

## ESTUDIO DEL ÁREA DE ACTIVIDAD DE *HETEROMYS DESMARESTIANUS* (RODENTIA: HETEROMYIDAE) EN UNA SELVA ALTA PERENNIFOLIA

GERARDO QUINTERO\*\*  
VÍCTOR SÁNCHEZ-CORDERO\*

### RESUMEN

Se estudió la dinámica del área de actividad de *Heteromys desmarestianus* en Los Tuxtlas, Veracruz. La condición reproductiva en ambos sexos determinó el área de actividad y los desplazamientos de los individuos en la selva. Los machos reproductivos presentaron mayores áreas de actividad y desplazamientos en comparación con los machos no reproductivos. Posiblemente, el incremento en las áreas de actividad se deba, por un lado, a una mayor búsqueda de hembras para aparearse y, por otro lado, a la mayor obtención de alimento. En contraste, las hembras reproductivas —receptivas y lactantes— presentaron áreas de actividad menores en comparación a las hembras no reproductivas y mostraron un comportamiento territorial. Se sugiere que las hembras reproductivas establecen territorios en microambientes con alta disponibilidad de alimento para cubrir las altas demandas energéticas que impone la reproducción. Los machos mostraron áreas de actividad mayores que las hembras, pero no se observaron machos territoriales durante el estudio. A pesar de que no se detectó una relación directa entre el patrón de caída de frutos y semillas —como una medida general de la disponibilidad de alimento que ofrece el hábitat a los roedores— con el área de actividad, se sugiere que ambos están estrechamente vinculados. La adquisición suficiente de alimento determina, en última instancia, si un individuo alcanza un estadio reproductivo que a su vez, determina su área de actividad.

La sobreposición de áreas de actividad fue muy baja entre los individuos reproductivos del mismo sexo. La densidad poblacional y el peso de los individuos son variables que afectaron marginalmente al área de actividad en esta población.

**PALABRAS CLAVE:** Área de actividad, reproducción, *Heteromys desmarestianus*, selva alta perennifolia, Los Tuxtlas, México.

### ABSTRACT

Home range size of *H. desmarestianus* was studied in a rainforest located at Los Tuxtlas in Veracruz, Mexico. The reproductive condition of individuals influenced their home ranges and movement patterns. Reproductive males showed greater home ranges and movements than non-reproductive males perhaps to gain more access to mates and food. In contrast, reproductive females —both, receptive and lactating— showed lower home ranges and movements and were highly territorial compared to non-reproductive females. Per-

\* Instituto de Biología UNAM, Departamento de Zoología, Laboratorio de Mastozoología, Apartado Postal 70-153, C.P. 04510 México, D. F., México.

\*\* Tesista del Laboratorio de Mastozoología, Instituto de Biología, UNAM.

haps reproductive females establish territories in microhabitats with high food availability to fulfill their high energetic demands imposed by reproduction. Although no evident relationship between fruitfall —as a crude measurement of food availability to rodents— and home range size was observed, these variables are close related. Individuals need to acquire enough food to reproduce and thus, food availability ultimately determines home range size and movement patterns.

Non-overlapping home ranges between reproductive individuals of the same sex were observed. Males showed greater home ranges than females, and no territorial males were observed during the study. Population density and individual weight affected marginally the home range size of this population.

KEY WORDS: Home range, reproduction, *H. desmarestianus*, tropical rainforest, Los Tuxtlas, Mexico.

## INTRODUCCIÓN

El estudio del área de actividad de una población ofrece valiosa información acerca de la utilización del espacio de una área determinada, el tipo de organización social y aún aspectos sobre competencia con otras especies que comparten un mismo espacio físico.

Se conocen varios factores que determinan el área de actividad de un individuo, tales como la densidad poblacional (Buckner, 1966; Getz, 1961; Krebs, 1970; Maza, *et al.*, 1973; Metzgar, 1971; O'Farrell, 1980; Sheppe, 1966; Stickel, 1968), la condición reproductiva del individuo (Canela y Sánchez-Cordero, 1984; Fleming, 1971, 1974b; Hawes, 1977; Miller y Getz, 1977; Murie and Harris, 1978), y la disponibilidad alimenticia del medio (Cranford, 1977; Jenkins, 1981; Myllymaki, 1977; Stickel, 1968).

Los heterómidos conforman una familia bastante distintiva de roedores ya que presentan abazones donde almacenan frutos y semillas que colectan del suelo (Reichman, 1983). De los cinco géneros que forman a la familia Heteromyidae, solamente dos —*Heteromys* y *Liomys*— se distribuyen en habitats tropicales o subtropicales (Hall, 1981). Numerosos trabajos han abordado aspectos de la ecología de los heterómidos que habitan áreas desérticas, incluyendo el área de actividad (Brown y Reichman, 1983; O'Farrell, 1980). Sin embargo, pocos autores han investigado la dinámica del área de actividad en heterómidos tropicales, particularmente de selvas tropicales secas y húmedas (Fleming, 1971, 1974a; Janzen, 1986). El presente estudio determina el patrón del área de actividad de una población de *Heteromys desmarestianus* en una selva alta perennifolia y explora cuales son los posibles factores que determinan los desplazamientos de los individuos en este habitat. Esto permite contribuir al entendimiento de la dinámica de las poblaciones de las especies tropicales y contrastar estos patrones con especies de habitats desérticos.

## MÉTODOS

El estudio se desarrolló en los terrenos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", ubicada en la parte sureste del Estado de Veracruz. Las condiciones abióticas de la reserva están detalladas en Estrada y Coates (1987). En general, se obser-

van tres periodos en relación al patrón de precipitación en la región: periodo de lluvias que comprende los meses de junio a octubre, en donde la precipitación ocurre durante el día; periodo de nortes que comprende los meses de octubre a enero, en donde la precipitación ocurre durante la noche con baja temperatura; periodo de secas, que incluye los meses de febrero a mayo en donde llueve por lo general menos de 100 mm por mes.

El área de estudio se dividió en tres cuadrantes cubriendo una superficie total de 13,500 m<sup>2</sup>. En cada cuadrante se colocaron 42 trampas tipo Sherman plegadizas en tres líneas paralelas (A, B y C), separadas cada una por 15 m. Catorce trampas se colocaron cada 10 m. a lo largo de las líneas y se marcaron con la letra y el número correspondiente al lugar que ocuparon dentro del cuadrante. Las trampas fueron cebadas con hojuelas de avena. Se empleó el método de captura-recaptura para cuantificar los desplazamientos de los individuos dentro del cuadrante. Se efectuaron un total de 16 colectas mensuales de tres a cuatro trampeos cada una.

Los individuos machos reproductivos presentaron los testículos escrotados y la vesícula seminal elongada. Las hembras reproductivas presentaron la vagina perforada —hembras recéptivas— o desarrollo mamario conspicuo con presencia de pezones rojizos —hembras lactantes—. El cálculo del área de actividad en los diferentes periodos de colecta se obtuvo por el método de Hayne (1949) modificado. Este método consiste en colocar en un plano de coordenadas los puntos medios de captura de un individuo. De estos puntos medios se trazó una recta denominada radio de recaptura al punto más lejano de la serie de puntos indicados en el plano, para formar una circunferencia. El área de actividad resulta del cálculo del área de la circunferencia. Indiscutiblemente, este método sobrestima los valores del área de actividad para *H. desmarestianus*, por lo que los resultados deben interpretarse con cautela. Asimismo, se utilizó el método de la distancia mayor recorrida en una colecta (Van Vleck, 1969; Fleming, 1974b) que estima los desplazamientos que efectúa un individuo durante ese lapso. Ambos métodos se complementan —el primero estima el área recorrida, el segundo, la distancia mayor recorrida— y dan una idea más precisa del área de actividad de esta especie. Finalmente, la sobreposición de las áreas de actividad entre individuos se estimó considerando las capturas de varios individuos en una misma trampa o trampas dentro de un periodo de colecta. Esto indica que varios individuos ocuparon el mismo espacio físico en ese lapso. En contraste, se consideraron individuos territoriales aquellos que fueron capturados en una o varias trampas y en las cuales no se capturó a ningún otro individuo durante uno o varios periodos de colecta subsecuentes.

## RESULTADOS

**Área de actividad y densidad poblacional.** Los valores de la densidad poblacional de *Heteromys desmarestianus* fueron tomados de Sánchez-Cordero (en prensa) y Sánchez-Cordero y Fleming (en prensa). El área de actividad promedio de los machos presentó fluctuaciones a lo largo de los diferentes periodos de colecta. La mayor área de actividad se presentó en la época de lluvias y nortes y la menor fue

en la época de secas de 1983. En mayo de 1984 se obtuvo el valor máximo, pero solamente se pudo calcular para un solo individuo, por lo que no representa un promedio. Los desplazamientos de los machos fueron mayores durante la época de lluvias, en tanto los valores más bajos ocurrieron durante la época seca; durante los nortes se observaron valores intermedios (Tabla 1). Aparentemente, no existe ninguna relación entre la variación del área de actividad de los machos con las fluctuaciones en la densidad poblacional. La tendencia muestra que las mayores áreas de actividad coinciden con los periodos de mayor densidad poblacional, en tanto las menores áreas de actividad, coinciden con periodos de baja densidad poblacional, aunque no se observó una correlación significativa en este sentido ( $P > 0.25$ ).

Las hembras presentaron áreas de actividad con mayores fluctuaciones que los machos. Las áreas de actividad mayores se observaron en la época seca de 1983, en tanto las menores correspondieron a periodos de lluvias y nortes de 1983-84. Por otra parte, la distancia promedio mayor recorrida fue durante la época de lluvias en 1982, seguida por la época de secas de 1983 y 1984. La menor fue observada durante la época de lluvias en 1983 (Tabla 1). Aparentemente, el área de actividad de las hembras presentó una relación inversa, aunque no significativa ( $P > 0.10$ ), con la densidad poblacional; cuando los valores de las áreas fueron mayores, la densidad poblacional fue menor, en tanto en las colectas de mayor densidad poblacional, las áreas de actividad fueron menores.

**Área de actividad y condición reproductiva.** Los machos reproductivos presentaron mayores áreas de actividad que los machos no reproductivos considerando todos los periodos de colecta ( $\bar{X}$  de machos reproductivos = 188.5 m<sup>2</sup>;  $\bar{X}$  de machos no reproductivos = 137.7 m<sup>2</sup>). Asimismo, los machos reproductivos presentaron mayores desplazamientos en promedio que los machos no reproductivos ( $\bar{X}$  de machos reproductivos = 15.5 m;  $\bar{X}$  de machos no reproductivos = 14.3 m). Los machos reproductivos presentaron mayores áreas de actividad durante las épocas de secas de 1984 y de lluvias de 1983 y los valores menores se observaron en la época de secas de 1983 (Tabla 2A).

Desafortunadamente sólo se pudieron calcular áreas de actividad para un número reducido de hembras receptivas y lactantes. Los valores máximo y mínimo, en las hembras receptivas, se observaron durante la época de secas de 1983 y 1984, respectivamente. Durante la época de lluvias, los valores fueron intermedios. Las hembras lactantes presentaron áreas de actividad mayores durante las épocas de secas y nortes de 1984 y 1983-84, respectivamente y menores durante las épocas de lluvia de 1983 (Tabla 2B). Las hembras no reproductivas mostraron fluctuaciones importantes en el área de actividad durante el estudio. Los valores máximos se observaron durante la época de secas de 1983, en tanto los valores mínimos se observaron durante la época de lluvias y nortes de 1983-84. Las distancias recorridas máximas y mínimas coincidieron con las épocas de lluvias de 1982 y lluvias y nortes de 1983-84, respectivamente. Las hembras no reproductivas mostraron los valores más altos en las áreas de actividad ( $\bar{X}$  de hembras no reproductivas = 185 m<sup>2</sup>;  $\bar{X}$  de hembras receptivas = 170.4 m<sup>2</sup> y  $\bar{X}$  de hembras lactantes = 99.8 m<sup>2</sup>). En concordancia con estos resultados, las hembras no reproductivas mostraron los mayores desplazamientos y las hembras lactantes, los menores ( $\bar{X}$  de hembras no reproductivas = 18.9 m;  $\bar{X}$  de hembras receptivas = 14.3 m y  $\bar{X}$  de hembras lactantes = 11.6 m).

**Área de actividad y disponibilidad de alimento.** La disponibilidad del alimento en el área de estudio se obtuvo tomando como base la cuantificación del patrón de caída de frutos estudiada por Álvarez (1984; Fig. 1). En esta figura se observa que la caída de frutos y semillas muestra fluctuaciones importantes y que aparentemente están relacionadas con el patrón de precipitación que presentó la selva de Los Tuxtlas durante el estudio. Indiscutiblemente, esta medida no representa la disponibilidad real de alimento para *Heteromys desmarestianus*, ya que esta especie es altamente selectiva en los frutos y semillas que colecta del suelo (Martínez y Sánchez-Cordero, observación personal). Sin embargo, esto representa una primera aproximación para determinar si las áreas de actividad son consecuencia de la búsqueda de alimento por parte de los individuos. La mayor caída de frutos y semillas durante el periodo de estudio se observó durante la época de lluvias de 1983. Esto corresponde a los valores altos del área de actividad de los machos reproductivos y de las distancias mayores recorridas. Las menores áreas de actividad y las distancias recorridas corresponden a la época de secas de 1983 que coincide con una baja en la caída de semillas. De manera similar, las hembras lactantes mostraron áreas de actividad y distancias recorridas menores durante épocas de elevada caída de semillas. Por ejemplo, el valor máximo del área de actividad de las hembras lactantes (febrero de 1983) coincide con una época de baja producción de caída de frutos y semillas, en tanto, los valores mínimos del área de actividad (septiembre de 1983) coinciden con una alta producción de frutos. Las hembras receptivas mostraron áreas de actividad mayores durante marzo de 1983, que corresponde a un descenso notable en la caída de frutos y semillas. Desafortunadamente, no se pudo determinar la relación entre ambas variables para otros periodos de colecta debido al número bajo de hembras receptivas capturadas. Se observaron hembras territoriales receptivas y lactantes tanto en la época de alta como de baja caída de frutos y semillas.

**Área de actividad y organización social.** La tabla 3 resume los datos de los individuos territoriales comprendidos durante el estudio. Se indica el porcentaje de registros que presentaron en una misma trampa durante el periodo o periodos de colectas correspondientes. En ninguna colecta se observaron machos territoriales. Las hembras territoriales estuvieron representadas exclusivamente por individuos reproductivos, tanto receptivas como lactantes. Durante los periodos de colecta correspondientes a enero (nortes) y mayo (secas) de 1983 se presentaron el mayor porcentaje de hembras territoriales, seguido por los meses de abril (secas) y agosto (lluvias) de 1983. Solamente en cinco periodos de colecta, que correspondieron a meses de nortes, no se observaron hembras territoriales durante el estudio. Los porcentajes de sobreposición entre individuos de ambos sexos de diferente condición reproductiva se muestran en la tabla 4. La sobreposición de las áreas de actividad, en ambos casos, fue mayor entre individuos reproductivos con no reproductivos. Los individuos reproductivos del mismo sexo mostraron áreas de actividad excluyentes a lo largo de los periodos de colecta (Tabla 4).

**Área de actividad y peso corporal.** Los machos de mayor peso mostraron las áreas de actividad más extensas que los machos de menor peso, en tanto en las hembras esta relación no es tan clara (Fig. 2). Al agrupar ambos sexos no se encontró una correlación significativa entre el peso individual y el área de actividad ( $r = 0.15$ ; N.S.).

## DISCUSIÓN

La relación entre el área de actividad y la densidad poblacional en *Heteromys desmarestianus* arroja resultados interesantes. Aparentemente, las áreas de actividad de los machos no fueron afectadas por la densidad poblacional e inclusive se encontró un elevado porcentaje de sobreposición entre las áreas de actividad de algunos individuos. Además, la relación directa encontrada entre la distancia recorrida promedio y la densidad poblacional de los machos indica que los machos presentan un gran desplazamiento, en periodos de altas densidades. La densidad poblacional afectó marginalmente al área de actividad y a los desplazamientos en las hembras. Por ejemplo, las áreas de actividad fueron mayores durante la época de secas de 1983 coincidiendo con altas densidades poblacionales. Es importante mencionar que durante esta época, la estructura de edades de la población está compuesta por un número alto de individuos jóvenes y subadultos (Sánchez-Cordero, en prensa; Sánchez-Cordero y Fleming, en prensa), que son los que mostraron las mayores áreas de actividad. Por tanto, el incremento del área de actividad poblacional se explica por la presencia de individuos no reproductivos representados por juveniles y subadultos que muestran desplazamientos significativos. Por otro lado, el área de actividad de la población decrece durante las lluvias correspondientes a 1983. Esta época coincide con una alta densidad poblacional. Esta tendencia se puede explicar debido al alto número de hembras territoriales observadas en esta población que mostraron áreas de actividad reducidas. Es importante mencionar la diferencia del área de actividad entre ambos sexos. Los machos mostraron desplazamientos que redituaron en mayores áreas de actividad. En otras especies de heterómidos tropicales se ha observado que la densidad poblacional afecta negativamente al área de actividad, como *Liomys adspersus* (Fleming, 1971) y esta relación está bien generalizada en heterómidos que habitan ambientes desérticos (Maza *et al.*, 1973; O'Farrell, 1980).

La condición reproductiva afectó significativamente al área de actividad en ambos sexos. Los machos reproductivos mostraron mayores áreas de actividad y desplazamientos en comparación a los machos no reproductivos. Estos resultados coinciden con los observados para *H. desmarestianus* y *Liomys salvini* distribuidos en selvas tropicales húmedas y secas en Costa Rica, respectivamente (Fleming, 1974a). Este patrón está también representado en heterómidos del desierto (Maza *et al.*, 1973). Esta diferencia en el uso del espacio de los machos corresponde a que los machos reproductivos se desplazan mayores distancias en busca de hembras para aparearse y para obtener más alimento (Canela y Sánchez-Cordero, 1984; Fairbain, 1977; Scheibe, 1984). Las hembras lactantes mostraron las menores áreas de actividad en comparación con hembras de otros estadios reproductivos como receptivas y hembras no reproductivas. Dado que la lactancia representa una etapa de gran demanda energética para una hembra (Millar, 1975), se esperaría que éstas presentaran áreas de actividades mayores. Esta aparente discrepancia se puede explicar por la forma en que el alimento se distribuye espacialmente en una selva de estas características. La caída de frutos y semillas ocurre de manera discreta en el tiempo y espacio (Álvarez, 1984), lo que resulta en que áreas pequeñas se conviertan en microambientes con gran disponibilidad alimenticia durante cierto periodo. Por tanto es ventajoso para un individuo sujeto a una gran demanda energética —como lo es una hembra

lactante— permanecer en ese espacio rico en nutrientes durante el tiempo necesario hasta que se agote el alimento. Esta hipótesis explicaría la presencia de hembras reproductivas territoriales observadas en periodos de intensa caída de semillas. Por tanto, una manera de obtener suficiente alimento para cubrir las demandas energéticas de la reproducción, consiste en seleccionar áreas de actividad con una alta disponibilidad de recursos alimenticios (Cheibe, 1984). Cranford (1977) obtuvo resultados similares para *Neotoma fuscipes* encontrando que las hembras lactantes mostraron áreas de actividad menores, pero con mayor disponibilidad alimenticia, con respecto a hembras no reproductivas. Sin embargo, esta tendencia contrasta con resultados obtenidos para *H. desmarestianus* en una selva alta perennifolia en Costa Rica, en donde no se observaron hembras territoriales (Fleming, 1974b).

No obstante que los datos obtenidos son aún preliminares, se observa que la dinámica del área de actividad aparentemente no está directamente relacionada con la caída de frutos y semillas en la selva de Los Tuxtlas. El área de actividad de los machos se incrementa durante una alta producción de frutos y semillas y decrece durante el periodo de baja productividad del habitat. Esto hace suponer que el área de actividad está correlacionada con la condición reproductiva del individuo y no con la caída de frutos y semillas en la selva *per se*. Sin embargo, ambas relaciones no son mutuamente excluyentes. Los machos reproductivos que presentan mayores desplazamientos que los machos no reproductivos pueden obtener ambos beneficios, encontrar un mayor número de hembras para aparearse y obtener suficiente alimento para mantenerse en condición reproductiva. En otros grupos de roedores se ha observado una relación positiva entre el área de actividad y la disponibilidad del alimento, particularmente en habitats de ambientes templados (Cranford, 1977; Jenkins, 1981; Myllymaki, 1977; Stickel, 1960; Simón, 1975; Taitt, 1981).

En cuanto a las hembras, los datos disponibles muestran que las hembras receptoras amplían su área de actividad durante la época de mayor caída de semillas, en tanto disminuyen su área de actividad en la época de menor caída de semillas. En contraste, las hembras lactantes no muestran dicho comportamiento, sino que permanecen supuestamente en microhabitats ricos en nutrientes durante el lapso de crianza de neonatos. Es necesario aclarar que el criterio de disponibilidad de alimento se tomó con base en una estimación burda de caída de frutos y semillas. Sin embargo, como se menciona anteriormente, se tiene ya evidencia de que los individuos de esta población seleccionan los frutos y semillas que colectan del suelo. Esta tendencia se ha demostrado ampliamente en otra especie tropical, *L. salvini*, en Costa Rica (Janzen, 1982a, b). Los resultados obtenidos para *H. desmarestianus* concuerdan con la hipótesis que establece que los desplazamientos de las hembras tiene como función primaria obtener el alimento necesario para satisfacer sus demandas energéticas debido a la reproducción. Los desplazamientos en los machos están en función de la búsqueda de hembras para aparearse y por tanto, los machos reproductivos se desplazan mayores distancias que los machos no reproductivos (Slade y Swihart, 1983). El peso de los individuos no afectó al área de actividad, aunque los machos más pesados tendieron a presentar áreas de actividad mayores que los machos menos pesados.

En cuanto a la relación entre el área de actividad y la organización social se ha sugerido una hipótesis general para la familia Heteromyidae. Eisenberg (1963) ha pos-

tulado que la conducta agonística de una población está en función del ambiente que habitan. En zonas desérticas, en donde la disponibilidad del alimento es impredecible, los individuos muestran una clara conducta agonística que se refleja en un bajo porcentaje de sobreposición del área de actividad. Esto se ha demostrado para el género *Dipodomys* (Eisenberg, 1963; Maza *et al.*, 1973). Dentro de los heterómidos tropicales, Eisenberg (1963) propone que las especies que habitan ambientes estacionales, como las selvas tropicales secas, las especies presentan individuos con una conducta agonística más acentuada, que las especies que habitan ambientes menos estacionales, como las selvas tropicales húmedas. Existen algunos datos que apoyan esta hipótesis. Fleming (1974a, b) demuestra que *L. salvini*, que habita selvas tropicales secas, presenta individuos con una conducta agonística marcada que se refleja en un porcentaje bajo de sobreposición de espacio. En tanto, *H. desmarestianus*, que habita una selva tropical húmeda, presenta individuos más tolerantes entre sí que comparten frecuentemente un mismo espacio físico.

Este trabajo demuestra que el área de actividad y los desplazamientos de los individuos de *H. desmarestianus* están en función de sus actividades reproductivas. Sin embargo, ambos sexos muestran diferentes patrones en su área de actividad y esto se debe, supuestamente, a los compromisos energéticos y conductuales que presentan durante sus actividades reproductivas. Los machos reproductivos extienden sus áreas de actividad para aparearse con un mayor número de hembras. Las hembras reproductivas —receptivas y lactantes— reducen su área de actividad a territorios que presentan, supuestamente, una alta disponibilidad de alimento; de esta manera pueden satisfacer adecuadamente sus necesidades energéticas. Es importante mencionar que esta hipótesis presupone un sistema de apareamiento de tipo promiscuo o poligámico en *H. desmarestianus*. Investigaciones posteriores que contemplen estudios sobre el sistema de apareamiento de esta especie serían importantes para verificar si este enfoque explica el patrón del área de actividad observado en este trabajo.

#### AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro más sincero agradecimiento a las personas que colaboraron en el trabajo de campo dentro del proyecto, entre otros M. Prieto B., M. Canela, G. Magaña y J. Villacetín. Asimismo, extendemos las gracias a la jefatura y administración de la Estación Tropical "Los Tuxtlas" por brindar todas las facilidades durante el desarrollo del trabajo. J. Álvarez proporcionó los datos de caída de frutos y semillas que incluimos en este trabajo. B. Villa Ramírez, R. Martínez Gallardo y dos árbitros anónimos, leyeron el manuscrito y aportaron importantes críticas que aclararon ciertas secciones del mismo.

#### LITERATURA CITADA

- ÁLVAREZ, S. F. J., 1984. Dinámica de la hojarasca en una Selva Alta Perennifolia; Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM.

- BUCKNER, C. H., 1966. Population and ecological relationships of shrews in Tamarack bogs of Southeastern Manitoba. *Jour. Mamm.* 47(2): 181-194.
- CANELA, M. y SÁNCHEZ-CORDERO, V., 1984. Patrón del área de actividad de *Neotomodon a. alstoni* (Rodentia: Cricetinae). *Anales Inst. Biol. Ser. Zool.* 55(2): 285-306.
- CRANFORD, J. A., 1977. Home range and utilization by *Neotoma fuscipes* as determined by radiotelemetry. *Jour. Mamm.* 58: 165-172.
- EISENBERG, J. F., 1963. The behavior of heteromyid rodents. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 69: 1-100.
- ESTRADA, A., y E. R. COATES, 1983. Rainforest in Mexico: research and conservation at Los Tuxtlas. *Oryx* 17(4): 201-204.
- FLEMING, T. H., 1971. Population ecology of three species of neotropical rodent. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 143: 5-77.
- FLEMING, T. H., 1974a. Social organization in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Jour. Mamm.* 55(3): 543-561.
- FLEMING, T. H. 1974b. The population ecology of two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Ecology* 55(3): 493-510.
- GETZ, L. L., 1961. Home range territoriality, and movement of the meadow vole. *Jour. Mamm.* 42(2): 24-36.
- HALL, E. R., 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley and Sons., Vol. I: XV, 600 pp.
- HAWES, M. L., 1977. Home range, territoriality, and ecological separation in sympatric shrews, *Sorex vagrans* and *Sorex obscurus*. *Jour. Mamm.* 58: 354-367.
- HAYNE, D. W., 1949. Calculation of size of home range. *Jour. Mamm.* 30(1): 1-18.
- JANZEN, D. H., 1982a. Removal of seeds from horsedung by tropical rodents: Influence of habitat and amount of dung. *Ecology* 63(6): 1887-1900.
- \_\_\_\_\_, 1982b. Seed removal from fallen guanacaste fruits by spiny pocket mice. *Brenesia* 19-20: 425-429.
- \_\_\_\_\_, 1983. Food webs: Who eats what, why, how, and with what effects in a tropical forest? pp. 167-182. *En: Tropical Rain Forest Ecosystems, A Structure and Function*. F. B. Golley (ed.) Elsevier Sci. Publ. Co. Amsterdam, The Netherlands.
- \_\_\_\_\_, 1986. Mice, big mammals, and seeds: it matters who defecates what where. pp. 251-271. *En: Frugivores and Seed Dispersal*. A. Estrada y T. H. Fleming (eds.). Dr. W. Junk Publ. Dordrecht.
- JENKINS, S. H., 1981. Common patterns in home range-body size relationships in birds and mammals. *Am. Nat.* 118: 126-128.
- KREBS, C. J., 1970. *Microtus* population biology: Behavioral changes associated with the population cycle in *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*. *Ecology* 51: 34-52.
- MAZA, B. G., N. R. FRENCH, y A. P. ASCHWANDEN, 1973. Home range dynamics in a population of heteromyid rodents. *Jour. Mamm.* 54(2): 405-425.
- METZGAR, L. H., 1973. Behavioral population regulation in the woodmouse, *Peromyscus leucopus*. *Am. Midl. Nat.* 86(2): 434-448.
- MILLAR, J. S., 1975. The cost of lactation in *Peromyscus maniculatus*. *Can. J. Zool.* 53: 967-76.
- MILLER, D. H. y L. L. GETZ, 1977. Comparisons of populations dynamics of *Peromyscus* and *Clethrionomys* in New England. *Jour. Mamm.* 58(1): 1-16.
- MURIE, J. O. y M. A. HARRIS, 1978. Territoriality and dominance in males of terrestrial squirrel (*Spermophilus columbianus*). *Can. Jour. Zool.* 36: 2402-2412.
- MYLLYMAKI, A., 1977. Intraspecific competition and home range dynamics in the field vole *Microtus agrestis*. *Oikos* 29: 553-569.
- O'FARRELL, M. J., 1980. Spatial relationships of rodents in a sagebrush community. *Jour. Mamm.* 61(4): 589-605.
- REICHMAN, O. J. Behavior of desert heteromyids. pp. 77-90. *En: Biology of Desert Rodent*. Reichman, O. J., y J. H. Brown (eds.). *Great Basin Naturalist Memoirs No. 7*.
- REICHMAN, O. J. and J. H. BROWN. Biology of desert rodent. *Great Basin Naturalist Memoirs No. 7*. 134 pp.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V. En prensa. Estudio poblacional de la rata espinosa *Heteromys desmarestianus* en

- una selva húmeda. En: Mastozoología en México. G. Ceballos y R. Medellín (eds.). Univ. Florida, U.S.A.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V. Y T. H. FLEMING. En prensa. Ecology of tropical heteromyids. En: Biology of the Family Heteromyidae. H. H. Genoways y J. H. Brown (eds.), *Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm.* No. 10.
- SCHEIBE, J. S., 1984. Sexual differences in the home ranges of *Peromyscus truei* and *Dipodomys panamintinus* (Rodentia). *Southwest. Nat.* 29(1): 7-13.
- SHEPPE, W., 1966. Determinants of home range in the deer mouse, *Peromyscus leucopus*. *Proc. Cal. Acad. Sci.* 34(4): 377-418.
- SIMÓN, C. A., 1975. The influence of food abundance on territory size in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Ecology.* 56: 993-998.
- STICKEL, L. F., 1960. *Peromyscus* ranges at high and low population densities. *Jour. Mamm.* 41(1): 433-441.
- STICKEL, L. F., 1968. Home range and travels. Chapter 10. En: Biology of *Peromyscus* (Rodentia). Ed. J. A. King. *The American Society of Mammalogist. Spec. Publ.* No. 2.
- TAITT, M. J., 1981. The effect of extra food on small rodent populations. I. Deer mice (*Peromyscus maniculatus*) *Jour. Anim. Ecol.* 50: 111-124.
- VAN VLECK, D. B., 1969. Standardization of *Microtus* home range calculation. *Jour. Mamm.* 50(1): 69-80.

Tabla 1. Relación entre el área de actividad y la densidad poblacional en *H. desmarestianus* durante los periodos de colecta. La densidad poblacional, N, se consideró como el número de individuos capturados en cada periodo. Las siglas AA y DM se refieren al área de actividad promedio y a la distancia media recorrida por los individuos dentro de los cuadrantes.

Año	Periodo	N	HEMBRAS		N	MACHOS	
			AA(m <sup>2</sup> )	DM(m)		AA(m <sup>2</sup> )	DM(m)
1982	Sep.*	9	218		3		
	Oct.*	8	158	25.0	2		
	Nov.**	3	171		1		
1983	Ene.**	9	115		1		
	Feb.**	6	246		1		
	Mar.**	12	278		9	118	
	Abr.***	20	265	20.0	6	124	10.0
	May.***	9	134		5	88	
	Jul.*	21	117		18	138	
	Ago*	28	154	13.0	23	128	19.4
	Sep.*	32	92		21	148	
	Nov.**	35	113	14.0	17	125	19.1
1983-	Dic.**	13	156		8	158	
1984	Ene.**	13	108	16.2	8	112	15.0
	Mar.***	14	155		8	121	
	May.***	172	20.0	3	438	15.0	

\* = Periodo de lluvias.

\*\* = Periodo de nortes.

\*\*\* = Periodo de secas.

Tabla 2A. Relación entre el área de actividad y la reproducción en los machos en *H. demarestianus*. Las siglas y los periodos de lluvias, nortes y secas corresponden a los indicados en la Tabla 1.

Año	Periodo	N	Reproductivos		No reproductivos		%*
			AA(m <sup>2</sup> )	DM(m)	AA(m <sup>2</sup> )	DM(m)	
1982	Sep.	3					100.0
	Oct.	2					100.0
	Nov.	1					0.0
1983	Ene.	1					100.00
	Feb.	1					100.0
	Mar.	9			118		33.4
	Abr.	6			89	10.0	33.4
	may.	5	48		127		80.0
	Jul.	18	127		229		66.6
	Ago.	23	168	14.0	121	23.0	60.8
	Sep.	21	273		167		71.4
	Nov.	17	152	18.2	109	10.0	88.2
	1983-	Dic.	8	158		—	
1984	Ene.	8	112	15.0	—	—	100.0
	Mar.	8	121		—		75.0
	May	3	438	15.0	—	—	100.0
$\bar{X} = 188.5$ $\bar{X} = 15.5$ $\bar{X} = 137.7$ $\bar{X} = 14.3$							

\* El porcentaje corresponde a los individuos reproductivos del total de machos capturados durante el periodo de colecta correspondiente.

Tabla 2B. Relación entre el área de actividad y la reproducción de las hembras en *H. desmarestianus*. Las siglas y los periodos de lluvias, nortes y secas corresponden a los indicados en la Tabla 1.

Año	Periodo	N	No reproductivas			Receptivas			Lactantes		
			AA(m <sup>2</sup> )	DM(m)	%	AA(m <sup>2</sup> )	DM(m)	%	AA(m <sup>2</sup> )	DM(m)	%
1982	Sep.	9	203		55.5			11.1		33.3	
	Oct.	8	164	25.0	37.5			12.5	77	50.0	
	Nov.	3	171		100.0			0.0		0.0	
1983	Ene.	9	430		44.5	153		22.2	77	33.3	
	Feb.	6	153		33.2			16.6	154	50.0	
	Mar.	12	153		50.0	341		50.0		0.0	
	Abr.	20	265	20.0	60.0			15.0		25.0	
	May.	9	134		55.5			11.1		33.3	
1983-1984	Jul.	21	117		71.5			9.5		19.0	
	Ago.	28	180	14.0	89.3		10.0	10.7	10.0	0.0	
	Sep.	32	148		53.2	151		34.3	55	12.5	
	Oct.	35	133	12.0	57.2		18.0	8.5	12.5	34.2	
	Dic.	13	234		53.8	167		38.6		7.6	
	Ene.	13	61	20.0	77.0			0.0	155	23.0	
	Mar.	14	212		92.9	40		7.1		0.0	
	May.	6	172	22.5	66.6		15.0	33.4		0.0	
					$\bar{X} = 185.1$	$\bar{X} = 18.9$		$\bar{X} = 170.4$	$\bar{X} = 14.3$	$\bar{X} = 99.8$	$\bar{X} = 11.6$

\* Los porcentajes corresponden a los individuos en diferentes estadios reproductivos del total de hembras capturados durante el periodo de colecta correspondiente.

Tabla 3. Territorialidad de *H. desmarestianus* en "Los Tuxtias". Se incluyen hembras reproductivas, tanto receptivas como lactantes. Las hembras marcadas como territoriales fueron capturadas consistentemente en una trampa, o bien, en trampas vecinas durante tres o más periodos consecutivos de colecta.

AÑO	MES	H.T	%T	%C.T
1982	Sep.	1	11.1	100.0
	Oct.		0.0	
	Nov.		0.0	0.0
1983	Ene.	2*	22.2	90.0
	Feb.		0.0	0.0
	Mar.	1+	8.3	70.0
	Abr.	2*	10.0	90.0
	May.	2*	22.2	80.0
	Jul.	2*	9.5	70.0
	Ago.	5+	17.8	100.0
	Sep.	3* +	9.3	100.0
	Nov.	5* +	14.2	100.0
	Dic.	1+	7.6	100.0
1984	Ene.		0.0	0.0
	Mar.	1+	7.1	85.0
	May.		0.0	0.0

H.T. = Número de hembras territoriales.

%T. = Porcentaje del total de hembras adultas capturadas.

%C.T. = Porcentaje promedio de capturas en una misma trampa.

\* = Hembras lactantes territoriales.

+ = Hembras receptivas territoriales.

Tabla 4. Sobreposición (%) de áreas de actividad en *H. desmarestianus* considerando los diferentes estadios reproductivos inter e intrasexual. Los porcentajes incluyen los cálculos de sobreposición para todos los periodos de colecta, tomando en cuenta su ocurrencia (N). Los estadios reproductivos se refieren para el caso de los machos, a machos reproductivos (REP) y machos no reproductivos (NO REP); para el caso de las hembras, a los individuos reproductivos, incluyendo hembras receptivas y lactantes (REP), y a los individuos no reproductivos (NO REP).

SEXO	ESTADIO REPRODUCTIVO	SEXO	ESTADIO REPRODUCTIVO	N	%
M	REP	H	NO REP	7	22.5
M	REP	M	NO REP	7	22.5
M	REP	H	REP	4	12.9
H	REP	H	NO REP	4	12.9
M	NO REP	M	NO REP	3	9.6
M	NO REP	H	NO REP	3	9.6
H	NO REP	H	NO REP	2	6.4
M	REP	M	REP	1	3.2
H	REP	H	REP	0	0.0

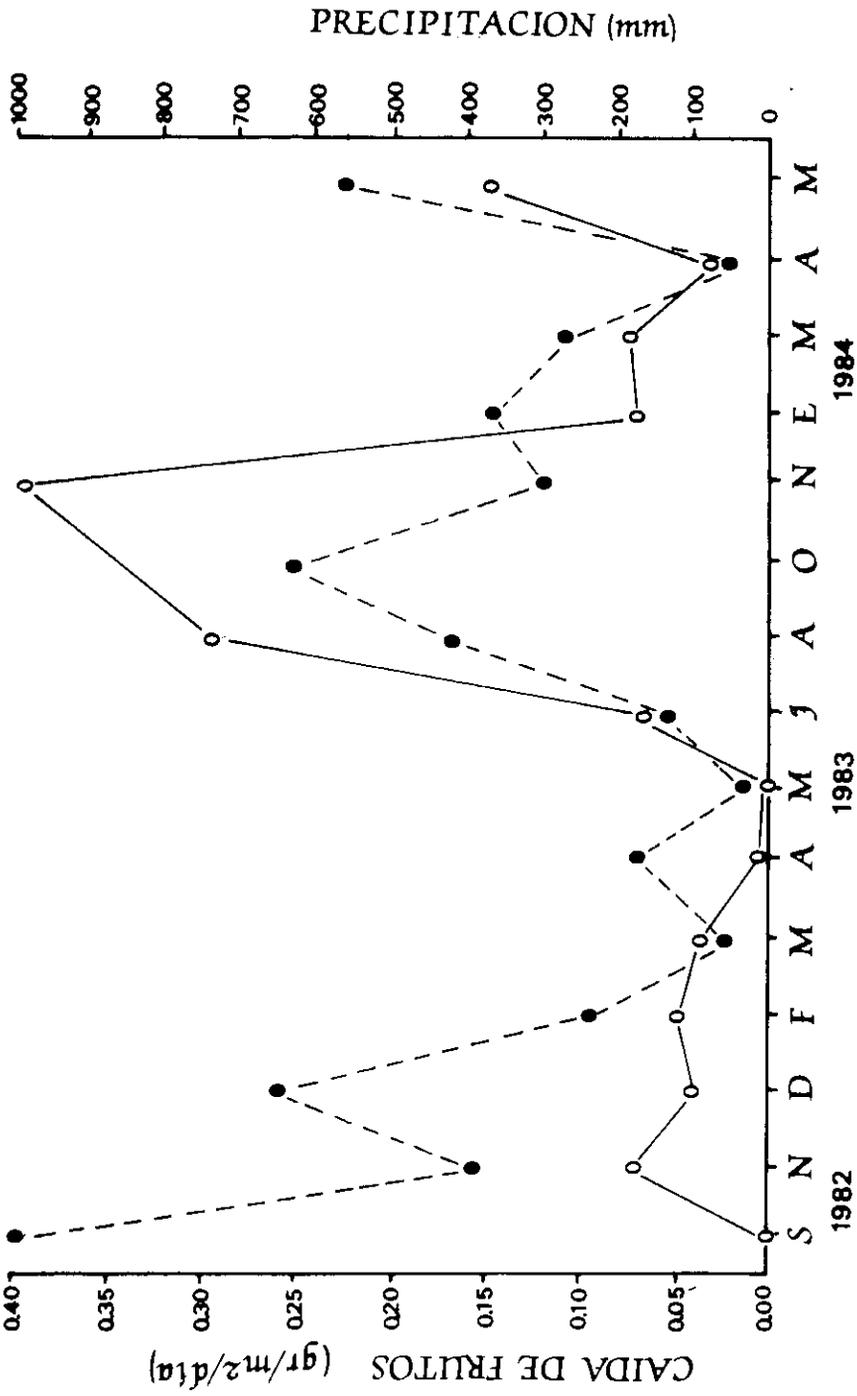


Figura 1. Relación entre la caída de frutos y la precipitación en la Estación de Los Tuxtlas. Se observa que, en general, la mayor caída de frutos coincide con los periodos de alta precipitación, aunque este patrón no se presentó en 1982. Los datos de caída de frutos para el área de estudio fueron tomados de Alvarez (1974). La línea continua representa la caída de frutos; la línea discontinua representa la precipitación mensual.

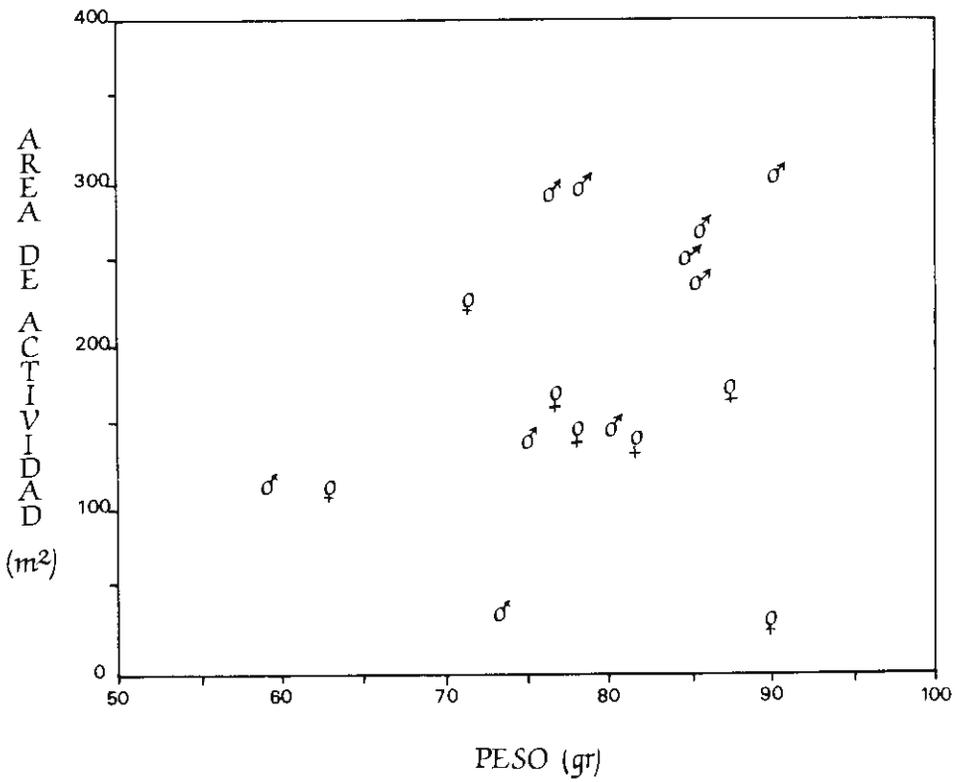


Figura 2. Relación entre el peso corporal en los individuos de ambos sexos de *H. desmarestianus* y el área de actividad que presentaron durante el estudio. En los machos se observa una tendencia a mostrar una mayor área de actividad con mayor peso corporal, aunque está relación no fue significativa. Las hembras no mostraron ninguna relación entre ambas variables.