

00361  
2  
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ESTRUCTURA Y DINAMICA POBLACIONAL,  
SELECCION DEL MICROHABITAT Y UTILIZACION  
DEL ESPACIO DE DOS POBLACIONES DE ARDILLAS  
SIMPATRICAS DEL DESIERTO CHIHUAHUENSE

T E S I S

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

P R E S E N T A

ELIZABETH ESPERANZA ARAGON PIÑA

DIRECTOR DE TESIS: M. EN C. GUSTAVO AGUIRRE LEON

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

27-3281

1999



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

**Contribución de México al desarrollo del plan de acción de Reservas de la Biosfera.  
MAB-UNESCO.**

**Esta tesis se realizó gracias al apoyo económico del Instituto de Ecología, A.C. y el CONACyT, proyecto "Investigaciones ecológicas y desarrollo de las Reservas de la Biosfera del Norte de México" (Clave PCECBNA-021638), el Laboratorio de Etología y Sociobiología de la Université de Paris XIII subsidiado por el C.N.R.S. y el CONACyT dentro del subproyecto "Ecoetología de Roedores Desértícolas" (investigadores responsables: M. en C. Gustavo Aguirre, Dr. Claude Baudoin y Dr. Vinicio Sosa).**

## AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi mas sincero reconocimiento:

Al M. en C. Gustavo Aguirre, por su dirección y apoyo en la realización de este trabajo.

Al Dr. Claude Baudoin, por haberme iniciado en el estudio de ecología y comportamiento de una fauna tan interesante como lo son las ardillas del desierto.

Al Dr. Vinicio Sosa, por la revisión y sus valiosas sugerencias a este trabajo.

Al Dr. Carlos Galindo, por sus asesorías y valiosas sugerencias en la organización de la tesis al inicio del trabajo.

Al M. en C. Pedro Reyes, al Dr. Gonzalo Halffter y al Dr. Sergio Guevara, por sus facilidades y disposición para el desarrollo de este estudio durante sus respectivos períodos como directores del Instituto de Ecología.

A los investigadores y profesores, que amablemente accedieron a revisar, corregir y discutir este manuscrito y que además formaron parte del jurado: Dr. Fernando A. Cervantes Reza, Dr. Gerardo J. Ceballos González, Dr. Miguel Ángel Briones Salas, M. en C. Gustavo Aguirre León, Dr. Vinicio de Jesús Sosa Fernández, Dr. Alberto González Romero y Dr. Eric Yensen.

Al Biól. Alfredo Garza Herrera, por su gran ayuda en la revisión y comentarios al manuscrito.

Al Sr. Juan Francisco Herrera (Kiko), su esposa Agustina Rojas (Tina) e hijos (Anita, Pancho y Karina), por los invaluable momentos compartidos y por el apoyo brindado en diversas actividades durante mis estancias en el Laboratorio del Desierto en la Reserva de la Biosfera de Mapimí.

A toda la familia Herrera, en especial a Ramiro Herrera Ríos y Felipe Herrera Ríos, por su valiosa ayuda de campo y su compañía.

## DEDICATORIA

### *A DIOS, MI ETERNO AMIGO*

*Por quién siento una emoción  
indescriptible, agradeciéndole las  
oportunidades y ayuda brindadas  
para lograr esta etapa en mi vida.  
Por lo que soy ahora y quisiera  
llegar a ser en ésta y otras  
recónditas formas de la existencia de  
todo ser. Por hacer vibrar mi  
corazón hoy y siempre*

### *A MIS PADRES*

*Y, muy en especial,  
a mi madre por brindarme  
su amor, apoyo y  
paciencia infinitas*

### *A MI ESPOSO*

*Por su amor,  
ayuda y compañía  
incomparables*

### *A MIS HIJAS, "MIS JOYAS"*

*Por ser el  
mayor estímulo  
para mi superación  
personal y la  
esperanza de un  
mejor porvenir*

### *A MIS HERMANOS (MALENA, ELSA, GERARDO Y TOÑO)*

*Por su cariño,  
amistad y apoyo  
incondicional*

### *A MIS FAMILIARES, AMIGOS Y COMPAÑEROS*

*Por compartir  
gustosamente  
infinidad de  
vivencias*

## INDICE

AGRADECIMIENTOS . . . . .	iii
DEDICATORIA . . . . .	iv
INDICE . . . . .	v
LISTA DE FIGURAS . . . . .	viii
LISTA DE CUADROS . . . . .	x
LISTA DE ANEXOS . . . . .	xi
RESUMEN . . . . .	xii
INTRODUCCION . . . . .	1
ANTECEDENTES . . . . .	4
Biología y ecología de <i>S. spilosoma</i> y <i>S. mexicanus</i> en Mapimí . . . . .	4
a) Descripción y medidas. . . . .	4
b) Distribución y relaciones filogenéticas. . . . .	4
c) Hábitat y hábitos . . . . .	6
d) Alimentación. . . . .	6
e) Población . . . . .	6
f) Ciclo anual. . . . .	7
g) Reproducción. . . . .	7
h) Organización espacial. . . . .	7
i) Patrones de Actividad. . . . .	8
j) Comportamiento. . . . .	8
OBJETIVOS . . . . .	10
AREA DE ESTUDIO . . . . .	11
MATERIALES Y METODOS . . . . .	14
1. MUESTREO . . . . .	14
Patrones poblacionales y organización espacial . . . . .	14
Microhabitat . . . . .	16
Alimentación . . . . .	17

2. ANALISIS DE DATOS . . . . .	17
Patrones Poblacionales . . . . .	17
Organización espacial . . . . .	20
Microhabitat y alimentación . . . . .	21
Alimentación . . . . .	22
RESULTADOS Y DISCUSION . . . . .	23
1. PATRONES POBLACIONALES . . . . .	23
1.1. Testigo (CI Y CII) . . . . .	23
a) Densidad y abundancia . . . . .	23
b) Proporción sexual y éxito reproductivo . . . . .	26
c) Estructura por edades . . . . .	28
d) Supervivencia o permanencia en el sitio . . . . .	31
1.2. Remoción de <i>S. mexicanus</i> (CM) . . . . .	34
a) Abundancia . . . . .	34
b) Proporción sexual y éxito reproductivo . . . . .	34
c) Estructura por edades . . . . .	34
d) Supervivencia o permanencia en el sitio . . . . .	34
1.3. Repoblación (CREP) . . . . .	35
a) Abundancia . . . . .	35
b) Proporción sexual y éxito reproductivo . . . . .	35
c) Estructura por edades . . . . .	38
d) Supervivencia o permanencia en el sitio . . . . .	40
1.4. Remoción continua (REM1 - REM6) . . . . .	43
a) Abundancia . . . . .	43
b) Proporción sexual . . . . .	46
c) Estructura por Edades . . . . .	46
2. ORGANIZACION ESPACIAL . . . . .	49
2.1. Testigo (CI Y CII) . . . . .	49
a) Grado de asociación . . . . .	49
b) Distancias recorridas y áreas de actividad . . . . .	50

2.2. Remoción de <i>S. mexicanus</i> (CM) . . . . .	52
b) Distancias recorridas y áreas de actividad . . . . .	52
2.3. Repoblación (CREP) . . . . .	53
a) Grados de asociación . . . . .	53
b) Distancias recorridas y áreas de actividad . . . . .	54
2.4. Remoción Continua (REM1 a REM6) . . . . .	55
a) Grado de asociación . . . . .	55
3. MICROHABITAT . . . . .	56
4. ALIMENTACION . . . . .	62
5. PATRONES POBLACIONALES E INTERACCION INTERESPECIFICA . . . . .	64
CONCLUSIONES . . . . .	72
LITERATURA CITADA . . . . .	75

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Distribución geográfica de <i>Spermophilus spilosoma pallescens</i> , <i>S. m. mexicanus</i> y <i>S. mexicanus parvidens</i> . . . . .	5
Figura 2.	Localización de la Reserva de la Biosfera de Mapimí . . . . .	12
Figura 3.	Caracterización climática e índices de aridez del área durante el estudio . .	13
Figura 4.	Tipos de muestreo realizados durante el estudio . . . . .	16
Figura 5.	Variación estacional en la abundancia de ambas especies de ardillas en las zonas testigo . . . . .	25
Figura 6.	Variación en la proporción sexual de adultos y total de <i>S. spilosoma</i> y <i>S. mexicanus</i> en las zonas testigo . . . . .	27
Figura 7.	Estructura por edades promedio de <i>S. spilosoma</i> y <i>S. mexicanus</i> en las zonas testigo . . . . .	30
Figura 8.	Residencia anual de las dos ardillas terrestres en los sitios testigo . . . . .	33
Figura 9.	Variación estacional en la abundancia de las ardillas <i>S. spilosoma</i> y <i>S. mexicanus</i> en la zona de repoblación . . . . .	36
Figura 10.	Proporción sexual de adultos y total de <i>S. spilosoma</i> y <i>S. mexicanus</i> en la zona de repoblación . . . . .	37
Figura 11.	Estructura por edades de <i>S. spilosoma</i> y <i>S. mexicanus</i> en la zona de repoblación . . . . .	39
Figura 12.	Permanencia de las dos ardillas terrestres en la zona de repoblación . . . .	42
Figura 13.	Capturas acumuladas de ardillas removidas durante 10 días en las seis zonas de remoción continua . . . . .	44
Figura 14.	Abundancia relativa de <i>S. spilosoma</i> y <i>S. mexicanus</i> en las zonas de remoción continua . . . . .	45
Figura 15.	Proporción sexual promedio de adultos y total de las ardillas en las zona de remoción continua . . . . .	47
Figura 16.	Estructura por edades promedio de <i>S. spilosoma</i> y <i>S. mexicanus</i> en zonas de remoción continua . . . . .	48
Figura 17.	Relación de dependencia entre las abundancias de <i>S. mexicanus</i> y de <i>S. spilosoma</i> . . . . .	59

Figura 18. Correlación encontrada entre el logaritmo natural de la abundancia de <i>S. mexicanus</i> con respecto a los valores de importancia de todos los sitios muestreados . . . . .	60
Figura 19. Clasificación de la vegetación de las zonas estudiadas . . . . .	61
Figura 20. Dieta anual de las dos especies de ardillas . . . . .	63

## LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Densidad y abundancia relativa promedio por hectárea de <i>S. pilosoma</i> y <i>S. mexicanus</i> . . . . .	24
Cuadro 2. Porcentaje de permanencia de las dos especies de ardillas en las zonas testigo . . . . .	32
Cuadro 3. Grados de asociación entre las especies de 1987 a 1993 en las zonas testigo . . . . .	49
Cuadro 4. Distancias recorridas y áreas de actividad de las dos especies de ardillas en los cuadrados testigo . . . . .	51
Cuadro 5. Grados de asociación entre las dos especies de ardillas en el sitio de repoblación . . . . .	53
Cuadro 6. Distancias recorridas y áreas de actividad de las dos especies de ardillas en el sitio repoblado . . . . .	54
Cuadro 7. Coeficientes de asociación de las dos especies de ardillas en las zonas de remoción continua . . . . .	55
Cuadro 8. Características del hábitat y abundancia de <i>S. pilosoma</i> y <i>S. mexicanus</i> en las zonas estudiadas durante 1987 . . . . .	57

**LISTA DE ANEXOS**

Anexo I. Eficiencia de trampeo . . . . .	82
Anexo II. Caracterización de la vegetación en CI . . . . .	83
Anexo III. Caracterización de la vegetación en CII . . . . .	84
Anexo IV. Caracterización de la vegetación en CREP . . . . .	85
Anexo V. Caracterización de la vegetación en CREM (1, 3, 4, 5 y 6) . . . . .	86

## RESUMEN

Durante siete años se estudiaron dos poblaciones simpátricas de ardillas terrestres del Desierto Chihuahuense en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango. *Spermophilus spilosoma* es una ardilla adaptada a las zonas áridas, mientras que *S. mexicanus* es una ardilla de ambientes templados y su primer registro en el Desierto Chihuahuense fue en 1979, lo cual hace pensar que son susceptibles de entrar en competencia a menos de que existan mecanismos que permitan su coexistencia. Por lo anterior, fue de gran interés estudiar las poblaciones de ambas especies durante años lluviosos y secos, en los cuales los requerimientos pueden variar.

Se utilizó el método de trampeo en cuadrados realizando diferentes tipos de muestreo (testigo, manipulación de una especie, repoblación y remociones continuas). La abundancia promedio de *S. spilosoma* fue de 0.5 a 5.6 ind/ha y la de *S. mexicanus* 0.2 a 2.3 ind/ha, con alta variabilidad entre los años y los sitios. Ambas ardillas presentaron una fuerte respuesta a la variación ambiental, incrementando sus poblaciones durante años lluviosos y abatiéndose en las sequías prolongadas; de una manera mas rápida e intensa en *S. spilosoma*. *Spermophilus spilosoma* permaneció en los sitios hasta 6 años y *S. mexicanus* hasta 4 años. Los modelos matemáticos que describieron su permanencia en los lugares se ajustaron a ecuaciones exponenciales con tasas de sobrevivencia de -0.92 en *S. spilosoma* y de -0.64 en *S. mexicanus*, demostrando que las poblaciones se abatieron fuertemente durante los años secos.

Los estimadores poblacionales (abundancia, proporción sexual, éxito reproductivo, estructura por edades y sobrevivencia) fueron similares en ambas especies y variaron únicamente conforme al ciclo anual y al sistema de reproducción. Sin embargo, hubo una respuesta diferencial. *S. spilosoma* presentó mayor sobrevivencia y éxito reproductivo en comparación con *S. mexicanus*, incrementando su adecuación al medio desértico, estrategia que se relaciona con la evolución de las historias de vida de las especies en el área. *S. spilosoma* presentó mayor capacidad para colonizar áreas, un rápido incremento de su población como respuesta a los años lluviosos, una selección del microhábitat y defensa del territorio por parte de las hembras, una mayor proporción de machos en sus poblaciones, un establecimiento selectivo al ocupar espacios vacíos de ardillas (primero se establecen las hembras) y los residentes presentaron mayores áreas de actividad que la otra especie. En contraste, *S. mexicanus* restringió su distribución a los sitios de mayor diversidad vegetal (bajadas de cerros) y el aumento de su población fue gradual

y dependiente de la densidad de la otra especie, las hembras seleccionaron y se establecieron en los sitios de acuerdo a la densidad de *S. spilosoma*, la producción de crías fue indistinta para los sexos, el establecimiento en las áreas libres de ardillas tendió hacia la formación de grupos de hembras y los residentes presentaron menores áreas de actividad que los de la otra especie.

Ambas especies de ardillas utilizaron el espacio en relación directa con el comportamiento reproductivo. El sistema de apareamiento polígamico provocó que los machos adultos se dispersaron en busca de pareja y los jóvenes se dispersaron para establecerse en nuevos sitios. Las dos ardillas presentaron segregación sexual durante la ocupación de los sitios. Las hembras residentes predominaron en algunas áreas de manera permanente, mientras que los transeúntes fueron frecuentemente machos o hembras subordinadas no establecidas que presentaron un gran desplazamiento y amplia dispersión. Hubo una alta sobreposición interespecífica en los desplazamientos y áreas de actividad, observándose que las ardillas se repartieron el espacio de manera instantánea al dispersarse hacia nuevas áreas (zonas de remoción). Por otro lado, los machos de ambas ardillas tuvieron mayores desplazamientos y áreas de actividad que las hembras. Los machos se movieron más en los sitios con predominancia de hembras residentes, las cuales tuvieron menores desplazamientos que las hembras transitorias.

Los microhabitats utilizados por ambas especies de ardillas fueron asociaciones de matorral de gobernadora con nopalera, utilizando los sitios con mayores valores de importancia de gobernadora (*Larrea tridentata*) y/o de nopal (*Opuntia rastrera*), o los de alta diversidad vegetal. La abundancia de *S. mexicanus* se correlacionó con la presencia del nopal. La dieta fue similar en ambas especies durante un año lluvioso, variando conforme a la disponibilidad de los alimentos y con diferencias interespecíficas por la cantidad de insectos, hierbas y pastos.

Por lo anterior se concluye que los diferentes muestreos permiten obtener información distinta y complementaria sobre la ecología de poblaciones de estas ardillas. Se confirma la presencia de un bajo nivel de competencia interespecífico por los sitios, en donde *S. spilosoma* desplaza a *S. mexicanus*, debido principalmente a su mayor adecuación al medio desértico, más que a la interacción interespecífica. Ambos sciúridos presentan patrones poblacionales y de alimentación similares, reduciendo los encuentros directos al segregarse el uso del espacio como principal mecanismo de coexistencia. Adicionalmente se confirmó la existencia de competencia sexual intraespecífica, en donde las hembras reproductivas seleccionan los sitios y determinan la distribución de los machos, mientras que los machos compiten con baja tolerancia entre ellos.

## INTRODUCCION

La coexistencia entre las especies de una comunidad es resultado de la influencia de diversos procesos que incluyen competencia, depredación, disturbio y estrés físico. Es evidente que cada uno de estos factores puede afectar la densidad de las especies en una comunidad, pero pocos ejemplos existen de cómo cada factor o la combinación de varios puede afectar el número de especies coexistentes y, con ello, la probabilidad de colonización local y de extinción (Valone 1995).

Numerosos trabajos se han desarrollado con el fin de definir los mecanismos de separación ecológica que permiten la coexistencia entre especies (Brown 1971, Brown 1989, Streubel 1975, Clutton-Brock y Albon 1985). Tres tipos de estudios se han utilizado para explorar la importancia y el papel de la competencia en la naturaleza: 1) descriptivo, en el cual se toman una serie de datos que muestran los patrones de lo que se estudia, 2) comparativo, se comparan las condiciones existentes de diferentes comunidades sin considerar los estudios testigo y 3) experimental, que incluyen las condiciones creadas para comparaciones (tratamiento y testigo) y son de tres tipos: los experimentos o perturbaciones producidas en laboratorio, los experimentos o perturbaciones producidas en el campo y los experimentos naturales (Keddy 1989). Sin embargo, existen escasos experimentos de campo que confirman la exclusión competitiva (remoción de especies y/o manipulación de los recursos limitantes), debido a que la competencia no siempre es constante para demostrarla.

La teoría de la competencia aplicada a comunidades de vertebrados predice que en ciertas circunstancias, el número de especies coexistentes en un grupo taxonómico sería finito y que las especies tenderían a utilizar diferencialmente los recursos en relación con las cualidades morfológicas. Sin embargo, esto se aplica en comunidades con pocas especies numéricamente dominantes, pero no en asociaciones de dos especies (Hopf *et al.* 1993). También se ha demostrado que la existencia de competencia entre poblaciones de dos especies puede depender de la estructura genética de las poblaciones iniciales, la probabilidad de accidentes ecológicos, de la biología de las especies y de la presencia de otros organismos (relaciones de depredación y de parasitismo) (Law y Watkinson 1989).

Los mecanismos de coexistencia en especies de roedores del desierto, postula que existen diferentes mecanismos de separación ecológica que conducen a evitar la competencia

interespecífica. Estos mecanismos comprenden: separación de dieta, selección del microhábitat, variación temporal y espacial en la abundancia de los recursos limitantes, variación estacional en la eficiencia de forrajeo, selección del tamaño del grupo, diferencias en el comportamiento reproductivo, tolerancia mutua a las condiciones del hábitat e interferencia agresiva (Harper 1961, Wiens 1966, Brown y Lieberman 1973, Brown 1975, 1989, Bowers 1986).

Por otra parte, las especies pueden tener distribuciones restringidas o amplias de acuerdo con la evolución de sus historias de vida, mostrando respuestas ecológicas diferentes. Sus poblaciones pueden aumentar y disminuir de manera azarosa, permanecer estables o fluctuar cíclicamente. Los cambios demográficos son el resultado del uso de los recursos por los individuos, en los cuales los requerimientos y las habilidades difieren principalmente de acuerdo con la especie, edad, sexo, *status* social y reproductivo, como también con la susceptibilidad de depredación y muerte (Sutherland y Parker 1985). Al mismo tiempo, los patrones de uso de los recursos y del hábitat por las diferentes clases demográficas pueden variar de una completa segregación a una completa sobreposición, afectando la estructura y dinámica de las poblaciones (Werner y Gilliam 1984, Gilliam y Fraser 1988).

Los roedores de desiertos tienden a variar sus poblaciones de acuerdo con la disponibilidad y utilización de los recursos, los cuales dependen principalmente de las precipitaciones pluviales (Hafner 1984). Por esta razón las especies pueden exhibir cambios en sus ciclos poblacionales, variando temporal y espacialmente de acuerdo con los eventos de su ciclo de vida, en donde el comportamiento reproductivo y social tienen gran influencia en el mantenimiento de su estabilidad.

En particular, los estudios de ardillas terrestres han aportado información ecológica sobre historias de vida, patrones comportamentales y sistemas de apareamiento. Esto ha sido posible debido a su alta riqueza específica, a los hábitos diurnos, a los variados hábitats que ocupan y a que son fáciles de capturar y observar (Murie y Michener 1984). Destacan los estudios de especies norteamericanas sobre los ciclos diarios y anuales (Bartholomew y Hudson 1961, Heller y Poulson 1970, Pengelly y Asmundson 1971, Yahner y Svendsen 1978, Balph 1984, Joy 1984, Kenagy *et al.* 1989), sobre la dinámica de poblaciones (Slade y Balph 1974, Seger y Chapman 1984, Sherman y Morton 1984, Michener 1989), sobre historias de vida (Streubel 1975, Armitage 1981, Zammuto y Millar 1985a y 1985 b, Dobson y Murie

1987, Michener 1989), sobre la organización social (Mc Carley 1966, Eisenberg 1975, Streubel 1975, Armitage 1981, Dobson 1983, Michener 1983, 1984), sobre la organización espacial (Holekamp 1984, Mclean 1984, Holekamp y Sherman 1989) y sobre la reproducción y los sistemas de apareamiento (Dobson 1984, Phillips 1984, Schwagmeyer 1990). Las especies mexicanas han sido menos estudiadas en cuanto a estos aspectos biológicos y ecológicos (Edwards 1946, Sumrell 1949, Matocha 1968, Streubel y Fitzgerald 1978, Ceballos y Wilson 1985, Aragón 1988, Millán 1988, Valdéz 1988, Aragón y Baudoin 1990, Baudoin y Aragón 1991, Baudoin *et al.* 1991, Aragón *et al.* 1993, Millán y Baudoin 1993) y más sobre su distribución e historia natural (Davis 1944, Villa 1953, Jiménez 1966, Blanco *et al.* 1981, Treviño 1981, Young y Jones 1982, Ceballos y Galindo 1984, Valdéz 1988). Particularmente, los estudios sobre interacciones entre especies son escasos (Streubel 1975).

En el Desierto Chihuahuense existen dos especies de ardillas terrestres con patrones poblacionales similares (Aragón *et al.* 1993), la ardilla terrestre moteada (*Spermophilus spilosoma*) y la ardilla terrestre mexicana (*Spermophilus mexicanus*). Ambas coexisten en los sitios de bajadas de cerros (Grenot y Serrano 1980, 1982, Aragón *et al.* 1993, Aragón 1995, 1999), prefiriendo zonas que les proporcionan mayor protección, refugio y alta disponibilidad de recursos alimentarios. Además, ambas especies presentan ciclos de vida y patrones poblacionales semejantes durante años lluviosos (Aragón 1988, Aragón *et al.* 1993). Por lo anterior, las dos especies son susceptibles de entrar en competencia ya que los recursos pueden ser limitantes en este tipo de ecosistemas, a menos de que existan mecanismos que eviten o reduzcan la competencia a ciertas condiciones, ya sea que estén determinadas por el ambiente, la disponibilidad anual del recurso alimentario y por la interacción con otras poblaciones. Este estudio muestra los mecanismos que permiten la coexistencia entre las dos especies de ardillas terrestres del Desierto Chihuahuense, mediante dos tipos de estudios, 1) el descriptivo, en el cual se determinaron los patrones en cuanto a la estructura y dinámica poblacional, selección del microhábitat y utilización del espacio y 2) el experimental, en donde se hicieron remociones de las especies en el campo para detectar las diferentes respuestas. Al mismo tiempo esta investigación aporta información ecológica de ambas ardillas terrestres, y en particular de *S. mexicanus*, la cual no ha sido estudiada en zonas áridas.

## ANTECEDENTES

### Biología y ecología de *S. pilosoma* y *S. mexicanus* en Mapimí.

#### a) Descripción y medidas

Es distintivo de la ardilla terrestre moteada (*S. pilosoma*) la presencia de manchas de color crema esparcidas al azar en el dorso y de la ardilla terrestre mexicana (*S. mexicanus*) la presencia de nueve líneas de color ante pálido en el dorso. Son ardillas de talla pequeña y el tamaño corporal es muy variable. Las medidas somáticas (en mm) de 26 adultos de *S. pilosoma pallescens* y 18 adultos de *S. mexicanus parvidens* capturadas en la Reserva de la Biosfera de Mapimí y registradas en este estudio fueron respectivamente: longitud total 135 a 237 y 155 a 290, longitud de la cola 60 a 90 y 80 a 205, pata trasera 22.3 a 33 y 31.1 a 36.6, oreja 5.1 a 14.4 y 7 a 14.2 y peso corporal (gr) 84 a 150 y 102 a 148 (Aragón *datos no publicados*). Cabe destacar que en la primera subespecie las dimensiones fueron similares o ligeramente menores a las de otros estudios (Streubel y Fitzgerald 1978), mientras que la segunda subespecie presentó menor tamaño corporal en comparación con todos los registros que se ha publicado para la especie (Young y Jones 1982).

#### b) Distribución y relaciones filogenéticas

La ardilla terrestre moteada es un roedor especializado a ambientes áridos, de amplia distribución en el norte y centro de México (Streubel y Fitzgerald 1978, Aragón *en prensa*). La ardilla terrestre mexicana se distribuye comunmente en las zonas templadas en la parte central y noreste de México (Edwards 1946) y es de reciente registro en el Desierto Chihuahuense (Grenot y Serrano 1982, Figura 1). Ambas especies tienen poca relación filogenética dentro del género en cuanto a sus características morfológicas (pelaje, cráneo y baculum) y son diferentes con respecto a sus características genéticas, ya que *S. pilosoma* presenta un número de cromosomas diploide de 34 mientras que *S. mexicanus* tiene 32 (Bryant 1945, Nadler y Hughes 1966).

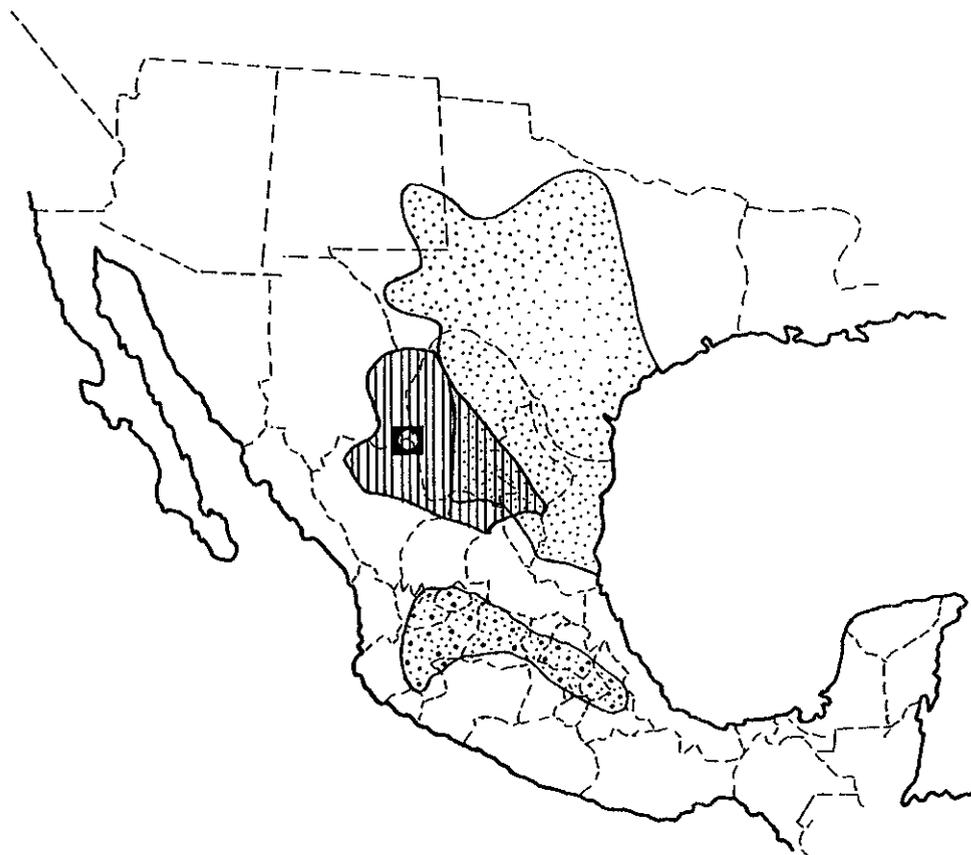


Figura 1. Distribución geográfica de *S. spilosoma pallescens*, *S. mexicanus parvidens* y *S. m. mexicanus* (Hall 1981) y ubicación de la Reserva de la Biosfera de Mapimí.

- ▨ *Spermophilus spilosoma pallescens*
- ◻◻◻◻ *Spermophilus mexicanus parvidens*
- ◻◻◻◻◻◻◻◻◻◻ *Spermophilus mexicanus mexicanus*
- ◼ Reserva de la Biosfera de Mapimí

### c) Hábitat y hábitos

Las dos ardillas son terrestres y diurnas. La ardilla moteada habita en casi todo el gradiente topográfico del desierto de Mapimí (bajadas, lomas, playa y dunas) (Grenot y Serrano 1982, Aragón 1995), mientras que la mexicana está restringida a la zona de bajadas (Aragón 1995) y parece tener cierta preferencia por los sitios que presentan mayor cobertura y diversidad vegetal (Sosa y Serrano 1987). En México, ambas especies se distribuyen en el matorral xerófilo, en los pastizales y en cultivos alledaños (Aragón *en prensa*). La ardilla moteada habita en zonas de vegetación abierta en asociaciones de matorral de gobernadora, de hojansen, nopaleras, pastizales y mezquiales con suelos arenosos y arcillosos (Aragón *en prensa*), mientras que *S. mexicanus* habita en los desiertos en asociaciones de pasto con mezquite, matorrales de gobernadora y nopaleras con suelos arenosos y gravosos y en bosques en asociaciones de cedros, magueyes, sotoles y en pastizales (Davis 1944, Edwards 1946, Young y Jones 1982, Vázquez-Farías 1986, Valdéz 1991).

### d) Alimentación

La ardilla moteada es omnívora, consume partes verdes de maguey (*Agave asperrima*), de gobernadora (*Larrea tridentata*) y de nopal (*Opuntia rastrera*), frutos de garambullo (*Lycium berlianderi*) y de tasajillo (*Opuntia leptocaulis*) e insectos (Serrano 1982, Sosa y Serrano 1987). No se conoce la alimentación de *S. mexicanus* en zonas desérticas.

### e) Población

En años lluviosos (407 mm de precipitación en 1986 y 324 mm en 1987), *S. pilosoma* fue más abundante que *S. mexicanus* en una proporción de 1 a 3 en diferentes sitios (nopalera): registrándose de 3 a 7 ind/ha y de 1 a 4 ind/ha, respectivamente (Aragón 1988, Aragón y Baudoin 1990). La variación en las edades y proporción de estas ardillas responden a los eventos del ciclo anual de las ardillas, con una mayor cantidad de adultos durante la emergencia de la hibernación (apareciendo primero los machos, seguidos de las hembras) y la reproducción, con más jóvenes durante los reclutamientos y menos adultos durante la prehibernación (primero desaparecen los machos seguidos de las hembras). Sin embargo, sólo *S. pilosoma* muestra diferencias estacionales significativas en su proporción sexual, con un mayor número de machos durante primavera y verano (Aragón *et al.* 1993).

#### f) Ciclo anual

Las dos especies presentan ciclos anuales con un período activo (marzo a noviembre) dedicado principalmente a la reproducción y crianza y posteriormente almacenan grasas para hibernar (período inactivo de diciembre a febrero). La fase activa presenta la siguiente secuencia de eventos: emergencia de hibernación, reproducción, reclutamiento de jóvenes y prehibernación. La hibernación es asincrónica en cuanto al inicio y término dependiendo de la edad y sexo de los individuos, la optimización de las demandas energéticas y la competencia intraespecífica (Aragón *et al.* 1993). En condiciones de laboratorio se ha observado que *S. spilosoma* no hiberna si se le proporciona alimento y temperatura adecuada, mientras que *S. mexicanus* es un hibernador estricto (Baudoin *et al.* 1991).

#### g) Reproducción

La reproducción de las dos especies ocurre de mediados de marzo a julio o agosto comprendiendo el apareamiento, la gestación y la lactancia. La gestación dura un mes aproximadamente y los nacimientos coinciden con las máximas precipitaciones pluviales. Son especies monoéstricas, con camadas promedio de 4.7 embriones (E.S. = 0.35, intervalo 4 a 5) y 5.6 cicatrices placentarias (E.S. = 1.4, intervalo 4 a 11) en *S. spilosoma* (n = 8), mientras que *S. mexicanus* tiene camadas de 5 embriones (E.S. = 0.84, intervalo 2 a 7) y 4 cicatrices placentarias (E.S. = 0.92, intervalo 2 a 6) (n = 9). Los jóvenes tienen un desarrollo rápido y la madurez sexual se alcanza en la siguiente primavera posterior al nacimiento (Aragón y Baudoin 1990).

#### h) Organización espacial

El uso del espacio durante un año lluvioso parece indicar ciertas diferencias conductuales interespecíficas: la segregación de las especies puede darse en aquellos sitios en donde una de las especies es más abundante (Aragón *et al.* 1993). Asimismo, los desplazamientos y las áreas de actividad de los animales residentes no presentaron diferencias interespecíficas en años lluviosos: La ardilla moteada se desplaza hasta 126.5 m y presenta áreas de actividad de hasta 1.68 ha y *S. mexicanus* de hasta 120 m y 1.2 ha, respectivamente. Sin embargo, *S. spilosoma* presenta diferencias intraespecíficas, con mayores desplazamientos en los machos (73.6 m y 34.9 m,  $Z_{(11,10)} = 3.5$ , n = 21, P = 0.0005). Por radiorastreo se

determinó que en años secos *S. spilosoma* se desplaza hasta 100 m y *S. mexicanus* hasta 500 m de un sitio de localización a otro y que las áreas de actividad de las dos especies son de 0.5 a 3.5 ha durante el período de emergencia de los jóvenes (Baudoin y Aragón 1991, Aragón *et al.* 1993).

Algunos individuos de ambas especies tienden a cambiar continuamente sus áreas de actividad, estableciéndose en nuevas áreas. Presentan dispersión de jóvenes (reclutamientos) y de adultos (principalmente de los machos durante la reproducción). Los desplazamientos máximos registrados durante la dispersión de machos jóvenes en años lluviosos fueron 809 m para *S. spilosoma* y 640 m para *S. mexicanus* (Aragón 1988, Aragón y Baudoin 1990, Baudoin y Aragón 1991).

#### i) Patrones de Actividad

En condiciones naturales las dos especies tienen una mayor actividad entre 31°C y 35°C. Temperaturas menores de 15°C generalmente inhiben su actividad durante el invierno. La emergencia de la hibernación ocurre a más de 20°C. En ambas especies la duración de la actividad diaria varía en un intervalo de las 07:00 a las 20:00 horas de acuerdo con el fotoperíodo, la temperatura ambiente y la temperatura del suelo a la sombra, la cual es mayor durante la reproducción (Aragón *et al.* 1993). *S. spilosoma* presenta una mayor actividad que *S. mexicanus* durante el día y en ambas especies los machos son más activos que las hembras. La hibernación en *S. spilosoma* es facultativa, es decir, está regulada principalmente por la disponibilidad de alimento y ocurre a una temperatura menor de 21°, mientras que en *S. mexicanus* el período inactivo depende fuertemente de factores endógenos y es un hibernador estricto (Baudoin *et al.* 1991).

#### j) Comportamiento

Son especies solitarias y territoriales, excepto cuando se reproducen (Aragón y Baudoin 1990). Dentro del subgénero *Ictyodomys*, *S. spilosoma* es la única de las cuatro especies que tiene gran tolerancia intraespecífica, mientras que *S. mexicanus* y *S. tridecemlineatus* presentan altos niveles de agresión. En general, la locomoción es la actividad más frecuente en *S. spilosoma*, mientras que en *S. mexicanus* la vigilancia es más común (Millán y Baudoin 1993). En las dos especies, los encuentros entre machos son más

agresivos que entre las hembras y a su vez, más intensos en *S. mexicanus* que en *S. pilosoma* (Livoreil *et al.* 1993). Durante la reproducción, la tolerancia entre las hembras es mayor en *S. mexicanus* que en *S. pilosoma* y los mecanismos para la formación de grupos de hembras es distinto en las dos especies. De manera experimental, se ha observado que la primera especie desarrolla comportamiento amigable al existir limitantes espaciales y la segunda presenta conducta agonista como defensa de los recursos alimentarios y las madrigueras; pero al introducir un macho aumentan los niveles de agresión de las hembras de *S. mexicanus*, mientras que esto no ocurre en *S. pilosoma* (Mandier y Gouat 1996).

## OBJETIVOS

El objetivo general de este estudio fue determinar las interacciones entre las dos especies de ardillas terrestres del Desierto Chihuahuense (*Spermophilus spilosoma* y *S. mexicanus*), mediante un monitoreo poblacional y comparando su estructura y dinámica poblacional, organización espacial, alimentación y uso del microhabitat.

Los objetivos particulares fueron:

- 1.- Conocer los estimadores poblacionales (abundancia, proporción sexual, éxito reproductivo, estructura de edades y sobrevivencia) de dos especies de ardillas terrestres durante varios ciclos anuales.
- 2.- Determinar la organización espacial, las áreas de actividad, la dispersión y el grado de asociación espacial de ambas especies.
- 3.- Caracterizar el microhabitat de las dos especies.
- 4.- Determinar la dieta de ambos sciúridos.
- 5.- Determinar el tipo de interacción interespecífica evaluando comparativamente los patrones ecológicos de ambas especies tanto en condiciones naturales como los observados en experimentos de campo.

## AREA DE ESTUDIO

La Reserva de la Biosfera de Mapimí, está ubicada entre los límites políticos de los estados de Chihuahua, Coahuila y Durango, dentro de las coordenadas 26°29'-26°52' N y 103°58'-103°32' W y a una altitud que va de 1,100 a 1,350 msnm (Montaña 1988, Figura 2).

Es una zona semiárida propia del Desierto Chihuahuense, en la cual hay una gran cantidad de endemismos y un dominio de especies arbustivas micrófilas que le dan la fisonomía de matorral xerófilo (Rzedowski 1978). Las bajadas de los cerros, en donde se monitorearon las poblaciones de ardillas, son los sitios con mayor riqueza florística y mayor diversidad de pequeños mamíferos (Martínez y Morello 1977, Grenot y Serrano 1982, Aragón 1995).

La temperatura media anual de 1987 a 1993 fue de 19.8°C, con una precipitación media acumulada de 261.5 mm, concentrada principalmente entre junio a septiembre y muy variable durante el período de muestreo (Figura 3).

El estudio incluyó años con variaciones en el grado de aridez (Figura 3), el cual se calculó estacionalmente por medio del Índice de Aridez de Martonne (Dreux 1979):

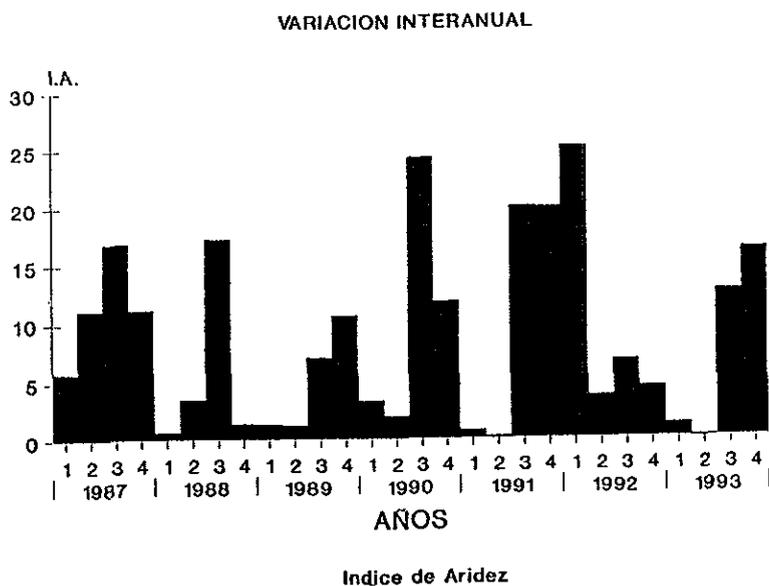
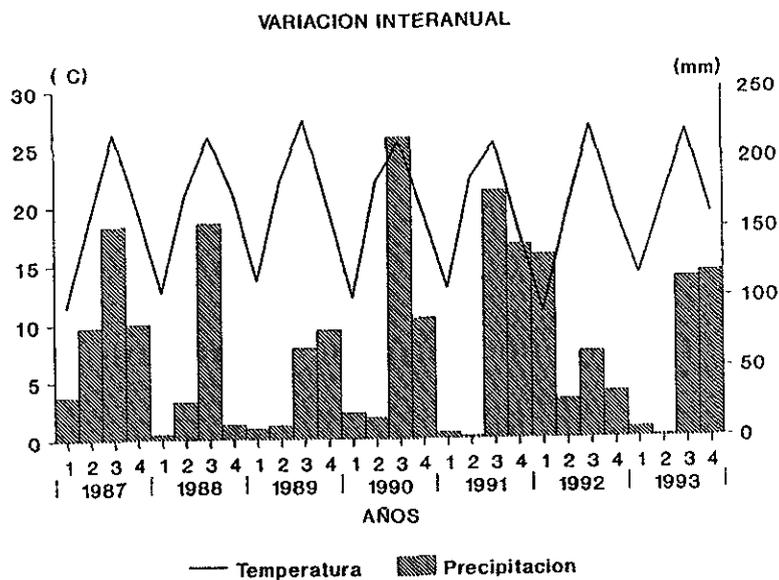
$$IA = (12 \times pp) / (TP + 10)$$

donde: pp es el total de precipitaciones pluviales, TP = ( $\Sigma$ Temperaturas máximas +  $\Sigma$ Temperaturas mínimas)/número de días. El incremento del valor obtenido indica un menor grado de aridez.

Los años más áridos fueron 1988 y 1989 y los menos áridos 1987 y 1991. Los valores de aridez para los años comprendidos en el estudio fueron los siguientes: 1987 (IA = 11.1), 1988 (IA = 6.6), 1989 (IA = 5.5), 1990 (IA = 10.8), 1991 (IA = 12.6), 1992 (IA = 6.8) y 1993 (IA = 8).



Figura 2. Localización de la Reserva de la Biosfera de Mapimí dentro de la provincia fisiográfica del Desierto Chihuahuense.



**Figura 3.** Caracterización climática e índices de aridez del área de estudio de 1987 a 1993, calculados para las diferentes estaciones o etapas del ciclo de vida de las ardillas: 1 = invierno o hibernación, 2 = primavera o reproducción, 3 = verano o reclutamiento de juveniles y 4 = otoño o prehibernación.

## MATERIALES Y METODOS

### 1. MUESTREO

De 1987 a 1993 se estudiaron comparativamente dos especies de ardillas terrestres, la moteada (*Spermophilus spilosoma pallescens*) y la mexicana (*S. mexicanus parvidens*). Se utilizó la técnica de captura-marcaje-recaptura en cuadrados, la cual permite el monitoreo individual de los animales y es usualmente utilizada ampliamente para los estudios con roedores. Los animales se capturaron mediante trampas Sherman plegables de aluminio (75 x 90 x 230 mm), cebadas con avena y marcando las ardillas en las orejas con aretes metálicos numerados y por medio de la ectomización de falanges según un código establecido.

El muestreo se realizó en diferentes parcelas durante el período activo de las ardillas (Figura 4). Los sitios de trampeo se ubicaron en la bajada superior de cerros y cuyas dimensiones se determinaron de acuerdo con la abundancia y movilidad de los roedores observados en muestreos previos y de acuerdo a cada objetivo planteado como sigue:

#### Patrones poblacionales y organización espacial

- 1) Dos zonas testigo (CI y CII). Se seleccionaron sitios en los que se encontraron ambas especies, cubriendo una superficie de 5.76 ha cada una (240 x 240 m) utilizando 49 trampas. Se empleó el método de captura-marcaje-recaptura durante 4 días para monitorear las ardillas capturadas. Estas parcelas tuvieron el objetivo de estimar los parámetros poblacionales y la organización espacial en condiciones naturales durante el estudio (1987-1993).
- 2) Una zona de remoción de una especie (CM). Se realizó en un lugar en donde se encontraron ambas especies, pero con mayor abundancia de *S. spilosoma*. El área comprendió una superficie de 5.76 ha (240 x 240 m) utilizando 49 trampas. Se removieron todos los individuos de *S. mexicanus* durante 10 días en cada muestreo, revisando cada dos a cuatro horas, mientras que los individuos de *S. spilosoma* se marcaron y liberaron (1989). Esta parcela permitió mostrar los patrones de la población

de *S. pilosoma* y como se da la ocupación del hábitat sin la presencia de *S. mexicanus*. Debido a la baja densidad de *S. mexicanus* y a que se encontró restringida a pocos sitios no fue posible realizar el tratamiento recíproco de remoción de *S. pilosoma* para monitorear la respuesta de *S. mexicanus*.

- 3) Una zona de repoblación de ambas especies (CREP). Se removieron intensivamente todos los individuos de ambas especies durante 10 días en una superficie de 5.76 ha (240 x 240 m), revisando las trampas cada dos horas en el otoño de 1986, es decir, después de que se dió el reclutamiento de los jóvenes en septiembre (Aragón 1988). Posteriormente (1987-1990) se observaron los patrones poblacionales y la ocupación del espacio, empleando el método de captura-marcaje-recaptura colocando 49 trampas durante 4 días. Este muestreo permitió observar como ocurre la colonización de cada especie de ardilla e identificar a los individuos que lo hacen.
  
- 4) Seis zonas con remoción continua de ambas especies (REM1, REM2, REM3, REM4, REM5 Y REM6). Estas áreas tuvieron una superficie de 1.44 ha cada una (120 x 120 m), en las que se colocaron 49 trampas dispuestas cada 20 m. Las áreas estuvieron separadas por una distancia mínima de 1 Km. Se cuantificó el comportamiento poblacional y la ocupación del espacio de cada especie al remover todos los animales de las dos especies durante 10 días en 1987 (REM1 Y REM2 en mayo, REM3 en julio, REM4 en agosto y REM5 y REM6 en septiembre). Este muestreo se realizó para detectar la respuesta inmediata de las dos especies al encontrar sitios desocupados de ardillas.

## TIPOS DE CUADRADOS

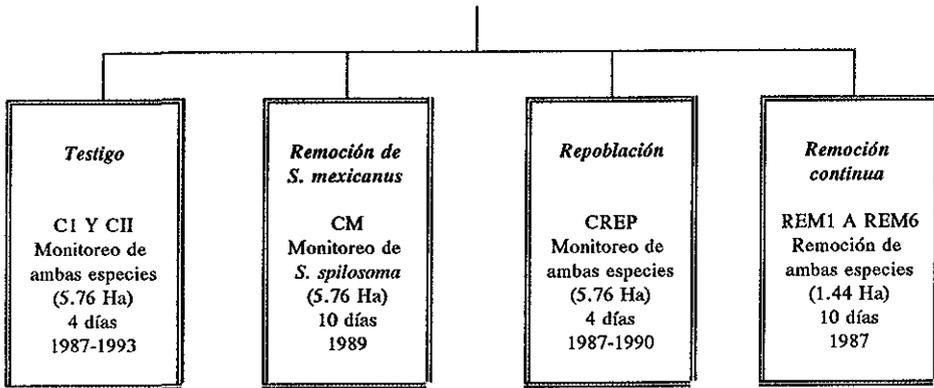


Figura 4. Tipos de muestreos realizados durante el estudio.

En cada captura se registró el sitio, la especie, el sexo, el peso y la condición reproductiva. Esta última se determinó en los machos por la posición de los testículos (abdominal, inguinal y escrotal) y en las hembras por el desarrollo de las tetas y las características de la vagina (turgente, abierta, etc.). Los animales que se removieron se liberaron en sitios lejanos de las zonas de estudio y sólo algunos individuos se sacrificaron para obtener sus contenidos estomacales para el análisis de la dieta.

### Microhábitat

La estructura de la vegetación se analizó por el método del vecino más cercano para conocer el microhábitat de las dos especies de ardillas. Este método considera cada estación de trapeo como un punto central que divide cuatro cuadrantes, en los cuales se registra la especie más cercana, la distancia punto central-planta y la cobertura vegetal (Brower y Zar 1984). Con esta información se obtuvo la densidad, la cobertura y la dominancia de cada especie vegetal en los sitios de trapeo, lo cual se explicará más adelante.

## Alimentación

El muestreo de la dieta se realizó durante primavera, verano y otoño del año más lluvioso (1987). Para evaluar los recursos alimentarios de las dos especies se determinó la dieta por medio del análisis de los contenidos estomacales y de los ciegos intestinales de algunos animales sacrificados, utilizando la técnica microhistológica de Sparks y Malechek (1968). Los estómagos se preservaron en alcohol al 70%. Las muestras de los contenidos gástricos e intestinales se aclararon con solución Hertwig, se fijaron y montaron con solución Hoyer obteniendo 5 laminillas por individuo. Se registró la frecuencia de ocurrencia de las especies vegetales consumidas examinando 100 campos por individuo (20 campos por preparación) con aumento de 40x X 100x de 15 muestras individuales de *S. pilosoma* y 12 de *S. mexicanus*. Se identificaron las especies vegetales (método histológico de epidermis) y las animales por claves y/o colección de referencia.

## 2. ANALISIS DE LOS DATOS

### Patrones Poblacionales

Como medida del esfuerzo de trampeo se consideró el número de trampas por día. La eficiencia de trampeo se calculó como: número de capturas/esfuerzo de trampeo x 100.

Los diferentes estimadores poblacionales (abundancia, proporción sexual, éxito reproductivo, estructura de edades y sobrevivencia) fueron analizados por especie, año y períodos del ciclo de vida en las diferentes parcelas. Estos últimos se equiparan con las estaciones del año en las gráficas y cuadros como sigue:

- 1.- invierno = hibernación
- 2.- primavera = reproducción
- 3.- verano = reclutamiento de jóvenes
- 4.- otoño = prehibernación

La densidad se estimó con el fin de comparar con otros estudios sobre ardillas y se calculó sólo en las zonas testigo, por medio del método de captura-recaptura de Schnabel debido al bajo número de animales recapturados. Se utilizó el programa SCHNABEL (Krebs 1989).

$$N = \Sigma M_i n_i / \Sigma R_i$$

donde  $M_i$  = número total de individuos marcados en la población al día  $i$

$n_i$  = número de animales capturados en la muestra en ese día

$R_i$  = número de recapturas en ese día.

La abundancia de las poblaciones se estimó por el método de enumeración, mínimo número de individuos vivos para comparar los sitios estudiados. El método consiste en contar el número de organismos capturados en cada muestreo, adicionando a éstos los que se recapturaron pero que no aparecieron en los períodos anteriores (Nichols y Pollock 1983).

La proporción sexual se determinó mediante el recuento de machos adultos por hembra adulta y también se determinó por el conteo de machos por hembra del total poblacional ( $\sigma\sigma$ : $\varphi\varphi$ ), lo cual aporta información sobre la cantidad de machos o hembras que se incorporan a cada población. La estructura por edades fue determinada por el conteo de los individuos de cada edad, considerando ésta de acuerdo a las características reproductivas externas e internas de los individuos, peso, tamaño del cuerpo y muda. El éxito reproductivo se definió como el número de jóvenes o subadultos por hembra adulta reproductiva que se añadieron a la población monitoreada (Downing 1980).

La sobrevivencia o permanencia en los sitios se estimó por el método de enumeración, considerando el porcentaje de animales que permanecieron en un mes y el porcentaje de recapturas en el período total (Nichols y Pollock 1983).

$$S = r/R \times 100$$

donde S = sobrevivencia en porcentaje

r = individuos capturados en el tiempo t+1

R = número total de individuos capturados en el tiempo t.

Posteriormente los datos obtenidos se ajustaron a un modelo de regresión lineal de tipo exponencial.

$$\ln(S) = \ln(S_0) - mt$$

$$\text{que es lo mismo } S = ae^{mt}$$

donde  $S_0$  = sobrevivencia inicial en porcentaje = 100

t = tiempo en años

a = ordenada al origen obtenida del a partir del modelo = constante

e = número exponencial = 2.7183

m = pendiente obtenida del a partir del modelo

Se calcularon los promedios y los errores estándar como medidas de dispersión de los estimadores. Para detectar las diferencias estadísticas se utilizaron pruebas t de student (abundancia, proporción sexual y éxito reproductivo) y tablas de contingencia ajustadas a un modelo logarítmico lineal (estructura por edades), ambos con un nivel de significancia de  $P \leq 0.05$ .

Se obtuvieron los modelos matemáticos que describieron el patrón de la sobrevivencia de cada población para los cuadrados testigo y de repoblación. Se utilizó el modelo de regresión lineal simple de los datos de sobrevivencia (tipo exponencial), ya que cumplieron con las hipótesis de normalidad, homocedasticidad, linealidad e independencia (Curts 1984). Se realizó la transformación logarítmica, con base en el número e, de los datos de sobrevivencia anual.

### Organización espacial

El grado de asociación interespecífica se evaluó mediante una tabla de contingencia, que considera la presencia o ausencia de las dos especies por estación de trampeo (Pielou 1977).

$$V = (ad - bc)/(mnr)$$

donde V = Coeficiente de asociación. a, b, c, d y m, n, r, s se obtienen como sigue:

ESPECIE		B		
		Presente	Ausente	
A	Presente	a	b	m = a + b
	Ausente	c	d	n = c + d
		r = a + c	s = b + d	N = m+n=r+s

Se utilizaron pruebas de  $\chi^2$  para detectar las diferencias estadísticas entre las especies. Si existen diferencias se rechaza la hipótesis nula de que la presencia de una especie es independiente de la otra especie, tomando el nivel de significancia para un grado de libertad.

$$\chi^2 = N(ad - bc)^2 / mnr$$

Los movimientos de los roedores se estimaron por medio de la distancia promedio entre recapturas (DRS) y la distancia máxima (DMR). Las áreas de actividad se definieron por medio del método de línea incluida (S), el cual consiste en trazar líneas límites iguales en anchura a la mitad de la distancia entre las trampas (Stickel 1954). Los puntos de captura son centros de rectángulos (cada lado del cual iguala la distancia entre las trampas), de esta manera el área de actividad se delinea conectando las esquinas exteriores de estos rectángulos, formando una área máxima del espacio utilizado. Se hicieron pruebas de Mann-Whitney para detectar las diferencias estadísticas de los desplazamientos y las áreas de actividad inter e intraespecíficas.

## Microhabitat

La caracterización de la estructura de la vegetación de las dos especies de ardillas se hizo con la finalidad de comparar todas las áreas en donde habitan una o ambas especies. Los muestreos se realizaron durante el otoño en las zonas testigo (CI y CII en 1987, 1989 y 1990), la zona de repoblación (CREP, en 1987 y 1990) y las zonas de remoción continua (REM1, REM3, REM4, REM5, REM6 en 1987), con igual tamaño de muestra (49 puntos por sitio).

Se compararon los siguientes valores entre los sitios durante 1987: densidad ( $D_i$ ), dominancia y cobertura relativa, obteniendo los valores de importancia de cada especie de planta (Brower y Zar 1984):

$$VI = RD_i + RF_i + RC_i$$

donde  $RD_i = n_i/\Sigma n =$  densidad relativa de la especie  $i$ ,  $n_i =$  número de individuos de la especie  $i$  y  $\Sigma n =$  número total de individuos de todas las especies.

$RF_i = f_i/\Sigma f =$  frecuencia relativa de la especie  $i$ ,  $f_i =$  número de puntos donde la especie  $i$  fue encontrada  $\times$  número total de puntos en la muestra y  $\Sigma f =$  total de frecuencias de todas las especies.

$RC_i = c_i/\Sigma c =$  cobertura relativa de la especie  $i$ ,  $c_i =$  (suma de la cobertura de la especie  $i \times$  densidad absoluta de la especie  $i$ )/ número de individuos muestreados de la especie  $i$ . Densidad absoluta =  $RD_i \times TD$ , donde  $TD =$  Número total de todas las especies por unidad de área =  $10,000 \text{ m}^2/A$ , y  $A =$  área promedio por planta = (distancia media del punto a la planta)<sup>2</sup>.

Por último los valores de importancia fueron transformados a porcentajes dividiendo los valores obtenidos entre 3, para hacer más fácil las interpretaciones.

La diversidad se calculó como el recíproco de Simpson ( $1/D$ ) utilizando el programa DIVERS (Krebs 1989).

Se correlacionó los valores de abundancia de las dos especies de ardillas (por hectárea) en todos los sitios, para detectar dependencia interespecífica. También se investigó si existía correlación entre la abundancia de cada especie por separado con la vegetación en las áreas muestreadas de las especies dominantes (nopal y gobernadora). La similitud entre las áreas se calculó a partir de los valores de importancia por medio del Índice de Morisita-Horn, cuyos intervalos varían de 0 (no similar) a 1 (completamente similar) mediante el programa NICHE (Krebs 1989).

## Alimentación

El recurso consumido se describió considerando la frecuencia de aparición de las diferentes categorías de alimentos (cactáceas, arbustos, hierbas, gramíneas, hongos, insectos y material no identificado), comparando dichas frecuencias a partir de 15 individuos de *S. pilosoma* y 12 individuos de *S. mexicanus* pero estimados a 15 individuos mediante una regla de tres. La información se analizó mediante una tabla de contingencia, por medio de pruebas de  $\chi^2$  para detectar las diferencias estacionales y por estación y especie.

La sobreposición en el uso de recursos alimentarios por especie se calculó con el coeficiente simétrico de Pianka (1973), como medida de competencia empleando el programa NICHE (Krebs 1989).

$$O_{ij} = \frac{\sum P_{ik} \cdot P_{kj}}{\sum P_{ik}^2 \sum P_{kj}^2}$$

donde  $P_{ik}$  = Proporción consumida de la especie *i* utilizada por la ardilla *k*

$P_{ij}$  = Proporción consumida de la especie *i* utilizada por la ardilla *j*.

## RESULTADOS Y DISCUSION

### 1. PATRONES POBLACIONALES

Se capturaron 341 *S. spilosoma* y 279 *S. mexicanus*, con una eficiencia de trapeo de 40.1 y 39.5 respectivamente y un esfuerzo total de trapeo de 16,663 trampas/día (Anexo I). No hubo diferencias interespecíficas entre las capturas totales ( $t_{(40)} = 0.76$ ,  $P = 0.45$ ).

#### 1.1. Testigo (CI Y CII).

##### a) Densidad y abundancia

La densidad poblacional estimada en las dos especies de ardillas se muestran en el cuadro 2. Como se verá más adelante, la inmigración o dispersión fue alta, por lo que para fines comparativos (estacional y anual) se calculó la abundancia utilizando el método de enumeración.

Las poblaciones de las dos especies de ardillas variaron a lo largo de los siete años, encontrándose una abundancia de  $1.4 \pm 0.23$  ind/ha en *S. spilosoma* (intervalo de 0.2 a 6) y de  $1.0 \pm 0.12$  ind/ha en *S. mexicanus* (intervalo de 0.2 a 3) (Cuadro 1, Figura 5).

La variación interespecífica se registró en 1987, *S. spilosoma* fue más abundante que *S. mexicanus* ( $t_{(6)} = 3.6$ ,  $P = 0.01$ ) y en 1993, *S. mexicanus* fue más abundante que *S. spilosoma* ( $t_{(4)} = -2.2$ ,  $P = 0.05$ ). No hubo diferencias estacionales interespecíficas al considerar todos los muestreos ( $P > 0.05$ ). A nivel intraespecífico, *S. spilosoma* tuvo mayor abundancia durante 1987 con respecto a 1990, 1992 y 1993 (1990,  $t_{(6)} = -4.23$ ,  $P = 0.01$ ; 1992,  $t_{(5)} = -3.71$ ,  $P = 0.01$  y 1993,  $t_{(5)} = -4.99$ ,  $P = 0.004$ ) y mayor en 1993 con respecto a 1990 ( $t_{(5)} = -3.13$ ,  $P = 0.04$ ). *S. mexicanus* no presentó diferencias significativas interanuales ( $P > 0.05$ ).

Por lo anterior, se puede observar que *S. spilosoma* presentó una respuesta rápida e intensa hacia la variación ambiental, como un mecanismo que permite el mantenimiento de sus poblaciones; además fue una especie limitante de la densidad de *S. mexicanus*. Esto se evidenció por la mayor abundancia de *S. spilosoma* durante el año más lluvioso (1987), el rápido incremento de sus poblaciones durante los años lluviosos y la disminución durante y después de los años más secos (1988 a 1990). En cambio, la población de *S. mexicanus* se mantuvo baja y sólo sobrepasó la densidad de *S. spilosoma* cuando ésta presentó la mínima densidad.

**Cuadro 1.** Densidad y abundancia relativa promedio por hectárea ( $\pm$  error estándar) de *S. pilosoma* (*Ss*) y *S. mexicanus* (*Sm*) en las zonas testigo (CI y CII), estimada mediante el método de enumeración, n = número de muestreos.

Estación-Año	Densidad	Densidad	Abundancia	Abundancia
	<i>Ss</i>	<i>Sm</i>	<i>Ss</i>	<i>Sm</i>
Invierno-87	0	0	4.0 $\pm$ 2.0	0.5 $\pm$ 0.5
Primavera-87	5 $\pm$ 1.7	3.7 $\pm$ 2.1	3.8 $\pm$ 1.1	1.7 $\pm$ 0.0
Verano-87	3.5 $\pm$ 0.9	1.9 $\pm$ 2.7	2.3 $\pm$ 0.3	1.2 $\pm$ 0.5
Otoño-87	1.4 $\pm$ 0.5	2.2 $\pm$ 1.3	2.2 $\pm$ 1.0	1.1 $\pm$ 0.1
Verano-88	0	0	1.5 $\pm$ 0.8	0.5 $\pm$ 0.2
Primavera-89	2.5 $\pm$ 1.1	1.9 $\pm$ 0.2	2.6 $\pm$ 0.5	1.5 $\pm$ 0.1
Verano-89	1.9 $\pm$ 1.5	0.9 $\pm$ 1.2	1.8 $\pm$ 0.7	1.1 $\pm$ 0.3
Otoño-89	0.1 $\pm$ 0.1	0	0.7 $\pm$ 0.3	0.6 $\pm$ 0.3
Primavera-90	0.4 $\pm$ 0.5	0	0.5 $\pm$ 0.3	0.4 $\pm$ 0.1
Verano-90	1.6 $\pm$ 2.2	0	0.8 $\pm$ 0.6	0.2 $\pm$ 0.2
Otoño-90	0.7 $\pm$ 1.0	0.4 $\pm$ 0.5	0.7 $\pm$ 0.5	0.7 $\pm$ 0.0
Otoño-91	2 $\pm$ 1.5	3.5 $\pm$ 0.6	1.1 $\pm$ 0.1	2.1 $\pm$ 0.9
Primavera-92	1.4 $\pm$ 0.1	4 $\pm$ 0.3	1.1 $\pm$ 0.1	2.2 $\pm$ 0.8
Verano-92	2.5 $\pm$ 3.5	6.4 $\pm$ 3.3	1.0 $\pm$ 0.4	1.9 $\pm$ 0.5
Otoño-92	0	0	0.3 $\pm$ 0.1	0.4 $\pm$ 0.3
Primavera-93	3.3 $\pm$ 2.5	2.8 $\pm$ 0.4	0.4 $\pm$ 0.3	0.7 $\pm$ 0.3
Verano-93	0	3.7 $\pm$ 1.9	0.2 $\pm$ 0.2	0.7 $\pm$ 0.2
Otoño-93	0	0.5 $\pm$ 0.7	0 - -	0.4 $\pm$ 0.2
$\bar{x} \pm$ E.S.	1.4 $\pm$ 0.3	1.8 $\pm$ 0.4	1.4 $\pm$ 0.2	1.0 $\pm$ 0.1
n	36	36	36	36

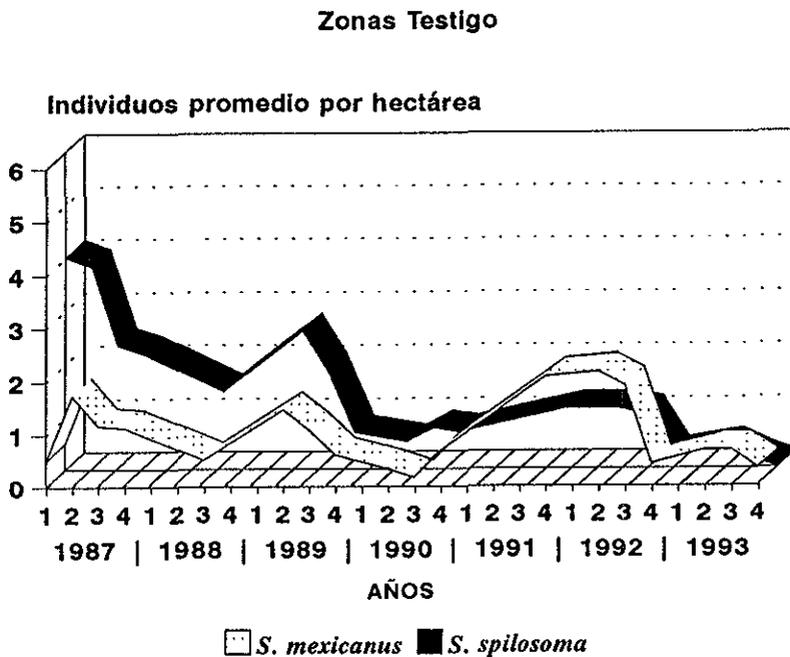


Figura 5. Variación estacional en la abundancia de *S. spilosoma* y *S. mexicanus* en las zonas testigo. 1 = invierno o hibernación, 2 = primavera o reproducción, 3 = verano o reclutamiento de juveniles y 4 = otoño o prehibernación.

b) Proporción sexual y éxito reproductivo

La proporción sexual de los adultos fue de  $1.67 \pm 0.32$  machos por hembra en *S. spilosoma* (intervalo de 0 a 7,  $n = 18$ ) y  $0.92 \pm 0.17$  machos por hembra en *S. mexicanus* (intervalo de 0 a 4,  $n = 18$ ), presentándose diferencias significativas interespecíficas ( $t_{(34)} = 2.06$ ,  $P = 0.05$ ). Estas diferencias correspondieron a los años de 1987 y 1992, con un mayor número de machos en *S. spilosoma* ( $t_{(18)} = 2.09$ ,  $P = 0.05$  en 1987 y  $t_{(4)} = 3.64$ ,  $P = 0.02$  en 1992) (Figura 6). *S. spilosoma* tuvo diferencias por estación, en donde los machos de otoño fueron menos abundantes que los de primavera (primavera,  $t_{(20)} = 2.4$ ,  $P = 0.03$ ). En *S. mexicanus* las diferencias en la proporción de sexos fueron por estación, con una menor cantidad de machos en otoño con respecto a primavera y verano (primavera,  $t_{(20)} = 3.12$ ,  $P = 0.005$  y verano,  $t_{(22)} = 2.44$ ,  $P = 0.02$ ).

La proporción de sexos del total poblacional presentó diferencias interespecíficas (Figura 6), ya que hubo  $1.5 \pm 0.22$  machos por hembra en *S. spilosoma* (intervalo 0 a 6) y  $1.1 \pm 0.19$  machos por hembra en *S. mexicanus* (intervalo 0 a 4) ( $t_{(34)} = 2.1$ ,  $P = 0.05$ ). No hubo diferencias intra e interespecíficas estacionales y anuales ( $P > 0.05$ ).

Estas variaciones (adultos y total) confirman la presencia de una estrategia reproductiva de *S. spilosoma* no presente en *S. mexicanus*, que se caracteriza por mayor producción de machos y mayor cantidad de machos adultos durante y después de los años lluviosos (1987 y 1992), segregación espacial por sexo y selección por los sitios por parte de las hembras. En ambas especies la menor abundancia de los machos adultos durante otoño con respecto a la primavera, confirma que siempre ocurre la prehibernación, en la cual los machos adultos desaparecen primero que las hembras adultas, como ya se ha registrado para estas especies durante años lluviosos y para la mayoría de ardillas en zonas desérticas (Michener 1984, Aragón *et al.* 1993).

## Zonas Testigo

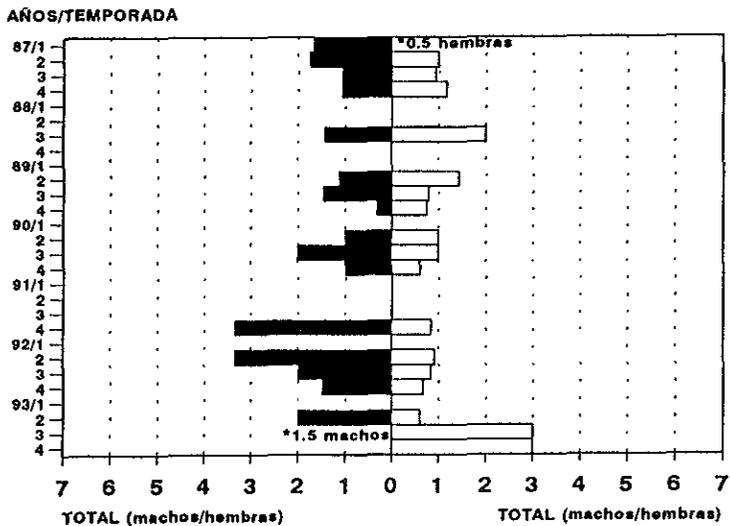
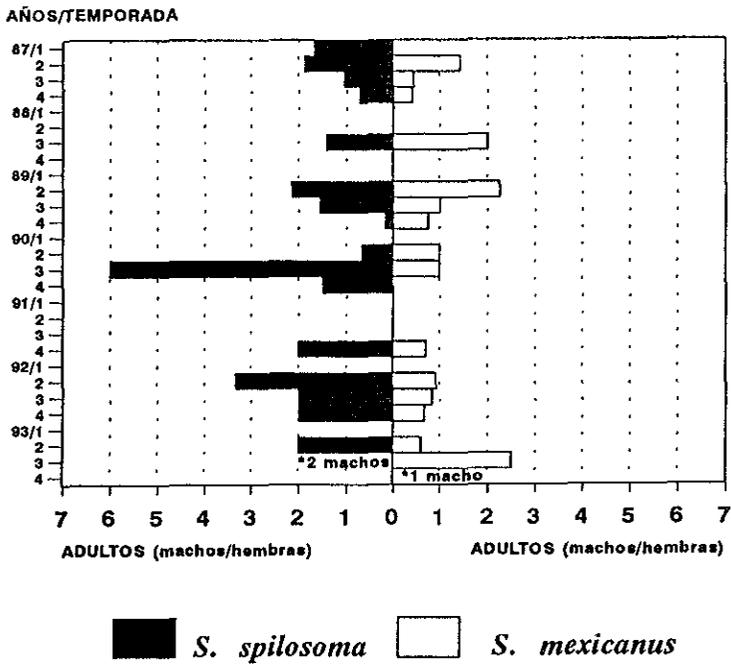


Figura 6. Variación en la proporción de sexos de adultos y total de *S. pilosoma* y *S. mexicanus* en las zonas testigo. El asterisco indica la captura de un solo sexo y el número de individuos. 1 = invierno o hibernación, 2 = primavera o reproducción, 3 = verano o reclutamiento de juveniles y 4 = otoño o prehibernación.

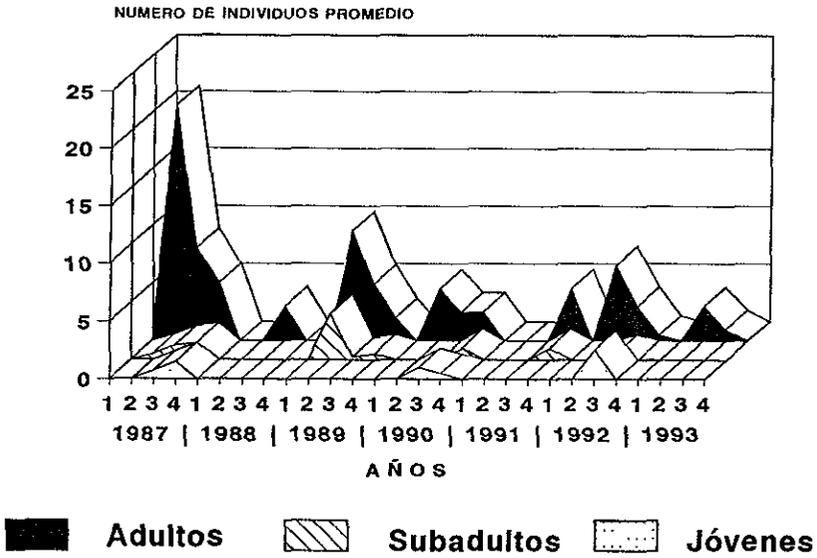
El éxito reproductivo anual promedio fue de 0.53 jóvenes por hembra en *S. spilosoma*, (intervalo de 0 a 2, en 1988 y 1990,  $n = 14$ ) y de 1.19 jóvenes por hembra en *S. mexicanus* (intervalo de 0 a 4, en 1988 y 1990,  $n = 14$ ), considerando todos los años muestreados ( $t_{(14,14)} = -1.9$ ,  $P = 0.05$ ). Sin embargo, en ninguna especie se encontró variación intraespecíficas interanual. Esto demuestra que la mortalidad de jóvenes es muy alta, y a su vez, es mayor en *S. spilosoma*. Esto se concluyó a partir del tamaño de camada registrado anteriormente en Mapimí durante años lluviosos (índices de aridez 13.5 en 1986 y 11.1 en 1987), de 4.7 crías en *S. spilosoma* y 5 crías en *S. mexicanus* (Aragón y Baudoin 1990) y aún mayores en otros sitios, hasta 11 crías en *S. spilosoma* (Streubel y Fitzgerald 1978, Aragón *en prensa*) y hasta 10 crías en *S. mexicanus* (Edwards 1946, Matocha 1968, Young y Jones 1982). El nulo éxito reproductivo registrado en 1988 y máximo en 1990 de ambas especies, sugieren un fuerte cambio en la eficiencia de la reproducción al presentarse una sequía prolongada.

#### c) Estructura por edades

La estructura por edades mostró diferencias interespecíficas como sigue: a) anual por especie ( $\chi^2 = 189.7$ , g.l. = 80,  $P < 0.05$ ), ya que *S. spilosoma* presentó sus máximos valores en 1987 y 1989 y el mínimo en 1993 y en *S. mexicanus* los máximos fueron en 1997 y 1992 y el mínimo en 1990. b) anual por especie y edad ( $\chi^2 = 151.4$ , g.l. = 60,  $P < 0.05$ ), en donde los adultos de *S. spilosoma* fueron más abundantes en 1987 y 1989, mientras que en *S. mexicanus* lo fueron en 1992, los subadultos de *S. spilosoma* disminuyeron de manera gradual y los de *S. mexicanus* permanecieron casi constantes y los jóvenes estuvieron ausentes en *S. spilosoma* durante 1989 y 1993 y en *S. mexicanus* durante 1989. c) anual por especie y época ( $\chi^2 = 118.8$ , g.l. = 60,  $P < 0.05$ ), mayor cantidad de individuos durante la primavera de 1987 en *S. spilosoma* y de 1992 en *S. mexicanus* y menor número de individuos de las dos especies durante otoño de todos los años, nulos durante 1993 para *S. spilosoma* y muy escasos en 1992 para *S. mexicanus*. d) especie por época ( $\chi^2 = 170.1$  g.l. = 84,  $P < 0.05$ ), con un mayor número de animales en primavera y menor en otoño para ambas especies (Figura 7).

Las poblaciones de las dos especies se abatieron como respuesta a la sequía prolongada, en donde *S. spilosoma* alcanzó menores valores que *S. mexicanus* en el último muestreo (1993). La respuesta diferencial en ambas especies, es decir, la tendencia de *S. spilosoma* hacia la disminución de adultos y jóvenes y de *S. mexicanus* a incrementar esas edades sugiere que la presencia y permanencia de individuos de diferentes edades de *S. mexicanus* depende principalmente de la cantidad de individuos adultos de *S. spilosoma*.

En ambas especies, el mayor número de individuos adultos en las poblaciones con respecto a los jóvenes y subadultos y, a su vez, de primavera con respecto a los adultos de otoño de distintos años indican: a) que la madurez sexual siempre es temprana en esta zona árida, ya que los jóvenes incrementaron su peso rápidamente y se reprodujeron en la siguiente primavera a partir de su nacimiento. b) que la reproducción siempre ocurre durante la primavera, como lo demuestra la captura máxima de machos de esta edad, y c) que durante el otoño se inicia la hibernación por parte de los adultos. Información similar ha sido reportada en estas especies durante años lluviosos (Aragón y Baudoin 1990, Aragón *et al.* 1993) y en la mayoría de las especies del género *Spermophilus* (Michener 1984), lo que sugiere que el patrón antes descrito es común durante todos los años (secos y lluviosos).



*S. mexicanus*

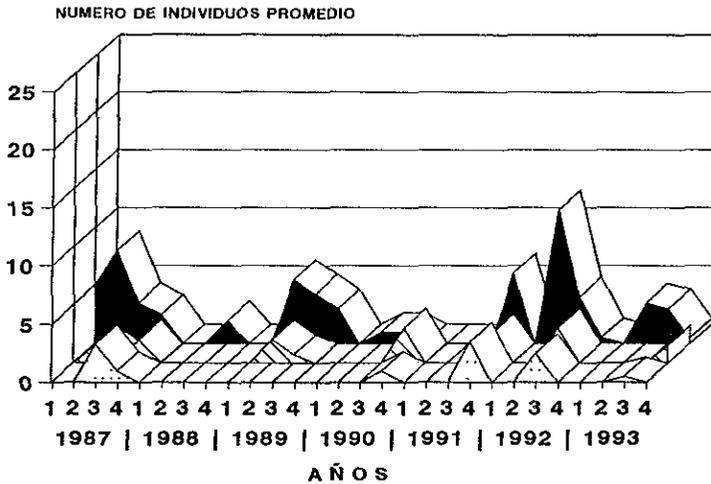


Figura 7. Estructura por edades promedio de *S. pilosoma* y *S. mexicanus* en las zonas testigo. 1 = invierno o hibernación, 2 = primavera o reproducción, 3 = verano o reclutamiento de juveniles y 4 = otoño o prehibernación.

#### d) Supervivencia o permanencia en el sitio

La permanencia poblacional fue de 6 años en *S. pilosoma* (1987-1992) y de 4 años en *S. mexicanus* (1987-1990) (Cuadro 2, Figura 8). Las diferencias en el tiempo de residencia obedecen principalmente al comportamiento reproductivo de las dos especies. Se ha reportado que *S. pilosoma* presenta gran tolerancia intraespecífica, en la cual las hembras dominantes colonizan y se establecen como residentes, mientras que algunos machos (dominantes) permanecen cercanos a las hembras reproductivas, pero la mayoría son transitorios y se dispersan hacia otros sitios a fin de copular con el mayor número de hembras (Aragón y Baudoin 1990). En cambio, se sabe que *S. mexicanus* presenta altos niveles de agresión intra e interespecíficos con una mayor tolerancia entre hembras y una agresión frecuente y más notoria entre machos (Millán y Baudoin 1993, Livoreil *et al.* 1993, Madier y Gouat 1996).

Las ecuaciones que describen la permanencia de las dos especies de ardillas correspondieron a un modelo exponencial anual como sigue.

$$S. pilosoma: \text{Supervivencia} = 4.58 e^{-0.92(\text{año})}, R^2 = 97.50$$

$$S. mexicanus: \text{Supervivencia} = 3.95 e^{-0.64(\text{año})}, R^2 = 79.41$$

Las altas tasas de desaparición en los sitios indicaron que las poblaciones de ambas especies estuvieron fuertemente afectadas por la sequía registrada durante varios años.

**Cuadro 2. Porcentaje de permanencia de las dos especies de ardillas en los sitios testigo por muestreo. Ss = *Spermophilus spilosoma*, Sm = *Spermophilus mexicanus*, CI = Zona testigo 1 y CII = Zona testigo 2. Las épocas muestreadas fueron: 1 = invierno o hibernación, 2 = primavera o reproducción, 3 = verano o reclutamientos y 4 = otoño o prehibernación.**

EPOCA	CI		CII		TOTAL	
	Ss	Sm	Ss	Sm	Ss	Sm
2-87	100	100	100	100	100	100
3-87	41.18	45	28.57	13.64	34	28.57
4-87	17.24	25.64	24	1.33	22.07	20.29
3-88	11.11	7.55	13.24	4.76	12.75	6.32
2-89	10	6.56	9.88	4.35	10.08	5.61
3-89	5.88	16.46	11.11	11.29	9.46	14.18
4-89	0	6.32	3.52	5.63	2.37	6.02
2-90	0	3.81	2.98	2.67	2.01	3.33
3-90	0	1.82	2.45	0	1.67	1.06
4-90	0	0	3.83	0	2.65	0
4-91	0	1.64	1.46	2.33	1.02	1.92
2-92	2.96	2.94	1.38	10	1.91	6.25
3-92	0	2.63	0	3.9	0	3.27
4-92	1.29	1.19	0.63	3.3	0.85	2.29
2-93	1.27	1.18	0.62	3.16	0.84	2.22
3-93	2.42	0	0	0.99	0.41	0.53
4-93	0	0	0	0.94	0	0.51
<b>Total</b>	<b>85</b>	<b>93</b>	<b>163</b>	<b>107</b>	<b>245</b>	<b>200</b>

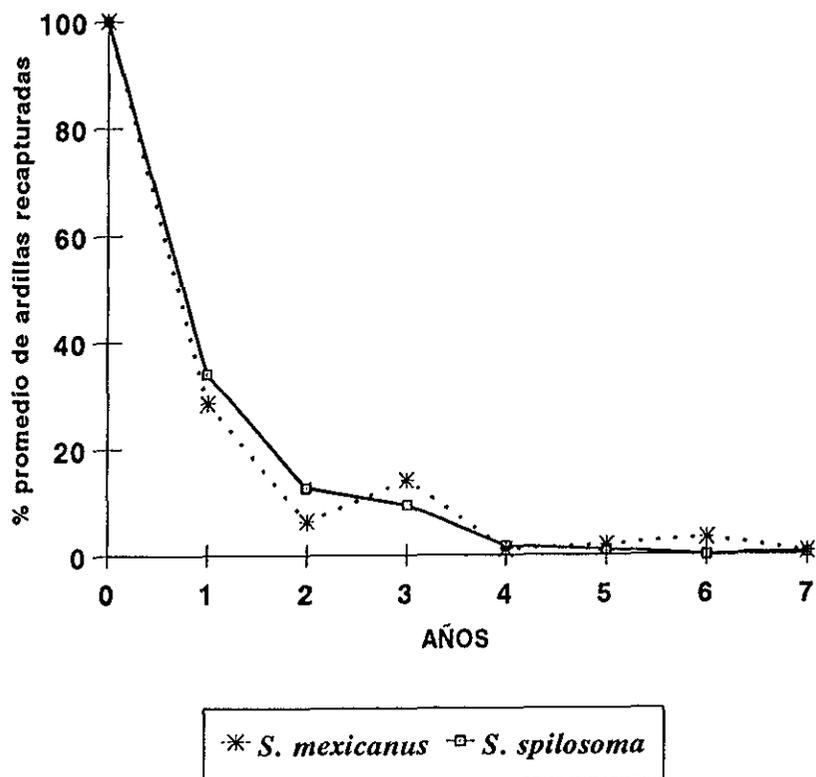


Figura 8. Permanencia anual de *S. spilosoma* y *S. mexicanus* en los sitios testigo durante los años de estudio (1987-1993).

## 1.2. Remoción de *S. mexicanus* (CM).

### a) Abundancia

Se capturaron siete individuos de *S. spilosoma* y se removieron tres de *S. mexicanus*. La abundancia anual de *S. spilosoma* fue de  $3 \pm 1.87$  ind/5.76 ha ( $n = 3$ ), con el máximo en primavera (6) y el mínimo en otoño (1). Este sitio se caracterizó por presentar una mayor abundancia de *S. spilosoma* durante la remoción de *S. mexicanus*, la cual se abatió drásticamente coincidiendo al mismo tiempo con el año más seco durante todo el estudio (1989, IA = 5.5).

### b) Proporción sexual y éxito reproductivo

La proporción sexual de adultos (machos por hembra) tuvo un promedio de 2.0, en primavera fue de 5.0, en verano 1.0 y sólo una hembra en otoño. No hubo éxito reproductivo.

### c) Estructura por edades

Sólo se capturaron ardillas adultas, seis en primavera, dos en verano y una en otoño.

### d) Supervivencia o permanencia en el sitio

La permanencia en el sitio de *S. mexicanus* fue baja, 33.3 % en verano y 12.5 % en invierno.

Resumiendo, este experimento no fue efectivo para detectar los cambios en los estimadores poblacionales en ausencia de *S. mexicanus*, principalmente debido al efecto drástico de la sequía durante el año en que se hizo la remoción. Por lo tanto, no fué posible detectar los cambios en los parámetros poblacionales causados por la remoción de una especie.

### 1.3. Repoblación (CREP).

#### a) Abundancia

El sitio de muestreo se despobló en 1986, removiéndose 9.4 ind/ha de *S. spilosoma* y 7.03 ind/ha de *S. mexicanus* (Aragón 1988).

Las dos especies de ardillas repoblaron el área de manera similar en cuanto a la ocupación de espacios desprovistos de ardillas. No se encontraron diferencias interespecíficas significativas en las abundancias durante todo el muestreo (1987-1990) (Figura 9), ya que hubo  $1.10 \pm 0.17$  ind/ha de *S. spilosoma* (0.4 a 1.9 ind) y  $0.92 \pm 0.19$  de *S. mexicanus* (0.2 a 2.1 ind) ( $t = 0.79$ ,  $P = 0.47$ ). Tampoco se encontraron diferencias intra e interespecíficas durante los diferentes años ( $t < 0.88$ ,  $P > 0.05$ ).

#### b) Proporción sexual y éxito reproductivo

Durante la remoción de animales en 1986, la proporción sexual de adultos y la total fueron respectivamente de 1 y 1.67 en *S. spilosoma* y 4 y 1.25 en *S. mexicanus* machos por hembra (Aragón 1988).

Durante la repoblación del área, la proporción de sexos de los adultos fue cercana a uno y no mostró diferencias interespecíficas. *S. spilosoma* tuvo 0.88 machos por hembras  $\pm 0.14$  (intervalo de 0 a 2) y *S. mexicanus* 0.53  $\pm 0.15$  machos por hembras (intervalo de 0 a 2) ( $t = -1.78$ ,  $P = 0.09$ ). No se encontraron diferencias estadísticas inter e intraespecíficas por año y por época (Figura 10). Esto indicó que en esta edad los individuos de cualquier sexo colonizan nuevos sitios.

La proporción de sexos del total poblacional fue significativamente diferente entre las especies. *S. spilosoma* presentó 1.14  $\pm 0.34$  machos por hembra (intervalo de 0 a 5) y *S. mexicanus* 0.4  $\pm 0.11$  machos por hembra (intervalo de 0 a 1) ( $t = -2.17$ ,  $P = 0.04$ ). Es decir, que en esta última especie predominaron las hembras. Cabe mencionar que las hembras de ambas especies permanecieron durante varios años en el área, indicando que este sexo es el que colonizó primero el área.

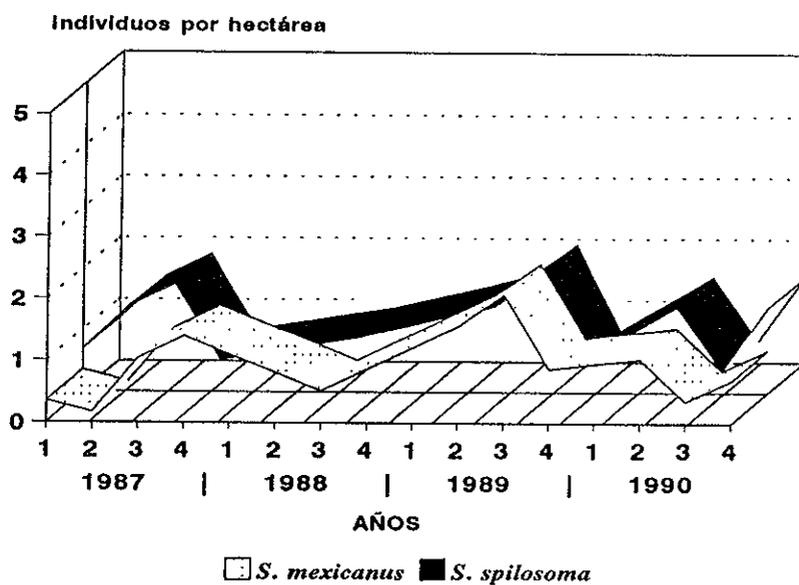
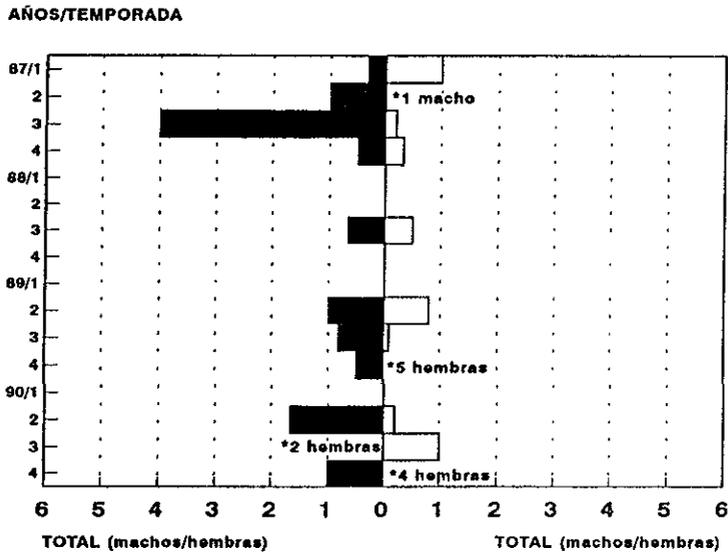
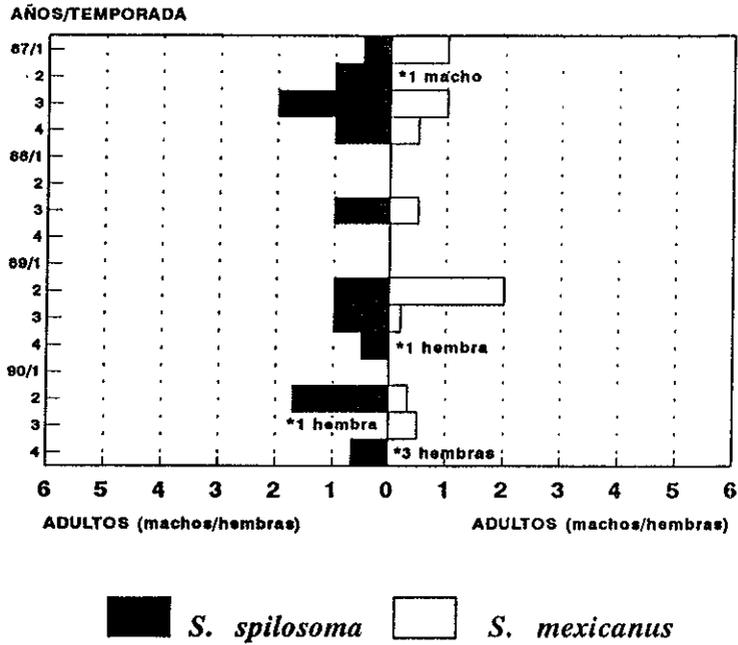


Figura 9. Variación estacional en la abundancia de *S. spilosoma* y *S. mexicanus* en la zona de repoblación de 1987 a 1990. 1 = invierno o hibernación, 2 = primavera o reproducción, 3 = verano o reclutamiento de juveniles y 4 = otoño o prehibernación.

## Repoblación



**Figura 10.** Proporción sexual de adultos y total de *S. pilosoma* y *S. mexicanus* en la zona de repoblación. El asterisco indica la captura de un solo sexo y el número de individuos. 1 = invierno o hibernación, 2 = primavera o reproducción, 3 = verano o reclutamiento de juveniles y 4 = otoño o prehibernación.

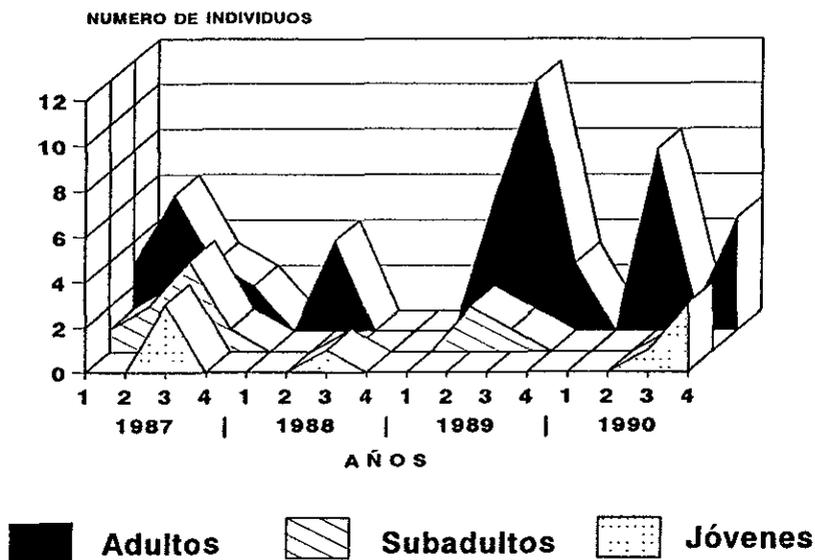
Estacionalmente se observaron diferencias significativas interespecíficas durante la primavera, predominaron los machos en *S. spilosoma* y las hembras en *S. mexicanus* ( $1.12 \pm 0.14$  y  $0.35 \pm 0.19$  machos por hembra, respectivamente,  $t_{(4,4)} = 3.74$ ,  $P = 0.01$ ) y en otoño hubo una mayor cantidad de machos de *S. mexicanus* que de *S. spilosoma* ( $0.67 \pm 0.20$  y  $0.11 \pm 0.14$ , respectivamente). En *S. spilosoma* hubo mayor cantidad de machos en primavera que en otoño (primavera,  $1.12 \pm 0.14$  y otoño,  $0.67 \pm 0.20$ ,  $t_{(4,3)} = -2.26$ ,  $P = 0.05$ ) (Figura 10), lo cual obedeció a la dispersión durante la época de apareamiento y a la disminución del número de machos en otoño coincidente con el inicio de la hibernación.

Resumiendo, la mayor cantidad de hembras de *S. mexicanus* durante y después de la sequía de 1988-1990, sugiere que las hembras se dispersaron hacia el área para repoblarla, mientras que los machos tuvieron una baja capacidad de repoblación. Esto se debió principalmente a la formación de grupos sociales de hembras, con gran tolerancia entre ellas y altos niveles de agresión entre los machos (Mandier y Gouat 1996).

El éxito reproductivo anual fue similar en ambas especies, *S. spilosoma* tuvo  $1.3 \pm 0.92$  jóvenes por hembra con valores extremos en 1987 y 1989 (3.7 y 0.3, respectivamente) y *S. mexicanus* presentó  $1 \pm 0.55$  jóvenes por hembra con valores extremos en 1987 y 1988 (2 y 0, respectivamente;  $t = -0.32$ ,  $P = 0.76$ ), los cuales coinciden con la máxima y mínima aridez. Asimismo, éstos valores fueron mayores en un 40 % con respecto a las zonas testigo en *S. spilosoma* (1.3 y 0.5), indicando que al existir "espacios vacíos de ardillas" esta especie incrementa su éxito reproductivo como respuesta funcional, mientras que en *S. mexicanus* no se modifica.

### c) Estructura por edades

En el otoño de 1986, se capturaron 45.8 % de jóvenes, 20.8 % de subadultos y 33.3 % de adultos de *S. spilosoma* y 33.3 % de jóvenes, 38.9 % de subadultos y 27.8 % de adultos de *S. mexicanus* (Aragón 1988).



*S. mexicanus*

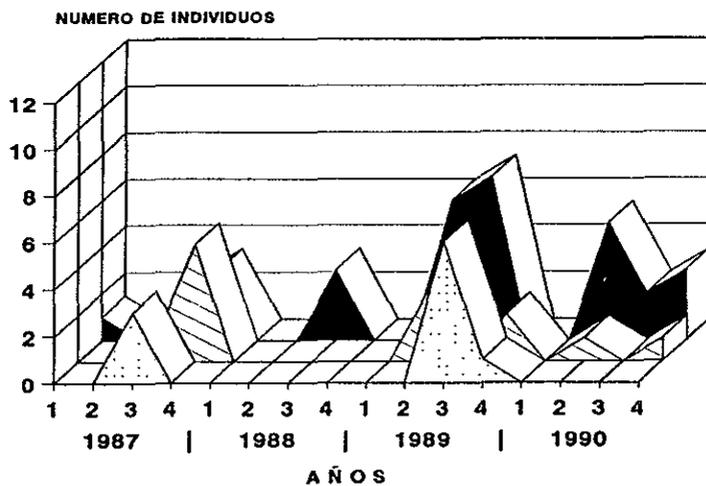


Figura 11. Estructura por edades de *S. spilosoma* y *S. mexicanus* en la zona de repoblación. 1 = invierno o hibernación, 2 = primavera o reproducción, 3 = verano o reclutamiento de juveniles y 4 = otoño o prehibernación.

La estructura por edad presentó diferencias interespecíficas como sigue (Figura 11):

a) anual por especie ( $\chi^2 = 106.8$ , g.l. = 48,  $P < 0.05$ ), con valores mayores en 1989 y menores durante 1990 en ambas especies, pero en general fueron menores para *S. mexicanus* exceptuando 1989. b) anual por especie y edad ( $\chi^2 = 87.1$ , g.l. = 36,  $P < 0.05$ ), en donde hubo una mayor cantidad de adultos de *S. spilosoma*, siendo éstos más abundantes en 1987 y en 1989, sin estar presentes los jóvenes en 1989 y los subadultos en 1990; en comparación con *S. mexicanus* quién presentó menor cantidad de adultos al inicio (1987) y más jóvenes y subadultos en 1989. c) anual por especie y época ( $\chi^2 = 7.14$ , g.l. = 36,  $P < 0.05$ ), con mayor cantidad de individuos de *S. spilosoma* durante primavera y verano de 1987, similar durante 1989 y mayor durante primavera y otoño de 1990 en comparación con *S. mexicanus*. d) especie por época ( $\chi^2 = 90.1$ , g.l. = 48,  $P < 0.05$ ), *S. spilosoma* fue más frecuente durante primavera y verano que en otoño, mientras que *S. mexicanus* lo fue en verano.

A diferencia de la parcela testigo, la mayor cantidad de adultos de *S. spilosoma* y de subadultos y jóvenes de *S. mexicanus* indicó que esta última especie es capaz de repoblar el área reproduciéndose inmediatamente, aunque el número de adultos sea comparativamente menor que el de *S. spilosoma*. La disminución de subadultos en *S. spilosoma*, entre el año más lluvioso (1987) y el año más seco (1990), sugiere que el reclutamiento de jóvenes se reduce bajo condiciones de sequía.

#### d) Supervivencia o permanencia en el sitio

No se encontraron diferencias interespecíficas en la permanencia total de las dos especies (Figura 12). Sin embargo, la población de *S. spilosoma* disminuyó más rápidamente que la de *S. mexicanus* en comparación con el muestreo testigo.

Las poblaciones de las dos especies de ardillas permanecieron en los sitios de una manera similar, ajustándose a un modelo exponencial anual como sigue:

$$S. spilosoma: \text{Supervivencia} = 5.59 e^{-1.20(\text{año})}, R^2 = 85.6$$

$$S. mexicanus: \text{Supervivencia} = 5.52 e^{-1.24(\text{año})}, R^2 = 94.3$$

La baja permanencia en el sitio durante el primer año en el área de repoblación de *S. spilosoma* muestra que la recuperación de la población depende del establecimiento de hembras adultas y que hay una respuesta de establecimiento más tardía que en *S. mexicanus*, ya que en la primera especie los individuos que llegaron tempranamente fueron hembras en

baja proporción y los machos fueron transitorios, mientras que en la segunda especie las hembras predominaron siempre. Esto también se explica por el distinto comportamiento observado para las especies, con una mayor tolerancia entre hembras al existir sólo este sexo en *S. mexicanus*, mientras que en *S. pilosoma* hay encuentros agonísticos como defensa de los recursos (alimento y madrigueras; Mandier y Gouat 1996).

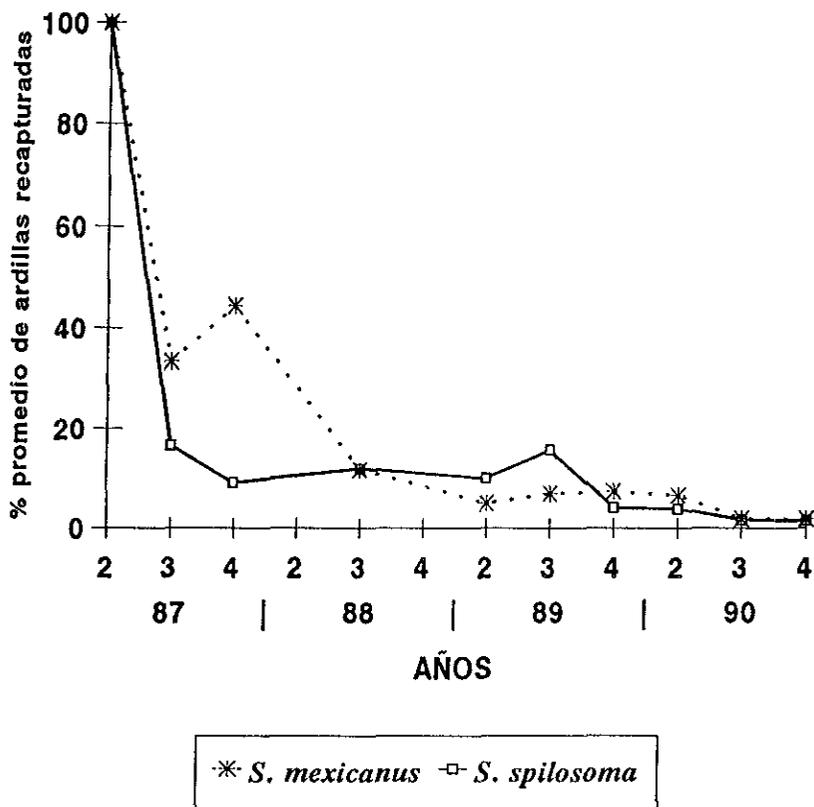


Figura 12. Permanencia de las dos ardillas terrestres en la zona de repoblación.

### 1.3. Remoción continua (REM1 a REM6).

#### a) Abundancia

Estas parcelas mostraron patrones diferentes de acuerdo con la época pero similitudes en la misma estación (Figura 13).

En primavera las dos especies tuvieron el mismo comportamiento, es decir, la curva de los individuos acumulados no se estabilizó al realizar las remociones, debido a que es la época de dispersión de adultos durante la reproducción.

En verano se observó un aumento en el número de capturas más gradual que en primavera, que correspondió a las épocas de nacimiento y de reclutamiento de jóvenes. Además la curva se estabilizó a los 7 días de trampeo en *S. pilosoma*, mientras que en *S. mexicanus* las capturas fueron bajas al inicio y se incrementaron después de desaparecer la otra especie. Esto puede explicarse de dos maneras: 1) *S. mexicanus* restringe y reduce su actividad al estar presente y ser abundante *S. pilosoma* y 2) los individuos se dispersan más rápidamente hacia los sitios en donde no existe la otra especie.

En otoño hubo una disminución en el número de capturas de ambas especies, lo cual está relacionado con el inicio de la hibernación de los adultos y las curvas comenzaron a estabilizarse entre el quinto y sexto día de trampeo.

La variación en la abundancia de ambas especies no mostró diferencias significativas interespecíficas totales ( $t_{(10)} = -1.56$ ,  $P = 0.15$ ) ni estacionales ( $P > 0.05$ ), ya que *S. pilosoma* tuvo  $5.6 \pm 1.6$  ind/ha (intervalo de 1.4 a 11.8) y *S. mexicanus*  $2.9 \pm 0.95$  ind/ha (intervalo de 1.4 a 6.2). A nivel intraespecífico *S. mexicanus* fue más abundante en verano que en primavera (verano,  $5.56 \pm 0.98$  y primavera,  $1.74 \pm 0.49$ ,  $t_{(2)} = 4.92$ ,  $P = 0.04$ , Figura 14). Asimismo, se observó que la mayor abundancia de las dos especies en comparación con las parcelas testigo, evidencian la mayor movilidad de ardillas hacia sitios con menor densidad de animales.

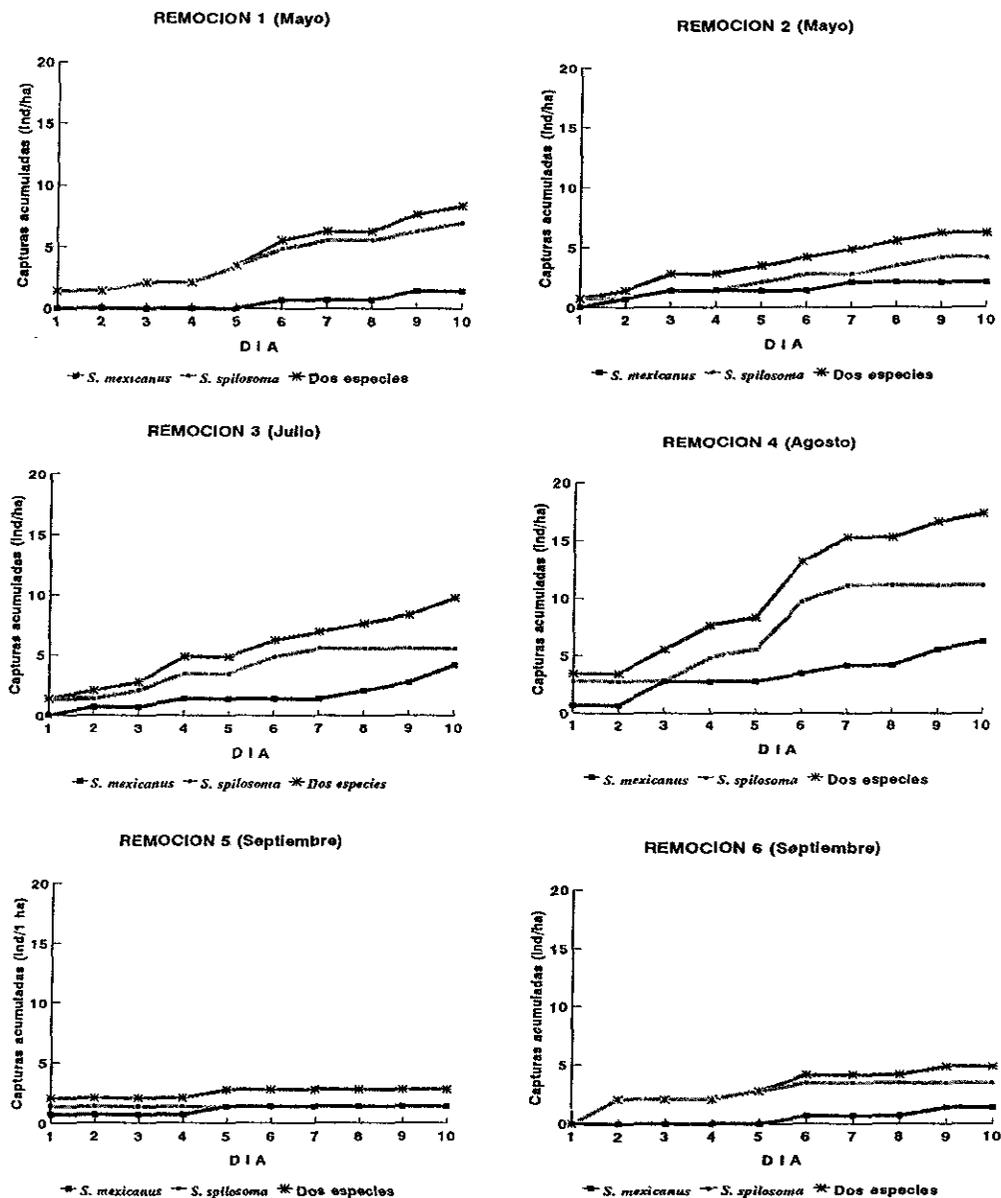


Figura 13. Capturas acumuladas de ardillas removidas durante 10 días consecutivos en seis zonas durante 1987, realizando dos muestreos por estación: primavera (remoción 1 y 2), verano (remoción 3 y 4) y otoño (remoción 5 y 6).

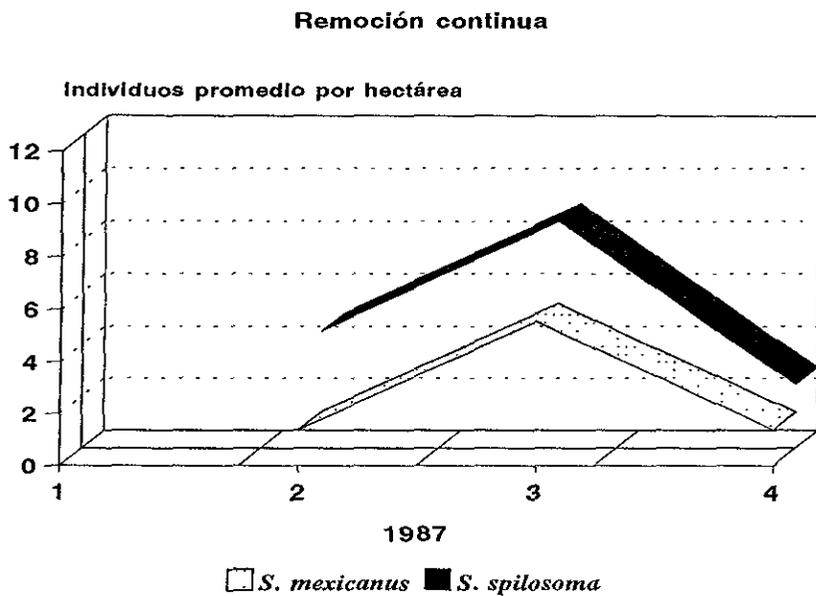


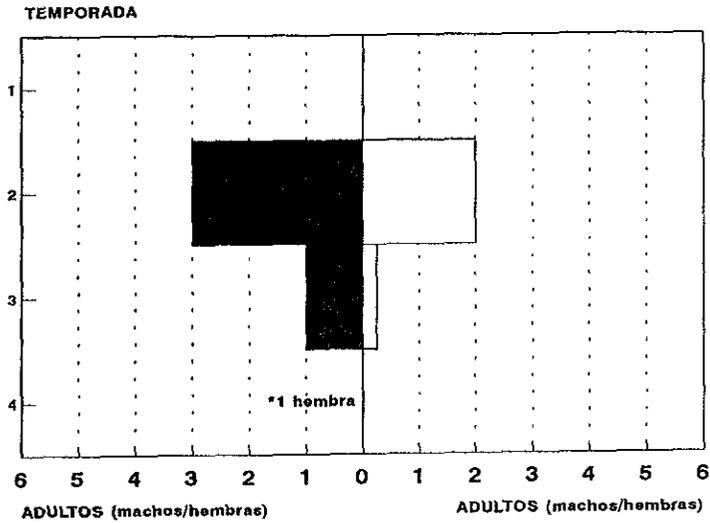
Figura 14. Abundancia relativa de *S. spilosoma* y *S. mexicanus* en las zonas de remoción continua, extrapolado a una hectárea con el método de enumeración. 1 = invierno o hibernación, 2 = primavera o reproducción, 3 = verano o reclutamiento de juveniles y 4 = otoño o prehibernación.

b) Proporción sexual

La proporción sexual de adultos y la total no mostró diferencias interespecíficas durante el año (adultos,  $t_{(10)} = 1.60$ ,  $P = 0.14$  y total,  $t_{(10)} = 0.45$ ,  $P = 0.67$ ), ni estacionales ( $P > 0.05$ , Figura 15). Por lo que no existió una tendencia hacia ningún sexo.

c) Estructura por edades

No se encontraron diferencias significativas entre las especies ( $\chi^2 = 17.17$ , g.l. = 12,  $P = 0.14$ ), ni durante el año en cada especie ( $P > 0.05$ ) (Figura 16). Esto indica que los individuos de las dos especies de ardillas removidas y/o dispersadas son de todas las edades. Además de que se dispersan los individuos que más abundan en una determinada época de acuerdo al patrón observado (Figura 16), que corresponde a los diferentes eventos del ciclo anual de cada especie (emergencia de hibernación, reproducción, reclutamiento de jóvenes, prehibernación e hibernación).



■ *S. spilosoma* □ *S. mexicanus*

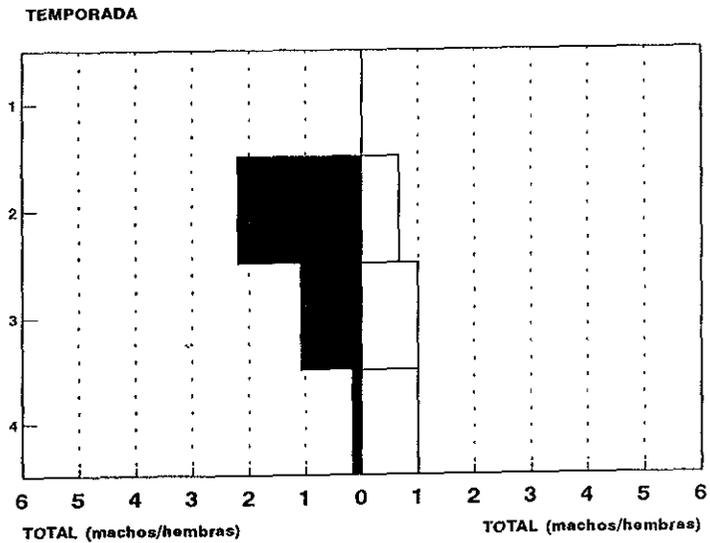


Figura 15. Proporción sexual promedio de adultos y total de las ardillas terrestres *S. spilosoma* y *S. mexicanus* en las zona de remoción continua durante 1987. El asterisco indica la captura de un solo sexo y el número de individuos. 1 = invierno o hibernación, 2 = primavera o reproducción, 3 = verano o reclutamiento de juveniles y 4 = otoño o prehibernación.

## Remoción continua

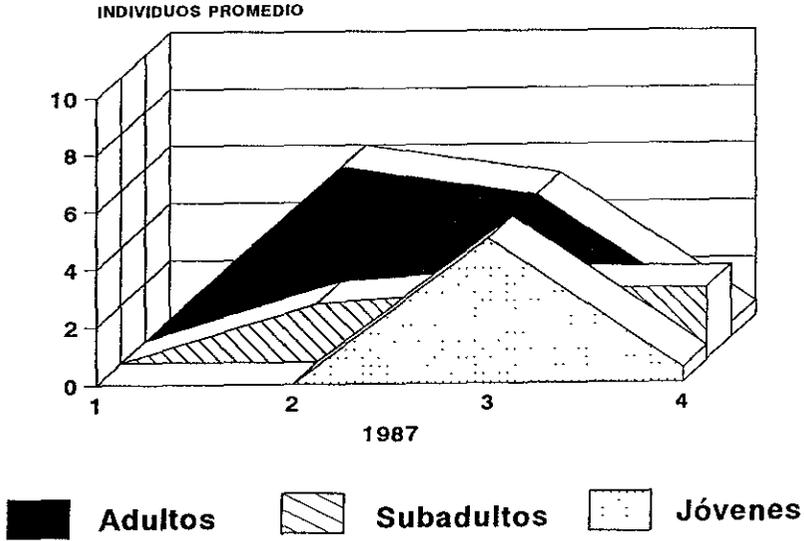
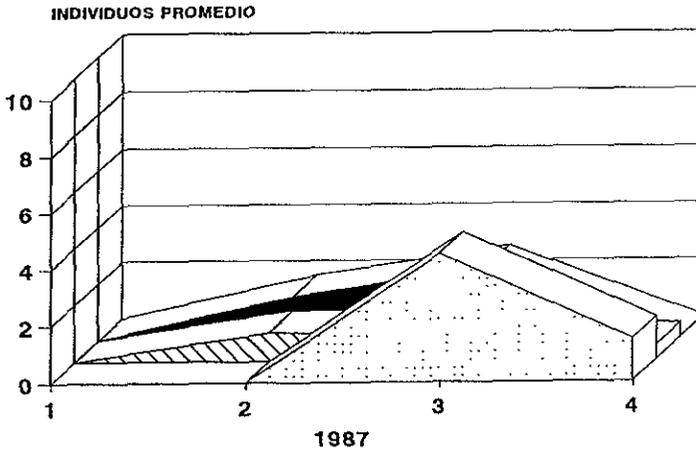
*S. spilosoma**S. mexicanus*

Figura 16. Estructura por edades promedio de *S. spilosoma* y *S. mexicanus* en zonas de remoción continua. 1 = invierno o hibernación, 2 = primavera o reproducción, 3 = verano o reclutamiento de juveniles y 4 = otoño o prehibernación.

## 2. ORGANIZACION ESPACIAL

### 2.1. Testigo.

#### a) Grado de asociación

Las dos especies de ardillas se sobrepusieron en casi todos los casos y sólo existió una tendencia hacia la segregación espacial en CI durante el año de 1989, que correspondió al año más seco y al sitio con mayor cantidad de machos, en el momento en que casi se igualaron las poblaciones de ambas especies (Cuadro 1, Figura 5). Lo anterior causó al parecer una menor tolerancia en las especies como resultado de una mayor cantidad de encuentros agonísticos (Lavoreil *et al.* 1993), acentuándose entre los machos y siendo evidente sólo en el sitio en donde éstos fueron abundantes.

**Cuadro 3. Grados de asociación entre las especies durante los años estudiados en los cuadrados testigo. V = coeficiente de asociación, CI= Zona testigo 1 y CII= zona testigo 2. El asterisco indica diferencia significativa durante el año ( $P \leq 0.10$ ).**

AÑO	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993
<b>CI</b>							
V	$4 \times 10^{-4}$		$-4 \times 10^{-4}$	$3 \times 10^{-4}$	$5 \times 10^{-4}$	$8 \times 10^{-5}$	$7 \times 10^{-4}$
$\chi^2$	2.12	0	3.44 *	0.23	0.93	0.06	2.53
<b>CII</b>							
V	$3 \times 10^{-4}$	$5 \times 10^{-4}$	$3 \times 10^{-4}$	$9 \times 10^{-5}$	$4 \times 10^{-4}$	$2 \times 10^{-4}$	$4 \times 10^{-4}$
$\chi^2$	1.2	0.12	1.0	0.09	1.27	0.35	0.55

### b) Distancias recorridas y áreas de actividad

Las distancias entre recapturas no fueron significativamente diferentes entre las especies ( $U_{(197,98)} = 142$ ,  $Z = 0.78$ ,  $P = 0.22$ ), mientras que las áreas de actividad sí lo fueron, siendo mayores las de *S. spilosoma* ( $U_{(79,56)} = 54.5$ ,  $Z = -3.39$ ,  $P = 3.5 \times 10^{-4}$ , Cuadro 4). Esto sugiere que *S. spilosoma* requiere una mayor área para satisfacer los requerimientos ecológicos que le permiten subsistir.

Los desplazamientos de las ardillas residentes presentaron los mismos patrones en ambas especies: En los machos fueron mayores que en las hembras (*S. spilosoma*:  $U_{(121,76)} = 85.8$ ,  $Z = 2.66$ ,  $P = 0.004$  y *S. mexicanus*:  $U_{(49,49)} = 43.6$ ,  $Z = 2.11$ ,  $P = 0.02$ ) (Cuadro 4). De manera similar, las áreas de actividad de los machos residentes fueron mayores que las de las hembras (*S. spilosoma*:  $U_{(52,27)} = 30.9$ ,  $Z = 1.97$ ,  $P = 0.02$  y *S. mexicanus*:  $U_{(28,28)} = 23.9$ ,  $Z = 2.12$ ,  $P = 0.01$ ) (Cuadro 4). Esto concuerda con el patrón de dispersión observado en muchas especies de ardillas (Holekamp 1984).

Cabe mencionar que en las poblaciones de las dos especies se presentaron diferencias por sitio, que obedecieron principalmente a diferencias en la mayor o menor presencia de cada sexo. Los movimientos fueron mayores en donde abundaron más los machos (en CI, *S. spilosoma*:  $U_{(59,138)} = 90.2$ ,  $Z = -3.4$ ,  $P = 0.0004$  y *S. mexicanus*:  $U_{(50,48)} = 40$ ,  $Z = -3.33$ ,  $P = 0.0005$ ), los machos se desplazaron más donde abundaron las hembras (en CII, *S. spilosoma*:  $U_{(85,53)} = 54.1$ ,  $Z = 3.75$ ,  $P = 0.0001$  y *S. mexicanus*:  $U_{(18,30)} = 21.6$ ,  $Z = 1.97$ ,  $P = 0.02$ ), mientras que las hembras se desplazaron más en el CI (*S. spilosoma*:  $U_{(23,36)} = 31.6$ ,  $Z = -4.38$ ,  $P = 5 \times 10^{-4}$  y *S. mexicanus*:  $U_{(19,31)} = 19.8$ ,  $Z = -3.31$ ,  $P = 0.0005$ ). Las áreas de los machos fueron mayores que las de las hembras en *S. spilosoma* en CII ( $U_{(32,17)} = 19.1$ ,  $Z = 2.11$ ,  $P = 0.02$ ) y también fueron mayores en CI con respecto a CII en *S. mexicanus* ( $U_{(26,30)} = 24.6$ ,  $Z = -1.92$ ,  $P = 0.02$ ) (Cuadro 4). Esto se debió principalmente al sistema de apareamientos de ambas especies, en donde los machos se dispersan recorriendo mayores distancias en busca de hembras (Aragón 1990) y a la existencia de individuos transitorios machos y hembras no dominantes. Las diferencias entre los sitios se atribuyen entonces a que existe una separación espacial de los sexos, en donde los machos se desplazan más hacia los sitios con mayor cantidad de hembras adultas residentes y las hembras tienen más movimientos dentro de los sitios con mayor cantidad de machos.

**Cuadro 4. Distancias (m) y áreas de actividad (m<sup>2</sup>) analizados por sitio, sexos y totales de las dos especies de ardillas en las zonas testigo 1 (CI) y 2 (CII). DRS = distancia media entre recapturas sucesivas, DmR = distancia mínima entre recaptura, DMR = distancia máxima entre recapturas, S = área de actividad y ES = Error estándar.**

	<i>S. spilosoma</i>	<i>S. mexicanus</i>
<b>Machos (CI+ CII)</b>		
DRS ± ES	91.88 ± 5.07	93.54 ± 9.06
DmR-DMR	40 a 253, n = 121	40 a 312, n = 49
S ± ES	11662 ± 1179	8100 ± 1290
min-max	1600 a 38400, n = 52	1600 a 36800, n = 28
<b>Hembras (CI+ CII)</b>		
DRS ± ES	73 ± 5.4	65.27 ± 5.23
DmR-DMR	40 a 243 m, n = 76	40 a 240, n = 49
S ± ES	8489 ± 1322	5743 ± 918
min-max	3200 a 36400, n = 27	1600 a 17600, n = 28
<b>DRS (TOT)</b>	84.6 ± 3.8	79.41 ± 5.4
<b>DmR-DMR</b>	40 a 253, n = 197	40 a 312, n = 98
<b>S ± ES</b>	10577 ± 909	6921 ± 800
<b>min-max</b>	1600 a 38400, n = 79	1600 a 36800, n = 56

## 2.2. Remoción de *S. mexicanus* (CM).

### b) Distancias recorridas y áreas de actividad

Sólo se recapturaron una hembra y un macho adultos de *S. pilosoma*. La hembra se desplazó  $64.7 \pm 35$  m (intervalo de 40 a 89.4) y su área de actividad fue de 7200 m<sup>2</sup>, mientras que el macho se movió  $92 \pm 74$  m (intervalo de 40 a 144) y cubrió una área de 11200 m<sup>2</sup>. Estos animales probablemente fueron transitorios en el área, ya que la hembra se recapturó en dos ocasiones en CI (primavera y verano de 1989) y el macho dos veces en CII (primavera de 1989 y 1990), desplazándose más de 1 km.

La reducida cantidad de capturas en este cuadrante no permitió detectar el efecto de la remoción de una especie en la organización espacial de la otra. La remoción se realizó durante un año muy seco (1989), capturándose sólo tres individuos adultos de *S. mexicanus*, lo cual disminuyó la posibilidad de detectar segregación interespecífica. Los cambios poblacionales correspondieron principalmente al patrón observado en su ciclo anual. Sin embargo, la ausencia de sitios con poblaciones únicas de *S. mexicanus* y la mayor cantidad de ardillas transitorias en el área (cero o bajo número de recapturas), fueron resultado de una mayor capacidad de *S. pilosoma* para ocupar áreas mayores y del desplazamiento de individuos transitorios hacia sitios desprovistos de ardillas. Por lo tanto, la diferente ocupación espacial de animales transitorios o residentes y la selección de ciertos sitios por las hembras de ambas especies, sugiere la existencia de competencia interespecífica entre los machos. Esto se atribuye a la estructura social de los individuos de cada especie, como se ha observado en otras especies (Michener 1993, Schwagmeyer 1990), que se expresa como respuestas comportamentales distintas a nivel de individuos y sexos.

### 2.3. Repoblación (CREP).

#### a) Grados de asociación

Las especies se sobrepusieron durante el repoblamiento, por lo que no hubo segregación espacial (Cuadro 5). Esto se debió a que existe tolerancia entre los individuos que se dispersaron en busca de nuevos sitios para establecerse. Al inicio, durante la remoción total de ardillas, el sitio se caracterizó por tener una alta cantidad de animales de ambas especies y en una proporción similar (1.3 *S. pilosoma* por 1.0 *S. mexicanus*, Aragón 1988). Durante la repoblación *S. mexicanus* llegó a alcanzar una densidad de población similar a *S. pilosoma*, debido posiblemente a las características del microhábitat, con alta densidad, cobertura y diversidad vegetales (Cuadro 8).

**Cuadro 5. Grados de asociación entre *S. pilosoma* y *S. mexicanus* durante los años estudiados en la zona de repoblación. V = coeficiente de asociación. No hubo diferencias significativas (P > 0.05).**

AÑO	1987	1988	1989	1990
V	$7 \times 10^{-5}$	$9 \times 10^{-5}$	$-6 \times 10^{-6}$	$7 \times 10^{-6}$
$\chi^2$	0.87	0.02	0.005	0.004

## b) Distancias recorridas y áreas de actividad

En cuanto a sus movimientos y áreas de actividad (DRS,  $U_{(43,42)} = 38.9$ ,  $Z = -1.37$ ,  $P = 0.09$  y S,  $U_{(21,22)} = 20.7$ ,  $Z = -0.73$ ,  $P = 0.23$ ) las dos especies fueron similares, debido a que existe una gran tolerancia al repoblar "espacios vacíos de ardillas" y, en particular, entre las hembras que procrean. Asimismo, no se encontraron diferencias significativas intersexuales por especie (Cuadro 6).

**Cuadro 6. Distancias (m) y áreas de actividad (m<sup>2</sup>) analizados por sitio, sexos y totales de las dos especies de ardillas en la zona de repoblación. DRS = distancia media entre recapturas sucesivas, DmR = distancia mínima entre recaptura, DMR = distancia máxima entre recapturas, S = área de actividad y ES = Error estándar.**

	<i>S. spilosoma</i>	<i>S. mexicanus</i>
<b>Hembras</b>		
DRS ± ES	56.77 ± 6.16	41.64 ± 4.39
DmR-DMR	40 a 134, n = 27	40 a 127, n = 35
S ± ES	7527 ± 1241	4847 ± 540
min-max	1600 a 16400, n = 11	1600 a 10600, n = 17
<b>Machos</b>		
DRS ± ES	62.2 ± 14.9	68.57 ± 13.7
DmR-DMR	40 a 250, n = 16	40 a 128, n = 7
S ± ES	5660 ± 1254	6840 ± 1630
min-max	1600 a 15200, n = 10	4000 a 13000, n = 5
<b>Total</b>		
DRS ± ES	58.79 ± 6.66	46.13 ± 4.51
DmR-DMR	40 a 250, n = 43	40 a 128, n = 42
S ± ES	6638 ± 885.4	5300 ± 567
min-max	1600 a 16000, n = 21	1600 a 13000, n = 22

#### 2.4. Remoción Continua (REM1 a REM6).

##### a) Grado de asociación

La segregación interespecífica fue evidente con este tipo de muestreo, ya que ocurrió en tres de los seis sitios (Cuadro 7). Esto se atribuyó principalmente a que las poblaciones de ambas especies de ardillas fueron abundantes durante 1987, por corresponder a un año lluvioso (IA = 11.1), lo cual produjo que los individuos que se dispersan en busca de nuevos sitios tengan como respuesta inmediata ocupar espacios vacíos de tal manera que se reduzca la probabilidad de encuentros interespecíficos.

---

**Cuadro 7. Coeficientes de asociación entre las dos especies de ardillas en las zonas de remoción continua. V = Coeficiente de Asociación. El asterisco indica la existencia de diferencias significativas ( $P \leq 0.05$ ).**

---

SITIO	REM1 (Mayo)	REM2 (Mayo)	REM3 (Julio)	REM4 (Agosto)	REM5 (Septiembre)	REM6 (Septiembre)
V	$2 \times 10^{-3}$	$5 \times 10^{-4}$	$7 \times 10^{-4}$	$-5 \times 10^{-4}$	$-5 \times 10^{-4}$	$2 \times 10^{-3}$
$\chi^2$	9.27*	0.93	4.61*	0.14	0.09	3.80*

---

### 3. MICROHABITAT

Las dos especies de ardillas cohabitan en la bajada superior de los cerros. Esta área presenta una alta diversidad y abundancia vegetal (Rufz de Esparza 1986), lo cual permite la formación de diversos microhábitats (Barbour *et al.* 1980) y corresponde a la zona con mayor riqueza y densidad de roedores (Grenot y Serrano 1982). Las especies dominantes son los matorrales de gobernadora (*Larrea tridentata*) y las nopaleras (*Opuntia rastrera*), las cuales tienen los mayores valores de importancia, por lo que las comparaciones se hicieron principalmente con base en estas dos especies de plantas (Cuadro 8, Anexos II-V).

El análisis mostró que la densidad total de la vegetación fue similar entre los sitios, siendo la más alta en el de repoblación (CREP) y la más baja en una parcela testigo (CII). Las coberturas fueron mayores en un sitio testigo (CII) y menor en un sitio de remoción (REM1). El mayor valor de importancia para la gobernadora y el nopal fue en un sitio testigo (CII) y en uno de remoción (REM4), respectivamente. La diversidad fue mayor en el sitio de repoblación (CREP) y menor en el sitio testigo (CII) (Cuadro 8).

En la mayoría de los sitios la abundancia de *S. spilosoma* fue mayor que la de la otra especie (CI, CII, CREP, REM1, REM3, REM4 y REM6) y sólo se igualó a la abundancia de *S. mexicanus* en un sitio, mientras que la de *S. mexicanus* generalmente se aproximó a 1 ind/ha (CI, CII, CREP, REM1, REM5 y REM6) (Cuadro 8). La abundancia de *S. mexicanus* (dsm) mostró una relación de dependencia lineal con la de *S. spilosoma* (dss) como sigue (Figura 17):

$$dsm = 0.19 + 0.46(dss), R^2 = 64.72, F_{(1,6)} = 11.01, P = 0.02$$

Sólo la abundancia de *S. mexicanus* (dsm) presentó una correlación lineal inversa con los valores de importancia del nopal (vi), como se muestra a continuación (Figura 18):

$$dsm = -0.79 e^{(1.76vi)}, R^2 = 52.9, F_{(1,6)} = 6.74, P = 0.04$$

**Cuadro 8. Características del hábitat y abundancia (ind/ha) de *S. spilosoma* y *S. mexicanus* en las zonas estudiadas durante 1987. Se dan los valores de densidad, cobertura, dominancia totales y relativas de las plantas de mayor valor de importancia (entre paréntesis en porcentaje), gobernadora (*Larrea tridentata*) y nopal (*Opuntia rastrera*). La distancia media (cm), área promedio por planta (cm<sup>2</sup>) y diversidad vegetal.**

	CI	CII	CREP	REMI	REM3	REM4	REM5	REM6
<b>Densidad</b>								
Gobernadora	0.40	0.56	0.19	0.14	0.36	0.27	0.32	0.30
Nopal	0.13	0.15	0.16	0.21	0.31	0.43	0.34	0.36
Total	0.36	0.23	0.72	0.40	0.38	0.34	0.31	0.31
<b>Cobertura</b>								
Gobernadora	0.49	0.65	0.36	0.26	0.47	0.41	0.41	0.40
Nopal	0.13	0.14	0.21	0.29	0.28	0.37	0.31	0.25
Total	52.0	32.1	69.3	43.3	42.7	49.3	43.9	46.4
<b>Dominancia</b>								
Gobernadora	0.40	0.56	0.19	0.14	0.36	0.27	0.32	0.30
Nopal	0.13	0.15	0.16	0.21	0.31	0.43	0.34	0.36
Total	38416	38416	38416	38416	38416	38416	38416	38025
<b>Valor de Importancia</b>								
Gobernadora	1.3 (43.3%)	1.76 (58.7%)	0.75 (25%)	0.54 (18%)	1.18 (39.3%)	0.94 (31.3%)	1.05 (35%)	1.0 (33.3%)
Nopal	0.39 (13%)	0.44 (14.7%)	0.54 (18%)	0.70 (23.3%)	0.89 (29.7%)	1.23 (41%)	0.99 (33%)	0.98 (32.7)
<b>Distancia media Punto-planta (cm)</b>								
	167.7	206.6	117.7	158.6	163.1	170.4	179.8	178.8
<b>Area promedio por planta (cm<sup>2</sup>)</b>								
	27461	42687	13846	25069	26589	29046	29046	32338
<b>Diversidad</b>								
	5	2.9	8.8	6.5	3.7	3.7	4.4	3.5
<b>Abundancia <i>S. spilosoma</i></b>								
	2.0	4.2	1.1	6.9	5.6	11.8	1.4	3.5
<b>Abundancia <i>S. mexicanus</i></b>								
	1.1	1.1	0.9	1.4	4.9	6.2	1.4	1.4

La correlación positiva entre las dos especies de ardillas (Figura 17), sugiere que responden de manera muy similar en cuanto a su abundancia, habitando los ambientes en donde se encuentran el nopal y la gobernadora, prefiriendo parches de nopalera, con altos valores de cobertura y dominancia, debido probablemente a que el nopal forma una parte importante de su dieta (ver más adelante). Sin embargo, sólo la abundancia de *S. mexicanus* está asociada directamente con el *O. rastrera* en el intervalo del 13 al 40 % de su presencia en el hábitat, tendiendo a ser más abundante en los sitios con mayor valor para esta planta (más del 29 %) (Figura 18). Esto se confirma con los reportes sobre la distribución restringida de *S. mexicanus* en Mapimí (en nopaleras de las bajadas de cerros, Grenot y Serrano 1982 y Aragón 1996).

La mayor o menor heterogeneidad de los sitios en donde se encontraron ambas especies de ardillas estuvo definida por las distintas proporciones de nopal o de gobernadora:

- 1) Ambientes en donde el valor de importancia fue alto para una de las dos especies (*O. rastrera* y *L. tridentata*) o para ambas y la cobertura vegetal y el número de plantas por área fue alto, pero la diversidad vegetal fue baja y las plantas estuvieron más dispersas o,
- 2) Ambientes en donde la diversidad fue alta, con gran cantidad de plantas por área, pero la distancia entre plantas fue baja y el área cubierta por individuo fue poca y los valores de importancia fueron indistintos para las especies dominantes. Estos ambientes probablemente les proporcionan el refugio, la protección y la alimentación necesaria para subsistir y reproducirse.

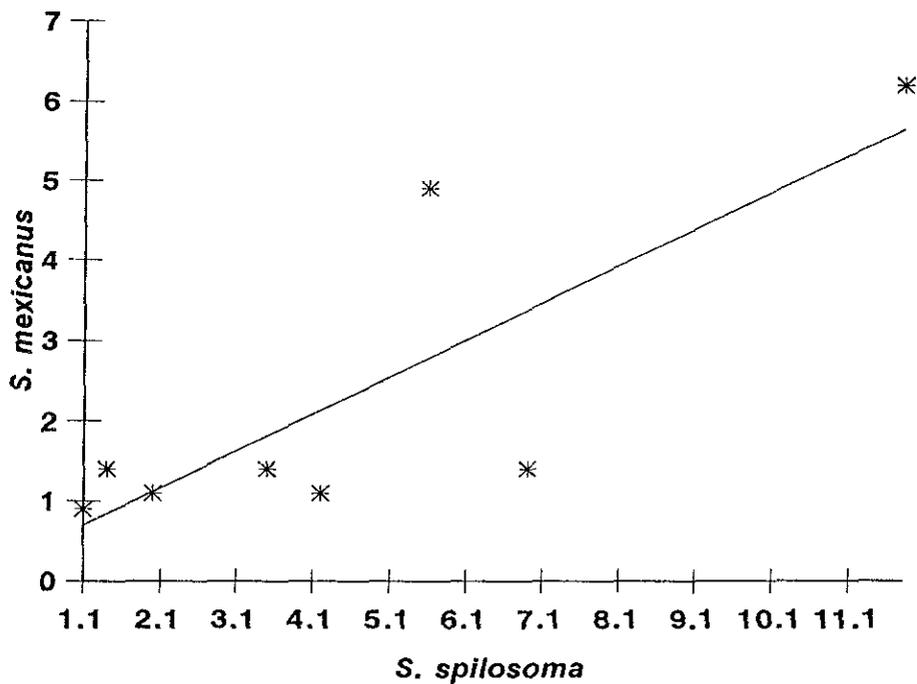


Figura 17. Relación de dependencia entre la abundancia de *S. mexicanus* y de *S. spilosoma* (coeficiente de correlación = 64.7 %).

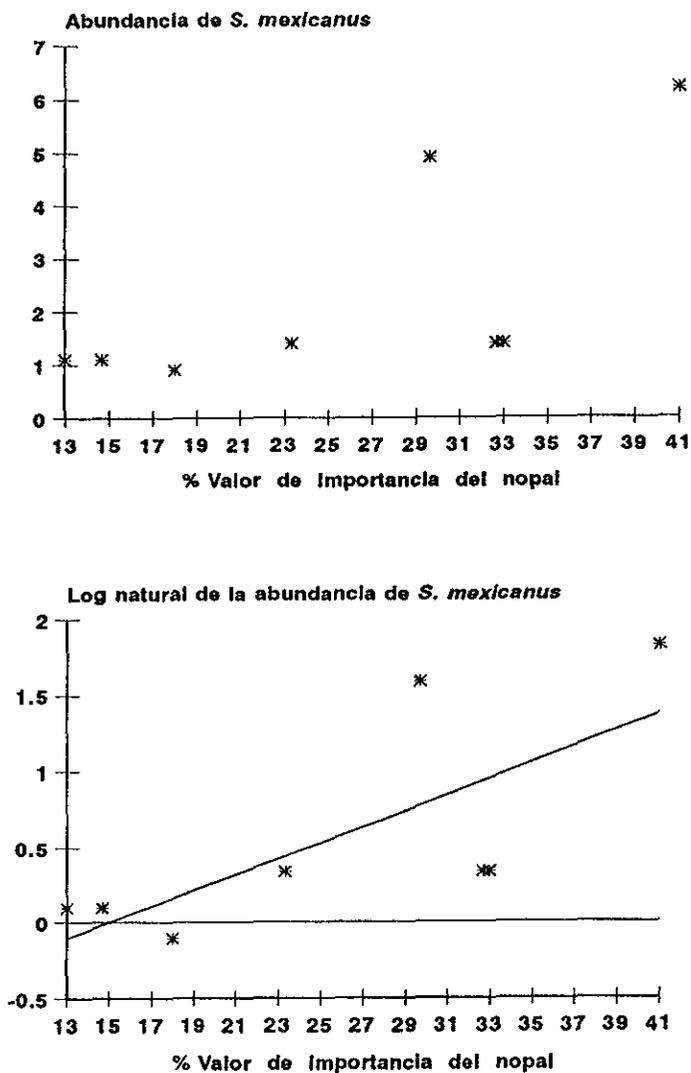
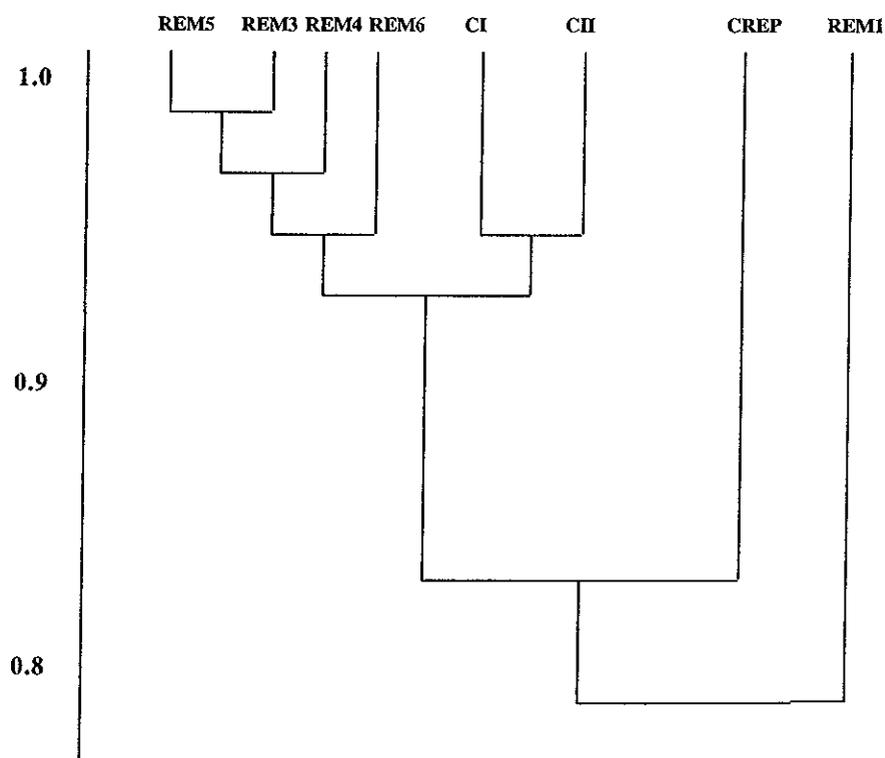


Figura 18. Correlación encontrada entre el logaritmo natural de la abundancia de *S. mexicanus* con respecto a los valores de importancia de todos los sitios muestreados (coeficiente de correlación = 52.9 %).

El análisis de similitud de todas las plantas mostró que las zonas de estudio corresponden a 4 grupos (Figura 19, Anexos II-V). El primero incluye a la mayoría de las zonas de remoción (REM3, REM4, REM5 y REM6), las cuales tienen valores de importancia semejantes de gobernadora (0.94 a 1.18) y nopal (0.89 a 1.23). El segundo corresponde a las zonas de testigo (CI y CII), que presentaron valores de importancia para la gobernadora más de tres veces mayores (1.3 a 1.7) que para el nopal (0.39 a 0.44). El tercero y cuarto grupo fueron la zona de repoblación (REP) y la de remoción de mayo (REM1), que constituyeron grupos diferentes pero cercanos entre sí, con valores de importancia parecidos pero opuestos con 1.3 veces más de gobernadora y/o nopal (REP, 0.75 y 0.54 y REM1, 0.54 y 0.70).



**Figura 19.** Clasificación de las zonas estudiadas de acuerdo con los valores de importancia de todas las plantas, usando el índice de similitud de Morisita.

#### 4. ALIMENTACION

Durante el año de estudio (1987) las dietas de ambas especies sólo fueron diferentes en cuanto al total anual ( $\chi^2 = 21.13$ ,  $gl = 7$ ,  $P = 0.003$ ), ya que no se encontraron diferencias interespecificas estacionales (Figura 20). *S. spilosoma* consumió un mayor porcentaje de cactáceas (alicoche, *Echinocerus merkerii*; tasajillo, *Opuntia leptocaulis*; nopal rastrero, *O. rastrera* y nopal segador, *O. microdasys*), seguidas de insectos (hormigas y coleópteros), arbustos (garambullo, *Lycium berlandieri*; gobernadora, *Larrea tridentata*; sangre de grado, *Jatropha dioica*), herbáceas (*Bahia absinthifolia* y *Pectis papposa*), hongos y gramíneas (sabaneta, *Hilaria mutica* y pasto borreguero, *Tridens pulchellus*). Por su parte, *S. mexicanus* se alimentó de cactáceas (tasajillo, nopal rastrero y alicoche), arbustos (garambullo, gobernadora y sangre de grado), insectos (hormigas y coleópteros) y en igual proporción las herbáceas (*Bahia absinthifolia* y *Pectis papposa*), gramíneas (sabaneta y pasto borreguero) y hongos.

Los componentes de la dieta de ambas especies fueron similares durante el año, el cual se caracterizó por tener altas precipitaciones pluviales ( $IA = 11.1$ ) y gran abundancia de recursos alimentarios. Por lo tanto, las ardillas parecen haber sobrepuesto su nicho alimentario al presentarse años favorables.

El consumo de los componentes varió poco, ya que *S. spilosoma* se alimentó más de insectos y hongos, mientras que *S. mexicanus* lo hizo más de arbustos y pastos. El coeficiente de sobreposición de Pianka mostró que hubo una alta sobreposición de los recursos alimentarios (0.98). Estacionalmente hubo diferencias entre la primavera y el otoño (0.75), ya que en primavera las ardillas consumieron frutos de cactáceas (alicoche y garambullo) y de arbustos (gobernadora y tasajillo) (42 %) e insectos (37%), mientras que en otoño fueron comunes las gramíneas, hierbas y hongos (48 %) y los insectos (29 %). La dieta fue similar durante verano y otoño (0.94), consumiendo un mayor porcentaje de insectos (35.4 %) y posteriormente hierbas, gramíneas y hongos (32 %). La presencia de las categorías de alimento en la dieta varió de acuerdo con su disponibilidad, coincidente con la producción de frutos de arbustos, la aparición de hierbas y pastos (Ruíz de Esparza 1986) y de insectos y de hongos después de las lluvias.

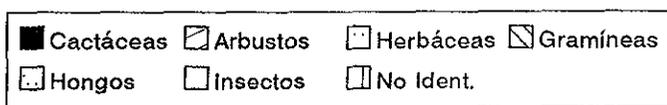
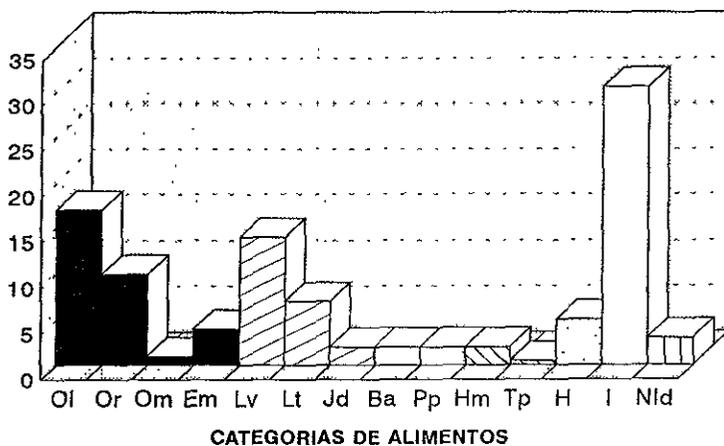
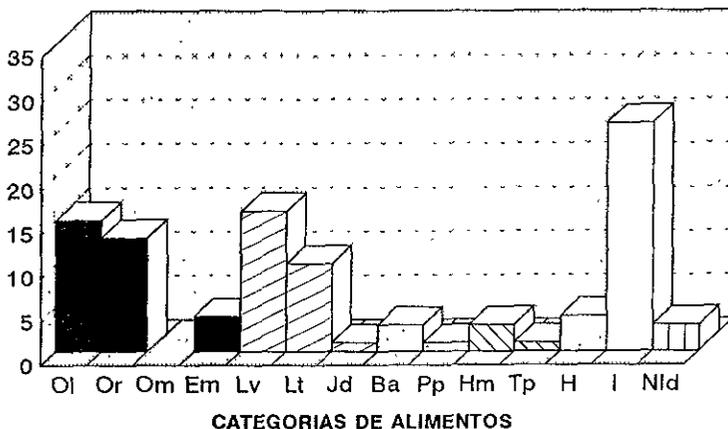
% ALIMENTOS CONSUMIDOS por *S. spilosoma*% ALIMENTOS CONSUMIDOS por *S. mexicanus*

Figura 20. Dieta anual de las dos especies de ardillas. Ol = *Opuntia leptocaluis*, Or = *Opuntia rastrera*, Om = *Opuntia microdasys*, Em = *Echinocerus merkeri*, Lv = *Lycium berliandieri*, Lt = *Larrea tridentata*, Jd = *Jatropha dioica*, Ba = *Bahia absinthifolia*, Pp = *Pectis papposa*, Hm = *Hilaria mutica*, Tp = *Tridens pulchellus*, H = Hongos, I = Insectos y NId = Material no Identificado.

## 5. PATRONES POBLACIONALES E INTERACCION INTERESPECIFICA

Los patrones poblacionales observados demuestran que los requerimientos ecológicos de las dos especies de ardillas terrestres fueron similares, sobre los cuales los factores ambientales como las sequías prolongadas tienen gran influencia. Por tanto cada aspecto estudiado como son los estimadores poblacionales, la organización espacial, el microhábitat y la dieta serán tratados en ese orden para detectar diferencia interespecíficas.

### *Estimadores poblacionales*

La estructura y dinámica poblacional de las dos especies fue semejante, aunque presentó algunas diferencias con respecto a la adaptabilidad hacia las zonas áridas:

La mayor abundancia de *S. spilosoma* en todos los sitios y casi en todas las épocas del año, permite afirmar que esta especie tiene una mayor capacidad para establecerse en una mayor diversidad de áreas y microhábitats y que sus poblaciones se ven afectadas por la sequía prolongada. En cambio, la población de *S. mexicanus* fue menos abundante y dependió de la de *S. spilosoma*, ya que presentó restricciones en cuanto a su establecimiento en nuevos microhábitats y a su distribución, permaneciendo sus densidades bajas y constantes, a pesar de tener una rápida respuesta para ocupar sitios desprovistos de ardillas terrestres. Sólo logró incrementar sus poblaciones cuando estuvo ausente o reducida la densidad de *S. spilosoma* (estudios de repoblación y remoción continua).

Estas diferencias pueden deberse a restricciones genéticas que causan el desarrollo de distintas pautas de comportamiento observadas, ya que *S. spilosoma* es una especie social, con frecuentes comportamientos de tolerancia (Livoreil *et al.* 1993, Salsbury y Armitage 1994), mientras que *S. mexicanus* es una especie poco sociable, con comportamiento agonístico frecuente, más evidente entre machos de su especie y ante la presencia de *S. spilosoma* (Livoreil, *et al.* 1993). Estas conductas pueden ser una adaptación a las condiciones ambientales extremas en las que vive *S. spilosoma* o una respuesta a la presencia de la otra ardilla terrestre con frecuentes respuestas agonísticas hacia ella (Livoreil *et al.* 1993). Un estudio sobre la ardilla motada en Texas, muestra que coexiste con *S. tridecemlineatus*, con frecuente tolerancia entre sí pero la invasión de una especie en las distancias individuales de la otra es el estímulo para que se presente el comportamiento agonístico (Streubel 1975).

La similitud en las fluctuaciones de la proporción sexual y de la estructura por edades de ambas especies en todos sitios durante los años estudiados, pueden explicarse con base en los diferentes eventos del ciclo anual ya conocidos para éstos y otros sciúridos desérticos (Penegelley y Asdmundson 1971, Yahner y Svendsen 1978, Michener 1984, Holekamp y Sherman 1989, Aragón y Baudoin 1990, Aragón *et al.* 1993). Las diferencias por temporada responden a un control endógeno, emergencia de la hibernación (término del invierno), reproducción (primavera), reclutamiento de jóvenes (verano), prehibernación e hibernación (otoño e invierno). Así la mayor cantidad de adultos en la primavera en comparación con el otoño demuestra que existe dispersión durante la reproducción y un inicio asincrónico de la hibernación por todas las clases de edad (machos adultos, hembras adultas, subadultos y jóvenes). En este estudio se encontraron diferencias en el inicio y término de la hibernación por sexos durante todos los años. Las hembras retardan el período inactivo por el cuidado de las crías, más intenso y prolongado en *S. pilosoma* (Millán y Baudoin 1993), mientras que los machos inician la acumulación de grasas poco después de reproducirse y son los primeros en salir del período de letargo, buscando aparearse con las hembras reproductivas (Dobson 1984, Aragón y Baudoin 1990). El inicio y término de la hibernación se modificó conforme a la cantidad de lluvia registrada por año, presentándose una hibernación temprana en años con lluvias escasas y tardía si las lluvias se prolongaron o retrasaron, lo cual se ha visto en otras especies de ardillas (Zammuto y Millar 1985a y 1985b).

Sin embargo, la estrategia de *S. pilosoma* hacia la mayor producción de machos en sus poblaciones, reduce la mortalidad por depredación en este sexo debido a la dispersión de individuos. Por lo tanto, los machos dominantes pueden constreñir el uso del hábitat por los jóvenes hacia sitios marginales, provocando una selección rigurosa de estos individuos en la cual sobreviven y se reproducen los de mayor aptitud genética, que garantiza la permanencia de la especie, como ya se ha visto en otras especies de ardillas (Streubel 1975, Koprowski 1992). En cambio, *S. mexicanus* no presenta esta estrategia en su reproducción al permanecer constante la cantidad de machos y hembras, lo cual incrementa la probabilidad de que los machos reproductivos sean depredados al dispersarse.

Como resultado de la madurez sexual temprana de ambas especies, la mayor abundancia de adultos en las poblaciones permite su mantenimiento en un ambiente tan impredecible y extremo, debido a que se incrementa la probabilidad para sobrevivir y

reproducirse. Asimismo, la mayor dismunición de adultos de *S. mexicanus* durante el estudio, evidencia que su mortalidad fue alta como resultado de la sequía prolongada (testigo).

El bajo éxito reproductivo de las dos especies sugiere que la mortalidad de las crías fue alta y que al haber una disminución de individuos considerable se reduce la mortalidad de *S. spilosoma*. Mientras que la baja tasa de sobrevivencia en las poblaciones de ambas especies y la mayor cantidad de individuos adultos, son al parecer resultado de la sequía durante varios años.

Las causas potenciales de mortalidad pueden ser diversas y similares a las detectadas en éstas y otras especies de ardillas del desierto. Estas incluyen: a) Depredación, los depredadores que se observaron en este estudio fueron diversos (aguililla cola roja *Buteo jamaicensis*; aguililla puntas negras, *Buteo swainsoni*; correcaminos *Geococcyx californianus*; tlalcoyote, *Taxidea taxus*; coyotes, *Canis latrans*; víboras de cascabel, *Crotalus spp.*). b) Dispersión, incrementa la probabilidad de depredación como se ha observado en otras especies de ardillas de desiertos (Holekamp 1984), pero conduce a una selectividad de los individuos con mayor aptitud genética aún a expensas de reducir la cantidad de nacimientos (Dobson 1983, Dobson 1984, Holekamp 1984, Mclean 1984, Holekamp y Sherman 1989, Schwagmeyer 1990 y Livoreil, *et al.* 1993). c) Comportamiento agresivo intra e interespecífico, mayor entre los machos que entre las hembras (Livoreil *et al.* 1993) e incrementado durante la época de gestación, de las hembras hacia los machos (Mclean 1984, Aragón y Baudoin 1990). En comparación con los frecuentes conductas sociales de *S. spilosoma* (Livoreil, *et al.* 1993, Millán y Baudoin 1993), el alto nivel de comportamiento agonístico intra e interespecífico de *S. mexicanus*, incrementa la probabilidad de muerte en esta especie. d) Condiciones ambientales críticas, en las cuales la reducción de la precipitación pluvial propicia una baja en los recursos alimentarios y por tanto en la fecundidad y/o la sobrevivencia de las especies (Balph 1984). e) Competencia intraespecífica e interespecífica, por los recursos disponibles (espacio, pareja, alimento y sitios de protección).

El patrón de sobrevivencia de las dos especies de ardillas sugiere la existencia de una estructura social, en donde existen animales residentes (dominantes) y transitorios (subordinados o marginales). La máxima permanencia de las poblaciones residentes de *S. spilosoma* en sitios con abundancia de hembras (CII), obedeció a su mayor capacidad para establecerse en las áreas y para incrementar y mantener sus poblaciones en comparación con

la otra especie. En cambio, el incremento y permanencia poblacional de *S. mexicanus* parece depender de la presencia y abundancia de *S. spilosoma*, tal y como se observó en las zonas de repoblación y de remoción continua.

El establecimiento de las poblaciones de las dos especies, dependiente en *S. spilosoma* de las hembras reproductivas y en *S. mexicanus* de una mayor repoblación de hembras en espacios libres de animales, se puede atribuir principalmente a las diferencias en su estructura social.

### *Organización espacial*

La ocupación del espacio por ambas especies tendió a reducir la probabilidad de encuentros interespecíficos. Esto ocurrió principalmente entre machos, ya que las especies se segregaron como respuesta a la remoción de los individuos ó a la mayor abundancia de machos en una zona testigo (1989). Esto se debió a la baja tolerancia intra e interespecífica entre los machos (Livoreil *et al.* 1993). Adicionalmente, la segregación de los sexos en ciertos sitios probablemente favorece la sobrevivencia de la cría, ya que el cuidado es exclusivo de las hembras. En éstos y otros sciúridos se sabe que las hembras son más agresivas y territoriales durante la gestación y la lactancia (Mclean 1984 y Aragón y Baudoin 1990).

Los patrones de movimiento fueron resultado del sistema de apareamiento poligínico presente en ambas especies de ardillas (Aragón y Baudoin 1990), en el cual los machos adultos se desplazan para aparearse y las hembras reproductivas son el sexo limitante (Eisenberg 1981). Por otra parte, algunos individuos (principalmente machos y en menor medida hembras) son forzados por los residentes (principalmente hembras) a ocupar hábitats marginales (zona testigo CI, zona de remoción de *S. mexicanus*) y/o dispersarse. Esto probablemente ocurre con el intento de establecerse y lograr reproducirse conduciendo hacia la reducción del incesto, como una táctica alternativa observada en otras ardillas sociales (Mc Clean 1984, Michener 1984, Holekamp 1984, Holekamp y Sherman 1989, Aragón y Baudoin 1990, Schwagmeyer 1990, Koprowski 1992).

Los grandes movimientos observados en los diferentes sitios durante el estudio correspondieron a individuos que se dispersaron. Estos generalmente fueron machos adultos reproductores, subadultos y jóvenes después del reclutamiento, como ha sido observado en

otros sciúridos (Dobson 1983, 1984, Holekamp 1984 y Holekamp y Sherman 1989, Michener 1984).

Las mayores áreas de actividad y la mayor permanencia de *S. spilosoma* en los sitios testigo en comparación con *S. mexicanus*, son indicadores de que existe preferencia por de algunos sitios. Estas áreas se caracterizaron por presentar poblaciones de alta densidad en sus alrededores, con abundantes hembras residentes, por lo cual se deduce que son zonas preferidas que proporcionan los recursos indispensables para el mantenimiento e incremento de sus poblaciones (parejas para aparearse, alimento y protección).

El tamaño de las áreas de actividad de las dos especies varió conforme al sexo y al estatus social de los individuos. Los machos dependieron del número y de la distribución local de hembras adultas en el microhábitat, como se ha observado en otras ardillas (Salsbury y Armitage 1994). En cambio, las hembras residentes presentaron movimientos más reducidos, quizá como una estrategia de defensa del espacio y de los recursos del hábitat para incrementar el éxito reproductivo, ya que al parecer la competencia intrasexual ocurre principalmente por estas causas (Brown 1989). Se ha visto que si los recursos críticos están limitados o distribuidos en parches en el microhábitat, la variación individual de las áreas de actividad pueden reflejar un intento para obtener los recursos, en donde los individuos subordinados o transitorios son frecuentemente machos o hembras no estables que permanecen dispersos y evitan interacciones con los individuos residentes (Koprowski 1992).

### *Microhábitat*

La coexistencia interespecífica encontrada en este estudio en distintos sitios de la bajada de los cerros y la amplia distribución de *S. spilosoma* en el gradiente topográfico de Mapimí (Grenot y Serrano 1982, Aragón 1996) y en otras zonas áridas (Streubel 1975, Hall 1981), confirman su mayor capacidad para habitar ambientes desérticos (Hudson y Deavers 1973). En contraste, la restricción de *S. mexicanus* de habitar la zona de bajadas de cerros en Mapimí (Aragón 1996), en donde presenta una relación de dependencia de sus densidades con la presencia de nopal y de mayor amplitud en zonas templadas (Young y Jones 1982, Hall 1981), sugieren una menor especialización para ocupar zonas áridas.

### Alimentación

Las dos especies de *Spermophilus* estudiadas sobrepusieron sus dietas. Los alimentos variaron de acuerdo con su disponibilidad estacional y los requerimientos de ambos sciúridos con la precipitación pluvial, como se ha registrado en otras especies de ardillas (Balph 1984, Phillips 1984).

Resumiendo, la estructura y dinámica poblacional de ambas especies de ardillas varió en función de la cantidad de la precipitación pluvial anual y por temporada, los cuales son los factores de mayor influencia en la disponibilidad de los recursos en los desiertos, y con los eventos del ciclo anual de ardillas de desiertos (Hafner 1977, Balph 1984, Phillips 1984). Las diferencias interespecíficas fueron resultado de las estrategias reproductivas de cada especie, indicando probablemente un diferente desarrollo evolutivo en esta zona árida. Lo anterior se apoya en el conocimiento sobre la distribución e historia natural de las especies (Streubel y Fitzgerald 1978, Baudoin *et al.* 1991), como son algunas diferencias morfológicas, genéticas, fisiológicas y comportamentales. La mayor sobreposición interespecífica en cuanto a la organización espacial, el uso del microhabitat y la dieta se atribuye a que existe una gran similitud en los requerimientos y recursos utilizados por las dos especies de ardillas. En general, la inversión de energía para la sobrevivencia y éxito reproductivo de *S. spilosoma* se optimiza al presentar una mayor producción de machos y una respuesta rápida para incrementar sus poblaciones en años favorables. En comparación, *mexicanus* presentó densidades poblacionales poco fluctuantes y no tuvo una estrategia reproductiva que favoreciera a ningún sexo, debido muy probablemente a que estos caracteres presenten restricciones filogenéticas (Benabib 1993), por la baja variabilidad genética que limita sus respuestas a los años secos y lluviosos.

El establecimiento de *S. mexicanus* dependió de diversos factores: 1) de la presencia y abundancia de *S. spilosoma*, ya que *S. mexicanus* sólo aumenta sus poblaciones cuando se reduce drásticamente la abundancia de esta especie. 2) de la organización espacial, en donde la presencia de *S. spilosoma* limita la utilización del mismo. 3) del microhabitat, ya que en donde se sobreponen sus requerimientos de microhabitat con los de *S. spilosoma*, presentó desplazamientos hacia los sitios con una mayor densidad y dominancia de nopal, aunque también habitan con bajas densidades en sitios de mayor diversidad vegetal y dominancia de *Larrea tridentata* y, 4) de los requerimientos alimentarios, los cuales variaron estacionalmente

En el continuo K-r, *S. pilosoma* es menos K que *S. mexicanus*, ya que tiene un rápido crecimiento poblacional cuando las condiciones son favorables. En cambio, *S. mexicanus* no presenta esa respuesta debido probablemente a su baja variabilidad genética para esos caracteres (Law y Watkinson 1989), como se ha detectado en otras especies de ardillas (Zammuto y Millar 1985). Ambas especies presentan también características de organismos r-seleccionados como son el tamaño corporal pequeño y pesos bajos, la baja sobrevivencia de jóvenes y la mortalidad de adultos fluctuante a causa de la dispersión. Además, la madurez sexual es temprana, la esperanza de vida corta y la reproducción monoéstrica.

## CONCLUSIONES

- Las densidades de *S. spilosoma* y de *S. mexicanus* presentaron una fuerte dependencia de los factores ambientales, en donde la aridez prolongada durante varios años abatió fuertemente sus poblaciones.
- La mayor densidad de *S. spilosoma* en comparación con la de *S. mexicanus* en todos los sitios y casi todas las épocas, fluctuó principalmente conforme a la variabilidad de las precipitaciones durante los años y, por tanto, de manera directa de acuerdo a la productividad de los recursos alimentarios.
- La densidad poblacional de *S. mexicanus*, menor que la de *S. spilosoma* y dependiente de ésta, presentó además restricciones en cuanto a su establecimiento en nuevos microhábitats, permaneciendo sus densidades bajas y constantes.
- La mayor cantidad de machos en la población de *S. spilosoma*, en comparación con la la proporción sexual equilibrada de *S. mexicanus*, favorece el mantenimiento de sus poblaciones al reducir la muerte por depredación y al seleccionar a los individuos más aptos para reproducirse.
- La fluctuación en las proporciones sexuales en las dos especies de ardillas durante el estudio muestra que los eventos del ciclo anual no varían. El aumento de machos en primavera obedeció a la dispersión durante los apareamientos y la disminución de los machos en otoño correspondió al inicio de la hibernación.
- La mayor cantidad de adultos en las dos poblaciones de ardillas durante todos los años se debió a que alcanzaron la madurez sexual tempranamente, como adaptación a las condiciones impredecibles del desierto.
- El éxito reproductivo de *S. spilosoma* se incrementó al repoblar sitios sin ardillas, mientras que en *S. mexicanus* se mantuvo constante.
- La permanencia en los sitios fue mayor en *S. spilosoma* y principalmente en donde abundaron las hembras. Las tendencias poblacionales correspondieron a un comportamiento lineal de tipo exponencial con tasas de sobrevivencia de -0.92 para *S. spilosoma* y de - 0.64 para *S. mexicanus*, lo cual indicó una alta desaparición de animales.

- El repoblamiento de áreas de *S. spilosoma*, dependió de la existencia de hembras reproductivas, mientras que el repoblamiento de *S. mexicanus* se caracterizó por la mayor presencia de hembras durante y después de la sequía.
- Existió una segregación espacial por sexos de *S. spilosoma*, en la cual las hembras seleccionaron primero los lugares y los machos habitaron alrededor de éstas.
- Los machos adultos y los individuos transitorios de ambas especies tuvieron mayores movimientos desplazándose en busca de hembras adultas para reproducirse o dispersándose hacia nuevos sitios.
- Las áreas de actividad de *S. spilosoma* fueron mayores que las de *S. mexicanus* en los sitios con gran número de hembras residentes, en relación con el incremento en la búsqueda de recursos para su mantenimiento.
- Existe una estructura social jerárquica en ambas especies de ardillas, detectada por las respuestas observadas en los diferentes sitios. Esta la integran individuos residentes, que se caracterizan por ser hembras adultas dominantes, e individuos subordinados y transitorios, principalmente machos adultos o individuos inmaduros.
- Las ardillas que repoblaron sitios vacíos de ardillas presentaron gran tolerancia a la presencia de otros individuos, sin embargo la respuesta inmediata fue reducir la probabilidad de encuentros interespecíficos.
- *S. spilosoma* habitó mayor diversidad de microhábitats que *S. mexicanus*, prefiriendo ambientes con abundante gobernadora (*Larrea tridentata*) y nopal rastrero (*Opuntia rastrera*), en donde la diversidad de la vegetación fue alta con valores de importancia semejantes para estas dos plantas o con diversidad baja pero con elevados valores de importancia para una o las dos plantas dominantes. En cambio, además la presencia de *S. mexicanus* estuvo relacionada con la presencia de nopal.
- La dieta de ambas especies de ardillas fue similar y varió conforme a la disponibilidad de los alimentos a lo largo del año.
- Las historias de vida de las dos especies de ardillas correspondieron en gran parte a la estrategia K, en donde el sistema de apareamiento y el comportamiento social que presentan, optimiza la energía para la reproducción y el éxito de las crías. Aunque también presentan características de organismos r-seleccionados, en donde *S. spilosoma* es más estereotipo r que *S. mexicanus* por su rápida respuesta a incrementar

sus densidades cuando las condiciones ambientales son favorables.

- Existe competencia intraespecífica e interespecífica entre los sexos de las dos especies de ardillas, lo cual favorece la selección de hembras hacia los machos con mayor aptitud genética.
- La competencia interespecífica por los sitios ocurre a un bajo nivel que se incrementa al aumentar la abundancia de individuos, en donde *S. pilosoma* desplaza a *S. mexicanus* debido a su mayor adecuación al ambiente desértico más que a la interacción directa entre las especies.

## LITERATURA CITADA

- Aragón, E.E. 1988.** Estudio demográfico de las ardillas desertícolas *Spermophilus spilosoma* y *S. mexicanus* (Rodentia: Sciuridae) en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Aragón, E.E. 1996.** Mamíferos de la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango. In: Memorias del II Congreso Nacional sobre Areas Protegidas de México. CEPANAF - Gobierno del Edo. de México, Toluca, México.
- Aragón, E.E. y C. Baudoin. 1990.** Algunos aspectos reproductivos de dos especies de ardillas del género *Spermophilus* (Rodentia: Sciuridae) en una zona de simpatria del Desierto Chihuahuense. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 36:1-25.
- Aragón, E.E, N. Millán y C. Baudoin. 1993.** Ciclos de actividad y organización espacial de las ardillas *Spermophilus spilosoma* y *S. mexicanus* (Rodentia: Sciuridae) en el Desierto Chihuahuense, Durango, México. Pp. 273-288, In: *Avances de la Mastozoología en México* (R. Medellín y G. Ceballos, Eds). Publicaciones Especiales, Asociación Mexicana de Mastozoología. México.
- Aragón, E.E.** (En prensa). *Spermophilus spilosoma*. In: *Atlas Mastozoológico de México* (H. T. Arita y G. Ceballos, Eds.) Asociación Mexicana de Mastozoología-Comisión Nacional de la Biodiversidad. México, D.F.
- Armitage, K.B. 1981.** Sociality as a life-history tactic of ground squirrels. *Oecologia*, 48:36-49.
- Balph, D. 1984.** Spatial social behavior in a population of Uinta ground squirrels: interrelations with climate and annual cycle. Pp. 326-352, In: *The biology of ground-dwelling squirrels* (J.O. Murie y G.O. Michener, Eds.). Univ. Nebraska Press. Lincoln.
- Bartholomew, A.G. y J.H. Hudson, 1961.** Desert ground squirrels. *Scientific American*, 1969: 243-250.
- Baudoin, C. y E.E. Aragón. 1991.** Caractéristiques des déplacements et des domaines vitaux de deux espèces sympatriques de *Spermophiles* du Bolson de Mapimi (MEXIQUE): étude par la méthode de capture-recapture et par radiopistage. In: *Le Rongeur et l' Espace* (M. Le Berre y L. Le Guelte, Eds.). R. Chabaud, Paris.
- Baudoin, C., G. Arnaud, N. Millán, E.E. Aragón y A. Demouron. 1991.** Etude expérimentale de l' adaptabilité de deux espèces sympatriques de *Spermophiles* aux variations d'environment pendant la période hivernale. Conséquences possibles sur leur répartition dans le désert Chihuahua (Durango, México). In: *Le Rongeur et l' Espace* (M. Le Berre y L. Le Guelte, Eds.). R. Chabaud, Paris.

- Benabib, M. 1993.** Los vertebrados y las historias de vida. *Ciencias*. No. especial 7:23-31.
- Blanco, S., G. Ceballos, C. Galindo, M. Maass, R. Patron, A. Pescador y A. Suárez. 1981.** Ecología de la Estación Experimental Zoquiapan: descripción general, vegetación y fauna. Universidad Autónoma de Chapingo, Edo. de México (Cuadernos Universitarios No. 2).
- Brower, J.E. y J.H. Zar. 1984.** *Field and laboratory methods for General Ecology*. Segunda Edición. W.M.C. Brown Co. Publishers, Dubuque, Iowa.
- Brown, J.H. 1971.** Mechanisms of competitive exclusion between two species of Chipmunks. *Ecology*, 52:305-311.
- Brown, J.H. 1975.** Geographical ecology of rodent deserts. Pp. 315-341, *In: Ecology and evolution of communities* (M. L. Cody y J. D. Diamond, Eds.). The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Brown, J.S. 1989.** Desert rodent community structure: a test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs*, 59:1-20.
- Bryant, M.D. 1945.** Phylogeny of Nearctic Sciuridae. *Amer. Midl. Nat.*, 33:257-390.
- Ceballos, G. y C. Galindo. 1984.** *Mamíferos silvestres de la cuenca de México*. Limusa. México, D.F.
- Ceballos, G. y Don E. Wilson. 1985.** *Cynomys mexicanus*. *Mammalian Species*, 248:1-3.
- Clutton-Brock, T.H. y S.D. Albon. 1985.** Competition and population regulation in social mammals. Pp. 557-575, *In: Behavioural Ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour*. (R.M. Sibly y R. H. Smith, Eds.). Blackwell Scientific Publications.
- Curts, J. 1984.** Introducción al análisis de residuos en Biología. *Biótica*, 9:271-278.
- Davis, B.W. 1944.** Notes on Mexican Mammals. *Journal of Mammalogy*, 25:370-402.
- Dobson, F.S. 1983.** Agonism and territoriality in the California ground squirrel. *Journal of Mammalogy*, 64:218-225.
- Dobson, F.S. 1984.** Environmental influences on sciurid mating systems. Pp. 229-249, *In: The biology of ground-dwelling squirrels* (J.O. Murie y G.R. Michener, Eds.). Univ. Nebraska Press. Lincoln.
- Dobson, F.S. y J.O. Murie 1987.** Interpretation of intraspecific life history patterns: evidence from columbian ground squirrels. *The American Naturalist*, 129:383-397.

- Downing, R.L. 1980.** Estadísticas vitales de poblaciones animales. Pp. 259-281, *In: Manual de técnicas de gestión de vida silvestre* (R. Rodríguez, Ed.). Wild Wildlife Foundation. Canada.
- Dreux, P. 1979.** Introducción a la Ecología. Editorial Alianza, S.A. Madrid, España. 212 pp.
- Edwards, L.R. 1946.** Some notes on the life history of the Mexican ground squirrel in Texas. *Journal of Mammalogy*, 27:105-121.
- Eisenberg, J.F. 1981.** The behavior patterns of desert rodents. Pp. 189-224. *In: Rodent in Desert environments* (I. Prakash y P.K. Ghosh, Eds.). Dr. W. Junk B. V. Publ. The Hague, Netherland.
- Gilliam, J.F. y D.F. Fraser. 1988.** Resource depletion and habitat segregation by competitors under predation hazard. Pp. 173-184. *In: Size-structured populations: ecology and evolution* (B. Ebenman y L. Persson, Eds.). Springer Verlag. Berlin.
- Grenot, C. y V. Serrano. 1980.** Organisation d'un peuplement de petits Mammifères dans le Bolson de Mapimí (Désert de Chihuahua, Mexique). *C.R. Acad. Sc. Fr.*, 290:359-362.
- Grenot, C. y V. Serrano. 1982.** Densidad y estructura de la comunidad de roedores en el Bolson de Mapimí (Desierto Chihuahuense, México). Pp. 873-879. *In: Zoología Neotropical. Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología II.* (P.J. Salinas, Ed.). Tomo II. Mérida, Venezuela.
- Grenot, C. y V. Serrano. 1982.** Distribution spatiale et structure des communautés de petits vertébrés du désert de Chihuahua. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 58:159-191.
- Hafner, D.J. 1984.** Evolutionary relationships of the nearctic Sciuridae. Pp. 3-23, *In: The biology of ground-dwelling squirrels* (J.O. Murie y G.O. Michener, Eds.). Univ. Nebraska Press. Lincoln.
- Harper, J.L. 1961.** The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution*, 15:209-227.
- Heller, H.C. y T.L. Poulson. 1970.** Circadian Rhythms - II. Endogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (*Eutamias*) and ground squirrels, (*Spermophilus*). *Comp. Biochem. Physiol.*, 33:335-383.
- Holekamp, K.E. 1984.** Dispersal in ground-dwelling sciurids. Pp. 297-320, *In: The biology of ground-dwelling squirrels* (J.O. Murie y G.O. Michener, Eds.). Univ. Nebraska Press. Lincoln.
- Holekamp, K.E. y P.W. Sherman. 1989.** Why male ground squirrels disperse. *American*

*Scientist*, 77:232-239.

Hopf F.A., T.J. Valone y J.H. Brown. 1993. Competition theory and the structure of ecological communities. *Evolutionary Ecology*, 7:142-154.

Jiménez, G.A. 1966. *Mammals of Nuevo León, México*. MS Thesis Univ. Kansas Lawrence, KS.

Joy, J.E. 1984. Population Differences in Circannual Cycles of thirteen-lined ground squirrels. Pp. 125-141, In: *The biology of ground-dwelling squirrels* (J.O. Murie y G.O. Michener, Eds.). Univ. Nebraska Press. Lincoln.

Kenagy, G.J., S.M. Sharbaugh y K.A. Nagy. 1989. Annual cycle of energy and time expenditure in a golden-mantled ground squirrel population. *Oecologia*, 78:269-282.

Koprowski J.L. 1992. Alternative reproductive tactics in male eastern gray squirrels: "making the best of a bad job". *Behavioral Ecology*, 4:165-171.

Krebs, C.J. 1989. *Ecological methodology*. Harper and Row, Publishers. New York.

Lavoreil, B., P. Gouat y C. Baudoin. 1993. A comparative study of social behaviour of two sympatric ground squirrels (*S. spilosoma* y *S. mexicanus*). *Ethology*, 93:236-246.

Law R. y A.R. Watkinson. 1989. Competition. Pp. 243-284, In: *Ecological Concepts* (J. Cherret, Eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Mandier V. y P. Gouat. 1996. A laboratory study of social behaviour of pairs of females during the reproductive season in *Spermophilus spilosoma* and *Spermophilus mexicanus*. *Behavioural Processes* 37:125-136.

Martínez, O.E. y J. Morello. 1977. *El medio físico y las unidades fisonómico-florísticas del Bolsón de Mapimí*. Publ. No. 3. Instituto de Ecología, A. C. México, D.F.

Matocha, K. 1968. A study of certain aspects of the reproduction, growth and development of the Mexican ground squirrel (*Citellus mexicanus*) in the Southern Texas. Tesis de Maestría, Univ. Kingsville, Texas.

Mc Carley, H. 1966. Annual cycle, population dynamics and adaptative behavior of *Citellus tridecemlineatus*. *Journal of Mammalogy*, 47:294-316.

Mclean, I.G. 1984. Spacing behavior and aggression in female ground squirrels. Pp. 321-335. In: *Biology of ground dwelling squirrels: anual cycles, behavioral ecology and sociality* (J. O. Murie y G. R. Michener, Eds.) Univ. Nebraska Press, Lincoln.

Michener, G.R. 1983. Kin identification, matriarchies, and the evolution of sociality in ground-dwelling sciurids. Pp. 526-566, In: *Recent advances in the study of mammalian*

*behavior* (J.F. Eisenberg y D.G. Kleiman, eds.). Spec. Am. Soc. Mammal. 7.

**Michener, G.R. 1984.** Age, sex and species differences in the annual cycles of ground-dwelling sciurids: Implications for sociality. Pp. 79-107, *In: The biology of ground-dwelling squirrels* (J.O. Murie y G.O. Michener, Eds.). Univ. Nebraska Press. Lincoln.

**Michener, G.R. 1989.** Sexual differences in interyear survival and life-span of Richardson's ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology*, 67:1827-1831.

**Millán N.A. 1988.** Ciclos de actividad y comportamiento de dos especies de ardillas del desierto (*Spermophilus spilosoma* y *Spermophilus mexicanus*) en Mapimí, Durango. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM.

**Millán N.A. y C. Baudoin. 1993.** Comportamiento de dos especies de ardillas del desierto *Spermophilus spilosoma* y *Spermophilus mexicanus* (RODENTIA: SCIURIDAE) en la Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango. *Cuadernos Mexicanos de Zoología*, 1:89-95.

**Montaña, C. 1988.** Las Formaciones Vegetales. Pp. 167-189, *In: Estudio integrado de los recursos vegetación, suelo y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimí*. I. Ambiente Natural y Humano (C. Montaña, Ed.). Pub. No. 23. Instituto de Ecología, A. C., México, D.F.

**Murie, J.O. y G.O. Michener. 1984.** *The biology of ground-dwelling squirrels*. University of Nebraska. Press. USA.

**Nadler, C.F. y C.E. Hughes. 1966.** Chromosomes and taxonomy of the ground squirrel subgenus *Ictidomys*. *Journal of Mammalogy*, 47:46-53.

**Nichols, J.D. y K.H. Pollock. 1983.** Estimation methodology in contemporary small mammals capture-recapture studies. *Journal of Mammalogy*, 64:253-260.

**Penegelley, E.T. y U. Asdmundson. 1971.** Relojes biológicos anuales. Pp. 129-138, *In: Comportamiento Animal*. Scientific American. W. H. Freeman and Co. San Francisco.

**Phillips, J.A. 1984.** Environmental influences on reproduction in the Golden-mantled ground squirrels. Pp. 108-124, *In: The biology of ground-dwelling squirrels* (J.O. Murie y G.O. Michener, Eds.). Univ. Nebraska Press. Lincoln.

**Pianka, E.R. 1973.** The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:53-74.

**Pielou, E.C. 1977.** *Mathematical Ecology*. A Wiley-Interscience publication. New York.

**Ruiz de Esparza, V.R. 1986.** Inventario de los recursos florísticos de la Reserva de la Biosfera de Mapimí. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Autónoma de

**ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA**

Guadalajara, UAG. Jalisco, México.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México, D.F.

Schwagmeyer, P.L. 1990. Ground squirrel reproductive behavior and mating competition: a comparative perspective. Pp. 175-196, In: *Contemporary Issues in comparative psychology* (D. A. Dewsbury, Ed.). Smauer Associates, Sunderland, MA.

Seeger, J.C. y B.R. Chapman. 1984. Ecology of the Spotted Ground Squirrel *S. spilosoma* (Merriam) on Padre Island. *Texas Tech University* 22:105-112.

Serrano, V. 1982. Hábitos alimenticios de las principales especies de roedores del Bolsón de Mapimí (Reserva de la Biosfera de Mapimí, Durango). Pp.873-879. In: *Zoología Neotropical* (P.J. Salinas, Ed.). Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología II.

Sherman, P.W. y M.L. Morton, 1984. Demography of Belding's ground squirrels. *Ecology*, 65:1617-1628.

Slade, N.A. y D.F. Balph. 1974. Population ecology of Uinta Ground Squirrels. *Ecology*, 55:989-1003.

Sosa, V. y V. Serrano. 1987. Distribución y reparto de recursos de dos especies de *Spermophilus* (Sciuridae) en la Reserva de Mapimí, Durango, México. *Resúmenes del 1er. Simposio Internacional sobre Mastozoología Latinoamericana*: 92.

Sparks, D.R. y J.C. Malechek. 1968. Estimating percentage dry weight in diets using a microscopic technique. *Journal of Range Management*, 21:264-265.

Stickel, L.F. 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *Journal of Mammalogy*, 35:1-15.

Streubel, D.P. 1975. Behavioral features of sympatry of *Spermophilus spilosoma* and *S. tridecemlineatus* and some aspects of the life history of *S. spilosoma*. MS. Thesis. Univ. Northern Colorado, Greeley.

Streubel, D.P. y J.P. Fitzgerald. 1978. *Spermophilus spilosoma*. *Mammalian Species*, 101:1-4.

Sumrell, F. 1949. A life history study of the ground squirrel *Citellus spilosoma* Major (Merriam). Unpubl. M. S. Thesis. Univ. New Mexico, Albuquerque.

Sutherland, W.J. y G.A. Parker. 1985. Distribution of unequal competitors. Pp. 255-273, In: *Ecological consequences of adaptive behaviour* (R. M. Sibly y R. H. Smith, Eds.). British Ecological Society. Blackwell Scientific Publications. Oxford.

Treviño, V.J. 1981. Datos ecológicos de la ardilla de tierra *Spermophilus spilosoma*

- pallescens* Howell (1928), en el ejido Tokio Galeana, Nuevo León, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias Biológicas, UANL, Nuevo León.
- Valdéz, A.M. 1988. Patrones de actividad, reproducción y alimentación de la ardilla de tierra *Spermophilus mexicanus* (Rodentia: Sciuridae) en el Parque Nacional Zoquiapan. Tesis Profesional. ENEP Iztacala, UNAM, México.
- Valdéz, A.M. y G. Ceballos. 1991. Historia natural, alimentación y reproducción de la ardilla terrestre *Spermophilus mexicanus* en una pradera intermontana. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 43:1-31.
- Vázquez-Farías. 1988. Roedores del Distrito de riego 004 "Don Martín Coahuila y Nuevo León" Anahuac Nuevo León. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias Biológicas, UNAL, Nuevo León.
- Villa, B. 1953. Mamíferos silvestres del Valle de México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM*, 23:263-492.
- Werner, E.E. y J.F. Gilliam. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15:393-425.
- Wiens, J.A. 1966. An approach to the study of ecological relationships among grassland birds. Ph.D. Thesis. Univ. Wisconsin, Madison.
- Yahner, R.H. y G.E. Svendsen. 1978. Effects of climate on the circannual rhythm of the eastern chipmunk, *Tamias stratus*. *Journal of Mammalogy*, 59:109-117.
- Young, C.J. y J.K. Jones. 1982. *Spermophilus mexicanus*. *Mammalian Species*, 164:1-4.
- Zammuto, R.M. y J.S. Millar. 1985a. A consideration of bet-hedging in *Spermophilus columbianus*. *Journal of Mammalogy*, 66:652-660.
- Zammuto, R.M. y J.S. Millar. 1985b. Environmental predictability, variability, and *Spermophilus columbianus* life history over an elevational gradient. *Ecology*, 66:1784-1794.

Anexo I. Eficiencia (porcentaje) y esfuerzo de trampeo (trampas/día) de *S. spilosoma* (SS) y *S. mexicanus* (SM) en Mapimi.

MES	CAPTURAS SS	CAPTURAS SM	EFICIENCIA SS	EFICIENCIA SM	ESFUERZO DE TRAMPEO
Feb. 87	1	1	0.1	0.1	716
May. 87	64	22	4.3	1.5	1500
Jul. 87	34	16	2.7	1.3	1255
Ago. 87	37	28	3.1	2.3	1206
Sept. 87	25	22	1.4	1.3	1745
Jun-Jul 88	11	7	1.9	1.2	588
May. 89	34	26	5	3.8	686
Jun. 89	24	20	2.6	2.2	931
Ago. 89	18	18	1.9	1.9	931
Oct. 89	7	10	0.8	1.1	931
Abr. 90	10	4	1.4	0.5	735
May. 90	9	6	1.2	0.8	735
Jun-Jul 90	7	5	1.0	0.7	735
Ago. 90	16	11	1.6	1.1	980
Oct. 91	11	24	2.8	6.1	392
May. 92	13	21	2.7	4.3	490
Ago. 92	12	17	2.2	3.2	539
Oct. 92	1	1	0.3	0.3	392
May. 93	5	8	1.3	2.0	392
Ago. 93	2	8	0.5	2.0	392
Oct. 93	0	4	0	1.0	392
<b>TOTAL sumatoria</b>	<b>341</b>	<b>279</b>	<b>38.8</b>	<b>38.7</b>	<b>16663</b>

---

 Anexo II. Caracterización de la vegetación en la zona testigo I (CI).
 

---

ESPECIE	VALORES DE IMPORTANCIA		
	1987	1989	1990
<i>Acacia constricta</i>	0.01	--	0.01
<i>Agave asperrima</i>	0.01	--	--
<i>Argythamnia neomexicana</i>	0.01	--	--
<i>Castela texana</i>	0.03	--	0.05
<i>Cordia parvifolia</i>	0.02	0.05	--
<i>Digitaria californica</i>	0.03	--	--
<i>Echinomastus durangensis</i>	0.01	0.01	--
<i>Euphorbia antisyphilitica</i>	0.13	0.22	0.17
<i>Flourensia cernua</i>	--	0.06	0.05
<i>Fouquieria splendens</i>	0.26	0.19	0.09
<i>Gymnosperma glutinosum</i>	0.13	--	--
<i>Haplopappus heterophyllus</i>	0.07	0.04	0.04
<i>Hilaria muica</i>	0.01	--	--
<i>Hoffmanseggia densiflora</i>	0.01	--	--
<i>Jatropha dioica</i>	0.23	0.33	0.27
<i>Krameria grayi</i>	0.10	0.07	0.03
<i>Larrea tridentata</i>	1.30	1.44	1.14
<i>Lippia graveolens</i>	--	0.04	0.01
<i>Machaeranthera scabrella</i>	0.01	--	--
<i>Muhlenbergia porteri</i>	0.01	--	--
<i>Opuntia imbricata</i>	0.03	--	0.02
<i>Opuntia leptocaulis</i>	0.04	0.03	0.02
<i>Opuntia microdasys</i>	0.01	--	--
<i>Opuntia rastrera</i>	0.39	0.48	0.36
<i>Opuntia schottii</i>	0.03	0.03	0.69
<i>Parthenium incanum</i>	0.08	--	0.02
<i>Trichloris crinita</i>	0.03	--	--

---

---

 Anexo III. Caracterización de la vegetación en la zona testigo 2 (CH).
 

---

ESPECIE	VALORES DE IMPORTANCIA		
	1987	1989	1990
<i>Castela texana</i>	0.05	0.04	0.03
<i>Cordia parvifolia</i>	0.02	0.03	0.06
<i>Euphorbia antisyphilitica</i>	0.04	0.09	0.08
<i>Flourensia cernua</i>	0.04	0.01	--
<i>Fouquieria splendens</i>	--	0.02	0.06
<i>Gymnosperma glutinosum</i>	0.09	--	--
<i>Hoffmanseggia densifolia</i>	0.01	--	--
<i>Jathropha dioica</i>	0.30	0.32	0.36
<i>Larrea tridentata</i>	1.76	1.80	1.70
<i>Limoncillo</i>	0.01	--	--
<i>Lippia graveolens</i>	0.04	0.04	0.01
<i>Machaeranthera scabrella</i>	0.03	--	--
<i>Opuntia imbricata</i>	0.05	0.06	0.06
<i>Opuntia leptocaulis</i>	0.04	0.07	0.13
<i>Opuntia microdasys</i>	0.03	0.04	0.08
<i>Opuntia rastrera</i>	0.44	0.44	0.40
<i>Opuntia schottii</i>	0.01	0.03	--
<i>Parthenium incanum</i>	0.03	--	0.03
<i>Sida leprosa</i>	0.01	--	--
<i>Yucca carnerosana</i>	--	0.01	0.02

---

---

 Anexo IV. Caracterización de la vegetación en la zona de repoblación (CREP).
 

---

ESPECIE	VALORES DE IMPORTANCIA	
	1987	1990
<i>Acacia constricta</i>	--	0.02
<i>Agave asperrima</i>	0.02	--
<i>Cordia parvifolia</i>	0.01	--
<i>Castela texana</i>	0.07	0.06
<i>Digitaria californica</i>	0.32	--
<i>Eriochloa contracta</i>	0.03	--
<i>Euphorbia antisyphilitica</i>	--	0.21
<i>Flourensia cernua</i>	0.02	0.06
<i>Fouquieria splendens</i>	--	0.13
<i>Gymnosperma glutinosum</i>	0.07	--
<i>Hamatocactus hamatacanthus</i>	0.01	--
<i>Hoffmanseggia densifolia</i>	0.02	--
<i>Haplopappus heterophylus</i>	0.02	0.05
<i>Hilaria mutica</i>	0.23	--
<i>Jatropha dioica</i>	0.25	0.36
<i>Krameria grayi</i>	--	0.04
<i>Lippia graveolens</i>	0.03	0.01
<i>Larrea tridentata</i>	0.75	1.49
<i>Machaeranthera scabrella</i>	0.04	--
<i>Opuntia imbricata</i>	0.02	0.03
<i>Opuntia leptocaulis</i>	0.03	0.03
<i>Opuntia microdasys</i>	0.01	--
<i>Opuntia violacea</i>	0.02	--
<i>Opuntia rastrera</i>	0.54	0.46
<i>Opuntia schottii</i>	--	0.02
<i>Prosopis glandulosa</i>	0.02	--
<i>Parthenium incanum</i>	0.01	0.03
<i>Panicum obtusum</i>	0.03	--
<i>Solanum elaeagnifolium</i>	0.28	--
<i>Trichloris erinita</i>	0.10	--
<i>Tridens pulchellus</i>	0.04	--

---

Anexo V. Caracterización de la vegetación en la zona de remoción continua.

ESPECIE	VALORES DE IMPORTANCIA				
	REM1	REM3	REM4	REM5	REM6
<i>Acacia constricta</i>	--	--	0.01	0.05	--
<i>Agave asperrima</i>	--	0.06	--	0.11	0.03
<i>Bahia abstinifolia</i>	--	--	0.04	--	--
<i>Cassia bauhinioides</i>	0.03	--	--	--	--
<i>Castela texana</i>	0.08	0.02	--	--	0.02
<i>Coeverlinea espinosa</i>	--	0.89	0.02	0.02	--
<i>Cordia parvifolia</i>	0.03	0.02	0.18	0.10	--
<i>Digitaria californica</i>	0.14	--	0.01	0.05	--
<i>Eriochloa contracta</i>	0.03	0.01	--	--	--
<i>Euphorbia antisiphilitica</i>	0.12	0.07	--	0.05	--
<i>Flourensia cernua</i>	0.05	0.04	--	--	--
<i>Fouquieria splendens</i>	--	0.13	--	0.09	0.16
<i>Gymnosperma glutinosum</i>	0.62	0.05	--	0.01	--
<i>Hamatocactus hamatacanthus</i>	--	0.02	--	--	--
<i>Haplopappus heterophyllum</i>	0.01	--	0.08	0.02	--
<i>Hilaria mutica</i>	0.01	--	0.04	0.04	--
<i>Hoffmanseggia densifolia</i>	0.01	--	--	--	--
<i>Jatropha dioica</i>	0.39	0.25	0.24	0.20	0.72
<i>Kallstroemia perennans</i>	--	--	--	--	0.01
<i>Krameria grayi</i>	--	--	--	0.06	--
<i>Larrea tridentata</i>	0.54	1.18	0.94	1.05	1.00
<i>Lippia graveolens</i>	0.04	0.01	--	0.04	0.03
<i>Machaeranthera scabrella</i>	0.02	--	--	--	--
<i>Mulenbergia parteri</i>	0.01	--	--	--	--
<i>Opuntia imbricata</i>	0.02	--	--	--	--
<i>Opuntia leptocaulis</i>	0.06	--	--	0.01	--
<i>Opuntia microdasys</i>	0.02	--	0.03	0.03	0.01
<i>Opuntia rastrera</i>	0.70	--	1.23	0.99	0.98
<i>Parthenium incanum</i>	0.05	0.04	0.03	0.01	--
<i>Pectis angustifolia</i>	0.01	0.03	--	--	0.01
<i>Sida leprosa</i>	--	--	0.04	--	--
<i>Solanum citruffifolium</i>	--	--	--	0.01	--
<i>Solanum elaeagnifolium</i>	--	0.01	0.01	0.03	--
<i>Trichotis crinita</i>	--	--	--	--	--
<i>Tridens pulchellus</i>	--	0.02	0.10	--	--
<i>Trixis californica</i>	--	--	--	--	0.02
<i>Yuca carnerosana</i>	--	--	--	0.02	--