

ESTUDIO POBLACIONAL DE ROEDORES EN UN BOSQUE DE PINO DEL EJE NEOVOLCÁNICO TRANSVERSAL MEXICANO

VICTOR SÁNCHEZ-CORDERO*
MARÍA CANELA-ROJO*

RESUMEN

Se estudió la demografía y reproducción de tres cricetinos (*Neotomodon alstoni*, *Peromyscus maniculatus* y *Reithrodontomys megalotis*) y un arvicólido (*Microtus mexicanus*), distribuidos en un bosque de coníferas del Eje Neovolcánico Transversal, cerca de México, D.F. *N. alstoni* mostró consistentemente la densidad más alta (9-57 ind./ha), seguido de *M. mexicanus* (6-48 ind./ha), *P. maniculatus* (1-30 ind./ha) y *R. megalotis* (0-10 ind./ha), respectivamente. Las cuatro especies mostraron correlaciones significativas en sus fluctuaciones poblacionales. Los picos de densidad se observaron al final de la época de secas (marzo a mayo de 1978), decreciendo gradualmente hasta el final de las lluvias (octubre de 1978). *N. alstoni* mostró la sobrevivencia más alta (> 12 meses) y no se observaron diferencias significativas entre *P. maniculatus* y *M. mexicanus* (6-8 meses). *R. megalotis* mostró la sobrevivencia más baja (< 4 meses). Los jóvenes alcanzaron una densidad baja (< 10 ind./ha) y representaron un bajo porcentaje de la población en todas las especies (< 20%). Sólo algunos jóvenes de *N. alstoni* y *M. mexicanus* mostraron actividad reproductiva durante el año de su nacimiento. Los picos reproductivos de *P. maniculatus* y *R. megalotis* se observaron en la época de lluvias (julio-octubre de 1978). *N. alstoni* y *M. mexicanus* mostraron una época reproductiva no estacional. *N. alstoni* mostró la mayor proporción de hembras lactantes y el mayor número de periodos de lactancia anuales (20-80%; 0-4), seguido de *M. mexicanus* (10-60%; 0-3), *P. maniculatus* (5-40%; 0-2) y *R. megalotis* (0-25%; 0-1), respectivamente. El lapso observado entre periodos de lactancia consecutivos fue notoriamente mayor al registrado para otras especies distribuidas en habitats boreales o alpinos. Finalmente, se comparan estos resultados con otras poblaciones distribuidas en diferentes ambientes y se contrastan los patrones de historia de vida de estas especies con especies emparentadas distribuidas en ambientes marcadamente estacionales.

Palabras clave: *Peromyscus*, *Microtus*, Eje Neovolcánico Transversal, demografía, reproducción, historia de vida, ambientes no estacionales.

ABSTRACT

Demography and reproduction of three cricetines (*N. alstoni*, *P. maniculatus* and *R. megalotis*) and one arvicolid (*M. mexicanus*) were studied in a pine forest on the Transvolcanic Belt near Mexico City. *N. alstoni* showed consistently the highest population density (9-57 ind./ha), followed by *M. mexicanus* (6-48 ind./ha), *P. maniculatus* (1-30 ind./ha) and *R. megalotis* (0-10 ind./ha), respectively. The four species showed a similar significantly correlated fluctuation of population density. Population peaks were observed at the end of the dry season (March through May 1978) and decreased gradually to the end of the rainy season (October 1978). *N. alstoni* had the highest survivorship (> 12 months) and no significant differences were observed between *P. maniculatus* and *M. mexicanus* (6-8

* Instituto de Biología, Laboratorio de Mastozoología, Departamento de Zoología, UNAM, Apartado postal 70-153, 04510, México, D.F.

months). *R. megalotis* had the lowest survivorship (< 4 months). Juveniles reached low densities (< 10 ind./ha), and constituted a low percentage of the population (< 20%). Only a few young of the year initiated reproduction in *N. alstoni* and *M. mexicanus*, and none of the other species. Reproductive peaks in *P. maniculatus* and *R. megalotis* were observed during the rainy season. *N. alstoni* and *M. mexicanus* reproduced throughout the year. *N. alstoni* showed a higher proportion of lactating females and had more lactating periods per year (20-80%; 0-4) than *M. mexicanus* (10-60%; 0-3), *P. maniculatus* (5-40%; 0-2) and *R. megalotis* (0-25%; 0-1). Interbirth intervals were considerably longer than in cricetids occurring in boreal or alpine habitats. Finally, we compare our results with other populations distributed in different habitats, and contrast the life-history patterns of these species with other congeners studied in strongly seasonal environments.

Key words: *Peromyscus*, *Microtus*, Transvolcanic Belt, demography, reproduction, life-history, non-seasonal environment.

INTRODUCCIÓN

Los roedores constituyen un excelente grupo para abordar aspectos sobre la teoría de historia de vida debido a la facilidad de obtener información poblacional (demográfica y reproductiva) precisa y detallada, indispensable para tratar este tema (Eisenberg, 1981; Fleming, 1975, 1979; French *et al.*, 1975; Millar, 1977).

Existe un interés reciente en contrastar las diferencias demográficas y reproductivas que muestran las poblaciones de una especie, o bien, especies emparentadas, a lo largo de gradientes geográficos, ya sea latitudinales, longitudinales o ambos para evaluar las tácticas de historia de vida de los mamíferos en general (Boyce, 1990; Harvey y Read, 1990; May y Rubenstein, 1984), y roedores en particular (Fleming, 1975; Keller, 1983; Millar, 1984, 1990). Uno de los puntos focales que han resultado de dichas comparaciones ha sido la variación geográfica que muestra la duración de la época de reproducción. Generalmente, las poblaciones o especies distribuidas en ambientes marcadamente estacionales (alpinos o boreales) muestran épocas reproductivas cortas, en tanto las que se distribuyen en ambientes poco o no estacionales (templados o tropicales), muestran épocas de reproducción más largas (Bronson, 1985; Camerum y McClure, 1990; Millar, 1984, 1990). Esta variación geográfica nos obliga a formular preguntas enfocadas a determinar las diferencias poblacionales entre las especies que tienen épocas de reproducción cortas (*e.g.*, distribuidas en ambientes estacionales) con las que tienen épocas de reproducción prolongadas (*e.g.*, distribuidas en ambientes poco o no estacionales).

Un notable número de estudios poblacionales en *Peromyscus* y *Microtus* se han desarrollado en ambientes estacionales de pastizales y bosques templados de Estados Unidos de América y Canadá, detectándose correlaciones significativas entre la duración de la época reproductiva con variables demográficas y reproductivas, que explican cómo persisten las poblaciones en estos hábitats (Merritt, 1984; Keller, 1983; Millar, 1984, 1990; Millar *et al.*, 1979; Millar e Innes, 1983; Taitt y Krebs, 1983).

Ambos géneros están ampliamente representados en México, con un alto número de especies y una extensa distribución geográfica, ocupando una gran variedad de hábitats, tales como selvas, desiertos, bosques semitemplados y pastizales (Baker, 1968; Hoffmann y Koepl, 1983). Este escenario zoogeográfico ofrece

CUADRO 1
 PROMEDIOS ANUALES DE TEMPERATURA Y
 PRECIPITACIÓN EN LA SIERRA DEL AJUSCO*

Mes	Temperatura (°C)	Precipitación (mm)
Enero	9.24	15.29
Febrero	10.33	11.58
Marzo	12.00	15.19
Abril	13.15	37.14
Mayo	13.60	85.47
Junio	12.95	188.69
Julio	11.87	223.03
Agosto	11.92	227.32
Septiembre	11.72	196.72
Octubre	11.16	89.91
Noviembre	10.35	13.57
Diciembre	9.82	9.74

* Basado en datos de 14 años registrados cerca del área de estudio, de acuerdo al Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI, 1970).

una excelente oportunidad para determinar posibles modificaciones demográficas y reproductivas en respuesta a factores bióticos y abióticos de estos ambientes.

El presente estudio examina aspectos poblacionales de tres cricetinos, que incluyen al ratón de los volcanes (*Neotomodon alstoni*) y los ratones de campo (*Peromyscus maniculatus* y *Reithrodontomys megalotis*) y un arvicólido, que incluye al metorito (*Microtus mexicanus*). *N. alstoni* es una especie endémica de esta cadena montañosa, en tanto las otras tres especies muestran una extensa área de distribución en Norteamérica (Hall, 1981). Los objetivos particulares de este trabajo son: 1) determinar la dinámica poblacional de estas especies y 2) documentar si existen diferencias demográficas y reproductivas con otras poblaciones o especies afines distribuidas en diversos ambientes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localización, clima y hábitat. El área de estudio se localiza en el Cerro del Ajusco, sobre las coordenadas 19° 14' latitud norte y 99° 14' longitud oeste, a 2850 metros sobre el nivel del mar, y que corresponde a la Sierra del Ajusco a 15 km al SW de la Ciudad de México. La precipitación y temperaturas promedio basado en 14 años se muestran en el Cuadro 1. La época de lluvias se extiende de mayo a octubre, siendo los meses más lluviosos agosto y septiembre; la época de secas se extiende de noviembre a abril cuando llueve en promedio, menos de 50 mm por mes. La temperatura media anual es moderada, siendo mayo el mes más caluroso, y enero el más frío. El área de estudio se incluye dentro de la Provincia Montañosa Meridional (Rzedowski, 1978), característica de los bosques de coníferas del Eje Neovolcánico Transversal. La composición florística esta representada por varias especies de pinos como *Pinus moctezumae*, *P. hartweggi*, *P. patula*, *P. radiata* y *Cupressus sp.* El stobosque esta conformado principalmente por las gramíneas *Muhlenbergia ma-*

croua, *Stipa ictize* y *Festuca sp.*, y compuestas como *Bacharis glutinosa*. Información más detallada sobre la vegetación de la zona se puede encontrar en Benítez (1986).

El estudio se llevó al cabo de marzo de 1978 a mayo de 1979 cubriendo ocho periodos de colectas (PC). Cada colecta consistió en cinco noches de trampeo (muestreo 1), cinco noches de no trampeo y cinco noches de trampeo (muestreo 2). Se dejó un lapso de 40 días entre los periodos de colecta con el siguiente calendario. (1978): PC 1. 21 de marzo al 7 de abril (M-A); PC 2. 15 de mayo al 29 de mayo (MAY); PC 3. 6 de julio al 20 de julio (JUL); PC 4. 25 de agosto al 8 de septiembre (A-S); PC 5. 17 de octubre al 1 de noviembre (OCT); PC 6. 16 de diciembre al 30 de diciembre (DIC); (1979): PC 7. 8 de febrero al 22 de febrero (FEB) y PC 8. 22 de abril al 6 de mayo (A-M). Se estableció un cuadrante de 144 trampas cubriendo una superficie de 14400 m², marcándose una estación de trampeo cada 110 m a lo largo de 12 hileras (A-L) y 12 columnas (1-12). En cada estación de trampeo se colocó una trampa tipo Sherman, de aluminio, plegadiza de 7.5 × 9.0 × 30.0 cm. El estudio abarcó un total de 11,520 noches-trampa.

Análisis demográfico y reproductivo. La densidad poblacional se estimó mediante el método de enumeración directa para calcular el número mínimo de individuos vivos (NMIV; Krebs, 1966). Este método fue el más consistente en las cuatro especies al compararlo con otros modelos comúnmente usados en estudios de captura y recaptura (Magaña, 1987). Los valores obtenidos por el método de NMIV representan un límite inferior, por lo que puede subestimar la densidad poblacional (Jolly y Dickson, 1983). Es importante mencionar que el método de NMIV supone que la mayoría de los individuos son capturados por el método de colecta empleado. Para demostrar la validez de este supuesto se determinó el índice de trampeo (IT; Hilborn *et al.*, 1976) para cada especie, calculándolo de acuerdo a la tasa de recaptura observada entre los muestreos 1 y 2 para cada PC. La densidad poblacional se calculó incluyendo el área del cuadrante (1.44 ha), y el efecto de borde que considera el área efectiva de muestreo, dada por las trampas del cuadrante. El área efectiva de muestreo se calculó restando una franja de 20 m al perímetro del cuadrante original, resultando en el valor de aproximadamente una hectárea. El valor de 20 m se obtuvo considerando el área de actividad promedio de *N. alstoni*, que fue la especie más abundante en la comunidad de roedores (Canela-Rojo y Sánchez-Cordero, 1984).

Se consideraron adultos aquellos individuos que mostraron a su captura un pelaje maduro y un peso corporal mayor a 30g en *N. alstoni* (Olivera *et al.*, 1986), 20g en *P. maniculatus* (Drickamer y Bernstein, 1972; este estudio), 10g en *R. megalotis* (Fisler, 1971) y 22g en *M. mexicanus* (Machado-Allison, 1960; Vázquez, 1979; este estudio).

La actividad reproductiva en las hembras se evaluó tomando en cuenta dos criterios. Por un lado, se consideraron a las hembras que potencialmente inician un ciclo reproductivo tomando la perforación vaginal como evidencia de receptividad, y a las hembras que terminaron exitosamente un ciclo reproductivo tomando al desarrollo mamario conspicuo como evidencia de lactancia. Ambos estadios permiten analizar la actividad reproductiva de manera complementaria; esto es, comparar al número de hembras que inician un ciclo reproductivo con el número de hembras

que terminan un ciclo reproductivo exitoso (e.g., fecundación, gestación y parto) y por tanto, son las que aportan jóvenes reclutas a la población. Este método es indicativo de la intensidad reproductiva de los individuos dentro de la población. Por otro lado, se consideró la frecuencia reproductiva para las hembras que fueron capturadas recurrentemente para cada especie, determinando el número de periodos de lactancia que mostraron a lo largo del estudio. El lapso mínimo para considerar a dos periodos de lactancia consecutivos fue el de 40 días entre cada PC, para todas las especies. Consideramos que este criterio es confiable debido a que a lo largo del estudio ninguna hembra lactante se observó con evidencias de gestación avanzada; de esta manera, la duración del periodo de gestación, sumado al de la lactancia en estas especies, generalmente es mayor a los 40 días, por lo que es improbable que durante este lapso haya ocurrido un ciclo reproductivo sin haberse registrado (*N. alstoni*: gestación + lactancia = 47-67 días, Olivera *et al.*, 1986; *P. maniculatus*: gestación + lactancia = 45-50 días, Millar, 1990; *R. megalotis*: gestación + lactancia = 35-45 días, Webster y Jones 1982; *M. mexicanus*: gestación + lactancia = 40-50 días, Hortelano y Cervantes, 1989; com. pers.). Finalmente, se consideraron machos reproductivos a aquellos individuos que mostraron los testículos escrotados. Indudablemente, este método sobreestima la actividad reproductiva ya que un macho con testículos escrotados puede no estar en actividad reproductiva durante cierto lapso. Sin embargo, consideramos que un macho con testículos escrotados puede potencialmente mostrar actividad reproductiva.

El análisis estadístico incluyó un análisis de varianza de medidas repetidas (modelo general lineal de ANOVA; Zar, 1984), para comparar incrementos en la densidad poblacional; regresión lineal simple y análisis de covarianza (ANCOVA), para comparar sobrevivencia intersexual e intraespecífica; prueba de t de Student, para comparar el peso corporal entre sexos, y la prueba de ji cuadrada (X^2) para comparar la proporción entre sexos, adultos con jóvenes y de individuos reproductivos con no reproductivos. El análisis de los residuales indicó que los supuestos de normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov; Zar, 1984) y homogeneidad de varianzas (prueba de Bartlett con la modificación de caja; Zar, 1984) en las pruebas paramétricas fueron cumplidos a una $P < 0.05$.

RESULTADOS

En la mayoría de los PC el IT fue mayor al 80%, lo que sugiere que la captura de individuos representa una muestra confiable de la población para cada especie (Cuadro 2). Solamente durante febrero de 1979 se obtuvo un IT igual a 0 para *R. megalotis* ya que durante este PC no se capturaron individuos de esta especie.

La densidad considerando a todas las especies, alcanzó valores máximos en marzo-abril (98 ind./ha) y mayo (92 ind./ha) de 1978. En los meses subsecuentes fue decreciendo hasta alcanzar valores mínimos (22 ind./ha) durante octubre de 1978. En el periodo de diciembre a mayo de 1979, se observó un incremento moderado (47 ind./ha). *N. alstoni* fue consistentemente la especie más abundante (34-58%), seguida de *M. mexicanus* (12-38%), *P. maniculatus* (5-28%) y *R. megalotis* (0-13%) (Cuadro 3). La densidad de *N. alstoni* mostró un pico (57 ind./ha) en

CUADRO 2
 ÍNDICE DE TRAMPEO (IT) PARA HEMBRAS (H) Y MACHOS (M) DE LAS
 CUATRO ESPECIES CAPTURADAS A LO LARGO DE LOS OCHO
 PERIODOS DE COLECTA (PC)*

PC	<i>N. alstoni</i>		<i>P. maniculatus</i>		<i>M. mexicanus</i>		<i>R. megalotis</i>	
	IT		IT		IT		IT	
	H	M	H	M	H	M	H	M
M-A '78	0.94	0.97	0.90	0.87	0.85	0.95	0.95	0.90
MAY	0.97	1.00	0.94	0.90	0.90	1.00	1.00	1.00
JUL	0.88	0.97	0.95	0.84	1.00	1.00	1.00	1.00
A-S	0.97	0.93	1.00	1.00	0.91	0.93	1.00	1.00
OCT	0.87	0.95	0.50	0.66	0.90	0.93	1.00	0.00
DIC	0.90	0.80	0.00	0.50	1.00	1.00	0.00	0.00
FEB '79	0.86	0.88	0.87	1.00	1.00	1.00	1.00	0.71
A-M	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00

* El IT se calculó tomando en cuenta a los individuos capturados en el muestreo 1 y recapturados en el muestreo 2 de cada PC. Durante diciembre de 1978 no se capturaron individuos de *R. megalotis*, por lo que no se pudo calcular su IT para este PC.

CUADRO 3
 REPRESENTATIVIDAD DE LAS CUATRO ESPECIES EN LA COMUNIDAD
 DE ROEDORES*

PC	N	<i>N. alstoni</i>	<i>P. maniculatus</i>	<i>M. mexicanus</i>	<i>R. megalotis</i>
		P	P	P	P
M-A '78	164	50.6	23.2	18.3	7.9
MAY	161	44.1	20.5	31.7	3.7
JUL	148	49.6	16.2	24.6	9.9
A-S	76	57.9	6.6	34.2	1.3
OCT	37	56.8	5.4	37.8	0.0
DIC	78	41.0	19.2	26.9	12.9
FEB '79	65	33.9	27.7	32.3	6.1
A-M	76	42.1	25.0	11.8	21.1

* Número total de individuos capturados (N); porcentaje de cada especie (P); periodos de colecta a lo largo del estudio (PC).

marzo-abril, con un decremento significativo ($P < 0.001$) hasta alcanzar un mínimo en octubre (16 ind./ha) de 1978. *P. maniculatus* mostró un pico en marzo-abril (30 ind./ha) con un decremento significativo ($P < 0.001$), para alcanzar un mínimo (1 ind./ha) en octubre de 1978. *R. megalotis* mostró picos (10 ind./ha) en marzo-abril y julio de 1979 y abril-mayo de 1979. No se capturaron individuos de esta especie en octubre de 1978. *M. mexicanus* mostró un pico (48 ind./ha) con un decremento significativo ($P < 0.001$) para alcanzar un mínimo (14 ind./ha) en octubre de 1978 (Fig. 1A-D). Se observó una correlación significativa y positiva entre las densidades de *N. alstoni* con *P. maniculatus* ($r = 0.79$) y *M. mexicanus* ($r = 0.73$), y entre *P. maniculatus* con *R. megalotis* ($r = 0.60$) y *M. mexicanus* ($r = 0.62$; $P < 0.05$, en todos los casos). No se observaron correlaciones significativas entre las densidades de *R. megalotis* con *N. alstoni* y *M. mexicanus* ($P > 0.10$, en ambos casos). A pesar de que el descenso poblacional entre las especies fue similar durante 1978, la pérdida de

individuos por especie fue diferente. La densidad de *N. alstoni* bajó 74.7% de marzo a octubre, la de *P. maniculatus* bajó 94.7%, la de *M. mexicanus* bajó 72.5%, en tanto la de *R. megalotis* bajo un 100% durante ese lapso.

La proporción de adultos capturados durante el estudio fue significativamente mayor a la de jóvenes en todas las especies ($P < 0.001$). En *N. alstoni* se observó presencia de jóvenes en todos los meses, excepto julio de 1978 y febrero de 1979. En *P. maniculatus* se capturaron jóvenes solamente durante marzo-abril, mayo y octubre de 1978. *R. megalotis* mostró jóvenes únicamente durante marzo de 1978. Los jóvenes de *M. mexicanus* fueron capturados en todos los meses, excepto diciembre de 1978 y abril-mayo de 1979.

Al comparar las curvas de sobrevivencia de los individuos adultos entre sexos y por especie, se observó que *N. alstoni* y *M. mexicanus* presentaron diferencias significativas en el ANCOVA. Las hembras mostraron una curva de sobrevivencia mayor que los machos en la época de lluvias y de secas en *N. alstoni* ($P < 0.01$, en lluvias y secas), pero menor que los machos en *M. mexicanus* ($P < 0.001$ y $P < 0.01$, en lluvias y secas, respectivamente). En *P. maniculatus* no se observaron diferencias significativas entre ambos sexos en las dos épocas ($P > 0.10$, en lluvias y secas). No se pudo comparar la sobrevivencia entre sexos en *R. megalotis* debido al bajo número de capturas en esta especie, aunque se recapturaron machos durante periodos más prolongados que en las hembras, tanto en la época de lluvias como de secas. Al comparar las curvas de sobrevivencia entre las cuatro especies se observó

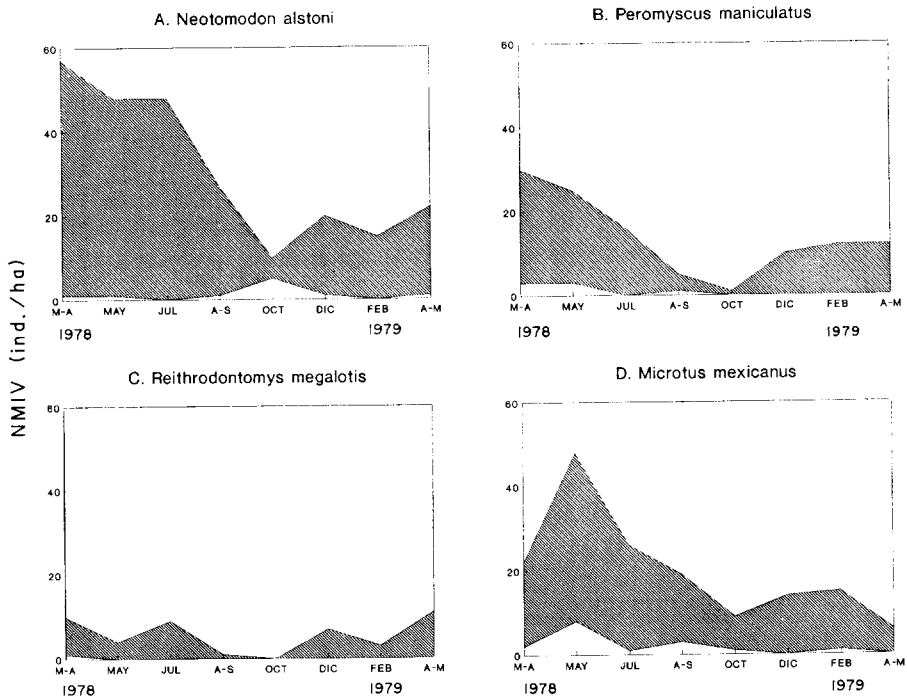


Fig. 1. Fluctuación poblacional de las cuatro especies de roedores considerando a los individuos adultos (líneas diagonales) y juveniles (área punteada). Los periodos de captura en los meses correspondientes se detallan en la sección de Materiales y Métodos.

que la sobrevivencia de *N. alstoni* es mayor a la de *P. maniculatus* y *M. mexicanus* ($P < 0.01$ en ambos casos en lluvias; $P < 0.01$ y $P < 0.001$, en secas respectivamente). No se observaron diferencias significativas entre las curvas de sobrevivencia de *P. maniculatus* con *M. mexicanus* ($P > 0.10$ en lluvias y secas), pero sí entre *R. megalotis* con *P. maniculatus* y *M. mexicanus* ($P < 0.01$, en lluvias en ambos casos y, $P < 0.001$ en secas en ambos casos). Finalmente, se observó una menor sobrevivencia individual en la época de lluvias comparada a la de secas en todas las especies ($P < 0.01$ a 0.001).

La sobrevivencia de jóvenes se calculó para la época de lluvias y de secas, comparando el número esperado con el observado de jóvenes. El número esperado se estimó multiplicando el número de hembras lactantes por el tamaño promedio de camada de 3.0 para *N. alstoni* (Martín y Alvarez, 1982; Hoth, 1986), 4.5 para *P. maniculatus* (Drickamer y Bernstein, 1972, considerando una población de Atotonilco, México), 4.0 para *R. megalotis* (Hooper, 1952) y 2.8 para *M. mexicanus* (Hortelano y Cervantes, 1989). La sobrevivencia de jóvenes durante la época de lluvias y secas fue notoriamente baja en todas las especies, oscilando entre 0 y 25%; asimismo, se nota una tendencia de una mayor sobrevivencia de jóvenes durante la época de lluvias comparada a la de secas (Cuadro 4).

La relación de sexos mostró resultados contrastantes entre las especies. Tanto *N. alstoni* como *P. maniculatus* no mostraron desviaciones significativas en la proporción de sexos 1:1 considerando al número total de individuos capturados ($P > 0.1$, $N = 199$ y $N = 76$, respectivamente). *R. megalotis* y *M. mexicanus* mostraron una desviación significativa en la proporción de sexos 1:1 al considerar el número total de individuos capturados a lo largo del estudio ($0.0005 < P < 0.005$, $N = 98$, 53.6% de hembras y, $0.005 < P < 0.05$, $N = 38$, 61.4% de machos, respectivamente). Sin embargo, una mejor interpretación de la proporción de sexos resulta analizándola en relación a la época de lluvias y secas, e.g., periodos reproductivos y no reproductivos. La proporción de sexos considerando la época de lluvias y época de secas resultaron en diferencias significativas para ciertas especies. En *N. alstoni* se observó una diferencia significativa durante la época de lluvias y secas ($0.0005 < P$

CUADRO 4
VALORES DE SOBREVIVENCIA DE INDIVIDUOS JÓVENES DURANTE
LAS ÉPOCAS DE LLUVIAS Y SECAS*

Especie	Lluvias					Secas				
	TC	HL	E	O	P	HL	E	O	P	
<i>P. alstoni</i>	3.0	72	216	15	< 0.0001	17	51	4	< 0.0001	
<i>P. maniculatus</i>	4.5	12	54	10	< 0.0001	8	36	0	< 0.0001	
<i>R. megalotis</i>	4.0	3	12	2	< 0.0001	6	24	0	< 0.0001	
<i>M. mexicanus</i>	2.8	27	76	21	< 0.001	12	34	2	< 0.0001	

* La época de lluvias incluyó los periodos de colecta (PC) correspondientes a los meses de mayo a octubre de 1978 y la época de secas, los PC de los meses de diciembre de 1978 a mayo de 1979. Se indica con la P, el valor de significancia de la prueba de χ^2 .

Clave: TC= Tamaño promedio de camada; HL= Número de hembras lactantes; E= Número de jóvenes esperados (TC X HL); O= Número de jóvenes capturados.

CUADRO 5
VALORES PROMEDIO DEL PESO CORPORAL (G) PARA AMBOS SEXOS EN LAS CUATRO ESPECIES DE
ROEDORES A LO LARGO DEL ESTUDIO*

PC	<i>P. alstoni</i>		<i>P. maniculatus</i>		<i>M. mexicanus</i>		<i>R. megalotis</i>									
	H	M	H	M	H	M	H	M								
M-A '78	40	37.6(3.9)	45	36.2(3.1)	3	21.3(2.9)	5	24.0(2.5)	20	27.1(3.2)	10	27.6(2.6)	5	13.4(2.2)	8	12.8(2.6)
MAY	36	37.1(5.3)	37	37.2(3.5)	19	20.9(3.1)	12	23.2(2.9)	33	26.8(4.1)	26	27.7(3.4)	1	10.0(0.0)	5	12.1(2.3)
JUL	35	38.8(4.1)	29	39.5(4.0)	12	22.5(3.3)	12	23.4(2.3)	22	28.7(3.0)	18	26.5(3.3)	8	13.9(1.8)	6	12.7(1.1)
A-S	22	41.4(8.3)	18	36.7(5.5)	1	24.2(0.0)	3	24.9(1.6)	8	27.9(3.7)	12	28.4(4.4)	1	15.3(0.0)	0	0
OCT	9	37.3(9.5)	10	33.3(6.9)	0	0	2	18.6(0.8)	8	26.1(2.1)	5	28.8(1.6)	0	0	0	0
DIC	14	39.0(6.9)	18	35.7(3.8)	8	27.4(3.1)	12	29.0(2.8)	8	27.4(3.1)	12	29.0(2.8)	4	16.6(3.9)	6	8.6(1.7)
FEB '79	7	37.3(5.4)	18	37.3(3.5)	9	20.9(2.1)	10	26.3(3.3)	11	25.0(3.9)	10	26.3(3.3)	1	10.7(0.0)	3	10.3(1.5)
A-M	18	38.8(5.7)	18	37.3(3.6)	10	21.7(4.1)	9	20.7(4.6)	2	27.3(0.8)	7	24.9(1.7)	6	8.9(2.6)	10	10.7(1.4)

* En este análisis se incluyeron individuos jóvenes y adultos. Se proporciona +/- una desviación estándar entre paréntesis para los promedios; el tamaño de muestra se indica en cursivas subrayada y las hembras y machos se indican con las letras H y M, respectivamente. PC= Período de colecta.

< 0.005 , $N = 114$, 54.8% de hembras y $0.01 < P < 0.025$, $N = 85$, 55.3% de machos, respectivamente). En *P. maniculatus* se observó una diferencia significativa en lluvias, pero no en secas ($P < 0.05$, $N = 64$, 53.1% de hembras y $P > 0.10$, $N = 12$, respectivamente), al igual que *M. mexicanus* ($0.01 < P < 0.025$, $N = 71$, 54.6% de hembras y, $P > 0.10$, $N = 32$, respectivamente). *R. megalotis* mostró una diferencia significativa durante la época de secas, pero no de lluvias ($0.01 < P < 0.025$, $N = 16$, 62.8% de machos y $P > 0.1$, $N = 20$, respectivamente).

En *N. alstoni*, *R. megalotis* y *M. mexicanus* no se observaron diferencias significativas entre el peso de machos y hembras ($P > 0.1$, en todos los casos). Los machos de *P. maniculatus* fueron significativamente más pesados que las hembras ($P < 0.05$). La variación de peso en los meses fue mínima en *N. alstoni* (36-41 g) y *M. mexicanus* (25-29 g). *P. maniculatus* y *R. megalotis* mostraron fuertes variaciones de peso (19-27 g y 9-17 g, respectivamente) (Cuadro 5).

Todas las especies mostraron actividad reproductiva durante la época de lluvias, aunque se notaron diferencias en el porcentaje de hembras receptoras y lactantes entre las especies a lo largo del estudio. En *N. alstoni* se observaron altos porcentajes ($> 75\%$) de hembras receptoras en todos los meses, excepto en febrero de 1979. Los porcentajes de hembras lactantes fueron moderados (40-70%), observándose un pico de lactancia durante la época de lluvias (julio-agosto) y un decremento durante el final de la época de secas (febrero-mayo) en 1979. Los machos mostraron una intensa actividad reproductiva durante la época de lluvias (70-100%), observándose un fuerte descenso e la reproducción durante la época de secas (30-40%; Fig. 2A). En *P. maniculatus* se observó un incremento en el porcentaje de hembras receptoras (20-100%) durante la época de lluvias y un pico ($> 60\%$) en la época de secas correspondiente al periodo de diciembre a mayo de 1979. En contraste, se observaron bajos porcentajes de hembras lactantes ($< 40\%$), y sólo se observó un pico de hembras lactantes durante la época de lluvias. Los machos mostraron un incremento en la actividad reproductiva durante la época de lluvias (60-100%) y un decremento durante la época de secas (60%; Fig. 2B). *R. megalotis* mostró porcentajes similares de hembras receptoras y lactantes, observándose un fuerte incremento y pico de actividad reproductiva durante la época de lluvias (0-100%) y, un decremento conspicuo durante la época de secas (0-30%), aunque el número de hembras capturadas fue bajo. Este patrón de reproducción fue similar en los machos, observándose que todos los individuos capturados en época de lluvias mostraron testículos inguinales, en tanto los capturados en época de secas, mostraron bajos porcentajes en actividad reproductiva (0-40%; Fig. 2C). Finalmente, *M. mexicanus* mostró una moderada actividad de hembras receptoras a lo largo del estudio ($> 50-60\%$). En contraste, se observaron bajos porcentajes de hembras lactantes ($< 40\%$) en casi todas las colectas, en tanto sólo se observó un pico durante la época de secas en los meses de diciembre y abril de 1979. Los machos mostraron una intensa actividad durante la época de lluvias (70-100%) y un marcado decremento en la reproducción durante la época de secas (0-40%; Fig. 2D).

Todas las hembras capturadas en una sola ocasión ($n = 76$), no mostraron actividad reproductiva. Más del 80% ($n = 130$) de las hembras en las cuatro especies que fueron capturadas en dos o más PC mostraron un sólo periodo de lactancia. En *N. alstoni*, el 65% de las hembras capturadas en dos o más PC presentaron un

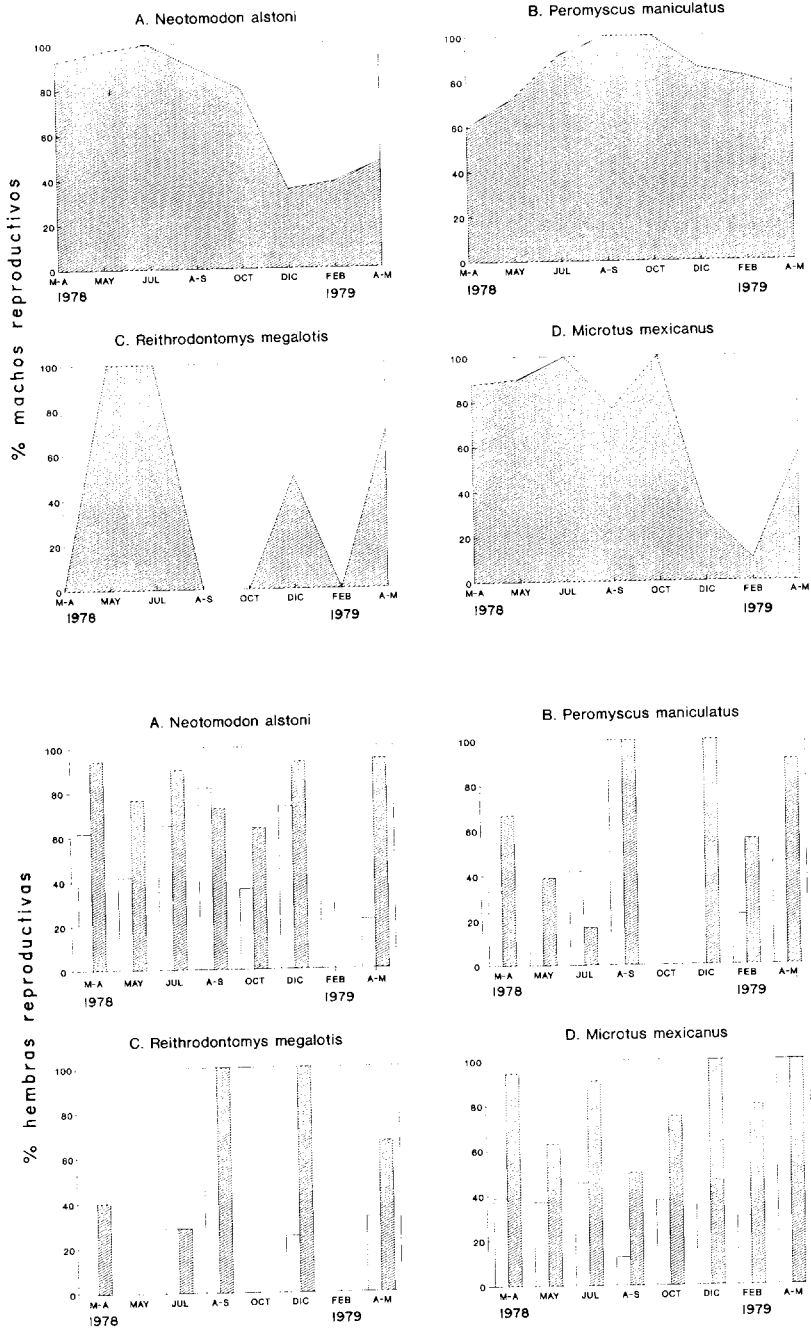


Fig. 2. Intensidad reproductiva en las cuatro especies considerando al porcentaje de individuos reproductivos, incluyendo solamente adultos. En las hembras se consideró a la receptividad (barra con diagonales) y lactancia (barra punteada). En los machos, se consideró la posición escrotal de los testículos (área con líneas diagonales) para (A) *N. alstoni*, (B) *P. maniculatus*, (C) *R. megalotis* y (D) *M. mexicanus*.

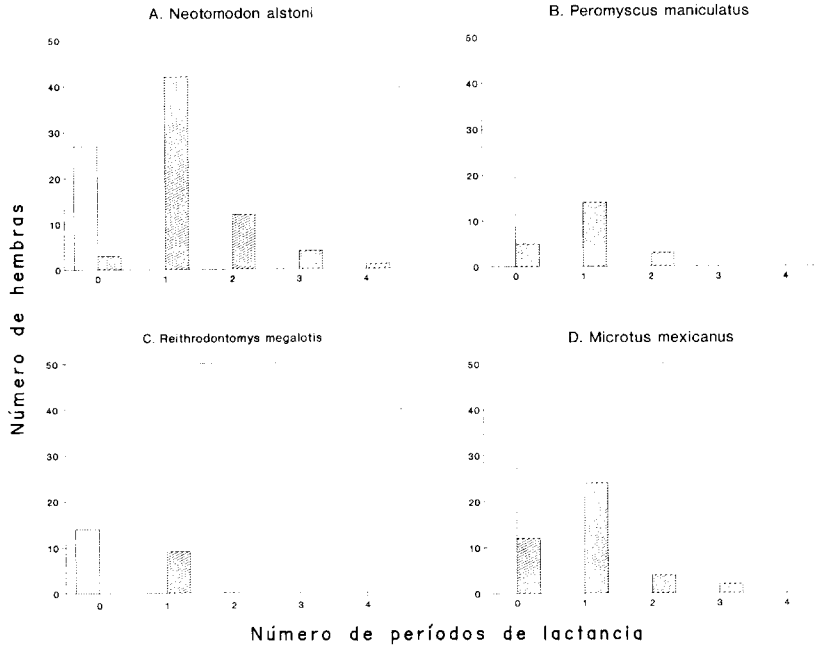


Fig. 3. Frecuencia reproductiva considerando al número de periodos de lactancia consecutivos que mostraron las hembras a lo largo de un año. Se incluyeron a las hembras que fueron capturadas en una sola ocasión y que no mostraron evidencia de lactancia (barra en diagonales) y aquellas que fueron capturadas en una o más ocasiones y que mostraron evidencia de lactancia (barra con puntos).

periodo, el 17% mostró dos periodos, el 13% tres periodos y sólo una hembra mostró cuatro periodos de lactancia durante el estudio. El 4% de las hembras no mostraron evidencia de lactancia (Fig. 3A). El intervalo entre dos periodos de lactancia consecutivos fue de 53.07 ± 22.14 días. En *P. maniculatus*, el 65% de las hembras capturadas en dos o más PC mostraron un periodo de lactancia, el 15% mostró dos periodos y el 20% no mostró ningún periodo de lactancia (Fig. 3B). El intervalo entre dos periodos de lactancia consecutivos fue de 46.6 ± 9.42 días. Todas las hembras de *R. megalotis* capturadas en dos o más PC mostraron un periodo de lactancia. No se calculó en esta especie el intervalo entre dos periodos de lactancia consecutivos (Fig. 3C). En *M. mexicanus*, el 60% de las hembras capturadas en dos o más PC mostró un periodo, el 20% mostró dos periodos, el 8% mostró tres periodos y el 12% no mostró ningún periodo de lactancia (Fig. 3D). El intervalo entre dos periodos de lactancia consecutivos fue de 42.5 ± 6.6 días.

DISCUSIÓN

Demografía. Las cuatro especies mostraron fluctuaciones de densidad similares. Los picos poblacionales se observaron al final de la época de secas y principios de la época de lluvias de 1978 (marzo-mayo), y los valores mínimos se observaron al

final de la época de lluvias de 1978 (octubre). En la época de secas al final de 1978 y principios de 1979 (diciembre-mayo), las especies mostraron un incremento poblacional.

El patrón de fluctuación poblacional observado en las cuatro especies sugiere que las especies responden de manera similar, a variables ambientales de este habitat. Un factor a considerar *a priori* por su influencia sobre la demografía y reproducción en pequeños mamíferos es la disponibilidad de alimento (Millar, 1987, 1988; Taitt y Krebs, 1983). Existe evidencia directa de que las tres especies de cricétidos (*N. alstoni*, *P. maniculatus* y *R. megalotis*) consumen recursos alimenticios similares, tales como polen, semillas, hongos y material vegetal de plantas rastreras que conforman el sotobosque de este habitat (Prieto, 1988). Por su parte, *M. mexicanus* se alimenta principalmente de material vegetal, incluyendo flores de plantas rastreras y semillas de las gramíneas de este y otros hábitats similares (Cervantes, 1987; Corona, 1980; Gómez, 1989; Sánchez-H., 1981; Sánchez-H. *et al.*, 1981).

Se ha determinado que las gramíneas y plantas rastreras que conforman el sotobosque de este habitat presentan picos de floración y producción de semillas en la época de lluvias (Benítez, 1986; Prieto, 1988; Gómez, 1989), lo que sugiere que la disponibilidad de alimento alcanza valores máximos durante este periodo. Curiosamente, las densidades poblacionales de las cuatro especies mostraron un decremento a lo largo de la época de lluvias, aunque los picos reproductivos se observaron durante este lapso (Figs. 1A-D y 2A-D). Es improbable que el decremento poblacional se deba a una fuerte competencia interespecífica, debido a la correlación positiva observada entre la densidad poblacional de las especies. Se ha demostrado que algunas especies de *Microtus* y *R. megalotis* pueden competir en habitats donde se distribuyen simpátricamente (Heske *et al.*, 1984; Heske y Repp, 1986). No se observó una correlación significativa entre las densidades de *M. mexicanus* y *R. megalotis* en el Ajusco (Sánchez-Cordero, 1980), lo que sugiere una ausencia de exclusión competitiva en ambas especies. Quizá la baja poblacional de las cuatro especies durante la época de lluvias se deba a un aumento en las interacciones agonísticas, que resulte en un decremento en la capturas de los individuos, ya sea por emigración, muerte, o ambas. Se ha observado que individuos reproductivos muestran una mayor conducta agonística que los no reproductivos en estas especies (Méndez, 1988). En otras especies de *Peromyscus* y *Microtus*, se ha demostrado que los decrementos poblacionales pueden explicarse por un aumento en la conducta agonística de individuos reproductivos sobre los no reproductivos (Fairbain, 1977; Wolfe, 1990; Lidicker, 1983).

Las fluctuaciones poblacionales observadas en el Ajusco contrastan con las observadas para otras poblaciones estudiadas en diferentes años o localidades. Por ejemplo, Sánchez-H., *et al.*, (1990) demuestran que *N. alstoni* (referido como *Neotodon alstoni* en ese estudio) y que se realizó en el Ajusco, pero en años subsiguientes, presenta fluctuaciones multianuales significativas, en donde los valores máximos y mínimos en la densidad poblacional se suceden de manera poco predecible durante las épocas de lluvias y secas. En contraste, la presencia de individuos jóvenes muestra un patrón predecible, observándose picos durante la época de lluvias, y densidades mínimas o ausencia de éstos, durante la época de secas. Sin

embargo, la variación en la densidad poblacional es similar a la del presente estudio. En contraste, Glendinning y Brower (en prensa) observaron que *N. alstoni* alcanzó densidades menores a 10 ind./ha y fue la especie más inconspicua en la composición de la comunidad de roedores capturados durante los meses invernales (enero a marzo), en un bosque de pinos ubicado en Sierra Chincua, Michoacán (Cuadro 6).

Cervantes (1987) informa sobre la dinámica poblacional de *P. maniculatus*, *R. megalotis* y *M. mexicanus* en un pastizal salino en Texcoco. La densidad poblacional de *P. maniculatus* en Texcoco fue menor a la del Ajusco, mostrando picos al final de la época de secas y lluvias, y valores mínimos en la época de secas y al inicio de la época de lluvias. En zonas templadas de Norteamérica, *P. maniculatus* muestra densidades poblacionales similares a las señaladas en el Ajusco y Texcoco (Anthony *et al.*, 1981), aunque se han llegado a registrar hasta 250 ind./ha en Canadá (Sexton *et al.*, 1982). En contraste, la densidad poblacional de *R. megalotis* fue notoriamente más alta en Texcoco que en el Ajusco, donde alcanzó hasta 60 ind./ha, mostrando picos en la época de secas y valores mínimos en la época de lluvias. En habitats xerófitos, las poblaciones de *R. megalotis* alcanzan picos de densidad menores a cinco ind./ha (Brown y Zeng, 1990; Packard, 1971). En bosque de pino, Glendinning y Brower (1990) encontraron picos de densidad de 15 ind./ha en *R. sumichastri*, especie relacionada con *R. megalotis*, valor similar al observado en el Ajusco. Finalmente, la densidad poblacional de *M. mexicanus* en Texcoco fue similar a la del Ajusco, pero mostró picos en la época de secas y al final de la época de lluvias, y valores mínimos al final de la época de secas. Esta especie mostró una densidad de siete ind./ha en la Sierra Chincua (Glendinning y Brower, 1990), que es menor al observado en el Ajusco. En contraste, una población estudiada en un prado urbano en México, D.F., (Tlalpan) mostró las densidades más altas informadas para esta especie, alcanzando hasta 1475 ind./ha. Los picos poblacionales se observaron durante la época de lluvias (Corona, 1980; Sánchez-H., 1981). *M. mexicanus* mostró una densidad poblacional similar al Ajusco mostrando picos durante la época de lluvias en un bosque de coníferas, en Nuevo México, EUA (Conley, 1976) (Cuadro 6).

Reproducción. Las tres especies de cricetinos, *N. alstoni*, *P. maniculatus* y *R. megalotis* mostraron picos reproductivos durante los meses más húmedos de la época de lluvias, que coincide con la mayor disponibilidad del alimento que consumen (Prieto, 1988; Gómez, 1989). *M. mexicanus* mostró picos reproductivos durante la época de secas. *N. alstoni* y *M. mexicanus* mostraron una época reproductiva no estacional, observándose presencia de hembras lactantes en todos los meses del estudio. Asimismo, en ambas especies se observó que algunos individuos capturados como jóvenes durante marzo-abril y mayo, mostraron actividad reproductiva en octubre de 1978 (dos hembras y un macho en *N. alstoni* y dos hembras y dos machos en *M. mexicanus*). Esto demuestra que los individuos de ambas especies pueden reproducirse en el mismo año en que nacieron. En contraste, *P. maniculatus* y *R. megalotis* mostraron una marcada estacionalidad, resaltando la escasa presencia o ausencia de hembras lactantes durante la época de secas. En ambas especies, no se observaron jóvenes que hayan mostrado actividad reproductiva en el año de su nacimiento; esto tal vez se deba a la marcada estacionalidad reproductiva y a la baja sobrevivencia de jóvenes. Por su parte, en las cuatro

CUADRO 6
 INFORMACIÓN SINÓPTICA DE LA HISTORIA DE LA VIDA DE TRES ESPECIES DE ROEDORES CRICÉTINOS (*N. ALSTONI*, *P. MANICULATUS* Y *R. MEGALOTIS*) Y UN ARVICOLIDO (*M. MEXICANUS*). COMPARANDO VARIABLES DEMOGRÁFICAS Y REPRODUCTIVAS ENTRE ALGUNAS POBLACIONES ESTUDIADAS EN DIFERENTES HABITATS.

Densidad ind./ha	Fluctuación ind./ha	Época de reproducción*	Camadas por año	Tamaño de camada	Productividad anual por hembra	Madurez sexual (días)/ EPP ^x	Probabilidad anual de supervivencia	Localidad hábitat duración (años)	Referencia
(meses) min-máx	(meses) min-máx	(meses)	(máx)	promedio min-máx	(máx)				
<i>N. alstoni</i> 9.0-57.0	final lluvias (oct)	final No estacional (ene-dic)	4	(3.0,1.6)	12	40/si	0.30	Ajusco, D.F. pino zacatón/ 1978-1979	Este estudio <i>et al.</i> , 1990
11.8-45.1	inicio lluvias (oct)	final No estacional (ene-dic)						Ajusco, D.F. pino zacatón/ 1979-1984	Sánchez-H., <i>et al.</i> , 1990
0.0-4.0		(ene-mar) ?						Sierra Chincua, Mich/ pino zacatón/ 1978-1979	Glennndining y Brower, 1990
<i>P. maniculatus</i> 1.0-30.0	final lluvias (oct)	final estacional (jul-sep)	2			35/si	0.06	Ajusco, D.F. pino zacatón/ 1978-1979	Este estudio
1.4-15.2	inicio final (mar-abr)	estacional	1						
5.0-40.0		estacional (may-oct)	1.8-4.0	(3.1-5.8,1.9)	12	49/si	0.02-0.07	Texcoco, D.F. pastizal, salino/ 1985-1986	Cervantes, 1987
								E.U.A., Canadá/ pino, pastizal varios	Millar, 1984, 1990

* Se consideró época de reproducción al lapso desde la primera hasta la última hembra, que presentaron actividad reproductiva durante el año de 1978. + Especies que muestran estro posparto en condiciones de laboratorio, basados en datos de Olivera, *et al.* (1986) para *N. alstoni*; Millar (1984) para *P. maniculatus*; Webster y Jones (1982) para *R. megalotis* y Machado-Allison (1960) para *M. mexicanus*.

Cuadro 6. continúa

Densidad ind./ha	Fluctuación ind./ha	Época de reproducción*	Camadas por año	Tamaño de camada	Productividad anual por hembra	Madurez sexual (días)/ EPP ^x	Probabilidad anual de supervivencia	Localidad hábitat duración (años)	Referencia
(meses) min-máx	(meses) min-máx	(meses)	(máx)	promedio min-máx	(máx)				
<i>R. megalotis</i> 0.0-10.0	inicio lluvias secas y lluvias (may)	estacional (jul-sep)	1			120/si	0.05	Ajusco, D.F. pino-zacatón/ 1978-1979	Este estudio
19.6-57.7	final lluvias secas (ago)	estacional (jun-oct)	2				0.06	Texcoco, D.F. pastizal salino/ 1985-1986	Cervantes, 1987
<i>M. mexicanus</i> 6.0-48.0	final lluvias secas (oct)	no estacional (ene-dic)	3		9		0.05	Ajusco, D.F. pino-zacatón/ 1978-1979	Este estudio
26.5-59.6	final secas (ene)/ finales lluvias (sep)	medidos no estacional (ene-dic)	3	(2.86,2.4)	9		0.07	Texcoco, D.F. pastizal salino/ 1985-1986	Cervantes, 1987
0.0-7.0		(ene-mar)						Sierra Chincua, Mich/ pino-zacatón/ ene-nov 1985-1988)	Glennining y Brower, 1990

* Se consideró época de reproducción al lapso desde la captura de la primera hasta la última hembra, que presentaron actividad reproductiva durante el año de 1978. + Especies que muestran estró posparto en condiciones de laboratorio, basados en datos de Olivera, et al. (1986) para *N. alstoni*; Millar (1984) para *P. maniculatus*; Webster y Jones (1982) para *R. megalotis* y Machado-Allison (1960) para *M. mexicanus*.

especies, los machos mostraron mayores porcentajes de reproducción durante la época de lluvias que de secas.

En otros estudios, se ha demostrado que *N. alstoni* presenta pequeñas variaciones en duración de la época de reproducción, desde no estacional (Sánchez-H., *et al.*, 1990) hasta moderadamente estacional durante la época de lluvias, aunque se observó cierta actividad reproductiva durante todo el año (Prieto, 1988; Gómez, 1989). *P. maniculatus* mostró en Texcoco una marcada estacionalidad reproductiva que abarcó cinco meses del año durante la época de lluvias (Cervantes, 1987); en habitats boreales y templados, esta especie muestra una significativa variación en la duración de la época reproductiva, que va de dos meses en poblaciones al norte de Canadá, hasta todo el año, en bosques templados de Norteamérica (Millar, 1984, 1990). *R. megalotis* mostró también una marcada variación en la estacionalidad reproductiva, desde no estacional (Fisler, 1971) hasta una marcada estacionalidad durante la época de lluvias (Cervantes, 1987; Brown y Zeng, 1990). Finalmente, *M. mexicanus* presenta un patrón marcadamente estacional en ciertas poblaciones durante la época de lluvias (Cervantes, 1987; Conley, 1976), aunque se sospecha de un patrón moderado a no estacional para otras poblaciones (Baker, 1956; Corona, 1980; Sánchez-H., 1981).

En general, las cuatro especies mostraron un mayor porcentaje de hembras receptivas que de hembras lactantes, aunque se observaron diferencias significativas entre las épocas del año y entre las especies. Las tres especies de cricetinos no mostraron diferencias significativas entre ambos estadios reproductivos durante la época de lluvias ($P > 0.10$) lo que sugiere que la mayoría de las hembras receptivas alcanzaron, por lo menos, un periodo de lactancia durante esta época. *P. maniculatus* y *R. megalotis* mostraron diferencias significativas entre ambos estadios reproductivos durante la época de secas ($P < 0.0001$ en ambas especies), lo que sugiere que un alto número de hembras receptivas no alcanzaron un periodo de lactancia durante esta época. *N. alstoni* mostró una diferencia significativa, aunque no tan marcada como en las otras dos especies ($P < 0.01$), lo que sugiere que un alto número de hembras receptivas alcanzó, por lo menos, un periodo de lactancia durante la época de secas. Por su parte, *M. mexicanus* mostró, consistentemente, una mayor proporción de hembras receptivas que la lactantes, tanto en época de lluvias como de secas ($P < 0.001$ y $P < 0.01$, respectivamente). Esto sugiere que un alto número de hembras receptivas no alcanzaron un periodo de lactancia, aún durante los meses en que se observaron picos en los porcentajes de hembras lactantes (Figs. 2A-D y 3A-D).

Lamentablemente, no se pudo contrastar la proporción de hembras receptivas con lactantes de otras poblaciones con este estudio. Como alternativa, se compara la intensidad reproductiva considerando al porcentaje de hembras lactantes que se informa en otros estudios. En Texcoco, *P. maniculatus* mostró generalmente una baja actividad reproductiva, aunque se observó un pico de 73% de hembras reproductivas, en uno de los cuadrantes muestrados. En contraste, *R. megalotis* mostró una intensa actividad reproductiva, alcanzando un promedio de 64%. *M. mexicanus* alcanzó en los picos reproductivos un 50% de actividad en las hembras (Cervantes, 1987), en tanto en Tlalpan, los picos reproductivos alcanzaron de 90-100% de actividad en las hembras durante tres meses (Corona, 1981; Sánchez-H., 1981). En

general, las poblaciones de *P. maniculatus* distribuidas en zonas templadas en Canadá, alcanzan mayores porcentajes de hembras lactantes durante la época reproductiva comparada al Ajusco y Texcoco (Millar, 1984; Millar e Innes, 1985). Por su parte, una población de *M. mexicanus* estudiada en Nuevo México, EUA, mostró hasta un 80% de actividad reproductiva en las hembras (Conley, 1976). No existen datos en *N. alstoni* y *R. megalotis* de otras localidades que permitan comparar la intensidad reproductiva.

Las hembras de *N. alstoni* y *M. mexicanus* mostraron un mayor número de periodos de lactancia tal vez como resultado de una época de reproducción prolongada no estacional. En contraste, las hembras de *P. maniculatus* y *R. megalotis* mostraron un menor número de periodos de lactancia quizá como resultado de una breve y estacional época reproductiva. En una población de *N. alstoni* que mostró una moderada estacionalidad reproductiva, se calculó un máximo de tres periodos de lactancia para las hembras (Prieto, 1988); en condiciones de laboratorio, una hembra puede presentar hasta cinco periodos de lactancia al año (Martín y Alvarez, 1982). La frecuencia reproductiva en *P. maniculatus* es variable, oscilando entre dos y cuatro periodos de lactancia anuales (Millar, 1990), en tanto en *R. megalotis*, va de dos a siete periodos de lactancia anuales (Cervantes, 1987; Svihla, 1931). Finalmente, se han observado hasta tres periodos de lactancia para otras poblaciones de *M. mexicanus* (Cervantes, 1987; Conley, 1976).

Patrones interespecíficos de historia de vida. El marcado contraste observado en la densidad poblacional de las cuatro especies sugiere examinar sus patrones de historia de vida para explicar cómo persisten, y con qué éxito, las poblaciones en este habitat. Los contrastes observados en las cuatro especies pueden interpretarse como variaciones que resultan de diferencias en el peso corporal, filogenia y adaptación. Primero, se ha sugerido que el potencial reproductivo (tamaño de camada) se correlaciona positivamente con el peso corporal de las hembras en los roedores, considerando comparaciones interespecíficas (Tuomi, 1981). Al evaluar esta hipótesis alométrica podemos predecir que *N. alstoni*, que es la especie de mayor peso, tendrá el mayor tamaño de camada, seguido de *M. mexicanus*, *P. maniculatus* y *R. megalotis*, respectivamente. El tamaño de camada que muestran las especies no apoyan esta predicción (Cuadro 6). Esto indica que la especie más abundante, *N. alstoni*, no presenta el mayor potencial reproductivo, en tanto las dos especies menos abundantes, *P. maniculatus* y particularmente *R. megalotis*, presentan el mayor potencial reproductivo de la comunidad de roedores (Sánchez-Cordero, 1980). Asimismo, al evaluar esta hipótesis a nivel intraespecífico, los datos disponibles sugieren que el peso corporal no se correlaciona significativamente con el tamaño de camada en *M. mexicanus* (Hortelano y Cervantes, 1989), ni aparentemente en *N. alstoni* (Olivera *et al.*, 1986). El aumento del tamaño de camada en *N. alstoni* está determinado por el número de partos previos que tiene una hembra (*e.g.*, experiencia reproductiva; Estrada, 1978; Zarco, 1981). En otros *Peromyscus* se ha demostrado la importancia de la experiencia reproductiva como determinante del tamaño de camada (Millar, 1984; Myers y Master, 1983). No existen datos disponibles para evaluar el efecto del peso corporal sobre el tamaño de camada en las poblaciones de *P. maniculatus* y *R. megalotis* en el Ajusco.

Segundo, se ha sugerido que la táctica de historia de vida de una especie está

determinada por el grupo filogenético al que pertenece (French *et al.*, 1975). De acuerdo a esta hipótesis *M. mexicanus*, un arvicólido, presentaría el mayor potencial reproductivo y menor sobrevivencia, en comparación a las tres especies de cricetinos. Los datos disponibles no apoyan esta predicción ya que *M. mexicanus* muestra el menor tamaño de camada y un lugar intermedio comparativamente a las tres especies de cricetinos (Cuadro 6).

Tercero, se han postulado algunas correlaciones entre variables reproductivas y demográficas con la duración de la época de reproducción que se han interpretado como respuestas adaptativas de las hembras en los roedores (Millar, 1982, 1985; Millar *et al.*, 1979; Millar e Innes, 1983, 1985). Por ejemplo, en ambientes marcadamente estacionales, las hembras: i) se reproducen más frecuentemente en estro postparto y, generalmente, muestran sobreposición de eventos reproductivos (*e.g.*, hembras lactantes con muestras de gestación avanzada); ii) una mayor proporción de hembras (80-100%) completa un ciclo reproductivo durante la breve época reproductiva y, iii) el intervalo entre eventos reproductivos es menor, en comparación a los ambientes menos o no estacionales (Millar, 1984, 1990). La comparación interespecifica e interpoblacional demuestra marcadas diferencias en la respuesta reproductiva de las hembras en estas especies a diversos ambientes. En el Ajusco, ninguna hembra de las cuatro especies mostró evidencia de sobreposición de eventos reproductivos y los intervalos entre dichos eventos son considerablemente mayores a otros *Peromyscus* y *Microtus* distribuidos en ambientes marcadamente estacionales. Por tanto, el mayor éxito de *N. alstoni* en el Ajusco, se debe a que las hembras mostraron una época de reproducción más prolongada, así como una mayor intensidad y frecuencia reproductiva que *M. mexicanus*, *P. maniculatus* y *R. megalotis*, respectivamente. Por su parte, *M. mexicanus* mostró una respuesta reproductiva similar entre el Ajusco y Texcoco que resultó en una dinámica poblacional semejante. En contraste, *M. mexicanus* de Tlalpan mostró evidencias de sobreposición de gestación y lactancia, una alta intensidad reproductiva y una época de reproducción moderadamente estacional, con lo que alcanzó la densidad poblacional más alta registrada en esta especie. Por su parte, las notables diferencias entre *P. maniculatus* y *R. megalotis* en el Ajusco y Texcoco resultaron en que las hembras mostraron una mayor intensidad y frecuencia reproductiva en las poblaciones que alcanzaron, respectivamente, una mayor densidad (Cervantes, 1987; Cuadro 6). Una conclusión derivada de estas comparaciones es que algunas variables reproductivas muestran una clara plasticidad fenotípica (Boyce, 1990) que pueden inicialmente explicar las diferencias poblacionales observadas para estos ambientes.

Finalmente, estudios posteriores deben enfocarse a evaluar posibles diferencias inter e intraespecificas en la adquisición y asimilación de recursos alimenticios que resulten en diversas respuestas reproductivas en las hembras (Millar, 1987; Modi, 1984), determinar los cambios demográficos y reproductivos interanuales (Krebs y Taitt, 1983), así como considerar su historia biogeográfica (Glazier, 1980).

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar, en primer término, nuestro reconocimiento al Dr. Bernardo Villa-Ramírez, iniciador y forjador de la Mastozoología en México. Numerosas personas intervinieron durante varias fases en la elaboración de este estudio; C. Sánchez-H., C. Chávez-Tapia y A. Vázquez colaboraron intensivamente en el trabajo de campo; C. Sánchez-H., M. Prieto, G. Magaña, R. Martínez e I. Iñiguez contribuyeron con ideas, discusiones y sugerencias en la presentación de datos. F. A. Cervantes, R. López-Wilchis, P. Myers, L. Heaney, J. S. Millar y P. August y un revisor anónimo, leyeron críticamente versiones de este manuscrito aportando comentarios que lo mejoraron notablemente. Finalmente, agradecemos la paciencia y estímulo de nuestra familia y a F. A. Cervantes por la invitación a participar en este libro.

LITERATURA CITADA

- ANTHONY, R. G., J. NILES y J. D. SPRING. 1981. Small mammal associations in forested and old-field habitats: a quantitative comparison. *Ecology* 62: 955-963.
- BAKER, R. H. 1956. Mammals of Coahuila, Mexico. *Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. Hist.* 9: 125-335.
- . 1968. Habitats and distribution. In: J. A. King (ed.) *Biology of Peromyscus*. Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm. No. 2. pp. 98-126.
- BENITEZ, B. G. 1986. *Arboles y flores del Ajusco*. Instituto de Ecología. Publ. No. 17. Museo de Historia Natural, México, D.F.
- BOYCE, M. S. 1990. Evolution of life history: Theory and patterns from mammals. pp. 3-30. In: M. S. Boyce (ed.) *Evolution of life histories of mammals*. Yale Univ. Press. New Haven & London, pp. 3-30.
- BRONSON, F. H. 1985. Mammalian reproduction: an ecological perspective. *Biol. Reprod.*, 32: 1-26.
- BROWN, J. H. y Z. ZENG. 1989. Comparative population ecology of eleven species of rodents in the Chihuahuan desert. *Ecology* 70: 1507-1525.
- CAMERON, G. N. y P. A. McCLURE. 1990. Geographic variation in life history traits of the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*). pp. 33-64. In: M. S. Boyce, (ed.) *Evolution of Life Histories of Mammals*. Yale Univ. Press, New Haven & London, pp. 33-64.
- CANELA-ROJO, M. y V. SANCHEZ-CORDERO. 1984. Patrón del área de actividad de *Neotomodon a. alstoni* (Rodentia: Cricetinae). *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México. Ser. Zool.* 55(2): 285-306.
- CERVANTES, F. A. 1987. *Population and community responses of grassland small mammals to variation of vegetative cover in central México*. Unpubl. Ph. D. Dissertation, Univ. Kansas. 90 p.
- CONLEY, W. 1976. Competition between *Microtus*: a behavioral hypothesis. *Ecology* 57: 224-237.
- CORONA, V. M. 1980. *Ecología de Microtus m. mexicanus en condiciones urbanas (Rodentia: Muridae)*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Univ. Nac. Autón. México 87 p.
- DRICKAMER, L. D. y J. BERSTEIN. 1972. Growth in two subspecies of *Peromyscus maniculatus*. *Jour. Mammal.* 53: 228-231.
- EISENBERG, J. F. 1981. *Mammalian radiations. An analysis of trends in evolution, adaptation and behavior*. Univ. Chicago Press, 610 p.
- ESTRADA, L. E. 1978. *Estudio sobre la reproducción del ratón de los volcanes (Neotomodon alstoni) silvestre y nacido en el laboratorio (F1 y F2)*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Univ. Nac. Autón. México 96 p.
- FAIRBAIN, D. J. 1977. The spring decline in deer mice: death or dispersal? *Can Jour. Zool.* 55: 84-92.
- FILSER, G. F. Age structure and sex ratio in populations of *Reithrodontomys*. *Jour. Mammal.* 16: 300-303.
- FLEMING, T. H. 1975. The role of small mammals in tropical ecosystems. In: F. B. Golley y K. Petruszewicz, (eds.) *Small mammals: their productivity and population dynamics*. Cambridge Univ. Press. pp. 269-298.
- . 1979. Life-history strategies. In: D. M. Stoddart, (ed.) *Ecology of small mammals*. Chapman and Hall, John Wiley & Sons, N.Y. pp. 1-62.
- FRENCH, N. R., D. M. STODDART y B. BOBEK. 1975. Patterns of demography in small mammals populations. In: (F. B. Golley y K. Petruszewicz (eds.) *Small mammals: their productivity and population dynamics*. Cambridge Univ. Press, pp. 73-102.

- GLAZIER, D. S. 1980. Ecological shifts and the evolution of geographically restricted species of North American *Peromyscus* (mice). *Jour. Biogeogr.*, 7: 63-83.
- GLENDINNING, J. I. Y L. P. BROWER. 1990. Feeding and breeding responses of five mice species to overwintering aggregations of the monarch butterfly. *Jour. Anim. Ecol.* 59: 1091-1112.
- GÓMEZ U. R. 1989. *Efectos de "fuegos controlados" sobre la ecología de las poblaciones de pequeños roedores en un pastizal alpino en la Cima, D.F., México*. Tesis de licenciatura, ENEP-Zaragoza, Univ. Nac. Autón. México 105 p.
- HARVEY, P. H. Y A. F. READ. 1990. How and why do mammalian life histories vary? In: M. S. Boyce, (ed.) *Evolution of Life Histories of mammals*. Yale Univ. Press. New Haven & London, pp. 213-230.
- HESKE, E. J., R. S. OSTFELD Y W. R. LIDICKER. 1984. Competitive interactions between *Microtus californicus* and *Reithrodontomys megalotis* during two peaks of *Microtus* abundance. *Jour. Mamm.* 65(2): 271-280.
- HESKE, E. J. Y J. M. REPP. 1986. Laboratory and field evidence for the avoidance of California voles (*Microtus californicus*) by Western harvest mice (*Reithrodontomys megalotis*). *Can. Jour. Zool.*, 64: 1530-1534.
- HILBORN, R., J. A. REDFIELD Y C. J. KREBS. 1976. On the reliability of enumeration for mark and recapture census of voles. *Can. Jour. Zool.* 54: 1019-1024.
- HOFFMAN, R. S. Y J. W. KOEPL. 1983. Zoogeography. In: R. H. Tamarin (ed.) *Biology of New World Microtus*. Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm. No. 8, pp. 84-115.
- HORTELANO, Y. Y F. A. CERVANTES. 1989. Variación del tamaño de camada del ratón metorito (*Microtus mexicanus*). *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México* 60(2): 211-222.
- HOTH, K. J. 1986. *Estudio sobre tres sistemas de apareamiento del ratón de los volcanes (Neotomodon a. alstoni) silvestre en el laboratorio*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Univ. Nac. Autón. México 39 p.
- INEGI (DETENAL). 1970. Carta de climas 14, Q-V., México, D.F.
- JOLLY, G. M. Y J. M. DICKSON. 1983. The problem of unequal catchability in mark-recapture estimations of small mammal populations. *Can. J. Zool.* 61: 922-927.
- KELLER, B. L. 1983. Reproductive patterns. In: R. H. Tamarin, (ed.) *Biology of New World Microtus*. Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm. No. 8, pp. 725-778.
- KREBS, C. J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecol. Monogr.* 36: 239-273.
- LIDICKER, W. Z. 1983. Dispersal. In: R. H. Tamarin (ed.) *Biology of New World Microtus*. Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm. No. 8, pp. 420-454.
- MACHADO-ALLISON, C. A. 1960. *Microtus m. mexicanus (De Saussure, 1861) su biología, ectoparásitos y otras formas animales ecológicamente relacionados*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Univ. Nac. Autón. de México.
- MAGAÑA, C. G. 1987. *Análisis de modelos de captura y recaptura para poblaciones de pequeños roedores*. Tesis de licenciatura, ENEP-Iztacala, Univ. Nac. Autón. de México 120 p.
- MARTIN, F. E. Y T. ALVAREZ. 1982. Crecimiento y desarrollo en laboratorio de *Neotomodon alstoni* (Rodentia: Cricetidae). *Anales Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.* 26: 55-84.
- MAY, R. M. Y D. I. RUBENSTEIN. 1984. Reproductive strategies. In: C. R. Austin y R. V. Short (eds.) *Reproduction in Mammals. Book 4, Reproductive Fitness*. Cambridge Univ. Press, pp. 1-23.
- MENDEZ, M. A. 1988. *Organización social del ratón de los volcanes Neotomodon a. alstoni (Rodentia: Cricetinae), en función de su conducta agonística*. Tesis de licenciatura, ENEP-Zaragoza, Univ. Nac. Autón. de México 53 p.
- MERRITT, J. F. 1984. *Winter ecology of small Mammals*. Carnegie Museum of Natural History. Spec. Publ. No. 10. Pittsburgh, 380 p.
- MILLAR, J. S. 1977. Adaptive features of mammalian reproduction. *Evolution* 31: 370-386.
- _____ . 1982. Life cycle characteristics of northern *Peromyscus maniculatus borealis*. *Can. Jour. Zool.* 60: 510-515.
- _____ . 1984. Reproduction and survival of *Peromyscus* in seasonal environments. In: J. F. Merritt (ed.) *Winter ecology of small mammals*. Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Publ. No. 10, pp. 253-266.
- _____ . 1985. Life cycle characteristics of *Peromyscus maniculatus nebrascensis*. *Can. Jour. Zool.*, 63: 1280-1284.
- _____ . 1987. Energy reserves in breeding small rodents. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 57: 231-240.
- _____ . 1988. The role of reproduction and life histories in models of small rodent population dynamics. *Oikos* 52: 212-214.
- _____ . 1990. Reproduction and development. In: G. L. Kirkland Jr. y J. N. Layne (eds.) *Advances in the study of Peromyscus (Rodentia)*. Texas Tech Univ. Press. Lubbock, TX.
- MILLAR, J. S., F. B. WILLE Y S. T. IVERSON. 1979. Breeding by *Peromyscus* in seasonal environments. *Can. Jour. Zool.* 57: 719-727.

- MILLAR, J. S. Y D. G. L. INNES. 1983. Demographic and life cycle characteristics of montane deer mice. *Can. Jour. Zool.* 61: 574-585.
- _____. 1985. Breeding by *Peromyscus maniculatus* over an elevational gradient. *Can Jour. Zool.* 63: 124-129.
- MODI, W. S. 1984. Reproductive tactics among deer mice of the genus *Peromyscus*. *Can Jour. Zool.* 62: 2576-2581.
- MYERS, P. Y L. L. MASTERS. 1983. Reproduction by *Peromyscus maniculatus*: size and compromise. *Jour. Mammal.* 64: 1-18.
- OLIVERA, L. J., J. RAMIREZ-PULIDO Y S. L. WILLIAMS. 1986. Reproducción de *Peromyscus (Neotomodon) alstoni* (Mammalia: Muridae) en condiciones de laboratorio. *Acta Zool. Mex. ns.* 16: 1-27.
- PACKARD, R. L. 1971. Small mammal survey on the Jornada and Pantex sites. *US. IBP Grassland Biome Tech. Report* (114): 1-48.
- PRIETO, B. M. 1988. *Hábitos alimenticios de tres especies de roedores cricétidos*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, Univ. Nac. Autón. de México 73 p.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V. 1980. *Patterns of demography and reproduction in a rodent community in central Mexico*. M. Sc. Thesis. Univ. Mich. Ann Arbor, MI. 97 p.
- SÁNCHEZ-H., C. 1981. *Biología y dinámica poblacional de Microtus m. mexicanus Rodentia: Microtinae, en el sur de la Ciudad de México*. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, Univ. Nac. Autón. de México 51 p.
- SÁNCHEZ-H., C., A. E. ROJAS Y C. CHÁVEZ T. 1990. Fluctuación de población de *Neotomodon a. alstoni* (Rodentia: Cricetinae) en la Sierra del Ajusco, México. In: *Ecología Urbana*. Departamento del Distrito Federal, México, D.F. pp. 105-116.
- SEXTON, O. J., J. F. DOUGLASS, R. R. BLOYE Y A. PESCE. 1982. Thirteen-fold change in population size of *Peromyscus leucopus*. *Can Jour. Zool.*, 60: 2224-2225.
- SVIHLA, R. D. 1931. Notes on desert and dusky harvest mice *Reithrodontomys megalotis megalotis* and *R. m. nigrescens*. *Jour. Mammal.* 12: 363-365.
- TAIT, M. J. Y C. H. KREBS. 1983. Population dynamics and cycles. pp. 567-620. In: R. H. Tamarin (ed.) *Biology of New World Microtus*. Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm. No. 8.
- TUOMI, J. 1980. Mammalian reproductive strategies: a generalized relation of litter size to body size. *Oecologia* 45: 39-44.
- VAZQUEZ, L. A. 1979. *Contribución al conocimiento del área de actividad, densidad de población y actividad reproductora de Microtus mexicanus (Rodentia: Microtinae) en la Sierra del Ajusco, México*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Univ. Nac. Autón. de México 87 p.
- WEBSTER, D. Y J. K. JONES. 1982. *Reithrodontomys megalotis*. *Mammalian Species* No. 167. Amer. Soc. Mammal. 5 p.
- WOLFF, J. O. 1990. Social behavior In: G. L. Kirkland Jr., y J. N. *Advances in the study of Peromyscus (Rodentia)*. Layne (eds.) Texas Tech Univ. Press. Lubbock, TX, pp. 271-292.
- ZAR, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey. 620 p.
- ZARCO, B. P. 1981. *Estudio sobre el crecimiento del ratón de los volcanes (Neotomodon alstoni) nacido en el laboratorio (F1 y F2)*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Univ. Nac. Autón. de México 107 p.