



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**Interacción planta-animal de *Notocitellus adocetus*
(Sciuridae) con algunas especies de bosque tropical
caducifolio y zonas de cultivo de Zirándaro de los Chávez,
Guerrero.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

DANIEL FLORES ALTA



**DIRECTOR DE TESIS:
DRA. ANA MARÍA CONTRERAS GONZÁLEZ**
Los Reyes Iztacala, Estado de México, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Índice general

Agradecimientos	3
Resumen	6
Introducción	8
Métodos	14
Resultados	23
Discusión	39
Conclusiones	53
Literatura citada	55

Agradecimientos

Las siguientes palabras están dedicadas a las personas que me han acompañado en esta etapa tan importante en mi vida y que representan los cimientos de una vida llena de más aventuras y conocimientos.

Institucionales

En primer lugar quiero agradecer a la Dra. Ana María Contreras González por hacer posible lo que parecía imposible para todo estudiante en su última fase de la carrera universitaria, ya que me brindó todo el apoyo necesario y más, compartiendo sus conocimientos conmigo, haciendo los ajustes al trabajo y teniéndome paciencia en todo momento. También quiero agradecerle, y es de admirar, su buena disposición para tomar campos de estudio diferentes a su línea de investigación así como tener la sencillez y humildad que todo alumno desea para confiar y aprender a caminar en este mundo de la ciencia.

Gracias a mi grupo de sínodos que me han ayudado a mejorar este escrito, a la Dra. María Félix Ramos Ordoñez por ser más minuciosa en su trabajo y no conformarse con sólo cumplir, a la Dra. Zamira Anahí Ávila Valle por sus valiosos comentarios y por ser siempre tan amable, con usted hacer correcciones nunca fue tedioso, y finalmente a la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga por brindarme algo de su tiempo para atender lo necesario además de proporcionarnos material para el estudio al igual que la Dra. María Félix.

No podía dejar de mencionar a la FES Iztacala por proporcionarme todos los conocimientos que poseo y brindarnos apoyo a través del proyecto FESI-DIP-PAPCA-2016-4 y a la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por hacer que esto sea posible, por dejarme ser parte de la gran familia de profesionistas egresados de la máxima casa de estudios. Gracias por todo, por tanto.

Personales

Esta tesis va totalmente dedicada a la persona más importante que existe en mi vida, a aquella persona que siempre ha sabido qué hacer en todo momento y cómo hacerlo, a quien a dado todo sin pedir nada a cambio y que siempre me ha apollado en todas mis decisiones y alentado en el camino. Nunca encontraré la forma de devolverle todo lo que me ha dado pero le correspondo infinitamente con todo mi amor y cariño, todo lo que soy es gracias a ti. Esto es para ti, gracias mamá.

Gracias a mi familia que siempre ha estado presente, a mis hermanos que completan un cachito de mi día a día, a veces olvido lo hermoso qué era ser un niño; gracias a Estefanía Vega Flores por ser una inspiración, y a Rodrigo Ramírez Flores y Wendy Yelena Ramírez Flores por quitarme lo amargado aunque sea un poquito. A Carmen Flores Alta por ser la razón por la que desde pequeño me interesé en la naturaleza y por todo lo que me ha brindado. A Pedro Ramírez Cruz por haber sido un apoyo y contribuir a que nuestra vida tomara un rumbo diferente. A Jessy por aparecer en nuestras vidas y ser la más incondicional.

A Jan Bärwald por ser tan lindo y enseñarme tantas cosas nuevas, por despejar mi mente y acompañarme en nuevas experiencias, por estar a mi lado y además por hacer el mapa de sitio del presente estudio. A todos mis amigos y compañeros que han sido parte de una serie de causalidades. Mariana Salgado por no dejar que el tiempo arruine nuestra amistad, por ser ahora mi amiga más antigua. A Citlalli Hernández por alentarme a seguir mis sueños y ser tan empática conmigo. Dayane Vanessa Torres por ser la mejor amiga que pude haber pedido, gracias por enseñarme tanto de la vida y por siempre estar ahí para mí. Lucía Sandoval, Valeria Vera y Silvia por ser ese tipo de amigas con las que compartí tanto fiestas como pláticas profundas sobre la vida, porque sé que puedo contar con ustedes en todo momento.

Frida Almanza y Vania Reynoso, gracias por ser las amigas más espontáneas y hacerme vivir tantas experiencias, Cristina Gómez, Alejandra Campa, Yael Reyes y Daniel Corona son esos amigos que siempre me han reclamado que soy poco expresivo, pero todos los momentos que pasé con ustedes no los pude haber

pasado con nadie más, todos esos lugares, experiencias y todas esas discusiones quedarán siempre en mi memoria, sé que en su vida serán exitosos y espero seguir viéndolos para ese entonces, nunca se rindan.

A la M. C. Marleth Mendoza Orozco por enseñarnos ese maravilloso lugar Zirándaro de los Chávez y por facilitarnos tantas cosas para el estudio además de ser un elemento importante en nuestra toma de datos y una muy buena persona. A Irais Duque Díaz por enseñarnos tantas cosas y apoyarnos tanto en el trabajo de campo, a la familia Duque por la hospitalidad y todo el apoyo. A Placido Palacios Aliviar y Salomon Mendoza Ruíz por permitirnos realizar el estudio dentro de sus ejidos.

A Edgar Yafhed Martínez Hernández, Osman Rogelio Díaz González y David Adolfo Mota Aldrete por apoyarnos en la toma de datos. A David Plancarte por auxiliarme en tantas ocasiones. Al M. C. Sergio Díaz Infante Maldonado, al Dr. Ricardo Xavier Alvarez y al Dr. Gabriel López Segoviano.

Cuando creas que has llegado comienza.

Resumen

Existen interacciones ecológicas que tienen un papel muy importante en la estructura de las comunidades. Algunos mamíferos como los roedores son considerados dispersores de semillas, sin embargo, también pueden ser considerados depredadores de semillas. El objetivo del presente estudio fue evaluar qué tipo de interacción tiene la ardilla *Notocitellus adocetus* con dos especies de plantas en un bosque tropical caducifolio (*Crescentia alata* y *Randia capitata*), así como en una zona de cultivos de maíz (*Zea mays*), para determinar si beneficia o perjudica estas especies vegetales en una localidad de Guerrero, México.

Realizamos observaciones en puntos fijos y colocamos cámaras trampa para obtener la tasa de remoción de semillas de *C. alata*, *R. capitata* y *Z. mays* y otros aspectos ecológicos. Asimismo, cuantificamos el porcentaje de remoción de semillas mediante el uso de trampas de tierra fina. Cuantificamos el porcentaje de daño en los frutos de las tres especies de plantas evaluadas, realizamos el conteo de frutos dañados con relación a la cantidad de recurso disponible para *N. adocetus*. Obtuvimos la densidad de *N. adocetus* en el BTC y en las zonas de cultivo contabilizando el número de individuos en transectos y el número de rastros encontrados en trampas de tierra fina y por medio del conteo de madrigueras activas.

Encontramos que *N. adocetus* se alimenta del embrión de las semillas y la pulpa de *C. alata*, *R. capitata* y *Z. mays* como otros roedores, sin embargo, *N. adocetus* deja disponibles parte de la pulpa y semillas de los frutos para otros organismos. *Z. mays* es la especie que tuvo mayor porcentaje de remoción de semillas, seguido de *C. alata* y por último *R. capitata*, debido a la facilidad en cuanto a la obtención del recurso y posiblemente a la cantidad de nutrientes en el caso de las especies del BTC. La cantidad de recurso varió en el tiempo y *Z. mays* siempre fue la especie más abundante debido a que es una especie cultivada. El porcentaje de daño indica que *C. alata* es la especie más afectada ($38.74\% \pm 11.92$ de frutos dañados) y *Z. mays* la menos perjudicada ($5.16\% \pm 2.55$). Encontramos una baja densidad de individuos en el sitio de estudio en comparación con otras especies de ardillas en

diferentes ambientes, pudimos obtener registros de huellas pequeñas en los meses de octubre, marzo y mayo que nos podrían indicar posibles temporadas reproductivas por lo que existe una mayor densidad en estos meses, en comparación con enero. La densidad de madrigueras es similar entre ambientes, sin embargo, existe un mayor número de madrigueras activas en el BTC, de cualquier manera, este número no refleja la densidad poblacional de *N. adocetus* en el sitio, pero puede representar una estrategia de supervivencia ante depredadores.

Debido a la forma en que forrajea y a las características de los frutos de las especies estudiadas en el BTC, concluimos que *N. adocetus* no sólo es considerado depredador de semillas, sino que también podría proporcionar algunos beneficios a otras especies animales que podrían ser potenciales dispersores secundarios.

Palabras clave: remoción de semillas, depredación de semillas, dispersión de semillas, ardilla.

Introducción

En el ambiente existen interacciones ecológicas entre animales y plantas que pueden ser positivas, negativas o neutras, las cuales tienen un papel muy importante en la estructura y organización de las comunidades (Perea *et al.*, 2013; Bertness & Callaway, 1994). Las interacciones que existen entre frutos, semillas y sus consumidores son de gran importancia, ya que esta asociación permite el establecimiento de distintas poblaciones y conserva el equilibrio en las cadenas tróficas (Bascompte & Jordano, 2014). Se sabe que la dispersión de semillas, la depredación de semillas y la herbivoría tienen efectos sobre la supervivencia y el reclutamiento de las plantas, estos procesos son reconocidos como clave en el mantenimiento de la alta diversidad de plantas que hay en los ecosistemas (DeMattia *et al.*, 2004), así como en la estructura de las comunidades (DeMattia *et al.*, 2006).

Estas asociaciones se llevan a cabo gracias a que las plantas producen frutos atractivos para algunos animales; existen varias razones por las que frecuentemente los frutos son removidos por animales, como ejemplo, tenemos la composición en agua y nutrientes de los frutos y semillas o incluso sus colores (Fedriani & Suárez-Esteban, 2015; Schmitz *et al.*, 2008). En la remoción de semillas se encuentran involucrados factores bióticos y abióticos que permiten que las semillas sean llevadas lejos de la planta parental. Dentro de este proceso se pueden encontrar presentes las interacciones positivas como la dispersión de semillas o interacciones negativas como la depredación de semillas (Chambers & McMahon, 1994).

En la depredación de semillas y herbivoría, los consumidores pueden afectar la estructura de las plantas mediante el consumo parcial o total de las plantas o semillas y de esta manera pueden afectar a sus poblaciones (Crawley, 1983). En el caso de la depredación de semillas, los consumidores pueden causar un daño a las semillas a tal nivel que no se puede formar un individuo viable; la depredación puede ocurrir en las semillas, las estructuras reproductivas vegetativas, los brotes, etc. (Janzen, 1971). La reducción del número de semillas se puede dar por distintos factores como la defoliación (Kenward, 1983), el consumo directo de flores (aunque

en ocasiones la relación flores-número de semillas suele ser baja), el consumo de frutos inmaduros, de sus semillas o el aborto de frutos dañados; los animales que se alimentan de frutos inmaduros pueden provocar también enfermedades bacterianas o fúngicas a la planta (Janzen, 1971).

La dispersión de semillas se diferencia de la depredación de semillas en que ésta es un proceso aún más complejo (Howe & Smallwood, 1982) ya que para estudiar la dispersión de semillas es necesario tomar en cuenta factores cualitativos, como el efecto sobre las semillas que pasan por el tracto digestivo de un animal y la calidad del lugar donde son depositadas las semillas después de haber sido removidas; así como factores cuantitativos, como el número de visitas a la planta parental, el número de semillas removidas por visita y abundancia de los organismos que consumen las semillas. Cada uno de estos factores está constituido por parámetros demográficos y variables intrínsecas y extrínsecas de ambos interactuantes como son abundancia de recurso, tamaño del dispersor, frutos sostenidos y frutos caídos, patógenos, requerimientos fisiológicos de la semilla para la germinación, etc. (Schupp & Jordano, 2010).

Se conocen diversos mecanismos por los cuales las semillas son llevadas lejos de la planta parental en los que se incluyen a animales que van desde pequeños invertebrados, hasta grandes mamíferos (Martínez-Orea *et al.*, 2009). En las interacciones establecidas entre plantas y animales, como la dispersión de semillas, a veces se supone la dependencia de la planta porque sus frutos y semillas sean consumidos, ya que después de que ocurre dicho evento pueden ser dispersadas gracias a los movimientos que realizan los organismos, y a que las semillas son depositadas en sitios alejados de la planta parental (Fredriani & Delibes, 2009). Al proceso en el cual los animales consumen frutos que pasan por el tracto digestivo y depositan las semillas en sus excrementos se conoce como endozoocoría (Mota *et al.*, 2003; Nogales & Valido, 2000).

Muchos mamíferos dispersan las semillas a larga distancia como los ungulados y carnívoros (Fredriani & Suárez-Esteban, 2015), así como roedores (Escribano-Ávila *et al.*, 2015). Se ha demostrado que la remoción de semillas por parte de roedores

en bosques de roble y parques urbanos incrementa la probabilidad de que una semilla germine debido a que los roedores tienden a dejar las semillas en sitios con campos más abiertos y con vegetación menos densa de la que hay en su ubicación original (Steele *et al.*, 2015). Gracias a esto, la competencia por lugar y recurso es también menor (Sunyer *et al.*, 2013).

Muchas especies de roedores han sido consideradas especies clave, que tienen un papel importante en el ambiente en el que se encuentran, ya que al excavar y construir sus madrigueras proveen a los ecosistemas beneficios como la infiltración de agua y germinación de semillas debido a que cambian el nivel de nutrientes disponibles en el suelo haciéndolos más heterogéneos, provocando incluso un mayor crecimiento en las plantas (Zhang *et al.*, 2003). Además, estos organismos generalmente acumulan semillas enterrándolas, y en ocasiones pueden llegar a olvidar algunas, las cuales pueden llegar a germinar en sitios lejos de la planta parental (Whitham *et al.*, 1991).

Xiao y Zhang (2006), compararon el daño que provocan los roedores a las semillas que consumen con los beneficios que proporcionan, y encontraron que los beneficios son mayores, ya que el número de semillas depredadas era menor que las dispersadas, además de que los roedores depositan las semillas en lugares en los que se observó un aumento en la tasa de supervivencia de las plántulas.

Se ha reportado que el comportamiento la ardilla *Tamias sibiricus* en la preferencia a madrigueras ajenas sobre las suyas tiene influencia en la restauración de ecosistemas, estos organismos llevan las semillas a ciertas madrigueras, después las olvidan y utilizan madrigueras de otros individuos (Yi *et al.*, 2016), dispersando de esta manera gran cantidad de semillas ya que proveen las condiciones necesarias para el establecimiento de algunas especies de plantas dentro de las madrigueras (Zhang *et al.*, 2003).

Los ecosistemas donde se ha reportado una mayor participación de las ardillas en la dispersión de semillas son tanto los bosques templados como los bosques de pino (Rojas-Robles *et al.*, 2012; Vander Wall & Jenkins, 2011; Zong *et al.*, 2010; Vander Wall, 1994); sin embargo, también se ha destacado la participación de las

ardillas en ambientes áridos como dispersoras de semillas (Beck & Vander Wall, 2010; Klenner & Sullivan, 2009).

A pesar de que algunos estudios muestran la importancia de los roedores como dispersores de semillas en diferentes ambientes, existen estudios que concluyen que lejos de ser dispersores, son depredadores de semillas (Herrerías-Diego *et al.*, 2008). Generalmente, los agricultores son quienes consideran a estos organismos como perjudiciales, así como a otros animales que se alimentan de sus cultivos, ya que consumen tejidos y semillas de las plantas, provocando pérdidas monetarias para la agricultura (Villar-González, 2000). Se ha reportado que algunos cultivos de maíz, sorgo, arroz, frijol y caña principalmente son afectados por roedores en algunos estados de México (Villar-González, 2000). Por otra parte, Acevedo-Quintero & Zamora-Abrego (2016), incluyen a los roedores como *Cuniculus paca* y *Dasyprocta fuliginosa* entre otros, en una lista como los principales consumidores de palmas de la especie *Mauritia flexuosa* que es una especie cultivada para el consumo humano; además, se ha descrito que la alimentación de los roedores, también se basa en frutos duros como cocos (*Cocos nucifera*) y semillas de maíz (*Zea mays*), ambas son especies de importancia comercial (Bello & Hidalgo, 2010).

La agricultura ha provocado cambios en la estructura y composición de la vegetación, esta serie de cambios influye directamente en la comunidad de pequeños mamíferos provocando principalmente un aumento en las densidades de especies de roedores (Gutiérrez-Granados & Dirzo, 2009). Se ha encontrado que hay una relación entre la densidad poblacional de roedores y los efectos negativos sobre las plantas, ya que estos animales tienden a consumir una gran cantidad de semillas de distintas especies de árboles, teniendo efectos negativos en las poblaciones de estas plantas (Ostfeld *et al.*, 1997), ya que provoca que no haya semillas que puedan germinar (Bricker *et al.*, 2010).

No obstante, en algunas ocasiones los roedores son indicadores del estado de conservación del ecosistema, por su estrecha relación con asociaciones vegetales particulares, además de que son importantes dentro de las cadenas tróficas, ya que no sólo consumen una gran cantidad de semillas, sino que también consumen

insectos que podrían convertirse en plagas (Vélez-García & Pérez-Torres, 2010), del mismo modo, pueden representar una fuente de alimento de diversas aves, reptiles y otros mamíferos carnívoros (Valdés, 2003).

El orden Rodentia, en algunas ocasiones es considerado plaga (Villar-González, 2000), ya que de manera general se encuentra asociado a zonas de cultivos por la facilidad en la obtención de recursos (Castillo-Castillo & González-Romero, 2010). Además, estos organismos tienen la capacidad de adaptarse a diferentes recursos y a la competencia por los mismos, por lo que también es común encontrarlos en zonas urbanizadas o en ambientes modificados por el hombre con remanentes de bosques (Addisu & Bekele, 2014; Kotler, 2014; Pütker *et al.*, 2008).

Dentro del orden Rodentia, en la familia de las ardillas (Sciuridae) se encuentra la especie *Notocitellus adocetus*, un roedor conocido comúnmente como cuinique que se encuentra catalogado como una especie endémica de México, y vive en zonas de bosque tropical caducifolio (BTC), al oeste de los estados de Guerrero, Michoacán, Jalisco, y Estado de México, en altitudes entre 200 a 1200 msnm (Ramírez-Pulido *et al.*, 2014; Valdés & Ceballos, 2014; Thorington *et al.*, 2012; Best, 1995; Villa-Ramírez *et al.* 1991), de acuerdo con Botello *et al.* (2015) se estima que *N. adocetus* ha perdido alrededor del 21% de hábitat adecuado para su distribución potencial en el estado de Guerrero y el 37% en México.

El estado de Guerrero es el cuarto estado con mayor diversidad biológica en México (Almazán-Catalán *et al.*, 2005). A pesar de su elevada diversidad, en esta entidad existen pocos estudios de mamíferos (Botello *et al.*, 2015). Se sabe que anualmente el estado pierde entre el 0.5 y 0.7% de la cobertura de bosques, y 2.4 y 2.7% de bosques tropicales (SEMARNAT, 2008). Guerrero se encuentra entre los estados con mayor fragmentación de bosques en México (22-24%), donde la tasa anual de sobre pastoreo es de entre 23.7 y 36.3% (SEMARNAT, 2008). Además, es uno de los estados con mayor marginación social y pobreza en México, por lo que el cambio de uso de suelo a sistemas agropecuarios ha sido una opción para los pobladores del estado (Deininger & Minten, 1999).

El constante crecimiento urbano en el BTC, así como la pérdida del hábitat, han afectado a un gran número de especies tanto de flora como de fauna de este ambiente (Figueroa *et al.*, 2009), lo que ha ocasionado que muchos roedores se encuentren comúnmente asociados a zonas de cultivo (Helgen *et al.*, 2009).

Debido a que existen dualidades en cuanto a los reportes sobre la interacción que tienen los roedores con las plantas y han sido considerados depredadores y dispersores de semillas, esperábamos encontrar que *N. adocetus* ejerciera mayor depredación de semillas de *Zea mays* en las zonas de cultivo que de las especies evaluadas en el BTC debido a que en estos sitios la disponibilidad de alimento es mayor debido a que son zonas de riego, pero además, al remover semillas mediante el transporte de estas semillas a sus madrigueras, como ha ocurrido con otras especies de ardillas, podría proveer beneficios a las semillas de *Crescentia alata* y *Randia capitata*, alejándolas de la planta parental permitiendo que dispersores secundarios remuevan las semillas a otros sitios más lejanos. Por todo lo anterior, en el presente estudio evaluamos la interacción planta-animal que presenta *N. adocetus* con frutos de *C. alata* y *R. capitata*, que son especies de plantas que consume en un BTC del estado de Guerrero, así como con *Z. mays* en una zona de cultivos, para determinar si beneficia o perjudica estas especies vegetales en estas zonas.

Para cumplir con este objetivo, realizamos observaciones directas acerca de la conducta de *N. adocetus* para saber de su participación y comportamiento e interacción que tiene con otras especies animales en el ambiente, asimismo, observamos qué parte de *C. alata*, *R. capitata* y *Z. mays* es consumida para determinar si existe un daño y qué tipo de daño ocasiona en estas plantas. Cuantificamos la tasa de remoción de semillas en las plantas evaluadas que consume *N. adocetus*, y también la disponibilidad del recurso de *C. alata* y *R. capitata* en el BTC y de *Z. mays* en las zonas de cultivo, así como el porcentaje de frutos manipulados de estas especies por *N. adocetus* para estimar el impacto que causa en las poblaciones de plantas. Determinamos la densidad de *N. adocetus* tanto en el BTC como en la zona de cultivos, ya que esta puede influir en la remoción de semillas y en el grado de impacto que tiene sobre las poblaciones de las plantas

estudiadas. Asimismo, determinamos la relación que tiene la densidad de *N. adocetus* con la cantidad de recurso, así como la relación del número de rastros encontrados en trampas de tierra fina con el porcentaje de remoción de semillas y el porcentaje de remoción de semillas en relación con la cantidad de recurso disponible para saber si este impacto es un proceso denso-dependiente. Todo lo anterior permitió conocer el efecto (positivo o negativo) que tiene *N. adocetus* sobre las plantas consumidas.

Métodos

Área de estudio

El área de estudio está ubicada en el estado del Guerrero, en el municipio de Zirándaro de los Chávez, en la localidad de Cuambio, entre las coordenadas 18° 26' 28.54" - 18° 26' 06.63" LN y 101° 01' 21.68" - 100° 59' 39.56" LO, entre los 209 y 324 msnm (Flores-Alta *et al.*, *in press*). La temperatura media anual es de 28.4° C, y la precipitación media anual es de 977.2 mm, con ocho meses secos (CONAGUA, 2018). El tipo de vegetación predominante que se encuentra en esta zona es bosque tropical caducifolio, con dominancia de *Randia capitata*, *Cordia elaeagnoides*, *Conzattia multiflora*, *Buchosia lanceolata*, *Lysiloma tergemina* y *Haematoxylum brasiletto*; mientras que las áreas que han sufrido cambio de uso de suelo se encuentran en una zona de terrazas aluviales, donde existen tierras dedicadas principalmente al cultivo temporal y de riego de maíz, sorgo, ajonjolí y en menor medida, mango, sandía, ciruela, calabaza, pepino, jitomate, chile, jamaica y frijol; en los bordes de los cultivos, las especies de plantas dominantes son: *Cordia elaeagnoides*, *Pithecellobium dulce* y *Psidium guajava*, asimismo existen áreas dedicadas al pastoreo de ganado (Duque *com pers*, Mendoza-Orozco, *in prep*), el sitio donde realizamos los muestreos en el BTC está separado aproximadamente por 2 km del área de cultivos.

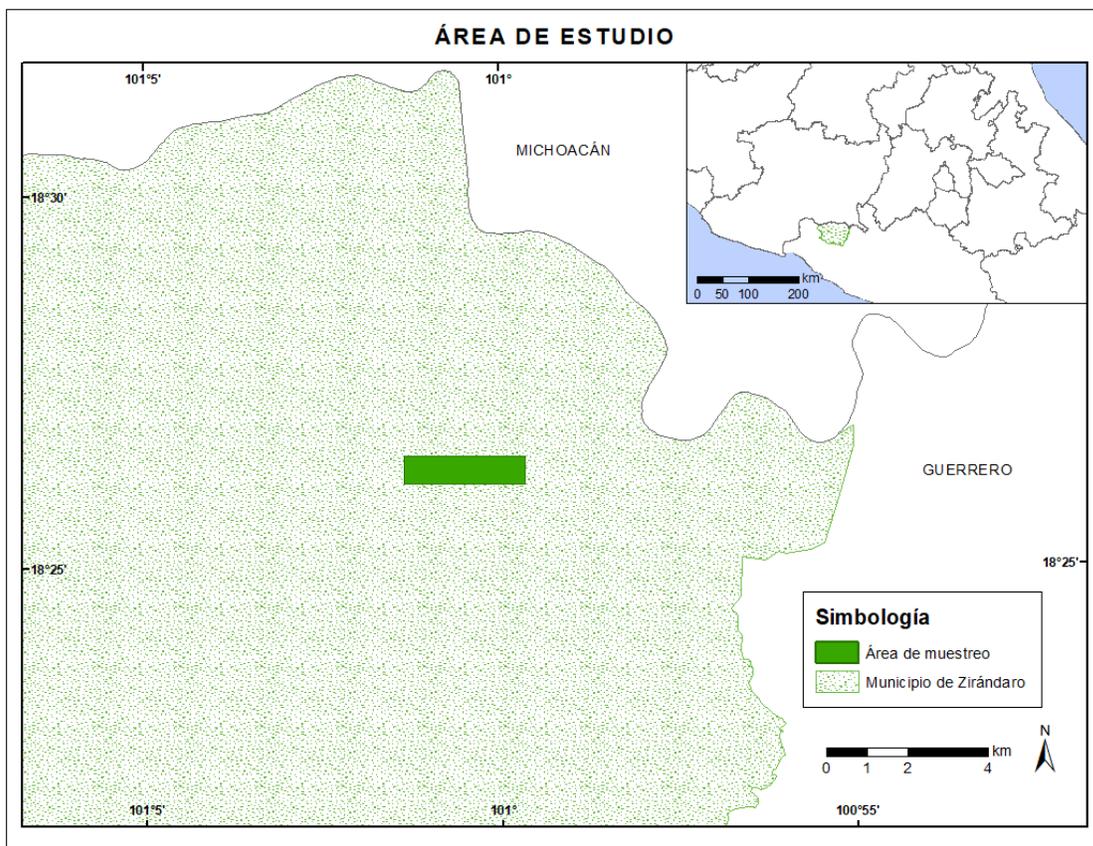


Figura 1. Mapa del área de estudio. Localidad de Cuambio dentro del municipio Zirándaro de los Chávez, Guerrero.

Descripción de especies

El cuinique (*Notocitellus adocetus*), es una ardilla terrestre que llega a medir hasta 47 cm de longitud total, su pelaje es de color gris a café, con orejas cortas, hocico corto, y cola larga no anillada (Fig. 2), esta última característica es la principal diferencia entre *N. adocetus* y *N. annulatus* (Best, 1995). Se alimenta de frutos y semillas de *Crescentia alata*, *Acacia cochlyacanta*, *A. farnesiana*, *Prosopis jugiflora* y *Pithecellobium dulce*, sin embargo, en temporadas de escasas de alimento, invaden cultivos de *Z. mays*, *Sorghum sp.* y *Phaseolus vulgaris* (Valdés y Ceballos, 2014; Villa-Ramírez *et al.* 1991), llegando a convertirse en plagas en estas zonas de cultivo (Sánchez-Cordero *et al.*, 2005). A pesar de este conocimiento, no existe un reporte que muestre que influencia tiene este mamífero sobre las especies que consume.



Figura 2. Especie de estudio, ardilla terrestre, el cuinique (*N. adocetus*).

Las especies de plantas evaluadas fueron elegidas debido a que son especies consumidas por *N. adocetus* y presentaron frutos durante los muestreos.

Crescentia alata es un árbol hermafrodita perteneciente a la familia Bignoniaceae, que puede alcanzar hasta los 30 m de altura, sus flores son de color canela y salen del tronco y ramas (CONABIO, 2009), la floración ocurre durante todo el año presentando un pico de abril a junio y fructifica de igual manera, durante todo el año (Rodríguez, 2011), posee un fruto pepónide (CONABIO, 2009) de 7 a 10 cm de diámetro en la zona de estudio (*obs. pers.*), en México se distribuye desde Baja California por el Pacífico, en el centro de México hasta Veracruz hasta Yucatán en ambientes tipo sabana y bosques tropicales (CONABIO, 2009).

Randia capitata es una especie de árbol espinoso perteneciente a la familia Rubiaceae, de 5 a 7 m de altura, posee flores blancas que se presentan en verano, tiene frutos globosos tipo baya (Felger *et al.*, 2012), con pulpa negra, de 4.97 cm de diámetro (*obs. pers.*). Esta especie se distribuye desde Baja California por Sonora hasta Chiapas (Schultz, 1998), existen pocos datos sobre *R. capitata*, pero se sabe que el género es dioico (Borhidi & Diego-Pérez, 2008).

Zea mays es una especie de planta anual monoica perteneciente a la familia Poaceae, posee un único tallo simple y erecto de hasta 6 m de altura, presenta una inflorescencia femenina que es una espiga, y se encuentra en la parte apical del individuo; los frutos, de tipo carióspside, son cada uno de los granos de la “mazorca”, cada grano de maíz posee una sola semilla (Wayne *et al.*, 2004).

El estudio fue realizado cuando las especies evaluadas se encontraban fructificando; en el BTC durante la estación seca (en enero, marzo y mayo), debido a que se ha reportado que en esta temporada se presenta la mayor producción de frutos en el BTC (Murphy & Lugo, 1986); y en los cultivos de maíz, debido a que son zonas de riego, el muestreo se realizó durante los meses de septiembre y octubre.

Interacciones de *N. adocetus* con las especies de plantas estudiadas

Para evaluar el tipo de interacción que tiene *N. adocetus* con otros organismos y específicamente con *C. alata*, *R. capitata* y *Z. mays*, realizamos observaciones directas en individuos de estas especies desde un punto fijo durante los periodos de mayor actividad de las ardillas (9-14 horas), elegimos el horario con base a lo reportado por Ceballos (2014). Observamos 32 individuos de *C. alata* y 49 individuos de *R. capitata* sumando un total de 67.86 y 99.4 horas de esfuerzo de muestreo respectivamente, sin embargo, para el caso de las parcelas en los cultivos de *Z. mays*, no hicimos observaciones porque al inicio del estudio se pensaba cuantificar únicamente el daño provocado por *N. adocetus*.

Durante las observaciones tomamos nota de la parte del fruto consumida de las plantas (pulpa, semillas o ambos), el estadio de desarrollo de los frutos en pie consumidos, número de semillas consumidas (cuando era posible observarlo), número de individuos de *N. adocetus* alimentándose, tiempo de forrajeo, así como el destino y comportamiento de las ardillas después del forrajeo (cuando fue posible observarlo) y comportamiento con otros individuos intra e inter específico. También colectamos excretas de *N. adocetus* para revisar su contenido posteriormente en el laboratorio. Para fines del estudio, consideramos depredación de semillas cuando *N. adocetus* disminuyera el éxito reproductivo de las plantas evaluadas dañándolo, consumiendo el embrión o parte de las semillas y digiriéndolas.

Remoción de semillas

Para cuantificar el porcentaje de remoción de semillas por *N. adocetus* colocamos 12 trampas de tierra fina en el BTC, en enero las revisamos durante dos días, mientras que para el mes de marzo las revisamos durante tres días, en el mes de mayo colocamos seis trampas de tierra fina debido a que solo estaba disponible *C. alata* como recurso, las revisiones de las trampas de tierra fina en este mes fueron durante dos días. Para las zonas de cultivos colocamos 24 trampas de tierra fina para los meses de septiembre y octubre del 2016 donde las revisamos durante dos días.

El método de trampeo consistió en despejar un área de 1m² para cada trampa, dejando el área libre de hojarasca o vegetación, aflojamos la capa superior de la tierra disgregando los grumos de tierra más gruesos, colocamos una capa de tierra fina con el fin de que quedaran impresas las huellas de las ardillas en la misma, y cuantificamos el número de rastros encontrados después de un periodo de 24 horas de haber colocado las trampas (Giraldo & Moreno, 2011). Colocamos en el centro de cada trampa 20 semillas de las especies estudiadas del BTC y 40 semillas de *Z. mays*, cada trampa contenía semillas de una sola especie, las cuales fueron obtenidas previamente de frutos maduros abiertos al momento de la colocación de las trampas por lo que, debido a la temporalidad de las especies, en septiembre y octubre las trampas sólo tenían semillas de *Z. mays* mientras que en enero, marzo se colocaron semillas de *R. capitata* y *C. alata*, en mayo sólo se colocaron semillas de *C. alata*.

Las trampas fueron revisadas después de seis horas de haber sido colocadas para contabilizar el número de semillas removidas, en septiembre y octubre se colocaron 24 trampas por dos días mientras que en enero y marzo se colocaron 12 trampas, en enero por dos días y en marzo por tres, en mayo se colocaron 6 trampas en dos días reuniendo 432 horas-trampeo en el BTC y 576 horas-trampeo en la zona de cultivos. Por otra parte, con ayuda de tres cámaras trampa digitales (Bushnell Trophy cam HD) en cada sitio durante los muestreos, tomamos videos

para cuantificar la tasa de remoción de semillas por parte de las ardillas teniendo un total de 45.96 horas/fototrampeo.

Abundancia y daño en frutos

Con el fin de cuantificar la cantidad de recurso disponible para *N. adocetus*, en el caso de las especies del BTC, utilizamos tres parcelas de 50 x 20 m de manera aleatoria en cada mes muestreado (enero, marzo, mayo; en total nueve parcelas para *C. alata* y seis para *R. capitata*) donde contabilizamos el número de individuos de *C. alata* y *R. capitata*, cuantificamos el número de frutos totales en cada individuo, y en caso de que fueran numerosos, en tres ramas distintas de cada individuo cuantificamos el número de frutos por rama, así como el total de ramas del individuo para estimar la cantidad de frutos por individuo por especie (Chapman *et al.*, 1992; Contreras-González *et al.*, 2009) obteniendo de esta manera, la abundancia del recurso. Asimismo, medimos el diámetro a la altura del pecho (DAP), altura de todos los individuos encontrados en las parcelas de *C. alata* y *R. capitata* y su cobertura, con el supuesto de que las copas de los árboles poseen una forma de elipse, para ello medimos dos diámetros de la copa de los árboles y los radios, mediante la siguiente fórmula:

$$A = a \times b \times \pi$$

Donde; **A** es igual al área, **a** el diámetro menor y **b** el diámetro mayor. Además, en cada parcela cuantificamos el número total de frutos con evidencias de daño causado por *N. adocetus* por individuo de cada especie. Para fines de este estudio, se consideró como daño en la planta y en frutos, tallos rotos, evidencias de manipulación por *N. adocetus* como mordidas, marcas de uñas o dientes, frutos abiertos, frutos parcialmente comidos, e incluso afectaciones por hongos o insectos una vez que el fruto se encontraba abierto.

En el caso de las zonas de cultivo, debido a que los individuos de *Z. mays* son numerosos, para cuantificar la abundancia del recurso utilizamos tres parcelas de 5 x 5 m, donde contabilizamos el número total de individuos y el número de infrutescencias por individuo. En cada una de las parcelas de cada especie

cuantificamos el número de infrutescencias dañadas durante las fechas de muestreo una vez por mes.

Para obtener el porcentaje de daño, tanto para los frutos del BTC como los de la zona de cultivos, calculamos el porcentaje de frutos o infrutescencias dañadas con respecto al total de los frutos o infrutescencias encontrados por parcela. Por otra parte, para cada especie de planta estudiada, contamos el número total de semillas por fruto o infrutescencia de cada una de las especies en estado maduro (*C. alata*: n = 6 frutos; *R. capitata*: n = 9 frutos; *Z. mays*: n = 27 infrutescencias).

Densidad de *N. adocetus*

Evaluamos este parámetro debido a que puede influir en el impacto de daño en las plantas. Para ello determinamos la densidad de *N. adocetus* en el BTC y en la zona de cultivos de maíz mediante un método directo: por medio de observaciones a lo largo de cuatro transectos de 100 m de longitud por mes, con un alcance de vista de 10 m a cada lado, separados por 50 m entre sí en el BTC durante los meses de enero, marzo y mayo del 2017, mientras que para las zonas de cultivos empleamos 12 transectos por mes con las mismas medidas de longitud, con la misma separación y alcance visual en octubre y septiembre del 2016. Recorrimos los transectos dos veces en cada uno de los muestreos en días distintos y los revisamos en orden inverso al segundo día. A lo largo de cada transecto tomamos nota del número de individuos observados y la distancia a la cual se encontraron del observador dentro del rango de alcance visual (Baskaran *et al.*, 2011; Mandujano, 1994). Los resultados se unificaron a 1 ha.

Por otra parte, cuantificamos el número de registros de huellas en ambos sitios, para ello, utilizamos el método indirecto de trampas de tierra fina mencionadas con anterioridad para estimar la densidad de ardillas. Debido a que este método podría sobreestimar la densidad, también se realizó un tercer método para estimar la densidad mediante el conteo de las madrigueras activas, ya que se ha descrito que mediante este método también se pueden estimar las densidades de otros roedores. En dicho método en el mes de octubre del 2017 en ambos sitios cuantificamos el número de madrigueras activas y además las comparamos con el número de

madrigueras inactivas presentes en cuatro cuadrantes de 50 x 20 m, tanto en el BTC como en sitio de cultivos (Bean *et al.*, 2012). Clasificamos una madriguera como activa cuando había signos de excavación reciente como recorte de vegetación a su alrededor, falta de vegetación en la entrada de la madriguera y depósitos de suelo fresco (Zaharia *et al.*, 2016; Bean *et al.*, 2016; Phung, 2012).

Análisis de datos

Para saber si los datos obtenidos en el presente estudio eran normales, aplicamos una prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov (Rojas-Robles *et al.*, 2012) y así determinar el análisis estadístico utilizado.

Para determinar si existen diferencias en el porcentaje de remoción de semillas en las trampas de tierra fina entre meses de muestreo para *C. alata* aplicamos una prueba de Kruskal-Wallis (Facka *et al.*, 2008). Mientras que determinar si existen diferencias en el porcentaje de remoción entre las especies del BTC y los meses de muestreo de *R. capitata* aplicamos una prueba de Mann-Whitney, por otro lado, se comparó entre meses el porcentaje de remoción de semillas de *Z. mays* mediante una prueba de t. Para saber si hay diferencias en la disponibilidad de recurso entre meses para las especies del BTC utilizamos modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) mientras que para saber si hay diferencias entre meses en la disponibilidad de *Z. mays* en la zona de cultivos se aplicó una prueba de Mann-Whitney; asimismo, determinamos si existen diferencias en el porcentaje de daño que causa *N. adocetus* a las especies del BTC entre meses también empleamos un análisis de GLMM (Zuur *et al.*, 2009).

Para determinar si una especie es consumida más que las otras, con base a su abundancia en semillas y frecuencias de forrajeo, aplicamos un análisis de preferencia entre las especies consumidas en el BTC mediante un modelo logístico-lineal (Everitt, 1992). Debido a que en los sitios de cultivo solo evaluamos el efecto en *Z. mays*, no aplicamos esta prueba para este sitio, y debido a que sólo *C. alata* y *R. capitata* se encuentran en el BTC y no en los cultivos, sólo realizamos una prueba en el BTC, comparando estas dos especies, y después aplicamos una

prueba de residuales estandarizados para saber cuál es la especie que prefirió *N. adocetus*.

Para determinar si existen diferencias en la densidad de *N. adocetus* entre sitios (BTC y la zona de cultivos), y entre los meses muestreados (utilizando los datos obtenidos en los transectos), y determinar si existen diferencias en la densidad de rastros de *N. adocetus* en las trampas de tierra fina entre sitios y entre meses, utilizamos un modelo lineal generalizado (GLM) con una distribución de Poisson para cada caso (Flores-Peredo & Vázquez-Domínguez, 2016; Velasco, 2008), mientras que para saber si existen diferencias en el número de madrigueras activas e inactivas entre ambientes aplicamos una prueba ANOVA (Ceballos *et al.*, 1999). Para calcular la densidad de *N. adocetus* con base al número de rastros encontrados en las trampas de tierra fina se utilizó la siguiente fórmula propuesta por el método de King:

$$D = \frac{N}{2LR}$$

Donde **D** es igual a la densidad de individuos, **N** el número total de rastros, **L** la longitud entre la primera y última trampa de tierra fina y **R** la distancia promedio a la que se encontraron los individuos al observador obtenido de los transectos (Martella *et al.*, 2012).

Realizamos una correlación de Spearman para saber si la remoción de semillas es un proceso denso-dependiente y determinamos si existe una relación entre la densidad de *N. adocetus* con la cantidad de recurso disponible expresada como el número de semillas, así como la relación entre número frutos y el porcentaje de remoción de semillas y entre el número de rastros encontrados en las trampas de tierra fina con el porcentaje de remoción de semillas. Todas las pruebas fueron realizadas con el programa R 3.4.2 a excepción de las pruebas de Mann-Whitney, las cuales fueron hechas en el programa GraphPad Prism 7.

Resultados

Interacciones de *N. adocetus*

Encontramos que *N. adocetus* podría ser considerado un depredador de semillas ya que consume tanto la pulpa como el embrión de las semillas de *C. alata* y de *R. capitata* de frutos maduros y los frutos de *Z. mays*. Durante las observaciones y con ayuda de vídeos, pudimos apreciar que en el caso de *C. alata*, los cuiniques consumían los frutos y semillas pero preferían comer la pulpa *in situ*, ya que guardaba las semillas en sus abazones y posteriormente las llevaba a sus madrigueras para consumirlas y después salir por más alimento, o llevaba estas semillas a sitios donde tenían mayor visibilidad (sobre rocas, troncos de árboles o raíces grandes de *C. alata* que sobresalen del suelo); encontramos que en proporción, el 14.66% de los casos se lleva las semillas a sitios diferentes del origen, por lo tanto, el 85.44% de las veces, consume las semillas en el mismo lugar donde encuentra el recurso. También observamos que *N. adocetus* se limpiaba los restos de alimento de la boca y manos con tierra después de forrajear. En el caso de *Z. mays* observamos que *N. adocetus* consume los frutos *in situ* además de llevarlos dentro de sus abazones, pero siempre cuidándose de los depredadores, ya que observamos que es muy cauteloso y mantiene signos de alerta con sus orejas y cabeza.

En la mayoría de los casos se observó un sólo individuo por planta o trampa de tierra fina, y se vio que ocurre del mismo modo en las cámaras trampa; el promedio de individuos observados alimentándose de un fruto fue de 1.3 (± 0.09) individuos por evento, quienes permanecían en promedio 5.26 (± 0.77) minutos forrajear.

Durante los recorridos en el BTC obtuvimos registros en los que *N. adocetus* consume la pulpa y semillas de los frutos de *R. capitata* en el árbol parental (fig. 3a). lo cual también ha sido observado por gente de la localidad. Durante los recorridos observamos frutos abiertos con marcas de mordidas de *N. adocetus* en la entrada de sus madrigueras (fig. 3b) así como testas de semillas sin embrión de *R. capitata* dentro de sus madrigueras. En el caso de *C. alata* se observó que *N. adocetus* suele consumir el fruto ya sea en la planta parental o en el suelo, haciendo una abertura

a manera de un círculo pequeño de donde extrae pulpa y semillas (fig. 3c). Además, observamos que los individuos de *N. adocetus* llegan a tirar los frutos del árbol parental, ocasionando la ruptura de éstos consumiendo pulpa y semillas en el suelo. En ocasiones, cuando no es suficiente sólo tirarlos, los cuiniques abren los frutos con sus dientes, sin embargo, estos pueden llegar a ser tan duros, que cuando las ardillas no tienen éxito solamente podemos ver que quedan sus marcas de manipulación en los frutos (fig. 3d).



Figura 3. a) Fruto de *R. capitata* con marcas de daño por *N. adocetus* sobre la planta parental. b) Frutos de *R. capitata* con marcas de daño por *N. adocetus*, encontrados a un costado de la entrada de una madriguera. c) Fruto de *C. alata* con marcas de dientes de *N. adocetus*. d) Fruto de *C. alata* sin ser abierto que presenta marcas ocasionadas por *N. adocetus*.

Durante nuestros recorridos, llegamos a encontrar rastros en varias ocasiones de cómo *N. adocetus* se alimentaba de *C. alata* y *R. capitata*, incluso encontramos únicamente la testa abierta de las semillas de estas especies en sus madrigueras y sobre rocas o en las trampas de tierra fina, ya que el embrión y los cotiledones habían sido consumidos por la ardilla (fig. 4a). Debido a que con esta forma de forrajeo *N. adocetus* disminuye el éxito reproductivo de estas dos especies de plantas se consideró depredación de semillas. Asimismo, en las excretas colectadas encontramos que todo estaba triturado.

En la zona de cultivos observamos que *N. adocetus* llegaba a romper los tallos de *Z. mays* al desplazarse por el área para conseguir alimento. Durante los muestreos en el mes de septiembre y octubre registramos eventos donde los cuiniques consumieron los frutos del maíz y también había rastros de daño en las infrutescencias como marcas de mordeduras en una parte de la infrutescencia y hojas de la planta (fig. 4b).

En la temporada de secas en el BTC observamos que pueden llegar a competir con individuos de la misma especie por el alimento. También con las cámaras trampa digitales registramos relaciones antagonistas principalmente de los machos; observamos que los machos dominantes pueden ahuyentar agresivamente a otros individuos del mismo sexo que se estaban alimentando, estos machos también pueden ahuyentar y robarles el alimento a las hembras, sin embargo, en raras ocasiones estos machos les permiten alimentarse del mismo fruto. Observamos que entre hembras se llegan a intimidar cuando se están alimentando, sin embargo, las conductas no son tan agresivas como ocurre entre los machos dominantes.

Durante las observaciones encontramos que *N. adocetus* suele ahuyentar también aves y lagartijas que se alimentan cerca de ellos para impedir que consuman el recurso, sin embargo, observamos que ocurre lo contrario con las iguanas (*Ctenosaura pectinata*), ya que son estas quienes ahuyentan a las ardillas para alimentarse del recurso (fig. 5). Por otra parte, observamos que había culebras que no eran intimidadas por los cuiniques ni estos por las culebras.



Figura 4. a) Semillas de *C. alata* depredadas por *N. adocetus*. b) Fruto de *Z. mays* con marcas de daño por *N. adocetus* en la zona de cultivos.



Figura 5. Secuencia de imágenes de *Ctenosaura pectinata* ahuyentando a *N. adocetus* al momento de alimentarse.

Tasa de remoción de semillas

Durante las observaciones realizadas en los puntos fijos, encontramos que cada vez que *N. adocetus* se alimenta de la pulpa y semillas, tarda en promedio $12.88 (\pm 1.75)$ minutos en consumir las semillas y la pulpa de *C. alata* en cada evento ($n = 46$), este resultado no necesariamente indica que se acabe el fruto, sino el momento en que no regresó a consumir más. En los puntos fijos no observamos alimentarse a las ardillas de *R. capitata*. Con base en las grabaciones obtenidas con las cámaras

trampa y en las observaciones directas, encontramos que la tasa de remoción varía dependiendo de la especie; a partir del número de semillas conocidas manualmente en las trampas, calculamos que *N. adocetus* tiene una tasa de remoción de 13.60 semillas/minuto de *C. alata*, mientras que para *Z. mays* la tasa de remoción es de 10.42 semillas/minuto; a pesar de que *R. capitata* es la especie donde se hizo un mayor tiempo de observación, no se tuvo ningún registro en las cámaras trampa de remoción de semillas por parte de *N. adocetus*. El menor número de semillas removidas de *C. alata* durante la actividad fue de tres mientras que el máximo fue de 25 y para *Z. mays* fue de una y 20 semillas respectivamente.

Porcentaje de remoción de semillas

En la fig. 6 se muestra que en el BTC encontramos diferencias en el porcentaje de remoción de semillas en las trampas de tierra fina por mes ($H = 17.73$, $gl = 2$, $P = 0.0001$) ya que en el mes de enero el porcentaje de remoción fue de 1.56% (± 1.45), en marzo fue de 27.63% (± 7.04) y en mayo de 57.58% (± 10.64). A pesar de que calculamos que *C. alata* fue más removida en el BTC con un 29.5% (± 6.15), y que de *R. capitata* fueron removidas el 23.17% (± 8.41) de semillas puestas en las trampas de tierra fina, no se encontraron diferencias entre especies ($U = 368.5$, $gl = 1$, $P = 0.062$). En cuanto al porcentaje de remoción de semillas por especies a través del tiempo, encontramos diferencias en el caso de *C. alata* entre meses ($H = 13.414$, $gl = 2$, $P = 0.001$) quien fue removida 4.37% (± 4.37) en enero, 21.94% (± 8.42) en marzo y 57.58% (± 10.64) en mayo. Se observa que en el caso de *R. capitata* no se encontraron diferencias en el porcentaje de remoción entre meses ($U = 54$, $gl = 1$, $P = 0.1813$), en donde se removió el 0.3125 % (± 0.3125) en enero y el 33.33% (± 11.43) en marzo.

En la figura 7 se observa que para la zona de cultivos el porcentaje de remoción de *Z. mays* en el mes de septiembre fue de 41.3% (± 7.03), y para el mes de octubre fue de 45.57% (± 6.84), no se encontraron diferencias en el porcentaje de remoción entre estos meses ($t = 0.435$, $gl = 92$, $P = 0.66$).

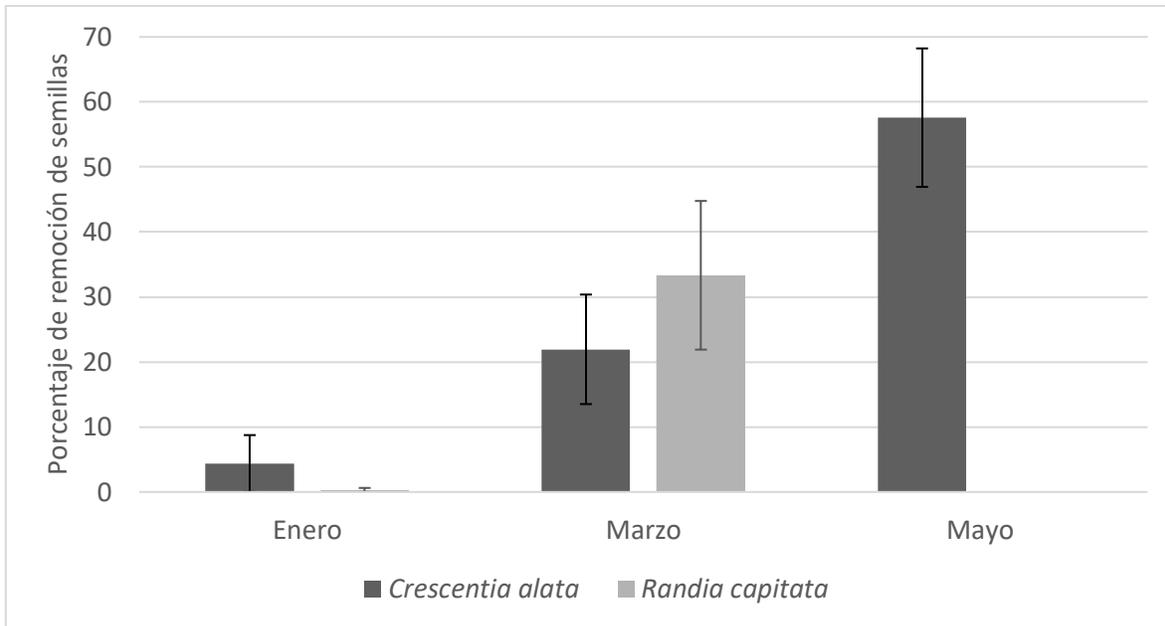


Figura 6. Porcentaje de remoción promedio de semillas por especie en el BTC por mes obtenido en las trampas de tierra fina en los diferentes meses de muestreo.

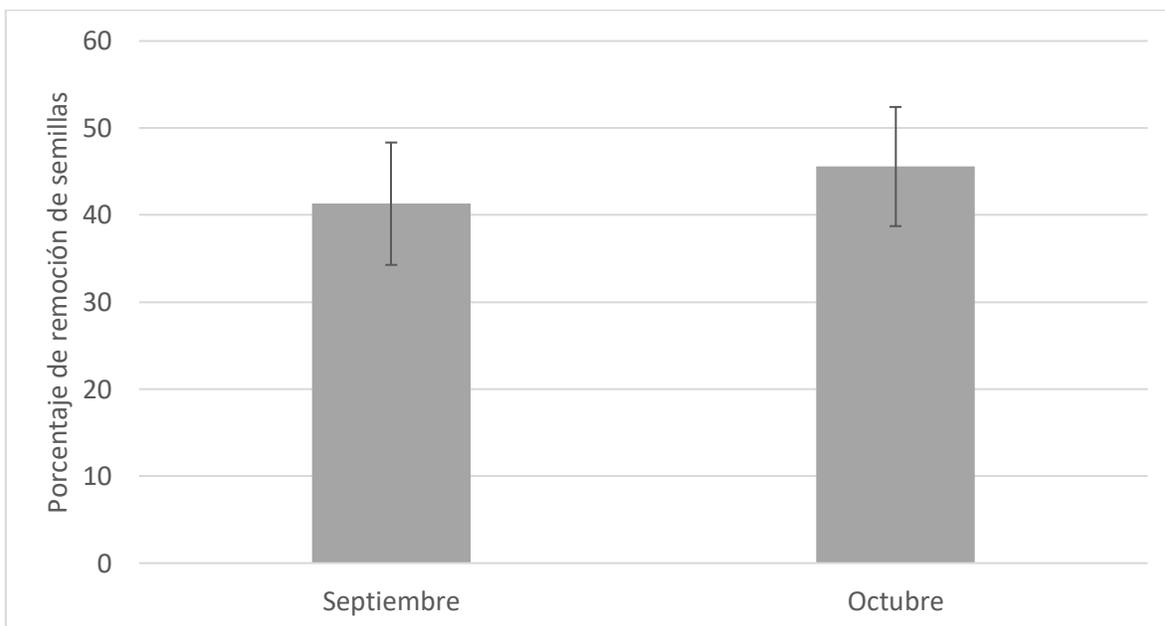


Figura 7. Porcentaje promedio de remoción de semillas de *Z. mays* obtenido a partir de las trampas de tierra fina en los diferentes meses de muestreo.

Abundancia y daño en frutos

En las parcelas colocadas en el BTC en los diferentes meses pudimos observar que los individuos de la especie *C. alata* presentan un DAP promedio más grande que

R. capitata, encontramos que esta última especie tuvo mayor número de individuos en las parcelas, pero los individuos de *C. alata* tienen una mayor cobertura (tabla 1).

Tabla 1. Medidas obtenidas a partir de las parcelas para cuantificar recurso disponible para *N. adocetus* en el bosque tropical caducifolio, en el sitio de estudio.

Mes	Especie	Número de individuos en 3000 m ²	Altura promedio por individuo (m)	DAP promedio por individuo (cm)	Cobertura promedio por individuo (m ²)	Porcentaje de cobertura en 3000 m ² (%)
Enero	<i>C. alata</i>	1	5.3	41	87.25	2.9
	<i>R. capitata</i>	28	3.68 (± 1.46)	8.55 (± 1.1)	5.37 (± 0.91)	5.19
Marzo	<i>C. alata</i>	1	7	55.5	35.34	1.17
	<i>R. capitata</i>	41	3.67 (± 1.57)	3.15 (± 0.16)	4.48 (± 0.51)	6.27
Mayo	<i>C. alata</i>	2	7.8 (± 0.7)	55.4 (± 3.3)	63.39 (± 11)	4.22

En la figura 8 se muestra que en el BTC la abundancia estimada del recurso varió de acuerdo con las especies evaluadas y a su fenología ($X^2 = 95.007$, $gl = 1$, $P < 0.0001$). En el mes de enero, la cantidad de recurso disponible para *N. adocetus* de *C. alata* fue de 46.66 frutos/Ha, y de *R. capitata* fue de 963.33 frutos/Ha, mientras que para marzo la disponibilidad de frutos de *C. alata* fue de 420 frutos/Ha, y 1386.66 frutos/Ha de *R. capitata*, por último, para el mes de mayo encontramos 196.66 frutos/Ha de *C. alata*.

El tamaño de la cosecha de *Z. mays* varió por mes ($U = 16.5$, $gl = 1$, $P = 0.0336$), para el mes de septiembre fue de 41244.44 frutos/Ha, mientras que para el mes de octubre fue de 23288.88 frutos/Ha (fig. 9).

Encontramos que cada fruto de *C. alata* posee 554.5 (\pm 68.28) semillas, mientras que cada fruto de *R. capitata* tiene 99.77 semillas (\pm 15.38) y cada infrutescencia de *Z. mays* presenta 514.14 (\pm 16.29) semillas.

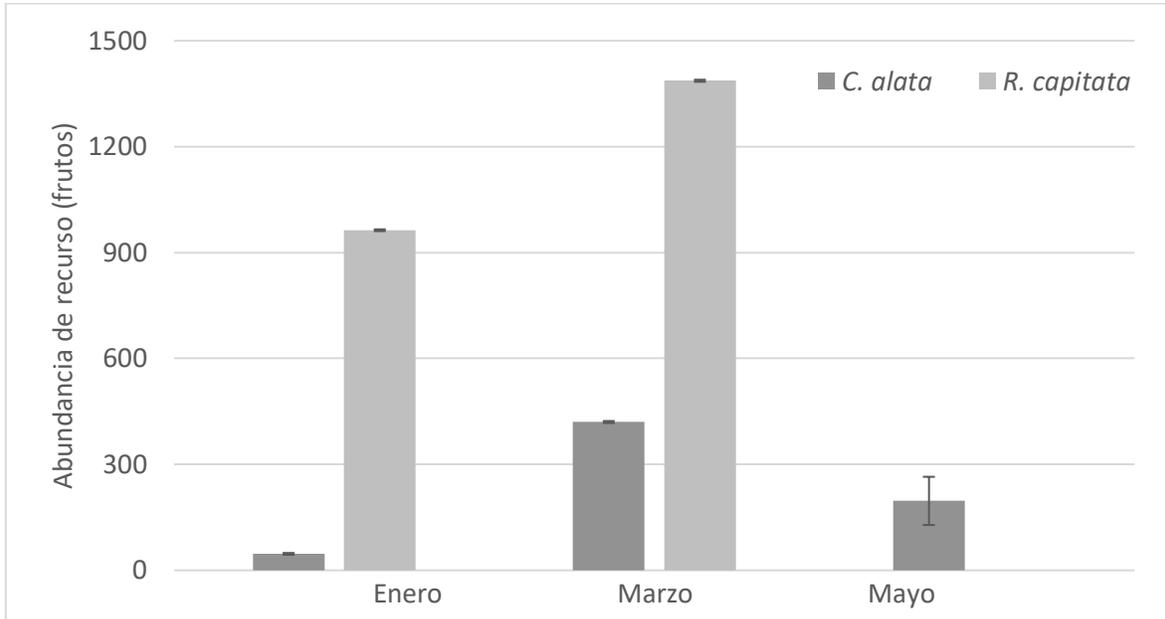


Figura 8. Número de frutos promedio de *C. alata* y *R. capitata* disponibles por hectárea para *N. adocetus* durante los meses muestreados en el BTC.

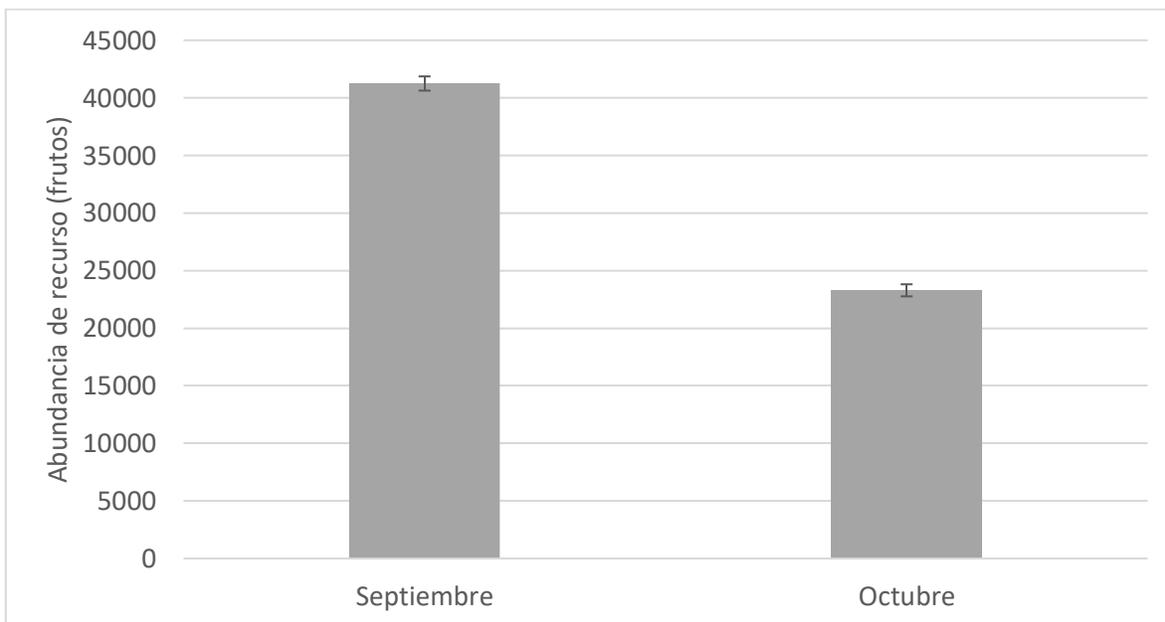


Figura 9. Numero de frutos promedio de *Z. mays* disponible para *N. adocetus* por hectárea durante los meses muestreados en los sitios de cultivo.

Con base en la disponibilidad de frutos y a la cantidad de frutos dañados en pie por la manipulación de *N. adocetus* contabilizados dentro de las mismas parcelas de abundancia de recurso, se puede observar en la figura 10 que el daño varió dependiendo la especie y el mes ($X^2 = 5.34$, $gl = 1$, $P = 0.02$), la especie que presentó un mayor porcentaje de frutos daños fue *C. alata* con el 38.74% (± 11.92) comparado con el porcentaje de frutos daños encontrado para *R. capitata* que fue de 10.34% (± 5.75); por otro lado, el porcentaje promedio de daño en los cultivos de *Z. mays* fue de 5.16% (± 2.55).

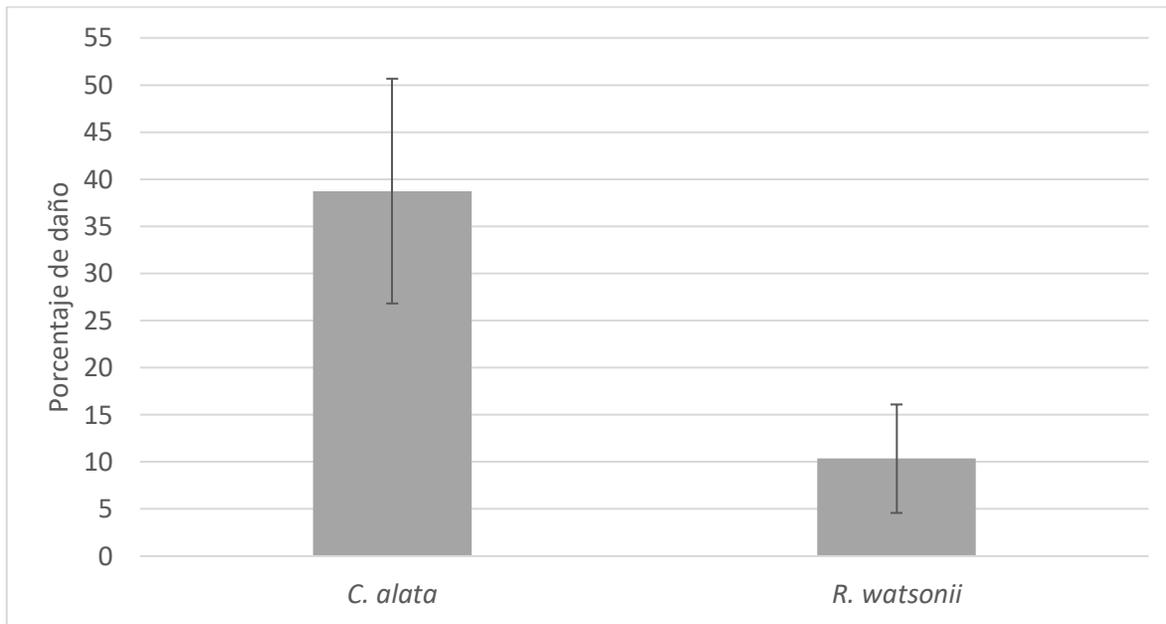


Figura 10. Porcentaje promedio de daño en frutos de *C. alata* y *R. capitata* en el BTC obtenido a partir de la disponibilidad de recurso por especie.

Análisis de preferencia

Con base en la disponibilidad del recurso presente para *N. adocetus* en los meses de muestreo y el porcentaje de remoción (tabla 2), encontramos que existe una preferencia por *C. alata* en el mes de enero, mientras que para el mes de marzo la preferencia fue por *R. capitata* ($X^2 = 991.34$, $gl = 4$, $P < 0.0001$).

Tabla 2. Valores utilizados para el análisis de preferencia de *N. adocetus* para *C. alata* y *R. capitata*. Número de semillas disponibles en las parcelas de abundancia del recurso y número de semillas consumidas por *N. adocetus* por especie y mes que fueron estimadas.

Meses	Especie	Semillas disponibles	Semillas consumidas
Septiembre	<i>Z. mays</i>	477129.4814	197064.416
Octubre		269413.6296	122779.649
Enero	<i>R. capitata</i>	28835.77778	90.11180556
	<i>C. alata</i>	7763	339.63125
Marzo	<i>R. capitata</i>	41507.55556	13835.85185
	<i>C. alata</i>	69867	15331.925
Mayo	<i>C. alata</i>	32715.5	18838.67542

Densidad de *N. adocetus*

La densidad de *N. adocetus* obtenida a partir de las observaciones idrectas para septiembre y octubre en la zona de cultivos fue de 2.91 inds/Ha y 3.75 ind/Ha, mientras que en el BTC las densidades para enero, marzo y mayo fueron de 0.41 ind/Ha, 3.33 inds/Ha y 1.66 inds/Ha respectivamente (tabla 3), para este caso, se puede ver en la figura 11 que encontramos diferencias en el número de individuos promedio entre meses en el BTC ($X^2 = 32.305$, gl = 2, P = 0.017), mientras que en la figura 12 se muestra que en la zona de cultivos no encontramos diferencias entre meses ($X^2 = 69.81$, gl = 1, P = 0.4789).

Tabla 3. Número total de individuos de *N. adocetus* encontrados en el BTC y la zona de cultivo por mes en el sitio de estudio.

Sitio de muestreo	Mes	Número de individuos totales observados en 1 Ha
Bosque tropical caducifolio	Enero	0.41
	Marzo	3.33
	Mayo	1.66
Zona de cultivos	Septiembre	2.91
	Octubre	3.75

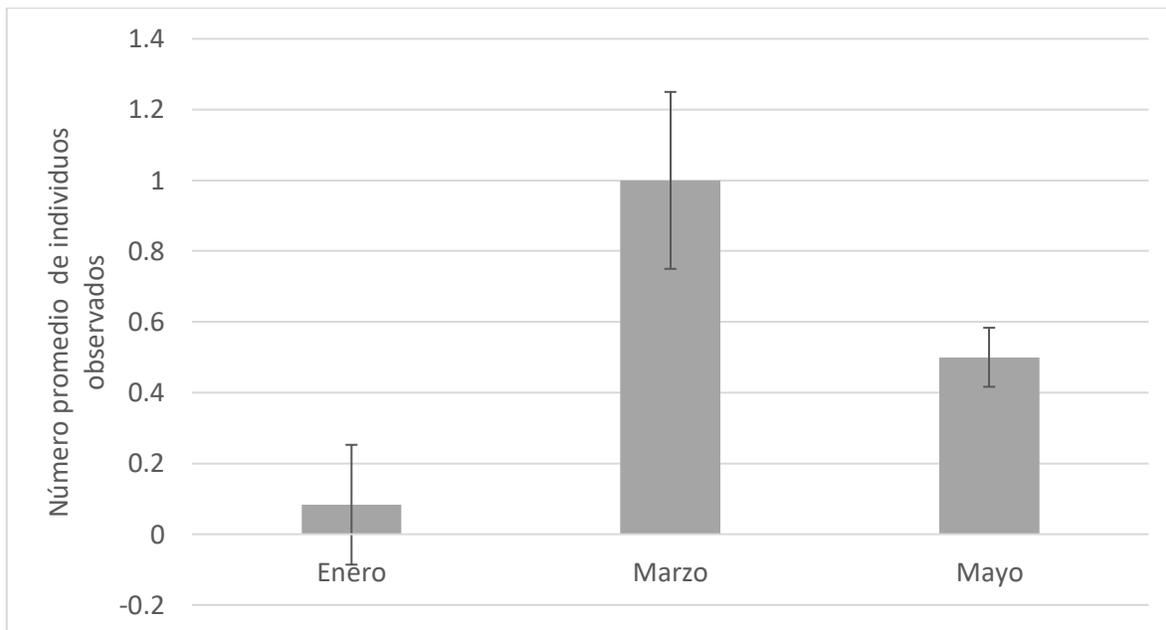


Figura 11. Número promedio de individuos de *N. adocetus* observados por mes a lo largo de los transectos de 100 m de longitud en el BTC.

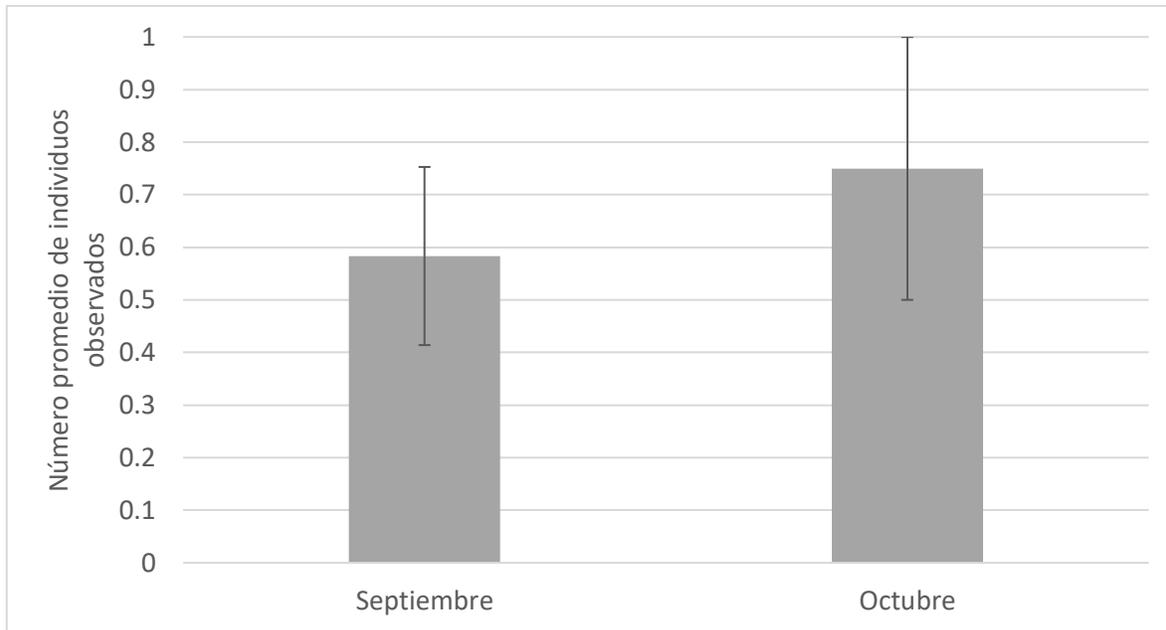


Figura 12. Número promedio de individuos de *N. adocetus* observados por mes a lo largo de los transectos de 100 m de longitud en la zona de cultivos.

Tanto en el BTC como en la zona de cultivos encontramos que en la mayoría de las trampas de tierra fina en todos los meses se encontró un rastro total por cada una de ellas. El mes de mayo fue una excepción donde en el BTC, encontramos un mayor número promedio de rastros (4.3 ± 0.37 rastros/trampa), y el máximo fue de hasta seis rastros por trampa (fig. 13). En el BTC en los meses de enero y marzo encontramos un bajo promedio de rastros (enero: 0.20 ± 0.08 ; marzo: 0.58 ± 0.12), existen diferencias significativas en el número de rastros promedio entre los meses en el BTC ($\chi^2 = 54.971$, $gl = 2$, $P < 0.0001$).

En la figura 14 se muestra que, en los cultivos, el promedio de rastros por trampa para el mes de septiembre fue de $0.77 (\pm 0.14)$, mientras que para el mes de octubre fue de $0.45 (\pm 0.09)$, encontramos diferencias entre meses en la zona de cultivos ($\chi^2 = 113.23$, $gl = 1$, $P = 0.049$).

Con base en el método de King para la estimación de densidad mediante el número de madrigueras encontradas calculamos que en la zona de cultivos en el mes de septiembre habrían 17.54 individuos/Ha y en octubre 9.71 inds/Ha, mientras que en el BTC en el mes de enero habrían 3.08 inds/Ha, en marzo 18.01 inds/Ha y en mayo 43.69 inds/Ha.

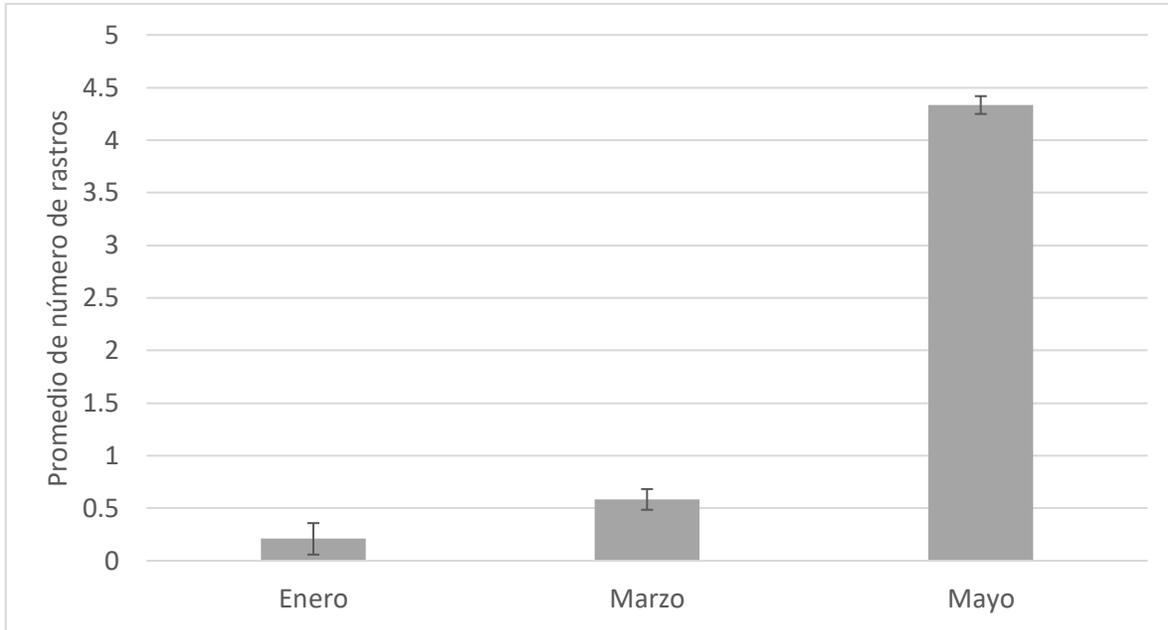


Figura 13. Promedio del número de rastros encontrados en trampas de tierra fina durante los meses muestreados en el BTC.

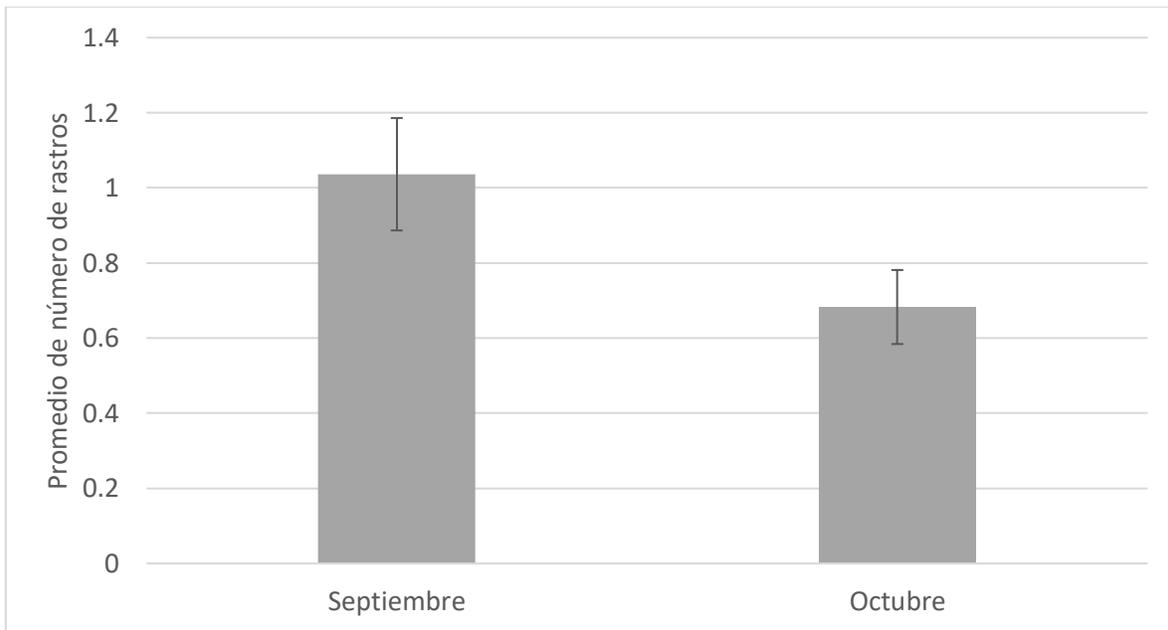


Figura 14. Promedio del número de rastros encontrados en trampas de tierra fina durante los meses muestreados en la zona de cultivos.

De acuerdo con la densidad de madrigueras, encontramos que en el BTC hay una mayor densidad de éstas (49 madrigueras en 3600 m²), de las cuales el 75.51% están activas, mientras que en la zona de cultivos se encontraron 46 madrigueras en 3600 m², de las cuales 71.74% se encuentran activas (fig. 15). La figura 16

muestra que el número promedio de madrigueras activas para el BTC fue de 12.33 (± 3.17) y de 4 (± 1) madrigueras inactivas, mientras que para los cultivos fue de 11 (± 2) y 4.33 (± 0.33) respectivamente, no obstante, no encontramos diferencias significativas en el número de madrigueras activas e inactivas entre ambos ambientes ($F_{2,11} = 0.7924$, $P > 0.05$). De acuerdo con el conteo del número de madrigueras activas, estimamos que el número de individuos es de 13.02 individuos/Ha mientras que en la zona de cultivos la densidad de individuos sería de 11.88 individuos/ha.

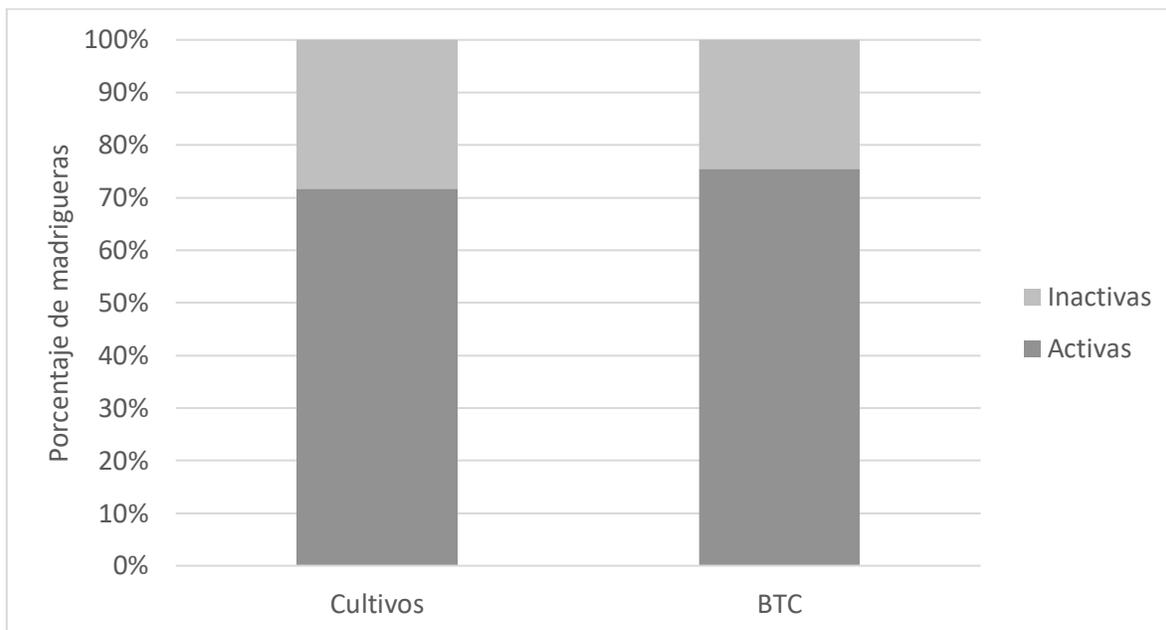


Figura 15. Número de madrigueras activas e inactivas presentes en las zonas de cultivo y en el BTC.

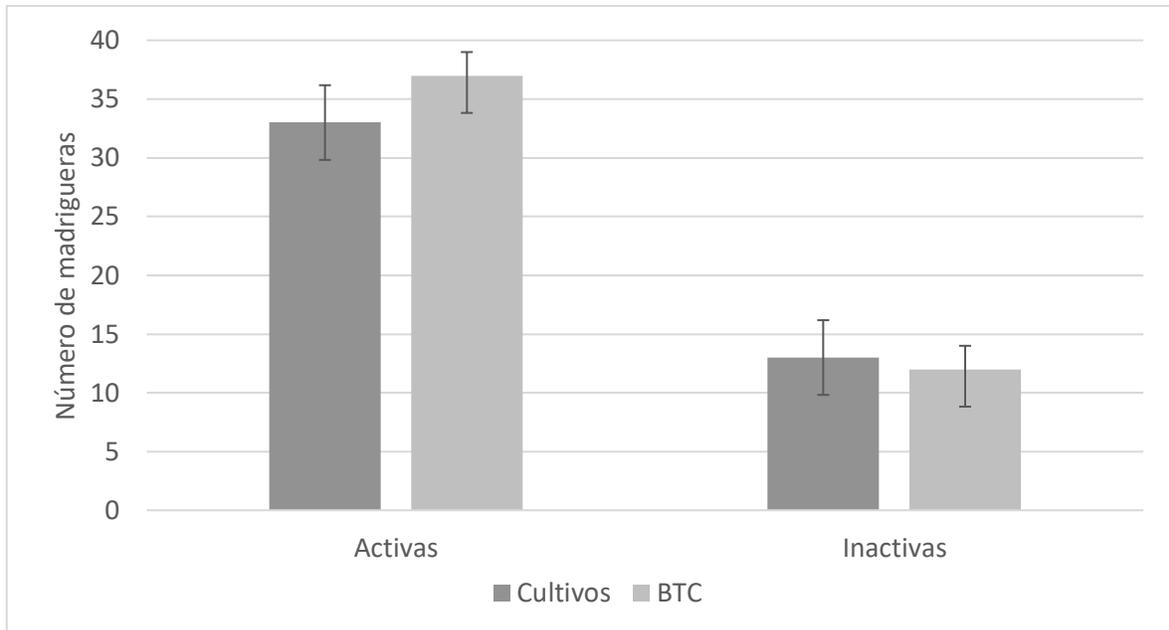


Figura 16. Número promedio de madrigueras activas e inactivas de *N. adocetus* observadas en el BTC y en los cultivos.

La figura 17 muestra que no existe una relación entre la densidad de individuos de *N. adocetus* y la cantidad de recurso disponible ($r_s = 0.8$, $gl = 4$, $P = 0.1041$) y la figura 18 muestra que tampoco existe una relación entre la cantidad de recurso en frutos y el porcentaje de remoción ($r_s = 0.3214$, $gl = 6$, $P = 0.4821$), sin embargo, la figura 19 muestra que sí existe una relación entre el número de rastros encontrados en las trampas de tierra fina con la cantidad de semillas removidas en las mismas ($r_s = 0.7119$, $gl = 169$, $P < 0.0001$).

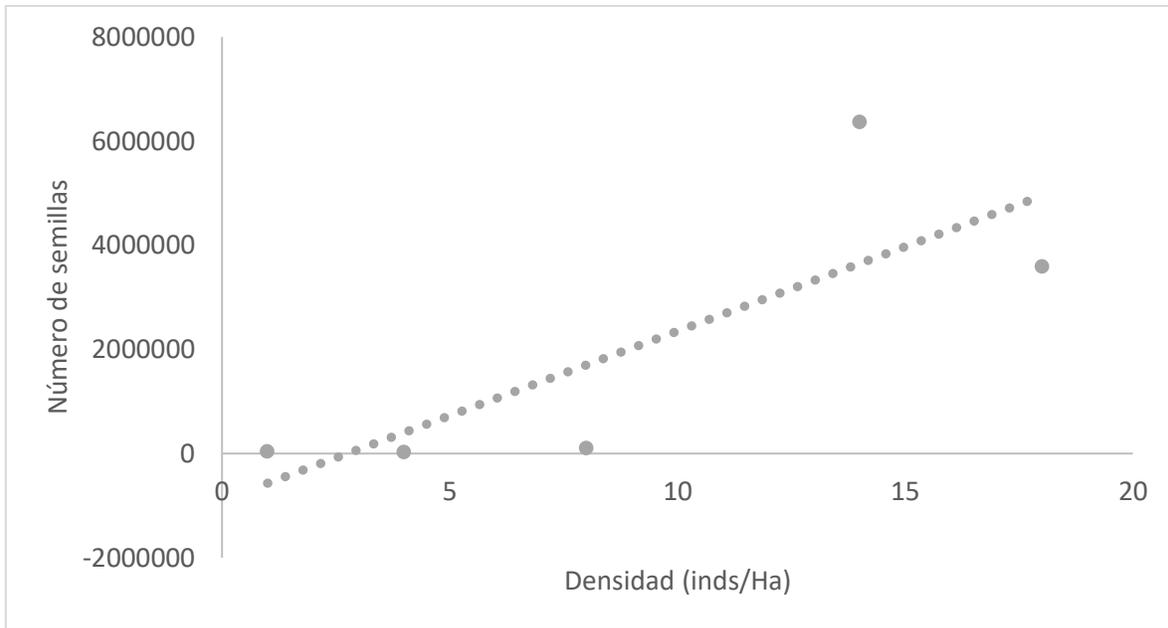


Figura 17. Relación entre la densidad de *N. adocetus* observada a partir de los transectos con la cantidad de recurso disponible para esta ardilla de las especies evaluadas.

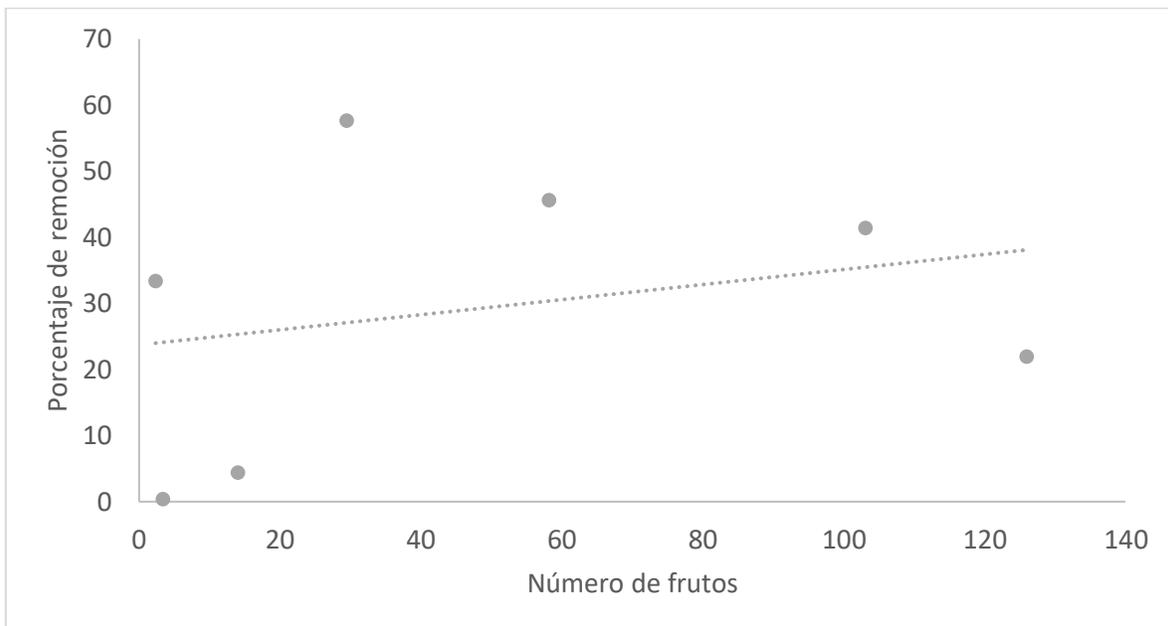


Figura 18. Relación entre el número de frutos encontrados en las parcelas de abundancia de recurso con el porcentaje de remoción de semillas encontrados en las trampas de tierra fina.

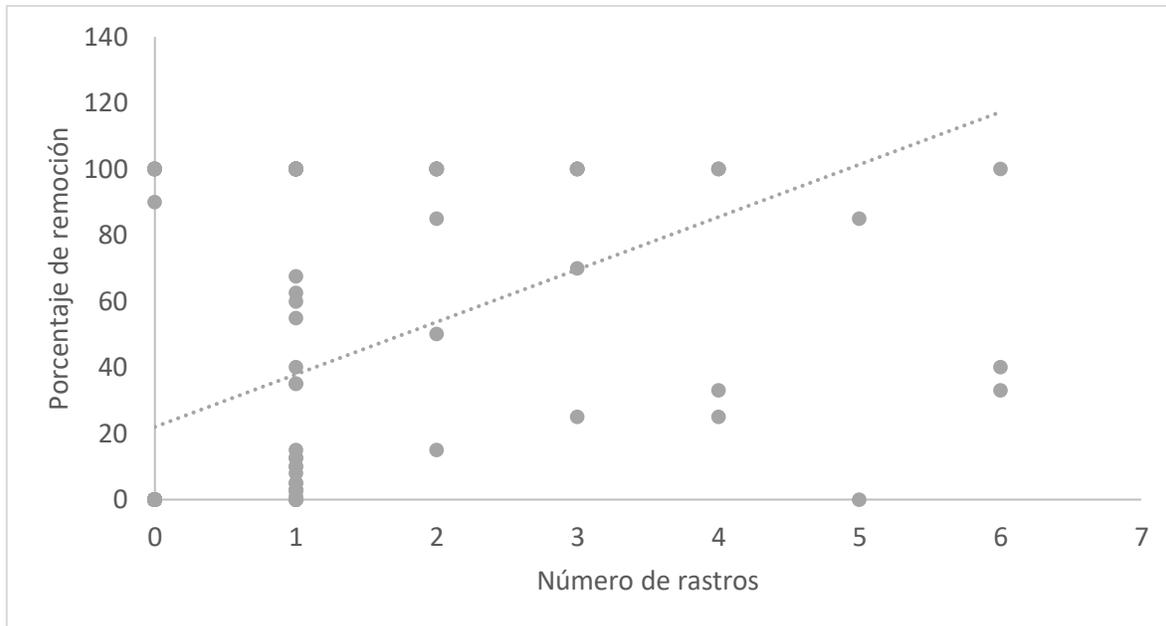


Figura 19. Relación entre el número de rastros con el porcentaje de remoción de semillas encontrados en las trampas de tierra fina.

Discusión

Con base en las evidencias encontradas sobre la forma y tipo de alimentación de *N. adocetus* en el presente estudio, consideramos que esta especie de ardilla es un depredador de semillas de *C. alata*, *R. capitata* y *Z. mays* en el sitio de estudio, ya que la parte principal que consume de ellas son el embrión y los cotiledones, asimismo, las excretas de *N. adocetus* con el contenido totalmente triturado fueron encontradas cerca de frutos consumidos con las cáscaras de semillas, es decir que el cuinique comúnmente excreta donde consume los frutos y es una característica que se determina como depredación (Suárez-Esteban, *et al.*, 2018); sin embargo, los frutos de las especies estudiadas en el BTC tienen una cubierta gruesa y dura, característica que los hace difíciles de penetrar para otras especies de animales en sitios conservados, por lo que *N. adocetus* proporciona la oportunidad a removedores secundarios de remover las semillas que no consume, debido a que no come el contenido de los frutos por completo. Por otra parte, en el caso de la zona de cultivos, puede ser que al consumir poca cantidad del maíz perjudique al individuo, pero los beneficios que proporciona en esta zona podrían radicar en la adecuación del suelo para los cultivos, ya que al excavar y construir sus

madrigueras proveen a los ecosistemas beneficios como la infiltración de agua y germinación de semillas debido a que cambian el nivel de nutrientes disponibles en el suelo haciéndolos más heterogéneos, provocando incluso un mayor crecimiento en las plantas (Zhang *et al.*, 2003).

Estas semillas podrían ser almacenadas en las madrigueras y consumidas posteriormente dentro de ellas, aunque en menor cantidad, ya que se ha reportado que los roedores prefieren consumir semillas frescas que las guardadas como reserva (Whittington-Jones *et al.*, 2011). El hecho de llevarse las semillas a sus madrigueras podría ocasionar que algunas semillas no sean consumidas y posiblemente podrían germinar dentro de las madrigueras (Steele *et al.* 2015; Sunyer *et al.* 2013; Zhang *et al.*, 2003). Sin embargo, se sabe que en el caso de las especies que son altamente territoriales, logran tener un área de dispersión más reducida (Vander Wall & Jenkins, 2011). Observamos que *N. adocetus* es una especie territorial, ya que esta especie ahuyentaban a individuos de la misma especie cuando se acercaban por alimento, lo cual es una conducta similar a la que se ha descrito para el género *Amnospermophilus* (Yensen & Sherman, 2003), esta conducta podría ocasionar que, si alguna semilla es removida, la distancia a la que se pueda remover sea también menor.

Por otra parte, registramos que algunos individuos de *N. adocetus* ahuyentaban lagartijas o aves que podrían representar dispersores potenciales de semillas (Valido & Olesen, 2007; Ortiz-Pulido & Rico-Gray, 2006), lo que provocaría que el proceso de dispersión de semillas también sea menor (Herrerías-Diego *et al.* 2008). Sin embargo, también registramos que otros organismos como iguanas (*Ctenosaura pectinata*) llegan a ahuyentar a los individuos de *N. adocetus* cuando estos se encontraban alimentando, las iguanas podrían llegar a ser dispersores de semillas, ya que se ha reportado que miembros de la familia Iguanidae son dispersores de semillas e incluso aumentan el éxito reproductivo de las plantas (Rodríguez-Rodríguez *et al.*, 2015).

También observamos que las semillas de las plantas estudiadas son llevadas a sitios donde *N. adocetus* tiene una mayor visibilidad (sobre rocas, troncos de árboles

o raíces grandes de *C. alata* que sobresalen del suelo) para comérselas, posiblemente para evitar ser depredados por animales de mayor tamaño, ya que observamos que estos individuos se ponen en posición de alerta, levantándose en sus patas traseras observando su entorno, como se ha descrito con otras ardillas (Mendes & Cândido-Jr, 2014; Hannon *et al.*, 2006). La conducta de alimentarse sobre estos sitios, puede ocasionar que alguna semilla caiga, sin embargo, estos no representan sitios adecuados para la germinación de las semillas (Sánchez, 2003).

De acuerdo con los resultados encontrados tanto para el BTC como para los sitios de cultivo, *N. adocetus* solo consume la pulpa y semillas de frutos maduros; y se ha descrito que en el caso de *Sciurus granatesis* consume el mesocarpio de *Oenocarpus bataua* y cuando esta especie se alimenta, deja caer semillas maduras disponibles para dispersores secundarios, lo cual también podría ocurrir con *N. adocetus* (Rojas-Robles, *et al.*, 2012). Se ha encontrado que el conejo *Oryctolagus cuniculus* consume solo la pulpa de frutos maduros (Fedriani & Delibes, 2013; 2011) y de esta manera no afectan a las semillas, contrario a lo descrito para la ardilla *Sciurus colliaei* y *Sciurus vulgaris*, especies que se alimentan de frutos inmaduros de *Ceiba aesculifolia* y de *Pinus cembra* respectivamente, por lo que son consideradas como depredadores de semillas (Zong *et al.*, 2010; Herrerías-Diego *et al.*, 2008).

La tasa de remoción de *N. adocetus* es similar tanto en el BTC como en la zona de cultivos, y esta es baja comparada con la tasa de remoción de otras especies de ardillas, ya que se ha reportado que la ardilla de pino amarillo (*Tamias amoenus*) remueve dos semillas cada dos segundos, lo cual correspondería a que remueve 30 semillas por minuto (Vander Wall, 1994), más del doble que *N. adocetus*. Sin embargo, se ha mencionado que a veces los roedores pueden llegar a remover más semillas que las aves (Hulme, 1998), como el caso de las aves que remueven semillas de *Leptonychia usambarensis*, ya que el mayor número de semillas removidas por estas fue de seis semillas (Cordeiro *et al.*, 2009). Se ha reportado que los mamíferos tienen mayor participación en la remoción de semillas en ambientes áridos (Mares & Rosenzweig, 1978), pero también se han evaluado

distintos taxones incluidos en el grupo de mamíferos, aves y hormigas para valorar que grupo removía mayor cantidad de semillas (Kelt *et al.* 2004). Mares & Rosenzweig (1978) encontraron que la cantidad de semillas removidas varía de acuerdo con la ubicación, ya que en África y Norte América se observó que los mamíferos tienden a remover más semillas que las aves y las hormigas, mientras que, en Australia y Sudamérica, las aves son quienes remueven más semillas, seguido de los mamíferos; los autores explican que esta diferencia se da por las condiciones abióticas que determinan el periodo y área de actividad de los organismos, por lo tanto, se ha explicado que el ambiente podría tener una alta influencia en la participación de los animales en la remoción de semillas (Murray, 2012).

Con respecto en el porcentaje de remoción de semillas, observamos que fue similar entre los meses tanto en el BTC como en la zona de cultivos, sin embargo, en el caso del BTC encontramos diferencias entre meses, el mes donde hubo mayor remoción de semillas fue mayo mientras que en la zona de cultivos octubre fue el mes donde hubo mayor porcentaje de remoción, la característica en común entre estos dos meses fue una baja disponibilidad de recurso, en el BTC en mayo únicamente se encontró la *C. alata* con frutos debido a la fenología que presentó esta especie y, en la zona de cultivos, las infrutescencias acababan de ser recolectadas por los agricultores por lo que el recurso disponible para *N. adocetus* disminuyó de septiembre a octubre, de cualquier modo, el porcentaje de remoción de *Z. mays* no varió con el tiempo ya que este porcentaje es proporcional a la cantidad de recurso.

Nosotros observamos que *Crescentia alata* presentó un alto porcentaje de remoción de semillas, lo cual se puede atribuir a que los frutos de esta especie tienen mayor contenido de agua (Gómez-Brenes *et al.*, 1980) en comparación con *R. capitata* ya que en el tipo de ambiente evaluado (BTC) el agua es un recurso importante, y generalmente en los ecosistemas secos, se sabe que una adaptación para la supervivencia de los organismos que habitan en este ambiente, es la de obtener el agua a través del alimento (Kingdon *et al.*, 2013; French, 1993). Sin embargo, el agua no es el único factor determinante ante un alto porcentaje de remoción, ya que

los animales también consumen determinados frutos debido a la presencia de pulpa, la cual contiene nutrientes (Guimãraes *et al.* 2005), por lo que se ha reportado que el agua y la cantidad de nutrimentos que proporcionan energía son algunos factores que determinan que un fruto sea consumido en mayor o menor medida (Laska *et al.* 2003). En nuestra área de estudio que es un lugar seco, observamos que las semillas de *C. alata* fueron altamente removidas, esto puede deberse a que posee buena cantidad de agua y altos valores nutricionales tanto de aminoácidos, como proteínas y carbohidratos, destacando los altos valores de triptófano deficiente en plantas como *Z. mays*, entre otros (Gómez-Brenes *et al.*, 1980). El triptófano, es un aminoácido esencial necesario para la síntesis y retención de proteína corporal y es también un precursor de otros aminoácidos (Vivek *et al.*, 2008). En cuanto al porcentaje de remoción en *R. capitata* entre meses, podemos mencionar que el estadístico no muestra diferencia entre enero y marzo a pesar de la diferencia entre los valores representados, sin embargo, esto se debe a los resultados obtenidos que fueron algo contrastantes incluso en el mismo mes.

El consumo de las especies está definido por la presencia o ausencia de estas en el sitio de estudio, ya que no todos los meses evaluados poseen las mismas especies, por ejemplo, *R. capitata* fue encontrada únicamente en enero y marzo, esto se debe a que la fenología de las plantas y el periodo de fructificación y floración varían de acuerdo con la región, a la edad de la planta, así como factores bióticos y abióticos; incluso entre individuos, la fenología puede variar (Murphy & Lugo, 1986).

Cabe mencionar que este trabajo contribuye al conocimiento de la fenología de las especies vegetales evaluadas en el BTC, ya que no existen reportes que describan la fenología de *R. capitata*, y en el presente estudio pudimos observar que esta especie puede presentar frutos desde enero hasta marzo. En el caso de *C. alata* existe un poco más de información, se sabe que esta especie fructifica a lo largo de todo el año (Rodríguez, 2011), por lo que representa una buena fuente de recurso para *N. adocetus* aun a pesar de la baja cantidad de frutos que produce un árbol por temporada de fructificación; en cambio, *Z. mays*, en esta localidad en la zona de cultivo está presente casi todo el año y en grandes cantidades debido a que es una especie cultivada por el método de riego, lo que amplía su disponibilidad. La

cantidad de semillas que poseen los frutos también define la proporción del daño y la disponibilidad de recurso, ya que no es lo mismo si *N. adocetus* daña un fruto completo de *C. alata* que contiene 554.5 (\pm 68.28) semillas que si destruye un fruto completo de *R. capitata* que contiene 99.77 (\pm 15.38) semillas.

En cuanto a daño refiere, encontramos que *N. adocetus* daña una mayor cantidad de frutos de *C. alata* que de *R. capitata* en el BTC. Se ha reportado que otros roedores como *Peromyscus leucopus* pueden causar daños en especies de árboles de las especies *Acer rubrum*, *Fraxinus americana*, *Pinus strobus*, etc. (Ostfeld *et al.*, 1997), estos autores encontraron una relación con el aumento de la densidad poblacional de *Peromyscus leucopus*, y la disminución de semillas vivas, lo que podría apoyar una propuesta de la denso-dependencia de los organismos y el nivel de perjuicio, sin embargo, hace falta comparar y analizar el nivel de perjuicio contra el nivel de beneficios que otorga *N. adocetus* al romper los frutos y dejarlos expuestos y disponibles para dispersores secundarios tales como aves, reptiles o insectos; no obstante, a pesar de los beneficios que pudiera generar en este proceso, se ha documentado que al momento de exponer las semillas, los roedores disminuyen la protección que éstas poseen dentro del fruto por lo que la posibilidad de germinar es menor (Bricker *et al.* 2010).

Debido a que *Z. mays* tiene un uso comercial, pudimos calcular el daño con una aproximación monetaria, sin embargo, en el caso de las especies nativas que se localizan en el BTC (*C. alata* y *R. capitata*), no es posible hacerlo, solo podemos destacar que el porcentaje de daño en *R. capitata*, con respecto a la totalidad del recurso, es similar al de *Z. mays*, y que el mayor porcentaje de daño ocurrió en *C. alata*. Existen pocos estudios que mencionen el daño a especies de plantas silvestres por parte de roedores (Sunyer *et al.*, 2013; Klenner & Sullivan, 2009; Zhang *et al.*, 2003), ya que los principales estudios sobre depredación de semillas se desarrollan en ecosistemas fragmentados con plantas cultivadas (Acevedo-Quintero & Zamora-Abrego 2016; Steele *et al.*, 2015; Bello & Hidalgo, 2010; Villar-González, 2000).

Los habitantes de la localidad donde se realizó el estudio expresan odio por los cuiniques, debido a que los agricultores los consideran perjudiciales para sus cultivos porque realizan un alto consumo de sus cosechas; sin embargo, los resultados muestran que el porcentaje de daño en los cultivos de *Z. mays* en los meses evaluados fue de 5.16% ($\pm 2.55\%$), lo que representa un porcentaje bajo de depredación de semillas. No obstante, aunque el porcentaje parece ser bajo, esta apatía por este organismo puede deberse al impacto monetario que genera, nosotros preguntamos acerca de los costos que implica el perder una infrutescencia de maíz y encontramos que un kilo puede variar de acuerdo con la cantidad de biomasa, pero este puede estar representado por 3 o 4 infrutescencias aproximadamente. Un costal con 50 kg de maíz es comprado en la localidad por \$280 pesos mexicanos y si consideramos que en las parcelas evaluadas se pueden obtener aproximadamente 20 toneladas de cosecha, entonces la ganancia total de las parcelas sería de \$5 600 000 pesos por cosecha, de los cuales, \$288 960 pesos constituyen pérdidas a causa de *N. adocetus*.

El porcentaje de daño obtenido en nuestro estudio es similar a lo reportado para *Rattus argentiventer* en cultivos de arroz que corresponden a un total del 5-10% de daño (Palis *et al.* 2007), sin embargo, el resultado obtenido por Palis *et al.* (2007) es anual, por lo que se recomienda muestrear el daño a lo largo de un año en las cosechas para evaluar el porcentaje de daño anual de *N. adocetus* en el sitio de estudio. Otro estudio evaluado con especies de cultivo es el hecho por Parshad *et al.* (1987), donde mencionan que los roedores llegar a causar daños en el 0.85 - 3.5% en los cultivos de cacahuate, lo que es un porcentaje menor al nuestro.

En cuanto a la preferencia de recurso encontramos que *N. adocetus* mostró una preferencia no homogénea de acuerdo con la especie ya que el tipo análisis empleado nos pudo revelar que la preferencia de semillas no solo varía entre especies sino también varía durante los meses. Esta preferencia se observa en los dos meses evaluados de acuerdo con la disponibilidad de las dos especies del BTC por lo que se pudo comparar; en enero *N. adocetus* prefirió *C. alata* mientras que en marzo prefirió *R. capitata*, es decir, tienen “temporadas de preferencia” por plantas. Se ha reportado que los depredadores de frutos o semillas prefieren

aquellas especies que poseen mayor tamaño debido a la cantidad de energía que podrían proveer (Dalling, 2002), lo que se vería reflejado en la preferencia de *C. alata* sobre *R. capitata*, mas no la preferencia de *R. capitata* sobre *C. alata* en el mes de marzo por lo que inferimos que esta variación en la preferencia de ciertos frutos se debe a la plasticidad de las especies para alimentarse de diferentes fuentes de recurso como estrategia para hacer frente a la estacionalidad del ambiente (Sassi *et al.* 2011), lo cual también puede explicar por qué los roedores como *N. adocetus* pueden adaptarse al cambio de los ecosistemas por parte del humano, aprovechando los recursos que indirectamente deja disponible para ellos. En el caso de la zona de cultivos no se pudo comparar una preferencia porque en esta zona solo se evaluó a *Z. mays*.

Debido a las complejas interacciones que existen, es necesario observar la historia ecológica y evolutiva de las especies de plantas evaluadas. Desafortunadamente, no existe información sobre *R. capitata*, mientras que para *C. alata* se ha descrito que tiene una adaptación poco común para sobrevivir y evitar la depredación de semillas, y a esto se debe que el fruto sea duro e impenetrable para la mayoría de los animales por lo que se propone a miembros de la familia Gomphotheriidae como sus anteriores dispersores (Janzen & Martin, 1982), una vez que la especie se extinguió, alguien debió ocupar el nicho ecológico dispersando las semillas. En el caso de nuestra región de estudio, se podría pensar que parte de esta actividad pudo ser retomada por algunas especies como *N. adocetus* y posiblemente sus especies hermanas como *N. annulatus*. Janzen (1982) menciona que los mamíferos roedores que habitan áreas restringidas parecen participar en la dispersión de *C. alata*; por lo que *N. adocetus* podría participar en este proceso dejando disponibles las semillas a dispersores secundarios, debido a que a pesar de que consume sus semillas, las separa de la pulpa de los frutos y deja caer algunas en su camino o incluso cuando deja disponibles estas semillas dentro del fruto abierto a dispersores secundarios, por lo que en ocasiones esta depredación de semillas también puede traer como resultado la dispersión de *C. alata* (Janzen, 1982), además que difícilmente otra especie podría abrir los frutos de esta especie, ya que presenta un exocarpo muy duro, y se ha descrito que si el fruto no se abre durante su

maduración, las semillas mueren por desecación u otros factores (Janzen & Martin, 1982), sin embargo, si el fruto cae al madurar, podría romperse por el impacto y estar disponible para pequeños insectos.

Asimismo, se ha descrito que el ganado no tiene interés en los frutos, ni semillas de *C. alata*, pero se ha mostrado que si es consumido por caballos (Janzen, 1982), sin embargo, los caballos no han sido considerados como dispersores de semillas de esta especie debido a que su distribución está restringida a los pastizales y difícilmente se encuentran en el BTC (Janzen & Martin 1982), por lo cual se podría inferir que *N. adocetus* podría participar en la distribución de *C. alata* en zonas conservadas en la región donde se distribuye esta ardilla.

R. capitata también posee una testa gruesa difícil de penetrar, pero a diferencia de *C. alata*, *R. capitata* es consumida por los cuiniques incluso arriba del árbol parental. La técnica de forrajeo de *N. adocetus* podría ocasionar que exista una posible remoción de semillas debido a que también lleva semillas a sus madrigueras, una vez adentro, alguna semilla que no es consumida podría germinar o incluso mejorar la productividad de las plántulas que se establezcan ahí, como lo reporta Laundre (1998) con especies de gramíneas dispersadas por otro sciúrido, *Spermophilus townsendii*.

Otro factor que se tomó en cuenta en este estudio y que podría influir en la cantidad de daño causado en las especies evaluadas, fue la densidad de *N. adocetus*, ya que se ha reportado que la cantidad roedores, ardillas y mamíferos pequeños pueden tener una relación con el incremento o decremento de la depredación en cultivos (Greenberg & Zarnoch, 2018), tal como se ha reportado por Ostfeld *et al.* (1997) quien menciona que, si la densidad de *Peromyscus leucopus* aumenta, el daño también aumenta. Incluso hay estudios como el de Minor y Koprowski (2015) en el que se encontró que la introducción de una especie ha provocado el aumento de remoción de semillas debido al aumento de la densidad de roedores y la competencia entre ellos por el recurso.

Con los resultados obtenidos de la densidad tanto de los transectos, como del número de rastros en trampas de tierra fina y del número de madrigueras activas,

podemos inferir que en la localidad de Cuambio, en Zirándaro de los Chávez, Guerrero, la densidad poblacional de *N. adocetus* es baja comparada con otras especies de ardillas (Zaharia *et al.* 2016; Montero-Bagatella *et al.* 2014; Castillo-Castillo & González-Romero, 2010; Mora-Ascencio *et al.* 2010).

Estos resultados de densidad de ardillas son diferentes a los reportados para *Xerospermophilus perotensis*, una ardilla en estado crítico, endémica de Perote, Veracruz, dónde en una hectárea encontraron 43 individuos en una hectárea de esta especie en matorrales, 97 ind/Ha en pastizal fresco y 73 ind/Ha en pastizal viejo (Castillo-Castillo & González-Romero, 2010), cabe mencionar que el esfuerzo de muestreo para esta especie fue mayor que el que realizamos para *N. adocetus*; asimismo, Montero-Bagatella *et al.* (2014) encontraron que existe una densidad para *X. perotensis* de 20 a 50 individuos/ha en el municipio de Perote, Veracruz. Aunque la densidad de *Sciurus aureogaster* es menor que la de *X. perotensis*, sigue siendo mayor a lo encontrado en nuestro estudio, ya que Mora-Ascencio *et al.* (2010) han descrito la densidad de *S. aureogaster* de 5.9 - 6.6 individuos/ha en la Ciudad de México. También, Zaharia *et al.* (2016) encontraron una mayor densidad de individuos de *Spermophilus citellus* en Rumania en comparación a nuestro estudio (26.4 individuos/ha), destacando su preferencia por sitios con baja precipitación.

La mayor densidad de *N. adocetus* en la zona de cultivos puede deberse a que estos animales tienden a forrajear en lugares donde hay buena visibilidad, ya que de esta manera pueden detectar a los depredadores, además que aquellos lugares con gran cantidad de arbustos y pastos representan una desventaja y una mayor inversión de energía en la vigilancia (Brown & Kotler, 2004), por lo que los sitios con vegetación abundante podrían tener menor presencia de ardillas.

Pudimos observar que los cuiniques parecían estar asociados a los caminos construidos por el paso antropogénico, ya que en los sitios de cultivo era frecuente ver el paso de personas, debido a que éstas realizan labores de agricultura y también porque estos sitios se encuentran cerca de los terrenos ganaderos. Se ha descrito que las ardillas de la especie *Notocitellus armatus* tienen una preferencia

por lo sitios abiertos (Hannon *et al.* 2006), ya que esta especie depende de la disponibilidad de recursos, debido a que cuanto mayor recurso esté disponible, menor es el área de forrajeo y exposición a depredadores (Hannon *et al.* 2006). También observamos que *N. adocetus* en la zona de cultivos se encuentra principalmente en el borde de los cultivos cerca de sus madrigueras lo que les proporciona ventaja para huir de depredadores; por ejemplo, en aquellos lugares donde se encontró menor remoción de semillas, llegamos a observar una muda de una serpiente.

Hemos encontrado una concordancia con lo que Best (1995) menciona sobre esta especie en Michoacán, dónde el tamaño poblacional varía en el tiempo, ya que en nuestro estudio la densidad de cuiniques para el mes de enero en el BTC es baja, mientras que la mayor densidad de rastros que encontramos fue en el mes de mayo. Una explicación del por qué habría una mayor densidad de rastros en este mes podría ser debido a que tanto en mayo como en marzo, en el BTC, la presencia de huellas de diferente tamaño en las trampas de tierra fina podría indicar una posible temporada de reproducción, por lo que se determinaría que haya un incremento en el número de individuos en la población. Se ha reportado que *Spermophilus tereticaudus* tiene una mayor cantidad de crías en el mes de mayo, indicando que el número de juveniles disminuye hasta en un 12% después del destete y continúa hasta los últimos diez días de junio para mantener una densidad estable a partir de agosto (Dunford, 1977). Bajo esta premisa, podríamos inferir que la temporada reproductiva en *N. adocetus* ocurre desde marzo hasta mayo, en donde los juveniles pueden salir de sus madrigueras y alimentarse de diferente recurso a la leche materna, lo que podría explicar la diferencia entre la densidad de individuos encontrados por mes.

La mayor densidad de individuos encontrada en los cultivos en el mes de octubre, también puede deberse a que en los sitios de cultivo podría existir una segunda temporada reproductiva, debido a que en este mes observamos una cría y huellas pequeñas de *N. adocetus* en la zona de cultivos, asimismo, observamos en octubre del 2017 a una hembra con las glándulas mamarias muy desarrolladas, y de acuerdo a Moore *et al.* (1934), esta característica es común en hembras receptoras

de roedores como la ardilla *Ictidomys tridecemlineatus*. Sin embargo, también puede ser que la densidad entre sitios sea diferente debido a que las épocas en las que se muestreó un ambiente u otro fueron diferentes.

En cuanto a la densidad obtenida por el método de King, pudimos observar una sobreestimación debido a la presencia de cebo en las trampas de tierra fina por lo que se recomienda hacer este cálculo únicamente con rastros encontrados a lo largo del transecto sin cebo alguno.

Si nos basamos en la densidad de madrigueras activas encontradas en el presente estudio, se podría suponer que hay una mayor densidad de individuos en el BTC que en la zona de cultivos, ya que encontramos una mayor cantidad de madrigueras activas en el BTC, y de acuerdo con lo reportado por Bean *et al.* (2012), las madrigueras se pueden encontrar en mismo número que individuos de *Dipodomys ingens*, un roedor solitario como *N. adocetus*. No obstante, se ha descrito que en el caso del roedor *Fukomys damarensis*, existe mayor cantidad de madrigueras en zonas conservadas, debido a la necesidad por cubrir una mayor área en su sistema de madrigueras, para obtener mayor cantidad de recurso (Thomas *et al.* 2016), lo cual podría explicar la presencia de mayor número de madrigueras en el BTC en el presente estudio, además que en el BTC existen mayor cantidad de depredadores, por lo que las madrigueras representan sitios de refugio contra estos (Whittington-Jones *et al.*, 2011).

Con relación a lo propuesto por Thomas *et al.* (2016), observamos que la mayoría de las madrigueras de *N. adocetus* tienen un acomodo agrupado, esta cercanía entre las madrigueras podría ser importante, ya que al parecer la construcción de madrigueras puede tener efectos ecológicos en algunos procesos, tal como la disponibilidad de recursos, interacción entre especies y composición de la comunidad (Root-Bernstein & Ebensperger, 2013). Acorde a lo anterior, hemos encontrado que las madrigueras también sirven como reservorio de alimento, puesto que observamos que algunas de las semillas que consumía *N. adocetus* eran guardadas en sus abazones y no eran consumidas *in situ* por la especie, como

ocurre con *Tamias sibiricus* (Yi *et al.*, 2016), *Sciurus vulgaris* (Zong *et al.*, 2010), y la mayoría de los roedores (Zelditch *et al.*, 2017).

Pensando en que la densidad de *N. adocetus* tiene una influencia en el nivel de depredación de semillas, hay que destacar que la recolecta de los cultivos de maíz por parte de los pobladores se realizó a inicios de octubre, antes de la segunda toma de datos del presente estudio, por lo que hubo una notable diferencia en la cantidad de frutos de *Z. mays* disponibles, sin embargo, pudimos observar una mayor densidad de cuiniques, así como un mayor porcentaje de remoción de semillas en ambos casos. Esto puede ser explicado debido a que se ha descrito que algunas ardillas como *Sciurus aberti* o miembros del género *Tamiasciurus*, tienden a aumentar la toma del recurso antes de que escasee para aprovecharlo durante la temporada reproductiva (Minor & Koprowski, 2015), asimismo, la toma de recurso se ve influenciada por la temporada debido a que se ha observado que los roedores consumen el alimento más rápido en tiempos de escasas para saciarse (Greenberg & Zarnoch, 2018), además, se ha reportado que los roedores tienden a evitar la competencia por los recursos forrajeando en lugares donde aseguran su obtención de manera fácil (Sunyer *et al.*, 2013).

Del mismo modo, nuestros resultados nos muestran que hubo una disminución en la disponibilidad de recurso de marzo a mayo en el BTC, y de septiembre a octubre en la zona de cultivos, sin embargo, en ambos casos encontramos que aumentó el porcentaje de remoción de semillas. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Vélez-García y Pérez-Torres (2010), quienes cuantificaron la cantidad de recurso disponible para el roedor *Heteromys australis*, donde en su segunda toma de datos hubo una disminución y, del mismo modo que en nuestro estudio, se observó un aumento en el porcentaje de remoción de semillas cuando el recurso disminuyó. El estudio de Vélez-García y Pérez-Torres (2010) sugiere que este comportamiento en la depredación de semillas en su sitio de muestreo es un proceso denso-dependiente, sin embargo, en nuestro estudio no se puede hablar de un proceso denso-dependiente a pesar de que hay un aumento en la remoción de semillas por mes tanto en el BTC como en la zona de cultivos debido a que en mayo solo se encontraban disponibles los frutos de *C. alata*, y en el caso de los

cultivos, el maíz fue recolectado a inicios de octubre, antes de nuestro muestreo, sólo encontramos relación entre el porcentaje de remoción y el número de huellas en las trampas de tierra fina, no encontramos una relación entre la densidad de *N. adocetus* y la disponibilidad de recurso, ni entre la cantidad de recurso y el porcentaje de remoción de semillas por lo que a pesar de que en enero la disponibilidad de recurso era menor que en marzo, y con la premisa anterior se esperaría mayor porcentaje de remoción de semillas, se observó un porcentaje de remoción de semillas considerablemente bajo, demostrando nuevamente que no hay una relación denso-dependiente en este caso.

La principal razón por la cual ocurrió esto, puede ser la hora a la que se montaron las trampas de tierra fina, ya que durante nuestro primer muestreo en el BTC, montamos las trampas a una hora que no era la óptima debido a que nos basamos en lo que mencionan Ceballos (2014) y Best (1995) quienes indicaban que el periodo de actividad de *N. adocetus* era de 9 a 11 am, y a partir de ese muestreo, nos percatamos de que la actividad del cuinique en este ambiente empieza alrededor de las 8 am hasta las 12 pm en este sitio, más temprano de lo que se esperaba.

Se recomienda seguir con la investigación para tener más información sobre aspectos de la historia de vida de *N. adocetus* con mayor precisión, así como la relación que tiene el recurso con la temporada reproductiva entre otros, y de esta manera relacionarla con lo obtenido en esta tesis.

Sugerimos realizar un estudio poblacional con mayor profundidad, así como investigar cuándo termina el ciclo anual de la especie, y determinar la densidad de madrigueras activas e inactivas en ambos sitios a lo largo del mismo ciclo, ya que esta información puede reflejar cambios en la dinámica poblacional de la especie (Biggins *et al.*, 2013; Biggins & Kosoy 2001).

Se pueden hacer estudios con más variables y esfuerzo de muestreo que permita hablar de la evaluación de la posible dispersión de semillas llevada a cabo por esta especie, no solo en el área de estudio, sino en diferentes puntos de los estados en

los que se distribuye *N. adocetus* para encontrar relación entre los procesos que se explican aquí entre las diferentes especies evaluadas.

Conclusiones

Se ha encontrado que *N. adocetus* consume tanto pulpa como semillas de *Crescentia alata* y *Randia capitata* y frutos de *Zea mays* lo que nos indica que es un depredador de semillas de las especies vegetales evaluadas, ya que consume tanto el embrión como los cotiledones de las semillas, además que produce daños en individuos de *Z. mays* y frutos de *C. alata* y *R. capitata*. En el caso del BTC esta depredación podría ser amortiguada por los beneficios que aporta *N. adocetus* al dejar semillas disponibles para otras especies que pudieran llevar a cabo la remoción secundaria, que difícilmente podrían abrir el fruto. Por otra parte, los individuos de *N. adocetus* podrían actuar como dispersores al dejar semillas algunas semillas en el camino o en sus madrigueras.

De manera general, *N. adocetus* remueve mayor cantidad de semillas de *Z. mays*, seguido de *C. alata* y por último *R. capitata*, no obstante, con base a los estadísticos, no se encontraron diferencias entre ambientes ni especies, pero si entre meses. Encontramos que la tasa de remoción fue mayor para *C. alata* que para *Z. mays* y *R. capitata*.

Con relación al porcentaje de daño encontramos que en el BTC *C. alata* fue la especie que presentó mayor porcentaje de daño, seguida de *R. capitata*. En el caso de la zona de cultivos, para *Z. mays* pudimos dar una aproximación económica para conocer en qué nivel afecta a los pobladores donde se encuentra, observando pérdidas monetarias altas, sin embargo, con respecto a la totalidad del recurso, el porcentaje de daño en los cultivos ocasionado por *N. adocetus* es bajo. Las estrategias de forrajeo de *N. adocetus* varían de acuerdo con la especie, la obtención de las semillas de los frutos no ocurre de la misma manera entre especies, por tal, existe variación en la fuente de obtención de nutrientes en las diferentes partes de las especies evaluadas y por tal hay diferencia en el porcentaje de daño entre especies.

El análisis de preferencia reveló que existió una preferencia por *C. alata* en enero y una preferencia por *R. capitata* en marzo, y esta preferencia se ve relacionada con las diferentes adaptaciones de los organismos para su supervivencia. La mayor cantidad de recurso disponible en el BTC para *N. adocetus* en enero fue de *R. capitata* y la menor de *C. alata*, en marzo ocurrió lo contrario, mientras que en mayo sólo se encontraba disponible *C. alata*.

Encontramos una variación en la densidad de *N. adocetus* durante los meses evaluados. Con base en el número de madrigueras contabilizadas, concluimos que no se encuentran en relación 1:1 con respecto a la cantidad de individuos como la encontrada para otros roedores, sin embargo, la presencia de mayor número de madrigueras activas en el BTC, puede deberse a que en estos sitios requieren mayor protección contra depredadores. La densidad de ardillas podría influir en la depredación de semillas, como ocurre con la dispersión de semillas, porque entre mayor es el número de individuos que se alimentan de un recurso, mayor suele ser el impacto sobre la población de plantas de las que se alimentan.

Debido a que *N. adocetus* es una especie territorial, y no comparte recurso alimenticio con individuos ni de su misma especie ni con otras especies, se encontró solo un rastro por trampa de tierra fina en su mayoría, a excepción del mes de mayo en el BTC por una posible temporada reproductiva. Las evidencias en las trampas de tierra fina, con huellas de adultos y juveniles, sugieren que en mayo *N. adocetus* se encuentra en temporada reproductiva.

Todos los resultados obtenidos tienen un acercamiento ecológico de la especie *N. adocetus* y su relación con el ambiente en cuanto a interacción planta-animal; además, se han aportado algunas observaciones de historia de vida. Con base en los resultados, *N. adocetus* funge como depredador de semillas, sin embargo, es necesario llevar a cabo estudios separados sobre temas más específicos de la especie, ya que aún se desconoce mucho de ella y, en el caso de los cultivos, se engloba una problemática de tipo social. Se recomienda continuar con los estudios para seguir contribuyendo a la información disponible de las especies estudiadas.

Literatura citada

- Acevedo-Quintero, J. F. & Zamora-Abrego, J. G. (2016). Papel de los mamíferos en los procesos de dispersión y depredación de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) en la Amazonía colombiana. *Biología tropical*, 64(1), 5-15.
- Addisu, A. & Bekele, A. (2014). Habitat preferences, seasonal abundance and diets of rodents in Alage, Southern Ethiopia. *African Journal of Ecology*, 52, 284-291.
- Almazán-Catalán, J. A., Sánchez-Hernández, C. & Romero-Almaraz, M. (2005). Registros sobresalientes de mamíferos del estado de Guerrero, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 21, 155–157.
- Bascompte, J. & Jordano, P. (2014). Mutualistic networks. Monographs in population biology series: Princeton University Press. 216 p.
- Baskaran, N., Venkatesan, S., Mani, J., Srivastava, S. K. & Desai, A. (2011). Some aspects of the ecology of the Indian Giant Squirrel *Ratufa indica* (Erxleben, 1777) in the tropical forests of Mudumalai Wildlife Sanctuary, southern India and their conservation implications. *Journal of Threatened Taxa*, 3(7), 1899–1908.
- Bean, W. T., Stafford, R., Prugh, L. R., Butterfield, H. S., & Brashares, J. S. (2012). An evaluation of monitoring methods for the endangered giant kangaroo rat. *Wildlife Society Bulletin*, 36(3), 587–593.
- Beck, M. J. & Vander Wall, S. B. (2010). Seed dispersal by scatter-hoarding rodents in arid environments. *Journal of Ecology*, 98, 1300–1309.
- Bello, G. J. & Hidalgo, M. M. G. (2010). Estudio que permita el método de control de la ardilla en el cultivo del cocotero avalado por la SEMARNAT. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. División académica de ciencias biológicas. Tabasco.
- Bertness, M. D. & Callaway R. (1994). Positive interactions in the communities. *TREE*, 9, 191-193.
- Best, T. L. (1995). *Spermophilus adocetus*. *Mammalian Species*, 504:1-4.

- Biggins, D. E., Sidle, J. G., Seery, D. B. & Ernst, A. (2013). Estimating the abundance of prairie dogs. En J. L. Hoogland, *Conservation of the black-tailed prairie dog: saving North America's western grasslands* (págs. 94–107). Washington D. C.: Island Press. 342 p.
- Biggins, D. E. & Kosoy, Y. M. (2001). Influences of Introduced Plague on North American Mammals: Implications From Ecology of Plague in Asia. *Journal of Mammalogy*, 82(4), 906-16.
- Botello, F., Sánchez-Cordero, V. & Ortega-Huerta, M. A. (2015). Disponibilidad de hábitats adecuados para especies de mamíferos a escalas regional (estado de Guerrero) y nacional (México). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86: 226-237.
- Bricker, M., Pearson, D. & Maron, J. (2010). Small-mammal seed predation limits the recruitment and abundance of two perennial grassland forbs. *Ecology*. 91(1), 85-92.
- Brown, J. S. & Kotler, B. P. (2004). Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecology Letters*, 7, 999–1014.
- Castillo-Castillo, C. C. & González-Romero, A. (2010). Áreas de actividad de la ardilla endémica de Perote *Xerospermophilus perotensis*. *Therya*, 1(1), 69-74.
- Ceballos, G. (2014). *Mammals of Mexico* (1ra ed.). (G. Ceballos, Ed.) Baltimore, Estados Unidos: JHU Press. 984 p.
- Ceballos, G., Pacheco, J. & List, R. (1999). Influence of prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) on habitat heterogeneity and mammalian diversity in Mexico. *Journal of Arid Environments*, 41, 161-172.
- Chambers J. & McMahon, A. A. (1994). A day in the life of a seed. Movements and Fates of seeds and their implications for natural and Managed Systems. *Annual Rev Ecol. Syst.*, 25, 263-292.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., Wingham, R., Hunt, K., Gebo, D. & Gardner, L. (1992). Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica*, 24(4), 527-531.

- CONABIO. (2009). *Crescentia alata*. Recuperado el 11 de febrero de 2018, de http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/info_especies/arboles/doctos/10-bigno1m.pdf
- CONAGUA. 2018. Información climatológica. Recuperado el 11 de febrero de 2018, de <http://smn.cna.gob.mx/es/informacion-climatologica-ver-estado?estado=gro>
- Contreras-González, A. M., Rivera-Ortíz, F. A., Soberanes-González, C., Valiente-Banuet, A. & Arizmendi, M. C. (2009). Feeding Ecology of Military Macaws (*Ara militaris*) in a Semi-Arid Region of Central México. *The Wilson Journal of Ornithology*, 121(2), 384-391.
- Cordeiro, N. J., Ndangalasi, H. J., McEntee, J. P., & Howe, H. F. (2009). Disperser limitation and recruitment of an endemic African tree in a fragmented landscape. *Ecology*, 90(4), 1030–1041.
- Crawley M. J. (1983). *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions* (1ra ed.). (M. J. Crawley, Ed.) California, Estados Unidos: University of California Press, 437 p.
- Dalling, J. W. (2002). Ecología de semillas. En M. R. Guariguata & G. H. Kattan, *Ecología y conservación de bosques neotropicales* (págs. 345-375). Texas, Estados Unidos: Libro Universitario Regional. 691 p.
- Deininger, K. W. & Minten, B. (1999). Poverty, policies, and deforestation: the case of Mexico. *Economic Development and Cultural Change*, 47, 313–344.
- DeMattia E. A., Curran L. M. & Rathcke J. (2004). Effects of small rodents and large mammals on Neotropical seeds. *Ecology*, 85, 2161-2170.
- DeMattia, E. A., Rathcke, B. J., Curran, L. M., Aguilar, R., & Vargas, O. (2006). Effects of small rodent and large mammal exclusion on seedling recruitment in Costa Rica. *Biotropica*, 38, 196-202.
- Dunford, C. (1977). Behavioral limitation of round-tailed ground squirrel density. *Ecology*, 58(6), 1254-1268.

- Escribano-Ávila, G., Pías, B., Escudero, A. & Virgós, E. (2015). Importancia ecológica de los mamíferos frugívoros en la dinámica de regeneración de tierras abandonadas en ambientes mediterráneos. *Ecosistemas*, 24(3), 35-42.
- Everitt, B. S. (1992). *The Analysis of Contingency Tables* (2da ed.). (B. S. Everitt, Ed.) Boca Raton, Estados Unidos: Chapman & Hall/CRC Press. 168 p.
- Facka, A. N., Ford, P. L. & Roemer, G. W. (2008). A novel approach for assessing density and range-wide abundance of prairie dogs. *Journal of Mammalogy*, 89(2), 356–364.
- Fedriani, J. M. & Delibes, M. (2009). Seed dispersal in the Iberian pear, *Pyrus bourgaeana*: a role for infrequent mutualists. *Ecoscience*, 16, 311-321.
- Fedriani, J. M. & Delibes, M. (2011). Dangerous liaisons disperse the Mediterranean dwarf palm: defensive flesh-pulp role against seed predators. *Ecology*, 92, 304-312.
- Fedriani, J. M. & Delibes, M. (2013). Pulp feeders alter plant interactions with subsequent animal associates. *Journal of Ecology*, 101, 1581-1588.
- Fedriani, J. M. & Suárez-Esteban, A. (2015). Frutos, semillas, y mamíferos frugívoros: diversidad funcional de interacciones poco estudiadas. *Ecosistemas*, 24(3), 1-4.
- Felger, R. S., Wilder, B. T. & Romero-Morales, H. (2012). *Plant Life of a Desert Archipelago: Flora of the Sonoran Islands in the Gulf of California* (1ra ed.). (R. S. Felger, B. T. Wilder, H. Romero-Morales & E. Ezcurra, Ed.) Arizona, Estados Unidos: University of Arizona Press. 584 p.
- Figueroa, F., Sánchez-Cordero, V., Meave, J. A. & Trejo, I. (2009). Socioeconomic context land use and land cover change in Mexican biosphere reserves. *Environmental Conservation*, 36, 180–191.
- Flores-Peredo, R., Vázquez-Domínguez, G. (2016). Influence of vegetation type and season on rodent assemblage in a Mexican temperate forest mosaic. *Therya*, 7(3), 357-369.

- French, A. R. (1993). Physiological ecology of the Heteromyidae: economics of energy and water utilization. En H. H. Genoways & J. H. Brown, *Biology of the Heteromyidae* (págs. 509-538). Utah, Estados Unidos: American Society of Mammalogists, Special Publication. 715 p.
- Giraldo, A. & Moreno, X. (2011). Protocolo para la obtención de datos de mamíferos. En Univalle-Squalus, *Protocolos de investigación en ecosistemas terrestres, intermareales, submareales y pelágicos para el Parque Nacional Natural Gorgona* (págs. 55-83). Cali, Colombia: Editorial Grupo Investigación en Ecología Animal – Univalle. 218 p.
- Gómez-Brenes, R. A., Contreras, I., Braham, J. E. & Bressani, R. (1980). Evaluación química de harinas de morro o jícaron (*Crescentia alata*) preparadas por ensilaje y/o deshidratación. Institución de Nutrición de Centroamérica y panamá. *Archivos Latinoamericanos de Nutrición*, 30(4), 517-538.
- Greenberg, C. H. & Zarnoch, S. J. (2018). A test of the predator satiation hypothesis, acorn predator size, and acorn preference. *Canadian Journal of Forest Research*, 48(2), 237-245.
- Gutiérrez-Granados, G. & Dirzo, R. (2009). Remoción de semillas, herbivoría y reclutamiento de plántulas de *Brosimum alicastrum* (moraceae) en sitios con manejo forestal contrastante de la selva maya, Quintana Roo, México. *Bol. Soc. Bot. Méx*, 85, 51-58.
- Guimãraes, P. R., Lopes, P. F. M., Lyra, M. L. & Muriel, A. P. (2005). Fleshy pulp enhances the location of *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae) fruits by seed-dispersing rodents in an Atlantic forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 1109-1112.
- Hannon, M. J., Jenkins, S. H., Crabtree, R. L. & Swanson, A. K. (2006). Visibility and Vigilance: Behavior and Population Ecology of Uinta Ground Squirrels (*Spermophilus Armatus*) in Different Habitats. *Journal of Mammalogy*, 87, 287-95.

- Helgen, K. M., Russell C. F., Helgen, L. E. & Wilson, D. E. (2009). Generic revision in the holarctic ground squirrel genus *Spermophilus*. *Journal of Mammalogy*, 90(2), 270–305.
- Herrerías-Diego, Y., Quesada, M., Stoner, K. E., Lobo, J. A., Hernández-Flores, Y. & Sanchez, M. G. (2008). Effect of forest fragmentation on fruit and seed predation of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Biological conservation*, 141, 241–248.
- Howe, H. F. & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 201-228.
- Hulme, P. E. (1998). Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. Perspectives in Plant Ecology. *Evolution and Systematics*, 1, 32-46.
- Janzen, D. H. (1971). Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465-492.
- Janzen, D. H. (1982). Fruit traits, and seed consumption by rodents, of *Crescentia alata* (Bignoniaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Amer. J. Bot.*, 69(8), 1258-1268.
- Janzen, D. H. & Martin, P. S. (1982). Neotropical Anachronisms: The Fruits the Gomphotheres Ate. *Science*, 215, 19-27.
- Kelt, D. A., Meserve, P. L. & Gutiérrez, J. R. (2004). Seed removal by small mammals, birds and ants in semi-arid Chile, and comparison with other systems. *Journal of Biogeography*, 31, 931–942.
- Kenward, R. E. (1983). The causes of damage by Red and Grey squirrels. *Mammal Rev.*, 13, 159-166.
- Kingdon, J., Happold, D., Butynski, T., Hoffmann, M., Happold, M. & Kalina, J. (2013). *Mammals of Africa, Volumes 1-6* (1ra ed.) (J. Kingdon, D. Happold, T. Hoffmann, M. Happold & J. Kalina, Ed.) Londres, Reino Unido: Bloomsbury. 3500 p.

- Klenner, W. & Sullivan, P. (2009). Partial and clearcut harvesting of dry Douglas-fir forests: Implications for small mammal communities. *Forest Ecology and Management*, 257, 1078–1086.
- Kotler, B. P. (2014). Risk of Predation and the Structure of Desert Rodent Communities. *Ecological Society of America*, 65, 689–701.
- Laska, M., Luna, B. J. M. & Rodríguez, L. E. 2003. Food preferences and nutrient composition in captive pacas, *Agouti paca* (Rodentia, Dasyproctidae). *Mammalian biology*, 68, 31-41.
- Laundre, J. W. (1998). Effect of ground squirrel burrows on plant productivity in a cool desert environment. *Journal of Range Management*, 51, 638-43.
- Mandujano, S. (1994). Conceptos generales del método de conteo de animales en transectos. *Ciencia*, 45, 203-211.
- Mares, M. A. & Rosenzweig, M. L. (1978). Granivory in North and South American Deserts: Rodents, Birds, and Ants. *Ecological society of America*, 59(2), 235-241.
- Martella, M. B., Trumper, E., Bellis, L. M., Renison, D., Giordano, P. F., Bazzano, G. & Gleiser, R. M. (2012). Manual de Ecología Poblaciones: Introducción a las técnicas para el estudio de las poblaciones silvestres. *Reduca (Biología). Serie Ecología*, 5(1), 1-31.
- Martínez-Orea, Y., Castillo, A. S. & Guadarrama C. P. (2009). La dispersión de frutos y semillas y la dinámica de comunidades. *Ciencias*, 96, 38-41.
- Mendes, C. P. & Cândido-Jr, J. F. (2014). Behavior and Foraging Technique of the Ingram's Squirrel *Guerlinguetus Ingrami* (Sciuridae: Rodentia) in an Araucaria Moist Forest Fragment. *Zoologia (Curitiba)*, 31(3), 209–14.
- Minor, R. & Koprowski, J. L. (2015). Seed Removal Increased by Scramble Competition with an Invasive Species. *PLoS ONE*, 10(12), e0143927.

- Moore, C. R., Simmons, G. F., Wells, L. J., Zalesky, M. & Nelson, W. O. (1934). On the control of reproductive activity in an annual-breeding mammal (*Citellus tridecemlineatus*). *The anatomical record*, 60(3), 279-289.
- Mora-Ascencio, P., Mendoza-Durán, A. & Chávez, C. (2010). Densidad poblacional y daños ocasionados por la ardilla *Sciurus aureogaster*. Implicaciones para la conservación de los viveros de Coyoacán, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 14, 7-22.
- Mota, P. J. F., Mota, J. F., Cueto, M. & Encarna, M. M. (2003). *Flora amenazada de la provincia de Almería* (1ra ed.). (J. F. Mota, M. Cueto & M. M. Encarna, Ed.) Almería, España: Universidad Almería. 329 p.
- Murphy, P. G. & Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 67-88.
- Murray, D. R. (2012). *Seed dispersal* (1ra ed.). (D. R. Murray, Ed.) Londres: Inglaterra: Academic Press. 322 p.
- Nogales, M. & Valido, A. (2000). Endozoocoria. Interacción ecológica y evolutiva. *Investigación y Ciencia*, 284, 34-35.
- Ortiz-Pulido, R. & Rico-Gray, V. (2006). Seed dispersal of *Bursera fagaroides* (Burseraceae): the effect of linking environmental factors. *Southwestern Naturalist*, 51, 11–21.
- Ostfeld, R. S., Manson, R. H. & Canham, C. D. (1997). Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. *Ecology*, 78(5), 1531-1542.
- Palis, F. G., Singleton, G. R., Sumalde, Z. & Hossain, M. (2007). Social and cultural dimensions of rodent pest management. *Integrative Zoology*, 2, 174-183.
- Parshad, V. R., Malhi, C. S., Ahmad, N. & Gupta, B. (1987). Rodent Damage and Control in Peanut Fields in India. *Peanut Science*, 14, 4-6.

- Perea, R., Delibes, M., Polko, M., Suárez, A. & Fedriani, J. M. (2013). Context-dependent fruit-frugivore interactions: partner identities and spatio-temporal variations, *Oikos* 122, 943-951.
- Phung, N. T. M., Brown, P. R. & Leung, L. K-P. (2012). Changes in population abundance, reproduction and habitat use of the rice-field rat, *Rattus argentiventer*, in relation to rice-crop growth stage in a lowland rice agroecosystem in Vietnam. *Wildlife Research*, 39, 250-257.
- Püttker, T., Pardini, R., Meyer-Lucht, Y. & Sommer, S. (2008). Responses of five small mammal species to micro-scale variations in vegetation structure in secondary Atlantic Forest remnants, Brazil. *BMC Ecology*, 8, 9.
- Ramírez-Pulido, J., González-Ruiz, N., Gardner, A. L. & Arroyo-Cabrales, J. (2014). *List of Recent Land Mammals of Mexico, 2014* (1ra ed.). (R. J. Baker, Ed.) Texas, Estados Unidos; Texas Tech University. Natural Science Research Laboratory. 69 p.
- Rodríguez, B. F. M. (2011). *Efecto de los árboles aislados sobre características del suelo en sistemas silvopastoriles en Rivas, Nicaragua*. Tesis de maestría. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Costa Rica. 77 p.
- Rodríguez-Rodríguez, M., Jordano, P. & Valido, A. (2015). Hotspots of damage by antagonists shape the spatial structure of plant–pollinator interactions. *Ecological society of America*. 96, 2181–219.
- Rojas-Robles, R., Gary, S. F. & Muñoz-Saba, Y. (2012). Frugivoría y dispersión de semillas de la palma *Oenocarpus bataua* (Arecaceae) en un bosque de los Andes colombianos. *Rev. Biol. Trop.*, 60(4), 1445-1461.
- Root-Bernstein, M. & Ebersperger, L. A. (2013). Meta-Analysis of the Effects of Small Mammal Disturbances on Species Diversity, Richness and Plant Biomass. *Austral Ecology*, 38(3), 289–99.
- Sánchez, O. (2003). *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México* (1ra ed.). (O. Sánchez, E. Vega, E. Peters & O. Monroy-Vilchis, Ed.) Ciudad de México, México: Instituto Nacional de Ecología. 315 p.

- Sánchez-Cordero, V., Illoldi-Rangel, P., Linaje, M., Sarkar, S., Townsend, P. A. (2005). Deforestation and extant distributions of Mexican endemic mammals. *Biological Conservation*, 126, 465–473.
- Sassi P., Borghi, C., Dacar, M. & Bozinovic, F. (2011). Geographic and seasonal variability in feeding behavior of a small herbivorous rodent. *Acta Theriol*, 56, 35-43.
- Schmitz, O. J., Grabowski, J. H., Peckarsky, B. L., Preisser, E. L., Trussell, G. C. & Vonesh, J. R. (2008). From individuals to ecosystems: toward an integration of evolutionary and ecosystem ecology. *Ecology*, 89(9), 2436-2445.
- Schultz, M. P. (1998). *Gentry's R'o Mayo Plants: The Tropical Deciduous Forest & Environs of Northwest Mexico* (1ra ed.). (P. S. Martin, D. Yetman, M. Fishbein, P. Jenkins, T. R. Van Devender & R. K. Wilson Ed.) Arizona, Estados Unidos: Southwest Center series. University of Arizona Press. 558 p.
- Schupp, E. W., Jordano, P. & Gómez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, 188, 333–353.
- SEMARNAT. (2008). Informe de la situación del medio ambiente en México. Edición 2008. Compendio de Estadísticas Ambientales. Recuperado el 12 de febrero de 2018, de http://apps1.semarnat.gob.mx/dgeia/informe_2008/pdf/completo.pdf
- Steele, M. A., Rompré, G., Stratford, J. A., Zhang, H., Suchocki, M. & Marino, S. (2015). Scatterhoarding rodents favor higher predation risks for cache sites: The potential for predators to influence the seed dispersal process. *Integrative Zoology*, 10, 257–266.
- Suárez-Esteban, A., Delibes, M. & Fedriani, J. M. (2018). Dangerous life at the edge: Implications of seed predation for roadside revegetation. *Appl Veg Sci.*, 21, 55–63.
- Sunyer, P., Muñoz, A., Bonal, R. & Espelta, J. M. (2013). The ecology of seed dispersal by small rodents: a role for predator and conspecific scents. *Functional Ecology*, 27, 1313–1321.

- Thomas, H. G., Swanepoel, D. & Bennett, N. C. (2016). Burrow Architecture of the Damaraland Mole-Rat (*Fukomys damarensis*) from South Africa. *African Zoology*, 51(1), 29–36.
- Thorington, R. W., Koprowski, J. L., Steele, M. A. & Whatton, J. F. (2012). *Squirrels of the world* (1ra ed.). (R. W. Thorington, Ed.) Baltimore, Estados Unidos: JHU Press. 472 p.
- Valdés, A. M. (2003). Las ardillas de México. *Biodiversitas*, 51(4), 8-11.
- Valdés, M. & Ceballos, G. (2014). Tropical ground squirrel. En G. Ceballos, *Mammals of Mexico* (págs. 163-164). Baltimore, Estados Unidos: JHU Press. 984 p.
- Valido, A. & Olesen, J. M. (2007). The importance of lizards as frugivores and seed dispersers. En A. J. Dennis, E. W. Schupp, R. J. Green & D. A. Westcott, *Seed dispersal: theory and its application in a changing world* (págs 124–147). Wallingford, Reino Unido: CAB International. 702 p.
- Vander Wall, S. B. (1994). Seed fate pathways of antelope bitterbrush: dispersal by seed-caching yellow pine chipmunks. *Ecology*, 75(7), 1911-1926.
- Vander Wall, S. B. & Jenkins, S. (2011). Plant-animal interactions and climate: Why do yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*) and eastern chipmunks (*Tamias striatus*) have such different effects on plants?. *Écoscience*, 18(2), 130-137.
- Velasco, V. M. L. (2008). *Un Modelo de Regresión Poisson Inflado con Ceros para Analizar datos de un Experimento de Fungicidas en Jitomate*. Tesis de Maestría. Facultad de estadística e informática. Universidad veracruzana. Veracruz, México.
- Vélez-García, F. & Pérez-Torres, J. (2010). Remoción de semillas por roedores en un fragmento de bosque seco tropical (Risaralda-Colombia). *Revista MVZ Córdoba*, 15, 2223-2233.

- Villar-González, D. (2000). Principales vertebrados plaga en México: situación actual y alternativas para su manejo. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 6(1), 41-54.
- Villa-Ramírez, B., Sánchez-Cordero, V., Villa-Cornejo, B. (1991). La ardilla terrestre *Spermophilus adocetus* (Rodentia: Sciuridae) en la región central de México y su situación taxonómica. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México. Ser. Zool.*, 62(3), 511-519.
- Vivek, B. S., Krivanek, A. F., Palacios-Rojas, N., Twumasi-Afriyie, S. & Diallo, A. O. (2008). *Mejoramiento de maíz con calidad de proteína (QPM): Protocolos para generar variedades QPM* (1ra ed.). (B. S. Vivek, A. F. Krivanek, N. Palacios-Rojas, S. Twumasi-Afriyie & A. O. Diallo, Ed.) Distrito Federal, México: CIMMYT. 56 p.
- Wayne, S. C., Betrán, J. & Runge, E. C. A. (2004). *Corn: Origin, History, Technology, and Production* (1ra ed.). (S. C. Wayne, J. Betrán & E. C. A. Runge, Ed.) New Jersey, Estados Unidos: John Wiley & Sons. 949 p.
- Whitham, T. G., Maschinski, J., Larson, K. C. & Paige, K. N. (1991). Plant responses to herbivory: the continuum from negative to positive and underlying physiological mechanisms. En P. W. Price, T. M. Lewinsohn, W. Fernandes, & W. W. Benson, *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions* (págs. 227- 256) New York, Estados Unidos: John Wiley & Sons. 639 p.
- Whittington-Jones, G. M., Bernard, R. T. F. & Parker, D. M. (2011). Aardvark Burrows: A Potential Resource for Animals in Arid and Semi-Arid Environments. *African Zoology*, 46, 362–70.
- Xiao, Z. & Zhang, Z. (2006). Nut predation and dispersal of Harland Tanoak *Lithocarpus harlandii* by scatter-hoarding rodents. *Acta Oecologica*, 29, 205-213.
- Yensen, E. & Sherman, P. W. (2003). Ground Squirrels: *Spermophilus* and *Amnospermophilus* Species. En G. A. Feldhamer, B. C. Thomson & J. A. Chapman, *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and*

Conservation (págs. 211-231). Baltimore, Estados Unidos: The Johns Hopkins University Press. 1216 p.

- Yi, X., Steele, M. A., Stratford, J. A., Wang, Z. & Yang, Y. (2016). The use of spatial memory for cache management by a scatter-hoarding rodent. *Behav Ecol Sociobiol*, 70, 1527–1534.
- Zaharia, G., Petrencu, L. & Baltag, E. Ş. (2016). Site selection of European ground squirrels (*Spermophilus citellus*) in Eastern Romania and how they are influenced by climate, relief, and vegetation. *Turkish Journal of Zoology*, 40, 917-924.
- Zelditch, M. L., Ye, J., Mitchell, J. S. & Swiderski, D. L. (2017). Rare ecomorphological convergence on a complex adaptive landscape: Body size and diet mediate evolution of jaw shape in squirrels (Sciuridae). *Evolution*, 71(3), 633–649.
- Zhang, Y., Zhang, Z. & Lui, J. (2003). Burrowing rodents as ecosystem engineers: the ecology and management of plateau zokors *Myospalax fontanierii* in alpine meadow ecosystems on the Tibetan Plateau. *Mammal Rev*, 33(3), 284-294.
- Zong, C., Wauters, A., Van Dongen, S., Mari, V., Romeo, C., Martinoli, A., Preatoni, D. & Tosi, G. (2010). Annual variation in predation and dispersal of Arolla pine (*Pinus cembra* L.) seeds by Eurasian red squirrels and other seed-eaters. *Forest Ecology and Management*, 260, 587–594.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Zaveliev, A. A. & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. (1ra ed.). (M. Gail, K. Krickeberg, J. Samet, A. Tsiatis, W. Wong, Ed.) New York, Estados Unidos: Springer Science & Business Media. 574 p.