estructura de edades por sexo. En las figuras 2.4 y 2.5, se aprecia una marcada proporción de adultos de ambos sexos, en relación con los subadultos y jóvenes. Las hembras adultas tuvieron el porcentaje más alto en agosto de 1986, formando el 100% de la población muestreada, y el mínimo en julio de 1987 con el 23.7%. Las subadultas alcanzaron el máximo en marzo de 1988 (21.2%), y las jóvenes en julio de 1985 (10%). Los machos adultos estuvieron mejor representados en noviembre de 1984 (54.3%); en agosto de 1986 no se capturó a ninguno de ellos. Los subadultos tuvieron el máximo en julio de 1987 (23.7%), y los jóvenes en enero-febrero de 1986 con el 9.3%. Las hembras y los machos jóvenes y subadultos no mostraron diferencias significativas entre los sexos de su edad (para los jóvenes: $X^2 = 0.1908$, $P > 0.1$; para los subadultos: $X^2 = 1.684$, $P > 0.05$). Sin embargo, al llegar a la edad de adulto las hembras fueron significativamente más abundantes ($X^2 = 15.56$; $P < 0.5$).

2.2.d. Sobrevivencia. El 51% de los 371 individuos capturados como jóvenes y recapturados se encontraron

Figura 2.4 Cambios en la estructura de edades de las hembras de L. pictus durante el periodo de estudio.

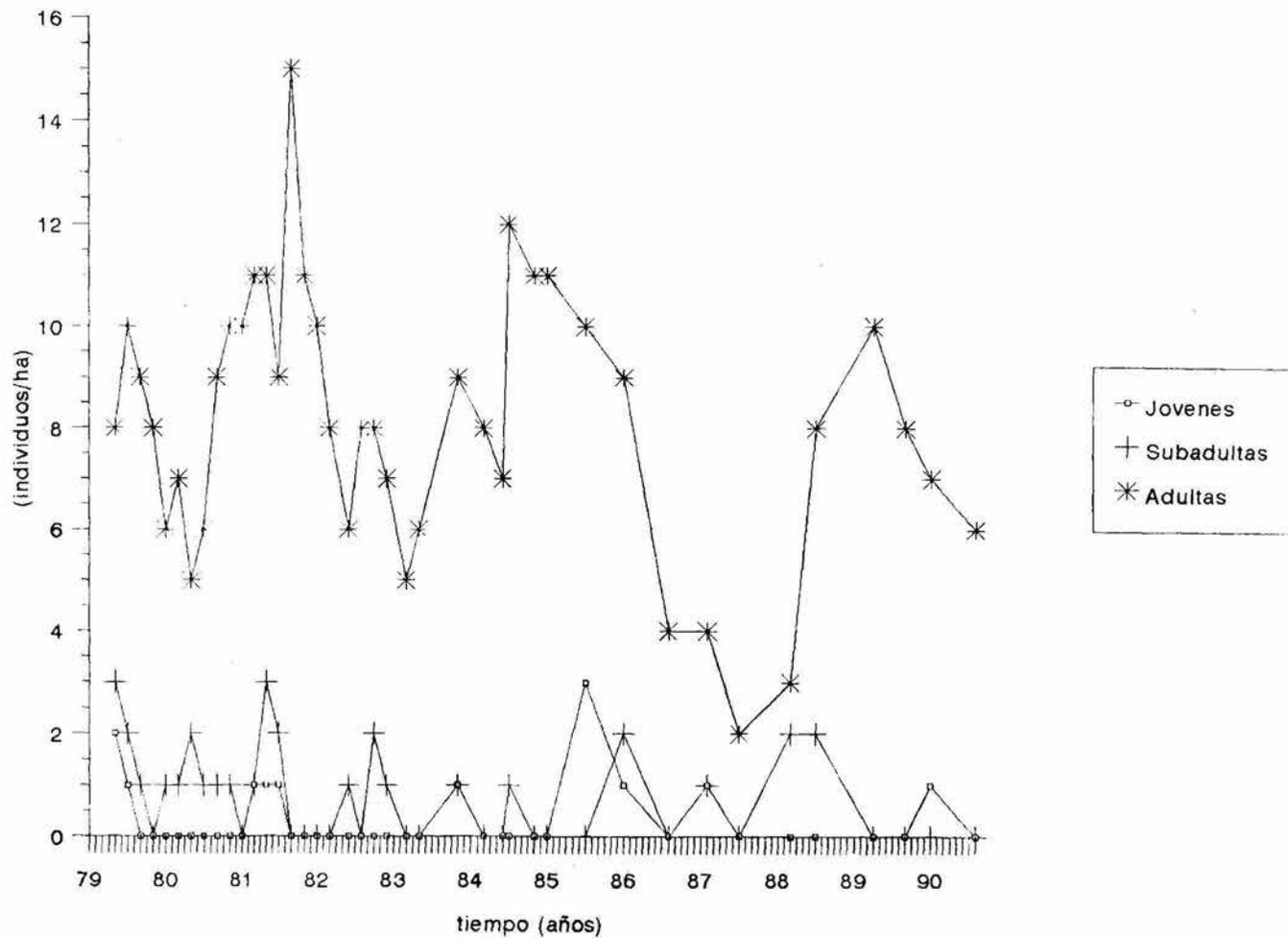
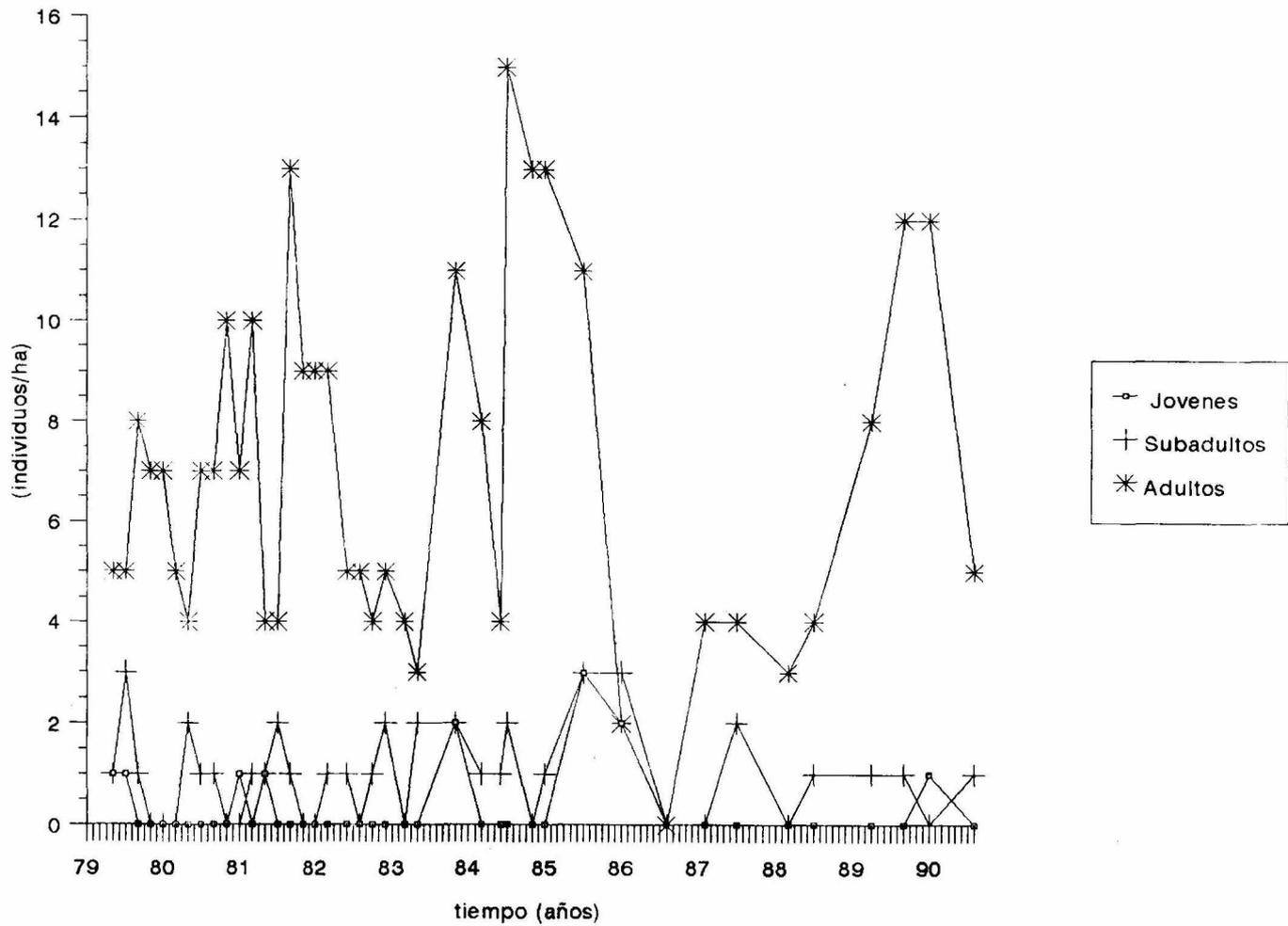


Figura 2.5 Cambios en la estructura de edades de los machos de L. pictus durante el periodo de estudio.



después de 6 meses de la primera captura, el 21% más de un año, y sólo el 2.5% alcanzó los dos años (fig. 2.6).

2.2.e. Residencia. El promedio de residencia de los 371 individuos recapturados, fue de 8.3 ± 6.17 meses. De éstos, 276 fueron hembras y se encontraron en promedio durante 8.6 ± 6.59 meses; mientras que 95 machos se capturaron en promedio durante 8.0 ± 5.7 meses (a un individuo no se le determinó el sexo). La residencia máxima de una hembra fue de tres años tres meses, y de un macho de dos años siete meses (fig. 2.6).

2.2.f. Reclutamiento. El reclutamiento de nuevos individuos a la población, vía inmigraciones o nacimientos al inicio del estudio fue del 100% (porque todos los organismos capturados fueron nuevos; fig. 2.7). Los individuos se marcaron y se consideraron como reclutados. Posteriormente el reclutamiento presentó variaciones, pero el mayor número se obtuvo siempre en la estación húmeda.

En los primeros cinco años de trabajo de campo, el mayor número de individuos reclutados se obtuvo en julio de 1980 (9 individuos/ha), en septiembre de 1981 (con 13 individuos/ha), en diciembre de 1982 (7 individuos/ha), en noviembre de 1983 (21 individuos/ha) y julio de 1984 (16 individuos/ha). A partir de 1985, el reclutamiento aumentó considerablemente porque las capturas se hicieron más

Figura 2.6 Curva de sobrevivencia de los machos y las hembras de L. pictus en Chamela, Jalisco.

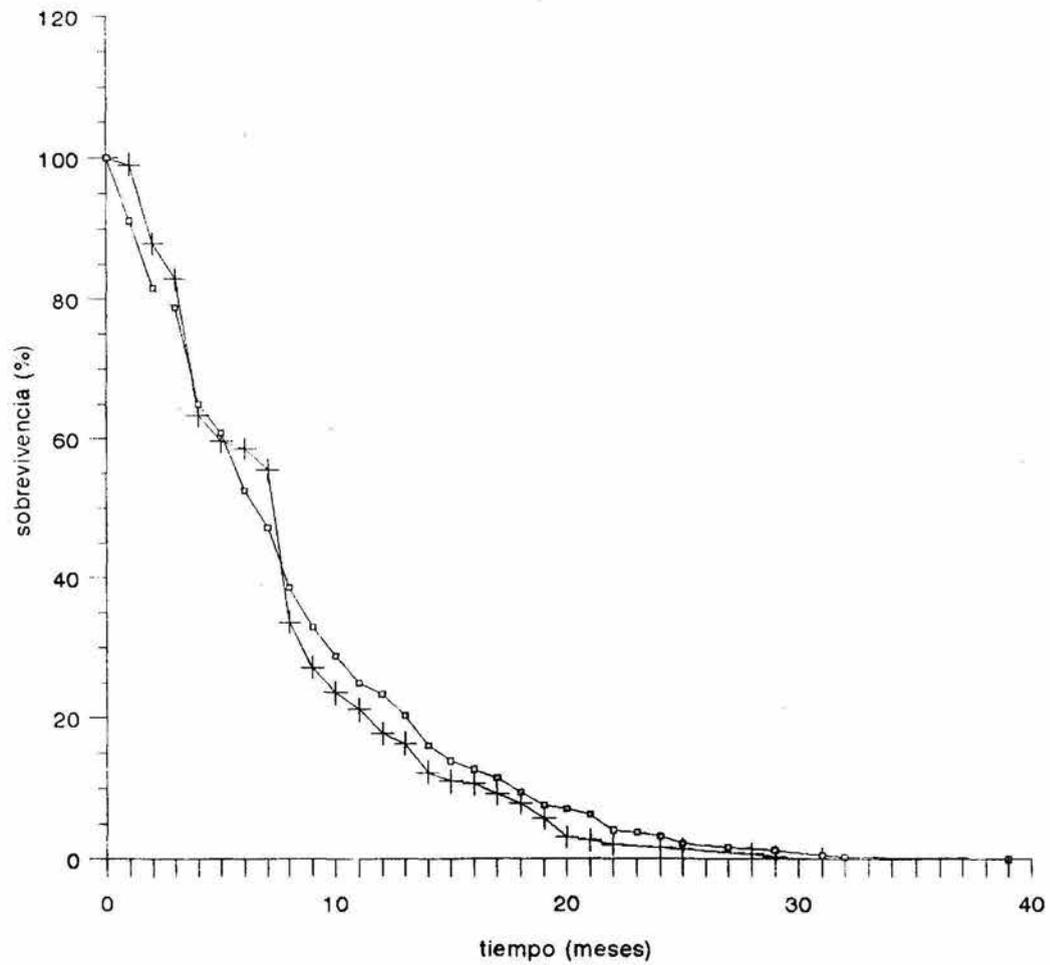
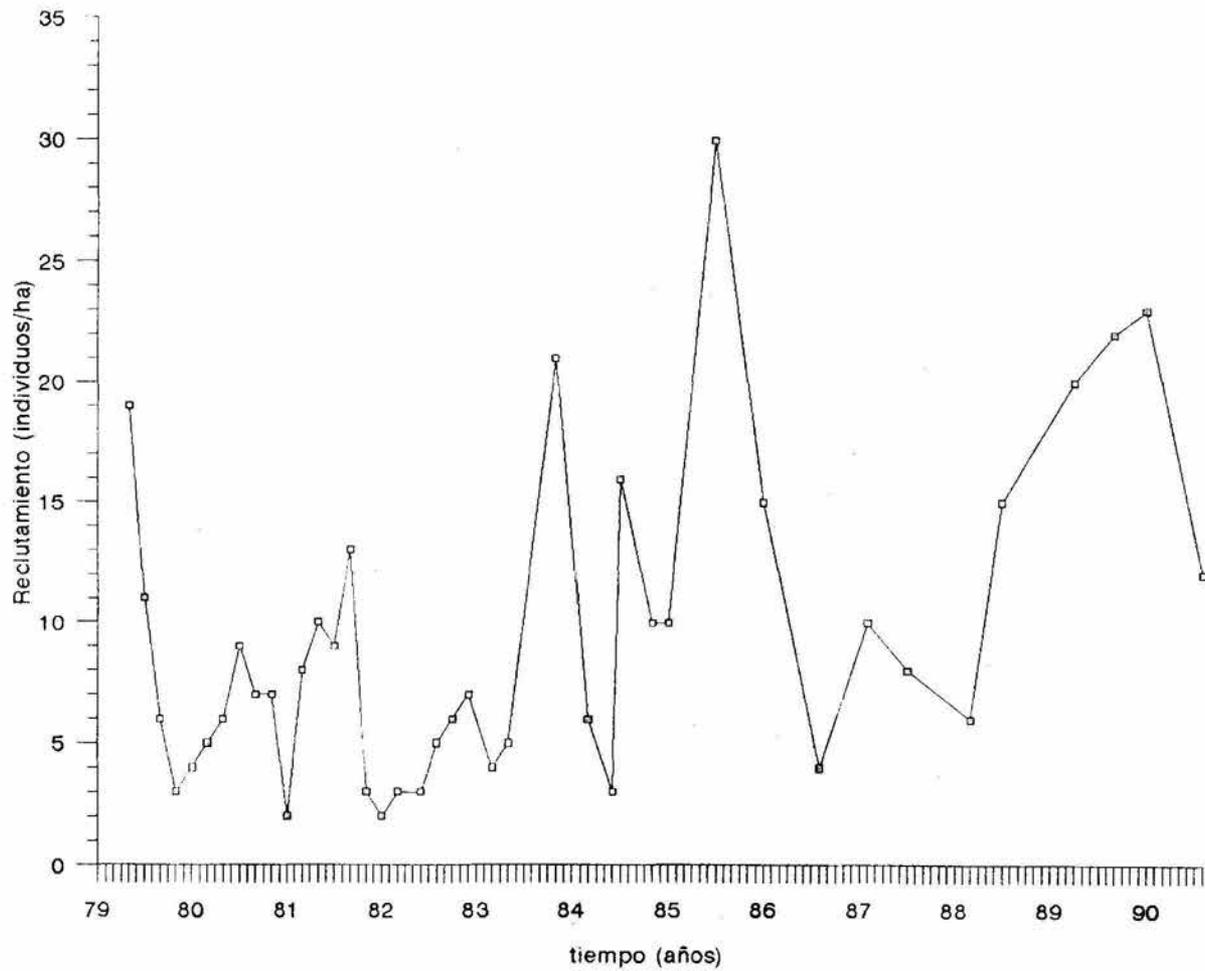


Figura 2.7 Reclutamiento de individuos nuevos a la población durante el periodo de estudio.



especiadas, y el número de individuos que se incorporaba a la población se concentraba en los periodos de captura.

Reclutamiento por sexos. En algunos periodos de captura el número de hembras reclutadas sobrepasó significativamente al de machos y viceversa, aunque el reclutamiento total fué de 746 hembras y 778 machos, cuya diferencia no fue estadísticamente significativa ($X^2 = 0.6719$; $P > 0.01$; fig. 2.8).

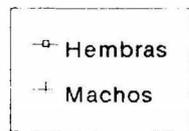
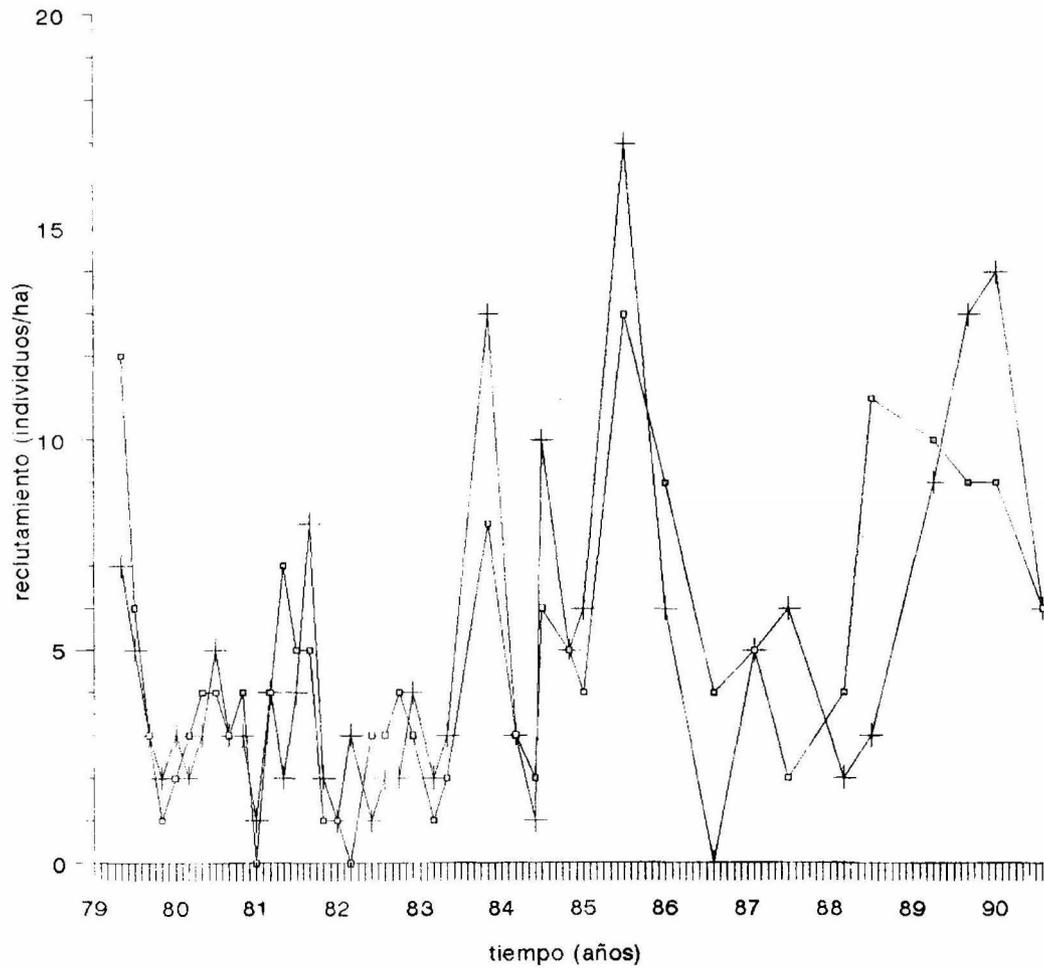
Reclutamiento por clases de edad. Durante todo el año se incorporaron individuos jóvenes, subadultos y adultos a la población. El reclutamiento de individuos adultos fue siempre mayor que el de jóvenes y subadultos. Sin embargo, se observa que hasta 1983 fue similar en las tres clases de edad, mientras que de 1984 a 1990 fue mucho mayor el de los adultos (fig. 2.9).

2.2.g. Biomasa. La máxima se presentó en julio de 1984 con 1319 g/ha, y la mínima en agosto de 1986 con 175 g/ha. El promedio del peso de un individuo considerando a todos los individuos capturados y recapturados fue de 44.5 g (fig. 2.10).

Variación Climática.

2.2.h. Precipitación. Los datos de la estación meteorológica de Chamela señalan que el comienzo de la

Figura 2.8 Cambios en el reclutamiento de las hembras y de los machos, a la población de L. pictus durante el periodo de estudio en Chamela, Jalisco.



DISEÑO
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM



Figura 2.9 Cambios en el reclutamiento de jóvenes, subadultos y adultos, a la población de L. pictus durante el período de estudio en Chamela.

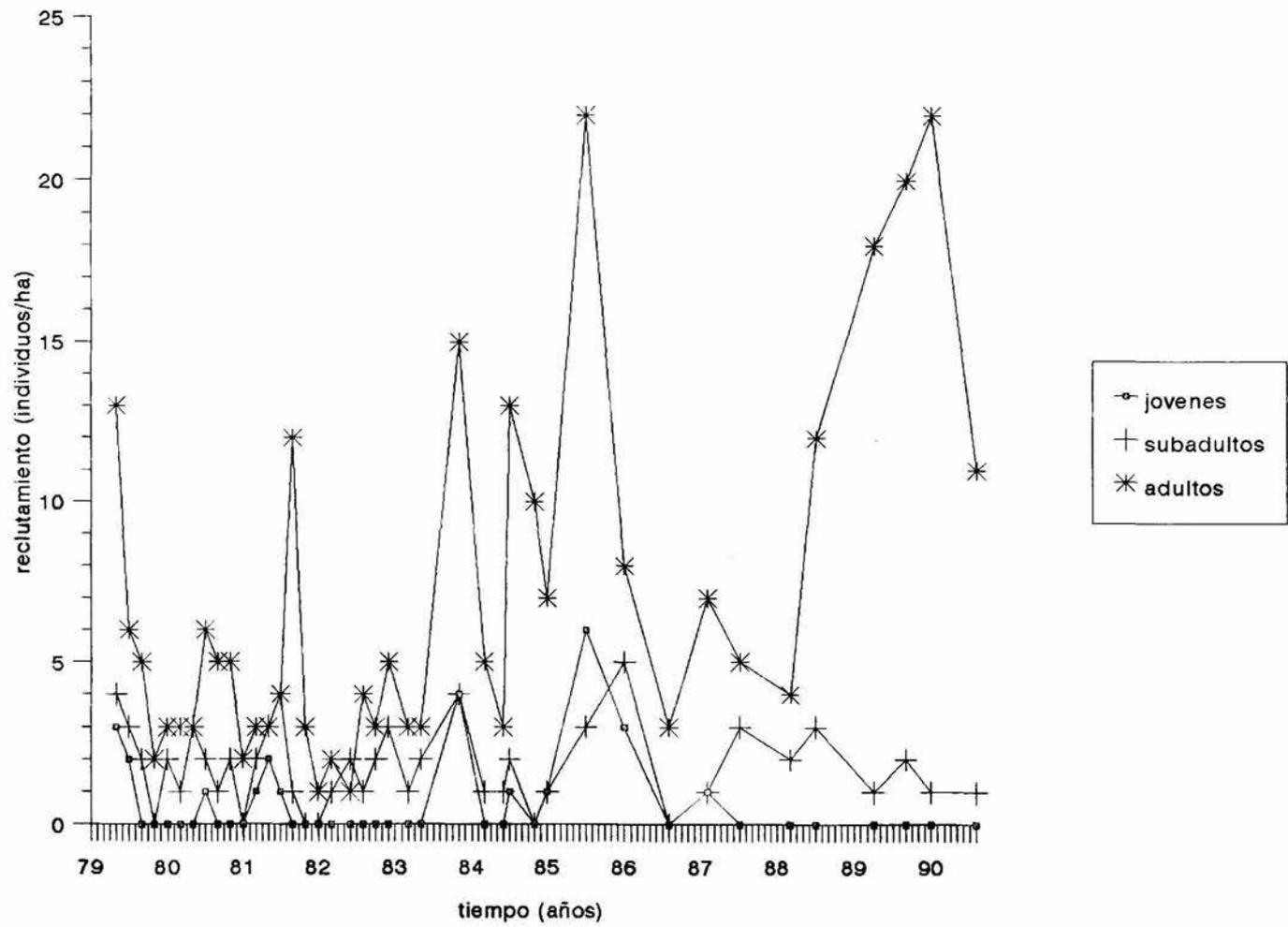
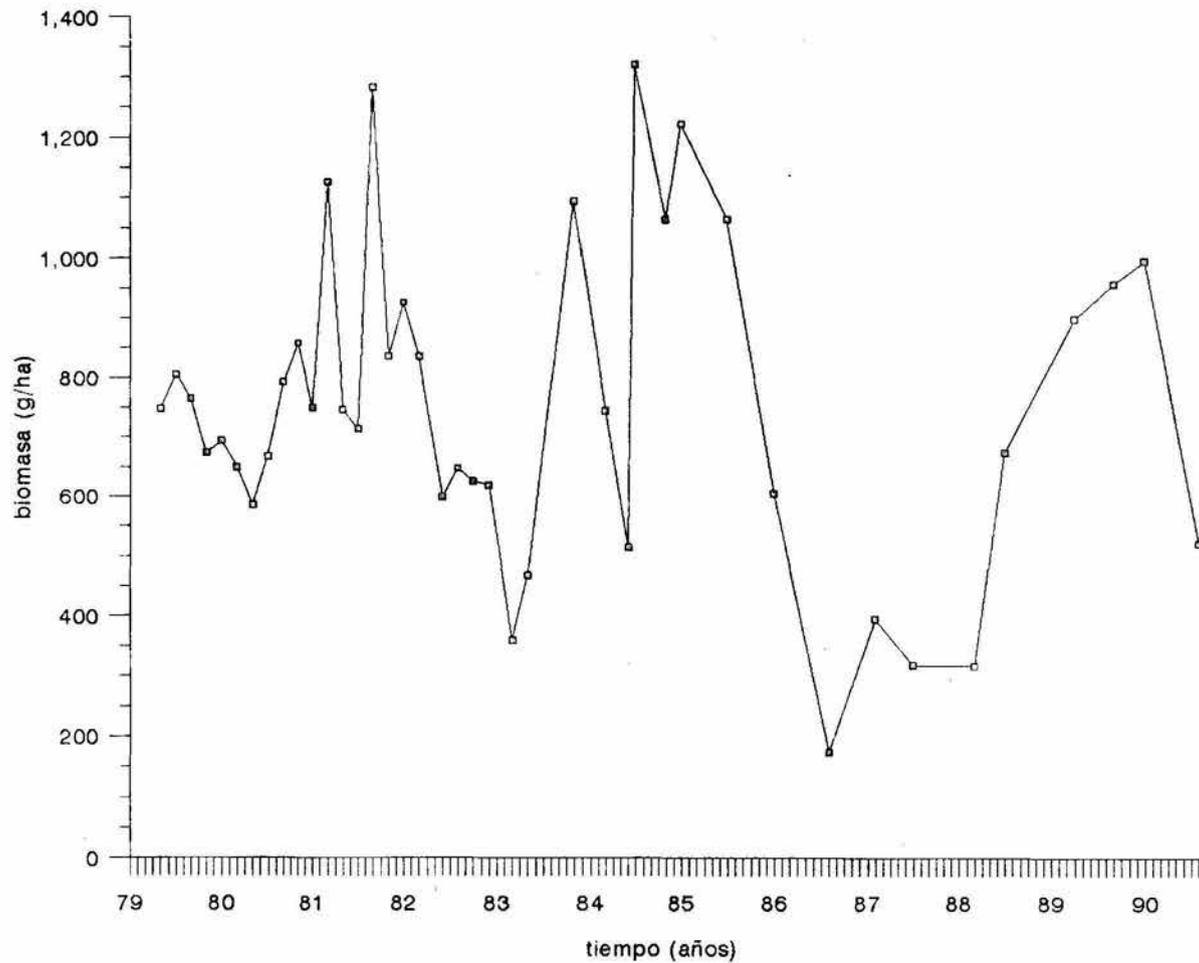


Figura 2.10 Cambios en la biomasa (g/ha) de la población de L. pictus en la región de Chamela durante el periodo de estudio.



precipitación varió entre los años a lo largo del estudio. En 1983 el período de lluvias comenzó en mayo; de 1978 a 1982, de 1984 a 1985 y de 1987 a 1990 comenzó en junio, mientras que en 1986 se retardó hasta julio.

De 1977 a 1990, el promedio de la precipitación anual fue de 719.7 mm, con un intervalo de 453.6 a 937.1 mm, y una desviación estandar de 159.2. Los años normales fueron de 1978 a 1982, 1984 y 1990, los años secos de 1985 a 1987. De mayo a octubre de 1987 hubo una precipitación de 563.2 mm, solamente 3.2 mm más para considerarlo estrictamente año seco, pero debido a la influencia de los dos años anteriores y al comportamiento demográfico y reproductor de la población se consideró como año seco. Los años húmedos fueron 1983, 1988 y 1989. La figura 2.11, muestra la precipitación total de 1978 a 1990, y el promedio de la precipitación anual (considerando los datos de 1977 a 1990).

La figura 2.12, muestra la variación de la precipitación quincenal desde el inicio de la estación húmeda, hasta el final de la estación seca siguiente, donde se observan las diferencias entre los años. Los periodos entre 1979 a 1980 y de 1988 a 1989 fueron muy húmedos, sumando incluso en una sola quincena más de 250 mm de precipitación. En casi todos los años hubo lluvia invernal, lo que alargó en cierta forma el periodo de humedad, excepto en el periodo 1981-82 y 1987-89. En 1983, la estación

Figura 2.11 Precipitación total anual y precipitación promedio anual, durante el periodo de estudio. Los datos fueron tomados de la estación climatológica de la estación de Biología, Chamela.

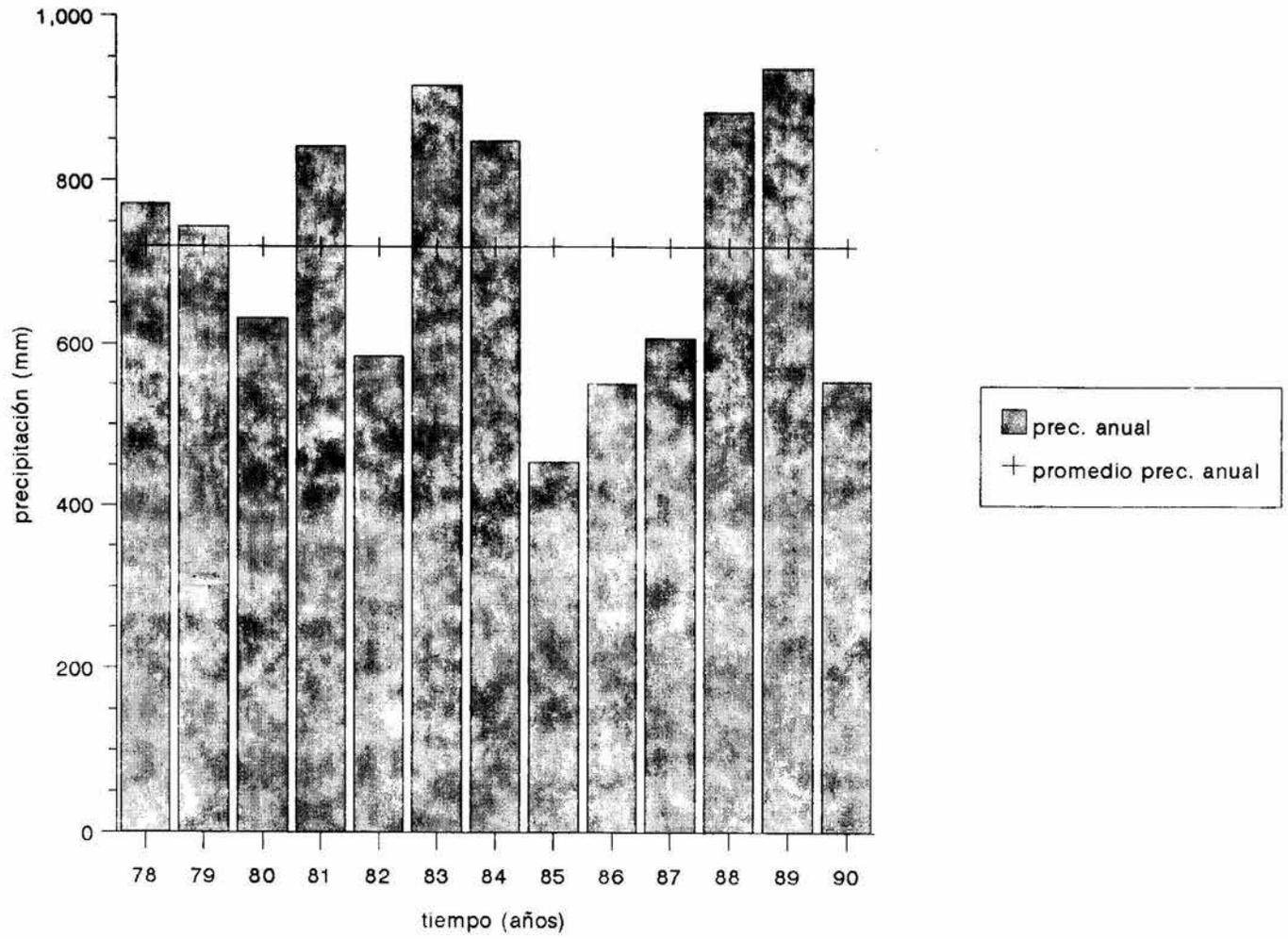
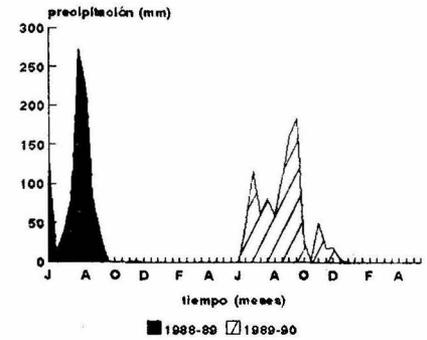
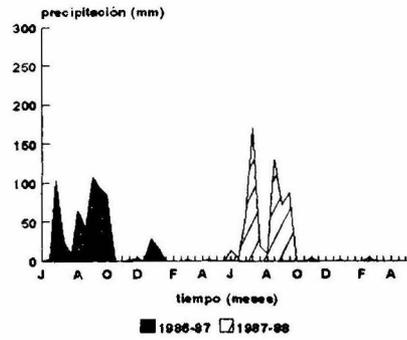
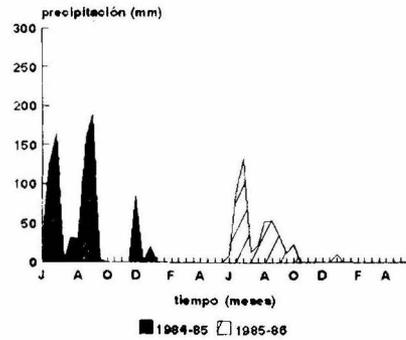
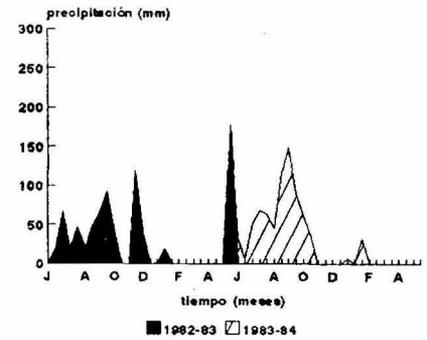
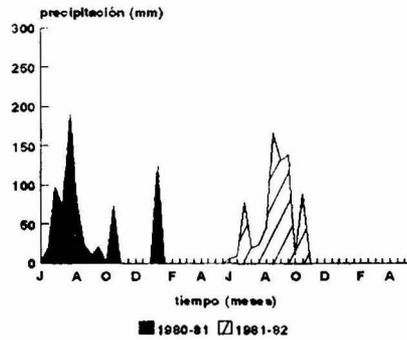
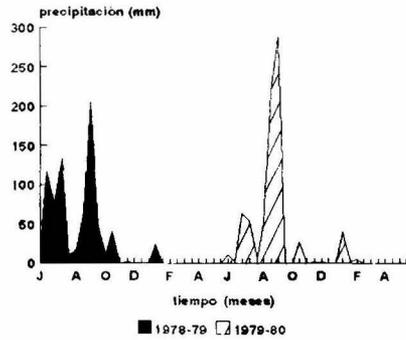


Figura 2.12 Precipitación quincenal desde el inicio de la estación húmeda hasta el final de la estación seca siguiente, durante el periodo de estudio. Los datos provienen de la estación climatológica de la estación de Biología, Chamela.



húmeda comenzó en la segunda quincena de mayo (177.3 mm). El inicio de las lluvias en ese mes y la lluvia invernal de ese año, favorecieron un periodo muy largo de humedad, similar al periodo 1979-80 y 1984-85, con la diferencia de que en 1983-84 las lluvias fueron más abundantes. Por su parte, los años de 1985-86, 1986-87 y 1987-88 fueron muy secos, y sólo en una quincena de 1987 se alcanzaron más de 150 mm de precipitación.

La ecuación de regresión entre la precipitación total de la estación húmeda de un año (X), y la densidad poblacional de los roedores (Y) de la estación húmeda de ese año y la estación seca siguiente fue: $Y = 4.15719 + 0.022271 X$; Con $r^2 = 47.7$; $F = 11.486$ y $P < 0.00162$. La regresión fue significativa, y la precipitación total de la estación húmeda de un año explica el 48% de la variación en la densidad poblacional de L. p. pictus en Chamela (fig. 2.13).

2.2.i. Temperatura. El promedio de la temperatura mínima anual de 1978 a 1990 fue de 19°C (con un intervalo de 17.7°C a 20.2°C) y una desviación estandar de 0.718. En la figura 2.14 se aprecia que la variación de la temperatura de un año a otro es mínima. La función de regresión entre la temperatura mínima anual (X), y la densidad poblacional de los roedores (Y) fue: $Y = 39.9793 - 1.19278 X$; con $r^2 = -16.35$; $F = 0.274702$ y $P > 0.61161$ (fig. 2.15).

Figura 2.13 Regresión entre la precipitación total del período húmedo y la densidad de la población de L. pictus.

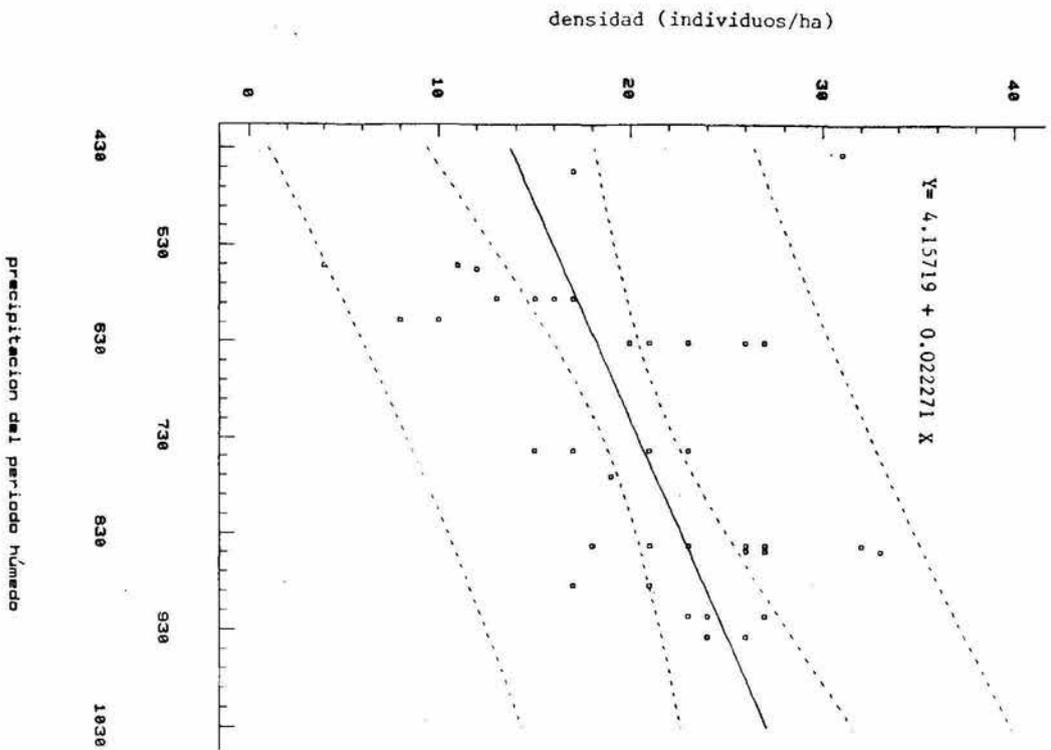
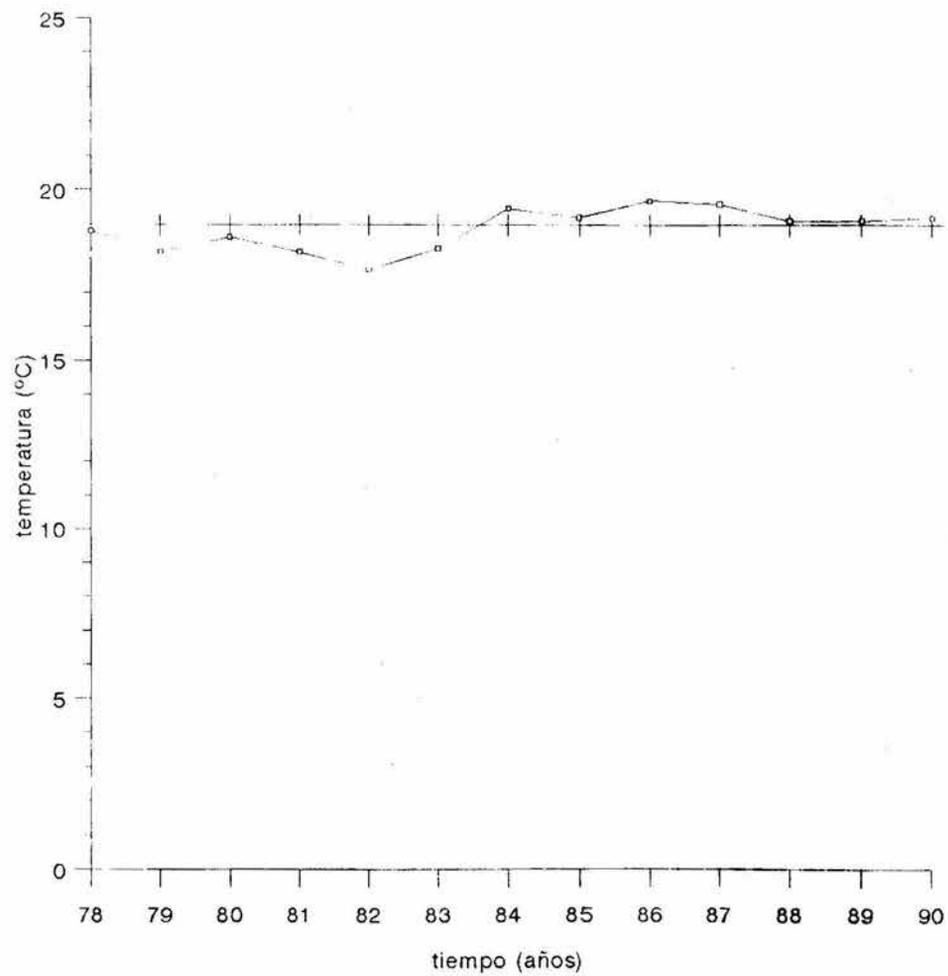
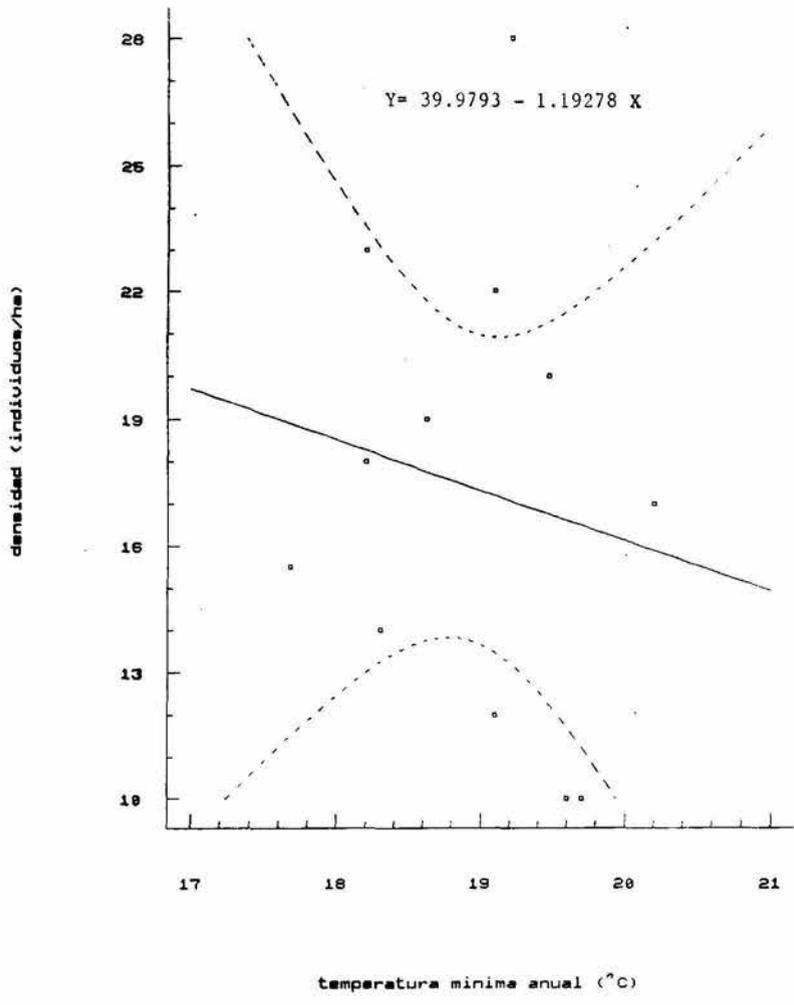


Figura 2.14 Promedio mensual y promedio anual de la temperatura mínima durante el periodo de estudio. Los datos fueron tomados de la estación climatológica de la estación de Biología, Chameia.



○ temp. mínima anual
+ prom. temp. mínima

Figura 2.15 Regresión entre el promedio mensual de la temperatura mínima y la densidad de la población de L. pictus. Intervalos al 95% de confianza.



DISCUSION

2.3.a. Fluctuación poblacional anual. French et al. (1975) consideran que las poblaciones de heterómidos se caracterizan por tener una baja densidad, por ser muy estables, y de un potencial reproductivo bajo. Sin embargo, existe evidencia anecdótica y cuantitativa de que la densidad de los mamíferos no es siempre estable (Glanz, 1990). En Chamela, la densidad poblacional de L. pictus sufrió variaciones registradas a lo largo de todo el estudio de hasta 7.5 veces (750%) con respecto al mínimo observado. De acuerdo con el resultado que se obtuvo de la regresión entre la densidad poblacional y la precipitación total de la estación húmeda, el 48 % de la variación en la densidad poblacional se relacionó con la precipitación. Un año húmedo, permitió el incremento de la actividad reproductora (cap. 3) y un aumento en la densidad. Un comportamiento inverso se encontró en un año seco.

En los años que hubo precipitación invernal, la densidad poblacional se mantuvo más o menos constante hasta mayo. Pero si el año anterior había sido seco y sin lluvia invernal, la población disminuía gradualmente hasta un mínimo en mayo o junio (fig.2.1), coincidiendo con la disminución de la actividad reproductora (fig. 3.1) y con la menor disponibilidad de semillas (Bullock y Solis, 1990). A partir de junio, la densidad de L. pictus generalmente

aumentó como consecuencia del periodo de lluvias y de la reproducción, y entre agosto y noviembre se alcanzó el pico poblacional que coincidió con la mayor producción y caída de frutos y semillas (Bullock y Solis, 1990). La densidad disminuyó a partir de diciembre como consecuencia del inicio de la estación seca y la disminución de la reproducción.

Densidad poblacional de L. pictus durante el periodo de estudio. La máxima densidad se alcanzó en la estación húmeda (julio a septiembre). El primero y segundo mínimo poblacional ocurrió en los meses de sequía (mayo y marzo respectivamente), mientras que el tercero y cuarto en el periodo húmedo (agosto). El tercer mínimo poblacional se relacionó con la prolongada sequía que hubo de 1985 a 1987, cuando la productividad primaria disminuyó de manera notable en comparación con otros años (Bullock, comunicación personal), como consecuencia, el alimento fue escaso y la reproducción se inhibió por completo. No podría decirse con exactitud cuando se volvió a establecer a los niveles anteriores la reproducción, porque las capturas en ese tiempo se hicieron más espacidas. Sin embargo, sólo en marzo de 1988, más del 75% de las hembras fueron reproductivas. Ceballos (1989) cita que la densidad de L. pictus en 1986 en Chamela, estuvo influida por el evento del "Niño", que de acuerdo con Glynn (1988) causa anomalías climáticas que ocasionan fallas en la reproducción, y un aumento en la mortalidad de plantas y animales.

La precipitación influye sobre la productividad primaria, y como consecuencia sobre la densidad poblacional. No obstante, existen otros factores que limitan la densidad como son: La cantidad, calidad, y disponibilidad de alimento, disponibilidad de agua, número y distribución de sitios de refugio, arquitectura, vida y muerte de la vegetación, y la densidad y estructura de edades de otros ratones con los que interactúan (Kaufman y Kaufman, 1989). Giacalone et al. (1990) citan que la densidad de Sciurus granatensis disminuyó en todos los años que siguieron a una mala productividad de frutos, no porque hubiera un aumento en la mortalidad de los adultos, sino porque hubo una disminución en el esfuerzo reproductivo y el reclutamiento de jóvenes. Andrews y Rand (1990) citan que las lagartijas de la especie Anolis limifrons generalmente viven menos de un año, por lo que los cambios poblacionales anuales se relacionan presumiblemente con las variaciones del éxito en la reproducción. Probablemente esto fue lo que ocurrió con Liomys porque como se observa en la figura 2.11 y 3.1, en años con baja precipitación, la reproducción disminuyó y como consecuencia disminuyó el reclutamiento de individuos a la población.

Los resultados obtenidos a través de 12 años de trabajo de campo, muestran que la densidad poblacional de L. pictus presentó variaciones considerables. Sin embargo, el máximo

poblacional nunca sobrepasó los 30 individuos/ha, y esto es similar a lo obtenido por Collett et al. (1975) durante tres veranos. No obstante, es muy diferente de los máximos poblacionales que citan para L. pictus en Chamela Ceballos (1989) y Briones (1991) de 71 individuos/ha ó 166 individuos/ha respectivamente. Probablemente estas diferencias se deben al método de trabajo y a la recolección de las muestras con las que se ha trabajado. Dado que los individuos de esta especie tienen tal vagilidad que se desplazan un promedio de 26 m (Collett et al. 1975), el tamaño de los cuadrantes trabajados por Ceballos (1989 y 1990) y Briones (1991) es pequeño. En un cuadrante donde las estaciones de trampeo están separadas cada 8 m (Ceballos, 1989, 1990) o cada 10 m (Briones, 1991), el alimento colocado en las trampas es abundante, lo que sesga los resultados. Afirmación similar es citada por Collett et al. (1975) quienes trabajaron en cuadrantes de 10 X 10 m, y la apoya el hecho de que los ratones de este género tienen una habilidad muy alta para encontrar bancos de semillas, lo que ocasiona que haya inmigración de individuos a la población. Janzen (1986) citó que en un trabajo en el que se suplementaba el alimento a L. salvini en Costa Rica, favoreció que los individuos se desplazaran hasta 50 m para la búsqueda del mismo. Por éste motivo, considero que probablemente la densidad evaluada por Ceballos (1989) y Briones (1991) está sobreestimada.

En general, la densidad reportada para L. pictus en Chamela, se encuentra por debajo del intervalo de Liomys salvini en Costa Rica de 20 a 100 individuos/ha (Janzen, 1986). Es más alta que la reportada para la misma especie en La Pacifica, de 4 a 8 individuos/ha (Fleming, 1974a, 1974b), y que la citada en Panamá de 5 a 11 individuos/ha para Liomys adspersus (Fleming, 1970). Comparada con la densidad de algunos heterómidos de regiones trópico-húmedas, se encuentra que es mayor que la densidad poblacional que se cita para Heteromys desmarestianus de 9 a 18 individuos/ha en La Selva (Fleming, 1974a), y que la citada para Heteromys anomalus de 1.9 individuos/ha en Venezuela (O'Connell, 1989). Sin embargo, la densidad de L. p. pictus se incluye en los datos citados para H. desmarestianus de Los Tuxtlas de 2 a 50 individuos/ha (Sánchez-Cordero, en prensa).

La densidad poblacional de L. p. pictus y su abundancia en comparación con otras especies del área (90%), reflejan sin duda su éxito biológico, y su capacidad para asimilar los recursos de que dispone en ese momento (cuadro 3.1). De modo que la mayor densidad de L. pictus en Chamela, con relación a otras especies de heterómidos de Centro América (a excepción de L. salvini de Costa Rica y de H. desmarestianus de Los Tuxtlas), puede deberse a una mayor diversidad y abundancia de semillas en Chamela. Bullock y Solis (1990) citan que la diversidad de plantas que se

encuentra en Chamela es tan alta, como la que se esperaría encontrar en un lugar con el doble de precipitación.

2.3.b. Proporción de sexos. La proporción de sexos global que se obtuvo de todos los individuos capturados a lo largo del estudio, estuvo sesgada hacia las hembras. La mayor proporción de hembras de L. pictus puede deberse a que los machos compiten por tener acceso a ellas, lo que probablemente favorece que antes de que alcancen la madurez sexual sean expulsados por otros machos adultos, que a su vez inhiben la inmigración de otros jóvenes como se ha sugerido que ocurre en los roedores del género Peromyscus (Fairbairn, 1977), o como Wolff (1989) cita, los machos se van por su propia voluntad favoreciendo que la proporción de sexos esté sesgada hacia las hembras. Por su parte, Ceballos (1989) y Briones (1991) citan que la proporción sexual de L. pictus en su estudio fue de casi 1:1; al igual que en el de Fleming (1974a, 1974b) para L. salvini y H. desmarestianus. Sánchez-Cordero (en prensa) cita una mayor proporción de hembras.

Se ha citado (Kaufman y Kaufman, 1989) que la proporción de sexos al nacimiento en varias especies de Peromyscus está sesgada hacia los machos. Sin embargo, en L. pictus la proporción de sexos al nacimiento podría ser 1:1, porque el reclutamiento de hembras y machos, jóvenes y subadultos es similar. El reclutamiento de hembras adultas

es mayor que el de machos adultos, por lo que el sesgo hacia las hembras puede estar dado por una mayor residencia o sobrevivencia de las hembras (fig. 2.6), o bien porque las hembras presentan una mayor trampofilia que los machos. Stickel (1968) y Terman (1968) citan que en la mayoría de las especies de Peromyscus la proporción sexual está sesgada hacia los machos, y lo relacionan con la tendencia a una mayor dispersión de ese sexo, que los hace más propensos a ser capturados. Lidicker (1975) cita que si los machos se dispersan más que las hembras, se puede afectar la mortalidad a una edad específica, y en la población debería haber más hembras.

Como consecuencia de la larga sequía de 1985 a 1987, en agosto de 1986 el alimento fue muy escaso (Bullock, comunicación personal) y en el área de estudio la proporción sexual fue de 0 machos por 18 hembras. Esto probablemente indica diferencias en el comportamiento de dispersión de los dos sexos, y se sugiere que en ese lapso, los machos se desplazaron a otras áreas en busca de mejores opciones de alimento y refugio, mientras que las hembras permanecieron en un área conocida.

Probablemente en ese tiempo, las hembras presentaron un comportamiento territorial o agresivo, lo que les aseguró el abastecimiento de alimento suficiente para sobrevivir (como lo demuestra el hecho de que en ese tiempo pesaron en

promedio 50.3 g, que fue el segundo valor del peso corporal promedio más alto de todo el estudio), a su vez que evitaron el gasto de energía disminuyendo la actividad reproductora (capítulo 3). El comportamiento territorial de las hembras de heterómidos tropicales se ha citado por Quintero y Sánchez (1989) quienes encontraron que las hembras reproductivas de H. desmarestianus fueron territoriales, y que los territorios se establecieron probablemente en microambientes con alta disponibilidad de alimento, mientras que los machos mostraron áreas de actividad mayores que las hembras, pero nunca fueron territoriales.

De acuerdo con Clutton-Brock et al. (1982) en especies fuertemente poligínias (ver cap. 3), las hembras compiten por el alimento, mientras que los machos compiten por tener acceso a las hembras. De manera que los machos pueden ser más susceptibles a morir de hambre en los periodos de escasez de alimento.

2.3.c. Estructura de edades. Durante todo el estudio los adultos fueron más abundantes que los jóvenes y subadultos. La ausencia de jóvenes y subadultos, así como las variaciones en las clases de edad, se deben a las diferencias ambientales que hay de un año a otro, que modifican los patrones de reproducción de las hembras adultas (frecuencia de los eventos de reproducción; capítulo 3), y en menor grado, a la migración y la mortalidad.

También puede deberse a cambios en la edad a la primera reproducción (Millar, 1975; Russell, 1990). O bien, a que el método de captura no permite el acceso a las trampas de los jóvenes que aún no han sido destetados y que se encuentran en el nido. A una elevada tasa de mortalidad infantil y/o a que el crecimiento y desarrollo de la especie es rápido (McGhee y Genoways, 1978; Pérez 1978), y cuando se capturan subadultos grandes, pueden confundirse con adultos jóvenes.

2.3.d. Supervivencia. En este estudio el 51% de los individuos de L. pictus sobrevivió por más de seis meses y hasta el 2.5% por más de dos años. Esta proporción es más alta que la citada por Ceballos (1989) para L. pictus en Chamela, en donde el 42.8% de los individuos desapareció después de dos meses, y sólo el 1.3% permaneció más de 11 meses; y a la citada por Briones (1991) en donde más del 50% de los jóvenes alcanzó los tres meses, y el 26% se encontró a los seis meses. Las diferencias sin duda se deben a que en éste estudio, el tamaño del área de trabajo y la duración del mismo, permitió un mayor número de registros, además de que incluye períodos en donde las variaciones del alimento y precipitación fueron mayores. Además el trabajo de Ceballos (1989) coincidió parcialmente con el período de sequía más extremo, y el de Briones (1991) con un período seco breve.

Los datos obtenidos para L. pictus durante un periodo de observación de 12 años, indican que la sobrevivencia de L. pictus en Chamela, es más alta que la de los heterómidos de Costa Rica y Venezuela (Fleming, 1974b; O'Connell, 1989), que se encuentran en hábitats menos estacionales. Sin embargo, Sánchez-Cordero y Fleming (en prensa) haciendo una recopilación de la información disponible, muestran una correlación entre la sobrevivencia de los organismos, y la estacionalidad de las lluvias en las selvas tropicales. Estos autores señalan que los hábitats poco estacionales permiten niveles de sobrevivencia altos, mientras que los hábitats muy estacionales como el de Chamela sólo permiten niveles de sobrevivencia bajos.

En los mamíferos, gran cantidad de jóvenes mueren durante los primeros meses de vida, porque son más vulnerables a la depredación que los subadultos o adultos, por su tamaño reducido, y porque probablemente no tienen plena competencia motora (Russell, 1990). Asimismo, las hembras persisten más en un sitio debido a que la reproducción exige un refugio seguro para el cuidado de las crías y la búsqueda de alimento. Los machos probablemente se dispersan hacia otras áreas y se exponen a una alta mortalidad por agresión intraespecífica durante la competencia por parejas, por depredación y por enfermedades (Lidicker, 1975).

2.3.e. Residencia. Los valores de la residencia promedio de los machos (8 meses) y las hembras (8.6 meses) de L. pictus, son los más altos que se han reportado para heterómidos tropicales (Fleming, 1974b; Ceballos, 1989; O'Connell, 1989; Sánchez-Cordero, en prensa). La residencia máxima que se encontró en las hembras (3 años 7 meses) y los machos (2 años 11 meses) de este estudio, es también más alta (Fleming, 1975; Ceballos, 1989; O'Connell, 1989; Briones, 1991; Sánchez-Cordero, en prensa).

El tiempo de residencia de los individuos a los que se les pudo seguir su historia desde jóvenes hasta adultos, indican su longevidad aproximada. Al parecer, L. pictus tiene una mayor longevidad que la citada para otros heterómidos tropicales (Fleming, 1974b; O'Connell, 1989), pero es menor que la citada para especies de áreas templadas (Millar, 1975; Jones, 1985). Se ha citado que la longevidad se favorece porque algunas especies son capaces de aletargarse (French et al. 1967; Jones, 1985); sin embargo como citan Collett et al. (1975), a pesar de que Liomyx carece de la capacidad para aletargarse, es notable por su longevidad.

2.3.f. Reclutamiento. De 1979 a 1984, el reclutamiento de los individuos a la población, coincidió de manera desfasada con los picos de actividad reproductora de las hembras, y como consecuencia con el incremento de la densidad

poblacional. A partir de 1985, el número de individuos capturados por primera vez aumentó considerablemente, debido a que las capturas se hicieron más espaciadas y los individuos nuevos se concentraron en cada periodo de captura. En los primeros cinco años del estudio, los jóvenes y subadultos reclutados estuvieron parcialmente representados. No así a partir de 1985, cuando los individuos reclutados fueron casi en su totalidad adultos, porque el tiempo transcurrido entre las capturas fue mayor, lo que permitió que los individuos que se reclutaban a la población alcanzaran la edad de adulto. El promedio de individuos reclutados por periodo de captura fue de 8 individuos/ha, con un intervalo de 2 individuos/ha durante diciembre de 1980 y enero de 1982, a 30 individuos/ha en julio de 1985.

No se puede comparar el número de individuos reclutados en este estudio con el trabajo de Ceballos (1989) y Briones (1991), porque el periodo entre las capturas es diferente. Sin embargo, la alta proporción de individuos adultos reclutados por Briones (1991), sugiere una alta inmigración de adultos, debido probablemente al suplemento de alimento, como resultado de la cercanía de sus estaciones de trampeo.

2.3.g. Biomasa. Las variaciones en la biomasa total por captura de L. pictus, muestra el mismo comportamiento que la densidad poblacional. Cabe destacar que a pesar de que en



agosto de 1986 se obtuvo el valor más bajo de todo el estudio, el promedio del peso de todos los individuos capturados estuvo por arriba del promedio (50.33 g vs 44.51 g), y fue el segundo valor más alto de todo el estudio, a pesar de que todos los individuos capturados fueron hembras inactivas sexualmente. El más alto se alcanzó en un período de máxima densidad, con una alta proporción de individuos en reproducción. De acuerdo con Zeveloff y Boyce (1988) los animales que viven en ambientes estacionales o inestables tienden a ser más grandes, porque las reservas energéticas les permiten tener una mayor sobrevivencia.

Variación climática.

2.3.h. Precipitación. Los resultados de la correlación entre la precipitación de la estación húmeda y la densidad poblacional indican que cuando la precipitación total de esta estación está por arriba del promedio, influye positivamente sobre la densidad poblacional. La manifestación adversa más notable fue durante la sequía de 1985 a 1987, que no permitió una producción suficiente de frutos y semillas para sostener a la población de L. pictus, y que ocasionó una marcada disminución en la actividad reproductiva de las hembras (fig. 3.1), afectando los patrones de reclutamiento y demografía. Collett et al. (1975) y Ceballos (1989) señalan algo similar para 1974 y 1986 respectivamente. En este estudio la precipitación total de la estación húmeda que fue la que presentó una

mejor correlación con la densidad poblacional, explicó el 48% de su variación. A diferencia de Sánchez-Cordero y Fleming (en prensa) que citan que la precipitación total anual explicó aproximadamente el 88 % de la variación en la densidad media anual de heterómidos de seis localidades de selvas húmedas y bajas caducifolias, donde se incluye Chamela.

2.3.i. Temperatura. Debido a que la regresión entre la temperatura y la densidad de L. pictus no fue significativa, se puede decir que no influye directamente sobre la densidad poblacional. Esta misma relación se ha citado para otras regiones tropicales por MacArthur y Wilson (1967); Lloyd (1970); Pianka (1970) y Fleming (1975).

Liomys pictus fue el roedor más abundante en las capturas durante el periodo de estudio, representando el 90% de los individuos recolectados, y fue también el más abundante en los estudios realizados por Collett et al. (1975); Ceballos y Miranda (1986) y Ceballos (1989) en Chamela. Por lo tanto se puede considerar que los individuos de esta especie son realmente exitosos y juegan un papel muy importante en el ecosistema, como depredadores y dispersores de semillas de diferentes especies de plantas (Pérez et al. 1979; Ceballos, 1989; Janzen , 1982, 1986; Martínez y Sánchez-Cordero, 1993), así como presas de otros animales medianos o grandes.

Los resultados sostienen la hipótesis de que los patrones de demografía varían en respuesta a los cambios ambientales; debido a que la densidad poblacional sufrió cambios considerables a lo largo del estudio, que se relacionaran de manera significativa con la precipitación total de la estación húmeda.

Este estudio nos enseña que los trabajos a largo plazo son indispensables para conocer objetivamente la dinámica poblacional de una especie, y los efectos de las variaciones climáticas sobre sus poblaciones.

CAPITULO 3. REPRODUCCION.

Se había considerado que en las regiones tropicales los factores físicos del ambiente eran más estables que en las regiones templadas y como consecuencia también sus poblaciones (MacArthur y Wilson, 1967; Pianka, 1970). Sin embargo, algunos lugares presentan una estacionalidad muy marcada, donde la precipitación varía en volumen y frecuencia, y como respuesta varía también la disponibilidad de alimento. Por lo tanto, los animales que viven en lugares estacionales deben adecuar su actividad reproductora (madurez, gestación y lactancia) con la estación favorable y la abundancia de recursos (Lloyd, 1970; Fleming, 1975; O'Connell, 1989). Lo anterior sin embargo, no es una regla, porque hay estudios que muestran que algunas especies tropicales se reproducen todo el año como Heteromys desmarestianus (Fleming, 1971, 1974b), otras como Liomys salvini lo hacen sólo en la estación seca (Fleming, 1971), o como Heteromys anomalus que se reproduce en la estación húmeda (Rood y Test, 1968). Es decir, cada especie puede responder de manera diferente a las condiciones climáticas.

La reproducción requiere de una gran cantidad de energía, y con el fin de que las especies tengan una mayor adecuación, se espera que los organismos maximicen su esfuerzo reproductivo a cada edad, asignando de manera apropiada los recursos para el crecimiento, mantenimiento y

reproducción (Partridge y Harvey, 1988; Vitt y Congdon, 1978). De acuerdo con Partridge y Harvey (1988), el esfuerzo reproductivo puede ser de dos tipos: a) fisiológico (asignación de nutrientes, para la maduración de las gónadas, desarrollo y crecimiento de las crías hasta el destete) y b) ecológico (si la reproducción los expone a la depredación).

Las hembras de los mamíferos mantienen el desarrollo de sus embriones o el cuidado de sus crías, incrementando la ingestión de alimento conforme la demanda aumenta (Millar, 1977, 1979, 1985, 1989). Se ha considerado que la biomasa relativa de los neonatos es muy reducida energéticamente, porque las crías son muy pequeñas al nacer (Millar, 1977). Sin embargo, en las hembras de especies altamente depredadas, una camada grande podría limitar su habilidad de escape, por lo que la selección podría favorecer una camada pequeña (Millar, 1977). Vitt y Congdon (1978) tuvieron resultados semejantes en lagartijas, e hipotetizaron que los mamíferos con un forrajeo activo podrían tener camadas pequeñas. De manera similar a los mamíferos que dependen de la velocidad para evitar a sus depredadores que no podrían tener camadas grandes (Millar, 1977).

El costo de la reproducción se relaciona generalmente con cambios correlacionados entre algún índice de esfuerzo reproductivo, y algún costo potencial en respuesta a la

selección de algún aspecto de la historia de vida (Williams, 1966; Reznick, 1985). Como el incremento en la mortalidad de los adultos entre el tiempo "t" y "t + 1", causada por la decisión de asignar una cierta proporción de recursos disponibles a la reproducción en el tiempo "t" (Stearns, 1976). Los costos reproductivos pueden cambiar con la edad como consecuencia del crecimiento, el aprendizaje, y la senescencia, lo que altera la asignación óptima de energía, y ocasiona que el nivel óptimo de esfuerzo reproductivo varíe (Partridge y Harvey, 1988).

Tuomi et al. (1983) y Reznick (1985) proponen que si la reproducción se limita al tiempo de abundancia de recursos, o que si éstos se almacenan y se aprovechan en el periodo de reproducción, los costos reproductivos podrían ser casi nulos. Esto parece lógico si se considera el hecho de que una gran cantidad de organismos adultos almacenan energía y nutrientes para la reproducción; otros tienen la habilidad de regular su esfuerzo reproductivo, y dependiendo de la disponibilidad de los recursos minimizan los costos futuros (Tuomi et al. 1983). Por ejemplo, numerosos euterios pueden reabsorber todos o algunos de los embriones (Millar, 1977).

De acuerdo con Bullock y Solis (1990), en la región de Chamela hay dispersión de semillas de diferentes especies de plantas durante todo el año. Aunque de manera general, a principios y mediados de la estación seca, cuando la

producción de flores y frutos ha terminado, se puede encontrar un mayor número de éstas.

Si se considera que el alimento es un factor limitante para la reproducción, y las semillas que son la base principal de la dieta de L. pictus se encuentran disponibles todo el año. Se esperaría que en las hembras la reproducción fuese continua, con una mayor concentración de individuos reproductivos en la estación seca, cuando la cantidad de alimento es mayor. Sin embargo, como la precipitación influye de manera directa sobre la productividad vegetal, sería de esperar que la reproducción disminuyese cuando la precipitación del periodo de humedad este por debajo del promedio, evitando de esta manera costos futuros a los organismos.

El crecimiento impone un costo, y los individuos que maduran tempranamente retardan su crecimiento o el número de eventos reproductivos futuros (Williams, 1966; Reznik, 1985). De existir este costo en L. pictus, los individuos que maduraron tempranamente debieron tener un tamaño menor, y/o una menor frecuencia de eventos de reproducción.

Por lo anterior los objetivos de este trabajo para analizar la reproducción son los siguientes:

a) Determinar el patrón reproductor de L. pictus con respecto a las variaciones climáticas, a lo largo del año en la región de Chamela, Jalisco.

b) Determinar la edad a la madurez, la edad a la que se concentra la reproducción, el número de episodios reproductivos y el tamaño de camada de L. pictus.

c) Examinar las relaciones entre el crecimiento y la frecuencia de los eventos de reproducción de L. pictus.

MATERIAL Y METODOS.

3.1.a. Actividad reproductiva de L. p. pictus durante el período de estudio. Para determinar como varía la proporción de las diferentes condiciones de reproducción e inactividad reproductiva de ambos sexos a lo largo del estudio. Se utilizó sólo a los individuos adultos, clasificándolos como sexualmente inactivos o activos. Las hembras se consideraron activas cuando estaban receptivas (vagina inflamada), preñadas (palpación de embriones), fueron lactantes (tetas grandes, de color rosado y con leche), o tenían estro de postparto (lactante receptiva, o lactante con embrión). Se consideró como período de reproducción cuando más del 75% de las hembras mostraron evidencias de actividad sexual (Eisenberg, 1963). Los machos se consideraron activos cuando tenían los testículos

escrotados de más de 20 mm, y la vesícula seminal de más de 10 mm.

3.1.b. Proporción de individuos reproductivos a lo largo del año. Para determinar la actividad sexual de la especie a lo largo del año, se agrupó la proporción de individuos activos sexualmente, con respecto al mes de muestreo.

3.1.c. Agrupación de los individuos en cohortes. Entre mayo de 1979 y agosto de 1982 se realizaron 21 periodos de captura, y para determinar las diferentes características reproductivas de los individuos (edad a la madurez; edad a la que se concentra la reproducción; frecuencia de eventos de reproducción; relación entre crecimiento y la edad a la primera reproducción, entre otras) se agrupó en cohortes diferentes, a los jóvenes o subadultos capturados por primera vez y en más de una ocasión, en cada periodo de captura.

3.1.d. Edad a la primera reproducción de hembras y machos. Se registró la edad a la que manifestaron actividad sexual por primera vez los individuos de cada cohorte.

La edad a la que se concentra la reproducción (3.e), la frecuencia de los eventos de reproducción (3.1.f), los eventos de lactancia consecutiva (3.1.g), la continuidad de la reproducción en los machos (3.1.h), la relación entre la

frecuencia de eventos reproductivos y la edad a la primera reproducción (3.1.i), la relación entre el éxito de los eventos de reproducción y la edad a la primera reproducción (3.1.j). Se obtuvieron al determinar las condiciones de reproducción y la frecuencia de eventos reproductivos de los individuos de cada cohorte.

3.1.k. Relación entre crecimiento y edad a la primera reproducción. Para determinar si existe un "costo" entre el crecimiento y la edad a la primera reproducción. Se observaron las variaciones en la longitud total (distancia de la punta de la nariz a la punta de la cola), con respecto a la edad a la madurez, en hembras y en machos. En el caso de los machos, también se consideró el peso de los individuos y se obtuvo su relación con la edad a la madurez. En las hembras no se obtuvo esta relación, porque la variación de peso entre una hembra inactiva sexualmente, una preñada, o una lactante es muy grande.

3.1.1. Tamaño de camada. Se obtuvo el promedio, el mínimo, el máximo y la desviación estandar, del tamaño de camada de 21 especímenes que se encuentran depositados en la colección Mastozoológica del IBUNAM, y que fueron recolectados de 1972 a 1975 en el área de trabajo o en terrenos cercanos. Asimismo, se obtuvo el promedio y la desviación estandar de el tamaño de la camada con respecto al mes de captura del ejemplar. Se realizó una regresión lineal entre el tamaño

de camada y el tamaño del cuerpo (sólo se consideró a 13 especímenes, por ser los únicos que tenían la información necesaria).

3.1.m. Patrón de reproducción. El patrón reproductor a lo largo del año se determinó al considerar la proporción de hembras reproductivas en cada periodo de captura. Considerando principalmente los datos de 1979 a 1985, en que las capturas fueron más frecuentes.

3.1.n. Alimentación. La lista de las semillas que se han encontrado en los abazones de esta especie, se obtuvo de la revisión de literatura (Pérez, 1978; Pérez et al. 1979; y Ceballos, 1989). Las semillas recolectadas por Pérez et al. (1979), fueron depositadas en la colección de semillas del Herbario Nacional, por lo que se consultó la colección para determinar el mes de recolecta, y poder relacionarlo con el tiempo en que se encuentran disponibles, ya sea por dispersión o por estar en el banco de semillas.

RESULTADOS

3.2.a. Actividad reproductiva de Liomys pictus durante el periodo de estudio. Las condiciones de reproducción de las hembras de L. pictus en Chamela, no mostraron diferencias significativas entre las estaciones del año (GL=1; F=1.34); pero sí entre los años (GL=30; F=5.57). Hubo una clara diferencia entre mayo de 1979 a enero de 1985, y de julio de

1985 a agosto de 1990 (fig. 3.1). De mayo de 1979 a julio de 1985, las hembras de la población se caracterizaron por presentar una elevada tasa de reproducción. En éste intervalo de tiempo en 22 de 30 periodos de captura, más del 75% de las hembras fueron sexualmente activas. De éstos, en 16 periodos, más del 50% fueron hembras con estro de postparto. Entre julio de 1985 y agosto de 1990 las hembras se caracterizaron por tener una baja tasa de reproducción. En 11 periodos de captura, sólo en marzo de 1988 más del 75% de las hembras fueron sexualmente activas, pero sólo el 25% tuvo estro de postparto. En todo el período de estudio, sólo en julio de 1980 y en mayo de 1983, el 100% de las hembras fueron sexualmente activas. En enero-febrero de 1986 y en agosto de 1990 el 100% fueron sexualmente inactivas.

Al analizar el número de hembras receptivas o preñadas con respecto a las que lactaron posteriormente se encontró que el 76% de las hembras que iniciaron un período reproductivo lo terminaron exitosamente.

En los machos, la proporción de individuos activos e inactivos presentó diferencias significativas entre las estaciones del año ($GL=1$; $F=7.93$); pero no entre los años ($GL=30$; $F=1.092$). El porcentaje de individuos activos varió del 96.6% en diciembre de 1980, al 2% en septiembre de 1989 (fig. 3.2). El promedio de la longitud testicular de los

Figura 3.1 Condiciones de reproducción de las hembras de L.
pictus a lo largo del periodo de estudio en Chamela.

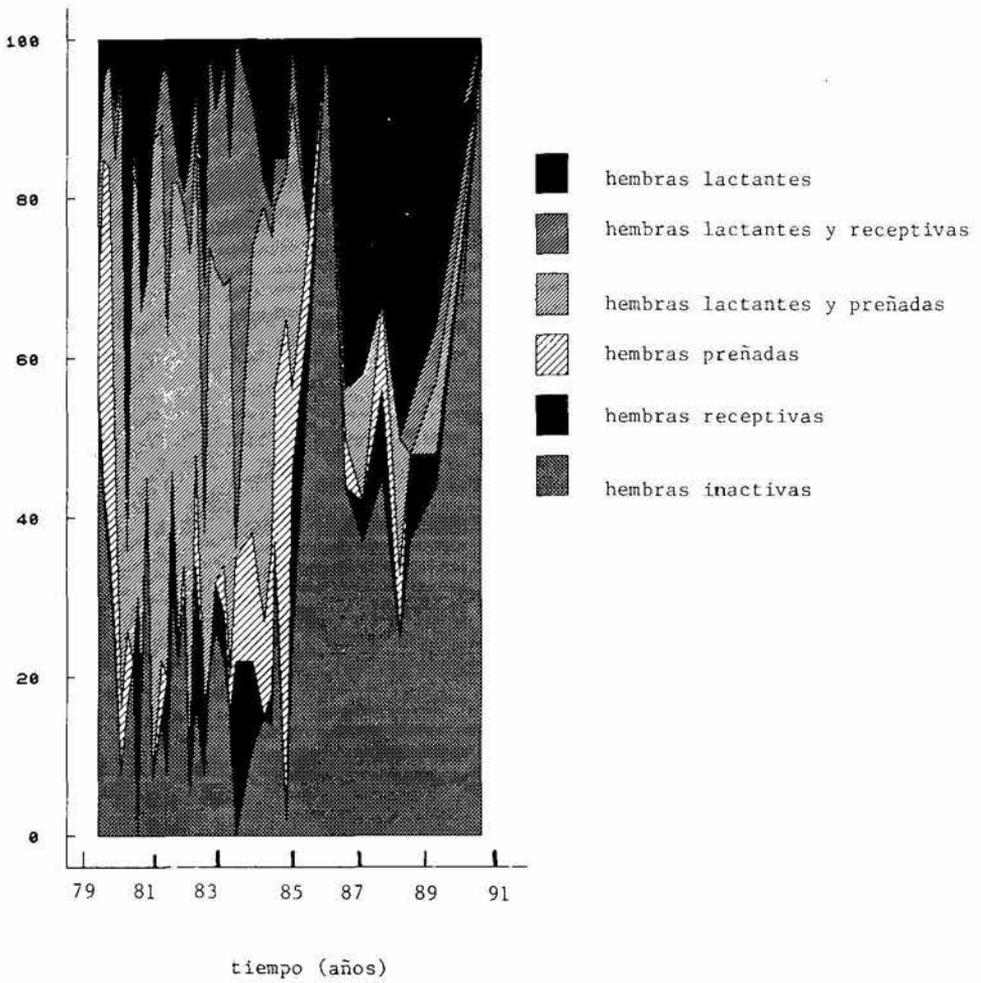
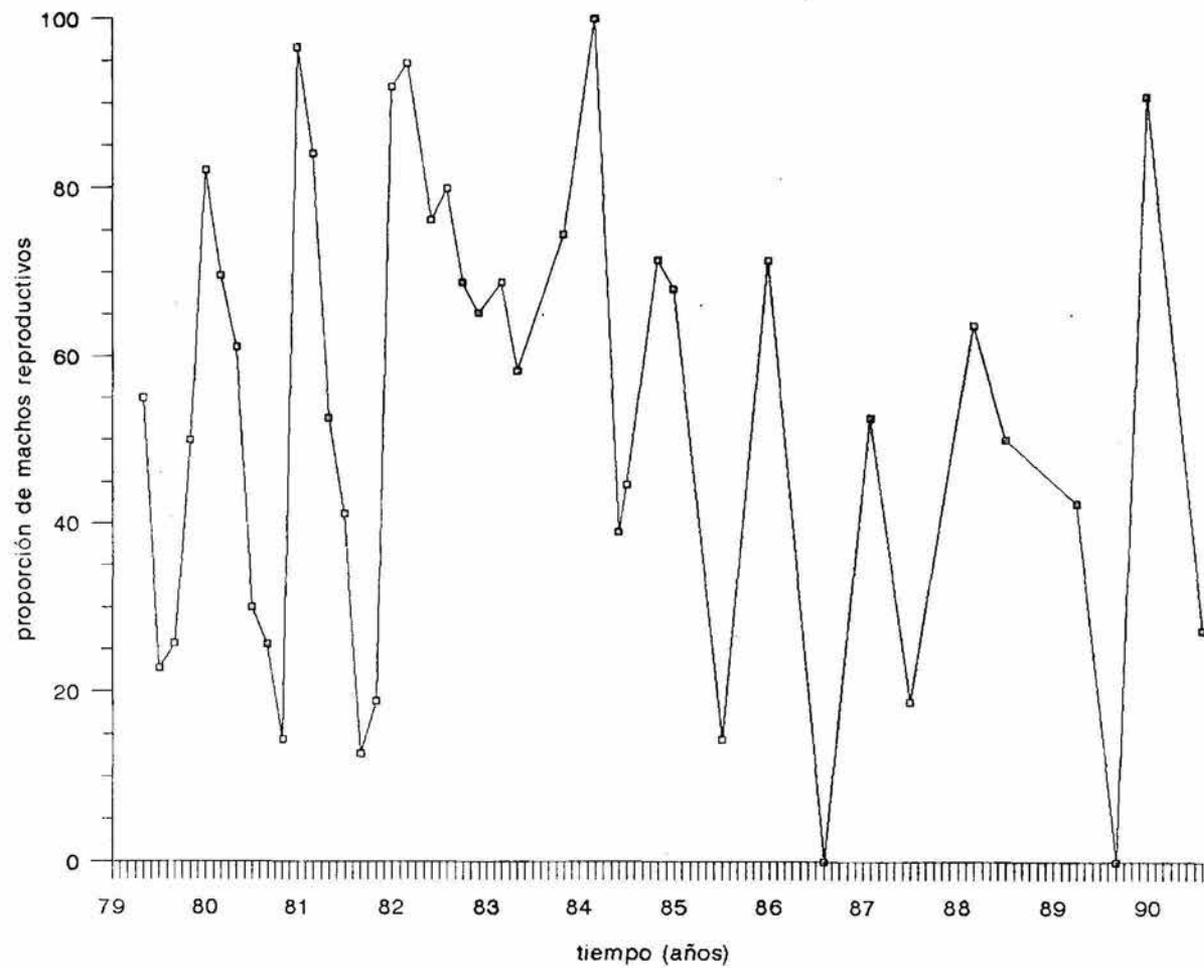


Figura 3.2 Proporción de machos reproductivos de L. pictus a lo largo del periodo de estudio en Chamela.



individuos activos en todo el estudio fue de 25.1 mm (23.6 a 30.0).

3.2.b. Proporción de individuos reproductivos a lo largo del año. Al agrupar la proporción de hembras reproductivas a lo largo del año, se encontró que en todos los meses hubo individuos en reproducción. Sin embargo, en febrero la actividad sexual disminuyó de manera considerable. Mientras que en agosto y septiembre la reproducción disminuyó, pero proporcionalmente alrededor del 50% de los individuos fueron activos sexualmente (fig. 3.3).

La proporción de machos activos varió considerablemente a lo largo del año. En enero, la proporción de machos activos fue alta, sin embargo, hubo una disminución progresiva de marzo a septiembre. A partir de octubre, el número de machos activos se incrementó rápidamente para alcanzar la máxima proporción de individuos reproductivos en diciembre (fig. 3.4).

3.2.c. Reproducción de los individuos que se agruparon en cohortes. De 246 hembras pertenecientes a 21 cohortes, el 59.3% se reprodujeron exitosamente al menos en un periodo de captura. El 11.8% se preñó pero al parecer la reproducción no fue exitosa porque no presentaron evidencias de lactancia. Sólo el 28.9% no se capturó en estado

Figura 3.3 Promedio mensual de las hembras en reproducción a lo largo del año. Se consideraron los 12 años de trabajo de campo.

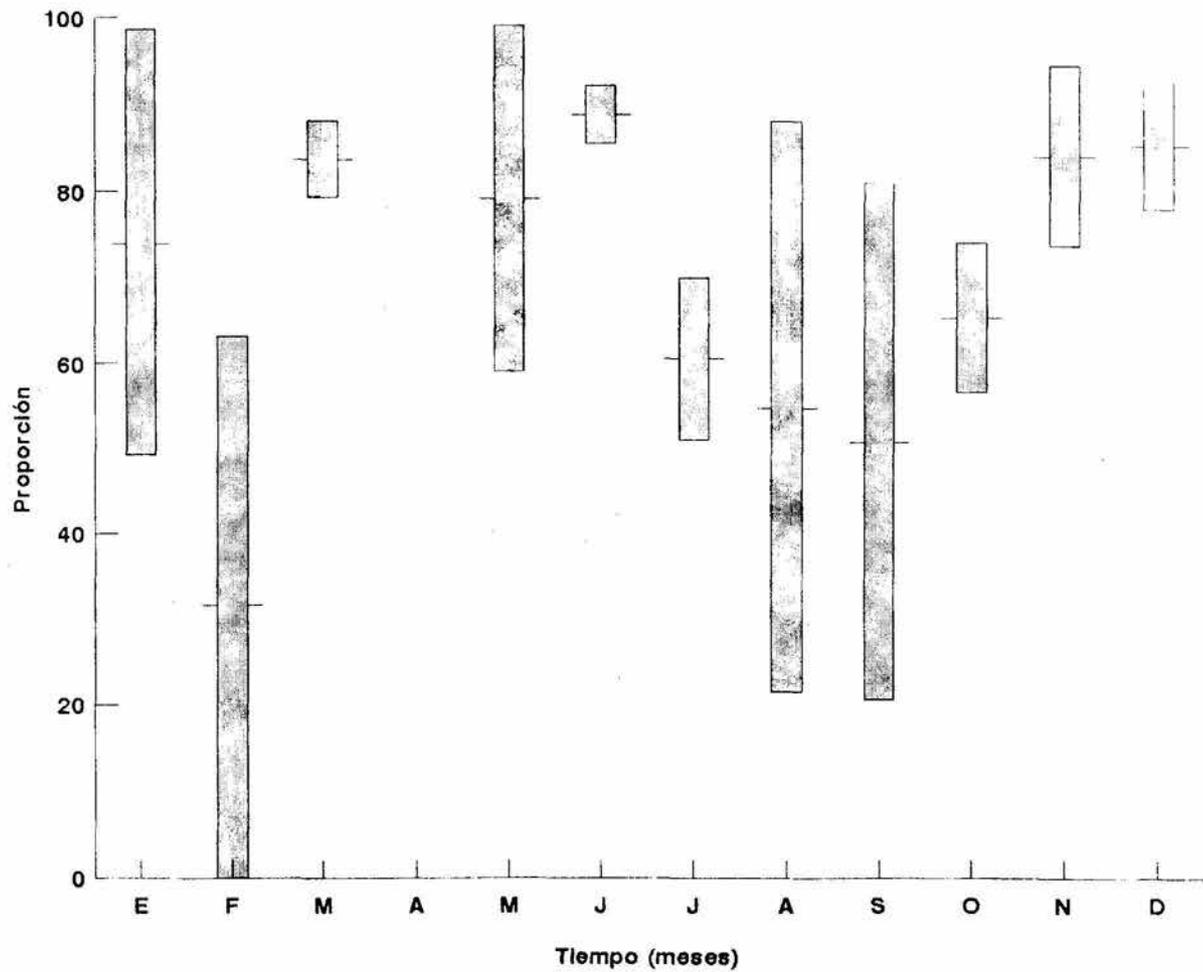
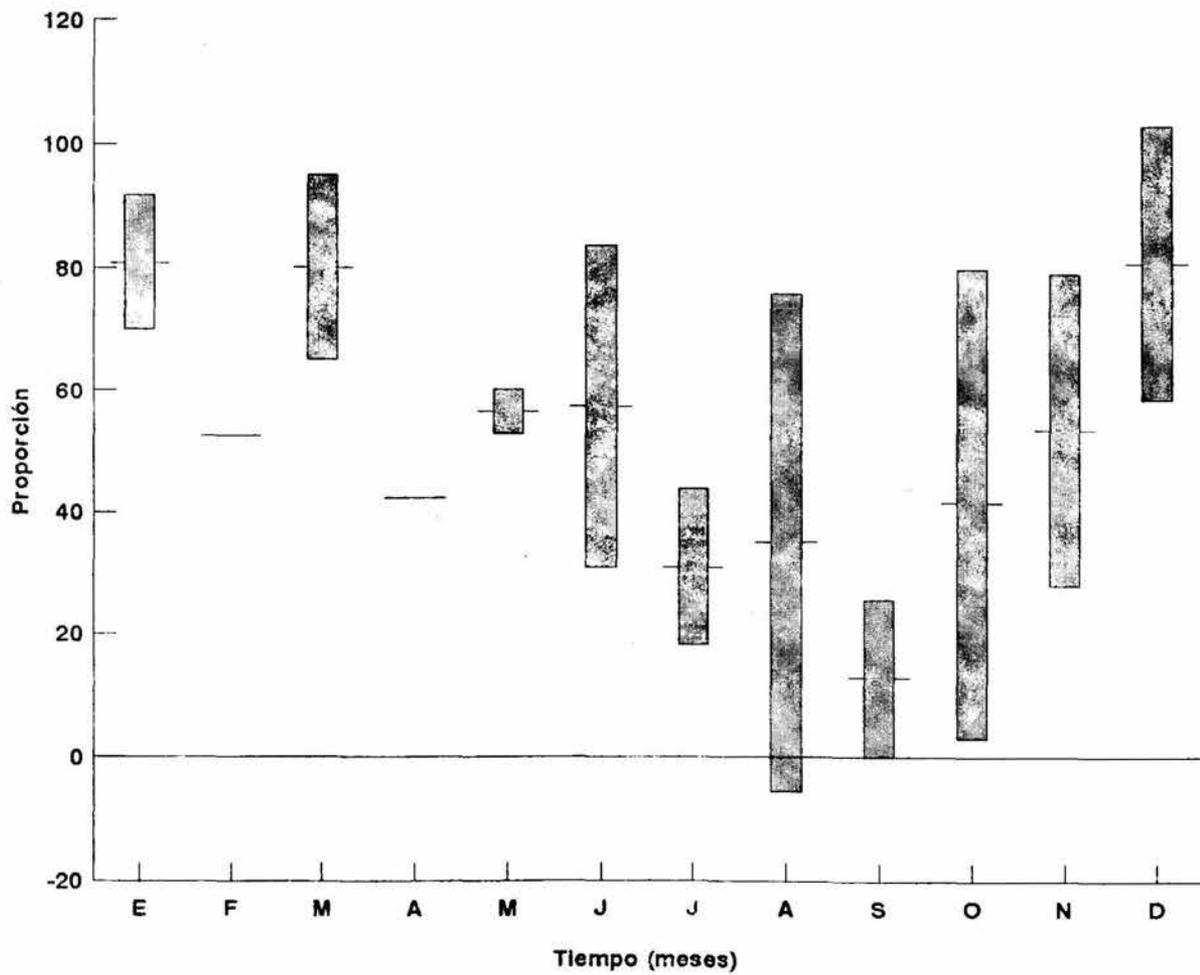


Figura 3.4 Promedio mensual de los machos en reproducción a lo largo del año. Se consideraron los 12 años de trabajo de campo.



reproductivo, a pesar de haberse capturado en más de una ocasión (fig. 3.5).

De 93 machos pertenecientes a 21 cohortes, se observó que el 83.7% presentó evidencia de actividad sexual (con testículos escrotados de más de 20 mm y vesícula seminal más de 10 mm) al menos en un periodo de captura. El 16.3% no se capturó en estado reproductivo, a pesar de haberse capturado en más de una ocasión (fig. 3.6).

3.2.d. Edad a la primera reproducción en hembras y machos.

La edad mínima a la que una hembra presentó evidencias de madurez, fue a los dos meses. De 146 hembras, el 61.0% maduró a los dos meses de edad, el 25.3% a los cuatro meses, el 12.3% a los seis meses, el 0.7% a los ocho meses y el 0.7% (una hembra) hasta el año de edad (fig. 3.7).

En los machos, la edad mínima a la madurez se alcanzó a los seis meses. De 77 individuos el 44.2% maduró a los seis meses, el 51.9% a los 8 meses y el 3.9% a los 10 meses (fig. 3.8).

3.2.e. Edad a la que se concentra la reproducción.

Las 146 hembras que maduraron y presentaron lactancia, tuvieron al menos 490 camadas. La mayor proporción (72.6%) de camadas se manifestó entre los dos meses y el año de edad (N=356), el 24.2% (N=119) ocurrió entre el año de edad y hasta los

Figura 3.5 Comportamiento reproductor de las hembras de L. pictus. Se consideró sólo la información de 21 cohortes.

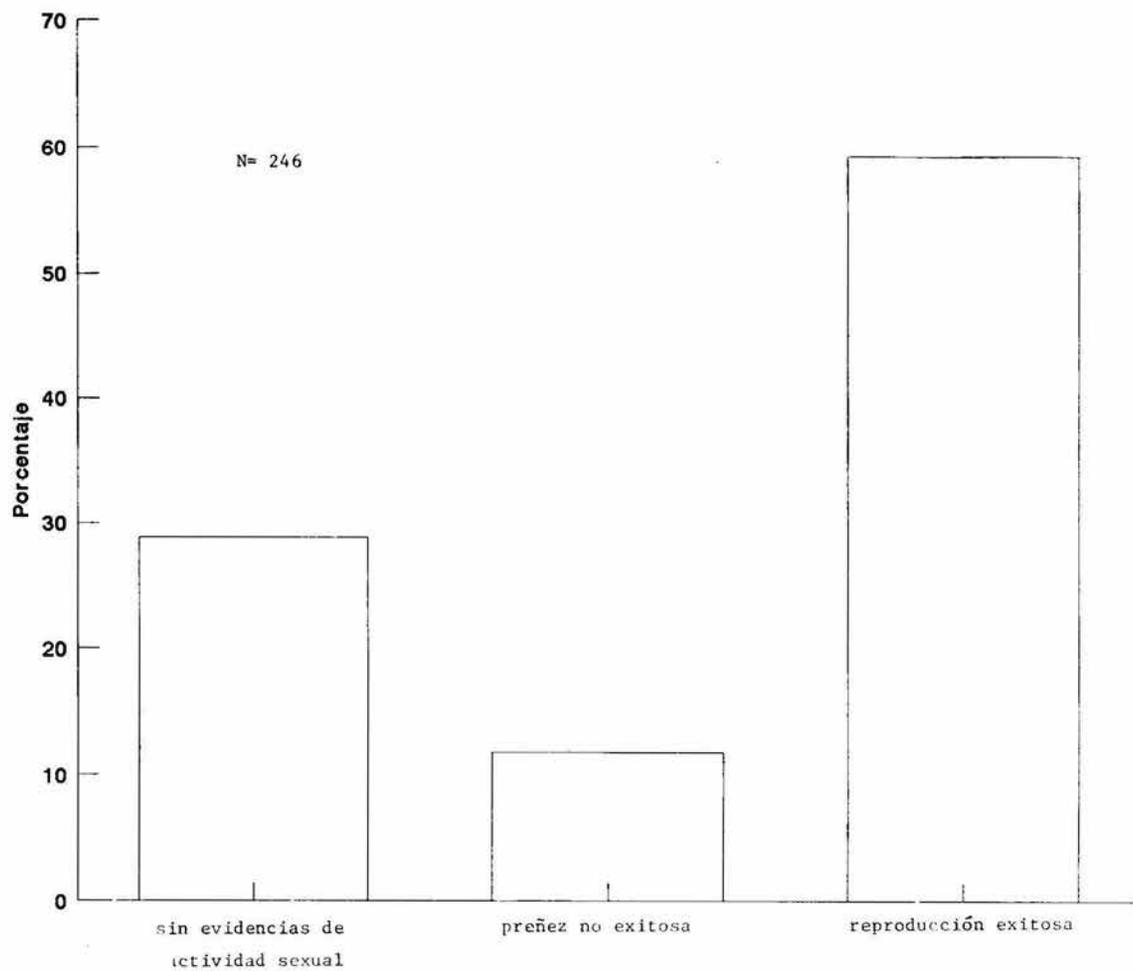


Figura 3.6 Comportamiento reproductor de los machos de L. pictus. Se consideró sólo la información de 21 cohortes.

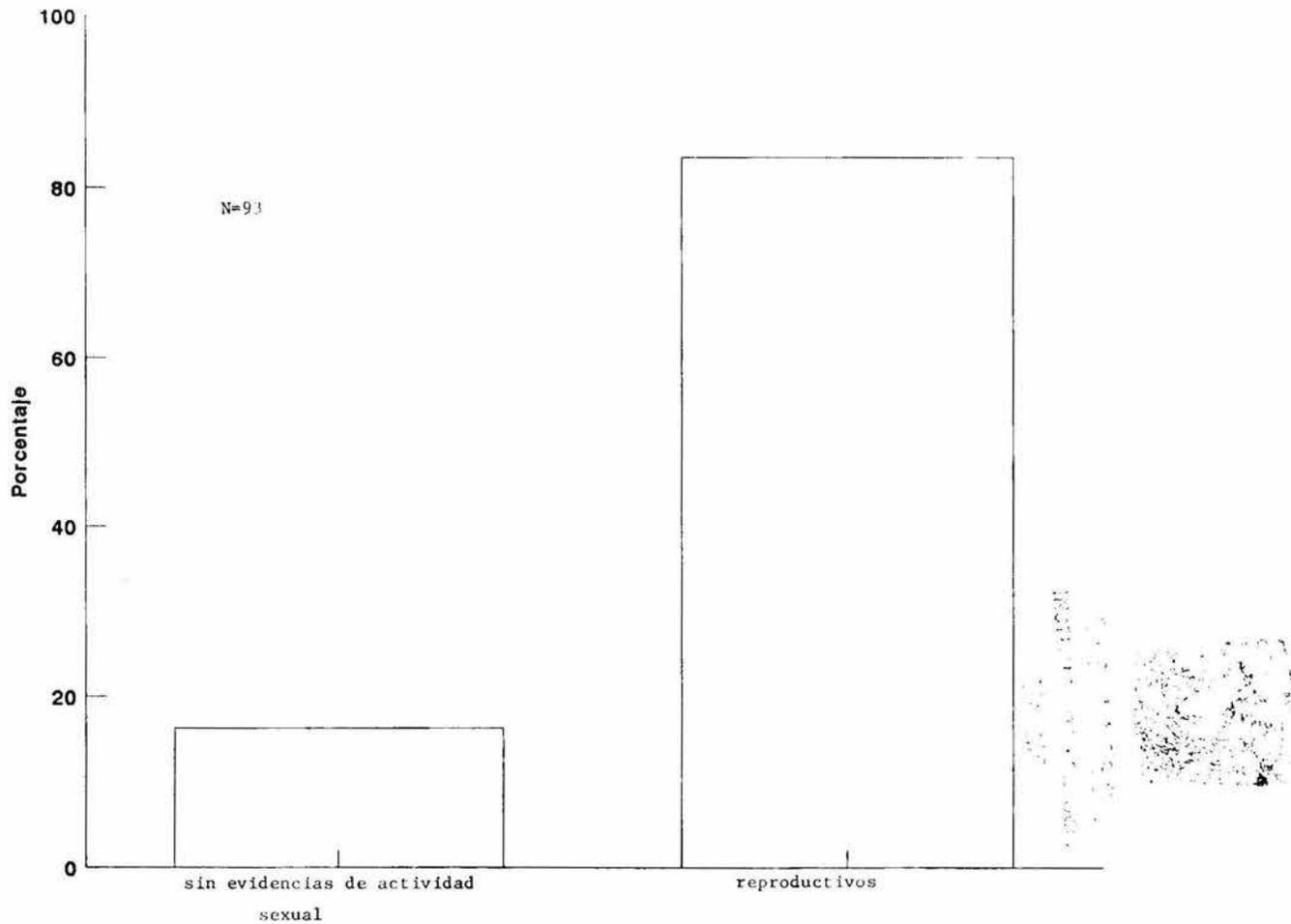


Figura 3.7 Edad a la madurez y éxito de la lactancia de las hembras de L. pictus. Considerando los datos de 21 cohortes.

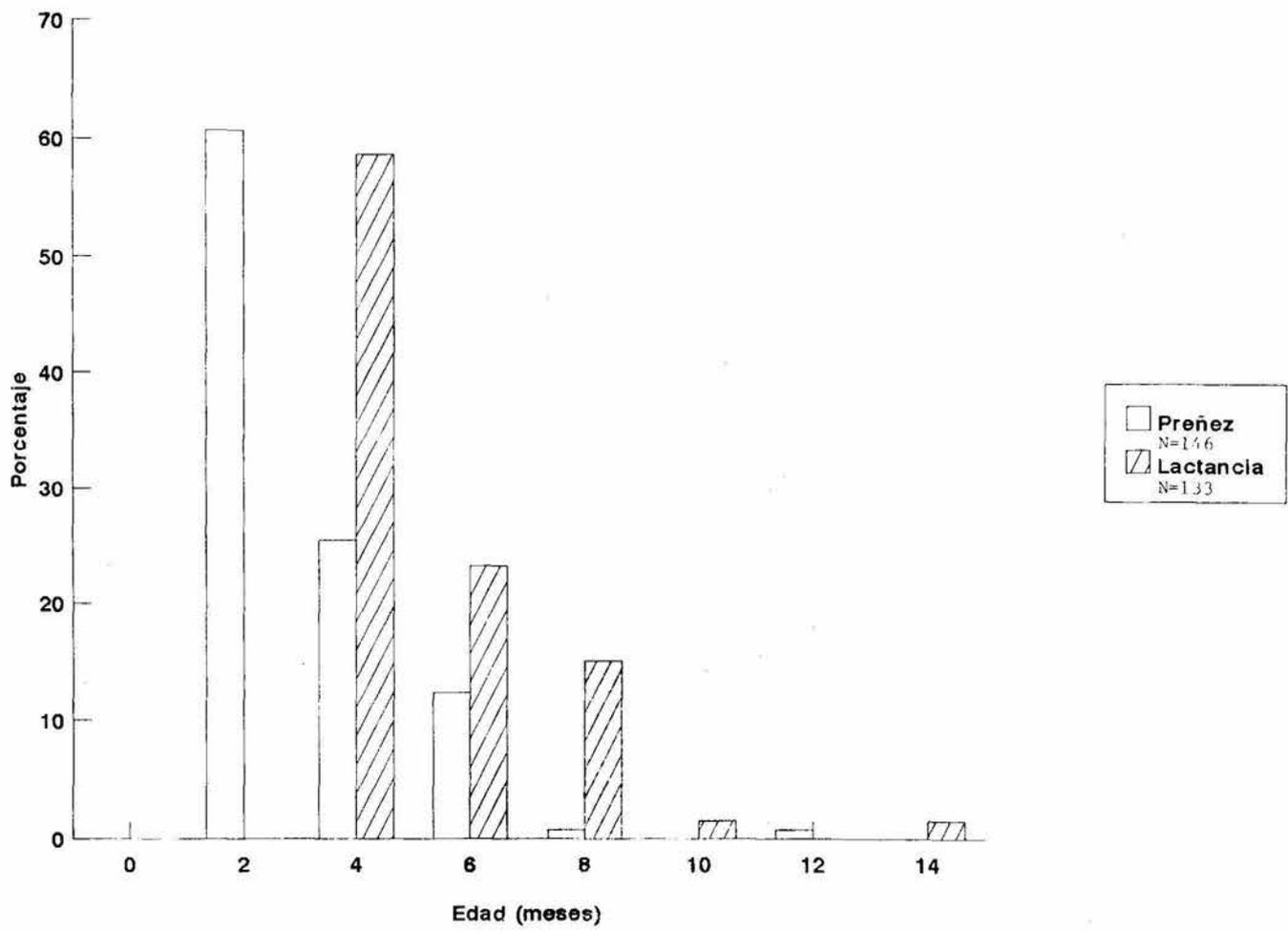
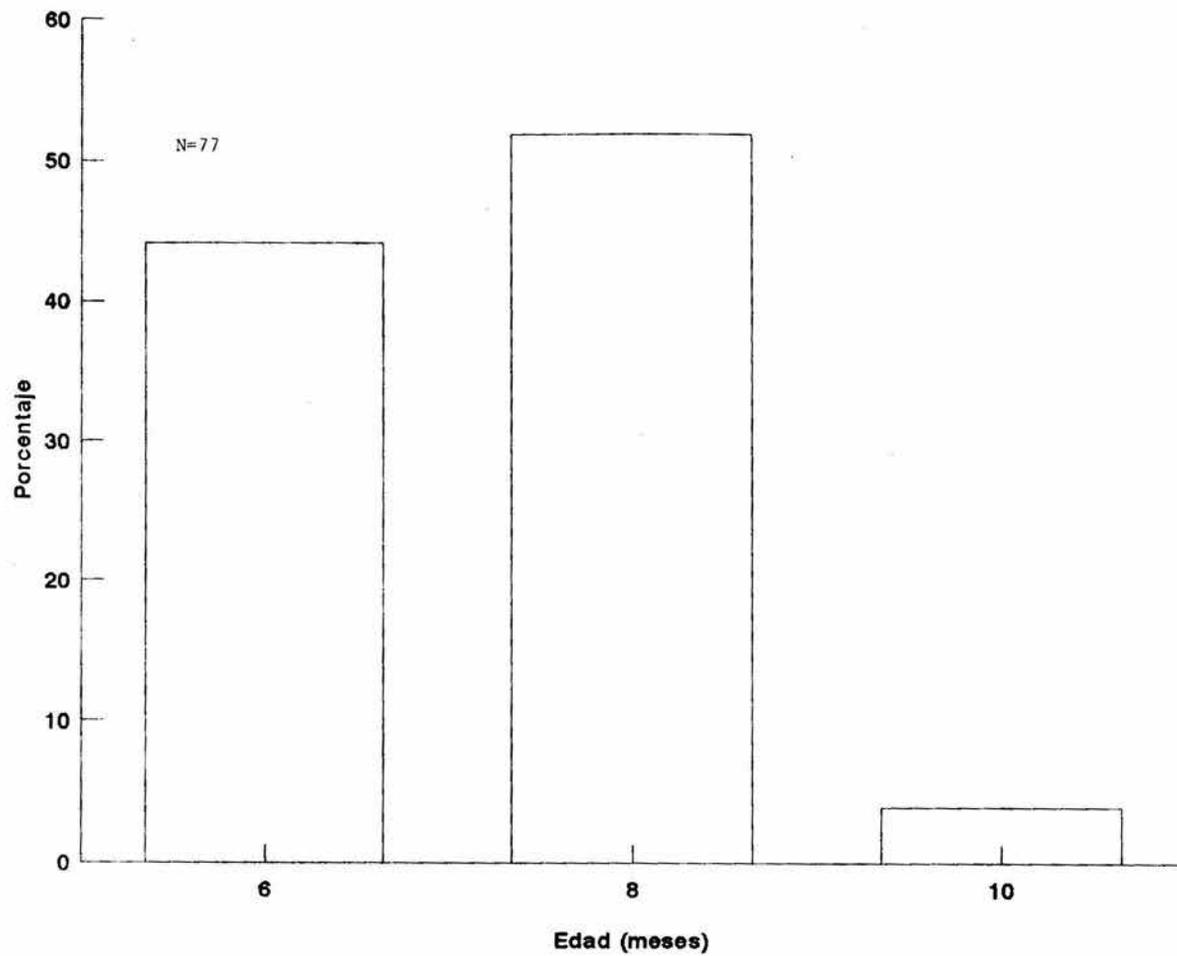


Figura 3.8 Edad a la primera madurez en los machos de L. pictus. Considerando la informacion de 21 cohortes.



dos años, y el 0.2% (N=1) tuvo su último evento de reproducción a los tres años tres meses (fig. 3.9).

Los 77 machos que manifestaron madurez sexual, se encontraron 245 veces con indicios de reproducción. En el 73.1% de los casos (N=180) la reproducción se presentó entre los seis meses y el año de edad, en el 22% de los casos del año de edad hasta los dos años (N=24), y el 0.4% (N=1) se encontró activo hasta los dos años cuatro meses (fig. 3.10).

3.2.f. Frecuencia de los eventos de reproducción. En promedio se encontró que las hembras presentaron 3.67 ± 2.64 eventos de lactancia durante su vida. El 59% de las hembras recapturadas (N=79) mostraron de uno a tres periodos de lactancia, el 26% (N=35) mostraron de cuatro a seis periodos de lactancia y el 0.75% (N=1) tuvo por lo menos 14 eventos de lactancia. El lapso mínimo observado entre dos periodos de lactancia consecutivos en hembras recapturadas fue de dos meses (fig. 3.11).

Debido a que los machos no presentan evidencias externas de los eventos reproductivos de los que participan, es difícil evaluar la frecuencia de éstos eventos. Asumiendo que entre más tiempo permanezca activo sexualmente un macho, tendrá más oportunidades de aparearse, los eventos reproductivos pueden relacionarse con el número total de capturas en que se encontraron reproductivos. El 7.7% de

Figura 3.9 Edad a la que se concentró la reproducción en las hembras de L. pictus. Considerando los datos de 21 cohortes.

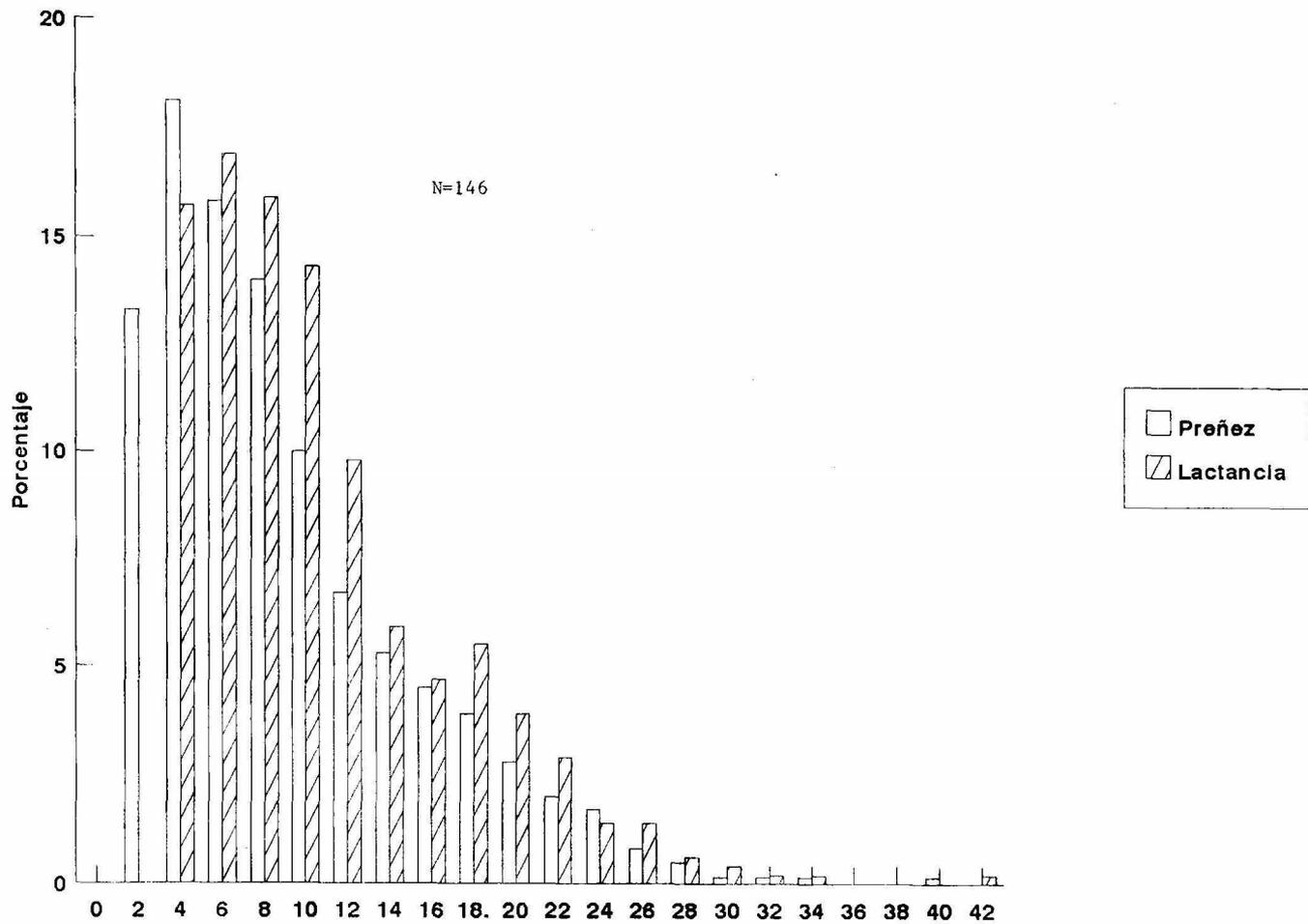


Figura 3.10 Edad a la que se concentró la reproducción en los machos de L. pictus. Considerando los datos de 21 cohortes.

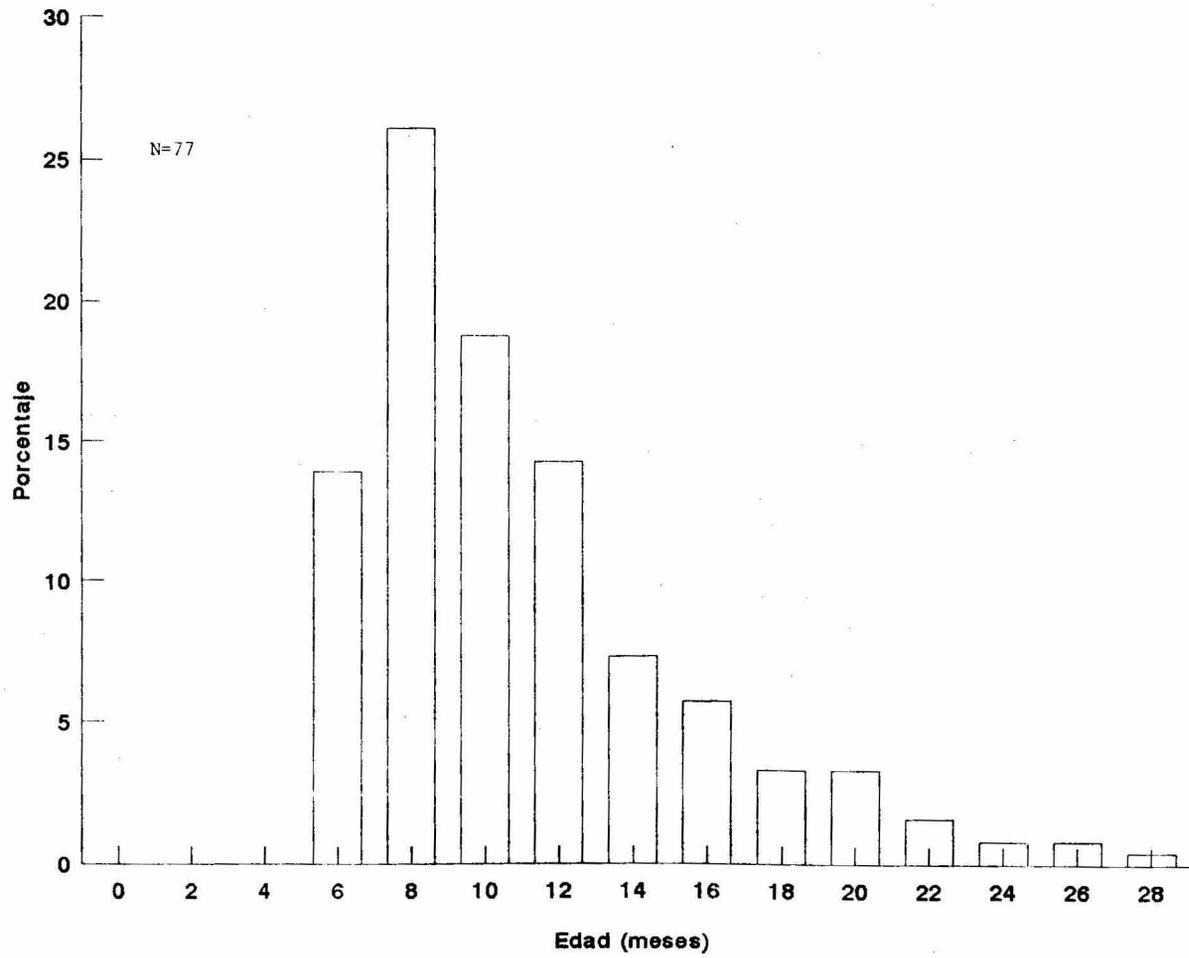
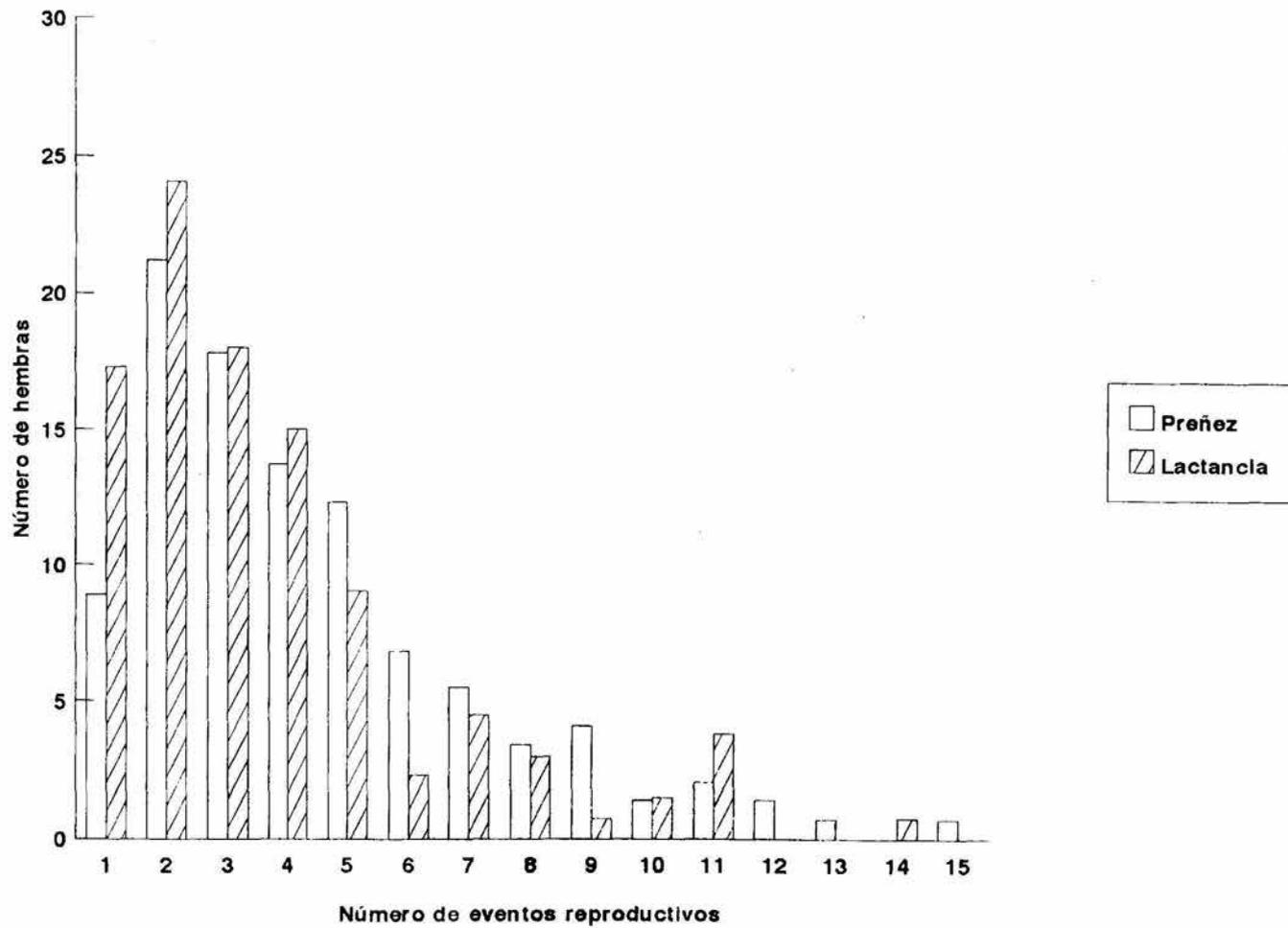


Figura 3.11 Frecuencia reproductiva considerando el número de períodos de preñez y lactancia que tuvieron las hembras en cualquier momento de su vida. Analizando los datos de 21 cohortes.



los machos se encontraron activos sólo en un periodo de captura, pero la moda fue de tres; uno de los machos se encontró activo en 11 periodos (fig. 3.12).

3.2.g. Eventos de lactancia consecutivos. De 188 hembras, el 42% tuvo un periodo de inactividad sexual después de haber presentado su primer evento de lactancia. El 23% tuvo dos eventos de preñez continua (N=44), pero de éstas, sólo el 86% tuvo éxito en la reproducción que ocurrió durante la lactancia (N=38). El número de eventos reproductivos sin periodos intermedios de inactividad, disminuyó progresivamente conforme aumentó la frecuencia. La disminución fue más marcada después de seis eventos, cuando se encontró preñez en el 3.7 % de las hembras (N=7) y lactancia en el 1.1% (N=2). Una hembra tuvo como máximo 14 periodos de preñez, de los cuales 11 periodos fueron continuos (fig. 3.13).

3.2.h. Continuidad de la reproducción en los machos. Los machos no presentaron periodos de inactividad sexual intermedios, o el tiempo de reposo fue muy corto y no fue posible registrarlo. De 59 machos que se encontraron en actividad sexual en más de una ocasión, sólo uno presentó los testiculos en posición inguinal y el epididimo reducido, después de dos periodos de captura en que había manifestado actividad reproductiva. Posteriormente éste individuo

Figura 3.12 Frecuencia reproductiva en los machos, considerando el número de periodos de captura en que tuvieron los testiculos escrotados de más de 20 mm y el epididimo de más de 10 mm. Analizando los datos de 21 cohortes.

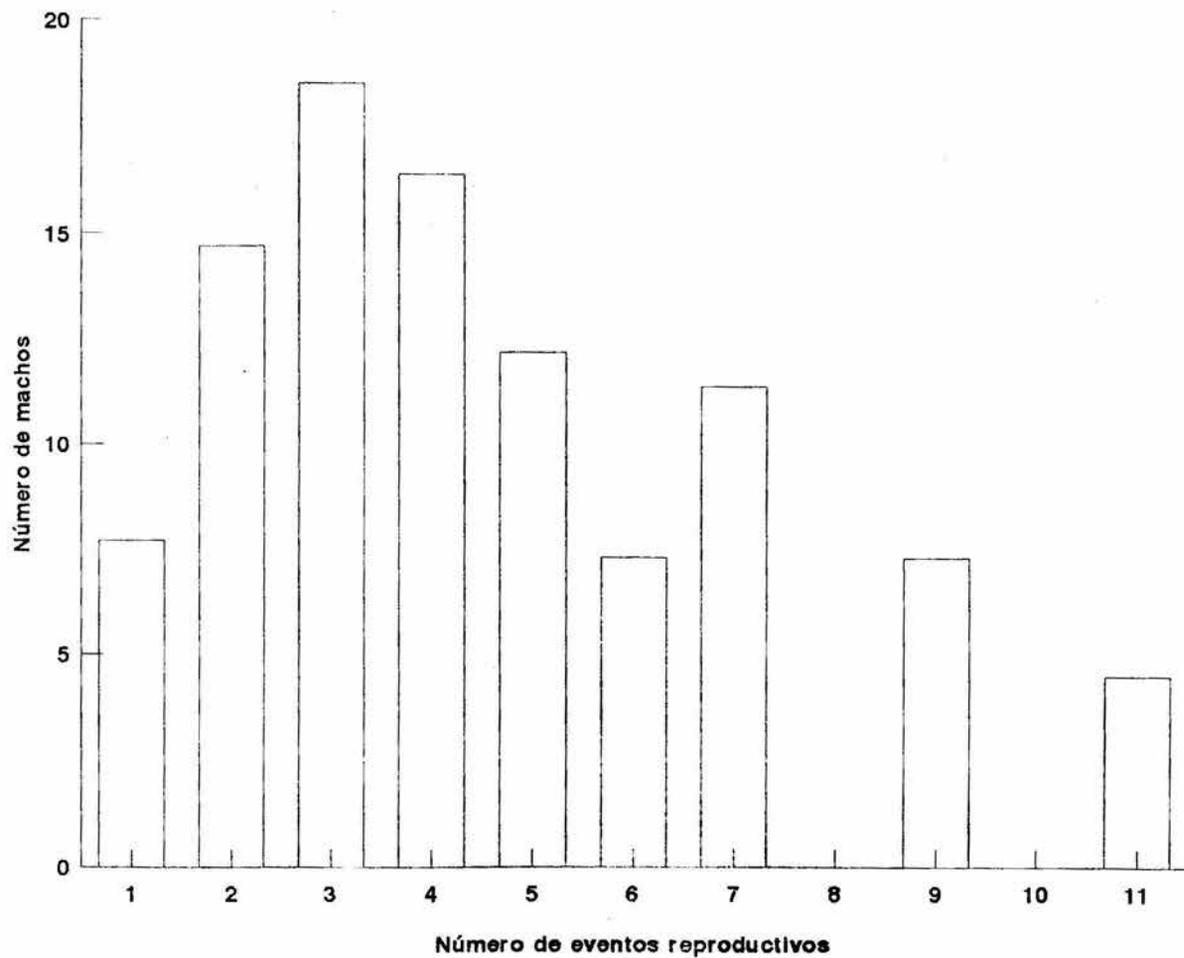
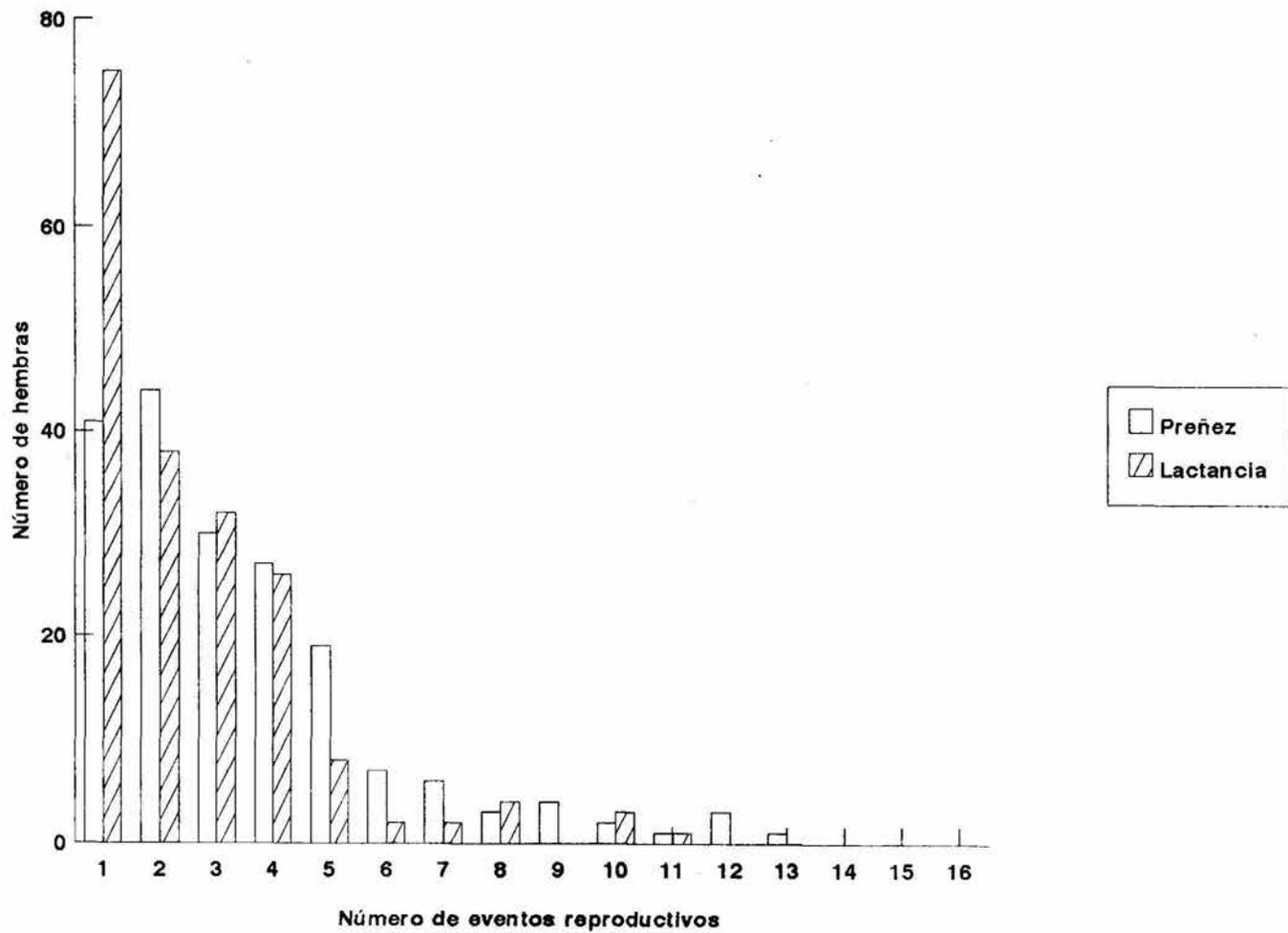


Figura 3.13 Frecuencia reproductiva considerando el número de periodos preñez y lactancia consecutivos que mostraron las hembras a lo largo de su vida. Analizando los datos de 21 cohortes.



permaneció activo otros cuatro periodos de captura continuos.

3.2.i. Relación entre la frecuencia de eventos reproductivos y la edad a la primera reproducción. La frecuencia de los eventos reproductivos disminuyó conforme aumentó la edad a la primera reproducción en las hembras (fig. 3.14). Donde se observa que el 61.6% (N=90) de los eventos de lactancia, se concentró en hembras que maduraron a los dos meses de edad; el 22.6% (N=33) en las que maduraron a los cuatro meses, y el 14.4% (N=21) en las que maduraron a los seis meses.

En los machos, el 45.4% (N=35) de las ocasiones en que se encontraron en estado reproductivo, se trató de individuos que maduraron a los seis meses; el 51.9% (N=40) de los que maduraron a los ocho meses; y el 2.6% (N=2) de los individuos que maduraron a los 10 meses de edad (fig. 3.15).

3.2.j. Relación entre el éxito de los eventos de reproducción y la edad a la primera reproducción. Del 100% de las hembras que maduraron y se preñaron a los dos meses de edad, el 87.7% (N=79) tuvo éxito en la lactancia. Mientras que sólo el 69.6% (N=23) de las que maduraron y se preñaron a los cuatro meses y el 80.9% (N=17) de las que

Figura 3.14 Proporción de eventos reproductivos en las hembras primiparas a diferentes edades. Considerando los datos de 21 cohortes.

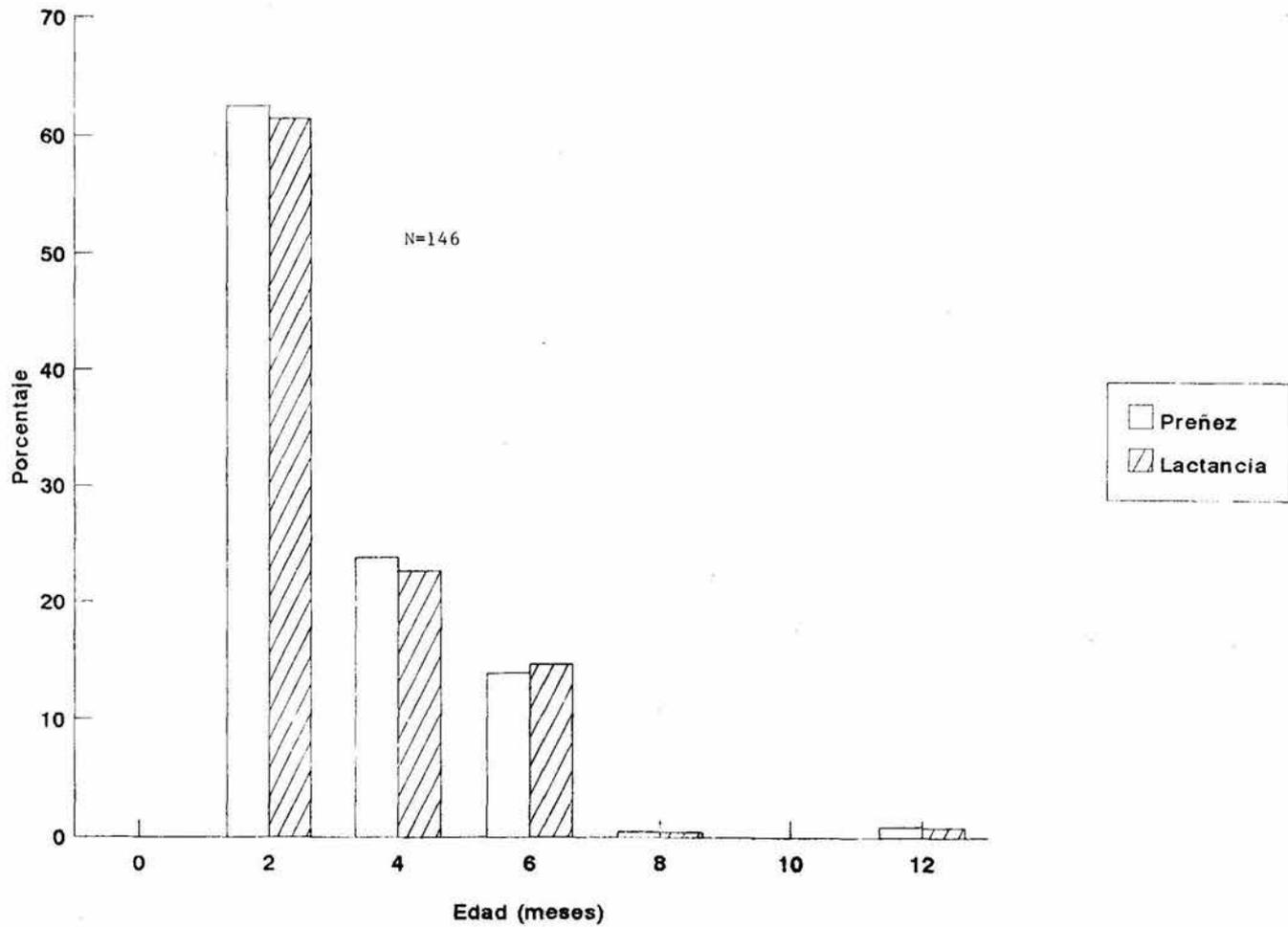
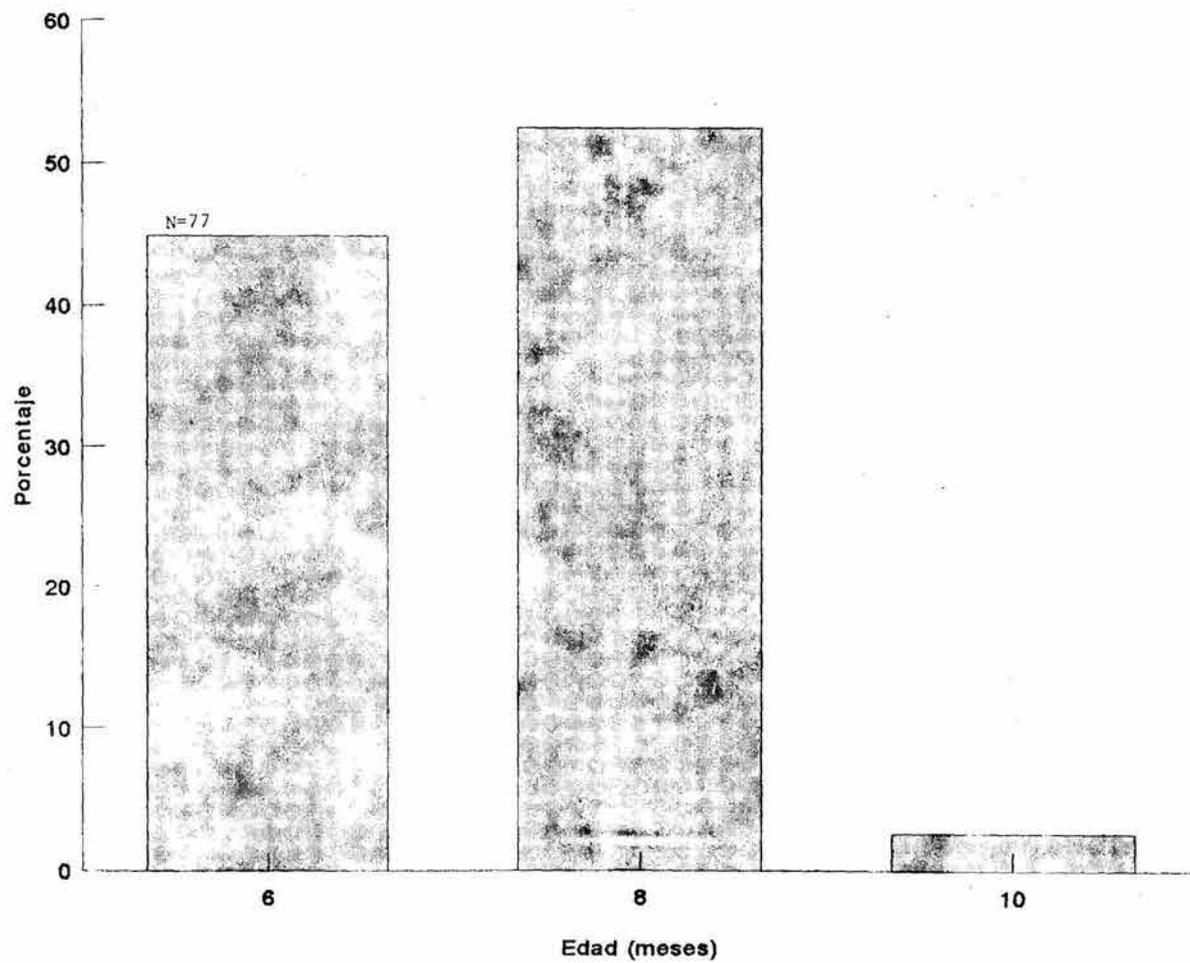


Figura 3.15 Proporción de eventos reproductivos en los machos primíparos a diferentes edades. Considerando los datos de 21 cohortes.



maduraron y se preñaron a los seis meses lactaron (fig. 3.16).

3.2.k. Relación entre el crecimiento y la edad a la primera reproducción. Las hembras que maduraron a los dos meses de edad tuvieron en ese momento una longitud total promedio de 203.2 ± 18.1 mm. En comparación con los 201.2 ± 19.8 mm y los 197.5 ± 10.96 mm que tuvieron a los dos meses de edad las hembras que maduraron a los cuatro y seis meses respectivamente. Sin embargo, a los seis meses de edad, las hembras que maduraron a los dos meses, median 227.4 ± 10 mm, las que maduraron a los cuatro meses 230.3 ± 8.03 mm, y las que maduraron a los seis meses, 230 mm. La longitud total máxima (240 mm) en las hembras, se alcanzó al año de edad, a los 10 meses y a los ocho meses, por las hembras que maduraron a los dos, cuatro y seis meses respectivamente. Es decir, las hembras que se reprodujeron a los dos meses, tuvieron un tamaño mayor al momento de la madurez, que las que se reprodujeron a los cuatro, o a los seis meses; sin embargo, tardaron más tiempo en alcanzar la longitud total máxima (fig. 3.17).

Los machos que maduraron a los seis meses, tuvieron un tamaño ligeramente mayor y fueron más pesados desde subadultos, que los que maduraron a los ocho o diez meses de edad. Esta diferencia se mantuvo toda la vida (fig. 3.18 y 3.19).

Figura 3.16 Exito de la lactancia con relación a la edad a la madurez en las hembras de L. pictus. Considerando los datos de 21 cohortes.

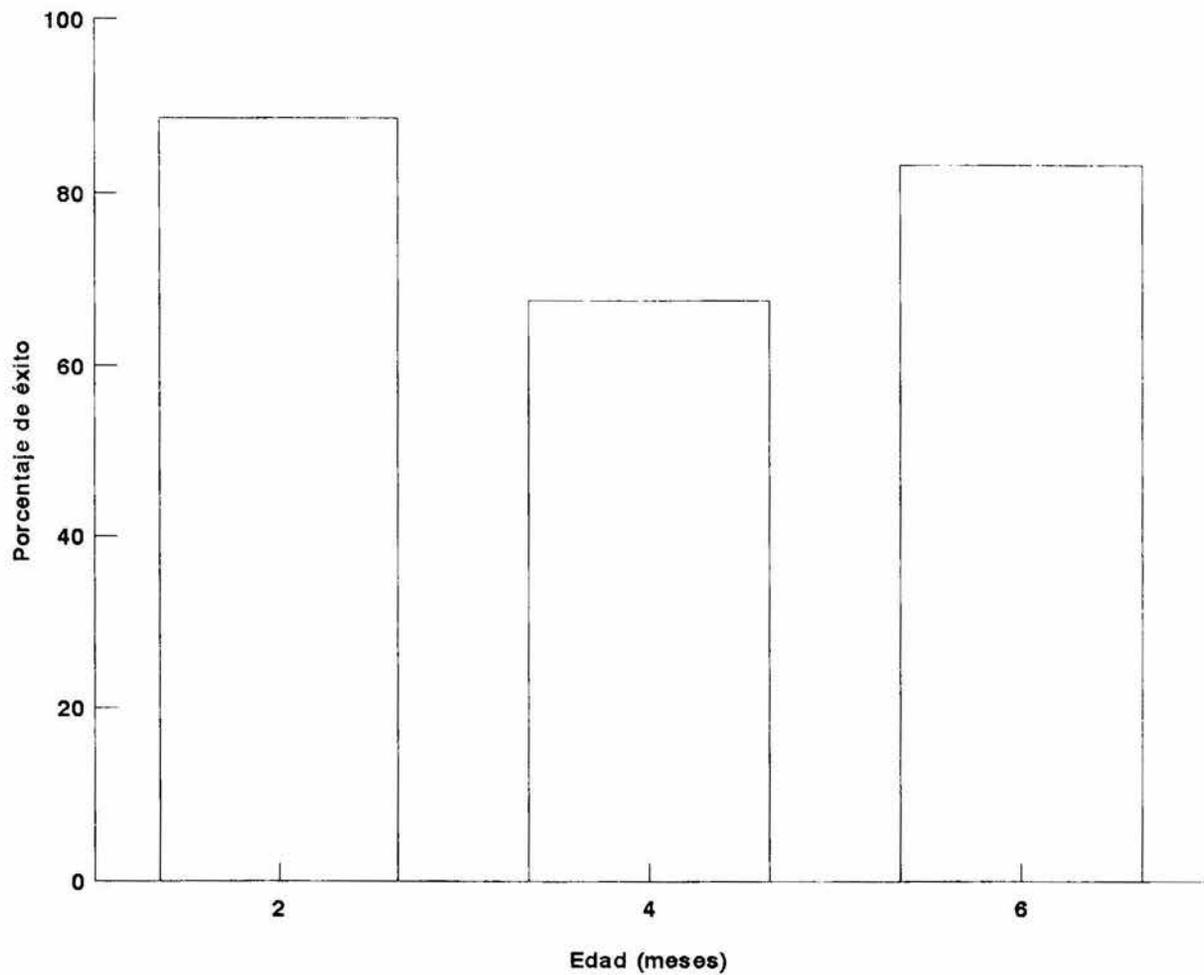


Figura 3.17 Cambios en la longitud total de las hembras de L. pictus a diferentes edades, y su relación con la edad a la madurez. Considerando los datos de 21 cohortes.

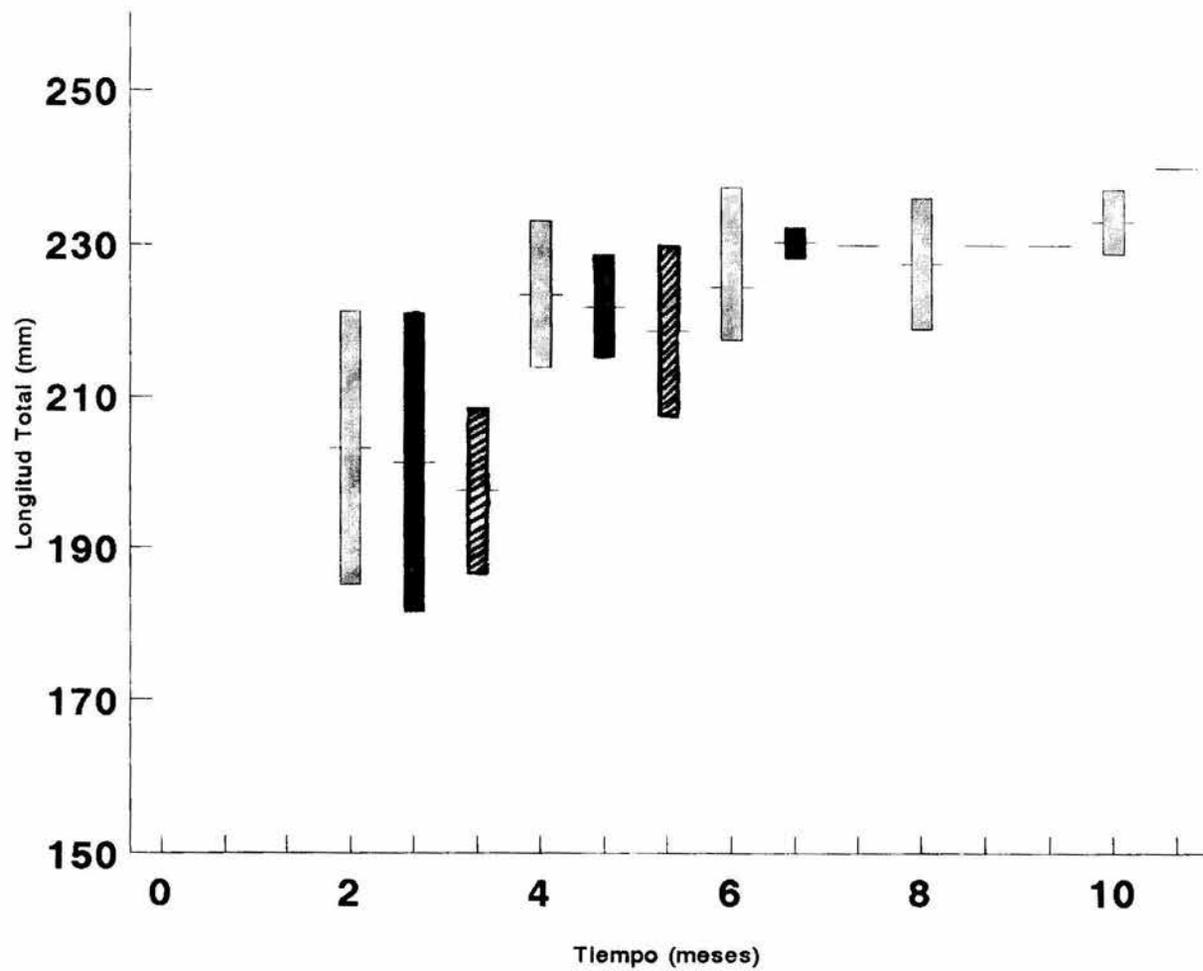


Figura 3.18 Cambios en la longitud total de los machos de L. pictus a diferentes edades, y su relación con la edad a la madurez. Considerando los datos de 21 cohortes.

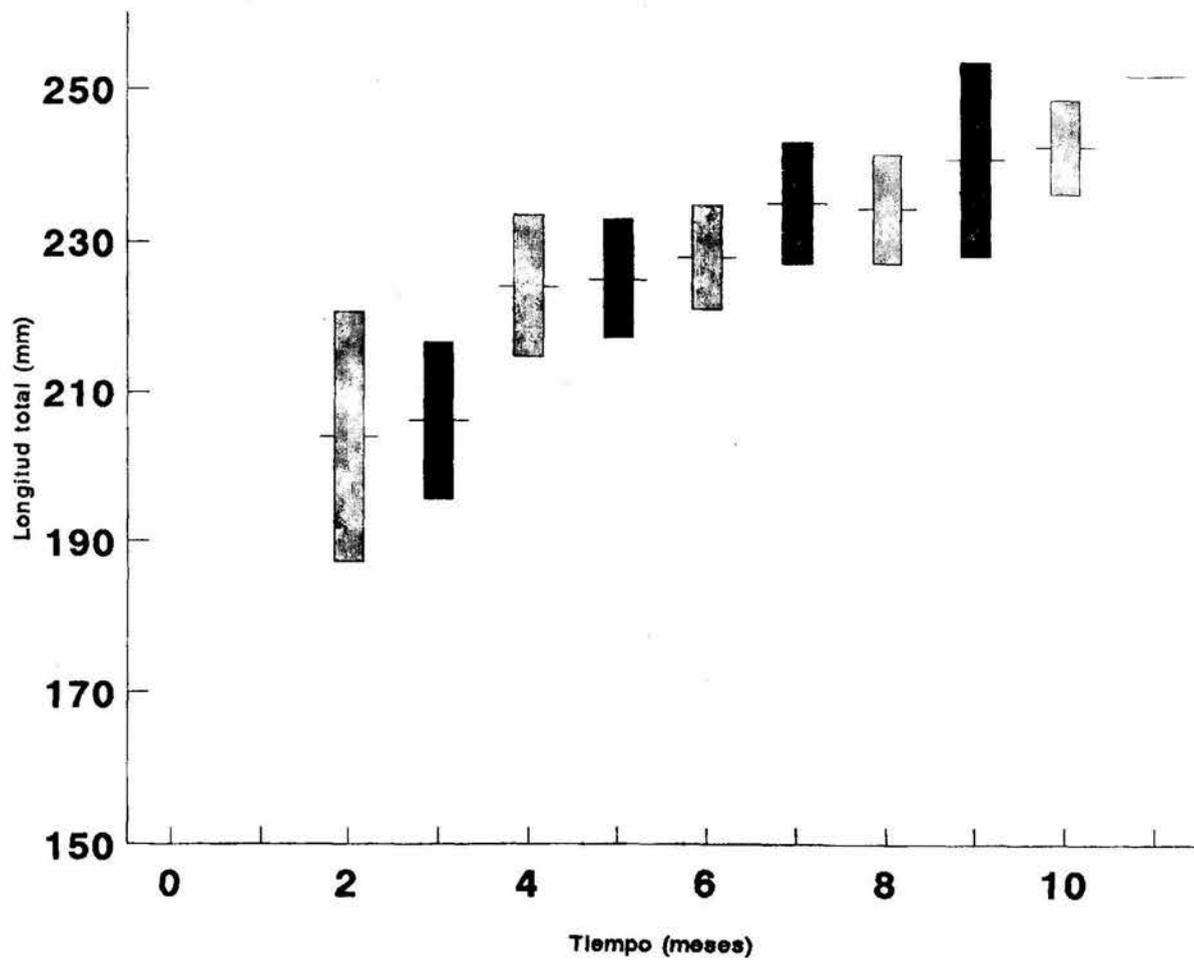
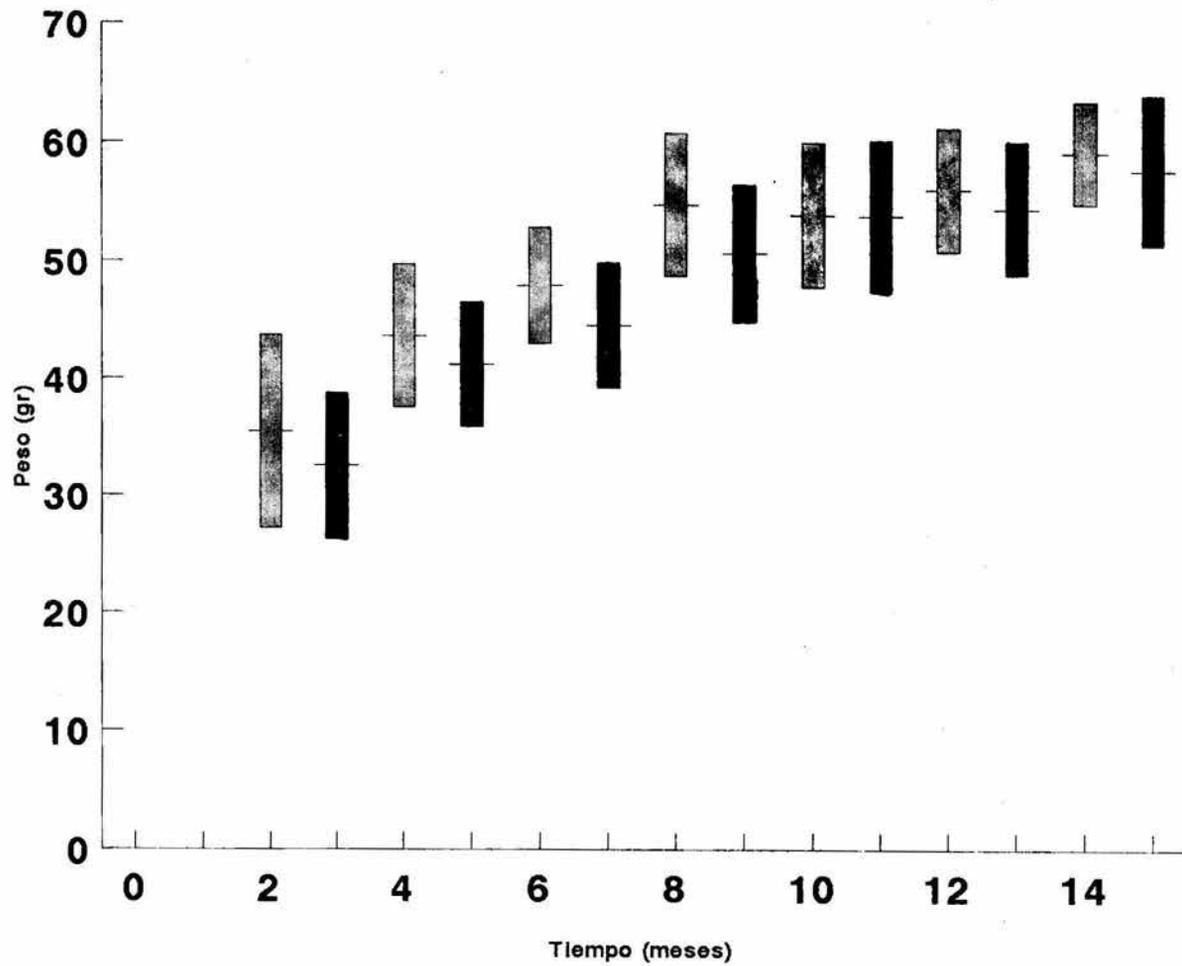


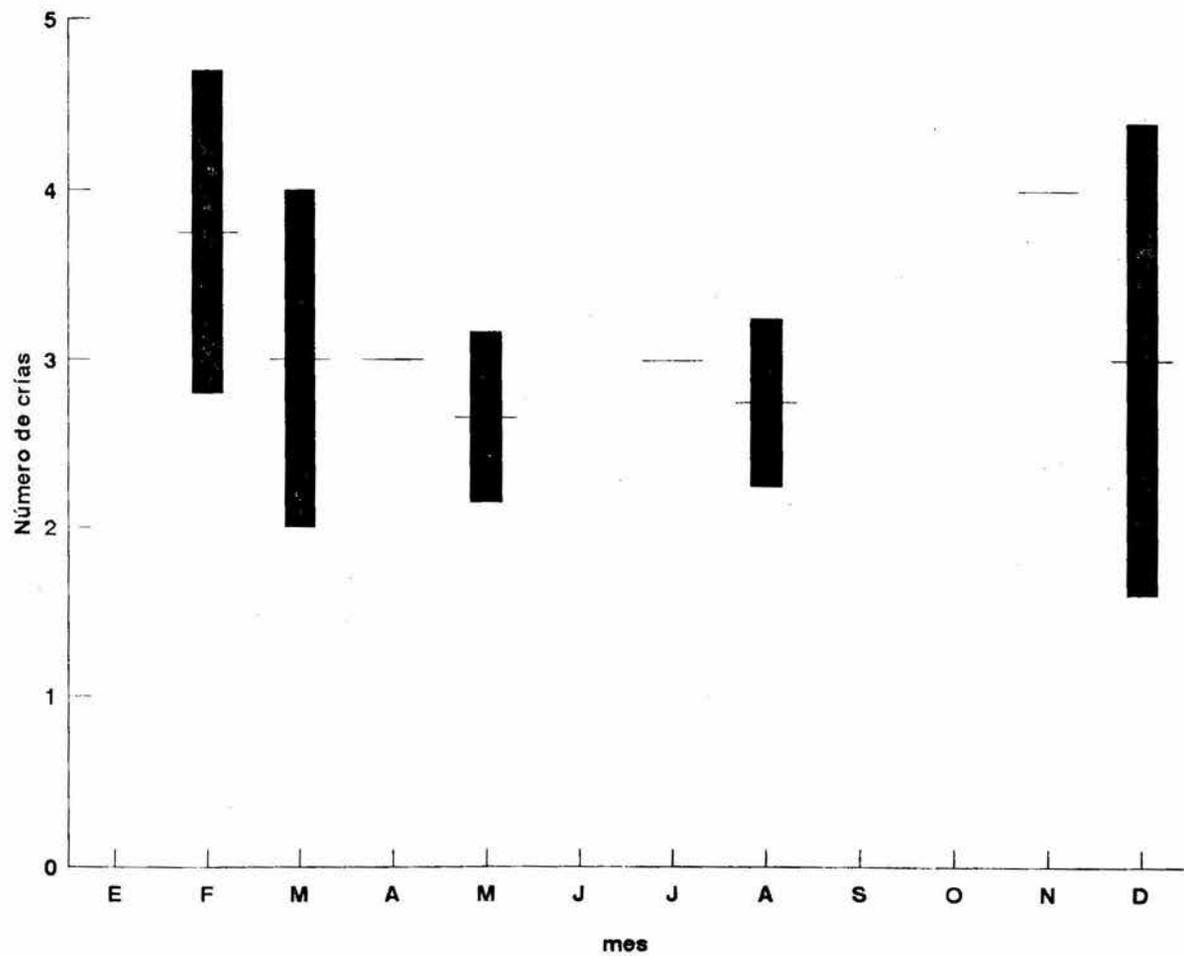
Figura 3.19 Cambios en el peso de los machos a diferentes edades, y su relación con la edad a la madurez. Considerando los datos de 21 cohortes.



3.2.1. Tamaño de la camada. El promedio del tamaño de camada de 21 especímenes de L. pictus que se encuentran depositadas en la colección mastozoológica del IBUNAM, fue de 3.1 crías, con un intervalo de 2 a 5 y una desviación estandar de 0.79. A pesar de que no se cuentan con datos del tamaño de camada para todo el año, aparentemente hubo variaciones en el tiempo. A principios y mediados de la estación seca (noviembre a febrero), el promedio y la desviación estandar fueron más grandes, que a fines de la estación seca y mediados de la húmeda (fig. 3.20). No se encontró una relación significativa entre el tamaño de camada y el tamaño del cuerpo de las hembras ($Y = -3.0262 + 0.027523 X$; $P > 0.05$; $F = 1.4679$; $r^2 = 12.8$; $Y =$ tamaño de camada, $X =$ longitud total del cuerpo).

3.2.m. Patrón de reproducción. De mayo de 1979 a julio de 1985, se encontró una alta proporción de hembras en reproducción en todos los periodos de captura. La alta proporción de hembras con estro de postparto, indica que el patrón de reproducción de la especie en ese tiempo fue poliestro continuo con estro de postparto. Sin embargo, a partir de julio de 1985 y hasta julio de 1987, la baja proporción de hembras activas indican que el patrón de reproducción de la especie no fue continuo. Sin embargo, los datos con que se cuenta no son suficientes para

Figura 3.20 Variación en el tamaño de la camada a lo largo del año. Se consideraron datos de 21 especímenes depositados en la colección mastozoológica del IBUNAM.



determinar el comportamiento reproductor de las hembras en ese tiempo.

Potencial reproductivo. El promedio de la frecuencia de los eventos de lactancia que presentaron las 146 hembras de las 21 cohortes, fue de 3.67. Como el tamaño de camada es de 3.1 crías, en promedio una hembra tuvo 11.4 crías en su vida. El potencial reproductivo máximo, se encontró en una hembra que tuvo 14 camadas, y que pudo haber producido alrededor de 43 crías, en por lo menos tres años y 6 meses que se recapturó y se pudo registrar información sobre su reproducción.

3.2.ñ. Alimentación. En el cuadro 3.1 se enlistan las 69 especies de semillas que han sido encontradas en los abazones de *L. p. pictus*, por Pérez (1978); Pérez *et al.* (1979) y Ceballos (1989), en zonas cercanas al área de este estudio. Observándose además, la disponibilidad de semillas de diferentes especies en todos los meses del año (Bullock y Solis, 1990; herbario nacional).

DISCUSION.

3.3.a. Actividad reproductiva de *L. p. pictus* durante el período de estudio. Como se observa en la figura 3.1 las condiciones de reproducción de las hembras cambiaron a lo largo del estudio. Al parecer éstos cambios se relacionaron con la abundancia de la precipitación, porque de mayo de

Cuadro 3.1. Semillas de las que se alimenta L. pictus.

Especie	Meses de Colecta												No. sem.	
	E	F	M	A	m	J	j	A	S	O	N	D	*P	*C
Familia Acanthaceae <u>Dicliptera resupinata</u> <u>Ruellia sp.</u>														1 8
Familia Anacardiaceae <u>Comocladia engleriana</u> <u>Spondia purpurea</u>				*	o	o	*							1 11f
Familia Bignoniaceae <u>Crescentia alata</u> <u>Tabebuia rosea</u>							*				*			1 18
Familia Bombacaceae <u>Ceiba aescucifolia</u>					*									2
Familia Boraginaceae <u>Cordia alliodora</u> <u>Cordia dentata</u> <u>Cordia elaeagnoides</u>		*												23 7 i
Familia Capparidaceae <u>Crataeva tapia</u>	X	X	X				X				X	+	12	
Familia Capparidaceae <u>Crataeva tapia</u>														1
Familia Cochlospermaceae <u>Cochlospermum vitifolium</u>					*									15
Familia Combretaceae <u>Combretum fruticosum</u>													4	
Familia Convolvulaceae <u>Ipomea sp.</u> <u>Ipomea spp.</u> <u>Ipomea arborences</u> <u>Ipomea nil</u> <u>Ipomea wolcottiana</u>	X					X			X		X	X	19 11	266 90 8
Familia Cucurbitaceae <u>Cyclanthera multifoliolata</u> <u>Echinopepom racemosus</u> <u>Memordica charantia</u>							X				X		10	237 1 5
Familia Euphorbiaceae <u>Cnidoscolus spinosus</u> <u>Cnidoscolus sp.</u> <u>Croton sp.</u> <u>Euphorbia sp</u>								*					1 7 8 7	

1979 a julio de 1985, cuando las variaciones en la precipitación no fueron notables (fig. 2.12), se encontró una gran proporción de hembras con estro de postparto en todos los periodos de captura. Sin embargo, a partir de esa fecha y hasta agosto de 1990, las hembras inactivas o lactantes representaron la mayor proporción en la población. Posiblemente ésto fue consecuencia de la larga sequía que se presentó de 1985 a 1987 (fig. 2.11). Lamentablemente en este estudio no se registró información sobre la disponibilidad de alimento, sin embargo, se sabe que éste disminuyó considerablemente (Bullock, comunicación personal). Lo que provocó una disminución marcada en la reproducción y el cese completo de ésta en agosto de 1986 (fig. 3.1). Esto concuerda con la hipótesis planteada de que un período húmedo desfavorable (precipitación total del período húmedo se encuentra por debajo del promedio anual), inhibe o reduce la reproducción al año siguiente evitando costos futuros a los organismos.

La alta proporción de individuos reproductivos de 1979 a 1985, concuerda con las observaciones de French et al. (1975), que citan para condiciones de laboratorio que las hembras preñadas de Liomys alcanzaron hasta el 80% del total de las hembras. Lloyd (1970); Pinkham (1973); Fleming (1975); y O'Connell (1989), señalan que en ambientes estacionales tropicales la reproducción de los heterómidos es estacional. Sin embargo, el resultado del análisis de

varianza entre las estaciones de sequía y humedad, así como el registro de una gran cantidad de hembras reproductivas de 1979 a 1985, proporciona evidencias de que en situaciones de abundancia de alimento, la reproducción puede ser continua.

A diferencia de las hembras, los machos presentaron diferencias significativas entre las estaciones del año, con un mayor número de individuos reproductivos en la estación seca. Sin embargo, no mostraron diferencias significativas entre los años, aunque no se puede precisar la causa de este comportamiento, es notable que durante todo el estudio se registró un mayor número de hembras reproductivas en comparación con el de los machos. Probablemente debido a que un macho puede tener acceso a un gran número de hembras (probablemente el sistema de apareamiento sea poligineo o promiscuo, porque las hembras recién copuladas presentan un tapón vaginal, que se ha citado podría impedir la inseminación a otros machos competidores; Villa y Sánchez-Cordero, 1989), a su menor residencia en el área de trabajo, y a que aquellos machos que presentan un mayor tamaño y peso desde el inicio de la vida (fig. 3.18 y 3.19) presentan un mayor número de eventos reproductivos (fig. 3.8), favorecen que en el área de trabajo sólo se encuentre el número de machos suficientes para aparear al mayor número de hembras posible, reduciendo de esta manera la competencia por las hembras.

3.3.b. Proporción de individuos reproductivos a lo largo del año. Al agrupar la proporción de hembras reproductivas a lo largo del año, se observa que la reproducción fue continua, con una disminución de la actividad sexual en febrero y en agosto-septiembre. Esto concuerda con la hipótesis de que la reproducción fue continua aunque se concentra a principios y mediados de la estación seca, como consecuencia de la abundancia de alimento (Bullock y Solis, 1990).

Ceballos y Miranda (1986) citan que la reproducción se concentra de fines de enero a mayo o junio, mientras que Ceballos (1989) encontró el pico de reproducción en febrero y el mínimo en mayo, sin embargo, estas diferencias pueden deberse a variaciones ambientales de un año a otro.

Los cambios en la proporción de machos activos a lo largo del año, pudo deberse a cambios en la estructura de edades de la población, y al reclutamiento de machos maduros al final e inicios del año. Considerando que la reproducción de las hembras se concentró de marzo a junio y de noviembre a enero, y que la edad a la madurez en los machos fue de seis a ocho meses, el reclutamiento de individuos maduros fue de octubre a diciembre, y de mayo a julio, lo que coincidió con los máximos de actividad sexual de los machos.

3.3.c. Reproducción de los individuos que se agruparon en cohortes. A pesar de que los individuos tienen como fin próximo dejar el mayor número de descendientes, llama la atención que de las 246 hembras que se encontraron en 21 cohortes; sólo el 59.3% se reprodujera exitosamente al menos en un periodo de captura. Mientras que el 11.8% a pesar de haberse preñado no presentó lactancia, y el 28.9% no se capturó en estado reproductivo, a pesar de haberse recapturado en ocasiones posteriores (fig. 3.5).

3.3.d. Edad a la primera reproducción en hembras y machos.

El 61% de las hembras presentó actividad sexual a los dos meses de edad, y el registro de una hembra que maduró a esa edad y que presentó al menos 14 periodos de lactancia en tres años tres meses, indica que pueden reproducirse toda la vida. Por lo que probablemente muy pocas hembras experimentan la declinación en la fecundidad asociada con la edad, como ha sido citado para Peromyscus leucopus por Fleming y Rauscher (1978).

Es difícil determinar cuáles son los factores que favorecen la madurez a diferente edad entre los individuos de una misma población. Una causa probable es que las hembras adultas con una mayor fortaleza (física, con un almacén de alimento mayor, o con un mejor refugio), le proporcionen a las crías una mejor alimentación, que se refleja en un crecimiento rápido, y como consecuencia una

edad a la madurez temprana. En algunos mamíferos, la decisión de las hembras para reproducirse pareció depender de la nutrición, porque las hembras nulíparas que renunciaron a los costos de reproducirse y alimentar a una camada, pesaron 14% más que las que se habían reproducido al menos una vez (Russell, 1990). De manera que los animales que aplazan la reproducción se encuentran en desventaja selectiva, a menos que se beneficien de la fecundidad tardía o de la sobrevivencia temprana.

La edad a la madurez a los dos meses en las hembras de L. pictus, es más temprana con relación a la de otros heterómidos tropicales como L. salvini, cuyas hembras maduraron entre los 3 y 4 meses, y las hembras de H. desmarestianus que maduraron a los 8 meses (Fleming, 1974b).

Los resultados obtenidos sobre la madurez de los machos a los seis meses, difieren de lo reportado por Ceballos (1989), quien cita una edad a la madurez de tres meses, y es similar a lo reportado para los machos de L. salvini (6 meses) y H. desmarestianus (8.6 meses; Fleming, 1974b). La diferencia con los datos de Ceballos (1989) puede deberse a que éste autor consideró como individuos reproductivos a aquellos que presentaron testículos escrotados, sin considerar el tamaño del epididimo, y probablemente incluyó individuos inmaduros.

El registro de un macho con actividad sexual hasta los dos años tres meses, indica que al igual que las hembras, son activos sexualmente durante toda su vida.

La edad a la madurez tiene una gran influencia en la dinámica de la población, y en la producción de descendientes potenciales dentro del linaje (Millar, 1989). La madurez a diferente edad en las hembras y los machos, puede estar relacionada con el éxito reproductivo y la selección sexual. Para las hembras es importante alcanzar la madurez a una edad temprana porque la posibilidad de tener una camada exitosa es alta (como lo demuestra el hecho de que el 61.6% de los eventos de lactancia se concentró en las hembras que maduraron a los dos meses de edad), y dado que las hembras pueden reproducirse toda la vida, el número de descendientes está relacionado con una edad temprana a la madurez.

Para los machos, lo importante probablemente es adquirir un tamaño grande (como se observa en la fig. 2.18, los machos más grandes maduraron más tempranamente) que les permita competir adecuadamente con otros machos, y tener acceso al mayor número posible de hembras. La diferencia en la edad a la madurez en los dos sexos, reduce sin duda la posibilidad de endogamia entre los hermanos de la población.

3.3.e. Edad a la que se concentra la reproducción. La evidencia de la reproducción en hembras longevas (dos hembras que vivieron mas de dos años, y una que vivió más de tres años, fueron reproductivas todo ese tiempo), muestra que pueden reproducirse exitosamente durante toda la vida. Por esta causa, la reproducción de las hembras esta delimitada por el tiempo de vida de los individuos, y debido a que el tiempo promedio de residencia en las hembras fue de 8.6 meses, ésta es la edad que tiene más representantes en la gráfica de reproducción (fig. 3.9).

3.f. Frecuencia de los eventos de reproducción. Como se citó anteriormente, la frecuencia de los eventos reproductivos estuvo limitada por la edad. De manera que los individuos que permanecieron más tiempo se reprodujeron un mayor número de veces. Sin embargo, como se observa en las figuras 2.11 y 2.12, la mayoría de las hembras y de los machos presentaron de dos a cuatro eventos de reproducción. Esto es similar a lo citado por Millar (1989), quien señala que casi todas las especies de Peromyscus sobreviven sólo lo suficiente para producir 2 ó 3 camadas, aunque fisiológicamente pueden producir más.

3.3.g. Eventos de lactancia consecutivos. El 42% de las hembras tuvo un periodo de inactividad sexual, después de su primer evento de lactancia. Sólo el 23% de las hembras tuvo dos eventos de preñez continua. Y como sugieren Williams

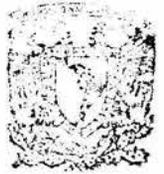
(1966); Tuomi *et al.* (1983); Reznik (1985) y Patrick y Harvey (1988); ésto indica que la reproducción es altamente costosa, y que la maduración de las gónadas, el periodo de preñez y el de lactancia, requieren de una asignación elevada de energía. Por tal razón, probablemente las hembras necesitan periodos intermedios de inactividad sexual, que les ayuden a recuperar y almacenar los recursos necesarios para un siguiente periodo de reproducción. La gran proporción de hembras con estro de postparto en años húmedos (de 1979 a 1985; fig. 3.1), sugiere que como consecuencia de la alta disponibilidad de recursos alimenticios, las hembras pueden tener una reproducción continua (cuadro 3.1). Mientras que los periodos de sequía obligan a las hembras a reducir el número de eventos de reproducción y no permiten la continuidad de los mismos (como se observa en la baja proporción de hembras con estro de postparto de mediados de 1985 a 1987).

3.3.h. Continuidad de la reproducción en los machos. En los machos al parecer la producción del esperma no es tan costosa. De 59 machos que maduraron, sólo uno regresó los testículos a la cavidad abdominal, de manera que una vez que se alcanza la edad a la madurez pueden reproducirse continuamente. Ceballos (1989) cita que hay variación en el tamaño de los testículos pero que la mayor parte del tiempo se encuentran en el escroto. Probablemente el costo que

conlleve la defensa de las hembras y del territorio sea mayor, aunque es difícil de evaluar.

3.3.i. Relación entre la frecuencia de eventos de reproducción y la edad a la primera reproducción. El 61.6% de los eventos de lactancia se concentraron en las hembras que maduraron a los dos meses de edad, lo que demuestra que la madurez temprana les permite tener un mayor número de eventos de reproducción, y probablemente su mayor adecuación. Mientras que en el 51.9% de las ocasiones en que se encontró a un macho reproductivo se trató de individuos que maduraron a los ocho meses de edad, y aunque esto no significa que hayan fertilizado a un mayor número de hembras, podría indicarnos que el entrar a una edad mayor a la reproducción, les aportó mayor fortaleza y experiencia en la competencia por el territorio y por hembras.

3.3.j. Relación entre el éxito de los eventos de reproducción y la edad a la primera reproducción. La mayor proporción de hembras con preñez exitosa, se encontró en las que maduraron a los dos meses de edad (87.7%; fig. 3.16), y considerando que el 61.6% de los eventos de lactancia se concentró en éstos mismos individuos, se puede asegurar que la madurez temprana, permite dejar un mayor número de descendientes.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

3.3.k. Relación entre crecimiento y edad a la primera reproducción. De acuerdo con Williams (1966) y Reznick (1985) el crecimiento impone un costo, y los individuos que maduran tempranamente retardan su crecimiento o el número de eventos reproductivos futuros. Este hecho se corrobora al analizar el crecimiento del cuerpo de las hembras de L. p. pictus con respecto a la edad a la madurez. Como se observa en la figura 3.17, las hembras que maduraron a los dos meses tuvieron un tamaño mayor en ese momento, que las que maduraron después. Sin embargo éstas hembras tardaron más tiempo en alcanzar el tamaño máximo promedio. Lo que indica que hay un costo, entre el crecimiento somático y la madurez temprana.

Esta relación no se observa en los machos, porque los que maduraron a los seis meses, fueron más grandes y pesados toda su vida, en comparación con los que maduraron a los ocho y diez meses. Probablemente en los machos el tamaño es más importante para tener éxito en las interacciones intraespecíficas una vez que se alcanza la madurez, y la reproducción no es tan demandante para ellos como para las hembras, que asignan la energía disponible a la reproducción más que al crecimiento.

3.3.1. Tamaño de la camada. El tamaño de la camada que se obtuvo de 21 especímenes fue de 3.1 ± 0.79 crías, y a principios y mediados de la estación seca (noviembre a

febrero), el tamaño de camada en promedio fue mayor, que a fines de la estación seca y mediados de la húmeda (fig. 3.20). Esta variación puede ser un reflejo de la abundancia de alimento y del estado nutricional de los padres. De acuerdo con Bullock y Solis (1990), la mayoría de las plantas dispersan sus semillas en la temporada seca, que es cuando la camada tuvo un promedio mayor. Lo importante sería sin embargo, evaluar el tamaño de la camada a lo largo de los años, para conocer el efecto de las variaciones climáticas sobre la fecundidad y la frecuencia de los eventos de reproducción.

Se ha citado (Dunham et al. 1988; Millar, 1979, 1985) para algunas especies de vertebrados, que las hembras grandes producen camadas y crías más grandes, que las hembras pequeñas. Sin embargo, en las hembras de L. pictus no se encontró esta relación, porque la regresión entre el tamaño de la camada y el tamaño del cuerpo no mostró una relación significativa. Cabe notar, que el tamaño de la muestra fue pequeño (N=13).

Eisenberg (1963) y Ceballos (1989) trabajando con hembras de L. pictus en condiciones de laboratorio y cautiverio (N=3) respectivamente, encontraron que el tamaño de camada promedio al nacimiento fue de 3.5 crías. Los datos obtenidos de 21 especímenes de colección que se capturaron en áreas cercanas y/o en los terrenos de éste

estudio, mostraron un promedio de 3.1 embriones. La diferencia puede deberse principalmente a que el tamaño de la muestra de este estudio es mayor, a la vez que comprende información de todos los meses del año.

Al comparar el promedio del tamaño de camada de L. pictus en Chamela, con el de otras especies de heterómidos tropicales, como L. salvini (3.8 crías), H. desmarestianus (3 crías; Fleming, 1974b), H. melanoleucus (3 crías; Rood, 1963), y Heteromys oresterus (4 crías; Goodwin, 1946; citado en Rogers y Rogers, 1992), se encuentra que el valor es muy similar.

La curva de sobrevivencia de L. pictus en Chamela (fig. 2.6) muestra una gran mortalidad o dispersión en los primeros meses de la vida. De acuerdo con Stearns (1976) en ambientes inestables con una alta mortalidad juvenil, la selección natural podría favorecer camadas pequeñas. De manera que la gran variación en los patrones de precipitación de un año a otro en las regiones tropicales, y probablemente la alta mortalidad juvenil, pueden ser la causa del tamaño de camada reducido en heterómidos tropicales.

Otro factor que podría favorecer camadas pequeñas, es la habilidad de la hembra para cuidar a sus crías y la naturaleza de la depredación. Si existe una alta tasa de

depredación en el nido, se favorece un destete temprano porque la depredación obliga a la hembra a cuidar a las crías más tiempo, reduciendo el tiempo destinado a la alimentación, lo que favorece la reducción en el tamaño de camada (Millar, 1977). Por otra parte, si la tasa de depredación sobre los individuos adultos es alta, la biomasa que una hembra tiene al final de la gestación podría ser un factor limitante en su habilidad para evitar ser depredada (Vitt y Congdon, 1978; Millar, 1977). A pesar de que no se cuenta con la información necesaria para conocer la intensidad y la naturaleza de la depredación. El hecho de que alrededor del 90% de los individuos capturados hayan sido de L. pictus, y de que en Chamela hay una gran cantidad de especies de reptiles, aves y mamíferos que se alimentan de ellos. Es lógico suponer que ésta especie está expuesta a una gran cantidad de depredadores, por lo que el tamaño de camada pequeño, puede ser una ventaja adaptativa importante.

3.3.m. Patrón de reproducción. De mayo de 1979 a junio de 1985, se encontró una gran proporción de hembras reproductivas, sin embargo de febrero de 1986 a agosto de 1990, esta proporción disminuyó de manera considerable (fig. 3.1). Por esta causa se puede decir que la intensidad de la actividad reproductora y el patrón de reproducción, no fue igual en todos los años. La presencia de hembras con diferentes condiciones reproductivas (receptividad, preñez, lactancia, lactancia y receptividad, lactancia y preñez, o

bien inactividad sexual) en cualquier mes del año, indica que la reproducción de L. pictus no se sincroniza, y que probablemente las hembras pueden controlar el tiempo en que deben asignar energía a la reproducción, favoreciendo que el nacimiento de las crías ocurra durante el período óptimo del año. Posiblemente ésto está relacionado con las variaciones en el patrón de precipitación, que pueden alterar la producción de alimento, y como consecuencia la longitud de la estación favorable para la reproducción, de manera que los años húmedos permiten una reproducción continua, mientras que los años secos traen como consecuencia estacionalidad en la reproducción.

La presencia hembras con estro de postparto podría estar relacionada con la inestabilidad del ambiente, posibilitando así que en los periodos de alta productividad, se deje el mayor número de descendientes. Fleming (1974b) cita que la mayoría de las hembras de L. salvini en Costa Rica tuvieron estro de postparto, presumiblemente por la presencia de un periodo seco en la estación de humedad. Mientras que Millar (1989) cita que el estro de postparto aumentó la duración de la estación reproductiva, de modo que la presencia de estros postparto en condiciones naturales, se relacionan con condiciones inestables.

El patrón reproductor continuo de L. pictus es similar al que cita Fleming (1974a, 1974b) para H. desmarestianus,

con hembras preñadas todo el año, con una disminución en mayo y junio. Es diferente a lo citado para las hembras de L. salvini que se reproducen en la estación seca y principios de la estación húmeda, y a las de L. adspersus (Fleming, 1971) y H. anomalus que se reproducen sólo en la estación húmeda (Rood y Test, 1968).

3.3.n. Alimentación. La lista de las semillas que se han encontrado en los abazones de L. p. pictus por Pérez (1978); Pérez et al. (1979) y Ceballos (1989), en zonas cercanas al área de este estudio (cuadro 3.1), indica una alta disponibilidad y diversidad de alimento (de por lo menos 68 especies) en todos los meses del año (Bullock y Solis, 1990; herbario nacional). Sin embargo, Martínez y Sánchez-Cordero (1993) citan que los heterómidos recogen una gran cantidad y diversidad de semillas, pero sólo consumen aquellas que presentan el mayor contenido energético y nutricional, evitando a su vez, la presencia de compuestos tóxicos.

La estacionalidad del ambiente en Chamela, ocasiona que la vegetación verde sea escasa una gran parte del año, razón por la cual, las especies de roedores que se alimentan de este tipo de vegetación tienen menores posibilidades de éxito. Como consecuencia, la alimentación granívora permite que L. pictus tenga alimento suficiente para cumplir con sus funciones normales de reproducción y mantenimiento corporal aún en el tiempo de baja productividad, debido a la

facilidad para almacenar las semillas en las madrigueras, o por permanencia de éstas en el banco de semillas.

La reproducción es altamente costosa (Millar, 1977, 1979, 1985, 1989), y un aumento en la fecundidad o en el cuidado paterno, podría reducir la longevidad del padre, o la capacidad para reproducciones futuras (Reznick, 1985). Sin embargo, de acuerdo con Tuomi et al. (1983) si la reproducción se concentra en el tiempo de abundancia de recursos, o se almacena energía y ésta se aprovecha durante la reproducción, los costos de la reproducción se reducen y pueden ser casi nulos. Diferentes especies de heterómidos tiene una gran facilidad para encontrar bancos de semillas (Janzen, 1982, 1986; Martínez, 1988), y debido a que este alimento se puede almacenar sin problemas por largo tiempo, la disponibilidad podría reducir los costos en la reproducción y permitir su continuidad, por lo menos en el tiempo que sigue a un año húmedo.

CAPITULO 4. CICLOS POBLACIONALES MULTIANUALES.

La figura 2.1 del capítulo 2, permite observar los cambios poblacionales de L. pictus, y la probabilidad de la existencia de ciclos multianuales característicos de los microtínidos.

De acuerdo con Taitt y Krebs (1985), las fluctuaciones numéricas en las poblaciones de roedores microtínidos son de tres tipos: fluctuaciones anuales, ciclos multianuales, y ambos en secuencia.

Las fluctuaciones anuales están reguladas principalmente por las diferencias en las estaciones del año, que controlan la productividad del ambiente, y favorecen la abundancia o escasez de los recursos, los períodos de reproducción y la sobrevivencia de los individuos. Se caracterizan por tener un mínimo en la primavera, un incremento moderado en la estación lluviosa, como consecuencia del incremento en la cantidad de alimento y del reclutamiento via reproducción, y un descenso al final del año y principios del siguiente periodo anual. La diferencia numérica que se presenta entre el mínimo y el máximo poblacional no es mayor de cinco veces (Taitt y Krebs, 1985).

Las fluctuaciones multianuales se caracterizan porque las poblaciones presentan variaciones drásticas en el tamaño poblacional cada dos a cinco años (Delany, 1974), de hasta más de 10 veces (Taitt y Krebs, 1985). Presentan cuatro fases (Krebs, 1964; Krebs et al. 1973): 1) Fase de incremento, es el momento en que las poblaciones aumentan en forma significativa. 2) Fase máxima, es un momento de poco cambio en la densidad, se suspende el crecimiento poblacional, y el número de individuos se mantiene estable por lo menos un año, o disminuye rápidamente. 3) La fase de declinación varía desde un desplome abrupto de la densidad, hasta declinaciones irregulares que duran un año o más. 4) La fase de mínima densidad, puede durar de 1 a 3 años.

La presencia de estos ciclos se han reportado en Norte América y Eurasia, para varias especies de animales como liebres, lince y zorros (Elton, 1942; Patrick, 1976), pero especialmente, para roedores microtinidos de zonas templadas (Krebs, 1964; Krebs et al. 1973; Myers y Krebs, 1971, 1974; Rosenzweig y Abramsky, 1980; Taitt y Krebs, 1985). En México, Sánchez (1981), Chávez (1988) y Sánchez et al. (1989), han citado para Microtus mexicanus del valle de México, y para Neotomodon alstoni de la Sierra del Ajusco, la probable existencia de ciclos multianuales en estas especies.

Actualmente existen varias teorías que tratan de explicar la existencia de los ciclos multianuales, como la de una disminución en la abundancia de alimento (Elton, 1942); de cambios en las ventajas selectivas de ciertos genotipos cuando la densidad varía (Chitty, 1957, 1960), que modifican la tasa de nacimiento o mortalidad (Myers y Krebs, 1974); de la calidad del alimento, o de la presencia de componentes secundarios que inhiben o favorecen la reproducción o la sobrevivencia (Freeland, 1973); de la dispersión (Lidicker, 1962); la teoría del stress (Christian y Davis, 1964); de la depredación (Pearson, 1971); la teoría fenológica (Rosenzweig y Abramsky, 1980) y la teoría multifactorial (Lidicker, 1988). Sin embargo, a la fecha no se conoce con exactitud cuál o cuáles son los factores que favorecen o regulan las fluctuaciones multianuales.

Las poblaciones de las diferentes especies de roedores están reguladas en menor o mayor medida por los diferentes factores bióticos o abióticos. En las regiones templadas, las variaciones en la temperatura intra e inter anuales, son uno de los factores principales que influyen sobre las poblaciones animales regulando los patrones de demografía y reproducción de las especies (Fleming y Rauscher, 1978; Millar y Gyug, 1981). Mientras que en las regiones tropicales la distribución de la precipitación cambia de un año a otro, lo suficiente para generar fluctuaciones poblacionales en las diferentes especies animales. Estas

fluctuaciones pueden ser tan marcadas como las que se presentan en los animales de las zonas templadas (Andrews y Rand, 1990). Sin embargo, se desconoce si alguna especie tropical presenta variaciones cíclicas multianuales (Fleming, 1975). Delany (1974) consideró que éste desconocimiento está relacionado con la falta de estudios, más que con la ausencia de éste comportamiento en las especies de regiones tropicales.

Por lo tanto, los objetivos de esta parte del trabajo son: a) conocer que tipos de cambios poblacionales ocurrieron en Liomys pictus en una área de Chamela, Jalisco, durante 12 años de trabajo de campo, y 2) si se presentó un comportamiento cíclico multianual, determinar cómo influyen las variaciones en la cantidad de la precipitación de la estación húmeda sobre la densidad de la población.

MATERIAL Y METODOS.

Para conocer si la densidad poblacional de Liomys p. pictus presentó un comportamiento cíclico multianual durante los 12 años de trabajo de campo, se diseñó un modelo matemático simple, que permitió analizar este comportamiento. El modelo utilizado propone simplemente que existe una dinámica oscilatoria intrínseca de la población forzado por un término ambiental que en este caso es la precipitación.

El modelo utilizado se expresa de esta manera:

$$D(t, p) = b_0 + b_1 \text{ Sen}(b_2 + b_3 t) + b_4 P$$

parte oscilatoria + parte ambiental

Donde:

$D(t, p)$ = densidad de los roedores para el tiempo t , y una precipitación tetramensual P

b_0 = densidad inicial (intercepto)

b_1 = constante

b_2 = parte del ciclo donde comienza el estudio

Sen = seno

b_3 = frecuencia del período

t = tiempo de captura de los roedores en meses, para la captura i

b_4 = constante

P = precipitación total del período húmedo

Los análisis se procesaron con el paquete estadístico STATISTICA, y se consideraron significativos con $P \leq 0.05$.

RESULTADOS.

En la figura 4.1 se representan con línea continua, los cambios en la densidad poblacional obtenida para L. p. pictus a lo largo del estudio con el Índice de Krebs; con línea punteada, el comportamiento de la población que

predice el modelo; y con línea discontinua los valores que predice el modelo al incluir la precipitación del periodo húmedo. En los tres casos se observa la clara presencia de tres ciclos multianuales, caracterizados por tener cuatro fases similares a las que se presentan en los ciclos multianuales de los microtinidos: de incremento, pico, declinación y mínima densidad.

La función estimada que se obtuvo al aplicar el modelo, es la siguiente:

$$D(t, p) = 16 + 19.5 \text{ Sen}(-1.7 + 0.14 t) + 0.01 P$$

PARAMETRO	B0	B1	B2	B3	B4
ESTIMADOR	15.9515	19.5190	-1.6981	0.1365	0.09760
ERROR ESTANDAR	16.5032	4.3382	0.4149	0.0070	0.02260
T	0.9666	4.4994	-4.0930	19.4808	4.31911
P	0.3402	0.0001	0.0002	0.0000	0.0001

Donde se observa una relación significativa en todas las variables (excepto en B0), con $P < 0.01$.

El modelo indica que en el periodo comprendido entre mayo de 1979 a agosto de 1990, la población de Liomys pictus, en una área de la región de Chamela, presentó tres ciclos multianuales, que están influidos por la precipitación total del periodo húmedo.

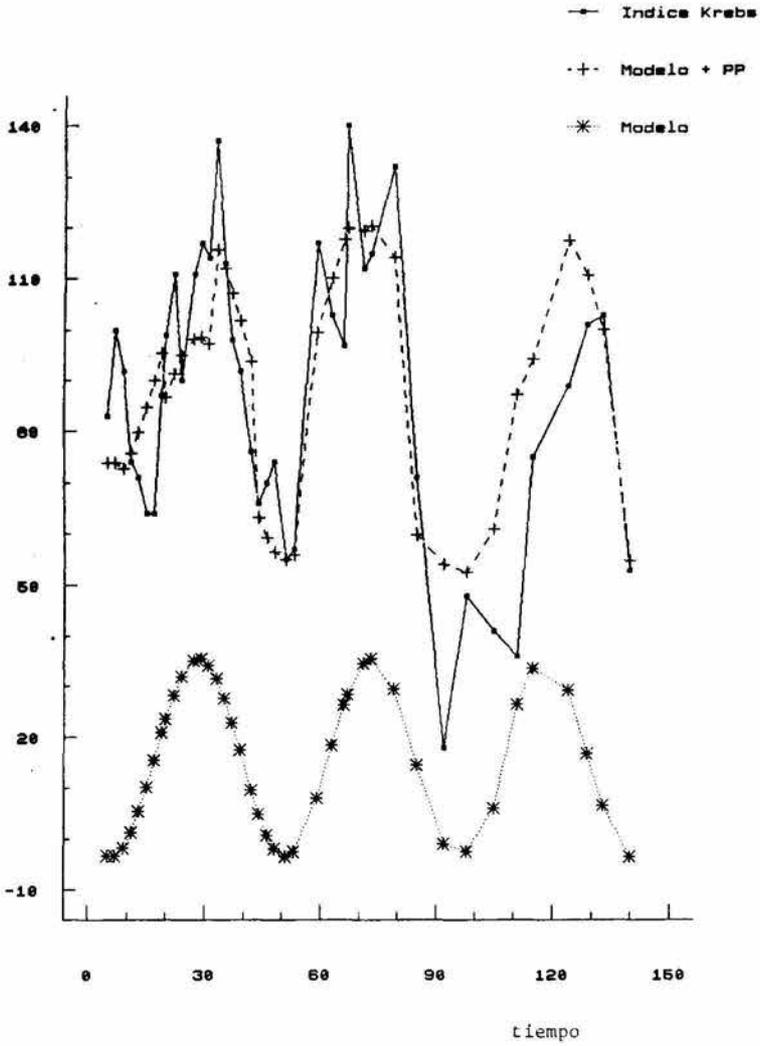
En la figura 4.1 se observa que el modelo predice un comportamiento cíclico perfecto en la densidad poblacional de L. pictus con una duración de cuatro años, cuando no se considera la precipitación del período húmedo (aunque en la realidad las poblaciones animales no podrían sobrevivir en estas condiciones). Mientras que cuando se adiciona el efecto de la precipitación, la densidad obtenida con el índice de Krebs y la que predice el modelo son similares, incluso, porque los valores predichos muestran variaciones como respuesta a los cambios en la precipitación.

De acuerdo con los datos de la densidad poblacional de L. pictus que se obtuvo con el índice de Krebs y la figura 4.1, al inicio del estudio (mayo de 1979) el número poblacional representa parte de la fase de declinación, y de la fase mínima de un ciclo que terminó. La fase de mínima densidad tuvo una duración de dos meses, e inmediatamente la densidad aumentó.

En el primer ciclo, y a partir del valor mínimo, la fase de incremento tuvo una duración de 16 meses. Se inició en mayo de 1980 con 15 individuos/ha, alcanzó el máximo poblacional en septiembre de 1981 con 32 individuos/ha, y después de un mes la fase de declinación se inició, la población alcanzó la fase de mínima densidad después de 18

Figura 4.1 Cambios en la densidad poblacional de L. pictus obtenida del mínimo número de individuos vivos (NMIV); línea con puntos). Comportamiento de la población que predice el modelo cíclico (línea con asteriscos). Y valores que predice el modelo al incluir la precipitación del período húmedo anterior (línea con cruces).

Numero de Individuos



meses, en marzo de 1983, con 13 individuos/ha. La duración de este ciclo fue de 35 meses (casi tres años).

El segundo ciclo se inició en abril de 1983, y después de 15 meses se alcanzó el máximo poblacional en julio de 1984 (con 33 individuos/ha), aunque la población presentó fluctuaciones numéricas durante el año siguiente, no disminuyó drásticamente hasta julio de 1985, cuando el tamaño poblacional fue sólo ligeramente menor al de un año antes (31 individuos/ha). Después de este tiempo, la fase de declinación fue abrupta y 25 meses después (agosto de 1986) alcanzó el valor mínimo con 4 individuos/ha, ésta fase se prolongó por seis meses. La duración de este ciclo fue de 47 meses (casi 4 años).

En el tercer ciclo, la población inició su recuperación en marzo de 1987, pero no fue sino hasta marzo de 1988 cuando en realidad su incremento fue más notorio. Alcanzando después de 30 meses la fase de máxima densidad en septiembre de 1989 con 26 individuos/ha, para declinar inmediatamente de manera drástica, hasta alcanzar después de 11 meses, su valor mínimo en agosto de 1990, con 12 individuos/ha. No se puede asegurar, si este fue el mínimo poblacional o la densidad continuó decreciendo, porque en ese tiempo se suspendieron las observaciones. Considerando que hubiera sido el mínimo poblacional, el ciclo duró 41 meses (3 años 5 meses).



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

DISCUSION

Los resultados demuestran por primera vez la existencia de un comportamiento cíclico multianual en una especie de distribución tropical. La existencia de los ciclos se percibió al observar la figura 2.1, y se comprobó al aplicar el modelo matemático más la influencia de la precipitación, sobre la información obtenida de la densidad poblacional del ratón de abazones *L. pictus*.

Los ciclos tienen una duración aproximada de tres a cuatro años, y reflejan la relación existente entre la densidad poblacional del ratón, y los cambios en la abundancia de la precipitación total de la estación húmeda. Estos ciclos multianuales presentan las fases de incremento, pico, declinación y mínimo, citadas para los microtípidos (Krebs, 1964; Krebs *et al.* 1973).

Las diferencias más notables entre los datos obtenidos y los que predijo el modelo al considerar la precipitación, fue que al inicio del tercer ciclo el modelo predice un incremento rápido, sin embargo, ésta fase se retrasó casi un año y la fase de máxima densidad se alcanzó un año después. Asimismo, en la fase de máximo del tercer ciclo, el modelo supone una densidad similar a la que se alcanzó en ésta fase en los dos primeros ciclos; mientras que en la realidad este

valor fue menor. A pesar de que el modelo predice cambios oscilatorios perfectos en la población de L. pictus, es notorio que esto no se cumple, la mayor diferencia se encontró en la duración de la fase de mínimo al término del segundo ciclo, que retrasó el inicio del tercero, estas diferencias fueron provocadas por variaciones en el patrón de precipitación de la región.

En los dos primeros ciclos, las fases de incremento fueron muy parecidas en su duración, y en una mayor actividad reproductora de las hembras (fig. 3.1). Sin embargo, en el tercer ciclo éste incremento es notoriamente más lento, posiblemente debido a las condiciones de sequía extrema que existió en esos años (fig. 2.1) y a una menor actividad reproductiva de las hembras.

En el primer ciclo la fase de máximo se alcanzó en septiembre de 1981 y fue de 32 individuos/ha. En el segundo ciclo en julio de 1984, la densidad poblacional en esta fase se mantuvo alta hasta julio de 1985 con ligeras variaciones. En el tercer ciclo el máximo poblacional se alcanzó en septiembre de 1989.

En el primer y tercer ciclo después de una fase de máxima densidad, se inició inmediatamente la fase de declinación. Mientras que en el segundo ciclo, el alargamiento de la fase de máximo se debió a que en ese

tiempo hubieron dos años húmedos continuos (fig. 2.11), que probablemente favoreció una mayor producción de alimento, y como consecuencia indirecta, que la densidad poblacional se mantuviera alta por dos años, aunque con las variaciones características de un ciclo anual.

Durante la primera fase de declinación, la población disminuyó abruptamente, a pesar de que en el máximo poblacional había una gran proporción de hembras en reproducción. En la segunda fase de declinación, y después de que la densidad se mantuvo alta por un año, la población disminuyó drásticamente, al igual que en el tercer ciclo. En éstas fases la proporción de hembras en reproducción fue notoriamente menor (fig. 3.1). Lo que no permitió el reclutamiento de jóvenes y si el descenso poblacional.

Los cuatro mínimos poblacionales se presentaron en mayo de 1980, marzo de 1983, en agosto de 1986, y en agosto de 1990. Los dos primeros se caracterizaron por tener una alta proporción de hembras con estro de postparto; incluso una recolecta después del segundo mínimo, el 100% de las hembras fueron reproductivas (fig. 3.1). La mayor amplitud en la duración de la tercera fase mínima se explica, como una consecuencia de la notoria y prolongada sequía de 1985 a 1987, cuando aparentemente la cobertura vegetal, y la producción de frutos y semillas disminuyó considerablemente. Como consecuencia, la actividad reproductora y la densidad

poblacional disminuyeron (fig. 3.1). Es decir, el alargamiento en la duración de esta fase, se debió a condiciones ambientales impredecibles y excepcionales durante tres años. Sin embargo, en promedio los individuos de ésta fase de mínima densidad fueron los más pesados de todo el estudio (cap. 2). Probablemente éstos individuos sobrevivieron ventajosamente a las presiones selectivas impuestas por la variabilidad y escasez de los recursos alimenticios disponibles.

El valor de la cuarta fase de mínima densidad, probablemente no correspondió al mínimo poblacional, sino a una parte de la declinación del tercer ciclo.

La mayor diferencia numérica entre la fase de mínimo y de máximo poblacional fue de 7.5 veces. Esto, de acuerdo con Taitt y Krebs (1985), no correspondería a un verdadero ciclo multianual para las poblaciones de microtípidos por él analizadas. Sin embargo, Liomys p. pictus es una especie conservadora en su densidad poblacional (fig. 2.1), tamaño de camada (3.1 crías en promedio) y edad a la madurez (de 2 a 6 meses en las hembras, y de 6 a 10 meses en los machos); por lo que las fluctuaciones en el tamaño poblacional, no deben ser necesariamente tan marcadas. Por estas condiciones, es razonable considerar que una diferencia en la fluctuación poblacional de 7.5 veces (750%), en el lapso del estudio y la duración de tres a cuatro años, entre estas

fases, es indicativo de la existencia de verdaderos ciclos multianuales.

Con este estudio se puede decir con exactitud, que las variaciones cíclicas multianuales de L. pictus, en la región de Chamela, Jalisco, se favorecen indirectamente con la precipitación total de la estación húmeda, que tiene a su vez, una relación determinante sobre la productividad del ambiente, e indirectamente sobre la actividad reproductora y la densidad poblacional de este roedor. Confiriéndole ésta variabilidad en el tamaño de su población a lo largo de varios años, y determinando la amplitud y duración de los ciclos multianuales de esta población.

Además de la variación en la precipitación total de la estación húmeda, no se puede señalar que otros factores están involucrados en las fluctuaciones poblacionales multianuales de L. pictus, en Chamela. Considerando que en los microtinidos después de 30 años de una intensa investigación, aún no se tiene una explicación satisfactoria para las fluctuaciones poblacionales multianuales (Pugh y Tamarin, 1990). Obliga necesariamente a realizar estudios más específicos sobre las características de historia de vida que presentan las diferentes cohortes en cada fase del ciclo; de la calidad y abundancia de alimento con que la especie se nutre; de la intensidad de la depredación; de la tasa de migración y de los aspectos genéticos.

Lo anterior, permitirá configurar el comportamiento cíclico con mayor precisión. Además es necesario extender estudios similares a otras poblaciones, en diferentes condiciones ambientales, con el objeto de determinar si es un rasgo propio de la especie como un todo, o esta restringido a ciertas poblaciones.

CONSIDERACIONES FINALES.

Este trabajo representa el primer estudio a largo plazo para una especie de roedor tropical de América. Su importancia radica en que proporciona evidencias, acerca de que el patrón demográfico y reproductor de Liomys pictus en la región de Chamela, Jalisco, a lo largo de 12 años de trabajo, se afectaron por las variaciones en la precipitación total del período húmedo. Además de que proporciona información detallada sobre la historia natural y la ecología de ésta especie, y permite interpretar el significado adaptativo de algunos tratados de historias de vida como son la edad a la primera reproducción, el tamaño de camada y el número de episodios reproductivos.

Con este estudio se demuestra que las variables demográficas de L. pictus, no fueron constantes a lo largo del año, ni entre los años, y se asume que después de un período húmedo favorable (precipitación total del período húmedo se encuentra por arriba del promedio de precipitación anual) la productividad primaria aumentó, favoreciendo una reproducción continua, que permitió el reclutamiento de individuos vía reproducción, y un aumento en la densidad poblacional. Un comportamiento inverso se observó en años secos.

Tanto las hembras como los machos de Liomys pictus presentaron diferencias en la edad a la madurez; sin embargo, es claro, que la madurez a una edad temprana, favoreció una mayor frecuencia de eventos de reproducción. Dado que la reproducción es altamente costosa para las hembras, por lo general necesitan períodos intermedios de inactividad sexual. Mientras que los machos pueden reproducirse toda la vida una vez que maduran.

Se ha considerado (Williams, 1966; Reznik, 1985) que el crecimiento impone un costo, y que los individuos que maduran tempranamente retardan su crecimiento o el número de eventos reproductivos futuros. Esta relación es cierta para las hembras, porque aquellas que maduran tempranamente a pesar de que iniciaron la reproducción a un tamaño grande, retrasaron su crecimiento. Mientras que en los machos este costo no fue evidente.

En L. pictus, la reproducción iterópara y el tamaño de camada pequeño, han evolucionado probablemente como una respuesta a las condiciones ambientales inestables, o a una elevada tasa de depredación.

De acuerdo con Boyce (1988) y Dobson (1988), dos procesos podrían ser responsables de las diferencias de las características de historia de vida entre las poblaciones de las especies. Las poblaciones podrían ser genéticamente

diferentes, o las diferencias entre las poblaciones podrían ser resultado de plasticidad fenotípica como respuesta a diferentes condiciones ambientales locales. Sin embargo, debido a que no se conocen los genotipos de la población sería aventurado decir que las diferencias entre las características de historia de vida de L. pictus se deben a plasticidad fenotípica.

La presencia de ciclos multianuales en L. pictus, al parecer son propios de la población, pero su amplitud y duración están influenciados por la abundancia de la precipitación en la estación húmeda y por los periodos de sequía impredecibles.

Finalmente, es necesario entender que una especie no está aislada, sino que es un sistema abierto, que es afectada por una gran cantidad de factores bióticos y abióticos, y que sólo los estudios a largo plazo nos permitirán entender cuáles son las posibles presiones de selección que actúan sobre los individuos, y que moldean los caracteres de historia de vida. Asimismo, como Benabib (1993) cita sólo los estudios de campo en ambientes naturales, permitirán demostrar que la evolución de las historias de vida como consecuencia de la selección natural es un fenómeno real.

LITERATURA CITADA.

- Andrews, R. M., y A. S. Rand. 1990. Reproducción estacional y fluctuaciones poblacionales a largo plazo de la lagartija Anolis limifrons. Pp. 477-479, en: Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo (Leigh, E. G. Jr., A. J. Rand, y D. W. Winsor eds.) Smithsonian Tropical Research Institute. Panamá. 546 pp.
- Benabib, M. 1991. Life history and ecology of Sceloporus variabilis in Los Tuxtlas, Veracruz, México. Ph D. Dissertation University of Georgia, Athens, Georgia. 247 pp.
- Benabib, M. 1993. Los vertebrados y el estudio de las historias de vida. Ciencias. No. especial, 7:23-31
- Boyce, M. S. 1984. Restitution of r- and K- selection as a model of density-dependent natural selection. Ann. Rev. Ecol. Syst., 15:427-447.
- Boyce, M. S. 1988. Evolution of life histories: theory and patterns from mammals. pp: 3-30, en: Evolution of life histories of mammals. Theory and pattern (Boyce, M. S. ed.). Yale Univ. Press. London., 373 pp.
- Briones, S. M. A. 1991. Patrón demográfico y reproductivo de Liomys pictus (Rodentia: Heteromyidae) en un bosque tropical caducifolio. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, 101 pp.
- Bronson, M. T. 1979. Altitudinal variation in the life history of the golden mantled ground squirrel (Spermophilus lateralis). Ecology, 60(2):272-279.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and Trends in the South Coastal Region of México. Arch. Met. Geoph. Biocl., Ser. B., 36:297-316.
- Bullock, S. H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. Folia Entomológica, 77:5-17.
- Bullock, S. H., y A. Solis M. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica, 22:22-35.

- Cameron, G. N., y P. A. McClure. 1988. Geographic variation in life history traits of the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*). pp: 32-64, en: Evolution of life histories of mammals. Theory and pattern (Boyce, M. S. ed.). Yale Univ. Press. London., 373 pp.
- Ceballos, G. G. J. 1989. Population and community ecology of small mammals from tropical deciduous and arroyo forest in western Mexico. Ph. D. Dissertation University of Arizona, Tucson AZ. 158 pp.
- Ceballos, G. G. J. 1990. Comparative natural history of small mammals from tropical forest in western México. *J. Mamm.*, 71:262-266.
- Ceballos, G. G., y A. Miranda. 1986. Los mamíferos de Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, UNAM. México, 436 pp.
- Cervantes, F. A. 1991. Supporting the study of the intraspecific variation of life-history strategies of tropical mammals. *An. Inst. Biol., México, Ser. Zool.*, 62:365-372.
- Cole, L. C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Quart. Rev. Biol.*, 29:103-137.
- Collett, S., C. Sánchez H., K. A. Shump Jr. W. R. Teska, y R. H. Baker. 1975. Algunas características poblacionales y demográficas de pequeños mamíferos en dos hábitats mexicanos. *An. Inst. Biol., México, Ser. Zool.*, 46: 101-124.
- Chávez, T. C. B. 1988. Ecología y comportamiento poblacional de una comunidad de roedores en la Sierra del Ajusco, México. Tesis Doctoral, Fac. de Ciencias, UNAM.
- Chitty, D. 1957. Self-regulation of numbers through changes in viability: cold spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22:277-280.
- Chitty, D. 1960. Population processes in the vole and the irrelevance to general theory. *Canadian J. Zool.*, 38:99-113.
- Christian, J. J. y D. E. Davis. 1964. Endocrines, behavior, and population. *Science*, 146:1550-1560.
- Clutton-Brock, T. H., F. E. Guinness, y S. D. Albon. 1982. Red deer, Behavior and ecology of two sexes, Edinburgh University Press. Edinburgh.
- Delany, M. J. 1974. The ecology of small mammals studies in Biology, London, 51:1-60.

- Demetrius, L. 1975. Reproductive strategies and natural selection. *Amer. Nat.*, 109:243-249.
- Dobson, F. S. 1988. The limits of phenotypic plasticity in life histories of Columbian ground squirrels. Pp, 193-210. en: Evolution of life histories of mammals. Theory and pattern (Boyce, M. S. ed.). Yale Univ. Press. London., 373 pp.
- Dobzhansky, T. H. 1950. Evolution in the tropics. *Am. Sci.* 38:209-221.
- Dunham, A. E., D. B. Miles, y D. N. Reznick. 1988. Life History patterns in Squamate Reptiles. Pp, 441-522, en: Biology of the Reptilia. (Gans, C., y R. B. Huey, eds.). Vol. 16. Alan R. Liss, Inc.
- Eisenberg, J. F. 1963. The behavior of heteromyid rodents *Ecology*, 5: 493-510.
- Elton, 1942. Voles, mices and lemmings. Clarendon Press, Oxford, 496 pp.
- Fairbairn, D. J. 1977. The spring decline in deer mice: death or dispersal?. *Canadian J. Zool.*, 55:84-92.
- Fleming, T. H. 1970. Notes on the rodent faunas of two Panamanian forest. *J. Mamm.*, 51:473-490.
- Fleming, T. H. 1971. Population ecology of three species of neotropical rodents. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan*, 143:1-77.
- Fleming, T. H. 1974a. The population ecology of two species of Costa Rican Heteromyid rodents. *Ecology*, 55: 543-561.
- Fleming, T. H. 1974b. Social organization in two species of Costa Rican Heteromyd rodents. *J. Mamm.*, 55: 543-561.
- Fleming, T. H. 1975. The role of small mammals in tropical ecosystems. 269-298, en: Small mammals: their productivity and population dynamics. (Golley, F. P., Petrosewicz, K., y Ryszkowski L.). Cambridge University Press., 1-151 pp.
- Fleming, T. H., y R. J. Rauscher. 1978. On evolution of litter size in Peromyscus leucopus. *Evolution*, 32:45-55.
- Freeland, W. J. 1973. Vole cycles: another hypothesis. *Amer. Nat.*, 238-245.

- French, N. R., B. G. Maza, y A. P. Aschwandten. 1967. Life spans of Dipodomys and Perognathus in the Mojave Desert. *J. Mamm.*, 48: 537-548.
- French, N. R., D. M. Stoddart, y B. Bobek. 1975. Patterns of demography in small mammals populations. pp: 73-102, en: Small mammals: their productivity and population dynamics. (Golley, F., K. Petrosewicz, y L. Ryszkowski, eds.). Cambridge University Press., 1-151 pp.
- Gadgil, M., y W. Bossert. 1970. Life history consequences of natural selection. *A. Nat.*, 104:1-24.
- Genoways, H. H. 1973. Systematics and evolutionary relationships of spiny pocket mice, Genus Liomys. Special Publ. Mus. Texas Tech University. 5:1-368.
- Giacalone, J., W. E. Glanz, y E. G. Leigh, Jr. 1990. Adición: fluctuaciones poblacionales a largo plazo de Sciurus granatensis en relación con la disponibilidad de frutos. Pp. 331-335, en: Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo (Leigh, E. G. Jr. A. J. Rand, y D. W. Winsor eds.) Smithsonian Tropical Research Institute. Panamá. 546 pp.
- Gill, D. E. 1978. On selection at high population density. *Ecology*, 59:1289-1291.
- Glanz, W. E. 1990. Fauna de mamíferos terrestres de la isla de Barro Colorado: censos y cambios a largo plazo. Pp. 523-536. in *Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo* (Leigh, E. G. Jr. A. J. Rand, y D. W. Winsor eds.) Smithsonian Tropical Research Institute. Panamá. 546 pp.
- Glynn, P. W. 1988. El Nino-Southern oscillation 1982-1983: nearshore population, community, and ecosystem responses. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19:309-345.
- Hall, E. R. 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley & Sons, Inc. Vol., 1: 1-600+ 90.
- Hall, E. R., y W. W. Dalquest. 1963. The mammals of Veracruz. *Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist.*, 14:165-362.
- Janzen, D. H. 1982. Seed removal from fallen guanacastle fruits (Enterolobium cyclocarpum), by spiny pocket mice Liomys salvini. *Brenesia*, 20:425-429.

- Janzen, D. H. 1986. Mice, big mammals, and seeds: it matters who defecates. pp. 251-271, en: Frugivores and seed dispersal (Estrada, A. y T. H. Fleming eds.). Dr. W. Junk Publishers. Dodrecht/Boston/Lancaster. 392 pp.
- Jones, T. W. 1985. Body size and life-history variables in heteromyids. *J. Mamm.*, 66:128-132.
- Kaufman, D. W., y G. H. Kaufman. 1989. Population biology. pp. 233-270, en: Advances in the study of Peromyscus (Rodentia). (G. Kirkland, Jr., y J. N. Layne eds). Texas Tech University Press, 366 pp.
- Krebs, C. J. 1964. The lemming cycle at Baker Lake, Northwest territories, durin 1959-62: Discussion: Arctic Institute of North America Technical Paper, 15:50-67.
- Krebs, C. J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of Microtus californicus. *Ecol. Monogr.*, 36: 239-273.
- Krebs, C. J., S. M. Gaines, y L. B. Keller. 1973. Population cycles in small rodents: *Science*, 179:34-41.
- Leigh, E. G. 1990. Introduccion, en: Ecologia de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo (Leigh, E. G. Jr. A. J. Rand, y D. W. Winsor eds.) Smithsonian Tropical Research Institute. Panamá., 546 pp.
- Lidicker, W. Z. Jr. 1962. Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity. *Amer. Nat.*, 96:29-33.
- Lidicker, W. S. Jr, 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals. pp. 103-128, en: Small mammals their productivity and population dynamics (Golley, F. B., K. Petrosewics, y L. Ryszkowki, eds.). Cambridge Univ. Press, 451 pp.
- Lidicker, W. Z., Jr. 1988. Solving the enigma of microtine "cycles". *J. Mamm.*, 69:225-235.
- Lloyd, H. G. 1970. Variation and adaptation in reproductive performance. pp. 165-188. in Variation in mammalian populations. *Symp. Zool. Soc. London*. No. 26:1-403.
- Lott, E. J. 1985. Listados florísticos de México. III. La estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, UNAM. México, 47 pp.
- Mac Arthur, R. H., y E. O. Wilson. 1967. The theory of islands biogeography. Princenton Univ. Press. Princenton, N. J., 203 pp.

- MacGhee, M. E. y H. H. Genoways. 1978. Liomys pictus. Mamm. Species, 40:1-6.
- Martínez, M. 1980. Tasas de descomposición de materia orgánica foliar de especies arbóreas de selvas en clima estacional. Tesis de Licenciatura de la Fac. de Ciencias, UNAM. México, 26 pp.
- Martínez, G. R. 1988. Estudio experimental de la remoción de frutos y semillas por roedores (Heteromys desmarestianus y Peromyscus mexicanus) de algunas de las principales especies arbóreas de la selva alta perennifolia en la estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas". Tesis profesional de la E. N. E. P. Zaragoza, UNAM. 126 pp.
- Martínez, G. R., y Sánchez-Cordero, V. 1993. Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice Heteromys desmarestianus (Heteromyidae). J. Mamm. 72:436-442.
- Martoff, B. S. 1963. Territoriality in the green frog, Rana clamitans. Ecology, 34: 165-174.
- Millar, J. S. 1975. Tactics of energy partitioning in breeding Peromyscus. Canadian. J. Zool., 53:967-976.
- Millar, J. S. 1977. Adaptive features of mammalian reproduction. Evolution, 31:370-387.
- Millar, J. S. 1979. Energetics of lactation in Peromyscus maniculatus. Canadian. J. Zool., 57:1015-1019.
- Millar, J. S. 1985. Life cycle characteristics of Peromyscus maniculatus nebrascensis. Canadian. J. Zool., 63:1280-1284.
- Millar, J. S. 1989. Reproduction and development. Pp. 169-232, en: Advances in the study of Peromyscus (Rodentia) (G. L. Kirkland, Jr., y J. N. Layne eds.). Texas Tech University Press. Lubbock, Texas. USA. 336 pp.
- Millar, J. S., y L. W. Gyug. 1981. Initiation of breeding by northern Peromyscus in relation to temperature. Canadian. J. Zool., 59:1094-1098
- Myers, J. H., y C. J. Krebs. 1971. Genetic, behavioral and reproductive attributes of dispersing field voles M. pennsylvanicus and M. ochrogaster: Ecol. Monogr., 41:53-78.
- Myers, J. H., y C. J. Krebs. 1974. Population cycles in rodents. Sci. Amer., 230(6):38-46.

- Negus, N. C., y P. J. Berger (1988). Cohort analysis: environmental cues and diapause in microtine rodents. Pp:65-74. en: Evolution of life histories of mammals. Theory and pattern (Boyce, M. S. ed.). Yale Univ. Press. London., 373 pp.
- O'Connell, M. A. 1989. Population dynamics of Neotropical small mammals in seasonal habitats. J. Mamm., 70: 532-548.
- Partridge, L., y P. H. Harvey. 1988. The ecological context of life history evolution. Science, 241:1449-1455.
- Patrick, J. F. 1976. The population ecology of cycles in small mammals. Yale University Press. London.
- Pearson, O. P. 1971. Additional measurements of the impact of carnivores on California voles (Microtus californicus). J. Mamm., 52:41-49.
- Pérez, S. G. A. 1978. Observaciones sobre la variación morfológica, alimentación y reproducción de Liomys pictus pictus, Rodentia: Heteromyidae. Tesis profesional. Facultad de Ciencias de la U.N.A.M.
- Pérez, S. G. A., L. A. Pérez, J., y C. Sanchez H. 1979. Algunos aspectos de la biología de Liomys pictus pictus, Mammalia: Rodentia, en Chamela, Jalisco. Memorias del Congreso Nacional de Zoología, Nuevo León, Vol. II: 553-554.
- Pianka, E. R. 1970. On "r" and "K" selection. Amer. Nat., 104:592-597.
- Pinkham, C. F. A., 1973. The evolutionary significance of locomotor patterns in the mexican spiny pocket mouse, Liomys irroratus. J. Mamm., 54: 742-746.
- Pugh, S. R., y R. H. Tamarin. 1990. A test of the Charnou and Finerty hypothesis of population regulation in meadow voles. Pp. 111-120, en: social systems and population cycles in voles advances in life sciences. Birkhausen Verlag Basel. Berlin. 229 pp.
- Quintero, G. y V. Sánchez-Cordero. 1989. Estudio del área de actividad de Heteromys desmarestianus (Rodentia: Heteromyidae) en una selva alta perennifolia. An. Inst. Biol. México, Ser. Zool., 60:223-240.
- Reznick, D. 1985. Cost of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. Oikos, 44:257-267.

- Rogers, D. S., y J. E. Rogers. 1992. Heteromys oresterus. Mamm. Species, 396:1-3.
- Rood, J. P. 1963. Observations on the behavior of the spiny rat Heteromys melanoleucos in Venezuela, Mammalia, 27:186-192.
- Rood, J. P., y F. H. Test. 1968. Ecology of the spiny rat, Heteromys anomalus, at Rancho Grande, Venezuela. Amer. Midland Nat., 79:89-102.
- Rosenzweig, M. L. y Z. Abramsky. 1980. Microtine cycles: the role of habitat heterogeneity. Oikos, 34: 141-146.
- Russell, J. K. 1990. Influencia de las fluctuaciones alimentarias sobre la época de reproducción de los coatíes (Nasua narica). Pp. 481-499, en: Ecología de un bosque tropical, ciclos estacionales y cambios a largo plazo (Leigh, E. G. Jr. A. J. Rand, y D. W. Winsor eds.) Smithsonian Tropical Research Institute. Panamá., 546 pp.
- Sánchez-Cordero, V. 1985. Reproductive tactics of two tropical species of rodents inhabiting a rainforest in Veracruz, Mexico. Ph D. Dissertation University of Michigan, USA., 121 pp.
- Sánchez-Cordero, V. en prensa. Estudio poblacional del ratón espinoso Heteromys desmarestianus en una selva húmeda en Veracruz, México, en: Avances en el estudio de los mamíferos de México (R. A. Medellín y G. Ceballos, eds.) Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. México.
- Sánchez-Cordero, V. y M. Canela R. 1991. Estudio poblacional de roedores en un bosque de pino del Eje Neovolcánico Transversal Mexicano. An. Inst. Biol. México, Ser. Zool., 62:319-340.
- Sánchez-Cordero, V., y T. H. Fleming. en prensa. Ecology of tropical heteromyids, en: Biology of the family Heteromyidae (H. H. Genoways y J. H. Brown, eds.). Special Publication American Society Mammalogists No. 10.
- Sánchez-Cordero, V., y G. Magaña C. en prensa. Modelos de captura y recaptura en cinco especies de roedores. Volumen en honor al M. en C. Ticul A. S. Inst. Nac. Ant. Hist.
- Sánchez, H. C. 1981. Biología y dinámica poblacional de Microtus mexicanus mexicanus Rodentia: Microtinae, en el sur de la ciudad de México. Tesis Doctoral, de la Fac. de Ciencias, UNAM. México, 58 pp.

- Sánchez, H. C., A. E. Rojas M., y C. B. Chávez T. 1989. Fluctuación de población de Neotomodon alstoni alstoni (Rodentia: Cricetinae) en la sierra del Ajusco, México. Pp. 105-116, en: Ecología urbana (R. Gio A., I-Hernández R., y E. Sáinz H., eds). Volumen especial de la Sociedad Mexicana de Historia Natural. 220pp.
- Schaffer, W. M. 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *A. Nat.*, 108:783-790.
- Stearns, S. C. 1976. Life-history tactics: A review of ideas. *Quart. Rev. Biol.*, 51:1-47.
- Stearns, S. C. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8:145-171.
- Stearns, S. C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizard and snakes. *Amer. Nat.* 123:56-72.
- Stearns, S. C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience*, 39:436-445.
- Stearns, S. C., y J. C. Koella. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*, 40:893-913.
- Stickel, L. F. 1968. Home Range and Travels pp. 373-411, en: Biology of Peromyscus (Rodentia) (King, J. A. ed). Special Publication American Society Mammalogists No. 2:592 pp.
- Taitt, M. J., y C. J. Krebs. 1985. Population Dynamics and cycles. Pp:567-620, en: Biology of the new world Microtus (R. H. Tamarin, ed.). Special Publication American Society Mammalogists No. 8: 893 pp.
- Terman, C. R. 1968. Population dynamics. pp. 412-450, en: Biology of Peromyscus (Rodentia) (King, J. A. ed.). Special Publication American Society Mammalogists No. 2:592 pp.
- Tuomi, J., T. Hakala, y E. Haukioja. 1983. Alternative concepts of reproductive efforts, costs of reproduction, and selection in life history evolution. *Amer. Zool.* 23:25-34.
- Villa, C. B. y V. Sánchez-Cordero D. 1989. Observaciones sobre el tapón vaginal de la tuza Pappogeomys merriami merriami (Rodentia: Geomyidae). *An. Inst. Biol.*, México, Ser. Zool., 60: 263-266.

- Vitt, L. J. y J. D. Congdon. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: Resolution of a paradox. *Amer. Nat.*, 112:595-608.
- Wilbur, H. M., D. W. Tinkle, y J. P. Collins. 1974. Enviromental certainty, trophic level and resource availability in life-history evolution. *Amer. Nat.*, 108:805-815.
- Williams, G. C. 1966. *Adaptation and natural selection*. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J. 307 pp.
- Wolff, J. O. 1989. Social behavior. 271-191, en: *Advances in the study of Peromyscus* (Rodentia) (G. L. Kirkland, Jr., y J. N. Layne eds.). Texas Tech University Press. Lubbock, Texas. USA. 336 pp.

RAM
216D
1993



310



UNAM

FECHA DE DEVOLUCIÓN

El lector se obliga a devolver este libro antes
del vencimiento de préstamo señalado por el
último sello

- 9 FEB 200



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO