



a v a n c e s
en el estudio
de los
MAMÍFEROS
de **MÉXICO II**

Consuelo Lorenzo,
Eduardo Espinoza,
Jorge Ortega
EDITORES



© **Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C.**

Dirección: c/o Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres
El Colegio de la Frontera Sur
Carretera Panamericana s/n. Barrio María Auxiliadora
29290 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas

Derechos reservados

Ninguna parte de esta publicación puede ser reproducida
O transmitida por ningún medio sin permiso escrito
Previamente otorgado por el editor

Primera edición: diciembre de 2008
Impreso en México- Printed in Mexico
ISBN

Portada: Manuel Alberto Rosado Luna
Ilustración: Manuel Alberto Rosado Luna

Para adquirir copias adicionales de este libro favor de dirigirse a:

Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C.
c/o Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres
El Colegio de la Frontera Sur
Carretera Panamericana s/n. Barrio María Auxiliadora
29290 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas

Este volumen fue parcialmente patrocinado por:

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.
El Colegio de la Frontera Sur
Instituto Politécnico Nacional
Universidad Autónoma del Estado de Morelos
Universidad Autónoma Metropolitana
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas
Universidad Veracruzana

AVANCES EN EL ESTUDIO DE LOS MAMÍFEROS DE MÉXICO
VOLUMEN II

CONTENIDO

Prólogo	ix
Presentación	xi
Agradecimientos	xiii
Lista de autores	xv
Lista de revisores	xxvii
Instituciones participantes	xxxi
Introducción	1

Parte I. Distribución, Taxonomía y Sistemática

Síntesis	3
1. Sergio Ticul Álvarez-Castañeda y Noé González-Ruiz Análisis preliminar de las relaciones filogenéticas entre los grupos de especies del género <i>Peromyscus</i>	5
2. Sergio Ticul Álvarez-Castañeda, Anahid Gutiérrez-Ramos, Evelyn Rios y Lia Méndez Lista comentada de mamíferos de Aguascalientes	27
3. Joaquín Arroyo-Cabrales and Eileen Johnson Mammalian additions to the faunal assemblages from San Josecito Cave, Nuevo León, México	65
4. Fernando A. Cervantes y Jorge Vázquez Conejos silvestres (<i>Sylvilagus</i> : Leporidae) del Municipio de Ixtacuixtla, Tlaxcala, México	89



5. Alvar González Christen La diversidad alfa, beta y gamma de la mastofauna en la Sierra de Santa Marta, Veracruz, México	103
6. José A. Guerrero, Jorge Ortega, Dolores González and Jesús E. Maldonado Molecular phylogenetics and taxonomy of the Fruit-eating bats of the genus <i>Artibeus</i> (Chiroptera: Phyllostomidae)	125
7. Consuelo Lorenzo, Eduardo E. Espinoza, Eduardo J. Naranjo y Jorge E. Bolaños Mamíferos terrestres de la frontera sur de México	147
8. Héctor C. Olguín Monroy, Livia León Paniagua, Ubaldo Melo Samper- Palacios y Víctor Sánchez-Cordero Dávila Mastofauna de la región de los Chimalapas, Oaxaca, México	165

Parte II. Historia Natural

Síntesis	217
9. Alejandra Buenrostro-Silva, Sonia Gallina y Gerardo Sánchez-Rojas Los talladeros de machos de venado cola blanca <i>Odocoileus virginianus</i> <i>mexicanus</i> (Gmelin, 1788) y su ubicación para definir los sitios reproductivos	219
10. Alejandra Cruz-Espinoza, Graciela González Pérez y Antonio Santos-Moreno Dieta y abundancia relativa del coyote (<i>Canis latrans</i>) en un bosque templado de la Sierra Norte de Oaxaca, México	239
11. Cynthia Elizalde-Arellano, Juan Carlos López-Vidal, Esther Uría-Galicia, Hortensia Montellano Rosales, Joaquín Arroyo-Cabrales y Rodrigo A. Medellín Citología vaginal y ciclo estral de <i>Diphylla ecaudata</i>	253



12. L. Gerardo Herrera M., Laura Tico, Nicté Ramírez P. and Leticia Mirón M.
Low endogenous nitrogen losses contribute to low nitrogen requirements in
Pallas's long-tongued bats 269
13. Adriana Rodríguez Martínez, Claudia N. Moreno Arzate, Rubi González
Sierra y Carlos A. López González
Uso de hábitat, hábitos alimentarios y estructura poblacional del oso negro
(*Ursus americanus*) en la Sierra Madre Occidental de México 279
14. Aidee Ocegüera-González y Alberto González-Romero
Hábitos alimentarios y reproducción de dos especies de tlacuache en cafetales
del centro de Veracruz, México 295
15. Arturo Salame-Méndez, Alondra Castro-Campillo, Rosa Ma. Vigueras-
Villaseñor, Joaquín Herrera-Muñoz, Héctor Serrano and José Ramírez-Pulido
Production of testosterone in the testes of two species of *Peromyscus* (Rodentia:
Muridae) during lowered sexual activity 311
16. Héctor Serrano, Juan José Pérez-Rivero, María Dolores García-Suárez,
Alondra Castro-Campillo, Álvaro Aguilar-Setien, Arturo Salame-Méndez
and José Ramírez-Pulido
Exogenous steroids do not affect reproductive capabilities in *Desmodus*
rotundus (Chiroptera: Phyllostomidae) 323

Parte III. Ecología

- Síntesis** 333
17. Francisco Botello, Víctor Sánchez-Cordero y Graciela González
Diversidad de carnívoros en Santa Catarina Ixtepeji, Sierra Madre
de Oaxaca, México 335



18. Miguel Briones-Salas, Jaqueline Cruz-Alfaro, Juan Pablo Gallo y Víctor Sánchez-Cordero
Abundancia relativa de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis annectens*) en el Río Zimatán en la costa de Oaxaca, México 355
19. Gabriela Castellanos Morales, Natalia García Peña y Rurik List
Uso de recursos del cacomixtle *Bassariscus astutus* y la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* en una reserva urbana de la Ciudad de México 377
20. Alondra Castro-Campillo, Arturo Salame-Méndez, Jesús Vergara-Huerta, Alberto Castillo y José Ramírez-Pulido
Fluctuaciones de micromamíferos terrestres en bosques templados aledaños a la Ciudad de México, Distrito Federal 391
21. José Luís García-García y Antonio Santos-Moreno
Diversidad de cuatro ensambles de murciélagos en San Miguel Chimalapa, Oaxaca, México 411
22. Silvia F. Hernández-Betancourt, José A. Cimé-Pool y Salvador Medina-Peralta
Ecología poblacional de *Heteromys gaumeri* en la selva del sur de Yucatán, México 427
23. Diego Humberto Martínez-Kú, Griselda Escalona-Segura y Jorge A. Vargas-Contreras
Importancia de las aguadas para los mamíferos de talla mediana y grande en Calakmul, Campeche, México 449
24. Luis Medrano González, Hiram Rosales Nanduca, María de Jesús Vázquez Cuevas, Jorge Urbán Ramírez, Lorenzo Rojas Bracho, Mario Alberto Salinas Zacarías, Luis Fernando Bourillón Moreno, Lorena Viloria Gómora, Edward Michael Peters Recagno y Anelio Aguayo Lobo
Diversidad, composiciones comunitarias y estructuras poblacionales de la mastofauna marina en el Pacífico Mexicano y aguas circundantes 469



25. Rodolfo Palacios-Silva y Salvador Mandujano
Modelando la dinámica de ocupación de parches de selva por primates en
un paisaje fragmentado de Los Tuxtlas, México 493
26. Irma Ruán Tejeda, Robert H. Manson y Luis Ignacio Iñiguez Dávalos
Respuesta al borde en poblaciones de pequeños mamíferos en remanentes
de bosque mesófilo de montaña del centro de Veracruz 511
27. Ana Lilia Trujano-Álvarez, Hortensia Santillán-Ortiz y Sergio Ticul
Álvarez-Castañeda
Efecto del pastoreo en el área de actividad y uso del hábitat de una comunidad
de heterómidos en el matorral sarcocaulé de Baja California Sur 531
28. Jorge A. Vargas-Contreras, Griselda Escalona-Segura, José D. Cú-Vizcarra,
Joaquín Arroyo-Cabrales y Rodrigo A. Medellín
Estructura y diversidad de los ensamblajes de murciélagos en el centro y sur
de Campeche, México 551
29. Manuel Weber
Un especialista, un generalista y un oportunista: uso de tipos de vegetación por
tres especies de venados en Calakmul, Campeche 579

Parte IV. Comportamiento

- Síntesis** 593
30. Juan Pablo Gallo-Reynoso, Ana Luisa Figueroa-Carranza and
Burney J. Le Boeuf
Foraging behavior of lactating Guadalupe fur seal females 595



31. Juan Carlos López Vidal, Cynthia Elizalde Arellano, Joaquín Arroyo-Cabral y Rodrigo A. Medellín
Observaciones sobre movimientos y comportamiento de *Tadarida brasiliensis mexicana* en la cueva El Salitre, Metztitlán, Hidalgo, México 615

Parte V. Conservación y Manejo

- Síntesis** 635

32. Salvador Mandujano
Precipitación, capacidad de carga y producción de ungulados en un bosque tropical seco del Pacífico mexicano 637

33. Roberto Martínez Gallardo y Ricardo Eaton González
Estado de conservación del borrego cimarrón (*Ovis canadensis*) en Baja California, México 661

34. Eduardo J. Naranjo Piñera
Uso y conservación de mamíferos en la Selva Lacandona, Chiapas, México 675



PRÓLOGO

Cuando comencé mi trabajo de campo en México, a comienzos de la década de los años de 1960, existía un pequeño y dedicado grupo de trabajo de mastozoólogos mexicanos enfocados a estudiar la inmensamente rica fauna y diversidad del país. El pionero de este grupo, era el decano Bernardo Villa de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), y dos jóvenes entusiastas, Ticul Álvarez del Instituto Politécnico Nacional (IPN) y José Ramírez Pulido de la Universidad Autónoma Metropolitana (UAM), los cuales sentaron las bases para los trabajos que se presentan en este volumen. Cada uno de estos individuos expandió su trabajo, seguido de un grupo de talentosos jóvenes que siguieron sus grandes pasos, en donde una nueva generación de mastozoólogos está ocupada entrenando a la siguiente generación a lo largo de muchas instituciones en todo el país. Este volumen es el testimonio de la profundidad del campo de la mastozoología en México, lo cual es resultado de una valiosa contribución después de un cuarto de siglo de la Asociación Mexicana de Mastozoología (AMMAC).

Este volumen incluye contribuciones de 91 mastozoólogos que representan a 25 instituciones distribuidas desde Baja California hasta Chiapas, y cuatro más en el extranjero. El crecimiento del campo de la mastozoología en México es fenomenal, y la cantidad de contribuciones que se presentan atestiguan un núcleo sólido en la disciplina que es el resultado del entrenamiento de generaciones de estudiantes subsecuentes. La mastozoología está viva y muy presente en México, siendo en gran parte crédito de la AMMAC, ya que provee una sociedad con talento y profesional de un grupo en franca expansión.

Los objetivos de este volumen cubren campos enteros dentro de la mastozoología, desde inventarios básicos hasta sistemática filogenética, paleontología, zoogeografía, conducta, fisiología, ecología y conservación. El grupo profesional de mastozoólogos mexicanos están generando las bases necesarias que permiten el manejo apropiado en la toma de decisiones efectivas para los programas de conservación a través del país.

Cuidadosamente conducido y bien documentado, se encuentran las búsquedas e inventarios, los cuales se encuentran representados por Arroyo-Cabrales y Johnson para algunos sitios fósiles; así como Lorenzo y colaboradores, Álvarez-Castañeda y colaboradores, Cervantes y Vázquez, y Olguín y colaboradores para animales terrestres; no sin dejar de contar a Medrano y colaboradores para la fauna marina. Todos estos trabajos son la parte medular para establecer las líneas base de fauna silvestre en diversas áreas. Los estudios de sistemática se ven representados por trabajos como los de Álvarez-Castañeda y González-Ruiz y como el de Guerrero y colaboradores, los cuales usan datos para establecer relaciones filogenéticas que engrandecen nuestro sistema de clasificación. Esto permite dar una base para análisis de diversidad, los cuales se encuentran representados en este volumen por trabajos como los de González, Botello y colaboradores, García-García y Santos-Moreno, Palacios-Silva y Mandujano y Vargas-Contreras y colaboradores.

Con el incremento de las bases de datos en los estudios, el siguiente paso involucra análisis a mayor profundidad de una o varias especies, los cuales se documentan en trabajos como los de



Buenrostro-Silva y colaboradores, Cruz-Espinoza y colaboradores, Elizalde-Arellano y colaboradores, Herrera y colaboradores, Rodríguez y colaboradores, Ocegüera-González y González-Romero, Salame-Méndez y colaboradores, Serrano y colaboradores, Briones-Salas y colaboradores, Castellanos y colaboradores, Hernández-Betancourt y colaboradores, Weber, Gallo-Reynoso y colaboradores, López y colaboradores y Castro-Campillo y colaboradores. Estudios similares en donde las comunidades de mamíferos ocupan hábitats particulares se encuentran en trabajos como los de Martínez-Kú y colaboradores, Ruán y colaboradores, y Trujano-Álvarez y colaboradores, los cuales contribuyen con el conocimiento necesario para un mejor entendimiento y manejo de los ecosistemas.

Finalmente con la acumulación de todos estos datos biológicos, estudios dirigidos a la conservación como los de Mandujano, Martínez y Eaton, y Naranjo se vuelven una realidad. Toda la combinación de estos datos en un solo volumen, muestran como el progreso en el conocimiento se vuelve disponible y mucho más palpable. En un tiempo en donde la población humana está probando los límites de la sustentabilidad en todas direcciones, es gratificante encontrar que la ciencia es necesaria para determinar programas de manejo y que éstos están creciendo rápidamente.

A nivel mundial, el rápido crecimiento de los descubrimientos está colocando nuestro conocimiento en la biología de los mamíferos en nuevas fronteras que se deben estudiar. Nosotros somos mamíferos, y debemos tener un esfuerzo sustancial que nos permita entender la evolución y el estatus actual de todos los mamíferos. Los mamíferos son un grupo muy diverso comparado con otros grupos. Estos tienen una historia fósil muy rica, habitan zonas terrestres, aéreas y acuáticas, construyen debajo de la superficie de la tierra, viven y vuelan sobre la tierra, además de que se alimentan de una diversidad enorme de plantas y animales. Lo cual resumiendo nos trae como consecuencia que es un grupo crítico e importante para todos nuestros ecosistemas.

La fauna de México contiene todos los elementos arriba mencionados, y el país tiene un amplio reconocimiento por ser una zona megadiversa. Los mamíferos mexicanos tienen un rango de tamaño desde los 2 gramos en musarañas hasta el mamífero más grande conocido como es la ballena azul que pesa alrededor de 190 toneladas. A pesar de la gran diversidad y abundancia de los mamíferos en México, no siempre es fácil estudiarlos. Ellos son nocturnos y difíciles de observar, lo cual no hace fácil su estudio. El balance entre el rigor del trabajo de campo en hábitats de difícil acceso y las grandes recompensas del descubrimiento hacen de esta carrera un trabajo difícil de mantener. Se requiere de individuos dedicados y comprometidos para esta clase de trabajo, y México tiene bien representados a éstos en este volumen que está empujando las fronteras del conocimiento.

Don E. Wilson
Smithsonian Institution



PRESENTACIÓN

La Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. (AMMAC) cumple, en 2008, 24 años de haber sido fundada. Desde entonces, ha realizado el Primer Simposio Latinoamericano de Mastozoología, ocho congresos nacionales y tres jornadas mastozoológicas, lo que ha permitido a sus participantes divulgar e intercambiar sus experiencias e investigaciones, así como ha facilitado el establecimiento de redes de cooperación e intercambio académico entre los socios, cuyo número asciende a cerca de 500 miembros tanto nacionales como extranjeros.

Toda esta labor se debe a las acciones entusiastas tanto de los anteriores presidentes como del actual, a quienes reconocemos por llegar a consolidar a la AMMAC como una asociación de profesionales e interesados en un área con trascendencia nacional e internacional. Para todos ellos, nuestra felicitación: Juan Pablo Gallo (1985-1986); Daniel Navarro (1987-1988); Gerardo Ceballos (1989-1990); Oscar Sánchez (1991-1992); Héctor Arita (1993-1994); Joaquín Arroyo Cabrales (1995-1996); Rodrigo A. Medellín (1997-1998); Alondra Castro Campillo (1999-2002); Marcelo Aranda (2003-2004); Eduardo J. Naranjo (2005-2006) y Eduardo Espinoza (2007-2008).

La AMMAC tiene como objetivos difundir el conocimiento sobre mamíferos de México, su labor editorial incluye la producción de la *Revista Mexicana de Mastozoología* y la serie Publicaciones Especiales que inició con el primer volumen de *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Igualmente, cuenta con una página web con la publicación de El mamífero del mes.

Es un gran orgullo para nosotros presentar el segundo volumen de la serie Publicaciones Especiales, constituye un logro más de la participación y esfuerzo de los miembros de la AMMAC, lo cual esperamos sea un punto de partida para el análisis de las perspectivas de la investigación y el conocimiento sobre los mamíferos mexicanos.





AGRADECIMIENTOS

El segundo volumen de *Avances en el estudio de los mamíferos de México* ha sido posible gracias al esfuerzo y entusiasta participación de todos y cada uno de los autores de los capítulos que lo conforman, ha sido un trabajo en conjunto y compartimos con cada uno el crédito de la obra. Agradecemos la colaboración de todos los revisores especialistas, sus comentarios ayudaron a mejorar en gran medida la calidad del volumen. Agradecemos los apoyos de Guadalupe Espinoza durante el proceso de edición, de Edgar Yuen Sánchez del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., en la preparación de los capítulos y a Manuel Alberto Rosado Luna de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México en el diseño la portada. Estamos agradecidos con el Dr. Don E. Wilson, reconocido internacionalmente por sus contribuciones al estudio y conservación de los mamíferos de México, por haber escrito el prólogo del volumen.

La publicación de este volumen se llevó a cabo gracias al apoyo de diversas organizaciones e instituciones nacionales, la Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., El Colegio de la Frontera Sur, el Instituto Politécnico Nacional, la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, la Universidad Autónoma Metropolitana, unidad Iztapalapa, la Universidad de Ciencias y Artes del estado de Chiapas y la Universidad Veracruzana.





AVANCES EN EL ESTUDIO DE LOS MAMÍFEROS DE MÉXICO VOLUMEN II

LISTA DE AUTORES

A

1) Aguayo Lobo Anelio

Instituto Antártico Chileno. aaguayo@inach.cl

2) Aguilar-Setien Álvaro

Unidad de Investigación en Inmunología, Hospital de Pediatría. Centro Médico Nacional Siglo XXI. Instituto Mexicano del Seguro Social. México, D. F.
varoaguila@prodigy.net

3) Álvarez-Castañeda Sergio Ticul

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. La Paz, Baja California Sur, México. sticul@cibnor.mx

4) Arroyo-Cabral Joaquín

Laboratorio de Arqueozoología, Instituto Nacional de Antropología e Historia. México, D. F. arromatu5@yahoo.com.mx

B

5) Bolaños Citalán Jorge E.

Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres. Área de Conservación de la Biodiversidad. El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal de Las Casas, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. México. jbolanos@ecosur.mx

6) Botello Francisco

Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica. Instituto de Biología. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. fjbl@ibiologia.unam.mx

7) Bourillón Moreno Luis Fernando

Grupo de Mastozoología Marina. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. lbouillon@cobi.org.mx



8) Briones Salas Miguel

Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional,
Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Santa Cruz Xoxocotlán,
Oaxaca, Oaxaca, México. mbriones@ipn.mx

9) Buenrostro Silva Alejandra

Instituto de Industrias, Universidad del Mar-Ciudad Universitaria, Campus
Puerto Escondido. San Pedro Mixtepec, Oaxaca, México.
sba_1575@yahoo.com.mx

C

10) Castellanos Morales Gabriela

Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.
F. aleirbag_99@yahoo.com

11) Castillo Alberto

Departamento de Matemáticas, División de Ciencias Básicas e Ingeniería.
Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. México, D. F.
acm@xanum.uam.mx

12) Castro-Campillo Alondra

Departamento de Biología, División de de Ciencias Biológicas y de la Salud.
Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. México, D. F.
acc@xanum.uam.mx

13) Cervantes Fernando A.

Departamento de Zoología. Instituto de Biología. Universidad Nacional
Autónoma de México, D. F. fac@ibiologia.unam.mx

14) Cime Pool José A.

Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad Autónoma de
Yucatán. Mérida, Yucatán, México. cimepool@gmail.com

15) Cruz-Alfaro Jaqueline

Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional,
Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Santa Cruz Xoxocotlán,
Oaxaca, Oaxaca, México. jaquyalfaro@hotmail.com



16) Cruz Espinoza Alejandra
Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional,
Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Santa Cruz Xoxocotlán,
Oaxaca, Oaxaca, México. acruzespinoza@yahoo.com.mx

17) Cú Vizcarra José
Facultad de Ciencias Químico Biológicas, Universidad Autónoma de
Campeche, Campeche, Campeche, México. jdvizcarra104@hotmail.com

E

18) Eaton González Ricardo
Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada,
Baja California, México. eaton@uabc.mx

19) Elizalde Arellano Cynthia
Laboratorio de Cordados Terrestres. Departamento Zoología. Escuela Nacional
de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México, D. F.
thiaden@hotmai.com, celizald@encb.ipn.mx

20) Escalona Segura Griselda
Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres. Área de Conservación de
la Biodiversidad. El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Campeche, Campeche,
Campeche, México. gescalon@ecosur.mx

21) Espinoza Medinilla Eduardo E.
Laboratorio de Genética. El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal
de Las Casas, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. México.
eespinoza@ecosur.mx
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

F

22) Figueroa Carranza Ana Luisa
Área de Protección de Flora y Fauna, Islas del Golfo de California, CONANP.
Guaymas, Sonora, México. afiguero@conanp.gob.mx

G

23) Gallina Tessaro Sonia
Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal. Instituto de Ecología, AC.
Xalapa, Veracruz, México. sonia.gallina@inecol.edu.mx



24) Gallo Reynoso Juan Pablo

Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C. Unidad Guaymas.
Guaymas, Sonora, México. jpgallo@cascabel.ciad.mx

25) García García José Luís

Laboratorio de Ecología Animal. Centro Interdisciplinario de Investigación
para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico
Nacional, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, Oaxaca, México.
reylagarto_jl@hotmail.com

26) García Peña Natalia

Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.
F.
miriamp@servidor.unam.mx

27) García-Suárez María Dolores

Departamento de Biología, División de de Ciencias Biológicas y de la Salud.
Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. México, D.F.
loli@xanum.uam.mx

28) González Christen Alvar

Instituto de Investigaciones Biológicas. Universidad Veracruzana. Xalapa,
Veracruz, México. gonalvar@gmail.com, agonzalez@uv.mx

29) González Dolores

Departamento de Biodiversidad y Sistemática. Instituto de Ecología, A.C.
Xalapa, Veracruz, México. dolores.gonzalez@inecol.edu.mx

30) González Pérez Graciela

Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional,
Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Santa Cruz Xoxocotlán,
Oaxaca, Oaxaca, México. gracielago_62@yahoo.com.mx, ggonzalezp@ipn.mx

31) González Romero Alberto

Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
alberto.gonzalez@inecol.edu.mx



32) González Ruiz Noé

Departamento de Biología, División de de Ciencias Biológicas y de la Salud.
Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. México, D. F.
Laboratorio de Cordados Terrestres. Escuela Nacional Ciencias Biológicas.
Instituto Politécnico Nacional. México, D. F. artilituratus@hotmail.com

33) González Sierra Rubi

Universidad Autónoma de Ciudad Juárez. Ciudad Juárez, Chihuahua, México.
ergs06@hotmail.com

34) Guerrero José A.

Laboratorio de Sistemática y Morfología, Facultad de Ciencias Biológicas.
Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos, México.
aguerrero@buzon.uaem.mx

35) Gutiérrez-Ramos Anahid

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. La Paz, Baja California
Sur, México. anahid99@yahoo.com

H

36) Hernández Betancourt Silvia F.

Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad Autónoma de
Yucatán. Mérida, Yucatán, México. hbetanc@uady.mx

37) Herrera-Muñoz Joaquín

Departamento de Ciencias de la Salud, División de de Ciencias Biológicas y de
la Salud. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. México, D.
F. jhem@xanum.uam.mx

38) Herrera M. Gerardo L.

Estación de Biología de Chamela. Instituto de Biología. Universidad Nacional
Autónoma de México. San Patricio, Jalisco, México.
gherrera@ibiologia.unam.mx



xx

I

39) Iñiguez Dávalos Luis Ignacio

Departamento de Ecología y Recursos Naturales. Centro Universitario de la Costa Sur. Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad. Universidad de Guadalajara. Autlán, Jalisco, México.
liniguez@cucsur.udg.mx

J

40) Johnson Eileen

Museum of Texas Tech University, Lubbock, Texas. eileen.johnson@ttu.edu

L

41) Le Boeuf Burney J.

Office for Research and Institute of Marine Sciences. University of California. Santa Cruz, California, EUA. leboeuf@ucsc.edu

42) León Paniagua Livia

Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera". Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. llp@hp.fciencias.unam.mx

43) List Rurik.

Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
rlist@ecologia.unam.mx

44) López González Carlos A.

Universidad Autónoma de Querétaro. Querétaro, Querétaro, México.
cats4mex@gmail.com

45) López Vidal Juan Carlos

Laboratorio Cordados Terrestres. Departamento Zoología. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México, D. F.
jvidal@ipn.mx, jclvidal@hotmail.com

46) Lorenzo Monterrubio Consuelo

Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres. Área de Conservación de la Biodiversidad. El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal de Las Casas, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. México. clorenzo@ecosur.mx

**M**

47) Maldonado Jesús E.

Center for Conservation and Evolutionary Genetics, National Zoological Park/
National Museum of Natural History. Smithsonian Institution. NW Washing-
ton, D.C., EUA. maldonadoj@si.edu

48) Mandujano Salvador

Departamento de Biodiversidad y Comportamiento Animal. Instituto de
Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México. salvador.mandujano@inecol.edu.mx

49) Manson Robert H.

Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz, México.
manson@ecologia.edu.mx

50) Martínez Gallardo Roberto

Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada,
Baja California, México. robtron@uabc.mx

51) Martínez Kú Diego Humberto

Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres. Área de Conservación de
la Biodiversidad. El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Campeche, Campeche,
Campeche, México.

Facultad de Ciencias Químico Biológicas, Universidad Autónoma de
Campeche

Campeche, Campeche, México. humdiek@yahoo.com.mx

52) Medellín Legorreta Rodrigo A.

Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.
F.

medellin@miranda.ecologia.unam.mx

53) Medina Peralta Salvador

Facultad de Matemáticas. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán,
México. mperalta@uady.mx



54) Medrano González Luis

Grupo de Mastozoología Marina. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.

Unidad Académica de Ecología Marina. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
medranol@mar.icmyl.unam.mx

55) Melo Samper Palacios Ubaldo

Unidad de Informática para la Biodiversidad. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. ubaldomelo@yahoo.com.mx

56) Méndez Lia

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. La Paz, Baja California Sur, México. lmendez04@cibnor.mx

57) Mirón M. Leticia

Estación de Biología de Chamela. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. San Patricio, Jalisco, México. letymiron@yahoo.com

58) Montellano Rosales Hortensia

Laboratorio Embriología Animal. Departamento Morfología. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México, D. F.

59) Moreno Arzate Claudia N.

Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
clau.morarza@gmail.com

N

60) Naranjo Piñera Eduardo J.

Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres. Área de Conservación de la Biodiversidad. El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal de Las Casas, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. México. enaranjo@ecosur.mx

O

61) Ocegüera González Aidee

Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México. aideog@gmail.com



62) Olguín Monroy Héctor C.
Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”. Facultad de Ciencias. Universidad
Nacional Autónoma de México. México, D. F. crokuta@hotmail.com

63) Ortega Reyes Jorge
Laboratorio de Ictiología y Limnología. Posgrado Químico-Biológico. Escuela
Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. México, D. F.
artibeus2@aol.com

P

64) Palacios-Silva Rodolfo
División de Posgrado. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
rod_palacios@hotmail.com

65) Pérez-Rivero Juan José
Departamento de Medicina Preventiva, Facultad de Medicina Veterinaria y
Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
perivet_idea@yahoo.com

66) Peters Recagno Edward Michael
Instituto Nacional de Ecología. edpeters@ine.gob.mx

R

67) Ramírez-Pulido José
Departamento de Biología, División de de Ciencias Biológicas y de la Salud.
Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. México, D.F.
jrp@xanum.uam.mx

68) Ramírez P. Nicté
Estación de Biología de Chamela. Instituto de Biología. Universidad Nacional
Autónoma de México. San Patricio, Jalisco, México. nicté4@yahoo.com

69) Ríos Evelyn
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. La Paz, Baja California
Sur, México. everios04@cibnor.mx



70) Rodríguez Martínez Adriana

Universidad Autónoma de Ciudad Juárez. Ciudad Juárez, Chihuahua, México.
adriss_r@hotmail.com

71) Rojas Bracho Lorenzo

Grupo de Mastozoología Marina. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional
Autónoma de México. México, D. F.
Instituto Nacional de Ecología. lrojas@cicese.mx

72) Rosales Nanduca Hiram

Grupo de Mastozoología Marina. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional
Autónoma de México. México, D. F. lageno_hir@hotmail.com

73) Ruán Tejeda Irma

Departamento de Ecología y Recursos Naturales. Centro Universitario de la
Costa Sur. Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la
Biodiversidad. Universidad de Guadalajara. Autlán, Jalisco, México.
iruan@cucsur.udg.mx

S

74) Salame-Méndez Arturo

Departamento de Biología de la Reproducción, División de de Ciencias
Biológicas y de la Salud. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad
Iztapalapa. México, D.F. asam@xanum.uam.mx

75) Salinas Zacarías Mario Alberto

Grupo de Mastozoología Marina. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional
Autónoma de México. México, D. F. caskelot@yahoo.com

76) Sánchez-Cordero Dávila Víctor

Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica. Instituto de Biología.
Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
victor@ibiologia.unam.mx

77) Sánchez Rojas Gerardo

Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de
Hidalgo. Pachuca, Hidalgo, México. gerardo.sanchezrojas@gmail.com



78) Santillán Ortiz Hortensia

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. La Paz, Baja California Sur, México.

79) Santos Moreno Antonio

Laboratorio de Ecología Animal. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, Oaxaca, México.
asantosm90@hotmail.com

80) Serrano Héctor

Departamento de Ciencias de la Salud, División de de Ciencias Biológicas y de la Salud. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. México, D.F. hser@xanum.uam.mx

T

81) Tico Laura

Estación de Biología de Chamela. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. San Patricio, Jalisco, México.
laura_tico@yahoo.com.mx

82) Trujano Álvarez Ana Lilia

Museum of Vertebrate Zoology. University of California, Berkeley, CA. USA.
analiliata@berkeley.edu

U

83) Urbán Ramírez Jorge

Grupo de Mastozoología Marina. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
Departamento de Biología Marina. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Baja California Sur, México. jurban@uabcs.mx

84) Uría Galicia Esther

Laboratorio Histología Animal. Departamento Morfología. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México, D. F.



V

85) Vargas Contreras Jorge A.

Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.

F. jalbino@miranda.ecologia.unam.mx

Facultad de Ciencias Químico Biológicas, Universidad Autónoma de

Campeche, Campeche, Campeche, México. jalbino64@hotmail.com

86) Vázquez Cuevas María de Jesús

Grupo de Mastozoología Marina. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional

Autónoma de México. México, D. F. mjvc@correo.unam.mx

87) Vázquez Jorge

Laboratorio de Biología de la Conducta, Centro Tlaxcala de Biología de la

Conducta. Universidad Autónoma de Tlaxcala. Tlaxcala, Tlaxcala, México.

jvazquez@garza.uatx.mx

88) Vergara-Huerta Jesús

Departamento de Biología, División de de Ciencias Biológicas y de la Salud.

Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. México, D.F.

biojvh@yahoo.com.mx

89) Viguera-Villaseñor Rosa Ma.

Instituto Nacional de Pediatría, SSA. Departamento de Histomorfología. Torre

de Investigación “Dr. Joaquín Cravioto”. México, D.F.

marcoviv@servidor.unam.mx

90) Vilorio Gómora Lorena

Grupo de Mastozoología Marina. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional

Autónoma de México. México, D. F. vilorialorena@yahoo.com

W

91) Weber Manuel

Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres. Área de Conservación de la

Biodiversidad. El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Campeche, Campeche,

Campeche, México. mweber@ecosur.mx



AVANCES EN EL ESTUDIO DE LOS MAMÍFEROS DE MÉXICO VOLUMEN II

LISTA DE REVISORES

- 1) Ulises Aguilera Reyes
Universidad Autónoma del Estado de México (UAEMEX). Toluca, Estado de México.
- 2) Sergio Ticul Álvarez-Castañeda
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C. (CIBNOR). La Paz, Baja California Sur.
- 3) Jorge E. Bolaños Citalán
El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Unidad San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.
- 4) Miguel Briones-Salas
Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional (IPN). Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca.
- 5) Georgina Cantoral Trejo
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
- 6) Arturo Carrillo Reyes
Oikos: Conservación y Desarrollo Sustentable A. C.
- 7) Patricia Cortés Calva
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C. (CIBNOR). La Paz, Baja California Sur.
- 8) Epigmenio Cruz Aldán
Instituto de Historia Natural y Ecología (IHNE). Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.



9) Cynthia Elizalde Arellano

Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional.
México, D. F.

10) Eduardo Espinoza Medinilla

El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Unidad San Cristóbal de Las Casas,
Chiapas.
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

11) Alejandro Estrada Medina

Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Instituto de Biología, Universidad
Nacional Autónoma de México (UNAM).

12) Sonia Gallina Tessaro

Instituto de Ecología A. C. (INECOL). Xalapa, Veracruz.

13) Alvar González Christen

Instituto de Investigaciones Biológicas. Universidad Veracruzana (UV).
Xalapa, Veracruz.

14) Silvia Hernández Betancourt

Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad Autónoma de
Yucatán (UADY). Mérida, Yucatán.

15) Luis Ignacio Iñiguez Dávalos

Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad
(IMECBIO)

Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara (UdeG).
Autlán, Jalisco.

16) Carlos López González

Universidad Autónoma de Querétaro (UAQ). Querétaro, Querétaro.

17) Celia López González

Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional,
Unidad Durango. Instituto Politécnico Nacional (IPN). Durango, Durango.



18) Carmen Lorenzo Monterrubio
Instituto Hidalguense de la Cultura, Gobierno del Estado de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo.

19) Consuelo Lorenzo Monterrubio
El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Unidad San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.

20) Luis Medrano González
Facultad de Ciencias. Unidad Académica de Ecología Marina, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México, D. F.

21) Eduardo J. Naranjo Piñera
El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Unidad San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.

22) Jorge Ortega Reyes
Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. Laboratorio de Ictiología y Limnología. Posgrado Químico-Biológico. México, D. F.

23) David Ortiz Ramírez
Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México, D. F.

24) Gloria Portales Betancourt
Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México, D. F.

25) Yessica Rico Mancebo del Castillo
Oikos: Conservación y Desarrollo Sustentable A. C.

26) Tamara Rioja Paradela
El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Unidad San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.



xxx

27) Antonio Santos Moreno
Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional,
Unidad Oaxaca. Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca.

28) Jorge Vargas Contreras
Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).
Facultad de Ciencias Químico Biológicas, Universidad Autónoma de
Campeche, Campeche, Campeche.

29) Julieta Vargas Cuenca
Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).
México, D. F.

30) Azucena Velázquez Jiménez
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

31) Manuel Weber Rodríguez
El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Unidad Campeche, Campeche.



AVANCES EN EL ESTUDIO DE LOS MAMÍFEROS DE MÉXICO VOLUMEN II

INSTITUCIONES PARTICIPANTES

Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP).

Área de Protección de Flora y Fauna Islas del Golfo de California.

Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A. C. (CIAD). Unidad Guaymas.

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. (CIBNOR).

El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).

Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres. Unidad Campeche.

Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres. Unidad San

Cristóbal de Las Casas, Chiapas.

Instituto Antártico Chileno.

Instituto de Ecología, A. C. (INECOL).

Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal.

Departamento de Biodiversidad y Sistemática.

Departamento de Biodiversidad y Comportamiento Animal.

División de Posgrado.

Instituto Mexicano del Seguro Social.

Centro Médico Nacional Siglo XXI.

Instituto Nacional de Antropología e Historia.

Laboratorio de Arqueozoología.

Instituto Nacional de Ecología.

Instituto Nacional de Pediatría, SSA.

Departamento de Histomorfología.

Instituto Politécnico Nacional (IPN).

Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional,

Unidad Oaxaca. Laboratorio de Ecología Animal.

Escuela Nacional Ciencias Biológicas.

Departamento Zoología.

Departamento Morfología.

Posgrado Químico-Biológico.



Museum of Texas Tech University (TTU).

Smithsonian Institution.

Center for Conservation and Evolutionary Genetics. National
Zoological Park/National Museum of Natural History.

Universidad Autónoma de Baja California (UABC).

Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS)

Universidad Autónoma de Campeche (UAC).

Facultad de Ciencias Químico Biológicas.

Universidad Autónoma de Ciudad Juárez (UACJ).

Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH).

Centro de Investigaciones Biológicas.

Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM).

Facultad de Ciencias Biológicas.

Universidad Autónoma de Querétaro (UAQ).

Universidad Autónoma de Tlaxcala (UAT).

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta.

Universidad Autónoma de Yucatán (UADY).

Facultad de Matemáticas. Campus de Ciencias Biológicas y
Agropecuarias.

Universidad Autónoma Metropolitana (UAM). Unidad Iztapalapa.

Departamento de Matemáticas. División de Ciencias Básicas e
Ingeniería. Departamento de Biología. División de de Ciencias
Biológicas y de la Salud.

Departamento de Ciencias de la Salud. División de de Ciencias
Biológicas y de la Salud.

Departamento de Biología de la Reproducción. División de de Ciencias
Biológicas y de la Salud.

Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

Universidad de Guadalajara (UdeG).

Centro Universitario de la Costa Sur. Instituto Manantlán de Ecología y
Conservación de la Biodiversidad. Departamento de Ecología y
Recursos Naturales.

Universidad del Mar (UMAR).

Instituto de Industrias. Campus Puerto Escondido.

Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Estación de Biología de Chamela.



Instituto de Biología.
Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica.
Departamento de Zoología.
Unidad de Informática para la Biodiversidad.
Facultad de Ciencias.
Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”.
Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia.
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.
Unidad Académica de Ecología Marina.
Instituto de Ecología.
Universidad Veracruzana (UV).
Instituto de Investigaciones Biológicas.
University of California (UC). Berkeley.
Office for Research and Institute of Marine Sciences.
Museum of Vertebrate Zoology.





INTRODUCCIÓN

El desarrollo de la mastozoología en México ha generado valiosos conocimientos en diferentes campos de la biología de las especies, como es el análisis de su riqueza, y diversidad local y regional, la variación entre y dentro de las poblaciones, la distribución geográfica, la ecología de poblaciones, y la taxonomía y sistemática, incluyendo el desarrollo de la biología molecular. Estos conocimientos se centran, básicamente, en comprender la biodiversidad mastofaunística en México, país que ocupa el tercer lugar en el mundo en número de especies de mamíferos terrestres (aproximadamente 477 especies y 913 subespecies). La gran diversidad de mamíferos de México se debe a factores que incluyen su historia geológica, zoogeografía, climas, topografía y tipos de vegetación. En las últimas décadas ha aumentado considerablemente la información relacionada con entender los patrones y procesos ecológicos sobre la diversidad, distribución y conservación de los mamíferos del país; originada, a su vez, por el cada vez mayor número de mastozoólogos formados tanto en instituciones nacionales o extranjeras.

No obstante, durante las últimas décadas, el acelerado incremento de la población humana y sus actividades han provocado cambios importantes en la distribución y abundancia de numerosas especies de mamíferos silvestres que, en muchos casos, llevan a la disminución y extinción de poblaciones locales por la transformación del hábitat. En otros casos, la cacería furtiva y el comercio ilegal también han sido factores determinantes en el decline o desaparición de especies silvestres. Es por ello que el papel de los mastozoólogos ha sido, y es de gran relevancia para fundamentar programas a largo plazo sobre el manejo, aprovechamiento y conservación de los recursos naturales renovables que involucren a las comunidades humanas locales.

Sin embargo, aún falta mucho por hacer en materia de investigación mastozoológica con miras a la conservación y uso sustentable de las especies. Es necesario que las instancias financiadoras, estatales y federales, consideren un mayor apoyo para fomentar y acrecentar los estudios en regiones geográficas pobremente conocidas, además de determinar la distribución de diversas especies, la variación entre y dentro de las poblaciones, la biología de las especies nativas, los patrones de reproducción, los procesos evolutivos que ayuden a esclarecer las relaciones taxonómicas, filogenéticas y biogeográficas, así como conocer los procesos ecológicos y evolutivos a los que están sujetas las poblaciones en relación con actividades humanas y sus consecuencias como la transformación de su hábitat, la extracción de especies y el cambio climático.

Con el fin de difundir los resultados actuales en materia de investigación biológica de diversos grupos taxonómicos de mamíferos, y monitorear el progreso y crecimiento de los conocimientos sobre la mastofauna del país, este segundo volumen de *Avances en el estudio de los mamíferos de México* incluye una muestra de los trabajos desarrollados en el campo de la mastozoología en México, con la presentación de 34 capítulos que abarcan diversas disciplinas como distribución, taxonomía, sistemática, historia natural, ecología, comportamiento, conservación y manejo.





PARTE I. DISTRIBUCIÓN, TAXONOMÍA Y SISTEMÁTICA

Síntesis

Uno de los aspectos que ha llamado la atención de los especialistas en el estudio de los mamíferos de México ha sido comprender, por una parte, los patrones de la distribución de la diversidad y la distribución individual o poblacional de las especies a una escala local, tomando en cuenta los procesos de adaptación al ambiente y de relación con otras poblaciones; por la otra, los patrones de distribución de especies y taxa superiores a una escala regional y global, considerando procesos tectónicos y macroevolutivos. Asimismo, con el fin de aclarar problemas taxonómicos de especies con gran variación morfológica y genética, se han desarrollado también numerosos estudios basados no sólo en las características morfológicas que comparten las especies, sino en las nuevas herramientas y métodos de análisis en biología molecular, como los análisis de ADN nuclear y mitocondrial.

En esta primera parte se presentan particularmente estudios relacionados con listados faunísticos, taxonomía, relaciones filogenéticas, distribución, estructura y composición de especies de mamíferos en diferentes regiones de la república mexicana.

Particularmente, se estudian las relaciones filogenéticas que guardan entre sí los diferentes grupos de especies del género *Peromyscus*, mediante un análisis de la morfología externa y del aparato reproductor masculino (Álvarez-Castañeda y González-Ruiz).

Se elabora un listado de la mastofauna de Aguascalientes considerando un trabajo de inventario, consulta de las colecciones científicas nacionales y literatura especializada, incluye además, el aspecto taxonómico, ecológico y el reproductivo de las especies del estado (Álvarez-Castañeda y colaboradores).

Se identifican nuevas especies de mamíferos fósiles del Cuaternario en la Cueva de San Josecito, Nuevo León, y se describe el material examinado de excavaciones a través comparaciones con esqueletos de especies actuales de ejemplares en colecciones de diferentes museos y de bibliografía especializada (Arroyo-Cabral y Johnson).

Se mencionan registros notables de los conejos silvestres del género *Sylvilagus* (*S. floridanus* y *S. cunicularius*) en el Municipio de Ixtacuixtla, al oeste del estado de Tlaxcala, México, con datos sobre tipos de vegetación y características morfológicas y reproductivas de los ejemplares examinados (Cervantes y Vázquez).

Se presenta la composición, diversidad y estado de conservación de especies de mamíferos en la región de la Sierra de Santa Marta, Veracruz, de acuerdo con diferentes tipos de vegetación y localidades de muestreo (González).

Con la finalidad de esclarecer las relaciones filogenéticas y evaluar los límites taxonómicos de las especies de murciélagos frugívoros del género *Artibeus*, se lleva a cabo un análisis utilizando el citocromo *b* mitocondrial (Guerrero y colaboradores).

Se presenta la lista taxonómica actualizada de los mamíferos terrestres de los estados que comprenden la frontera sur de México: Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Tabasco y Yucatán, incluyendo un panorama general sobre el patrón de su distribución, el estado de conservación de



las especies y su endemismo; se trata de una compilación de trabajos realizados en el sureste mexicano por diversos autores (Lorenzo y colaboradores).

Se da a conocer el primer listado sistemático de especies de mamíferos en la región de los Chimalapas, Oaxaca, con datos sobre la diversidad y estado de conservación de las especies, así como la comparación de la similitud entre la composición de especies en áreas cuyo tipo de vegetación es similar (Olguín y colaboradores).



ANÁLISIS PRELIMINAR DE LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE LOS GRUPOS DE ESPECIES DEL GÉNERO *Peromyscus*

Sergio Ticul Álvarez-Castañeda¹ y Noé González-Ruiz^{2,3}

¹ Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. Mar Bermejo # 195. CP 23090 La Paz, Baja California Sur, México. CE: sticul@cibnor.mx

² Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa, División de C.B.S., Departamento de Biología. México, Distrito Federal, México.

³ Laboratorio de Cordados Terrestres, Escuela Nacional Ciencias Biológicas, IPN, Carpio y Plan de Ayala s/n. México, Distrito Federal, México. CE: artilituratus@hotmail.com

Resumen: Se realizó un análisis de los grupos de especies del género *Peromyscus*. El análisis de máxima parsimonia de la morfología externa y del aparato reproductor masculino mostró que dentro del género *Peromyscus* existen cuatro clados bien definidos que contienen once de los trece grupos reconocidos para el género. El clado *eremicus* coincide con el subgénero *Haplomylomys* y contiene los grupos *eremicus* y *californicus*. Los tres clados restantes pertenecen al subgénero *Peromyscus* y son el clado *maniculatus* (grupos *maniculatus* y *leucopus*), *boylii* (grupos *aztecus*, *boylii*, *melanophrys* y *truei*), y *mexicanus* (grupos *furvus*, *megalops*, *mexicanus*). Los grupos *hooperi* y *crinitus* presentaron características ancestrales del género, por lo que no fueron asignados a ningún clado.

Palabras clave: *Peromyscus*, grupos de especies, Sistemática, clasificación.

Abstract: We carry out analysis of the species groups of the genus *Peromyscus*. The maximum parsimony analysis of the external morphology and male reproductive system, showed four clade into the *Peromyscus* that contains the 11 of the 13 groups actually establish for the genus. The clade *eremicus* is related with the subgenus *Haplomylomys* and contains the groups *eremicus* and *californicus*. The three remaining clade belong to the subgenus *Peromyscus* and they are the clade *maniculatus* (groups *maniculatus* and *leucopus*), *boylii* (groups *aztecus*, *boylii*, *melanophrys* and *truei*), and *mexicanus* (groups *furvus*, *megalops*, *mexicanus*). The groups *hooperi* and *crinitus* have ancestral characteristic of the genus, for this reason were not assigned to any clade.

Keywords: *Peromyscus*, species group, systematic, classification.

INTRODUCCIÓN

Peromyscus es uno de los géneros de mamíferos mejor representados en el Continente Americano y es de los más intensamente analizados a nivel mundial en prácticamente todos los tópicos que se desprenden del estudio de los mamíferos. Su distribución es muy amplia, se extiende desde

Lorenzo, C., E. Espinoza y J. Ortega (eds.). 2008. *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Publicaciones Especiales, Vol. II, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F.



Canadá hasta Panamá y se puede encontrar en prácticamente cualquier hábitat terrestre de Norte América, desde las regiones alpinas hasta las selvas lluviosas tropicales, y desde zonas montañosas (< 4,000 msnm) hasta el nivel del mar. El género ha jugado un papel esencial en la maduración y crecimiento de la Sistemática de los mamíferos. Las publicaciones relacionadas con el género han ayudado a la comprensión de las hipótesis y teorías de la Sistemática, así como también de la evolución (Carleton, 1989). En la actualidad la cantidad de especies reconocidas se ha aumentado notablemente, pero aún no hay acuerdo en relación con el número, que fluctúa de 53 (Hafner *et al.*, 2001) a 57 (Musser y Carleton, 2005; Ramírez-Pulido *et al.*, 2005).

Peromyscus es un género taxonómicamente heterogéneo, complejo y con gran variación entre y dentro de las especies (Carleton, 1989; Ramírez-Pulido *et al.*, 2001). A pesar de esto, esta variación presenta una discontinuidad morfológica que se ha utilizado para agruparlo, primero en subgéneros y, posteriormente, en grupos de especies. En un principio la existencia de estos grupos se basó en las características morfológicas que compartían las especies que lo conformaban; sin embargo, con las nuevas herramientas y métodos de análisis —en particular la morfología de los cariotipos y la biología molecular— han propiciado un cambio sustancial en la Sistemática de género y se ha encontrado, en general, que estos grupos se mantienen muy robustos. A pesar de que en la actualidad los grupos de especies de *Peromyscus* no tienen valor taxonómico, se ha comprobado que las especies dentro de cada grupo han evolucionado de una forma común y se pueden considerar como grupos monofiléticos (Carleton, 1989).

Osgood (1909) en su revisión del género, propone que las especies se clasifiquen en diferentes grupos, en función de las características morfológicas que tienen en común y dependiendo de las similitudes de la especie nominal en relación con las otras, así propone los grupos: *maniculatus*, *leucopus*, *boylei*, *truei*, *melonophrys*, *lepturus*, *mexicanus* y *megalops*; todos ellos dentro del subgénero *Peromyscus*. Esta clasificación ha facilitado el trabajo dentro del género *Peromyscus*, razón por la cual es ampliamente reconocida y retomada por diferentes autores (Hooper y Musser, 1964; Hooper, 1968; Hall, 1981; Carleton, 1989; Cuadro 1). En pocas ocasiones se ha modificado el número de grupos, pero muchas especies han sido reubicadas dependiendo principalmente del tipo de análisis; así por ejemplo, Hooper (1968) propone además al grupo *crinitus* y no considera a los *megalops* y *lepturus*. Carleton (1989) en su trabajo sobre sistemática y evolución de los Peromíscinos hace un magnífico análisis de los grupos de especies del género *Peromyscus*, elevando a nivel de género varios de los hasta entonces conocidos como subgéneros de *Peromyscus* (*Habromys*, *Isthmomys*, *Megadontomys* y *Osgoodomys*). Además, incrementa el número de grupos proponiendo a *hooperi*, *aztecus* y *fervus* dentro del subgénero *Peromyscus*, e incluye dos más para el subgénero *Haplomylomys* (*californicus* y *eremicus*).

En la actualidad el género presenta diferentes controversias en todos sus niveles de clasificación pero, en general, se ha llegado a un consenso en cuanto a la validez de los subgéneros y grupos de especies desde la clasificación de Carleton (1989). Ahora las discusiones se han centrado en dos puntos particulares que, dependiendo de las diferentes autoridades, las conclusiones no siempre son coincidentes: por un lado la estabilidad y conformación de cada uno de los grupos de especies y, por otro, el reconocimiento de las especies y subespecies ya existentes. Pero a pesar de que los

Cuadro 1. Relación histórica de los grupos de especies del género *Peromyscus*. Los números indican la cantidad de especies por grupo o subgénero, cuando es cero es que el autor no reconoce el grupo. Los números superíndices explican los cambios más importantes dentro de los grupos, basándonos en Carleton (1989): 1) las especies están incluidas en el grupo *boylii*; 2) considera todo o parte del grupo *aztecus*; 3) la especie (*P. crinitus*) está dentro del subgénero *Haplomylomys*; 3a) parte de las especies están dentro del grupo *eremicus*; 4) las especies están contenidas en el grupo *lepturus*; 5) especie aún no descrita (*P. hooperi*); 5a) especie descrita pero no reconocida; 6) incluye todo el género *Habromys*, parte del grupo *furvus* y *mexicanus*; 7) las especies están incluidas dentro del grupo *mexicanus*; 8) incluye todo los grupos *furvus*, *mexicanus* y *megalops*.

	Osgood (1909)	Hall y Kelson (1959)	Hooper (1968)	Hall (1981)	Carleton (1989)	Musser y Carleton (2005)
Subgénero <i>Haplomylomys</i>	4	11	10	9	10	8
Grupo <i>californicus</i>	0	0	0	0	1	1
Grupo <i>eremicus</i>	0	0	0	0	9	7
Subgénero <i>Peromyscus</i>	32	40	38	41	43	45
Grupo <i>aztecus</i>	0 ¹	0 ¹	0 ¹	0 ¹	3	4
Grupo <i>boylii</i>	4 ²	6 ²	8 ²	10 ²	8	10
Grupo <i>crinitus</i>	0 ³	0 ³	2 ^{3a}	3 ^{3a}	1	1
Grupo <i>furvus</i>	0 ⁴	0 ⁴	0 ⁴	0 ⁴	3	3
Grupo <i>hooperi</i>	0 ⁵	0 ⁵	0 ⁵	0 ^{5a}	1	1
Grupo <i>lepturus</i>	7 ⁶	10 ⁶	0	0	0	0
Grupo <i>leucopus</i>	2	2	2	2	2	2
Grupo <i>maniculatus</i>	4	6	6	6	7	4
Grupo <i>megalops</i>	3	5	0 ⁷	0 ⁷	3	3
Grupo <i>melanophrys</i>	3	2	3	3	3	4
Grupo <i>mexicanus</i>	4	5	14 ⁸	14 ⁸	7	7
Grupo <i>truei</i>	5	4	3	3	5	6

estudios sobre la sistemática del género son cada vez más cuantiosos, pocos han enfocado sus intereses principales a estudiar las relaciones filogenéticas que guardan entre sí los diferentes grupos de especies, motivo por el cual abordamos de manera preliminar este tema.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se obtuvieron las características morfológicas de 49 especies del género *Peromyscus* (Apéndice 1). Con excepción de *P. madrensis*, *P. mayensis*, *P. polionotus* y *P. mekisturus* que son consideradas raras y no se tuvo acceso a ejemplares de colección, todas las especies ($n = 49$) del género fueron considerada en nuestro análisis. Para obtener esta información se examinaron los ejemplares

adultos (Apéndice 2) de las colecciones de mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIB), de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (ENCB) y del Museum of Vertebrate Zoology, Universidad de California (MVZ).

En nuestro análisis fueron utilizadas características morfológicas externas y la morfología del aparato reproductor masculino. Las primeras se emplearon por la importancia que tienen en la asignación taxonómica de las especies (Osgood, 1909; Hooper y Musser, 1964; Hall, 1981; Carleton, 1989) y las segundas porque se han utilizado de manera exitosa dentro de la clasificación de la subfamilia Neotominae (Hooper, 1958; Hooper y Musser, 1964; Carleton, 1980; Bradley y Schmidly, 1987).

Para obtener las características del aparato reproductor masculino se realizó una revisión bibliográfica de las principales publicaciones que tratan este tema (Hooper, 1958; Burt, 1960; Hooper y Musser, 1964; Linzey y Layne, 1969; Carleton, 1980; 1989; Bradley y Schmidly, 1987). Toda esta información fue complementada con la proveniente de otras publicaciones relacionadas (Schmidly, 1974a; 1974b; Merritt, 1978; Veal y Caire, 1979; Hoffmeister, 1981; Young y Jones, 1983; Lackey *et al.*, 1985; Rickart y Robertson, 1985; Álvarez-Castañeda, 1998; 2001; 2002; 2005a; 2005b, en prensa a, b; Cortés-Calva y Álvarez-Castañeda, 2001; Roberts *et al.*, 2001; Vázquez *et al.*, 2001; Álvarez-Castañeda y Cortés-Calva, 2002; 2003a; 2003b; Álvarez-Castañeda y Méndez, 2005; González-Ruiz y Álvarez-Castañeda, 2005; Rios y Álvarez-Castañeda, en prensa; Rios *et al.*, en prensa; Trujado-Álvarez y Álvarez-Castañeda, en prensa; Trujado-Álvarez *et al.*, en prensa).

Con excepción de los tubérculos accesorios en los molariformes, el resto de las características dentales no se pudieron comparar a nivel de grupo de especies, debido a que la variación dentro y entre de las especies es alta (Hooper, 1957).

Las características relacionadas con la morfología externa fueron obtenidas directamente de los ejemplares de museo como sigue: El tamaño corporal fue clasificado en: 0 = grande (≥ 210 mm), 1 = chico (< 210 mm). La longitud de cola se consigna en relación con el tamaño del cuerpo y cabeza: 0 = aproximadamente igual a la del cuerpo y cabeza ($\leq$ al 110 %), 1 = más grande que el cuerpo y cabeza ($>$ al 110 %). La longitud de oreja en: 0 = chicas (longitud de la oreja más chica que la longitud de la pata), 1 = grandes (longitud de la oreja más grande que la longitud de la pata). En el caso de las características de coloración del pelaje, la línea lateral se consideró: 0 = ausente o 1 = presente; el anillo de pelo color oscuro alrededor del ojo: 0 = ausente o 1 = presente; la mancha pectoral de color ocráceo: 0 = ausente o 1 = presente. Los tubérculos accesorios de los molares: 0 = ausente, 1 = pueden o no presentar y 2 = presente. Bulas auditivas: 0 = pequeñas ($<$ de 12 % de la longitud total del cráneo), 1 = medias (>12 % y < 18 %), 2 = grandes (>18 %).

Del aparato reproductor masculino se consideraron las características mencionadas por Carleton (1980): la forma del glándulo: 0 = en forma de vaso, 1 = cilíndrico. La relación entre la longitud y el ancho del glándulo, con las siguientes proporciones: 0 = 1-3:1, 1 = 4-6:1 y 2 = 7-9:1. La presencia de la punta protáctil del glándulo: 0 = ausente y 1 = presente. En el glándulo pueden existir vértices (*lappet*): vértices ventrales: 0 = ausente, 1 = presentes y 2 = para grupos en los que en unas



especies esté presente y en otras ausente; vértices dorsales: 0 = ausentes, 1 = presentes y 2 = para grupos en los que en unas especies esté presente y en otras ausente. La relación entre la longitud del cartílago de la punta del báculo y la longitud del báculo: 0 = $> 0.09:1$, 1 = $0.1-0.3:1$. El grosor del báculo: 0 = grueso y 1 = delgado. La relación entre la longitud y el ancho del báculo: 0 = $1-4:1$, 1 = $5-8:1$ y 2 = $9-12:1$. La relación entre la longitud del báculo con respecto a la longitud total del cráneo: 0 = $< 40\%$, 1 = aproximadamente 40% , 2 = $>40\%$. El número de glándulas mamarias: 0 = seis, un par axilar y dos inguinales, 1 = cuatro, dos pares inguinales.

El análisis cladístico se realizó por los métodos de máxima parsimonia (MP) utilizando los datos de presencia y ausencia para cada una de las características morfológicas de los grupos de *Peromyscus* (Apéndice 1). Se empleó el programa PAUP 4.0b10 (Swofford, 2001). El método de máxima parsimonia (MP) se corrió con 1000 pseudorréplicas, con la adición aleatoria de los grupos, el árbol fue construido por la reconexión diseccionada (TBR), canje de ramas y búsqueda heurística. Se utilizó a *Neotomodon alstoni* como grupo externo, debido que esta especie fue considerada como parte del género *Peromyscus* (Williams y Ramírez-Pulido, 1984; Carleton, 1989).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis de máxima parsimonia (Fig. 1) identifica cuatro clados. El primero, que nombraremos clado *eremicus*, contiene los grupos *californicus* y *eremicus*, ambos son los únicos que pertenecen al subgénero *Haplomylomys*. Los tres restantes son parte del subgénero *Peromyscus*: el *maniculatus* lo representan los grupos *maniculatus* y *leucopus*; el clado *mexicanus* lo constituyen los grupos *furvus/megalops/mexicanus* y el *boyliei* lo conforman los grupos *aztecus/boyliei/melanophrys/truei* (Fig. 1; Cuadro 2). *Peromyscus hooperi* es la única especie integrante del grupo *hooperi* y *P. crinitus* forma el grupo *crinitus*. Estas dos especies se comportan como clados independientes que no están relacionadas claramente con ninguno de los otros grupos de especies, ya que cuando se utilizó el método de consenso estricto más de 50% de los clados presentan politomía con el clado *maniculatus*.

Durante la historia de la Sistemática del género *Peromyscus* estos clados por arriba del nivel de grupo de especies ya habían sido mencionados de manera indirecta. Avise *et al.*, (1979) en un análisis de aloenzimas encuentran que las especies del género *Peromyscus* se disponen en tres “agrupaciones” bien marcadas, la primera corresponde al subgénero *Haplomylomys*, que coincide con el clado *eremicus* que nosotros proponemos, la segunda es el conglomerado de *maniculatus-leucopus*, que coincide con el clado *maniculatus* y la tercera agrupación contiene a las especies de los grupos *boyliei-truei* (clado *boyliei*).

Con excepción del trabajo de Avise *et al.* (1979) la mayoría de investigaciones dentro de la sistemática del género *Peromyscus* se han enfocado a estudiar las relaciones entre las diferentes especies y la conformación de los grupos; sin embargo, estos estudios han dado muestras indirectas de las asociaciones que guardan los grupos de especies y, en general, dan un sustento mayor a los resultados encontrados en este trabajo.

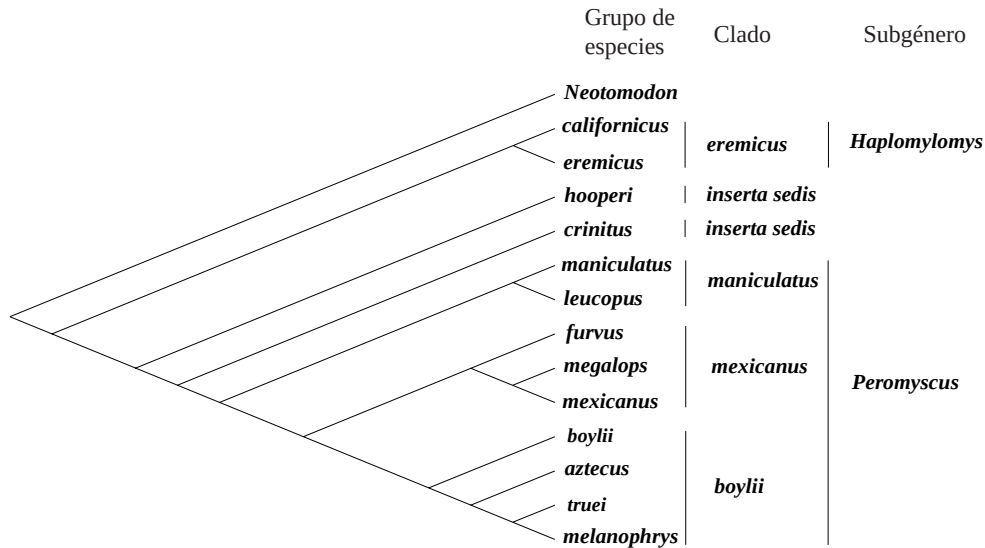


Figura 1. Análisis de la morfología de los grupos de especies de *Peromyscus* con base en el método de máxima parsimonia de datos de ausencia y presencia de cada uno de los grupos (Apéndice 1). Se muestran cuatro clados, que contienen por lo menos dos grupos de especies y que se nombra en la base de la rama que les da origen. *Peromyscus hooperi* y *P. crinitus* forman clados independientes y no se asocia a ningún otro clado, por lo que se consideran como *insertae sedis*. Se utilizó a *Neotomodon alstoni* como grupo externo. La longitud del árbol es de 47, índice de consistencia = 0.575, e índice de retención = 0.646, se corrió con 1000 pseudoreplicas, con la adición aleatoria de los grupos, el árbol fue construido por la reconexión diseccionada (TBR), canje de ramas y búsqueda heurística.

Los grupos *hooperi* y *crinitus* no se relacionaron con ningún otro grupo de especies e, incluso, con ninguno de los subgéneros, por este motivo consideramos a estos dos grupos como *insertae sedis* (Fig. 1). *Peromyscus hooperi* y *P. crinitus* tienen poca relación filogenética entre ellas, pero varios estudios han demostrado que presentan características plesiomórficas, como por ejemplo el cariotipo ancestral del género *Peromyscus* (Greenbaum y Baker, 1978; Schmidly *et al.*, 1985), es principalmente por esta razón que son tratadas como un estado intermedio entre los subgéneros *Haplomylomys* y *Peromyscus* (Carleton, 1989). En nuestro estudio, estas especies se apartan del resto de los clados del género, por lo que las consideramos como especies relictos y se deberían mantener dentro de su propio grupo de especies.

En particular *Peromyscus crinitus*, único integrante del grupo *crinitus*, fue erróneamente ubicada dentro del subgénero *Haplomylomys* (Osgood, 1909) por presentar cuatro glándulas mamarias; sin embargo, esta característica no es rara dentro del subgénero *Peromyscus* (Carleton, 1989). Estudios subsecuentes que involucran diferentes tópicos como cariotipos, aloenzimas y citocromo *b* han mostrado una estrecha relación de *P. crinitus* con el subgénero *Peromyscus* especialmente con el grupo *maniculatus* (Linzey y Layne, 1969; Zimmerman *et al.*, 1978; Schmidly



Cuadro 2. Clasificación de las especies del género *Peromyscus* dentro de los grupos de especies, modificado de Carleton (1989), con las especies descritas hasta 2007. El asterisco indica las especies consideradas como *insertae sedis* (Tiemann-Boege *et al.*, 2000; Durish *et al.*, 2004; Musser y Carleton, 2005).

Género *Peromyscus*
Subgénero *Haplomylomys*

Grupo *californicus*
Peromyscus californicus (Gambel, 1848)

Grupo *eremicus*
Peromyscus caniceps (Burt, 1932)
Peromyscus dickeyi (Burt, 1932)
Peromyscus eremicus (Baird, 1858)
Peromyscus eva Thomas, 1898
Peromyscus fraterculus (Miller, 1892)
Peromyscus guardia Townsend, 1912
Peromyscus interparietalis (Burt, 1932)
Peromyscus merriami Mearns, 1896
Peromyscus pembertonii Burt, 1932
Peromyscus pseudocrinitus Burt, 1932

Subgénero *Peromyscus*

Grupo *aztecus*
Peromyscus aztecus (Saussure, 1860)
Peromyscus hylocetes Merriam, 1898
Peromyscus spicilegus J. A. Allen, 1897
Peromyscus winkelmanni Carleton, 1977

Grupo *melanophrys*
Peromyscus mekisturus Merriam, 1898
Peromyscus melanophrys (Coues, 1874)
Peromyscus perfulvus Osgood, 1945
Peromyscus slevini Mailliard, 1924*

Grupo *mexicanus*
Peromyscus grandis Goodwin, 1932
Peromyscus guatemalensis Merriam, 1898
Peromyscus gymnotis Thomas, 1894
Peromyscus mexicanus (de Saussure, 1860)
Peromyscus stirtoni Dickey, 1928
Peromyscus yucatanicus Allen y Chapman, 1897
Peromyscus zarhynchus Merriam, 1898

Grupo *boylii*
Peromyscus beatae Thomas, 1903
Peromyscus boylii (Baird, 1855)
Peromyscus levipes Merriam, 1898
Peromyscus madrensis Merriam, 1898
Peromyscus polius Osgood, 1904*
Peromyscus schmidlyi Bradley *et al.*, 2004
Peromyscus simulus Osgood, 1904
Peromyscus stephani Townsend, 1912

Grupo *maniculatus*
Peromyscus maniculatus (Wagner, 1845)
Peromyscus melanotis Allen y Chapman, 1897
Peromyscus keeni (Rhoads, 1894)
Peromyscus polionotus (Wagner, 1843)
Peromyscus sejugis Burt, 1932

Grupo *truei*
Peromyscus attwateri (J. A. Allen, 1895)
Peromyscus bullatus Osgood, 1904
Peromyscus difficilis (J. A. Allen, 1891)
Peromyscus gratus Merriam, 1898
Peromyscus pectoralis Osgood, 1904*
Peromyscus nasutus (J. A. Allen, 1891)
Peromyscus sagax Elliot, 1903*
Peromyscus truei (Shufeldt, 1895)

Grupo *furvus*
Peromyscus furvus J. A. Allen y Chapman, 1897
Peromyscus mayensis Carleton y Huckaby, 1975
Peromyscus ochraventer Baker, 1951*

Grupo *megalops*
Peromyscus megalops Merriam, 1898
Peromyscus melanocarpus Osgood, 1904*
Peromyscus melanurus Osgood, 1909

Grupo *leucopus*
Peromyscus gossypinus (Le Conte, 1853)
Peromyscus leucopus (Rafinesque, 1818)

Grupo *hooperi*
Peromyscus hooperi Lee y Schmidly, 1977

Grupo *crinitus*
Peromyscus crinitus (Merriam, 1891)

et al., 1985). En nuestros análisis de morfología externa y del aparato reproductor masculino esta especie se ubica en un clado independiente, pero en una posición intermedia entre los clados *eremicus* y *maniculatus* (Fig. 1).

Peromyscus hooperi, único integrante del grupo *hooperi*, es la especie morfológicamente más divergente de todas las que actualmente se reconocen para el género. Sus características morfológicas han hecho que se le ubique dentro del subgénero *Peromyscus* y en un grupo de especies propio (Schmidly *et al.*, 1985; Carleton, 1989), pero las disimilitudes morfológicas hacen que no tenga relación con ninguno de los cuatro clados del subgénero *Peromyscus* (Fig. 1). Morfológicamente muestra afinidad con los dos subgéneros de *Peromyscus*, por un lado la topografía dental (las cúspides y los lóbulos) y la proporción entre las glándulas del pene, la hacen semejante al subgénero *Haplomyloms* y, por otro, la punta protáctil del pene, las proporciones del báculo y el número de glándulas mamarias (un par axilar y dos pares inguinales) tienen más similitud con el subgénero *Peromyscus* (Álvarez-Castañeda, 2002). Schmidly *et al.* (1985) realizaron un estudio de aloenzimas con 26 especies del género, incluyendo a *P. hooperi*, pero este análisis no proporcionó evidencias de una relación estrecha entre esta especie y el resto de los grupos de especies del género e incluso con ninguno de los subgéneros. Además, las características exclusivas de la especie como el tamaño de la glándula posterior y anterior de la próstata y la presencia de alas dorsales en el margen distal de estas glándulas, la hacen diferente a los otros grupos de *Peromyscus* (Schmidly *et al.*, 1985).

Clado *eremicus*. Lo componen los grupos *eremicus* y *californicus*, ambos únicos integrantes del subgénero *Haplomyloms*. Osgood (1909) reconoce a este clado por su distintiva simplicidad en la topografía de los molares; sin embargo, Hooper (1957) encontró una amplia variación en la presencia de cúspides y crestas dentro de todo el género, por lo que la definición de este clado basado exclusivamente en la topografía dental, carecía de validez. Nuestras evidencias morfológicas establecen una estrecha relación entre las especies del clado, este resultado coincide con otros estudios que han demostrado –de manera indirecta– la monofilia del clado. Estudios con aloenzimas que incluyen a las especies del grupo *eremicus* (*P. caniceps*, *P. dickeyi*, *P. eremicus*, *P. guardia*, *P. interparietalis*, *P. merriami*) y *californicus* (*P. californicus*) agrupan a estas especies en una rama distinta al resto de los grupos del subgénero *Peromyscus* (Avise *et al.*, 1974a; 1974b). Los análisis de cariotipos mostraron semejanzas entre las especies de estos grupos (Greenbaum y Baker, 1978; Yates *et al.*, 1979; Robbins y Baker, 1981), no obstante la diferencia del cromosoma 2 del cariotipo de *P. californicus*, pero que a pesar de ello, se ha comprobado que en realidad es un estado acrocéntrico de grupo *eremicus* (Stains y Baker, 1984; Carleton, 1989). Recientemente estudios del citocromo *b*, muestran la solidez de este clado (Riddle *et al.*, 2000; Hafner *et al.*, 2001). Si bien en estos estudios de aloenzimas, citocromo *b* y cariotipos, el grupo *californicus* se aparta del grupo *eremicus* como una rama basal, en todos los casos se ha demostrado la estrecha relación que existe entre ambos.

Este clado se asocia principalmente con matorral xerófilo y regiones pedregosas. La mayor parte de las especies se encuentran en los desiertos del norte de México, pero su distribución general es desde San Francisco hasta Sinaloa y desde Texas hasta la parte norte del Altiplano

Mexicano (Dawson, 2005). De acuerdo con los registros fósiles y con la distribución actual, este clado existió durante todo el Pleistoceno en el noroeste de México y suroeste de Estados Unidos (Hibbard, 1968).

Clado *maniculatus*. Está conformado por los grupos *maniculatus* y *leucopus*. Las relaciones morfológicas entre estos dos grupos son evidentes (Anexo 1): de hecho, muchas de las subespecies que actualmente corresponden a *P. maniculatus* fueron incorrectamente asociadas a *P. leucopus* (e. g. *coolidgei*, *rufinus* y *sonoriensis*) y en áreas en donde las especies de estos dos grupos ocurren en simpatria, se dificulta la asignación específica de esos ejemplares (Rich *et al.*, 1996). Diversos estudios han demostrado una relación cercana entre estos dos grupos de especies y, por lo tanto, la consolidación de este clado, por ejemplo, estudios con cariotipos (Stains y Baker, 1984; Rogers *et al.*, 1984; Smith, 1990) aloenzimas (Avisé *et al.*, 1979) y citocromo *b* (Tiemann-Boege *et al.*, 2000) muestran que los grupos *maniculatus* y *leucopus* se comportan como hermanos y no se asocian directamente con ningún otro grupo de especies.

Clado *boylii*. Comprende los grupos *aztecus*, *boylii*, *truei*, *melanophrys*. Entre todos los clados encontrados dentro del género *Peromyscus*, éste es el más complicado taxonómicamente y es también el que contiene el mayor número de especies ($n = 24$), por lo que la congruencia del clado es compleja. A pesar de que en este clado se ha probado que las especies que conforman cada uno de los grupos tienen una evolución común (Tiemann-Boege *et al.*, 2000), la relación entre los grupos es todavía incierta.

A través de la historia se han hecho cambios taxonómicos importantes que dan evidencia de la relaciones morfológicas cercanas que existen entre las diferentes especies de este clado, prueba de esto es que hasta antes de la propuesta formal de Carleton (1989), los grupos *boylii* y *aztecus* eran considerados como un solo de especies (Cuadro 1), de hecho *P. aztecus* fue considerada como una subespecie de *P. boylii*. Otro ejemplo relevante es *P. polius* que originalmente era considerada como parte del grupo *truei* (Osgood, 1909), pero Hoffmeister (1951) lo reasigna al grupo *boylii*, aunque comenta que probablemente pueda pertenecer al grupo *melanophrys*.

Como se comprueba en nuestro análisis, el parecido morfológico entre las especies de clado *boylii* es evidente e históricamente bien conocido (Carleton, 1989); sin embargo, la biología molecular da mayor certidumbre sobre la correspondencia entre estos grupos de especies. Sullivan *et al.* (1991) en un análisis de aloenzimas observan que los grupos *aztecus* y *boylii* se comportan como especies hermanas pero, como ellos mismos lo hacen notar, la relación es débil. También se ha encontrado una correlación entre los grupos *boylii* y *truei* por medio de aloenzimas (Avisé *et al.*, 1979) y ADN mitocondrial (DeWalt *et al.*, 1993). Bradley *et al.* (2000; 2004) y Durish *et al.* (2004) dan evidencias adicionales de la relación entre los grupos *aztecus*, *boylii* y *truei* al considerarlos como hermanos, además mencionan que la divergencia entre estas especies y grupos de especies es más baja que las registradas para otras especies hermanas del género *Peromyscus*. Un estudio similar con citocromo *b* (Tiemann-Boege *et al.*, 2000) muestra una concordancia clara entre los grupos *aztecus>truei*, *aztecus/boylii* y *boylii>truei*, pero en ningún caso los árboles probaron ser monofiléticos; sin embargo, se pudo deducir un clado polifilético entre los tres grupos de especies (*aztecus*, *boylii* y *truei*). La explicación a estos hallazgos puede ser variada, por un lado



es posible que el citocromo *b* no tenga suficiente resolución para establecer las relaciones a este nivel de divergencia, también se puede interpretar como grupos parafiléticos que requieren más análisis, pero la explicación más congruente para esta politomía es que hubo una radiación rápida o simultánea entre los grupos *aztecus*, *boylii* y *truei*.

De acuerdo con Carleton (1989) la posición sistemática del grupo *melanophrys* es poco clara. Investigaciones con cariotipos posicionan a *P. melanophrys* en una policotomía junto con *P. pectoralis* (especie no asignable a ningún grupo, Tiemann-Boege *et al.*, 2000) y seis especies del grupo *mexicanus* (Stains y Baker, 1984). Por su parte, Zimmerman *et al.* (1978) por medio de un estudio de los alelos de 14 especies de *Peromyscus*, sugieren que existe una unión entre el grupo *melanophrys* y *leucopus* y estos, a su vez, se asocian con los grupos *boylii*, *crinitus*, *maniculatus* y *truei*. Schmidly *et al.* (1985), señalan una afinidad entre el grupo *melanophrys* y los grupos *boylii*, *crinitus*, *leucopus*, *maniculatus* y *truei*.

De igual forma como encontramos en nuestro análisis morfológico, otros estudios que han utilizando diferentes criterios de análisis como cariotipos, aloenzimas y ADN mitocondrial, también han señalado las estrechas relaciones entre los grupos *aztecus*, *boylii* y *truei*, pero en estos mismos estudios la posición sistemática del grupo *melanophrys* es incierta todavía; sin embargo, tales evidencias parecen circunstanciales debido a que la mayoría de los análisis son parciales al considerar pocas especies y sólo una del grupo *melanophrys* (*P. melanophrys*). Con investigaciones posteriores que tomen en cuenta a la mayoría de las especies involucradas, se podrían aportar mejores evidencias que permitirían un mejor soporte a este clado.

Clado *mexicanus*. Está constituido por grupos de especies de distribución exclusivamente neotropical como *mexicanus*, *furvus* y *megalops*. Una prueba fehaciente de la coherencia del clado es que todas las especies que lo conforman son morfológicamente muy parecidas en distintas características craneales, en la dentición y morfología estomacal (Carleton, 1989).

Evidencia adicionales a la morfología dan una idea más acabada de la correspondencia entre los grupos de especies de este clado. Carleton y Huckaby (1975) sugieren una afiliación cercana entre *P. mayensis* (grupo *furvus*) y las especies del grupo *mexicanus*. En los análisis de cariotipos entre las especies del grupo *mexicanus* se muestra un patrón idéntico de bandeo cromosómico G (Rogers *et al.*, 1984; Stains y Baker, 1984), algo inesperado dada la gran variación morfológica del grupo; sin embargo, con ayuda del cariotipo se puede agrupar a una especie del grupo *furvus* (*P. furvus*), cinco del grupo *mexicanus* (*P. guatemalensis*, *P. gymnotis*, *P. mexicanus*, *P. yucatanicus*, *P. zarhynchus*) y dos del grupo *megalops* (*P. megalops* y *P. melanurus*); el resto de la especies de este clado podrían tener el mismo patrón de bandeo, pero hasta el momento no han sido analizadas. En su trabajo de aloenzimas Rogers y Engstrom (1992) encontraron que todas las especies del grupo *mexicanus* fueron genéticamente similares, pero guardaron poca semejanza en las distancias genéticas con *P. megalops*, *P. melanocarpus* y *P. ochraventer*, de hecho estas últimas no se relacionan cercanamente con otras especies del subgénero *Peromyscus* pero tampoco entre ellas mismas, entonces la poca relación aloenzimática de estas tres especies con el grupo *mexicanus* es clara, pero su posición dentro del subgénero *Peromyscus* no está todavía definida.

En la actualidad las especies de este clado son las menos estudiadas de todo el género y, por



esto mismo, muchas de las relaciones existentes entre ellas no son muy claras todavía, por lo que es necesario un análisis más a fondo para determinar las relaciones de las especies y grupos del clado *mexicanus*.

CONSIDERACIONES FINALES Y FUTUROS ESTUDIOS

A pesar de la gran cantidad de estudios de tópicos muy diversos sobre la sistemática del género, esta información disponible no permite hacer interpretaciones concluyentes sobre las relaciones que guardan entre sí muchas de las especies de *Peromyscus*. Estamos seguros que la explosión de información que se generará en los próximos años, sobre todo la que proviene de la biología molecular, proporcionará resultados mejor acabados sobre la sistemática del género. Sin embargo, en nuestra opinión, los nuevos estudios que exploren la Sistemática del grupo deben ser enfocados a la resolución de problemas concretos:

1) A pesar de los múltiples estudios que se han generado hasta el momento, hay incertidumbre sobre la estabilidad y reconocimiento de los subgéneros (Carleton, 1989), pues hasta el momento no hay estudios suficientes que comprueben la monofilia de cada subgénero, sobre todo al incluir en los análisis especies con posición incierta entre uno u otro subgénero como es el caso *Peromyscus hooperi* (Schmidly *et al.*, 1985; Carleton, 1989).

2) Aunque el concepto de “grupo” no ha sido claramente definido (ver discusión de Carleton, 1989), la mayoría de los estudios buscan insistentemente el origen común de las especies que constituyen cada grupo, en este sentido la monofilia de algunos ha sido comprobada de manera parcial, donde se menciona la relación estrecha entre algunas especies del grupo. En casi todos los casos, cuando se hace un consenso de la información disponible, la monofilia de los grupos ha sido aclarada de manera exitosa, incluso cotejando diferentes métodos de análisis, como morfología, aloenzimas, cariotipos y citocromo *b*. Este es el caso de la mayoría de los grupos de *Peromyscus* como es el grupo *eremicus* (Linzey y Layne, 1969; Lawlor, 1971; Avise *et al.*, 1974a; 1974b; Greenbaum y Baker, 1978; Carleton, 1980; Robbins y Baker, 1981; Riddle *et al.*, 2000; Hafner *et al.*, 2001); el grupo *maniculatus* (Avise *et al.*, 1979; Calhoun *et al.*, 1988; Calhoun y Greenbaum, 1991) a pesar de la falta de información de *P. sejugis* y *P. slevini* (Álvarez Castañeda y Cortés-Calva, 1999); grupo *leucopus* (Dice, 1940; Price y Kennedy, 1980; Engstrom *et al.*, 1982; Robbins *et al.*, 1985); grupo *boylii* (Carleton, 1977; Carleton *et al.*, 1982; Bradley y Schmidly, 1987; Bradley *et al.*, 1996; 2000; 2004; Tiemann-Boege *et al.*, 2000; Durish *et al.*, 2004), en este grupo la monofilia es evidente sólo si se excluyen algunas especies que por medio del análisis del citocromo *b* se consideran como *inserta sedis* (*Peromyscus polius*, Durish *et al.*, 2004; Cuadro 2); grupo *aztecus* (Sullivan *et al.*, 1997); grupo *truei* (Carleton, 1989; Bradley *et al.*, 1996; Tiemann-Boege *et al.*, 2000; Durish *et al.*, 2004) a pesar de controversia de incluir a *P. pectoralis* y *P. sagax* (Durish *et al.*, 2004, Cuadro 2); grupo *melanophrys* (Hooper y Musser, 1964; Zimmerman, 1974; Lee y Elder, 1977; Zimmerman *et al.*, 1978); sin embargo, se conoce poco sobre la relación de *P. mekisturus* con las otras dos especies del grupo (Carleton, 1989; González-Ruiz y Álvarez-



Castañeda, en prensa, Cuadro 2); grupo *mexicanus* (Hooper y Musser, 1964; Linzey y Layne, 1969; Carleton, 1973; 1989; Huckaby, 1980; Rogers *et al.*, 1984; Stains y Baker, 1984; Rogers y Ångström, 1992); grupo *californicus* (Stains y Baker, 1984; Riddle *et al.*, 2000; Hafner *et al.*, 2001); grupo *crinitus* (Linzey y Layne, 1969; Greenbaum y Baker, 1978; Zimmerman *et al.*, 1978; Schmidly *et al.*, 1985) y grupo *hooperi* (Lee y Schmidly, 1977; Schmidly *et al.*, 1985; Carleton, 1989). En la mayoría de los grupos hace falta poner a prueba su consistencia al considerar especies de otros grupos que estén filogenéticamente cercanas.

3) A pesar que en la mayoría de los grupos del género *Peromyscus* las monofilias son más o menos claras, los *fervus* y *megalops* no han tenido suficiente atención que aclare las relaciones de las especies dentro de cada grupo. En particular el grupo *fervus* es considerado como tal, debido a que *P. mayensis* (Carleton y Huckaby, 1975) y *P. ochraverter* (Carleton, 1973; Huckaby, 1980) son más similares en diversas características a *P. fervus* que con cualquier otra especie del género; sin embargo, pocas son las evidencias que permiten determinar a este grupo como compacto y es, quizás, el que presenta más divergencia morfológica entre las especies que lo conforman. La propuesta del grupo *megalops* se basa en la morfología externa (Osgood, 1909) y debido a que tienen características gástricas muy similares y diferentes al resto de los grupos (Carleton, 1973). A pesar de esto Rogers y Engstrom (1992) comentan que las diferencias en aloenzimas entre *P. megalops* y *P. melanocarpus* son lo suficientemente marcadas como para ser consideradas dentro del mismo grupo, hasta el momento no se han hecho análisis adicionales que prueben de manera clara la estabilidad de estos grupos.

4) Existen algunas especies que, a pesar de que han sido relativamente bien estudiadas, su posición dentro de los grupos actuales de *Peromyscus* es incierta, por lo que el análisis detallado de estas especies dará mayor certidumbre y cohesión a los grupos (Cuadro 2):

Peromyscus polius originalmente formaba parte del grupo *truei* (Osgood, 1909), posteriormente fue colocado en el grupo *boylei* (Hoffmeister, 1951; Bradley *et al.*, 1996) a pesar de que análisis con cariotipos y de aloenzimas no sustentan esa opinión (Kilpatrick y Zimmerman, 1975; Zimmerman *et al.*, 1975; Schmidly *et al.*, 1985; Houseal *et al.*, 1987). Recientemente Tiemann-Boege *et al.* (2000) encuentran a esta especie más relacionada con el grupo *truei*, pero de manera conservativa la consideran *inserta sedis*. Durish *et al.* (2004) no concuerdan con la opinión de Tiemann-Boege *et al.* (2000), pero tampoco la asigna a ningún grupo de especies.

Peromyscus ochraverter fue ubicada dentro del grupo *fervus* (Carleton, 1989); sin embargo, análisis de cariotipos (Rogers *et al.*, 1984) y de aloenzimas (Rogers y Engstrom, 1992) demuestran la poca relación que tiene con este grupo.

Peromyscus slevini es históricamente considerada dentro del grupo *maniculatus* (Hooper, 1968; Hall, 1981; Carleton, 1989); sin embargo, Carleton y Lawlor (2005) lo posicionan dentro del grupo *melanophrys*. No se han hechos estudios detallados de las relaciones de esta especie.

Peromyscus melanocarpus se clasifica dentro del grupo *megalops* por sus evidentes similitudes morfológicas (Carleton, 1989), a pesar de esto, estudios posteriores han demostrado la poca afinidad de esta especie con *P. megalops* (Rogers y Engstrom, 1992) y *P. fervus* (Harris *et al.*, 2000).

Peromyscus pectoralis y *P. sagax* fueron clasificadas tentativamente dentro de grupo *boyliei* (Carleton, 1989; Bradley *et al.*, 1996), pero Tiemann-Boege *et al.* (2000) al analizar el citocromo *b*, mencionan que guardan una mayor relación con el grupo *truei*, pero al no ser las evidencias contundentes las considera como *inserta sedis*. Durish *et al.* (2004) considera que la posición filogenética de *P. sagax* es incierta pero cercanamente emparentada con el grupo *truei*, por su lado a *P. pectoralis*, a diferencia de Tiemann-Boege *et al.* (2000), la asigna tentativamente al grupo *truei*.

5) Quizás uno de los problemas más serios que enfrenta cualquier investigador que pretende estudiar las relaciones filogenéticas fuera y dentro de los grupos del género *Peromyscus* es la ausencia de muestras de especies probablemente extintas (e. g. *P. slevini*, *P. pambertoni*) o raras (e. g. *P. mekisturus* y *P. bullatus*). Desafortunadamente los futuros estudios carecerán de consistencia o resolución al no contemplar estas especies.

Finalmente, los grupos de especies del género *Peromyscus* han recibido una atención renovada, ahora la meta es la búsqueda de la monofilia de los grupos de especies y de los caracteres sinapomórficos que sugieran al ancestro común. Sin embargo, a nuestro juicio, hay cuatro factores que dificultan un modelo jerárquico: la naturaleza polimórfica de los datos, la variación entre las especies, la puesta en marcha de muchos y diferentes métodos de estudio y la consistente falta de muestras. Lo anterior ha ocasionado que los estados discretos de carácter sean poco conspicuos y, por lo tanto, la amalgamación entre y dentro los grupos de especies sea, hasta el momento, coherente pero desafortunadamente poco consistente.

Hoy día es precipitado hacer interpretaciones concluyentes sobre las relaciones que guardan entre sí muchas de las especies de *Peromyscus*, pues no hay una idea acabada de la cantidad de especies debido a que la descripción, cambio y la sinonimia de las especies es inminente en los próximos años; también hace falta documentación firme sobre el parentesco y hay dudas sobre la monofilia de muchos de los grupos de especies. Son por estos motivos que en este estudio no buscamos una clasificación y no recomendamos que la Sistemática del género se revalúe basados únicamente en nuestros datos; sin embargo, ponemos en evidencia la congruencia entre los grupos de especies que pocos estudios habían expuesto y los resultados dan mayor certidumbre a la estructuración del género que, sin duda, serán de gran utilidad para aquella persona interesada en analizar los procesos de especiación y evolución del género *Peromyscus*.

AGRADECIMIENTOS

Al maestro en Ciencias Ticul Álvarez† y al biólogo Juan Carlos López Vidal de la Colección Mastozoológica del Laboratorio de Cordados Terrestres de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional y al doctor James L. Patton del Museum of Vertebrate Zoology, Universidad de California, por las facilidades brindadas para examinar los especímenes de las colecciones bajo su responsabilidad. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT grant 39467Q, SEMARNAP-2002-CO1-019).

LITERATURA CITADA

- Álvarez-Castañeda, S. T. 1998. *Peromyscus pseudocrinitus*. *Mammalian Species*, 601:1-3
- Álvarez-Castañeda, S. T. 2001. *Peromyscus sejugis*. *Mammalian Species*, 658:1-3.
- Álvarez-Castañeda, S. T. 2002. *Peromyscus hooperi*. *Mammalian Species*, 709:1-3.
- Álvarez-Castañeda, S. T. 2005a. *Peromyscus melanotis*. *Mammalian Species*, 764:1-4.
- Álvarez-Castañeda, S. T. 2005b. *Peromyscus winkelmanni*. *Mammalian Species*, 765:1-3.
- Álvarez-Castañeda, S. T. En prensa a. *Peromyscus nasutus*. *Mammalian Species*.
- Álvarez-Castañeda, S. T. En prensa b. *Peromyscus levipes*. *Mammalian Species*.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y P. Cortés-Calva. 1999. Familia Muridae. Pp. 445-568 in *Mamíferos del Noroeste de México* (S. T. Álvarez-Castañeda y J. L. Patton, eds.). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, sc.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y P. Cortés-Calva. 2002. *Peromyscus slevini*. *Mammalian Species*, 705:1-2.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y P. Cortés-Calva. 2003a. *Peromyscus pembertoni*. *Mammalian Species*, 734:1-2.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y P. Cortés-Calva. 2003b. *Peromyscus eva*. *Mammalian Species*, 738:1-3.
- Álvarez-Castañeda, S. T., P. Cortés-Calva, y C. Gómez-Machorro. 1998. *Peromyscus caniceps*. *Mammalian Species*, 602:1-2.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y L. Méndez. 2005. *Peromyscus madrensis*. *Mammalian Species*, 774:1-2.
- Avise, J. C., M. H. Smith y R. K. Selander. 1974a. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. vi. The *boylii* species group. *Journal of Mammalogy*, 55:751-763.
- Avise, J. C., M. H. Smith, R. K. Selander, T. E. Lawlor y P. R. Ramsey. 1974b. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. v. Insular and mainland species of the genus *Haplomylomys*. *Systematic Zoology*, 23:226-238.
- Avise J. C., M. H. Smith y R. K. Selander. 1979. Biochemical polymorphism and systematics in the Genus *Peromyscus* vii. Geographic differentiation in members of the *truei* and *maniculatus* species groups. *Journal of Mammalogy*, 60:177-192.
- Bradley, R. D. y D. J. Schmidly. 1987. The glans penes and bacula in Latin American taxa of the *Peromyscus boylii* group. *Journal of Mammalogy*, 68:595-616.
- Bradley, R. D., D. J. Schmidly y C. W. Kilpatrick. 1996. The relationships of *Peromyscus sagax* to the *P. boylii* and *P. truei* species groups in Mexico based on morphometric, karyotypic, and allozymic data. Pp. 95-106, in *Contribution in Mammalogy: A memorial volume honoring Dr. J. Knox Jones, Jr.* Museum of Texas Tech University.
- Bradley, R. D., I. Tiemann-Boege, C. W. Kilpatrick y D. J. Schmidly. 2000. Taxonomic status of *Peromyscus boylii sacarensis*: inference from DNA sequences of the mitochondrial cytochrome-b gene. *Journal of Mammalogy*, 81:875-884.
- Bradley, R. D., D. S. Carroll, M. L. Haynie, R. Muñiz Martínez, M. J. Hamilton y C. W. Kilpatrick.

2004. A new species of *Peromyscus* from western Mexico. *Journal of Mammalogy*, 85:1184-1193.
- Burt, W. L. 1960. Bacula of North American Mammals. *Miscellaneous publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 113:1-59.
- Calhoun, S. W. y I. F. Greenbaum. 1991. Evolutionary implications of genetic variation among insular populations of *Peromyscus maniculatus* and *Peromyscus oreas*. *Journal of Mammalogy*, 72:248-262.
- Calhoun, S. W., I. F. Greenbaum y K. P. Fuxa. 1988. Biochemical and karyotypic variation in *Peromyscus maniculatus* from western North America. *Journal of Mammalogy*, 69:34-45.
- Carleton, M. D. 1973. A survey of gross stomach morphology in New World Cricetinae (Rodentia, Muroidea), with comments on functional interpretations. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, 146: 1-43.
- Carleton, M. D. 1977. Interrelationships of populations of the *Peromyscus boylii* species group (Rodentia, Muridae) in Western Mexico. *Occasional Papers Museum of Zoology, University of Michigan*, 675:1-47.
- Carleton, M. D. 1980. Phylogenetic relationships in Neotomine-Peromyscine Rodents (Muroidea) and a reappraisal of the dichotomy with New World Cricetinae. *Miscellaneous publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 157:1-145.
- Carleton, M. D. 1989. Systematic and evolution. Pp. 7-141, in *Advances in the Study of Peromyscus* (G. L. Kirland y J. N. Layne, eds.). Texas Tech University Press.
- Carleton, M. D. y D. G. Huckaby. 1975. A new species of *Peromyscus* from Guatemala. *Journal of Mammalogy*, 56:444-451.
- Carleton M. D. y T. E. Lawlor. 2005. *Peromyscus* from Santa Catalina Island, Sea of Cortez, Mexico: taxonomic identities and biogeographic implication. *Journal of Mammalogy*, 86:814-825.
- Carleton, M. D., D. E. Wilson, A. L. Gardner y M. A. Bogan. 1982. Distribution and systematics of *Peromyscus* (Mammalia: Rodentia) of Nayarit, Mexico. *Smithsonian Contribution in Zoology*, 352:1-46.
- Cortés-Calva, P. y S. T. Álvarez-Castañeda. 2001. *Peromyscus dickeyi*. *Mammalian Species*, 659:1-2.
- Dawson, W. D. 2005. Peromyscine biogeography, Mexican topography and Pleistocene climatology. Pp. 145-156, in *Contribuciones mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa* (V. Sánchez-Cordero y R. A. Medellín, eds.). Instituto de Biología, UNAM; Instituto de Ecología, UNAM; CONABIO, México, DF.
- DeWalt, T. S., E. G. Zimmerman y J. V. Planz. 1993. Mitochondrial-DNA phylogeny of the species of the boylii and truei groups of the genus *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy*, 74:352-362.
- Dice, L. R. 1940. Intergradation between two species of deer- mouse (*Peromyscus maniculatus*) across North Dakota. *Contribution Laboratory Vertebrate Biology, University of Michigan*, 13:1-14.
- Durish, N. D., K. E. Halcomb, C. Kilpatrick y R. D. Bradley. 2004. Molecular systematics of the

- Peromyscus truei* species group. *Journal of Mammalogy*, 85:1160-1169.
- Engstrom, M. D., D. J. Schmidly y P. K. Fox. 1982. Nongeographic variation and discrimination of species within the *Peromyscus leucopus* species group (Mammalia: Cricetidae) in eastern Texas. *Texas Journal of Sciences*, 34:149-162.
- González-Ruiz, N. y S. T. Álvarez-Castañeda. 2005. *Peromyscus bullatus*. *Mammalian Species*, 770:1-3.
- González-Ruiz, N. y S. T. Álvarez-Castañeda. En prensa. *Peromyscus mekisturus*. *Mammalian Species*.
- Greenbaum, I. F. y R. J. Baker. 1978. Determination of the primitive karyotype of *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy*, 59:820-834.
- Hafner, D. J., B. R. Riddle y S. T. Álvarez-Castañeda. 2001. Evolutionary relationships of white-footed mice (*Peromyscus*) on the islands in the Sea of Cortez, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 82:775-790.
- Hall, E. R. 1981. *Mammals of North America. Second edition*. John Wiley and Sons, New York, 2:601-1181.
- Harris, D., D. S. Rogers y J. Sullivan. 2000. Phylogeography of *Peromyscus furvus* (Rodentia: Muridae) based on cytochrome b sequence data. *Molecular Ecology*, 9:2129-2135.
- Hibbard, C. W. 1968. Paleontology. Pp. 6-26, in *Biology of Peromyscus* (Rodentia) (J. A. King, ed.). Special Publication, American Society of Mammalogy, 2: xiii.
- Hoffmeister, D. F. 1951. A taxonomic and evolution study of the pinon mouse, *Peromyscus truei*. Illinois Biological monographs, 21:1-104.
- Hoffmeister, D. F. 1981. *Peromyscus truei*. *Mammalian Species*, 161:1-5.
- Hooper, E. T. 1957. Dental patterns in mice of the genus *Peromyscus*. *Miscellaneous publications*, Museum of Zoology, University of Michigan, 99:1-59.
- Hooper, E. T. 1958. The male phallus in mice of the genus *Peromyscus*. *Miscellaneous publications*, Museum of Zoology, University of Michigan, 105:1-24.
- Hooper, E. T. 1968. Classification. Pp. 27-74, in *Biology of Peromyscus* (Rodentia) (J. A. King, ed.). Special publications, American Society of Mammalogy, 2:1-593.
- Hooper, E. T. y G. G. Musser. 1964. Notes on classification of the rodents genus *Peromyscus*. *Occasional papers of the Museum of Zoology*, University of Michigan, 635:1-13.
- Houseal, T. W., I. F. Greenbaum, D. J. Schmidly, S. A. Smith y K. M. Davis. 1987. Karyotypic variation in *Peromyscus boylii* from Mexico. *Journal of Mammalogy*, 68:281-296.
- Huckaby, D. G. 1980. Species limits in the *Peromyscus mexicanus* group (Mammalia: Rodentia; Muroidea). *Contribution in Sciences, Los Angeles County Museum of Natural History*, 326:1-24.
- Kilpatrick, C. W. y E. G. Zimmerman. 1975. Genetic variation and systematics of four species of mice of the *Peromyscus boylii* species group. *Systematic Zoology*, 24:143-162.
- Lackey, J. A., D. G. Huckaby y B. G. Ormiston. 1985. *Peromyscus leucopus*. *Mammalian Species*, 247:1-10.
- Lawlor, T. E. 1971. *Evolution of Peromyscus on northern islands in the Gulf of California, Mexico*.

- Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 16:91-124.
- Lee, M. R. y F. B. Elder. 1977. Karyotype of eight species of Mexican rodentia (Muridae). *Journal of Mammalogy*, 58:479-487.
- Lee, M. R. y D. J. Schmidly. 1977. A new species of *Peromyscus* (Rodentia: Muridae) from Coahuila, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 58:263-268.
- Linzey, A. V. y J. N. Layne. 1969. Comparative morphology of the male reproductive tract in the rodent genus *Peromyscus* (Muridae). *American Museum Novitates*, 2355:1-47.
- Merritt, J. F. 1978. *Peromyscus californicus*. *Mammalian Species*, 85:1-6.
- Musser, G. G. y M. D. Carleton. 2005. Superfamily Muroidea. Pp. 895-1532, in *Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference*. Third edition (D. E. Wilson and D. M. Reeder, eds.). The Johns Hopkins University press, Baltimore, USA.
- Osgood, W. H. 1909. Revision of the mice of the American genus *Peromyscus*. *North American Fauna*, 28:1-285.
- Price, P. K. y M. L. Kennedy. 1980. Genic relationships in the white-footed mouse. *Peromyscus leucopus*, and the cotton mouse, *Peromyscus gossypinus*. *American Midland Naturalist*, 103:73-82.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 21:21-82.
- Ramírez-Pulido, J., A. Castro-Campillo y A. Salame-Méndez. 2001. Los *Peromyscus* (Rodentia: Muridae) en la Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa (UAMI). *Acta Zoológica Mexicana, nueva serie*, 83:83-114.
- Rich, S. M., C. W. Kilpatrick, J. L. Shippee y K. L. Crowell. 1996. Morphological differentiation and identification of *Peromyscus leucopus* and *P. maniculatus* in northeastern North America. *Journal of Mammalogy*, 77: 985-991.
- Rickart, E. A. y P. B. Robertson. 1985. *Peromyscus melanocarpus*. *Mammalian Species*, 241:1-3.
- Riddle, B. R., D. J. Hafner y L. F. Alexander. 2000. Phylogeography and systematics of *Peromyscus eremicus* species group and historical biogeography of North American warm regional deserts. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17:145-160.
- Rios, E. y S. T. Álvarez-Castañeda. En prensa. *Peromyscus guardia*. *Mammalian Species*
- Rios, E., N. González-Ruiz y S. T. Álvarez-Castañeda. En prensa. *Peromyscus gratus*. *Mammalian Species*.
- Robbins, L. W. y R. J. Baker. 1981. An assessment of the nature of chromosomal rearrangements in 18 species of *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae). *Cytogenetics and Cell Genetics*, 31: 194-202.
- Robbins, L. W., M. H. Smith, M. C. Wooten y R. K. Selander. 1985. Biochemical polymorphism and its relationships to chromosomal and morphological variations in *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *Journal of Mammalogy*, 66:498-510.
- Roberts, H. R., D. J. Schmidly y R. D. Bradley. 2001. *Peromyscus simulus*. *Mammalian Species*, 669:1-3.

- Rogers, D. K. y M. D. Engstrom. 1992. Evolutionary implications of allozymic variation in tropical *Peromyscus* of the *mexicanus* species group. *Journal of Mammalogy*, 73:55-69.
- Rogers, D. S., I. F. Greenbaum, S. J. Gunn y M. D. Engstrom. 1984. Cytosystematic value of chromosomal inversion data in the genus *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalogy*, 65: 457-465.
- Schmidly, D. J. 1974a. *Peromyscus attwateri*. *Mammalian Species*, 48:1-3.
- Schmidly, D. J. 1974b. *Peromyscus yucatanicus*. *Mammalian Species*, 49:1 -3.
- Schmidly, D. J., M. R. Lee, W. S. Modi y E. G. Zimmerman. 1985. Systematics and notes on the biology of *Peromyscus hooperi*. *Occasional Papers Museum, Texas Tech University*, 97:1-40.
- Smith, S. A. 1990. Cytosystematic evidence against monophyly of the *Peromyscus boylii* species group (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalogy*, 71:654-667.
- Stains, H. J. y R. H. Baker. 1984. Evolutionary relationships in *Peromyscus*: congruence in chromosomal, genic, and classical data sets. *Journal of Mammalogy*, 65: 643-654.
- Sullivan, J. M., C. W. Kilpatrick y P. D. Rennert. 1991. Biochemical systematics of the *Peromyscus boylii* species group. *Journal of Mammalogy*, 72:669-680.
- Sullivan, J., J. A. Markert y C. W. Kilpatrick. 1997. Phylogeography and molecular systematics of the *Peromyscus aztecus* species group (Rodentia: Muridae) inferred using parsimony and likelihood. *Systematic Biology*, 46: 426-440.
- Swofford, D. L. 2001. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 4.0b7. Sinauer, Sunderland, MA.
- Tiemann-Boege, I., C. W. Kilpatrick, D. J. Schmidly y R. D. Bradley. 2000. Molecular phylogenetics of the *Peromyscus boylii* species group (Rodentia: Muridae) base mitochondrial Cytochrome *b* sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 16:366-378.
- Trujado-Álvarez, A. y S. T. Álvarez-Castañeda. En prensa. *Peromyscus mexicanus*. *Mammalian Species*.
- Trujado-Álvarez, A., S. T. Álvarez-Castañeda y P. González. En prensa. *Peromyscus ochraventer*. *Mammalian Species*.
- Vázquez, L. B., G. N. Cameron y R. A. Medellín. 2001. *Peromyscus aztecus*. *Mammalian Species*, 649:1-4.
- Veal, R. y W. Caire. 1979. *Peromyscus eremicus*. *Mammalian Species*, 118:1-6.
- Williams, S. L. y J. Ramírez-Pulido. 1984. Morphometric variation in the volcano mouse *Peromyscus (Neotomodon) alstoni* (Mammalia: Cricetidae). *Annals of Carnegie Museum*, 53: 163-183.
- Yates, T. L., R. J. Baker y R. K. Barnett. 1979. Phylogenetic analysis of karyological variation in three genera of Peromyscine rodents. *Systematic Zoology*, 28:40-48.
- Young, C. J. y J. K. Jones, Jr. 1983. *Peromyscus yucatanicus*. *Mammalian Species*, 196:1-3.
- Zimmerman, E. G. 1974. Chromosomes of the Mexican plateau mouse, *Peromyscus melanophrys*, and a new sex-determining mechanism in mammals. *Canadian Journal of Genetics Cytology*, 16:797-804.
- Zimmerman, E. G., B. J. Hart y C. W. Kilpatrick. 1975. Biochemical genetics of the *truei* and



boylei groups of the genus *Peromyscus* (Rodentia). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 52:541-545.

Zimmerman, E. G., C. W. Kilpatrick y B. J. Hart. 1978. The genetics of speciation in the rodent genus *Peromyscus*. *Evolution*, 32:565-579.

Apéndice 1. Estado de carácter de los 13 grupos de especies del género *Peromyscus*. Las abreviaturas de los grupos son: Azt = *aztecus*, Boy = *boylii*, Cal = *californicus*, Cri = *crinitus*, Ere = *eremicus*, Fur = *furvus*, Hoo = *hooperi*, Leu = *leucopus*, Man = *maniculatus*, Meg = *megalops*, Mel = *melanophrys*, Mex = *mexicanus*, Tru = *truei*, Neo = *Neotomodon alstoni*. Para los detalles de los estados de carácter ver el texto.

[illegible]



Apéndice 2. Especímenes examinados. Los acrónimos de los museos corresponden a: CIB, Centro de investigaciones Biológicas del Noroeste. ENCB, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. MVZ, Museum of Vertebrate Zoology, Universidad de California, Berkeley.

Peromyscus attwateri: OKLAHOMA: Arbuckle Mts., 3 mi N Springer (81655-81656 MVZ); TEXAS: 3.5 mi E Sonora (98067-98069 MVZ). ***Peromyscus aztecus***: PUEBLA: 3 km N, 3 km E Huachinango (28080, 28083-28097 ENCB). ***Peromyscus beatae***: VERACRUZ: 2 km N Nueva Vaqueria, 2690 m (29973-29979 ENCB). ***Peromyscus boylii***: SONORA: Isla San Pedro Nolasco, parte E (1241-1260 CIB). ***Peromyscus bullatus***: PUEBLA: 9.5 km N, 6.2 km E Oriental (15061-15064 ENCB); 6 km S, 8 km W San José Alchichica, 2250 m (15617, 15619, 15622 ENCB). ***Peromyscus californicus***: BAJA CALIFORNIA: 10 mi E Rancho Melling (3253-3255 CIB). ***Peromyscus crinitus***: SONORA: Tanque Papagos, El Pinacate (4445-4459 CIB). ***Peromyscus difficilis***: CHIHUAHUA: 2 km S Gómez Farías (4497-4521 CIB); ZACATECAS: 7 km N, 11 km W Valparaíso, 2500 m (549-555 CIB). ***Peromyscus eremicus***: SONORA: Isla Tiburón, W punta monumento (1366-1381 CIB). ***Peromyscus eva***: BAJA CALIFORNIA SUR: 4 km N, 22 km W La Paz (7449-7464 CIB); Valle de La Laguna, Sierra de la Laguna (7467-7483 CIB). ***Peromyscus fraterculus***: BAJA CALIFORNIA: 6 km N, 7 km E, El Rosario (2634-2647 CIB); 23 km E, El Rosario (2648-2657 CIB); BAJA CALIFORNIA SUR: Isla Montserrat (531-533, 1272-2174, 2839 CIB). ***Peromyscus furvus***: VERACRUZ: 5 km N Jalapa-Enríquez (97011-97012 MVZ). ***Peromyscus gossypinus***: FLORIDA: 20 mi W Pensacola (35333-35343 MVZ). ***Peromyscus grandis***: GUATEMALA: 5 km NE Chilasco (154367-154370 MVZ); 5 km NE Chilasco (154371-154374 MVZ). ***Peromyscus gratus***: DISTRITO FEDERAL: 20 km N, 1.5 km W Tlalpan (272, 736 CIB). ***Peromyscus guardia***: BAJA CALIFORNIA: E side of Isla Angel de La Guarda; Isla Angel de La Guarda; Gulf of California Islands (59649-59650 MVZ). ***Peromyscus guatemalensis***: CHIAPAS: Cerro Mozotol, 10.8 mi NW (by road) Motozintla de Mendoza (159524-159549 MVZ). ***Peromyscus gymnotis***: CHIAPAS: 15.5 mi SE (by road) Mapastepec (159578-161262 MVZ). ***Peromyscus hooperi***: COAHUILA: 23 km W Ocampo (4479-4482 CIB); SAN LUIS POTOSÍ: 5.5 km S, 12.5 km W Cedral, 2100 m (12308 ENCB). ***Peromyscus hylocetes***: MICHOACÁN: 8.5 km S Pátzcuro, 2280 (24434-24445, 25587-25593 ENCB). ***Peromyscus leucopus***: SAN LUIS POTOSÍ: 1 km N Aptesco, 840 m (33785-33787, 33789-33798 ENCB). ***Peromyscus levipes***: ESTADO DE MÉXICO: 9 km Villa del Carbón, 2400 m (23801 ENCB); 2.7 km N, 9 km W Villa del Carbón (23802-23806 ENCB); 1 km W San Bartolito, 2500 m (3769-3774 ENCB). ***Peromyscus maniculatus***: BAJA CALIFORNIA: 10 km N Bahía de los Angeles (1488-1502 CIB); Isla San Luis Gonzaga (1503-1517 CIB). ***Peromyscus megalops***: GUERRERO: 3 mi W Omiltemi (113565-113570 MVZ); 4 km W Omilteme, 2480 m (36749-36753, 36755-36759, 36761-36768 ENCB). ***Peromyscus melanocarpus***: OAXACA: 1 km N La Esperanza, 1525 m (35777 ENCB); 11 km SW La Esperanza, 2000 m (35778-37779 ENCB); 13 km W Atepec, 2820 m (35780 ENCB); 6.5 mi SSW Vista Hermosa, 7100 ft. (5387 ENCB ENCB). ***Peromyscus melanophrys***: SAN LUIS POTOSÍ: 3.5 km N, 26.2 km W Salinas, 2190 m (13351-13353, 13356-13369 ENCB). ***Peromyscus melanotis***: ESTADO DE MÉXICO: 15.5 km S, 7 km W Zinacantepec, 3470 m (19371-19398 ENCB). ***Peromyscus melanurus***: OAXACA: Juquila, Santa Rosa, 1300 m (16068 ENCB). ***Peromyscus***



Apéndice 2.- Continuación

merriami: SONORA: 1 km S, Presa Alvaro Obregón (10883-10884 CIB). **Peromyscus mexicanus**: CHIAPAS: Cerro La Victoria 9.1 km S, 2 km E Solosuchiapa (646-650 CIB). **Peromyscus nasutus**: NUEVO MÉXICO: French's Ranch, 12 mi NW Carrizozo (51118-151122 MVZ); Malpais Lava Beds, near Carrizozo (50810-50818 MVZ). **Peromyscus ochraventer**: SAN LUÍS POTOSÍ: 3 km N, 6 km E El Platinito, 780 m (33838-33840 ENCB). **Peromyscus pectoralis**: NUEVO LEÓN: La Calera, 2 mi SW Ciudad Santa Catarina (92115-92133 MVZ). **Peromyscus pembertonii**: SONORA: Isla San Pedro Nolasco; Gulf of California Islands (59643-59644 MVZ). **Peromyscus perfulvus**: MICHOACÁN: 1 mi E, 6 mi S Tacambaro (100593, 100595, 100597-100598 MVZ). **Peromyscus polius**: CHIHUAHUA: Canon del Potrero, 7 mi W El Souz (76870-76876 MVZ). **Peromyscus pseudocrinitus**: BAJA CALIFORNIA SUR: Isla Coronados (651-659, 5325-5340 CIB). **Peromyscus sagax**: MICHOACÁN: La Palma, 1550 m (27136-27138 ENCB). **Peromyscus schmidly**: SONORA: 1 km N, 2 km E, Yecora (10848-10849 CIB); 2 km E, Yecora (10886, 10889, 10890 CIB). **Peromyscus sejugis**: BAJA CALIFORNIA SUR: Isla Santa Cruz (660-687 CIB). **Peromyscus simulus**: NAYARIT: San Blas (120710 MVZ); SINALOA: 9.1 km N, 4.8 km W Maza tlán, 20 m (37242-37244 ENCB). **Peromyscus keeni**: ALASKA: Forrester Island; Alexander Archipelago (20879-20893 MVZ). **Peromyscus slevini**: BAJA CALIFORNIA SUR: Isla Santa Catalina (703-717, 2849-2853 CIB). **Peromyscus spicilegus**: JALISCO: Huascato (71-73, 82, 549-551 ENCB). **Peromyscus stephani**: BAJA CALIFORNIA: Isla San Esteban (1518-1551 CIB). **Peromyscus stirtoni**: EL SALVADOR: 2 mi W Volcan de Conchagua, Pine Peaks (131822-131826 MVZ). **Peromyscus truei**: BAJA CALIFORNIA: 10 mi E Rancho Melling (3359-3368 CIB); BAJA CALIFORNIA SUR: Sierra de la Laguna (718-726 CIB). **Peromyscus winkelmanni**: MICHOACÁN: 13 km W Dos Aguas, 2040 m (9679-9683 ENCB); 3 km W Dos Aguas, 2200 m (9675, 9678 ENCB). **Peromyscus yucatanicus**: QUINTANA ROO: Xpuja 25 km SW Playa del Carmen, 10 m (37321-37332 ENCB). **Peromyscus zarhynchus**: CHIAPAS: Mahosik, Tenejapa, 18 mi NE San Cristóbal de las Casas (141767-141773 MVZ). **Neotomodon alstoni**: PUEBLA: 1.5 km S, 12 km E Ciudad Serdán (19786-19824 ENCB).



LISTA COMENTADA DE MAMÍFEROS DE AGUASCALIENTES

Sergio Ticul Álvarez-Castañeda, Anahid
Gutiérrez-Ramos, Evelyn Rios y Lia Méndez

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Mar Bermejo # 195. CP 23090 La Paz, Baja
California Sur, México. CE: sticul@cibnor.mx; anahid99@yahoo.com; everios04@cibnor.mx;
lmendez04@cibnor.mx

Resumen: Aguascalientes es el segundo estado de la República Mexicana con menor extensión superficial, posee gran actividad agropecuaria por lo que hay un alto impacto negativo en la fauna, en especial en los mamíferos. En Aguascalientes se encuentran cinco órdenes, 13 familias y 61 especies de mamíferos. Se presentan cuatro registros nuevos para la entidad: *Leptonycteris nivalis*, *Artibeus jamaicensis triomylus*, *Sigmodon fulviventer* y *Taxidea taxus*. El orden mejor representado es el Rodentia (30 especies), seguido por Chiroptera (20), Carnivora (7), Lagomorpha (3) y Didelphimorphia (1). Soricomorpha y Artiodactyla no han sido confirmados. De las especies registradas, cinco se encuentran incluidas en la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT, 2002) bajo alguna categoría de protección. Se elaboró un listado mastofaunístico considerando un trabajo de inventario, además de la consulta de las colecciones de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional y la del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, así como de literatura especializada.

Palabras clave: Aguascalientes, lista anotada, mamíferos, México.

Abstract: The State of Aguascalientes is the second smallest one in the Mexican Republic and has intensive agricultural activities which affect mammal fauna. We described 5 orders, 13 families and 61 species of mammals. We recorded four new mammals for the state: *Leptonycteris nivalis*, *Artibeus jamaicensis triomylus*, *Sigmodon fulviventer* and *Taxidea taxus*. The order with more species is Rodentia (30), followed by Chiroptera (20), Carnivora (7), Lagomorpha (3) and Didelphimorphia (1). The presence of Soricomorpha and Artiodactyla has not been confirmed. Only five species are included in the threatened species list in Mexico (SEMARNAT, 2002). The checklist was made under an intensive survey as well a revision of the mammal collections of Escuela Nacional de Ciencias Biológicas of Instituto Politécnico Nacional, Instituto de Biología of Universidad Nacional Autónoma de México and from literature.

Keywords: Aguascalientes, checklist, mammals, Mexico.

INTRODUCCIÓN

Una de las entidades de la República Mexicana con menor extensión superficial es Aguascalientes (INEGI, 1981); sin embargo, como en muchos de los estados, en éste no se conoce con certeza el

Lorenzo, C., E. Espinoza y J. Ortega (eds.). 2008. *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Publicaciones Especiales, Vol. II, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F.



tipo de fauna que habita en su territorio, aun cuando por diversos estudios se intuye su presencia (Leopold, 1980; Hall, 1981; De la Riva, 1989).

Aguascalientes tiene gran actividad agropecuaria, por ello los ecosistemas naturales se han visto muy perturbados; por mencionar un ejemplo, en los 90's las zonas del norte eran encinares y ahora son pastizales inducidos para la ganadería. En la actualidad, la expansión de la zona urbana y la industrialización han implicado un fuerte cambio en el uso del suelo, incrementándose las áreas perturbadas por la actividad antropocéntrica (obs. per. STAC). Por ende, antes de que estas modificaciones sigan profundizándose, es indispensable conocer la mastofauna del estado y establecer qué especies continúan existiendo en hábitats naturales. De igual manera, es importante determinar a aquellas especies que se han visto beneficiadas por los cambios antropogénicos, incluso convirtiéndose en plagas.

Los trabajos que se han hecho sobre los mamíferos de Aguascalientes son escasos, y corresponden a zonas restringidas de poca representatividad. El estudio de De la Riva (1989), referente a la zona semiárida del noroeste; es de los más completos por la cantidad de especies revisadas, aunque la información sobre las mismas es limitada. Espinosa (1982) realizó un inventario de quirópteros en la región de Rincón de Romos y Tepezalá, al noroeste del estado. Algunas revisiones sobre géneros (Bailey, 1902; Goldman, 1910) o especies (Schmidly, 1974; Webster y Jones, 1982); así como estudios de variación interespecífica (Lidicker, 1960a; Nader, 1978) incluyen parte de la distribución de los mamíferos en la entidad. Otros trabajos presentan especies o subespecies registradas por primera vez para el estado (Urbano-Vidales *et al.*, 1987). El presente, es una contribución al conocimiento de la mastofauna del estado de Aguascalientes, que abarca el aspecto taxonómico, ecológico y reproductivo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio. El estado de Aguascalientes se encuentra situado en el centro de la República Mexicana, entre las coordenadas geográficas 21° 38' y 22° 27' de latitud N y entre los 101° 53' y 103° 00' W. En el estado confluyen tres provincias fisiográficas: la Sierra Madre Occidental, el Eje Neovolcánico y la Meseta Central; presenta un clima semicálido (BS, hw), semitemplado (BS, kw; García, 1981).

Vegetación. La vegetación considerada como original en la parte sur del centro del estado es de nopaleras; en la centro es de chaparrales, y en las altas de bosque de encino. Al revisar los mapas del Instituto Nacional de Geografía e Informática y al corroborar la información con trabajo de campo, se observa que el centro, el sureste y el suroeste del estado están dedicados a la agricultura. Además, en los últimos años se ha establecido una gran cantidad de industrias, lo que ha modificado el ambiente. En la parte centro y este de la entidad, predominan las nopaleras, sobre todo del género *Opuntia*. Estas zonas, junto con la de chaparral del oeste (*Quercus*), son en su mayoría utilizadas para la ganadería extensiva; incluso muchas de las zonas de chaparral han sido taladas para pastizales inducidos, y en algunos sitios para cultivo de frutales. En la parte oeste de

Aguascalientes está la Sierra Fría, que posiblemente sea la única región de la entidad que se encuentra en estado de conservación, aunque este hábitat tiene mucha presión antropocéntrica por el lado de Zacatecas, donde no es área protegida.

Después de haber recorrido todo el estado (STAC) entre 1989 y 1991, se concluyó que el grado de conservación de la vegetación natural es mínimo; posiblemente queda menos de 15% en condiciones aceptables, mientras que el resto se encuentra en un proceso de degradación. Los tipos de vegetación que se consideran para el estado han sido divididos en siete zonas de acuerdo al Atlas Nacional (INEGI, 1981; Fig. 1).

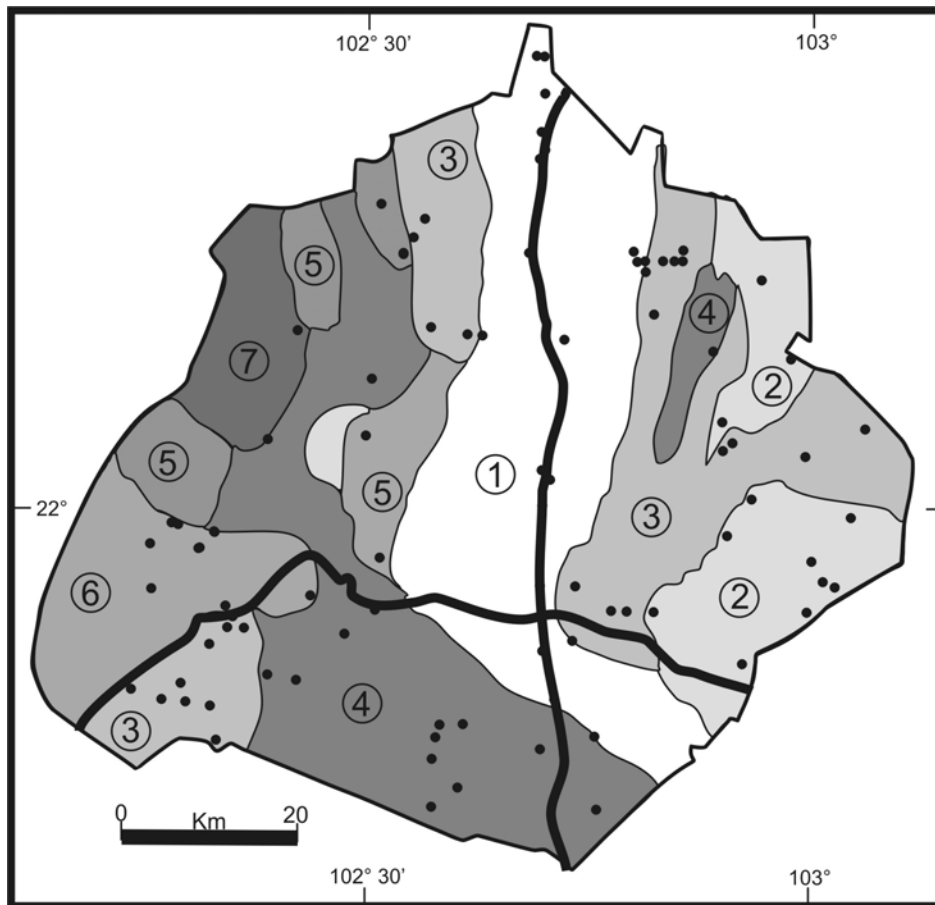


Figura 1. Mapa con las localidades (puntos) de colecta y referidas para el estado de Aguascalientes. Se muestran los tipos de vegetación presentes, el orden está en función del grado de gris presente en el achurado: agricultura de humedad (1), agricultura de temporal (2), áreas de nopaleras (3), pastizales inducidos con huizache (4), bosque de encino-pino (5), matorral subtropical (6) y bosque de encino (7). Las líneas negras representan las principales carreteras del estado.



Ejemplares revisados. Gran parte del material se colectó entre 1990-1991 *ex profeso*, el cual se depositó en la colección de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (ENCB), así como en la del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (CNMA). La colecta se realizó con trampas del tipo “Special Museum” y con redes de niebla. Adicionalmente, se adquirieron ejemplares directamente con pobladores del mismo estado (Cuadro 1).

El material se preparó en taxidermia tipo museo; en las etiquetas se registraron los siguientes datos: fecha de captura, medidas somáticas, localidad de origen, nombre del colector y los datos reproductivos; en el caso de los machos, se registró la longitud testicular, y en el de las hembras, la presencia de embriones, señalando el número y la medida de éstos (corona-caderas). Las medidas craneales se tomaron con la ayuda de un vernier digital, con aproximación a décimas de milímetro. Para las especies o subespecies con más de cinco ejemplares se registran la media y el intervalo de las medidas somáticas y craneales.

El trabajo lleva un orden filogenético y nomenclatorial de acuerdo con Wilson y Reeder (2005), a excepción de *Leptonycteris yerbabuenae* donde se sigue a Álvarez y Álvarez-Castañeda (1996). Se identificaron los ejemplares con ayuda de claves (Hall, 1981; Álvarez *et al.*, 1994), lo que se confirmó con descripciones originales y trabajos específicos para cada especie o subespecie, al igual que haciendo una comparación directa con ejemplares de colección. Se proporcionan datos para las especies examinadas dentro de las colecciones; cuando no se tienen ejemplares examinados, se mencionan los registrados por la bibliografía (ver Apéndice).

Para la obtención de las notas de colecta y tipos de hábitat, se revisaron los diarios de campo de los colectores; de esta manera se obtuvo información sobre las condiciones, el tipo de vegetación y las asociaciones que se presentaban en la localidad al momento de la captura.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El estudio se basó en el análisis de 573 ejemplares procedentes de 63 localidades de Aguascalientes (Fig. 1). En el estado de Aguascalientes se encuentran cinco órdenes, que equivalen al 41.6% de los registrados para México (Ramírez-Pulido *et al.*, 2005). Por su parte, las 13 familias corresponden al 38.2% y las 61 especies al 13.0%. *Chaetodipus penicillatus*, *Thomomys umbrinus* y *Reithrodontomys megalotis* presentan dos subespecies cada una. Sin embargo, para el caso de *Thomomys umbrinus* sólo una de ellas está reconocida formalmente como parte de la fauna de Aguascalientes, debido a que *T. u. exinus* se incluyó por un error en la impresión de la obra que la registra (Hall, 1981). Del total de especies revisadas (61), cuatro (6.5%) son de nuevo registro: dos quiropteros, un roedor y un carnívoro. Los dos primeros son *Leptonycteris nivalis* y *Artibeus jamaicensis triomylus*; se trata de murciélagos de origen tropical, que han ampliado su distribución como respuesta al desarrollo de los cultivos de frutales en la parte baja del oeste de Aguascalientes. El segundo es *Sigmodon fulviventer* especie relacionada con las zonas de pastizales, lo que demuestra la modificación del ambiente, en especial, la transformación de la vegetación xerófila a



pastizales inducidos para la ganadería. El caso de *Taxidea taxus*, hace palpable el poco conocimiento que se tiene de la mastofauna del estado, ya que al ser esta una especie conspicua debió de haber sido registrada con anterioridad.

Con referencia a los registros que se tenían previamente para Aguascalientes, Ramírez-Pulido *et al.* (1986) enlistan 32 especies, de las cuales el puerco espín (*Erethizon dorsatum*) es del Pleistoceno (Hibbard y Mooser, 1963). De La Riva (1989) enumera 27 especies para la zona árida, lo que contrasta con las 61 especies del presente estudio.

Los roedores son el orden mejor representado (30 especies, 49.2% del total), seguido de los murciélagos (21, 34.5%). Ambos representan 83.7% de las especies presentes, y por su número de especies destacan los géneros *Peromyscus* (6), *Dipodomys* (4) y *Myotis* (4), todos ellos de afinidad Neártica. Por lo que respecta a Soricomorpha y Artiodactyla, la conformación del hábitat hace suponer la presencia de especies, lo que a la fecha no se ha confirmado con ejemplares de colección.

Cinco especies, un quiróptero (*Artibeus hirsutus*) y cuatro roedores (*Sciurus nayaritensis*,

Cuadro 1. Localidades de museo con ejemplares del estado de Aguascalientes. Se presenta el número de ejemplares revisados para cada especie por localidad; si el número está en negritas corresponde a ejemplares de la colección del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (CNMA); si no está en negritas, corresponden a la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (ENCB). Las localidades están numeradas: 1) 0.5 km N, 0.8 km W Soledad de Arriba, 2000 m; 2) 0.5 km N Soledad de Arriba, 2000 m; 3) 1.5 km S, 1.5 km W Cosío, 2000 m; 4) 3.8 km S, 1 km W Cosío, 2000 m; 5) 7 mi N Rincón de Romos; 6) 16 km N, 6 km W San José de Gracia, 2150 m; 7) 10 km N, 1 km W San José de Gracia, 2080 m; 8) 0.5 km N, 3 km W Tepezalá, 1900 m; 9) 5 km W Asientos; 10) 0.5 mi W Rincón de Romos, 600 ft; 11) 12 km E Rincón de Ramos, 1950 m; 12) 2 km W Tepezalá, 1990 m; 13) Tepezalá, 1990 m; 14) 1 km S, 12.5 km E Rincón de Romos, 1940 m; 15) 6 km S, 1 km W Tepezalá, 2080 m; 16) Presa Plutarco Elías Calles, San José de Gracia, 2100 m; 17) 1 km S, 3.5 km E San José de Gracia, 2000; 18) 6 km NW Villa Juárez, 2030 m; 19) Asientos, 5 km W entre San Pedro y Mina; 20) Sierra Fría; 21) Sierra Fría, 10 km SW La Congoja; 22) 4 km S, 3 km W Villa Juárez, 2030 m; 23) 3.8 km N, 1 km E Las Fraguas, 2000 m; 24) 15 km N, 1 km E Ojo Caliente, 2450 m; 25) 19 km N, 13 km E Ojo Caliente, 2250 m; 26) 1 km SW La Dichosa, 2100 m; 27) 16 km N Aguascalientes, 1900 m; 28) 15 km N, 1 km E Aguascalientes, 1940 m; 29) 14 km NW Palo Alto, 2060 m; 30) Presa Malpaso, 2 km NE Temazcal; 31) 12 km N Ciudad de Aguascalientes; 32) 1 km SSW del Temazcal; 33) 6 km N, 12 km W Palo Alto; 34) El Temazcal, 6 km NW Calvillo; 35) 5 km N, 14 km E Ojo Caliente, 2210 m; 36) 2.8 km N, 2.4 km E Palo Alto; 37) 1 km NE Palo Alto, 2080 m; 38) Palo Alto, 2070 m; 39) 3 mi NE Aguascalientes, 200 m; 40) 1 km N, 6 km E Ojo Caliente, 2250 m; 41) 3 km N, 1 km E Mal Paso; 42) 10 km E Ciudad de Aguascalientes; 43) 8 mi E Cd. Aguascalientes; 44) La Frontera, 4 km SW Palo Alto, 2080 m; 45) 2 km NE Mal Paso, 1055 m; 46) Cañada de la Presa de Mal Paso; 47) Presa Malpaso, Calvillo; 48) 5 km E Calvillo, 1780 m; 49) Los Conos, 14 km SW Palo Alto, 2080 m; 50) 8 km S, 1 km E Ojo Caliente, 2080 m; 51) 4.4 km S, 1 km E Calvillo; 52) 5 km S, 4 km W Calvillo, 1660 m; 53) 9.5 km S, 1.5 km E Aguascalientes; 54) 7 km S, 0.6 km W Calvillo, 1640 m; 55) 6.6 km S, 2 km E Calvillo; 56) 13 km S, 12 km W Aguascalientes, 1910 m; 57) 13 km S, 9 km W Aguascalientes, 1910 m; 58) 15 km S, 12 km W Aguascalientes, 1910 m; 59) Cerro de Los Gallos, 14 km S, 6 km E Aguascalientes; 60) 12 km S, 5 km E Calvillo, 1660; 61) 3.5 km N, 3 km W San Antonio de Peñuelas; 62) 2.5 km S, 3 km W Estanque de los Jiménez; 63) 23 km S, 6 km E Aguascalientes, 1900 m.



Especies	Localidades																																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	
<i>D. v. californica</i>																																	
<i>S. m. mexicanus</i>																																	
<i>S. s. spilosoma</i>															1																		
<i>S. v. variegatus</i>																															1	1	
<i>T. u. enixus</i>																									3								
<i>D. o. palmeri</i>					1			1			7	15		18																			
<i>D. p. ornatos</i>					1		1																	2									
<i>D. s. cratodon</i>															1																		
<i>D. m. atronatus</i>														1	1			2											4	1			
<i>P. f. medius</i>															13	1																	
<i>C. p. atrodorsalis</i>			1																									1					
<i>C. p. eremicus</i>									1																			1					
<i>C. h. zacatecae</i>	1										2			2				1										4	2				
<i>C. n. nelsoni</i>		1	3				2	3			16	3		7				3										4	2				
<i>L. i. alleni</i>								1			5		2	10														4	4	1			
<i>B. t. paulus</i>			1					1																									
<i>R. m. megalotis</i>															1									3									
<i>R. f. griseoflavus</i>	1										2																						
<i>N. neotomodon</i>																				1													
<i>N. m. tenuicauda</i>																																	
<i>N. a. leucodon</i>										1																							
<i>O. a. canus</i>												3	1		2																		
<i>P. g. gentilis</i>	6			1	3			3	2																	1							
<i>P. d. difficilis</i>							4													1	1	16											
<i>P. b. rowleyi</i>								6	1								3								7	10							
<i>P. m. blandus</i>											4	2		2	2															1			
<i>P. m. consobrinus</i>									3																								
<i>P. p. pectoralis</i>																																	
<i>S. f. fulviventer</i>																																	
<i>S. h. berlandieri</i>																									2								
<i>L. c. asellus</i>															5															1			
<i>S. a. parvulus</i>															5	1														2			
<i>A. hirsutus</i>																																	
<i>A. triomylus</i>																																	
<i>S. l. parvidens</i>																																	
<i>D. r. Marinus</i>																																	
<i>C. mexicana</i>																																6	
<i>L. nivalis</i>					2												1																
<i>T. b. mexicana</i>																																	
<i>L. b. teliotis</i>					1																												
<i>C. t. australis</i>			1														2																
<i>I. p. phyllotis</i>					1																												
<i>M. y. lutosus</i>																																	
<i>M. v. velifer</i>																2																	
<i>T. t. berlandieri</i>																														1			
<i>M. m. macroura</i>																												1					
Total por localidad	8	4	4	7	2	4	12	9	4	1	39	21	2	67	6	4	4	6	1	2	18	1	7	7	14	1	14	15	3	6	1	1	

[illegible]



Chaetodipus nelsoni, *Dipodomys phillipsii* y *Nelsonia neotomodon*) son endémicas de México y parte de su distribución incluye al estado de Aguascalientes (8.2% del total); cabe aclarar que no existe ninguna especie o subespecie endémica de la entidad. *Artibeus hirsutus* está en el límite de la distribución, por lo que se infiere que se trata de una especie que amplió su distribución por antropofilia; en contraparte, los roedores son de afinidad templada, y el estado de Aguascalientes está en el límite austral o boreal de su distribución original.

La Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT, 2002) considera dentro de su lista a cinco especies con distribución en Aguascalientes: tres como amenazadas (*Choeronycteris mexicana*, *Leptonycteris nivalis* y *L. yerbabuena*) y dos como sujetas a protección especial (*Dipodomys phillipsii* y *Nelsonia neotomodon*), que representan 8.2% del total de las especies. De las cinco especies enlistadas *D. phillipsii* y *N. neotomodon* son endémicas de México.

Al realizar un análisis de las especies registradas en relación con las presentes y las esperadas, se obtiene que los grupos mejor representados son los Didelphimorphia (100%), Lagomorpha (100%) y Rodentia (91.4%). En el análisis de biodiversidad para los mamíferos de México que realizan Fa y Morales (1993), se considera que en el estado de Aguascalientes deberían existir entre 81 y 100 especies de mamíferos, es decir, muchas más de las registradas a la fecha (61). Uno de los grupos más sobre estimados por Fa y Morales (1993) son los quirópteros; estos autores consideran que existen entre 31 y 40 especies, de las cuales a la fecha sólo se han registrado 20. Otro grupo es el Carnívora, ya que estiman que hay entre 9 y 10 especies, de las que se han registrado siete. Al comparar los datos de Fa y Morales (1993) y los estimados en función del hábitat de los estados vecinos, no se observa mayor diferencia, a excepción de Lagomorpha, en los que se registró una especie más de las previstas.

En relación con los hábitos alimentarios, se constituyen ocho grupos: los herbívoros con 20 especies es el más representativo que incluye a Rodentia y Lagomorpha; le sigue el granívoro con 12 especies, todos roedores; el insectívoro, con 14 especies, todos del orden Chiroptera, a excepción de un Rodentia; el omnívoro, con tres especies e incluyen Didelphimorphia y Carnívora; el polínífago, con tres especies y el frugívoro, con otras tres especies, ambos Chiroptera; el carnívoro, con cinco especies, del orden Carnívora, y finalmente el hematófago, con una especie del orden Chiroptera. El orden que mayor variedad de especies muestra en relación con los hábitos alimentarios es el Chiroptera con cuatro, seguido de Rodentia con tres. Para el caso de los mamíferos de Aguascalientes, los hábitos alimentarios exclusivos para un sólo orden son: carnívoros en el orden Carnívora, granívoros en Rodentia y hematófagos en Chiroptera.

Si se analiza la lista de especies en función de su biomasa, encontramos que 50 de ellas pesan menos de 1 kg, y 11, entre 1 y 10 kg. Sólo el puma es una especie nativa de más de 10 kg, aunque se infiere la presencia de *Odocoileus* en el estado, pero no se tiene ningún registro. De estos datos, se puede inferir que las especies de micromamíferos, Chiroptera y Rodentia, son las que dominan en el estado; el resto de los órdenes, es decir Didelphimorphia, Carnívora y Lagomorpha abarcan una menor proporción. Se observa que las áreas que presentaron mayor número de especies son las relacionadas con la actividad humana, además de ser las que ocupan la mayor parte del estado de Aguascalientes.



LISTA COMENTADA

***Didelphis virginiana californica*.** Es el primer registro para Aguascalientes. Siguiendo el criterio del desgaste de los dientes de Gardner (1973), la edad a la que se asignó cada ejemplar, fue: dos en edad III, dos en edad IV y uno en edad V. Cabe mencionar que existe cierta diferencia entre los ejemplares de edad III en cuanto al desarrollo de la cresta craneal; el ejemplar de la localidad de Calvillo es el que muestra un mayor desarrollo. Los cuatro ejemplares depositados en la colección de la ENCB fueron encontrados atropellados en la carretera, de los cuales se conservan cuatro pieles; los cráneos de tres ejemplares estaban fraccionados, y sólo de uno se pudo conservar el cráneo completo. El periodo de reproducción es de enero-febrero a junio-julio (McManus, 1974).

***Sciurus nayaritensis nayaritensis*.** La colecta de ejemplares de esta especie no se pudo realizar en la parte boscosa de la Sierra Fría, que es área protegida; sin embargo, fueron observados varios individuos que pueden ser asignados a *S. n. nayaritensis*, y es muy probable que por la buena conservación del área esta especie tenga una población en buenas condiciones dentro del estado. En Zacatecas, la especie se ha encontrado en bosques de encinos (Matson y Baker, 1986) y en bosques de pino-encino (Jones y Webster, 1977). Se ha registrado que *S. nayaritensis* habita en simpatria con otras especies del género *Sciurus* (Best, 1995), pero para el caso del estado de Aguascalientes fue la única especie observada.

***Spermophilus mexicanus mexicanus*.** Los dos ejemplares examinados presentan el cráneo muy fraccionado; sin embargo, las medidas somáticas fueron comparadas con las de Howell (1938) y no se encontraron diferencias. Los dos ejemplares fueron capturados con escopeta en campos de cultivo con vegetación alterada en su periferia, con restos de matorral subierme asociado a mezquite y nopalera. Son comunes en los bordes de campos de cultivo de maíz y algodón (Ingles, 1958). Los ejemplares fueron colectados en agosto y no se tienen las medidas testiculares; el peso es de 345 y 280 g. *Spermophilus mexicanus* se encuentra en diferentes tipos de hábitats, destacando las zonas con mezquites (Young y Jones, 1982); se observó en abundancia en las zonas con vegetación de mezquite de los estados de Aguascalientes y Zacatecas. La especie se beneficia de la presencia de la actividad humana, principalmente por los cultivos, donde es muy abundante.

***Spermophilus spilosoma spilosoma*.** Las medidas de los ejemplares examinados se encuentran dentro de los promedios mencionados por Howell (1938) para once adultos de Aguascalientes y San Luis Potosí. La captura del ejemplar de Palo Alto se hizo en campos de cultivo de maíz con restos de nopalera. El de Rincón de Romos se capturó con escopeta, en un sitio donde la vegetación dominante era matorral espinoso con *Opuntia*, *Acacia*, *Prosopis* y pastos amacollados, con suelo arenoso y algo de arcilla; cerca de ahí había campos de maíz y frijol. Los dos machos se colectaron en agosto, con un peso de 73.5 y 146.6 g. Sólo se tiene la medida testicular de uno (21 mm).

***Spermophilus variegatus variegatus*.** Los ejemplares estudiados son dos hembras y dos de sexo no determinado. Fueron comparados con cuatro del Valle de México, dos del Ajusco, D. F., y dos de Tlapacoya, Estado de México, y se encontró que la coloración de los de Aguascalientes es ligeramente más clara. En cuanto a las medidas, los ejemplares están en los extremos inferiores y superiores del intervalo de los de referencia; en su mayoría las medidas son iguales a las que

describe Howell (1938). Con base en los datos obtenidos y de la observación directa de los ejemplares, se recomienda hacer una revisión de la población de esta especie de Aguascalientes. Los ejemplares de los que no se pudo obtener ni el sexo ni el peso, proceden de Palo Alto y Temazcal. El primero se colectó con escopeta a orillas de una brecha, en una zona de campos de cultivo de maíz; la hembra de Calvillo, cerca de terrenos rocosos con matorral subinerme, lo que concuerda con lo mencionado por Oaks *et al.* (1987). Un ejemplar, capturado en marzo, se encontró entre una ladera rocosa, con vegetación circundante de mezquite, cactus, algunas yucas, compuestas y matorrales (Hooper, 1955). La hembra de Calvillo pesó 187.3 g y no presentó signos de actividad reproductiva. Un macho capturado en marzo presentó testículos escrotados (35 mm), interpretándose que la reproducción ocurre en primavera (De la Riva, 1989). Una hembra colectada al lado de la carretera, no presentó signos reproductivos (De la Riva, 1989).

***Thomomys umbrinus*.** En el estado de Aguascalientes se han registrado dos subespecies: *Thomomys umbrinus enixus* y *T. u. zacatecae*. A la primera se le considera como restringida a la parte oeste de la entidad, pero su distribución incluye a los estados de Zacatecas y Jalisco. La segunda está restringida al noreste de la entidad. Los únicos registros para Aguascalientes de las dos subespecies son los hechos por Hall (1981) quien las asigna a la localidad de 12 mi N Rincón de Romos, 6500 ft; sin embargo, en los mapas de distribución las colocan en diferentes puntos, por lo cual se considera que en la realización de la obra existió un error de imprenta. La localidad mencionada por Hall (1981) concuerda con la distribución planteada para *T. u. zacatecae*, por lo que *T. u. enixus* no tenía un registro formal para el estado.

***Thomomys umbrinus enixus*.** Ante la confusión que se tenía de las posibles subespecies presentes en el estado, los ejemplares se compararon con topotipos de *T. u. sheldoni*, *T. u. zacatecae* y *T. u. enixus*, de manera que se observaron diferencias en tamaño y coloración. Los ejemplares de Aguascalientes corresponden a las características craneales y de coloración de *T. u. enixus*, aunque son ligeramente menores en medidas somáticas y craneales. Se estableció que los caracteres críticos señalados por Nelson y Goldman (1934) también permiten asignarlas a *T. u. enixus*; a pesar de que las medidas son ligeramente menores a las registradas. Debido a todo lo anterior establecemos que los ejemplares examinados pertenecen a la subespecie *T. u. enixus*. Al analizar la longitud máxima craneal y la ubicación de la localidad de tres ejemplares de *T. umbrinus*, provenientes de la Sierra Fría, al W Rincón de Romos (Hooper, 1955), suponemos que podría tratarse de ejemplares de *T. u. enixus*; sin embargo, no es posible tomar una decisión respecto a la subespecie de la que se trata, pues los datos reportados por Hooper (1955) no son suficientes, además de que la localidad se encuentra en un punto medio entre la zona de distribución de *T. u. enixus* y *T. u. zacatecae*. Los ejemplares que refiere Hooper (1955) se colectaron en marzo, dentro de una meseta con arbustos *Juniperus*, pinos y encinos, y a altitudes de entre 860 y 2770 ft; no reporta datos reproductivos, pero señala que las medidas promedian menos que las de los ejemplares de Durango de individuos de edades similares. La captura se llevó a cabo con tuceras puestas a lo largo de una cerca de piedra, en un pastizal inducido con restos de bosque de encino. La colecta de los tres ejemplares se hizo en agosto; dos de ellos eran machos, con un peso de 91.9 g y 96.7 g, pero en este caso no se obtuvieron las medidas testiculares. La hembra se encontraba lactando y con un peso de 74.1 g.

***Thomomys umbrinus zacatecae*.** Aparte de la localidad referida (Hall, 1981), no se cuenta con mayor información del ejemplar.

***Dipodomys ordii palmeri*.** Las medidas somáticas y craneales de los ejemplares revisados fueron comparadas con los de los ejemplares descritos por Setzer (1949), así, algunas de las medidas craneales reportadas por él resultaron ligeramente mayores. También se comparó con las de una serie de San Luis Potosí (que es la localidad típica) y no se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$). Aparentemente, no existen variaciones importantes entre machos y hembras (Baumgardner y Schmidly, 1981). *Dipodomys ordii* es una especie que se distribuye principalmente asociada a la vegetación de matorrales y pastizales en suelos arenosos o de textura muy fina (Garrison y Best, 1990). Las colectas se llevaron a cabo en sitios de matorral xerófilo. En Palo Alto había pastizal natural con nopaleras y huizache; en Tepezalá existían magueyes y cactáceas, entre las que destaca *Opuntia*. Los ejemplares fueron colectados en agosto y septiembre; eran 26 machos con una medida testicular promedio de 9.8 (5-12) y un peso de 47.7 g (39.7-54.5). De 16 hembras, tres estaban preñadas, pesando 62.4, 56.4 y 57.7 g, con dos embriones de 30 mm, uno de 20 mm, y dos de 32 mm, respectivamente. El resto no presentó signos reproductivos, y el peso promedio fue de 47.1 g (41.4-53.1).

***Dipodomys phillipsii ornatus*.** De acuerdo con los criterios de edad dados por Genoways y Jones (1971), los ejemplares que revisamos son adultos. Al compararlos con una serie topotípica de Berriozabal, Zacatecas, y con otra de una localidad cercana a la ciudad de San Luis Potosí, se encontró que respecto a la segunda no existen diferencia importantes, mientras que en relación con los de Zacatecas, los ejemplares estudiados tienen medidas somáticas y craneales mayores ($P < 0.05$). Ello concuerda con lo descrito por Genoways y Jones (1971), quienes comentan que los ejemplares más sureños son mayores que los del noreste. Es importante señalar que en uno de los ejemplares, la forma del interparietal es notablemente diferente a la que presentan los individuos revisados de Zacatecas y San Luis Potosí, ya que es alargada y muy angosta, mientras que en los demás generalmente es ovoide. Los tres ejemplares revisados son hembras adultas capturadas en agosto y septiembre; pesaron 42.8, 46, y 51.2 g, y ninguna presentó signos reproductivos. Se tienen reportes de un individuo juvenil y cinco adultos colectados en Aguascalientes en julio (Lidicker, 1960a).

***Dipodomys spectabilis cratodon*.** Siguiendo el criterio de edad dado por el desgaste de los molares (Nader, 1978), el ejemplar examinado se identificó como adulto joven. Debido a que el cráneo se encuentra fragmentado, sólo algunas características dadas por Merriam (1907) pudieron ser observadas. En cuanto a las medidas, al compararlas con las mencionadas por Merriam (1907) y Nader (1978) resultaron ser similares. La vegetación circundante es de matorral xerófilo, lo que coincide con el hábitat que mencionan Nader (1978) y Matson (1980) para esta subespecie. Se cuenta con un reporte sobre la captura de un macho en febrero sin signos reproductivos, asociado a un pastizal con matorral espinoso (De la Riva, 1989). Entre el año de 1986 y 1989 esta especie se trató de colectar durante varias noches en la localidad tipo (Chicalote) sin éxito, a pesar de que ahí existen hábitats que concuerdan con los asociados a la especie (Best, 1988). El tamaño testicular fue de 9 mm y su peso 111.7 g.



***Dipodomys merriami atronasus*.** Las medidas y características de los ejemplares fueron comparadas con las de cuatro topotipos de Parada, San Luis Potosí, y con las dadas por Lidicker (1960b). No se observaron diferencias con los topotipos. En reportes para la especie en la región (Hooper, 1955; Lidicker, 1960b), no se hace mención a la existencia de algún tipo de dimorfismo, pero se observó que en nuestros ejemplares las hembras en algunas medidas promedian menos que los machos. De 20 ejemplares previamente colectados en febrero, marzo, mayo, septiembre y octubre, 16 son machos y cuatro hembras (De la Riva, 1989). Se cree que la subespecie presenta dos épocas estrales, una en primavera y otra en verano-otoño (De la Riva, 1989), lo que no fue posible corroborar con los datos de los ejemplares analizados. Las capturas se realizaron en zonas de suelo somero y muy rocoso, donde la vegetación predominante es de pastizal con algunos nopales y huizaches; en Tepezalá además había cactáceas y agaves sembrados. Los especímenes previos fueron encontrados en zonas abiertas de pastizal con nopaleras y matorral espinoso (De la Riva, 1989). En ambos casos, existe una correspondencia con lo mencionado por Lidicker (1960b) para el hábitat de la especie. Los ejemplares fueron capturados en agosto y septiembre; seis machos con un peso de 44.6 g (42.5-49.0) y con una medida testicular promedio de 9.3 mm (4-11), y ocho hembras sin signos reproductivos y con un peso promedio de 45.1 g (33.6-49.9).

***Perognathus flavus medius*.** Las características y medidas de los ejemplares revisados fueron comparadas con las mencionadas por Baker (1954), quien describe a la subespecie sobre la base de ejemplares de Rincón de Romos, Aguascalientes. De acuerdo con Best y Skupski (1994) no existe evidente dimorfismo sexual en la especie; sin embargo, mencionan que en promedio la longitud de la cola en los machos es mayor. En los ejemplares revisados, los machos son mayores en todas las medidas somáticas respecto a las hembras de edades similares. Los ejemplares examinados se colectaron en sitios semejantes, donde predominan campos de cultivo de maíz y frijol, con nopaleras, huizache y mezquite. En la localidad de Rincón de Romos, además había cholla, maguey y zacatonal amacollado. En Villa Juárez el suelo es poco desarrollado y con grava. En Estanque Los Jiménez existen pastizales utilizados para el pastoreo. Los campos de cultivo cercanos a las áreas de captura eran viñedos. La especie ha sido también capturada en asociación con pastizales y matorral espinoso (De la Riva, 1989). De los ejemplares capturados en agosto, dos son juveniles y cuatro adultos, con una medida testicular promedio de 6.5 mm (6-8) y un peso de 7.4 g (7.2-8.1). De las 10 hembras colectadas en agosto, cuatro se encontraban preñadas con 3.7 (3-9) embriones en promedio, de 5.0 mm (3-8) de longitud y 8.2 g (7.4-9.0) de peso. Ninguna estaba lactando. El peso de las que no tenían signos de actividad reproductiva fue de 7.6 g (5.4-8.8). Se sugiere que la actividad reproductiva de la especie se lleva a cabo en primavera (De la Riva, 1989); sin embargo, para ejemplares de Nuevo México y Arizona la reproducción ocurre de septiembre a octubre y de enero a febrero, respectivamente; e incluso, en Nuevo México se pueden encontrar hembras activas durante todo el año (Best y Skupski, 1994).

***Chaetodipus penicillatus atrodorsalis*.** Siguiendo los criterios de Hoffmeister y Lee (1967) para designar los ejemplares por edades, pudimos estudiar a un individuo juvenil, un subadulto y un adulto; así mismo, las medidas craneales y somáticas fueron comparadas con las dadas por Urbano-Vidales *et al.* (1987) y Hoffmeister y Lee (1967), teniendo el mismo intervalo. Debido a que



el pelaje de los ejemplares examinados no es muy típico y que la coloración es uno de los caracteres más importantes para distinguir a las subespecies, a los especímenes se les comparó con individuos de edades semejantes de *C. p. atrodorsalis* y *C. p. eremicus*, de tal forma que se encontró una mayor similitud con la coloración de la primera. Las tres localidades de captura presentaron vegetación de matorral espinoso, con pastizal inducido. En aquella situada a 16 km N de Aguascalientes, además había magueyes, y en las otras dos, nopaleras, yucas y pirul. La localidad referida estaba cubierta por matorral xerófito con *Larrea*, *Opuntia* y *Prosopis* (Urbano-Vidales *et al.*, 1987). Previamente, se habían capturado siete ejemplares, cuatro hembras y tres machos juveniles (De la Riva, 1989). De acuerdo con nuestras observaciones, consideramos que los ejemplares antes mencionados podrían pertenecer a la subespecie *C. p. atrodorsalis* y no a *C. p. eremicus*. Los ejemplares examinados se capturaron a finales de agosto y principios de septiembre; dos machos, un subadulto y un juvenil con medidas testiculares de 5 y 2 mm y un peso de 16.5 y 14.4 g, respectivamente; también se colectó una hembra adulta de edad 1 (Hoffmeister y Lee, 1967) con un peso de 16.1 g, pero sin signos reproductivos. El bajo número de ejemplares colectado concuerda con la bibliografía, en la que se menciona que la especie por lo general se encuentra siempre en bajas densidades (Mantooth y Best, 2005).

***Chaetodipus penicillatus eremicus*.** El ejemplar estudiado es un macho que fue comparado con otros de San Luis Potosí, sin que se haya observado variación alguna respecto a la morfología y morfometría. No se tienen los datos de colecta del ejemplar examinado. Otros individuos colectados entre septiembre y octubre han sido cuatro hembras y tres machos juveniles, en un hábitat constituido por pastizal con nopalera y zonas de cultivo (De la Riva, 1989). Con posibilidad, la especie se reproduce en verano (agosto); sin embargo, no se cuenta con datos sobre signos reproductivos (De la Riva, 1989).

***Chaetodipus hispidus zacatecae*.** Las características de los ejemplares, dadas por Osgood (1900), se compararon con cuatro de Berriozabal, Zacatecas, sin encontrar diferencias importantes, excepto en las medidas de la anchura mastoidea y en las medidas somáticas que fueron menores en los ejemplares de Aguascalientes. No existe un dimorfismo sexual marcado, aunque las hembras son menores en medidas somáticas. *C. hispidus* es una especie que normalmente se asocia a las zonas con pastizales y a mezquitales, aunque también se le puede encontrar relacionada a plantas arbustivas y de desierto (Paulson, 1988). Se le ha capturado en donde el tipo de vegetación dominante es de pastizal con nopalera; además de zonas de cultivo (De la Riva, 1989). Todos los ejemplares se colectaron en zonas donde predomina el matorral espinoso; en Rincón de Romos, además había *Acacia* y cultivos cercanos de maíz y frijol. En la localidad ubicada a 15 km N, 1 km E de Aguascalientes, el suelo era poco desarrollado y pedregoso. Por último, en el sitio localizado 16 km N de Aguascalientes, existía pastizal inducido con magueyes y cerca de allí había cultivos de uva. En la localidad situada 6 km NW de Villa Juárez, la captura se hizo cerca de campos de cultivo de maíz y frijol, con restos de nopalera y huizache. En la localidad ubicada 0.5 km N, 0.8 km W de Soledad de Arriba, la vegetación dominante era de huizachal, nopaleras y de algunas yucas. Los ejemplares se capturaron en agosto; tres machos, dos adultos y un individuo juvenil, con una medida testicular de 7, 9 y 4 mm, y con un peso de 40.2, 33.7, 18.8 g. Las hembras son nueve; de

éstas, ocho eran adultas y una de ellas pesó 45 g y estaba preñada con cinco embriones de 20 mm; otra más se encontraba lactante. Las que no presentaron signos de reproducción pesaron 30.4 g (21.5-33.4). De la Riva (1989) menciona la captura de un ejemplar en octubre y de otro en mayo, sin signos reproductivos.

***Chaetodipus nelsoni nelsoni*.** Las medidas y características de los ejemplares de Aguascalientes fueron comparadas con las de Osgood (1900) y Williams *et al.* (1993) y están dentro de los mismos intervalos. La vegetación dominante en los sitios de colecta era de matorral espinoso con *Opuntia*, *Acacia* y huizache, ello concuerda con el tipo de vegetación, pastizal con matorral espinoso, que menciona De la Riva (1989). Además, en la localidad ubicada a 16 km N de Aguascalientes, se encontraron magueyes; en Soledad de Arriba y Tepezalá existe nopalera, yuca y pirul, y en Villa Juárez había campos de cultivo de maíz y frijol. Se han capturado individuos asociados a cactus y mezquite en las laderas de cerros rocosos (Hooper, 1955). Los ejemplares examinados son 28 machos, 26 hembras y cinco individuos juveniles capturados en agosto, septiembre, noviembre y diciembre. Los machos presentan una medida testicular promedio de 7 mm (3-11) y un peso promedio de 19.8 g (15-20.8). De las hembras, cuatro estaban preñadas con un promedio de tres embriones de 3.5 mm (1-4) de longitud, había dos lactantes con un peso de 20.3 y 19.9 g; el resto no presentó signos reproductivos y su peso promedio fue de 17.8 g (12.1-22.8). De 24 ejemplares capturados previamente en los meses de febrero, mayo, junio, septiembre y octubre, 13 fueron machos y 11 hembras, lo que sugiere la existencia de dos épocas reproductivas, una en primavera (marzo-abril) y otra en otoño (septiembre-octubre; De la Riva, 1989).

***Liomys irroratus alleni*.** Los ejemplares fueron agrupados por edades, siguiendo el criterio dado por el desgaste de los molares (Genoways, 1973); así se obtuvo para machos y hembras, 1, 3 de edad I; 4, 7 de II; 8, 16 de III; 15, 28 de IV, y 2, 2 de V. El promedio de las medidas somáticas y craneales de los ejemplares de edades III a V, considerados como adultos, fue comparados con el de ejemplares de edades similares y provenientes de una localidad cercana a la típica (8.5 km NE Río Verde, 1,030 m, San Luis Potosí), así como con los consignados por Genoways (1973) y Hooper y Handley (1948). Se pudo observar que en los ejemplares de Aguascalientes y de Río Verde, en cinco de las medidas (longitud total, longitud de la cola, longitud de la pata, anchura mastoidea y longitud de los nasales), los machos son más grandes que las hembras, lo que coincide con lo que menciona Genoways (1973) para la especie. La vegetación predominante en las localidades de colecta es de matorral espinoso con magueyes y huizaches; además hay campos de cultivo de maíz y frijol. En el sureste de Calvillo y Mal Paso, se han encontrado ejemplares sobre bardas de piedra; en Estanque de Los Jiménez, en pastizal con huizaches; al suroeste de Calvillo, en selva baja caducifolia con algunas gramíneas. De la Riva (1989) los captura en pastizal con nopalera o con matorral espinoso, detectando mayor densidad en las zonas con nopalera. Los ejemplares fueron capturados en agosto, septiembre, noviembre y diciembre. Los adultos pesaron en promedio 68.3g (43-97) y su medida testicular promedio fue de 19.0 mm (4-25). Cinco de ellos presentaban los testículos escrotados y fueron capturados en agosto. Las hembras adultas tienen un peso promedio de 53.8 g (34.1-80.4); cuatro de ellas, colectadas en agosto, eran lactantes y otra con peso de 62.7 g estaba preñada con cuatro embriones, de los cuales el más grande medía 11 mm

(corona-cadera). Se colectaron juveniles en agosto (1), septiembre (2) y diciembre (12). Otras capturas en abril corresponden a una hembra lactante y dos machos, uno escrotado y otro con una medida testicular de 5.5 mm (De la Riva (1989). Al parecer, la mayor actividad reproductiva se realiza de agosto a noviembre (Dowler y Genoways, 1978).

***Baiomys taylori paulus*.** Las medidas de los ejemplares examinados son similares a las que da Packard (1960). Aun cuando este autor señala que no existe dimorfismo sexual, se encontró que en algunas medidas craneales las hembras son ligeramente mayores, pero no significativamente diferentes. En relación con las medidas de ejemplares de Durango, no existen diferencias significativas ($P < 0.05$). De acuerdo con Packard (1960), *B. t. paulus* es la subespecie que muestra una mayor variación en cuanto a la coloración a medida que aumenta la edad; existen además, dos tipos de coloración: una oscura y otra pálida, dependiendo de la altitud. En los ejemplares examinados, que eran de diferentes edades, se pudieron observar las variaciones de color; cabe aclarar que el color grisáceo referido se presenta en ejemplares de grandes altitudes. Es importante señalar que la altitud a la que se colectaron los ejemplares varía de 1,055 a 2,000 m. El ejemplar de Soledad de Arriba se capturó en pastizal inducido con huizachal (*Prosopis*), nopales, yucas y pirul. Este mismo tipo de vegetación se presentó en Estanque Los Jiménez; sin embargo, se observó un deterioro en la vegetación por el exceso de pastoreo. En la localidad de Malpaso había matorral subtropical con huizachales, burceras, algunos nopales y agaves. En Tepezalá y cerca de la ciudad de Aguascalientes, la vegetación era de matorral xerófilo subinermes; en la primera había con sembradíos de *Agave*, algunas cactáceas y suelo semirocoso. Los diferentes hábitats concuerdan con los registrados por Eshelman y Cameron (1987) para la especie. Una hembra capturada en octubre no presentó actividad reproductiva y se vió relacionada al pastizal con nopalera (De la Riva, 1989). De los ejemplares estudiados, 10 eran machos, uno se capturó en septiembre y tenía un peso de 7.4 g (la medida testicular no se registró); otro se colectó en noviembre y presentaba una medida testicular de 3 mm y un peso de 9.0 g; los ocho restantes son de diciembre de los cuales tres tienen medidas testiculares de 1, 2, y 2 mm; el peso promedio de estos ocho es de 9.2 g (6.3-10.0). Entre las 11 hembras que se colectaron en diciembre, había una lactante; el resto no mostró actividad reproductiva y su peso promedio es de 9.7 g (7.0-11.2); en agosto se capturó otra con 12.4 g de peso y en noviembre otras dos de 7.2 y 8.3 g.

***Reithrodontomys megalotis megalotis*.** Las medidas corresponden con las reportadas por Hooper (1952) y Howell (1914). Los ejemplares fueron agrupados por edades, siguiendo el criterio de Hooper (1952), así se obtuvieron dos adultos, dos subadultos y una hembra juvenil. A estos ratones se les ha encontrado principalmente en pastizales, terrenos de cultivo, matorrales, regiones áridas y semiáridas; de este modo el tipo de hábitat es uno de los factores de diferenciación entre *R. m. megalotis* y *R. m. zacatecae*, dada la intergradación existente entre dichas subespecies (Hooper, 1952). Los ejemplares fueron capturados entre terrenos de cultivo de maíz, en la localidad situada a 13 km S, 9 km W de Aguascalientes; entre magueyera cultivada con restos de matorral xerófilo en la localidad ubicada a 3.8 km N, 1 km E de Las Fraguas; y entre matorral espinoso con *Opuntia*, *Acacia*, matorrales amacollados y cultivos de maíz y frijol en Rincón de Romos. En septiembre se colectaron dos adultos: un macho de 10.5 g de peso (testículos de 10 mm), así como

una hembra de 11.7 g; además, se atrapó a un macho subadulto de 10 g (testículos de 9 mm). En agosto se capturó una hembra subadulto de 10 g. y un individuo juvenil de 3.7 g. La mayor actividad reproductiva se lleva a cabo desde el inicio de la primavera hasta finales del otoño y se puede observar una reducción en la actividad a mediados de verano (Webster y Jones, 1982), lo cual coincide con lo observado en nuestros ejemplares.

***Reithrodontomys megalotis zacatecae*.** Los ejemplares examinados por De la Riva (1989) son dos machos, un individuo juvenil y tres hembras colectadas en mayo y sin signos reproductivos, según este autor, la reproducción se lleva a cabo en primavera, lo que coincide con otras referencias que indican que la actividad reproductiva para la especie ocurre desde principios de la primavera hasta finales de otoño (Webster y Jones, 1982). El hábitat donde se ha encontrado a la especie está constituido por matorral, bosque de pino encino, zonas áridas y campos de cultivo (Webster y Jones, 1982). Un ejemplar fue capturado entre zacate, en la base de un tronco de *Juniperus* (Hooper, 1955). Los ejemplares de Cosío fueron capturados en cultivos de chile (De la Riva, 1989).

***Reithrodontomys fulvescens griseoflavus*.** Los ejemplares fueron agrupados por edades siguiendo el criterio de Hooper (1952), es decir, considerando el desgaste de los dientes y las suturas craneales; de este modo, obtuvimos dos hembras y un macho adulto, así como una hembra y dos machos subadultos. Las medidas somáticas y craneales fueron comparadas con las de ejemplares de edades similares y de localidades cercanas a las típicas (1 km N, 2 km E Ameca, 1180 m; 2 km E Ameca, 1170 m; 10 km E Ameca, 1190 m Jalisco), así como con las consignadas por Howell (1914) y Hooper (1952), sin que se hayan encontrado diferencias. La vegetación predominante en las localidades de colecta es de selva baja caducifolia; en Calvillo hay pastizal inducido con huizachal, *Opuntia* y algunas yucas. Se han capturado en zonas de cultivo y matorral espinoso con pastizal y nopaleras (De la Riva, 1989); así como entre cactus y mezquite en el borde de una pequeña meseta (Hooper, 1955), lo que coincide con lo mencionado por Spencer y Cameron (1982). Los machos mostraron un peso de 15.4, 10.2, 16.7 g, con una medida testicular de 3.0 y 11.0 mm; de uno de ellos no se conoce esta última medida. Las hembras pesaron 20.0, 15.4 y 9.0 g, y sólo una se encontraba en periodo de lactancia. Se han capturado individuos juveniles en febrero, marzo y junio, lo que sugiere que la época de reproducción para la subespecie empieza a finales de invierno (febrero) y abarca toda la primavera (De la Riva, 1989). La especie puede tener un ciclo diestro o poliestro en áreas más sureñas del continente (Spencer y Cameron, 1982).

***Nelsonia neotomodon*.** Solamente se conserva el cráneo del ejemplar examinado.

***Neotoma mexicana tenuicauda*.** Un macho se capturó asociado a un magueyal con un poco de pasto y matorral espinoso, en suelo pedregoso, junto con *Dipodomys merriami*, *Peromyscus maniculatus* y *Sigmodon hispidus* (De la Riva, 1989; Ingles, 1958). Tres ejemplares se colectaron en el borde rocoso de un bosque abierto de pinos, *Juniperus* y encinos; y se observa que *N. ferruginae* es coespecífico con *N. mexicana* (Hooper, 1955). En general *N. mexicana* es una especie que se asocia a las zonas pedregosas con bosques o matorrales (Cornely y Baker, 1986). Esta especie de *Neotoma* no construye grandes nidos (Schmidly, 1977) por lo que la observación de registros en campo no es tan fácil como en el caso de otras especies del género.

***Neotoma albigula leucodon*.** Las características craneales, así como las medidas de los

ejemplares examinados, fueron comparadas con las referidas por Goldman (1910) y Hall y Genoways (1970) y no se encontraron diferencias en cuanto a morfología craneal; sin embargo, las medidas resultaron ser menores a las mencionadas por Goldman (1910), pero similares a las dadas por Hall y Genoways (1970), quienes compararon dichas medidas por sexo. Cabe señalar que Macedo y Mares (1988) refieren diferencias en el tamaño de machos y hembras dentro de la especie. Los ejemplares colectados también se compararon con una serie de individuos de edades similares de los alrededores de la ciudad de San Luis Potosí que podrían considerarse como topotipos; en este caso, los ejemplares de Aguascalientes se encuentran dentro del intervalo obtenido para dicha serie. En cuanto a las características craneales, no se apreciaron diferencias importantes entre ellos ($P < 0.05$). Los referidos a Calvillo se capturaron cerca de un río con vegetación dominante de matorral subinerme con huizachal, lo que concuerda con el tipo de hábitat referido por Hooper (1955) y Hall y Genoways (1970) para la subespecie. Cuatro hembras adultas, sin signos reproductivos, fueron capturadas en el mes de marzo, dentro de sitios de afloramiento rocoso con cactus y mezquite (Hooper, 1955). Cinco ejemplares se encontraron en sitios de pastizal con nopalera y matorral espinoso con suelos rocosos (De la Riva, 1989). Los ejemplares de la especie se capturaron asociados con *Peromyscus melanophrys* y *P. difficilis*. Los ejemplares fueron cinco hembras colectadas en diciembre, de las cuales tres son adultas y dos juveniles; pesando 192.3, 206.2, 136.5, 119.3 y 56.5 g. Además en agosto se capturaron dos hembras de las cuales no se registró el peso; ninguna de ellas presentó signos reproductivos.

***Onychomys arenicola canus*.** Las medidas de las hembras son mayores que las de los machos. Se compararon con las mencionadas por Hollister (1914) y con dos series, una de San Luis Potosí y otra de Zacatecas. En cuanto a las medidas, los de Aguascalientes son mayores, excepto en el ancho interorbital y la longitud de los nasales; además, en las hembras de esa entidad la longitud condilobasal es un poco mayor respecto a los de Zacatecas, pero no hay diferencia significativa ($P < 0.05$). En relación con los individuos de San Luis Potosí, los ejemplares examinados son muy similares; sin embargo, los machos en general son mayores. Hollister (1914) no menciona alguna diferencia de medidas dada por la distribución; la diferencia que encontramos quizá se deba al reducido número de ejemplares con el que se cuenta. La variación entre individuos colectados en diferentes estaciones del año es poco evidente (Hollister, 1914). Los de Aguascalientes fueron colectados en verano; sin embargo, la coloración varía de acuerdo con las distintas edades. La coloración de los adultos es similar a la referida por Hollister (1914). No obstante, al realizar la comparación con ejemplares de Zacatecas, se observa una diferencia, principalmente porque estos últimos se capturaron en invierno. Los sitios de colecta presentaban vegetación de matorral espinoso con mezquite, huizaches, nopales y pastos amacollados. El suelo era arenoso con algo de arcilla. En Rincón de Romos los sitios de colecta estaban cerca de cultivos de maíz y frijol; en Tepezalá predominaba el huizache, lo que le daba una apariencia de bosque. McCarty (1975) restringe el hábitat al de la provincia biótica sonorenses. Se han colectado ejemplares asociados a cuerpos de agua, donde el suelo es pedregoso (De la Riva, 1989). Los ejemplares colectados en agosto y septiembre fueron: dos adultos y un subadulto, con un peso de 30.0, 28.7, 24.4 g y una medida testicular de 15, 21 (escrotados) y 16 mm; dos hembras adultas lactantes, con un peso de



26.4 y 29.4 g, y una subadulta preñada con tres embriones de 11.0 mm que pesó 23.8 g. El pico de reproducción para la especie ha sido señalado de enero a julio (Pinter, 1970); no obstante, los ejemplares colectados amplían el periodo reproductivo. Se encontró una hembra con tres embriones (25 mm) en septiembre y un macho juvenil en noviembre (De la Riva, 1989).

***Peromyscus gratus gentilis*.** Para definir el nombre de la especie se siguió a Janeck (1990), quien distingue a *Peromyscus truei* de *P. gratus*. Los ejemplares revisados fueron agrupados por edades de acuerdo con el criterio de Hoffmeister (1951), respecto al pelaje y el desgaste de los molares; así se obtuvo la siguiente proporción entre machos y hembras: 1, 1 de edad II; 5, 4 de III; 3, 5 de IV y 5, 3 de V. Las medidas fueron comparadas con las consignadas por Hoffmeister (1951) sin que se hubiesen encontrado diferencias importantes (considerando sólo ejemplares de edad III, IV y V). La vegetación asociada a la colecta es de matorral subinermes con mezquite, nopalera y algunas yucas. La especie se ha visto asociada a zonas rocosas, abiertas y afloradas con mezquite, cactus y yucas (Hooper, 1955); no obstante, el hábitat de estos ratones es muy variado, pues se les ha encontrado en zonas de piñoneros, juníperos, matorrales, o bien en áreas con cobertura vegetal escasa de cactus, mezquite y arbustos (Hoffmeister, 1951), como en este caso; por lo que se considera que la vegetación no es típica de la especie (Hoffmeister, 1981). Nueve machos (edades III, IV y V) fueron capturados en agosto, y tenían una media testicular de 10.7 mm (4-13) y un peso promedio de 23.0 g (20.0-25.3); otro más (edad II) presentó una medida testicular de 13 mm y pesó 14.7 g. El peso promedio de siete hembras (edades III, IV y V) sin actividad reproductiva fue de 24.1 g (19.8-29.5) y el de tres lactantes de 26.8, 30.6 y 23.0 g. En septiembre se capturó un macho (edad I) con una medida testicular de 3 mm y un peso de 14.1 g, así como una hembra (edad V) lactante, con un peso de 26.4 g.

***Peromyscus difficilis difficilis*.** Los ejemplares de Aguascalientes fueron agrupados por edades siguiendo el criterio de Schmidly (1972) obteniendo para machos y hembras: 1, 1 de edad IV; 1, 1 de V y 0, 1 de VI. Las medidas fueron comparadas con las consignadas por Osgood (1909) y por Hoffmeister y de la Torre (1961), de tal forma que se encontraron algunas diferencias en la longitud máxima craneal, la longitud de los nasales, la de la diastema y la postpalatal, que son ligeramente mayores a las reportadas en la literatura, pero sin diferencias significativas ($P < 0.05$). En *Peromyscus difficilis* se presenta una marcada clinal de norte a sur en muchas de sus características; además, los individuos más sureños presentan medidas mayores a las registradas como promedios de la subespecie (Hoffmeister y de la Torre, 1961). La vegetación en las localidades de colecta es de encinares, pastizal y vegetación de galería. En San José de Gracia y Calvillo se atraparon individuos sobre una cerca de piedra entre matorral subinermes. Se han encontrado asociados a matorral espinoso con nopalera y pastizal (De la Riva, 1989), y a campos de cultivo y zonas pedregosas con grietas (Hooper, 1955). Los individuos fueron colectados en agosto; los dos machos pesaron 33.6 g (testículos de 8 mm) y 35.3 g; y tres hembras, 44.0 (lactante), 39.3 y 41.1 g. De la Riva (1989) menciona haber capturado machos sin signos reproductivos en febrero, marzo, septiembre, octubre y noviembre, así como hembras sin actividad reproductiva en mayo. Hooper (1955) señala haber examinado 39 ejemplares y aclara que nueve de las 21 hembras revisadas tenían actividad reproductiva.



Peromyscus boylii rowleyi. Los ejemplares fueron agrupados por edades de acuerdo al criterio de Schmidly (1973), considerando el desgaste de los molares y el pelaje, resultando para machos y hembras: 0, 1 de edad I; 1, 4 de II; 5, 7 de III; 2, 6 de IV y 9, 3 de V. Tanto para las medidas somáticas como para las craneales, sólo se consideraron los ejemplares de edades IV, V y VI. Dichas medidas fueron comparadas con las consignadas por Osgood (1909) y Schmidly *et al.* (1988), sin que se hubiesen encontrado diferencias importantes. La vegetación predominante en las localidades de colecta es de Huizache con nopalera y selva baja caducifolia, lo que coincide con lo mencionado por Schmidly *et al.* (1988). Los especímenes de Aguascalientes son 20 machos: 14 adultos capturados entre agosto y noviembre con una medida testicular promedio de 13.5 mm (6-22) y un peso de 26.8 g (20.2-31.7), así como seis individuos juveniles capturados entre agosto y diciembre, con medida testicular promedio de 11 mm (7-14) y un peso promedio de 19.5 g (12.4-27.4). También se examinaron 10 hembras adultas: siete de agosto (dos de ellas lactantes) con un peso promedio de 26.2 g (17.5-36.9), y tres de noviembre, de las cuales una estaba lactante y la otra preñada con tres embriones de 25 mm; el peso de ambas fue de 27.5 y 40.0 g. Finalmente, en agosto se colectaron siete juveniles, con un peso promedio de 22.2g (16.1-28.8), y en diciembre otras tres, con un peso de 19.5, 17.5 y 22.0 g.

Peromyscus maniculatus blandus. Los ejemplares se agruparon por edades siguiendo el criterio de Schmidly (1972) resultando para machos y hembras: 1, 0 de edad II; 7, 1 de III; 3, 3, de IV y 2, 1 de VI. Para el promedio de medidas, sólo se consideraron los ejemplares de edades IV, V, VI. Las medidas somáticas y craneales fueron comparadas con las consignadas por Osgood (1909) para la subespecie, de tal manera que se encontraron ligeras variaciones en el tamaño de la oreja, en el ancho zigomático, así como en la longitud interparietal y la del hueso palatal, que son ligeramente mayores en los ejemplares de Aguascalientes. El tipo de vegetación predominante en las localidades de colecta es de nopalera con huizaches y gran cantidad de arbustos, campos de cultivo, matorral espinoso con nopalera, acacias, huizache, chollas y pastos amacollados. Los machos adultos e individuos juveniles tienen una medida testicular promedio de 11.0 mm (10-12) y 8.0 mm (4-12), respectivamente. Dos hembras capturadas en agosto se encontraban preñadas con cuatro embriones. En febrero se han capturado machos juveniles y una hembra con embriones (De la Riva, 1989).

Peromyscus melanophrys consobrinus. El hábitat donde los ejemplares se capturaron está constituido por matorral espinoso con pastizal, nopalera y zonas de cultivo, el suelo es pedregoso. Otras capturas han correspondido a una hembra preñada en septiembre, una lactante en octubre y otras sin actividad en febrero y marzo; asimismo, machos con testículos inguinales en abril y septiembre (De la Riva, 1989). Posiblemente existan dos épocas reproductivas, una en primavera y otra en verano (De la Riva, 1989).

Peromyscus pectoralis pectoralis. Los ejemplares fueron agrupados por edades siguiendo el criterio de Schmidly (1972), respecto al desgaste de los molares y al tipo de pelaje, así se obtuvo lo siguiente para machos y hembras: 2, 2 de edad III; 1, 1 de IV; 3, 3 de V y 0, 1 de VI. Muchas de las variaciones de tamaño en la especie son clinales y discontinuas, de tal forma que se interrumpen en ciertas áreas (Schmidly, 1972). Tanto las medidas somáticas como las craneales fueron comparadas

con las consignadas por Osgood (1909) y Schmidly (1972) para la subespecie. Los ejemplares de Mal Paso fueron capturados a lo largo de una cerca de piedra en un cultivo de guayaba con restos de selva baja subcaducifolia. Los de Calvillo se colectaron en selva baja caducifolia con gramíneas, lo que coincide con lo mencionado por Schmidly (1974) para la especie. Todos los ejemplares fueron colectados en diciembre; los machos presentaban una media testicular de 7 mm (2-10) y un peso promedio 20.7 g (17.5-23). Los machos de edad III tenían una medida testicular de 2 mm y un peso de 18.5 y 16.5 g. Dos hembras lactantes mostraron un peso de 24.5 y 20.5 g. El resto no presentaba signos reproductivos y pesaron 14.0 y 19.9 g. En la especie, la crianza se lleva a cabo a lo largo del año (Schmidly, 1974).

***Sigmodon fulviventer fulviventer*.** De los ejemplares examinados, se encontró que las características craneales concuerdan con lo que mencionan Baker (1969) y Baker y Shump (1978). Baker (1969) presenta medidas para individuos mayores de 100 días, entre las que se sitúan las del subadulto. Los individuos juveniles se compararon con topotipos de Zacatecas de edades similares y colectados en la misma época del año, sin que se hubiesen encontrado diferencias. Los ejemplares se colectaron en diciembre, tres machos (un subadulto y dos juveniles) y una hembra juvenil, con un peso de 52.2, 38.4, 35.8, 17.5 g, respectivamente. La medida testicular del subadulto es de 4.0 mm. Se capturaron asociados a selva baja caducifolia con muchas plantas micrófilas y gramíneas; el hábitat es similar al mencionado por Allen (1889), Baker (1969) y Baker y Shump (1978) para localidades de Durango y Zacatecas.

***Sigmodon hispidus berlandieri*.** Las características craneales de los ejemplares concuerdan con lo mencionado por Zimmerman (1970), pero morfométricamente menores a lo registrado por Bailey (1902). Jiménez (1970) determina la tasa de crecimiento de *S. hispidus*; ello nos permitió inferir que los ejemplares examinados podrían variar entre 10 a 20 días y 50 a 100 días para el subadulto. Las mayores densidades de *S. hispidus* se asocian principalmente a las zonas de pastizal (Cameron y Spencer, 1981). Los ejemplares por nosotros colectados se asociaron al matorral xerófilo, con magueyes cultivados y nopalera. *S. hispidus* ya había sido previamente registrada para estos habitats y pastizales de Aguascalientes (De la Riva 1989). Ingles (1958) refiere haber atrapado ejemplares en las hortalizas próximas a un hotel, donde causan grandes daños en los jitomates maduros. Los ejemplares son dos hembras capturadas en septiembre, que tenían un peso de 27 y 123 g, y no mostraban signos reproductivos. Otros individuos capturados en febrero, marzo, abril y noviembre, no presentaron signos reproductivos (De la Riva, 1989).

***Sigmodon leucotis leucotis*.** Baker (1969) menciona haber colectado 18 ejemplares, pero destaca que en el Cerro del Jagüey se obtuvo ejemplares en abundancia; señala también que las poblaciones del norte son más pálidas que las del sur. La especie se asocia a áreas con pastizales, arbustos, piedras y laderas bien drenadas y en ocasiones puede encontrarse simpátrica con *S. fulviventer* (Shump y Baker, 1978).

***Lepus californicus asellus*.** Las medidas somáticas y craneales de los ejemplares de Aguascalientes fueron comparadas con las de topotipos de San Luis Potosí y con las consignadas por Nelson (1909); así, las de los individuos de Aguascalientes, resultaron ligeramente menores. La vegetación en las localidades de colecta es de matorral espinoso con chollas, huizaches, Aca-



cia, magueyes, *Opuntia* y algunas gramíneas; en los alrededores había campos de cultivo de maíz y frijol. El hábitat es similar al registrado para Coahuila (Baker, 1956) y Chihuahua (Anderson, 1972). Se ha encontrado también asociado a vegetación de pastizal con matorral espinoso y cactáceo (De la Riva, 1989). Los seis ejemplares examinados son hembras capturadas en agosto: tres adultas y tres juveniles; en ningún caso se conoce la condición reproductiva. Los individuos juveniles concuerdan con el periodo reproductivo dado para la especie (Best, 1996). El ejemplar de localidad no definida, corresponde a un macho comprado a un campesino en junio, el cual no presentó signos reproductivos evidentes (De la Riva, 1989).

***Sylvilagus floridanus orizabae*.** En las referencias de ejemplares colectados en el estado, se incluyen características generales para la subespecie y datos sobre medidas somáticas y craneales; además de mencionar la existencia de un gradiente que se incrementa de este a oeste, a través del Altiplano Mexicano y el Eje Neovolcánico Transversal (Diersing y Wilson, 1980; Nelson, 1909). Respecto a la distribución altitudinal, se han encontrado rastros de la especie en zonas abiertas de bosque de pino, a más de 4620 m en Puebla (Nelson, 1909). *Sylvilagus floridanus* es la especie más ampliamente distribuida de todo el género, utilizando una gran variedad de hábitats (Chapman *et al.*, 1980), por lo cual es posible que se encuentre presente en todo el estado y que la ausencia de registros sea por cuestiones metodológicas.

***Sylvilagus audubonii parvulus*.** Las medidas somáticas y craneales de los ejemplares de Aguascalientes corresponden con las consignadas por Diersing y Wilson (1980) y con las citadas por Nelson (1909); además, se les comparó con las medidas de ejemplares de la localidad tipo (Apan, Hidalgo), respecto a las cuales no se encontró variación. La vegetación predominante de las localidades de colecta es de matorral espinoso, en Rincón de Romos y Chicalote; de matorral espinoso con gran cantidad de magueyes en Tepezalá y de vegetación alterada existente entre los terrenos de cultivo, en el sur de Aguascalientes. La vegetación de la zona está constituida principalmente por cultivos, aunque también hay áreas con vegetación xerófila. Los ejemplares de Cerro Los Cuates se encontraron asociados a una zona de pastizal con nopalera (De la Riva, 1989), lo que concuerda con reportes que refieren a la especie a zonas áridas y pastizales (Chapman y Willer, 1978). Los nueve especímenes capturados en agosto, tienen los siguientes datos reproductivos: entre los machos se encontraba un individuo juvenil con una medida testicular de 17 mm y con un peso de 404.3 g; los ejemplares adultos tenían una media testicular de 43.2 mm (38-50) y un peso promedio de 654.8 g (553-755.5). En dos de los ejemplares adultos, los testículos estaban escrotados. Una hembra se encontraba lactante y tenía un peso de 848 g; de la otra que pesó 701.9 g, se desconoce la condición reproductiva. La época de reproducción para la especie es de enero a septiembre (Chapman y Willer, 1978), así podemos inferir que en la subespecie, la actividad reproductiva se lleva a cabo entre marzo y septiembre.

***Artibeus hirsutus*.** La coloración, las medidas somáticas y las craneales fueron comparadas con una serie de La Salada, Michoacán, localidad típica de la especie; sin embargo, no se encontraron diferencias entre ambas series, ni respecto a las medidas registradas por Webster y Jones (1983). Los ejemplares de Malpaso se colectaron en las mismas condiciones descritas para *Artibeus jamaicensis*, y los de Calvillo, dentro de un huizachal, matorral bajo con *Yucca* y árboles



frutales, principalmente de guayaba. Las características de colecta concuerdan con las mencionadas por Webster y Jones (1983). De los colectados en mayo, el macho presentaba los testículos escrotados, y una hembra estaba preñada con un feto que midió 30 mm, las otras dos se encontraban lactando. No se consigna el peso de los ejemplares (Urbano-Vidales *et al.*, 1987). Para los de diciembre, los testículos del macho midieron 10 mm, y la hembra no presentó signos reproductivos. El peso fue de 35.7 y 32.8 g, respectivamente. Referente a la reproducción de la especie, se ha registrado actividad reproductiva de febrero a septiembre (Wilson, 1979), lo que coincide con lo observado en Aguascalientes. En Jalisco, se ha registrado actividad reproductiva para la especie en febrero, junio y agosto (Watkins *et al.*, 1972).

***Artibeus jamaicensis triomylus*.** Este es el primer registro de la especie para el estado, con lo cual se amplía la distribución 75 km E respecto a la localidad marginal más cercana a 8.8 km S Moyahua, Zacatecas (Hall, 1981). Asimismo, el límite altitudinal dado por Handley (1966) se modifica a 1780 m. El ejemplar se comparó con las características diagnósticas (Davis, 1970) y una serie de 10 topotipos provenientes de El Papayo, Guerrero, y con las medidas registradas por Handley (1966), de tal forma que quedó dentro de los promedios en ambos casos. El ejemplar examinado presenta una coloración atípica, debido a que parte del rostro y la mitad del ala son de color blanco. Para su captura se utilizaron dos redes de niebla unidas entre sí (15 y 6 m), colocadas dentro de un cañón sobre un río, cerca de la cortina de la presa de Malpaso. La vegetación circundante es de tipo riparia. En la misma red fueron capturados *Artibeus hirsutus* y *Desmodus rotundus*. El macho capturado en diciembre pesó 43 g, y sus testículos midieron 11 mm. En esta región de Calvillo se han estado incrementando los cultivos frutícolas, principalmente de guayaba, por lo que es muy probable que las especies frugívoras como *Sturnira*, *Carollia*, y *Artibeus* estén ingresando al sur del estado a través de Jalisco, siguiendo el establecimiento de estos cultivos en las cuencas altas de los ríos, ello explicaría por qué un estado de características desérticas registra especies tropicales.

***Sturnira lilium parvidens*.** El ejemplar fue colectado en un cañón donde la vegetación dominante era *Ficus petiolaris*, *Taxodium mucronatum* y *Agave* sp. (Urbano-Vidales *et al.*, 1987). *Sturnira lilium* es una especie de hábito frugívoro y de distribución principalmente neotropical (Gannon *et al.*, 1989). Estas dos condiciones solamente se restringen a la parte sureste del estado de Aguascalientes, donde se han incrementado los plantíos de frutales, por lo que *S. lilium* está restringida a las parte más tropical próxima a la región de Calvillo. El ejemplar no tiene datos de actividad reproductiva. En Jalisco, la especie tiene actividad reproductiva todo el año, a excepción de noviembre y diciembre (Watkins *et al.*, 1972).

***Desmodus rotundus murinus*.** Los ejemplares se compararon con especímenes de localidades cercanas y no se encontraron diferencias en cuanto a coloración, medidas somáticas y craneales (Villa, 1967; Hall, 1981). Las condiciones de captura en Calvillo fueron las mismas que *Artibeus jamaicensis triomylus* y *A. hirsutus*. El sitio de colecta está en la proximidad de la presa Malpaso y cercano a ella se encontró una grieta donde se pudo observar una colonia de vampiros a la entradas, el sitio estaba en penumbras y no en oscuridad total como es común para la especie. Fue ahí donde se colectaron las crías, además de que se observó la presencia de otros murciélagos que



fueron capturados con redes de niebla. La vegetación circundante es huizachal, matorral bajo con *Yucca*. La hembra referida a la localidad de Mal Paso fue capturada manualmente. La especie es considerada como abundante en los estados que rodean a Aguascalientes (Dalquest, 1953; Greenhall *et al.*, 1983, Matson y Baker, 1986; Watkins *et al.*, 1972). Tres ejemplares colectados en agosto tenían una medida testicular de 10 y 4 mm, y dos atrapados en diciembre, de 6 y 7 mm. Así mismo se obtuvo una hembra con un embrión de 44 mm para diciembre, así como dos crías para agosto; el resto no mostró actividad.

***Choeronycteris mexicana*.** El primer registro para el estado corresponde a hembras capturadas en febrero (Espinosa, 1982). Sin embargo, Urbano-Vidales *et al.* (1987) argumentan que este registro no fue sustentado con ejemplares de colección, por lo que consideran que el registro que ellos realizan es el primero para el estado (Urbano-Vidales *et al.*, 1987). En el estudio dentario de los ejemplares registrados por Urbano-Vidales *et al.* (1987) se encontraron incisivos inferiores en dos individuos, aunque los adultos normalmente no los presentan (Ramírez-Pulido y Müdespacher, 1987). La especie fue capturada con una red, dentro de una cañada cuya vegetación dominante era de *Ficus petiolaris*, *Taxodium mucronatum* y *Agave* sp. (Urbano-Vidales *et al.*, 1987). *Choeronycteris mexicana* se ha registrado para los diferentes tipos de vegetación presentes en Aguascalientes, por lo que debe de estar ampliamente distribuido en el estado, pero debido a sus hábitos migratorios (Arroyo-Cabral *et al.*, 1987) la colecta de ejemplares es más esporádica. En el análisis de cerebros de tres hembras, el examen resultó negativo para la presencia de cuerpos de Negri (Espinosa, 1982). De las seis hembras examinadas, no se obtuvieron datos de actividad reproductiva; mientras que se tienen registros de individuos de Jalisco con una hembra preñada en septiembre y un individuo juvenil en febrero (Watkins *et al.*, 1972).

***Leptonycteris yerbabuenae*.** Los ejemplares provenientes de las localidades mencionadas por Espinosa (1982) fueron registrados como *Leptonycteris nivalis*; posteriormente, fueron asignados a *Leptonycteris yerbabuenae* (Arita y Humphrey, 1988). Según Álvarez y Álvarez-Castañeda (1996), *L. yerbabuenae* y *L. curasaoe yerbabuenae* no son coespecíficos, ya que presentan diferencias morfológicas y cuantitativas. El examen de cuerpos de Negri realizado por Espinosa (1982) resultó positivo, de tal forma que se pudo confirmar la presencia del virus de la rabia.

***Leptonycteris nivalis*.** Las medidas somáticas y craneales corresponden a los promedios mencionados por Ramírez-Pulido y Álvarez (1972), así como a los caracteres somáticos consignados por Arita y Humphrey (1988). Los ejemplares son machos y fueron capturados en agosto con redes de niebla. Al de San José de Gracia se le asoció a matorral subinerme con pastizal bajo, donde predomina *Opuntia*, *Yucca* y *Bursera*. Los de Cosío se capturaron cerca de una presa, asociados a vegetación secundaria; la original era subinerme con nopalera. Estos ejemplares representan el primer registro para Aguascalientes, pero su distribución en el estado ya se encontraba inferida (Hensley y Wilkins, 1988). La longitud testicular de los tres ejemplares fue de 4 mm.

***Tadarida brasiliensis mexicana*.** Las medidas somáticas y craneales se compararon con las dadas por Shamel (1931) para ejemplares de Jalisco, Zacatecas, San Luis Potosí y Puebla, sin que



se hubiesen encontrado diferencias. Aunque las hembras son pocas (cuatro), es notable que promedien menos en medidas craneales que los machos, lo que corrobora lo mencionado por Willkins (1989) para la especie. La captura de los ejemplares de Aguascalientes se llevó a cabo con redes colocadas en la salida del casco de una ex hacienda ubicada dentro del pueblo; en el mes de agosto los ejemplares se encontraron asociados con *Myotis velifera*, lo cual coincide con lo mencionado por Watkins *et al.* (1972) para ejemplares capturados en Morelos y Jalisco. Existe la posibilidad de la presencia de colonias de maternidad en la región, así como de que durante la migración también los sexos formen colonias separadas (Watkins *et al.*, 1972). Las numerosas poblaciones de las cuales se colectaron los ejemplares estudiados, pueden ser parte de una colonia de machos que migraron desde el norte para establecerse en Aguascalientes de finales del verano a principios del invierno, lo que corrobora lo sugerido por Watkins *et al.* (1972). La media testicular de 68 ejemplares capturados en agosto es de 4.1 mm (3-7) y el peso promedio de 12.1g (7.5-11.8); en los ejemplares de finales de noviembre, la media testicular es de 3.4 mm (2-5) y el peso promedio de 10.2 g (8.5-12.5). Ninguna de las hembras presentaba signos de actividad reproductiva; las dos capturadas en agosto tenían un peso de 10.9 y 10.3 g, y las dos de noviembre de 13.5 y 9 g. Otros tres ejemplares han sido capturados, dos en marzo y uno en mayo (Espinosa, 1982).

***Lasiurus blossevillii teliotis*.** El ejemplar fue comparado en medidas con una serie de Jalisco; resultó ser ligeramente menor en las medidas somáticas, pero similar en las craneales. En comparación con las de ejemplares de Michoacán, Jalisco, Querétaro, Morelos y Chiapas (Villa, 1967) es del mismo tamaño. La colecta se realizó con una red de niebla colocada cerca de una pequeña presa, con vegetación dominante de nopalera, matorral subinermes con mezquites, *Yucca* y vegetación riparia, con un pobre estrato herbáceo. Se ha registrado la presencia de filarias en estudios hematológicos para la especie (Espinosa, 1982). El ejemplar es un macho que se colectó en agosto, con medida testicular de 4 mm, y con 9.9 g de peso. Otro macho ha sido registrado en junio, pero sin datos reproductivos (Espinosa, 1982).

***Lasiurus cinereus cinereus*.** El ejemplar es un macho capturado en octubre en una huerta de guayaba; no se mencionan medidas ni condición reproductiva (Espinosa, 1982). Se ha registrado la presencia de filarias en estudios hematológicos para la especie (Espinosa, 1982). Tiende a distribuirse en zonas boscosas y templadas (Shump y Shump, 1982), por lo que la mayor densidad se encontrará asociada a la Sierra Fría.

***Lasiurus xanthinus*.** Se cuenta con el registro de un macho colectado en el mes de febrero sobre una palma datilera, en la ciudad de Aguascalientes (Espinosa, 1982). La especie se puede encontrar en gran variedad de hábitats (Kurta y Lehr, 1995).

***Parastrellus hesperus hesperus*.** Existe el registro de una hembra capturada en mayo, pero no se cuenta con ningún otro dato (Espinosa, 1982).

***Corynorhinus townsendii australis*.** Para diferenciarlo de *C. mexicanus*, se tomaron en cuenta los caracteres críticos dados por Handley (1959); posteriormente se compararon con ejemplares de la localidad tipo y no se encontraron diferencias en cuanto a coloración, medidas somáticas y craneales. A su vez, las medidas se compararon con las referidas por Handley (1959) y Villa (1967), las que se ubicaron dentro de los promedios. La hembra de Soledad de Arriba se capturó con una

red colocada a lo largo de un río. La vegetación circundante era de pastizal inducido con huizache, nopalera, pirul y *Yucca*. Los machos de San José de Gracia se capturaron dentro de los túneles de desfogue de la presa, junto con *Myotis velifer*. Otros ejemplares corresponden a dos machos y una hembra, colectados en febrero, mayo y enero, respectivamente (Espinosa, 1982); un macho dentro de una cueva cuyas condiciones eran frescas, pero no húmedas, en mayo (De la Riva, 1989); y dentro de una mina ubicada en una ladera, con bosque de roble perturbado (Urbano-Vidales *et al.*, 1987). Los tres ejemplares fueron colectados en agosto, los dos machos con peso de 7.8 y 7.3g, pero sólo se registró la medida testicular (7.0 mm) para uno de ellos.

***Corynorhinus mexicanus*.** Individuos han sido capturados en marzo, dentro de la cueva El Murciélago, tres hembras y un macho; al igual que un macho en febrero dentro de los túneles de la presa el Jocoquí; sin embargo, no existe algún dato adicional (Espinosa, 1982).

***Idionycteris phyllotis phyllotis*.** La especie fue descrita como *Corynorhinus phyllotis* (Allen, 1916); posteriormente, fue incluida dentro del subgénero *Idionycteris* (Anthony, 1923). Genoways y Jones (1967) lo sitúan dentro del género *Corynorhinus*. El ejemplar de Aguascalientes fue comparado con una serie de ocho individuos (una hembra y siete machos) de Durango; se encontró que el de Aguascalientes es ligeramente mayor en medidas tanto somáticas como craneales. Los individuos que se distribuyen al sur son comparativamente de mayor tamaño que los norteños, además de que tienen una bula auditiva de mayor tamaño (Tumilson, 1993). La colecta se hizo con una red colocada atravesando uno de los arroyos que vierten a la presa; en la misma red se colectó un *Leptonycteris*. La vegetación predominante es matorral subinerme con huizache, nopalera y vegetación riparia, similar a la que mencionan Bonilla *et al.* (1992). La colecta se realizó en un área tropical, a pesar de que la especie se distribuye generalmente asociada a zonas templadas y ocasionalmente áridas (Czaplewski, 1983). Por este motivo, es de esperarse que la especie sea más frecuente en la zona oeste del estado, asociada a la Sierra Fría. La hembra adulta fue capturada en agosto y pesó 8.9 g, no presentaba signos reproductivos.

***Myotis thysanodes thysanodes*.** Existe el reporte de dos hembras y dos machos capturados en marzo, pero no se cuenta con algún dato adicional (Espinosa, 1982). *Myotis thysanodes* se distribuye desde el bosque de pino hasta el matorral desértico, y el estado de Aguascalientes cumple con estas características y se encuentra dentro de su posible distribución (O'farrell y Studier, 1980), por lo que la especie se considera que puede ser más común de lo que se está reportando.

***Myotis yumanensis lutosus*.** Las medidas y la coloración del ejemplar son semejantes a las de dos topotipos de Tzurumútar, Michoacán, con las que se compararon; además, las medidas son similares a las dadas por Jones *et al.* (1970) para ejemplares de Sinaloa. El de Palo Alto fue colectado con una red de 6 m que tapaba la salida del casco de la ex hacienda; la vegetación circundante era de nopalera con abundante mezquite. El macho tuvo una longitud testicular de 4 mm. Una hembra lactante fue reportada en mayo (Urbano-Vidales *et al.*, 1987).

***Myotis velifer velifer*.** Los ejemplares revisados fueron comparados en sus medidas y coloración con ejemplares procedentes de Jalisco, de localidades cercanas al sitio de colecta, y no se encontró diferencia con ellos. Por otro lado, ambos caracteres se encuentran dentro de los promedios dados por Villa (1967), pero con ligeras diferencias respecto a las reportadas por Jones *et al.* (1970). La



colecta se hizo con redes de niebla; la que se utilizó en Palo Alto se colocó tapando la salida del casco de una ex hacienda ubicada dentro del pueblo. Cuando se revisó la red, aproximadamente a las 20:00 h, se pudo observar al ejemplar en el lado externo de la misma, lo que hace suponer que iba entrando en el refugio. *Myotis velifer* es una especie migratoria y forma grandes congregaciones de ejemplares (Fitch *et al.*, 1981). En el caso de la ex hacienda de Palo Alto, el número de ejemplares no pudo ser evaluado debido a que se encontraban entre las vigas de madera y el techo de ladilleta. Los de la presa Plutarco Elías Calles se capturaron dentro de los túneles de desfogue, junto con *Corynorhinus townsendii*. Tres ejemplares fueron capturados en agosto, dos machos con medida testicular de 7 y 6 mm y con peso de 9.2 y 8.4 g, y una hembra de la que no se registran signos de actividad reproductiva, con un peso de 9.4 g. En mayo se colectó un macho con una medida testicular de 3 mm y una hembra sin actividad reproductiva (Urbano-Vidales *et al.*, 1987).

***Myotis californicus mexicanus*.** En la revisión de la especie (Bogan, 1975), se menciona un ejemplar de Aguascalientes; sin embargo, éste no fue incluido en los grupos de estudio considerados para explicar la variación geográfica de *Myotis californicus*. El estado de Aguascalientes se encuentra dentro del área de distribución teórica de la especie (Simpson, 1993).

***Mormoops megalophylla megalophylla*.** Once ejemplares fueron capturados en una cueva y en los túneles de las localidades referidas; sin embargo, no se cuenta con mayores datos (Espinosa, 1982). Obtener información sobre los meses de colecta es importante, ya que se han registrado movimientos temporales (Bateman y Vaughan, 1974). En Jalisco los ejemplares se colectaron en cuevas y minas (Watkins *et al.*, 1972). Esta especie se asocia a cuevas y minas con alta humedad relativa, los cuales concuerdan con los túneles de la Presa El Jocoqui. *M. megalophylla* tiende a formar colonias con gran cantidad de ejemplares (Rezsutek y Cameron, 1993).

***Lynx rufus escuinapae*.** Se cuenta con información de que campesinos de San Vicente cazaron un ejemplar en marzo, pero no existen mayores datos (De la Riva, 1989). Esta especie es común en el estado de Zacatecas, lo que implica que puede serlo también para Aguascalientes (Matson y Baker, 1986). Esta subespecie está incluida dentro de la lista del apéndice I de CITES (Larivière y Walton, 1997).

***Puma concolor azteca*.** Se conoce de una investigación realizada sobre la determinación de la dieta del puma en la Sierra Fría, pero no se cuenta con más información (De la Riva, 2006).

***Canis latrans impavidus*.** La subespecie se asigna en función de la distribución propuesta por Jackson (1951). Durante las salidas de colecta realizadas a Aguascalientes, se observaron tres ejemplares en el mes de agosto, dos en Ojo Caliente, donde el tipo de vegetación es de bosque de encino modificado a pastizal inducido, y uno más en Tepezalá, cerca de un camino donde el tipo de vegetación es de matorral con magueyes; en ambos casos no se pudieron tomar mayores datos. Originalmente, el coyote no era abundante en este tipo de hábitat, pero debido a la actividad humana se han incrementado sus poblaciones (Leopold, 1980). Con base en información obtenida por parte de campesinos, se establece que en las tres localidades referidas hay coyote; además de la observación de un ejemplar en marzo dentro de una zona de nopalera y pastizal, el cual fue asignado a *C. l. impavidus* (De la Riva, 1989). A pesar de las localidades De la Riva (1989), a la fecha

no se tienen ejemplares de museo para Aguascalientes.

***Urocyon cinereoargenteus zinseri*.** Se tiene el conocimiento sobre un trabajo referente a los cambios estacionales en la densidad de la zorra gris en la Sierra El Pinal, Calvillo, pero no se cuenta con más información (De la Riva, 2006).

***Taxidea taxus berlandieri*.** El ejemplar es un macho que fue encontrado atropellado sobre la carretera Loreto-Aguascalientes, en septiembre, por lo que no fue posible tomar signos reproductivos. Las medidas son: longitud total, 680; longitud de la cola, 120; longitud de la pata, 100; longitud de la oreja, 46. Debido a lo fraccionado que se encontraba el cráneo, sólo fue posible tomar la longitud de la hilera de dientes maxilares 32.7 y la longitud de hilera de dientes mandibulares 39.6. La vegetación circundante de donde se encontró el ejemplar era huizachal con nopalera y campos de cultivo sobre las zonas planas. La información sobre la especie para México es muy reducida (Long, 1973). Este es el primer registro para el estado de Aguascalientes, pero no incrementa su área de distribución, debido a que su presencia en la zona ya estaba inferida (Long, 1973; Hall, 1981).

***Conepatus leuconotus leuconotus*.** Hay un reporte sobre un cráneo de *Conepatus mesoleucus* encontrado junto a un ejemplar de *Mephitis macroura* en una zona de cultivo (De la Riva, 1989). Se utiliza la nomenclatura propuesta por Dragoo *et al.* (2003).

***Mephitis macroura macroura*.** La edad de los ejemplares se asignó siguiendo el criterio de Kirkland y Maldonado (1988), considerando el grado de fusión de las suturas craneales y el desgaste de los dientes. Así, se observó un macho adulto y un juvenil de sexo desconocido del que se cuenta sólo con el cráneo, encontrado en el interior de un silo vacío en Los Conos. Adicionalmente, se revisó la piel de una hembra de la cual no se tiene el cráneo. Los tres ejemplares fueron encontrados cerca de campos de cultivo; atropellados, por lo que los cráneos estaban fragmentados. El macho se colectó en diciembre y pesó 1392 g, y la hembra se encontró en agosto y pesó 330 g.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a F. Cervantes por permitirnos consultar la CNMA y por sus comentarios al manuscrito; a dos revisores anónimos. A los compañeros del Laboratorio de Cordados Terrestres de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, que nos apoyaron en las salidas de campo. El apoyo financiero para realizar este trabajo se obtuvo de la Dirección de Postgrado e Investigación del Instituto Politécnico Nacional (DEPI) y del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (J28319N, SEMARNAT-2006-COI-23423). Permiso de colecta 414-3797 (SEDUE).

LITERATURA CITADA

- Allen, J. A. 1889. Notes on a collection of mammals from southern Mexico, with descriptions of new species of the genera *Sciurus*, *Tamia* and *Sigmodon*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2:165-181.
- Allen, G. M. 1916. Bats of the genus *Corynorhinus*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 60:331-356.
- Álvarez, T. y S. T. Álvarez-Castañeda. 1996. Aspectos Biológicos y ecológicos de los murciélagos de Ixtapan del Oro, México. Pp. 169-182, in *Contribution in Mammalogy: A Memorial volume Honoring Dr. J. Knox Jones, Jr.* (Genoways, H. H. y R. Baker eds.). Museum Texas Tech University.
- Álvarez, T., S. T. Álvarez-Castañeda y J. C. López-Vidal. 1994. *Claves para Murciélagos Mexicanos*. Centro de Investigaciones Biológicas-Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. México.
- Anderson, S. 1972. Mammals of Chihuahua: taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 148:149-410.
- Anthony, H. E. 1923. Mammals from Mexico and South America. *American Museum Novitates*, 54:277-320.
- Arita, H. T. y S. R. Humphrey. 1988. Revisión taxonómica de los murciélagos magueyeros del género *Leptonycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Zoológica Mexicana*, (n.s.), 29:1-60.
- Arroyo-Cabral, J., R. R. Hollander y J. K. Jones, Jr. 1987. *Choeronycteris mexicana*. *Mammalian Species*, 291:1-5.
- Bailey, V. 1902. Synopsis of the North American species of *Sigmodon*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 15:101-116.
- Baker, R. H. 1954. The silky pocket mouse (*Perognathus flavus*) of Mexico. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 7:339-347.
- Baker, R. H. 1956. Mammals of Coahuila, México. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 9:125-335.
- Baker, R. H. 1969. Cotton rats of the *Sigmodon fulviventer* group (Rodentia: Muridae). Pp. 177-232, in *Contributions in Mammalogy* (Jones, Jr. J. K., ed.). *Miscellaneous Publications, Museum of Natural History, University of Kansas*, 51:428 pp.
- Baker, R. H. y K. A. Shump, Jr. 1978. *Sigmodon fulviventer*. *Mammalian Species*, 94:1-4.
- Bateman, G. C. y T. A. Vaughan. 1974. Nightly activities of moormopid bats. *Journal of Mammalogy*, 30:1-77.
- Baumgardner, G. D. y D. J. Schmidly. 1981. Systematics of the southern races of two species of kangaroo rats (*Dipodomys compactus* and *D. ordii*). *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*, 73:1-27.
- Best, T. L. 1988. *Dipodomys spectabilis*. *Mammalian Species*, 311:1-10.
- Best, T. L. 1995. *Sciurus nayaritensis*. *Mammalian Species*, 492:1-5.

- Best, T. L. 1996. *Lepus californicus*. *Mammalian Species*, 530:1-10.
- Best, T. L., y M. P. Skupski. 1994. *Perognathus flavus*. *Mammalian Species*, 471:1-10.
- Blossom, P. M. y W. H. Burt. 1942. A new race of pygmy mouse (*Baiomys*) from Arizona. *Occasional Papers of the Museum of Zoology University of Michigan*, 465:1 4.
- Bogan, M. A. 1975. Geographic variation in *Myotis californicus* in the Southwestern United States and Mexico. *United States Fish and Wildlife Service, Research Report*, 3:1-31.
- Bonilla, C., E. Cisneros y V. Sánchez-Cordero. 1992. First record of the Mexican big-eared bat *Idionycteris phyllotis* (Vespertilionidae) in the state of Oaxaca, México. *The Southwestern Naturalist*, 37:429-430.
- Bradley, R. D. y D. J. Schmidly. 1987. The glands penes and bacula in Latin American taxa of the *Peromyscus boylii* group. *Journal of Mammalogy*, 68:595-616.
- Cameron, G. N. y S. R. Spencer. 1981. *Sigmodon hispidus*. *Mammalian Species*, 158:1-9.
- Carleton, M. D. 1980. Phylogenetic relationships in neotomine-peromyscine rodents (Muroidea) and a reappraisal of the dichotomy within New World Cricetinae. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, 157:1-146.
- Chapman, J. A. y G. R. Willer. 1978. *Sylvilagus audubonii*. *Mammalian Species*, 106:1-6.
- Chapman, J. A., J. G. Hockman y M. M. Ojeda. 1980. *Sylvilagus floridanus*. *Mammalian Species*, 136:1-8.
- Cornely, J. E. y R. J. Baker. 1986. *Neotoma mexicana*. *Mammalian Species*, 262:1-7.
- Czaplewski, N. J. 1983. *Idionycteris phyllostis*. *Mammalian Species*, 208:1-4.
- Dalquest, W. W. 1953. Mammals of the Mexican state of San Luis Potosi. *Louisiana State University Studies, Biological Sciences Series*, 1:11-229.
- Davis, W. B. 1970. The large fruit bats (Genus *Artibeus*) of Middle America, with a review of *Artibeus jamaicensis* complex. *Journal of Mammalogy*, 51:105-122.
- De la Riva, H. G. 1989. *La mastofauna en Aguascalientes (zona semiárida)*. Universidad Autónoma de Aguascalientes. México.
- De la Riva, H. G. 2006. Colección Mastozoológica de la Universidad Autónoma de Aguascalientes. Pp 217-226, in *Colecciones mastozoológicas de México* (Lorenzo, C., E. Espinoza, M. Briones y F. Cervantes, eds.). Instituto de Biología, UNAM-Asociación Mexicana de Mastozología, A. C. México.
- Diersing, V. E. y D. E. Wilson. 1980. Distribution and Systematics of the rabbits (*Sylvilagus*) of West-central Mexico. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 297:1-34.
- Dowler, R. C. y H. H. Genoways. 1978. *Liomys irroratus*. *Mammalian Species*, 82:1-6.
- Dragoo, J. W., R. L. Honeycutt y D. J. Schmidly. 2003. Taxonomic status of white-backed hognosed skunks, genus *Conepatus* (Carnivora: Mephitidae). *Journal of Mammalogy*, 84:159-179.
- Engstrom, M. D., R. C. Dowler, D. S. Rogers, D. J. Schmidly y J. W. Bickham. 1981. Chromosomal variation within four species of harvest mice (*Reithrodontomys*). *Journal of Mammalogy*, 62:159-164.
- Eshelman, B. D. y G. N. Cameron. 1987. *Baiomys taylori*. *Mammalian Species*, 285:1-7.
- Espinosa, T. J. 1982. Los quirópteros del Estado de Aguascalientes. Pp. 74-97, in *Estudio Taxonómico*

- y Ecológico de la flora y fauna del Estado de Aguascalientes. Universidad Autónoma de Aguascalientes. México.
- Fa, J. y L. M. Morales. 1993. Patterns of mammalian diversity in Mexico. Pp. 319-364, in *Biological diversity of Mexico origins and distribution* (Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot, y J. Fa, eds.). Oxford University Press.
- Fitch, J. H., K.A. Shump, Jr. y A. U. Shump. 1981. *Myotis velifer*. *Mammalian Species*, 149:1-5.
- Gannon, M. R., M. R. Willig y J. K. Jones, Jr. 1989. *Sturnira lilium*. *Mammalian Species*, 333:1-5.
- Gardner, A. L. 1973. The Systematics of the genus *Didelphis* (Marsupialia: Didelphidae) in North and Middle America. *Texas Tech University Museum, Special Publications*, 4:1-81.
- García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen*. 2a. Ed. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Garrison, T. E. y T. L. Best. 1990. *Dipodomys ordii*. *Mammalian Species*, 353:1-10.
- Genoways, H. H. 1973. Systematics and evolutionary relationships of spiny pocket mice, genus *Liomys*. *Texas Tech University Museum, Special Publications*, 5:1-368.
- Genoways, H. H. y J. K. Jones, Jr. 1967. Notes on distribution and variation in the Mexican Big-eared bat, *Plecotus phyllotis*. *The Southwestern Naturalist*, 12:477-480.
- Genoways, H. H. y J. K. Jones, Jr. 1971. Systematics of southern banner tailed kangaroo rats of the *Dipodomys phillipsii* group. *Journal of Mammalogy*, 52:265-287.
- Goldman, E. A. 1910. Revision of the wood rats of the genus *Neotoma*. *North American Fauna*, 31:1-124.
- Greenhall, A. M., G. Joermann, U. Schmidt y M. R. Seidel. 1983. *Desmodus rotundus*. *Mammalian Species*, 202:1-6.
- Hall, E. R. 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley and Sons, vol. 2:VI+601 1181 +90.
- Hall, E. R. y H. H. Genoways, 1970. Taxonomy of the *Neotoma albigula* group of woodrats in central Mexico. *Journal of Mammalogy*, 51:504-516.
- Handley, C. O. Jr. 1959. A revision of American bats of genera *Euderma* and *Plecotus*. *Proceedings U. S. National Museum*, 110:95-246.
- Handley, C. O. Jr. 1966. Descriptions of new bats (*Chiroderma* and *Artibeus*) from Mexico. *Anales del Instituto de Biología, UNAM*, 36:297-301.
- Hibbard, C. W. y O. Mooser. 1963. A porcupine from the Pleistocene of Aguascalientes, Mexico. *Contributions of the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 18:245-252.
- Hensley, A. P. y K. T. Wilkins. 1988. *Leptonycteris nivalis*. *Mammalian Species*, 307:1-4.
- Hoffmeister, D. F. 1951. A taxonomic and evolutionary study of the piñon mouse, *Peromyscus truei*. *Illinois Biological Monographs*, 21:1-104.
- Hoffmeister, D. F. 1981. *Peromyscus truei*. *Mammalian Species*, 161:1-5.
- Hoffmeister, D. F. y M. R. Lee. 1967. Revision of the pocket mice *Perognathus penicillatus*. *Journal of Mammalogy*, 48:361-380.
- Hoffmeister, D. F. y L. de la Torre. 1961. Geographic variation in the mouse *Peromyscus difficilis*. *Journal of Mammalogy*, 42:1-13.

- Hollister, N. 1914. A systematic account of the grass hopper mice. *Proceedings U. S. National Museum*, 47:427-489.
- Hooper, E. T. 1952. A systematic review of the harvest mice (genus *Reithrodontomys*) of Latin America. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 77:1-255.
- Hooper, E. T. 1955. Notes on mammals of western Mexico. *Occasional Papers of the Museum of Zoology University of Michigan*, 565:1-26.
- Hooper, E. T. y C. O. Handley, Jr. 1948. Character gradients in the spiny pocket mouse, *Liomys irroratus*. *Occasional Papers of the Museum of Zoology University of Michigan*, 514:1-34.
- Howell, A. H. 1914. Revision of the American harvest mice (Genus *Reithrodontomys*) of Latin American. *North American Fauna*, 36:1-97.
- Howell, A. H. 1938. Revision of the North American ground squirrels, with a classification of the North American Sciuridae. *North American Fauna*, 56:1-256.
- Ingles, L. G. 1958. Notas acerca de los mamíferos mexicanos. *Anales del Instituto de Biología, UNAM*, 29:379-408.
- INEGI. 1981. *Atlas Nacional Geográfico. Estado de Aguascalientes*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México.
- Jackson, H. H. T. 1951. Part II. Classification of the races of Coyotes. Pp. 227-341, in *The clever coyote* (Young, S. P. y H. H. T. Jackson, eds.). The Stackpole Co., Harrisburg Pennsylvania and Wildlife Institution, Washington.
- Janeck, L. L. 1990. Genetic variation on the *Peromyscus truei* group (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalogy*, 71:301-308.
- Jiménez, J. J. 1970. Comparative post-natal growth in five species of genus *Sigmodon*. *Revista de Biología Tropical*, 20:5-27.
- Jones, G. S. y J. D. Webster. 1977. Notes on distribution, habitat and abundance of some mammals of Zacatecas, México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM*, 47:75-83.
- Jones, J. K. Jr., H. H. Genoways y L. C. Watkins. 1970. Bats of the genus *Myotis* from Western Mexico, with a key to species. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 73:409-418.
- Kirkland, G. L., Jr. y J. E. Maldonado. 1988. Patterns of variation in cranial damage attributable to *Skrjabinigylus* sp. (Nematoda, Metastrongyloidea) in skunks (Mammalia, Mustelidae) from Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 33:15-20.
- Kurta, A. y G. C. Lehr. 1995. *Lasiurus ega*. *Mammalian Species*, 515:1-7.
- Larivière, S. y L. R. Walton. 1997. *Lynx rufus*. *Mammalian Species*, 563:1-8.
- Lee, M. R. y D. F. Hoffmeister. 1963. Status of certain fox squirrels in Mexico and Arizona. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 76:181-190.
- Leopold, A. S. 1980. *Fauna silvestre de México*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México.
- Lidicker, W. Z. Jr. 1960a. The baculum of *Dipodomys ornatus* and its implication for superspecific groupings of kangaroo rats. *Journal of Mammalogy*, 41:495-499.
- Lidicker, W. Z. Jr. 1960b. An analysis of intraspecific variation in the kangaroo rat *Dipodomys merriami*. *University of California Publications in Zoology*, 67:125-218.

- Long, C. A. 1973. *Taxidea taxus*. *Mammalian Species*, 26:1-4.
- Macedo, R. H. y M. A. Mares. 1988. *Neotoma albigula*. *Mammalian Species*, 310:1-7.
- Mantooth, S. J. y T. L. Best. 2005. *Chaetodipus penicillatus*. *Mammalian Species*, 767:1-7.
- Matson, J. O. 1980. The status of banner-tailed kangaroo rats genus *Dipodomys*, from central Mexico. *Journal of Mammalogy*, 61:563-566.
- Matson, J. O. y R. H. Baker. 1986. Mammals of Zacatecas. *Texas Tech University Museum, Special Publications*, 24:1-44.
- McCarty, R. 1975. *Onychomys torridus*. *Mammalian Species*, 59:1-5.
- McManus, J. J. 1974. *Didelphis virginiana*. *Mammalian Species*, 40:1-6.
- Merriam, C. H. 1907. Description of ten new kangaroo rats. *Proceedings of Biological Society of Washington*, 20:75-80.
- Nader, I. A. 1978. Kangaroo rats: Intraspecific variation in *Dipodomys spectabilis* Merriam and *Dipodomys deserti* Stephens. *Illinois Biological Monographs*, 49:1-113.
- Nelson, E. W. 1909. The rabbits of North America. *North American Fauna*, 29:1-314.
- Nelson, E. y E. A. Goldman. 1934. Pocket gophers of the genus *Thomomys* of Mexican mainland and bordering territory. *Journal of Mammalogy*, 15:105-124.
- Oaks, E. C., P. J. Young, G. L. Kirkland, Jr. y D. F. Schmidt. 1987. *Spermophilus variegatus*. *Mammalian Species*, 272:1-8.
- O'farrell, M. J. y E. H. Studier. 1980. *Myotis thysanodes*. *Mammalian Species*, 137:1-5.
- Osgood, W. H. 1900. Revision of the pocket mice of genus *Perognathus*. *North American Fauna*, 18:1-72.
- Osgood, W. H. 1909. Revision of the mice of the American genus *Peromyscus*. *North American Fauna*, 23:1-285.
- Packard, R. L. 1960. Speciation and evolution of the pygmy mice, genus *Baiomys*. *University of Kansas, Publications of the Museum of Natural History*, 9:579-670.
- Paulson, D. D. 1988. *Chaetodipus hispidus*. *Mammalian Species*, 320:1-4.
- Pinter, A. J. 1970. Reproduction and growth for two species of grasshopper mice (*Onychomys*) in the laboratory. *Journal of Mammalogy*, 51:236-243.
- Ramírez-Pulido, J. y T. Álvarez. 1972. Notas sobre los murciélagos del género *Leptonycteris* en México, con la designación del lectotipo de *L. yerbabuenae* Martínez y Villa, 1940. *The South-western Naturalist*, 16:249-259.
- Ramírez-Pulido, J. y C. Müdespacher. 1987. *Fórmulas dentarias anormales en algunos murciélagos de México. Referencias hasta 1983*. Universidad Autónoma Metropolitana. México.
- Ramírez-Pulido, J., M. C. Britto, A. Perdomo y A. Castro. 1986. *Guía de los mamíferos de México, referencias hasta 1983*. Universidad Autónoma Metropolitana. México.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatorial de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 21:21-82.
- Rennert, P. D. y C. W. Wilpatrick. 1986. Biochemical systematics of *Peromyscus boylii*, II. Chromosomally variable populations from eastern and southern Mexico. *Journal of Mammalogy*,

- 68:799-811.
- Rezsutek, M. y G. N. Cameron. 1993. *Mormoops megalophylla*. *Mammalian Species*, 448:1-5.
- Schmidly, D. J. 1972. Geographic variation in the white ankled mouse, *Peromyscus pectoralis*. *The Southwestern Naturalist*, 17:113-138.
- Schmidly, D. J. 1973. Geographic variation and Taxonomy of *Peromyscus boylii* from Mexico and the southern United States. *Journal of Mammalogy*, 54:111-130.
- Schmidly, D. J. 1974. *Peromyscus pectoralis*. *Mammalian Species*, 49:1-3.
- Schmidly, D. J. 1977. Mammals of Trans-Pecos Texas. Texas A&M University Press, Collage Station.
- Schmidly, D. J., R. D. Bradley y P. S. Cato. 1988. Morphometric differentiation and taxonomy of the three chromosomally characterized groups of *Peromyscus boylii* from East-central Mexico. *Journal of Mammalogy*, 69:462-480.
- SEMARNAT. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, Segunda Sección, Mamíferos, págs. 136-147, Miércoles 6 de Marzo. México.
- Setzer, H. W. 1949. Subspeciation in the kangaroo rat *Dipodomys ordii*. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 1:47-573.
- Shamel, H. H. 1931. Notes on the American Bats of genus *Tadarida*. *Proceedings U. S. National Museum*, 78:1-27.
- Shump, K. A., Jr. y R. H. Baker. 1978. *Sigmodon leucotis*. *Mammalian Species*, 96:1-2.
- Shump, K. A., Jr. y A. U. Shump. 1982. *Lasiurus cinereus*. *Mammalian Species*, 185:1-5.
- Simpson, M. R. 1993. *Myotis californicus*. *Mammalian Species*, 428:1-4.
- Spencer, S. R. y G. N. Cameron. 1982. *Reithrodontomys fulvescens*. *Mammalian Species*, 174:1-7.
- Tumilson, R. 1991. Bats of genus *Plecotus* in Mexico: Discrimination and distribution. *Occasional Papers, Museum Texas Tech University*, 140:1-19.
- Tumilson, R. 1993. Geographic variation in the lappete-eared bat, *Idionycteris phyllotis*, with descriptions of subspecies. *Journal of Mammalogy*, 74:412-421.
- Urbano-Vidales, G., O. Sánchez-Herrera, G. Téllez-Girón y R. A. Medellín. 1987. Additional records of Mexican mammals. *The Southwestern Naturalist*, 32:134-137.
- Villa-R. B. 1967. *Los murciélagos de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Watkins, L. C., J. K. Jones, Jr. y H. H. Genoways. 1972. Bats of Jalisco, Mexico. *Texas Tech University Museum. Special Publications*, 1:1-44.
- Webster, D. y J. K. Jones Jr. 1982. *Reithrodontomys megalotis*. *Mammalian Species*, 167:1-5.
- Webster, D. y J. K. Jones Jr. 1983. *Artibeus hirsutus* y *Artibeus inopinatus*. *Mammalian Species*, 199:1-3.
- Wilkins, K. T. 1989. *Tadarida brasiliensis*. *Mammalian Species*, 331:1-10.
- Williams, D. F., H. H. Genoways y J. K. Braun. 1993. Taxonomy. Pp. 38-196, in *Biology of Heteromyidae*. (Genoways, H. H., y J. H. Brown, eds.). Special Publication, 10, American Society of Mammalogists.



- Wilson, D. E. 1979. Reproductive patterns. Pp. 317-378, in *Biology of the bats of the new world family Phyllostomidae. Part III* (Baker, R. J., J. K. Jones, Jr. y D. C. Carter, eds.). Special Publications of the Museum, Texas Tech University, 16:1-441.
- Wilson, D. E., y D. M. Reeder (eds.). 2005. *Mammal Species of the World*. 3a. edición. Johns Hopkins University Press.
- Young, C. J. y J. K. Jones, Jr. 1982. *Spermophilus mexicanus*. *Mammalian Species*, 164:1-4.
- Zimmerman, E. G. 1970. Karyology, systematics and chromosomal evolution in the Rodent genus *Sigmodon*. *Publications of the Museum, University of Michigan*, 4:389-454.



APÉNDICE

Localidades referidas por especie

Sciurus nayaritensis nayaritensis. Sierra Fría, 2,300-2,560 m (Lee y Hoffmeister, 1963). *Spermophilus mexicanus mexicanus*. 4.5 km S Aguascalientes; 16 km S Aguascalientes (Ingles, 1958). *S. variegatus variegatus*. 1/2 mi W Rincón de Romos (Hooper, 1955); Carretera Luis Moya, Zacatecas, Pabellón de Arteaga, límites de Aguascalientes con Zacatecas; 2 km SW San Vicente, Asientos (De la Riva, 1989). *S. pilosoma pilosoma*. Chicalote (Howell, 1938). *Thomomys umbrinus enixus*. 12 mi N Rincón de Romos, 6,500 ft. (Hall, 1981, aunque se considera que debe de ser asignable a *T. u. zacatecae*, por distribución); Sierra Fría, al W Rincón de Romos (Hooper, 1955, referido como *T. umbrinus*). *T. u. zacatecae*. 12 mi N Rincón de Romos, 6,500 ft. (Hall, 1981). *Dipodomys ordii palmeri*. 1 km N, Chicalote, 1900 m (Setzer, 1949). 1 mi N Chicalote (Baumgardner y Schmidly, 1981). *Dipodomys phillipsii ornatus*. Aguascalientes (Lidicker, 1960a). 7 mi N Rincón de Romos; 5 mi NNE Rincón de Romos; 3 mi SW Aguascalientes, 1875 ft (Genoways y Jones, 1971). *D. spectabilis cratodon*. Chicalote (Merriam, 1907). Km 4 El Tule, Asientos (De la Riva, 1989). 7 mi Rincón de Romos; 4.5 mi N Rincón de Romos; 1 mi S, 6 mi E Rincón de Romos, 6,500 ft; 1 mi N Chicalote, 1900 m (Nader, 1978). *D. merriami atronasus*. 2 km N El Polvo (Bordo Coyotes), Asientos, 1940 m; 2 km S Ojo de Agua de los Montes, Tepezalá, 1920 m; 2 km SE López Mateos, Asientos, 1980 m; 3 km W San Juan de la Natura, Rincón de Romos, 1900 m; 4 km N El Tule, Asientos, 1950 m; 3 km NW Fábrica de Cal San Rafael, Tepezalá, 2100 m; 7 km SE Villa Juárez, (carretera El Novillo) Asientos, 1950 m (De la Riva, 1989). 5 mi E Aguascalientes; 8 mi E Aguascalientes; 0.5 mi W Rincón de Romos (Hall, 1981). 1/2 mi W Rincón de Romos, 6550 ft; 2 mi E Tepezalá; 2/10 mi S, 11 3/4 mi E Rincón de Romos; 1 mi NE Viudas de Oriente; 11 mi SE Rincón de Romos; 1 mi N Chicalote, 1900 m; 8 mi NE Aguascalientes; 5 mi E Aguascalientes; 8 mi E Aguascalientes (Lidicker, 1960b). *Perognathus flavus medius*. OTRAS REFERENCIAS: 2.5 km Estación Adames, Cosío, 2000 m; El Salero, Cosío, 2000 m; 2 km NW Las Negritas, Asientos, 2020 m; 1 km W Pilotos, Asientos, 1980 m. (De la Riva, 1989). 5 mi NNE Rincón de Romos, 6400 ft; 1 km S, 6 km E Rincón de Romos, 6550 ft; 3 mi SW Aguascalientes, 6100 ft (Baker, 1954). *Chaetodipus penicillatus atrodorsalis*. 5 km W Asientos (Urbano *et al*, 1987). *C. penicillatus eremicus*. 2 km S Ojo de Agua de los Montes, Tepezalá; El Chorrros Prieto, Cosío; 4 km SW Guadalupe de Atlas, Asientos (De la Riva, 1989). *C. hispidus zacatecae*. 2.5 km N Estación Adames, Cosío; 3 km NE La Punta, Cosío (De la Riva, 1989). *C. nelsoni nelsoni*. 1/2 mi W Rincón de Romos (Hooper, 1955). 4 km N El Tule, Asientos; 4 km SW Guadalupe de Atlas, Asientos; 2 km NW Las Negritas, Asientos; 2 km S Ojo de Agua de los Montes, Tepezalá; 1 km W Pilotos, Asientos; El Salero, Cosío; El Chorro Prieto, Cosío; 2 km SW López Mateos, Asientos; 3 km NW Fábrica de cal, San Rafael, Tepezalá (De la Riva, 1989). *Liomys irroratus alleni*. 3 km N Aguascalientes, 2000 m; 18 mi W, 2 mi S Aguascalientes, 6000 ft; 4 1/2 mi NW Calvillo, 6000 ft; 8 mi SW Calvillo; 1 mi N Chicalote, 1900 m; Chicalote; 1 km S La Labor; 9 mi N Calvillo (Genoways, 1973). 2.5 km N Estación Adames, Cosío; 2 km S Ojo de Agua de los Montes, Tepezalá; 2 km NW Las Negritas, Asientos; 4 km El Tule, Asientos; 7 km SE Villa Juárez, Asientos (De la Riva, 1989). *Baiomys taylori paulus*. 2.5 km N Estación Adames, Cosío (De la Riva, 1989). 18 mi W, 2 mi S



Aguascalientes, 6000 ft; 16 mi S Aguascalientes; 1 mi Chicalote (Packard, 1960). 1 mi N Chicalote (Blossom y Burt, 1942). 1 mi W Chicalote; 16 mi S Aguascalientes (Hall, 1981). *Reithrodontomys megalotis zacatecae*. Sierra Fría, Aguascalientes (Hooper, 1955); 3 km NE La Punta, Cosío (De la Riva, 1989). *R. fulvescens griseoflavus*. 8.1 mi N Rincón de Romos, 6825 ft (Engstrom *et al.*, 1981). 2 km SW Las Negritas, Asientos, 2020 m; 2 km SE López Mateos, Asientos, 1980 m; El Salitre (1 km S Santa María de la Paz), Cosío, 1995 m; El Salero, Cosío, 2000 m; 3 km NW Fábrica de Cal San Rafael, Tepezalá; 2 km S Ojo de Agua de Los Montes, Tepezalá, 1920 m; 7 km SE Villa Juárez, Asientos, 1950 m; km 9 Carretera Villa Juárez Aguascalientes 1950 m; 4 km N El Tule, Asientos, 1950 m; 3 km E Tepezalá (Cerro Los Cuates), 2350 m (De la Riva, 1989). 3 mi NE Aguascalientes, aproximadamente 6200 ft; 0.5 mi W Rincón de Romos (Hall, 1981); cerca de Chicalote, 1900 ft (Hooper, 1952). *Nelsonia neotomodon*. 15 mi W Presa Calles, Sierra Fría, 8000 8200 Ft (Hall, 1981). *Neotoma mexicana tenuicauda*. 2 km N El Polvo, Asientos (De la Riva, 1989); Sierra Fría, Aguascalientes (Hooper, 1955); 16 km N Aguascalientes (Ingles, 1958). *N. albigula leucodon*. Chicalote (Goldman, 1910); 1/2 mi W Rincón de Romos (Hooper, 1955); 4 mi WSW Aguascalientes (Hall y Genoways, 1970); 3 km al E de Tepezalá (Cerro Los Cuates); 4 km N El Tule; Ojo de Agua de los Montes; 3 km NW Fábrica de cal (De la Riva 1989). *Onychomys arenicola canus*. Chicalote (Hollister, 1914). 4 km SW Guadalupe de Atlas, Asientos; 1 km W Pilotos; 4 km N El Tule (De la Riva, 1989). *Peromyscus gratus gentilis*. 1/2 mi W Rincón de Romos (Hooper, 1955). *P. difficilis difficilis*. Sierra Fría (Carleton, 1980). 2.5 km N Estación Adames, Cosío; 2 km SE López Mateos, Asientos; 2 km S Ojo de Agua de Los Montes, Tepezalá; 3 km E Tepezalá; km 9 Carretera Villa Juárez, Aguascalientes-Loreto, Zacatecas; 7 km SE Villa Juárez (Carretera El Novillo); 1 km W Pilotos, Asientos (De la Riva, 1989). Sierra Fría (Hooper, 1955). *P. boylii rowleyi*. 0.5 mi W Rincón de Romos; 6 mi W Rincón de Romos (Bradley y Schmidly, 1987). 0.5 mi W Rincón de Romos, 6.6 mi W Rincón de Romos (Schmidly *et al.*, 1988). 1/2 mi W Rincón de Romos, 6000 ft (Hooper, 1955). 6 mi W Rincón de Romos (Rennert y Wilpatrick, 1986). *P. maniculatus blandus*. 2 km SE López Mateos, Asientos; El Salitre 2 km S Santa María de la Paz, Cosío; 3 km E Tepezalá (Cerro Los Cuates), Tepezalá; 3 km La Punta, Cosío (De la Riva, 1989). *P. melanophrys consobrinus*. Chicalote (Osgood, 1909). 2 km S Ojo de Agua de los Montes; 2.5 km N Estación Adames, Cosío; km 9 Carretera Villa Juárez-Aguascalientes-Loreto, Zacateca; 4 km SW Guadalupe de Atlas, Asientos; 4 km N El Tule, Asientos; 1.5 km SW San Vicente, Asientos; 2 km NW Las Negritas, Asientos (De la Riva, 1989). *P. pectoralis pectoralis*. 1 km S La Labor; 9 mi N Calvillo; 18 mi W, 2 mi S Aguascalientes; 8 mi SW Calvillo (Schmidly, 1972). *Sigmodon hispidus berlandieri*. Aguascalientes (Ingles, 1958). 2 km NW Las Negritas; 2 km N El Polvo; 1 km W Pilotos; km 9 carretera Villa Juárez, Aguascalientes-Loreto, Zacatecas; 4 km W El Tule (De la Riva, 1989). *S. leucotis leucotis*. 5 km N Cerro del Jagüey, 2051 Sierra Fría; Río de San Pedro, NW de San Antonio; 1 km S La Labor, 1830 m; 7.5 km NW Calvillo, 1830 m (Baker, 1969). *Lepus californicus asellus*. Chicalote (Nelson, 1909); sin localidad exacta (De la Riva, 1989). *Sylvilagus floridanus orizabae*. 4.8 km N Cerro de Jagüey, 2500 m, Sierra Fría; 12.9 km WNW Colonia Presidente Calles, 2285 m; Venaverros, 21 km W Aguascalientes (Diersing y Wilson, 1980). *Sylvilagus audubonii parvulus*. Chicalote; 4.8 km E Tepezalá, 2345 m (Diersing y Wilson, 1980). 3 km E Tepezalá, Cerro



Los Cuates (De la Riva, 1989). *Desmodus rotundus murinus*. Cueva El León, Rancho El Tepozán; Cueva El León 5 km S Rancho El Tepozán; Cueva Organitos al sur del Rancho El Tepozán; Cueva Malpaso, 3 km W Mal Paso; Cueva sobre Arroyo Tremolinos, 15 km SW Tapias Viejas (Espinosa, 1982). *Choeronycteris mexicana*. Cueva, 200 m abajo de la del León, 4 km S Rancho El Tepozán (Espinosa, 1982). Presa Malpaso, 2 km NE Temazcal, Calvillo (Urbano *et al.*, 1987; Ramírez-Pulido y Müdespacher, 1987). *Leptonycteris yerbabuenae*. Cueva el León, 5 km S Rancho El Tepozán; Cueva el Murciélago 14 km S Malpaso; Cueva sobre arroyo Tremolinos, 15 km SW Tapias Viejas (Espinosa, 1982 como *L. nivalis*; Arita y Humphrey, 1988). *Tadarida brasiliensis mexicana*. Cueva sobre arroyo Tremolinos, 15 km S Mal Paso; Cerro los Gallos (Espinosa, 1982). *Lasiurus blossevillei teliotis*. Ciudad de Aguascalientes (Espinosa, 1982). *Lasiurus cinereus cinereus*. Ejido Santiago, Pabellón de Arteaga (Espinosa, 1982). *Lasiurus xanthinus*. Ciudad de Aguascalientes (Espinosa, 1982). *Parastrellus hesperus hesperus*. Cerro Los Gallos (Espinosa, 1982). *Corynorhinus townsendii australis*. Cañón Boca Oscura, 4 km S Malpaso; Rancho Potrerillos, 16 km E Rincón de Romos; Rancho Molino Viejo, 25 km E Pabellón de Arteaga (Espinosa, 1982). Cerro de los Gallos, 14 km S, 6 km E Aguascalientes (Urbano *et al.*, 1987). Cerro La Cobriza, Tepezalá (De la Riva, 1989). Mina cerca de San Pedro de Cobre, 0.2 mi S, 12 mi E Rincón de Romos (Tumilson, 1991). *C. mexicanus*. Cueva El Murciélago, 14 km S Malpaso; Túneles de La Presa el Jocoquí, 9 km W Pabellón de Arteaga (Espinosa, 1982). *Myotis thysanodes thysanodes*. Cerro los Gallos, Mina abandonada (Espinosa, 1982). *M. yumanensis lutosus*. Rancho Potrerillos, 16 km W Rincón de Romos (Espinosa, 1982). *M. californicus mexicanus*. 18 mi W, 2 mi S Aguascalientes, 6000 ft (Bogan, 1975). *Mormoops megalophylla megalophylla*. Cueva sin nombre, Arroyo Tremolinos, 15 km SW Tapias Viejas; Túneles de la Presa El Jocoqui, 9 km W Pabellón de Arteaga (Espinosa, 1982). *Lynx rufus escuinapae*. 1.5 km SE San Vicente, Asientos (De la Riva, 1989). *Puma concolor azteca*. Sierra Fría (De la Riva, 2006). *Canis latrans impavidus*. 2 km W Ojo de Agua de los Montes, Tepezalá, El Chorro Prieto, Cosío (De la Riva, 1989). *Urocyon cinereoargenteus zinseri*. Sierra El Pinal, Calvillo (De la Riva, 2006). *Conepatus leuconotus leuconotus*. Las Negritas, Asientos (De la Riva, 1989). *Mephitis macroura macroura*. Carretera Tepezalá-Asientos; Las Negritas Asientos (De la Riva, 1989).





MAMMALIAN ADDITIONS TO THE FAUNAL ASSEMBLAGES FROM SAN JOSECITO CAVE, NUEVO LEÓN, MÉXICO

Joaquín Arroyo-Cabrales¹ and Eileen Johnson²

¹ Laboratorio de Arqueozoología, Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, INAH, Moneda # 16, Col. Centro. CP 06060 México, Distrito Federal, México. CE: arromatu5@yahoo.com.mx

² Museum of Texas Tech University, Box 43191, Lubbock, Texas 79409-3191.

Abstract: Renewed, stratigraphically-controlled excavations in San Josecito Cave (Nuevo León, México) along with careful study of some of the cave's previously-generated fossil collections, shed more light on the taxa present in the faunal assemblages. Ten species in four orders were added to the cave fauna. Those numbers account for a new total of 63 mammal species known from the cave, supporting the view of the cave as one of the most important Quaternary sites in North America. The definition of the cave fauna as a disharmonious one, however, is questioned.

Key words: Fossil mammals, México, New records, Nuevo León, San Josecito Cave.

Resumen: Recientes excavaciones controladas estratigráficamente en la Cueva de San Josecito (Nuevo León, México), así como el estudio detallado de las colecciones de los restos fósiles recolectados previamente en la misma cueva, arrojan nueva información acerca de los taxa presentes en los conjuntos fósiles. Diez especies de cuatro órdenes fueron adicionadas a la fauna cavernícola. Con estas adiciones, el total conocido de mamíferos de la fauna llega a 63 especies, manteniéndola como uno de los sitios cuaternarios más importantes de Norteamérica. Sin embargo, la caracterización de la fauna de la cueva como disharmónica es cuestionada.

Palabras clave: Cueva de San Josecito, Mamíferos fósiles, México, Nuevo León, Nuevos registros.

INTRODUCTION

Sixty years ago, the first taxonomic paper regarding the fossil mammals from San Josecito Cave (Nuevo León, México; Fig. 1) was published (Cushing, 1945). Since then, a large amount of information has been published on the cave fauna, including the description of six mammal species new to science, and monographic reports for some species of the taxa (see Arroyo-Cabrales, 1994, for a comprehensive bibliography). Arroyo-Cabrales and Johnson (1998) reported 64 species within 53 mammal genera in the most recent list. Such studies confirmed the importance of

Lorenzo, C., E. Espinoza y J. Ortega (eds.). 2008. *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Publicaciones Especiales, Vol. II, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F.

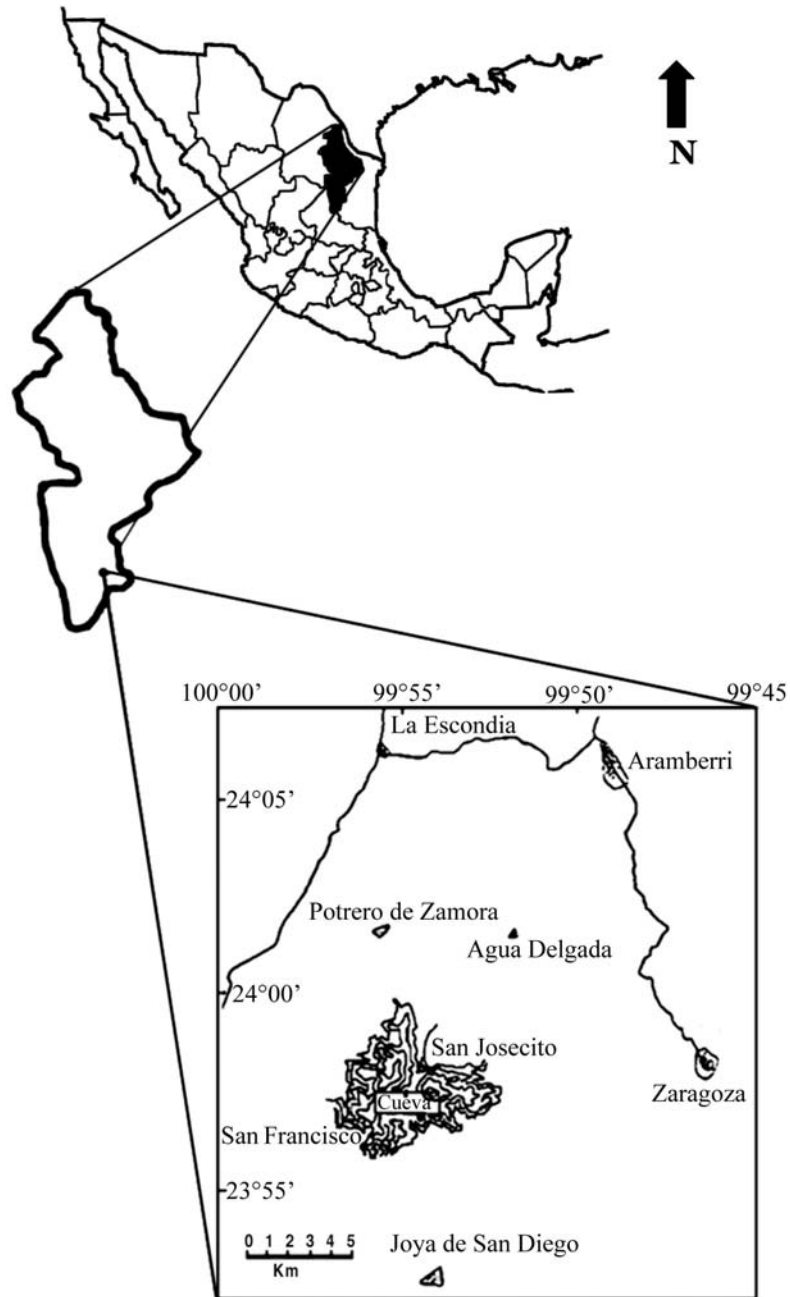


Figure 1. Map from northeastern México showing the location of San Josecito Cave, Nuevo León, México. Drawing by Guillermo Herrera.



the cave, not just as the most important Pleistocene vertebrate paleontological locality in México, but one of the most important in North America (Kurtén and Anderson, 1980). Those listings were the result of the recent studies of both the materials collected in 1935-1941 by personnel of the California Institute of Technology (Cal Tech; Stock, 1943) and those from recent, stratigraphically-controlled excavations (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1989; 1993; Arroyo-Cabrales, 1994; Arroyo-Cabrales and Johnson, 1995), that allowed the correct identification of some specimens and the identification of additional species previously unknown for the cave fauna. These correct identifications and new additions to the San Josecito Cave mammalian fauna are documented here.

MATERIAL AND METHODS

Identifications were done using comparisons with skeletons from recent specimens collected in the cave region, specimens from collections of different museums, and a specialized bibliography. Measurements were taken with an Ultra-Cal II digital caliper to 0.01 mm.

Some bone remains underwent taphonomic analysis from the collections made by Cal Tech personnel (Arroyo-Cabrales and Johnson, 1995). The time range for those materials was hypothesized by Arroyo-Cabrales *et al.* (1995) as between 27,000 and 11,000 years BP, based on their position above the dated strata and the faunal composition (Harris, 1977). Most recently, a sample from one of the top layers in the cave was dated at $13,450 \pm 40$ years BP (González *et al.*, 2006), confirming the proposed interval. Several bones from the original Cal Tech collection (CIT, LACM-VP numbers) do not have specific provenience data, others than those specimens identified as *Neotoma mexicana*.

Materials reported here from the recent excavations come from stratum 720, and consist of 884 identified cranial elements. This stratum was radiocarbon dated at $28,005 \pm 1,035$ yr BP (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1995). The abbreviation SJC is assigned to the catalog number sequence for those stratum-dated materials. Materials from other strata are still being studied. Abbreviations used for the different collections are as follow: LACM-VP = Natural History Museum of Los Angeles County, Section of Vertebrate Paleontology; LACM = Natural History Museum of Los Angeles County, Section of Birds and Mammals; CIT = California Institute of Technology (these specimens are now on deposit at LACM-VP); SJC = San Josecito Cave collection on deposit at the Laboratorio de Arqueozoología, Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH), México; TTU = Museum of Texas Tech University; USNM = Biological Survey, U. S. Fish and Wildlife Service, National Museum of Natural History. An n/a (not available) symbol after the museum acronyms mean that the specimen was not cataloged at the time of the study.

A list of identified specimens of selected species referred in the following accounts is provided (Appendix I). The SJC catalog numbers represent the assigned number to the bone elements collected in each one of the “taphonomic boxes” (10x10 cm) within the stratum sediments in which the excavation was undertaken. Throughout Appendix I and in the text, the abbreviation for

the upper dentition is I = incisor, C = canine, P = premolar, M = molar; for the same tooth, but in the mandible, the abbreviations are i, c, p, m, respectively.

Taxonomic Accounts

Class Mammalia Linnaeus, 1758

Order Didelphimorphia Gill, 1872

Family Didelphidae Gray, 1821

Didelphis Linnaeus, 1758

Material examined: One right humerus lacking both epiphyses (LACM-VP).

Opossums occur from southeastern Canada (Ontario and British Columbia) throughout the western portion of the U.S. and most of México, to the Central American northern highlands, and south into South America, being present from sea level to above 3,000 m (Gardner, 1982; Hall, 1981). Presently, the Virginian opossum, *Didelphis virginiana* is found in the foothills near San Josecito. Fossil bones assigned to *D. virginiana* are also known in North America since the Sangamonian interglacial stage of the Pleistocene (Kurtén and Anderson, 1980; Lundelius *et al.*, 1983).

The recovered specimen is an incomplete bone of a juvenile, referred to *Didelphis* on the basis of comparisons with recent specimens of this taxon. The specific identification is uncertain due to the lack of the epiphyses that have diagnostic characters for the species. The specimen, mixed with other unidentified materials at the LACM collections, is a new genus for the cave fauna.

Order Soricomorpha Gregory, 1810

Family Soricidae Fischer von Waldheim, 1817

Sorex milleri Jackson, 1947

Material examined: One right mandible with m1-m2 (LACM-VP 13693).

Miller's shrew, *Sorex milleri*, is one of the most endangered North American species of *Sorex*, being an endemic and distributed only in a small region in northeastern México (Hall, 1981). A closely-related species, the masked shrew, *S. cinereus*, is known from more than 25 fossil localities, ranging from the late Blancan throughout the late Pleistocene (Kurtén and Anderson, 1980; Lundelius *et al.*, 1983).

The specimen clearly pertains to the subgenus *Otisorex* due to the absence of the post-mandibular foramen (Junge and Hoffmann, 1981). The specimen was identified previously as *S. cinereus* by Findley (1953) based on the small ratio of height of coronoid process to length of dentary of recent specimens of *S. cinereus* (49.6%) when compared with other extant species. However, the fossil specimen is incomplete and the characters used for the ratio are no longer present. Furthermore, Findley (1953) did not compare the fossil specimen with *S. milleri*, a species that also shows a small ratio (46.6% average for nine individuals, USNM 329403-329408, 392116-392118), and represents the closest living species to the cave. For comparison, the ratios of height of coronoid process to length of dentary for four specimens of *Sorex saussurei* from Nuevo León (USNM

93925, 93926, 93928, 392125) averages more than 49.5% (remains of *S. saussurei* also occur in the cave deposits).

Comparisons of the fossil mandible to specimens of *S. cinereus* and *S. milleri* show great intergradations between both species. Esteva *et al.* (2005) noted this intergrade and proposed that no clear mandible characters, either qualitative or quantitative, existed to separate both species. Based on a clearer separation using maxillary fragments, however, the presence of *S. milleri* is identified. That situation is the case for several cranial fragments found during the 1990 excavations, and may be the case for Findley's fossil mandible.

Most recently, Van Zyll de Jong and Kirkland (1989) have suggested that *S. milleri* may not merit full specific status, but should be considered as another population of *S. cinereus*. Later, Van Zyll de Jong (1991) has proposed that both species remain separate until warranted molecular studies could be undertaken. This taxon is a new species for the cave fauna.

Order Chiroptera Blumenbach, 1779

Family Mormoopidae Saussure, 1860

Mormoops megalophylla Peters, 1864

Material examined: One left radius, proximal (LACM-VP 135617); one left humerus, complete (SJC).

The ghost-faced bat occurs in humid, semi-arid, and arid regions below 3,000 m elevation from southwestern Texas and southern Arizona southward through Baja California and mainland México, including southern Nuevo León, into eastern Honduras and El Salvador, as far south as northern South America (Rezsutek and Cameron, 1993). Fossil remains of this bat are known from the late Pleistocene of Florida, Tlapacoya (State of México), and the Antilles (Álvarez, 1969; Morgan, 1991).

The shape of the humeri and radii are so unique that they bear little similarity with any other bats. For example, the anterior position of the flange curls dorsally over its entire length. The measurements for the specimens are within the range of those for recent specimens of *Mormoops megalophylla*, and far from those of *Mormoops blainvillii* (Morgan, 1991). The fossil specimen from the INAH collection comes from cleaning of the cave floor prior to renewed excavations. This taxon is a new species for the faunal assemblages from San Josecito Cave.

Family Phyllostomidae Gray, 1825

Subfamily Phyllostominae Gray, 1852

Choeronycteris mexicana Tschudi, 1844

Material examined: One right radius, complete (LACM-VP 135615); two left radii, complete (LACM-VP 135614, 135616); one left radius, distal portion (LACM-VP 135615).

The Mexican long-tongued bat is found from the southern U.S. throughout México to northern Central America. The usual altitudinal range is from about 300 to 2,400 m (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1987). No fossil records have been reported previously.

The specimens are similar in shape and slenderness with the bones of a specimen of

Choeronycteris mexicana collected outside the cave, although the fossil material is slightly smaller. The radius proximal epiphysis is oval rather than circular as found in *Leptonycteris*. The fossil specimens, intermixed with unidentified bird bones in the LACM collection, represent a new bat species for the cave fauna.

Family Vespertilionidae Gray, 1821

Subfamily Vespertilioninae Miller, 1897

Corynorhinus townsendii (Cooper, 1837)

Material examined: One skull with right C, right and left PM4-M3 (CIT 2989).

This big-eared bat occurs throughout much of the highlands area of western North America from British Columbia to the Isthmus of Tehuantepec, and as isolated populations in the eastern U.S. (Kunz and Martin, 1982). Fossil remains are known from several Pleistocene localities: Papago Springs Cave (Arizona), Dry Cave (New Mexico), Upper Sloth Cave (Texas), and Clark's Cave (Virginia; Kurtén and Anderson, 1980; Lundelius *et al.*, 1983).

Handley (1955) described a new species of bat (*Corynorhinus tetralophodon*) based on this specimen. He pointed out, as the main diagnostic character of the new species, the presence of a well-developed fourth commissure in the M3 (currently known as metastyle) that barely was present in other species [coinciding with Menu's (1985) Type A for M3]. Handley (1955; 1959) also indicated other characters that were found in both the fossil specimens and recent specimens of several genera within the tribe Plecotini, and particularly in species of the genus *Corynorhinus*.

When comparing the fossil specimen with specimens of *Corynorhinus mexicanus* and *C. townsendii* that occur in northeastern México, the fossil specimen was larger than *C. mexicanus*. It also showed a M3 enamel pattern distinct from specimens of *C. mexicanus* from the Mexican states of Chihuahua, Coahuila, and Nuevo León (including specimens collected in the cave). A series of 38 specimens of *C. townsendii* from Zacatecas (LACM) showed some gradation in the enamel pattern of M3. This gradation ranged from specimens with just a trace of a third commissure (mesostyle), to several with a well-developed third commissure (Menu's Type B), to a few specimens with a trace (or slightly more developed) of a fourth commissure (metastyle), and just one specimen with a well-developed fourth commissure in both M3s (LACM 35038). *Corynorhinus mexicanus* does not have even a trace of a fourth commissure on the M3. Within another series of 28 specimens pertaining to *C. townsendii australis* from several Mexican states (USNM), one specimen (USNM 297268) had a well-developed fourth commissure. No specimen, however, was found to have a fourth commissure from a series of 50 specimens from several U.S. states (TTU).

Based on these results, the fossil specimen is considered to occur within the morphologic variation range of *Corynorhinus townsendii*, rather than as a distinct species until further material pertaining to the genus is secured from the cave. Handley (pers. comm. 1993) has challenged this proposal, pointing out that having just one specimen is not enough to evaluate its specific status. The same argument, however, could be raised for his initial description of *C. tetralophodon*. The presence of the fourth commissure and a few other minor differences noted in the description that can be found when a large specimen series of the extant species is studied, does not necessarily



impart a different specific status to that specimen. The studied specimen represents the first appearance of *Corynorhinus townsendii* in the San Josecito Cave fauna.

Myotis californicus (Audubon and Bachman, 1842)

Material examined: One mandible with m2-3 (SJC 5416); 1 m1 (SJC 5428).

This small California myotis occurs from the Alaskan panhandle to Baja California and Chiapas, México (Simpson, 1993). Only two previous paleontological records are known: Klein Cave, Texas (Roth, 1972) and Dry Cave, New Mexico (Harris, 1993).

Small size, crowded premolars, and a low coronoid process are distinguishing characters for *Myotis californicus* (Miller and Allen, 1928; Simpson, 1993). The fossil specimen shows those characters and is similar to two recent specimens collected in the region where the cave is located. This taxon is a new bat species for the cave fauna.

Myotis thysanodes Miller, 1897

Material examined: One maxilla with P4 (SJC 5413); 2 left mandibular ramii; (SJC 5431); 2 left M1 (SJC 5391); 1 right M2 (SJC 5390); 1 left C (SJC 5426).

The fringed myotis, a migratory species, is found in western North America from Canada (British Columbia) to México (Veracruz and Chiapas), and Guatemala (O'Farrell and Studier, 1980). A large maternity population has been found at San Josecito Cave. The species has been recorded from paleontological sites at Papago Springs Cave (Arizona), Isleta Cave (New Mexico), and Little Box Elder Cave (Wyoming; Lundelius *et al.*, 1983).

First and second molars are simpler than in other *Myotis* species; the metaloph is lacking, and the protoconule and paraloph usually are absent (O'Farrell and Studier, 1980). This taxon is a new species for the cave fauna.

Order Carnivora Bowdich, 1821

Family Canidae Fischer von Waldheim, 1817

Urocyon cinereoargenteus (Schreber, 1775)

Material examined: One skull with right and left P4, M2 (LACM-VP).

Gray foxes inhabit wooded, brushy, and rocky habitats from extreme southern Canada to northern Venezuela (Fritzell and Haroldson, 1982). Remains from gray foxes are known from about 40 Pleistocene sites, and as early as the Late Blancan or Early Irvingtonian (Kurtén and Anderson, 1980).

The presence of foxes in the San Josecito Cave fauna was noted by Stock (1943), and was listed by Hibbard (1958) and Collins (1982). However, other authors, such as Harris (1977) and Jakway (1958), did not record their presence in the cave fauna.

The temporal ridge is distinctly lyre-shaped, and has a depression in the frontal bone just medial to postorbital process, being a diagnostic character for *Urocyon cinereoargenteus* (Fritzell and Haroldson, 1982). Photographs of the examined skull are from Stock's files (Fig. 2).

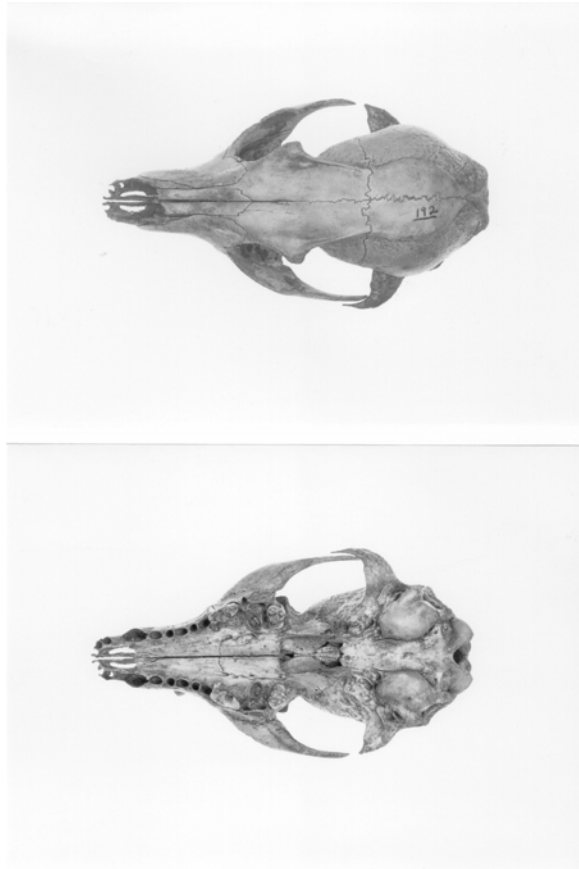


Figure 2. Photographs of the examined skull of *Urocyon cinereoargenteus* from San Josecito Cave housed in the collections of LACM (used with permission from the Section of Vertebrate Paleontology, Natural History Museum of Los Angeles County).

Order Rodentia Bowdich, 1821

Family Sciuridae Fischer von Waldheim, 1817

Marmota flaviventris (Audubon and Bachman, 1841)

Material examined: Two left mandibular ramii, both with i, m1-m3 (CIT 2966, CIT 2967).

The yellow-bellied marmot is distributed widely in the western U.S., and occurs as far north as British Columbia and Alberta, Canada. Its altitudinal limit becomes progressively higher to the south, changing from relatively warm, arid habitats at low to mid-elevations in the north to woodland and forest opening to the alpine zone in the south (Frase and Hoffman, 1980). Because of its absence from valleys, the southern populations often are isolated from one another on a series of



montane islands. This species is one of the most widely recovered extant species from Wisconsinan deposits (Harris, 1985).

Jakway (1958) referred these two dentaries to the genus *Marmota*, but considered them unidentifiable to the level of species. Since then, the specimens were assigned to *M. flaviventris* based on past and present geographic distribution (Frase and Hoffman, 1980).

In studying the specimens, the m1 and m2 are parallelogram-shaped in occlusal view, a character that is diagnostic for the yellow-bellied marmot (Frase and Hoffman, 1980). Furthermore, the measurements are close to the ones provided by Skinner (1942) for a mature specimen of *Marmota flaviventris*.

Based on these factors, these specimens are assigned to the species *Marmota flaviventris*. This identification extends the present known distribution of the yellow-bellied marmot by more than 1,000 km (Frase and Hoffman, 1980).

Family Cricetidae Fischer von Waldheim, 1817

Subfamily Neotominae Merriam, 1894

Neotoma mexicana Baird, 1855

Material examined: Two maxilla with teeth; seven mandibular ramii; 36 molars, all from stratum 720 (see Appendix I for a detailed list of specimens). One left mandibular ramus with m1-2 (CIT 5280.13); 1 left mandibular ramus with m1 (CIT 5280.38); 1 right mandibular ramus with m1, m3 (CIT 5280.7); 2 right mandibular rami with m1-2 (CIT 5280.10; LACM-VP); 3 right mandibular rami with m1 (CIT 5280.11, 5280.22, 5280.24); one right maxilla fragment with M1 (LACM-VP); 2 m1 (CIT).

The Mexican woodrat occurs from northern Colorado south through western and central México, through Guatemala into western Honduras; its altitudinal distribution ranges from 15 to 4,025 m (Cornely and Baker, 1986). Fossil evidence is rare, but remains have been found in Arizona, southern New Mexico and Texas, and in central México (Álvarez, 1983; Álvarez and Hernández-Chávez, 1994; Harris, 1985).

Several dental characters have been useful in the identification of *N. mexicana*, including a deep anterointernal re-entrant angle of m1 (Hall, 1981) and dentine tract presence in m1 and m2 (Harris, 1984). This species also lacks an additional external re-entrant in m3.

Jakway (1958) has identified woodrat remains from San Josecito Cave as *Neotoma albigula*. Reevaluation of those identifications, using the diagnostic criteria developed by Harris (1984), allows the separation of two species of *Neotoma* within Stock's materials: *N. albigula* and *N. mexicana*. The examined specimens come from Stock's Block 2; the excavation data specifically noted "NOT TALUS". This taxon is a new species for the cave fauna.

Peromyscus Gloger, 1841

White-footed mice are the second most-frequently found group in the cave remains (the first being voles of the genus *Microtus*). *Peromyscus* is the most-broadly distributed rodent in North America, occurring from Alaska and Canada south through México and Central America to Panamá,

and from the Pacific to the Atlantic (Hall, 1981). This genus has been found in Late Pliocene to Holocene sediments (Hibbard, 1968). It comprises more than 50 species and 200 subspecies (Kirkland and Layne, 1989).

Due to the high intra and interspecific morphological variation within the genus, fossil specimens frequently are identified only to generic level. However, some characters are helpful for specific identification (Dalquest and Stangl, 1983). Those characters have been utilized in separating specimens into three classes: (1) small specimens with a strongly-developed incisor-base capsule and short, low-crowned molars (accessories structures are not prominent); (2) medium-size specimens without a well-developed incisor-base capsule, slightly divided anteroconid, and small lophids in molars; and (3) large-size specimens without a well-developed incisor-base capsule, stocky molars, and a deeply divided anteroconid and presence of stylids and lophids on m1. Those groups have been assigned to *Peromyscus maniculatus*, *P. levipes*, and *P. difficilis*, respectively. Further support comes from direct comparisons with recent specimens collected around the cave. However, due to the large amount of intraspecific variation, as well as interspecific among the genus *Peromyscus*, those identifications are considered as tentative.

Jakway (1958) has reported the presence of *Peromyscus boylii* in Stock's materials. Preliminary reexamination of those materials indicates the presence of at least two species, separated by size: a medium-sized, *P. levipes* (= *boylii* for northeastern Mexican specimens; Schmidly *et al.*, 1988), and a large one, probably *P. difficilis*. Further study of those specimens is warranted.

Peromyscus cf. *P. difficilis* (J. A. Allen, 1891)

Material examined: Six mandibular ramii with teeth; 4 maxilla with teeth; 44 molars, all from stratum 720. See Appendix I for a detailed list of specimens.

The big-eared rock mouse is currently known to be endemic, occurring in northern and central México throughout the mountain areas (Chávez Tovar and Ceballos, 2005). It has been reported from only one Wisconsinan locality in southern New Mexico (Harris, 1985). This large mouse usually is ecologically associated with *Neotoma mexicana*. This taxon is a new species for the cave fauna.

Peromyscus cf. *P. levipes* Merriam, 1898

Material examined: Two maxilla with teeth; 15 mandibular ramii with teeth; 66 molars, all from stratum 720. See Appendix I for a detailed list of specimens.

This brush mouse is endemic to México, occurring from the northeastern mountains (*Sierra Madre Oriental*) into central México at the Central Plateau (Chávez Tovar, 2005). Previously, *Peromyscus levipes* was considered to be a subspecies of *P. boylii*, but based on chromosomal and morphometric data, Schmidly *et al.* (1988) has proposed specific status for *P. levipes*. *Peromyscus levipes* is ecologically separated from *P. difficilis* because it is absent from rocky areas where *P. difficilis* is abundant. Specimens pertaining to this species may be represented within those previously identified as *P. boylii* by Jakway (1958).

*Peromyscus* cf. *P. maniculatus* Wagner, 1845

Material examined: One maxilla with teeth; 11 mandibular ramii with teeth; 41 molars, all from stratum 720. See Appendix I for a detailed list of specimens.

This small deer mouse is one of the most successful mice of its genus. Its geographic range extends over virtually all of North America, from northern Canada to southern México, being abundant where it occurs (Hall, 1981). It has been recorded from more than 25 localities of Wisconsinan age in central and southern U.S. (Kurtén and Anderson, 1980; Lundelius *et al.*, 1983). This taxon is a new species for the cave fauna.

Order Lagomorpha Brandt, 1855

Family Leporidae Fischer von Waldheim, 1817

Sylvilagus floridanus (J. A. Allen, 1890)

Material examined: One m3 (SJC 5436); 2 p3 (SJC 5437), all from stratum 720.

The eastern cottontail has the widest distribution of any species of *Sylvilagus*, inhabiting a wide diversity of areas, including woodlands, deserts, swamps, prairies, hardwood forests, rain forests, and boreal forests, from southern Canada into Central America and northwestern South America (Chapman *et al.*, 1980). This species seems to have an advantage in areas where warm-season precipitation is dominant (Harris, 1985). Fossil remains of *S. floridanus* are known from the Late Irvingtonian to the Holocene from several localities in North America, such as Medicine Hat, Alberta (Harrington, 1978); Isleta Cave, New Mexico (Harris, 1985); Schulze Cave, Texas (Dalquest *et al.*, 1969); and Tlapacoya, State of México (Álvarez, 1969).

The fragmentary nature of leporid fossils and the great intraspecific variation of their enamel patterns make specific, and sometimes generic, identification difficult and often tenuous (Hulbert, 1984; White, 1991). However, Dalquest *et al.* (1989) have shown the value of the third lower molar in discriminating three species of *Sylvilagus*, including *S. audubonii* and *S. floridanus* that presently occur in southern Nuevo León (Hall, 1981). The fossil specimens show a pattern similar to the one described by Dalquest *et al.* (1989) for *S. floridanus*: anterior wall of pm3 with few crenulations (simple).

Another seven teeth (SJC 5399, 5414-5416, 5432, 5437[2]) are assigned to the genus *Sylvilagus*, but are not identified to species due to the lack of diagnostic characters. This taxon is a new species for the San Josecito Cave fauna.

Sylvilagus leonensis Cushing, 1945

Material examined: One lf mandible with all teeth (SJC n/a).

This extinct dwarf rabbit is known only from two localities, San Josecito Cave (the type locality; Cushing, 1945) and La Presita Cave, San Luis Potosí (Polaco and Butrón-M., 1997).

Its small size and simple p3 pattern (J. A. White, pers. comm., 1992) is distinctive, and easily separates this species from the eastern cottontail. Several specimens collected during Stock's excavations are housed at LACM; they include cranial and postcranial material, and were used for comparisons with the studied specimen. Cushing (1945) briefly reported on the cranial material,



and Polaco and Buitrón-M. (1997), studying the postcranial material of rabbits from La Presita Cave, compared their measurements with those of the specimens from San Josecito Cave.

Another small rabbit, *Azlanolagus agilis*, described for the Pleistocene of southern New Mexico and northern Chihuahua (México), is slightly larger and with a complex p3 enamel pattern (Russell and Harris, 1986). Those characters preclude any possible misidentification of the specimens from San Josecito Cave.

DISCUSSION

Six orders (Didelphimorphia, Soricomorpha, Chiroptera, Carnivora, Rodentia, and Lagomorpha) are reported in this study, including 10 species new for the cave fauna, and another five species for which additional data are provided. Also included is the change of identification for specimens previously known as *Sorex cinereus* (= *s. milleri*), *Corynorhinus tetralophodon* (= *c. townsendii*), and *Peromyscus boylii* (= *p. cf. levipes*; Table 1). These additions bring the total fossil mammal fauna for San Josecito Cave to 63 species and 53 genera, modifying the list from Arroyo-Cabrales and Johnson (1998). That publication lists *Peromyscus boylii* and *P. levipes* as different, while here it is argued that they are the same.

Previously, based on the numerous taxonomic studies of the cave materials, the San Josecito Cave “fauna” was considered an example of a disharmonious fauna (Graham, 1986; Graham and Mead, 1987). This type of fauna was composed of elements characterizing different climatic

Table 1. Identified taxa recovered from both Stock’s 1935-1941 excavations, and the 1990 renewed excavations at San Josecito Cave, Nuevo León, México. Those marked with an (N) are newly-recorded species for the cave, and those marked with an (T) are those that were already known under different names.

Didelphis sp. (N)
Sorex milleri Jackson (T)
Mormoops megalophylla Peters (N)
Choeronycteris mexicana Tschudi (N)
Corynorhinus townsendii (Cooper) (T)
Myotis californicus (Audubon and Bachman) (N)
Myotis thysanodes Miller (N)
Urocyon cinereoargenteus Schreber (N)
Marmota flaviventris (Audubon and Bachman)
Neotoma mexicana Baird (N)
Peromyscus cf. *P. difficilis* (J. A. Allen) (N)
Peromyscus cf. *P. levipes* Merriam (T)
Peromyscus cf. *P. maniculatus* Wagner (N)
Sylvilagus floridanus (J. A. Allen) (N)
Sylvilagus leonensis Cushing



regimes and presumably ecological incompatibles, coexisting nowhere in the world at present (Semken, 1974). Such biota had no modern analogs (Graham and Mead, 1987).

Based on the matching of past excavation photographs to present cave features, as well as the finding of a faded level mark on the west wall of the cave, the profile of Stock's Block 2 levels has been reconstructed (Arroyo-Cabrales and Johnson, 1995). Stratum 720 is contained within Stock's 57-58 ft levels. If species composition from stratum 720 is combined with the fauna from Stock's 57-58 ft levels, then 27 species are recorded from this stratigraphic provenience (Arroyo-Cabrales, 1994; Table 2). That number represents 41.5% of the total cave fauna, and raises the question about the concept of a cave local fauna. Other strata have very different species compositions and represent different time periods. The faunal assemblage needs to be defined not just in terms of faunal composition, but also in terms of the stratigraphic and chronologic position of the faunal elements. This situation points to the need for stratigraphically-controlled excavations to access the actual components of each faunal assemblage.

Table 2. Combined mammal taxa from Stock's Block 2, levels 57 and 58 ft., and new excavation's Stratum 720, San Josecito Cave, Nuevo León, México.

Nothrotheriops shastensis
Sorex saussurei
Leptonycteris nivalis
Desmodus stocki
Myotis californicus
Myotis thysanodes
Canis dirus
Canis latrans
Tremarctos floridanus
Ursus americanus
Puma concolor
Smilodon sp.
Panthera atrox
Panthera onca
Equus alaskae
Navahoceros fricki
Stockoceros conklingi
Euceratherium sp.
Sciurus alleni
Microtus mexicanus
Neotoma albigula
Neotoma mexicana
Peromyscus cf. *P. difficilis*
Peromyscus cf. *P. levipes*
Peromyscus cf. *P. maniculatus*
Reithrodontomys megalotis
Sylvilagus floridanus



The term fauna seems better applied to a group of organisms sharing a suite of common species and representing its maximum geographic and temporal limits (Tedford, 1969), such as the late Pleistocene fauna of México. On the other hand, local fauna refers to aggregates of species that have a distribution in time and space, based on the record from a restricted geographic area. This term has been applied to San Josecito Cave as if all of the material came from a single stratigraphic level (Jakway, 1958; Ferrusquía-Villafranca, 1978). However, Stock's excavations crossed several stratigraphic levels. Local faunas should be defined according to stratigraphic provenience and geochronological data. Most of Stock's materials cannot be allocated to a specific local fauna due to their lack of provenience data. The recently collected materials should prove useful in defining local faunas within the time span covered for their strata.

It is on these grounds that it is considered inadequate and inappropriate to treat the San Josecito Cave fauna as a single entity representing a disharmonious fauna (e.g., Graham, 1986). The lack of exact provenience of most of Stock's collection does not allow ascertaining the relationships of the elements from different biomes within one or several temporal communities.

CONCLUSIONS

Based on renewed investigations at San Josecito Cave, 15 species were identified from either the bones recovered during the 1990 excavations in San Josecito Cave or those recovered by Stock (1943) and housed in LACM. Overall, 10 species and 4 genera had not been recorded previously from the cave (*Didelphis*, *Mormoops*, *Choeronycteris*, *Myotis*). Most of the extant species occurred in the region where the cave is located, and some even inhabit the cave now. No new extinct taxa were added to the cave fauna, but one extralimital taxa (*Marmota flaviventris*) was confirmed.

For stratum 720, bones pertaining to 15 species were collected during the 1990 excavations, including six newly recorded species. When adding those materials from Stock's (1943) excavations that were collected approximately from the same stratum, a total of 27 mammal species were recorded for the stratum that has been dated approximately 28,000 years BP.

The fossil mammal fauna of San Josecito Cave, with the new additions, comprises 63 species and prevails as one of the most important sites in North America. The possibility that more unreported taxa may be found within the non-cataloged materials housed in LACM and INAH calls for an effort to study all the materials.

ACKNOWLEDGMENTS

Several institutions supported this research at one time or another: National Geographic Society (Grant # 4102-89 to Eileen Johnson); National Speleological Society (NSS) Research Grants (1989, 1993); NSS Ralph W. Stone Graduate Research Award; Cave Research Foundation Karst Re-

search Award; American Society of Mammalogists Grant-in-Aid of Research; Geological Society of America Grant-in-Aid of Research; American Museum of Natural History (Theodore Roosevelt Memorial Fund); Sigma Xi, The Scientific Society; Graduate School and Museum of Texas Tech University; and the Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.

Other institutions kindly granted the use of specimens under their care, including the Section of Vertebrate Paleontology, Natural History Museum of Los Angeles County (LACM) (Dr. Lawrence G. Barnes, Section Head, and Dr. Samuel McLeod, Collection Manager); National Museum of Natural History (Dr. Alfred L. Gardner, Curator, and Robert Fisher, Collection Manager); Museum of Texas Tech University (Dr. Robert J. Baker, Curator, and Stephen L. Williams, then Collection Manager); Section of Mammals, LACM (Dr. John Henning, Curator, and Lynn Barkley, Collection Manager); Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México (Ticul Álvarez, M. S., Head of Collection); and Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, INAH (Oscar J. Polaco, Bs. S., Head of Collection).

Several people participated in the 1990 excavations: Ron W. Ralph, Lannis Crutcher, Carl Ponebshek, Carol Belski, Lisa Spillers, William (Ted) Hartwell, Peter McCune, Mexican Red Cross Speleological Group (I. Arturo Montero García, Ignacio Gómez Labastida, Juan José Durán López, and Angel Mauricio Sánchez Romero), Lorraine Heartfield, Oscar J. Polaco, José Zepeda-González, and Efraín Castillo Soto. Patrick Kelly (Documents Assistant, Museum of Texas Tech University) modified figure 1 to conform with editorial instructions. We are grateful for their help. Any errors or omissions, however, are those of the authors.

The long-term study is a joint venture between the Instituto Nacional de Antropología e Historia (México) and the Museum of Texas Tech University (USA). This manuscript represents part of the ongoing Lubbock Lake Landmark regional research into late Quaternary paleoecology and taphonomy of the Southern Plains.

LITERATURE CITED

- Álvarez, T. 1969. Restos fósiles de mamíferos de Tlapacoya, Estado de México (Pleistoceno-Reciente). Pp. 93-112, in *Contributions in Mammalogy*. A volume honoring Professor E. Raymond Hall (J. K. Jones, Jr., ed.). Miscellaneous Publications, Museum of Natural History, University of Kansas, 51:1-428.
- Álvarez, T. 1983. Notas sobre algunos roedores fósiles del Pleistoceno de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, México, 27:149-163.
- Álvarez, T. and J. J. Hernández-Chávez. 1994. Estudio de los restos de *Neotoma* (Rodentia: Cricetidae) del Pleistoceno-Holoceno de Tlapacoya, Estado de México, México, con descripción de dos nuevos taxa. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 7:1-11.
- Arroyo-Cabrales, J. 1994. Taphonomy and Paleoecology of San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. Ph. D. dissertation, Texas Tech University, Lubbock.

- Arroyo-Cabrales, J. and E. Johnson. 1995. A reappraisal of fossil vertebrates from San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. Pp. 217-231, in *Ancient Peoples and Landscapes* (E. Johnson, ed.). Museum of Texas Tech University. Lubbock, Texas.
- Arroyo-Cabrales, J. and E. Johnson. 1998. La Cueva de San Josecito, Nuevo León, México: una primera interpretación paleoambiental. Pp. 120-126, in *Avances en Investigación. paleontología de vertebrados* (O. Carranza C. and D. A. Córdoba M., eds.). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, Publicación Especial, 1:1-126.
- Arroyo-Cabrales, J., R. R. Hollander and J. K. Jones, Jr. 1987. *Choeronycteris mexicana*. *Mammalian Species*, 291:1-5.
- Arroyo-Cabrales, J., E. Johnson and R. W. Ralph. 1989. An initial reappraisal of San Josecito Cave and its late Pleistocene fauna. *Current Research in the Pleistocene*, 6:63-65.
- Arroyo-Cabrales, J., E. Johnson and R. W. Ralph. 1993. New excavations at San Josecito Cave, Nuevo León, México. *Current Research in the Pleistocene*, 10:91-94.
- Arroyo-Cabrales, J., E. Johnson, H. Hass, M. de los Ríos-Paredes, R. W. Ralph and W. T. Hartwell. 1995. First Radiocarbon Dates for San Josecito Cave, Nuevo León, México. *Quaternary Research*, 43:255-258.
- Chapman, J. A., J. G. Hockman and M. M. Ojeda C. 1980. *Sylvilagus floridanus*. *Mammalian Species*, 136:1-8.
- Chávez Tovar, J. C. 2005. *Peromyscus levipes* Merriam, 1898. Pp. 745-746, in *Los mamíferos silvestres de México* (G. Ceballos and G. Oliva, eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Fondo de Cultura Económica, México.
- Chávez Tovar, J. C. and G. Ceballos. 2005. *Peromyscus difficilis* (J. A. Allen, 1891). Pp. 729-730, in *Los mamíferos silvestres de México* (G. Ceballos and G. Oliva, eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Fondo de Cultura Económica, México.
- Collins, P. W. 1982. Origin and differentiation of the Island fox: a study of evolution in insular populations. M. A. Thesis, University of California, Santa Barbara, 303 pp.
- Cornely, J. E., and R. J. Baker. 1986. *Neotoma mexicana*. *Mammalian Species*, 262:1-7.
- Cushing, J. E., Jr. 1945. Quaternary rodents and lagomorphs of San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 26:182-185.
- Dalquest, W. W. and F. B. Stangl, Jr. 1983. Identification of seven species of *Peromyscus* from Trans-Pecos Texas by characters of the lower jaw. *Occasional Papers, The Museum, Texas Tech University*, 90:1-12.
- Dalquest, W. W., E. Roth and F. Judd. 1969. The mammal fauna of Schulze Cave, Edwards County, Texas. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 13:205-276.
- Dalquest, W. W., F. B. Stangl, Jr. and J. V. Grimes. 1989. The third lower premolar of the cottontail, genus *Sylvilagus*, and its value in the discrimination of three species. *The American Midland Naturalist*, 121:293-301.
- Esteva, M., J. Arroyo-Cabrales, A. Flores Martínez, E. Johnson and O. J. Polaco. 2005. Fossil shrews from San Josecito Cavern Nuevo Leon, Mexico. Pp. 31-47, in *Advances in the Biology*

- of *Shrews II* (J. F. Merritt, S. Churchfield, R. Hutterer y B. I. Sheftel, eds.). Special Publication of the International Society of Shrew Biologists, 01:1-468.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1978. XIII. Distribution of Cenozoic vertebrate faunas in Middle America and problems of migration between North and South America. Pp. 193-321, in *Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica* (I. Ferrusquía-Villafranca, ed.). Boletín del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Findley, J. S. 1953. Pleistocene Soricidae from San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. University of Kansas Publications, *Museum of Natural History*, 5:633-639.
- Frase, B. A. and R. S. Hoffman. 1980. *Marmota flaviventris*. *Mammalian Species*, 135:1-8.
- Fritzell, E. K. and K. J. Haroldson. 1982. *Urocyon cinereoargenteus*. *Mammalian Species*, 189:1-8.
- Gardner, A. L. 1982. 1. Virginia opossum *Didelphis virginiana*. Pp. 3-36, in *Wild mammals of North America*. Biology, management, and conservation (J. A. Chapman and G. A. Feldhammer, eds.). Johns Hopkins University Press. Baltimore.
- González, S., L. Morett Alatorre, D. Huddart and J. Arroyo-Cabrales. 2006. Mammoths from the Basin of Mexico: Stratigraphy and Radiocarbon dating. Pp. 263-274, in *El hombre temprano y sus implicaciones en el poblamiento de la cuenca de México*. Primer Simposio Internacional (J. C. Jiménez López, S. González, J. A. Pompa y Padilla and F. Ortiz Pedraza, coords). *Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología e Historia*, 500:1-274.
- Graham, R. W. 1986. Response of mammalian communities to environmental changes during the late Quaternary. Pp. 300-313, in *Community Ecology* (J. Diamond and T. J. Case, eds.). Harper & Row. New York.
- Graham, R. W. and J. I. Mead. 1987. Environmental fluctuations and evolution of mammalian faunas during the last deglaciation in North America. Pp. 371-402, in *The Geology of North America*. Volume K-3. North America and adjacent oceans during the last deglaciation. Geological Society of America, Boulder, Colorado.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America. 2 vols. John Wiley and Sons. New York.
- Handley, C. O. Jr. 1955. A new Pleistocene bat (*Corynorhinus*) from Mexico. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 45:48-49.
- Handley, C. O. Jr. 1959. A revision of the American bats of the genera *Euderma* and *Plecotus*. *Proceedings of the United States National Museum*, 110:5-246.
- Harington, C. R. 1978. Quaternary vertebrate faunas of Canada and Alaska and their suggested chronological sequence. *Syllogeus*, 15:1-105.
- Harris, A. H. 1977. Wisconsin age environments in the northern Chihuahuan Desert: evidence from the higher vertebrates. Transactions of the Symposium on the Biological Resources of the Chihuahuan Desert Region-United States and Chihuahua. U. S. Department of the Interior, National Park Service Transactions and Proceedings Series, 3:23-52.
- Harris, A. H. 1984. *Neotoma* in the late Pleistocene of New Mexico and Chihuahua. Carnegie Museum of Natural History Special Publication, 8:164-178.
- Harris, A. H. 1985. *Late Pleistocene Vertebrate Paleocology of the West*. University of Texas

- Press. Austin.
- Harris, A. H. 1993. Wisconsinan pre-pleniglacial biotic change in southeastern New Mexico. *Quaternary Research*, 40:127-133.
- Hibbard, C. W. 1958. Summary of North American Pleistocene mammalian local faunas. *Papers of the Michigan Academy of Science, Arts, and Letters*, 43:3-32.
- Hibbard, C. W. 1968. Palaeontology. Pp. 6-26, in *Biology of Peromyscus* (J. A. King, ed.). Special Publication of the American Society of Mammalogists, 2.
- Hulbert, R. C., Jr. 1984. Latest Pleistocene and Holocene leporid faunas from Texas: their composition, distribution and climatic implications. *The Southwestern Naturalist*, 29:197-210.
- Jakway, G. E. 1958. Pleistocene Lagomorpha and Rodentia from the San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 61:313-327.
- Junge, J. A. and R. S. Hoffmann. 1981. An annotated key to the long-tailed shrews (genus *Sorex*) of the United States and Canada, with notes on Middle American *Sorex*. *Occasional Papers of the Museum of Natural History*, The University of Kansas, 94:1-48.
- Kirkland, G. L., Jr. and J. N. Layne (eds.). 1989. Advances in the study of *Peromyscus* (Rodentia). Texas Tech University Press. Lubbock.
- Kunz, T. H. and R. A. Martin. 1982. *Plecotus townsendii*. *Mammalian Species*, 175:1-6.
- Kurtén, B. and E. Anderson. 1980. Pleistocene mammals of North America. Columbia University Press, New York.
- Lundelius, E. L. Jr., R. W. Graham, E. Anderson, J. Guilday, J. A. Holman, D. W. Steadman and S. D. Webb. 1983. Terrestrial vertebrate faunas. Pp. 311-353, in *Late-Quaternary environments of the United States*. Volume 1. The Late Pleistocene (S. C. Porter, ed.). University of Minnesota Press, Minneapolis.
- Menu, H. 1985. Morphotypes dentaires actuels et fossiles des chiroptères vespertilioninés. 1e partie: Étude des morphologies dentaires. *Palaeovertebrata, Montpellier*, 15:71-128.
- Miller, G. S. and G. M. Allen. 1928. The American bats of the genera *Myotis* and *Pizonyx*. *United States National Museum Bulletin*, 144.
- Morgan, G. S. 1991. Neotropical Chiroptera from the Pliocene and Pleistocene of Florida. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 206:176-213.
- O'Farrell, M. J., and E. H. Studier. 1980. *Myotis thysanodes*. *Mammalian Species*, 137:1-5.
- Polaco, O. J. and L. Butrón-M. 1997. Mamíferos pleistocénicos de la Cueva La Presita, San Luis Potosí, México. Pp. 275-296, in *Homenaje al Profesor Ticul Álvarez* (J. Arroyo-Cabrales and O. J. Polaco, coords.). Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 357:1-391.
- Rezsutek, M. and G. N. Cameron. 1993. *Mormoops megalophylla*. *Mammalian Species*, 448:1-5.
- Roth, E. L. 1972. Late Pleistocene mammals from Klein Cave, Kerr County, Texas. *The Texas Journal of Science*, 24:75-84.
- Russell, B. D. and A. H. Harris. 1986. A new leporine (Lagomorpha: Leporidae) from Wisconsinan deposits of the Chihuahuan desert. *Journal of Mammalogy*, 67(4):632-639.
- Schmidly, D. J., R. D. Bradley and P. S. Cato. 1988. Morphometric differentiation and taxonomy

- of the chromosomally characterized group of *Peromyscus boylii* from east-central México. *Journal of Mammalogy*, 69:462-480.
- Semken, H. A., Jr. 1974. Micromammal distribution and migration during the Holocene. American Quaternary Association, 3rd Annual Meeting Abstracts, pp. 25.
- Simpson, M. R. 1993. *Myotis californicus*. *Mammalian Species*, 428:1-4.
- Skinner, M. F. 1942. The fauna of Papago Springs Cave, Arizona, and a study of *Stockoceros*; with three new Antilocaprine from Nebraska and Arizona. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 80:143-220.
- Stock, C. 1943. The Cave of San Josecito, Mexico. California Institute of Technology, Balch Graduate School of Geological Sciences, *Contributions*, 361:1-5.
- Tedford, R. H. 1969. Principles and practices of mammalian geochronology in North America. *Proceedings of the North American Paleontological Convention*, pp. 666-703.
- Van Zyll de Jong, C. G. 1991. Speciation in the *Sorex cinereus* group. Pp. 65-73, in *The biology of the Soricidae* (J. S. Findley and T. L. Yates, ed.). Special Publication, Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico.
- Van Zyll de Jong, C. G., and G. L. Kirkland, Jr. 1989. A morphometric analysis of the *Sorex cinereus* group in central and eastern North America. *Journal of Mammalogy*, 70: 110-122.
- White, J. A. 1991. North American Leporinae (Mammalia: Lagomorpha) from Late Miocene (Clarendonian) to Latest Pliocene (Blancan). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11:67-89.



Appendix I. List of those specimens collected during the 1990 excavations in San Josecito Cave, Nuevo León, México. Catalog number should be used along with the initials SJC. The abbreviators are: MAND = mandible; LF = left; RT = right; m = mandibular molar; M = maxillar molar.

Catalog	Bone	Side	Catalog	Bone	Side
<i>Neotoma mexicana</i>					
5262	MAND with i	LF	5406	M2	LF
5265	MAND with i, M1-2	RT	5408	MAND with M1-3	LF
5284	MAND	LF	5410	M1	LF
5321	MAND with M1,m3	RT	5410	M2	LF
5329	MAND with M1-2	LF	5410	m2	LF
5358	MAND with M1-3	RT	5410	M2	RT
5389	M2	RT	5410	m3	RT
5391	M3	RT	5412	M1	LF
5392	m3	RT	5415	M3	RT
5395	M1	RT	5424	m2	RT
5395	m3	LF	5424	m3	LF
5397	m2	LF	5429	m3	LF
5398	m2	LF	5431	m3	LF
5398	m3	LF	5431	MAXILLA with M2-3	RT
5398	M3	RT	5431	MAXILLA with M3	LF
5399	M3	RT	5432	m3	LF
5400	M2	RT	5435	M1	RT
5400	M3	RT	5437	M2	RT
5401	M3	RT	5437	M2	LF
5402	M1	LF	5437	m3	LF
5402	M3	RT	5438	M2	LF
5406	M1	RT	5438	m3	LF
5406	M1	RT			
<i>Peromyscus cf. P. difficilis</i>					
5390	M1	LF	5407	m2	RT
5390	m2	RT	5408	m3	RT
5390	m3	RT	5412	M1	LF
5390	MAND	LF	5412	M2	LF
5390	MAND	RT	5412	MAND with m2-3	LF
5390	MAXILLA	RT	5412	MAND with M1	LF
5391	M2	LF	5413	M1	LF
5392	MAND with m2-3	RT	5413	m2	RT
5393	M1	LF	5416	M1	LF
5393	M2	RT	5416	M1	LF
5395	M2	LF	5416	M3	LF
5396	MAXILLA with M1-2	RT	5417	M1	RT



Appendix I.- Continued

5398	M2	RT	5418	MAXILLA with M1-3	LF
5401	m2	RT	5419	m2	LF
5405	m2	RT	5421	M1	LF
5406	MAXILLA with M1-3	RT	5422	M2	RT
5407	M2	LF	5422	M2	LF
5423	MAND	LF	5433	M1	LF
5425	m2	LF	5433	M2	LF
5426	M1	LF	5433	m3	RT
5427	M1	LF	5435	M2	RT
5430	m2	RT	5438	M1	RT
5430	m3	RT	5438	M2	LF

Peromyscus cf. P. levipes

5388	M1	LF	5421	MAXILLA with M1	LF
5388	m2	LF	5422	M1	RT
5388	m3	RT	5422	m2	RT
5388	m3	RT	5422	MAND with M1	RT
5389	M1	LF	5424	M1	LF
5390	m2	LF	5424	M1	RT
5390	MAND	RT	5424	M1	RT
5391	M1	RT	5424	MAND	LF
5392	m2	LF	5424	MAND	RT
5392	m3	RT	5425	M1	LF
5392	MAND with i	LF	5425	m2	LF
5393	M1	RT	5425	m3	RT
5393	M2	LF	5425	MAND with M1	LF
5393	m3	RT	5426	m2	LF
5393	MAND with M1	LF	5427	M1	LF
5395	MAND with M1-2	RT	5427	M1	LF
5396	M1	LF	5428	M1	LF
5398	M1	LF	5428	M1	LF
5401	M1	LF	5428	MAND	RT
5403	M1	RT	5429	M1	LF
5403	m2	LF	5429	M1	LF
5408	m2	LF	5429	M1	LF
5410	M1	RT	5429	M2	LF
5412	m2	RT	5429	m2	RT
5412	m2	RT	5429	m2	LF
5413	M1	LF	5429	MAXILLA	RT
5415	M1	RT	5430	M1	RT
5416	M1	LF	5430	M1	LF
5416	m2	RT	5430	m2	RT
5416	m2	LF	5430	m3	RT



Appendix I.- Continued

5418	M1	LF	5430	MAND	RT
5418	M1	LF	5434	M1	RT
5418	m2	LF	5434	M1	LF
5419	MAND with i	RT	5434	M3	RT
5434	M3	LF	5436	MAND with M1-2	LF
5435	M1	LF	5436	MAND with m3	RT
5435	MAND with M1-2	LF	5437	M1	RT
5436	M1	LF	5437	m2	RT
5436	M1	RT	5437	MAND	RT
5436	M1	RT	5438	m2	LF
5436	m2	RT	5438	m3	LF
5436	m2	LF			

Peromyscus cf. *P. maniculatus*

5388	MAND with i	RT	5416	M1	RT
5390	m2	LF	5416	M1	RT
5390	m3	RT	5416	M1	RT
5391	M1	RT	5416	M2	RT
5391	m2	RT	5416	m2	LF
5391	MAND	RT	5419	m2	LF
5392	M1	LF	5419	MAND	RT
5393	m3	RT	5421	M1	RT
5396	m3	LF	5421	m2	RT
5397	m3	LF	5421	MAND with m3	RT
5399	m2	RT	5422	M1	LF
5399	MAND	RT	5429	m2	LF
5399	MAND	RT	5429	M2	LF
5399	MAND	RT	5429	M2	RT
5400	M2	LF	5429	M2	RT
5400	M2	RT	5429	m3	RT
5403	M2	LF	5429	MAND with m3	LF
5403	m2	RT	5432	M1	RT
5407	M1	LF	5432	M2	LF
5407	M1	RT	5432	M2	RT
5407	m2	RT	5434	M1	RT
5407	m3	RT	5434	M1	LF
5410	m2	RT	5434	MAND with M1	LF
5410	MAND	RT	5434	MAXILLA with M1-3	RT
5411	m2	LF	5436	MAND with i	RT
5415	M2	RT	5436	MAND with i	RT
5416	M1	LF	5436	MAND with i	RT
5416	M1	RT			



Appendix I.- Continued

Sylvilagus floridanus

5436	m3	RT	5437	p3	RT
5437	p3	RT			
5399	m3	RT			
5414	m3?				
5415	M2	LF			
5416	p OR m	LF			
5432	p4 OR M1	LF			
5437	P OR M				
5437	p4	RT			





CONEJOS SILVESTRES (*Sylvilagus*: LEPORIDAE) DEL MUNICIPIO DE IXTACUIXTLA, TLAXCALA, MÉXICO

Fernando A. Cervantes¹ y Jorge Vázquez^{1,2}

¹Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
Apartado Postal 70-153. CP 04510 México, Distrito Federal, México. CE: fac@ibiologia.unam.mx

²Laboratorio de Biología de la Conducta, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad
Autónoma de Tlaxcala. Apartado Postal 262. CP 90070 Tlaxcala, Tlaxcala, México.
CE: jvazquez@garza.uatx.mx

Resumen. Se reportan las especies de conejos silvestres del Municipio de Ixtacuixtla, Tlaxcala, México. Además de revisar ejemplares de museo, se colectaron en el campo 27 conejos de los que 19 fueron *Sylvilagus floridanus* y ocho *S. cunicularius*, de febrero de 1998 a junio de 1999. No se registró a *S. audubonii*. Se aportan registros notables para *S. floridanus* y *S. cunicularius* en el oeste del estado de Tlaxcala. La vegetación de los sitios de colecta corresponde a matorral xerófilo, bosque de *Juniperus*, bosque de *Quercus*, bosque de *Pinus* y pastizal. Los ejemplares colectados demostraron actividad reproductiva principalmente de febrero a junio de acuerdo con el registro de hembras preñadas, machos con testículos escrotados y presencia de jóvenes.

Palabras clave: Conejos, Ixtacuixtla, México, *Sylvilagus*, Tlaxcala.

Abstract. This research reports the species of rabbits occurring in Municipio de Ixtacuixtla, Tlaxcala, México. Besides our collection search for museum specimens, we collected 27 rabbits from February 1998 through June 1999, 19 were *Sylvilagus floridanus*, and eight *S. cunicularius*. The presence of *S. audubonii* was not recorded. Our data show noteworthy records for *S. floridanus* and *S. cunicularius* in west Tlaxcala. Vegetation of the collecting sites was xerophytic shrublands, *Juniperus* forests, grassland and forests of oak (*Quercus*) and pine (*Pinus*). Collecting data revealed reproductive activity of the rabbits mostly for February through June as revealed by the presence of pregnant females, males with scrotal testes, and presence of juvenils.

Key words: Rabbits, Ixtacuixtla, México, *Sylvilagus*, Tlaxcala.

INTRODUCCIÓN

México es uno de los países con el mayor número de especies de mamíferos lagomorfos de la familia Leporidae: 10 especies de conejos (nueve del género *Sylvilagus* y una del género *Romerolagus*) y cinco de liebres (*Lepus*; Ruedas, 1998; Ramírez-Pulido *et al.*, 2005). Por lo tanto, diversas organizaciones nacionales e internacionales (Chapman y Ceballos, 1990; Villa y

Lorenzo, C., E. Espinoza y J. Ortega (eds.). 2008. *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Publicaciones Especiales, Vol. II, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F.



Cervantes, 2003) han reconocido la relevancia que tiene el conocimiento y conservación de estas especies; en particular, por el hecho de que la mayoría de ellas son endémicas y ocupan algún lugar en las categorías de riesgo de extinción reconocidas por el gobierno mexicano (Luiselli Fernández, 2002). Además son especies ecológicamente importantes porque son especies presa que forman parte de la base de las redes alimenticias de los ecosistemas terrestres mexicanos y también desempeñan funciones de reguladores de poblaciones de plantas como consecuencia de sus actividades de alimentación.

La región de México que contiene el mayor número de especies de conejos y liebres silvestres corresponde a los estados de México y Puebla (Cervantes, 1993). Los taxa que albergan estas entidades, respectivamente, son cuatro especies de conejo (*Sylvilagus audubonii*, *S. floridanus*, *S. cunicularius* y *Romerolagus diazi*) y dos de liebre (*Lepus californicus* y *L. callotis*; Nelson, 1909; Cervantes, 1993). Tlaxcala es la entidad federativa más pequeña de la República Mexicana y está rodeada en su mayor parte por los estados de México y Puebla. Por lo tanto, su ubicación geográfica permite predecir que esa parte del país también debe presentar un número de especies de lepóridos comparativamente alto.

Sin embargo, en Tlaxcala se han realizado escasos estudios faunísticos y no permiten confirmar o refutar esta suposición. Esta condición no solamente limita el conocimiento de la diversidad de mamíferos mexicanos sino que dificulta la planeación de estrategias de conservación y uso sustentable de los recursos faunísticos de esa región del país. Esta situación cobra importancia debido a la cercanía geográfica de Tlaxcala a la Ciudad de México, una de las ciudades más pobladas del mundo, lo cual implica un alto riesgo de impacto ambiental no deseado en las poblaciones de flora y fauna silvestres de esa entidad federativa.

La única información taxonómica disponible sobre conejos silvestres de Tlaxcala indica que existen tres especies (*S. floridanus*, *S. cunicularius* y *S. audubonii*) en sólo tres de los 60 municipios que integran la entidad: Atlangatepec, en el extremo norte de la entidad, Calpulalpan, en el oeste, y Huamantla, en el este (Nelson, 1909; Ceballos y Galindo, 1984; Cervantes y Montiel, 2005). Además, aunque *S. audubonii* fue registrado en Huamantla, no fue observado en Calpulalpan, a pesar de que ambas regiones presentan hábitats con características muy similares. Este panorama indica que existen amplias zonas de Tlaxcala donde no se ha informado sobre la ocurrencia de conejos ni a qué taxón pertenecen en caso de haberlos observado.

Un lugar con características ambientales similares a los municipios mencionados previamente es el Municipio de Ixtacuixtla de Mariano Matamoros, en el centro-sur de Tlaxcala. Esta área se encuentra en un ambiente donde las variables climáticas, suelo y vegetación conforman ecosistemas de zonas áridas (Rzedowski, 1986). Esto es, la escasez de precipitación, su estacionalidad, suelo escaso y sustrato pedregoso, y asociaciones vegetales adaptadas a zonas áridas como matorrales y pastizales con manchones de árboles bajos. Actualmente no existen registros taxonómicos publicados en la literatura científica de la presencia de lepóridos en este municipio, pero la generación de dicha información enriquecería sustancialmente el conocimiento de las especies de esa región de la entidad. Sin embargo, aunque un estudio ecológico reciente reportó la dieta de *Sylvilagus floridanus* en el Municipio de Ixtacuixtla (Hudson *et al.*, 2005), este reporte no

documentó la identidad taxonómica de la especie de *Sylvilagus* estudiada. La ubicación intermedia de Ixtacuixtla, tipo corredor, en relación a los Municipios de Calpulalpan y Huamantla, lo hace estratégico para comprender la ocurrencia de conejos silvestres en Tlaxcala. Por lo tanto, de acuerdo con los antecedentes, se esperaba que *S. floridanus*, *S. cunicularius* y *S. audubonii* habiten la región de Ixtacuixtla. El propósito de este estudio es, entonces, identificar las especies de conejos silvestres que ocurren en el Municipio de Ixtacuixtla, Tlaxcala, para confirmar esa suposición.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio comprendió los 65 km² del Municipio de Ixtacuixtla (19°22' a 19°19' latitud norte y 98°24' a 98°20' longitud oeste), a 14 km al oeste de la ciudad de Tlaxcala y a una elevación sobre el nivel del mar de 2250 - 2600 m (Secretaría de Programación y Presupuesto, 1987a). La vegetación está formada por pastizal, bosque de encino (*Quercus*), matorral xerófilo y bosque de junípero (*Juniperus*; Acosta *et al.*, 1990; Santacruz, 1996; Hernández y Juárez, 1999). El clima es templado-subhúmedo, con precipitaciones en verano y un porcentaje de lluvias inverso menor a 5% (Secretaría de Programación y Presupuesto, 1987b).

De febrero de 1998 a junio de 1999 se realizaron 12 salidas de campo para coleccionar conejos silvestres utilizando trampas Tomahawk no. 106 (con cebo de alfalfa) y escopeta calibre 16. Las colectas se hicieron al amparo del permiso de colector expedido por la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales no. FAUT-002 a favor del primer autor. Las colectas se realizaron en las épocas de sequía (noviembre-abril) y de lluvia (mayo-octubre). Para cada ejemplar colectado se registraron la fecha, el sexo, condición reproductiva, sus medidas (mm) corporales convencionales (longitud total, longitud de la cola vertebral, longitud de la pata trasera y la longitud de la oreja; Hall, 1981) y el peso (g). Asimismo, se registró el tipo de vegetación (Rzedowski, 1986) del lugar de colecta, su elevación (m) sobre el nivel del mar y su posición geográfica con ayuda de un mapa topográfico y un geoposicionador. Los especímenes colectados se prepararon de manera convencional (Hall 1981; Ramírez-Pulido *et al.*, 1989) como ejemplares de museo (pieles, esqueletos, cráneos) y quedaron depositados en la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), en la Ciudad de México.

Para identificar a qué especie pertenecía cada ejemplar colectado se emplearon los criterios definidos por Hall (1981) y Cervantes y Lorenzo (1997). Por lo tanto, también se tomaron diferentes medidas (mm) craneales de los ejemplares (Orr, 1940; Diersing y Wilson, 1980), importantes en la taxonomía de las especies, usando un vernier a un nivel de precisión de 0.1 mm: longitud mayor del cráneo; profundidad del rostro; longitud de la bula timpánica; profundidad de la bula timpánica; longitud de la hilera de dientes del maxilar; longitud de la hilera de dientes de la mandíbula; anchura de la caja craneal; longitud del puente palatal; longitud de los nasales; anchura a través de los nasales; anchura del arco cigomático; altura del ramus mandibular; constricción postorbital;



anchura del canal infraorbital; diámetro del meato auditivo externo y longitud basilar.

Para distinguir entre ejemplares adultos y jóvenes se examinó la condición del pelaje (Nelson, 1909; Diersing y Wilson, 1980) y la fusión de la sutura exoccipital-supraoccipital del cráneo de acuerdo con los detalles proporcionados por Hoffmeister y Zimmerman (1967). Solamente los ejemplares con dicha sutura fusionada, visible (categoría III) y no visible (categoría IV), fueron considerados adultos. Asimismo, se examinaron otros ejemplares de museo provenientes de Tlaxcala que ya se encontraban depositados en el Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala, en la CNMA y en la Colección de Mamíferos (UAMI) de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.

El análisis estadístico de los datos se efectuó con el paquete estadístico ESTATISTICA, el que fue ejecutado en el Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala.

RESULTADOS

Colecciones mastozoológicas. La búsqueda de información en los acervos biológicos reveló la existencia de 59 ejemplares colectados en diferentes sitios del estado de Tlaxcala (Apéndice 1), de los que dos son *S. floridanus* (CNMA-27660 y 26442), tres *S. cunicularius* (UAMI-1870, 1871 y 4244) y 54 *S. floridanus* (UAMI-9-12, 927, 1872-1894, 1896-1910, 2288-2294, 4245, 4859 y 6784). Las localidades de colecta de estos ejemplares corresponden a los municipios de Altzayanca, Calpulalpan, Ixtacuixtla, Nanacamilpa, Sanctórum, Terrenate, Tlaxcala y Tlaxco. Asimismo, se encontraron ejemplares de conejos y liebres silvestres en la CNMA procedentes del Municipio de Atlangatepec (Cervantes y Montiel, 2005).

Colecta de campo. En el presente estudio se colectaron 27 conejos silvestres (Apéndice 2) de los que 19 ejemplares (9 hembras y 10 machos) se identificaron como *Sylvilagus floridanus* y ocho (7 hembras y 1 macho) como *S. cunicularius*. Esta identificación se basó en ejemplares adultos y consideró, principalmente, las características externas de color del pelaje, las medidas somáticas convencionales, incluyendo el peso, así como las dimensiones del cráneo (Diersing y Wilson, 1980; Hall, 1981; Cervantes *et al.*, 1992; Cervantes y Lorenzo, 1997).

Identificación. El conejo *S. cunicularius* destacó por su mayor tamaño en las variables corporales (Cuadros 1 y 2) y craneales y por el color pardo más homogéneo del pelaje dorsal que el de *S. floridanus*. En todos los casos, estas características coincidieron ampliamente con las señaladas para estas especies en la literatura. Ningún ejemplar fue identificado como *S. audubonii*, especie que se caracteriza por ser el de menor tamaño de los tres taxa y cuyas bulas timpánicas son comparativamente más grandes que las de las otras dos especies.

Por ejemplo, los ejemplares grandes colectados de *S. cunicularius* y *S. floridanus* tuvieron un alto grado de fusión de la sutura exoccipital-supraoccipital del cráneo, por lo que fueron identificados como individuos de las categorías de edad 3 y 4 que corresponde a la categoría de edad adulto. Al agrupar por categoría y por especie a estos individuos, los valores de sus medidas

Cuadro 1. Medidas (mm) somáticas y craneales de ejemplares adultos de las categorías de edad 3 y 4 del conejo silvestre *Sylvilagus floridanus* colectados en el Municipio de Ixtacuixtla, Tlaxcala, México. n = número de ejemplares.

Variable	n	Media $\pm$ error estándar	Intervalo	Coefficiente de variación (%)
Longitud total del cuerpo	14	395.5 $\pm$ 6.14	335-424	5.6
Longitud de la cola vertebral	14	49 $\pm$ 1.51	38-58	3.8
Longitud de la pata trasera	14	79.07 $\pm$ 0.84	74-87	4.5
Longitud de la oreja	14	65.28 $\pm$ 0.82	61-71	2.7
Longitud mayor del cráneo	13	67.90 $\pm$ 0.71	62.62-70.79	3.6
Profundidad del rostro	13	12.84 $\pm$ 0.19	11.53-14.11	5.3
Longitud de la bula timpánica	13	10.60 $\pm$ 0.12	9.72-11.32	4.1
Profundidad de la bula timpánica	13	19.97 $\pm$ 0.22	18.13-20.85	3.8
Longitud de la hilera de dientes de la maxila	13	13.63 $\pm$ 0.14	12.35-14.2	3.7
Anchura de la caja craneal	13	23.15 $\pm$ 0.23	22.05-24.57	3.5
Longitud del puente palatal	13	6.14 $\pm$ 0.14	5.03-6.95	8.1
Longitud de los nasales	13	29.93 $\pm$ 0.43	26.36-31.87	5.0
Anchura de los nasales	14	14.55 $\pm$ 0.25	13.32-15.97	6.3
Anchura del arco cigomático	13	33.44 $\pm$ 0.30	31.62-35	3.1
Altura del ramus mandibular	13	10.38 $\pm$ 0.13	9.25-10.96	4.4
Longitud de la hilera de dientes de la mandíbula	13	14.09 $\pm$ 0.13	13.29-15.03	3.2
Constricción postorbital	14	12.34 $\pm$ 0.2	11.09-13.64	6.0
Anchura del canal infraorbital	14	18.98 $\pm$ 0.3	17.36-21.49	5.8
Diámetro del meato auditivo externo	13	5.16 $\pm$ 0.09	4.76-5.99	6.2
Longitud basilar	12	51.80 $\pm$ 0.72	47.33-54.6	4.6

somáticas indican que es evidente que *S. cunicularius* tiene una longitud total corporal promedio mayor que *S. floridanus* (U de Mann Whitney = 84, $P < 0.0001$), lo mismo que la longitud mayor del cráneo (U de Mann Whitney = 78, $P < 0.0001$). Similarmente, la biomasa en peso (g) de *S. cunicularius* es notablemente mayor (U de Mann Whitney = 84, $P < 0.0001$).

Evidencias de reproducción. Las evidencias de la condición reproductiva de los ejemplares permitieron confirmar la categoría de edad de los adultos y las épocas del año de su actividad reproductiva. Por ejemplo, en el caso de *S. floridanus*, una hembra de categoría de edad 4 (longitud total 421 mm, longitud mayor del cráneo 68.64 mm, peso 1175 g) gestaba tres fetos aparentemente a término, dos en el cuerno uterino derecho (92 y 87 mm) y uno en el izquierdo (90 mm).



Cuadro 2. Medidas (mm) somáticas y craneales de ejemplares adultos de las categorías de edad 3 y 4 del conejo silvestre *Sylvilagus cunicularius* colectados en el Municipio de Ixtacuixtla, Tlaxcala, México. n = número de ejemplares.

Variable	n	Media $\pm$ error estándar	Intervalo	Coefficiente de variación (%)
Longitud total del cuerpo	6	486.33 $\pm$ 7.72	472-518	3.5
Longitud de la cola vertebral	6	69.16 $\pm$ 2.77	62-77	8.9
Longitud de la pata trasera	6	99.16 $\pm$ 1.37	94-102	3.1
Longitud de la oreja	6	85 $\pm$ 1.67	80-92	4.4
Longitud mayor del cráneo	6	81.84 $\pm$ 0.52	79.69-83.1	1.4
Profundidad del rostro	6	15.48 $\pm$ 0.17	14.9-15.93	2.5
Longitud de la bula timpánica	6	11.5 $\pm$ 0.06	11.32-11.7	1.2
Profundidad de la bula timpánica	6	22.98 $\pm$ 0.22	22.3-23.63	2.1
Longitud de la hilera de dientes de la maxila	6	16.41 $\pm$ 0.12	15.97-16.89	1.6
Anchura de la caja craneal	6	25.89 $\pm$ 0.24	24.81-26.5	2.1
Longitud del puente palatal	6	8.54 $\pm$ 0.12	8.09-8.98	3.2
Longitud de los nasales	6	36.33 $\pm$ 0.67	34.6-38.67	4.1
Anchura de los nasales	6	15.42 $\pm$ 0.40	14.01-16.63	5.8
Anchura del arco cigomático	6	38.66 $\pm$ 0.70	36.22-40.82	4.0
Altura del ramus mandibular	6	13.78 $\pm$ 0.11	13.46-14.25	1.8
Longitud de la hilera de dientes de la mandíbula	6	16.92 $\pm$ 0.19	16.16-17.52	2.5
Constricción postorbital	6	15.4 $\pm$ 0.26	14.43-16.04	3.7
Anchura del canal infraorbital	6	21.38 $\pm$ 0.48	19.43-22.52	5
Diámetro del meato auditivo externo	6	5.59 $\pm$ 0.06	5.42-5.86	2.6
Longitud basilar	6	62.37 $\pm$ 0.37	61.32-63.5	1.2

Asimismo, se registraron cuatro hembras lactando en fechas que representan un amplio período del año (30 abril, 1 y 5 de junio y 14 de diciembre). Estos ejemplares, típicamente reproductivos, mostraron dimensiones corporales grandes, incluyendo peso (respectivamente: longitud total 403, 420 408 y 370 mm; longitud mayor del cráneo 70.79, 70.7, 69.59 y 62.62 mm; peso 1050, 975, 950 y 875 g), lo que corrobora claramente su condición adulta (edades 4, 3, 4 y 4).

Sin embargo, también se registraron hembras adultas (edades 4, 3 y 3) inactivas reproductivamente en fechas de invierno e inicios de primavera: 21 de diciembre, 14 de febrero, 18 de febrero y 16 de abril (longitud total 335, 382 y 397 mm; longitud mayor del cráneo 64.91, 64.36 y 65.82 mm; peso 815, 975 y 825 g).

Se colectaron tres machos adultos, edad 4, de *S. floridanus* con testículos escrotados en el



primer cuatrimestre del año (19 de febrero, 16 de abril y 30 de abril, respectivamente) de tamaño grande (longitud total 368, 402 y 401 mm; longitud mayor del cráneo 68.64, 69.55 y 69.22 mm; peso 850, 850 y 865 g). Se capturaron cuatro ejemplares de la misma especie durante el verano y cuyos testículos también estaban escrotados, dos de edad 3 (3 de mayo y 21 de mayo) y dos de edad 4 (ambos del 1 de junio). Sus medidas corporales, igualmente, fueron grandes (longitud total 399, 363, 402 y 401 mm; longitud mayor del cráneo 68.93, 65.96, ? y 69.01 mm; peso 805, 895, 865 y 780 g). En contraste, dos machos jóvenes (edad 2) colectados el 8 de febrero y el 14 de agosto (longitud total 381 y 340 mm; longitud mayor del cráneo 64.91 y 60.01 mm; peso 600 y 300 g) no tenían los testículos escrotados por lo que probablemente no estaban sexualmente activos.

En cuanto a *Sylvilagus cunicularius*, se colectaron dos hembras gestantes el 3 de junio, una (edad 3, longitud total 501 mm, longitud mayor del cráneo 81.14 mm, peso 1800 g) con tres fetos (dos en el cuerno uterino derecho: 82.8 y 72 mm y uno en el izquierdo: 71.2 mm). La otra hembra (edad 4, longitud total 518 mm, longitud mayor del cráneo 81.73 mm, peso 1500 g) gestaba dos embriones (ambos en el cuerno uterino derecho: 2.17 y 2.24 mm), y mostraba una cicatriz uterina de una reabsorción en el cuerno uterino izquierdo. Una hembra, colectada el 19 de abril, se encontró lactando (edad 4, longitud total 472 mm, longitud mayor del cráneo 82.59 mm, peso 1500 g). Dos hembras, colectadas el 20 de marzo (edades 3 y 3, longitud total 472 y 479 mm, longitud mayor del cráneo 81.73 y 83.10 mm, peso 1450 y 1500 g, respectivamente), no estuvieron gestantes ni lactantes. También se colectaron dos hembras jóvenes que no mostraban evidencias reproductivas, una el 11 de mayo y otra el 4 de junio (edades 1 y 2; longitud total 332 y 446 mm; longitud mayor del cráneo 60.50 y 71.18 mm; peso 505 y 1210 g). El único macho colectado de *S. cunicularius* fue un macho adulto (edad 4; longitud total 476 mm, longitud mayor del cráneo 82.83 mm) del 1 de junio que pesaba 1600 g y tenía los testículos escrotados.

Tipos de vegetación. Las asociaciones vegetales en donde se encontraron ambas especies de conejos fueron identificadas como: matorral xerófilo (con dominancia de *Eisenharthia*, *Amelanchier*, *Bouvardia* y *Rhus*), pastizal, bosque de encinos (*Quercus*), bosque de juniperos (con dominancia de *Juniperus deppeana*) y bosque de pinos (*Pinus*). Además fue común encontrar a las dos especies de conejos en áreas de cultivo como: maíz, trigo, cebada, alfalfa, frijol y hortalizas, que son los principales tipos cultivos que se encuentran en ese municipio. En el matorral xerófilo se colectaron nueve *S. floridanus* y seis *S. cunicularius*, en el bosque de juniperos siete *S. floridanus* y un *S. cunicularius*. En el bosque de encinos se colectaron sólo tres *S. floridanus* mientras que en el bosque de pinos solo un *S. cunicularius*.

DISCUSIÓN

Las especies de conejos encontradas en el Municipio de Ixtacuixtla, Tlaxcala, fueron *Sylvilagus floridanus* y *S. cunicularius*, mismas que también fueron registradas en terrenos de los Municipios de Calpulalpan (Ceballos y Galindo, 1984), Atlangatepec, Tlaxcala (Cervantes y Montiel, 2005) y en San Juan Tetla, Municipio Texmelucan, Puebla (*S. floridanus*, CNMA 26442-16443 y *S.*



cunicularius, CNMA 23564-23573), los tres sitios relativamente cercanos a nuestra área de estudio. Las subespecies documentadas aquí, *Sylvilagus floridanus orizabae* y a *S. cunicularius cunicularius*, tienen pocos registros de ocurrencia en esa región geográfica. Además, los ejemplares de *S. cunicularius* colectados en este estudio son valiosos porque se ubican en el extremo oriente de la distribución geográfica de dicha especie. Ambas especies de conejos se encontraron asociadas a vegetación de matorral xerófilo y bosque de *Juniperus*, principalmente. Estas asociaciones vegetales forman el paisaje típico que se encuentra en la mayor parte del estado de Tlaxcala.

En contraste con *Sylvilagus audubonii*, estas dos especies de lepóridos son de amplia distribución geográfica en el país y adaptables a diferentes tipos de hábitat. Por ejemplo, ambos taxa pueden ocurrir en varios ecosistemas tropicales y templados (Cervantes, 1993). Sin embargo, se desconoce a qué nivel su presencia puede ser afectada por cambios en las condiciones de su hábitat, lo que sería de importancia para el área de Tlaxcala por su proximidad a la Ciudad de México.

Sin embargo, nuestro estudio no registró al conejo *S. audubonii*, aunque su presencia se ha mencionado de pocos kilómetros de nuestra área de estudio (Apam, Hidalgo; Ceballos y Galindo, 1984). Aunque el hábitat conocido de esta especie es zonas áridas abiertas (Leopold, 1972), bosques de *Juniperus* (Chapman y Willner, 1978) y matorral xerófilo, es factible que dicha especie requiera zonas más abiertas, más áridas, o ambas. Inclusive, es probable que exista presión ecológica hacia *S. audubonii* de parte de *S. floridanus*, como se ha documentado en otras localidades con los conejos *S. nuttallii* (Chapman *et al.*, 1982) y *S. bachmani* (Chapman y Verts, 1969). La veracidad de estas hipótesis queda por corroborarse. Documentar la presencia o ausencia de *S. audubonii* en esta región del país es importante pues se trata de la posición más sureña del área de distribución geográfica de la especie. Además, a pesar de su amplia distribución es una especie que se restringe a ocupar áreas de condiciones ecológicas áridas solamente.

La documentación de la presencia de las especies de conejo reportadas aquí fue robusta y contundente. Por un lado, los valores promedio de las variables somáticas de los *S. floridanus* de Ixtacuixtla, Tlaxcala, se encuentran en el intervalo registrado para la misma especie (Nelson, 1909; Diersing y Wilson, 1980; Hall, 1981), con excepción de la variable longitud de la pata trasera, que resultó ser más pequeña en especímenes de Ixtacuixtla. Sin embargo, la variación en variables somáticas puede depender, en parte, a que no todas las medidas somáticas son tomadas por una misma persona (Yates *et al.*, 1979). De las 15 variables craneales que se midieron, la anchura de la caja craneal tiende a ser de menor tamaño y la longitud del puente palatal y altura del ramus mandibular lucen más grandes en conejos de Ixtacuixtla, Tlaxcala, que el registro para conejos del centro de México reportado por Diersing y Wilson (1980). Estas evidencias apoyan observaciones en *S. floridanus orizabae*, de Puebla, México, Distrito Federal y Tlaxcala, donde se ha encontrado que se presenta un cambio gradual en el aumento del tamaño del este al oeste, a través del Altiplano Mexicano y el Eje Volcánico Transversal (Diersing y Wilson, 1980). En *S. cunicularius*, se encontró que la longitud de la cola vertebral parece ser mayor de lo registrado hasta ahora (Nelson, 1909; Diersing y Wilson, 1980; Hall, 1981). En la región craneal de *S. cunicularius*, la anchura de la caja craneal y la profundidad de la bula auditiva fueron menores en



conejos de Ixtacuixtla, Tlaxcala, que lo reportado para ese taxón por Diersing y Wilson (1980).

La determinación de la condición de individuo adulto utilizando los criterios del pelaje y las suturas craneales recomendados por Nelson (1909), Hoffmeister y Zimmerman (1967) y por Diersing y Wilson (1980) resultaron satisfactorios con los ejemplares colectados en este estudio. De esta manera, fue posible determinar la categoría de edad de los ejemplares y relacionar esta condición a la talla del ejemplar. Así, el pelaje, la edad y el tamaño definieron claramente la identidad de las especies. Este procedimiento es fundamental para la adecuada determinación de los ejemplares a nivel de especie en los conejos y liebres silvestres de México.

Adicionalmente, esos criterios se complementaron con la información proporcionada por la detección de los eventos reproductivos en los ejemplares. De esta manera, la asignación de un ejemplar a la categoría de adulto se efectuó con mayor solidez. Por otro lado, la condición reproductiva del material colectado proporcionó información valiosa que pocas veces es registrada en esas especies.

De la especie *S. floridanus*, se colectó un mayor número de conejos con actividad reproductora, como hembras gestantes, lactantes, y machos con testículos escrotados y conejos juveniles, en los meses de febrero a julio, lo que evidencia intensa actividad reproductiva asociada al período de lluvias que en la zona de estudio se registra de mayo a octubre (INEGI, 1997). Similarmente, en *S. cunicularius* los meses con mayor número de hembras preñadas, juveniles y machos con testículos escrotados fue entre marzo y junio. Los resultados de este estudio coinciden con reportes de otras regiones del área de distribución de estas especies en que la abundancia de recursos puede moldear las épocas de actividad reproductiva de las especies de conejos silvestres.

En conclusión, este estudio aporta información nueva y relevante sobre la presencia, y sus características morfológicas y reproductivas, de las especies de conejos silvestres de un área con vegetación típica del estado de Tlaxcala, el Municipio de Ixtacuixtla, que no había sido explorado mastofaunísticamente. No obstante la información obtenida, el conocimiento de los conejos silvestres en Tlaxcala es escaso todavía. Como en otros lugares del país, la cacería ilegal sucede en el área de estudio. Sin embargo, no se observaron otras amenazas mayores para la supervivencia de los lepóridos de la región. Es recomendable efectuar una prospección diseñada específicamente para evaluar otros riesgos para la fauna silvestre del lugar. Por lo tanto, es necesario continuar haciendo investigación básica sobre su conocimiento para la conservación y aprovechamiento sustentable de sus poblaciones.

AGRADECIMIENTOS

J. Vargas y Y. Hortelano brindaron ayuda para la curación de los ejemplares en la Colección Nacional de Mamíferos, Instituto de Biología, UNAM. M. L. Rodríguez auxilió en la colecta de ejemplares. J. Ramírez P. permitió examinar los ejemplares de la Colección Mastozoológica de la Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa. M. Martínez-Gómez y R. E. Hudson permitieron el uso de instalaciones en el Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma

de Tlaxcala. El Instituto de Biología, UNAM, la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y el Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala, financiaron parcialmente este proyecto. Dedicamos este trabajo a los habitantes de las zonas rurales del Municipio de Ixtacuixtla, estado de Tlaxcala. La revisión de autores anónimos mejoró la elaboración de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Acosta, R., M. Sánchez, P. Cervantes y J. L. Delgado. 1990. *Listado preliminar de la flora fanerogámica y micológica del estado de Tlaxcala*. Folleto No. 12, Jardín Botánico Tizatlán-Gobierno del Estado de Tlaxcala, Tizatlán, Tlaxcala.
- Ceballos, G. G. y C. L. Galindo. 1984. *Mamíferos silvestres de la Cuenca de México*. Limusa, México, D. F.
- Cervantes, F. A., C. Lorenzo, J. Vargas y T. Holmes. 1992. *Sylvilagus cunicularius*. *Mammalian Species*, 412:1-4.
- Cervantes, F. A. 1993. Conejos y Liebres Silvestres de México. *Ciencia y Desarrollo*, 10:58-69.
- Cervantes, F. A. y C. Lorenzo. 1997. *Sylvilagus insonus*. *Mammalian Species*, 568:1-4.
- Cervantes, F. A., C. Lorenzo y Mark D. Engstrom. 1997. New records of the eastern cottontail rabbit (*Sylvilagus floridanus*) and the black-tailed jackrabbit (*Lepus californicus*) in México. *The Texas Journal of Science*, 49:75-77.
- Cervantes, F. A. y J. A. Montiel. 2005. Liebres (*Lepus*) y conejos (*Sylvilagus*) del Municipio de Atlangatepec, Tlaxcala. Pp. 101-112, in *Contribuciones Mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa* (V. Sánchez-Cordero y R. A. Medellín, eds.). Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México DF.
- Chapman, J. A. y B. J. Verts. 1969. Interspecific aggressive behavior in rabbits. *The Murrelet*, 50:17-18.
- Chapman, J. A. y G. R. Willner. 1978. *Sylvilagus audubonii*. *Mammalian Species*, 106:1-4.
- Chapman, J. A., J. G. Hockman and W. R. Edwards. 1982. Cottontails (*Sylvilagus floridanus* and allies). Pp. 83-123, in *Wild Mammals of North America: Biology, management, and economics* (J. A. Chapman y G. A. Feldhamer, eds.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Chapman, J. A. y G. Ceballos. 1990. The cottontails. Pp. 95-109, in *Rabbits, hares and pikas. Status survey and conservation action plan* (J. A. Chapman y J. E. C. Flux, eds.). International Union for Conservation of Nature and Natural Resource, Gland, Switzerland.
- Diersing, V. E. y D. E. Wilson. 1980. Distribution and Systematics of the rabbits (*Sylvilagus*) of west-central Mexico. *Smithsonian Contribution to Zoology*, 297:1-34.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*. Second edition, vol. I. John Wiley and Sons, New York.
- Hernández, H. y G. Juárez. 1999. Plantas medicinales de la comunidad de la Trinidad Tenexyecac,

- Municipio de Ixtacuixtla, Tlaxcala. Tesis de Licenciatura. Biología Agropecuaria. Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala, México.
- Hoffmeister, D. F. y E. G. Zimmerman. 1967. Growth of the skull in the cottontail (*Sylvilagus floridanus*) and its application to age-determination. *American Midland Naturalist*, 78:198-206.
- Hudson, R., L. Rodríguez-Martínez, H. Distel, C. Cordero, V. Altbacker and M. Martínez Gómez. 2005. A comparison between vegetation and diet records from the wet and dry season in the cottontail rabbit *Sylvilagus floridanus* at Ixtacuixtla, Central Mexico. *Acta Theriologica*, 50:377-389.
- INEGI. 1997. Anuario estadístico del estado de Tlaxcala. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México, D. F.
- Leopold, A. L. 1972. *Wildlife of Mexico. The game birds and mammals*. Second ed. The University of California Press, Berkeley.
- Luiselli Fernández, C. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001 Protección Ambiental - Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestres - Categorías de Riesgo y Especificaciones para su Inclusión, Exclusión o Cambio - Lista de Especies en Riesgo. Diario Oficial de la Federación, miércoles 6 de marzo de 2002.
- Nelson, E. W. 1909. The rabbits of North America. *North American Fauna*, 29:9-287.
- Orr, R. T. 1940. Rabbits of California. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*, 19:1-227.
- Ramírez-Pulido, J., I. Lira, S. Gaona, C. Müdespacher y A. Castro. 1989. *Manejo y mantenimiento de colecciones mastozoológicas*. Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, México, D. F.
- Ramírez-Pulido, J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 21(1):21-82.
- Ruedas, L. A. 1998. Systematics of *Sylvilagus* Gray, 1867 (Lagomorpha: Leporidae) from South-western North America. *Journal of Mammalogy*, 79:1355-1378.
- Rzedowski, J. 1986. *Vegetación de México*. LIMUSA. México. D. F.
- Santacruz, N. 1996. Estudio florístico taxonómico del género *Quercus* en el Estado de Tlaxcala. Tesis de Licenciatura. Biología Agropecuaria. Universidad Autónoma de Tlaxcala.
- Secretaría de Programación y Presupuesto. 1987a. Regionalización fisiográfica. Carta estatal del Estado de Tlaxcala. Dirección General del Territorio Nacional.
- Secretaría de Programación y Presupuesto. 1987b. Climas. Carta estatal. Del Estado de Tlaxcala. Dirección General de Geografía del Territorio Nacional.
- Villa, B. and F. A. Cervantes. 2003. *Los mamíferos de México*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y Grupo Editorial Iberoamérica. México, Distrito Federal, México.
- Yates, T. H., H. Genoways y J. K. Jones. 1979. Rabbits (Genus *Sylvilagus*) of Nicaragua. *Mammalia*, 43:113-124.



APÉNDICES

Apéndice 1. Número de catálogo, sexo y localidad de colecta de los conejos silvestres *Sylvilagus floridanus* y *S. cunicularius* del estado de Tlaxcala encontrados en los catálogos de la Colección de Mamíferos (UAMI) de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.

Sylvilagus floridanus

1895, Macho, Tlaxcala: 10 Km E Calpulalpan Sanctórum
1891, Macho, Tlaxcala: 10 Km E Calpulalpan Sanctórum
1892, Hembra, Tlaxcala: 10 Km E Calpulalpan Sanctórum
1894, Macho, Tlaxcala: 10 Km E Calpulalpan Sanctórum
1896, Macho, Tlaxcala: 10 Km E Calpulalpan Sanctórum
1893, Hembra, Tlaxcala: 10 Km E Calpulalpan Sanctórum
4859, Macho, Tlaxcala: 10 Km E Tlaxco, Tlaxco
1885, Macho, Tlaxcala: 10 Km E Calpulalpan Calpulalpan
1884, Hembra, Tlaxcala: 10 Km E Calpulalpan Calpulalpan
1881, Hembra, Tlaxcala: 10 Km E Calpulalpan Calpulalpan
1882, Hembra, Tlaxcala: 10 Km E Calpulalpan Calpulalpan
1883, Hembra, Tlaxcala: 10 Km E Calpulalpan Calpulalpan
1886, Hembra, Tlaxcala: 12.5 Km E Calpulalpan Calpulalpan
1889, Hembra, Tlaxcala: 12.5 Km E Calpulalpan Calpulalpan
1887, Hembra, Tlaxcala: 12.5 Km E Calpulalpan Calpulalpan
1888, Macho, Tlaxcala: 12.5 Km E Calpulalpan Calpulalpan
2293, Macho, Tlaxcala: 13 Km W, 14 Km S Apizaco, Tlaxcala
1872, Macho, Tlaxcala: 13 Km W, 14 Km S Apizaco, Tlaxcala
1890, Hembra, Tlaxcala: 15 Km W Calpulalpan Tlaxcala
4245, Hembra, Tlaxcala: 2 Km S Atotonilco, Tlaxco
1902, Macho, Tlaxcala: 2 Km S, 5 Km W La Soledad, Calpulalpan
1901, Macho, Tlaxcala: 2 Km S, 5 Km W La Soledad, Calpulalpan
1900, Hembra, Tlaxcala: 2 Km S, 5 Km La Soledad, Calpulalpan
1873, Macho, Tlaxcala: 3 Km N Calpulalpan, Calpulalpan
2291, Macho, Tlaxcala: 4 Km E Altzayanca, Altzayanca
2292, Macho, Tlaxcala: 4 Km E Altzayanca, Altzayanca
927, Macho, Tlaxcala: 4 Km N, 19 Km W Tlaxcala, Ixtacuixtla
2290, Hembra, Tlaxcala: 4 Km S, 6 Km W Altzayanca, Altzayanca
10, Hembra, Tlaxcala: 5 km NW Tlaxco, Tlaxco
12, Hembra, Tlaxcala: 5 Km NW Tlaxco, Tlaxco
9, Macho, Tlaxcala: 5 Km NW Tlaxco, Tlaxco
11, Hembra, Tlaxcala: 5 Km NW Tlaxco, Tlaxco



Apéndice 1.- Continuación.

- 2289, Macho, Tlaxcala: 6 Km S Atzayanca, Atzayanca
1903, Hembra, Tlaxcala: 6 Km S La Soledad, Nanacamilpa
1904, Macho, Tlaxcala: 6 Km S La Soledad, Nanacamilpa
1905, Hembra, Tlaxcala: 6 Km S La Soledad, Nanacamilpa
2288, Hembra, Tlaxcala: 6 KmS, 5 Km E Atzayanca, Atzayanca
1907, Hembra, Tlaxcala: 6 Km W Tlaxco, Tlaxco
1908, Hembra, Tlaxcala: 6 Km W Tlaxco, Tlaxco
1909, Hembra, Tlaxcala: 6 Km W Tlaxco, Tlaxco
1910, Hembra, Tlaxcala: 6 Km W Tlaxco, Tlaxco
1906, Macho, Tlaxcala: 6 Km W Tlaxco, Tlaxco
1879, Hembra, Tlaxcala: 8 KmS Calpulalpan, Calpulalpan
1876, Hembra, Tlaxcala: 8 KmS Calpulalpan, Calpulalpan
1878, Hembra, Tlaxcala: 8 KmS Calpulalpan, Calpulalpan
1880, Hembra, Tlaxcala: 8 KmS Calpulalpan, Calpulalpan
1877, Macho, Tlaxcala: 8 KmS Calpulalpan, Calpulalpan
2294, Hembra, Tlaxcala: Emiliano Zapata, Terrenate
1897, Macho, Tlaxcala: La Soledad, Calpulalpan
1898, Hembra, Tlaxcala: La Soledad, Calpulalpan
1899, Hembra, Tlaxcala: La Soledad, Calpulalpan
6784, Hembra, Tlaxcala: Monte La Malinche 2 Km S, 11 Km Huamantla
1874, Hembra, Tlaxcala: San Marcos, 5 Km N Calpulalpan, Calpulalpan
1875, Macho, Tlaxcala: San Marcos, 5 Km N Calpulalpan, Calpulalpan

Sylvilagus cunicularius

- 4244, Hembra, Tlaxcala: Las Lajas, 3 Km NE Santa María, Atzayanca
1871, Hembra, Tlaxcala: 10 Km E Calpulalpan, Sanctórum
1870, Macho, Tlaxcala: 10 Km E Calpulalpan, Sanctórum



Apéndice 2. Localidades de colecta de los conejos silvestres *Sylvilagus floridanus* y *S. cunicularius* capturados en el Municipio de Ixtacuixtla, Tlaxcala, México.

Sylvilagus floridanus

Tlaxcala: 1.0 km E Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2200m.
Tlaxcala: 1.0 km E Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2220m.
Tlaxcala: 1.5 km E Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2260m.
Tlaxcala: 1.5 km NE Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2300m.
Tlaxcala: 1.9 km NE Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2280m.
Tlaxcala: 1.05 km ENE Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2280m.
Tlaxcala: Barranca El Tecojote, 4.1 km NNE Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2300m.
Tlaxcala: Barranca El Tecojote, 4.2 km NNE Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2300m.
Tlaxcala: 3.3 km NNW Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2400m.
Tlaxcala: 2.9 km NW Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2250m.
Tlaxcala: 3.2 km NW Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2300m.
Tlaxcala: Barranca El Portezuelo, 1.2 km NNW Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2220m.
Tlaxcala: Barranca El Portezuelo, 1.3 km NNW Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2220m.
Tlaxcala: Barranca El portezuelo, 4.1 km NNW Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2380m.
Tlaxcala: Barranca La Tortola, 1.0 km NE Santa Cruz El porvenir, Municipio. Mariano Matamoros, 2300m.
Tlaxcala: Cerro La Trompeta, 1.5 km NNE Santa Cruz El Porvenir, Municipio. Mariano Matamoros, 2400m.
Tlaxcala: 0.5 km WSW Santa Cruz, Techachalco, Municipio. Panotla, 2300m.

Sylvilagus cunicularius

Tlaxcala: 1.8 km NE Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2260m.
Tlaxcala: Barranca El Portezuelo, 1.4 km NW Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2260m.
Tlaxcala: 0.8 km N Santa Cruz El Porvenir, Municipio. Mariano Matamoros, 2300m.
Tlaxcala: 2.0 km N Santa Cruz El Porvenir, Municipio. Mariano Matamoros, 2340m.
Tlaxcala: Cerro El Pueblo, 3.3 km N Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2460m.
Tlaxcala: Cerro El Pueblo, 4.0 km N Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2360m.
Tlaxcala: Cerro El Pueblo, 3.5 km NNW Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2500m.
Tlaxcala: 3.1 km NNW Ixtacuixtla, Municipio. Mariano Matamoros, 2380m.



LA DIVERSIDAD ALFA, BETA Y GAMMA DE LA MASTOFAUNA EN LA SIERRA DE SANTA MARTA, VERACRUZ, MÉXICO

Alvar González Christen

Instituto de Investigaciones Biológicas. Universidad Veracruzana. Av. Luis Castelazo s/n, Col. Industrial Las Animas. CP 91190 Xalapa, Veracruz, México. CE: agonzalez@uv.mx; gonalvar@gmail.com

Resumen: Con base en 2,315 registros, se reporta la diversidad alfa, beta y gamma de los mamíferos de la Sierra de Santa Marta. La diversidad gamma de los mamíferos fue de 73 especies. La diversidad alfa mostró valores entre 9 a 48 especies por localidad y de 9 a 65 por tipo de vegetación. La diversidad beta entre localidades fue, en promedio, de $\beta_w = 0.74$ y de $\beta_w = 0.65$ para la vegetación.

Palabras clave: Diversidad de mamíferos, Veracruz, Los Tuxtlas, diversidad beta.

Abstract: Analysis of alpha, beta and gamma diversity is reported based on 2315 mammals specimens from Sierra de Santa Marta Veracruz, México. Gamma diversity was 73 species. Alfa diversity showed a range from 9 to 48 species by locality and 9 to 65 by vegetation type. Average Beta diversity between localities and between vegetation type was $\beta_w = 0.74$ y de $\beta_w = 0.65$.

Keywords: Mammal diversity, Veracruz, Los Tuxtlas, Beta diversity.

INTRODUCCIÓN

Por su variedad de ecosistemas, la cantidad de especies de flora y fauna silvestres y por las endémicas, la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, ubicada al sureste del estado de Veracruz, ha sido reconocida como poseedora de una alta diversidad biológica. Presenta tres zonas núcleo, una es lo que se conoce como Sierra de Santa Marta. Es una porción montañosa con un marcado gradiente de altitud sobre el nivel del mar, que fluctúa de cero hasta 1680 metros. Políticamente está comprendida en seis municipios. La población en la Sierra es de origen nahua, zoque-popolucua y mestizos.

Es una región donde se presenta aproximadamente 35% de las especies de la flora y 70% de las de vertebrados reportados para el estado. De los mamíferos, se considera que pueden ocurrir 50% de las especies conocidas de Veracruz. La región es de especial interés por ser una de las pocas áreas del estado que aún conserva una buena representación de la fauna y flora nativas, a pesar de los asentamientos humanos y de la cercanía a grandes complejos petroquímicos. Si bien, los mamíferos de Santa Marta se conocen por los trabajos de Hall y Dalquest (1963), André

(1964), Hall (1981) y Coates-Estrada (1986), uno de los grandes problemas a que se enfrenta la conservación de este grupo en la zona es la carencia de estudios en ecología, distribución y diversidad.

Este trabajo tiene como objetivo dar a conocer qué mamíferos silvestres aún permanecen en la región, es decir, la diversidad alfa así como el recambio de especies (diversidad beta) entre las diferentes localidades y tipos de vegetación en la Sierra. Se menciona la composición taxonómica de la mastofauna en Santa Marta, señalando sus especies de carácter endémico o las protegidas por la NOM-059-SEMARNAT-2001 (SEMARNAT, 2002).

MÉTODOS

Área de estudio

La Sierra de Santa Marta cubre una superficie de 2445 Km² (Laborde, 2004), forma parte de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, al sur de Veracruz, entre los paralelos 18° 08' a 18° 35' latitud norte y los meridianos 94° 35' a 95° 02' de longitud oeste, comprende la zona más oriental del Eje Volcánico Transversal. El relieve de Santa Marta es irregular con lomeríos y pronunciadas cañadas de pendientes mayores a 35° y algunos conos adyacentes (Geissert, 2004). Destacan por su altura el volcán de Santa Marta (1680 m.s.n.m.) y Cerro Campanario (1180 m.s.n.m.). El principal volcán de la Sierra (Santa Marta) tiene una superficie de 111.94 Km². Presenta suelos de andosol órtico de origen volcánico y suelos lateríticos rojo amarillentos.

En el área de estudio se presentan tres zonas térmicas que permiten el desarrollo de los climas cálido; semicálido y templado. Altitud, topografía, ciclones y nortes son los principales factores que influyen en la manifestación de tres climas y cuatro subtipos climáticos (Fig. 1). La temperatura oscila de 17° a 36° C, la temperatura media anual es de 27.4° C. En el área de estudio se reconocen tres tipos de climas: el cálido húmedo, que es el predominante y de mayor extensión en la Sierra, está representado por los subtipos Af(m), Am(f), Am. con una temperatura media anual mayor a 26° C y hasta los 1000 m.s.n.m.; el semicálido húmedo (A)C(fm) representa un valor intermedio, con una temperatura media anual superior a 18° C, máxima de 22° C y se presenta en alturas entre 1 000 y 1 500 m.s.n.m.; y el clima templado C(fm), con una temperatura media anual menor a 18°C y que se presenta en una altitud superior a 1 500 m.s.n.m., por lo que sólo se le localiza en una pequeña porción en las partes altas de la sierra (Montes, 2003; Soto, 2004; SEMARNAT, 2005). La región se caracteriza por su precipitación cercana a los 5000 mm anuales donde la del mes más seco es superior a 60 mm, la estación de secas transcurre desde mediados de febrero hasta junio. Los ciclones y nortes convierten a la Sierra en una de las regiones más lluviosas del país (Soto, 2004), dando origen a un sistema de arroyos y ríos perennes que, finalmente, alcanzan al Golfo de México, drenando por cinco rutas: Coatzacoalcos, Golfo de México, Lago de Catemaco y las lagunas de Sontecomapan y del Ostión (Blanco, 2006) las cuales, a su vez, forman parte de las cuencas del Papaloapan y del Coatzacoalcos (INEGI, 1984; Vázquez *et al.*, 2004).

La Sierra de Santa Marta se ubica dentro de los municipios de Catemaco, Hueyapan de Ocampo,

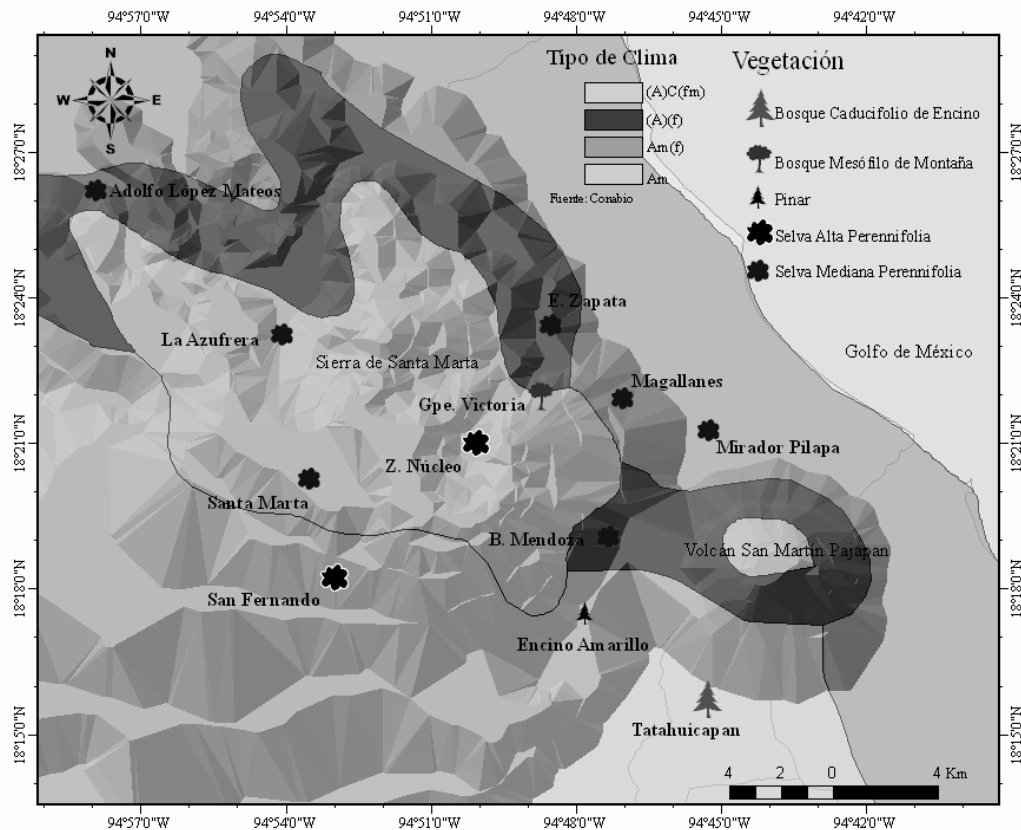


Figura 1. Localidades de colecta referenciadas a climas y tipos de vegetación.

Mecayapan, Pajapan, San Pedro Soteapan y Tatahuicapan de Juárez. En ella no hay grandes asentamientos humanos, las cabeceras municipales del área tienen alrededor de cinco mil habitantes en promedio (Laborde, 2004; Martínez y Ortiz, 2006). El origen de la población que habita en esta zona se remonta a las culturas preagrícolas mesoamericanas y, en la actualidad, está representada por grupos de origen zoque-popoloca y nahua, con poblaciones en decrecimiento, en tanto que el grupo mestizo está en crecimiento, tendencia que comenzó en los años cincuenta por el arribo de pequeños propietarios y ejidatarios (Blanco, 2006; Martínez y Ortiz, 2006).

“...La Sierra es parte del Neotrópico, está en la región Neotropical, subregión Caribeña (Morrone, 2001) y en la provincia florística del Golfo de México...” (Castillo y Laborde, 2004), alberga diferentes comunidades vegetales. Florísticamente la región se considera la porción más norteña de la selva alta perennifolia de América (Dirzo y Miranda, 1991). Para Santa Marta se estiman alrededor de 2 383 especies vegetales (Blanco, 2006), agrupadas en diversas comunidades florísticas. Las formaciones vegetales con representantes neotropicales son las más ampliamente



distribuidas, generalmente localizadas en las partes medias y bajas, si bien existen representantes de origen o distribución neártica ubicadas en las partes más altas de la Sierra.

La transformación del paisaje es marcada, tanto por la ganadería extensiva como por la agricultura trashumante; además, grandes y frecuentes incendios forestales producto de esta práctica han contribuido fuertemente en el proceso de fragmentación y desaparición del continuo vegetal de la Sierra. En esta región se trabajó en las unidades de vegetación que se describen a continuación:

Selva Alta Perennifolia. Esta comunidad es la de mayor riqueza de especies (406 spp., Vázquez, 2005) y distribución en la Sierra, pues se le localiza prácticamente desde el nivel del mar hasta los 1000 metros de altura. Se caracteriza por ser un bosque muy denso con árboles altos de más de 30 m y de troncos gruesos con diámetros de un metro o más y contrafuertes. La primera ramificación del árbol maduro se presenta por encima de los 15 m, en la composición florística de esta comunidad destacan, regionalmente, *Terminalia amazonia*, *Dialium guianense*, *Nectandra ambigens*, *Brosimum alicastrum*, *Poulsenia armata*, *Ficus yoponensis*, *Ficus tecolutensis*. Esta es la comunidad vegetal más abundante y extensa en Santa Marta.

Selva Mediana Perennifolia. Esta comunidad se presenta en forma de pequeños manchones en las laderas de las cañadas, se diferencia del tipo anterior por el menor talle alcanzado por las especies arbóreas, el dosel generalmente está por debajo de 20-25 m de alto, los contrafuertes de los árboles son también relativamente menores. Comparten muchas especies siendo características: *Ficus insipida*, *Turpina occidentalis*, *Rheedia edulis*, entre otras.

Bosque Caducifolio de Encino. Se localiza al sur de la Sierra de Santa Marta en altitudes de hasta 500 m, presenta un dosel bajo menor de 20 m, formado por la presencia de diversas especies de encino como *Quercus conspersa*, *Quercus glaucenses*, *Quercus oleoides* y *Quercus peduncularis*.

Pinar. Esta asociación se presenta también al sur de la Sierra de Santa Marta, pero en un gradiente altitudinal de 500 a 900 metros. Se trata de un bosque abierto monoespecífico del pino *Pinus oocarpa*.

Bosque mesófilo de montaña. Esta comunidad relictica se localiza en las partes más altas de la Sierra o en las laderas donde la exposición favorece la presencia de un clima templado, generalmente por encima de los 1 000 m, se caracteriza por la presencia de árboles de hasta 40 m de altura *Liquidambar styraciflua*, *Ulmus mexicana*, *Clethrha mexicana*, *Engelhardtia mexicana*, *Junglas olanchana* y otras plantas de origen boreal como el encino *Quercus skinneri*.

Las asociaciones vegetales señaladas se presentan en mosaicos florísticos en los que sus elementos se pueden encontrar intercalados. Es notoria la degradación ambiental de origen antropogénico y, en las partes bajas, de la Sierra sólo se presentan algunos fragmentos de vegetación dispersos, generalmente donde el acceso es más difícil. Una importante porción de la Sierra aún conserva un gran fragmento de vegetación, por encima de los 1 000 m, y éste se continúa hacia la base en las cañadas.

La diversidad de la fauna de los vertebrados silvestres de Santa Marta, a pesar de ser muy amplia, es poco conocida. Se han reportado 564 especies de aves tanto residentes como migratorias, 102 de mamíferos, 117 de reptiles, 51 anfibios y 89 peces (SEMARNAT, 2005). El origen de la fauna



es básicamente Neotropical, con abundantes elementos neárticos y con varias especies de carácter endémico (SEMARNAT, 2005). Los mamíferos más capturados con fines cinegéticos son el tepezcuintle (*Cuniculus paca nelsoni*), el cerete (*Dasyprocta mexicana*), el mazate (*Mazama americana*), el jabalí (*Pecari tajacu*), el armadillo (*Dasypus novemcinctus*), el jaguar (*Panthera onca*), el ocelote (*Leopardus pardalis*), el mono araña (*Ateles geoffroyi*) y el mono aullador (*Alouatta palliata*).

Muestreo

Para llevar a cabo el presente análisis faunístico, de octubre de 1985 a noviembre de 2006, se realizó un estudio exploratorio de los mamíferos de la Sierra de Santa Marta con una aproximación cuantitativa y cualitativa.

Los mamíferos pequeños fueron capturados con trampas Sherman (40), en Magallanes se colocaron, además, 120 trampas ratoneras de resorte marca Victor, se usó como atrayente una mezcla de avena con vainillina y agua. Se colocaron en línea siguiendo una ruta al azar con una distancia aproximada de 10 m entre cada una; las colectas se hicieron durante una noche activando las trampas a las 18:00 horas, recolectando el material a las 06:00 horas del día siguiente. Para la colecta de quirópteros se utilizaron redes de niebla (2) de 6 metros de longitud 70/2, 30 mm de abertura, 2.6 metros de altura, Terylene, 5 bolsillos (Bleitz Wildlife Foundation) colocadas sobre postes de aluminio hasta 3.5 metros de altura, las redes se activaron al atardecer (18:30 hrs.) se revisaron cada 30 minutos hasta las 02:30 hrs. del día siguiente, cumpliendo ocho horas de esfuerzo por noche. Los mamíferos medianos y grandes se registraron mediante observación directa o por verificación de ejemplares, pieles y/o cráneos provenientes de los cazadores locales.

De cada localidad, se registró la ubicación geográfica, la altitud y el tipo de vegetación. En el Cuadro 1 se enlistan las doce localidades de colecta, su altitud sobre el nivel del mar, la ubicación geográfica y el tipo de vegetación en que se realizó la colecta. Cada localidad contiene varios sitios de colecta de hasta 2 km de distancia desde el centro de referencia.

De las libretas de campo se recuperó la información de aquellos organismos que no fueron sacrificados: a) organismos observados directamente sin colecta (la mayoría mamíferos medianos y grandes), b) capturados y liberados *in situ* (mamíferos pequeños) y c) pieles o cráneos obtenidos de cazadores. Las huellas y los rastros localizados no se incluyeron en el análisis.

Determinación de las especies

Los organismos se determinaron hasta el nivel de especie, utilizando las claves taxonómicas especializadas de Hall, 1981; Emmons, 1990 y Medellín *et al.*, 1997. Los individuos sacrificados se encuentran depositados en la Colección de Mamíferos del Instituto de Investigaciones Biológicas de la Universidad Veracruzana. La determinación de los ejemplares fue corroborada por colegas expertos. La taxonomía y nomenclatura se basó en Ceballos y Oliva (2005); Ceballos *et al.* (2005) y Ramírez-Pulido *et al.* (2005).

Análisis de datos

En el análisis de la diversidad (alfa, beta y gamma) se siguen los conceptos propuestos por



Cuadro 1. Localidades de colecta de mamíferos en la Sierra de Santa Marta, Veracruz.

Selva mediana perennifolia (SMP); pinar (P); bosque mesófilo de montaña (BMM); bosque caducifolio de encino (BCE); selva alta perennifolia (SAP).

Localidad	Altitud m.s.n.m.	Latitud norte	Longitud oeste	Tipo de vegetación
Adolfo López Mateos	162	94° 01' 16"	18° 43' 08"	SMP
Azufrera (La)	600	94° 54' 04"	18° 23' 15"	SMP
Encino Amarillo	440	94° 47' 50"	18° 17' 30"	P
Benigno Mendoza	340	94° 47' 19"	18° 19' 05"	SMP
Emiliano Zapata	740	94° 48' 30"	18° 23' 27"	SMP
Guadalupe Victoria	580	94° 48' 44"	18° 21' 58"	BMM
Magallanes	300	94° 47' 01"	18° 21' 56"	SMP
Mirador Pilapa	140	94° 45' 14"	18° 21' 16"	SMP
San Fernando	1 000	94° 53' 00"	18° 18' 14"	SAP
Santa Marta	1 300	94° 53' 30"	18° 20' 16"	SMP
Tatahuicapan	180	94° 45' 16"	18° 15' 44"	BCE
Zona Núcleo	900	94° 50' 04"	18° 21' 00"	SAP

Halffter y Moreno (2005), quienes definen a la diversidad gamma como el número de especies del conjunto de sitios o comunidades que integran el paisaje, la beta señala el recambio de las especies entre dos puntos y la alfa refleja el número de especies presentes en un lugar (Halffter y Moreno, 2005).

La diversidad alfa se estimó como número de especies o riqueza específica puntual (Moreno, 2001; Magurran, 2004; Williams *et al.*, 2005), esto es, mediante del conteo directo de las especies registradas en cada localidad y por tipo de vegetación.

Para medir la diversidad beta se utilizó el índice de reemplazo de especies de Whittaker (Magurran, 2004).

$$\beta_w = \frac{S}{\alpha - 1}$$

Donde

β_w = Índice de Whittaker.

S = Especies en el sistema.

α = Riqueza puntual promedio.

Especies protegidas y especies endémicas

Para determinar el estado de conservación de las especies se tomó como referente la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001 (SEMARNAT, 2002). Las especies endémicas se obtuvieron del trabajo de Ramírez-Pulido *et al.* (2005).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Diversidad gamma y composición taxonómica

A partir de 2 315 registros, se reporta la diversidad de los mamíferos de la Sierra de Santa Marta en el estado de Veracruz; se examinaron 1 003 especímenes depositados en la Colección Mastozoológica del Instituto de Investigaciones Biológicas de la Universidad Veracruzana (IIB-UV), más otros 1 312 registros (avistamientos y organismos liberados).

La diversidad gamma de los mamíferos en la Sierra de Santa Marta está representada por 73 especies que pertenecen a 21 familias, 27 subfamilias y 59 géneros (Cuadro 2).

Al comparar la diversidad de mamíferos gamma de la Sierra de Santa Marta con otras regiones tropicales, se puede observar que tiene un número menor que Jalisco (168) (Guerrero y Cervantes, 2003; Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1997) proponen 128 mamíferos silvestres para toda la región de “Los Tuxtlas”, en Veracruz; el Triunfo, Chiapas, con 112 (Espinoza *et al.*, 1999a); y las 97 especies de la Reserva de la Biosfera El Cielo, en Tamaulipas (Sosa *et al.*, 2005). Tiene un número mayor que Dzilam, Yucatán, con 52 (Hernández *et al.*, 1996); El Ocote, Chiapas, con 74 (Espinoza *et al.*, 1999b); y en la Estación de Biología “Los Tuxtlas”, Coates y Estrada (1986) reportan 90 mamíferos.

La composición taxonómica de la mastofauna en la Sierra de Santa Marta muestra que las especies de carácter monofilético son 9, y 64 las de carácter polifilético. Nueve de los taxa localizados en este estudio (*Dermanura azteca*, *Hylonycteris underwoodi*, *Choeroniscus godmani*, *Chiroderma salvini*, *Chiroderma villosum*, *Phyllostomus discolor*, *Nyctomys sumichrasti*, *Tylomys*

Cuadro 2. Composición de la mastofauna confirmada de Santa Marta.

Especies de carácter monofilético (MO); especies de carácter polifilético (PO); Orden (OR); Familia (FA); Subfamilia (SF); Género (GE).

Orden	MO	PO	OR	FA	SF	GE
Didelphimorphia	0	3	1	1	1	3
Cingulata	0	1	1	1	1	1
Pilosa	0	1	1	1	0	1
Lagomorpha	0	2	1	1	0	1
Rodentia	2	16	1	6	5	14
Carnivora	0	9	1	4	7	9
Chiroptera	7	26	1	4	9	24
Primates	0	2	1	1	2	2
Artiodactyla	0	4	1	2	2	4
Total	9	64	9	21	27	59



nudicaudus y *Lontra longicaudis*) son registros relevantes, ya que se confirma su presencia para Veracruz de acuerdo con los pocos reportes anteriores (Gaona *et al.*, 2003). El murciélago *Dermanura tolteca* presenta una distribución amplia en la sierra. La composición taxonómica y la lista de las especies reportadas se puede consultar en el Anexo 1.

Diversidad alfa

Por tipo de vegetación, se encontró que 65 especies (89%) corresponden a la selva mediana perennifolia, 40 (55%) a selva alta perennifolia, 28 (38%) al bosque mesófilo de montaña, 11 (15%) al bosque caducifolio de encino y 9 (12%) al bosque de pino. La variación en la diversidad alfa entre las localidades estudiadas comprende valores en un rango de 9 a 48 especies.

El mayor número de especies se encontró en Magallanes (48; 65.75%), la Zona Núcleo (39; 53.42%); Mirador-Pilapa (33; 45.2%) y Guadalupe Victoria (28; 38.35%). Magallanes y la Zona Núcleo albergan la mayor diversidad alfa, en tanto que Encino Amarillo y Tatahuicapan albergan, cada una, sólo 15.06% de la diversidad alfa. La selva alta perennifolia, por cubrir la mayor superficie en la Sierra, fue el tipo de vegetación con mayor frecuencia estudiado y el que presentó la mayor diversidad. Como se muestra en el Cuadro 3, la selva alta perennifolia en la localidad de Magallanes con 969 registros (42%) alcanzó el valor más alto en cuanto a observaciones, en tanto que el bosque caducifolio de encino, en Tatahuicapan, fue la localidad de menor diversidad. Como señalan Colwell *et al.* (2005), la riqueza de especies observadas depende en gran medida del tamaño de la muestra, y Magallanes, Guadalupe Victoria y la Zona Núcleo fueron visitadas más frecuentemente que las otras localidades, Encino Amarillo, Emiliano Zapata y Tatahuicapan sólo fueron muestreadas por una ocasión.

Dentro de los tipos de vegetación establecidos se detectaron 1 707 (73.7%) organismos en la selva mediana perennifolia, 313 (13.5%) en la selva alta perennifolia, 167 (7.2%) en el bosque mesófilo de montaña, 105 (4.5%) en bosque de pino y 23 (1%) en el bosque caducifolio de encino. El orden con mayor frecuencia de observaciones fue Chiroptera (44.3%), seguido por Rodentia (32.5%) y el de menor frecuencia fue Pilosa, con un solo registro (0.04%). Las especies con mayores registros fueron *Ateles geoffroyi*, con 291 (12.6%) –se debe de considerar que los monos son relativamente más fáciles de observar–, seguidos por *Carollia sowelli* con 210 (9.07%) y *Peromyscus mexicanus* con 174 (7.5%) de los registros.

En Santa Marta el componente alfa de la diversidad de los mamíferos presenta marcadas variaciones espaciales, donde las localidades Magallanes y Zona Núcleo aportaron los mayores porcentajes de especies, así como de especies representadas por un solo individuo.

Diversidad beta

En el Anexo 2 se relacionan las especies con el tipo de vegetación. Veinticinco especies (34%) estuvieron representadas por un registro, 18 se verificaron en un tipo de vegetación y 55 se presentaron en más de uno. Benigno Mendoza, San Fernando y Emiliano Zapata compartieron todas sus especies con las otras localidades y Magallanes fue la localidad con el mayor número de especies reportadas por un solo registro (5).

Cuadro 3. Distribución de los mamíferos confirmados en las localidades de colecta.

Azufrera (AZ), Encino Amarillo (EN), Benigno Mendoza (BE), Emiliano Zapata (ZA), Guadalupe Victoria (VI), López Mateos (LM), Magallanes (MA), Mirador Pilapa (MP), San Fernando (SF), Santa Marta (SM), Tatahuicapan (TA), Zona Núcleo (ZN), Total (TO) y (%) porcentaje respecto de la colecta total. Los números en las columnas representan el total de observaciones de cada especie en cada orden. Los porcentajes se redondearon.

Orden /Localidad	AZ	EN	BE	ZA	VI	LM	MA	MP	SF	SM	TA	ZN	TO	%
Didelphimorphia		1			1	1	7	1				2	13	0.6
Cingulata				1		1	4			1		1	8	0.3
Pilosa								1					1	0.04
Lagomorpha		3	1			1	1				1		7	0.30
Rodentia	23	11	12	5	38	15	489	63	4	16	1	75	752	32.5
Carnivora		3	2	7	6	6	11	22	5	8	1	23	94	4.06
Chiroptera	137	87	41	37	72	75	388	65	20	19	20	64	1025	44.3
Primates				18	50	6	69	118	32	35		85	413	17.8
Artiodactyla												2	2	0.08
Total	160	105	56	68	167	105	969	270	61	79	23	252	2315	
%	7	5	2	3	7	5	42	12	3	3	1	11		100

Los valores de diversidad beta (^2w) obtenidos con el índice de Whittaker entre las localidades, independiente de los tipos de vegetación presentes, se muestran en el Cuadro 4. Los valores de las comparaciones entre sitios variaron entre $^2w = 0.29$ a $^2w = 0.93$, con un promedio global de $^2w = 0.74$. Los valores de recambio de especies alcanzan los valores más altos ($^2w H'' 1$) en promedio cuando se compara la localidad Tatahuicapan contra las restantes. Los valores más bajos de recambio ($^2w H'' 0$) se obtienen al comparar la localidad Zona Núcleo con Magallanes y Mirador Pilapa. Las localidades de Guadalupe Victoria y Emiliano Zapata también alcanzaron un valor bajo de recambio ($^2w = 0.33$).

Los valores de diversidad beta obtenidos de la aplicación del índice de Whittaker entre los tipos de vegetación, combinando las diferentes localidades se muestran en el Cuadro 5. Los valores entre los tipos de vegetación variaron de $^2w = 0.30$ a $^2w = 0.81$ con un promedio global de $^2w = 0.65$. El valor de recambio de especies más alto se obtuvo al comparar el pinar contra los restantes tipos de vegetación, con valores de recambio muy similares, el mayor recambio ocurre entre pinar contra encinar. Los valores más bajos de recambio se presentaron entre la selva alta perennifolia contra la selva mediana perennifolia. El bosque mesófilo de montaña, y las selvas alta y media perennifolia presentaron un bajo recambio de especies, lo cual se evidencia en campo, pues el mosaico de vegetación formado entre estos tipos de vegetación es de bordes laxos y compartiendo numerosas especies.

Se detectó que la sierra presenta una alta diversidad beta resultado del recambio en la composición de especies entre las localidades y entre los diferentes tipos de vegetación, este

Cuadro 4. Diversidad beta entre las localidades de colecta.

Azufrera (AZ); Encino Amarillo (EN); Benigno Mendoza (BE); Emiliano Zapata (ZA); Guadalupe Victoria (VI); López Mateos (LO); Magallanes (MA); Mirador Pilapa (MP); San Fernando (SF); Santa Marta (SM); Tatahuicapan (TA) y Zona Núcleo (ZN). Para ver la lista completa de especies reportadas consultar el Anexo 1.

	AZ	EN	BE	ZA	VI	LO	MA	MP	SF	SM	TA	ZN
Vegetación	SMP	PIN	SMP	SMP	BMM	SMP	SMP	SMP	SAP	SMP	BCE	SAP
Especies	20	10	21	20	28	30	48	33	14	19	11	39
AZ	0	0.80	0.56	0.75	0.54	0.44	0.53	0.66	0.71	0.59	0.81	0.53
EN		0	0.74	0.80	0.79	0.70	0.72	0.81	0.83	0.72	0.81	0.80
BE			0	0.51	0.43	0.41	0.54	0.48	0.66	0.60	0.50	0.43
ZA				0	0.33	0.40	0.56	0.43	0.47	0.38	0.81	0.39
VI					0	0.38	0.39	0.38	0.48	0.45	0.69	0.37
LO						0	0.44	0.43	0.59	0.47	0.71	0.33
MA							0	0.36	0.61	0.52	0.86	0.29
MP								0	0.53	0.42	0.77	0.33
SF									0	0.45	0.92	0.55
SM										0	0.93	0.45
TA											0	0.80
ZN												0

Cuadro 5. Diversidad beta entre los tipos de vegetación representativos de las localidades de colecta.

Bosque mesófilo de montaña (BMM); pinar (PIN); selva mediana perennifolia (SMP); selva alta perennifolia (SAP); bosque caducifolio de encino (ENC). Para ver la lista completa de especies reportadas consultar el Anexo 2.

D β	BMM	PIN	SMP	SAP	ENC
Especies	28	10	65	40	11
BMM		0.79	0.44	0.38	0.69
PIN			0.79	0.80	0.81
SMP				0.44	0.30
SAP					0.80
ENC					



recambio de especies se refleja en una elevada heterogeneidad ambiental. Asimismo los patrones de diversidad encontrados probablemente estén relacionados con las diferentes variables ambientales que caracterizan y definen cada sitio; sin embargo, es importante considerar el efecto del muestreo.

Al comparar la composición de la mastofauna entre dos de las tres principales elevaciones en “Los Tuxtlas” (EBTLT) se observan valores de riqueza alfa similares (Ej. 90 vs 72, EBTLT vs Sierra de Santa Marta), pero una alta diversidad beta entre estos volcanes.

Especies protegidas

La NOM-059-SEMARNAT-2001 (SEMARNAT 2002) protege a 60 mamíferos que, por su distribución, se presentan en Veracruz, 15 (25% del total estatal) de las especies se localizan en la sierra de Santa Marta. El orden más amenazado en cuanto al número de especies en la norma es el de los carnívoros que aporta 6 (46%), seguido por los quirópteros con 3 (23%), los primates con 2 (15%) y los roedores y los pilosa contribuyen con una especie. El orden Pilosa está amenazado al 100% en Santa Marta.

La NOM-059-SEMARNAT-2001 considera 6 especies en peligro de extinción: *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, *Tamandua mexicana*, *Panthera onca*, *Leopardus pardalis*, *Galictis vittata*; 6 amenazadas: *Coendou mexicanus*, *Lontra longicaudis*, *Bassariscus sumichrasti*, *Potos flavus*, *Trachops cirrhosus*, *Mimon cozumelae*, y 3 bajo protección especial: *Caluromys derbianus*, *Dermanura tolteca* y *Dermanura watsoni*.

Especies endémicas

Las colectas indican que de los 196 mamíferos endémicos de México enlistados por Ramírez-Pulido *et al.* (2005), 3 se confirmaron en la Sierra que por su distribución son considerados como especies endémicas a México: *Oryzomys melanotis*, *Sigmodon toltecus* y *Dasyprocta mexicana*.

Bajo el criterio de especies endémicas a Mesoamérica (Ceballos y Oliva, 2005), 17 de los mamíferos registrados cumplen este criterio, las cuales son: *Marmosa mexicana*, *Sciurus aureogaster*, *Sciurus deppei*, *Nyctomys sumichrasti*, *Tylomys nudicaudus*, *Peromyscus mexicanus*, *Oryzomys rostratus*, *Orthogeomys hispidus*, *Liomys pictus*, *Coendou mexicanus*, *Bassariscus sumichrasti*, *Glossophaga leachii*, *Hylonycteris underwoodi*, *Carollia sowelli*, *Dermanura azteca*, *Dermanura tolteca*, *Ateles geoffroyi*. No se reporta algún mamífero endémico con distribución restringida a Veracruz.

CONCLUSIONES

En este trabajo se estudió la diversidad alfa, beta y gamma en Santa Marta. De acuerdo con la información aportada en este trabajo se confirma que la Sierra conserva al menos 73 de las 102 especies de probable presencia en la región de Los Tuxtlas. Estas especies se encuentran distribuidas de manera heterogénea entre las diferentes localidades.



Se detectó una elevada heterogeneidad y complementariedad entre las localidades y los tipos de vegetación en la Sierra de Santa Marta, lo que dio como resultado valores de diversidad beta superiores a 0.65 en promedio

Se observó que los mamíferos enfrentan serios problemas de conservación en la sierra de Santa Marta, ya que sus poblaciones son presionadas por cazadores para la obtención de trofeos; por los lugareños, para el consumo de su carne o remedios tradicionales o bien por factores económicos mediante la venta de las pieles. Se encontraron 15 de las especies formalmente protegidas, sin embargo, como sucede en la mayoría del territorio del estado, los mamíferos generalmente son cazados sin respetar las vedas, en las áreas de protección, y sin que se tramiten los permisos de captura.

CONSIDERACIONES FINALES Y PERSPECTIVAS

Para la conservación de la diversidad de mamíferos en Santa Marta, Veracruz, se requiere un enfoque regional y fortalecer los programas de educación así como el diseño y la ejecución de programas efectivos de desarrollo sustentable que permitan elevar la calidad de vida de sus habitantes y disminuir la presión negativa que ejercen al ambiente en la cotidiana búsqueda de los satisfactores mínimos.

Por otra parte, es necesario continuar con los trabajos de investigación orientados a: 1) perfeccionar el inventario de la mastofauna. 2) hacer un seguimiento de las tendencias de las poblaciones de los mamíferos silvestres a partir del decreto de Área Natural Protegida y 3) promover el establecimiento de programas de recuperación ecológica tanto de especies como de comunidades vegetales.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi reconocimiento a todos los habitantes de la Sierra de Santa Marta, quienes me brindaron información o apoyo en el trabajo de campo, de manera particular a Ursino, de Guadalupe Victoria y a la familia Mateo (Juana, Simplicio, Rogelio y Rubén), de Magallanes, por abrirme las puertas de sus casas, por acompañarme en numerosas ocasiones, generalmente dejando de lado su quehacer cotidiano, y por su amistad. Asimismo a todos los estudiantes de la Universidad Veracruzana, los cuales me han acompañado en las colectas por la Sierra y en el trabajo de laboratorio, en particular a Víctor Mendoza Castillo, Alejandro J. Martínez Zárate, José O. Díaz Alarcón, Rolando Arboleda Sánchez. Y al M. en C. Paolo Quintanilla, que elaboró la Figura 1.

Esta investigación fue financiada por la Universidad Veracruzana y además contó con un apoyo inicial por parte de la SEP-DIGCSA, en 1986.

Agradezco las observaciones, comentarios y sugerencias de los dos revisores anónimos que, sin duda alguna, enriquecieron el documento que se presenta.

LITERATURA CITADA

- Andrle, R.F. 1964. A Biographical Investigation of the Sierra de Tuxtla. Ph. Thesis. Louisiana State University, University Microfilms, Ann Arbor, Mich.
- Blanco, R. J. L. 2006. *Erosión de la agrobiodiversidad en la milpa de los Zoque Popoluca de Soteapan: Xutuchincon y Aktevet*. Tesis de doctorado en Antropología Social. Universidad Iberoamericana. México DF.
- Castillo-Campos, G. y J. Laborde D. 2004. La vegetación. Pp. 231-270, in *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra* (Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Rós, eds.). Instituto de Ecología y Unión Europea. Xalapa, Ver.
- Ceballos, G, J. Arroyo C., R. A. Medellín y Y. Domínguez C. 2005. Lista actualizada de los mamíferos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 9: 21-70.
- Ceballos, G. y G. Oliva (coords.). 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. Fondo de Cultura Económica / CONABIO. Hong Kong.
- Coates-Estrada, R. y A. Estrada. 1986. *Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología-Universidad Nacional Autónoma de México. México DF.
- Colwell, R.K., C. X. Mao y J. Chang. 2005. Interpolando, extrapolando y comparando las curvas de acumulación de especies en su incidencia Pp. 73-84, in *Sobre Diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. (Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melik, eds.). M3m. Monografías 3er milenio, vol 4. SEA/ CONABIO/grupo Diversitas/CONACYT. Zaragoza, España.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1991. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano, contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia*, 16(5):240-247.
- Emmons, L.H. 1990. *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. University of Chicago Press, Chicago.
- Espinoza, M. E., H. Núñez O., P. González D., R. Luna R., M.A. Altamirano G. O., E. Cruz A., G. Cartas H. y C. Guichard R. 1999a. *Lista preliminar de los vertebrados terrestres de la selva "El Triunfo", Chiapas*. Publicaciones especiales del Instituto de Historia Natural núm. 1. Gobierno del Estado de Chiapas.
- Espinoza, M. E., H. Núñez O., P. González D., R. Luna R., D. Navarrete G., E. Cruz A. y C. Guichard R. 1999b. *Lista preliminar de los vertebrados terrestres de la selva "El Ocote", Chiapas*. Publicaciones especiales del Instituto de Historia Natural, núm. 2. Gobierno del Estado de Chiapas.
- Gaona, S., A. González Christen y R. López-Wilchis. 2003. Síntesis del conocimiento de los mamíferos silvestres del estado de Veracruz, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 3ª época, 1:91-124.
- Geissert, D. K, 2004. La Geomorfología. Pp. 159-180, in *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra* (Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Rós, eds.). Instituto de Ecología/Unión Europea. Xalapa,

Ver.

- Guerrero, S. y F. A. Cervantes. 2003. Lista comentada de los mamíferos terrestres del estado de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 89:93-110.
- Halffter, G. y C. E. Moreno 2005. Significado de la diversidad alfa, beta y gamma. Pp. 5-18, in *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. (Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melik, eds.). M3m. Monografías 3er milenio, vol 4. SEA/ CONABIO/ grupo Diversitas/CONACYT. Zaragoza, España.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*. 2a. edición (2 vols). John Wiley and Sons. New York.
- Hall, E. R. y W. W. Dalquest. 1963. *The mammals of Veracruz*. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist., 14:165-362.
- Hernández, B. S., V. Sánchez C., J. Sosa. E. y A. Segovia C. 1996. VIII. *Lista Anotada de los mamíferos terrestres de la reserva de Dzilam, Yucatán, México*. Listados Faunísticos de México. Instituto de Biología-Universidad Nacional Autónoma de México.
- INEGI. 1984 *Carta hidrológica de aguas superficiales. Coatzacoalcos E15-1-4*. Dirección General de Geografía México, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Laborde, J. 2004. Los Habitantes. Pp. 61-84, in *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra* (Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Rós, eds.). Instituto de Ecología/Unión Europea. Xalapa, Veracruz.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing Company.
- Martínez, R. G. y D. Ortiz M. 2006. *Patrimonio vivo de la Sierra de Santa Marta*. Colectivo Chiku Tun CONACULTA-FONCA/Universidad Veracruzana/Secretaría Estatal de Cultura de Veracruz. CD Interactivo.
- Martínez-Gallardo, R. y V. Sánchez-Cordero. 1997. Lista de mamíferos Terrestres. Pp. 625-628, in *Historia Natural de los Tuxtlas* (González-Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt, eds.). Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. 647 p.
- Medellín, R. A., H. T. Arita y O. Sánchez. 1997. *Identificación de los murciélagos de México: Claves de campo*. Publicaciones especiales núm. 2. Asociación Mexicana de Mastozoología, AC. México, DF.
- Montes, E. M. L. 2003. *Cultura y hábitos alimentarios en dos comunidades indígenas de la sierra de Santa Marta, Veracruz*. Tesis de maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados Especialidad en Estudios del Desarrollo Rural. Montecillo, Texcoco, Estado de México.
- Moreno, C. E. 2001. *Manual de métodos para medir la biodiversidad*. Textos Universitarios. Universidad Veracruzana Xalapa Veracruz México.
- Morrone, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T-Manuales/Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza, España.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo C. y A. Castro C. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 21: 21-82.
- SEMARNAT. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su

- inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. *Diario Oficial* de la federación (segunda sección). 6 de marzo.
- SEMARNAT. 2005. Reserva Especial de la Biosfera Sierra de Santa Marta (<http://www.ine.gob.mx/ueajei/publicaciones/libros/2/stamarta.html>).
- Sosa, V. J., A. Hernández-Huerta y J. A. Vargas Contreras. 2005. Los mamíferos. Pp. 522-537, in *Historia natural de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas México* (Sánchez, G., P. Reyes-Castillo y R. Dirzo, eds.). Universidad Autónoma de Tamaulipas. Ciudad Victoria, Tamaulipas.
- Soto, M. E. 2004. El Clima. Pp. 195-200, in *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. (Guevara S., J. Laborde y G. Sánchez-Rós, eds.). Instituto de Ecología/Unión Europea. Xalapa, Veracruz.
- Vázquez, T. S. M. 2005. *Estructura y Biodiversidad de la selva Alta Perennifolia de los Tuxtlas, Veracruz, México: Influencia de los vientos dominantes en la estructura del ecosistema forestal*. Tesis de doctorado Departamento de Biología Vegetal y Ecología- Universidad del País Vasco.
- Vázquez, H. G., E. Díaz-Pardo, A. Gutiérrez-Hernández, I. Doadrio V. y A. de Sosota. 2004. Los Ríos y los Lagos in *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra* (Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Rós, eds.). Instituto de Ecología/Unión Europea. Xalapa, Ver.
- Williams-Linera, G., A. M. López-Gómez y M. Á. Muñoz-Castro. 2005. Complementariedad y patrones de anidamiento de especies de árboles en el paisaje de bosque de niebla del centro de Veracruz (México). Pp. 153-164, in *Sobre Diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. (Halfiter, G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melik, eds.). M3m. Monografías 3er milenio, vol. 4. SEA/CONABIO/grupo Diversitas/CONACYT. Zaragoza, España.



ANEXOS

Anexo 1. Número de registros y distribución de los mamíferos confirmados en los centros de colecta. Azufrera (AZ); Encino Amarillo (EN); Benigno Mendoza (BE); Emiliano Zapata (ZA); Guadalupe Victoria (VI); López Mateos (LO); Magallanes (MA); Mirador Pilapa (MP); San Fernando (SF); Santa Marta (SM); Tatahuicapan (TA) y Zona Núcleo (ZN). (*) Especies presentes sólo en una localidad. Los números en las columnas representan el total de observaciones de cada especie. Las familias están ordenadas filogenéticamente y las especies alfabéticamente.

	AZ	EN	BE	ZA	VI	LO	MA	MP	SF	SM	TA	ZN	total
ORDEN DIDELPHIMORPHIA													
<i>Marmosa mexicana</i> Merriam, 1897					1		1						2
<i>Philander opossum</i> (Linnaeus, 1758)							5	1				1	7
<i>Didelphis virginiana</i> Kerr, 1792		1				1	1					1	4
ORDEN CINGULATA													
<i>Dasypus novemcinctus</i> Linnaeus, 1758				1		1	4			1		1	8
ORDEN PILOSA													
<i>Tamandua mexicana</i> (de Saussure, 1860) *								1					1
ORDEN LAGOMORPHA													
<i>Sylvilagus brasiliensis</i> (Linnaeus, 1758)			1			1					1		3
<i>Sylvilagus floridanus</i> (J. A. Allen, 1890)		3					1						4
ORDEN RODENTIA													
<i>Sciurus aureogaster</i> F. Cuvier, 1829		3					1						4
<i>Sciurus deppei</i> Peters, 1863	2		2	3	6	4	12	8	2	2	1	15	57
<i>Nyctomys sumichrasti</i> (de Saussure, 1860) *												3	3
<i>Tylomys nudicaudus</i> (Peters, 1866)							3					1	4
<i>Peromyscus leucopus</i> (Rafinesque, 1818)	1				5	1	8						15
<i>Peromyscus mexicanus</i> (de Saussure, 1860)	4	2	2			6	104	10		2		44	174
<i>Reithrodontomys fulvescens</i> J.A. Allen, 1894							10	4					14
<i>Oryzomys couesi</i> (Alston, 1877)							28	4					32
<i>Oryzomys melanotis</i> Thomas, 1893							36		2				38
<i>Oryzomys rostratus</i> Merriam, 1901							16	4					20
<i>Oligoryzomys fulvescens</i> (de Saussure, 1860) *							9						9
<i>Sigmodon toltecus</i> (de Saussure, 1860)							162	6					168
<i>Orthogeomys hispidus</i> (Le Conte, 1852)					1		2					1	4
<i>Liomys pictus</i> (Thomas, 1893)			2				6					1	9
<i>Heteromys desmarestianus</i> Gray, 1868	16	6			4	2	64			6			98
<i>Coendou mexicanus</i> (Kerr, 1792)							2	1				1	4
<i>Dasyprocta mexicana</i> de Saussure, 1860							10	8				4	22
<i>Cuniculus paca</i> (Linnaeus, 1766)			6	2	22	2	16	18		6		5	77



Anexo 1.- Continuación.

	AZ	EN	BE	ZA	VI	LO	MA	MP	SF	SM	TA	ZN	total
ORDEN CARNIVORA													0
<i>Leopardus pardalis</i> (Linnaeus, 1758) *												1	1
<i>Panthera onca</i> (Linnaeus, 1758)				1								1	2
<i>Canis latrans</i> Say, 1823		3									1		4
<i>Contra longicaudis</i> (Olfers, 1818)			1			3		15				1	20
<i>Galictis vittata</i> (Schreber, 1776) *								1					1
<i>Bassariscus sumichrasti</i> (de Saussure, 1860)				1	1	1	3	1	1	1		1	10
<i>Potos flavus</i> (Schreber, 1774)				1	1	1	4	2	1	1		1	12
<i>Nasua narica</i> (Linnaeus, 1766)				2	3		2	2	2	4		10	25
<i>Procyon lotor</i> (Linnaeus, 1758)			1	2	1	1	2	1	1	2		8	19
ORDEN CHIROPTERA													0
<i>Saccopteryx bilineata</i> (Temminck, 1838)*							1						1
<i>Pteronotus parnellii</i> (Gray, 1843)			1			1					1	1	4
<i>Mormoops megalophylla</i> (Peters, 1864) *							1						1
<i>Micronycteris microtis</i> Miller, 1898 *	1												1
<i>Diphylla ecaudata</i> Spix, 1823			2		2			2			2		8
<i>Desmodus rotundus</i> (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1810)			2	2	2	2		2			2		12
<i>Trachops cirrhosus</i> (Spix, 1823)					1				3			3	7
<i>Mimon cozumelae</i> Goldman, 1914*						3							3
<i>Phyllostomus discolor</i> Wagner 1843 *						1							1
<i>Glossophaga commissarisi</i> Gardner, 1962 *					1								1
<i>Glossophaga leachii</i> (Gray, 1844)	2		6	7	7	2	12					6	42
<i>Glossophaga morenoi</i> Martínez y Villa, 1938 *	1												1
<i>Glossophaga soricina</i> (Pallas, 1766)		1	1	2	6	3	6	4	5		3	6	37
<i>Hylonycteris underwoodi</i> Thomas, 1903 *							3						3
<i>Choeroniscus godmani</i> (Thomas, 1903) *		1											1
<i>Carollia perspicillata</i> (Linnaeus, 1758)	12		6		2	1	80	8			2	2	113
<i>Carollia sowelli</i> Baker, Solary y Hoffmann, 2002	14	84	4	2	4	30	60	2		4		6	210
<i>Sturnira lilium</i> (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1810)	12				1	1	130	12	2	2		2	162
<i>Sturnira ludovici</i> Anthony, 1924	10					4	4			4		2	24
<i>Chiroderma villosus</i> Peters, 1860	2					2	2	4				8	18
<i>Uroderma bilobatum</i> Peters, 1860	1					1							2
<i>Vampyroides caraccioli</i> (Thomas, 1889)	4		2		4		4				2	4	20
<i>Platyrrhinus helleri</i> (Peters, 1866)			2		2	2	4	2				1	13
<i>Artibeus jamaicensis</i> Leach, 1821	12			2	28	14	16	7				15	94
<i>Artibeus lituratus</i> (Olfers, 1818)	16		4	5	9	2	16	12	2	4		2	72



Anexo 1.- Continuación.

	AZ	EN	BE	ZA	VI	LO	MA	MP	SF	SM	TA	ZN	total
<i>Dermanura azteca</i> (Andersen, 1906)	20			12		3			3			1	39
<i>Dermanura phaeotis</i> Miller, 1902		1	3	3	1	3	21	2	1	1		1	37
<i>Dermanura tolteca</i> (de Saussure, 1860)	24		4				2	8	4	4		2	48
<i>Dermanura watsoni</i> (Thomas, 1901)	4						16						20
<i>Centurio senex</i> Gray, 1842	2		2	2	2		6					2	16
<i>Eptesicus furinalis</i> (D'Orbigny, 1847)			2				4						6
<i>Myotis californicus</i> (Audubon y Bachman, 1842) *											2		2
<i>Myotis nigricans</i> (Schinz, 1821)*											6		6
ORDEN PRIMATES													0
<i>Ateles geoffroyi</i> Kuhl, 1820					34		48	92	32	20		65	291
<i>Alouatta palliata</i> (Gray, 1849)				10	14	6	20	10				20	80
ORDEN ARTIODACTYLA													0
<i>Tayassu pecari</i> (Link, 1795) *							1						1
<i>Tayassu tajacu</i> (Linnaeus, 1758)				4	2			8		8			22
<i>Odocoileus virginianus</i> (Zimmermann, 1780)*										1			1
<i>Mazama temama</i> (Kerr, 1792)				4				8		6		2	20
TOTALES	160	105	56	68	167	105	969	270	61	79	23	252	2315

Anexo 2. Número de especies y de observaciones de acuerdo con el tipo de vegetación confirmado. Bosque mesófilo de montaña (BMM); pinar (PIN); selva mediana perennifolia (SMP); selva alta perennifolia (SAP) y bosque caducifolio de encino (BCE). (*) Especies presentes sólo en una localidad. Los números en las columnas representan el total de observaciones de cada especie. Las familias están ordenadas filogenéticamente y las especies alfabéticamente.

	BMM	PIN	SMP	SAP	BCE
ORDEN DIDELPHIMORPHIA					
<i>Marmosa mexicana</i> Merriam, 1897	1		1		
<i>Philander opossum</i> (Linnaeus, 1758)			6	1	
<i>Didelphis virginiana</i> Kerr, 1792		1	2	1	
ORDEN CINGULATA					
<i>Dasybus novemcinctus</i> Linnaeus, 1758			7	1	
ORDEN PILOSA					
<i>Tamandua mexicana</i> (de Saussure, 1860) *			1		
ORDEN LAGOMORPHA					
<i>Sylvilagus brasiliensis</i> (Linnaeus, 1758)			2		1
<i>Sylvilagus floridanus</i> (J. A. Allen, 1890)		3	1		
ORDEN RODENTIA					
<i>Sciurus aureogaster</i> F. Cuvier, 1829		3	1		
<i>Sciurus deppei</i> Peters, 1863	6		33	17	1
<i>Nyctomys sumichrasti</i> (de Saussure, 1860) *				3	
<i>Tylomys nudicaudus</i> (Peters, 1866)			3	1	
<i>Peromyscus leucopus</i> (Rafinesque, 1818)	5		10		
<i>Peromyscus mexicanus</i> (de Saussure, 1860)		2	128	44	
<i>Reithrodontomys fulvescens</i> J.A. Allen, 1894			14		
<i>Oryzomys couesi</i> (Alston, 1877)			32		
<i>Oryzomys melanotis</i> Thomas, 1893			36	2	
<i>Oryzomys rostratus</i> Merriam, 1901			20		
<i>Oligoryzomys fulvescens</i> (de Saussure, 1860) *			9		
<i>Sigmodon toltecus</i> (de Saussure, 1860)			168		
<i>Orthogeomys hispidus</i> (Le Conte, 1852)	1		2	1	
<i>Liomys pictus</i> (Thomas, 1893)			8	1	
<i>Heteromys desmarestianus</i> Gray, 1868	4	6	88		
<i>Coendou mexicanus</i> (Kerr, 1792)			3	1	
<i>Dasyprocta mexicana</i> de Saussure, 1860			18	4	
<i>Cuniculus paca</i> (Linnaeus, 1766)	22		50	5	



Anexo 2.- Continuación.

	BMM	PIN	SMP	SAP	BCE
ORDEN CARNIVORA					
<i>Leopardus pardalis</i> (Linnaeus, 1758) *				1	
<i>Panthera onca</i> (Linnaeus, 1758)			1	1	
<i>Canis latrans</i> Say, 1823		3			1
<i>Lontra longicaudis</i> (Olfers, 1818)			19	1	
<i>Galictis vittata</i> (Schreber, 1776) *			1		
<i>Bassariscus sumichrasti</i> (de Saussure, 1860)	1		7	2	
<i>Potos flavus</i> (Schreber, 1774)	1		9	2	
<i>Nasua narica</i> (Linnaeus, 1766)	3		10	12	
<i>Procyon lotor</i> (Linnaeus, 1758)	1		9	9	
ORDEN CHIROPTERA					
<i>Saccopteryx bilineata</i> (Temminck, 1838) *			1		
<i>Pteronotus parnellii</i> (Gray, 1843)			2	1	1
<i>Mormoops megalophylla</i> (Peters, 1864) *			1		
<i>Micronycteris microtis</i> Miller, 1898 *			1		
<i>Diphylla ecaudata</i> Spix, 1823	2		4		2
<i>Desmodus rotundus</i> (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1810)	2		8		2
<i>Trachops cirrhosus</i> (Spix, 1823)	1			6	
<i>Mimon cozumelae</i> Goldman, 191 *4			3		
<i>Phyllostomus discolor</i> Wagner 1843 *			1		
<i>Glossophaga commissarisi</i> Gardner, 1962 *	1				
<i>Glossophaga leachii</i> (Gray, 1844)	7		29	6	
<i>Glossophaga morenoi</i> Martínez y Villa, 1938 *			1		
<i>Glossophaga soricina</i> (Pallas, 1766)	6	1	16	11	3
<i>Hylonycteris underwoodi</i> Thomas, 1903 *			3		
<i>Choeroniscus godmani</i> (Thomas, 1903) *		1			
<i>Carollia perspicillata</i> (Linnaeus, 1758)	2		107	2	2
<i>Carollia sowelli</i> Baker, Solary y Hoffmann, 2002	4	84	116	6	
<i>Sturnira lilium</i> (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1810)	1		157	4	
<i>Sturnira ludovici</i> Anthony, 1924			22	2	
<i>Chiroderma villosus</i> Peters, 1860			10	8	
<i>Uroderma bilobatum</i> Peters, 1860			2		
<i>Vampyroides caraccioli</i> (Thomas, 1889)	4		10	4	2

Anexo 2.- Continuación.

	BMM	PIN	SMP	SAP	BCE
<i>Platyrrhinus helleri</i> (Peters, 1866)	2		10	1	
<i>Artibeus jamaicensis</i> Leach, 1821	28		51	15	
<i>Artibeus lituratus</i> (Olfers, 1818)	9		59	4	
<i>Dermanura azteca</i> (Andersen, 1906)			35	4	
<i>Dermanura phaeotis</i> Miller, 1902	1	1	33	2	
<i>Dermanura tolteca</i> (de Saussure, 1860)			42	6	
<i>Dermanura watsoni</i> (Thomas, 1901)			20		
<i>Centurio senex</i> Gray, 1842	2		12	2	
<i>Eptesicus furinalis</i> (D'Orbigny, 1847)			6		
<i>Myotis californicus</i> (Audubon y Bachman, 1842) *					2
<i>Myotis nigricans</i> (Schinz, 1821)					6
ORDEN PRIMATES					
<i>Ateles geoffroyi</i> Kuhl, 1820	34		160	97	
<i>Alouatta palliata</i> (Gray, 1849)	14		46	20	
ORDEN ARTIODACTYLA					
<i>Tayassu pecari</i> (Link, 1795) *			1		
<i>Tayassu tajacu</i> (Linnaeus, 1758)	2		20		
<i>Odocoileus virginianus</i> (Zimmermann, 1780)			1		
<i>Mazama temama</i> (Kerr, 1792)			18	2	
TOTALES					
ESPECIES	28	9	65	40	11
ORGANISMOS	167	105	1707	313	23





MOLECULAR PHYLOGENETICS AND TAXONOMY OF THE FRUIT-EATING BATS OF THE GENUS *Artibeus* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE)

José A. Guerrero¹, Jorge Ortega², Dolores González³ and Jesús E. Maldonado⁴

¹Laboratorio de Sistemática y Morfología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. CP 62209 Cuernavaca, Morelos, México. CE: aguerrero@buzon.uaem.mx

²Laboratorio de Ictiología y Limnología, Posgrado Químico-Biológico, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Entre Carpio y Plan de Ayala s/n, Col. Santo Tomás. CP 11340 México, Distrito Federal, México. CE: artibeus2@aol.com

³Departamento de Biodiversidad y Sistemática, Instituto de Ecología, A. C. CP 91070 Xalapa, Veracruz, México. CE: dolores.gonzalez@inecol.edu.mx

⁴Center for Conservation and Evolutionary Genetics, National Zoological Park/National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, 3001 Connecticut Avenue, NW Washington, DC 20008, USA. CE: maldonadoj@si.edu

Resumen: Se investigaron las relaciones filogenéticas entre los murciélagos grandes del género *Artibeus*. Se amplificó el citocromo *b* mitocondrial con la finalidad de resolver las relaciones filogenéticas y evaluar los límites taxonómicos de las especies. Nuestro amplio muestreo taxonómico y geográfico incluyó muestras de 10 especies y de 10 subespecies actualmente reconocidas dentro del subgénero *Artibeus*, así como 10 especies de los subgéneros *Dermanura* y *Koopmania*. Análisis bayesianos y de parsimonia produjeron filogenias similares y apoyaron la monofilia del subgénero *Artibeus*, comparado con los otros dos subgéneros. Estos análisis también revelaron nuevas pistas sobre la historia filogenética de los *Artibeus* grandes que antes no había sido demostrada. Los resultados incluyeron: (a) la naturaleza polifilética de *A. jamaicensis*, la cual esta representada por tres linajes divergentes geográficamente hablando, (b) el hecho de que *A. jamaicensis* y *A. planirostris* no están emparentados, y (c) una falta de estructura filogeográfica dentro de taxa tan diversos como *A. jamaicensis*, *A. planirostris* y *A. lituratus*, los cuales son predichos por patrones de diferenciación morfológica entre las subespecies. Basados en lo que encontramos en los niveles de diferenciación genética dentro y entre clados de los análisis filogenéticos, se reconocen nueve especies dentro del subgénero *Artibeus*: *A. amplus*, *A. fimbriatus*, *A. fraterculus*, *A. inopinatus*, *A. hirsutus*, *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. obscurus* y *A. planirostris*.

Palabras clave: *Artibeus*, citocromo *b*, *Dermanura*, distancias genéticas, filogenia, concepto de especies.

Abstract: We investigated phylogenetic relationships within fruit-eating bats of the genus *Artibeus* using the mitochondrial cytochrome *b* gene in an attempt to resolve phylogenetic relationships and to evaluate species limits in this taxonomically challenging taxon. Our broad taxonomic and geographic sampling included 10 species and 10 subspecies currently recognized within subgenus *Artibeus*, as well as 10 species on the subgenera *Dermanura* and *Koopmania*. Parsi-



mony and Bayesian analyses produced similar phylogenies and supported the monophyly of subgenus *Artibeus*, relative to *Koopmania* and *Dermanura*. These analyses also revealed novel insights into intraspecific phylogenetic history of large *Artibeus* that had escaped previous notice. These results include: (a) the polyphyletic nature of *A. jamaicensis*, representing three divergent and geographically separate lineages, (b) the fact that *A. jamaicensis* and *A. planirostris* are not closely related, and (c) a lack of phylogeographic structure within the widespread taxa *A. jamaicensis*, *A. planirostris*, and *A. lituratus*, as predicted by patterns of morphological differentiation of recognized subspecies. Based on these findings as well as on levels of genetic differentiation within and among clades recovered in phylogenetic analysis, we recognized nine species in the subgenus *Artibeus*: *A. amplus*, *A. fimbriatus*, *A. fraterculus*, *A. inopinatus*, *A. hirsutus*, *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. obscurus*, and *A. planirostris*.

Keywords: *Artibeus*, cytochrome *b*, *Dermanura*, genetic distances, phylogeny, species concept.

INTRODUCTION

Fruit-eating bats of the genus *Artibeus* constitute an assemblage of bats belonging to the New World family Phyllostomidae. They are distributed from Northern Mexico to Southern Brazil and Argentina, including the Greater and Lesser Antilles (Simmons, 2005). They are also an important component of the mammal fauna in the Neotropics, where they play a role in the regeneration of forests by dispersing seeds of many trees. The genus was erected by Leach (1821), with a first revision by Gervais (1856). Peters (1865) divided *Artibeus* into two subgenera, *Artibeus* and *Dermanura*. Andersen (1908), considered *Dermanura* to be a junior synonym of *Artibeus*, but considered *Enchisthenes* as a valid genus. Owen (1987), based on cladistic analysis of both quantitative and qualitative morphological data, recommended that members of *Dermanura*, which includes small-bodied species, be elevated to generic status. In addition, Owen (1991) proposed a new genus, *Koopmania* for *Dermanura concolor*. It is now recognized the generic rank of *Enchisthenes*, as it is not thought to be closely related to the other three groups of *Artibeus* (Van Den Bussche *et al.*, 1998; Baker *et al.*, 2000; Wetter *et al.*, 2000). However, relationships among *Artibeus*, *Dermanura*, and *Koopmania* are unclear, and disagreement concerning their taxonomic rank continues today. Van Den Bussche *et al.* (1993; 1998) based on phylogenetic analyses of nuclear and mitochondrial DNA markers argued for raising *Artibeus* including *D. concolor* and *Dermanura* to generic rank. Nevertheless, Wetterer *et al.* (2000) based on a morphological phylogeny recommended that *Artibeus*, *Dermanura* and *Koopmania* be recognized as subgenera. The most current synopsis of this group is that of Simmons (2005) in which *Artibeus*, *Dermanura*, and *Koopmania* are treated as subgenera, whereas *Enchisthenes* is considered a valid genus.

Similar to the controversies in determining the status of *Artibeus*, *Dermanura* and *Koopmania*, there has been much debate on which taxa represent distinct species and what are the phylogenetic relationships within *Artibeus*. Despite the fact that numerous systematic studies have attempted to clarify species limits, alpha taxonomy of *Artibeus* is still poorly resolved as: 1) a new species has

been recently described (*A. amplius*; Handley, 1987), and others have been revalidated (*A. obscurus* and *A. fimbriatus*, Handley, 1990); 2) Doubts about the distinction of *A. jamaicensis* and *A. planirostris* have surfaced repeatedly (Andersen, 1908; Hershkovitz, 1949; Handley, 1987; Lim, 1997; Lim *et al.*, 2004). Andersen (1908), in his review of the genus *Artibeus*, considered these two taxa as valid species. In contrast, Hershkovitz (1949), and later Handley (1987) suggested that populations of *A. planirostris* and *A. jamaicensis* to be conspecific, thus rendering the former as a junior synonym of the later. In turn, Lim (1997) argued for recognizing *A. planirostris* as a full species based on multivariate analysis of cranial morphology. Recently, Lim *et al.* (2004) and Larsen *et al.* (2007) used sequences of mitochondrial cytochrome *b* gene to investigate the molecular phylogenetics of *Artibeus*. Based on that analysis, they conclude that *A. jamaicensis* and *A. planirostris* do not form a monophyletic group, which refutes their conspecificity, and supports the species status of both taxa; 3) the taxonomic status of several morphologically well differentiated populations of the widespread species complexes remain unclear; at least two of them have been raised to species rank (*A. intermedius*, Davis, 1984; *A. triomylus*, Guerrero *et al.*, 2004).

We argue that three factors have contributed to the controversy regarding the systematics and species limits within this group of bats. First, these bats have cryptic morphology, and members of different species appear superficially very similar to each other. Second, most systematic studies have been focused on particular geographic areas (e.g. Davis, 1970; Koopmam, 1978; Koepeke and Kraft, 1984; Lim and Wilson, 1993) then taxonomic arrangements were proposed after examining only a subset of the morphological variation exhibited by polytypic species. Because these species are widely distributed, and together encompass the entire range of the genus, any attempt to clarify species boundaries should include all other species. Third, the current classification (Simmons, 2005) has been based on both phenetic and evolutionary principles. These approaches seek to recognize species based upon shared evolutionary history as determined through phenotypic similarity and reproductive isolation (Templeton, 1989). As such, species boundaries are difficult to assess due to a lack of a clear method to determine species status (Cracraft, 1997).

In the current study, we carried out a comprehensive analysis that included all species, and most subspecies currently recognized within the subgenus *Artibeus* in an attempt to resolve their phylogenetic relationships that will then help us address the problem with classification and species level taxonomy. We based our study on the phylogenetic species concept (*sensu* Mishler and Theriot, 2000) as a framework to approach species limits. In our view, the phylogenetic species concept is an important improvement over other species concepts because it incorporates historical patterns of evolution, and phylogeny into classification and taxonomy. Furthermore, it provides an objective methodology for both consistent and accurate demarcation of species boundaries (Burbrink *et al.*, 2000; Wiens and Penkrot, 2002). Guided by this concept, we used complete DNA sequences of the mitochondrial cytochrome *b* gene (*cyt b*) to reconstruct the intraspecific phylogenetic history of large *Artibeus*. Further, we evaluated the levels of genetic differentiation within and among clades recovered in the phylogenetic analysis to provide criteria for ranking. Gene phylogeny and genetic distances, in conjunction with previous taxonomic studies based on morphology, were used to evaluate the taxonomic status of species and most subspecies currently recognized.

MATERIAL AND METHODS

Taxa sampling

We included 133 samples (Table 1) representing ten species of large *Artibeus* into our phylogenetic analyses: *A. amplus* (n=3); *A. fimbriatus* (n=3), *A. fraterculus* (n=3), *A. hirsutus* (n=9), *A. inopinatus* (n=1), *A. jamaicensis* (n= 48), *A. lituratus* (n= 18), *A. obscurus* (n=9), *A. triomylus* (n=5), and *A. planirostris* (n=34). Cyt *b* sequences from all species of the subgenus *Dermanura* (*A. aztecus*, *A. glaucus*, *A. gnomus*, *A. anderseni*, *A. cinereus*, *A. phaeotis*, *A. aztecus*, *A. watsoni*, and *A. toltecus*), and the subgenus *Koopmania* (*A. concolor*) were also included as ingroup taxa. Additionally, *Enchisthenes hartii*, *Uroderma bilobatum*, *U. magnirostrum*, *Chiroderma salvini*, *C. doriae*, were included as outgroups based on previous phylogenies (Van Den Bussche *et al.*, 1998; Wetterer *et al.*, 2000). We classified tissue samples of *Artibeus* into species or subspecies according to distributional ranges and species diagnosis provided by Hall (1981), Marques-Aguiar (1994), and Simmons (2005). The recognition of *A. planirostris* and *A. triomylus* follows Lim *et al.* (2004), and Guerrero *et al.* (2004), respectively. Samples were collected through capture, donations from individual researchers, or were taken as loans from museum collections.

Table 1. Taxa, locality, voucher number, and GenBank accession numbers of the specimens included in the present study. Collaborative institutions that provided samples for this study are as follows: AMNH, American Museum of Natural History, ACUHNH, Abilene Christian University Natural History Collection; CV-ULA, Universidad de Los Andes, Venezuela; EBD, Estación Biológica Doñana, España; ECOSCM, El Colegio de la Frontera Sur, México; FMNH, Field Museum of Natural History, USA; ICN, Instituto de Ciencias Naturales, Colombia; MVZ, Museum of Vertebrate Zoology, USA; NMNH, National Museum of Natural History; ROM, Royal Ontario Museum, Canada; TK, Texas Tech University, USA; UAEM, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México.

Taxa	Locality	Voucher	GenBank
In-group			
<i>A. amplus</i>	Upper Takutu-Upper Essequibo, Guyana	ROM, 106761	AY684755
<i>A. amplus</i>	Amazonas, Venezuela	ROM, 107847	AY684756
<i>A. amplus</i> ^d	Amazonas, Venezuela	ROM, 107904	AY642924
<i>A. fimbriatus</i> ^a	Sao Paulo, Brazil	TK, 18991	U66498
<i>A. fimbriatus</i>	Brazil	MVZ, 185677	AY684768
<i>A. fimbriatus</i>	Brazil	SFC, 10	AY684769
<i>A. fraterculus</i>	Lima, San Bartolome, Peru	FMNH, 100582	AY684773
<i>A. fraterculus</i>	Lima, San Bartolome, Peru	FMNH, 129105	AY684772
<i>A. fraterculus</i> ^a	Lambayeque, Peru	TK, 16631	U66499
<i>A. hirsutus</i> ^a	Sonora, Mexico	NK, 11128	U66500



Table 1. Continued

<i>A. hirsutus</i>	Morelos, Mexico	UAEM, 426	AY684777
<i>A. hirsutus</i>	Jalisco, Mexico	TK, 48623	AY684759
<i>A. hirsutus</i>	Jalisco, Mexico	TK, 48624	AY684760
<i>A. hirsutus</i>	Jalisco, Mexico	TK, 48602	AY684761
<i>A. hirsutus</i>	Jalisco, Mexico	TK, 48626	AY684762
<i>A. hirsutus</i>	Jalisco, Mexico	TK, 48625	AY684763
<i>A. hirsutus</i>	Jalisco, Mexico	TK, 48627	AY684764
<i>A. hirsutus</i>	Morelos, Mexico	UAEM, 425	AY144341
<i>A. inopinatus</i> ^a	Valle, San Lorenzo, Honduras	TK, 40184	U66501
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^b	Puerto Rico	No voucher	NC002009
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	St. Maarten	No voucher	AY572364
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	St. Kitts	No voucher	AY572363
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	St. Kitts	No voucher	AY572362
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	St. Kitts	No voucher	AY572361
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	St. Kitts	No voucher	AY572360
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	Saba	No voucher	AY572359
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	St. Kitts	No voucher	AY572358
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	St. Kitts	No voucher	AY572357
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	Nevis	No voucher	AY572356
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	Nevis	No voucher	AY572355
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	Nevis	No voucher	AY572354
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	Nevis	No voucher	AY572353
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	Nevis	No voucher	AY572352
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	Nevis	No voucher	AY572351
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	Montserrat	No voucher	AY572350
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	Montserrat	No voucher	AY572349
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	Montserrat	No voucher	AY572348
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	Montserrat	No voucher	AY572347
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	Montserrat	No voucher	AY572346
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	Montserrat	No voucher	AY572345
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	St. Eustatius	No voucher	AY572344
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	St. Eustatius	No voucher	AY572343
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	St. Eustatius	No voucher	AY572342
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	St. Eustatius	No voucher	AY572341



Table 1. Continued

<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	St. Eustatius	No voucher	AY572340
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	Saba	No voucher	AY572339
<i>A. jamaicensis jamaicensis</i> ^c	Saba	No voucher	AY572338
<i>A. jamaicensis paulus</i>	Chiapas, Mexico	ECOSCM, 425	AY382786
<i>A. jamaicensis richardsoni</i>	La Atlantida, Honduras	TK, 101521	AY382783
<i>A. jamaicensis richardsoni</i>	Olancho, Honduras	TK, 102028	AY684741
<i>A. jamaicensis richardsoni</i>	Olancho, Honduras	TK, 102084	AY684742
<i>A. jamaicensis richardsoni</i>	Olancho, Honduras	TK, 102060	AY684745
<i>A. jamaicensis richardsoni</i>	Olancho, Honduras	TK, 102059	AY684751
<i>A. jamaicensis richardsoni</i>	Chiapas, Mexico	ECOSCM, 426	AY382785
<i>A. jamaicensis richardsoni</i>	Isla Coiba, Panama	EBDA, 23186	AY382784
<i>A. jamaicensis trinitatis</i>	St. Patrick, Trinidad and Tobago	TK, 25197	AY684780
<i>A. jamaicensis trinitatis</i>	Merida, Venezuela	CV-ULA, 2456	DQ003028
<i>A. jamaicensis trinitatis</i>	Venezuela	TK, 15011	AY684778
<i>A. jamaicensis yucatanicus</i>	Veracruz, Mexico	JAGE, 301	AY144340
<i>A. jamaicensis yucatanicus</i>	Yucatan, Mexico	UAEM 406	AY144343
<i>A. jamaicensis yucatanicus</i>	Oaxaca, Mexico	JAGE, 305	AY144347
<i>A. jamaicensis yucatanicus</i>	Yucatan, Mexico	No voucher	AY684746
<i>A. jamaicensis yucatanicus</i>	Yucatan, Mexico	No voucher	AY684747
<i>A. jamaicensis yucatanicus</i>	Yucatan, Mexico	No voucher	AY684748
<i>A. jamaicensis yucatanicus</i>	Yucatan, Mexico	No voucher	AY684749
<i>A. jamaicensis yucatanicus</i>	Yucatan, Mexico	No voucher	AY684750
<i>A. jamaicensis yucatanicus</i>	Yucatán, México	No voucher	AY684752
<i>A. lituratus intermedius</i>	Morelos, Mexico	JAGE, 305	AY144338
<i>A. lituratus intermedius</i>	Colima, Mexico	HLH, 177	AY684771
<i>A. lituratus intermedius</i>	Veracruz, Mexico	JAGE, 306	AY144339
<i>A. lituratus intermedius</i>	Comayagua, Honduras	TK, 101284	AY684729
<i>A. lituratus intermedius</i>	Comayagua, Honduras	TK, 101285	AY684730
<i>A. lituratus intermedius</i> ^a	Guanacaste, Costa Rica	TK, 153273	U66502
<i>A. lituratus intermedius</i>	Bocas del Toro, Panama	NMNH, 579081	AY684737
<i>A. lituratus palmarum</i>	Bocas del Toro, Panama	NMNH, 449806	AY684731
<i>A. lituratus palmarum</i>	Bocas del Toro, Panama	NMNH, 575556	AY684734
<i>A. lituratus palmarum</i>	Pastaza, Ecuador	NMNH, 574548	AY684732
<i>A. lituratus palmarum</i>	Pastaza, Ecuador	TK, 104377	AY684733



Table 1. Continued

<i>A. lituratus palmarum</i>	Pastaza, Ecuador	TK, 104409	AY684739
<i>A. lituratus palmarum</i>	-----	ROM, 50725	AY 684738
<i>A. lituratus palmarum</i>	Rio de Janeiro, Brazil	MVZ, 185448	AY684735
<i>A. lituratus palmarum</i>	Sao Paulo, Brazil	MVZ, 185449	AY684736
<i>A. lituratus palmarum</i>	Merida, Venezuela	No voucher	AY684770
<i>A. lituratus palmarum</i>	Brokopondo, Suriname	ROM, 40985	AY684740
<i>A. lituratus palmarum</i> ^a	St. George, Trinidad	TK, 25029	U66505
<i>A. obscurus</i> ^a	Para, Suriname	TK, 17308	AF423079
<i>A. obscurus</i> ^a	Paracou, Guyana	TK, 18787	U66507
<i>A. obscurus</i>	Sao Paulo, Ilha do Corso, Brazil	FMNH, 141710	AY684766
<i>A. obscurus</i>	Amazonas, Brazil	MVZ, 185784	AY684767
<i>A. obscurus</i>	Madre de Dios, Peru	MVZ, 192603	AY684757
<i>A. obscurus</i>	Madre de Dios, Peru	MVZ, 168876	AY684758
<i>A. obscurus</i>	Amazonas, Venezuela	ROM, 107846	AY684765
<i>A. obscurus</i> ^d	Bolivar, Venezuela	ACUNHC, 358	AY642922
<i>A. obscurus</i> ^d	Bolivar, Venezuela	ROM, 107937	AY642921
<i>A. planirostris hercules</i>	Pastaza, Ecuador	TK, 104403	AY684713
<i>A. planirostris hercules</i>	Pastaza, Ecuador	TK, 104404	AY684714
<i>A. planirostris hercules</i>	Pastaza, Ecuador	TK, 104419	AY684753
<i>A. planirostris hercules</i>	Pastaza, Ecuador	TK, 104345	AY684717
<i>A. planirostris hercules</i>	Pastaza, Ecuador	TK, 104406	AY684715
<i>A. planirostris hercules</i>	Pastaza, Ecuador	TK, 104333	AY684721
<i>A. planirostris hercules</i>	Pastaza, Ecuador	TK, 104008	AY684719
<i>A. planirostris hercules</i>	Pastaza, Ecuador	TK, 104405	AY684728
<i>A. planirostris hercules</i>	Pastaza, Ecuador	TK, 104010	AY684727
<i>A. planirostris hercules</i>	Huanuco, Peru	TK, 22630	AY684754
<i>A. planirostris hercules</i>	Huanuco, Peru	TK, 22626	AY684724
<i>A. planirostris hercules</i>	Huanuco, Peru	TK, 22629	AY684716
<i>A. planirostris hercules</i>	Huanuco, Peru	TK, 22634	AY684722
<i>A. planirostris hercules</i>	Madre de Dios, Peru	MVZ, 168918	AY684743
<i>A. planirostris hercules</i>	Cuzco, Peru	MVZ, 166539	AY684725
<i>A. planirostris hercules</i>	Cuzco, Peru	MVZ, 166536	AY684726
<i>A. planirostris hercules</i>	La Paz, Bolivia	TK, 14535	AY684718
<i>A. planirostris hercules</i>	La Paz, Bolivia	TK, 14536	AY684723

Table 1. Continued

<i>A. planirostris hercules</i> ^a	Madre de Dios, Peru	MVZ, 170016	U66503
<i>A. planirostris fallax</i>	Amazonas, Venezuela	ROM, 37091	AY684720
<i>A. planirostris fallax</i> ^d	Amazonas, Venezuela	ACUNHC, 357	AY642919
<i>A. planirostris fallax</i> ^d	Amazonas, Venezuela	ROM, 107848	AY642920
<i>A. planirostris fallax</i> ^d	Amazonas, Venezuela	ACUNHC, 290	AY642915
<i>A. planirostris fallax</i> ^d	Amazonas, Venezuela	ACUNHC, 291	AY642913
<i>A. planirostris fallax</i> ^d	Amazonas, Venezuela	ROM, 107888	AY642914
<i>A. planirostris fallax</i> ^d	Amazonas, Venezuela	ROM, 107893	AY642916
<i>A. planirostris fallax</i> ^d	Amazonas, Venezuela	ACUNHC, 292	AY642917
<i>A. planirostris fallax</i> ^d	Amazonas, Venezuela	ROM, 107905	AY642918
<i>A. planirostris fallax</i> ^a	Nickerie, Suriname	TK, 17073	U66508
<i>A. planirostris fallax</i> ^a	Paracou, Guyana	AMNH, 267202	U66504
<i>A. planirostris fallax</i>	Rondonia, Brazil	BDP, 2065	AY684774
<i>A. planirostris planirostris</i>	Bahia, Brazil	MVZ, 185497	AY684776
<i>A. planirostris planirostris</i>	Asuncion, Paraguay	TK, 64251	AY684775
<i>A. planirostris planirostris</i>	Paraiba, Brazil	MVZ, 185790	AY684744
<i>A. triomylus</i>	Morelos, Mexico	AGS, 7	AY144346
<i>A. triomylus</i>	Nayarit, Mexico	UAEM, 523	AY144344
<i>A. triomylus</i>	Colima, Mexico	SJW, 17	AY144345
<i>A. triomylus</i>	Colima, Mexico	HLH55	AY382782
<i>A. triomylus</i>	Guerrero, Mexico	UAEM	AY114342
<i>Artibeus aztecus</i> ^a	Sinaloa, Mexico	TK, 4723	U66510
<i>Artibeus toltecus</i> ^a	Darien, Panama	TK, 22579	U66515
<i>Artibeus glaucus</i> ^a	Cuzco, Peru	TK, 16636	U66516
<i>Artibeus gnomus</i> ^a	Paracou, French Guyana	TK, 18789	U66513
<i>Artibeus anderseni</i> ^a	Madre de Dios, Bolivia	NK, 14319	U66509
<i>Artibeus cinereus</i> ^a	Paracou, French Guyana	TK, 18790	U66511
<i>Artibeus phaeotis</i> ^a	Managua, Nicaragua	TK, 5411	U66514
<i>Artibeus watsoni</i> ^a	Celaya, Nicaragua	TK, 7877	U66516
<i>Artibeus concolor</i> ^a	Commewijne, Suriname	TK, 10378	U66519
<i>Artibeus concolor</i> ^a	Brocopondo, Suriname	TK, 11240	U66518

Table 1. Continued

Out-group			
<i>Chiroderma doriae</i>	-----	No voucher	AY169968
<i>Chiroderma salvini</i> ^a	-----	No voucher	L28939
<i>Enchisthenes hartii</i> ^a	Huanuco, Peru	TK, 22690	U66517
<i>Uroderma bilobatum</i> ^a	Mayaro, Trinidad	TK, 25256	L19519
<i>Uroderma magirostrum</i>	-----	No voucher	AY169957

^a Sequences from Van Den Busshe *et al.*, 1998.

^b Sequence from Pumo *et al.*, 1996.

^c Sequence from Carstens *et al.*, 2004.

^d Sequence from Lim *et al.*, 2004

DNA Sequencing

Genomic DNA was extracted from liver or kidney tissues and from museum skins either dry or alcohol preserved. Genomic DNA extractions of 52 samples were carried out at the Genetics Program (Smithsonian Institution) using the DNeasy tissue kit (Quiagen). Amplifications (25 μ L) of the complete *cyt b* were obtained by PCR using primers L14724 and H15915 (Irwin *et al.*, 1991). In addition, amplifications (25 μ L) using shorter internal primers were used to obtain intermediate fragments to complete and confirm sequences from the longer fragment (L14979, H15513, and H15162; Irwin *et al.*, 1991). Polymerase chain reactions (PCR) were performed using a PTC-100 Programmable Thermal Cycler (MJ Research Inc.). Amplifications contained the following in a total volume of 25 μ L: 50-100 ng of DNA, ddH₂O, 0.1 U of AmpliTaq DNA polymerase (Applied Biosystems Inc.), 10 mM of both primers, 25 mM of MgCl₂, 10x PCR Buffer II, and 2 mM of dNTP's. PCR amplification conditions were: An initial template denaturation for 3 min at 94°C followed by 30 cycles of 30 s of denaturation at 94°C, 30 s of primer annealing at 55°C, and 30 s of extension at 72°C, and a final extension of 6 min at 72°C. Products were run in 2% ethidium-bromide agarose gels and purified using the QIAquick kit protocol (Quiagen). Amplified DNA was sequenced using the ABI BigDye ready reaction kit (Applied Biosystems Inc.). Sephadex columns were used to clean the sequences and products were run on an ABI PRISM 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems Inc.).

Genomic DNA extraction from the remaining 32 tissues samples were conducted at the Laboratorio de Sistemática Molecular of the Instituto de Ecología, AC. Genomic DNA extraction followed the protocol proposed by González and Vovides (2002). Extractions from two museum skins were conducted using a Chelex procedure modified from Zhang and Hewitt (1998). PCR amplification conditions were as described above. PCR products were purified with Gene Clean III (QBiogene, Vista, California) following the procedure recommended by the manufacturer, and resuspended in 20 μ L of autoclaved water. Amplified DNA was sequenced using a BigDye Terminator Mix (Applied Biosystems Inc.) as described by the manufacturer. The products of the sequencing reaction were run on a 4.75% polyacrylamide gel using an ABI-373A automated se-

quencer (Applied Biosystems Inc.). Once all of the samples were sequenced, they were aligned and compared using SEQUENCHER (Gene Codes Corp.).

Phylogenetic analyses

We used Parsimony and Bayesian analyses to infer phylogenetic hypotheses. Parsimony analysis was performed using PAUP* 4.0b10 (Swofford, 2002) with the heuristic search option, with 1000 replicates of random addition of taxa, TBR branch swapping, ACCTRAN optimization, zero-length branches collapsed to yield polytomies, and the steepest descent option in effect. Variable nucleotide positions were weighted equally and treated as unordered, discrete characters with four possible character states: A, C, G, T.

Two independent bayesian analyses were conducted using Mr. Bayes 3.0b4 (Ronquist and Huelsenbeck, 2003), one using a model for the total data set, and other for separated models for each codon position. In the first analysis, the model that best fits the entire data was selected with Modeltest 3.06 (Posada and Crandall, 1998) in combination with PAUP* 4.0b10 (Swofford, 2002). The Hierarchical Likelihood Ratio Test and the Akaike's Information Criterion (AIC) both selected the Tamura-Nei nucleotide substitution model (TrN; Tamura and Nei, 1993) with a gamma distribution of substitution rates among sites (G) and a proportion of invariant sites (I). In the second analysis, a combination of codon specific models was obtained in Modeltest using AIC. Models selected were General Time Reversible (Rodríguez *et al.*, 1990), and $G + I$ for first and third positions, and TrN + $G + I$ for second positions. All models parameters were unlinked across partitions. Posterior probabilities of trees were estimated using Metropolis-coupled Markov Chain Monte Carlo. For each analysis we ran four chains simultaneously, three heated (temperature = 0.2) and one cold, to enhance the mixing capabilities of the Markov chains, starting from a random tree and running for 4×10^6 generations, with every 1,000th generation sampled from the chain in each case. No a priori assumptions about topology were made and all searches were provided with uniform priors. To confirm the Markov chain had become stable, we conducted four independent searches, and compared the fluctuating value of the likelihood, means and variances of all likelihood parameters for each run. All sampled trees prior to reaching stationarity (the first 150 of 4000 trees) were discarded as *burn-in*. The posterior probabilities for individual clades obtained from our four separate analyses were compared for congruence and then combined and summarized on a majority-rule consensus tree (Huelsenbeck *et al.*, 2002).

We used parsimony nonparametric bootstrapping to assess the stability of internal nodes (Felsenstein, 1985; Felsenstein and Kishino, 1993) and Bayesian posterior probabilities as a measure of clade reliability (Huelsenbeck *et al.*, 2002; Larget and Simon, 1999). Nonparametric bootstrap values are a conservative measure of the sensitivity of the observed results to the sampling error associated with collecting characters, while Bayesian posterior probabilities place confidence limits on the results of an analysis conditioned on observed data and the model of character evolution selected (Alfaro *et al.*, 2003). Nonparametric bootstrap values were based on 500 heuristic searches with 10 random addition sequences per iteration, and other options as in parsimony analysis.

Nexus files of our sequence data generated from PAUP were analyzed using MEGA version 3.0 (Kumar *et al.*, 2004) to calculate mean genetic distances between and among taxa. We use the Kimura-two-parameter distances (Kimura, 1980) in order to compare our data with other molecular studies of phyllostomid bats as a general measure for establishing taxonomic rank.

RESULTS

Data description

Nucleotide sequence data of the entire *cyt b* gene were generated for 86 individuals. Additionally, we included 61 sequences available from GenBank (Table 1). Of the 1140 nucleotides of this gene, 324 were variable, and 270 were phylogenetically informative. Of the informative sites, 51 occurred at first position, 20 at second position, and 199 at third position. Nucleotide frequencies observed in this study were similar to those reported for other mammals: adenines = 0.3243, cytosines = 0.2713, guanines = 0.1143 and thymines = 0.2938.

Phylogenetic analyses

Parsimony analysis recovered 168 most parsimonious trees of 1078 steps in length (CI = 0.456; RC = 0.624). A strict consensus tree was then computed to depict phylogenetic relationships of haplotypes (Fig. 1). This topology recovered *A. concolor* (subgenus *Koopmania*) as the sister group of members of the subgenus *Artibeus*, followed by the addition of a clade containing all species of subgenus *Dermanura*.

Within the subgenus *Artibeus*, eight well supported clades were recognized. The first clade (I) contained samples of *A. fimbriatus*, as the most basal lineage of the subgenus. The second clade (II) was divided into three minor clades, clade A contained a sample of *A. inopinatus*, clade B contained samples of *A. fraterculus*, and clade C contained *A. hirsutus* samples. Clade B and C were sister to each other, and clade A was basal. The third clade (III) included samples of the *A. jamaicensis* complex from Mexico, Central American, the Caribbean, and the Antilles. This clade is further divided into three minor clades, clade D included samples of *A. triomylus* from Western Mexico, clade E included samples of subspecies *A. j. yucatanicus*, *A. j. richardsoni*, *A. j. paulus* from Eastern Mexico, and Central America, and clade F contained samples of subspecies *A. j. jamaicensis* from the Caribbean and the Antilles. One sample of *A. j. richardsoni* from Panama was recovered as basal to all other *A. jamaicensis* samples. The relationship among these three minor clades was poorly supported (Bootstrap values < 90). The fourth clade (IV) included only three samples of *A. j. jamaicensis* from St. Kitts, Montserrat, and Nevis Islands. A fifth clade (V) was formed by samples from the *A. lituratus* complex. The sixth clade (VI) was subdivided into three minor clades (G, H, I). Clade G included all samples of *A. amplus* as the most basal split of this clade. Clade H included samples of *A. obscurus* from South America, and clade I grouped all samples of *A. planirostris*. Three samples from Grenada and Venezuela classified as *A. j. trinitatis* were nested within this clade. Clades H and I were sister to each other, with clade G joining in a



Figure 1. Molecular phylogeny derived from a strict consensus tree of 168 most parsimonious trees recovered in Parsimony analysis of *cyt b* gene. Numbers on the branches represent bootstrap values >50%. Roman numerals (I-VI) depict major clades while letters (A-I) depict minor clades as defined in text. Terminals previously assigned to *A. j. trinitatis* are identified by asterisks, the open circles indicate terminals identified as *A. l. intermedius*.

stepwise fashion. All of these clades were highly supported by bootstrap values (>95%)

Both bayesian analyses recovered the same topology (Fig. 2) differing mainly in values of posterior probabilities for several clades. Expectedly, support was somewhat lower for multimodel analysis. The bayesian topology was similar to that of the Parsimony analysis, with most differences limited to relationships at the tips of the trees. The major differences in deep branches were in the placement of *A. concolor*, clade II, and in both *A. triomylus* and *A. amplus* clades. In the Bayesian analysis, *A. concolor* was recovered as sister to all members of subgenus *Dermanura*, and *A. inopinatus*, *A. hirsutus*, and *A. fraterculus* (clade II) were recovered as the most basal split of subgenus *Artibeus*. In turn, *A. triomylus* (clade D) formed the sister group to *A. j. jamaicensis* (clade F), and *A. amplus* (clade G) was recovered as the sister group of *A. planirostris* (clade I). However, these discrepant relationships between the Parsimony and Bayesian analyses were also the ones that had low posterior probability values (<0.95).

Genetic distances corrected by Kimura-two-parameter model (Kimura, 1980) were averaged for comparisons within and among species (Table 2). Average genetic distances within species ranged from 0.09 (within samples of *A. triomylus*) to 0.044 (within samples of *A. obscurus*). In contrast, level of genetic differentiation among species ranged from 0.029 (between *A. jamaicensis* and *A. triomylus*) to 0.101 (between *A. planirostris* and *A. inopinatus*). The average genetic distance between the subgenera *Dermanura* and *Koopmania*, was 0.121; between the subgenera *Dermanura* and *Artibeus* was 0.125; whereas genetic distance between *Artibeus* and *Koopmania* was 0.111.

DISCUSSION

Taxonomic considerations for subgenera *Artibeus*, *Dermanura*, and *Koopmania*

In agreement with previous phylogenetic analyses based on morphological (Wetterer *et al.*, 2000), nuclear (Van den Bussche *et al.*, 1993; Baker *et al.*, 2000), and mitochondrial (Van den Bussche *et al.*, 1998) markers our data support a close phylogenetic affinity of members of the subgenera *Artibeus*, *Dermanura*, and *Koopmania*. However, the placement of the subgenera *Dermanura* and *Koopmania* varied between Parsimony and Bayesian analyses. In the Parsimony analysis, *A. concolor* (subgenus *Koopmania*) was sister to the large clade containing all members of the subgenus *Artibeus*, whereas in the Bayesian analysis it appeared as sister to the members of the subgenus *Dermanura*. The genetic distance among subgenera ranged from 0.111 to 0.125. These values indicate that there are moderate levels of genetic differentiation between these three subgenera. However, genetic distances between other genera included in our analysis ranged from 0.151 for *Uroderma* and *Chiroderma* to 0.171 for *Enchisthenes* and *Chiroderma*. These results indicate that, although a substantial genetic divergence has occurred between *Artibeus*, *Dermanura*, and *Koopmania*, they have not achieved levels of divergences seen between undisputed genera. Consequently, based on their close phylogenetic relationships and on their levels of genetic divergence, we suggest that the best classification scheme is that *Artibeus*, *Dermanura*, and *Koopmania*

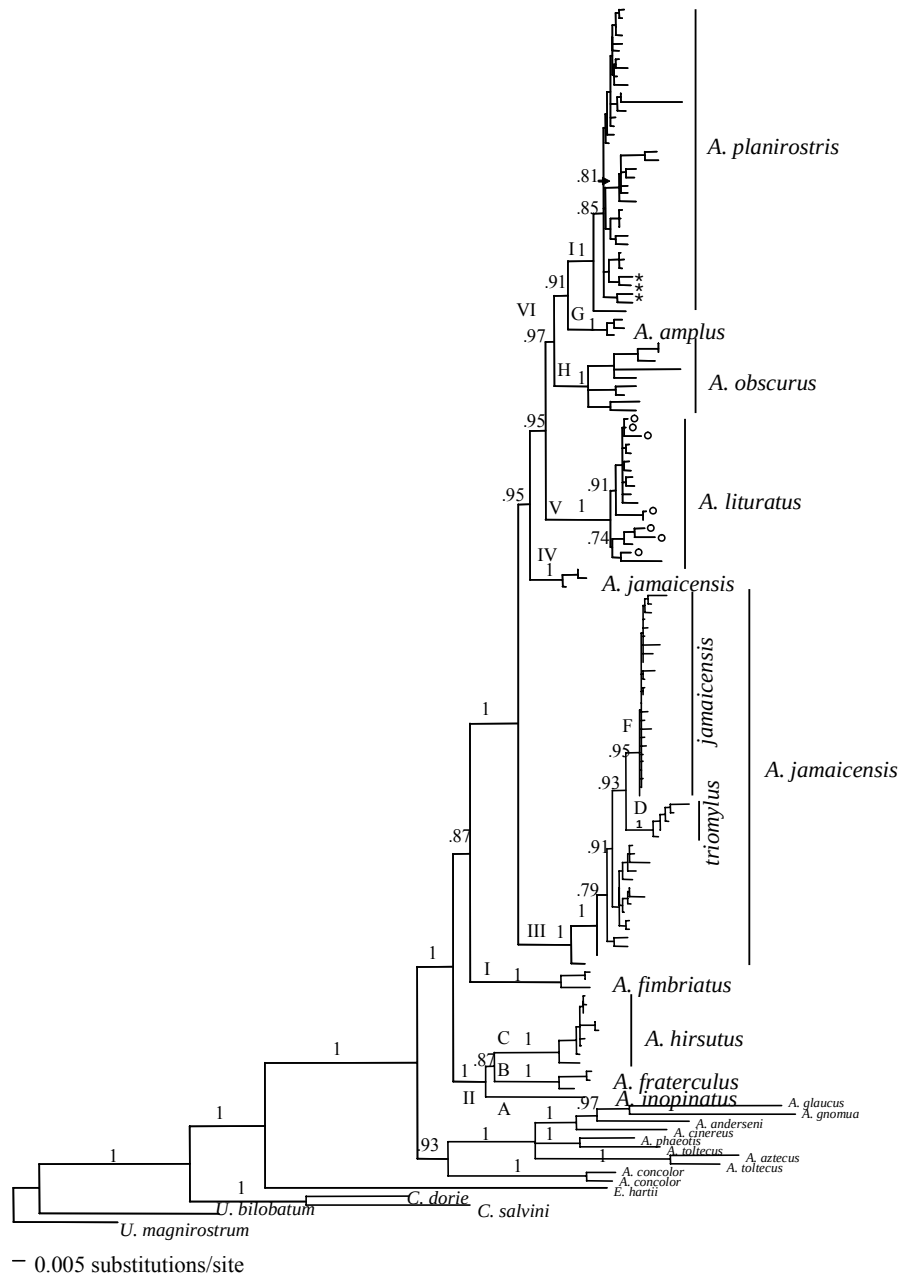


Figure 2. Molecular phylogeny inferred from Bayesian analysis of the *cyt b* gene using the TrN + G + I model of nucleotide substitution selected for the total data set. Posterior probabilities are given above branches. Roman numbers, letters, and symbols convey the same information as in Figure 1.

Table 2. Average K2P genetic distances for species and clades in the subgenus *Artibeus*. Roman numerals and letters following species names refer to clades as depicted in Figures 1 and 2.

Taxa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1. <i>A. obscurus</i> (H)	0.044										
2. <i>A. hirsutus</i> (C)	0.093	0.009									
3. <i>A. inopinatus</i> (II)	0.096	0.072	0.000								
4. <i>A. fraterculus</i> (B)	0.091	0.062	0.076	0.012							
5. <i>A. fimbriatus</i> (I)	0.085	0.088	0.085	0.091	0.019						
6. <i>A. planirostris</i> (I)	0.042	0.094	0.101	0.089	0.084	0.021					
7. <i>A. lituratus</i> (V)	0.064	0.084	0.096	0.082	0.085	0.057	0.040				
8. <i>A. jamaicensis</i> (IV)	0.062	0.090	0.099	0.088	0.079	0.066	0.063	0.022			
9. <i>A. amplus</i> (G)	0.051	0.095	0.092	0.095	0.084	0.042	0.054	0.063	0.011		
10. <i>A. jamaicensis</i> (III)	0.075	0.091	0.097	0.089	0.077	0.071	0.065	0.062	0.067	0.019	
11. <i>A. triomylus</i> (D)	0.073	0.083	0.086	0.082	0.078	0.070	0.057	0.063	0.062	0.029	0.009

be treated as subgenera within the genus *Artibeus*, as suggested by Wetterer *et al.* (2000) and Simmons (2005).

Molecular phylogenetics of large *Artibeus*

Parsimony and Bayesian analyses indicated that the three endemic species occurring in the western versant of Tropical America, all form a monophyletic clade. *Artibeus inopinatus* from the Pacific versant of El Salvador and Honduras was sister to *A. hirsutus* from Western Mexico, followed by the addition of *A. fraterculus*, from the western slopes of Peru and Ecuador. These relationships are well supported by both high parsimony bootstrap values and Bayesian posterior probabilities. Contrary to our results, Patterson *et al.* (1992) based on phylogenetic analysis of the subunits 6 and 8 of the mitochondrial ATPase genes, considered *A. fraterculus* to be the sister species of the Amazonian taxa *A. obscurus* and *A. jamaicensis* (= *A. planirostris*). This discrepancy might be caused, however, because both *A. inopinatus* and *A. hirsutus* were missing from their analysis. Otherwise, mirroring our phylogeny, a morphological tree placed these three taxa all together forming a clade sister to other species of large *Artibeus* (Marques-Aguiar, 1994). Samples of *A. amplus* formed a monophyletic group, with high support values in Parsimony and Bayesian analyses. However, the phylogenetic position of these taxa varied according to optimality criterion. In the Parsimony tree, the *A. amplus* clade was recovered as the sister group of *A. planirostris*, whereas in the Bayesian tree, it was recovered as basal to *A. planirostris* and *A. obscurus*.

Taxonomic status of *Artibeus jamaicensis* complex

Our phylogenetic estimates indicated that the *A. jamaicensis* complex as defined by Lim (1997) and Lim *et al.* (2004) is polyphyletic. Two samples from Venezuela and one from Trinidad

identifiable as *A. j. trinitatis*, were nested within the clade formed by all samples of *A. planirostris* complex (minor clade I) from South America (see discussion under the *A. planirostris* complex). A lineage of three samples identified as clade IV (GenBank accession no. AY572347, AY572355, and AY572360, Table 1) was recovered as basal to clades V (*A. lituratus*) and VI (*A. amplus* – *A. obscurus* – *A. planirostris*). A third lineage (clade III) grouped all remaining samples of *A. jamaicensis*.

We consider that the lineage identified as clade IV in this study might represent an undescribed taxon. First, according to Jones (1978) and Pumo *et al.* (1996), both *A. j. jamaicensis* and *A. p. schwartzi* occur in the Lesser Antilles. The three haplotypes representing the putative species came from the same locality as the two haplotypes that were nested within *A. jamaicensis* (clade III). Otherwise, a phylogenetic analysis based on DNA sequences from mitochondrial *trnA* genes and a region of 12S_{rRNA} gene allied specimens identified as *A. p. schwartzi* from St. Vincent Island to specimens of *A. p. fallax* from French Guyana (Pumo *et al.*, 1996). Second, levels of genetic divergence between members of clade IV and minor clade I and clades IV and III average 0.059 and 0.053, respectively, thus exceeding what characterizes other *Artibeus* species. However, we consider this species provisional and in need of further corroboration with increased sampling and independent morphological data.

Parsimony and Bayesian analyses supported a clade formed by samples of *A. j. jamaicensis*, *A. j. paulus*, *A. j. richardsoni*, *A. j. yucatanicus* and *A. triomylus* (clade III). Guerrero *et al.* (2004) based on molecular and morphometric evidence suggested to treat *A. triomylus* as a separate species sister to *A. jamaicensis*. However, our results based on a more comprehensive sampling do not support that arrangement. Instead, data presented herein (depending on optimality criterion used) recovered samples of *A. triomylus* as a monophyletic group sister to the clade formed by haplotypes of subspecies *A. j. jamaicensis*, *A. j. paulus*, *A. j. richardsoni*, and *A. j. yucatanicus* (Parsimony analysis) or as a clade sister to a clade formed by samples of subspecies *A. j. jamaicensis* (Bayesian analysis). Consequently, despite the monophyly of *A. triomylus* and its distinctive morphology, recognizing it as a separate species would render *A. jamaicensis* a paraphyletic species. Our phylogeny further demonstrated that haplotypes of *A. jamaicensis* from Caribbean and the Antilles all formed a well supported monophyletic group. In contrast, samples from the Central American subspecies (*A. j. yucatanicus*, *A. j. paulus*, and *A. j. richardsoni*) appeared poly or paraphyletic, which highlights the problem of lack of concordance between evolutionary history and taxonomy.

Taxonomic status of *Artibeus planirostris* complex

Our data demonstrated that *A. planirostris* is not closely related to *A. jamaicensis* as had been suggested previously (Handley, 1990; Marques-Aguiar, 1994). This result is consistent with findings reported by Pumo *et al.* (1996) based on *trnA* and 12S_{rRNA} genes, as well as those of Lim *et al.* (2004) based on *cyt b*. Our results, however, failed in resolving phylogenetic affinities of *A. planirostris* relative to *A. obscurus* and *A. amplus*. The Parsimony analysis recovered *A. planirostris* as sister to *A. obscurus*, whereas in the Bayesian analysis this taxon appeared sister to *A. amplus*.

A notable finding in our molecular phylogeny was that haplotypes of individuals from Venezuela, and Trinidad traditionally assigned to *A. jamaicensis* (Lim *et al.*, 2004; Simmons, 2005) were nested within the *A. planirostris* clade. Andersen (1908), on the base of similarities of dental and cranial characters included *A. p. fallax*, *A. p. planirostris*, *A. p. trinitatis*, and *A. p. grenadensis* as subspecies of the *A. planirostris* complex. Provided that our gene tree represents the evolutionary relationships among members of *A. planirostris*, we suggest that all South American forms possessing 3/3 molar dental formula must be treated as *A. planirostris*. This expands the distributional range of this species throughout north of the Orinoco River, and south of the Lesser Antilles. Our data, however, indicate a lack of phylogeographic structure within *A. planirostris* as predicted by patterns of morphological differentiation of recognized subspecies. Average genetic differentiation within this clade (0.021) is similar to that for intraspecific variation of other bats (Baker and Bradley, 2006).

Taxonomic status of *Artibeus lituratus* complex

Earlier authors had considered *A. l. intermedius* to be a subspecies of *A. lituratus* (Hershkovitz, 1949; Cabrera, 1958; Jones and Carter, 1976). However, Davis (1984) concluded, on the basis of the realization that two size-classes of *A. lituratus* occur sympatrically along Middle America, that *A. intermedius* merits recognition at the species level. Despite these findings, some regretted this taxonomic arrangement and retained the subspecific status of *intermedius* (Koopman, 1993; Marques-Aguiar, 1994). Simmons (2005) concluded that *A. l. intermedius* must be treated as a junior synonym of *A. lituratus palmarum*. Our phylogeny recovered a well supported clade, containing seven samples identified as *intermedius* from Mexico and Middle America, nested within samples of *A. lituratus* from South America. The fact that haplotypes from these separate localities interdigitate suggests that gene flow between these localities may be occurring and that these populations may be conspecific (Wiens and Penkrot, 2002). Further, the genetic distance value between members of this clade was 0.03, thus approaching those values of intraspecific comparisons of other bat species (Baker and Bradley, 2006). Based on these results, we agree with Simmons (2005) in that *A. l. intermedius* should be treated as a junior synonym of *A. lituratus*. This species then encompasses a wide distributional range (from northern Mexico to southern Brazil and Argentina). Further studies are needed to evaluate the taxonomic status *A. l. koopmani*, a subspecies endemic to the Tres Marias Islands.

Taxonomic status of *Artibeus obscurus*

The name *A. fuliginosus* had been used for the common blackish *Artibeus* that occurs in the Amazon Basin (e. g. Handley, 1976; Koopman, 1978; Koepcke and Kraft, 1984) until Handley (1990) suggested that the application of such a name was unwarranted. He argued that the name *Phyllostoma obscurum* Schinz (1821) had priority and perfectly matched the description of such bats. Consequently, he resurrected the name *obscurus* for those populations of *Artibeus*. Van Den Bussche *et al.* (1998) examined that hypothesis by including two samples of this taxon in their molecular phylogeny. The sister group relationship for these two samples was interpreted as

supporting Handley's (1990) hypothesis. Herein, we added seven new samples that extend the sampling near to the type locality of *A. obscurus* (Bahia, Brazil; Handley 1990). Our *cyt b* phylogeny indicated that all samples as a whole form a clade, with high support, indicating that the name *A. obscurus* should be applied to all South American samples. It is worthy to note, however, that average genetic distance observed within samples of *A. obscurus* (0.044) was considerable, even reaching those values for species comparisons in other phyllostomid bats (Baker and Bradley, 2006). This level of genetic differentiation might indicate that two cryptic species are present within this taxon, and consequently, further analysis including more samples is warranted to address this question.

Taxonomic considerations within the subgenus *Artibeus*

The current molecular phylogeny provides insights into the evolution and diversification of the subgenus *Artibeus*, which can be used to generate a hypothesis of classification. As mentioned above, we based our decisions of species recognition within this group of neotropical bats on the phylogenetic species concept. According to the phylogenetic species concept, a species is the least inclusive monophyletic group deemed worthy of formal recognition in a phylogenetic classification (Mishler and Theriot, 2000). One important consequence of this phylogenetic view of species is that intraspecific variation is not recognized taxonomically. This is reflected in the dissatisfaction with the subspecies concept found in much of the current systematic literature; if taxa are recognizable, the minimum level of recognition is at species rank. On the basis of this rationality, we recognized 9 species in the subgenus *Artibeus*: *A. amplus*, *A. fimbriatus*, *A. fraterculus*, *A. inopinatus*, *A. hirsutus*, *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. obscurus*, and *A. planirostris*.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was partially supported by the "Programa para el Mejoramiento del Profesorado" (PROMEP-UAEM). We thank curators from the following institutions: B. D. Patterson of the Field Museum of Natural History (FMNH), B. M. Lim of the Royal Ontario Museum (ROM), J. L. Patton of the Museum of Vertebrate Zoology (MVZ), P. Soriano of Colección de Vertebrados de la Universidad de los Andes (CV-ULA), J. Jacobs of the National Museum of Natural History (NMNH), C. Lorenzo of Colegio de la Frontera Sur, C. Ibáñez of Estación Biológica Doñana (EBDA), and R. Baker of Texas Tech University (TK). Technical support was provided in the Laboratorio de Sistemática Molecular of the Instituto de Ecología, A. C. We also thank R. C. Fleischer and C. McIntosh at the Genetics Program at the Smithsonian Institution for their support of this project.

REFERENCES

- Alfaro, M. E., S. Zoller and F. Lutzoni. 2003. Bayes or Bootstrap? A simulation study comparing the performance of Bayes Markov Chain Montecarlo sampling and bootstrapping in assessing phylogenetic confidence. *Molecular Biology and Evolution*, 20:255-266.
- Andersen, K. 1908. A monograph of the chiropteran genera *Uroderma*, *Enchisthenes*, and *Artibeus*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1908:204-319.
- Baker, R. J., C. A. Porter, J. C. Patton and R. A. Van Den Bussche. 2000. Systematics of bats of the family Phyllostomidae based on RAG2 DNA sequences. *Occasional Papers of the Museum Texas Tech University*, 202:1-16.
- Baker R. J. and R. D. Bradley. 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of Mammalogy*, 87:643-662.
- Burbink, F. T., R. Lawson and J. B. Slowinski. 2000. Mitochondrial DNA phylogeography of the North American rat snake (*Elaphe obsoleta*): A critique of the subspecies concept. *Evolution*, 54:2107-2114.
- Cabrera, A. 1958. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Ciencias Zoológicas*, 4:1-308.
- Carstens, B. C., J. Sullivan, L. M. Davalos, A. Larsen and C. Pedersens. 2004. Exploring population genetic structure in three species of Lesser Antillean bats. *Molecular Ecology*, 13:2557-2566.
- Cracraft, J. 1997. Species concepts in systematics and conservation biology- an ornithological viewpoint. Pp. 325-339, in *Species: The units of biodiversity* (M. F. Claridge, H. A. Dawah and M. R. Wilson, eds.). New York, NY: Chapman & Hall.
- Davis, W. B. 1970. The large fruit bats genus *Artibeus* of Middle America, with a review of the *Artibeus jamaicensis* complex. *Journal of Mammalogy*, 51:105-122.
- Davis, W. B. 1984. Review of the large fruit-eating bats of the *Artibeus "lituratus"* complex (Chiroptera: Phyllostomidae) in Middle America. *Occasional Papers of the Museum Texas Tech University*, 93:1-16.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39:783-791.
- Felsenstein, J. and H. Kishino. 1993. Is there something wrong with the bootstrap on phylogenies? A reply to Hillis and Bull. *Systematic Biology*, 42:193-200.
- Gervais, P. 1856. Deuxieme mémoire. Documents zoologiques pour servir a la monographie des chéiroptères Sud-Américains. Pp. 25-88, in *Animaux nouveau ou rares recueillis pendant l'expédition dan les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Río de Janeiro a Lima et de Lima au Para; exécutée par ordre du gouvernement Français pendant les années 1843 a 1847, sous la direction du comite Francis de Castelanu* (Castelnau F, ed.) Paris, FR: P. Bertrand.
- González, D. and A. P. Vovides. 2002. Low intralineaage divergence in *Ceratozamia* (Zamiaceae) detected with nuclear ribosomal DNA ITS and chloroplast DNA *trnL-F* non-coding region. *Systematic Biology*, 27:654-661.

- Guerrero, J. A., E. De Luna and D. González. 2004. Taxonomic status of *Artibeus jamaicensis triomylus* inferred from molecular and morphometric data. *Journal of Mammalogy*, 85:866-874.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*. New York, NY: John Wiley & Sons.
- Handley, C. O., Jr. 1976. Descriptions of new bats *Chiroderma* and *Artibeus* from Mexico. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México*, 36:297-301.
- Handley, C. O., Jr. 1987. New species of mammals from northern South America: fruit-eating bats, genus *Artibeus* Leach. *Fieldiana Zoology*, 39:163-172.
- Handley, C. O., Jr. 1990. The *Artibeus* of Gray 1838. Pp. 443-468, in *Advances in Neotropical Mammalogy* (J. F. Eisenberg, ed.). Sandhill Crane Press.
- Hershkovitz, P. 1949. Mammals of northern Colombia, preliminary report no. 5: Bats Chiroptera. *Proceedings of the U. S. Natural Museum*, 99:429-454.
- Huelsenbeck, J. P., B. Larget, R. E. Miller and F. Ronquist. 2002. Potential applications and pitfalls of Bayesian inference of phylogeny. *Systematic Biology*, 51:673-688.
- Irwin, D. M., T. D. Kocher and A. C. Wilson. 1991. Evolution of the cytochrome *b* gene of mammals. *Journal of Molecular Evolution*, 32:128-144.
- Jones, J. K. Jr., 1978. A new bat of the genus *Artibeus* from The Lesser Antillean Island of St. Vincent. *Occasional Papers of the Museum Texas Tech University*, 51:1-6.
- Jones, J. K., Jr. and D. C. Carter. 1976. Annotated checklist, with keys to subfamilies and genera. Pp. 7-38, in *Biology of the bats of the New World family Phyllostomidae* (R. J. Baker and J. J. Jones, eds.). Special Publications of the Museum Texas Tech University, 10.
- Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16:111-120.
- Koepcke, J. and R. Kraft. 1984. Cranial and external characters of the larger fruit bats of the genus *Artibeus* from Amazonian Peru. *Spixiana*, 7:75-84.
- Koopman, K. 1978. Zoogeography of Peruvian bats with special emphasis on the role of the Andes. *American Museum Novitates*, 2651:1-33.
- Koopman, K. 1993. Chiroptera. Pp.137-241, in *Mammals Species of the World: A taxonomic and geographic reference* (D. E. Wilson and D. M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press.
- Kumar, S., K. Tamura and M. Nei. 2004. MEGA3: Integrated software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics*, 5:150-163.
- Larget, B. and D. L. Simon. 1999. Markov chain Monte Carlo algorithms for the Bayesian analysis of phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 16:750-759.
- Larsen, P. A., S. R. Hoofer, M. C. Bozeman, S. C. Pedersen, D. E. Pumo, C. J. Phillips, H. H. Genoways and R. J. Baker. 2007. Phylogenetics and phylogeography of *Artibeus jamaicensis* based on cytochrome *b* DNA sequences. *Journal of Mammalogy*, 88:712-727.
- Leach, W. E. 1821. *The characters of seven genera of bats with foliaceous appendages to the nose*. Transactions of the Linnean Society of London, 13:73-82.
- Lim, B. K. 1997. Morphometric differentiation and species status of the allopatric fruit-eating bats *Artibeus jamaicensis* and *A. planirostris* in Venezuela. *Studies in Neotropical Fauna and*

- Environment*, 32:65-71.
- Lim, B. K. and D. E. Wilson. 1993. Taxonomic status of *Artibeus amplus* (Chiroptera: Phyllostomidae) in northern South America. *Journal of Mammalogy*, 74:763-768.
- Lim, B. K., M. D. Engstrom, T. E. Lee, Jr., J. Patton and J. W. Bickham. 2004. Molecular differentiation of large species of fruit-eating bats (*Artibeus*) and phylogenetic relationships based on the cytochrome *b* gene. *Acta Chiropterologica*, 6:1-12.
- Marques-Aguiar, S. A. 1994. A systematic review of the large species of *Artibeus* Leach, 1821 (Mammalia: Chiroptera), with some phylogenetic inferences. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi série Zoologia* 10:3-83.
- Mishler, B. D. and E. Theriot. 2000. The phylogenetic species concept (*sensu* Mishler and Theriot): Monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts, in Wheeler QD, Meier R, eds. *Species concepts and phylogenetic theory*. New York, NY: Columbia University Press, 44-54.
- Owen, R. D. 1987. Phylogenetic analyses of the bat subfamily Stenodermatinae (Mammalia: Chiroptera). *Special Publications of the Museum Texas Tech University*, 26:1-65.
- Owen, R. D. 1991. The systematic status of *Dermanura concolor* Peters, 1865 (Chiroptera: Phyllostomidae), with description of a new genus. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 206:18-25.
- Patterson, B. D., V. Pacheco and M. V. Ashley. 1992. On the origins of the western slope region of endemism: systematics of the fruit-eating bats, genus *Artibeus*. *Memorias Museo Historia Natural U.N.M.S.M.*, 21:189-205.
- Peters, W. 1865. Über Flederthiere (*Vespertilio soricinus* Pallas, *Choeronycteris* Lichtenst, *Rhinophylla pumilio* nov. gen., *Artibeus fallax* nov. sp., *A. concolor* nov. sp., *Dermanura quadrivittatum* nov. sp., *Nycteris grandis* nov. sp.). *Monatsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1866:351-359.
- Posada, D. and K. A. Crandall. 1998. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14:817-818.
- Pumo, D. E., I. Kim, J. Remsen, C. J. Phillips and H. H. Genoways. 1996. Molecular systematics of the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*: origin of an unusual island population. *Journal of Mammalogy*, 77:491-503.
- Rodríguez, F. J., J. L. Oliver, A. Marín and J. R. Medina. 1990. The general stochastic model of nucleotide substitution. *Journal of Theoretical Biology*, 142:485-501.
- Ronquist, F. and J. P. Huelsenbeck. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572-1574.
- Simmons, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312-529, in *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference* (D. E. Wilson and D. M. Reeder, eds.). Johns Hopkins University Press.
- Swofford, D. L. 2002. *PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods), version 4.0b10*. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc.
- Tamura, K. and M. Nei. 1993. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control

- region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution*, 10:512-526.
- Templeton, A. R. 1989. The meaning of species and speciation: A genetic perspective. Pp. 3-27, in *Speciation and its consequences* (D. Otte and J. A. Endler, eds.). Sinauer Associates Inc.
- Van Den Bussche, R. A., R. J. Baker, H. A. Wichman and M. J. Hamilton. 1993. Molecular phylogenetics of Stenodermatini bat genera: Congruence of data from nuclear and mitochondrial DNA. *Molecular Biology and Evolution*, 10:944-959.
- Van Den Bussche, R. A., J. L. Hudgeons and R. J. Baker. 1998. Phylogenetic accuracy, stability and congruence: Relationships within and among the New world bat genera *Artibeus*, *Dermanura* and *Koopmania*. Pp. 59-71, in *Bat biology and conservation* (T. H. Kunz and P. A. Racey, eds.). Smithsonian University Press.
- Wetterer, A. L., M. V. Rockman and N. B. Simmons. 2000. Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): Data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 248:1-200.
- Wiens, J. J. and T. A. Penkrot. 2002. Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards *Sceloporus*. *Systematic Biology*, 51:69-91.
- Zhang, D. and G. M. Hewitt. 1998. Isolation of DNA from preserved specimens. Pp. 41-49. In *Molecular Tools for screening biodiversity. Plants and animals* A. Karp, P. G. Isaac and D. S. Ingram, eds.). Chapman and Hall, London.



MAMÍFEROS TERRESTRES DE LA FRONTERA SUR DE MÉXICO

Consuelo Lorenzo, Eduardo E. Espinoza, Eduardo J. Naranjo y Jorge E. Bolaños

*Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres, El Colegio de la Frontera Sur, Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. CP 29290 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
CE: clorenzo@ecosur.mx (CL); eespinoza@ecosur.mx (EEE); enaranjo@ecosur.mx (EJN);
jbolanos@ecosur.mx (JEB)*

Resumen: En este trabajo presentamos la lista taxonómica actualizada de los mamíferos terrestres de los estados que comprenden la frontera sur de México: Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Tabasco y Yucatán, compilada de trabajos realizados en el sureste mexicano, cuya composición está representada por 213 especies, 121 géneros y 29 familias agrupadas en 11 órdenes. De este total de especies de mamíferos terrestres de la región, Campeche alberga 50.9% ($n=110$); Chiapas 95.8% ($n=204$); Quintana Roo, 50% ($n=108$); Tabasco, 63.9% ($n=138$) y Yucatán, 39.8% ($n=86$). En la frontera sur, 34.2% ($n=73$) de las especies de mamíferos son endémicas: siete se encuentran sólo en esta región, 10 son endémicas de México y 56 de Mesoamérica. Con respecto a su estado de conservación, 31.9% ($n=68$) de los mamíferos se encuentra enlistado dentro de alguna categoría especial de protección en la NOM-059-SEMARNAT-2001, en tanto que la UICN y el CITES incluyen en sus listados 19.7% ($n=42$) y 10.6% ($n=23$) de las especies, respectivamente. Es necesario mitigar los factores que amenazan la supervivencia de numerosas poblaciones de mamíferos en la frontera sur (i.e., deforestación y cacería no sustentable), en particular las que presentan distribución restringida (incluyendo endemismos), poblaciones muy pequeñas, y una especificidad muy particular en sus necesidades de hábitat. Es de igual importancia dar prioridad al desarrollo de proyectos de investigación que aporten información sobre el estado y alternativas de conservación de la mastofauna regional, buscando la participación comunitaria en programas de uso sustentable de la misma.

Palabras clave: Mastofauna, Conservación, Endemismo, Frontera Sur, Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Tabasco, Yucatán, México.

Abstract: In this paper we present an updated taxonomic list of the terrestrial mammals distributed in the states conforming Mexico's Southern Frontier: Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Tabasco, and Yucatán. Regional mammal richness is composed by 213 species, 121 genera, and 29 families within 11 orders. Of this richness, Campeche includes 50.9% ($n=110$), Chiapas 95.8% ($n=204$), Quintana Roo 50% ($n=108$), Tabasco 63.9% ($n=138$), and Yucatán 39.8% ($n=86$) of mammal species. In the region, 34.2% ($n=73$) of mammal species are endemic: seven of them are only found in the Southern Frontier, while 10 are endemic of Mexico and 56 are endemic of Mesoamerica. Regarding their conservation status, 31.9% ($n=68$) of regional mammal species are listed in the Mexican Official Norm NOM-059-SEMARNAT-2001, whereas IUCN and CITES

include in their listings 19.7 % ($n=42$) and 10.6% ($n=23$) of species, respectively. It is needed to mitigate factors threatening the survival of mammal populations in Mexico's southern frontier (i.e., deforestation and unsustainable hunting), particularly those with a restricted distribution range (including endemic species), small populations, and those with special habitat requirements. It is equally important to prioritize research projects providing information on the status and conservation alternatives for the mammalian fauna of this region, promoting community involvement in sustainable use programs.

Key words: Mammals, Conservation, Endemism, Southern Frontier, Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Tabasco, Yucatán, Mexico.

INTRODUCCIÓN

México se sitúa como uno de los 12 países considerados megadiversos debido a que concentra cerca del 15% de las especies terrestres del planeta, ocupando el primer sitio a escala mundial en cuanto al número de especies de reptiles y el tercero en mamíferos (SEMARNAP, 1997; Ceballos *et al.*, 2002). Cabe destacar que este tercer lugar se debe, entre otras causas, al aporte de la alta riqueza y endemismo de especies de los órdenes Rodentia (roedores), Chiroptera (murciélagos), Carnivora (carnívoros), Soricomorpha (musarañas) y Lagomorpha (conejos y liebres).

La clasificación taxonómica de los mamíferos de México varía de acuerdo con diferencias de opinión de diversos autores, Arita y Ceballos (1997) consideran que existen 504 especies de mamíferos terrestres, agrupadas en 12 órdenes, 47 familias y 188 géneros; Villa-Ramírez y Cervantes (2003) incluyen 489 especies, agrupadas en 12 órdenes, 42 familias y 186 géneros; y Ramírez-Pulido *et al.* (2005), consideran 475 especies agrupadas en 12 órdenes, 34 familias y 185 géneros. Esta alta diversidad mastofaunística ha sido producto de la influencia de las biotas neártica y neotropical que confluyen en México lo que, aunado a su compleja topografía, ámbito latitudinal e historia geológica, ha favorecido el desarrollo de una amplia variedad de ecosistemas con diferentes condiciones físicas y bióticas (Fa y Morales, 1998). Esta condición se manifiesta en el sureste de México, región considerada como unas de las 15 áreas críticas para la conservación de la biodiversidad a escala mundial (Mittermeier y Goettsch, 1992).

Las selvas del Neotrópico abarcan una gran porción del Continente Americano, desde México hasta Argentina, y probablemente mantienen la mayor diversidad de especies del planeta. Hoy en día, el incremento de las actividades agrícolas y ganaderas han contribuido a que su distribución sea reducida y fragmentada, representando 42% de la cobertura vegetal mundial (Murphy y Lugo, 1986; Ehrlich y Ceballos, 1997).

La frontera sur mexicana se caracteriza por una doble riqueza: la biológica y la cultural, que se están perdiendo por el acelerado crecimiento de la población humana y su avance no planificado en esta parte del territorio nacional. No sólo los efectos negativos de la destrucción y fragmentación de la vegetación originan la pérdida del hábitat de muchas especies, sino también la introducción de especies exóticas (Harrington *et al.*, 2001; Johnson *et al.*, 2002). Esto origina que zonas



importantes para muchas especies, animales y vegetales, y en especial para las endémicas con una distribución muy restringida, pierdan un área con importancia vital dentro de un ecosistema.

Por lo anterior, es importante estudiar (en diferentes ámbitos de la investigación) la mastofauna que habita en esta región, para instrumentar las estrategias que conduzcan a su aprovechamiento sustentable y conservación. Por ello, el objetivo de este trabajo es dar a conocer la lista taxonómica de especies de mamíferos terrestres distribuidos en cinco estados de la frontera sur de México, así como un panorama general sobre el patrón de su distribución y categorías de riesgo de las especies, compilado de los estudios realizados en los últimos años en el sureste mexicano por diversos autores.

MATERIAL Y MÉTODOS

El territorio conformado por los estados de Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Tabasco y Yucatán se considera en este trabajo como la región de la frontera sur. Igualmente, se considera que los límites geográficos de Mesoamérica, abarcan desde los ríos Pánuco, Lerma y Sinaloa por el norte hasta la península de Nicoya, Costa Rica (Jiménez, 1975). Los datos que se presentan sobre la composición mastofaunística de esta región se basan principalmente en los trabajos de Wilson y Reeder (1993), Reid (1997), Retana y Lorenzo (2002), así como nuevas descripciones, registros y los cambios taxonómicos más recientes de mamíferos terrestres en el sureste mexicano por diversos autores (Dragoo *et al.*, 1993; Geist, 1998; Simmons y Handley, 1998; Woodman y Timm, 1999; Baker *et al.*, 2002; Lee *et al.*, 2002; Voss y Jansa, 2003; Carroll *et al.*, 2005; Ramírez-Pulido *et al.*, 2005; Wilson y Reeder, 2005; Escobedo-Morales *et al.*, en prensa; Espinoza *et al.*, 2006).

Los datos sobre el estado de conservación de las especies a escala nacional se citaron de acuerdo con la información presentada por Arita y Ceballos (1997) y la Norma Oficial Mexicana, NOM-059-SEMARNAT-2001, en donde se consideran las siguientes categorías: A: especie amenazada; E: probablemente extinta en el medio silvestre; P: en peligro de extinción; PR: sujeta a protección especial; R: especie rara (SEMARNAT, 2002). El estado de conservación a escala mundial se obtuvo del estudio presentado por la Comisión Centroamericana de Ambiente y Desarrollo –que incluye la información del Convenio sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) (Comisión Centroamericana de Ambiente y Desarrollo, 1999)– así como de la Unión Mundial para la Naturaleza (UICN), con las versiones 2.3 de 1994 y la última versión que incorpora los cambios sugeridos propuestos por la Comisión de Supervivencia de Especies (SSC, por sus siglas en inglés) y consignadas en el documento “IUCN Red List Categories version 3.1”, en donde se consideran las siguientes categorías: EX: extinto; EW: extinto en estado silvestre; CR: en peligro crítico; EN: en peligro; VU: vulnerable; NT: casi amenazado; LC: preocupación menor; LR: bajo riesgo (en la versión de 1994); DD: datos insuficientes; NE: no evaluado (UICN, 2002).

La información de las especies que son consideradas en la lista como endémicas de los estados de la Frontera Sur, Mesoamérica y México se basó en los trabajos de Flores-Villela y Gerez

(1994), Arita y Ceballos (1997), Arita (2000), Ceballos *et al.* (2002), y la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT, 2002).

Con el fin de conocer el patrón de distribución de las especies de mamíferos terrestres en los cinco estados, se obtuvo información de Reid (1997) y Ceballos y Oliva (2005). El área que comprende a los mismos se dividió en cuadrantes de 15 x 15 minutos, de acuerdo con la latitud y longitud, lo que representó un total de 392 cuadrantes. Se anotó la presencia o ausencia de esas especies, conformando una matriz en hoja electrónica de Excel Ver. 7.0, la cual fue exportada al programa Arc View 3.2 para visualizar la imagen de distribución.

RESULTADOS

Composición mastofaunística

La lista taxonómica de las especies de mamíferos terrestres de la región de la frontera sur se presenta en el Anexo I. En esta región habitan 213 especies, 121 géneros y 29 familias agrupadas en 11 órdenes, lo que representa 44.84% de las especies de mamíferos terrestres que se distribuyen en México (475 especies de acuerdo con Ramírez-Pulido *et al.*, 2005). La distribución por estados de estas 213 especies es la siguiente: en Chiapas se encuentra 95.8% (204 especies); en Tabasco, 63.9% (138); en Campeche, 50.9% (110); en Quintana Roo, 50% (108) y en Yucatán 39.8% (86). La composición mastofaunística del estado de Chiapas consta de 204 especies, 119 géneros y 29 familias; la de Tabasco, de 138 especies, 99 géneros y 28 familias; la de Campeche, de 110 especies agrupadas en 84 géneros y 28 familias; la de Quintana Roo de 108 especies, 83 géneros y 27 familias y, finalmente, la de Yucatán consiste de 86 especies agrupadas en 70 géneros y 27 familias.

Del total de especies de mamíferos terrestres en la frontera sur, Chiapas es el estado que presenta el mayor número (204 especies), 59 de las cuales están ausentes de los restantes cuatro estados fronterizos del sur. Solo nueve mamíferos del total regional no habitan en Chiapas: una musaraña, *Cryptotis mayensis*, endémica de Campeche, Quintana Roo, Yucatán, Belice y Guatemala; dos quirópteros, *Rhogeessa aeneus* y *Corynorhinus mexicanus*, con distribución en la Península de Yucatán y hacia el norte de México; cuatro roedores, *Reithrodontomys spectabilis*, *Heteromys gaumeri*, *Otonyctomys hatti* y *Peromyscus yucatanicus*, con distribución exclusiva en la Península de Yucatán, o compartida con Belice y Guatemala. Por último, en este grupo se incluye a un mapache endémico de la isla de Cozumel (*Procyon pygmaeus*), y al venado cabrito yucateco (*Mazama pandora*; Anexo I).

Endemismo

En la frontera sur, 34.7% ($n = 74$) de las especies de mamíferos silvestres conocidas presentan alguna condición de endemismo: siete de la región, 11 de México y 56 de Mesoamérica. De las siete especies endémicas de la región, dos habitan exclusivamente en la isla de Cozumel, Quintana Roo: un ratón (*Reithrodontomys spectabilis*), y un mapache (*Procyon pygmaeus*). De las cinco



especies restantes, dos musarañas (*Sorex stizodon* y *Sorex sclateri*), un murciélago (*Rhogeessa genowaysi*) y dos roedores (*Heteromys nelsoni* y *Peromyscus zarhynchus*), se distribuyen únicamente en Chiapas (Anexo I).

En cuanto a los 11 mamíferos con distribución endémica a México, sólo las especies *Rhogeessa aeneus*, *Corynorhinus mexicanus* y *Peromyscus yucatanicus* habitan exclusivamente en la Península de Yucatán. El venado cabrito yucateco (*Mazama pandora*) que es endémico de Mesoamérica, se encuentra en los estados de Campeche y Yucatán (Medellín *et al.* 1998).

Estado de conservación

Para la frontera sur se reportan 68 especies de mamíferos consideradas en alguna categoría de protección dentro de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001 (SEMARNAT, 2002), de las cuales 26 se encuentran en la categoría de amenazadas; 13, en peligro y 29 están sujetas a protección especial. Cuarenta y dos especies se encuentran en las listas rojas internacionales publicadas por la UICN (2002), donde una está en peligro crítico, nueve en peligro, seis en la categoría de vulnerable, una casi amenazada, 21 en bajo riesgo y cuatro con datos insuficientes. Finalmente, 23 mamíferos presentes en ésta área de México se incluyen en los apéndices I (9 especies), II (3 especies) y III (11 especies) del CITES (2002). En el Anexo I se muestra el número de especies de mamíferos por orden taxonómico que se distribuyen en los estados de la frontera sur y que se encuentran dentro de alguna de las categorías citadas anteriormente.

Distribución

Del total de especies de mamíferos terrestres considerados endémicos para la región, México y Mesoamérica, existe un mayor número en el estado de Chiapas, particularmente en la región de Los Altos, las cañadas de la Selva Lacandona y la porción oeste de la Sierra Madre de Chiapas ($n = 29-34$ especies) y un menor número en el norte del estado de Tabasco y norte de la Península de Yucatán ($n = 12-15$), con un número intermedio en el resto del estado de Chiapas, sur de Tabasco y centro y sur de la Península de Yucatán ($n = 16-28$; Fig. 1a).

En lo que respecta a la distribución de las especies de mamíferos enlistados dentro de alguna categoría especial de protección en la NOM-059-SEMARNAT-2001, la UICN y el CITES, los mayores números se localizan en las montañas del norte de Chiapas, las cañadas de la Selva Lacandona y el sur de Tabasco ($n = 46-55$ especies) y, en menor número, en el norte de la Península de Yucatán, la Depresión Central de Chiapas y la Sierra Madre de Chiapas ($n = 18-27$), con valores intermedios en el norte de Tabasco y centro-sur de la Península de Yucatán ($n = 28-45$; Fig. 1b).

En cuanto a la distribución de las especies de mamíferos endémicos de la frontera sur, México y Mesoamérica y enlistados en alguna categoría especial de protección de acuerdo con la NOM-059-SEMARNAT-2001, la UICN y el CITES, los mayores números se ubican en las montañas del norte y Altos de Chiapas, así como en el oriente de la Selva Lacandona en el mismo estado ($n = 12-13$ especies). Los números más pequeños se localizan en el norte de la Península de Yucatán, la Depresión Central de Chiapas y la Sierra Madre de Chiapas ($n = 4-5$), y los valores intermedios se encuentran en el centro y sur de la Península de Yucatán, sur de Tabasco y sur de Chiapas ($n = 6-11$; Fig. 1c).

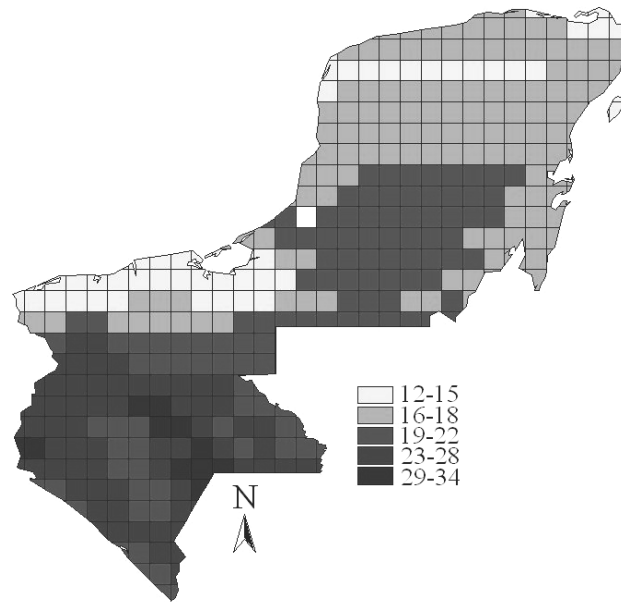


Figura 1a. Distribución de las especies de mamíferos endémicos en los estados de la frontera sur de México.

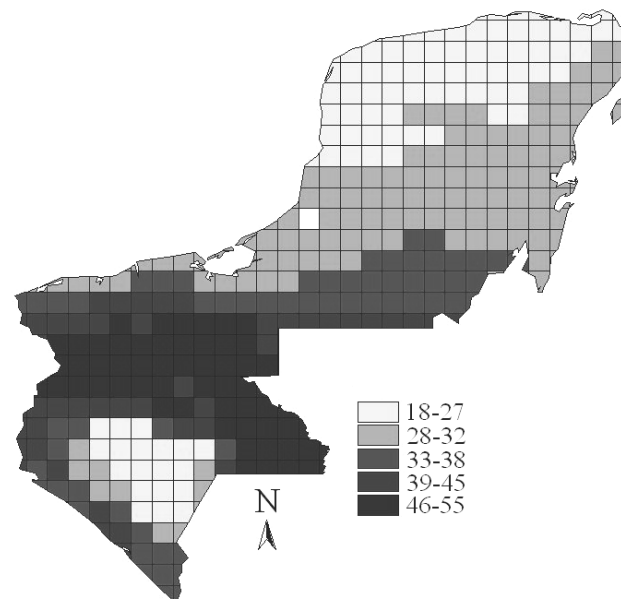


Figura 1b. Distribución de las especies de mamíferos dentro de alguna categoría especial de protección en la NOM-059-SEMARNAT-2001, la UICN y el CITES en los estados de la frontera sur de México.

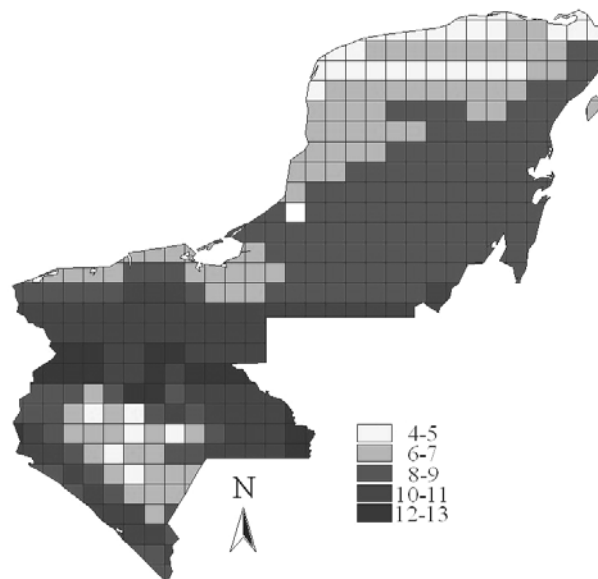


Figura 1c. Distribución de las especies de mamíferos endémicos y en alguna categoría especial de protección de acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT-2001, la UICN y el CITES.

DISCUSIÓN

En la frontera sur de México, el acelerado incremento de la población humana y sus actividades durante las últimas décadas se ha manifestado en cambios importantes en la distribución y abundancia de numerosas poblaciones y especies de mamíferos silvestres. Estos cambios, que en muchos casos han consistido en la disminución y aun la extinción de poblaciones locales, se deben a la transformación del hábitat original de numerosas especies en áreas de cultivo, pastizales y zonas urbanas. En otros casos, la cacería sin control también ha sido un factor determinante en el decline o desaparición de poblaciones enteras (Naranjo *et al.*, 2005).

Debido a que las especies endémicas de los estados de la frontera sur en cualquiera de sus tres categorías (endémicas de algún estado, de México o de Mesoamérica) se encuentran en mayor número en el estado de Chiapas y en áreas cuyos hábitats se presentan fragmentados (selvas húmedas y secas, bosques de coníferas y bosque mesófilo de montaña), es posible esperar que estos cambios en la cobertura vegetal se reflejen en una reducción de su ámbito de distribución y abundancia locales. En particular, estos efectos son severos para aquellas especies con distribución restringida y requerimientos de hábitats específicos, entre las que se encuentran las musarañas *Sorex stizodon* y *Sorex sclateri*, *Cryptotis goodwini*; y los roedores *Peromyscus zarhynchus*, *Heteromys nelsoni*, *Reithrodontomys microdon*, *Reithrodontomys tenuirostris*, y *Rheomys thomasi*. Otras especies que podrían encontrarse en esta situación dentro del estado de Quintana Roo serían el mapache *Procyon pygmaeus* y el roedor *Reithrodontomys spectabilis*, así como el venado cabrito

Mazama pandora en Campeche y Yucatán. Sin embargo, existen otras especies en alguna categoría de endemismo que pueden verse beneficiadas en hábitats perturbados como resultado de la deforestación; por ejemplo, la musaraña *Sorex saussurei*, los murciélagos *Dermanura tolteca*, *Rhogeessa* spp. y los roedores *Microtus guatemalensis*, *Habromys lophurus* y *Reithrodontomys sumichrasti*; o bien, con la apertura de áreas de cultivo como las tuzas *Orthogeomys grandis* y *O. hispidus* y el ratón *Oryzomys rostratus*.

Puesto que las tendencias en la dinámica de la población humana y sus actividades apuntan hacia un incremento acelerado en las próximas décadas, es de esperarse que las poblaciones de mamíferos endémicos y enlistados en alguna categoría especial de protección se reduzcan notablemente en las selvas altas y medianas de las Montañas del Norte de Chiapas, las Cañadas y el oriente de la Selva Lacandona, y los bosques mesófilos de los Altos de Chiapas. Lo mismo se espera que ocurra en las selvas bajas y medianas de la Península de Yucatán, especialmente en las regiones de Calakmul y la costa norte de Quintana Roo (corredor turístico Cancún-Tulum), así como en los manglares y humedales de Chiapas y Tabasco.

Dentro de las especies de mamíferos en cualquiera de las categorías de endemismo y dentro de alguna categoría especial de protección que podrían estar afectadas por lo anterior se encontrarían, en el estado de Chiapas, dos musarañas (*Sorex sclateri* y *Sorex stizodon*), un roedor (*Heteromys nelsoni*) y una especie de murciélago (*Rhogeessa genowaysi*) bajo protección especial. Entre las especies más vulnerables a la extinción y endémicas del estado de Quintana Roo, estarían un roedor amenazado (*Reithrodontomys spectabilis*) y un mapache en peligro (*Procyon pygmaeus*). Es muy probable que igualmente estuvieran afectados, a mediano plazo, algunos de los mamíferos que se incluyen como sujetos a conservación en los apéndices del CITES: en el I: los monos aulladores (*Alouatta palliata* y *A. pigra*); en el II: el mono araña (*Ateles geoffroyi*); y en el III: el cacomixtle tropical (*Bassariscus sumichrasti*), la ardilla café (*Sciurus deppei*), el armadillo de cola desnuda (*Cabassous centralis*), y el hormiguero arborícola (*Tamandua mexicana*). Algunas especies de carnívoros también serían muy vulnerables a la extinción local, como el jaguar (*Panthera onca*), el ocelote (*Leopardus pardalis*) y el tigrillo (*Leopardus wiedii*), todos ellos incluidos en el Apéndice I del CITES; y quizá, en menor grado, el viejo de monte (*Eira barbara*), el grisón (*Galictis vittata*), ambas incluidas en el III; y la nutria (*Lontra longicaudis*; apéndice I). Entre los ungulados más amenazados estarían el tapir (*Tapirus bairdii*) y el pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*), considerados en los apéndices I y II, respectivamente.

Ante la escasez de información cuantitativa sobre el estado de las poblaciones de gran parte de los mamíferos de la frontera sur, es difícil plantear estrategias realistas y efectivas que promuevan la conservación y manejo de las mismas y su hábitat, por lo que consideramos que se debe dar prioridad al desarrollo de proyectos de investigación que aporten información útil en ese sentido. Además, es necesario buscar la participación comunitaria en programas de uso sustentable de algunas especies de mamíferos con valor alimentario y peletero, como el tepezcuittle, los guaques (*Dasyprocta* spp.), el pecarí de collar (*Pecari tajacu*), el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y los venados cabritos (*Mazama* spp.).

Desafortunadamente, la mayoría de las comunidades rurales en la frontera sur viven en



condiciones de pobreza y marginación social y económica, por lo que sus prioridades se centran en la subsistencia a partir de la agricultura y el uso de los recursos naturales locales, frecuentemente de manera no sustentable (Boltvinik y Hernández, 1999; INEGI, 2002). En gran parte de estas comunidades existe un desconocimiento notable sobre la situación de riesgo de numerosas especies de mamíferos locales, lo que acentúa los procesos de pérdida de hábitat y cacería indiscriminada. Es absolutamente necesario poner en práctica sistemas alternativos de uso de la flora y fauna silvestres que, lejos de causar la desaparición de las poblaciones silvestres locales, aumenten su productividad y generen beneficios económicos y nutricionales a los residentes de la región. Además, es indispensable que las autoridades educativas federales y estatales consideren prioritaria la capacitación de maestros rurales en cuanto a la importancia de conservar la biodiversidad en general y la fauna silvestre en particular. Es indudable que, en la medida en que los pobladores de la región estén conscientes y participen de los beneficios que pueden ofrecer los mamíferos silvestres locales, colaborarán en acciones para su conservación y uso sustentable.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Lucero M. Cuautle y a la M. en C. Tamara Rioja y M. en C. Arturo Carrillo por sus valiosos comentarios a este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Arita, H. T. 2000. *Escalas y la diversidad de mamíferos de México*. Proyecto P075 financiado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) en convenio con el Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF (http://www.conabio.gob.mx/mamiferos/Mamiferos3_ck.cgi).
- Arita, H. T. y G. Ceballos. 1997. Los mamíferos de México: distribución y estado de conservación. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 2:33-71.
- Baker, R. J., S. Solari y F. G. Hoffmann. 2002. A new Central American species from the *Carollia brevicauda* complex. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*, 217:1-12.
- Boltvinik, J. y E. Hernández. 1999. *Pobreza y distribución del ingreso en México*. Siglo XXI. México, DF.
- Carroll, D. S., L. Peppers y R. D. Bradley. 2005. Molecular systematics and phylogeography of the *Sigmodon hispidus* species group. Pp. 87-99, in *Contribuciones Mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa* (V. Sánchez-Cordero y R. A. Medellín, eds.). Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México DF.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y R.A. Medellín. 2002. The mammals of México: Composition, distribution, and conservation status. *Occasional Papers Museum of Texas Tech University*,

- 218:1-27.
- Ceballos, G. y G. Oliva (eds.). 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. CONABIO/Fondo de Cultura Económica. México, DF.
- CITES. 2002. *The cites Appendices I, II and III*. Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora Ginebra, Suiza (<http://www.cites.org/eng/append/index.shtml>).
- Comisión Centroamericana de Ambiente y Desarrollo. 1999. Lista de fauna de importancia para la conservación en Centroamérica y México: Listas rojas, listas oficiales y especies en apéndices CITES. *Sistema de Integración Centroamericana*.
- Dragoo, J. W., R. D. Bradley, R. L. Honeycutt y J. W. Templeton. 1993. Phylogenetic relationships among the skunks: a molecular perspective. *Journal of Mammalian Evolution*, 1:255-267.
- Ehrlich, P. y G. Ceballos. 1997. Población y medio ambiente ¿Qué nos espera?. *Revista Ciencia*, 48:19-30.
- Escobedo-Morales, L. A., L. León-Paniagua, J. Arroyo-Cabrales y F. Greenaway. En prensa. New distributional records for mammals from the State of Chiapas, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 51:000-000.
- Espinoza, E., I. Sánchez, M. Bautista y C. Lorenzo. 2006. Análisis de la distribución de roedores de la familia muridae en el sur de México. Pp. 47 -54, in *Genética y Mamíferos Mexicanos: Presente y Futuro* (Vázquez- Domínguez, E y D. J. Hafner, eds.). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin No.32
- Fa, E. J. y L. Morales. 1998. Patrones de diversidad de mamíferos de México. Pp. 315-352, in *Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución* (T. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa, eds.). Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Geist, V. 1998. *Deer of the world. The evolution, behavior and ecology*. Stackpole Books. Mechanicsburg. Pennsylvania, EUA.
- Harrington, G. N., A. N. D. Freeman y F. H. J. Crome. 2001. The effects of fragmentations of an Australian tropical rain forest on populations and assemblages of small mammals. *Journal of Tropical Ecology*, 17:225-240.
- INEGI. 2002. *Censo general de población y vivienda 2000*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, México (<http://www.inegi.gob.mx/difusion/espanol/fpobla.html>).
- Johnson, R., J. W. H. Ferguson, A. S. Van Jaarsveld, G. N. Bronner y C. T. Chimimba. 2002. Delayed responses of small mammal assemblages subject to afforestation-induced grassland fragmentation. *Journal of Mammalogy*, 83:290-300.
- Jiménez, M. W. 1975. *Mesoamérica*. Sobretiro especial del tomo VIII de *Enciclopedia de México*. Pp. 471-483.
- Lee, T. E., Jr., S. R. Hoofer y R. A. Van den Bussche. 2002. Molecular phylogenetics and taxonomy revision of the genus *Tonatia* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 83:49-57.

- Medellín, R. A., A. L. Gardner y J. M. Aranda. 1998. The taxonomic status of the Yucatán brown brocket, *Mazama pandora* (Mammalia: Cervidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 111:1-14.
- Mittermeier, R. A. y C. Goettsch. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. Pp. 63-73, in *México ante los retos de la biodiversidad* (J. Sarukhán y R. Dirzo, eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, DF.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review Ecology and Systematics*, 17:67-88.
- Naranjo, E., C. Lorenzo y A. Horvath. 2005. Capítulo 6. La diversidad de mamíferos en Chiapas. Pp. 221- 263, in *Diversidad biológica en Chiapas* (M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial y L. Ruiz-Montoya, coords.). Plaza y Valdéz /ECOSUR.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 21:21-82.
- Reid, F. A. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford University Press. New York.
- Retana, O. y C. Lorenzo. 2002. Lista de mamíferos terrestres de Chiapas: endemismo y estado de conservación. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 85:25-49.
- SEMARNAP (Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca). 1997. *Programa de Conservación de la Vida Silvestre y Diversificación Productiva en el Sector Rural 1997-2000*. México, DF.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001. Protección ambiental- especies nativas de México de flora y fauna silvestres- categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 1:1-153.
- Simmons, N. B. y C. O. Handley, Jr. 1998. A revision of *Centronycteris* Gray (Chiroptera: Emballonuridae) with notes on natural history. *American Museum Novitates*, 3239:1-28.
- UICN. 2002. *2000 IUCN Red list of threatened animals*. Unión Mundial para la Naturaleza-Species Survival Commission. Gland, Suiza (<http://www.redlist.org>).
- Villa-Ramírez, B. y F. A. Cervantes. 2003. *Los mamíferos de México*. Instituto de Biología-UNAM/ Iberoamérica, SA. México, DF (disco compacto).
- Voss, R. S. y S. A. Jansa. 2003. Phylogenetic studies on didelphid marsupials II. Nonmolecular data and new IRBP sequences: separate and combined analyses of didelphine relationships with denser taxon sampling. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 276:1-82.
- Wilson, D. E. y D. M. Reeder (eds.). 1993. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 2nd edition, Smithsonian Institution Press, Washington.
- Wilson, D.E. y D.M. Reeder (eds.). 2005. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 3rd edition, Vols. I-II. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, EUA.
- Woodman, N. y R. M. Timm. 1999. Geographic variation and evolutionary relationships among broad-clawed shrews of the *Cryptotis goldmani*-group (Mammalia: Insectivora: Soricidae). *Fieldiana Zoology*, 91:1-35.

Anexo I. Lista taxonómica de mamíferos terrestres de los estados de la Frontera Sur de México. CH (Chiapas); TA (Tabasco); CA (Campeche); QR (Quintana Roo); YU (Yucatán). El arreglo taxonómico y la nomenclatura de los ordenes, familias, subfamilias, géneros y especies, se realizó de acuerdo a Wilson y Reeder (1993) y Ramírez-Pulido *et al.* (2005). EMS = Endémico de Mesoamérica; EMX = Endémico de México; ECH = Endémico de Chiapas; EQR = Endémico de Quintana Roo. En estado de conservación se indica en el texto.

CATEGORIA TAXONOMICA	CH	TA	CA	QR	YU	DIS	NOM	UICN	CITES
							059		
ORDEN DIDELPHIMORPHIA									
FAMILIA DIDELPHIDAE									
SUBFAMILIA DIDELPHINAE									
<i>Marmosa mexicana</i> Merriam, 1897	√	√	√	√	√	EMS			
<i>Tlacuatzin canescens</i> (J.A. Allen, 1893)	√	√	√	√	√	EMX		DD	
<i>Metachirus nudicaudatus</i> (Geoffroy St.-Hilaire, 1803)	√	X	X	X	X		A		
<i>Philander opossum</i> (Linnaeus, 1758)	√	√	√	√	√				
<i>Chironectes minimus</i> (Zimmermann, 1780)	√	√	X	X	X		P	LR	
<i>Didelphis marsupialis</i> Linnaeus, 1758	√	√	√	√	√				
<i>Didelphis virginiana</i> Kerr, 1792	√	√	√	√	√				
SUBFAMILIA CALUROMYINAE									
<i>Caluromys derbianus</i> (Waterhouse, 1841)	√	√	√	√	X		Pr	VU	
ORDEN CINGULATA									
FAMILIA DASYPODIDAE									
SUBFAMILIA DASYPODINAE									
<i>Dasyus novemcinctus</i> Linnaeus, 1758	√	√	√	√	√				
<i>Cabassous centralis</i> (Miller, 1899)	√	X	X	X	X		P	DD	III
ORDEN PILOSA									
FAMILIA MYRMECOPHAGIDAE									
<i>Tamandua mexicana</i> (de Sauussure, 1860)	√	√	√	√	√		P		III
FAMILIA CYCLOPEDIDAE									
<i>Cyclopes didactylus</i> (Linnaeus, 1758)	√	√	√	X	X		P		
ORDEN LAGOMORPHA									
FAMILIA LEPORIDAE									
SUBFAMILIA LEPORINAE									
<i>Sylvilagus brasiliensis</i> (Linnaeus, 1758)	√	√	X	X	X				
<i>Sylvilagus floridanus</i> (J.A. Allen, 1890)	√	√	√	√	√				
ORDEN RODENTIA									
FAMILIA SCIURIDAE									
SUBFAMILIA SCIURINAE									
<i>Sciurus aureogaster</i> F.Cuvier, 1829	√	√	X	X	X	EMS			
<i>Sciurus deppei</i> Peters, 1863	√	√	√	√	√	EMS		III	
<i>Sciurus variegatoides</i> Ogilby, 1839	√	X	X	X	X	EMS	Pr		
<i>Sciurus yucatanensis</i> J.A. Allen, 1877	√	√	√	√	√	EMS			
SUBFAMILIA PTEROMYINAE									
<i>Glaucmys volans</i> (Linnaeus, 1758)	√	X	X	X	X		A		

Anexo I.- Continuación

CATEGORIA TAXONOMICA	CH	TA	CA	QR	YU	DIS	NOM	UICN	CITES
						059			
FAMILIA MURIDAE									
SUBFAMILIA SIGMODONTINAE									
<i>Baiomys musculus</i> (Merriam, 1892)	√	X	X	X	X	EMS			
<i>Scotinomys teguina</i> (Alston, 1877)	√	√	X	X	X	EMS	Pr		
<i>Otonyctomys hatti</i> Anthony, 1932	X	X	√	√	√	EMS	A		
<i>Nyctomys sumichrasti</i> (de Saussure, 1860)	√	√	X	X	X	EMS			
<i>Tylomys nudicaudus</i> (Peters, 1866)	√	√	√	√	X	EMS			
<i>Ototylomys phyllotis</i> Merriam, 1901	√	√	√	√	√	EMS			
<i>Neotoma mexicana</i> Baird, 1855	√	X	X	X	X				
<i>Peromyscus aztecus</i> (de Saussure, 1860)	√	X	X	X	X	EMS			
<i>Peromyscus guatemalensis</i> Merriam, 1898	√	X	X	X	X	EMS			
<i>Peromyscus gymnotis</i> Thomas, 1894	√	X	X	X	X	EMS			
<i>Peromyscus leucopus</i> (Rafinesque, 1818)	√	X	√	√	√				
<i>Peromyscus levipes</i> Merriam, 1898	√	X	X	X	X	EMS			
<i>Peromyscus melanophrys</i> (Coates, 1874)	√	X	X	X	X	EMX			
<i>Peromyscus mexicanus</i> (de Saussure, 1860)	√	√	X	X	X	EMS			
<i>Peromyscus yucatanicus</i> J.A. Allen y Chapman, 1897	X	X	√	√	√	EMX			
<i>Peromyscus zarhynchus</i> Merriam, 1898	√	X	X	X	X	ECH	Pr	VU	
<i>Reithrodontomys fulvescens</i> J.A. Allen, 1894	√	√	X	X	X				
<i>Reithrodontomys gracilis</i> J.A. Allen y Chapman, 1897	√	X	√	√	√	EMS	A		
<i>Reithrodontomys megalotis</i> (Baird, 1858)	√	X	X	X	X				
<i>Reithrodontomys mexicanus</i> (de Saussure, 1860)	√	X	X	X	X				
<i>Reithrodontomys microdon</i> Merriam, 1901	√	X	X	X	X	EMS	A	LR	
<i>Reithrodontomys spectabilis</i> Jones y Lawlor, 1965	X	X	X	√	X	EQR	A	EN	
<i>Reithrodontomys sumichrasti</i> (de Saussure, 1861)	√	X	X	X	X	EMS			
<i>Reithrodontomys tenuirostris</i> Merriam, 1901	√	X	X	X	X	EMS			
<i>Habromys lophurus</i> (Osgood, 1904)	√	X	X	X	X	EMS			
<i>Oryzomys alfaroi</i> (J. A. Allen, 1891)	√	√	X	X	X				
<i>Oryzomys couesi</i> (Alston, 1877)	√	√	√	√	√				
<i>Oryzomys rhabdops</i> Merriam, 1901	√	X	X	X	X	EMS			
<i>Oryzomys rostratus</i> Merriam, 1901	√	√	√	√	√	EMS			
<i>Oryzomys saturator</i> Merriam, 1901	√	X	X	X	X	EMS			
<i>Oligoryzomys fulvescens</i> (de Saussure, 1860)	√	√	√	√	√				
<i>Sigmodon hirsutus</i> (Burmeister, 1854)	√	X	X	X	X				
<i>Sigmodon toltecus</i> (de Saussure, 1860)	√	√	√	√	√	EMS			
<i>Sigmodon mascotensis</i> J.A. Allen, 1897	√	X	X	X	X	EMX			
<i>Rheomys thomasi</i> Dickey, 1928	√	X	X	X	X	EMS	Pr		
SUBFAMILIA ARVICOLINAE									
<i>Microtus guatemalensis</i> Merriam, 1898	√	X	X	X	X	EMS	A		



Anexo I.- Continuación

CATEGORIA TAXONOMICA	CH	TA	CA	QR	YU	DIS	NOM	UICN	CITES
							059		
FAMILIA GEOMYIDAE									
SUBFAMILIA GEOMYINAE									
<i>Orthogeomys grandis</i> (Thomas, 1893)	√	X	X	X	X	EMS			
<i>Orthogeomys hispidus</i> (Le Conte, 1852)	√	√	√	√	√	EMS			
SUBFAMILIA HETEROMYINAE									
<i>Liomys pictus</i> (Thomas, 1893)	√	X	X	X	X	EMS			
<i>Liomys salvini</i> (Thomas, 1893)	√	X	X	X	X	EMS			
<i>Heteromys desmarestianus</i> Gray, 1868	√	√	√	√	√				
<i>Heteromys gaumeri</i> J.A. Allen y Chapman, 1897	X	√	√	√	√	EMS			
<i>Heteromys nelsoni</i> Merriam, 1902	√	X	X	X	X	ECH	Pr	CR	
FAMILIA ERETHIZONTIDAE									
SUBFAMILIA ERETHIZONTINAE									
<i>Sphiggurus mexicanus</i> (Kerr, 1792)	√	√	√	√	√	EMS	A		III
FAMILIA AGOUTIDAE									
SUBFAMILIA DASYPROCTINAE									
<i>Dasyprocta mexicana</i> de Saussure, 1860	√	√	X	X	X	EMX		LR	
<i>Dasyprocta punctata</i> Gray, 1842	√	√	√	√	√				III
FAMILIA CUNICULIDAE									
<i>Cuniculus paca</i> (Linnaeus, 1766)	√	√	√	√	√				III
ORDEN CARNIVORA									
FAMILIA FELIDAE									
SUBFAMILIA FELINAE									
<i>Puma concolor</i> (Linnaeus, 1771)	√	√	√	√	√				I
<i>Puma yagouaroundi</i> (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1803)	√	√	√	√	√		A	EN	I
<i>Leopardus pardalis</i> (Linnaeus, 1758)	√	√	√	√	√		P	EN	I
<i>Leopardus wiedii</i> (Schinz, 1821)	√	√	√	√	√		P		I
SUBFAMILIA PANTHERINAE									
<i>Panthera onca</i> (Linnaeus, 1758)	√	√	√	√	√		P	NT	I
FAMILIA CANIDAE									
SUBFAMILIA CANINAE									
<i>Urocyon cinereoargenteus</i> (Schreber, 1775)	√	√	√	√	√				
<i>Canis latrans</i> Say, 1823	√	√	√	√	√				
FAMILIA MUSTELIDAE									
SUBFAMILIA LUTRINAE									
<i>Lontra longicaudis</i> (Olfers, 1818)	√	√	√	√	√		A	DD	I
SUBFAMILIA MUSTELINAE									
<i>Mustela frenata</i> Lichtenstein, 1831	√	√	√	√	√				
SUBFAMILIA TAXIDIINAE									
<i>Galictis vittata</i> (Schreber, 1776)	√	√	√	√	√		A		III
<i>Eira barbara</i> (Linnaeus, 1758)	√	√	√	√	√		P		III
FAMILIA MEPHITIDAE									
<i>Mephitis macroura</i> Lichtenstein, 1832	√	X	X	X	X				
<i>Spilogale angustifrons</i> Howell, 1902	√	X	√	√	√				



Anexo I.- Continuación

CATEGORIA TAXONOMICA	CH	TA	CA	QR	YU	DIS	NOM	UICN	CITES
							059		
<i>Conepatus leuconotus</i> (Lichtenstein, 1832)	√	X	X	X	X				
<i>Conepatus semistriatus</i> (Boddaert, 1784)	√	√	√	√	√		Pr		
FAMILIA PROCYONIDAE									
SUBFAMILIA BASSARISCINAE									
<i>Bassariscus sumichrasti</i> (de Saussure, 1860)	√	√	√	√	√	EMS	Pr	LR	III
<i>Potos flavus</i> (Schreber, 1774)	√	√	√	√	√		Pr		III
SUBFAMILIA PROCYONINAE									
<i>Nasua narica</i> (Linnaeus, 1766)	√	√	√	√	√				III
<i>Procyon lotor</i> (Linnaeus, 1758)	√	√	√	√	√				
<i>Procyon pygmaeus</i> Merriam, 1901	X	X	X	√	X	EQR	P	EN	
ORDEN SORICOMORPHA									
FAMILIA SORICIDAE									
SUBFAMILIA SORICINAE									
<i>Cryptotis goodwini</i> Jackson, 1933	√	X	X	X	X	EMS			
<i>Cryptotis griseoventris</i> Jackson, 1933	√	X	X	X	X	EMS			
<i>Cryptotis mayensis</i> (Merriam, 1901)	X	X	√	√	√	EMS			
<i>Cryptotis merriami</i> Choate, 1970	√	X	X	X	X	EMS			
<i>Cryptotis mexicana</i> (Coues, 1877)	√	X	X	X	X	EMX	Pr		
<i>Cryptotis parva</i> (Say, 1823)	√	√	X	X	X		Pr		
<i>Sorex saussurei</i> Merriam, 1892	√	X	X	X	X	EMS	Pr		
<i>Sorex sclateri</i> Merriam, 1897	√	X	X	X	X	ECH	Pr	EN	
<i>Sorex stizodon</i> Merriam, 1895	√	X	X	X	X	ECH	Pr	EN	
<i>Sorex veraepacis</i> Alston, 1877	√	X	X	X	X	EMS	Pr		
ORDEN CHIROPTERA									
FAMILIA EMBALLONURIDAE									
SUBFAMILIA EMBALLONURINAE									
<i>Rhynchonycteris naso</i> (Wied-Neuwied, 1820)	√	√	√	√	X		Pr		
<i>Centronycteris centralis</i> Thomas, 1912	√	√	X	X	X		Pr		
<i>Balantiopteryx io</i> Thomas, 1904	√	√	X	X	X	EMS		LR	
<i>Balantiopteryx plicata</i> Peters, 1867	√	√	X	X	X				
<i>Saccopteryx bilineata</i> (Temminck, 1838)	√	√	√	√	√				
<i>Saccopteryx leptura</i> (Schreber, 1774)	√	X	X	X	X		Pr		
<i>Peropteryx kappleri</i> Peters, 1867	√	√	√	X	X		Pr		
<i>Peropteryx macrotis</i> (Wagner, 1843)	√	√	√	√	√				
<i>Diclidurus albus</i> Wied-Neuwied, 1820	√	√	X	√	X				
FAMILIA NOCTILIONIDAE									
<i>Noctilio albiventris</i> Desmarest, 1818	√	X	X	X	X		Pr		
<i>Noctilio leporinus</i> (Linnaeus, 1758)	√	√	√	√	√				
FAMILIA MORMOOPIDAE									
<i>Pteronotus davyi</i> Gray, 1838	√	√	√	√	√				
<i>Pteronotus gymnonotus</i> (Natterer, 1843)	√	√	X	X	X		Pr		
<i>Pteronotus parnellii</i> (Gray, 1843)	√	√	√	√	√				
<i>Pteronotus personatus</i> (Wagner, 1843)	√	√	√	√	X				
<i>Mormoops megalophylla</i> Peters, 1864	√	√	√	√	√				

Anexo I.- Continuación

CATEGORIA TAXONOMICA	CH	TA	CA	QR	YU	DIS	NOM	UICN	CITES
							059		
FAMILIA PHYLLOSTOMIDAE									
SUBFAMILIA MACROTINAE									
<i>Macrotus waterhousii</i> Gray, 1843	√	√	√	X	X	EMS			
SUBFAMILIA MICRONYCTERINAE									
<i>Mycronycteris microtis</i> (Gray, 1842)	√	√	√	√	√				
<i>Mycronycteris schmidtorum</i> Sanborn, 1835	√	X	√	√	X		A		
<i>Lampronnycteris brachyotis</i> (Dobson, 1879)	√	√	√	√	X		A		
<i>Trinycteris nicefori</i> Sanborn, 1949	√	X	X	X	X				
SUBFAMILIA DESMODONTINAE									
<i>Diphylla ecaudata</i> Spix, 1823	√	√	√	√	√			LR	
<i>Desmodus rotundus</i> (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1810)	√	√	√	√	√				
<i>Diaemus youngi</i> Jentink, 1893	√	√	X	X	X		Pr		
<i>Lonchorhina aurita</i> Tomes, 1863	√	√	√	√	X		A		
SUBFAMILIA PHYLLOSTOMINAE									
<i>Macrophyllum macrophyllum</i> (Schinz, 1821)	√	√	X	X	X		A		
<i>Trachops cirrhosus</i> (Spix, 1823)	√	√	√	√	X		A		
<i>Lophostoma brasiliense</i> (Peters, 1866)	√	√	√	√	X		A		
<i>Lophostoma evotis</i> Davis y Carter, 1978	√	√	√	√	X	EMS	A	LR	
<i>Tonatia saurophila</i> Koopman y Williams, 1951	√	√	X	X	X		A		
<i>Mimon cozumelae</i> Goldman, 1914	√	√	√	√	√		A		
<i>Mimon crenulatum</i> (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1810)	√	√	√	√	X		A		
<i>Phylloderma stenops</i> (Peters, 1865)	√	√	X	X	X		A		
<i>Phylllostomus discolor</i> Wagner, 1843	√	X	X	X	X				
<i>Chrotopterus auritus</i> (Peters, 1856)	√	√	√	√	√		A		
<i>Vampyrus spectrum</i> (Linnaeus, 1758)	√	√	√	X	X		P	LR	
SUBFAMILIA GLOSSOPHAGINAE									
<i>Glossophaga commissarisi</i> Gardner, 1962	√	√	X	X	X				
<i>Glossophaga leachii</i> (Gray, 1844)	√	√	X	X	X	EMS			
<i>Glossophaga morenoi</i> Martínez y Villa, 1938	√	X	X	X	X	EMX		LR	
<i>Glossophaga soricina</i> (Pallas, 1766)	√	√	√	√	√				
<i>Leptonycteris curasoae</i> Miller, 1900	√	√	X	X	X		A	VU	
<i>Anoura geoffroyi</i> Gray, 1838	√	√	X	X	X				
<i>Hylonycteris underwoodi</i> Thomas, 1903	√	√	X	X	X	EMS			
<i>Choeroniscus godmani</i> (Thomas, 1903)	√	√	X	X	X			LR	
<i>Choeronycteris mexicana</i> Tschudi, 1844	√	X	X	X	X		A	LR	
<i>Lichonycteris obscura</i> Thomas, 1895	√	√	X	X	X				
SUBFAMILIA CAROLLINAE									
<i>Carollia perspicillata</i> (Linnaeus, 1758)	√	√	√	√	√				
<i>Carollia sowelli</i> Baker, Solary y Hoffmann, 2002	√	√	√	√	√	EMS			
<i>Carollia subrufa</i> (Hahn, 1905)	√	√	X	X	X	EMS			
SUBFAMILIA GLYPHONYCTERINAE									
<i>Glyphonycteris sylvestris</i> (Thomas, 1896)	√	√	X	X	X			LR	



Anexo I.- Continuación

CATEGORIA TAXONOMICA	CH	TA	CA	QR	YU	DIS	NOM	UICN	CITES
							059		
SUBFAMILIA STENODERMATINAE									
<i>Sturnira lilium</i> (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1810)	√	√	√	√	√				
<i>Sturnira ludovici</i> Anthony, 1924	√	X	X	X	X				
<i>Chiroderma salvini</i> Dobson, 1878	√	X	X	X	X				
<i>Chiroderma villosum</i> Peters, 1860	√	√	√	√	√				
<i>Uroderma bilobatum</i> Peters, 1866	√	√	√	√	X				
<i>Uroderma magnirostrum</i> Davis, 1968	√	X	X	X	X				
<i>Vampyressa thyone</i> Thomas, 1909	√	√	√	√	X				
<i>Vampyroides caraccioli</i> (Thomas, 1889)	√	√	X	X	X				
<i>Platyrrhinus helleri</i> (Peters, 1866)	√	√	√	√	X				
<i>Enchisthenes hartii</i> (Thomas, 1892)	√	√	X	X	X			Pr	
<i>Artibeus intermedius</i> J.A. Allen, 1897	√	√	√	√	√				
<i>Artibeus jamaicensis</i> Leach, 1821	√	√	√	√	√				
<i>Artibeus lituratus</i> (Olfers, 1818)	√	√	√	√	√				
<i>Dermanura azteca</i> (Andersen, 1906)	√	X	X	X	X		EMS		
<i>Dermanura phaeotis</i> Miller, 1902	√	√	√	√	√				
<i>Dermanura tolteca</i> (de Saussure, 1860)	√	√	X	X	X		EMS		
<i>Dermanura watsoni</i> (Thomas, 1901)	√	√	√	X	X			Pr	
<i>Centurio senex</i> Gray, 1842	√	√	√	√	√				
FAMILIA MOLOSSIDAE									
SUBFAMILIA MOLOSSINAE									
<i>Cynomops mexicanus</i> (Jones y Genoways, 1967)	√	X	X	X	X				
<i>Tadarida brasiliensis</i>	√	X	X	X	X				
(I. Geoffroy St.-Hilaire, 1824)								LR	
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	√	√	√	√	√				
(É. Geoffroy St.-Hilaire, 1805)									
<i>Nyctinomops macrotis</i> (Gray, 1839)	√	X	X	X	X				
<i>Eumops auripendulus</i> (Shaw, 1800)	√	√	√	√	X				
<i>Eumops bonariensis</i> (Peters, 1874)	√	√	√	√	√				
<i>Eumops glaucinus</i> (Wagner, 1843)	√	√	√	√	√				
<i>Eumops hansae</i> Sanborn, 1932	√	X	X	X	X				
<i>Eumops underwoodi</i> Goodwin, 1940	√	√	√	X	X				LR
<i>Promops centralis</i> Thomas, 1915	√	X	√	√	√				
<i>Molossus aztecus</i> de Saussure, 1860	√	X	X	√	X		EMS		LR
<i>Molossus coibensis</i> J.A. Allen, 1904	√	X	X	X	X				LR
<i>Molossus molossus</i> (Pallas, 1766)	√	√	X	X	X				
<i>Molossus rufus</i> É. Geoffroy St.-Hilaire, 1805	√	√	√	√	√				
<i>Molossus sinaloae</i> J.A. Allen, 1906	√	√	√	√	√				
FAMILIA VESPERTILIONIDAE									
SUFAMILIA VESPERTILIONINAE									
<i>Perimyotis subflavus</i> (F. Cuvier, 1832)	√	√	X	X	X				
<i>Bauerus dubiaquercus</i> (Van Gelder, 1959)	√	√	√	√	X		EMS		VU
<i>Rhogeessa aeneus</i> Goodwin, 1958	X	X	√	√	√		EMX		
<i>Rhogeessa genowaysi</i> Baker, 1984	√	X	X	X	X		ECH	Pr	VU
<i>Rhogeessa gracilis</i> Miller, 1897	√	X	X	X	X		EMX		LR

Anexo I.- Continuación

CATEGORIA TAXONOMICA	CH	TA	CA	QR	YU	DIS	NOM 059	UICN	CITES
<i>Rhogeessa parvula</i> H. Allen, 1866	√	X	X	√	√	EMX		LR	
<i>Rhogeessa tumida</i> H. Allen, 1866	√	√	√	√	√			LR	
<i>Lasiurus blossevillei</i> (Lesson y Garnot, 1826)	√	√	√	√	X				
<i>Lasiurus cinereus</i> (Palisot de Beauvois, 1796)	√	√	X	X	X				
<i>Lasiurus ega</i> (Gervais, 1856)	√	√	√	√	√				
<i>Lasiurus intermedius</i> H. Allen, 1862	√	√	√	√	√				
<i>Corynorhinus mexicanus</i> G. M. Allen, 1916	X	X	X	√	√	EMX			
<i>Eptesicus brasiliensis</i> (Desmarests, 1819)	√	√	X	X	X				
<i>Eptesicus furinalis</i> (D' Orbigny, 1847)	√	√	√	√	√				
<i>Eptesicus fuscus</i> (Palisot de Beauvois, 1796)	√	X	X	X	X				
SUBFAMILIA MYOTIINAE									
<i>Myotis albescens</i> (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1806)	√	√	X	X	X			Pr	
<i>Myotis californicus</i> (Audubon y Bachman, 1842)	√	X	X	X	X				
<i>Myotis elegans</i> Hall, 1962	√	√	√	√	X	EMS		LR	
<i>Myotis fortidens</i> Miller y G. M. Allen, 1928	√	√	√	X	X	EMS		LR	
<i>Myotis keaysi</i> J.A. Allen, 1914	√	√	√	√	√				
<i>Myotis nigricans</i> (Schinz, 1821)	√	√	X	X	X			Pr	
<i>Myotis thysanodes</i> Miller, 1897	√	X	X	X	X				
<i>Myotis velifer</i> (J.A. Allen, 1890)	√	√	X	X	X			VU	
FAMILIA THYROPTERIDAE									
<i>Thyroptera tricolor</i> Spix, 1823	√	X	X	X	X			Pr	
FAMILIA NATALIDAE									
<i>Natalus stramineus</i> Gray, 1838	√	√	√	√	√				
ORDEN PRIMATES									
FAMILIA ATELIDAE									
SUBFAMILIA ATELINAE									
<i>Ateles geoffroyi</i> Kuhl, 1820	√	√	√	√	√	EMS	P		II
SUBFAMILIA MYCETINAE									
<i>Alouatta palliata</i> (Gray, 1849)	√	√	X	X	X		P		I
<i>Allouatta pigra</i> Lawrence, 1933	√	√	√	√	√	EMS	P	EN	I
ORDEN ARTIODACTYLA									
FAMILIA TAYASSUIDAE									
SUBFAMILIA TAYASSUINAE									
<i>Tayassu pecari</i> (Link, 1795)	√	X	√	√	X		A		II
<i>Pecari tajacu</i> (Linnaeus, 1758)	√	√	√	√	√				II
FAMILIA CERVIDAE									
SUBFAMILIA ODOCOILEINAE									
<i>Odocoileus virginianus</i> (Zimmermann, 1780)	√	√	√	√	√				
<i>Mazama temama</i> (Kerr, 1792)	√	√	√	√	√				
<i>Mazama pandora</i> Merriam 1901	X	X	√	X	√	EMS		DD	
ORDEN PERISSODACTYLA									
FAMILIA TAPIRIDAE									
<i>Tapirus bairdii</i> (Gill, 1865)	√	√	√	√	√		P	EN	I



MASTOFAUNA DE LA REGIÓN DE LOS CHIMALAPAS, OAXACA, MÉXICO

Héctor C. Olguín Monroy¹, Livia León Paniagua¹,
Ubaldo Melo Samper-Palacios² y Víctor Sánchez-Cordero Dávila³

¹ Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-153. CP 04510 México, Distrito Federal, México.

CE: crokuta@hotmail.com (HCOM); llp@hp.fcencias.unam.mx (LLP).

² Unidad de Informática para la Biodiversidad, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-153. CP 04510 México, Distrito Federal, México.

CE: ubaldo@ibiologia.unam.mx (UMSP).

³ Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-153. CP 04510 México, Distrito Federal, México.

CE: victor@ibiologia.unam.mx (VSCD).

Resumen: Se realizó el primer listado mastofaunístico sistemático en la región de Los Chimalapas, con base en trabajo de campo ejecutado a mediados de la década de los noventa, además de los registros de colecciones nacionales y extranjeras y de literatura reciente. La riqueza total de Los Chimalapas se compone de 114 especies de presencia confirmada mediante registros o avistamientos confiables y constituyen 24% de las especies presentes en México y 60% para Oaxaca. Aunque no se encontraron especies endémicas al área, se han descrito cuatro subespecies para esta región (*Tylomys nudicaudus microdon*, *Peromyscus mexicanus azulensis*, *Oryzomys alfaroi gloriaensis*, *Bassariscus sumichrasti oaxacensis*). De acuerdo con la NOM 059 SEMARNAT 2001, 28% de las especies y subespecies se hallan en alguna categoría de riesgo, 15% de ellas están en alguno de los apartados de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) y 7% aparecen incluidas en la Convención Internacional para el Tráfico de Especies en Peligro (CITES). Las especies sobresalientes en la región, comprenden al mono araña (*Ateles geoffroyi*), sarahuato (*Alouatta palliata*), temazate (*Mazama americana*), pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*), tapir (*Tapirus bairdii*) y todos los felinos de afinidad tropical. Se registra por primera vez para el estado de Oaxaca al murciélago *Peropteryx kappleri kappleri*. El análisis de similitud mastofaunística mostró que el área de Los Chimalapas mantiene una composición mastofaunística similar a la presente en El Ocote y Los Tuxtlas, seguida de la que se encuentra en El Triunfo y La Sepultura y diferente de la de Montes Azules y Yaxchilán, todas éstas con vegetación similar.

Palabras clave: Análisis de similitud, Chimalapas, conservación, diversidad, mamíferos.

Abstract: We present the first mammalian inventory for the Chimalapas region in Oaxaca, Mexico. This data were obtained during the field work performed in the middles 90's, as well as additional records from national and international collections, and recent scientific literature. The Chimalapas mammalian species richness comprises 114 species confirmed with records or sightings;



these species represent 24% of the mammalian fauna recognized for Mexico, and 60% for Oaxaca. We did not found endemic species for this region; however, four subspecies have been described for the Chimalapas region (*Tylomys nudicaudus microdon*, *Peromyscus mexicanus azulensis*, *Oryzomys alfaroi gloriaensis*, *Bassariscus sumichrasti oaxacensis*). According with the NOM 059 SEMARNAT 2001, 28% of species and subspecies are in the category of risk, 15 % are in sections of the International Union for the Conservation of the Nature (IUCN), and 7 % are included in the Convention on International Trade in Endangered Species (CITES). Important species in the region are spider monkey (*Ateles geoffroyi*), mantled howler monkey (*Alouatta palliata*), brocket deer (*Mazama americana*), white-lipped peccary (*Tayassu pecari*), baird's tapir (*Tapirus bairdii*), and all tropical felids. *Peropteryx kappleri kappleri* is a new record for the state of Oaxaca. The similarity analysis indicated that the mammalian fauna composition in the Chimalapas is similar to El Ocote and Los Tuxtlas, following by El Triunfo and La Sepultura, but different to Montes Azules, and Yaxchilán; all these areas have similar vegetation types.

Keywords: Chimalapas, conservation, diversity, mammals, simmilitaty analysis.

INTRODUCCIÓN

Se estima que las áreas de mayor superficie en Mesoamérica, tanto de selva alta perennifolia como de otros tipos de vegetación primaria, son la selva Lacandona del noreste de Chiapas y la selva Zoque, constituida por las regiones de El Ocote, en Chiapas; Los Chimalapas, en Oaxaca y Uxpanapa, en Veracruz (Ewell y Poleman, 1980; Cuarón, 1991) y de las tres regiones que integran la selva Zoque, Los Chimalapas, es la más sobresaliente por ser considerada como un centro de diversidad de plantas y árboles tropicales, una de las áreas de concentración de especies endémicas de la flora de México y un refugio pleistocénico (Groombridge, 1992; Wendt, 1989, 1993; Toledo *et al.*, 1997). Además, se le reconoce como uno de los últimos grandes reductos de bosque tropical perennifolio que quedan en el país (Flores y Gerez, 1994).

Todos los bosques tropicales perennifolios (BTP) son considerados entre las biotas con mayor rendimiento y variedad de especies del planeta (Challenger, 1998). En 1985, las cifras del Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática de México (INEGI) señalan que en el país quedaba un total de 11.4 millones de hectáreas de BTP (Lazcano-Barrero *et al.*, 1992). Sin embargo, los cálculos más realistas estiman que la vegetación primaria dentro de la zona ecológica tropical húmeda de México suma tan sólo 2.9 millones de hectáreas (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998).

El estado de Oaxaca contiene una gran diversidad de hábitats colindantes en buen estado de conservación, característica única en México, Mesoamérica y el Caribe (Wendt, 1997). Además, ha sido una de las entidades más exploradas y estudiadas en cuanto a su biota. Entre los estudios que integran la mayor información mastofaunística se encuentran los trabajos de Goodwin (1956, 1969) y Briones y Sánchez-Cordero (2004). Sin embargo, el conocimiento sobre mamíferos de Los Chimalapas es escaso, a pesar de que se han descrito seis taxa para la región: *Tylomys nudicaudus microdon* Goodwin, 1955; *Peromyscus melanophrys* (Coues, 1874); *Peromyscus mexicanus azulensis* Goodwin, 1956; *Oryzomys alfaroi gloriaensis* Goodwin, 1956; *Bassariscus*

sumichrasti oaxacensis (Goodwin, 1956) y *Carollia subrufa* (Hahn, 1905), no se dispone de información reciente sobre las especies presentes (CONABIO, 2000). Es probable la presencia de taxa de distribución restringida a la región (Salas *et al.*, 2001).

Asimismo, es importante mencionar que la región de Los Chimalapas ha sufrido en los últimos años los estragos de conflictos agrarios y de tenencia de la tierra entre sus pobladores, lo que dificulta aún más el estudio profundo de los mamíferos. Por tanto, el objetivo principal del presente trabajo es dar a conocer la composición mastofaunística existente en la región de Los Chimalapas y proporcionar algunos aspectos de su conservación, así como la comparación con otras zonas representativas de México con vegetación similar, con el propósito de destacar su importancia.

Descripción general del área de estudio

La región de Los Chimalapas se sitúa en el Istmo de Tehuantepec, limita al Norte con el estado de Veracruz, al Este con Chiapas, al Oeste colinda con la colonia Cuauhtémoc y Matías Romero, y al Sur con los municipios Santo Domingo Ingenio, Santiago Niltepec, Santo Domingo Zanatepec y San Pedro Tapanatepec (Fig. 1); a la altura de los meridianos 94° 12' y 95° 06' de longitud oeste y los paralelos 16° 17' y 16° 52' de latitud norte. La región ocupa aproximadamente 5,100 Km² de extensión y está compuesta por los municipios de Santa María y San Miguel Chimalapa, donde se concentra la mayor parte de ambientes vírgenes de la entidad, ambos forman parte del distrito Juchitán de Zaragoza, en Oaxaca (Wendt, 1989; Ishiki, 1988; Salas *et al.*, 2001).

Los Chimalapas pertenecen a la Sierra Madre de Chiapas, su altitud oscila entre los 90 y los 2,300 msnm (Ishiki, 1988; Salas *et al.*, 2001) y presentan, en general, numerosos cerros y filos,

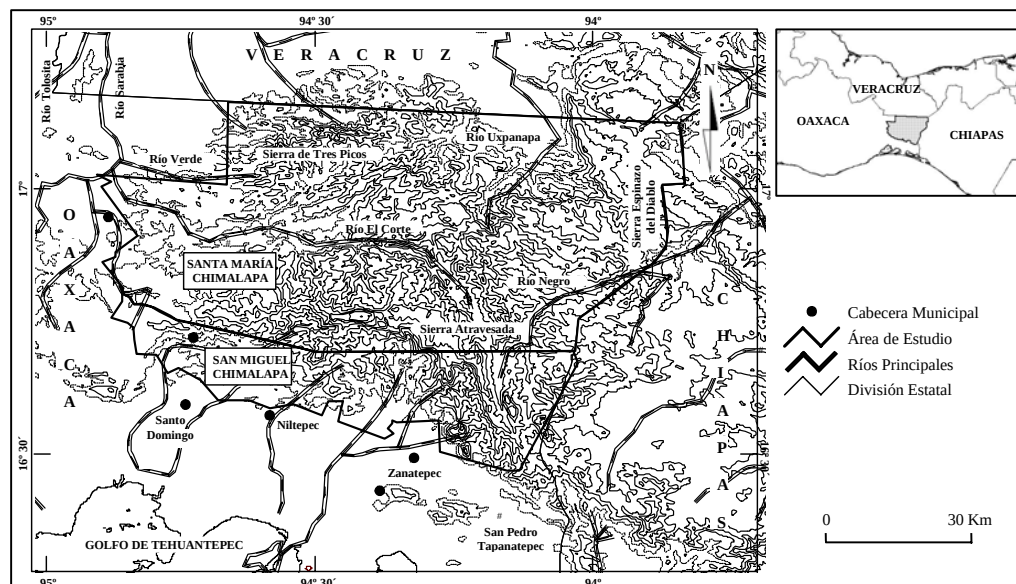


Figura 1. Ubicación geográfica de la región de Los Chimalapas, Oaxaca.



con valles y cañadas en cuyo fondo corren ríos a una altitud de entre 800 a 1,000 msnm. La topografía es accidentada, con pendientes pronunciadas. El norte de la región se ubica en la cuenca del río Coatzacoalcos, que tiene como principales afluentes los ríos Uxpanapa, Chalchijapa, Jaltepec y Chiquito; al Oeste se encuentran los ríos Verde y El Corte, afluentes importantes también del Coatzacoalcos, mientras que al este se hallan los ríos Negro, Pinal, Chimalapilla y Blanco, tributarios del río Uxpanapa (MacDougall, 1971; Ortiz *et al.*, 2004).

En general, el clima en Los Chimalapas es cálido húmedo (ACfmi'g), con régimen de lluvias abundantes todo el año, no obstante su extensión y el amplio rango altitudinal, se reconocen otros cuatro tipos, que van desde los cálidos húmedos con lluvias todo el año, sin sequía intraestival hasta los templados subhúmedos con lluvias en verano (Salas *et al.*, 2001).

La región de Los Chimalapas es notable por contener grandes áreas de vegetación original, sobre todo entre las tierras bajas con selva tropical y la montaña con bosque de niebla (Ewell y Poleman, 1980; CONABIO, 1999a). De acuerdo con el INEGI (1995) y García-Mendoza y Torres (1999), en la región se encuentra un complejo mosaico de diferentes tipos de vegetación, que varían desde los más húmedos al norte, hasta los más secos al sur. Conforme a Valdivia (1976), Wendt (1989), CONABIO (1999b) y Salas *et al.* (2001), los tipos de vegetación presentes en la región son los siguientes: selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia, selva baja caducifolia, bosque mesófilo de montaña, bosque de pino, bosque de pino-encino, bosque de encino y chaparrera, además de otros menos evidentes como el bosque de galería, el jimbal y la sabana.

MATERIAL Y MÉTODOS

Entre 1993 y 1995, se efectuaron ocho salidas, de manera alternada, a las localidades de Chalchijapa y San Isidro "La Gringa", ambas en el municipio de Santa María Chimalapa; cada salida tuvo un promedio de duración de 16 días, lo que representa un total de 128 días de trabajo. En cada uno de los sitios se llevó a cabo un muestreo a diferentes altitudes y en los principales tipos de vegetación. Se utilizaron los métodos convencionales para la recolección de mamíferos, esencialmente trampas del tipo pitfall, para la captura de insectívoros; redes de niebla (Mist Net) para murciélagos; trampas Sherman, para roedores; trampas Tomahawk, para la recolección de mamíferos pequeños y medianos; y por último, en el caso de mamíferos de mediana y gran talla, se emplearon técnicas de muestreo para la identificación de registros indirectos como huellas y otros rastros (Aranda, 1981).

Los ejemplares fueron preparados con las técnicas estándares (Hall, 1981), cabe destacar que junto con esta colección se formó también la de ectoparásitos de dichos mamíferos. Estos ejemplares se depositaron en la colección mastozoológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Por otro lado, se efectuó un análisis de relación entre áreas, con la finalidad de establecer las similitudes mastofaunísticas de Los Chimalapas con otras regiones neotropicales, en función de su cercanía y la semejanza en los tipos de vegetación; las áreas comparadas fueron Los Tuxtlas,



Veracruz (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1997), El Ocote (Espinoza *et al.*, 1999), El Triunfo (Espinoza *et al.*, 1998), La Sepultura (Espinoza *et al.*, 2002), Montes Azules (Medellín, 1992 y 1994) y Yaxchilán (Escobedo *et al.*, 2005), todas en el estado de Chiapas. Para la construcción de la matriz de similitud, se utilizó el Índice de Jaccard, debido a su utilidad para datos cualitativos de presencia/ausencia y su elevada resolución (Sánchez y López, 1988).

La lista anotada contiene el nombre científico y el común de la especie; las localidades referidas de la literatura; número y localidades de los ejemplares examinados; además de comentarios obtenidos a partir del trabajo de campo y de las observaciones pertinentes.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Composición y diversidad de especies

En la región de Los Chimalapas se registraron 114 especies, de las cuales 22 son monotípicas y 92 politípicas, en donde se agrupan 95 subespecies, representadas por 87 géneros y 27 familias (Apéndice 1). Del total de especies de mamíferos registrados, 53.5% es no volador, mientras que 46.5% es volador. Los órdenes con mayor número de especies son Chiroptera (53), Rodentia (25) y Carnivora (17) y los menos representados son Didelphimorphia (6), Artiodactyla (4), Pilosa (2), Lagomorpha (2), Primates (2), Cingulata (1), Soricomorpha (1) y Perissodactyla (1). El número de especies registradas en Los Chimalapas representa aproximadamente 60% de las especies reconocidas para el estado de Oaxaca (Briones y Sánchez-Cordero, 2004) y 24% de las presentes en México (Ramírez-Pulido *et al.*, 2005).

La elevada diversidad en Los Chimalapas se debe, en gran medida, a un patrón latitudinal típico de la distribución de los mamíferos de México, donde el número de especies aumenta conforme disminuye el gradiente latitudinal, desde las zonas templadas a las tropicales (Ceballos y Navarro, 1991; Ceballos *et al.*, 1998; Fa y Morales, 1998; Willing *et al.*, 2003). La riqueza de murciélagos se debe principalmente a que cinco de las ocho familias que forman parte de la quiropterofauna mexicana están restringidas a las regiones tropicales del sureste (Wilson, 1974; McCoy y Connor, 1980; Álvarez y de Lachica, 1991; Fa y Morales, 1998; Villa y Cervantes, 2003). Esto es el resultado de un patrón de riqueza particular, determinado principalmente por la temperatura y el régimen de lluvias (Arita, 1993). Respecto de los roedores, el número de especies encontrado es bajo en Los Chimalapas si se le compara con regiones áridas o templadas, situación relativamente común en los bosques tropicales, debido a que la mayoría de las especies del orden se concentra en latitudes intermedias (Ceballos *et al.*, 2002b). Dentro de los carnívoros de la región, destaca el número de felinos y mustélidos así como el de otros órdenes bien constituidos como Didelphimorphia y Primates, ambos grupos de afinidad neotropical (Álvarez y de Lachica, 1991; Fa y Morales, 1998; Villa y Cervantes, 2003).

Como se mencionó, la afinidad de las especies reconocidas en la región de Los Chimalapas en su mayoría es neotropical (53.5%, 61 spp), seguidas por mesoamericanas (18.4%, 21 spp), compartidas por Norte y Sudamérica (17.5%, 20 spp), restringidas a México (7.9%, 9 spp), entre



las cuales están: *Tlacuatzin canescens*, *Peromyscus levipes*, *P. melanophrys*, *Oryzomys rostratus*, *Dasyprocta mexicana* y *Glossophaga morenoi* y, finalmente, sólo tres especies son de afinidad neártica (2.7%; Ceballos *et al.*, 2002a; Ramírez-Pulido *et al.*, 2005).

Tipos de vegetación

La selva alta perennifolia (SAP) en la región alberga el mayor número de especies de mamíferos (38.5%, 72 spp). Esto es esperable ya que esta comunidad cubre la mayor extensión en Los Chimalapas y es la de más fácil acceso. En segundo lugar se encuentra el bosque mesófilo de montaña (BMM) con 17.6% (33 spp), la selva baja caducifolia (SBC) con 17% (32 spp) y el bosque de encino (BE) con 14.4% (27 spp). En el bosque de pino (BP) y en la selva mediana subperennifolia (SMS) las especies registradas son escasas (9.6%, 18 spp y 2.6%, 5 spp respectivamente), por último en la sabana (S) no existen registros. Es importante aclarar que estos porcentajes pueden ser mucho mayores si consideramos que sólo una pequeña parte de estos tipos de vegetación ha sido muestreada, tanto por lo accidentado de su topografía, como por la tensa situación política que impera en la región, a raíz del conflicto limítrofe entre Oaxaca y Chiapas, la tala clandestina, el tráfico de especies e, incluso, el cultivo ilegal de marihuana y amapola (De Teresa y Hernández, 2000; Salas *et al.*, 2001). Una situación similar se refleja en los inventarios de flora (Salas *et al.*, 2001), ya que sólo se cuenta con los estudios en selvas medianas a las orillas del río El Corte y Tierra Blanca (Salas *et al.*, 1996), así como las escasas investigaciones realizadas en los bosques mesófilos, que incluyen la primera exploración de MacDougall (1971) en la Sierra Atravesada, el trabajo de Ishiki (1988) al oriente de la región y el realizado por Salazar (1997) sobre orquídeas.

Conservación

De los 117 taxa (entre especies y subespecies), 28% se encuentra dentro de alguna categoría de la NOM-059-SEMARNAT-2001 (DOF, 2002). En cuanto a la categorización que les confiere la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2002), sólo 15% de las especies se incluyen en alguno de sus apartados. Finalmente, de acuerdo con el Convenio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, 2002), 7% del total de especies registradas en Los Chimalapas está incluido en alguno de sus apéndices (Apéndice 1). Entre las especies protegidas, destacan el yaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*), ocelote (*Leopardus pardalis*), tigrillo (*Leopardus wiedii*), jaguar (*Panthera onca*), nutria de río (*Lontra longicaudis*), viejo de monte (*Eira barbara*), cacomixtle tropical (*Bassariscus sumichrasti*), mono araña (*Ateles geoffroyi*), mono sarahuato (*Alouatta palliata*) y tapir (*Tapirus bairdii*), por estar consideradas en dos o más de las normas y/o convenios antes indicados.

Los Chimalapas han sufrido el saqueo de sus recursos naturales, la invasión de su territorio por los procesos de colonización, la pérdida de la cobertura vegetal, el tráfico de especies de vida silvestre y el establecimiento del narcotráfico. Este panorama ha motivado el interés para el establecimiento de un área natural protegida, impulsada desde esquemas convencionales como lo propuesto, en diferentes momentos, por las secretarías de Desarrollo Urbano y Ecología (SEDUE), de Desarrollo Social (SEDESOL) y del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP); a

través de modelos novedosos como la Reserva Campesina, promovida por la organización civil Maderas del Pueblo del Sureste (MPS); de áreas comunitarias piloto para la conservación por MPS y el Instituto Nacional de Ecología (INECOL), incluso mediante estatutos comunitarios por la Procuraduría Agraria, Instituto Estatal de Ecología de Oaxaca, World Wildlife Fund (WWF) y SEMARNAP (Anta, 2001).

Por lo anterior, es evidente que una estrategia encaminada a la conservación de la mastofauna en la región de Los Chimalapas, no sólo se debe basar en la riqueza específica, ni en la defensa de especies bajo alguna categoría de protección o el uso de especies consideradas fuera de riesgo, sino también en la protección de la región por la complejidad de ambientes que presenta, cualidad que le otorga su gran biodiversidad, aunado a la instrumentación de planes adecuados de manejo, que incluyan prácticas encaminadas a frenar o revertir los factores de deterioro (Ceballos *et al.*, 2002b).

Relaciones entre áreas

Al comparar Los Chimalapas con otras regiones neotropicales similares de México (El Ocote, El Triunfo, La Sepultura, Montes Azules y Yaxchilán en Chiapas y Los Tuxtlas, Veracruz), se aprecia que presentan diferencias, tanto en superficie (CONABIO, 2000), como en riqueza mastofaunística (Fig. 2). Los resultados, en general, sugieren que las regiones con mayor superficie son las que mantienen la mayor riqueza, por ejemplo, El Triunfo, que tiene un área de 7,231 Km², mantiene una mastofauna de 111 especies, mientras que Los Chimalapas alberga 114 en una

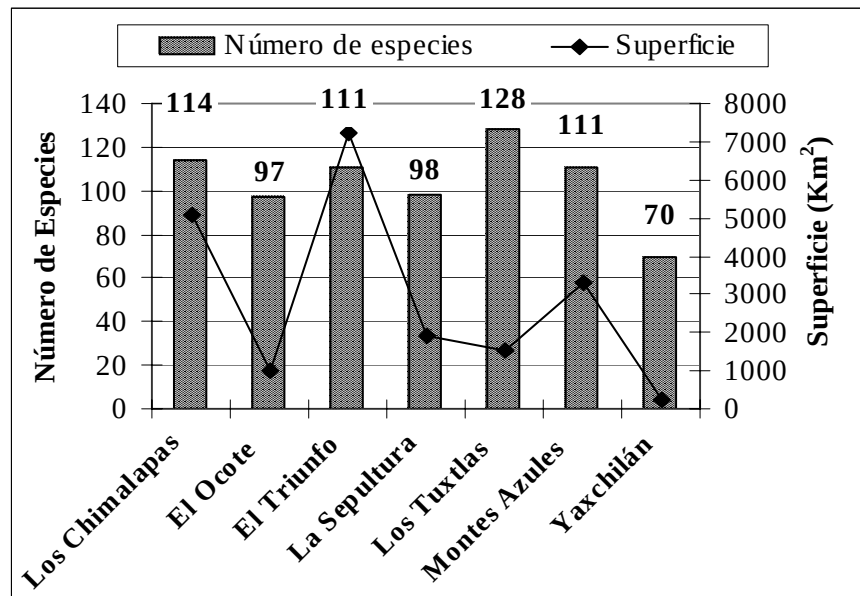


Figura 2. Comparación de la riqueza de mamíferos y la superficie de Los Chimalapas con otras regiones neotropicales de México.

superficie de 5,100 Km², es la segunda región en extensión y riqueza de mamíferos, evidenciando que el área es un importante centro de diversidad de especies, a pesar de que el presente inventario se considere incompleto. La región de Los Tuxtlas no comparte este patrón (128 especies en 1,551 km²), probablemente debido a que es una de las más estudiadas en el país (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1997).

El dendrograma que resultó del análisis de similitud mastofaunística muestra que la mayor semejanza ocurre entre las regiones de Los Chimalapas, El Ocote (0.61) y Los Tuxtlas (0.58), seguidas por El Triunfo y La Sepultura (0.54), mientras que la menor similitud la presenta con el grupo de Montes Azules y Yaxchilán (0.53). En el dendrograma se aprecian relaciones congruentes entre las áreas, debidas a similitud por cercanía geográfica (Fig. 3).

En la región de Los Chimalapas se ha registrado la presencia de cinco especies que no habían sido reconocidas en las otras regiones neotropicales: *Scotinomys teguina*, *Peromyscus levipes*, *Orthogeomys cuniculus*, *Centronycteris centralis* y *Molossus aztecus*. Es importante resaltar que *Leptonycteris curasoae* únicamente se había registrado en El Ocote, además de *Rhogeessa parvula* en El Triunfo, *Uroderma magnirostrum* y *Tlacuatzin canescens* en La Sepultura, *Cryptotis mexicana* en Los Tuxtlas, y *Lophostoma brasiliense* y *Tayassu pecari* en Montes Azules, especies que también son reconocidas en el presente trabajo; mientras que *Cyclopes didactylus*, *Neotoma mexicana*, *Peromyscus aztecus*, *P. melanophrys*, *Reithrodontomys mexicanus*, *Orthogeomys grandis*, *Mephitis macroura*, *Conepatus semistriatus*, *Glossophaga leachii*, *Peropteryx kappleri*, *Artibeus intermedius*, *Nyctinomops laticaudatus* y *Alouatta palliata* han sido reconocidas en tres regiones, que incluyen Los Chimalapas.

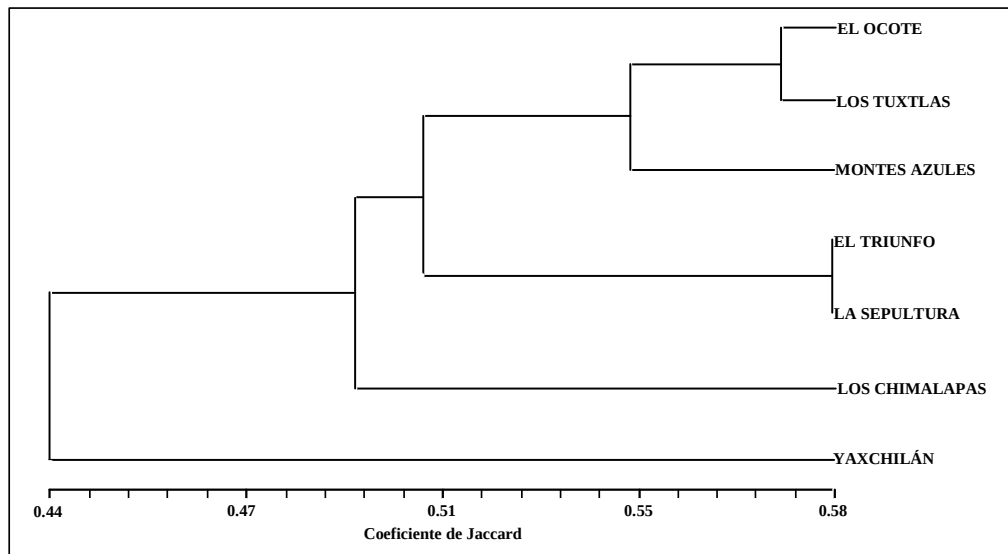


Figura 3.- Fenograma de Similitud Mastofaunística ($r = 0.69006$).

LISTA ANOTADA DE LOS MAMÍFEROS TERRESTRES DE LA REGIÓN DE LOS CHIMALAPAS, OAXACA, MÉXICO

La información de cada una de las especies de la región de Los Chimalapas se organizó a partir de los siguientes criterios:

El arreglo taxonómico y nomenclatural es el propuesto por Ramírez-Pulido *et al.* (2005), excepto para *Sigmodon hispidus*, para el que seguimos a Ceballos *et al.* (2005); los nombres comunes para mamíferos terrestres son de Villa y Cervantes (2003), para los murciélagos se sigue lo propuesto por Medellín *et al.* (1997).

En el apartado de las localidades referidas se indican todos los puntos de la literatura que correspondan a la región de Los Chimalapas (Lay, 1963; Schaldach, 1964; Goodwin, 1969; Hall, 1981; Arita y Ceballos, 1997; Sánchez-Cordero, 2000; López-Wilchis, 2003; Villa y Cervantes, 2003; Briones y Sánchez-Cordero, 2004), así como de los próximos al área de estudio, en particular los que se encuentran en el distrito de Juchitán, Oaxaca, así como los localizados en Veracruz y Chiapas.

La sección de ejemplares examinados sólo se refiere a aquellos depositados en el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM (MZFC), además se mencionan las localidades de procedencia dentro de Los Chimalapas, entre paréntesis se indica el número de ejemplares colectados para cada localidad; los datos de colecta, registro y ecológicos se tomaron de las hojas de captura y se complementaron con los diarios de campo; las medidas somáticas consideradas son las cuatro convencionales (LT = Longitud total, CV = Longitud de la cola vertebral, PT = Longitud de la pata, o = Longitud de la oreja). En cuanto a las craneales sólo se tomó la principal (LM = Longitud mayor del cráneo); casi la totalidad de los datos obtenidos a partir de dichas fuentes, concierne a ejemplares recolectados en 1995, a menos que se mencione lo contrario. En cuanto a los taxa de probable ocurrencia, comprende aquellas especies y subespecies que han sido registradas en las inmediaciones de la región.

Marmosa mexicana mexicana Merriam, 1897 “ratón tlacuache”

Localidades referidas: Cerro Baúl, Río Negro.

Ejemplares examinados: La Gringa (2).

Comentarios: Los ejemplares examinados fueron capturados en selva alta perennifolia, junto con *Heteromys desmarestianus*; uno corresponde al 29 de abril y el otro al 22 de junio. Se trata de hembras con coloración de adulto y vagina cerrada, el ejemplar de junio presentó tanto tetas prominentes como lactancia.

Tlacuatzin canescens (J. A. Allen, 1893) “tlacuatzin”

Localidades referidas: 21 km E Juchitán, Mazahuito, Tapanatepec, Zanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: De acuerdo con los registros, es posible su ocurrencia al sureste y suroeste de la región de Los Chimalapas, preferentemente en las áreas con selva baja caducifolia.

***Philander opossum pallidus* (J. A. Allen, 1901) “tlacuache cuatrojos”**

Localidades referidas: 29 km N Matías Romero, Montebello, 16 km ENE Piedra Blanca, Río Sarabia, 4 km W Tapanatepec.

Ejemplares examinados: La Gringa (2).

Comentarios: El 25 de febrero y el 27 de junio se recolectaron dos machos adultos en selva alta perennifolia, junto con *Tylomys nudicaudus*, *Oryzomys rostratus*, *Heteromys desmarestianus*, así como restos de *Pecari tajacu*; sólo el individuo de febrero presentaba testículos escrotados. Para la salida del 18 de marzo al 1 de abril en Chalchijapa hay comentarios del guía sobre la presencia de la especie, aunque no se pudo corroborar con ejemplares.

***Didelphis marsupialis cauae* J. A. Allen, 1900 “tlacuache”**

Localidades referidas: Cerro Baúl, cerca de Santo Domingo, Tapanatepec, 24 km NE Tapanatepec.

Ejemplares examinados: La Gringa (2).

Comentarios: Hay una hembra y un macho, ambos recolectados el 21 de febrero, cerca de un platanar entre vegetación secundaria y manchones de selva alta perennifolia; la hembra contenía 7 embriones en el marsupio; del macho se tiene medida testicular de 22 mm.

***Didelphis virginiana californica* Bennett, 1833 “tlacuache”**

Localidades referidas: 3 km SW Colonia Rodolfo Figueroa, Guichicovi, La Gloria (asentamiento), Tapanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Sólo se cuenta con los registros bibliográficos y con comentarios del guía en Chalchijapa, en el periodo comprendido entre el 18 de marzo y 1 de abril. Probablemente se trate de *D. virginiana californica*, debido a su registro en La Gloria (asentamiento), localidad relativamente cercana a Chalchijapa.

***Caluromys derbianus aztecus* (Thomas, 1913) “tlacuache dorado”**

Localidades referidas: Sarabia.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Conforme a su registro al noroeste de Los Chimalapas, es factible su presencia preferentemente en selva alta perennifolia.

***Dasypus novemcinctus mexicanus* Peters, 1864 “armadillo de nueve bandas”**

Localidades referidas: Monatañas cerca de Santo Domingo, Sierra Madre (N Zanatepec), Tapanatepec, Tolosita, Zanatepec.

Ejemplares examinados: La Gringa (1).

Comentarios: La hembra recolectada el 1 de octubre se encontraba asociada con manchones de selva alta perennifolia y vegetación secundaria y se recolectó en la misma zona que *Sciurus deppei*, *Heteromys desmarestianus*, *Mazama americana*, y *Didelphis marsupialis*; presentaba vagina cerrada y tetas no prominentes; conjuntamente, se lograron registros indirectos de huellas, así

como comentarios de lugareños de la comunidad de San Isidro “La Gringa”, del 17 de febrero al 3 de marzo, y de un guía en Chalchijapa, del 18 marzo al 1 abril.

Tamandua mexicana mexicana (de Saussure, 1860) “oso hormiguero”

Localidades referidas: 32 km NE La Ventosa, Río Sarabia, Tapanatepec, 6.4 km E Tapanatepec, Zanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Existen registro bibliográfico y reseñas personales del guía y de pobladores de la comunidad, en Chalchijapa, durante la salida del 18 de marzo al 1 de abril. Asimismo hay registro fotográfico de una excreta, en el poblado de San Francisco La Paz, municipio de Santa María Chimalapa, en un arroyo seco entre selva alta perennifolia (Hernández-Ordoñez com. pers.).

Cyclopes didactylus mexicanus Hollister, 1914 “mico de oro”

Localidades referidas: Matías Romero, distrito Tehuantepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: A pesar de que la localidad tipo de la subespecie (Tehuantepec) se encuentra en otro distrito, es probable su ocurrencia en la región de acuerdo con el registro en Matías Romero, así como con el tipo de vegetación con el que se le asocia.

Sylvilagus brasiliensis truei (J. A. Allen, 1890) “conejo de bosque tropical”

Localidades referidas: 61 km NE Matías Romero, Santo Domingo.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se cuenta con el registro en la región de Los Chimalapas obtenido a partir de literatura.

Sylvilagus floridanus aztecus (J. A. Allen, 1890) “conejo cola blanca”

Localidades referidas: 32 km NE La Ventosa, Santa Efigenia, Santa María Petapa, 6.4 km E Tapanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Hay registros bibliográficos, además de las reseñas personales de gente perteneciente a la comunidad, de San Isidro “La Gringa”, durante la salida del 17 de febrero al 3 de marzo.

Sciurus aureogaster nigrescens Bennett, 1833 “ardilla gris”

Localidades referidas: Cerro Atravesado, Cerro Baúl, El Jícaro, La Ventosa, Las Minas, proximidades de Matías Romero (5.6 km E, 27.3 km N y 29 km N), Montañas cerca de Santo Domingo, 27 km ENE Piedra Blanca, Rancho Sol y Luna, Río Ostuta, Río Sarabia, Santa Efigenia, Santa María Chimalapa, Sarabia, Sierra Atravesada, Tapanatepec e inmediaciones (3.2 km W, 6.4 km E, 24.1 km NE), 2.5 km W Tierra Blanca, 3.2 km S Tolosa (Donaji), Zanatepec.

Ejemplares examinados: La Gringa (1).

Comentarios: Se recolectó, mediante escopeta, un macho de fase melánica el 21 de febrero en



selva alta perennifolia, junto con *Sigmodon hispidus* y *Heteromys desmarestianus*; con medida testicular de 40 mm y actividad reproductiva. Comparado con los ejemplares de *Sciurus socialis socialis*, s. s. *cocos* y s. s. *littoralis*, para algunas de las localidades antes referidas, cuyos intervalos son LT 505-613; CV 240-334; PT 63-70; LM 63.3-58.7 (Goodwin, 1969), resulta que el ejemplar depositado en el MZFC, a pesar de tratarse de un adulto, presenta una talla menor, tanto en las medidas externas como en las craneales.

***Sciurus deppei deppei* Peters, 1863 “ardilla montañera”**

Localidades referidas: Cerro Atravesado, Cerro Azul, La Gloria (asentamiento), La Esperanza, 29 km N Matías Romero, Montañas cerca de Santo Domingo, 12 km ENE Piedra Blanca, Rancho Vicente, Sierra Atravesada.

Ejemplares examinados: 4 km de Chalchijapa (1), 17 km NE Chalchijapa (1), rumbo a Chalchijapa (2), La Gringa (3).

Comentarios: Hay dos hembras y cinco machos recolectados, todos adultos. La hembra de mayo de 1993 no tiene datos reproductivos, la de febrero sólo presenta tetas prominentes y vagina cerrada. Respecto de los machos hay medida testicular para febrero (n=1) 35 y mayo (n=1) 40 mm, se registraron sin actividad reproductiva en mayo de 1993 y marzo, y con actividad los recolectados en febrero, mayo y octubre. Los ejemplares se encontraron asociados a zonas con selva alta perennifolia o en vegetación secundaria y se recolectaron junto con *Dasyprocta novemcinctus*, *Oryzomys rostratus*, *Heteromys desmarestianus* y *Mazama americana*, además de restos de *Didelphis marsupialis* y *Cuniculus paca*. En cuanto a las medidas, al parecer algunos de los ejemplares depositados en el MZFC son juveniles, debido a su menor talla, ya que el intervalo indicado por Goodwin (1969) para tres hembras y cinco machos, todos adultos, de esta subespecie son LT 338-401; CV 118-189; PT 49-55; LM 49.5-53.0.

***Glaucomys volans goldmani* (Nelson, 1904) “ardilla voladora”**

Localidades referidas: Sierra Madre (11 km N Zanatepec), Zanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Únicamente se cuenta con el registro de literatura (Goodwin, 1969).

***Scotinomys teguina teguina* (Alston, 1877) “ratón prieto de Cobán”**

Localidades referidas: Cerro Baúl, Sierra Atravesada, Sierra Madre (11 km N Zanatepec), Zanatepec.

Ejemplares examinados: 17 km NE Chalchijapa (1), rumbo a Chalchijapa (1).

Comentarios: Ambos ejemplares son adultos, del ejemplar de mayo de 1993 no se localizó el cráneo, ni se cuenta con datos reproductivos o tipo de vegetación; el de mayo de 1995 se recolectó en selva alta perennifolia, junto con *Heteromys desmarestianus*, sin actividad reproductiva y con medida testicular de 7 mm.

***Nyctomys sumichrasti pallidulus* Goldman, 1937 “rata vespertina de Saussure”**



Localidades referidas: Cerro Baúl, Río Negro, Santo Domingo de Guzmán, Sierra Atravesada.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se cuenta con los registros bibliográficos.

Tylomys nudicaudus microdon Goodwin, 1955 “rata trepadora de cola pelona”

Localidades referidas: La Gloria (bosque lluvioso), Sierra Atravesada, 3.2 km s Tolosa (Donaji).

Ejemplares examinados: rumbo a Chalchijapa (2), La Gringa (1).

Comentarios: Asociado con zonas conservadas, manchones y vegetación secundaria de selvas altas perennifolias, así como pastizales; recolectado junto con *Philander opossum*, *Oryzomys rostratus*, *Heteromys desmarestianus* y restos de *Pecari tajacu*; en cuanto a reproducción, hay medida testicular para marzo (n=1) 19 mm, presencia de actividad reproductiva en febrero y marzo, pero no así en agosto.

Neotoma mexicana tropicalis Goldman, 1904 “rata montera mexicana”

Localidades referidas: Río Mono Blanco, Sierra Atravesada, Tapanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Únicamente se tienen registros bibliográficos.

Peromyscus aztecus oaxacensis Merriam, 1898 “ratón azteca”

Localidades referidas: Cerro Atravesado, Cerro Baúl, proximidades de la Colonia Rodolfo Figueroa (2 km N, 3 km sw), Rancho Carlos Mina, Rancho Sánchez, Río Mono Blanco, Sierra Atravesada, Sierra Madre (11 km N Zanatepec).

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Sólo hay registros de la literatura. Goodwin (1969) menciona que los ejemplares reportados en la Sierra Atravesada no son *Peromyscus aztecus oaxacensis* (*Peromyscus oaxacensis*), ya que a pesar de contar con el dorso color ocre pálido leonado y la cola bicolor, presenta molares más pequeños que *P. aztecus oaxacensis*, la hilera de dientes maxilares convergen posteriormente como en *P. mexicanus mexicanus*.

Peromyscus levipes levipes Merriam, 1898 “ratón de campo”

Localidades referidas: Rancho Carlos Mina, Río Mono Blanco, Río Negro, Sierra Atravesada, Tapanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Registros bibliográficos.

Peromyscus melanophrys melanophrys (Coues, 1874) “ratón montero negruzco”

Localidades referidas: Arroyo Encantado, Mazahuito, Nizanda, Santa Efigenia, Sierra Madre (N Zanatepec), Tapanatepec e inmediaciones (4.3 km E).

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se reconoce por registros bibliográficos.



***Peromyscus mexicanus azulensis* Goodwin, 1956**

y ***P. m. mexicanus*** (de Saussure, 1860) “ratón silvestre mexicano”

Localidades referidas: la primera sólo en Cerro Azul, y la segunda en Arroyo Cardón, Arroyo Encantado, Cerro Atravesado, Cerro Baúl, colonia Rodolfo Figueroa e inmediaciones (3.2 km N), proximidades de Matías Romero (29 km N, 30.4 km N), Mogoñe, Monte Rico, Nizanda, Paso Arnulfo, Paso Venado, 27 km ENE Piedra Blanca, rancho Carlos Mina, rancho Sánchez, rancho Sol y Luna, río Blanco (24 km N Zanatepec), río Mono Blanco, río Negro, río Sarabia, Santa María Chimalapa, Sierra Madre (11 km N Zanatepec), Tapanatepec, 1 km E Teotitlán de Flores Magón, 3.2 km s Tolosa (Donaji), Tolosita, Valle Grande, Zanatepec; Tenochtitlán.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se reconoce la presencia de ambas subespecies a partir de bibliografía, incluso el registro de *azulensis* es en la localidad tipo Cerro Azul, dentro de la región de Los Chimalapas y constituida por una serranía que atraviesa los límites de los municipios Santa María y San Miguel Chimalapa.

***Reithrodontomys mexicanus scansor* Hooper, 1950** “ratón campero de México”

Localidades referidas: Cerro Baúl, Sierra Atravesada, Sierra Madre (11 km N Zanatepec), Zanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Sólo se tienen los registros bibliográficos.

***Oryzomys alfaroi gloriaensis* Goodwin, 1956 y *O. a. palatinus* Merriam, 1901** “rata arrocerá”

Localidades referidas: la primera en La Gloria (asentamiento), Santa María Chimalapa, Sierra Atravesada, y la segunda en Cerro Baúl, Sierra Atravesada, Sierra Madre (11 km N Zanatepec).

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se reconoce la presencia de ambas subespecies a partir de literatura, inclusive uno de los registros de *gloriaensis* es de la localidad tipo, La Gloria (asentamiento).

***Oryzomys couesi couesi* (Alston, 1877)** “rata arrocerá tropical”

Localidades referidas: Cerro Baúl, La Gloria (asentamiento), rancho Sol y Luna, río Blanco (24 km N Zanatepec), río Jaltepec, río Mono Blanco, Río Negro, río Sarabia, Santa María Chimalapa, Sierra Atravesada, Tapanatepec, 3.2 km s Tolosa (Donaji), Tolosita, Ubero, Zanatepec; Tenochtitlán.

Ejemplares examinados: rumbo a Chalchijapa (3), La Gringa (1).

Comentarios: Recolectados en selva alta perennifolia, en manchones y vegetación secundaria de dicho tipo de vegetación, y sólo junto con *Heteromys desmarestianus*. Se tiene una hembra con vagina abierta, tetas prominentes y preñada para abril, con tres embriones; además de otro par de hembras sin actividad reproductiva, una juvenil de mayo y una adulta de agosto. Se tiene un macho de mayo, con actividad reproductiva y medida testicular de 12 mm.

***Oryzomys rostratus rostratus* Merriam, 1901** “rata arrocera de orejas negras”

Localidades referidas: Montañas cerca de Santo Domingo, 3.2 km s Tolosa (Donaji).

Ejemplares examinados: Chalchijapa (1), rumbo a Chalchijapa (12), La Gringa (10).

Comentarios: Esta especie fue una de las más abundantes y se encuentra relacionada con todos los tipos de vegetación muestreados, recolectado junto con *Philander opossum*, *Sciurus aureogaster*, *S. deppei*, *Tylomys nudicaudus*, *Sigmodon hispidus*, *Heteromys desmarestianus*, además de restos de *Panthera onca*, *Nasua narica*, *Pecari tajacu* y *Mazama americana*. En cuanto a reproducción, hay dos hembras preñadas para febrero con tres y cuatro embriones, con longitud promedio de embrión de 22 y 21.7 mm en ese orden. Juveniles para marzo y agosto. Respecto de los machos, hay medida testicular para febrero (n=2) 1.5 (3.05 y 7.1) y marzo (n=1) 3 mm. Con y sin actividad reproductiva en marzo y agosto y sólo sin actividad en febrero.

***Oligoryzomys fulvescens fulvescens* (de Saussure, 1860)** “rata arrocera pigmea”

Localidades referidas: Cerro Baúl, Matías Romero, Rancho Sánchez, Ubero.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Sólo se cuenta con el registro en el interior de Los Chimalapas, obtenido mediante literatura.

***Sigmodon toltecus* (Saussure, 1860)** “rata algodónera tolteca”

Localidades referidas: La Gloria (asentamiento), 17.7 km N Matías Romero, Montañas cerca de Santo Domingo, Monte Rico, Río Jaltepec, Río Negro, Río Portamonedas, Santa María Chimalapa, Sierra Atravesada, 4 km w Tapanatepec, Tolosa (Donaji), Tolosita.

Ejemplares examinados: Chalchijapa (3), rumbo a Chalchijapa (1), La Gringa (6).

Comentarios: Los ejemplares fueron recolectados entre febrero y mayo, en selva alta perennifolia con diferentes grados de perturbación, junto con *Sciurus aureogaster*, *Tylomys nudicaudus* y *Oryzomys rostratus*. En el mes de mayo se recolectaron hembras lactantes, una preñada con tres embriones, con longitud promedio de 16.6 mm. En cuanto a los machos, se tiene medida testicular para febrero (n=1) 21 y marzo (n=1) 14 mm.

***Orthogeomys cuniculus* Elliot, 1905** “tuza de Zanatepec”

Localidades referidas: Ingenio de Santo Domingo, Sierra Atravesada, Unión Hidalgo, Zanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: El registro de la especie en el ingenio, al sur del área de estudio, hace factible su presencia en la región, tanto por la cercanía, como por el tipo de vegetación con el que se le asocia, incluso se considera que dichos registros se encuentran en la provincia Sierra Atravesada.

***Orthogeomys grandis scalops* (Thomas, 1894)** “tuza grande”

Localidades referidas: Chahuities, San Geronimo (Ixtepec), Sierra Atravesada, Zanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: El registro de la especie en Zanatepec lo incluye en la provincia Sierra Atravesada.

***Orthogeomys hispidus tehuantepecus* (Goldman, 1939) “tuza hirsuta”**

Localidades referidas: La Gloria (asentamiento), montañas cerca de Santo Domingo, Sierra Atravesada, 3.2 km s Tolosa (Donaji).

Ejemplares examinados: rumbo a Chalchijapa (1).

Comentarios: Únicamente se obtuvo un ejemplar obsequiado por gente de la comunidad de Chalchijapa, se trata de un macho capturado en marzo y relacionado con selva alta perennifolia; sin actividad reproductiva y con medida testicular de 12 mm.

***Liomys pictus pictus* (Thomas, 1893) “ratón espinoso”**

Localidades referidas: La Mata, 32 km NW La Ventosa, 12.9 km s de la línea divisoria entre Veracruz y Oaxaca, 17.7 km N Matías Romero, Nizanda, Sierra Atravesada, Sierra Madre (24 km N Zanatepec), Tapanatepec e inmediaciones (4 km W, 10.4 km NE, 12.8 km NW, 24.1 km N, 48.2 km N), Zanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Únicamente se reconoce su presencia por literatura.

***Heteromys desmarestianus desmarestianus* Gray, 1868 “ratón espinoso”**

Localidades referidas: Arroyo Encantado, Cerro Baúl, La Gloria (asentamiento), Montañas cerca de Santo Domingo, Montebello, rancho Carlos Mina, río Mono Blanco, río Negro, Sierra Atravesada, Sierra Madre (11 km N Zanatepec), Tolosa (Donaji), Zanatepec.

Ejemplares examinados: rumbo a Chalchijapa (13), La Gringa (24).

Comentarios: Esta especie de roedor fue la más abundante en las recolectas realizadas, además de estar relacionada con todos los tipos de vegetación muestreados y capturados junto con *Marmosa mexicana*, *Philander opossum*, *Dasyus novemcinctus*, *Sciurus aureogaster*, *S. deppei*, *Scotinomys teguina*, *Tylomys nudicaudus*, *Oryzomys couesi*, *O. rostratus*, *Sigmodon hispidus*, *Cuniculus paca*, *Potos flavus*, además de restos de *Panthera onca*, *Pecari tajacu* y *Mazama americana*. En cuanto a datos reproductivos, dos hembras preñadas en agosto y octubre, con cuatro y un embriones, respectivamente, sólo se cuenta con la longitud del embrión de octubre de 8 mm. Lactantes en mayo. Juveniles en los meses de febrero, marzo, mayo y junio. Respecto de los machos hay medida testicular para febrero (n=2) 8.1 (8.0 y 8.2), abril (n=2) 23.5 (17.0 y 30.0), mayo (n=2) 26.0 (22.0 y 30.0), junio (n=6) 32.83 (12.0-44.0) y agosto (n=1) 9.0; actividad reproductiva en febrero, abril, mayo y junio, y sin actividad en febrero, marzo y junio.

***Coendou mexicanus mexicanus* (Kerr, 1792) “puerco espín mexicano”**

Localidades referidas: La Ventosa, 29 km N Matías Romero, Mazahuito, Mogoñe, Sarabia, 8 km E Tapanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Debido a su registro en los límites de Los Chimalapas y a los tipos de vegetación con los que se le relaciona, se considera de probable ocurrencia en la región, sobre todo al sur de Los Chimalapas.



Dasyprocta mexicana de Saussure, 1860 “zerete prieto”

Localidades referidas: 29 km N Matías Romero, Río Sarabia, Santa Efigenia, Tolosita.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Además del registro bibliográfico en el sureste de Los Chimalapas y cerca de los límites con Chiapas, la especie se registró por observación directa en la localidad de Chalchijapa, durante la salida de marzo, relacionado con selva alta perennifolia (Canseco-Márquez com. pers.).

Cuniculus paca nelsoni (Goldman, 1913) “tepezcuintle”

Localidades referidas: Río Grande, río Mono Blanco, Sierra Atravesada.

Ejemplares examinados: rumbo a Chalchijapa (3).

Comentarios: Hay tres registros de marzo, dos de ellos obtenidos mediante restos de cráneos, localizados junto con recolectas de *Sciurus deppei*, *Oryzomys rostratus* y *Heteromys desmarestianus*. Al parecer un registro pertenece a un macho, por la superficie excesivamente rugosa de la placa constituida por el arco cigomático; el tercer registro corresponde a una hembra adulta con vagina cerrada y tetas prominentes; todos los registros relacionados con selva alta perennifolia. Aunado a lo anterior, se cuenta con comentarios de gente de la comunidad de San Isidro “La Gringa”, sobre la presencia de la especie, conseguidos durante el muestreo del 17 de febrero al 3 de marzo.

Puma concolor mayensis (Nelson y Goldman, 1929) “puma”

Localidades referidas: Dto. Tehuantepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Debido a su amplia distribución y a que en México se le asocia con cualquier tipo de hábitat, se espera su presencia en la región de Los Chimalapas, sobre todo en las faldas boscosas de las montañas.

Herpailurus yaguarondi fossata (Mearns, 1901) “jaguarundi”

Localidades referidas: Chicapa, San Geronimo (Ixtepec), 32 km NE La Ventosa.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Especie reconocida en la región de Los Chimalapas, debido a su registro al NW de La Ventosa.

Leopardus pardalis pardalis (Linnaeus, 1758) “ocelote”

Localidades referidas: La Gloria (asentamiento).

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se registra para Los Chimalapas a partir de literatura.

Leopardus wiedii oaxacensis (Nelson y Goldman, 1931) “tigrillo”

Localidades referidas: Cerro Baúl, La Gloria (asentamiento), Ocotul, rancho Carlos Mina, Santa María Chimalapa, Sierra Atravesada.



Ejemplares examinados: Chalchijapa (1).

Comentarios: La especie fue registrada mediante un cráneo hallado el 2 junio en selva alta perennifolia, junto con recolectas de *Scotinomys teguina* y *Heteromys desmarestianus*; además, existen registros fotográficos de un individuo en lo alto de los árboles de un acahual, a las afueras del poblado de San Antonio Nuevo Paraíso, municipio de Santa María Chimalapa (Hernández-Ordoñez com. pers.).

***Panthera onca hernandesii* (Gray, 1857) “jaguar”**

Localidades referidas: Chivela.

Ejemplares examinados: Chalchijapa (1).

Comentarios: Durante la salida de junio a San Isidro “La Gringa”, se obtuvo un registro auditivo, corroborado con huellas y excretas, y en la de agosto a Chalchijapa, fue posible apreciar un par de machos cazados recientemente, así como el brazo disecado de otro (Canseco-Márquez com. pers.); además, se localizó un cráneo el día 30 de ese mismo mes entre manchones de selva alta y pastizales, junto con recolectas de *Tylomys nudicaudus*, *Oryzomys rostratus*, *Heteromys desmarestianus* y restos de *Mazama americana*; finalmente, hay registros adicionales de huellas, así como comentarios de la gente de San Isidro “La Gringa”, en el muestreo realizado entre el 18 de febrero y 3 de marzo.

***Urocyon cinereoargenteus orinomus* Goldman, 1938 “zorra gris”**

Localidades referidas: Finca Cacahuatl, 3.2 Km E Juchitán, Las Pilas, La Presa, Las Tejas, Santa Efigenia, Santo Domingo, Tapanatepec e inmediaciones (24.1 km NE), Zanatepec, distrito Tehuantepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se confirma su presencia en Los Chimalapas debido a los registros en el sureste de la región.

***Lontra longicaudis annectens* (Major, 1897) “nutria de río”**

Localidades referidas: Montañas cerca de Santo Domingo, Santa Efigenia.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se registró visualmente un individuo durante la salida del 17 de febrero al 3 de marzo en el río “La Gringa”, localizado al sur del poblado San Isidro “La Gringa”, en manchones de selva alta perennifolia, a una altitud aproximada de 150 msnm; también hay reseñas de guías y pobladores de las comunidades de San Isidro “La Gringa” y Chalchijapa, en esta última se obtuvieron entre el 18 de marzo y el 1 de abril.

***Mustela frenata perda* (Merriam, 1902) “comadreja”**

Localidades referidas: 35 km SE Jesús Carranza.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: *M. f. perda* no ha sido registrada en la entidad, sin embargo se espera su ocurrencia



al noroeste del estado, por ende, en el área de estudio.

***Galictis vittata canaster* Nelson, 1901 “grisón”**

Localidades referidas: Paso Guayabo; 20 km ENE Jesús Carranza.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Especie de posible presencia en el noroeste del área de estudio debido, principalmente, a dos ejemplares (9362 y 9363 CNMA), hembras jóvenes, registradas muy cerca de la región, al oeste de Santa María Chimalapa, así como al tipo de vegetación al cual se le asocia.

***Eira barbara senex* (Thomas, 1900) “viejo de monte”**

Localidades referidas: Cerro Baúl, La Gloria (asentamiento), proximidades de Matías Romero (78.8 Km NE y 29 Km N), río Portamonedas, Sierra Retén.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se detectó un individuo durante la salida del 18 de marzo al 1 de abril en los alrededores de Chalhijapa, en vegetación de selva alta perennifolia bien conservada, a una altitud aproximada de 270 msnm; así como comentarios del guía. En la salida de septiembre se observaron un par de individuos comiéndose una iguana verde (*Iguana iguana*) en lo alto de un árbol, en las inmediaciones de San Isidro “La Gringa” (Canseco-Márquez com. pers.). Además se cuenta con los registros bibliográficos.

***Mephitis macroura macroura* Lichtenstein, 1832 “zorrillo encapuchado”**

Localidades referidas: proximidades de La Ventosa (29 km NE, 32 km NE), Tapanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Especie reconocida a partir del registro bibliográfico en la localidad referida para Los Chimalapas.

***Conepatus leuconotus leuconotus* (Lichtenstein, 1832) “zorrillo de lomo blanco”**

Localidades referidas: Santa Efigenia, Santo Domingo, Zanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se reconoce el registro de la especie en el interior de Los Chimalapas por el registro obtenido a partir de la literatura.

***Conepatus semistriatus coneptatl* (Gmelin, 1788) “zorrillo rayado”**

Localidades referidas: 35 km SE Jesús Carranza.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Es muy probable su presencia al norte de Los Chimalapas, debido al registro en los límites con Veracruz, así como al tipo de vegetación al que se le asocia.

***Bassariscus sumichrasti oaxacensis* (Goodwin, 1956) “cacomixtle tropical”**

Localidades referidas: Cerro Baúl, La Gloria (bosque lluvioso), rancho Vicente, Sierra Atravesada,



Sierra Retén.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Localidad tipo La Gloria (bosque lluvioso), en el interior de Los Chimalapas. Además de los registros bibliográficos, se registró visualmente un individuo entre el 18 de marzo y el 1 de abril, cerca del poblado de Chalchijapa, en selva alta perennifolia bien conservada a una altitud aproximada de 270 msnm. Hay comentarios de su presencia por parte del guía de Chalchijapa.

***Potos flavus prehensilis* (Kerr, 1792) “martucha”**

Localidades referidas: El Jícaro, La Ventosa, Montebello, rancho Carlos Mina, Santo Domingo, Tapanatepec, Tolosa (Donaji) e inmediaciones (3.2 km s), Tolosita.

Ejemplares examinados: La Gringa (1).

Comentarios: Durante la salida del 17 de febrero al 3 de marzo, se pudo revisar la piel de un ejemplar en la localidad de San Isidro “La Gringa”; se cuenta con reseñas de lugareños en el periodo comprendido entre el 18 de marzo y el 1 de abril. En Chalchijapa se escuchó una pelea entre individuos de esta especie lo que se corroboró con ayuda del guía; por último se colectó un ejemplar macho el 27 de junio en San Isidro “La Gringa” asociado con selva alta perennifolia, en el mismo sitio en que se recolectaron ejemplares de *Heteromys desmarestianus*, con actividad reproductiva y medida testicular de 37 mm.

***Nasua narica narica* (Linnaeus, 1766) “coatí”**

Localidades referidas: Cerro Atravesado, Guichicovi, La Mata, rancho Carlos Mina, Santa Efigenia, Sierra Atravesada, Tolosita, Zanatepec.

Ejemplares examinados: rumbo a Chalchijapa (1), La Gringa (1).

Comentarios: En la salida entre el 17 de febrero y el 3 de marzo se obtuvieron comentarios de gente de San Isidro “La Gringa” sobre la presencia de la especie; durante el siguiente periodo de muestreo, del 18 de marzo al 1 de abril, en Chalchijapa se contó con reseñas del guía; para el 1 de mayo, en la localidad de San Isidro “La Gringa”, se colectó a un macho con actividad reproductiva, relacionado con manchones y vegetación secundaria de selva alta perennifolia. A pesar de señalarse en las hojas de captura, el ejemplar no se catalogó, por lo que no fue posible medir el cráneo; por último, se localizó un cráneo el 25 de agosto en Chalchijapa, asociado con selva alta perennifolia y manchones de ésta, en este mismo sitio se registró a *Oryzomys rostratus*.

***Procyon lotor shufeldti* Nelson y Goldman, 1931 “mapache”**

Localidades referidas: Cerro Atravesado, Sierra Atravesada, Valle Grande.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Registro bibliográfico, adicionalmente existen comentarios de gente de San Isidro “La Gringa” durante la salida del 17 de febrero al 3 de marzo; aunado a los del guía sobre su presencia en Chalchijapa, en el periodo comprendido entre el 18 de marzo y el 1 de abril.

***Cryptotis mexicana* (Coues, 1877) “musaraña de cola corta mexicana”**

Localidades referidas: 8 km NW colonia Rodolfo Figueroa, Sierra Atravesada.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: A partir de los registros al sur de la región, se reconoce su presencia.

***Rhynchonycteris naso* (Wied-Neuwied, 1820) “murciélago narigón”**

Localidades referidas: 16 Km ENE Piedra Blanca, Río Blanco (20 Km w Piedras Negras), Río Chichihua.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Acorde con registro al ENE de Piedra Blanca, se reconoce la ocurrencia de *Rhynchonycteris naso* en la región de Los Chimalapas.

***Centronycteris centralis* Thomas, 1912 “murciélago pelo áspero”**

Localidades referidas: Río Chalchijapa.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se espera su presencia en Los Chimalapas, debido al registro en el norte del distrito Juchitán, en la división territorial entre Veracruz y Oaxaca.

***Balantiopteryx io* Thomas, 1904 “murciélago-sacóptero de Thomas”**

Localidades referidas: proximidades de Matías Romero (24.1 km N, 19.3 km N), Montebello, Tolosita.

Ejemplares examinados: La Gringa (2).

Comentarios: Se recolectaron dos machos el 4 de octubre en una pequeña cueva que se encuentra proxima al poblado de San Isidro “La Gringa”, a una altitud de 150 msnm, entre vegetación secundaria y manchones de selva alta. En cuanto a datos reproductivos, hay una medida testicular de 2 y 3 mm; sin presencia de actividad reproductiva.

***Balantiopteryx plicata plicata* Peters, 1867 “murciélago-sacóptero azulejo”**

Localidades referidas: proximidades de Juchitán (11.2 km E, 20.9 km ENE), La Ventosa, 12.8 km E Mogoñe, Montebello, Nizanda, San Geronimo (Ixtpec), Tapanatepec, Unión Hidalgo.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se confirma su presencia al oeste de la región de Los Chimalapas.

***Saccopteryx bilineata centralis* Thomas, 1904 “murciélago-rayado mayor”**

Localidades referidas: El Júcaro, proximidades de Matías Romero (8.6 km N, 12.8 km WNW, 19.3 km N, 28.8 km N, 34.9 km N, 35.4 km N, 49.8 km N), Montebello, rancho Sol y Luna, Río Sarabia, Sierra Atravesada, Tapanatepec e inmediaciones (6.4 km E, 24.1 km).

Ejemplares examinados: La Gringa (4).

Comentarios: Se recolectaron cuatro hembras en una pequeña cueva que se encuentra proxima al poblado de San Isidro “La Gringa”, junto con individuos de *Pteropteryx kappleri*, una el 28 de abril y las otras el 2 de mayo, relacionadas con selva alta perennifolia; tres hembras preñadas, cada una con un embrión con longitud promedio de 16 mm; las cuatro con vagina cerrada y tetas no prominentes.

***Peropteryx kappleri kappleri* Peters, 1867 “murciélago-perro mayor”**

Localidades referidas: Río Chalchijapa.

Ejemplares examinados: La Gringa (5).

Comentarios: Se registró por primera vez para el estado de Oaxaca a *Peropteryx kappleri kappleri*, con cinco ejemplares recolectados en una pequeña cueva que se encuentra próxima al poblado de San Isidro “La Gringa”, junto con individuos de *Saccopteryx bilineata*, asociados con selva alta perennifolia. Una hembra de abril y dos de mayo, preñadas con un embrión cada una con longitud promedio de 21.3 mm. En cuanto a los machos, el de abril presenta actividad reproductiva y el de mayo tiene medida testicular de 4 mm.

***Peropteryx macrotis macrotis* (Wagner, 1843) “murciélago-perro menor”**

Localidades referidas: Tolosita.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Acorde con registro en el interior del distrito Juchitán y al hecho de que a la especie se le asocia con *Peropteryx kappleri*, recién registrada para Oaxaca y Los Chimalapas, es muy probable su ocurrencia en la región.

***Pteronotus davyi fulvus* (Thomas, 1892) “murciélago-lomo pelón menor”**

Localidades referidas: El Jícaro, Las Minas, 10.4 km w límite Chiapas-Oaxaca, rancho Sol y Luna, Tapanatepec e inmediaciones (4.3 km w, 6.4 km E, 10.4 km NE).

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Acorde al registro en el rancho Sol y Luna, donde ha sido recolectada la especie, se reconoce su presencia en Los Chimalapas.

***Pteronotus parnellii mexicanus* (Miller, 1902) “murciélago-bigotudo de Parnell”**

Localidades referidas: Cerro Baúl, El Jícaro, 10.4 km w límite Chiapas-Oaxaca, proximidades de Matías Romero (13.6 km s, 15.2 km s, 19.3 km N, 29 km N), Mogoñe, 16 km ENE Piedra Blanca, rancho Sol y Luna, Tapanatepec e inmediaciones (4.3 km w, 6.4 km E, 6.4 km WNW, 10.4 km NE, 24.1 km NE), Unión Hidalgo, Zanatepec e inmediaciones (6.4 km w, 15.2 km w).

Ejemplares examinados: La Gringa (4).

Comentarios: Se recolectaron cuatro machos mediante redes, tres en febrero y uno en junio, vinculados con selva alta perennifolia, así como con vegetación secundaria de la misma, fueron capturados junto con individuos de *Lonchorhina aurita*, *Glossophaga commissarisi*, *G. leachii*, *Anoura geoffroyi*, *Carollia sowelli*, *Sturnira lilium*, *S. ludovici*, *Vampyressa thuyone*, *Vampyrodes caraccioli*, *Platyrrhinus helleri*, *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *Dermanura watsoni*, *Centurio senex* y *Myotis keaysi*. Ninguno mostró actividad reproductiva y sólo para un ejemplar de febrero hay medida testicular de 4.2 mm.

***Pteronotus personatus psilotis* (Dobson, 1878) “murciélago-mostacho de Wagner’s”**

Localidades referidas: 8 km N El Jícaro, 38.6 km N Matías Romero, Tapanatepec e inmediaciones (6.4 km E).



Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Conforme con registro al norte de El Jícaro, se reconoce a la especie en el sur de la región.

Micronycteris microtis mexicana Miller, 1898 “murciélago-orejón brasileño”

Localidades referidas: 21 km ENE Juchitán, 27 km N Matías Romero.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Es factible la presencia de *Micronycteris microtis mexicana* en la región de Los Chimalapas, acorde con los registros al norte de Matías Romero.

Diphylla ecaudata Spix, 1823 “vampiro pata peluda”

Localidades referidas: 24.1 km N Matías Romero, Montebello, Santa Efigenia.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: El registro de la especie al norte de Tapanatepec, en Santa Efigenia, hace posible reconocer su ocurrencia en el área de estudio.

Desmodus rotundus murinus Wagner, 1840 “vampiro común”

Localidades referidas: Cerro Baúl, 32 km NW La Ventosa, Las Minas, 10.4 km w límite Chiapas-Oaxaca, 12.9 km s de la línea divisoria entre Veracruz y Oaxaca, proximidades de Matías Romero (8 km N, 11.2 km N, 12.8 km N, 29 km E, 49.8 km N), Mogoñe, Montebello, rancho Sol y Luna, río Grande, Sierra Atravesada, Tapanatepec e inmediaciones (4.3 km E, 6.4 km E, 11 km E), Toluca.

Ejemplares examinados: La Gringa (1).

Comentarios: Se capturó un ejemplar el 25 de abril, en el municipio de Santa María Chimalapa, San Isidro “La Gringa”, a una altitud de 150 msnm, entre vegetación secundaria y manchones de selva alta, el individuo fue recolectado junto con ejemplares de *Glossophaga leachii*, *Anoura geoffroyi*, *Sturnira lilium* y *Dermanura watsoni*.

Lonchorhina aurita aurita Tomes, 1863 “murciélago-espada de Tomes”

Localidades referidas: 30.6 km N Matías Romero.

Ejemplares examinados: La Gringa (1).

Comentarios: El 22 de junio se recolectó sólo un ejemplar, por lo que se le considera rara, se trata de una hembra con vagina cerrada y tetas no prominentes, asociada con selva alta perennifolia, se capturó con redes junto con ejemplares de *Anoura geoffroyi*, *Carollia sowelli*, *Vampyroides caraccioli* y *Centurio senex*.

Trachops cirrhosus coffini Goldman, 1925 “murciélago-labio verrugoso”

Localidades referidas: Cerro Baúl, El Jícaro, intersección carreteras 190-200, 10.4 km w límite Chiapas-Oaxaca, proximidades de Matías Romero (9.6 km N, 12.8 km N, 27.3 km N, 29 km N, 41.8 km N, 48.2 km N), río Ostuta, Sierra Atravesada, proximidades de Tapanatepec (6.4 km E, 11 km E).



Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: De acuerdo con el registro en Cerro Baúl, dentro de la Sierra Atravesada es que se reconoce su presencia.

***Lophostoma brasiliense* Peters, 1866** “murciélago-oreja redonda brasileño”

Localidades referidas: Dto. Ixtlán.

Ejemplares examinados: La Gringa (1).

Comentarios: El 25 de febrero, en San Isidro “La Gringa”, a una altitud de 150 msnm, en selva alta perennifolia, se obtuvo un individuo, por lo que se considera rara a la especie, su captura se logró mediante redes, junto con un individuo de *Vampyroides caraccioli* y otro de *Artibeus lituratus*, se trata de un macho sin actividad reproductiva, con medida testicular de 5.1.

El primer registro de la especie para el estado de Oaxaca pertenece a Briones y Santos Moreno (2002), aunque el ejemplar del presente trabajo fue recolectado en febrero de 1995, mucho antes de esa fecha.

***Mimon cozumelae* Goldman, 1914** “murciélago-lanza grande”

Localidades referidas: proximidades de Matías Romero (20 km N, 32 km N, 35 km N, 42 km N), Montebello.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se espera su ocurrencia en el noroeste de Los Chimalapas de acuerdo con los registros al norte de Matías Romero.

***Phyllostomus discolor verrucosus* Elliot, 1905** “murciélago-lanza pálido”

Localidades referidas: Intersección carreteras 190-200, proximidades de Matías Romero (29 km E, 29 km N), Montebello, Niltepec, Ostuta, Rancho Sol y Luna, Río Grande, Río Sarabia, Sierra Atravesada.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se reconoce su presencia por el registro en el rancho Sol y Luna.

***Chrotopterus auritus auritus* (Peters, 1856)** “vampiro-falso lanudo”

Localidades referidas: Dto. Ixtlán; 38 km SE Jesús Carranza; cerca de Teapa.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Especie de probable ocurrencia en el área de estudio, debido a su registro en los límites entre Veracruz y Oaxaca, al norte del distrito Juchitán, además del tipo de vegetación al que se le asocia.

***Glossophaga commissarisi commissarisi* Gardner, 1962** “murciélago-lengüetón de Commissaris”

Localidades referidas: Intersección carreteras 190-200, 32 km NE La Ventosa, Montebello, 16 km ENE Piedra Blanca, rancho Sol y Luna, Río Grande, río Sarabia, Sierra Madre (11 km N Zanatepec),

proximidades de Tapanatepec (4.3 km E, 6 km W, 10.4 km NW, 24.1 km NE), Unión Hidalgo.

Ejemplares examinados: Chalchijapa (3), rumbo a Chalchijapa (5), La Gringa (4).

Comentarios: Asociado con selva alta perennifolia, manchones y vegetación secundaria de ésta, así como pastizales, recolectado en redes junto con individuos de *Pteronotus parnellii*, *Glossophaga leachii*, *G. morenoi*, *G. soricina*, *Anoura geoffroyi*, *Hylonycteris underwoodi*, *Carollia sowelli*, *Sturnira lilium*, *Chiroderma villosum*, *Vampyroides caraccioli*, *Platyrrhinus helleri*, *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *Dermanura tolteca*, *D. watsoni*, *Centurio senex* y *Myotis keaysi*. En lo que respecta a datos reproductivos, se cuenta con dos hembras preñadas de febrero y una de marzo, cada una con un embrión, sólo se tiene la longitud de uno de los embriones de febrero, con 7 mm. Lactantes en mayo; tetas prominentes en febrero y mayo; vagina abierta en febrero. En cuanto a los machos, se tiene medida testicular para marzo (n=1) 4 y mayo (n=1) 3 mm; sin actividad reproductiva en febrero, marzo y mayo.

***Glossophaga leachii* (Gray, 1844) “murciélago-lengüetón de Leachi”**

Localidades referidas: El Guamal, intersección carreteras 190-200, La Ventosa, 12 km ENE Piedra Blanca, río Grande, proximidades de Tapanatepec (6.4 km E, 6.4 km NNW, 10.4 km NE), Unión Hidalgo, Zanatepec.

Ejemplares examinados: La Gringa (3).

Comentarios: Asociados con manchones y vegetación secundaria de selva alta perennifolia, recolectados junto con ejemplares de *Desmodus rotundus*, *Pteronotus parnellii*, *Glossophaga commissarisi*, *Anoura geoffroyi*, *Carollia sowelli*, *Sturnira lilium*, *Artibeus lituratus* y *Dermanura watsoni*. La hembra de abril se encontraba preñada con un embrión y vagina abierta, la de febrero con vagina cerrada y tetas no prominentes. Sólo se tiene un macho de febrero, sin actividad reproductiva y medida testicular de 5.1 mm.

***Glossophaga morenoi mexicana* Webster y Jones, 1980
“murciélago-lengüetón de Xiutepec”**

Localidades referidas: El Guamal, 20.9 km ENE Juchitán, La Ventosa, Mogoñe, rancho Agua Caliente, río Guamol, Salina Cruz, Sierra Atravesada, Tapanatepec e inmediaciones (3.2 km E, 6.4 km E, 6.4 km WNW), Unión Hidalgo.

Ejemplares examinados: Chalchijapa (2), rumbo a Chalchijapa (4), La Gringa (1).

Comentarios: Se le relaciona con selva alta perennifolia, manchones y vegetación secundaria de ésta, así como pastizales, capturado en redes junto con individuos de *Glossophaga commissarisi*, *G. soricina*, *Anoura geoffroyi*, *Hylonycteris underwoodi*, *Carollia sowelli*, *Sturnira lilium*, *Vampyroides caraccioli*, *Artibeus intermedius*, *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *Dermanura phaeotis*, *D. tolteca*, *D. watsoni* y *Centurio senex*. En cuanto a reproducción, las dos hembras de agosto tienen vagina cerrada, tetas no prominentes y sin lactancia. Respecto de los machos, se tiene medida testicular para marzo (n=1) 4 y agosto (n=1) 1 mm; actividad en febrero y marzo e inactividad en agosto.



***Glossophaga soricina handleyi* Webster y Jones, 1980**
“murciélago-lengüetón de Pallas”

Localidades referidas: El Guamal, intersección carreteras 190-200, 20.9 km ENE Juchitán, 32 km NE La Ventosa, Las Minas, proximidades de Matías Romero (9.6 km N, 12.8 km N, 17.7 km N, 24.1 km N, 27.3 km N, 28.9 km N, 30.4 km N, 32.6 km N, 35.4 km N, 48.2 km N), Mogoñe, Montebello, Niltepec, paso Monte Rico, Paso Venado, Piedra Blanca e inmediaciones (12 km ENE, 16 km ENE), rancho Sol y Luna, 8 km ESE río Grande, río Sarabia, Santa María Chimalapa, Sarabia, Sierra Atravesada, Tapanatepec e inmediaciones (3.2 km E, 3.2 ENE, 4.8 km E, 6.4 km E, 6.4 km NW, 6.4 km WNW, 10.4 km NE, 16 km S, 24 km NE), Tolosa (Donaji), Unión Hidalgo.

Ejemplares examinados: Chalchijapa (2), rumbo a Chalchijapa (2), La Gringa (2).

Comentarios: Asociada con los diferentes tipos de vegetación muestreados, recolectado en redes junto con ejemplares de *Glossophaga commissarisi*, *G. morenoi*, *Hylonycteris underwoodi*, *Carollia sowelli*, *Sturnira lilium*, *Vampyroides caraccioli*, *Platyrrhinus helleri*, *Artibeus intermedius*, *A. lituratus*, *Dermanura phaeotis*, *D. watsoni* y *Centurio senex*. Se tiene una hembra preñada en octubre, con un embrión de 23 mm de longitud y otra con vagina abierta en septiembre. Únicamente se colectaron dos machos en agosto, con medida testicular (n=2) 1.7 mm (1.5 y 2) y sin actividad reproductiva.

***Leptonycteris curasoae yerbabuenae* Martínez y Villa-Ramírez, 1940**
“murciélago-hocicudo de Curazao”

Localidades referidas: El Júcaro, Montebello.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Especie quizá presente en la región de Los Chimalapas, debido a los registros al noroeste y sur del área de estudio.

***Anoura geoffroyi lasiopyga* (Peters, 1868)** “murciélago-rabón de Geoffroy”

Localidades referidas: Cerro Baúl, Montebello, San Gabriel Mixtepec, Sola de Vega.

Ejemplares examinados: La Gringa (6).

Comentarios: Relacionada con selva alta perennifolia, manchones y vegetación secundaria de ésta, capturados en redes junto con individuos de *Pteronotus parnellii*, *Desmodus rotundus*, *Lonchorhina aurita*, *Glossophaga commissarisi*, *G. leachii*, *G. morenoi*, *Carollia sowelli*, *Sturnira lilium*, *Vampyressa thuyone*, *Vampyroides caraccioli*, *Platyrrhinus helleri*, *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *Dermanura watsoni*, *Centurio senex* y *Myotis keaysi*. Las tres hembras recolectadas en febrero, abril y mayo presentaron vagina cerrada y tetas no prominentes. Sobre los machos, dos son de febrero (uno juvenil) y uno de junio; se tiene medida testicular en febrero (n=1) 4.3 y junio (n=1) 7 mm, este último con actividad reproductiva.

***Hylonycteris underwoodi underwoodi* Thomas, 1903** “murciélago-lengüetón de Underwood”

Localidades referidas: Distritos Ixtlán y Tuxtepec.



Ejemplares examinados: Chalchijapa (1), rumbo a Chalchijapa (2).

Comentarios: Asociada con selva alta perennifolia conservada y manchones de ésta, recolectados en redes junto con individuos de *Glossophaga commissarisi*, *G. morenoi*, *G. soricina*, *Sturnira lilium*, *Chiroderma villosum*, *Vampyroides caraccioli*, *Artibeus intermedius*, *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *Dermanura phaeotis*, *D. tolteca*, *D. watsoni* y *Centurio senex*. Sólo se recolectaron tres ejemplares; una hembra en agosto con vagina cerrada y tetas no prominentes, y dos machos, el ejemplar de marzo presenta actividad reproductiva, no así el de mayo.

***Choeroniscus godmani* (Thomas, 1903) “murciélago-lengüetón de Godman”**

Localidades referidas: 15.2 km s Matías Romero, 16 km ENE Piedra Blanca, río Blanco (24 km N Zanatepec), río Sarabia, Tapanatepec.

Ejemplares examinados: rumbo a Chalchijapa (1).

Comentarios: Se obtuvo sólo un macho en mayo, por lo que se estima rara a la especie, relacionado con selva alta perennifolia, capturado mediante redes junto con ejemplares de *Chiroderma villosum* y *Vampyroides caraccioli*, con medida testicular de 3 mm y sin actividad reproductiva.

***Carollia perspicillata azteca* de Saussure, 1860 “murciélago-cola corta de Seba”**

Localidades referidas: proximidades de Matías Romero (cueva cercana, 12.8 km N, 22 km N, 27.3 km N, 33.8 km N, 41.8 km N, 49.8 km N), Mogoñe, Montebello, río Grande, río Sarabia, Sarabia, Tolosita.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Conforme con los registros de la especie alrededor de Los Chimalapas, es muy probable su ocurrencia en el área de estudio.

***Carollia sowelli* Baker, Solari y Hoffmann, 2002 “murciélago-cola corta sedosa”**

Localidades referidas: 10.4 km w límite Chiapas-Oaxaca, 12.9 km s de la línea divisoria entre Veracruz y Oaxaca, Las Minas, proximidades de Matías Romero (cueva cercana, 2.4 km N, 12.8 km N, 27.3 km N, 28.8 km N, 32.6 km N, 33.8 km N, 35.4 km N, 40.2 km N, 48.2 km N), Montebello, Palomares, Paso Venado, Piedra Blanca e inmediaciones (16 km ENE), rancho Sol y Luna, río Grande, río Sarabia, Tolosita.

Ejemplares examinados: rumbo a Chalchijapa (7), La Gringa (11).

Comentarios: Esta especie de murciélago es una de las más abundantes, asociada con los diferentes tipos de vegetación muestreados, recolectado mediante redes junto con individuos de *Pteronotus parnellii*, *Lonchorhina aurita*, *Glossophaga commissarisi*, *G. leachii*, *G. morenoi*, *G. soricina*, *Anoura geoffroyi*, *Sturnira lilium*, *Vampyressa thyone*, *Vampyroides caraccioli*, *Platyrrhinus helleri*, *Artibeus intermedius*, *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *Dermanura tolteca*, *D. watsoni* y *Centurio senex*. Acerca de su reproducción, se tienen dos hembras preñadas, una de marzo y otra de abril, cada una con un embrión, con longitud de 8 y 40 mm, respectivamente. Lactantes en junio. Juveniles en febrero. Se cuenta con medida testicular para febrero (n=1) 3.6, marzo (n=1) 5, abril (n=1) 4 y agosto (n=1) 4 mm; solamente se registró actividad reproductiva en agosto.



***Carollia subrufa* (Hahn, 1905) “murciélago-cola corta de Hahn”**

Localidades referidas: Cerro Baúl, intersección carreteras 190-200, La Ventosa, Las Minas, Las Vigas, 12.9 km s de la línea divisoria entre Veracruz y Oaxaca, proximidades de Matías Romero (11.2 km N, 12.8 km N, 27.3 km N, 28.8 km N, 33.8 km N), Montebello, rancho Sol y Luna, río Ostuta, río Sarabia, Santa Efigenia, Sarabia, proximidades de Tapanatepec (4.3 km E, 6.4 km E, 10.4 km NE, 11 km E, 12.8 km NW).

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Únicamente se cuenta con los registros de literatura.

***Sturnira lilium parvidens* Goldman, 1917 “murciélago de charreteras menor”**

Localidades referidas: Cerro Baúl, intersección carreteras 190-200, Las Minas, proximidades de Matías Romero (11.2 km N, 17.7 km N, 29 km N), Montebello, 12 km ENE Piedra Blanca, rancho Sol y Luna, río Grande, río Sarabia, Sierra Atravesada, Tapanatepec e inmediaciones (16 km s).

Ejemplares examinados: Chalchijapa (5), La Gringa (10).

Comentarios: Especie de murciélago de las más abundantes, los ejemplares recolectados se encuentran estrechamente relacionados con selva alta perennifolia, capturados mediante redes junto con ejemplares de *Pteronotus parnellii*, *Desmodus rotundus*, *Glossophaga commissarisi*, *G. leachii*, *G. morenoi*, *G. soricina*, *Anoura geoffroyi*, *Hylonycteris underwoodi*, *Carollia sowelli*, *Sturnira ludovici*, *Vampyressa thuyone*, *Vampyrodes caraccioli*, *Platyrrhinus helleri*, *Artibeus intermedius*, *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *Dermanura phaeotis*, *D. tolteca*, *D. watsoni*, *Centurio senex* y *Myotis keaysi*. Una hembra preñada en mayo, con un embrión de longitud 19 mm. Lactantes y tetas prominentes en abril. Con respecto a los machos, sólo hay individuos de febrero; medida testicular (n=2) 4.35 mm; individuos activos e inactivos en ese mes.

***Sturnira ludovici ludovici* Anthony, 1924 “murciélago de charreteras mayor”**

Localidades referidas: Cerro Baúl, Montebello, Sierra Atravesada, distrito Ixtlán.

Ejemplares examinados: Chalchijapa (3).

Comentarios: Los ejemplares están asociados con selva alta perennifolia, recolectados en redes junto con ejemplares de *Pteronotus parnellii*, *Carollia sowelli*, *Sturnira lilium*, *Artibeus jamaicensis*, *Dermanura phaeotis*, *D. tolteca*, *D. watsoni* y *Centurio senex*; dos hembras de marzo y una de mayo. Una de las de marzo se encontraba preñada, con un embrión, sin medida longitudinal; las otras, con vagina cerrada y tetas no prominentes.

***Chiroderma villosum jesupi* J. A. Allen, 1900 “murciélago-ojón áspero”**

Localidades referidas: Las Minas, Selva alta siempre verde, proximidades de Tapanatepec (4.3 km W, 6.4 km E).

Ejemplares examinados: Chalchijapa (3).

Comentarios: Solamente se tienen tres ejemplares de mayo, relacionados a selva alta perennifolia, capturados en redes junto con individuos de *Glossophaga commissarisi*, *Hylonycteris underwoodi*, *Choeroniscus godmani*, *Vampyrodes caraccioli*, *Artibeus intermedius* y *Centurio senex*. Las dos

hembras con vagina cerrada, tetas prominentes y lactancia. El macho es un juvenil con medida testicular de 3 mm.

Uroderma bilobatum davis Baker y McDaniel, 1972 “murciélago-acampador oscuro”

Localidades referidas: 32 km NW La Ventosa, Sierra Atravesada, Tapanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se confirma la ocurrencia por el registro en la provincia Sierra Atravesada.

Uroderma magnirostrum Davis, 1968 “murciélago de orejas con borde amarillo”

Localidades referidas: 32 km NW La Ventosa, Sierra Atravesada, Tapanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se cuenta con los registros bibliográficos.

Vampyressa thyone Thomas, 1909 “murciélago-oreja amarilla menor”

Localidades referidas: El Jícaro, Finca Sinai, 10 km E Nopala.

Ejemplares examinados: La Gringa (1).

Comentarios: Sólo se recolectó un macho en San Isidro “La Gringa”, a una altitud de 150 m, por ello la especie se estima rara; relacionado con manchones de selva alta perennifolia y vegetación secundaria de ésta, capturado en redes junto con ejemplares de *Pteronotus parnellii*, *Glossophaga commissarisi*, *Anoura geoffroyi*, *Sturnira lilium*, *Vampyroides caraccioli*, *Platyrrhinus helleri*, *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *Dermanura watsoni* y *Myotis keaysi*; sin actividad reproductiva en febrero.

Vampyroides caraccioli major G. M. Allen, 1908 “murciélago-cara rayada”

Localidades referidas: Río Sarabia, Sierra Atravesada, 1.6 km SE Valle Nacional.

Ejemplares examinados: Chalchijapa (7), rumbo a Chalchijapa (6), La Gringa (6).

Comentarios: Esta especie de murciélago fue la más abundante en las recolectas realizadas, asociado con todos los tipos de vegetación muestreados, capturados mediante redes junto con individuos de *Pteronotus parnellii*, *Lonchorhina aurita*, *Lophostoma brasiliense*, *Glossophaga commissarisi*, *G. morenoi*, *G. soricina*, *Anoura geoffroyi*, *Hylonycteris underwoodi*, *Carollia sowelli*, *Sturnira lilium*, *Chiroderma villosum*, *Vampyressa thyone*, *Platyrrhinus helleri*, *Artibeus intermedius*, *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *Dermanura phaeotis*, *D. tolteca*, *D. watsoni*, *Centurio senex* y *Myotis keaysi*. En cuanto a su reproducción, hay una hembra preñada de febrero, con un embrión con longitud de 37 mm. Lactantes en abril y mayo. Respecto de los machos se tiene medida testicular para mayo (n=1) 5 y junio (n=1) 3 mm; se registraron con actividad reproductiva en marzo y sin actividad en febrero, marzo, mayo y junio.

Platyrrhinus helleri (Peters, 1866) “murciélago-listado de Heller”

Localidades referidas: Montebello, 16 ENE Piedra Blanca.



Ejemplares examinados: La Gringa (6).

Comentarios: Se recolectaron seis ejemplares relacionados con selva alta perennifolia conservada y en diferentes grados de perturbación capturados en redes junto con ejemplares de *Pteronotus parnellii*, *Glossophaga commissarisi*, *G. soricina*, *Anoura geoffroyi*, *Carollia sowelli*, *Sturnira lilium*, *Vampyroides caraccioli*, *Platyrrhinus helleri*, *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *Dermanura watsoni*, *Centurio senex* y *Myotis keaysi*. Respecto de datos reproductivos, hay dos hembras preñadas, ambas de abril, cada una con un embrión con longitud de 26 y 30 mm. Lactantes en abril y octubre. Con respecto al único macho, se registró con actividad reproductiva en octubre

***Enchisthenes hartii* (Thomas, 1892) “murciélago-frutero oscuro”**

Localidades referidas: Sierra Atravesada, Sierra Madre (11 km N Zanatepec).

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se cuenta con registros bibliográficos al sur de la región.

***Artibeus intermedius intermedius* J. A. Allen, 1897 “murciélago-frutero de Allen”**

Localidades referidas: 32 km NW La Ventosa, Mazahuito, paso Monte Rico, paso Venado, rancho Sol y Luna, río El Corte, río Ostuta, Santa María Chimalapa, Sierra Atravesada, Sierra Madre (N Zanatepec), Tapanatepec e inmediaciones (4.3 km W, 6.4 km E), 3.2 km S Tolosa (Donaji), Zanatepec.

Ejemplares examinados: Chalchijapa (2).

Comentarios: Ambos ejemplares asociados con selva alta perennifolia conservada y en manchones de ésta, recolectados en redes junto con individuos de *Glossophaga commissarisi*, *G. morenoi*, *G. soricina*, *Hylonycteris underwoodi*, *Carollia sowelli*, *Sturnira lilium*, *Chiroderma villosum*, *Vampyroides caraccioli*, *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *Dermanura tolteca*, *D. watsoni* y *Centurio senex*. La hembra se recolectó en marzo, presentó vagina cerrada y tetas no prominentes. En cuanto al macho, se registró sin actividad reproductiva en agosto; medida testicular de 8 mm.

***Artibeus jamaicensis yucatanicus* J. A. Allen, 1904 “murciélago-frutero de Jamaica”**

Localidades referidas: Cerro Baúl, intersección carreteras 190-200, 32 km NW La Ventosa, Las Minas, proximidades de Matías Romero (13.6 km S, 15.2 km S, 19.3 km N, 29.8 km N, 29.8 km W), Montebello, Paso Venado, proximidades de Piedra Blanca (12 km ENE, 16 km ENE), rancho Sol y Luna, río Grande, río Ostuta, río Sarabia, Santa María Chimalapa, Santo Domingo de Guzmán, Sierra Atravesada, Tapanatepec e inmediaciones (4 km W, 6.4 km E, 10.4 km NE, 12.8 km WNW), Tolosa (Donaji), Zanatepec.

Ejemplares examinados: Chalchijapa (2), rumbo a Chalchijapa (1), La Gringa (3).

Comentarios: Los ejemplares de *Artibeus jamaicensis yucatanicus* se hallaron relacionados con selva alta perennifolia, manchones y vegetación secundaria de ésta, recolectados en redes junto con individuos de *Pteronotus parnellii*, *Glossophaga commissarisi*, *G. morenoi*, *Anoura geoffroyi*, *Hylonycteris underwoodi*, *Carollia sowelli*, *Sturnira lilium*, *S. ludovici*, *Vampyressa thuyone*, *Vampyroides caraccioli*, *Platyrrhinus helleri*, *Artibeus intermedius*, *A. lituratus*, *Dermanura tolteca*, *D. watsoni* y *Myotis keaysi*. Una hembra preñada para abril, con un embrión; las dos hembras de



marzo con vagina cerrada y tetas no prominentes. Respecto de los machos, se registró inactividad reproductiva en febrero y actividad en mayo, medida testicular para este último mes de 6 mm.

***Artibeus lituratus palmarum* J. A. Allen y Chapman, 1897 “murciélago-frutero gigante”**

Localidades referidas: Cerro Baúl, intersección carreteras 190-200, Las Cirias, Las Minas, proximidades de Matías Romero (12.8 km s, 15.2 km s, 24.1 km N), Montebello, río Grande, Sierra Atravesada, 10.4 km NE Tapanatepec.

Ejemplares examinados: Chalchijapa (6), La Gringa (5).

Comentarios: Se encuentra relacionado a selva alta perennifolia, manchones y vegetación secundaria de ésta así como pastizales, recolectados en redes junto con ejemplares de *Pteronotus parnellii*, *Glossophaga commissarisi*, *G. leachii*, *G. morenoi*, *G. soricina*, *Anoura geoffroyi*, *Hylonycteris underwoodi*, *Carollia sowelli*, *Sturnira lilium*, *S. ludovici*, *Vampyressa thylene*, *Vampyrodes caraccioli*, *Platyrrhinus helleri*, *Artibeus intermedius*, *A. jamaicensis*, *Dermanura tolteca*, *D. watsoni* y *Myotis keaysi*. En cuanto a reproducción, solamente hay una hembra preñada de abril, con un embrión de longitud 34 mm. Lactantes en mayo y octubre. Con respecto a los machos, presentaron actividad reproductiva en febrero y marzo.

***Dermanura phaeotis palatina* (Davis, 1970)
y *D. p. phaeotis* Miller, 1902 “murciélago-frutero pigmeo”**

Localidades referidas: la primera a 10.4 km W límite Chiapas-Oaxaca, Sierra Atravesada, 13 km NW Tapanatepec, y la segunda en las proximidades de Matías Romero (9.6 km s, 28.8 km N), Montebello, paso Venado, proximidades de Piedra Blanca (12 km ENE, 16 km ENE), rancho Sol y Luna, río Grande, río Sarabia, Sierra Madre (11 km N Zanatepec), 10.4 km NE Tapanatepec, Tolosa (Donaji).

Ejemplares examinados: Chalchijapa (2 *D. p. phaeotis*).

Comentarios: De las subespecies que se distribuyen en Oaxaca, sólo *palatina* y *phaeotis* han sido registradas en Los Chimalapas. En cuanto a los ejemplares examinados de *phaeotis*, ambas hembras asociadas con selva alta perennifolia con distintos niveles de perturbación, recolectados en redes junto con individuos de *Glossophaga commissarisi*, *G. morenoi*, *G. soricina*, *Hylonycteris underwoodi*, *Sturnira lilium*, *S. ludovici*, *Vampyrodes caraccioli*, *Dermanura tolteca*, *D. watsoni* y *Centurio senex*. En cuanto a la reproducción, la hembra de agosto lactante; la de marzo, con vagina cerrada y tetas no prominentes.

***Dermanura tolteca hespera* (Davis, 1969) “murciélago-frutero tolteca”**

Localidades referidas: Cerro Baúl, rancho Sol y Luna, río Sarabia, proximidades de Tapanatepec (6 km E, 8 km NW).

Ejemplares examinados: Chalchijapa (3), rumbo a Chalchijapa (5).

Comentarios: Los ocho ejemplares fueron capturados entre el 23 y 28 de marzo, asociados con selva alta perennifolia, capturados en redes junto con individuos de *Glossophaga commissarisi*,

G. morenoi, *Hylonycteris underwoodi*, *Carollia sowelli*, *Sturnira lilium*, *S. ludovici*, *Vampyrodes caraccioli*, *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *Dermanura phaeotis* y *Centurio senex*. En relación con su reproducción, dos hembras preñadas con un embrión cada una, cuyas longitudes son de 9 y 15 mm; tres hembras con vagina cerrada y tetas no prominentes. Los tres machos sin actividad reproductiva, con medida testicular (n=2) 5 mm.

***Dermanura watsoni* (Thomas, 1901) “murciélago-frutero de Thomas”**

Localidades referidas: 28.8 km N Matías Romero.

Ejemplares examinados: Chalchijapa (1), rumbo a Chalchijapa (5), La Gringa (4).

Comentarios: Afín a todos los tipos de vegetación muestreados, recolectados en redes junto con ejemplares de *Pteronotus parnellii*, *Desmodus rotundus*, *Glossophaga commissarisi*, *G. leachii*, *G. morenoi*, *G. soricina*, *Anoura geoffroyi*, *Hylonycteris underwoodi*, *Carollia sowelli*, *Sturnira lilium*, *S. ludovici*, *Vampyressa thyone*, *Vampyrodes caraccioli*, *Platyrrhinus helleri*, *Artibeus intermedius*, *A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *Dermanura phaeotis*, *Centurio senex* y *Myotis keaysi*. En cuanto a reproducción, hay dos hembras de febrero y una de agosto, todas con vagina cerrada y tetas no prominentes. Para los machos se tiene medida testicular en febrero (n=1) 4, abril (n=1) 6 y agosto (n=5) 4.4 mm (3-5); actividad reproductiva sólo en agosto.

***Centurio senex senex* Gray, 1842 “murciélago-cara arrugada”**

Localidades referidas: Cerro Baúl, intersección carreteras 190-200, 17.7 km N Matías Romero, Montebello, rancho Sol y Luna, río Blanco (24 km N Zanatepec), Tapanatepec e inmediaciones (16 km S), Tolosa (Donaji).

Ejemplares examinados: Chalchijapa (9), La Gringa (2).

Comentarios: Se encuentra relacionado con todos los tipos de vegetación muestreados (selva alta perennifolia, manchones y vegetación secundaria de ésta, así como pastizales), capturados en redes junto con ejemplares de *Pteronotus parnellii*, *Lonchorhina aurita*, *Glossophaga commissarisi*, *G. soricina*, *Anoura geoffroyi*, *Hylonycteris underwoodi*, *Carollia sowelli*, *Sturnira lilium*, *S. ludovici*, *Chiroderma villosum*, *Vampyrodes caraccioli*, *Platyrrhinus helleri*, *Artibeus intermedius*, *Dermanura phaeotis* y *D. tolteca*. En cuanto a datos reproductivos, se tiene una hembra preñada de agosto, con un embrión de 30 mm de longitud. Tetas prominentes en abril y mayo. Lactantes en mayo, junio y agosto. Juveniles en mayo. Dos machos de mayo y sin actividad reproductiva.

***Nyctinomops laticaudatus ferrugineus* (Goodwin, 1954) “murciélago-cola suelta ancha”**

Localidades referidas: Mogoñe, Tapanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Probablemente se localice en el sur de Los Chimalapas, ya que ha sido registrada en localidades limítrofes al área de estudio.

***Molossus aztecus*** de Saussure, 1860 “murciélago-mastín azteca”

Localidades referidas: Boqueron, Cerro Baúl, Sierra Madre (11 km N Zanatepec), Zanatepec e inmediaciones (8 km N).

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se cuenta con los registros bibliográficos en la región.

Molossus rufus È. Geoffroy St.-Hilaire, 1805 “murciélago-mastín negro”

Localidades referidas: La Ventosa, Montebello, Río Grande, San Geronimo (Ixtepec), Tapanatepec e inmediaciones (4 km W, 6.4 km E), Unión Hidalgo, Zanatepec.

Ejemplares examinados: Chalchijapa (3).

Comentarios: Las tres hembras fueron capturadas el 1 de junio en selva alta perennifolia, recolectadas en la oquedad de un tronco. En cuanto a datos reproductivos, dos hembras preñadas con un embrión cada una; la tercera con tetas prominentes y lactante.

Perimyotis subflavus veraecrucis (Ward, 1891) “pipistrello del este americano”

Localidades referidas: Mogoñe, Tapanatepec; 30 km SE de Jesús Carranza.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Es muy probable la presencia de *P. subflavus veraecrucis* en la región, debido a los registros de dicha especie al norte, oeste y sur de Los Chimalapas.

Rhogeessa parvula major Goodwin, 1958 “murciélago-amarillo menor”

Localidades referidas: río Ostuta, Sierra Atravesada, Zanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se reconoce su presencia, acorde con registro en la provincia Sierra Atravesada.

Myotis keaysi pilosatibialis La Val, 1973 “miotis pata peluda”

Localidades referidas: Montebello, 16 km ENE Piedra Blanca.

Ejemplares examinados: La Gringa (1).

Comentarios: Solamente se recolectó una hembra, el 26 de febrero, en manchones de selva alta perennifolia y vegetación secundaria de ésta; capturada en redes junto con individuos de *Pteronotus parnellii*, *Glossophaga commissarisi*, *Anoura geoffroyi*, *Sturnira lilium*, *Vampyressa thuyone*, *Vampyrodes caraccioli*, *Platyrrhinus helleri*, *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* y *Dermanura watsoni*; con vagina cerrada y tetas no prominentes.

Natalus stramineus saturatus Dalquest y Hall, 1949

“murciélago-oreja embudo mexicano”

Localidades referidas: El Jícaro, proximidades de Matías Romero (cueva cercana, 19.3 km N), rancho Sol y Luna, río Grande, Tapanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se reconoce su ocurrencia en el interior de Los Chimalapas, de acuerdo con registro



en el rancho Sol y Luna.

Ateles geoffroyi vellerosus Gray, 1866 “mono araña”

Localidades referidas: Cerro Atravesado, río Grande, río Jaltepec, Santa Efigenia, Sierra Atravesada Tapanatepec e inmediaciones (24.1 km NE), 3.2 km s Tolosa (Dojani).

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Registrado mediante observación directa en la salida a San Isidro “La Gringa” entre el 19 de abril y el 5 de mayo (Canseco-Márquez com. pers.), además de los registros bibliográficos para la región.

Alouatta palliata mexicana Merriam, 1902 “mono aullador”

Localidades referidas: Ubero.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se tiene el registro auditivo y comentarios del guía en Chalchijapa, entre el 18 de marzo y 1 de abril.

Tayassu pecari ringens Merriam, 1901 “pecarí de labios blancos”

Localidades referidas: Norte de Zanatepec, río Mono Blanco, Sierra Madre (11 km N Zanatepec).

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Registros de literatura en las localidades mencionadas.

Pecari tajacu humeralis (Merriam, 1901) “pecari de collar”

Localidades referidas: Guichicovi, Nizanda, Sierra Atravesada, Tolosa (Donaji) e inmediaciones (3.2 km s).

Ejemplares examinados: La Gringa (2).

Comentarios: Se cuenta con una hembra (cría) del 22 y un cráneo del 28 de febrero, el tipo de vegetación muestreado fue acahual con manchones de selva alta perennifolia.

Odocoileus virginianus thomasi Merriam, 1898 “venado cola blanca”

Localidades referidas: La Ventosa, Matías Romero, Santa Efigenia, Sarabia (poblado), Tapanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Especie reconocida para Los Chimalapas a partir de literatura.

Mazama americana temama (Kerr, 1792) “temazate”

Localidades referidas: La Gloria (asentamiento), Santa María Chimalapa, Sarabia (poblado), Sierra Atravesada.

Ejemplares examinados: rumbo a Chalchijapa (2), La Gringa (2).

Comentarios: Se obtuvieron referencias sobre su presencia en los alrededores de San Isidro “La Gringa” por parte de gente de la comunidad, entre el 17 de febrero y 3 de marzo; además de restos de cráneos asociados con los diferentes tipos de vegetación muestreados; uno en mayo, dos en



agosto y otro en octubre; sólo el de mayo está completo, de los otros tres sólo se hallaron fragmentos. También se cuenta con registros fotográficos de un cervatillo en selva alta perennifolia, cerca del poblado de Chalchijapa (Canseco-Márquez com. pers.).

***Tapirus bairdii* (Gill, 1865) “tapir”**

Localidades referidas: Cerro Baúl, Sierra Atravesada, Zanatepec.

Ejemplares examinados: Ninguno.

Comentarios: Se obtuvieron registros indirectos de huellas, así como comentarios por parte de guías y lugareños de las comunidades de San Isidro “La Gringa” y Chalchijapa, del 17 de febrero al 3 de marzo y del 18 marzo al 1 abril, respectivamente. Relacionado con selva alta perennifolia en diferentes grados de perturbación.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo se generó en el Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, de la Facultad de Ciencias, UNAM, gracias al apoyo financiero de CONABIO (B002), como parte de las actividades del proyecto “Inventario de la biodiversidad de vertebrados terrestres de Los Chimalapas, Oaxaca”, coordinado por los doctores Jorge Meave del Castillo y Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza, a quienes deseamos expresar nuestra gratitud por su interés y apoyo.

Al M. en C. César A. Ríos Muñoz por su ayuda en la elaboración de los mapas, al Biól. Luis Antonio Sánchez por su apoyo en la realización del análisis fenético, a la M. en C. Roxana Acosta y tres revisores anónimos por enriquecer este trabajo con sus atinados comentarios y sugerencias, y a la Biól. Fabiola Hernández, así como a los P. de Biól. Sharif Rodríguez, Yire Gómez y Pablo Cruz por su colaboración en la organización de los datos, y en especial al Biól. José M. García López por su participación en el trabajo de campo.

GACETERO DE LAS PRINCIPALES LOCALIDADES DE RECOLECTA

Localidades de los puntos que corresponden a la región de Los Chimalapas, Oaxaca, México

- 1 km E Teotitlán de Flores Magón.
- 2 km N colonia Rodolfo Figueroa, dto. Juchitán.
- 2.5 km W Tierra Blanca.
- 3 km SW colonia Rodolfo Figueroa, dto. Juchitán.
- 3.2 km N colonia Rodolfo Figueroa, dto. Juchitán.
- 4 km de Chalchijapa, mpio. Santa María Chimalapa.
- 4.3 km E Tapanatepec, dto. Juchitán.



8 km N El Jícaro, dto. Juchitán.

8 km NW colonia Rodolfo Figueroa, dto. Juchitán.

12 km ENE Piedra Blanca.

12.8 km E Mogoñe, dto. Juchitán.

16 km ENE Piedra Blanca.

16 km NNW Cerro Baúl.

17 km al NE de Chalchijapa, mpio. Santa María Chimalapa.

20.9 km ENE Juchitán.

24.1 km N Tapanatepec, dto. Juchitán.

24.1 km NE Tapanatepec, dto. Juchitán.

27 km ENE Piedra Blanca.

29 km E Matías Romero.

29 km NE La Ventosa.

32 km NE La Ventosa.

48.2 km N Tapanatepec, dto. Juchitán.

61 km NE Matías Romero.

78.8 km NE Matías Romero.

Arroyo Cardón, riachuelo del río Portamonedas, mpio. San Miguel Chimalapa, cercano a los límites con Chiapas.

Arroyo Encantado, corriente que viene del río Portamonedas, 35 km N Tapanatepec, muy cerca de los límites con Chiapas, altitud aproximada 900 msnm.

Cerro Atravesado (Sierra Atravesada), cordillera larga a 29 km SE de Santa María Chimalapa, altitud aproximada de 1,450 msnm.

Cerro Azul, nombre local para algunas tierras altas de la Sierra Madre, 40 km NW Zanatepec, bosque mesófilo de montaña, colectas entre los 120 y 200 msnm.

Cerro Baúl, los picos más altos de la Sierra Madre, cerca de los límites entre Oaxaca y Chiapas, 24 km N Tapanatepec, bosque mesófilo de montaña en la parte alta del pico.

Chalchijapa, Mpio. Santa María Chimalapa, dto. Juchitán, entre los 180 y 350 msnm, y localizado a unos 12 km N de Santa María Chimalapa (poblado).

Colonia Rodolfo Figueroa, dto. Juchitán; poblado en el interior de San Miguel Chimalapa, localizado a 19 km NW Rizo de Oro, Chiapas.

Finca Cacahuatl, dto. Juchitán, 24.1 km NE Tapanatepec.

La Gloria, asentamiento a 11.3 km S Santa María Chimalapa, plantaciones de café y milpa, selva alta, cerca de los 460 msnm.

La Gloria, bosque lluvioso, 10 km S Santa María Chimalapa, alrededor de 760 msnm.

La Gringa, San Isidro, mpio. Santa María Chimalapa, entre los 150 y 1000 msnm, localizado al NE de la región y muy cerca de los límites con Veracruz.

Monte Rico, N río Coatzacoalcos, 11 km E Santa María Chimalapa, zonas vírgenes de selva alta.

Paso Arnulfo, mpio. Santa María Chimalapa, dto. Juchitán.

Paso Monte Rico, sitio cercano a Paso Venado y al río Coatzacoalcos, altitud aproximada 300 msnm.



Paso Venado, cruzando el río Coatzacoalcos, E Santa María Chimalapa, altitud aproximada de 300 msnm.

Rancho Agua Caliente.

Rancho Carlos Mina, 1 km N Cerro Baúl.

Rancho Sánchez, 16 km NNW Cerro Baúl.

Rancho Sol y Luna, 12.9 km NW Tapanatepec.

Rancho Vicente, en el Cerro Baúl, 25 km NW Tapanatepec.

Río Blanco, 24 km N Zanatepec, altitud aproximada de 300 msnm.

Río Chichihua, 25 km NE Matías Romero.

Río Guamol, 55 km S (por la carretera 190).

Río Mono Blanco, se instalaron tres campamentos durante el muestreo, el primero en la parte más alta, arriba de la intersección con el río Portamonedas (40 km N Tapanatepec), el segundo en la parte media del río, en la intersección con el río Portamonedas, cercano a los límites con Chiapas (32 km N Tapanatepec), finalmente el tercero, en las cercanías con Chiapas (24 km N Tapanatepec), no existiendo diferencias entre los campamentos 1, 2 y 3 respecto de los listados de especies encontradas.

Río Negro (sistema Río Grijalva), unión de río Negro y río Portamonedas, cerca de los límites con Chiapas, a 46 km N de Tapanatepec.

Río Portamonedas, nace en el río Encajonado, cerca de los límites con Chiapas, 30.6 km N Tapanatepec, arbolado y rocas a lo largo del río.

Rumbo a Chalchijapa, mpio. Santa María Chimalapa, con un intervalo altitudinal de 190-270 msnm.

San Antonio Nuevo Paraíso, mpio. Santa María Chimalapa, poblado a más de 40 km SE Jesús Carranza, Veracruz.

Santa Efigenia, asentamiento a 12.9 km N Tapanatepec, cerca de los límites con Chiapas, al sureste de Oaxaca, rancherías aisladas, bosques secos, altitud de 168 msnm.

Santa María Chimalapa, poblado a 40 km E Matías Romero.

Sierra Atravesada, Provincia florístico-faunística de Oaxaca.

Sierra Madre, cordillera N Zanatepec.

Sierra Madre, cordillera 11 km N Zanatepec.

Sierra Madre, cordillera 24 km N Zanatepec y N carretera Panamericana.

Sierra Retén, 40 km NW Tapanatepec.

Valle Grande, Cerro Baúl.

Localidades próximas al área de estudio, sobre todo aquellas que se encuentran en el distrito Juchitán, Oaxaca*, así como algunas localizadas en los estados de Veracruz y Chiapas

1.6 km SE Valle Nacional, Oaxaca.

2.4 km N Matías Romero, Juchitán.

3.2 km E Juchitán.



3.2 km s Tolosa (Donaji), dto. Juchitán.
3.2 km E Tapanatepec, dto. Juchitán.
3.2 km ENE Tapanatepec, dto. Juchitán.
3.2 km W Tapanatepec, dto. Juchitán.
4 km W Tapanatepec, dto. Juchitán.
4.3 km E Tapanatepec, dto. Juchitán.
4.3 km W Tapanatepec, dto. Juchitán.
4.8 km E Tapanatepec, dto. Juchitán.
5.6 km E Matías Romero, dto. Juchitán.
6 km E Tapanatepec, 400 msnm.
6 km W Tapanatepec, dto. Juchitán.
6.4 km E Tapanatepec, dto. Juchitán.
6.4 km NNW Tapanatepec, dto. Juchitán.
6.4 km NW Tapanatepec, dto. Juchitán.
6.4 km WNW Tapanatepec, dto. Juchitán.
6.4 km W Zanatepec, dto. Juchitán.
8 km E Tapanatepec, dto. Juchitán.
8 km ESE río Grande.
8 km N Zanatepec, dto. Juchitán.
8 km NW Tapanatepec, 80 msnm.
8 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
8.6 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
9.6 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
9.6 km S Matías Romero, dto. Juchitán.
10 km E Nopala, Oaxaca.
10.4 km NE Tapanatepec, dto. Juchitán.
10.4 km NW Tapanatepec, dto. Juchitán.
10.4 km W límite Chiapas-Oaxaca, sobre la carretera federal 190.
11 km E Tapanatepec, dto. Juchitán.
11.2 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
11.2 km E Juchitán.
12.8 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
12.8 km NW Tapanatepec, dto. Juchitán.
12.8 km S Matías Romero, dto. Juchitán.
12.8 km WNW Matías Romero, dto. Juchitán.
12.8 km WNW Tapanatepec, dto. Juchitán.
12.9 km S de la línea divisoria entre Veracruz y Oaxaca, dto. Juchitán, Istmo de Tehuantepec.
13.6 km S Matías Romero, dto. Juchitán.
15.2 km S Matías Romero, dto. Juchitán.
15.2 km W Zanatepec, dto. Juchitán.



16 km s Tapanatepec, dto. Juchitán.
17.7 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
19.3 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
20.9 km ENE Juchitán.
20 km ENE Jesús Carranza, Veracruz.
21 km E Juchitán, dto. Juchitán.
22 km N Juchitán, dto. Juchitán.
24 km NE Tapanatepec, dto. Juchitán.
24.1 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
27.3 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
28.8 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
29 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
29.8 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
29.8 km W Matías Romero, dto. Juchitán.
30.4 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
30.6 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
32 km NW La Ventosa.
32.6 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
33.8 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
34.9 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
35.4 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
35 km SE Jesús Carranza, Veracruz.
38 km SE Jesús Carranza, Veracruz.
40.2 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
41.8 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
48.2 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
49.8 km N Matías Romero, dto. Juchitán.
Boqueron, Zanatepec, dto. Juchitán.
Cerca de Teapa, en Chiapas frontera con Tabasco.
Chicapa, dto. Juchitán.
Chivela, dto. Juchitán, poblado a 30.5 km N Juchitán, en general áreas desmontadas, moderadamente húmedas, altitud aproximada 180 msnm.
Cueva cercana a Matías Romero, 27.3 km N y 3.2 km E.
Distrito Ixtlán, Oaxaca.
Distrito Tehuantepec, Oaxaca.
Distrito Tuxtepec, Oaxaca.
El Jícaro, dto. Juchitán, asentamiento Zapoteca a 8 km NW de Tapanatepec, bosque espinoso, tierras de cultivo, sabanas y cuevas.
El Guamal, poste del km 889, 15.2 km W Zanatepec.
Guichicovi, dto. Juchitán, poblado 12.8 km SW de Mogoñe y 16 km NW Matías Romero, altitud



aproximada 275 msnm.

Finca Sinai, 2,200 msnm, Oaxaca.

Intersección carreteras 190-200, 7.3 km NE sobre la 190.

La Esperanza, dto. Juchitán, asentamiento a 24 km W Matías Romero, cafetales y selva alta.

La Mata, dto. Juchitán, poblado 21 km N Juchitán, tierras de arado, colinas rocosas y cubiertas por matorral xerófilo, la altitud entre 3 y 150 msnm.

La Presa, dto. Tehuantepec, presa de la diversión, 4.8 km W Mixtequilla.

La Ventosa, dto. Juchitán, asentamiento 15 km NE Ciudad de Juchitán.

Las Cirias, 0.5 km S Tuxtepec, 40 msnm.

Las Minas, Límite Chiapas-Oaxaca, 11.2 km W sobre la carretera 190.

Las Pilas, dto. Tehuantepec, área deshabitada, 11.2 km NW Tehuantepec.

Las Tejas, dto. Tehuantepec, pequeño poblado, 12.8 km W Tehuantepec, donde la carretera cruza el río Tejas.

Las Vigas, 12.9 km SE Zanatepec.

Matías Romero, dto. Juchitán, poblado localizado 64.3 km N Tehuantepec, 150 msnm.

Mazahuito, dto. Juchitán, 29 km S Matías Romero.

Mixtequilla, dto. Tehuantepec, poblado 4.8 km N Tehuantepec.

Mogoñe, poblado 11 km N Matías Romero, vegetación riparia, tierras de cultivo, altitud aproximada 120 msnm.

Montañas cerca de Santo Domingo, dto. Juchitán.

Montebello, dto. Juchitán, rancho 39 km N Matías Romero, originalmente selvas perennifolias, ahora zonas abiertas y quemadas inducidas.

Nizanda, pueblo 24 km N Juchitán, dto. Juchitán.

Norte de Zanatepec, dto. Juchitán.

Palomares, 32 km N Matías Romero, dto. Juchitán.

Paso Guayabo, dto. Juchitán, a casi 12.8 km NE Matías Romero.

Ocotul, dto. Juchitán, cerca de Matías Romero.

Río Blanco, 20 Km W Piedras Negras (Veracruz).

Río Chalchijapa, 38 km SE Jesús Carranza, Veracruz.

Río Grande, 10.8 km S Matías Romero.

Río Jaltepec, dto. Juchitán, 14.5 km S límites estatales entre Veracruz y Oaxaca.

Río Ostuta, que desemboca en Laguna Inferior, dto. Juchitán.

Río Sarabia, tributario del Río Coatzacoalcos, dto. Juchitán, Istmo de Tehuantepec.

Salina Cruz (La Ventosa), dto. Juchitán.

San Gabriel Mixtepec, dto. Juquila Oaxaca.

San Geronimo (Ixtepec), dto. Juchitán, poblado 16 km N Juchitán.

Santa María Petapa, dto. Juchitán, poblado a 4.8 km NE Estación Lagunas, cruzando las vías del tren, Istmo de Tehuantepec.

Santo Domingo de Guzmán (Santo Domingo Petapa), dto. Juchitán, a una altitud de 275 msnm.

Sarabia, poblado 26 km N Matías Romero, sobre cordilleras en tierras de cultivo y remanentes de bosques perennifolios en elevaciones medianas de la parte noreste de la entidad.

Selva alta siempre verde, dto. Juchitán, nw Los Chimalapas.
 Sola de Vega, dto. Sola de Vega, Oaxaca.
 Tapanatepec, cerca de Santo Domingo.
 Tapanatepec, poblado a 96.5 km E Juchitán, sobre la carretera a Cristóbal Colón.
 Tenochtitlán, Chiapas, establecimiento entre Juchitán y Cintalapa, límite, 22.5 km NE Tapanatepec, altitud aproximada 900 msnm.
 Tolosa (Donaji), dto. Juchitán, poblado pequeño, 5 km N Tolosita.
 Tolosita, dto. Juchitán, poblado muy cercano a las vías del tren que cruzan el Istmo de Tehuantepec, 16 km s frontera con Veracruz.
 Ubero, pueblo 8 km N Tolosita, clima húmedo, altitud aproximada 30 msnm.
 Unión Hidalgo, poblado 19 km E Juchitán.
 Zanatepec, poblado a 72 km E Juchitán, sobre la carretera a Cristóbal Colón.

LITERATURA CITADA

- Álvarez, T. y F. de Lachica. 1991. *Zoogeografía de los vertebrados de México*. SITESA/IPN. México, DF.
- Anta, S. 2001. La gestión ambiental. Pp. 73-96, in *Chimalapas la última oportunidad*. WWF/SEMARNAP. México, DF.
- Aranda, J. M. 1981. *Rastros de los mamíferos silvestres de México*. INIREB. Xalapa, Veracruz.
- Arita, H. T. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México. Pp. 109-128, in *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (R. Medellín y G. Ceballos, eds.). Publicaciones Especiales núm. 1, Asociación Mexicana de Mastozoología AC. México, DF.
- Arita, H. T. y G. Ceballos. 1997. *Formación de una base de datos para el Atlas Mastozoológico de México*. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto A003. Instituto de Ecología-UNAM. México, DF.
- Baker, R. J., S. Solari y F. G. Hoffmann. 2002. A new Central American species from the *Carollia brevicauda* complex. *Occas. Papers Mus. Texas Tech University*, 217:1-12.
- Briones, S., M. y V. Sánchez-Cordero. 2004. Mamíferos. Pp. 423-447, in *Biodiversidad de Oaxaca* (A. J. García-Mendoza, M. J. Orsoñez y M. Briones S., eds.). IB-UNAM / Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza / WWF. México, DF.
- Briones, S., M. y A. Santos-Moreno. 2002. First record of *Tonatia brasiliense* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Oaxaca, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 47(1):137-138.
- Ceballos, G. y D. Navarro L. 1991. Diversity and conservation of mexican mammals. Pp. 167-198, in *Topics in Latin American mammalogy: history, biodiversity, and conservation* (M. A. Mares y D. J. Schmidly, eds.). University of Oklahoma Press, Norman. Oklahoma.
- Ceballos, G., P. Rodríguez y R. Medellín. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Ecological Applications*, 8:8-17.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y R. A. Medellín. 2002a. The mammals of Mexico: composition,

- distribution, and conservation. *Occas. Papers Mus. Texas Tech University*, 218:1-27.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabral y R. A. Medellín. 2002b. Mamíferos de México. Pp. 377-413, in *Diversidad y conservación de los mamíferos neotropicales* (G. Ceballos y J. A. Simonetti, eds.). CONABIO/UNAM. México, DF.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabral, R. A. Medellín y Y. Domínguez-Castellanos (2005). Lista actualizada de los mamíferos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 9:21-71.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*. CONABIO/IB-UNAM/Sierra Madre SC. México, DF.
- CITES. 2002. *Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora*. Appendices I, II and III. <http://www.cites.org/eng/append/index.shtml>.
- CONABIO. 1999a. *Regiones terrestres prioritarias*. Segunda reunión de especialistas. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, DF.
- CONABIO. 1999b. *Uso de suelo y vegetación modificado por CONABIO. Escala 1: 1 000 000*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, DF.
- CONABIO. 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Arriaga, L., M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, DF.
- Cuarón, O. A. D. 1991. *Conservación de los primates y su hábitat en el sur de México*. Tesis de Maestría. Sistemas de Estudio de Posgrado. Universidad Nacional Heredia. Costa Rica.
- De Teresa, A. P. y G. Hernández. 2000. *Los vaivenes de la selva: el proceso de reconstitución del territorio zoque de Los Chimalapas*. UAM-I/CONACYT/SEMARNAP. México, DF.
- DOF. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio- Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. Miércoles 22 de marzo. México, DF.
- Escobedo, M. L. A., L. León P., J. Arroyo-C. y O. J. Polaco. 2005. Diversidad y abundancia de los Mamíferos de Yaxchilán, Mpio. Ocosingo, Chiapas. Pp. 25:283-298, in *Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa* (V. Sánchez-Cordero y R. A. Medellín, eds.). IB-IE-UNAM/CONABIO. México.
- Espinoza, M., E., A. Anzures D. y E. Cruz A. 1998. Mamíferos de la Reserva de la Biósfera El Triunfo, Chiapas. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 3:79-94.
- Espinoza, M., E., H. Núñez O., P. González D., R. Luna R., D. Navarrete G., E. Cruz A. y C. Guichard R. 1999. Lista preliminar de los vertebrados terrestres de la selva "El Ocote", Chiapas. Instituto de Historia Natural del Estado de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. *Publicaciones Especiales del Instituto de Historia Natural*, 2:1-40.
- Espinoza, M., E., E. Cruz, I. Lira e I. Sánchez. 2002. Mamíferos de la Reserva de la Biósfera La Sepultura, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 6:42-59.
- Ewell, P. T. y T. T. Poleman. 1980. *Uxpanapa: reacomodo y desarrollo agrícola en el trópico mexicano*. INIREB, Xalapa, Veracruz.
- Fa, J. E. y L. M. Morales. 1998. Patrones de diversidad de mamíferos de México. Pp. 315-352, in

- Diversidad biológica de México: orígenes y distribución* (T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, y J. Fa, eds.). IB-UNAM. México, DF.
- Flores, V., O. y P. Gerez. 1994. *Conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo*. UNAM /CONABIO. México, DF.
- García-Mendoza, A. y R. Torres. 1999. Estado actual del conocimiento sobre la flora de Oaxaca. Pp. 49-86, in *Vegetación y flora* (M. Vázquez, ed.). Serie Sociedad y naturaleza en Oaxaca (3), Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca y Carteles Editores. México, DF.
- Goodwin, G. G. 1956. A preliminary report on the mammals collected by Thomas MacDougall in southeastern Oaxaca, Mexico. *American Museum Novitates*, 1757:1-15.
- Goodwin, G. G. 1969. Mammals from the state of Oaxaca, Mexico, in the American Museum of Natural History. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 141:1-270.
- Groombridge, B. (ed.). 1992. *Global biodiversity, status of the earth's living resources*. Chapman y Hall. Londres.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*. John Wiley & Sons Inc. Vols. I y II. New York.
- INEGI. 1995. *Mapa de uso de suelo y vegetación, esc. 1:1 000 000*. Formato Digital Arcinfo. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México.
- Ishiki, M. 1988. *Las selvas bajas perennifolias del cerro Salomón, región de Chimalapas, Oaxaca: flora, comunidades y relaciones fitogeográficas*. Tesis de maestría en Ciencias. Colegio de Posgraduados de Chapingo. México.
- IUCN. 2002. *2000 IUCN Red list of threatened animals*. IUCN Species Survival Commission, Gland, Suiza. (<http://www.redlist.org>).
- Lay, D. M. 1963. Seis mamíferos nuevos para la fauna de México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 33:373-377.
- Lazcano-Barrero, M.; Góngora Arones, E. y Vogt, R. 1992. Anfibios y Reptiles de la Selva Lacandona. Pp. 145-172, in Vázquez-Sánchez, M. y M. Ramos (eds.). *Reserva de la Biosfera Montes Azules Selva Lacandona; investigación para su conservación. Publicación Especial Ecósfera*, 1:1-436.
- López-Wilchis, R. 2003. Base de datos de los mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. <http://investigacion.izt.uam.mx/mamiferos/>
- MacDougall, T. 1971. The Chima Wilderness. *Exploration Journal*, 49:86-103.
- Martínez-Gallardo, R. y V. Sánchez-Cordero. 1997. Historia natural de algunas especies de mamíferos terrestres. Pp. 591-624, in E. González S., R. Dirzo y R. C. Vogt, (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. IB-UNAM. México.
- McCoy, E. D. y E. F. Connor. 1980. Latitudinal gradients in the species diversity of North American mammals. *Evolution*, 34:193-203.
- Medellín, R. 1992. *Community ecology and conservation of mammals in a Mayan tropical rainforest and abandoned agricultural fields*. Tesis de doctorado. University of Florida.
- Medellín, R. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Conservation Biology*, 83(3):780-799.

- Medellín, R. A., H. T. Arita y O. Sánchez H. 1997. *Identificación de los murciélagos de México. Clave de campo*. Publicaciones especiales núm. 2. Asociación Mexicana de Mastozoología AC, México, DF.
- Ortiz, P. M. A., J. R. Hernández S. y J. M. Figueroa. 2004. Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico. Pp 43-54, in *Biodiversidad de Oaxaca* (A. J. García-Mendoza, M. J. Orsoñez y M. Briones S., eds.). IB-UNAM/Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza/WWF, México, DF.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-C. y A. Castro-C. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 21(1):21-82.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, DF.
- Salas, S., L. Schibli, E. Torres, A. González, H. Morales y M. Cerón. 1996. *Análisis de la vegetación y uso actual del suelo en el estado de Oaxaca. Fase IV Istmo*. Reporte interno. SERBO, AC. Oaxaca, México.
- Salas, S., L. Schibli y E. Torres B. 2001. La importancia ecológica y biológica. Pp. 27-47, in *Chimalapas la última oportunidad*. WWF/SEMARNAP México, DF.
- Salazar, G. 1997. La biodiversidad y la importancia de las orquídeas en Chimalapas. In *Taller sobre biodiversidad y áreas prioritarias para la conservación en la región de Los Chimalapas, Oaxaca*. : WWF/SEMARNAP/IEE/SERBO. Oaxaca, México.
- Sánchez, O. y G. López. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomológica Mexicana*, 75:119-145.
- Sánchez-Cordero, V. 2000. *Diversidad y distribución mastofaunística en las regiones prioritarias para la conservación del estado de Oaxaca*. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto L047. IB-UNAM México, DF.
- Schaldach, W. J. Jr. 1964. Notas breves sobre algunos mamíferos del sur de México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, 35:129-137.
- Toledo, V., J. Rzedowski y J. Villa Lobos. 1997. Regional Overview: Middle America, in *Centres of Plant Diversity. A guide and strategy for their conservation*. Vol. 3 (S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera MacBryde, J. Villa Lobos y A. C. Hamilton, eds.). The Americas. WWF/IUCN.
- Valdivia, Q. P. E. 1976. *Estudio de las plantas epífitas de la región de Uxpanapa, Veracruz, México*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias-UNAM. México, DF.
- Villa, R. B. y F. A. Cervantes. 2003. *Los mamíferos de México*. Grupo Editorial Iberoamérica/IB-UNAM, México, DF.
- Wendt, T. 1989. Las selvas de Uxpanapa, Veracruz-Oaxaca, México: evidencia de refugios florísticos cenozoicos. *Anales de Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 58:29-54.
- Wendt, T. 1993. Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forests. Pp. 595-680, in *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution* (T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, y J. Fa, eds.). Oxford Univ. Press. New York.



- Wendt, T. 1997. Uxpanapa-Chimalapas Region, Mexico, in *Centres of Plant Diversity. A guide and strategy for their conservation*. Vol. 3. (S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera MacBryde, J. Villa Lobos y A. C. Hamilton, eds.). The Americas. WWF/IUCN.
- Willing, M. R., M. Kaukman y R. D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale and synthesis. *Annual Reviews of Ecology. Evolution Systematics*, 34:273-309.
- Wilson, J. W. III. 1974. Analytical zoogeography of North American mammals. *Evolution*, 28:124-140.

Apéndice 1. Listado sistemático de los mamíferos reconocidos en la región de Los Chimalapas, Oaxaca. En este listado se incluye la condición de endémico de México (En), con la finalidad de aportar información sobre la distribución de los taxa. Además, se incorpora el estado de conservación correspondiente de cada especie o subespecie que les confiere la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, a través de la NOM-059-SEMARNAT-2001 (DOF, 2002): A = especie amenazada, E = probablemente extinta en el medio silvestre, P = en peligro de extinción y Pr = sujeta a protección especial. Asimismo, se añade la categorización que les concede la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2002): EX = especie extinta, EW = extinta en estado silvestre, CR = críticamente amenazada, EN = en peligro, V = vulnerable y MR = en menor riesgo, casi amenazada. Se agregan también los criterios de protección y conservación bajo los cuales el Convenio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, 2002) reglamenta el comercio: Apéndice I = especies en peligro de extinción cuyo comercio está prohibido y sólo se permite cuando está sujeto a una reglamentación muy estricta, Apéndice II = especies que no están necesariamente en peligro de extinción, pero que pueden estarlo si su comercio y aprovechamiento no se regula de manera estricta, y Apéndice III = especies que están protegidas por la legislación de un país en particular, y es necesaria la cooperación de otros participantes a fin de prevenir o restringir su explotación. Por otro lado, y de acuerdo con CONABIO (1999b), en este listado se muestran, hasta el nivel de subespecie, los registros de presencia en los diferentes tipos de vegetación original característicos de Los Chimalapas: BE = bosque de encino, BP = bosque de pino, BMM = bosque mesófilo de montaña, S = sabana, SAP = selva alta perennifolia, SBC = selva baja caducifolia y SMS = selva mediana subperennifolia. Las especies registradas en las inmediaciones de Los Chimalapas se indican con asterisco (*) y el tipo de vegetación en el cual se espera su ocurrencia se encuentra entre paréntesis. Por último, el nuevo registro para el estado de Oaxaca se indica con (†).

Categoría taxonómica	Endemismo	NOM	IUCN	CITES	Vegetación
ORDEN DIDELPHIMORPHIA Gill, 1872					
FAMILIA DIDELPHIDAE Gray, 1821					
SUBFAMILIA DIDELPHINAE Gray, 1821					
<i>Marmosa mexicana</i> Merriam, 1897					
<i>Marmosa mexicana mexicana</i> Merriam, 1897					BMM/SAP
<i>*Tlacuatzin canescens</i> (J. A. Allen, 1893)	En		MR		(SBC)
<i>Philander opossum</i> (Linnaeus, 1758)					
<i>Philander opossum pallidus</i> (J. A. Allen, 1901)					SAP
<i>Didelphis marsupialis</i> Linnaeus, 1758					
<i>Didelphis marsupialis cauae</i> J. A. Allen, 1900					BMM/SAP
<i>Didelphis virginiana</i> Kerr, 1792					
<i>Didelphis virginiana californica</i> Bennett, 1833					BE/SAP
SUBFAMILIA CALUROMYINAE Kirsch y Reig, in: Kirsch, 1977					
<i>*Caluromys derbianus</i> (Waterhouse, 1841)		Pr	V		
<i>*Caluromys derbianus aztecus</i> (Thomas, 1913)		P			(SAP)
ORDEN CINGULATA Illiger, 1811					
FAMILIA DASYPODIDAE Gray, 1821					
SUBFAMILIA DASYPODINAE Gray, 1821					
<i>Dasybus novemcinctus</i> Linnaeus, 1758					
<i>Dasybus novemcinctus mexicanus</i> Peters, 1864					BE/SAP
ORDEN PILOSA Flower, 1883					
FAMILIA MYRMECOPHAGIDAE Gray, 1825					
<i>Tamandua mexicana</i> (de Saussure, 1860)					
<i>Tamandua mexicana mexicana</i> (de Saussure, 1860)		P			SAP/SMS



Apéndice 1.- Continuación

FAMILIA CYCLOPEDIDAE Pocock, 1924			
*Cyclopes didactylus (Linnaeus, 1758)	P	P	
*Cyclopes didactylus mexicanus Hollister, 1914			(SAP)
ORDEN LAGOMORPHA Brandt, 1855			
FAMILIA LEPORIDAE Fischer von Waldheim, 1817			
Sylvilagus brasiliensis (Linnaeus, 1758)			
<i>Sylvilagus brasiliensis truei</i> (J. A. Allen, 1890)			SAP
Sylvilagus floridanus (J. A. Allen, 1890)			
<i>Sylvilagus floridanus aztecus</i> (J. A. Allen, 1890)			BP/BMM/SAP/S BC
ORDEN RODENTIA Bowdich, 1821			
FAMILIA SCIURIDAE Fischer von Waldheim, 1817			
SUBFAMILIA SCIURINAE Fischer von Waldheim, 1817			
Sciurus aureogaster F. Cuvier, 1829			
<i>Sciurus aureogaster nigrescens</i> Bennett, 1833			BP/SAP/SBC
Sciurus deppei Peters, 1863			
<i>Sciurus deppei deppei</i> Peters, 1863			BP/BMM/SAP
SUBFAMILIA PTEROMYINAE Brandt, 1855			
Glaucomys volans (Linnaeus, 1758)	A		
<i>Glaucomys volans goldmani</i> (Nelson, 1904)			BE
FAMILIA MURIDAE Illiger, 1811			
SUBFAMILIA SIGMODONTINAE Wagner, 1843			
Scotinomys teguina (Alston, 1877)			
<i>Scotinomys teguina teguina</i> (Alston, 1877)	Pr		BE/BMM
Nyctomys sumichrasti (de Saussure, 1860)			
<i>Nyctomys sumichrasti pallidulus</i> Goldman, 1937			BMM/SAP
Tylomys nudicaudus (Peters, 1866)			
<i>Tylomys nudicaudus microdon</i> Goodwin, 1955			SAP
Neotoma mexicana Baird, 1855			
<i>Neotoma mexicana tropicalis</i> Goldman, 1904			BE
Peromyscus aztecus (de Saussure, 1860)			
<i>Peromyscus aztecus oaxacensis</i> Merriam, 1898			BE/BP/BMM/SA P
Peromyscus levipes Merriam, 1898	En		
<i>Peromyscus levipes levipes</i> Merriam, 1898			BP/BMM/SAP
Peromyscus melanophrys (Coues, 1874)	En		
<i>Peromyscus melanophrys melanophrys</i> (Coues, 1874)			BE/BP
Peromyscus mexicanus (de Saussure, 1860)			
<i>Peromyscus mexicanus azulensis</i> Goodwin, 1956			BMM
<i>Peromyscus mexicanus mexicanus</i> (de Saussure, 1860)			BE/BP/BMM/SA P/SBC
Reithrodontomys mexicanus (de Saussure, 1860)			
<i>Reithrodontomys mexicanus scansor</i> Hooper, 1950			BE/BMM
Oryzomys alfaroi (J. A. Allen, 1891)			
<i>Oryzomys alfaroi gloriaensis</i> Goodwin, 1956			BE/SAP
<i>Oryzomys alfaroi palatinus</i> Merriam, 1901			BE/BMM
Oryzomys couesi (Alston, 1877)			
<i>Oryzomys couesi couesi</i> (Alston, 1877)			BE/BMM/SAP/S BC
Oryzomys rostratus Merriam, 1901	En		
<i>Oryzomys rostratus rostratus</i> Merriam, 1901			SAP
Oligoryzomys fulvescens (de Saussure, 1860)			
<i>Oligoryzomys fulvescens fulvescens</i> (de Saussure, 1860)			BMM
Sigmodon hispidus Say y Ord, 1825			BP/SAP



Apéndice 1.- Continuación

FAMILIA GEOMYIDAE Bonaparte, 1845					
SUBFAMILIA GEOMYINAE Bonaparte, 1845					
<i>Orthogeomys cuniculus</i> Elliot, 1905	En	A			SBC
<i>Orthogeomys grandis</i> (Thomas, 1893)					
<i>Orthogeomys grandis scalops</i> (Thomas, 1894)					SBC
<i>Orthogeomys hispidus</i> (Le Conte, 1852)					
<i>Orthogeomys hispidus tehuantepecus</i> (Goldman, 1939)					SAP
SUBFAMILIA HETEROMYINAE Gray, 1868					
<i>Liomys pictus</i> (Thomas, 1893)					
<i>Liomys pictus pictus</i> (Thomas, 1893)					BE/BP/SAP
<i>Heteromys desmarestianus</i> Gray, 1868					
<i>Heteromys desmarestianus desmarestianus</i> Gray, 1868					BE/BP/BMM/SAP
FAMILIA ERETHIZONTIDAE Bonaparte, 1845					
SUBFAMILIA ERETHIZONTINAE Bonaparte, 1845					
<i>*Coendou mexicanus</i> (Kerr, 1792)		A			
<i>*Coendou mexicanus mexicanus</i> Miller y Kellogg, 1955					(SAP/SBC)
FAMILIA AGOUTIDAE Gray, 1821					
SUBFAMILIA DASYPROCTINAE Gray, 1825					
<i>Dasyprocta mexicana</i> de Saussure, 1860	En				SAP
FAMILIA CUNICULIDAE ICZN, 1998					
<i>Cuniculus paca</i> (Linnaeus, 1766)					
<i>Cuniculus paca nelsoni</i> (Goldman, 1913)					BE/SAP
ORDEN CARNIVORA Bowdich, 1821					
FAMILIA FELIDAE Fischer von Waldheim, 1817					
SUBFAMILIA FELINAE Fischer von Waldheim, 1817					
<i>*Puma concolor</i> (Linnaeus, 1771)					
<i>*Puma concolor mayensis</i> (Nelson y Goldman, 1929)					(BE/BP)
<i>Herpailurus yagouaroundi</i> (Lacépède, 1809)		A	EN	I	
<i>Herpailurus yagouaroundi fossata</i> (Mearns, 1901)					SMS
<i>Leopardus pardalis</i> (Linnaeus, 1758)		P	EN	I	
<i>Leopardus pardalis pardalis</i> (Linnaeus, 1758)					SAP
<i>Leopardus wiedii</i> (Schinz, 1821)		P		I	
<i>Leopardus wiedii oaxacensis</i> (Nelson y Goldman, 1931)					BMM/SAP
SUBFAMILIA PANTHERINAE Pocock, 1917					
<i>Panthera onca</i> (Linnaeus, 1758)		P	MR	I	
<i>Panthera onca hernandesii</i> (Gray, 1857)					SAP
FAMILIA CANIDAE Fischer von Waldheim, 1817					
SUBFAMILIA CANINAE Fischer von Waldheim, 1817					
<i>Urocyon cinereoargenteus</i> (Schreber, 1775)					
<i>Urocyon cinereoargenteus orinomus</i> Goldman, 1938					BP
FAMILIA MUSTELIDAE Fischer von Waldheim, 1817					
SUBFAMILIA LUTRINAE Bonaparte, 1838					
<i>Lontra longicaudis</i> (Olfers, 1818)		A		I	
<i>Lontra longicaudis annectens</i> (Major, 1897)					SAP/SBC
SUBFAMILIA MUSTELINAE Fischer von Waldheim, 1817					
<i>*Mustela frenata</i> Lichtenstein, 1831					
<i>*Mustela frenata perda</i> (Merriam, 1902)					(SAP)
SUBFAMILIA TAXIDIINAE Pocock, 1920					
<i>*Galictis vittata</i> (Schreber, 1776)		A			
<i>*Galictis vittata canaster</i> Nelson, 1901					(SAP)
<i>Eira barbara</i> (Linnaeus, 1758)		P	EN		
<i>Eira barbara senex</i> (Thomas, 1900)					BE/BP/BMM/SAP



Apéndice 1.- Continuación

FAMILIA MEPHITIDAE Dragoo y Honeycutt, 1997***Mephitis macroura* Lichtenstein, 1832***Mephitis macroura macroura* Lichtenstein, 1832***Conepatus leuconotus* (Lichtenstein, 1832)***Conepatus leuconotus leuconotus* (Lichtenstein, 1832)****Conepatus semistriatus* (Boddaert, 1784)****Conepatus semistriatus conepti* (Gmelin, 1788)

En

FAMILIA PROCYONIDAE Gray, 1825**SUBFAMILIA BASSARISCINAE Gray, 1869*****Bassariscus sumichrasti* (de Saussure, 1860)***Bassariscus sumichrasti oaxacensis* (Goodwin, 1956)

Pr

MR

SMS/SBC

BP

(SAP)

Potos flavus* (Schreber, 1774)Potos flavus prehensilis* (Kerr, 1792)

Pr

BE/BMM/SAP

SAP

SUBFAMILIA PROCYONINAE Gray, 1825***Nasua narica* (Linnaeus, 1766)***Nasua narica narica* (Linnaeus, 1766)

BP/BMM/SAP

Procyon lotor* (Linnaeus, 1758)Procyon lotor shufeldti* Nelson y Goldman, 1931

BP/BMM/SAP

ORDEN SORICOMORPHA Gregory, 1810**FAMILIA SORICIDAE Fischer von Waldheim, 1817****SUBFAMILIA SORICINAE Fischer von Waldheim, 1817*****Cryptotis mexicana* (Coues, 1877)**

En

Pr

BE

ORDEN CHIROPTERA Blumenbach, 1779**FAMILIA EMBALLONURIDAE Gervais, in: de****Castelnau, 1855****SUBFAMILIA EMBALLONURINAE Gervais, in: de****Castelnau, 1855*****Rhynchonycteris naso* (Wied-Neuwied, 1820)******Centronycteris centralis* Thomas, 1912*****Balantiopteryx io* Thomas, 1904*****Balantiopteryx plicata* Peters, 1867***Balantiopteryx plicata plicata* Peters, 1867***Saccopteryx bilineata* (Temminck, 1838)***Saccopteryx bilineata centralis* Thomas, 1904**†*Peropteryx kappleri* Peters, 1867**†*Peropteryx kappleri kappleri* Peters, 1867****Peropteryx macrotis* (Wagner, 1843)****Peropteryx macrotis macrotis* (Wagner, 1843)**FAMILIA MORMOOPIDAE de Saussure, 1860*****Pteronotus davyi* Gray, 1838***Pteronotus davyi fulvus* (Thomas, 1892)***Pteronotus parnellii* (Gray, 1843)***Pteronotus parnellii mexicanus* (Miller, 1902)***Pteronotus personatus* (Wagner, 1843)***Pteronotus personatus psilotis* (Dobson, 1878)**FAMILIA PHYLLOSTOMIDAE Gray, 1825****SUBFAMILIA MICRONYCTERINAE Baker, Hood****y Honeycutt, 1989******Micronycteris microtis* Miller, 1898****Micronycteris microtis mexicana* Miller, 1898**SUBFAMILIA DESMODONTINAE Bonaparte, 1845*****Diphylla ecaudata* Spix, 1823***Desmodus rotundus* (É. Geoffroy St.- Hilaire, 1810)*Desmodus rotundus murinus* Wagner, 1840

I

Pr

Pr

MR

Pr

MR



Apéndice 1.- Continuación

PHYLLOVARIANS Baker, Hooper, Porter y Van Den Bussche, 2003*Lonchorhina aurita* **Tomes, 1863**

A

SAP

Lonchorhina aurita aurita **Tomes, 1863****SUBFAMILIA PHYLLOSTOMINAE Gray, 1852***Trachops cirrhosus* **(Spix, 1823)**

A

Trachops cirrhosus coffini **Goldman, 1925**

BMM

Lophostoma brasiliense **Peters, 1866**

A

SAP

Mimon cozumelae* **Goldman, 1914

A

(SAP)

Phyllostomus discolor **Wagner, 1843***Phyllostomus discolor verrucosus* **Elliot, 1905**

SAP/SBC

Chrotopterus auritus* **(Peters, 1856)

V

Chrotopterus auritus auritus* **(Peters, 1856)

(SAP)

HIRSUTAGLOSSA Wetterer, Rockman y Simmons, 2000**SUBFAMILIA GLOSSOPHAGINAE Bonaparte, 1845***Glossophaga commissarisi* **Gardner, 1962***Glossophaga commissarisi commissarisi* **Gardner, 1962**BE/SAP/SMS/SB
C*Glossophaga leachii* **(Gray, 1844)***Glossophaga morenoi* **Martínez y Villa, 1938**

En

MR

Glossophaga morenoi mexicana **Webster y Jones, 1980**

SAP/SBC

Glossophaga soricina **(Pallas, 1766)***Glossophaga soricina handleyi* **Webster y Jones, 1980**

SAP/SMS/SBC

Leptonycteris curasoae* **Miller, 1900

A

V

Leptonycteris curasoae yerbabuenae* **Martínez y Villa-Ramírez, 1940

(SAP/SBC)

Anoura geoffroyi **Gray, 1838***Anoura geoffroyi lasiopyga* **(Peters, 1868)**

BMM/SAP

Hylonycteris underwoodi **Thomas, 1903***Hylonycteris underwoodi underwoodi* **Thomas, 1903**

SAP

Choeroniscus godmani **(Thomas, 1903)**

MR

BE/SAP

NULLICAUDA Wetterer, Rockman y Simmons, 2000**SUBFAMILIA CAROLLINAE Miller, 1924****Carollia perspicillata* **(Linnaeus, 1758)****Carollia perspicillata azteca* **de Saussure, 1860**

(SAP)

Carollia sowelli **Baker, Solary y Hoffmann, 2002**

SAP/SBC

Carollia subrufa **(Hahn, 1905)**

BE/BMM/SBC

CARPOVARIANS Baker, Hooper, Porter y Van Den Bussche, 2003**SUBFAMILIA STENODERMATINAE Gervais, in: de Castelnau, 1855***Sturnira lilium* **(É. Geoffroy St. Hilaire, 1810)***Sturnira lilium parvidens* **Goldman, 1917**BP/BMM/SAP/
BC*Sturnira ludovici* **Anthony, 1924***Sturnira ludovici ludovici* **Anthony, 1924**

BMM/SAP

Chiroderma villosus **Peters, 1860***Chiroderma villosus jesupi* **J. A. Allen, 1900**

SAP

Uroderma bilobatum **Peters, 1866***Uroderma bilobatum davisi* **Baker y McDaniel, 1972**

SBC

Uroderma magnirostrum **Davis, 1968**

SBC

Vampyressa thuyone **Thomas, 1909**

SAP

Vampyrodes caraccioli **(Thomas, 1889)***Vampyrodes caraccioli major* **G. M. Allen, 1908**

SAP

Platyrrhinus helleri **(Peters, 1866)**

SAP

Enchisthenes hartii **(Thomas, 1892)**

Pr

BE

Artibeus intermedius **J. A. Allen, 1897**

Apéndice 1.- Continuación

<i>Artibeus intermedius intermedius</i> J. A. Allen, 1897					BE/SAP/SBC
<i>Artibeus jamaicensis</i> Leach, 1821					
<i>Artibeus jamaicensis yucatanicus</i> J. A. Allen, 1904					BMM/SAP/SBC
<i>Artibeus lituratus</i> (Olfers, 1818)					
<i>Artibeus lituratus palmarum</i> J. A. Allen y Chapman, 1897					BMM/SAP
<i>Dermanura phaeotis</i> Miller, 1902					
<i>Dermanura phaeotis palatina</i> (Davis, 1970)					SBC
<i>Dermanura phaeotis phaeotis</i> Miller, 1902					BE/SAP/SBC
<i>Dermanura tolteca</i> (de Saussure, 1860)					
<i>Dermanura tolteca hespera</i> (Davis, 1969)					BMM/SAP/SBC
<i>Dermanura watsoni</i> (Thomas, 1901)					SAP
<i>Centurio senex</i> Gray, 1842	Pr				
<i>Centurio senex senex</i> Gray, 1842					BE/BMM/SAP/SBC
FAMILIA MOLOSSIDAE Gervais, in: de Castelnau, 1855					
SUBFAMILIA MOLOSSINAE Gervais, in: de Castelnau, 1855					
<i>*Nyctinomops laticaudatus</i> (È. Geoffroy St.-Hilaire, 1805)					
<i>*Nyctinomops laticaudatus ferrugineus</i> (Goodwin, 1954)					(SAP/SBC)
<i>Molossus aztecus</i> de Saussure, 1860		MR			BMM/BE
<i>Molossus rufus</i> È. Geoffroy St.-Hilaire, 1805					BP/SAP
FAMILIA VESPERTILIONIDAE Gray, 1821					
SUBFAMILIA VESPERTILIONINAE Miller, 1897					
<i>*Perimyotis subflavus</i> (F. Cuvier, 1832)					
<i>*Perimyotis subflavus veraecrucis</i> (Ward, 1891)					(SAP/SBC)
<i>Rhogeessa parvula</i> H. Allen, 1866	En		MR		
<i>Rhogeessa parvula major</i> Goodwin, 1958					SBC
SUBFAMILIA MYOTINAE Simmons, 1998					
<i>Myotis keaysi</i> J. A. Allen, 1914					
<i>Myotis keaysi pilosatibialis</i> LaVal, 1973					SAP
FAMILIA NATALIDAE Gray, 1866					
<i>Natalus stramineus</i> Gray, 1838					
<i>Natalus stramineus saturatus</i> Dalquest y Hall, 1949					SBC
ORDEN PRIMATES Linnaeus, 1758					
FAMILIA ATELIDAE Gray, 1825					
SUBFAMILIA ATELINAE Gray, 1825					
<i>Ateles geoffroyi</i> Kuhl, 1820	P		V		
<i>Ateles geoffroyi vellerosus</i> Gray, 1866					SAP
SUBFAMILIA MYCETINAE Gray, 1825					
<i>Alouatta palliata</i> (Gray, 1849)	P		V	I	
<i>Alouatta palliata mexicana</i> Merriam, 1902					SAP
ORDEN ARTIODACTYLA Owen, 1848					
SUBORDEN SUIFORMES Jaekel, 1911					
FAMILIA TAYASSUIDAE Palmer, 1897					
SUBFAMILIA TAYASSUINAE Palmer, 1897					
<i>Tayassu pecari</i> (Link, 1795)				II	
<i>Tayassu pecari ringens</i> Merriam, 1901					BE
<i>Pecari tajacu</i> (Linnaeus, 1758)					
<i>Pecari tajacu humeralis</i> (Merriam, 1901)					SAP
FAMILIA CERVIDAE Goldfuss, 1820					
SUBFAMILIA ODOCOILEINAE Pocock, 1923					
<i>Odocoileus virginianus</i> (Zimmermann, 1780)					
<i>Odocoileus virginianus thomasi</i> Merriam, 1898					SBC



Apéndice 1.- Continuación

***Mazama americana* (Erxleben, 1777)**

Mazama americana temama (Kerr, 1792)

ORDEN PERISSODACTYLA Owen, 1848

FAMILIA TAPIRIDAE Gray, 1821

***Tapirus bairdii* (Gill, 1865)**

SAP

P

V

I

BMM/SAP



PARTE II. HISTORIA NATURAL

Síntesis

La historia natural de las especies ha sido abordada con el fin de generar conocimiento científico para entender tanto el funcionamiento como la dinámica de poblaciones, comunidades y ecosistemas, así como determinar programas de manejo para su mejor uso. La historia natural de las especies abarca diversos aspectos como la estimación de densidades poblacionales, ámbito hogareño, componentes de la dieta y hábitos alimentarios, actividad reproductiva, control hormonal, temporadas de reproducción, actividad diaria, fauna asociada y condiciones ecológicas del hábitat.

Con el fin de entender el comportamiento reproductivo de los venados, se describen las características del hábitat y el uso así como la preferencia de las especies arbóreas utilizadas como talladeros (sitios utilizados por los machos al inicio de su proceso reproductivo) en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, al sur del estado de Morelos (Buenrostro-Silva y colaboradores).

Se identifican taxonómicamente las especies de las cuales se alimenta el coyote, *Canis latrans*, la abundancia relativa de esta especie y su variación en las diferentes épocas del año, examinando los componentes de las heces en un bosque templado de la Sierra Norte de Oaxaca (Cruz-Espinoza y colaboradores).

Se identifican las diferentes fases del ciclo estral en la especie de murciélago vampiro *Diphylla ecaudata* en diferentes meses del año, mediante el estudio de la citología vaginal y con la finalidad de contribuir al conocimiento de la biología reproductiva de la especie (Elizalde-Arellano y colaboradores).

Se presentan datos sobre los requerimientos de nitrógeno en el murciélago nectarívoro, *Glossophaga soricina*, cuya dieta es baja en nitrógeno, para entender los mecanismos fisiológicos de su alimentación (Herrera y colaboradores).

Se documentan los hábitos alimentarios, el uso de hábitat y la estructura de la población (categoría de edad y sexo) del oso negro, *Ursus americanus*, dentro de la Sierra de San Luis, Sonora, Sierra Madre Occidental, mediante el uso de rastros (huellas y excrementos) y trampas-cámara en dos ranchos con ambientes ecológicos contrastantes (Rodríguez Martínez y colaboradores).

Se presentan datos relevantes de análisis de la dieta, amplitud del nicho alimentario y ciclo reproductivo de dos especies de tlacuache, *Didelphis virginiana* y *D. marsupialis*, en cafetales y bosque mesófilo de montaña, en la Región Central de Veracruz (Oceguera-González y González-Romero).

Se estudia la producción de testosterona en dos especies de roedores del género *Peromyscus* (*P. melanotis* y *P. difficilis*) con el fin de explicar la dinámica reproductiva de las especies a lo largo de las estaciones del año (Salame-Méndez y colaboradores).

Finalmente, se estudia la regulación de hormonas esteroides en el murciélago hematófago *Desmodus rotundus*, con el fin de identificar si se ve afectado por las concentraciones variables de esteroides exógenos que consume a través del alimento (Serrano y colaboradores).





LOS TALLADEROS DE MACHOS DE VENADO COLA BLANCA *Odocoileus virginianus mexicanus* (GMELIN, 1788) Y SU UBICACIÓN PARA DEFINIR LOS SITIOS REPRODUCTIVOS

Alejandra Buenrostro-Silva¹, Sonia Gallina² y Gerardo Sánchez-Rojas³

¹Instituto de Industrias, Universidad del Mar-Ciudad Universitaria, Campus Puerto Escondido, Km. 3.5 Carretera Puerto Escondido-Sola de Vega, San Pedro Mixtepec. CP 71980 Oaxaca, México. CE: sba_1575@yahoo.com.mx

²Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal, Instituto de Ecología, A. C. Km 2.5 Carretera Antigua a Coatepec # 351, Congregación El Haya. Apartado Postal 63. CP 91070 Xalapa, Veracruz, México. CE: sonia.gallina@inecol.edu.mx

³Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Apartado Postal 69 Plaza Juárez. CP 42001 Pachuca, Hidalgo, México. CE: gerardo.sanchezrojas@gmail.com

Resumen: En la mayoría de las especies, las hembras invierten más tiempo en el proceso reproductivo, mientras que los machos han sido seleccionados para invertir más tiempo y energía en las pautas de cortejo. En el venado cola blanca *Odocoileus virginianus mexicanus* (Gmelin, 1788), el macho presenta astas cuyas características, así como el tamaño corporal, son señales de la calidad genética. Las conductas sexuales (visuales, químicas, auditivas) contribuyen a incrementar el éxito a la hora de aparearse. Una de las pautas conductuales exhibidas por machos durante la etapa pre-reproductiva es el tallado de las astas contra arbustos (*rubbing*). Esta conducta es para desprender el terciopelo (tejido muerto adherido a las astas) y para establecer áreas de dominancia entre los machos; así como un signo olfativo, auditivo y visual en la comunicación reproductiva con las hembras. En el ejido El Limón de Cuachichinola, en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México, se registró el tallado en árboles durante octubre-noviembre, lo que representa el inicio de su proceso reproductivo. En el presente estudio se registraron los talladeros que eran visibles a lo largo de transectos de 400 m (14) previamente establecidos y se encontraron 25. Los talladeros son frecuentes en árboles y arbustos de entre 5 y 10 cm de diámetro. Nueve especies de árboles fueron utilizadas como talladeros. Los venados seleccionaron positivamente y significativamente al Tlahuitol (*Lysiloma divaricata*; 40%), y Guayacán (*Conzattia multiflora*; 16%), así como evitaron a la Ixtomeca (*Euphorbia schlechtendalii*) siendo altamente significativas las diferencias entre el uso y la disponibilidad de las especies arbóreas utilizadas. Se pudieron identificar las zonas importantes desde el punto de vista reproductivo y de conservación.

Palabras clave: *Odocoileus virginianus mexicanus*, Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México, talladeros, venado cola blanca.

Abstract: In many animal species, females invest more time in the reproductive process, while males are selected to invest more energy for the rut. The white-tailed deer bucks have antlers, the characteristics of these antlers and the body size depend in part on genetic quality. Deer developed effective techniques to announce to whomever passes that they are in the area and



available for mating. Deer evolved a system of scent and visual cues as the rut. The sexual behavior leaving a scent that attract the opposite sex, and visual signposts, contributes to increment the exit of mating during the breeding season. Males during the pre-reproductive season used to rubbing the antlers against shrubs and trees. This behavior to shed the velvet of the antlers (died skin), serve to establish areas for dominance between males, and for communication with scent, auditive and visual cues to females. In the ejido El Limón de Cuachichinola, in the Biosphere Reserve Sierra de Huautla, in the State of Morelos, Mexico, during october-november, the rubbing process indicated the beginning of mating season. In this study we registered the shrubs and trees with rubbing along 14 transects of 400 m established previously. We found a total of 25 rubbing. They rub frequently in shrubs and trees with a diameter between 5 and 10 cm. Nine species of trees were used by males. Deer selected positive and significantly the Tlahuitol (*Lysiloma divaricata*; 40%), and Guayacán (*Conzattia multiflora*; 16%), and avoid negative and significantly Ixtomeca (*Euphorbia schlechtendalii*). The difference between the use and availability was highly significative. We identify the important zones for the reproduction of deer and conservation.

Keywords: Biosphere Reserve Sierra de Huautla, Morelos, México, *Odocoileus virginianus mexicanus*, rubbing, white-tailed deer.

INTRODUCCIÓN

En las especies de vertebrados, en general las hembras, al ser selectivas, tienen mucho que ganar en términos de eficiencia biológica (Sargent y Gross, 1985) mientras que los machos han sido seleccionados para invertir más tiempo y energía en las pautas de cortejo (Maier, 2001).

La sensibilidad de las hembras al dimorfismo corporal de los machos se asocia a ventajas indudables en términos de eficacia biológica (Watson y Thornhill, 1994), en el caso de los venados cola blanca se ha encontrado que las características de las astas y el tamaño corporal son señales de la calidad genética del macho (Ditchkoff *et al.*, 2001). Por lo que los machos que presentan estas características o conductas sexuales adecuadas (visuales, químicas, auditivas), tienen más éxito a la hora de aparearse (Maier, 2001).

El tipo de indicios que utilizan los animales para comunicarse depende de sus capacidades sensoriales; así como del medio ambiente y el riesgo de depredación, por ello a menudo usan señales químicas, que tienen la ventaja de que son funcionales de día y de noche, además de que atraen e informan de las características del macho a los miembros del sexo opuesto pero no a depredadores ni a miembros de otras especies (Wilson, 1963 en Maier, 2001).

Entre los mamíferos, la comunicación intersexual suele realizarse a través de signos visuales, olfativos y auditivos, además funcionan como comunicación intersexual para establecer dominancias e intimidar a potenciales rivales, así como para atraer a hembras reproductivas (Moore y Marchinton, 1974; Kile y Marchinton, 1977). El establecimiento de estos tipos de signos reproductivos es muy característico de los cérvidos y de algunos bóvidos (McHuggh, 1958; Geist 1981, 1998).

Entender el comportamiento reproductivo de los venados es importante para comprender



cómo se establecen las relaciones intersexuales ya que son una especie polígama que durante el periodo de apareamiento se mantienen juntos los sexos, pero al concluir dicho periodo se separan nuevamente (Clutton-Brock *et al.*, 1987, 1988; Stewart, 1997).

Existen pautas conductuales exhibidas por hembras y machos durante la etapa reproductiva; los signos para las hembras son, generalmente, a través de feromonas secretadas en la orina cuando están en estro o celo, y que sirven para atraer a los machos, mientras que los machos tallan sus astas contra arbustos (*rubbing*), y hacen depresiones en el suelo con las extremidades junto a los arbustos (*scraping*; Kile y Marchinton, 1977; Galindo y Weber, 1998).

Las astas de los venados son huesos o prolongaciones óseas temporales que se desarrollan a partir del hueso frontal de la cabeza, pero con la particularidad que no están recubiertas o enfundadas como el caso de los cuernos (p. ej. en los bóvidos). Durante su desarrollo y formación son un hueso vivo relativamente blando que se encuentra rodeado de piel (llamada terciopelo) muy vascularizada, el que una vez terminado su crecimiento presenta una consistencia muy sólida, y se acompaña de la muerte del tejido de recubrimiento. Están formados de proteína (43%) y el resto de minerales (principalmente Ca y P; Ramírez-Lozano, 2004).

El tallado de las astas contra algunos arbustos o árboles pequeños se hace para desprender las tiras de terciopelo (tejido muerto) que permanecen adheridas a las astas (Nielsen *et al.*, 1982). Este patrón de tallarse se presenta durante octubre-noviembre y este comportamiento representa el inicio de su maduración en el proceso reproductivo.

La interpretación de este comportamiento es principalmente la remoción del terciopelo muerto, entrenamiento para el combate y como una señal física y química que indica la jerarquía de los machos en una determinada área (Kile y Marchinton, 1977; Galindo y Weber, 1998). Por esta razón, es frecuente encontrar un tipo de tallado contra árboles y arbustos de entre 5 y 10 cm de diámetro, donde los machos dominantes advierten de su presencia a otros machos, lo hacen de manera violenta ante la vista de cualquier otro miembro del mismo sexo y sirven para establecer áreas de dominancia; también sirven como signo olfativo, auditivo y visual en la comunicación reproductiva para las hembras (Moore y Marchinton, 1974; Hirth, 1977; Kile y Marchinton, 1977; Milller *et al.*, 1987). Este comportamiento comienza a presentarse al inicio de la época de celo y va decayendo la frecuencia al ir acabando la estación reproductiva (Kile y Marchinton, 1977; Geist, 1998).

Otro signo conductual característico asociado al tallado, es que los machos tallan la frente, testuz (parte de la piel que cubre la cabeza entre las dos astas en algunos animales corresponde a la frente, en otros a la nuca), nariz y lengua contra alguna rama colgante o tronco grueso, al mismo tiempo que hace una depresión en el suelo, rascando con sus patas delanteras y orinando sobre el mismo sitio (Marchinton y Hirth, 1984). Lo anterior es una combinación del producto de desechos orgánicos tales como secreciones de glándulas (sebáceas de las astas y tarsales, preorbital, de glándulas de la cabeza como las frontales), así como de orina y/o saliva que sirven como signos olfativos (Kile y Marchinton, 1977).

Los machos juveniles y subordinados dejan menos marcas que los dominantes mayores a 2.5 años de edad, además de que se ha observado que las glándulas frontales utilizadas al marcar,



están correlacionadas positivamente con el estatus social y edad (Cowan y Geist, 1961; Geist, 1981; Atkeson y Marchinton, 1982; Nielsen *et al.*, 1982; Ozoga y Verme, 1985). Por lo que, la intensidad del tallado depende de la edad y se puede esperar que la densidad de los talladeros sea menor en áreas de baja densidad de machos adultos (Miller *et al.*, 1987).

Este aspecto debería de ser reconocido para un mejor manejo de la población de venados, ya que las zonas donde hay mayor presencia de talladeros refleja la presencia de machos reproductivos, los que han establecido su jerarquía y, por lo tanto, estas áreas deben de incluirse como parte de los sitios de reproducción; no solamente son los sitios donde se lleva a cabo la cópula, sino que ahí es donde se desarrollan los comportamientos pre-cópula y que son de gran importancia en los procesos de selección sexual. Por lo que estos sitios podrían ser adecuados para conservación, o bien, de aprovechamiento cinegético; decisiones que deberán tomarse con base en las necesidades de la población.

Este comportamiento no ha sido estudiado en los ambientes tropicales donde se distribuye el venado cola blanca, por lo que el principal objetivo de este trabajo es describir las características del hábitat, así como las especies arbóreas utilizadas para los talladeros, determinando si existe una preferencia por los árboles utilizados.

ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se llevó a cabo en parte de la zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, en el ejido El Limón de Cuachichinola, que se localiza en el municipio de Tepalcingo, localizado al sur del estado de Morelos, México, a 18°31'40'' latitud Norte y 98°56'14'' de longitud Oeste y cuenta con una extensión total de 4,236 hectáreas (Fig. 1).

El clima es cálido subhúmedo, con una marcada época seca en el invierno y otra en el verano; el porcentaje de lluvias invernales es menor al 5% anual (Guizar y Sánchez, 1991), con régimen de lluvias en verano y canícula, donde el porcentaje invernal es menor de 5 mm. La precipitación máxima anual oscila entre 800 y 1000 mm, en septiembre y la mínima se registra en febrero, marzo y diciembre con un valor menor de 5 mm. La región es isotermal, con oscilación de temperaturas entre 20° y 29°C (Rzedowski, 1978), la temperatura más alta se registra en mayo y la más baja en diciembre y enero (INEGI, 1987; Guizar y Sánchez, 1991; Arias y Dorado, 1994).

El tipo de vegetación predominante es la selva baja caducifolia (o bosque tropical caducifolio) que se encuentra entre 900 y 1500 msnm. Su marcada estacionalidad climática, origina que la mayor parte de las especies vegetales pierdan sus hojas por periodos de cinco a ocho meses en la época seca del año (Rzedowski, 1978). Se han registrado 628 especies de plantas vasculares, incluidas en 219 géneros y 83 familias.

Las características fisonómicas de esta selva son el bajo tamaño de sus componentes arbóreos (normalmente de 4 a 10 m, eventualmente hasta 15 m), casi todas las especies pierden hojas durante cinco a siete meses en el año, lo que provoca un enorme contraste en la fisonomía de la vegetación entre épocas lluviosas y de sequía; dominan las especies de hojas compuestas y cubiertas

por abundante pubescencia, el tamaño predominante de las hojas es nanófilo (Maldonado, 1998). Existen asociaciones en arroyos y cañadas compuestas de árboles de talla grande como: Cacahuananche (*Licania arborea*), Jaboncillo (*Sapindus saponaria*), Cuahulote (*Guazuma ulmifolia*), Amate amarillo (*Ficus petiolaris*), Amate prieto (*F. tecolutensis*), Cebollejo (*Daphnopsis americana*), Parota (*Enterolobium cyclocarpum*), Guamuchil (*Pithecellobium dulce*), Tlahuitol (*Lysiloma divaricata*), Palo mulato (*Bursera gryifolia*), Pega hueso (*Euphorbia fulva*), Sauce (*Salix humboldtiana*), entre otros (Maldonado, 1998).

El ejido se dividió para fines de manejo en cuatro áreas (Fig. 1), de acuerdo con los resultados de un estudio previo (Corona, 2003), las cuales se identifican con un número, donde las áreas 1 y 4 son las que presentan un menor grado de transformación, encontrándose alejadas de la sitios de población, con topografía accidentada y con características del hábitat más adecuado para el venado, mientras que las áreas 2 y 3 presentan un mayor grado de modificación, ya que se practica una ganadería rústica y aprovechamiento de leña.

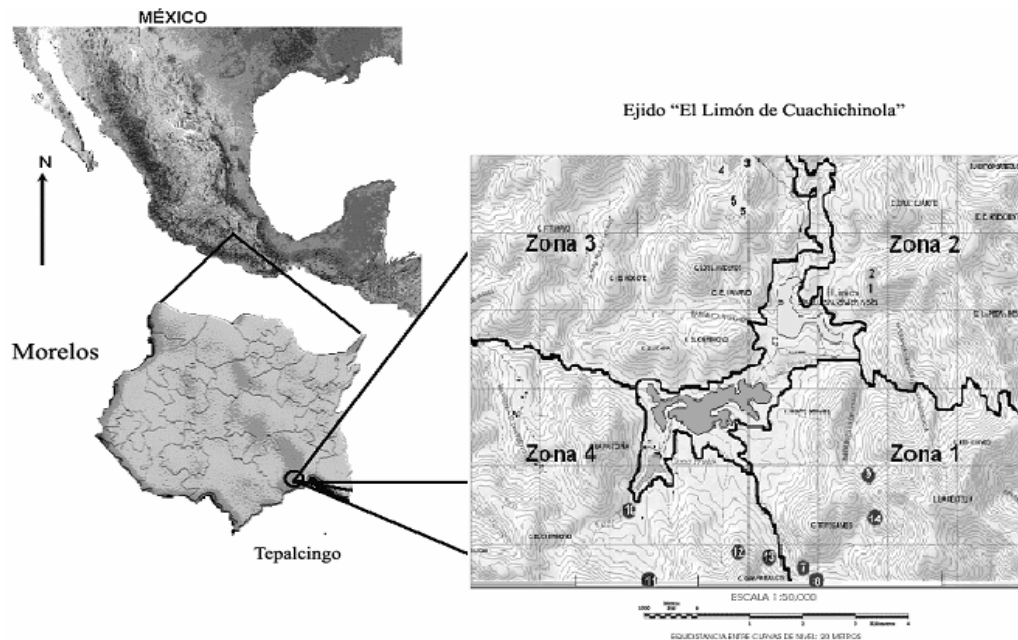


Figura 1. Ubicación del la zona de estudio del ejido El Limón de Cuachichinola, que se localiza en el municipio de Tepalcingo estado de Morelos, México localizado al sur de Morelos a $18^{\circ}31'40''$, latitud Norte y $98^{\circ}56'14''$ de longitud Oeste y cuenta con una extensión total de 4,236 hectáreas. En el mapa topográfico a una escala 1:50000, se pueden ubicar las zonas (de la 1 a la 4) y transectos del 1 al 14 en el área de estudio. **El área de color gris claro** representa la presa más grande del ejido, **la del color gris oscuro** es el área de cultivos agrícolas como maíz y sorgo y en la **zona de color medio blanca** es donde se encuentran los asentamientos humanos.

MÉTODOS

Se identificaron como talladeros todos aquellos árboles que mostraban lesiones por los venados; todos se encontraron en los meses de sequía pues es la época del año en la que se pueden detectar con más facilidad.

Los talladeros fueron registrados aprovechando los transectos de función múltiple, utilizados en otros estudios (Buenrostro-Silva, 2004), y posterior a la época reproductiva (marzo, abril y mayo). Se utilizaron 14 transectos fijos con una longitud de 400 m, éstos fueron colocados al azar en las 4,236 ha del bosque tropical caducifolio del ejido El Limón de Cuachichinola. La distancia promedio de los talladeros a las parcelas más cercanas del transecto fue de 16.5 ± 8.76 m ya que sólo se consideraron los talladeros que eran visibles de manera perpendicular al transecto y se buscaban caminando de derecha a izquierda a lo largo del mismo.

Los datos que se tomaron en cada uno de los talladeros fueron el diámetro del tallado, la altura desde donde inicia hasta donde marcó la última señal y la especie de árbol utilizada. La abundancia relativa en cada zona se obtuvo al agrupar el número de talladeros de cada transecto, dividiéndolo entre un área muestreada aproximada y multiplicada por 10,000 para compensar la menor distancia muestreada de la zona 2. Posteriormente, se realizó un ANOVA de una vía (Statistica 6.0) para comparar la abundancia relativa entre zonas.

Se utilizó un análisis de correlación de Pearson para evaluar el grado de asociación entre la abundancia relativa de talladeros y las variables del hábitat, para lo cual se realizó la transformación arcoseno de los datos de algunas variables ya que se registraron en forma de porcentajes (Zar, 1999).

Se obtuvieron datos sobre la frecuencia relativa (FR) de las especies de árbol en cada transecto con la siguiente fórmula:

$$FR_{arboles} = \frac{\text{Núm. de individuos de una especie}}{\text{Total de individuos tallados de todas las especies}}$$

Asimismo, se obtuvo la FR de las especies utilizadas por los venados como talladeros de la siguiente manera:

$$FR_{talladas} = \frac{\text{Núm. de individuos de una especie tallada}}{\text{Total de individuos tallados de todas las especies}}$$

Para determinar si existe preferencia de utilización como talladero, de alguna especie de árbol en particular, se compararon la frecuencia relativa de ocurrencia de cada especie de árbol tallada con la de la especie en el área muestreada por medio de un análisis de χ^2 .

$$\chi^2 = \sum (O_i - E_i)^2 / E_i$$

Para determinar la preferencia de uso de especies arbóreas como talladeros, se utilizaron los límites de Bonferroni (Byers y Steinhorst, 1984) utilizando la siguiente fórmula:

$$\hat{p}_i - z_{\alpha/2k} \left[\frac{\hat{p}_i (1 - \hat{p}_i)}{n} \right]^{1/2} < \hat{p}_i < \hat{p}_i + z_{\alpha/2} \left[\frac{\hat{p}_i (1 - \hat{p}_i)}{n} \right]^{1/2}$$

Donde:

$\hat{p}_i$: Es la frecuencia relativa de la especie de árbol utilizada como talladero.

$z_{\alpha/2k}$: Es el valor correspondiente al valor de tablas del $\alpha = 0.05 / 2k$;

K es el número de categorías probadas.

RESULTADOS

Abundancia relativa de los talladeros por zonas

Se encontraron 25 talladeros en las 4 zonas (14 transectos). La abundancia relativa de cada una de las zonas de estudio se muestran en la Fig. 2 donde se puede observar que las zonas 1 y 4 son las que poseen la mayor abundancia relativa, aunque no muestran diferencias significativas entre

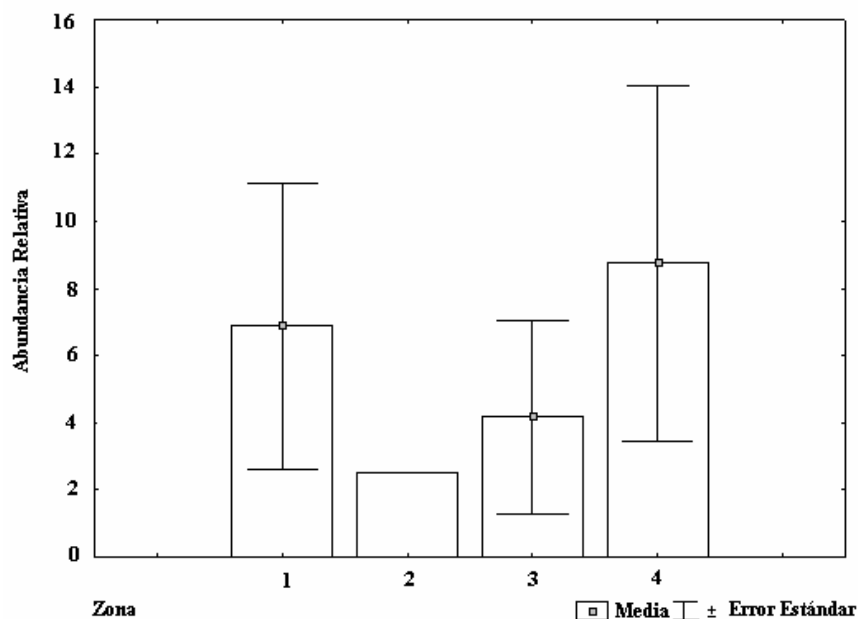


Figura 2. Abundancia relativa de talladeros por km² en cada zona del ejido El Limón de Cuachichinola donde no se observan diferencias estadísticas en el número de talladeros de venados cola blanca en cuatro diferentes zonas de manejo.

zonas ($F = 0.81466$; $g.l.=3$; $P = 0.530907$), debido a la gran varianza de los transectos.

Al realizar una correlación entre las variables de cada zona y su abundancia relativa de talladeros, no se observó ninguna asociación positiva significativa ($P > 0.05$) entre ambas, pero sí una mayor asociación positiva a variables tales como: cobertura horizontal y distancia a veredas, así como una asociación negativa a la variable cobertura vertical de 101-150 cm (Cuadro 1).

Características de los talladeros

Las características descriptivas de cada uno de los talladeros y su ubicación por transecto se muestran en los Apéndices 2 y 3, mientras que los estadísticos descriptivos sobre sus características están en el Cuadro 2.

Cuadro 1. Resultados del coeficiente de correlación de Pearson entre las variables del hábitat y la abundancia relativa de talladeros en cada zona de manejo del ejido El Limón de Cuachichinola donde los números en negritas indican los casos en donde la correlación fue significativa.

Variables		Talladeros
1	Cobertura horizontal (m ²)	0.59
2	Varianza de la cobertura horizontal (m ²)	0.89*
3	Dens. total (d/100m ²)	0.17
4	Riqueza (No. Especies)	0.08
5	Altura promedio de árboles y arbustos (m)	0.22
6	Dist. poblado " El Limón" (m)	0.75
7	Dist. poblado "Los Sauces" (m)	0.78*
8	Dist. a cultivos (m)	-0.04
9	Dist. más cercana a terracería (m)	0.70
10	Pendiente (grados)***	0.24
11	Distancia de los árboles a la parcela (m)	-0.08
12	Índice de visibilidad a una altura de 0-50 cm (%) ***	0.52
13	Índice de visibilidad a una altura de 51-100 cm (%)***	0.16
14	Índice de visibilidad a una altura de 101-150 cm (%)***	-0.93*
15	Índice de visibilidad a una altura de 151-200 cm (%)***	-0.76*
16	Altitud (msnm)	0.05
17	Dist. a la presa de agua (m)	-0.46
18	Dist. más cercana a veredas (m)	0.84*
19	Dist. más cercana a arroyos (m)	-0.58

*Significancia $P=0.05$

***Datos transformados (Zar, 1999).

Cuadro 2. Estadísticos descriptivos de los talladeros de los machos de venados cola blanca en el ejido El Limón de Cuachichinola en una selva baja del estado de Morelos.

	Distancia μ del árbol tallado a la parcela (m)	Diámetro del Árbol tallado (cm)	Altura del tallado del suelo a la última marca (cm)
Promedio	16.95	5.82	70.96
Desviación estándar (SD)	8.76	3.55	17.91

Especies arbóreas utilizadas como talladeros

Nueve especies de árboles fueron utilizadas como talladeros, siendo altamente significativas las diferencias entre el uso y la disponibilidad de las especies arbóreas utilizadas ($\chi^2 = 480.398$, g.l.=8, $P < 0.001$). Los mayores porcentajes de utilización como talladeros fueron registradas en Tlahuitol (*Lysiloma divaricada*) (40%), Guayacán (*Conzattia multiflora*) (16%), y con 8% Cuachalalate (*Amphipterigium adstringens*), Paraca (*Senna skinneri*) y Vara dura, Chichicastle (*Cnidioscolus ureas*), seguido de Quebrahacha (*Lonchocarpus sp.*), Espino Blanco (*Acacia pennatulata*) e Ixtomeca (*Euphorbia schlechtendalii*) con el mismo porcentaje (4%). Al comparar las categorías de especies utilizadas como talladeros y la disponibilidad de las mismas en la zona de estudio, se observó que los venados seleccionan positiva y significativamente al Tlahuitol y Chichicastle, contrariamente seleccionan de manera negativa y significativa a la Ixtomeca (Cuadro 3).

La frecuencia relativa de las especies arbóreas y de las especies utilizadas como talladeros en el área muestreada se presentan en el Cuadro 4 y Fig. 3, mientras que la frecuencia relativa de todas las especies de árboles muestreadas se observa en el Apéndice 1.

Cuadro 3. Límites de Bonferroni obtenidos para definir la preferencia o rechazo de los árboles utilizados como talladeros por el venado cola blanca

Especie	Proporción esperada de uso (P_{io})	Proporción real utilizada (P_i)	Intervalos de Bonferroni para P_i		
Tlahuitol	0.153	0.4	0.262	$\leq P_i \leq$	0.502*
Guayacan	0.143	0.16	0.057	$\leq P_i \leq$	0.237
Cuachalalate	0.099	0.08	0.004	$\leq P_i \leq$	0.137
Paraca	0.023	0.08	0.004	$\leq P_i \leq$	0.137
Vara dura	0.086	0.08	0.004	$\leq P_i \leq$	0.137
Chichicastle	0.002	0.08	0.004	$\leq P_i \leq$	0.137*
Quebrahacha	0.004	0.04	-0.015	$\leq P_i \leq$	0.081
Espino Bco.	0.021	0.04	-0.015	$\leq P_i \leq$	0.081
Ixtomeca	0.468	0.04	-0.015	$\leq P_i \leq$	0.081*

*Indica diferencia a $P < 0.001$.

Cuadro 4. Frecuencia relativa de las especies arbóreas y porcentaje de frecuencia de las especies que fueron talladas en el área muestreada.

Especie	FR de la especie arbórea	FR de tallado
Tlahuitol	0.080	0.400
Guayacan	0.075	0.160
Cuachalalate	0.052	0.080
Paraca	0.012	0.080
Vara dura	0.045	0.080
Chichicastle	0.001	0.080
Quebrahacha	0.002	0.040
Espino Blanco	0.011	0.040
Ixtomeca	0.245	0.040

Frecuencia de uso contra frecuencia de la especie

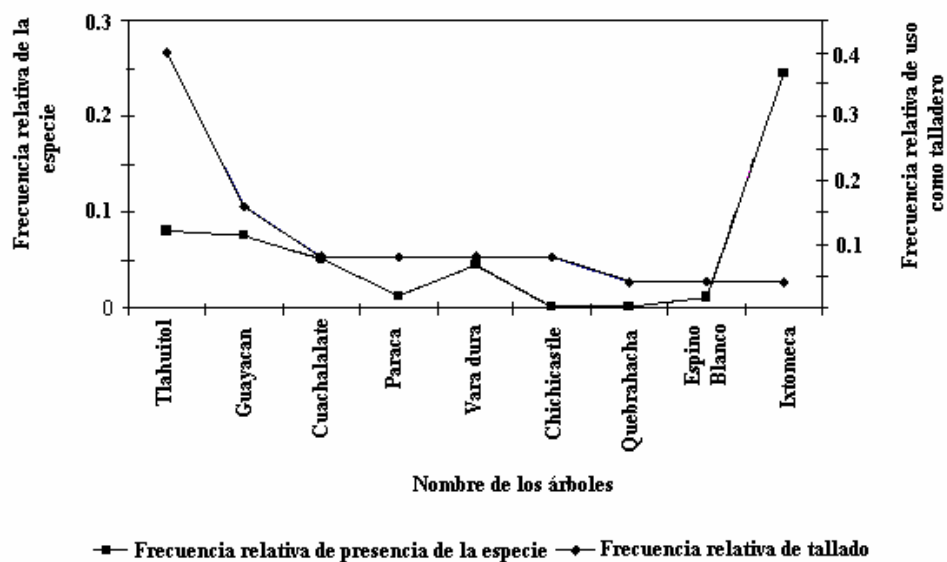


Figura 3. Frecuencia relativa de las especies arbóreas contra frecuencia relativa de especies utilizadas como talladeros



DISCUSIÓN

La abundancia relativa de talladeros en cada zona no muestra diferencias significativas en ellas, sin embargo, se puede observar que las zonas 1 y 4 presentan mayor abundancia; estas zonas, sobre todo la 1, son las que poseen las mejores características del hábitat, en cuanto a cobertura, biomasa, riqueza y diversidad de especies (Corona, 2003), y el menor grado de segregación durante el periodo reproductivo (Buenrostro-Silva, 2004). Por lo que la presencia de talladeros ayuda a ubicarlos como sitios importantes en los procesos reproductivos de esta especie. Si bien a lo largo de todo el ámbito hogareño de los machos se pueden encontrar talladeros hay mayor preferencia de ciertos lugares y de ciertas especies de plantas (Benner y Bowyer, 1988; Kroll y Whittington, 1998).

Para esta selva baja manejada se encontró que la presencia de talladeros está correlacionada de manera positiva con la distancia a veredas de uso humano y poblados, por lo que definitivamente estas actividades tienen influencia sobre la distribución de los sitios donde se inicia el proceso reproductivo de los machos en la zona de estudio.

Moore y Marchinton (1974) y Miller *et al.* (1987) mencionan que los árboles tallados se encuentran en áreas estratégicas del hábitat, a lo largo de los senderos y cercanos a echaderos, zonas con buena disponibilidad de alimento, cruce de ríos o arroyos, en las cuevas más empinadas en terrenos montañosos. De la misma manera, la estructura de edades de los machos y la selección de especies de árboles utilizadas como talladeros son características que tienen efectos significativos sobre las actividades relacionadas con el celo, así como la distribución, abundancia y agregación de los talladeros.

Moore y Marchinton (1974) y Miller *et al.* (1987) mencionan que la mayoría de los talladeros son realizados por machos dominantes más que por los subordinados y que sirven para expresar dominancia antes o durante la época reproductiva (Moore y Marchinton, 1974; Kile y Marchinton, 1977; Nielsen *et al.*, 1982; Ozoga y Verme, 1985), mientras que aquellos talladeros con residuos metabólicos del animal, pueden servir para advertir su condición fisiológica a potenciales rivales (McCullough, 1969; Coblentz, 1976). Miller *et al.* (1987) sugieren que el papel de los talladeros sobre una extensa área ayuda a minimizar los encuentros agonísticos entre machos.

Los machos no tallan con frecuencia uniforme durante su viaje a lo largo de su área de actividad ya que sus niveles de testosterona son mayores cuando despiertan y tienen poco reprimida su agresividad, por lo que tallan en puntos próximos a sus echaderos. Durante sus movimientos, mientras buscan comida, comen y se tallan. Aunque cada vez se mueve más lejos de su echadero, su agresividad disminuye y sus tallados empiezan a ser más lejanos y menos frecuentes (Kroll y Whittington, 1998). Lincoln *et al.* (1972) mostraron que los niveles de testosterona afectan el comportamiento agresivo social, asimismo West y Nordan (1976) sugieren que la dominancia y la agresión afectan la producción de testosterona y Miller *et al.* (1987) sugirieron que la testosterona estuvo con mayor frecuencia asociada con pautas de comportamiento agresivo, mientras que la posición de dominancia aparentemente estuvo más afectada por otras variables incluyendo el peso, tamaño de las astas, edad y experiencia así como los niveles de testosterona.



Ozoga y Verme (1985) reportan que los machos juveniles marcan con menor frecuencia que los machos adultos, y que empiezan a marcar más tarde que los maduros durante el periodo de celo. También sugieren que las marcas con desechos orgánicos son muy especializadas y características de los machos maduros física y conductualmente, y está correlacionado con altos estatus de dominancia.

Un punto importante a considerar en el futuro es que este comportamiento está íntimamente ligado a los procesos de selección sexual de la especie, al modificarlos, cabría esperar cambios importante en estos procesos, sobre todo porque en el caso de los cola blanca se ha documentado que estas características sexuales secundarias están ligadas a señales de la calidad genética del macho (Ditchkoff *et al.*, 2001).

Desde un punto de vista de manejo es posible que las zonas con mayor presencia de talladeros estén correlacionadas con una mayor densidad de machos dominantes (los cuales son considerados como animales trofeos en la cacería deportiva).

Las especies arbóreas que con mayor frecuencia son utilizadas como talladeros, coinciden con las de menor dominancia relativa, lo que indica una preferencia por los venados; el Tlahuitol, es de las especies más elegidas. Maldonado (1998) menciona que la baja densidad de este árbol es por su utilización en la construcción y como combustible, lo que ha provocado que sea de las especies con una extracción masiva; por lo que sus poblaciones naturales han sido afectadas y las distancias para su extracción cada vez sean más alejadas de los poblados. Lo que coincide con los resultados de este estudio, en donde las zonas con mayor número de talladeros son las que se encuentran más alejadas.

Kile y Marchinton (1977) y Nielsen *et al.* (1982), mencionan que las especies con pocas ramas o corteza, así como las aromáticas fueron las preferidas para talladeros, lo cual corresponde a las características descritas para el Tlahuitol en la zona de estudio. Maldonado (1998), menciona como características del Tlahuitol y Guayacán que son árboles que pertenecen a la familia Fabaceae, miden hasta 12 m de altura, son largos, angostos y un poco curvos. Son utilizados por los habitantes del ejido para la construcción como postes y horcones en viviendas rurales además de que es una especie muy utilizada para cocinar, porque no produce humo por lo que su abundancia se ha visto disminuida en las zonas cercanas a los poblados.

El diámetro de los árboles utilizados como talladeros fue en promedio de 5.82 cm. Kroll (1998) menciona que calcular cuándo fue hecho un talladero y sus medidas nos da un indicio de la edad de los machos, cómo viajan y cómo cambian sus patrones en el tiempo.

CONCLUSIONES

La asociación entre algunas de las variables del hábitat y la abundancia relativa de talladeros nos confirma, una vez más, que las zonas 1 y 4 son los sitios utilizados para la reproducción y que tienen las mejores características.

Los machos en esta selva baja presentan una preferencia por algunas de la especies de árboles,

en particular por el Tlahuitol y Chichicastle, como especies para tallarse, por lo que la abundancia de éstos dentro de la zona de estudio podría estar jugando un importante papel en la elección de los machos y sus zonas de actividad. Asimismo las preferencias por árboles con un diámetro promedio de 5 cm.

La distribución de los talladeros está correlacionada de manera positiva con la distancia a poblados y a zonas de uso humano, y son sitios con buena cobertura a una altura entre 101 a 150 cm lo que, además, les proporciona protección. Por lo que la presencia de talladeros podría ser un buen indicador de sitios utilizados por los machos al inicio de su proceso reproductivo y, por lo tanto, puede definir zonas de conservación y/o aprovechamiento.

LITERATURA CITADA

- Arias, D. M. y O. Dorado. 1994. Reserva triestatal de la cuenca del Río Balsas, Pp. 317-332, in *Retos de la Ecología en México*. Memoria de la 1a Reunión de Delegados y Procuradores del Ambiente. Miguel Ángel Porrúa. México, DF.
- Atkeson, T. D. y R. L. Marchinton. 1982. Forehead glands in white-tailed deer. *Journal of Mammalogy*, 63:613-617.
- Benner, J. M. y R. T. Bowyer 1988. Selection of tree for rubs by white-tailed deer in maine. *Journal of Mammalogy*, 69:624-627.
- Buenrostro-Silva, A. 2004. *Segregación sexual y su relación con la calidad de la dieta del venado cola blanca (Odocoileus virginianus mexicanus) en el Ejido "El Limón", Tepalcingo, Morelos*. Tesis de maestría. Instituto de Ecología AC.
- Byers, R. C. y R. K. Steinhorst. 1984. Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management*, 48:1050-1053.
- Clutton-Brock, T. H., G.R. Lanson y F. E. Guinness. 1987. Sexual segregation and density-related changes in habitat use in male and female red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology*, 211:275-289.
- Coblentz, 1976. Functions of scent urination in ungulates with special references to feral goats (*Capra hircus L.*). *American Naturalist*, 110:549-557.
- Corona, P. 2003. Bases Biológicas para el aprovechamiento del venado cola blanca en el ejido el Limón de Cuachichinola, Municipio de Tepalcingo, Morelos. Tesis de maestría. Instituto de Ecología AC.
- Cowan, I. McT. y V. Geist. 1961. Aggressive behavior in deer of the genus *Odocoileus*. *Journal of Mammalogy*, 42:522-526.
- Ditchkoff, S. S., Lochmiller, R. L., Masters, R. E., Hooper S. R., y R. A. Van Den Bussche 2001. Major-histocompatibility-complex- associated variation in secondary sexual trait of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*): Evidence for good-genes advertisement. *Evolution*, 55:616-625.
- Galindo, L. y M. Weber. 1998. *El venado de la Sierra Madre Occidental*. Ecología, Manejo y

Conservación. EDICUSA-CONABIO. México.

- Geist, V. 1981. Behavior: adaptative strategies in mule deer. Pp. 156-223, in *Mule and Black-tailed deer of North America*. (O. C. Wallmo, eds.). Univ. Nebraska Press. Lincoln.
- Geist, V. 1998. White-tailed deer and Mule deer. Pp. 255-301, in *Deer of the world their evolution, behaviour, and ecology* (V. Geist ed.). Harrisburg PA: Stackpole Book.
- Guizar, N. E. y A. Sánchez V. 1991. *Guía para el reconocimiento de los principales árboles del Alto Balsas*. Universidad Autónoma de Chapingo. Estado de México.
- Hirth, D. H. 1977. Social behaviour of white-tailed deer in relation to habitat. *Wildlife Monographs*, 53:1-55.
- INEGI. 1987. Síntesis geográfica nomenclátor y anexo cartográfico del estado de Morelos. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México, DF.
- Kile, T. L. y R. L. Marchinton. 1977. White tailed deer rubs and scrapes: spatial, temporal and physical characteristics and social role. *American Midland Naturalist*, 97:257-266.
- Kroll, C. J. y G. Whittington. 1998. *The art & science of patterning whitetails*. Institute for White-tailed Deer Management and Research Center for Applied studies in Forestry. College of Forestry. Stephen F. Austin State University. Texas.
- Lincoln, G. A., F. Guiness y R. V. Short. 1972. The way in which testosterone controls the social and sexual behaviour of the red deer stag (*Cervus elaphus*). *Hormone Behaviour*, 3:375-396.
- Maier, R. C. 2001. *Comportamiento animal. Un enfoque evolutivo y ecológico*. Mc Graw Hill.
- Maldonado, A. B. 1998. *Manejo de recursos etnoflorísticos y participación comunitaria en la Sierra de Huautla*. Tesis de maestría. Escuelas de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Marchinton, R. L. y D. H. Hirth. 1984. Behavior. Pp. 129-168, in *White tailed deer: ecology and management*. (L. K. Halls, ed.). Harrisburg, Pa. Stackpole Books.
- McCullough, D. R. 1979. The George Reserve deer herd. *Univ. of Michigan Press, Ann Arbor*.
- McHugh, T. 1958. Social behaviour of the American buffalo (*Bison bison bison*). *Zoology*, 43:1-40.
- Miller, K. V., R. L. Marchinton, J. K. Forand y L. K. Johansen. 1987. Dominance, testosterone levels, and scraping activity in a captive herd of white-tailed deer. *Journal of Mammalogy*, 68:812-817.
- Moore, W. G. y R. L. Marchinton. 1974. Parking behaviour and its social function in White-tailed deer. Pp. 447-456, in *The behaviour of ungulates and its relation to management*. (V. Geist y F. R. Walther, eds.) Vol 1. IUCN New Ser. Publ. 24. Morges Switz.
- Nielsen, D. G., M. J. Dunlap y K. V. Miller. 1982. Pre-rut rubbing by white-tailed bucks: nurse damage, social role, and management options. *Wildlife Society Bulletin*, 10:341-348.
- Ozoga, J. J. y L. J. Verme. 1985. Comparative breeding behavior and performance of yearling vs. Prime-age white-tailed bucks. *Journal Wildlife Management*, 49:364-372.
- Ramírez-Lozano, G. R. 2004. *Nutrición del venado cola blanca*. Universidad Autónoma de Nuevo León/Unión Ganadera Regional de Nuevo León/ Fundación Produce, Nuevo León, AC. Monterrey, México.



- Rzedowski, J. R. 1978. *Vegetación de México* Limusa. México, DF.
- Sargent, R. C. y M. R. Gross 1985. Parental investment decision rules and the concorde fallacy. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17:43-45.
- Stewart, B. S. 1997. Ontogeny of differential migration and sexual segregation in northern elephant seals. *Journal of Mammalogy*, 78:1101-1116.
- Watson, P. J. y R. Thornhill 1994. Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 9:21-25.
- West, N. O. y H. Nordan. 1976. Hormonal regulation of reproduction and the antler cycle in the male Columbian black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). Part I. Seasonal changes in the histology of the reproductive organs, serum testosterone, sperm production, and the antler cycle. *Canadian Journal Zoology*, 54:1617-1636.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice-Hall.



APÉNDICES

Apéndice 1. Valores de la frecuencia relativa de las especies de árboles que se encontraron y frecuencia de uso como talladeros en la selva baja manejada de la comunidad ejido El Limón de Cuachichinola.

Nombre científico	Nombre común	Frecuencia relativa	Frecuencia de Tallado
<i>Acacia cochliacantha</i>	Cubata	0.0199	0.00
<i>Acacia farnesiana</i>	Huizache	0.0005	0.00
<i>Acacia pennatulata</i>	Espino blanco	0.0109	0.04
<i>Agave angustifolia</i>	Maguey	0.0009	0.00
<i>Amphipterigium adstringens</i>	Cuachalate	0.0520	0.08
<i>Arrabidaea patellifera</i>	Bejuco	0.0014	0.00
<i>Asclepias curassavica</i>	Venenillo	0.0018	0.00
<i>Bunchosia canescens</i>	Nanche de perro	0.0249	0.00
<i>Bursera bipinnata</i>	Copal chino	0.0005	0.00
<i>Bursera copallifera</i>	Copal	0.0258	0.00
<i>Bursera sp</i>	Cuajote rojo	0.0032	0.00
<i>Busera grandifolia</i>	Palo mulato	0.0014	0.00
<i>Ceiba aesculifolia</i>	Pochote	0.0059	0.00
<i>Celtis caudata</i>	Tzatzanacle	0.0059	0.00
<i>Cnidoscolus urens</i>	Chichicaxtle	0.0009	0.08
<i>Combretaceae</i>	Chupamirto	0.0018	0.00
<i>Comocladia engleriana</i>	Tecatlia/Hincha huevos	0.0005	0.00
<i>Conzattia multiflora</i>	Guayacan	0.0751	0.16
<i>Coursetia glandulosa</i>	Tepechoco	0.0014	0.00
<i>Crescentia alata</i>	Cuatecomate	0.0018	0.00
<i>Crotalaria pumila</i>	Chipil	0.0081	0.00
<i>Desmodium sericophyllum</i>	Guajito/huajillo	0.0014	0.00
<i>Diospyros verae-crucis</i>	Zapotillo	0.0009	0.00
<i>Diphysa robinoides</i>	Chicharroncillo	0.0009	0.00
<i>Dodonaea viscosa</i>	Chapulhixtle	0.0054	0.00
<i>Euphorbia fulva</i>	Palo de oro/Pega hueso	0.0023	0.00
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	Ixtomeca	0.2451	0.04
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	Palo dulce	0.0172	0.00
<i>Gauzama ulmifolia</i>	Cuahulote	0.0136	0.00
<i>Gliricidia sepium</i>	Mata rata	0.0005	0.00
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	Palo de Brasil	0.0014	0.00

**Apéndice 1.- Continuación**

<i>Helicarpus microcarpus</i>	Cuahulahuá	0.0145	0.00
<i>Heteropterys cotinifolia</i>	Coralillo	0.0018	0.00
<i>Ipomea arborescens</i>	Cazahuat	0.0357	0.00
<i>Ipomea pauciflora</i>	Cazahuat amarillo	0.0005	0.00
<i>Jacaratia mexicana</i>	Bonete	0.0005	0.00
<i>Jacquinia aurantiaca</i>	Palo Justero	0.0023	0.00
<i>Lantama involucrata</i>	Manzanita	0.005	0.00
<i>Lantana camara</i>	Manzana	0.0280	0.00
<i>Leucaena macrophylla</i>	Guaspelon	0.0027	0.00
<i>Lonchocarpus sp.</i>	Quebracha	0.0023	0.04
<i>Lysiloma acapulcense</i>	Tepeguaje	0.0194	0.00
<i>Lysiloma divaricata</i>	Tlahuitol/Tepemezquite	0.0801	0.40
<i>Malpighia mexicana</i>	Guachocote/guajocote	0.0154	0.00
<i>Mimosa albida</i>	Uña de gato	0.0018	0.00
<i>Mimosa benthamii</i>	Tecolhuixtle	0.0443	0.00
<i>Montanoa tomentosa</i>	Cuilot	0.0466	0.00
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	Garambuyo	0.0005	0.00
<i>Opuntia atropes</i>	Nopal	0.0145	0.00
<i>Pachycereus weberi</i>	Organo	0.0090	0.00
<i>Parmentiera edulis</i>	Cuaxilotl/cuajilot	0.0065	0.00
<i>Pithecellobium acatlense</i>	Cola de Ivan	0.0008	0.00
<i>Pseudosmodigium perniciosum</i>	Cuajiot	0.0077	0.00
<i>Pterocarpus orbiculatus</i>	Llor sangre	0.0014	0.00
<i>Quercus castanea</i>	Encino	0.0131	0.00
<i>Quercus glaucoides</i>	Encino prieto	0.0018	0.00
<i>Randia echinocarpa</i>	Granjel	0.0014	0.00
<i>Ruprechtia fusca</i>	Guayabillo	0.0036	0.00
<i>Sapium macrocarpum</i>	Venenillo	0.0072	0.00
<i>Senna skinneri</i>	Paraca	0.0122	0.08
<i>Serjania schiedeana</i>	Palo tres costillas	0.0009	0.00
<i>Spondia mombin</i>	Ciruelo	0.0032	0.00
<i>Stenocereus dumortieri</i>	Pitahayo	0.0005	0.00
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	Tlamiahual	0.0041	0.00
<i>Tagetes erecta</i>	Cacaloxochil	0.0009	0.00
<i>Thevetia thevetioides</i>	Ayoyote	0.0081	0.00
<i>Trichilia hirta</i>	Tapaqueo	0.0054	0.00

**Apéndice 1.- Continuación**

<i>Vitex pyramidata</i>	Canelillo	0.0009	0.00
<i>Wimmeria persicifolia</i>	Guayabilla	0.0113	0.00
<i>Zapoteca formosa</i>	Vara negra	0.0009	0.00
No identificada	Candelerillo	0.0014	0.00
No identificada	Acacia cuata	0.0005	0.00
No identificada	Jedundillo	0.0018	0.00
No identificada	Retoño plateado	0.0005	0.00
No identificada	Roso	0.0005	0.00
No identificada	Vara cebada	0.0005	0.00
No identificada	Vara de agua	0.0054	0.00
No identificada	Vara dura	0.0448	0.08
		1.0000	1.000

Apéndice 2. Características descriptivas del árbol usado en de cada uno de los talladeros encontrados en la zona de estudio.

Núm. de talladero	Diámetro del Tallado en el árbol (cm)	Alto del tallado (cm)	Especie de árbol
1	1.50	69	Tlahuitol
2	7.00	68	Tlahuitol
3	17.00	75	Cuachalalate
4	6.50	62	Paraca
5	5.00	118	Guayacan
6	2.50	70	Quebracha
7	2.50	70	Tlahuitol
8	3.50	68	Tlahuitol
9	3.50	84	Chichicastle
10	2.00	53	Chichicastle
11	6.00	68	Vara dura
12	2.50	118	Vara dura
13	6.00	80	Guayacan
14	2	70	Tlahuitol
15	5	64	Tlahuitol
16	10	75	Tlahuitol
17	10	65	Tlahuitol
18	3	67	Espino Bco.
19	7	60	Tlahuitol
20	7	78	Tlahuitol
21	11	90	Cuachalalate
22	8	40	Guayacan
23	7	62	Guayacan
24	6.1	50	Paraca
25	4	50	Ixtomeca



Zona	Núm.	Altitud msnm	Pendiente (grados)	Cobertura vertical (cm)				Cobertura Horizontal (m²)	Talladeros No.
				0-50	50-100	100-150	150-200		
2	1	1420.0	25.62	37.64	37.17	46.43	46.03	134.6	2
2	2	1430.0	17.36	43.85	40.86	46.89	41.44	120.8	0
3	2	1400.0	8.72	53.43	45.00	54.03	48.16	169.8	1
3	3	1360.0	10.14	48.73	48.45	47.75	45.86	47.0	3
3	4	1420.0	34.2	41.44	40.28	44.31	42.88	66.5	1
3	5	1420.0	21.39	42.88	38.82	43.28	39.82	60.8	0
1	6	1460.0	14.89	45.17	41.55	45.74	41.44	59.7	3
1	7	1360.0	26.42	48.45	44.89	46.15	45.29	236.1	0
1	8	1380.0	31.37	54.94	50.77	48.16	42.88	285.5	5
4	9	1230.0	29.67	54.03	43.28	55.55	48.16	132.6	0
4	10	1320.0	39.93	48.45	38.53	53.43	48.33	71.6	2
4	12	1460.0	25.15	30.98	34.02	31.82	29.33	100.7	1
4	13	1320.0	22.06	34.63	26.57	35.37	27.62	32.6	5
1	14	1500.0	16.22	37.35	30.33	30.33	27.97	60.8	2
Total									25



DIETA Y ABUNDANCIA RELATIVA DEL COYOTE (*Canis latrans*) EN UN BOSQUE TEMPLADO DE LA SIERRA NORTE DE OAXACA, MÉXICO

Alejandra Cruz-Espinoza, Graciela González Pérez y Antonio Santos-Moreno

Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Hornos # 1003. CP 71230 Sta. Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México. CE: acruzespinoza@yahoo.com.mx (ACE); ggonzalezp@ipn.mx (GGP); asantosm90@hotmail.com (ASM).

Resumen: Se estudió la dieta y abundancia relativa del coyote (*Canis latrans*) a través de material fecal, en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. Las heces fueron colectadas mensualmente por un año, en cuatro transectos de 2 km cada uno y agrupadas en estaciones seca y lluviosa. La abundancia relativa total observada en la estación lluviosa fue de 3.25 heces/km, con un promedio de 0.65. En la seca, la abundancia relativa fue de 1.87 heces/km, con un promedio de 0.46. No hubo diferencias significativas entre ambas estaciones. En la dieta, fueron identificadas 16 especies presa de cuatro grupos taxonómicos. Nuestros resultados muestran que en la dieta anual del coyote, los mamíferos fueron la presa principal (80.55%), seguidos de los artrópodos (10.67%), los pastos (4.85%) y las aves (3.88%). La especie más importante fue el conejo *Sylvilagus floridanus* (23.33%), seguido por el venado cola blanca *Odocoileus virginianus* (13.6%). Los grupos más consumidos en la estación seca fueron los lagomorfos y roedores, con 29.41% cada uno. Las especies más importantes en la estación lluviosa fueron *O. virginianus* (38.88%), seguido de *S. floridanus* (8.33%). No hubo diferencias significativas en el consumo de presas entre estaciones.

Palabras clave: Coyote, *Canis latrans*, dieta, abundancia relativa, Oaxaca.

Abstract: We studied the diet and relative abundance of coyote (*Canis latrans*) through of scats, in Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. The scats were collected monthly by one year, in four 2 km transects. The scats were grouped in dry and rainy seasons. The total relative abundance observed in the rainy season was 3.25 scats/km, with an average of 0.65. In dry season the relative abundance was 1.87 scats/km, with an average of 0.46. There was no significant variation between seasons. In the diet, 16 prey species from four taxonomic groups were identified. Our results showed that in the annual diet of coyote the mammals were the main prey (80.55%), followed by arthropods (10.67%), grasses (4.85%), and birds (3.88%). The more important specie was the rabbit *Sylvilagus floridanus* (23.33%), followed by the white tailed deer *Odocoileus virginianus* (13.6%). The groups most eaten in the dry season were lagomorphos and rodents, with 29.41% each one. The most important species in the rainy season was *O. virginianus* (38.88%), followed of *S. floridanus* (8.33%). There was no significant variation in prey consumption between seasons.

Key words: Coyote, *Canis latrans*, diet, relative abundance, Oaxaca.



INTRODUCCIÓN

El coyote (*C. latrans*) es originario de las sabanas y áreas abiertas de la zona central y oeste de Estados Unidos (Vaughan y Rodríguez, 1986), tiene una amplia distribución geográfica, desde Alaska hasta Panamá (Hall, 1981; Vaughan y Rodríguez, 1986). En México se distribuye en todo el país (Sosa-Escalante *et al.*, 1997). Históricamente, ha ocupado diversos hábitats naturales: pastizales, praderas, laderas semiáridas, bosques templados y tropicales y desiertos (Gier, 1975; Bekoff, 1977). Como depredador dominante, las variaciones positivas o negativas en el tamaño de sus poblaciones producen efectos en cascada sobre las comunidades de depredadores medianos y presas (Hidalgo-Mihart, 2004). Son controladores de poblaciones de las especies que conforman su dieta, como lagomorfos y roedores que, en ocasiones, se convierten en plaga (Aranda *et al.*, 1995) y contribuyen, además, a la eliminación de carroña (Ceballos y Miranda, 2000).

Los coyotes son considerados depredadores generalistas debido a que se nutren de una amplia variedad de alimentos que incluyen mamíferos, artrópodos, reptiles, peces, aves, anfibios e invertebrados y vegetales (Bekoff, 1977; Bekoff y Well, 1980; Gier, 1975). Los componentes alimenticios varían de acuerdo con la zona, la época del año y la disponibilidad de las presas. El patrón de dieta del coyote se puede analizar por el tipo de bioma, en zonas templadas, áridas y semiáridas; las presas principales son los mamíferos (Servín y Huxley, 1991; Arnaud, 1993; Hernández y Delibes, 1994; Hernández *et al.*, 1994; Aranda *et al.*, 1995; Hernández *et al.*, 2002). En zonas tropicales la materia vegetal alcanza porcentajes altos y, de hecho, llega a ser el principal componente en la dieta (Hidalgo-Mihart *et al.*, 2001; Guerrero *et al.*, 2002; Guerrero *et al.*, 2004). En algunas zonas, los artrópodos y reptiles llegan a ser un alimento importante en la dieta del coyote en algunas épocas del año (Hernández *et al.*, 1994; Grajales-Tam *et al.*, 2003). El periodo reproductivo de la especie también se relaciona con las variaciones temporales en su dieta (Servín, 2000).

Se ha documentado que el coyote depreda sobre animales de interés cinegético, animales domésticos y, en ocasiones, causa daño a los cultivos agrícolas, de ahí que se le considere una especie perjudicial para las actividades del ser humano (Bekoff y Wells, 1980). En México existen pocos datos publicados en donde se haya evaluado el impacto hacia estas especies y hacia los cultivos (Aranda *et al.*, 1995). No obstante, la presencia de restos de venado y ganado doméstico en las heces de coyote ha propiciado medidas de control en contra de este depredador (López y Badii, 2000).

Aunque esta especie ha sido ampliamente estudiada en distintos ambientes de Norte América, existen muy pocos trabajos sobre su alimentación en zonas subtropicales. El presente trabajo se realizó en un bosque templado de la Sierra Norte de Oaxaca, en la zona más alta de distribución del coyote (3,220 msnm). Se presentan los resultados sobre la dieta y la abundancia relativa y su variación en la época húmeda y seca en un bosque templado de la Sierra Norte de Oaxaca.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área natural comunal protegida de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, México se ubica entre los meridianos 96° 36' y 96° 39' o y entre los paralelos 17° 09' y 17° 11' 30" N (Castaños, 2000). Forma parte de la provincia Sierra Madre Sur y de la subprovincia Sierras Orientales (Fig. 1). La altitud varía de 2,270 a 3,220 m. El 43% del área se ubica arriba de los 2900 m y constituye la parte menos accidentada de la unidad protegida (Castaños, 2000). El clima se clasifica como c(w) templado subhúmedo con lluvias en verano. La temperatura media anual oscila entre los 11 y los 16° c y la precipitación media anual, entre 600 a 1300 mm. Se han identificado los siguientes tipos de vegetación: bosque de coníferas, pinar de altura, asociaciones de oyamel-pino-encino y de pino-encino, encinares, asociación de *Pseudotsuga menziessi* var *oaxacana* con encino-pino y en superficies pequeñas encino-pino-oyamel y galería en arroyos (Castaños, 2000).

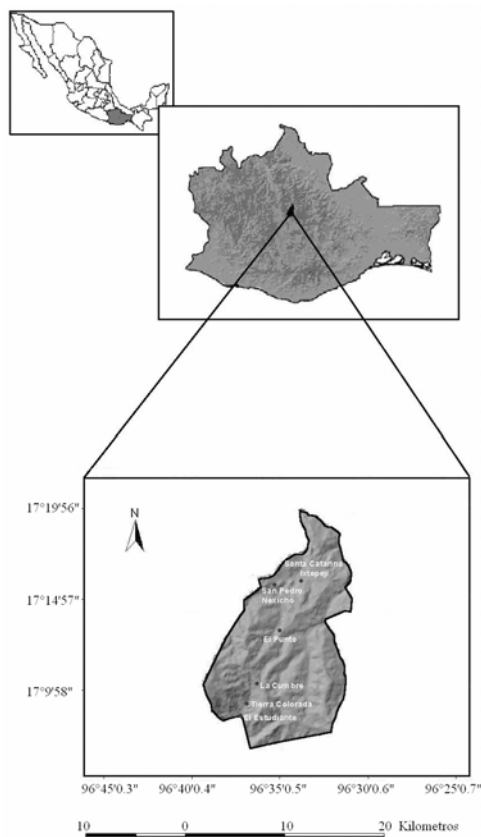


Figura 1. Ubicación geográfica del municipio Santa Catarina Ixtepeji, Distrito de Ixtlán en la Sierra Madre de Oaxaca. Los puntos negros indican la localización de la cabecera municipal y algunas agencias.



Método de muestreo

Se establecieron cuatro transectos en caminos y brechas del área protegida, con una longitud de dos kilómetros cada uno. Para el análisis de la dieta se recolectó la materia fecal mensualmente, de marzo de 2002 a agosto de 2003. La identificación del material se hizo con base en su tamaño y color, considerando los criterios propuestos por Aranda (2000). Para estimar la abundancia relativa, se utilizó el método indirecto de conteo de excrementos. Para ello se recorrió una vez al mes cada transecto. El periodo de muestreo fue de agosto de 2002 a agosto de 2003.

Para conocer la abundancia relativa (AR) de las heces de coyotes, en cada temporada se utilizó la fórmula: $AR = \text{Número de heces encontradas en cada transecto entre los kilómetros recorridos en cada transecto por temporada}$. Para determinar el grado de significancia de las diferencias entre temporadas, tanto en la abundancia como en la dieta, se utilizó la prueba no paramétrica de suma de rangos de Wilcoxon (Hollander y Wolfe, 1973) con corrección para los casos de rangos empatados y que tiene como estadístico de prueba z .

La identificación de los alimentos que fueron consumidos por el coyote se realizó examinando los componentes de las heces colectadas durante las estaciones lluviosa (junio a noviembre) y seca (diciembre a mayo). Se utilizó el método de segregación manual (Korschgen, 1987). Para facilitar la separación y quitar la mucosidad, se remojó el material fecal por separado en bolsas de plástico con agua y detergente durante 24 horas. Posteriormente, se lavaron y se dejaron secar a temperatura ambiente. De cada excremento se separaron pelos, huesos, dientes, garras, exoesqueletos, plumas y material vegetal. Los componentes se clasificaron en: 1) mamíferos, 2) aves, 3) artrópodos y 4) vegetales.

La determinación taxonómica de las especies de mamíferos se llevó a cabo comparando los restos de pelos, garras y dientes con los ejemplares de piel y cráneo depositados en la Colección Mastozoológica del CIIDIR-IPN, Unidad Oaxaca. En el caso de los pelos, se hicieron preparaciones de la cutícula y fueron comparados con los ejemplares de la misma colección y con claves de identificación (Arita y Aranda, 1987; Monroy-Vilchis y Rubio-Rodríguez, 2003). Las aves fueron identificadas por los restos de plumas, y los artrópodos por la presencia de patas y exoesqueletos.

La identificación de las especies presa se hizo hasta el nivel taxonómico más bajo posible. En el caso de los mamíferos se llegó hasta el de género o especie. Las aves fueron ubicadas en una sola categoría (aves), debido a que los elementos encontrados no fueron suficientes para una determinación más específica. El material vegetal consistió únicamente de pasto por lo que se agrupó en una sola categoría (gramíneas).

Para cuantificar la importancia de las presas encontradas en las muestras se usaron como estimadores la frecuencia de aparición (F_a) y el porcentaje de aparición (P_a) de cada especie en las muestras:

$$F_a = f_i / N \times 100$$

En donde f_i = número de veces en las que aparece la especie presa i y N = número total de heces analizadas. Con esta fórmula se obtiene la frecuencia de aparición de cada especie presa en relación

con el número total de heces representada en porcentaje, se utilizó para fines de comparación con otros estudios. Asimismo se determinó el porcentaje de aparición para apreciar la frecuencia del consumo de cierta especie con respecto a las demás (Maher y Brady, 1986) expresado como:

$$Pa = f_i / F \times 100$$

En donde, f_i = número de veces en las que aparece la especie i y F = número total de apariciones de todas las especies en todos los excrementos, que se obtiene sumando todas las f_i . Es la manera de saber qué presa o presas son utilizadas con mayor frecuencia por la especie en estudio con relación a las demás (Maher y Brady, 1986).

RESULTADOS

Dieta anual

Se analizaron 73 heces. La categoría con el mayor porcentaje de aparición fue la de los mamíferos (80.55%), seguido de los artrópodos (10.67%), las gramíneas (4.85%) y las aves (3.88%; Cuadro 1). Dentro del grupo de los mamíferos, los lagomorfos fueron las presas más importantes (22.33%), seguido de los roedores (22.31%), los ungulados silvestres (13.6%) y el ganado bovino (11.65%). A nivel de especie, las presas más importantes fueron el conejo (*Sylvilagus floridanus*, 22.33%; y el venado cola blanca (*O. virginianus*, 13.6%; Cuadro 1).

Variación estacional de la dieta

Los mamíferos mostraron el porcentaje más alto en las muestras colectadas en la época seca con 83.8%, seguidos por los artrópodos con 7.35% y las aves con 5.88%, mientras que las gramíneas apenas alcanzaron 2.94%. De los mamíferos, los grupos más depredados fueron el conejo y los roedores con 29.41% cada uno, mientras que el ganado bovino lo fue en 14.7%. Otras presas consumidas en menor proporción incluyeron a la comadreja (*Mustela frenata*) y venado cola blanca (*O. virginianus*; Cuadro 1).

Durante la época de lluvias los mamíferos constituyeron 74.94% de las presas, mientras los artrópodos y las gramíneas lo fueron en 16.66 y 8.33%, respectivamente. La especie más importante en esta época fue el venado cola blanca, que se encontró en 56% de las muestras, alcanzando un porcentaje de aparición de 38.88%, seguido del conejo, con 8.33% y del ganado doméstico, con 5.55%. En menor proporción se encontraron la rata de los cañaverales (*Sigmodon hispidus*), el zorrillo manchado (*Spilogale putorius*), la ardilla (*Sciurus aureogaster*), el tlacuache (*Didelphis virginiana*) y la tuza (*Orthogeomys grandis*; Cuadro 2). No se encontraron diferencias significativas en el consumo de las presas entre la temporada de lluvias y la de secas ($z = 0.5753$, g.l. = 19; $P = 0.5650$).

Abundancia relativa de heces de coyote

Se colectaron 41 heces. La temporada en que se encontró el mayor número por kilómetro fue

Cuadro 1. Frecuencia de aparición (FA) y porcentaje de aparición (PA) de las especies presa consumidas por el coyote a lo largo del ciclo de muestreo. El número de veces en que aparece una presa en la muestra está indicado por fi.

Presa	fi	FA n =73	PA n =103
Clase Mammalia	83	113.7	80.55
Orden Didelphimorphia			
Familia Didelphidae			
<i>Didelphis virginiana</i>	1	1.36	0.97
Orden Carnivora			
Familia Mustelidae			
<i>Mustela frenata</i>	1	1.36	0.97
<i>Spilogale putorius</i>	1	1.36	0.97
Orden Artiodactyla			
Familia Cervidae			
<i>Odocoileus virginianus</i>	14	19.18	13.6
Animales domésticos	12	16.44	11.65
Orden Rodentia		31.43	22.31
Familia Sciuridae			
<i>Sciurus aureogaster</i>	6	8.21	5.82
Familia Geomyidae			
<i>Orthogeomys grandis</i>	2	2.73	1.94
Familia Muridae			
<i>Microtus mexicanus</i>	6	8.21	5.82
<i>Peromyscus sp</i>	4	5.47	3.88
<i>Reithrodontomys sp</i>	1	1.36	0.97
<i>Sigmodon hispidus</i>	1	1.36	0.97
Roedor no determinado	3	4.1	2.91
Orden Lagomorpha			
Familia Leporidae			
<i>Sylvilagus floridanus</i>	23	31.5	22.33
Mamífero no determinado	8	10.96	7.76
Clase Aves	4	5.47	3.88
Phylum Arthropoda	11	15.06	10.67
Plantas (gramíneas)	5	6.84	4.85

Cuadro 2. Frecuencias de aparición (FA) y porcentajes de aparición (PA) de las especies presa consumidas por el coyote en cada temporada.

	Temporada			
	Seca		Lluviosa	
	FA	PA	FA	PA
Presa	N=48	N=68	N=25	N=36
<i>Didelphis sp</i>	0	0	4	2.77
<i>Mustela frenata</i>	2.08	1.47	0	0
<i>Spilogale putorius</i>	0	0	4	2.77
<i>Odocoileus virginianus</i>	2.08	1.47	56	38.9
Animales domésticos	20.83	14.7	8	5.55
<i>Sciurus aureogaster</i>	10.41	7.35	4	2.77
<i>Microtus mexicanus</i>	12.5	8.82	0	0
<i>Peromyscus sp</i>	8.33	5.88	0	0
<i>Reithrodontomys sp</i>	2.08	1.47	0	0
<i>Sigmodon hispidus</i>	0	0	4	2.77
<i>Orthogeomys sp.</i>	2.08	1.47	4	2.77
Roedor no determinado	6.25	4.41	0	0
<i>Sylvilagus floridanus</i>	41.66	29.41	12	8.33
Mamífero no determinado	10.41	7.35	12	8.33
Aves	8.33	5.88	0	0
Artrópodos	10.41	7.35	24	16.7
Gramíneas	4.16	2.94	12	8.33

en la época de lluvias, la abundancia relativa total fue de 3.25 heces/km con un promedio de 0.65. En la época seca se obtuvo una abundancia relativa total de 1.87 heces/km, con un promedio de 0.46. Al comparar la abundancia relativa de heces de coyote entre la época lluviosa y la seca, no se encontraron diferencias significativas ($z = -1.2247$; g.l. = 3; $P = 0.2206$).

DISCUSIÓN

Dieta

La alimentación del coyote en el área de estudio estuvo constituida por 16 tipos de presas. Sin embargo, no fue posible determinar hasta el nivel específico todos los restos encontrados, por lo que el número total de especies presa probablemente es mayor.

Los mamíferos, principalmente conejos, roedores y venados, constituyeron el alimento principal del coyote a lo largo del ciclo de estudio, esto concuerda con los resultados obtenidos en

zonas templadas, áridas y semiáridas (Windberg y Mitchell, 1990; Atkinson y Shackleton, 1991; Arnaud, 1993; Hernández y Delibes, 1994; Hernández *et al.*, 1994; Aranda *et al.*, 1995; Hernández *et al.*, 2002).

De las seis especies de roedores identificadas en el material fecal (Cuadro 1), la especie más consumida fue *Microtus mexicanus* y ratones del género *Peromyscus*. Las especies de estos géneros fueron las más abundantes en los meses de junio a agosto de 2002, en la misma zona de estudio (Zárate, 2003). Esto coincide con el mayor consumo de estas especies con respecto a las otras presas de roedores consumidas por el coyote.

Dieta estacional

En la época seca los roedores y el conejo fueron las presas más consumidas con 29.4% cada uno, mientras que en la húmeda fue de 8.31% y 8.33%, respectivamente. Esto puede deberse a que durante las lluvias la vegetación provee excelente cobertura para los roedores y conejos, lo que reduce la susceptibilidad a la depredación (Atkinson y Shackleton, 1991).

El aporte de venado cola blanca *O. virginianus* es más importante en la época lluviosa, y no sólo en frecuencia, si se tiene en cuenta la cantidad de carne (biomasa) que aporta un venado en relación con un ratón o un conejo. La alta ocurrencia de venado en las heces de coyote coincidió con la mayor densidad de este cérvido obtenida en la época lluviosa (5.91 ± 3.05 ven/km²) comparada con la seca (3.27 ± 1.93 ven/km²; Duarte, 2004). El alto porcentaje en el consumo de venado cola blanca durante la época de lluvias concuerda con el periodo de nacimiento de sus crías (julio y agosto; Villarreal, 2000). Quizá los restos de venado encontrados en las heces correspondían a cervatos, los cuales son vulnerables por su tamaño e inexperiencia y son presa fácil para los coyotes adultos. En algunas áreas se han encontrado restos de cervatos en heces colectadas durante la época húmeda (López y Badii, 2000). En el norte del país se analizó la dieta del coyote durante el invierno y se encontró que consumen adultos de venado cola blanca en forma de carroña o por depredación directa atacando a aquellos individuos debilitados por la edad, enfermedades, heridas de bala o porque quedaron enredados entre los cercados de alambres de púas (López-Soto *et al.*, 2001). Al respecto, se ha documentado que los venados adultos depredados por coyotes son aquellos enfermos, viejos o en forma de carroña. En México hacen falta estudios que analicen las interrelaciones entre el coyote y sus presas y, de esta manera, medir el impacto real sobre las especies de importancia cinegética, con el fin de hacer un buen manejo de las poblaciones de coyotes sin ponerlas en riesgo, como ocurrió con el lobo mexicano (*Canis lupus*). Se sabe que los coyotes consumen ganado y carroña como alimentos alternativos. Durante el trabajo de campo, se observó la presencia continua de ganado bovino pastando en el área de estudio, incluso fueron vistos individuos muertos. Esto representa una fuente importante de alimento para el coyote particularmente en la época seca, en la que se encontró un porcentaje importante de restos de ganado (Cuadro 2). Probablemente los individuos de este grupo fueron consumidos en forma de carroña. En la zona de estudio también hay caballos ferales, se hallaron restos de estos animales en las heces de coyote; sin embargo, fueron incluidos en la categoría de animales domésticos, debido a que los restos encontrados fueron poco frecuentes en la materia fecal.

Se observó que los artrópodos fueron consumidos en mayor proporción durante la época húmeda, que es cuando se presenta la mayor disponibilidad en muchas regiones. Sin embargo, la cantidad de éstos en las heces fue muy pequeña. Esto podría estar relacionado con la riqueza de estas especies. Aparentemente es una zona con baja diversidad, probablemente debido a la altitud. El material vegetal no constituyó un recurso importante en la alimentación del coyote en la zona de estudio, si se considera que no fue consumido como alimento propiamente dicho, ya que las heces contenían poca cantidad de pasto. Asimismo, el porcentaje total de aves consumidas fue bajo al igual que en otras zonas (Arnaud, 1993; Hernández y Delibes, 1994; Guerrero *et al.*, 2004). En este estudio no se encontraron restos de reptiles, lo que difiere de otros resultados encontrados en otras regiones del país (Arnaud, 1993; Hernández *et al.*, 1994; Hernández *et al.*, 2002; Grajales-Tam *et al.*, 2003; Guerrero *et al.*, 2004).

Abundancia relativa de heces de coyote

El mayor número de heces colectadas en la época de lluvias coincide con el periodo en que ocurren los nacimientos y la cría de cachorros de coyote (junio hasta agosto; Servín, 2000). Por lo tanto, la población aumenta en esta época, lo que a su vez se refleja en el número de deyecciones. Al parecer, la abundancia de la especie en esta área es baja; sin embargo, los trabajos al respecto, determinada a través del número de heces, se basan en un análisis cualitativo y en métodos que difieren con el utilizado en este estudio, lo que no permite hacer comparaciones objetivas. En la misma zona se estimó la abundancia relativa de carnívoros mediante cuatro métodos: fototrapas, estaciones olfativas, cepos y trampas tipo Tomahawk (Botello, 2004). En dicho estudio se obtuvo una abundancia relativa de coyotes de 0.75 por medio de estaciones olfativas. Sin embargo, dado que en dicho trabajo se utilizaron métodos diferentes al empleado en el presente estudio, las comparaciones resultan poco objetivas.

El número de heces encontradas en este estudio posiblemente puede estar relacionado con el tipo de hábitat, ya que los bosques templados parecen ser medios marginales para los coyotes (Hidalgo-Mihart *et al.*, 2004). Esto debido a su poca habilidad para cazar en áreas con densa vegetación lo que, probablemente, se refleja en la malnutrición y baja fecundidad, cuyo resultado es una baja densidad poblacional (Créte *et al.*, 2001). En este sentido, Guevara *et al.* (2005) estudiaron la interrelación entre la estructura de la vegetación y la abundancia del coyote en diferentes tipos de hábitats (pastizal nativo típico de las zonas semiáridas, transición entre pastizal y bosque de coníferas, chaparral y bosque de pino-encino). Encontraron que los arbustos fueron el factor determinante en su abundancia, la mayor se presentó en las áreas abiertas. Detectaron un alto índice de visita a las estaciones olfativas en el sitio de transición entre pastizal y el bosque de coníferas, mientras que el menos visitado fue el bosque de pino-encino.

Asimismo, la altitud de la zona pudiera tener relación con la abundancia relativa del coyote, ya que éste es el registro más alto para esta especie (3,220 m) lo que pudiera afectar su adaptabilidad en estos ambientes.

Algunos investigadores sugieren que la abundancia de coyotes está relacionada con la disponibilidad y abundancia de presas en un ambiente dado, en un momento determinado (Stoddart



et al., 2001). Se han documentado cambios considerables en el número de coyotes que están asociados positivamente con la abundancia de presas. En el suroeste del Yukon, Canadá, la abundancia de coyotes aumentó un 600% en sólo tres años en respuesta al incremento en el número de liebres (Patterson y Messier, 2001). En el área de estudio la abundancia de roedores es baja (Zárate, 2003); sin embargo, la falta de estudios sobre la abundancia de otras especies presa, hace que esto resulte especulativo.

CONCLUSIONES

En la zona de estudio los coyotes se alimentan principalmente de mamíferos. De éstos, los lagomorfos y roedores son los grupos de presa más importantes a lo largo del ciclo anual. Estos resultados concuerdan con el patrón básico de alimentación reportado en otros lugares de Norteamérica.

A nivel de especie, la presa más consumida en la época seca fue *S. floridanus*, mientras que en la de lluvias fue *O. virginianus*. El alto consumo de venado cola blanca durante las lluvias parece estar asociado con la disponibilidad de crías de esta presa. Al comparar la dieta entre ambas épocas no se encontraron diferencias significativas y se concluye que no hubo variación entre temporadas en la dieta del coyote.

Al comparar la abundancia relativa de heces de coyote entre la época lluviosa y la seca en el área comunal de Santa Catarina Ixtepeji, no se encontraron diferencias significativas, por lo que no hubo variación en la abundancia relativa de heces entre temporadas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Sistema de Investigación y Postgrado (CGPI 20010878) del Instituto Politécnico Nacional de México, al Sistema de Investigación Benito Juárez (SIBEJ 20000506023) del Sistema Regional CONACYT y al Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF070) que proporcionaron apoyo económico para el desarrollo de este proyecto. De la misma forma, a las autoridades de Santa Catarina Ixtepeji y al comité de ecoturismo por permitirnos trabajar en su comunidad y por su ayuda en el trabajo de campo.

LITERATURA CITADA

- Aranda, M., N. López-Rivera y L. López-de Buen. 1995. Hábitos alimentarios del coyote (*Canis latrans*) en la Sierra de Ajusco, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 65:89-99.
- Aranda, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Instituto de Ecología, AC, Xalapa, México. 212 pp.

- Arita, H. T. y M. Aranda. 1987. Técnicas para el estudio y clasificación de los pelos. Cuadernos de divulgación. INIREB. Xalapa, Veracruz.
- Arnaud, G. 1993. Alimentación del coyote (*Canis latrans*) en Baja California Sur, México. Pp. 203-215, in *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. (R. A. Medellín, y G. Ceballos, eds.). Publicaciones especiales, Asociación Mexicana de Mastozoología, AC, 1: 1-464.
- Atkinson, K. T. y D. M. Shackleton. 1991. Coyote, *Canis latrans*, ecology in a rural-urban environment. *Canadian Field Naturalists*, 105:49-54.
- Bekoff, M. 1977. The coyote *Canis latrans* Say. *Mammalian Species*, 79:1-9
- Bekoff, M. y M. C. Wells. 1980. The Social Ecology of Coyotes. *Scientific American*, 242:130-148.
- Botello, F. J. 2004. *Comparación de cuatro metodologías para determinar la diversidad de carnívoros en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias-Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Castaños, L. 2000. Informe final del Área Natural Protegida Comunalmente. Comité de Ecoturismo, Ixtepeji, Oaxaca, México.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 2000. Guía de campo de los mamíferos de la costa de Jalisco, México. Fundación Ecológica de Cuixmala, AC/Instituto de Ecología-Instituto de Biología-Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Créte, M., J. P. Quillet, J. P. Tremblay y R. Arsenault. 2001. Sustainability of the forest landscape for coyotes in northeastern North America and its implications for coexistence with other carnivores. *Ecoscience*, 8(3):311-319.
- Duarte, M. 2004. *Densidad poblacional del venado cola blanca, en el área comunal de Ixtepeji, Sierra Norte, Oaxaca*. Tesis de licenciatura. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca núm. 23. Oaxaca, Oaxaca.
- Gier, H. T. 1975. Ecology and behavior of the coyote (*Canis latrans*). Pp. 247-262, in: *The wild canids. Their systematics, behavioral, ecology and evolution*. (M. W. Fox, ed.). Van Nostrand Reinhold Co., New York. 1-508.
- Grajales-Tam, K., R. Rodríguez-Estrella y J. Cancino. 2003. Dieta estacional del coyote *Canis latrans* durante el periodo 1996-1997 en el desierto del Vizcaíno, Baja California Sur, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 89:17-28.
- Guerrero, S., M. H. Badii, S. S. Zalapa y A. E. Flores. 2002. Dieta y nicho de alimentación del coyote, zorra gris, mapache y jagouarundi en un bosque tropical caducifolio de la costa sur del estado de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 86:119-137.
- Guerrero, S., M. H. Badii, S. S. Zalapa y J. A. Arce. 2004. Variación espacio-temporal en la dieta del coyote en la costa norte de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 20:145-157.
- Guevara, E., K. P. Serrano y C. A. López. 2005. Coyote abundance in relation to habitat characteristic in Sierra San Luis, Sonora, México. USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-36, 337-340.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*. Vol. II. 2a. ed. Wiley-Interscience. United States of America.

- Hernández, L. y M. Delibes. 1994. Seasonal food habits of coyotes, *Canis latrans*, in the Bolsón de Mapimí, Southern Chihuahuan Desert, México. *Z. Säugetierkunde*, 59:82-86.
- Hernández, L. M., Delibes y F. Hiraldo. 1994. Role of reptiles and arthropods in the diet of coyotes in extreme desert areas of northern México. *Journal of Arid Environments*, 26:165-170.
- Hernández, L., R. Parmenter, J. W. Dewitt, D. C. Linghtfoot y J. W. Laudré. 2002. Coyote diets in the Chihuahua Desert, more evidence for optimal foraging. *Journal of Arid Environments*, 51:613-624.
- Hidalgo-Mihart, M. L. Cantú-Salazar, C. A. López-González, E. Martínez-Meyer y A. González-Romero. 2001. Coyote (*Canis latrans*) food habits in a Tropical Deciduos Forest of western México. *The American Midland Naturalist*, 146:210-216.
- Hidalgo-Mihart, M., L. Cantú-Salazar, A. González-Romero y A. López-González. 2004. Historical and present distribution of coyote (*Canis latrans*) in México and Central America. *Journal of Biogeography*, 31:2025-2038.
- Hollander, M. y D. A. Wolfe. 1973. Nonparametric statistical methods. John Wiley & Sons, New York.
- Korschngen, J. L. 1987. Procedimientos para el análisis de los hábitos alimentarios. Pp. 119-134, in *Manual de técnicas de gestión de vida Silvestre*. (Rodríguez, R. ed.). The Wildlife Society.
- López, J. y M. A. Badii. 2000. Depredación de crías de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus texanus*) por coyote (*Canis latrans*) en una unidad de manejo y aprovechamiento del norte de Nuevo León, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 81:135-138.
- López-Soto, J. H., R. R. García-Hernández y M. Badii. 2001. Dieta invernal del coyote (*Canis latrans*) en un rancho del Noreste de México. *Ciencia Nicolatia*, 27:27:35.
- Maher, D. S. y J. R. Brady. 1986. Food habits of the bobcat in Florida. *Journal of Mammalogy*, 67:133-138.
- Monroy-Vilchis, O. y R. Rubio-Rodríguez. 2003. *Guía de identificación de mamíferos terrestres del Estado de México, a través del pelo de guardia*. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Patterson, B. R. y F. Messier. 2001. Social organization and space use of coyote in eastern Canada relative to prey distribution and abundance. *Journal of Mammalogy*, 82:463-477.
- Servín, J. y C. Huxley. 1991. La dieta del coyote en un Bosque de encino-pino de la Sierra Madre Occidental de Durango, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 44:1-26.
- Servín, J. 2000. Ecología conductual del coyote en el sureste de Durango. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias-Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sosa-Escalante, J., S. Hernández, A. Segovia y V. Sánchez-Cordero. 1997. First record of the coyote, *Canis latrans* (Carnivora: Canidae), in the Yucatan Peninsula, México. *The South-western Naturalist*, 42:494-495.
- Stoddart, L., R. E. Griffiths y F. Knowlton. 2001. Coyote responses to changing jackrabbit abundance affect sheep predation. *Journal of Range Management*, 54:15-20.
- Vaughan, C. y M. Rodríguez. 1986. Comparación de los hábitos alimentarios del coyote (*Canis*



- latrans*) en dos localidades de Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical*, 1:6-11.
- Villarreal, J. G. 2000. Venado cola blanca. Manejo y aprovechamiento cinegético. Unión Ganadera Regional de Nuevo León. Monterrey, NL, México.
- Windberg, L. A. y C. D. Mitchell. 1990. Winter diets of coyotes in relation to prey abundance in southern Texas. *Journal of Mammalogy*, 71:439-447.
- Zárate, S. 2003. Análisis de una comunidad de roedores en un bosque templado de Ixtepeji, Sierra Norte, Oaxaca. Memoria de residencia profesional. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca núm. 23. Oaxaca, México.





CITOLOGÍA VAGINAL Y CICLO ESTRAL DE *Diphylla ecaudata*

Cynthia Elizalde-Arellano¹, Juan Carlos López-Vidal¹, Esther Uría-Galicia²,
Hortensia Montellano Rosales³, Joaquín Arroyo-Cabral⁴ y Rodrigo A. Medellín⁵

¹Laboratorio Cordados Terrestres, Depto. Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Carpio y Plan de Ayala s/n, Casco de Santo Tomás. CP 11340 México, Distrito Federal, México. CE: thiadeno@hotmail.com (CEA); celizald@encb.ipn.mx (CEA); jvidal@ipn.mx (JCLV); jclvidal@hotmail.com (JCLV).

²Laboratorio Histología Animal, Depto. Morfología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Carpio y Plan de Ayala s/n, Casco de Santo Tomás. CP 11340 México, Distrito Federal, México.

³Laboratorio Embriología Animal, Depto. Morfología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Carpio y Plan de Ayala s/n, Casco de Santo Tomás. CP 11340 México, Distrito Federal, México.

⁴Laboratorio de Arqueozoología, Instituto Nacional de Antropología e Historia. Moneda # 4 Col. Centro. CP 06060 México, Distrito Federal, México. CE: aromatu5@yahoo.com.mx

⁵Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-275. Circuito Exterior, Ciudad Universitaria. CP 04510 México, Distrito Federal, México.
CE: medellin@miranda.ecologia.unam.mx

Resumen: El ciclo estral de los mamíferos tiene cuatro fases: proestro, estro, metaestro y diestro, las cuales pueden identificarse mediante la citología vaginal con la finalidad de conocer el momento de la ovulación (que ocurre en la fase de estro), con la cual se sincroniza el evento de la cópula. La citología vaginal de las especies de murciélagos estudiadas hasta el momento (en las que no se incluye ninguna especie mexicana) es muy variable. El presente estudio tiene como objetivo responder dos preguntas relacionadas directamente con los aspectos reproductivos de los vampiros de la especie *Diphylla ecaudata*: ¿cuáles son las características de su citología vaginal? y ¿si es posible registrar diferencias en el tipo y proporción de las células que se descaman del epitelio vaginal que permitan identificar las diferentes fases del ciclo estral en esta especie de vampiro? La citología vaginal de *D. ecaudata* se compone de células basales, intermedias, superficiales y leucocitos. En algunos frotis se encontraron cantidades variables de espermatozoides. Estos tipos celulares se registraron en diferentes proporciones y combinaciones que permitieron hacer una relación entre estas características y las cuatro fases del ciclo estral para estos vampiros. Dichos resultados permitieron responder de manera afirmativa las preguntas planteadas. Las características encontradas en *D. ecaudata* mostraron varias semejanzas con otras especies de murciélagos y al igual que en otras especies, permitieron identificar la fase estral (cuando ocurre la ovulación, a la que se asocia la cópula), así como las primeras etapas de la preñez. Las fases del ciclo estral de *D. ecaudata* se registraron en diferentes meses del año, lo que indica que las hembras de una misma población no presentan una reproducción sincronizada.

Palabras clave: Reproducción, ciclo estral, citología vaginal, *Diphylla ecaudata*, México.



Abstract: The estrous cycle of mammals has four phases: proestrous, estrous, metaestrous and diestrous. These can be identified using vaginal smears to know the time ovulation occurs (during estrous phase), which is synchronized with copulation, in different mammal species, including bats. Vaginal epithelial cells of some species of bats (not including Mexican species) show great variability. The objectives of this study are to answer two main questions about reproductive biology of vampire bats *Diphylla ecaudata*: What are the characteristics about vaginal cytology of *D. ecaudata*? and Is it possible to identify each estrous cycle phase in *D. ecaudata* with the combination and proportion of vaginal epithelial cells obtained with smear procedure? The vaginal epithelial cells observed in *Diphylla ecaudata* are: basal, intermediate, superficial cells and leucocytes, sperm was registered in some smears. We registered these cell types in different combinations and proportions to characterize the four phases of estral cycle of *Diphylla ecaudata*. With these results we could answer affirmatively the two questions proposed. The characteristics found in *Diphylla ecaudata* show similarities with other bat species and with them we could also identify the ovulation periods (synchronized with copulation) and early pregnancy stages. The phases of the estrous cycle were registered in all months of the year, and then all females in the population are not synchronized in their reproduction cycles.

Keywords: reproduction, estrous cycle, vaginal cytology, *Diphylla ecaudata*, Mexico.

INTRODUCCIÓN

La reproducción de los mamíferos se lleva a cabo en periodos cíclicos que son regulados por factores ambientales como el fotoperiodo, la temperatura y la humedad que provocan impulsos nerviosos los cuales influyen sobre los niveles hormonales. Los mamíferos no primates presentan un ciclo estral en el que se identifican cuatro fases: proestro, estro, metaestro y diestro (Hill y Smith, 1984; Vaughan *et al.*, 2000). El proestro se caracteriza por una secreción de niveles importantes de estrógeno que promueven el desarrollo folicular, en el que los folículos primarios (los menos desarrollados) se transforman a folículos de Graaf (los más desarrollados), a partir de los cuales se liberan los óvulos. La fase de estro se caracteriza por la liberación de uno o varios óvulos (ovulación) y es durante esta etapa en la que las hembras son sexualmente receptivas a los machos y se lleva a cabo la cópula. En esta misma fase, el cuerpo lúteo (la etapa siguiente del folículo del cual provino el óvulo) es una estructura glandular importante que produce estrógeno y progesterona, ambas hormonas mantienen el estado de preñez que caracteriza a la fase de metaestro. El diestro es la fase que ocurre entre el nacimiento de las crías y la siguiente fase de proestro (Hill y Smith, 1984; Vaughan *et al.*, 2000).

La variación de los niveles hormonales que generan el ciclo estral tiene como consecuencia diversos cambios anatómicos y fisiológicos del aparato reproductor femenino, entre los que se encuentra la descamación del epitelio vaginal, por ello en cada una de las fases del ciclo estral se desprenden de él diferentes tipos y cantidades de células (Champlin *et al.*, 1973). El tipo y la proporción de los componentes celulares que corresponden a cada una de las fases comúnmente se han registrado por medio de frotis vaginales, que consisten en realizar un lavado vaginal que se tiñe con la técnica histológica de Papanicolaou (Champlin *et al.*, 1973).

El estudio de la citología vaginal empleando la técnica de los frotis se inició poco antes de



1920, en varias especies de mamíferos domésticos y silvestres (Parkes, 1926; Young, 1941; Champlin *et al.*, 1973), cuyo principal interés era conocer la duración del ciclo reproductivo así como los periodos en los que ocurre la ovulación. Estos aspectos son relevantes en estudios de aprovechamiento y conservación de las especies (Williams *et al.*, 1992; Polkanov, 2000; Felipe *et al.*, 2001; Gerasimov, 2001; Makelani *et al.*, 2002). La mayoría de los estudios de citología vaginal se han realizado principalmente en roedores en cautiverio, con la finalidad de conocer las características celulares y el tiempo que dura cada fase del ciclo estral (Parkes, 1926; Nelson, 1929; Day *et al.*, 1956; Quadagno *et al.*, 1970; Champlin *et al.*, 1973; Aslin y Watts, 1980; Jonsson y Silverin, 1997; Felipe *et al.*, 2001; Makelani *et al.*, 2002). Otros estudios en este mismo grupo de mamíferos han registrado las modificaciones del ciclo estral como respuesta a la deficiencia de nutrientes (Bauman y Steenbook, 1932), a los altos niveles de estrógeno (Takasugi *et al.*, 1962) y a la influencia del fotoperiodo (Bernard y Hall, 1995). Otros grupos de mamíferos, además de los roedores, en los que se han investigado las características del ciclo estral incluyen ungulados (Hammond y Wodzicki, 1941), mustélidos (Williams *et al.*, 1992; Polkanov, 2000), cánidos (Valdespino *et al.*, 2002) y varios más (Gerasimov, 2001).

Dentro del grupo de los mamíferos, los murciélagos son un caso particular debido a que presentan una gran variedad de patrones reproductivos (Hill y Smith, 1984; Romero-Almaraz *et al.*, 2006) y sólo en algunas especies (ninguna de México) se han registrado las características de su citología vaginal. Tal es el caso de *Corynorhinus rafinesquii* (anteriormente *C. rafinesquei*) (Pearson *et al.*, 1952), *Nyctalus noctula* (Racey, 1988), *Pteropus spp.* y *Rhinolophus capensis* (Martin y Bernard, 2000).

La citología vaginal de los murciélagos presenta notables diferencias con la de roedores y otros mamíferos principalmente en el grado de queratinización de las células del epitelio vaginal (indicativa de cada fase del ciclo), así como en la presencia de células cornificadas y sin núcleo propias de la fase estral, ambas características son muy claras particularmente en los roedores (Pearson *et al.*, 1952; Racey, 1988). En los murciélagos, la queratinización del epitelio vaginal es muy variable, ya que en casos como el de *Corynorhinus rafinesquii* las células presentan poco grado de queratinización (Pearson *et al.*, 1952), en *Rhinolophus capensis* esta característica no muestra una relación directa con los diferentes niveles hormonales (Martin y Bernard, 2000). En *Nyctalus noctula* las células queratinizadas se observan durante la fase de metaestro y no en la de estro (Racey, 1988) y en algunas especies de *Pteropus* la presencia de células con el mismo grado de queratinización es una condición permanente, por lo cual pierden su valor indicativo (Martin y Bernard, 2000).

Además de las variaciones encontradas en el grado de queratinización del epitelio vaginal, en los casos de especies que presentan un periodo de hibernación es muy difícil conocer el periodo de ovulación por medio de frotis vaginales, ya que durante la hibernación se interrumpe el desarrollo del epitelio vaginal (Racey, 1988). A pesar de las condiciones anteriores, se ha considerado que los frotis vaginales son una herramienta útil para conocer las características de los ciclos reproductivos de las especies de murciélagos, en particular de aquellas que no tienen un periodo de hibernación (Racey, 1988), como es el caso de los murciélagos hematófagos que se distribuyen únicamente en zonas tropicales del continente americano (Hall, 1981).

Una de las tres especies de murciélagos hematófagos que existen actualmente es *Diphylla ecaudata*, que se distribuye desde la parte central del estado de Tamaulipas en el norte de México siguiendo la vertiente del Golfo de México (con un único registro en el Pacífico en el estado de Oaxaca) continuando hacia el sur hacia Centroamérica y Sudamérica hasta el norte de Bolivia y la parte central de Brasil (Hall, 1981; Koopman, 1988). Sus refugios diurnos son principalmente cuevas en las que los individuos se perchan de manera solitaria, sus poblaciones son poco abundantes y de tamaño pequeño en las que existen entre 35 y 70 organismos (Dalquest, 1955; Greenhall *et al.*, 1984; Uieda, 1996; Elizalde-Arellano, 2003). Se alimentan especialmente de la sangre de aves que descansan en las ramas de los árboles durante las noches (Uieda, 1996) y cuando regresan al refugio en ocasiones comparten la sangre ingerida con algún miembro de la colonia que no logró alimentarse esa noche (Elizalde-Arellano *et al.*, 2007). También se ha mencionado que *D. ecaudata* consume la sangre de algunos mamíferos (Greenhall *et al.*, 1984), característica que aún queda por confirmar (Uieda, 1996).

En el aspecto reproductivo, se considera que los murciélagos hematófagos en general poseen un patrón de tipo poliéstrico (es decir con varios ciclos estrales al año), ya que se han observado hembras preñadas, crías y ejemplares juveniles durante todos los meses del año (Villa-R., 1967; Greenhall *et al.*, 1983; Schmidt, 1988; Greenhall y Schutt, 1996; Racey y Entwistle, 2000). Sin embargo, el patrón reproductivo de *Diphylla ecaudata* no está del todo claro, ya que se han registrado dos temporadas de nacimientos en El Salvador y solo una en México (Dalquest, 1955) y en algunas localidades no se registró una temporada del año específica para la reproducción (Villa-R., 1967; Bhatnagar, 1978; Wilson, 1979; Greenhall *et al.*, 1983; Medellín y López-Forment, 1986; Schmidt, 1988).

Tomando en cuenta la información anterior, el presente estudio plantea responder dos preguntas relacionadas directamente con los aspectos reproductivos de *Diphylla ecaudata*: ¿cuáles son las características de la citología vaginal de *Diphylla ecaudata*? y ¿es posible registrar diferencias en el tipo y proporción de las células que se descaman del epitelio vaginal que permitan identificar las diferentes fases del ciclo estral en esta especie de vampiro? y si esto ocurre, registrar los meses en los que se da cada fase para que se permita establecer una temporalidad del patrón reproductivo.

Zona de estudio

El presente estudio se realizó en la Cueva de Quintero (22°38'N, 99°02'W), al sur del estado de Tamaulipas, México. La cueva se encuentra en la Sierra de las Cucharas, en la zona límite de las regiones Neártica y Neotropical (Russell y Raines, 1967). El clima es semicálido subhúmedo con lluvias en verano, la temperatura media anual es de 24.3°C y la precipitación total anual de 1,215.6 mm (INEGI, 1983). La vegetación es selva baja caducifolia (Rzedowski, 1981; INEGI, 1983), y los árboles que dominan el paisaje pertenecen al género *Bursera*, también hay árboles frutales como mangos, plátanos y ciruelos. Las principales actividades productivas de la región son las agrícolas y ganaderas (Navarro *et al.*, 1997).

La cueva tiene un túnel principal de 522 m de longitud aproximadamente, que presenta un tragaluz de 7 m de diámetro a 95 m de la entrada y tiene varias cámaras laterales aledañas, en las que se forman cuerpos de agua cuyo contenido varía con relación a la época seca y húmeda del año (Fig. 1). Los últimos 250 m del túnel principal aun muestran numerosas estalactitas y

estalagmitas, que fueron eliminadas de la zona cercana a la entrada del túnel para permitir la entrada de vehículos de carga que transportaban la fosforita que se extraía antiguamente de la cueva, actualmente ya no se realizan extracciones (Navarro *et al.*, 1997). La cueva está sujeta a una constante perturbación humana (pintas en las paredes y basura) y en su interior existe una tubería que conduce el agua de los acuíferos internos hacia la cantera “Calquin” (Rogelio Rivera, com. pers.), que se encuentra aproximadamente a 800 m al sur de la entrada de la cueva.

La cueva de Quintero ha sido considerada como uno de los refugios de quirópteros más importantes de México (Arita, 1993), en la que se registraron durante la década de los noventa hasta once especies de murciélagos (Lacaillé, 1995; Anónimo, 1997; Navarro *et al.*, 1997; Reddell y Mitchell, 1997) y posteriormente se registraron hasta 14 especies (Elizalde-Arellano, 2003).

Se colectaron 36 hembras empleando cuatro redes de niebla de 10 metros de longitud cada una, colocadas a un metro del nivel del suelo en diferentes secciones del túnel principal de la cueva (Fig. 1). Las redes se abrieron a las 18:00 h, se revisaron continuamente durante la noche y se retiraron a las 09:00h. El periodo de colecta incluyó los meses de septiembre y noviembre de 1998, febrero, marzo-abril, julio, septiembre y diciembre de 1999 y marzo y noviembre de 2000.

Se registró el estado reproductivo de cada hembra capturada, considerándolas preñadas cuando se detectó la presencia de embrión mediante el tacto, lactantes si la zona alrededor de los pezones

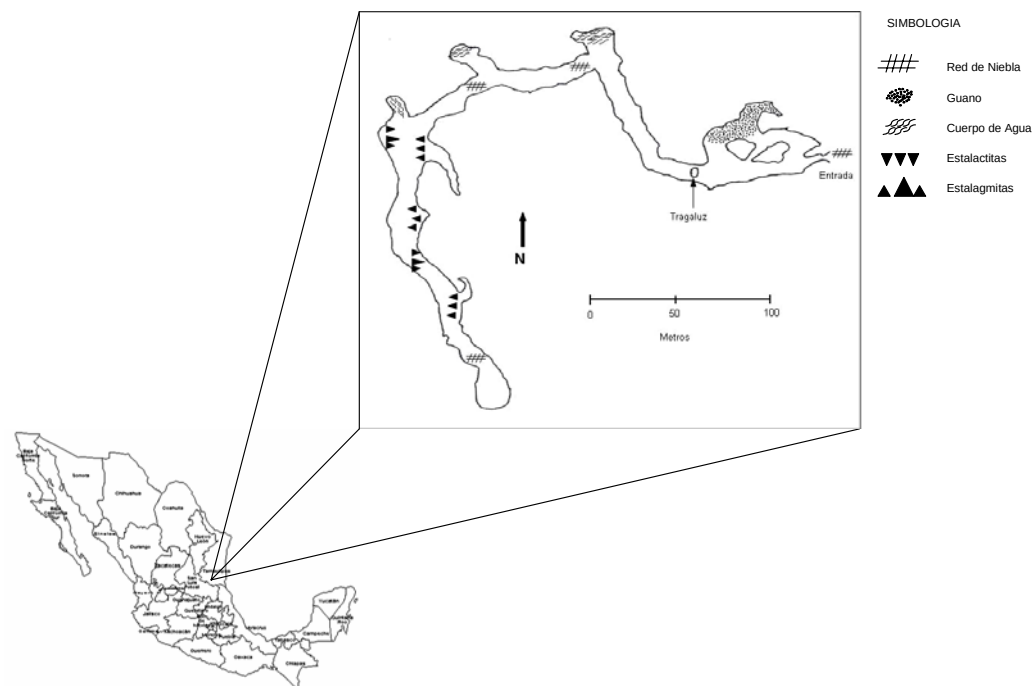


Figura 1. Esquema de la Cueva de Quintero, al sur del estado de Tamaulipas, México. Modificado de Russell y Raines 1967.

carecía de pelo y si éstos estaban desarrollados e inflamados y a la presión con los dedos índices liberaban leche, e inactivas cuando no presentaron ninguna de las dos condiciones anteriores. También se determinó si las hembras presentaron la condición nulípara (que no han parido aún) cuando los pezones eran muy pequeños y de color claro, o no nulípara (es decir que ya han parido anteriormente) cuando los pezones eran muy evidentes y de color oscuro (Racey, 1988).

Se obtuvieron 23 frotis vaginales de 19 hembras, que contaban con una marca individual que fue colocada para la realización de un estudio poblacional de estos vampiros en la cueva de Quintero, del cual forma parte el presente trabajo. Los frotis vaginales fueron realizados en la cueva. Se tomaron 3 ml de agua destilada con una pipeta Pasteur (cuya punta fue previamente expuesta a una flama de encendedor hasta redondear los bordes para no lesionar a los animales) y se introdujo en la primera mitad del conducto vaginal, haciendo de dos a tres lavados por cada hembra con el fin de asegurar la obtención de material celular. La muestra obtenida se colocó en un portaobjetos previamente etiquetado con los datos correspondientes (fecha, número de hembra y localidad) y se le agregó de una a dos gotas de alcohol etílico como fijador, se esperó por algunos minutos hasta que el agua y el alcohol se evaporaron y la muestra quedó completamente seca. Los portaobjetos se colocaron en una caja con ranuras para preparaciones y se transportaron al laboratorio donde se tiñeron con la técnica de Papanicolaou (Uría y Mora, 1996) y se revisaron al microscopio para registrar el tipo, forma y proporción de las células (Racey, 1988; Reynoso, 2000).

RESULTADOS

Tipos celulares

A partir de los 23 frotis obtenidos, se registraron diferentes tipos de células vaginales para *Diphylla ecaudata*, los cuales se mencionan a continuación.

- **Basales.** Son células pequeñas, que tienen una longitud promedio de 17.6 μ (min 12 μ , máx 20 μ). Su forma es redonda y presentan una relación núcleo: citoplasma de 1:1. Siempre se encontraron aisladas (Fig. 2a y 2b).
- **Intermedias.** Son mayores que las basales, su longitud promedio es de 29.2 μ (min 24 μ , máx 32 μ). La cantidad de citoplasma que presentan es mayor que el núcleo, son poliédricas y pueden encontrarse aisladas o agrupadas, y mostrar o no dobleces (Fig. 2a).
- **Superficiales.** Son las células de mayor tamaño, con una longitud promedio de 40.4 μ (min. 36 μ , max. 60 μ). Su forma es poliédrica y muestran diferente grado de queratinización, su núcleo es pequeño en relación con el citoplasma y en ocasiones carecen de él. Pueden estar aisladas o agrupadas y presentar dobleces o no (Fig. 2a y 2c).

Otros tipos celulares que se registraron en los frotis fueron:

- **Leucocitos.** Son células de menor tamaño que las basales, cuya longitud promedio es de

7.8 μ . Su núcleo es muy grande y poseen una cantidad muy pequeña de citoplasma (Fig. 2b).

- **EspERMatozoides.** Son de tamaño pequeño que presentan la forma característica de una cabeza y un flagelo largo. La longitud de la cabeza es de 4.6 μ y la longitud de los espermatozoides a los que se les aprecia una sección del flagelo varía entre 11 y 23.4 μ . Los espermatozoides se encontraron en cantidades variables en algunos frotis (Fig. 2c).

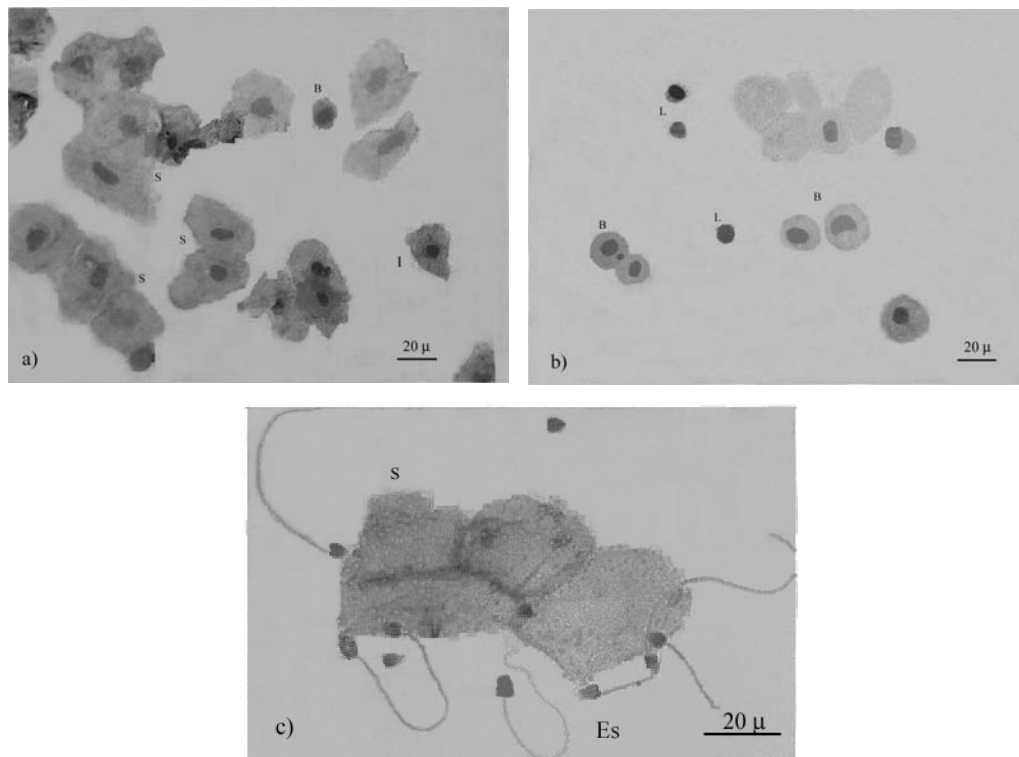


Figura 2. Frotis vaginales de *Diphylla ecaudata*. a) Células basales (B), intermedias (I) y superficiales (S). b) leucocitos (L) y algunas células basales (B). c) Espermatozoides (Es) y células superficiales sin núcleo (S). Técnica histológica aplicada de Papanicolaou.

Fases del ciclo estral

Los distintos tipos celulares mencionados se encontraron en combinaciones y proporciones diferentes, lo cual permitió hacer una relación con las diversas fases del ciclo estral, cuyas características se mencionan a continuación:

Proestro: en esta fase se encontraron pequeñas cantidades de células intermedias y superficiales con y sin núcleo, principalmente aisladas o en pequeños grupos de 2 a 10 células (Fig. 3a) y muy raramente algunos hasta de 20 células. Esta fase se registró en ocho hembras en los meses de

marzo, abril, julio y diciembre (Cuadro 1).

Estro: esta fase presentó escasas células superficiales con y sin núcleo, aisladas o en pequeños grupos de 2 a 4, así como también cantidades variables de espermatozoides (Fig. 3b), lo que indicó que estas hembras ovularon y copularon recientemente. Esta fase se registró en tres hembras en los meses marzo, julio y septiembre (Cuadro 1).

Metaestro: esta fase se caracterizó por la presencia de numerosas células intermedias aisladas o en grupos con más de 20 células, así como también células basales y leucocitos, reduciendo el número de células superficiales (Fig. 3c). Esta fase se registró en nueve hembras, todas ellas preñadas, en todos los meses del año, excepto noviembre y diciembre (Cuadro 1).

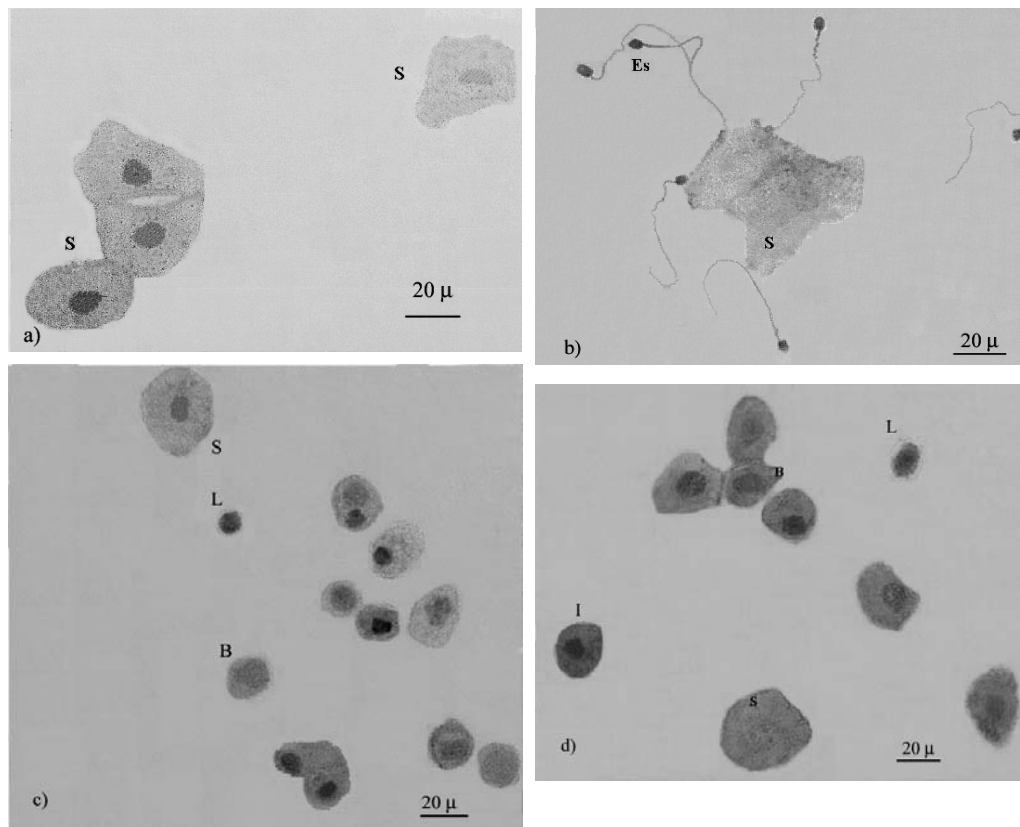


Figura 3. Frotis vaginales de *Diphylla ecaudata*. a) Proestro - se caracteriza por presentar células superficiales. b) Estro - en esta fase se presentan células superficiales (S) y cantidades variables de espermatozoides (Es). c) Metaestro - en esta fase se encuentran todos los tipos celulares del epitelio vaginal en cantidades variables. En el frotis se observan células basales (B), intermedias (I), superficiales (S) y leucocitos (L). d) Diestro - presenta en mayor cantidad células intermedias (I) y superficiales (S) y disminuye la cantidad de células basales (B) y leucocitos (L).



Cuadro 1. Número de hembras de *Diphylla ecaudata* que mostraron alguna de las cuatro fases del ciclo estral en los diferentes meses del año.

Mes	Fase del Ciclo Estral			
	Proestro	Estro	Metaestro	Diestro
Enero	...	...	1	...
Marzo	2	1	2	...
Abril	1	...	1	...
Julio	4	1	2	2
Septiembre	...	1	2	...
Octubre	...	...	1	...
Noviembre	...	...	...	1
Diciembre	1	...	...	...

Diestro: en esta fase se encontraron principalmente células intermedias y superficiales con núcleo. En algunos casos las superficiales se encontraron en pequeños grupos de 2 a 6 células. También están presentes en menor cantidad células basales y leucocitos (Fig. 3d). Esta fase se registró en tres hembras solo en dos meses del año que fueron julio y noviembre (Cuadro 1).

Eventos reproductivos

Los eventos reproductivos de mayor relevancia que fue posible identificar mediante los frotis vaginales de *D. ecaudata* son la ovulación y las etapas tempranas de preñez (es decir cuando los embriones sólo pueden registrarse mediante la técnica histológica y no es posible detectarlos por medio del tacto). La ovulación ocurre durante la fase de estro y es cuando se lleva a cabo la cópula, por lo que en algunas ocasiones se encontraron espermatozoides. Las etapas tempranas de preñez ocurren durante la fase de metaestro. De manera adicional, la condición nulípara o no nulípara es un buen indicativo que permite conocer si las hembras están preñadas por primera vez o ya han tenido crías anteriormente.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los diferentes tipos celulares observados en los frotis vaginales de *Diphylla ecaudata*, responden la primera pregunta planteada sobre las características de su citología vaginal. Los tipos celulares de *D. ecaudata* son similares a los de algunas especies de mustélidos (Williams *et al.*, 1992) y roedores de las especies *Myocastor coypus* (Felipe *et al.*, 2001) y *Mus musculus* (Reynoso, 2000). Las células de éstos últimos son de mayor tamaño que las de *D. ecaudata*, en los que las basales miden entre 17 y 24 μ , las intermedias de 31 a 38 μ y las superficiales de 52 a 70 μ (Reynoso, 2000).

La citología vaginal de *D. ecaudata* desafortunadamente no puede compararse de manera detallada con las características morfológicas celulares de otras especies de murciélagos, como *Corynorhinus rafinesquii* (Pearson *et al.*, 1952) y *Nyctalus noctula* (Racey, 1988), ya que para éstos no existen descripciones ni medidas acerca de sus tipos celulares, sino que las células vaginales



de estas dos especies de murciélagos únicamente se mencionan como nucleadas o cornificadas (Pearson *et al.*, 1952; Racey, 1988). Estas características posiblemente hacen referencia a las células superficiales, aunque las intermedias también presentan núcleo y cierto grado de queratinización.

Los diferentes tipos celulares de *Diphylla ecaudata* se registraron en cantidades variables en cada una de las fases del ciclo estral. Cada tipo celular mostró cambios progresivos en el aumento o disminución de su abundancia a lo largo del ciclo, permitiendo caracterizar cada fase, obteniendo con ello una respuesta afirmativa a la segunda pregunta planteada en este estudio. De esta manera el proestro presentó únicamente células intermedias y superficiales en baja cantidad, las cuales se redujeron en número durante la fase de estro, en la que sólo se encontraron células superficiales aun en menor cantidad. En el metaestro las células basales estuvieron presentes y junto con las intermedias fueron abundantes, así como los leucocitos, los que no se observaron en las dos fases anteriores. En el diestro se mantuvo la presencia de numerosas células intermedias, aumentó la de células superficiales y disminuyó la cantidad de las basales, que desaparecen completamente durante el proestro, que es la fase que sucede al diestro. El metaestro y diestro son las dos fases del ciclo que mostraron el mayor número y diversidad celular.

En el ciclo estral de *Diphylla ecaudata* predominan las células epiteliales nucleadas (en particular intermedias y superficiales), de manera similar a lo que se registró en *Nyctalus noctula* (Racey, 1988). En general los tipos celulares de cada fase del ciclo estral de *D. ecaudata* son muy similares a las de algunas especies de mustélidos (Williams *et al.*, 1992; Polkanov, 2000) y roedores (Parkes, 1926; Quadagno *et al.*, 1970; Reynoso, 2000; Felipe *et al.*, 2001). Sin embargo, existen marcadas diferencias en particular durante la fase de proestro y estro, que presentan células superficiales con núcleo y sin él. Sin embargo, en los murciélagos de las especies *Corynorhinus rafinesquii* (Pearson *et al.*, 1952), *Nyctalus noctula* (Racey, 1988), algunas especies de mustélidos (Williams *et al.*, 1992) y roedores (Reynoso, 2000; Felipe *et al.*, 2001) muestran una gran cantidad de material celular, mientras que en *D. ecaudata* las células en estas dos fases son muy escasas. Otra diferencia encontrada corresponde al proestro de *Myocastor coypus* que presenta ciertas cantidades de leucocitos (Felipe *et al.*, 2001), los cuales están ausentes en el proestro de *D. ecaudata*.

Una vez que se han conocido las características de la citología vaginal y las de las fases del ciclo estral de *D. ecaudata*, estas pueden emplearse como indicadores para conocer el momento en el que suceden algunos de los eventos reproductivos de mayor importancia en estos vampiros, como es principalmente la ovulación y junto con ella la cópula, de la misma forma en la que se han empleado en otras especies de mamíferos (Pearson *et al.*, 1952; Day *et al.*, 1956; Racey, 1988; Williams *et al.*, 1992; Polkanov, 2000; Felipe *et al.*, 2001; Makelani *et al.*, 2002). Como se mencionó anteriormente, ambos eventos ocurren durante la fase estral, y las características de esta fase en *D. ecaudata* son muy similares a las registradas para *C. rafinesquii* (Pearson *et al.*, 1952) y *N. noctula* (Racey, 1988), ya que en las tres especies se encuentran células nucleadas, cornificadas sin núcleo y cantidades variables de espermatozoides. Sin embargo, las hembras de estas tres especies de murciélagos presentan diferencias en la cantidad de células epiteliales registradas, ya que *C. rafinesquii* y *N. noctula* muestran una gran cantidad de células nucleadas y en menor número las



cornificadas sin núcleo (Pearson *et al.*, 1952; Racey, 1988) mientras que en *D. ecaudata* la cantidad de ambos tipos celulares es muy pequeña.

Otro evento que es importante durante el ciclo reproductivo de las especies son las primeras etapas de preñez, las cuales pueden registrarse mediante la citología vaginal durante la fase de metaestro (Vaughan *et al.*, 2000). Esta fase en *Diphylla ecaudata*, registrada en todas las hembras preñadas (Elizalde-Arellano, 2003), mostró características diferentes a las de *Nyctalus noctula* en donde predominan las células superficiales sin núcleo con diferente grado de queratinización (Racey, 1988), a diferencia de *D. ecaudata* que presenta desde células basales y leucocitos hasta células superficiales en diferentes cantidades.

Las primeras fases de la preñez de manera general, no han sido tomadas en cuenta en otras especies de murciélagos y mamíferos en general debido a que no es sencillo determinar su presencia. Ciertos estudios han intentado registrar dichas etapas mediante los niveles de progesterona en la sangre en algunas especies de murciélagos, pero los resultados obtenidos no han sido satisfactorios (Racey, 1988; Badwaik y Rasweiler, 2000) y la mejor forma para conocer las primeras etapas de preñez es mediante estudios histológicos de los tractos reproductores (Badwaik y Rasweiler, 2000).

Debido a la complejidad que puede representar la realización del procedimiento histológico para algunas investigaciones, el cual incluso puede no estar considerado en el planteamiento, la realización de frotis vaginales es una técnica más sencilla para conocer los periodos tempranos de preñez cuando se registre la fase de metaestro, para lo cual es indispensable conocer las características celulares de las fases del ciclo estral de la especie de interés mediante frotis vaginales. De manera combinada con los frotis, puede considerarse la condición nulípara o no nulípara de las hembras la que indicará si están preñadas por primera vez o si ya lo han estado anteriormente (Racey, 1988). Cabe aclarar que el registro de las primeras etapas de preñez mediante los frotis vaginales y la condición nulípara puede obtenerse con un buen nivel de certeza, siempre y cuando las hembras se reproduzcan al primer año de edad y dicha edad pueda estimarse de manera confiable. También debe realizarse en especies cuyas hembras, una vez que han alcanzado la madurez sexual, queden preñadas en cada ciclo estral que presenten, ya sea que presenten un patrón reproductivo monoestral o poliestral.

El tiempo que dura cada una de las fases del ciclo estral de *D. ecaudata* no pudo estimarse en el presente estudio, ya que los frotis se obtuvieron durante el trabajo de campo con una población en condiciones silvestres, lo cual impone la dificultad de capturar exactamente a las mismas hembras para hacer el seguimiento de cada una de las fases de su ciclo estral, sobre todo si se toma en cuenta que las hembras no presentan sus ciclos estrales sincronizados. La única aproximación que puede hacerse al respecto, es que el metaestro puede durar siete meses, ya que este es el periodo de tiempo que se ha estimado que dura la gestación de los embriones de esta especie de vampiro (Elizalde-Arellano, 2003).

Por otro lado, el hecho de que las diferentes fases del ciclo estral de *D. ecaudata* se presenten simultáneamente en todos los meses, sugiere que estos vampiros tienen un patrón reproductivo de tipo poliéstrico, es decir que presentan más de un ciclo estral por año y que las hembras de la población no están sincronizadas entre sí en cuanto a la fase del ciclo estral que presentan (Hill y

Smith, 1984). Ello favorece que las crías de estos murciélagos nazcan durante cualquier mes del año (Wilson, 1979).

El patrón reproductivo de tipo poliéstrico sin temporalidad ya se ha mencionado para *D. ecaudata* anteriormente, debido a las numerosas hembras con diferentes grados de preñez encontradas en diferentes zonas de su distribución a lo largo del año (Villa-R., 1967; Ceballos y Galindo, 1984; Medellín y López-Forment, 1986). La presencia de estas características en *D. ecaudata* se atribuye a que su fuente de alimentación (sangre de aves) es continua a lo largo del año y no presenta periodos de escasez como respuesta a las bajas temperaturas o a los periodos secos del año, como ocurre con las flores, frutos o insectos, cuyos periodos de abundancia están sincronizados directamente con las diferentes etapas reproductivas de otras especies de murciélagos que emplean estas fuentes de alimentación (Villa-R., 1967; Wilson, 1979; Racey, 1982; Tuttle y Stevenson, 1982; Schmidt, 1988).

A pesar de las evidencias encontradas, es posible que el patrón reproductivo de *D. ecaudata* sea de tipo monoestral sin una temporalidad definida, en el que cada hembra tiene solo una cría por año la cual puede nacer en cualquier temporada del año, como resultado de la asincronía del ciclo estral de las hembras de la población (Dalquest, 1955; Elizalde-Arellano, 2003). Debido a la diferencia en los patrones registrados en *D. ecaudata*, es conveniente ampliar los estudios con respecto a las características reproductivas de estos vampiros, con la finalidad de aclarar lo que ocurre al respecto en las diferentes áreas de su distribución, las que pueden ser variables dependiendo la latitud y condiciones ambientales a las que estén sujetas las poblaciones de estos murciélagos.

Como conclusiones, los resultados obtenidos en el presente estudio indican que la citología vaginal es una herramienta útil para conocer parte de las características del ciclo reproductivo de *Diphylla ecaudata*. Los tipos celulares observados pueden emplearse para conocer el momento en el que ocurren los periodos de ovulación y las primeras etapas de preñez. Asimismo muestran semejanzas con otras especies de murciélagos y mamíferos en general; sin embargo, no es conveniente extrapolar las características observadas a otras especies de murciélagos, puesto que es muy probable que cada una presente características particulares. Por ello se recomienda ampliar este tipo de estudios en otras especies mexicanas de murciélagos y de mamíferos en general, ya que es una técnica sencilla de realizar que permite complementar la información de diferentes tipos de investigaciones sobre aspectos reproductivos.

El presente estudio es una contribución al conocimiento de la biología reproductiva de *Diphylla ecaudata*, para la cual es necesario realizar estudios que proporcionen mayores detalles acerca de los aspectos que aún se desconocen o no se han aclarado hasta el momento sobre estos peculiares vampiros.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Rocío Cruz García y Ricardo Rangel Martínez por su colaboración durante el trabajo de campo, a María Luisa Franco Morales, María de Jesús Teniente Franco y al doctor

Wilson Uieda quienes amablemente nos proporcionaron parte del material bibliográfico empleado en el presente estudio. La Coordinación General de Estudios de Posgrado e Investigación (CGPI) del Instituto Politécnico Nacional, mediante los proyectos no. 990210 y 200506 y el Programa para la Conservación de los Murciélagos Mexicanos (PCMM), bajo la dirección del doctor Rodrigo Medellín L. y la coordinación del doctor Joaquín Arroyo-Cabrales, proporcionaron el apoyo económico para la realización de la presente investigación. Los comentarios de dos revisores anónimos contribuyeron a mejorar el presente manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Anónimo. 1997. *Los Murciélagos de Quintero. Sintaxis, enlace de la cultura y el arte con la comunidad*, Ciudad Mante, Tamaulipas, México, 35:19-22.
- Arita, H. T. 1993. Conservation biology of the cave bats of Mexico. *Journal of Mammalogy*, 74:693-702.
- Aslin, H. J. y C. H. S. Watts. 1980. Breeding of a captive colony of *Notomys fuscus* Wood Jones (Rodentia:Muridae). *Australia Wildlife Research*, 7:379-383.
- Badwaik, N. L. y J. J. Rasweiler. 2000. Pregnancy. Pp. 222- 293, in *Reproductive Biology of bats* (E.G. Crichton y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press.
- Baumann, C. A. y H. Steenbock. 1932. The vaginal smear method of determining vitamin A. *Sciences, new series*, 76:417-420.
- Bernard, R.T.F. y J. Hall. 1995. Failure of the estrus cycle and spermatogenesis to respond to day lenght in a subtropical african rodent, the pouched mouse (*Saccostomus campestris*). *Biology of Reproduction*, 52:12-91-1295.
- Bhatnagar, K. P. 1978. Breech presentation in the hairy-legged vampire, *Diphylla ecaudata*. *Journal of Mammalogy*, 59:864-865.
- Ceballos, G. G. y C. Galindo L. 1984. *Mamíferos silvestres de la cuenca de México*. Limusa, México.
- Champlin, A. K., D. L. Dor y A. H. Gates. 1973. Determining the stage of the estrous cycle in the mouse by the apperance of the vagina. *Biology of Reproduction*, 8:491-494.
- Dalquest, W. W. 1955. Natural history of the vampire bats of eastern Mexico. *The American Midland Naturalist*, 53:79-87.
- Day, B. N., H. J. Esosgue y A. M. Woodbury. 1956. Ord kangaroo rat in captivity. *Science, new series*, 124:485-486.
- Elizalde-Arellano, C. 2003. *Aspectos reproductivos y de historia de vida del vampiro Diphylla ecaudata (Mammalia, Chiroptera)*. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México DF.
- Elizalde-Arellano, C., J.C. López-Vidal, J. Arroyo-Cabrales, R. A. Medellín y J. W. Laundré. 2007. Food sharing behavior in the hairy-legged vampire bat *Diphylla ecaudata*. *Acta Chiropterologica*, 9(1):314-319.

- Felipe, A. E., J. Cabodevila y S. Callejas. 2001. Characterization of the estrous cycle of the *Myocastor coypus* (coypu) by means of exfoliative colpocytology. *Mastozoología tropical/ Journal of Neotropical Mammalogy*, 8:129-137.
- Gerasimov, I. G. 2001. Duration of the estrous cycle as one of the factors of species preservation. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 37:209-210.
- Greenhall, A. M., G. Joerman y U. Schmidt. 1983. *Desmodus rotundus*. *Mammalian Species*, 202:1-6.
- Greenhall, A. M. y W. A. Schutt Jr. 1996. *Diaemus youngi*. *Mammalian Species*, 533:1-7.
- Greenhall, A. M., U. Schmidt y G. Joerman. 1984. *Diphylla ecaudata*. *Mammalian Species*, 227:1-3.
- Hall, E. R. 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley and Sons Inc. 2nd ed. New York.
- Hammond, H. y K. Wodzicki. 1941. Anatomical and histological changes during the oestrus cycle in the mare. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences*, 130:1-23.
- Hill, J. E. y J. D. Smith. 1984. *Bats, a natural history*. University of Texas Press, Austin.
- INEGI. 1983. *Síntesis Geográfica de Tamaulipas*. Secretaría de Programación y Presupuesto, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México, DF.
- Jonson, P. y B. Silverin. 1997. The estrous cycle in the female wood mice (*Apodemus sylvaticus*) and the influence if the male. *Annales Zoology Fennici*, 34:197-204.
- Koopman, K. F. 1988. Systematic and Distribution. Pp. 1-17, in *Natural History of Vampire Bats* (A. M. Greenhall y U. Schmidt, eds.). CRC Press Inc. Boca Raton Florida.
- Lacaillé, M. J. L. 1995. *Cuevas y Grutas: fantástico mundo subterráneo del suroeste Tamaulipeco. Sintaxis, enlace de la cultura y el arte con la comunidad*. Ciudad Mante, Tamaulipas, México, 8:13-17.
- Makelani, M., L. M. Westlin, J. J. Paulus y H. C. Potgieter. 2002. Oestrus occurrence in captive female *Cricetomys gambianus* (Rodentia:Cricetidae). *Journal of Zoology of London*, 257:295-301.
- Martin, L. y R. T. F. Bernard. 2000. Endocrine regulation of reproduction in bats: the role of circulating gonadal hormones. Pp. 27-64, in *Reproductive Biology of Bats* (Crichton, E.G. y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press.
- Medellín, R. A. y López-Forment W. 1986. Las cuevas, un recurso compartido. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zool.*, 56:1027-1034.
- Navarro, N. L., M. J. Teniente F., M. L. Franco M. 1997. *Programa para la Conservación de Murciélagos Migratorios de México y Estados Unidos de Norteamérica, educación ambiental, cuarto informe*.
- Nelson, W. O. 1929. Oestrous during pregnancy. *Science, new series*, 70:453-454.
- Parkes, A. S. 1926. Observations on the oestrus cycle of the albino mouse. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, containing papers of a biological character*, 100:151-170.
- Pearson, O. P., M. R. Koford y A. K. Pearson. 1952. Reproduction of the lump-nosed bat (*Corynorhynchus rafinesquei*) in California. *Journal of Mammalogy*, 33:273-320.

- Polkanov, A. 2000. Aspects of the biology, ecology and captive breeding of stoats. *Conservation Advisory Science Notes no. 307*. Department of Conservation, Wellington, New Zealand.
- Quadagno, D. M., J. T. Allin, R. J. Brooks, R. D. St. John, E. M. Banks. 1970. Some aspects of the reproductive biology of *Baiomys taylori ater*. *American Midland Naturalist*, 84:550-551.
- Racey, P. A. 1982. Ecology of bat reproduction. Pp. 57-104, in *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.) Plenum Publishing Corporation, New York.
- Racey, P. A. 1988. Reproductive assessment in bats. Pp. 31-45, in *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (T. H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press.
- Racey, P. A. y A. C. Entwistle. 2000. Life history and Reproductive strategies of bats. Pp. 363-414 in *Reproductive Biology of bats* (E.G. Crichton y P. H. Krutzsch, eds.), Academic Press.
- Reddell, J. R. y R. W. Mitchel. 1997. Checklist of the cave fauna of Mexico I. Sierra de El Abra, Tamaulipas and San Luis Potosí. Pp. 137-163, in *Studies on the cavernicole fauna of Mexico. Association for Mexican Cave Studies Bulletin*, 4:1-231.
- Reynoso, A. H. 2000. *Efecto del extracto crudo de Sedum prealtum sobre la citología vaginal de ratonas CD1*. Tesis de licenciatura, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México DF.
- Romero-Almaraz, M. L., Aguilar-Setién A. y Sánchez-Hernández C. 2006. *Murciélagos benéficos y vampiros. Características, importancia, rabia, control y conservación*. AGT editor SA.
- Russell, W. H. y T. W. Raines. 1967. Caves of the interamerican highway, Nuevo Laredo, Tamaulipas to Tamazunchale, San Luis Potosi. *Bulletin 1 of the Association for the Mexican Cave Studies*. Austin Texas.
- Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Schmidt, U. 1988. Reproduction. Pp. 99-109, in *Natural History of Vampire Bats* (A. M. Greenhall y U. Schmidt, eds.). CRC Press Inc. Boca Raton, Florida.
- Takasugi, N., H. A. Bern y K. B. DeOme. 1962. Persistence vaginal cornification in mice. *Science, new series*, 138:438-439.
- Tuttle, D. C. y D. Stevenson. 1982. Growth and survival of bats. Pp. 105-150, in *Ecology of bats* (T. H. Kunz, ed.). Plenum Publishing Corporation, New York.
- Uieda, W. 1996. *Biología e dinámica populacional de morcegos hematófagos. Anais do II Curso de Atualização em Raiva dos Herbívoros*. Curitiba PR 2:63-87.
- Uría, G. E. y M. C. Mora V. M. 1996. *Apuntes para el curso teórico-práctico de histología animal*. Instituto Politécnico Nacional. México DF.
- Valdespino, C., C. S. Asa y J. Bauman. 2002. Estrous cycles, copulation and pregnancy in fennec fox (*Vulpes cerda*). *Journal of Mammalogy*, 83:99-109.
- Vaughan, T. A., J. M. Ryan y N. J. Czaplewski. 2000. *Mammalogy*. 4th editon. Hartcourt Inc.
- Villa-R., B. 1967. *Los murciélagos de México*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Williams, E. S., E. T. Thorne, D. R. Kwiatkowski, K. Lutz y S. L. Anderson. 1992. Comparative vaginal cytology of the estrous cycle of black-footed ferrets (*Mustela nigripes*), Siberian polecats (*M. eversmanni*) and domestic ferrets (*M. putorius furo*). *Journal of Veterinarian Diag-*



nosis and Investigation, 4:38-44.

Wilson, D. E. 1979. Reproductive patterns. Pp. 317-378, in *Biology of bats of the New World Family Phyllostomatidae* (R.J. Baker, J. K. Jones Jr. y D. C. Carter, eds.). Part III Special Publications, The Museum Texas Tech University.

Young, W. C. 1941. Observations and experiments on mating behavior in female mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 16:135-156.



LOW ENDOGENOUS NITROGEN LOSSES CONTRIBUTE TO LOW NITROGEN REQUIREMENTS IN PALLAS'S LONG-TONGUED BATS

L. Gerardo Herrera M., Laura Tico, Nicté Ramírez P. and Leticia Mirón M.

Estación de Biología de Chamela, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
Apartado Postal 21. CP 48980 San Patricio, Jalisco, México. CE: gherrera@ibiologia.unam.mx
(LGHM); laura_tico@yahoo.com.mx (LT); nicté4@yahoo.com (NRP); letymiron@yahoo.com (LMM).

Resumen: Los requerimientos de nitrógeno de los vertebrados nectarívoros son bajos lo que, al parecer, se logra mediante la reducción del nitrógeno fecal metabólico (NFM) y/o el nitrógeno endógeno urinario (NEU). Los murciélagos nectarívoros tienen requerimientos de nitrógeno bajos pero no se conocen los mecanismos fisiológicos que le permiten vivir de dietas con bajo contenido de este nutriente. En este estudio medimos el NFM y el NEU del murciélago lengüetón de Pallas *Glossophaga soricina* para determinar si estos factores explican sus bajos requerimientos de nitrógeno. Se ofrecieron a los murciélagos dietas con distintas concentraciones de nitrógeno usando caseína como fuente de este nutriente. Los requerimientos de mantenimiento de nitrógeno (RMN) aparentes ($44.61 \text{ mg N kg}^{-0.75} \text{ día}^{-1}$) y con base en el nitrógeno digerible ($34.24 \text{ mg N kg}^{-0.75} \text{ día}^{-1}$) fueron bajos. Las pérdidas tanto en el NFM ($22.30 \text{ mg N kg}^{-0.75} \text{ día}^{-1}$) como en el NEU (0.11 mg N g^{-1} de consumo de materia seca) fueron similares a las reportados en los marsupiales nectarívoros pero menores que en otros mamíferos placentarios. La combinación de pérdidas mínimas de NFM y de EUN parece permitir a los murciélagos nectarívoros alimentarse de dietas con bajo contenido de nitrógeno. Sin embargo, el valor adaptativo de estas características necesita ser evaluado directamente mediante una comparación filogenética con murciélagos insectívoros y carnívoros.

Palabras clave: nitrógeno endógeno urinario, nitrógeno fecal metabólico, nectarívoros, balance de nitrógeno, requerimientos de nitrógeno.

Abstract: Nectarivorous vertebrates have low nitrogen requirements that appear to be achieved by reducing metabolic fecal nitrogen (MFN) and/or endogenous urinary nitrogen (EUN) losses. Nectarivorous bats have relatively low nitrogen requirements but the physiological mechanisms that allow them to survive on low-nitrogen diets are unknown. We measured MFN and EUN in Pallas's long-tongued bats *Glossophaga soricina* to determine whether one or both of these factors contribute to their low nitrogen requirements. We fed bats diets with different nitrogen concentrations using casein as the source of nitrogen. Apparent maintenance nitrogen requirements ($\text{MNR} = 44.61 \text{ mg N kg}^{-0.75} \text{ day}^{-1}$) and MNR on truly digestible N basis ($34.24 \text{ mg N kg}^{-0.75} \text{ day}^{-1}$) were low. Both EUN ($22.30 \text{ mg N kg}^{-0.75} \text{ day}^{-1}$) and MFN (0.11 mg N g^{-1} dry matter intake) losses were lower than found in other eutherian mammals, but similar to those in nectarivorous marsupials. The combination of reduced MFN and EUN losses appears to be important for nectarivorous bats to survive on low nitrogen diets. However, the adaptive value of this trait needs to be evaluated



directly through a phylogenetically controlled comparison with insectivorous and carnivorous relatives.

Keywords: Endogenous urinary nitrogen, Metabolic fecal nitrogen, Nectarivory, Nitrogen balance, Nitrogen requirements.

INTRODUCTION

Low nitrogen requirements appear to be a common physiological feature of vertebrates whose diet is low in nitrogen, such as nectarivores. For example, the nitrogen requirements in hummingbirds (Brice and Grau, 1991; McWhorter *et al.*, 2003), honeyeaters (Paton, 1982), sunbirds (Roxburgh and Pinshow, 2000) and nectarivorous marsupials (Bradshaw and Bradshaw, 2001; Smith and Green, 1987; van Tets and Hulbert, 1999) are lower than in insectivorous birds or mammals (Tsahar *et al.*, 2005; Young and Hume, 2005). Reduced nitrogen requirements in nectarivorous vertebrates are often attributed to low endogenous urinary nitrogen (EUN) and/or low metabolic fecal nitrogen (MFN) losses (Smith and Green, 1987; van Tets and Hulbert, 1999).

Nectarivorous bats typically ingest aqueous sugar solutions (v. Helversen, 1993; Machado *et al.*, 1998; Sazima and Sazima, 1975, 1980; Sazima *et al.*, 1989, 1999; Tschapka and v. Helversen, 1999; Winter and v. Helversen, 2001) supplemented with pollen, fruit and insects (Herrera *et al.*, 2001). In spite of their diversity and ecological importance, data on the nitrogen requirements of only two species of nectarivorous bats have been published. Queensland blossom bats (Pteropodidae: *Syconycteris australis*; Law, 1992) and Pallas's long-tongued bats (Phyllostomidae: *Glossophaga soricina*; Herrera *et al.*, 2006) both have low nitrogen requirements. However, it is unknown whether these low requirements are achieved through a reduction in EUN, MFN or both. Three frugivorous bats (Pteropodidae: *Roussetus aegyptiacus*; Phyllostomidae: *Carollia perspicillata* and *Artibeus jamaicensis*; Delorme and Thomas, 1996, 1999) exhibit low MFN losses which enable them to survive on low-nitrogen diets.

Previously, we measured apparent and truly digestible Maintenance Nitrogen Requirements (MNR) for *G. soricina* and found evidence that water intake could also affect nitrogen balance (Herrera *et al.*, 2006). Thus our purpose was to estimate MNR using a subset of the data for *G. soricina* fed diets that differed in nitrogen content but with the same sugar concentration (e.g., no variation in water intake). This species feeds on fruits, pollen and insects and it is responsible of the pollination of several species of plants in the tropics (Herrera, 2001; Quesada *et al.*, 2003). We tested the hypothesis that low N requirements in nectarivorous bats are achieved through low MFN and EUN losses.

MATERIALS AND METHODS

Capture of animals and husbandry: Fifteen adult bats (13 females, 2 males; mean $\pm$ SD, 10.1 ± 0.1

g) were captured in a cave located in Tenampulco (97°24'W, 20°08'N), Puebla, Mexico in September 2001. They were kept in 80 x 80 x 80 cm cages at an ambient temperature of 25-27 °C and 30% relative humidity. Illumination was an LD cycle of 12:12. Animals were fed a maintenance diet of cereal (15.3 g), sucrose (7.6 g), powdered dried cow's milk (11.3 g) and banana (90.0 g) mixed in distilled water (475.4 ml). The maintenance diet contained 1.8% N of dry mass. Water was provided *ad libitum*.

Experimental protocol: Bats were placed in inverted, individual 3-l plastic containers with smooth plastic sides which provided no perch. Bats therefore hung from plastic mesh placed on the top. We placed the experimental diet in bird feeders that were affixed to the upper part of the container. We also set up a feeder containing the experimental diet outside the cage to evaluate the volume of food which evaporated. We previously tested that feeders did not drip. Each bat was randomly assigned to one of four diets containing varying amounts of casein hydrolysate as source of nitrogen (Table 1) and fixed amounts of sucrose (200 mg ml⁻¹), ascorbic acid (0.015 mg ml⁻¹), sodium chloride (0.53 mg ml⁻¹), calcium phosphate (0.53 mg ml⁻¹), and a vitamin complement (0.50 mg ml⁻¹) diluted in distilled water. We used four nitrogen concentrations (Delorme and Thomas, 1996, 1999; Bradshaw and Bradshaw, 2001; McWhorter *et al.*, 2003) meaning that diets ranged from nitrogen-poor to nitrogen-rich. This enabled us to manipulate nitrogen intake while keeping water intake relatively constant. Bats were offered the experimental diet during three days, the first day in the group cages and the last two days in individual containers. We only analyzed samples from the third day of the experiment (McWhorter *et al.*, 2003). Body mass (BM) of each individual was measured to the nearest 0.1 g.

Table 1. Nitrogen (N) balance data for nectar-feeding bat *Glossophaga soricina* feed sugar solutions with different N content (mg ml⁻¹). Values are means ($\pm$ SD). ^{ns} $P \geq 0.1$, and ^{*} $P < 0.01$ for Kruskal-Wallis ANOVA; n = sample size;

	Diet N content			
	0.15	0.17	0.41	0.47
Body mass (g)	10.2 $\pm$ 0.3	10.3 $\pm$ 0.2	10.1 $\pm$ 0.1	9.6 $\pm$ 0.1
Δ Body mass (g) ^{ns}	0.2 $\pm$ 0.03	0.02 $\pm$ 0.2	0 $\pm$ 0.1	-0.2 $\pm$ 0.2
Food intake (ml day ⁻¹) ^{ns}	17.5 $\pm$ 0.8	17.5 $\pm$ 0.9	15.4 $\pm$ 0.5	21.2 $\pm$ 3.3
N biological value (%) ^{ns}	88.9 $\pm$ 6.5	82.1 $\pm$ 6.0	81.2 $\pm$ 2.0	61.7 $\pm$ 11.5
N digestibility (%) ^{ns}	87.9 $\pm$ 7.2	83.6 $\pm$ 2.5	88.7 $\pm$ 1.5	90.5 $\pm$ 2.4
N intake (mg day ⁻¹) [*]	2.7 $\pm$ 0.2	2.8 $\pm$ 0.2	6.3 $\pm$ 0.4	10.1 $\pm$ 3.2
Truly digestible N intake (mg day ⁻¹) [*]	2.3 $\pm$ 0.1	2.2 $\pm$ 0.4	5.5 $\pm$ 0.4	9.2 $\pm$ 3.2
Urinary N (mg day ⁻¹) [*]	0.9 $\pm$ 0.3	0.9 $\pm$ 0.2	1.1 $\pm$ 0.2	1.7 $\pm$ 0.2
Fecal N (mg day ⁻¹) ^{ns}	0.5 $\pm$ 0.4	0.5 $\pm$ 0.1	0.8 $\pm$ 0.2	0.9 $\pm$ 0.3
Apparent N Balance (mg day ⁻¹) [*]	1.3 $\pm$ 0.2	1.2 $\pm$ 0.2	3.7 $\pm$ 0.2	5.4 $\pm$ 2.0
n	3	4	4	4

Food was offered continuously over 12 hours during the night cycle and food intake (FI) during this period was measured to the nearest 1 ml and corrected for evaporation. Urine and feces were collected for 24 hours. Urine and feces drained through the neck of the chamber into a beaker to which 1 ml of mineral oil was added to prevent evaporation. In most cases feces adhered to the walls of the container and were removed manually. In a few cases feces fell into the beaker with mineral oil and they were removed with forceps. Urine was separated from the mineral oil by centrifugation and volume was measured to the nearest ml. Urine and fecal samples were kept frozen at -4 °C until analysis.

Chemical analysis: Urine samples were analyzed using clinical diagnostic kits (Diagnostic Chemical Limited, Charlottetown, Canada) in an automated Cobas Mira-S spectrophotometer (Roche, Indianapolis, USA) to determine urea (catalog 283), ammonia (catalog 233), uric acid (catalog 237) and creatinine (catalog 221) concentrations. We used concentration values and urine volume to estimate total urea, ammonia, uric acid and creatinine and total N excreted in each component. We considered urinary N to be the sum of urea, ammonia, uric acid and creatinine N. Feces were dried and weighed to the nearest 1 mg and analyzed in an elemental analyzer Flash EA 1112 (CE Instruments, Wigan, United Kingdom) to determine their nitrogen content.

Calculations: We determined apparent MNR using the x -intercept of a least squares linear regression analysis of the apparent nitrogen balance [$B = N$ intake (NI) - urinary N (UN) - fecal N (FN)] on NI (Smith and Green, 1987). We measured MNR on a truly digestible basis using the x -intercept of a linear regression of B on intake of truly digestible N ($[TDNI = NI - FN + \text{metabolic fecal N (MFN)}]$; Robbins, 1993). MFN was determined using the y -intercept of a linear regression of FN per unit of dry matter intake (DMI) against the N content of the dry matter in the diet (Bosshardt and Barnes, 1946). We estimated endogenous urinary nitrogen (EUN) using the y -intercept of the linear regression of UN content against TDNI (Smith and Green, 1987). The biological value (BV) of N was determined using: $BV = [(TDNI - UN + EUN)/TDNI] \times 100$. Digestibility (D) of N was estimated as $[(mg\ NI - mg\ FN + MFN)/mg\ NI] \times 100$.

RESULTS

There was no significant difference in ΔBM over the course of the diet among treatment trials (Kruskall-Wallis ANOVA, $H = 6.3$, $P = 0.1$, $df = 3$, Table 1). FI ($H = 4.5$, $P = 0.2$, $df = 3$, Table 1), BV of nitrogen ($H = 4.7$, $P = 0.2$, $df = 3$, Table 1), D ($H = 2.5$, $P = 0.5$, $df = 3$, Table 1) and FN ($H = 5.2$, $P = 0.1$, $df = 3$, Table 1) did not differ among diets. NI ($H = 11.7$, $P = 0.008$, $df = 3$, Table 1), TDNI ($H = 11.4$, $P = 0.009$, $df = 3$, Table 1), UN ($H = 8.9$, $P = 0.03$, $df = 3$, Table 1), and B differed significantly among treatments ($H = 10.3$, $P = 0.01$, $df = 3$, Table 1).

Apparent MNR were $1.42\ mg\ N\ day^{-1}$ ($y = 0.712x - 1.015$, $r^2 = 0.84$, $F_{1,13} = 72.4$, $P < 0.0001$; Fig. 1) or $44.61\ mg\ N\ kg^{-0.75}\ day^{-1}$. MFN was $0.11\ mg\ N\ g^{-1}\ DMI$ ($y = 0.088x + 0.111$, $r^2 = 0.31$, $F_{1,13} = 6.0$, $P = 0.02$; Fig. 2) and MNR on truly digestible basis was $1.09\ mg\ N\ day^{-1}$ or $34.24\ mg\ N\ kg^{-0.75}\ day^{-1}$ ($y = 0.759x - 0.821$, $r^2 = 0.88$, $F_{1,13} = 95.9$, $P < 0.0001$; Fig. 3). EUN was $0.71\ mg\ N\ day^{-1}$ or $22.30\ mg\ N\ kg^{-0.75}\ day^{-1}$ ($y = 0.710622 + 0.241x$, $r^2 = 0.42$, $F_{1,13} = 9.6$, $P = 0.008$; Fig. 4). Similarly to other

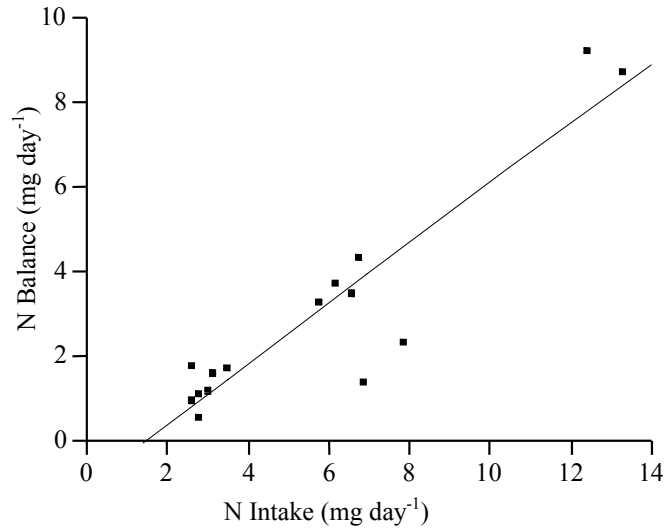


Figure 1. Relationship between N apparent balance and N intake in *Glossophaga soricina*. The x- intercept of the linear regression equation was used to estimate apparent maintenance N requirements. Apparent MNR were $1.42 \text{ mg N day}^{-1}$ ($y = 0.712x - 1.015$, $r^2 = 0.84$, $F_{1,13} = 72.4$, $P < 0.0001$).

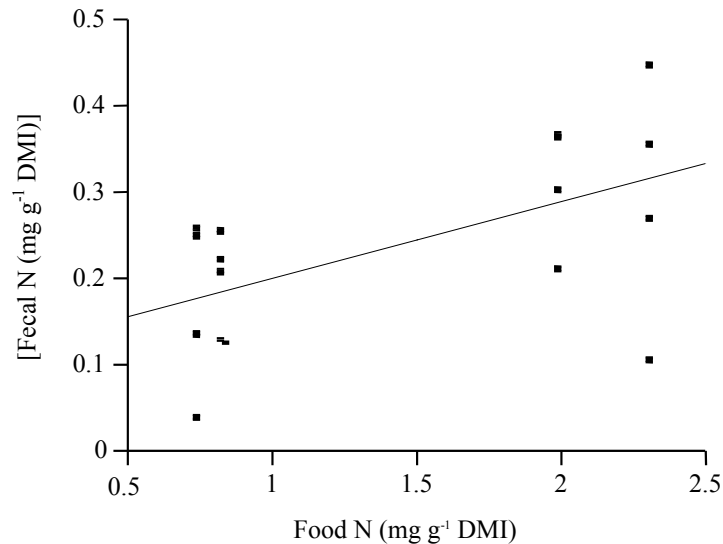


Figure 2. Relationship between fecal N and food N (N content of dry matter intake [DMI]) in *Glossophaga soricina*. We used the y- intercept of the linear regression equation to estimate metabolic fecal nitrogen (MFN). MFN was $0.11 \text{ mg N g}^{-1} \text{ DMI}$ ($y = 0.088x + 0.111$, $r^2 = 0.31$, $F_{1,13} = 6.0$, $P = 0.02$). Similarly to other studies with mammals (Bradshaw and Bradshaw 2001, Young and Hume 2005), coefficient of regression was low but it did not improved with other regression models.

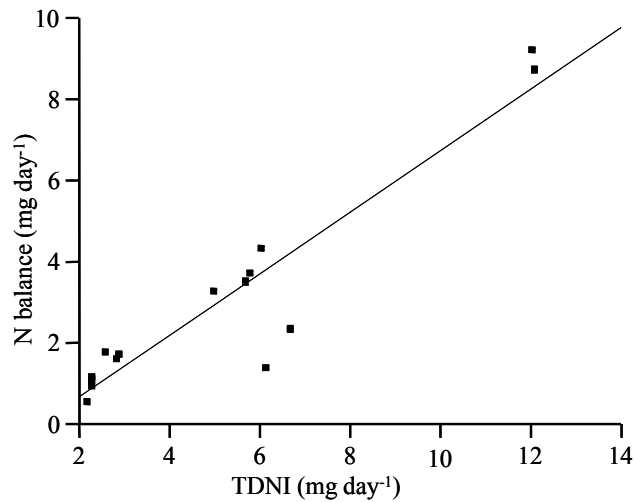


Figure 3. Relationship between apparent N balance and truly digestible N intake (TDNI) in *Glossophaga soricina*. $\text{TDNI} = \text{N intake} - \text{fecal N} + \text{metabolic fecal N}$. The x-intercept of the linear regression equation was used to estimate maintenance N requirements (MNR) on truly digestible basis. MNR on truly digestible basis was $1.09 \text{ mg N day}^{-1}$ ($y = 0.759x - 0.821$, $r^2 = 0.88$, $F_{1,13} = 95.9$, $P < 0.0001$).

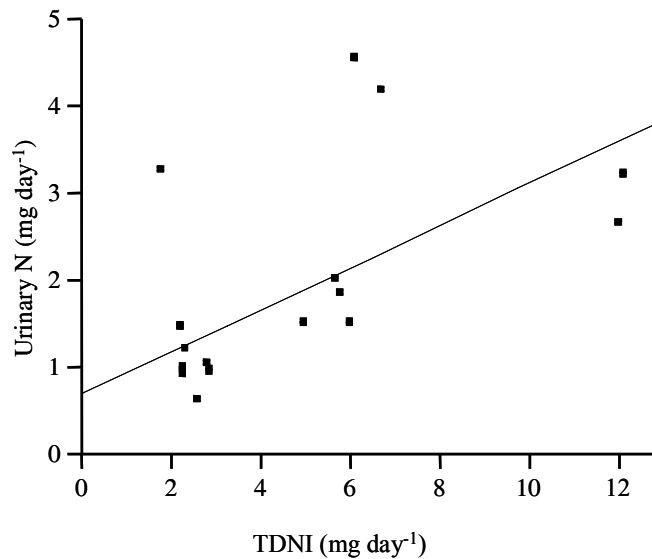


Figure 4. Relationship between urinary N and truly digestible N intake (TDNI) in *Glossophaga soricina*. $\text{TDNI} = \text{N intake} - \text{fecal N} + \text{metabolic fecal N}$. The y-intercept of the linear regression equation was used to estimate endogenous urinary N (EUN). EUN was $0.71 \text{ mg N day}^{-1}$ ($y = 0.710622 + 0.241x$, $r^2 = 0.42$, $F_{1,13} = 9.6$, $P = 0.008$). Similarly to other studies with bats (Delorme and Thomas 1996, 1999), coefficient of regression was low but it did not improved with other regression models.

studies with mammals (Delorme and Thomas, 1996, 1999; Bradshaw and Bradshaw, 2001; Young and Hume, 2005), r^2 values for the regression analyses to estimate MFN and EUN were low but they did not improved even after trying other regression models.

DISCUSSION

Low nitrogen requirements were recorded for *G. soricina* previously, although both nitrogen and water intake varied (Herrera *et al.*, 2006). Because we found signs that water intake might affect nitrogen balance, we reanalyzed a subset of our data using only bats for which the water intake was similar while nitrogen intake varied. Our new estimates were slightly lower than previously found: 44.61 mg N kg^{-0.75} day⁻¹ compared to 60.30 mg N kg^{-0.75} day⁻¹ for MNR and 43.24 mg N kg^{-0.75} day⁻¹ compared to 53.98 mg N kg^{-0.75} day⁻¹ for truly digestible MNR.

The low nitrogen requirements in *G. soricina* are similar to values reported for Eastern pygmy possums *Cercartetus nanus* fed pollen and nectar (truly digestible MNR = 46.0 N kg^{-0.75} day⁻¹; van Tets and Hulbert, 1999). Nitrogen requirements in *G. soricina* were lower than those reported previously for five species of hummingbirds (apparent MNR = 62.6–158.0 mg N kg^{-0.75} day⁻¹; Brice and Grau, 1991; McWhorter *et al.*, 2003), Palestine sunbirds *Nectarinia osea* (apparent MNR = 165 mg N kg^{-0.75} day⁻¹; Roxburgh and Pinshow, 2000), honey possums *Tarsipes rostratus* (truly digestible MNR = 79.0 mg N kg^{-0.75} day⁻¹; Bradshaw and Bradshaw, 2002), woolly opossums *Caluromys philander* (truly digestible MNR = 146 mg N kg^{-0.75} day⁻¹; Foley *et al.*, 2000), Queensland blossom bats *Syconycteris australis* (apparent MNR = 337.0 mg N kg^{-0.75} day⁻¹; Law, 1992), and three species of frugivorous bats (truly digestible MNR = 213.7–292.8 mg N kg^{-0.75} day⁻¹; Delorme and Thomas, 1996, 1999). Unfortunately, there are no nitrogen balance data for insectivorous bats to compare with our results, but the nitrogen requirements for two predominantly-insectivorous vertebrates are an order of magnitude higher: the Northern brown bandicoot *Isodon macrourus* (truly digestible MNR = 413 mg N kg^{-0.75}; Young and Hume, 2005) and the European starling *Sturnus vulgaris* (MNR = 586.5 mg N kg^{-0.75}; Tsahar *et al.*, 2005).

Reduced nitrogen requirements in nectarivorous vertebrates have been attributed to low EUN and low MFN (Smith and Green, 1987; van Tets and Hulbert, 1999; Gibson and Hume, 2002). Our results are consistent with the hypothesis that in *G. soricina*, low nitrogen requirements are associated with low EUN and MFN values. EUN in *G. soricina* (22.3 mg N kg^{-0.75} day⁻¹) was much lower than the average estimate for non-ruminant eutherian mammals (160 mg N kg^{-0.75} day⁻¹; Robbins, 1993). Similarly, our estimate of MFN (0.11 mg N g⁻¹ DMI) was lower than the range of values reported for other eutherians (1–9 mg N g⁻¹ DMI; Robbins, 1993).

Low EUN and MFN have also been reported for Honey possums (EUN = 42 mg N kg^{-0.75} day⁻¹, MFN = 0.35 mg N g⁻¹ DMI; Bradshaw and Bradshaw, 2001) and Eastern pygmy possums (EUN = 22 mg N kg^{-0.75} day⁻¹, MFN = 0.5 mg N g⁻¹ DMI; van Tets and Hulbert, 1999). In Short-tailed fruit bats *Carollia perspicillata* (MFN = 0.87 mg N g⁻¹ DMI, EUN = 172.5 N kg^{-0.75} day⁻¹; Delorme and Thomas, 1966), Egyptian fruit bats *Rousettus aegyptiacus* (MFN = 1.27 mg N g⁻¹ DMI; EUN = 96 N kg^{-0.75} day⁻¹, Delorme



and Thomas, 1999) and Jamaican fruit bats *Artibeus jamaicensis* ($\text{MFN} = 0.49\text{--}0.75 \text{ mg N g}^{-1} \text{ DMI}$, $\text{EUN} = 71.54\text{--}163.3 \text{ N kg}^{-0.75} \text{ day}^{-1}$; Delorme and Thomas, 1999) low nitrogen requirements were correlated with low MFN losses, but EUN losses were higher than in our study.

Dietary fiber content increases endogenous N secretion (e.g., pancreatic juice, bile, mucus and sloughed epithelial cells) thus increasing MFN (Schulze *et al.*, 1994, 1995). Bats feeding on low-fiber diet (e.g., nectar) would have low MFN losses and consequently lower MNR than bats consuming high fiber diets, such as insectivores (Delorme and Thomas, 1996). For example, MFN losses in individual Eastern pygmy possums on a pollen diet ($0.5 \text{ mg N g}^{-1} \text{ DMI}$) were lower than for individuals on an insect diet ($1.83 \text{ mg N g}^{-1} \text{ DMI}$; van Tets and Hulbert, 1999).

EUN reflects whole-body protein turnover and its value might decrease with increased rates of N recycling and reduced rates of protein turnover (Tsahar *et al.*, 2006). The possibility that a fraction of urea is recycled to the gut by bats fed low-protein diets has been proposed by Herrera *et al.* (2006), but this hypothesis remains to be experimentally tested. To date, evidence of intestinal urea hydrolysis and presence of ureolytic microbes in the gut of bats has been examined only in Vampire bats *Desmodus rotundus* with negative results (Harlow and Braun, 1997). The adaptive value of low endogenous losses and low nitrogen requirements in *G. soricina* needs to be evaluated in a phylogenetically controlled manner including bats eating a variety of diets, such as phyllostomid insectivores or carnivores. This area of research is relatively well developed in Old World marsupials (Smith and Green, 1987; Tets and Hulbert, 1999; Foley *et al.*, 2000; Bradshaw and Bradshaw, 2001, Gibson and Hume, 2002; Young and Hume, 2005) and we encourage further work on this matter in neotropical bats because of their taxonomical and ecological diversity.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was funded by research grants (31849 and 43343) from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) to LGHM. NRP and LMM were supported by scholarships from the Conacyt. LGHM was supported by sabbatical grants from the Dirección General del Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México and the uCMexus-Conacyt Faculty Visits Program. The manuscript benefited from the comments by Todd McWhorter and three anonymous reviewers. The University of Colima provided logistic support during the preparation of the manuscript.

LITERATURE CITED

- Bosshardt, D. K. and R. H. Barness. 1946. The determination of metabolic fecal nitrogen and protein digestibility. *Journal of Nutrition*, 31:13-21.
- Bradshaw, F. J. and S. D. Bradshaw. 2001. Maintenance nitrogen requirement of an obligate nectarivore, the honey possum, *Tarsipes rostratus*. *Journal of Comparative Physiology, B* 171:59-67.
- Brice, A. and C. Grau. 1991. Protein requirements of Costa's hummingbirds *Calypte costae*. *Physiological Zoology*, 64: 611-626.

- Delorme, M. and D.W. Thomas. 1996. Nitrogen and energy requirements of the short-tailed fruit bat (*Carollia perspicillata*): fruit bats are not nitrogen constrained. *Journal of Comparative Physiology B*, 66:427-434.
- Delorme, M. and D.W. Thomas. 1999. Comparative analysis of the digestive efficiency and nitrogen requirements of the phyllostomid fruit bat (*Artibeus jamaicensis*) and the pteropodid fruit bat (*Rousettus aegyptiacus*). *Journal of Comparative Physiology B*, 169:123-132.
- Foley, W. J., P. Charles-Dominique and D. Julien-Laferriere. 2000. Nitrogen requirements of the didelphid marsupial *Caluromys philander*. *Journal of Comparative Physiology B*, 170: 345-350.
- Gibson, L. A. and I. D. Hume. 2002. Nitrogen requirements of the omnivorous Greater bilby, *Macrotis lagotis* (Marsupialia:Peramelidae). *Physiological and Biochemical Zoology*, 75:48-56.
- Harlow, H. J. and E. J. Braun. 1997. Gastric Na⁺K⁺ ATPase activity and intestinal urea hydrolysis of the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Comparative and Biochemical Physiology*, 118A:665-669.
- Herrera, L.G., K. Hobson, N. Ramírez, L. Mirón, G. Méndez and V. Sánchez-Cordero. 2001. Sources of protein in two species of phytophagous bats in a seasonal dry forest: evidence from stable isotope analysis. *Journal of Mammalogy*, 82:352-361.
- Herrera, L.G., N. Ramírez P. and L. Mirón M. 2006. Ammonia excretion increased and urea excretion decreased in urine of a New World nectarivorous bat as dietary nitrogen intake decreased. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79:801-809.
- Helversen, O. von. 1993. Adaptations of flowers to pollination by glossophagine bats. Pp. 41-59 in *Animal-plant Interactions in Tropical Environments*. W. Barthlott, ed. Museum König, Bonn.
- Law, B. S. 1992. The maintenance nitrogen requirements of the Queensland Blossom bat (*Syconycteris australis*) on a sugar/pollen diet: is nitrogen a limiting resource? *Physiological Zoology*, 65:634-648.
- Machado, I. C. S., I. Sazima and M. Sazima. 1998. Bat pollination of the terrestrial herb *Irlbachia alata* (Gentianaceae) in northeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 209:231-237.
- McWhorter, T. J., D.R. Powers and C. Martínez del Rio. 2003. Are hummingbirds facultatively ammonotelic? Nitrogen excretion and requirements as a function of body size. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76:731-743.
- Paton, D. 1982. The diet of the New Holland honey eater, *Phyllidonyris novaehollandiae*. *Australian Journal of Ecology*, 7: 279-282.
- Quesada, M., K. E. Stoner, V. Rosas-Guerrero, C. Palacios-Guevara and J. A. Lobo. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia*, 135:400-406.
- Robbins, C. 1993. *Wildlife Feeding and Nutrition*. Academic Press, San Diego.
- Roxburgh, L. and B. Pinshow. 2000. Nitrogen requirements of an Old World nectarivore, the Orange-tufted Sunbird *Nectarinia osea*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73:638-645.

- Sazima, I., S. Vogel and M. Sazima. 1989. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. *Plant Systematic and Evolution*, 168:167-179.
- Sazima, M., S. Buzato and I. Sazima. 1999. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. *Annals of Botany*, 83:705-712.
- Sazima, M. and I. Sazima. 1975. Quiropterofilia em *Lafoensia Pacari* St. Hil. (Lythraceae), na Serra do cipo, Minas Gerais. *Ciencia e Cultura*, 27:317-322.
- Sazima, M. and I. Sazima. 1980. Bat visits to *Marcgravia myriostigma* Tr. Et Planch. (Marcgraviaceae) in Southeastern Brazil. *Flora*, 169:84-88.
- Schulze, S., P. van Leeuwen, M.W.A. Verstegen, J. Huisman, W.B. Souffrant and F. Ahrens. 1994. Effect of level of dietary neutral detergent fiber on ileal apparent digestibility and ileal nitrogen losses in pigs. *Journal of Animal Science*, 72:2362.
- Schulze, S., P. van Leeuwen, M.W.A. Verstegen and J.W.O. van den Berg. 1995. Dietary level and source of neutral detergent fiber and ileal endogenous nitrogen flow in pigs. *Journal of Animal Science*, 73:441-448.
- Smith, A. P. and S. W. Green. 1987. Nitrogen requirements of the sugar glider (*Petaurus breviceps*), an omnivorous marsupial, on an honey-pollen diet. *Physiological Zoology*, 60:82-92.
- Tsahar, E., C. Martínez del Rio, Z. Arad, J. P. Joy and I. Izhaki . 2005. Are the low protein requirements of nectarivorous birds the consequence of their sugary and watery diet? *Physiological and Biochemical Zoology*, 78:239-245.
- Tsahar, E., Z. Arad, I. Izhaki and C. Martinez del Rio. 2006. Do nectar- and fruit-eating birds have lower nitrogen requirements than omnivores? An allometric test. *Auk*, 123:1004-1012.
- Tschapka, M. and O. von Helversen. 1999. Pollinators of Syntopic *Marcgravia* species in Costa Rican lowland rain forests: bats and opossums. *Plant Biology*, 1:382-388.
- Van Tets, I.G. and A.J. Hulbert 1999. A comparison of the nitrogen requirements of the eastern pigmy-possum, *Cercartetus nanus*, on a pollen and on a mealworm diet. *Physiological and Biochemical Zoology*, 172:127-137.
- Winter, Y. and O. von Helversen. 2001. Bats as pollinators: foraging energetics and floral adaptations. Pp. 148-176. *Cognitive Ecology and Pollination: Animal Behavior and Floral Evolution*. L. Chittka, J.D. Thompson, eds. Cambridge University Press. Cambridge.
- Young, V. and I. Hume. 2005. Nitrogen requirements and urea recycling in an omnivorous marsupial, the Northern Brown Bandicoot *Isodon macrourus*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 78:456-467.



USO DE HÁBITAT, HÁBITOS ALIMENTARIOS Y ESTRUCTURA POBLACIONAL DEL OSO NEGRO (*Ursus americanus*) EN LA SIERRA MADRE OCCIDENTAL DE MÉXICO

Adriana Rodríguez Martínez¹, Claudia N. Moreno Arzate²,
Rubi González Sierra¹ y Carlos A. López Gonzalez³

¹Universidad Autónoma de Ciudad Juárez, Henry Dunant # 4016. Cd. Juárez, Chihuahua, México.

CE: adriss_r@hotmail.com (ARM); ergs06@hotmail.com (RGS).

²Instituto de Ecología, AC., Km 2.5 Ant. Carretera a Coatepec # 350, Congregación El Haya. CP 91070
Xalapa, Veracruz, México. CE: clau.moraza@gmail.com

³Universidad Autónoma de Querétaro, Cerro de las Campanas s/n. Col. Las Campanas. CP 76010
Querétaro, Querétaro, México. CE: cats4mex@gmail.com

Resumen: El oso negro (*Ursus americanus*) es una especie considerada en peligro de extinción. La mayor parte de los esfuerzos de conservación se han orientado a las poblaciones de la Sierra Madre Oriental, por lo que la falta de información para la Sierra Madre Occidental lo convierte en una prioridad de investigación. El objetivo de este trabajo es conocer los patrones de uso de hábitat, alimentación, y estructura de la población del oso negro. A lo largo de 2005 se utilizaron rastros (huellas y excrementos) y trampas-cámara en dos predios con ambientes ecológicos contrastantes. Durante el periodo de estudio (abril a diciembre de 2005) se obtuvieron un total de 415 registros, incluyendo 105 huellas, 179 excrementos y 141 fotografías. Los osos negros utilizaron seis tipos de hábitats, los más importantes son el bosque de junípero-encino (32.5% de registros), el bosque de pino (con 31.2%) y el bosque de pino-encino (con 22.8%); registrándose diferencias significativas entre los predios y entre temporadas (seca y lluviosa). Las clases de edad identificadas por medio de las trampas-cámara en la población comprenden 61.5% de adultos, 22.8% de crías y 15.7% de subadultos. Estos números reflejan una población en crecimiento que ha respondido a las condiciones favorables de precipitación invernal y a la abundancia de alimento fundamentalmente manzanita y junípero.

Palabras clave: hábitos alimentarios, estructura poblacional, oso negro, Sonora

Abstract: Black bears (*Ursus americanus*) are considered an endangered species in Mexico, where most of the conservation efforts have concentrated along the Sierra Madre Oriental. Our objective was to determine habitat use patterns, food habits and population structure. We used spoor (tracks and scats) and camera traps in two ecologically different ranches. We recorded a total of 415 records, including 105 tracks, 179 scats and 141 photographs. Black bears are using six different habitat types, juniper-oak forest (32.5%), pine forest (31.2%) and pine-oak (22.8%) as the most used. We recorded significant differences between ranches and seasons. Age classes represented 61.5 adults, 22.8cubs, and 15.7 subadults. These numbers reflect a growing popula-



tion in response to favorable precipitation and consequently large quantities of manzanitas and junipers.

Keywords: black bear, food habits, population structure, Sonora

INTRODUCCIÓN

El oso negro (*Ursus americanus*) es una especie protegida en México desde 1986 (SEMARNAP, 1999) y aunque se puede decir que las poblaciones presentes a lo largo de la Sierra Madre Oriental del país se han recuperado hasta el punto en que se encuentran fuera de peligro (Doan-Crider, 1995, 2003), este no es el caso para estas poblaciones de la Sierra Madre Occidental. Genéticamente las poblaciones de oso negro en México difieren en la presencia y composición de haplotipos presentes entre las áreas de distribución de la Sierra Madre Oriental (SMO) y Occidental (SMOC) (Onorato *et al.*, 2004; Varas *et al.*, 2006). Adicionalmente, existen diferencias a nivel ecológico entre ambas regiones de nuestro país, por lo que las recomendaciones de manejo para el oso negro no pueden ser las mismas.

Existe poca información ecológica en la Sierra Madre Occidental y se reduce únicamente a la distribución de la especie. Recientemente, Calderón-Domínguez *et al.* (2006) hicieron una prospección de la presencia de oso negro en el estado de Chihuahua y encontraron que se encuentra distribuido en una gran extensión de dicho estado, mostrando una recuperación con respecto a lo propuesto por Doan-Crider y Hewitt (2005). Estos últimos autores proponen que el oso negro en la Sierra Madre Occidental solamente se recuperará en la región fronteriza que colinda con los Estados Unidos de América.

Existen estudios puntuales para la Sierra de San Luis, Sonora, donde se ha determinado la alimentación y uso de hábitat del oso negro (Sierra Corona *et al.*, 2005). Estos autores encontraron que presentó una alimentación omnívora dominada por el consumo de frutos, insectos y vertebrados, donde el uso de esos recursos difiere entre los años de estudio (2002-2003). Asimismo se reporta el uso de bosques abiertos en un año y cerrados en el otro. Al parecer, estas diferencias son atribuibles a la variación en las condiciones climáticas del área de estudio y la consecuente producción de los frutos de manzanita (*Arctostaphylos pungens*), juníperos (*Juniperus sp.*) y encinos (*Quercus sp.*) que constituyen la mayor parte de la alimentación del oso negro.

Dentro de la Sierra de San Luis, al encontrarse ocasionalmente algún oso negro alimentado de ganado vacuno, la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) permite la eliminación de este individuo. El fenómeno de la depredación de ganado vacuno por parte del oso negro es el resultado de una baja producción en los frutos que constituyen la mayor parte de su alimentación.

Para conocer los patrones de depredación de ganado por parte del oso negro, nuestros objetivos en este estudio fueron documentar los hábitos alimentarios y el uso de hábitat del oso negro dentro de la Sierra de San Luis, Sonora. Asimismo, queremos dar a conocer información sobre la estructura poblacional de la especie con la finalidad de conocer el efecto de la estructura del hábitat en las poblaciones de oso negro.

MÉTODOS

Área de estudio

Los ranchos donde se llevo a cabo el trabajo de campo se localizan entre los 108° 56' de longitud N, y 31° 11' de latitud W. El clima de la región es seco desértico con lluvias en verano, y semifrío subhúmedo con lluvias en verano, superando en algunas partes los 500 mm anuales de precipitación (INEGI, 1973). Estos ranchos son propiedades privadas dedicadas a la conservación de los recursos naturales, uno se conoce como Los Ojos (con una extensión aproximada de 6,900 ha), y se caracteriza por estar dominado por los hábitats de bosque bajo abierto y chaparral; el otro es El Pinito (tiene una extensión aproximada de 6,500 ha), está dominado por bosque de pino-encino y bosque bajo abierto (Fig. 1).

Los muestreos en los dos ranchos se llevaron a cabo de abril a diciembre de 2005 (la hibernación del oso negro en el área de estudio ocurre entre diciembre y marzo). Durante ese periodo, éstos se realizaron cada 15 días, por un lapso de cuatro a cinco días. En cada muestreo se hicieron recorridos a pie a lo largo de caminos, veredas y cañadas, para registrar la presencia del oso negro, considerando

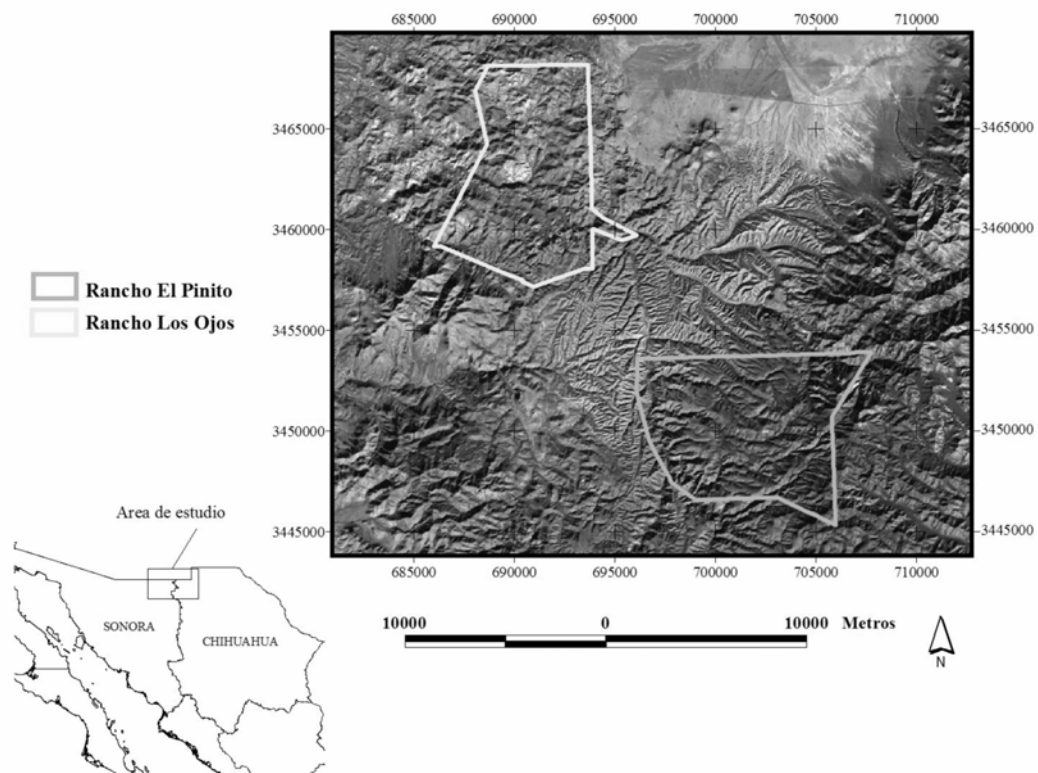


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio donde se muestran los dos ranchos muestreados.

un registro a los rastros encontrados (i. e. excrementos, huellas, echaderos, piedras volteadas por los osos) que fueron asignados a la especie con el apoyo de guías de campo (Elbroch, 2003). Asimismo se incluyeron las fotografías obtenidas por medio del uso de trampas cámara.

La colecta de huellas se hizo mediante el trazado de la forma de la pisada a un acrílico, las cuales fueron transferidas a bolsas de plástico para tener de esta manera un registro permanente (Childs, 1998). Una vez hecho esto fue borrada del sustrato para evitar duplicar registros. Los excrementos se recolectaron en bolsas de papel estraza para efectuar posteriormente el análisis de hábitos alimentarios. Todos los registros localizados se georreferenciaron por medio de un GPS portátil (Garmin Etrex©).

Los patrones de actividad y la estructura poblacional se determinaron por medio de 22 trampas de cámara (Camtracker ©) distribuidas en los dos ranchos, 11 en cada uno; la colocación de las cámaras se hizo a modo de retícula, con una separación mínima de un kilómetro para, de esta manera, abarcar la mayor área posible y tener independencia entre estos datos. Las trampas cámara se colocaron sobre veredas y/o sitios en donde se localizaron registros previos del oso negro. Las cámaras fueron programadas para documentar un evento cada 25 minutos, y de esta manera evitar obtener los registros fotográficos en múltiples ocasiones de especies gregarias (Heilbrum *et al.*, 2003), tales como venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) o guajolotes silvestres (*Melleagris gallipavo*). El análisis de las horas en las cuales se encontró activo al oso negro se conformó en periodos de dos horas dividiendo al día en 12 periodos de dos horas.

Hábitos alimentarios

La alimentación se cuantificó a través del análisis de excrementos, éstos se desbarataron y posteriormente se separaron en sus componentes más finos como pelo, dientes, semillas y otras partes identificables (i.e. quelíceros, mandíbulas, élitros; Litvaitis *et al.*, 1994).

La determinación de componentes en los excrementos se llevo a cabo con la ayuda de microscopios estereoscopio y óptico, la identificación de los componentes de los excrementos (artículos) se hizo por medio del uso de guías de plantas (MacMahon, 1994; Orth, 1995), claves de identificación de pelos (Aranda y Arita, 1987) y, en el caso de los insectos, se buscó el apoyo de un entomólogo para la identificación. En todos los casos se llegó al menor nivel taxonómico posible, con excepción del caso de aves, asignándose la categoría de aves.

Cada excremento se desbarató, obteniendo así el número de veces que cada artículo ocurre en los excrementos, éstos fueron transformados a biomasa consumida (el porcentaje consumido de cada artículo presa). A esta transformación se le aplicaron los factores de corrección propuestos por Hewitt y Robbins (1996) y se utilizó la siguiente expresión:

$$BC = [(Pt \times FC) / \sum (Pt \times FC)] \times 100$$

donde BC es la biomasa consumida, Pt= proporción total de cada componente i, FC= factor de correlación correspondiente a cada componente (Sierra-Corona *et al.*, 2005). Los factores de corrección, tomados de Hewitt *et al.* (1996), son: hojas, tallos y flores (0.26), raíces, bulbos y



frutos (0.93), materia dura (1.5), insectos (1.1), mamíferos pequeños (4), pelo (15), huesos, piel (1.5) y aves (4).

Uso de hábitat

Con los registros obtenidos (indirectos y directos: fotografías y avistamientos) se elaboró un sistema de información geográfica del área de estudio a través del programa Arcview 3.2a (ESRI 1999), al que se le incorporaron las siguientes capas de información digital: tipo de vegetación (verificado en cada área de estudio), altura, pendientes y orientación. Utilizando esas variables se comparó el uso de hábitat por el oso negro entre los dos ranchos muestreados. Con la finalidad de determinar un uso diferencial del hábitat se utilizó la metodología propuesta por Byers y Krausman (1984), con el uso de una prueba de Chi-cuadrada se detectaron diferencias entre la utilización esperada y la observada de los tipos de vegetación, basados en la disponibilidad y la frecuencia observada de uso. Cuando la prueba presentó una diferencia significativa, se calcularon los intervalos de confianza de Bonferroni para ver si existía una selección positiva o negativa (Alledredge y Ratti, 1986). Por medio de análisis de varianza (ANOVA) se compararon las variables de altura, orientación y pendiente a lo largo de las temporadas y entre sitios. Por medio del uso de los registros fotográficos se asignaron el periodo y fecha en que el osos negro esta utilizando los diferentes tipos de hábitats.

Estructura poblacional

La estructura de la población se caracterizo a través de dos diferentes análisis: el primero, utiliza los registros de las trampas cámaras, en donde cada individuo fotografiado se les asignó a una categoría de edad (adulto, sub-adulto, hembras y oseznos). La diferenciación por edad se hizo con base en las características morfológicas como el tamaño y estructura, forma del rostro (McKinney y Delgadillo, 2004). Los subadultos presentan un pelaje más largo, son delgados y generalmente tienen una constitución corporal débil. Por ultimo, los oseznos son más pequeños y la mayor parte de las veces se encuentran acompañados por su madre. El segundo análisis se llevo a cabo por medio del uso de huellas. Cada huella encontrada en campo fue asignada a una categoría de edad y sexo mediante las medidas del ancho del cojinete de la pata delantera y de la longitud del cojinete de la pata trasera. A través de este análisis se pueden diferenciar crías sin segregar sexos, subadultos de machos y hembras, y adultos de ambos sexos (Costello *et al.*, 2001; Cuadro 1).

RESULTADOS

Durante el año 2005 se obtuvieron un total de 415 registros, incluyendo: 141 registros de trampas cámara, 179 excrementos, 105 huellas, no incluidos en el análisis se tienen adicionalmente un echadero y dos avistamientos.

Cuadro 1. Medidas (cm) que se tomaron en cuenta para determinar la estructura poblacional (tomadas de Costello *et al.*, 2001).

Clase de edad	Pata delantera (Ancho)	Pata trasera (Longitud)
Crias (ambos sexos)	7 a 9	<12
Macho subadulto (2 a 3 años)	10.5 – 11	14 a 14.5
Hembra subadulto (2 a 3 años)	9 a 9.5	12 a 12.5
Macho adulto (4+ años)	>11.5	> 14.5
Hembra adulta 4+ años)	9.5 a10.4	13 a 14

Uso de hábitat

A lo largo del periodo de estudio se identificó que el oso negro utilizaba seis tipos de hábitats (Fig. 2). El bosque bajo abierto (BBA) en ambos ranchos fue el más usado, con 34.8% de los registros en El Pinito, presentando una mayor asociación durante la primavera y el otoño y disminuyendo en el verano; en el rancho Los Ojos este hábitat cuenta con 56.3% de los registros, siendo la temporada de verano y otoño en donde más se utilizó. El chaparral (CH) fue el segundo

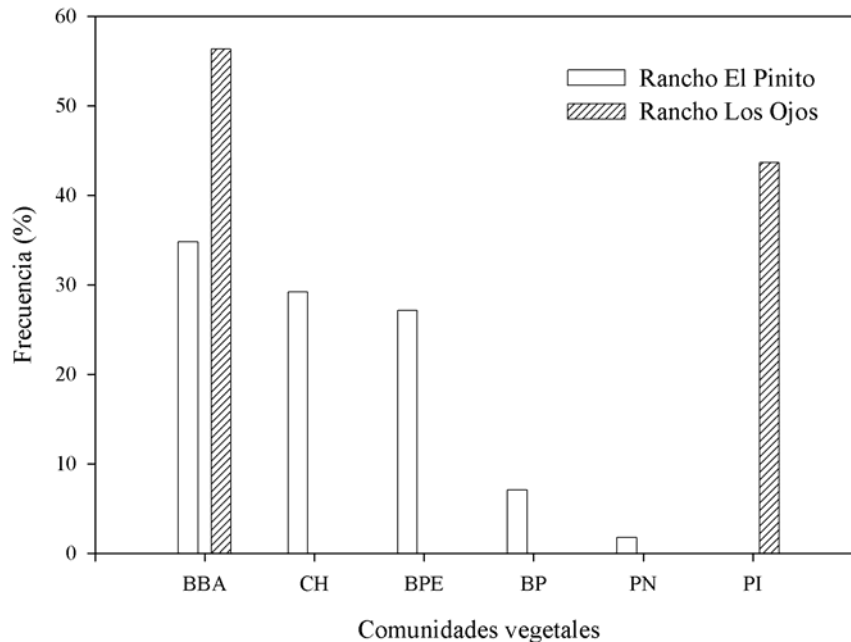


Figura 2. Comparación de frecuencia de aparición (expresada como porcentaje) del uso de hábitat por el oso negro entre ranchos. Bosque bajo abierto (BBA), chaparral (CH), bosque de pino-encino (BPE), bosque de pino (BP), pastizal natural (PN), pastizal inducido (PI).

hábitat más utilizado en el rancho El Pinito, con 29.2%, de los registros; principalmente durante primavera y verano, disminuyendo en el otoño. En el caso del bosque de pino-encino (BPE) este hábitat tuvo 27.1 % de los registros también en El Pinito, donde el oso negro está presente durante la primavera y el verano, disminuyendo su uso en el otoño. Por último el pastizal inducido (PI) obtuvo un alto porcentaje de uso en el rancho Los Ojos (43.7% de los registros) siendo utilizado en verano y otoño.

El oso negro utilizó los tipos de hábitats presentes en el área de estudio de una manera desproporcionada a su disponibilidad en el ambiente ($\chi^2=244.05$, g.l.=5, $P>0.05$). Aplicando la prueba de selección por medio de los intervalos de Bonferroni, se determinó que en el rancho El Pinito, el oso negro seleccionó el bosque bajo abierto y el chaparral; por otro lado, evitaba el bosque de pino-encino y los pastizales (Cuadro 2). En el rancho Los Ojos se observó que la utilización del bosque bajo abierto fue de acuerdo con su disponibilidad en el ambiente y siendo seleccionando el pastizal inducido y por el contrario, evitando el chaparral, matorral y pastizal natural (Cuadro 2).

Cuando se analizó la altura, orientación y la pendiente en las dos localidades. Se observó que en El rancho El Pinito los osos se registraron a una altura comprendida entre los 1500 y los 1900 m, siendo la mayoría de los registros orientados al Suroeste y con pendientes entre los 5° y los 15°. Por otro lado, en el rancho Los Ojos se encuentran entre alturas que varían de los 1300 y 1500 m; sin embargo, no se encontraron diferencias con respecto a la orientación ($F=239.9$, g.l.=190.6, $P<0.0001$) y pendiente ($F=7.963$, g.l.=149.4, $P<0.001$) entre ranchos y temporadas.

Patrones de actividad

A lo largo de un periodo de 24 h, el oso negro se encontró asociado con diferentes tipos de comunidades vegetales. El bosque bajo abierto fue utilizado a lo largo de los diferentes periodos

Cuadro 2. Resultados de los Intervalos de Bonferroni, en los ranchos El Pinito y Los Ojos
Seleccionado (+), evitado (-), utilizado con base a lo disponible (=).

Hábitat	Intervalo de Bonferroni	Resultado
<i>El Pinito</i>		
Bosque bajo abierto	$0.2782 \leq 0.348 \leq 0.4178$	0.2109 (+)
Chaparral	$0.2273 \leq 0.292 \leq 0.3567$	0.0944 (+)
Bosque de pino-encino	$0.2063 \leq 0.271 \leq 0.3357$	0.3378 (-)
Bosque de pino	$0.0337 \leq 0.071 \leq 0.1083$	0.1686 (-)
Pastizal natural	$-0.0084 \leq 0.018 \leq 0.0444$	0.1810 (-)
<i>Rancho Los Ojos</i>		
Bosque bajo abierto	$0.4267 \leq 0.5632 \leq 0.6997$	0.6504 (=)
Chaparral	$0 \leq 0 \leq 0$	0.0012 (-)
Pastizal inducido	$0.3003 \leq 0.4368 \leq 0.5733$	0.2408 (+)
Pastizal natural	$0 \leq 0 \leq 0$	0.0839 (-)
Matorral	$0 \leq 0 \leq 0$	0.0234 (-)

del día (Fig. 3). En el bosque de pino-encino, el oso negro presenta los mayores picos de actividad entre las 600 y 1000 h, así como entre las 1600 y las 2000 h. Por otro lado, el chaparral lo utilizan de noche o en la madrugada, encontrando la mayor actividad después de las 2000 h y antes de las 800 h. Dentro del bosque de pino, el oso negro está activo entre las 2200 h y las 1000 h. Por último, el pastizal inducido lo usan durante las horas con sol y presenta un periodo de actividad antes de las 2400 h (Fig. 3).

Hábitos alimentarios

La alimentación del oso negro se determinó por medio del análisis de 179 excrementos. Su principal alimento fue la materia vegetal, en orden de importancia, consume los frutos: de manzanita (*Arctostaphylos pungens*), junípero (*Juniperus sp.*), sotol (*Dasylirion wheeleri*) y encinos (*Quercus sp.*). En cuanto a la materia animal, el mayor consumo fue de insectos, principalmente hormigas (Formicidae) y coleópteros, dentro de los mamíferos, el conejo castellano (*Sylvilagus floridanus*) y crías de pecarí de collar (*Tayassu tajacu*). En términos de porcentaje de ocurrencia,

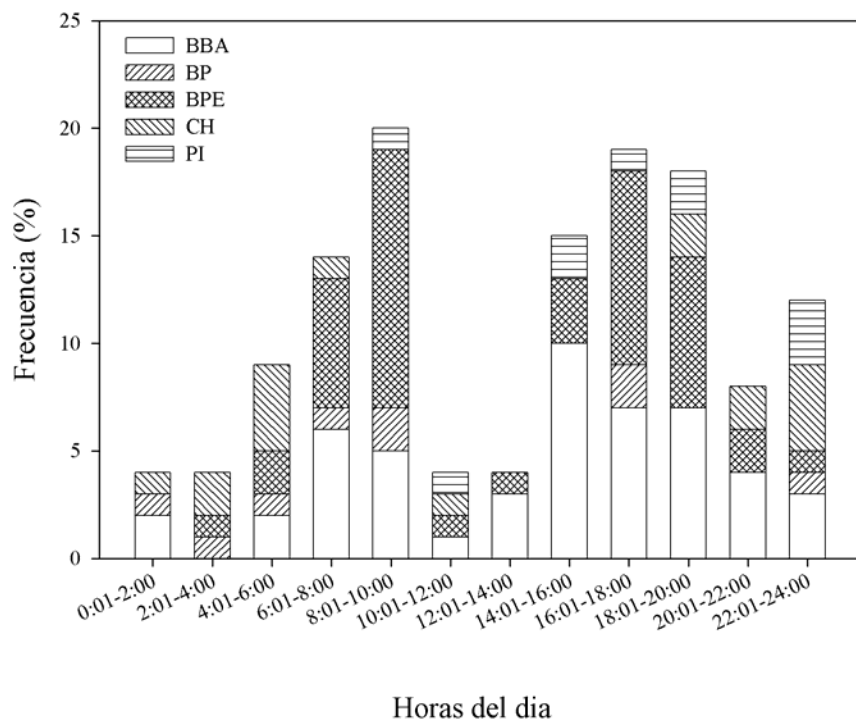


Figura 3. Patrón de actividad del oso negro en relación con las comunidades vegetales en el área de estudio. Los valores se representan como porcentajes de la frecuencia de ocurrencia. Bosque bajo abierto (BBA), chaparral (CH), bosque de pino-encino (BPE), bosque de pino (BP), pastizal natural (PN), pastizal inducido (PI).

los productos presa de mayor importancia fueron, vegetales: la manzanita (94.4%), el junípero (47.2%) y, en tercer lugar, el sotol (44.4%), y animales; las hormigas (Formicidae; 14.4%).

En cuanto a la biomasa consumida, la materia vegetal sigue siendo dominante en la dieta del oso negro con un 59.9% y la materia animal con un 40.1% (vertebrados 27.1%, invertebrados 10.9% y aves 2.0%). En materia vegetal, la manzanita, constituye el componente principal en la dieta del oso negro (19.9%), seguido por el junípero con un 16.0% y el sotol con un 9.3% de biomasa. En materia animal el más importante fue el pecarí de collar (15%), seguido por el venado cola blanca (5.6%) y el conejo (4.5%), por ultimo los artrópodos que forman parte de la dieta del oso negro fueron las hormigas (Formicidae) con un 3.6% y los escarabajos (Coleoptera) con un 3.0% (Fig. 4). Cabe hacer mención que aunque se encontraron rastros de ganado en el análisis de excrementos, este consumo corresponde a menos del 3% de la biomasa consumida.

Estructura poblacional

A través del método de comparación de las clases de edad por medio de la huellas, se encontró que no existían diferencias significativas cuando la estructura poblacional era obtenida al usar las patas delantera o trasera ($\chi^2 = 1.368$, g.l. = 4, $P < 0.85$). La estructura que se obtuvo está conformada, principalmente, por individuos adultos, donde los machos (>4 años de edad) representan 35.9% de la población y las hembras, 25.6%; los subadultos, representados por machos (de 2 a 3 años)

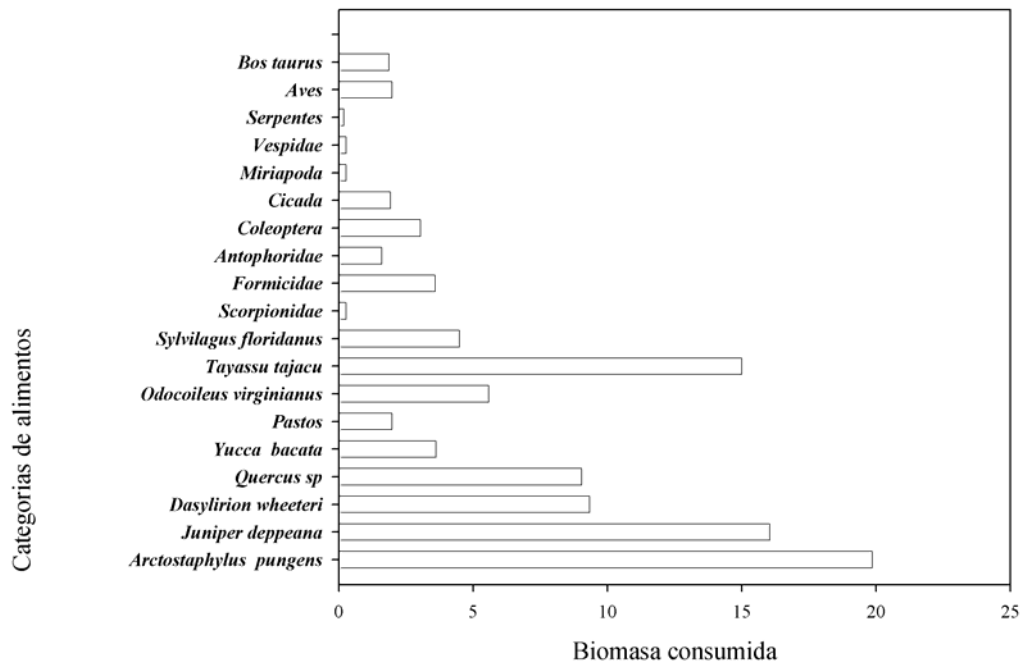


Figura 4. Biomasa consumida de cada artículo presa a lo largo de la temporada de estudio.

conforman el 7.6% de la población y las hembras, 8.1%. Las crías de ambos sexos conforman 22.8% de la población (Fig. 5). La proporción de sexos se obtuvo al sumar el porcentaje de adultos y subadultos, y es de 1:0.78, en donde los machos constituyen 43% de la población, mientras que las hembras, 33.8%, y finalmente las crías de ambos sexos 22.6%.

La estructura poblacional del análisis de los resultados obtenidos con el método de las trampas cámara, nos arroja una población conformada por 44% de machos adultos, 26% de hembras adultas, 16% de subadultos y 14% de crías (Fig. 6). Estos resultados difieren de los obtenidos con el uso de las huellas en cuanto a la proporción de machos adultos y hembras (1:0.59), un número menor de crías; sin embargo, es muy semejante en el porcentaje registrado de subadultos.

DISCUSIÓN

La abundancia y distribución de poblaciones animales varía en espacio y tiempo, dependiendo de la disponibilidad y acceso a diferentes recursos (Litvaitis *et al.*, 1994). Se ha reconocido que el uso de hábitat y hábitos alimentarios por el oso negro presenta una tendencia a utilizar zonas ricas en cobertura vegetal, con especies arbustivas que producen grandes cantidades de alimento. Del mismo modo se ha documentado que utilizan estas zonas durante la época de fructificación (Hellgren, 1993; Stubblefield, 1993; Beecham y Rohlman, 1994; Doan-Crider, 1995). El oso

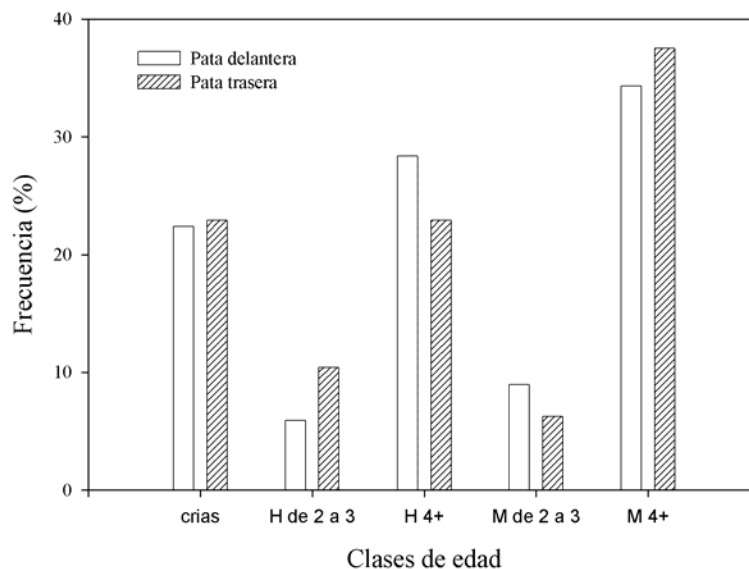


Figura 5. Categorías de edad del oso negro en la Sierra de San Luis, con base en las medidas de huellas. Crías (< 1 año), H de 2 a 3 (hembra subadulto de 2 a 3 años), H 4+ (hembra adulta > 4 años), M de 2 a 3 (Macho subadulto de 2 a 3 años), M 4+ (macho adulto > 4+ años).

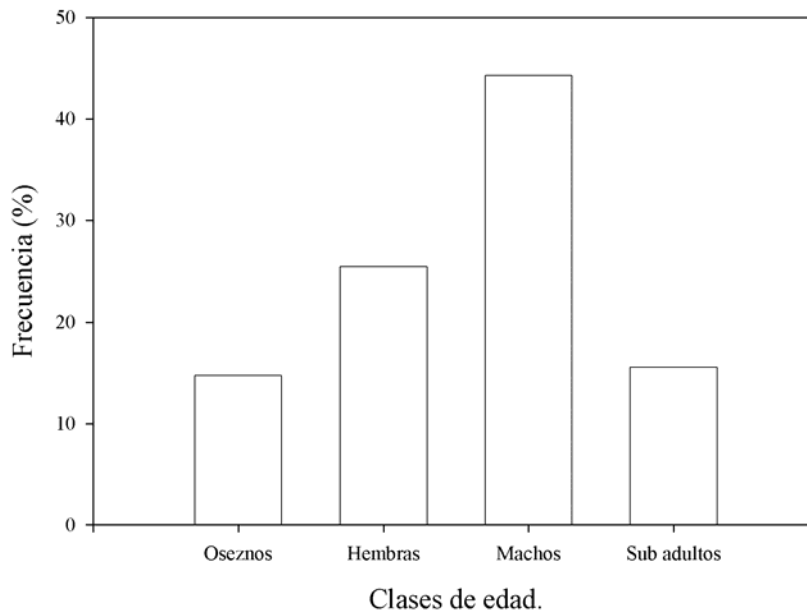


Figura 6. Categorías de edad obtenidas mediante los registros fotográficos de las trampas cámara.

negro utilizó en ambos ranchos hábitats con asociaciones arbustivas, como las que se presentan en el bosque bajo abierto donde hay una alta productividad de alimento (bellotas y bayas), así como buena cobertura que le sirve de protección contra las temperaturas elevadas, ya que este tipo de hábitat le brinda lugares frescos para descansar (Rzedowski, 1981). Estos hábitats arbustivos cuentan con represas hechas por el hombre para proporcionar agua al ganado, que constituyen la principal fuente de agua en la región, sobre todo durante la temporada de secas. Las características de cobertura, disponibilidad de alimento y agua influyen en los patrones de actividad de los osos.

La selección del chaparral por el oso negro se explica por la abundante presencia de manzanita (*Arctostaphylos pungens*), sin embargo, en este hábitat los osos están activos durante los periodos del día cuando la temperatura no es elevada, ya que estos oficios no ofrecen cobertura contra la radiación solar. El uso de la manzanita (*Arctostaphylos sp.*), como un componente importante de la alimentación del oso negro, ha sido mencionado por diversos autores (LeCount, 1982, 1983; Stubblefield, 1993; SEMARNAP, 1999), presentando variaciones de un lugar a otro, en algunos lugares de más uso de manzanita que en otros.

En el rancho Los Ojos los osos negros utilizan los pastizales debido a la abundancia de sotoles; asimismo, la escasa estructura de la vegetación favorece el tiempo de desplazamiento entre parches de bosques.

Beecham y Rohlman (1994) mencionan que generalmente la selección de un componente del hábitat se relaciona fuertemente con una disponibilidad de alimento dentro de las comunidades



vegetales, y que los osos llegan a presentarse incluso en lugares más abiertos y con menos cobertura foliar, pero en donde el alimento es más abundante.

Los patrones de actividad nos muestran que el oso negro que se encuentra activo a lo largo del día, con descanso cuando las temperaturas son muy elevadas. Puede considerarse como una especie catemeral, careciendo de un patrón definido de actividad. En otros sitios (i.e. Kentucky, Washington en Estados Unidos) se les ha documentado como especies de hábitos diurnos y crepusculares, con picos de actividad al amanecer y al atardecer, cuando la temperatura disminuye. Sin embargo, se ha observado que los patrones de actividad en el oso negro pueden variar estacionalmente, en donde la actividad nocturna ocurre principalmente durante la temporada de lluvias o como respuesta a la presencia humana (LeCount, 1984; LeCount y Yarchin, 1990, Doan-Crider 1995; SEMARNAP, 1999).

Los hábitos alimentarios del oso negro en la zona de estudio fueron principalmente dominados por materia vegetal y, en menor medida, por materia animal, lo que concuerda con lo que diversos autores reportan. Se habla de que es un animal oportunista y que se alimenta de lo que tiene a su alcance (Doan-Crider, 1995). Sin embargo existe consenso en que la dieta del oso se encuentra constituida principalmente por materia vegetal y en menor cantidad por materia animal, tal como ocurrió en la zona de estudio (Hellgren, 1993; Stubblefield, 1993; Doan-Crider, 1995).

De la materia vegetal, los artículos que sobresalieron fueron la manzanita (*Arctostaphylos pungens*), el junípero (*Juniperus deppeana*) y el sotol (*Dasyllirion wheeleri*), que presentaron altas frecuencias de consumo y, de acuerdo con el aporte de biomasa, la manzanita (*Arctostaphylos pungens*) y el junípero (*Juniperus deppeana*) siguen siendo los componentes más importantes utilizados durante sus temporadas de fructificación. Estos frutos/semillas producen un aporte energético semejante al de la proteína animal (Sinclair *et al.*, 2006). El oso negro no puede alimentarse exclusivamente de materia animal, particularmente vertebrados, debido a que el tiempo de búsqueda y captura de sus presas sería muy alto para cubrir sus requerimientos energéticos, y por ello es fácilmente justificable el uso de frutos/semillas con un valor calórico semejante. El oso negro utiliza el sotol, (*Dasyllirion wheeleri*) que está ampliamente distribuida a lo largo del área de estudio y es una fuente natural de agua. El consumo de encinos (*Quercus sp.*) para la Sierra de San Luis no fue tan importante como en otros estudios (Doan-Crider, 1995; Hellgren, 1993; Maeher y Brady, 1984; Stubblefield, 1993; Costello *et al.*, 2001), donde se reporta que las bellotas del encino son el principal componente de la dieta del oso negro. Esto puede deberse a la presencia de una baja diversidad de encinos en la zona, así como al régimen de sequías presente en el área, el cual limita la producción masiva de estas semillas como ocurre en otros sitios (Costello *et al.*, 2001).

Dentro de la materia animal, los insectos consumidos con mayor frecuencia, fueron las hormigas (Formicidae), de manera semejante a estudios hechos en Texas y Coahuila, estos restos por lo general vienen acompañando a piedras y arena, ya que al ingerir a las hormigas estos materiales no son eliminados por el oso negro (Hellgren, 1993; Doan Crider, 1995). En el grupo de los mamíferos, se encontró al conejo castellano (*Sylvilagus floridanus*) como el de mayor frecuencia de ocurrencia; sin embargo, por el aporte de biomasa consumida, el pecarí de collar (*Tayassu*



tajacu) fue más importante. Los restos de pecaríes pertenecieron a crías, las cuales son más fáciles de capturar, esta presa no había sido detectada con anterioridad en el área de estudio (Sierra-Corona *et al.*, 2005). En segundo lugar de aporte de biomasa animal se encuentra el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*).

En cuanto a la estructura poblacional, los resultados obtenidos por medio del uso de huellas o registros fotográficos reflejan una población en crecimiento que esta respondiendo favorablemente a las condiciones que les ofrece el hábitat, esto se aprecia al observar el alto porcentaje de crías y subadultos, además de contar con un alto porcentaje de hembras en edad reproductiva. Al comparar nuestros resultados con Arizona (LeCount, 1982), que es un área geográficamente cercana a nuestro sitio de estudio, los porcentajes de adultos son muy semejantes, sin embargo, el estudio de Arizona tiene un mayor número de subadultos y no se hace mención de la presencia de crías (LeCount, 1982). En nuestro caso, el porcentaje de crías documentado refleja una población que no ha logrado estabilizarse y sigue creciendo (Sinclair *et al.*, 2006).

CONCLUSIONES

El oso negro en la Sierra de San Luis, Sonora, presentó un uso diferencial de hábitat entre ranchos así como entre temporadas. Estas diferencias pueden deberse a la heterogeneidad (alto recambio de hábitats) tanto espacial como temporal (estacionalidad) que ocurre en la región. La selección de sitios con una cobertura de dosel relativamente abierta hace pensar que el oso negro presenta adaptaciones particulares a estos ambientes en los límites al sur de su área de distribución. Los hábitats son usados con base en la disponibilidad de áreas con poca heterogeneidad estructural (i. e. pastizales, bosque bajo abierto). La selección ocurre cuando estos espacios son más heterogéneos (i. e. chaparrales). Los osos negros se encontraron activos a lo largo del periodo de 24 horas, y aunque presenta picos de actividad crepuscular, este patrón depende de la época del año.

La manzanita, el junípero y el pecarí de collar son los alimentos importantes dentro de la dieta del oso negro y aportaron la mayor cantidad de alimento durante el periodo de estudio. Asimismo se reitera con estos resultados que el ganado no es un alimento importante dentro de la dieta y por lo tanto no se justifica la cacería del oso bajo ese supuesto.

Las huellas y las fotografías son una herramienta importante para estimar la estructura poblacional en áreas donde las observaciones y capturas son reducidas o en aquellos estudios donde el presupuesto no permite la captura de organismos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo de Joe y Valer Austin por permitirnos acceso a sus ranchos e instalaciones. Asimismo, a las siguientes instituciones por el apoyo económico: SEMARNAT-CONACYT-2002-C388, Apoyo a la Incorporación de Nuevos PTC (F-PROMEP-38/Rev-03, SEP-23-005), Universidad

Autónoma de Querétaro, Denver Zoological Foundation, University of Wyoming, Western Ecological Research Center-USGS, Environmental Flying Services, Fundación Cuenca Los Ojos AC, Naturalia AC, Northern Rockies Conservation Cooperative, Potrero Nuevo Fund-Tides Foundation, Scott Neotropical Fund-Cleveland Zoo. Por ultimo agradecemos a todos los estudiantes de las universidades autónomas de Querétaro y de Ciudad Juárez que nos apoyaron durante el trabajo de campo.

LITERATURA CITADA

- Allredge, R. y J. Ratti. 1986. Comparison of some statistical techniques for analysis of resource selection. *Journal of Wildlife Management*, 50:157-165.
- Aranda, M. y H. T. Arita. 1987. Técnicas para el estudio y clasificación de pelos. Cuadernos de Divulgación. INIREB, Xalapa, Veracruz, México.
- Beecham, J. y J. Rohlman. 1994. *A shadow in the forest Idaho's black bear*. University of Idaho Press, Idaho, USA.
- Byers, R. y P. R. Krausman. 1984. Clarification of a technique for analysis of utilization availability data. *Journal of Wildlife Management*, 48:1050-1053.
- Calderón-Domínguez, P., E. Carreón-Hernández, A. Lafón-Terrazas y J. C. Guzmán-Aranda. 2006. *Distribución espacio temporal de las poblaciones de oso negro (Ursus americanus) en el estado de Chihuahua*. Protección de la Fauna Mexicana., AC.
- Childs, J. L. 1998. *Tracking the felids of the borderlands*. Printing Corner Press, Texas, USA.
- Costello, C. Jones, D. Green Hammond, K. Inman, R. Inman, K. Thompson, B. Deitner, R. y H. Quigley. 2001. *A study of Black Bear ecology in New Mexico with models for population dynamics and habitat suitability*. Federal Aid in Wildlife Restoration Project W-131-R. USA.
- Doan-Crider, D. L. 1995. *Population characteristics and home range dynamics of a black bear population in northern Coahuila, Mexico*. M.S. thesis, Texas A&M University, Texas, USA.
- Doan-Crider, D. L. 2003. *Movements and spatiotemporal variation in relation to food productivity and distribution, and population dynamics of the Mexican black bear in the Serranias del Burro, Coahuila, Mexico*. Ph. D. thesis, Texas A&M University, Texas, USA.
- Doan-Crider, L. D. y D. G. Hewitt. 2005. El oso negro mexicano regresa de manera natural. *Biodiversitas*, 63:2-5
- Elbroch, M. 2003. *Mammal Tracks & Sign: A guide to North American Species*. Stackpole Books. United States of America.
- ESRI. 1999. *Arcview version 3.2*. Environmental Systems Research Institute Redlands, California, United States of America.
- Heilbrum, R., N. Silvy, M. Tewes y M. Peterson 2003. Using automatically triggered cameras to individually identify bobcats. *Wildlife Society Bulletin*, 31:748-755.
- Hellgren, E. C. 1993. Status, distribution, and summer food habits of black bears in Big Bend National Park. *The Southwestern Naturalist*, 38:77-80.



- Hewitt, G. D. y Ch. T. Robbins. 1996. Estimating grizzly bear food habits from fecal analysis. *Wildlife Society Bulletin*, 24:547- 550.
- INEGI. 1973. *Cartas topográficas Estado de Sonora, Escala 1:250,000*. INEGI. Aguascalientes, México.
- Lariviere, S. 2001. *Ursus americanus*. *Mammalian Species*, 647:1-11.
- LeCount, A. L. 1984. Black bear cub production and survival in central Arizona. Arizona Game and Fish Dept. Fed. Aid in Wildl. Restor. Final Report, Proj. W-78-R. 10 pp.
- LeCount, L. A. 1982. Characteristics of a central Arizona black bear population. *Journal of Wildlife Management*, 46:861-868.
- LeCount, L. A. 1983. Denning ecology of black bears in central Arizona. International Conference on Bear. *Research and Management*, 5:71-78.
- LeCount, L. A. y C. J. Yarchin. 1990. Black bear habitat use in east-central Arizona. Arizona Game and Fish Department Technical Report Number 4.
- Litvaitis, J. A. K. Titus y E. Anderson. 1994. Measuring vertebrate use of terrestrial habitats and foods. Pg 254-274, in *Research and management techniques for wildlife and habitats* (Bookhout, T. A. ed.). The Wildlife Society, Bethesda Maryland.
- MacMahon, A. J. 1994. *Deserts*. National Audubon Society Nature Guides.
- Maehr, D. S. y J. R. Brady. 1984. Food habits of Florida black bears. *Journal of Wildlife Management*, 48:230-235.
- Mckinney, R. B y J. A. Delgadillo. 2004. *Manual para el manejo del oso negro mexicano, guía para manejadores*. CEMEX. Mexico.
- Onorato, D. P., E. C. Hellgren, R. A. Van Den Bussche and D. L. Doan-Crider. 2004. Phylogenetic patterns within a metapopulation of black bears (*Ursus americanus*) in the American south-west. *Journal of Mammalogy*, 85:140-147.
- Orth, E. A. 1995. *A field guide to the plants of Arizona*. Falcon. Montana.
- Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa. México.
- SEMARNAP. 1999. Proyecto para la conservación y manejo del oso negro (*Ursus americanus*) en México. Instituto Nacional de Ecología. México.
- Sierra Corona, R., I. A. Sayazo Vazquez, M. del C. Silva Hurtado y C. A. López González. 2005. Black bear abundance, habitat use, and food habits in the Sierra San Luis, Sonora. Pp. 444-448, in *Connecting mountain islands and desert seas: biodiversity and management of the Madrean* (Gottfried, B. S. Gebow, L. G. Eskew y C. Edminster, eds.). Archipelago II. 2004 May 11-15; Tucson, AZ. Proceedings RMRS-P-36. G. J. U. S. Forest Service. Fort Collins, CO: US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station.
- Sinclair, A. R. E., J. M. Fryxell, G. Caughley y T. Sinclair. 2006. *Wildlife Ecology, Conservation and Management*. Blackwell Publishing.
- Stubblefield, H. C. 1993. Food habits of black bear in the San Gabriel Mountains of Southern California. *The Southwestern Naturalist*, 38:290-293.
- Varas-Nelson, C., C. López González, J. Ramirez, S. Cunningham y M. Culver. 2006. Population structure of black bear in Northern Mexico. Pp. 80-82, in *Borders, boundaries and Time Scales*



(Halvorson, B. ed.). Proceedings of the Sixth Conference on Research and Resource Management in the Southwestern Deserts.





HÁBITOS ALIMENTARIOS Y REPRODUCCIÓN DE DOS ESPECIES DE TLACUACHE EN CAFETALES DEL CENTRO DE VERACRUZ, MÉXICO

Aidee Ocegüera-González y Alberto González-Romero

Instituto de Ecología, A. C. Km 2.5 Antigua Carretera a Coatepec # 351, El Haya. Apartado Postal 63. CP 91070 Xalapa, Veracruz, México. CE: aideog@gmail.com (AOG); alberto.gonzalez@inecol.edu.mx (AGR).

Resumen: El objetivo del trabajo fue hacer un análisis de la dieta, amplitud del nicho alimentario y ciclo reproductivo de dos especies de tlacuache en diferentes cafetales y compararlo con lo que sucede en el bosque mesófilo de montaña, en la Región Central de Veracruz, en los municipios de Coatepec y Huatusco. De junio de 2003 a abril de 2005 se atraparon tlacuaches en 9 sitios de muestreo, utilizando 10 trampas de caja Tomahawk en un transecto y espaciadas 50m con un esfuerzo de muestreo de 180 noches trampa. Las diferencias en las abundancias totales no fueron significativas. En relación con la dieta para *D. virginiana* se encontraron diferencias significativas entre los valores de insectos y frutos y para *D. marsupialis* diferencias significativas para frutos. Se encontró una sobreposición alta del nicho trófico entre las dos especies. No hubo diferencias significativas en la proporción de hembras/machos para ambas especies. Las hembras de *D. virginiana* tuvieron en promedio 7 crías y *D. marsupiales* 7.45. Se encontró una correlación positiva significativa entre el número de individuos de ambas especies y el área basal de los árboles.

Palabras clave: cafetales, dieta, tlacuaches, Veracruz

Abstract: The objective of this study was to analyze the diet, niche breadth and reproduction of two species of opossums in central Veracruz, in the municipalities of Coatepec and Huatusco. From June 2003 to April 2005 we trapped animals in 9 different sites two times in each with tomahawk traps in a transect of 10 traps at intervals of 50m, with a total trapping effort of 180 night traps. Difference in total abundance was not significant. We found significant values for insects and fruits in the diet of *D. virginiana* and only for fruits with *D. marsupialis*. We found a high overlap in the trophic niche between both species. The litter size for *D. marsupialis* was 7, and for *D. marsupialis* 7.45. There was a significant positive correlation between the structural characteristics of the coffee plantations as the tree basal area and the abundance of opossums.

Keywords: coffee, diet, opossums, Veracruz.

INTRODUCCIÓN

El presente estudio, forma parte de un proyecto más extenso sobre la biodiversidad de los cafetales del centro de Veracruz realizado por el Instituto de Ecología, AC denominado BioCafé, que abarcó



varios grupos taxonómicos de plantas y animales. Entre estos se analizaron los mamíferos medianos y dentro de este grupo, se estudiaron las dos especies más abundantes: el tlacuache cadeno (*Didelphis virginiana*) y el tlacuache común (*D. marsupialis*), que coexisten en esta región. Se hizo una comparación entre los hábitos alimentarios y reproductivos de las dos especies de marsupiales en un gradiente de fincas cafetaleras con distintas características estructurales, con el fin de entender como las afectan.

Hunsaker (1977) menciona que los tlacuaches son animales extremadamente adaptables a diferentes condiciones y con una fisiología que les permite vivir en gran variedad de hábitats. Generalmente se alimentan de frutas, vertebrados e invertebrados pequeños y en algunas zonas tienen reputación de ladrones de pollos y huevos. Tienen ámbitos hogareños pequeños y no recorren grandes distancias: para *D. virginiana* se han reportado áreas de actividad de 4-16 ha, con un promedio de 4.6 ha (Burt y Grossenheider, 1980; Davis y Schmidly, 1994). Para *D. marsupialis* se reportó que tienen ámbitos hogareños de 11 ha aproximadamente (Sunquist *et al.*, 1987; Reid, 1997).

En México, el tlacuache es utilizado como alimento por muchos grupos indígenas que dependen de la caza de subsistencia como única fuente de carne (Leopold, 1959; Redford y Robinson, 1997). En tiempos pasados, este animal era muy apreciado por los aztecas quienes, además de utilizarlo como alimento, le atribuían a la cola propiedades medicinales (para enfermedades intestinales, de vías urinarias, cólicos y para aminorar el dolor de parto, entre otros; Salazar, 1932). Además de esto, se ha observado que era una parte importante en la cultura de numerosos grupos indígenas, pues se han encontrado historias y leyendas en donde se le menciona o se le tiene como protagonista (Kaspar y Holkova, 2004).

En décadas pasadas, el tlacuache también fue muy apreciado por las aplicaciones industriales de su piel (Salazar, 1932; Leopold, 1959; Redford y Robinson, 1997).

Las dos especies analizadas en este estudio coexisten en muchos de los hábitats muestreados. Para comprender cómo es que dos especies tan similares pueden vivir en simpatria es necesario hacer un análisis de sus nichos; donde se pueda tener una imagen más clara de los recursos que son compartidos o de las características en las que difieren, de tal manera que una población no excluya a la otra. Localmente en la zona cafetalera del centro de Veracruz, estas dos especies son cazadas intensamente una, el tlacuache cadeno (*D. virginiana*) como alimento y la otra el tlacuache común (*D. marsupialis*) porque la utilizan como remedio para varios padecimientos y ambas especies son perseguidas por considerarlas una plaga (Tlapaya, 2008).

Por lo anterior, el objetivo de este estudio fue el de contribuir al conocimiento de la biología y ecología de estas dos especies de marsupiales en la zona cafetalera del centro de Veracruz cubriendo los siguientes objetivos particulares: 1) conocer la dieta de las dos especies de tlacuache y hacer un análisis sobre la posible sobreposición del nicho alimentario; 2) determinar las características reproductivas de los tlacuaches (proporción hembras/machos, época reproductiva, número de hembras reproductoras, número de crías) y observar si hay diferencias por especie; 3) analizar lo encontrado en los puntos anteriores dentro de un gradiente de cafetales con distintas características bióticas para observar correlaciones y 4) comparar los resultados encontrados en los cafetales con el bosque mesófilo de montaña.

METODOLOGÍA

Área geográfica de estudio

Las unidades de estudio se encuentran en la zona montañosa del centro del estado de Veracruz, dentro de los municipios de Coatepec y Huatusco. Se escogieron cafetales que por su estructura biofísica representaran un gradiente de intensificación de manejo y además un sistema de bosque mesófilo de montaña para tener una referencia comparativa. En el Cuadro 1 se muestran las zonas de estudio, su ubicación y algunas características; también la clave con la que son identificadas dentro del proyecto BioCafé y con la que nos referiremos en este texto.

En este estudio se tomó en cuenta la evaluación de los componentes estructurales de los cafetales hecha por Hernández-Martínez (2008). En el Cuadro 2 se muestran las unidades bióticas con las que, posteriormente, se trabajó para hacer un análisis de correlación entre ellas y la abundancia, alimento y reproducción de los tlacuaches.

Trampeo

El trabajo de campo se realizó de junio de 2003 a abril de 2005. El trampeo fue durante dos noches consecutivas en cada una de las ocho fincas cafetaleras y en un remanente de bosque mesófilo de montaña. En cada sitio se utilizaron diez trampas de caja Tomahawk medianas colocadas en un transecto espaciadas 50 m entre trampa y trampa, se cebaron con carne o entrañas de pollo

Cuadro 1. Clave de identificación, zona de ubicación, coordenadas geográficas y hectáreas de extensión de cada uno de los cafetales muestreados en las zonas de Coatepec-Huatusco, Veracruz.

Finca	Clave	Municipio	Coordenadas	Hectáreas
La Onza	ONZA	San Marcos	192556 965750	8
De la Vequia	DLVS	Huatusco	191222 965340	100
El Mirador - Hilde	MIRA	Huatusco	191257 096537	74
La Orduña	ORD	Coatepec	192759 965630	200
Buenavista	TSOL	Teocelo	192253 965917	132
El Zopilote	ZOPI	Coatepec	192680 965355	100 aprox.
Adrianes	MART	Coatepec	192549 965255	100 aprox.
El Deseo	ARMA	Coatepec	192610 965232	21
Las Cañadas	CAÑA	Huatusco	Coordenadas desconocidas	300 aprox.



Cuadro 2. Componentes estructurales de los cafetales muestreados en las zonas de Coatepec y Huatusco, Veracruz. Tomando como base el trabajo de Hernández-Martínez (2005).

CF = clave de la finca, NA = número de árboles en 1225 m² (área del punto de muestreo), s = riqueza de árboles, Hh = diversidad de especies utilizadas como sombra, Hv = distribución vertical de individuos en los estratos del dosel, AL = altura de los árboles en metros, AB = área basal en cm²/1225 m², CB = porcentaje de cobertura, SN = proporción de especies nativas.

CF	NA	S	HH	HV	AL	AB	CB	SN
ONZA	26	10	1.99	1.12	6.68	822.15	63	0.42
DLVS	33	3	0.35	-0.05	5.51	302.08	80	0.16
MIRA	17	9	1.88	0.87	12.63	1468.07	77.73	0.56
ORD	20	6	1.45	0.97	10.46	1059.37	80	0.47
TSOL	0	0	0	0	0	0	0	0
ZOPI	15	6	1.45	1.11	10.81	1827.60	73	0.72
MART	21	3	0.37	0.49	4.21	227.68	50	0.14
ARMA	20	7	1.65	1.08	9.71	1850.43	69.50	0.57
CAÑA	42	17	2.52	0.36	10.91	425.12	90.86	0.90

y manzana y se tuvo un esfuerzo total de muestreo de 180 noches trampa. Las trampas permanecieron abiertas durante la noche y se revisaron temprano en mañana. Los datos que se tomaron incluían: fecha, sitio, especie, sexo, edad (adulto, juvenil o cría), peso del animal, número de crías y/o embriones por hembra, tamaño de las crías, así como las medidas convencionales (longitud total, de la cola, de la pata, de oreja y peso). Después los animales fueron marcados con un arete numerado y liberados en el sitio de captura.

Abundancia

Para obtener la abundancia de los tlacuaches, se utilizó el promedio de animales capturados por esfuerzo de captura usando el número total de trampas/noche para cada cafetal muestreado y para el bosque mesófilo de montaña. Se realizaron pruebas de bondad de ajuste χ^2 (Zar, 1999) para saber si los tlacuaches encontrados y los esperados difieren entre sí. También se obtuvo un valor de densidad de animales para cada especie, tomando en cuenta el área muestreada por transecto (5,500 m²).

Hábitos alimentarios

Se tomaron muestras de heces de 38 de los animales capturados y se llevaron al laboratorio en donde se secaron en bolsas de papel, bajo un foco con intensidad de 100 w durante una semana aproximadamente. Después se hizo un lavado con agua corriente y detergente hasta que los elementos contenidos en los excrementos pudieran separarse y guardarse por grupos en bolsitas de plástico etiquetadas. El análisis se llevó a cabo mediante la comparación de los elementos

encontrados con colecciones de referencia y claves de identificación para pelos de guarda (Mosby, 1960; Arita y Aranda, 1987; Moore *et al.*, 1997).

Una vez que los elementos fueron identificados, se obtuvieron las frecuencias totales, las de ocurrencia y la proporción de ocurrencia para cada especie encontrada (Litvaitis *et al.*, 1994). Las frecuencias totales indican la abundancia de cada componente en la dieta; las de ocurrencia indican la frecuencia con la que un animal consume determinada presa y se obtienen mediante la siguiente fórmula: $Fo = (fi/N) \times 100$ donde Fo = frecuencia de ocurrencia, fi = frecuencia total y N = número total de excrementos. La proporción de ocurrencia indica la importancia de las especies encontradas en relación con el resto de los componentes y se obtiene mediante la siguiente fórmula: $Po = (fi/F) \times 100$ donde Po = porcentaje de ocurrencia, fi = Frecuencia total y F = número total de ocurrencias de todos los componentes en todos los excrementos.

Se hizo una prueba de χ^2 de bondad de ajuste (Zar, 1999) para observar si los elementos de la dieta encontrados son distintos a los esperados, primero tomando en cuenta las dos especies y luego para cada una.

Nicho alimentario

La amplitud del nicho se calculó utilizando el índice de diversidad de Simpson (Levins, 1968): $S = (p_i^2)^{-1}$ donde p_i es la frecuencia relativa del volumen del elemento i^{th} de la muestra de presas. Después se hizo un análisis de sobreposición del nicho utilizando el índice de Pianka (Pianka, 1974b): $O_{jk} = SP_{ij} \cdot P_{ik} / \bar{O}SP^2_{ij} \cdot P^2_{ik}$ donde P_{ij} es la frecuencia relativa del volumen del taxón i en la dieta de la especie j , y P_{ik} es la frecuencia relativa del volumen del taxón i en la dieta de la especie k .

Reproducción

Para el análisis de la reproducción se registró la presencia de crías en el marsupio de las hembras, el número y se les tomaron datos de longitud (corona-grupa) de las crías y se obtuvo un estimado de su edad y, con esto, una aproximación de la fecha en la que las hembras se reproducen y la duración promedio del periodo reproductivo. También se obtuvo la proporción hembras/macho de los animales capturados y se realizó una prueba de χ^2 de bondad de ajuste (Zar, 1999) para observar diferencias entre los valores encontrados y los esperados.

Correlaciones tlacuaches/gradientes bióticos de los cafetales

Se hizo una prueba Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1999) para probar la normalidad de todos los datos obtenidos (bióticos de los cafetales y de abundancia, dieta y reproducción de los tlacuaches). Como todos los datos mostraron normalidad, se hicieron pruebas de correlación paramétrica con la ayuda del programa Statistica 7.0.

Se realizó un análisis de correlación utilizando los componentes estructurales previamente definidos por Hernández-Martínez (2008) para los sitios de estudio (Cuadro 2), contra el promedio de la abundancia de los tlacuaches, primero total y luego por especie. Un segundo análisis de correlación se realizó de igual manera, tomando los componentes estructurales de las fincas uno a

uno, contra el número de elementos encontrados en la dieta de cada especie de tlacuache. El tercer análisis de correlación se efectuó con estos componentes estructurales contra el número de hembras con crías para cada especie.

RESULTADOS

Abundancia

Se capturaron un total de 70 tlacuaches en las fincas muestreadas (25 *D. virginiana* y 45 *D. marsupialis*). La abundancia de individuos encontrados en las fincas y en el bosque mesófilo de montaña se observan en el Cuadro 3. Los resultados fueron no significativos ($\chi^2_{0.05} = 0.770$; g.l. = 8; $P = 0.999$). También se hizo la misma prueba para cada especie y en ninguna se encontraron diferencias significativas (*D. virginiana*: $\chi^2_{0.05} = 1.06$; g.l. = 8; $P = 0.998$ y *D. marsupialis*: $\chi^2_{0.05} = 0.19$; g.l. = 8; $P = 0.999$). Las densidades totales y por especie se muestran en el Cuadro 3.

Hábitos alimentarios

De los 70 individuos capturados, solamente 38 defecaron en las trampas, por lo que este número de excrementos fue el que se analizó para la dieta, debido a que se conocía a qué individuo pertenecían cada excremento. Los elementos encontrados en los excrementos fueron pelos, insectos, semillas (frutos), huesos y materia animal no identificable. Los resultados de los porcentajes de ocurrencia encontrados en las heces de ambas especies, se resumen en el Cuadro 4.

En la prueba de bondad de ajuste para cada elemento de la dieta encontrado se obtuvo que para *D. virginiana* se encontraron diferencias significativas entre los valores de insectos ($\chi^2_{0.05,9} = 25.44$; g.l. = 9; $P < 0.05$) y frutos ($\chi^2_{0.05,9} = 26$; g.l. = 9; $P < 0.05$) y para *D. marsupialis* hay

Cuadro 3. Esfuerzo de captura y abundancia de los tlacuaches por especies capturados en las diferentes fincas cafetaleras y bosque mesófilo de la zona de Coatepec-Huatusco, Veracruz.

Finca	Noches/trampa	Total capturas	(N) <i>D. virginiana</i>	(N) <i>D. marsupialis</i>
ONZA	7.14	2	0	2
DLVS	7.14	2	1	1
MIRA	10.71	5	0	5
ORD	28.57	15	3	12
TSOL	10.71	2	0	2
ZOPI	10.71	14	9	5
MART	7.14	5	0	5
ARMA	10.71	22	12	10
CAÑA	7.14	3	0	3
Total		70	25	45

Cuadro 4. Porcentajes de ocurrencia de los elementos de la dieta encontrados en heces de tlacuache (*Didelphis virginiana* y *D. marsupialis*) en los cafetales muestreados en las zonas de Coatepec-Huatusco, Veracruz.

Categoría de alimento	Porcentaje de ocurrencia de los elementos de la dieta		
	<i>D. virginiana</i> (n = 11)	<i>D. marsupialis</i> (n = 24)	No identificable (n = 3)
Pelos	4.76	20.51	0
Insectos	42.86	33.33	60
Frutos	47.62	28.21	20
Huesos	0	7.69	0
Material orgánico no identificado	4.76	10.26	20

diferencias significativas en frutos ($\chi^2_{0.05,9} = 17.18$; g.l. = 9; $P < 0.05$). El consumo de vertebrados no fue significativo para ninguna de las dos especies siendo los elementos identificados en la heces: *Canis familiaris*, *Didelphis sp.*, *Peromyscus sp.* identificados por pelos y un ave passeriforme por plumas, sin embargo no se pudo llegar más que a orden. En los Cuadros 5 y 6 se enlistan las plantas e insectos identificados en las heces analizadas.

Nicho alimentario

La amplitud de nicho encontrada fue de 0.66 y 1.52 para *D. virginiana* y *D. marsupialis* respectivamente. La sobreposición del nicho para los elementos de la dieta de ambas especies fue de 0.91. Este número refleja una sobreposición muy alta entre las dos especies (0 = ningún elemento de la dieta es compartido, 1 = traslape completo; Litvaitis *et al.*, 1994).

Reproducción

De los 70 individuos capturados 24 (34%) correspondieron a la especie *D. virginiana* y 46 (66%) a *D. marsupialis*, de estos, 35 fueron hembras (50%). Se capturaron un total de 31 hembras de la especie *D. marsupialis* de las cuales 14 tenían crías (45%). Para *D. virginiana* se capturaron únicamente cuatro hembras de las cuales sólo dos tenían crías (50%).

Cuadro 5. Especies vegetales encontradas en las heces de tlacuaches capturados en cafetales de las zonas Coatepec-Huatusco, Veracruz.

Familia	Género/Especie
Cucurbitaceae	<i>Cucurbita sp.</i>
Moraceae	<i>Ficus sp.</i>
Passifloraceae	<i>Passiflora adenopoda</i>
Rosaceae	<i>Malus domestica</i>
	Especie no identificada
Rubiaceae	<i>Coffea arabica</i>
Rutaceae	<i>Citrus sp.</i>
Solenaceae	Especie no identificada

Cuadro 6. Insectos encontrados en las heces de tlacuaches capturados en cafetales de las zonas Coatepec-Huatusco, Veracruz.

Orden	Familia	Subfamilia	Tribu	Género/Especie
Coleoptera	Nitidulidae			<i>Lobiopa</i> sp. Especie no identificada.
	Tenebrionidae			Especie no identificada
	Scarabaeidae	Melolonthinae	Melolonthini	<i>Phyllophaga</i> sp.
		Dynastinae	Macroductylini	<i>Isonychus</i> sp.
			Oryctini	Especie no identificada
			Phileurini	Especie no identificada
Hemiptera	Familia no identificada			
Hymenoptera	Familia no identificada			
	Formicidae			<i>Cephalotes minutus</i> <i>Labidus coecus</i> <i>Labidus praedator</i> <i>Neivamyrmex</i> sp. <i>Solenopsis germinata</i> Especie no identificada
			Attini	Especie no identificada
Mantodea	Familia no identificada			
Orthoptera	Mantidae			Especie no identificada
	Tettigonoidea			
	Acridoidea			
	Familia no identificada			

No hubo diferencias significativas en la proporción de hembras/machos es decir no predominó alguno de los sexos para ninguna de las dos especies capturadas. Para ambas especies, se encontró que las crías de las hembras capturadas nacieron en promedio la última semana de enero utilizando, para este cálculo, el criterio del tamaño de las crías (Hunsaker, 1977). Las hembras de *D. virginiana* tuvieron un promedio de 7 crías y *D. marsupialis* 7.45 por hembra.

Correlaciones tlacuaches/gradientes bióticos de los cafetales

En el análisis efectuado para observar correlaciones entre las características estructurales de los cafetales y la abundancia total de tlacuaches se muestra que el número de individuos de las dos especies fue aumentando significativamente conforme aumentó también el área basal de los árboles en cada punto muestreado. Por lo tanto, hay una correlación positiva significativa para esas dos variables (Cuadro 7).

En las correlaciones efectuadas entre las características estructurales de los diferentes cafetales y el número de hembras con crías para ambas especies se observó que únicamente para *D. virginiana* hay una correlación positiva significativa con la variable de área basal de los árboles de las fincas. Esto significa que se encontraron más hembras con crías a medida que aumentaba el área basal de los árboles en las fincas muestreadas (Cuadro 8). No hubo ninguna correlación significativa entre el número de elementos de la dieta encontrados y las características estructurales de los cafetales muestreados (Cuadro 9).

Cuadro 7. Coeficientes de correlación entre abundancia (total y por especies) y características bióticas de cada cafetal.

Características bióticas de los cafetales	Abundancia total		<i>D. virginiana</i>		<i>D. marsupialis</i>	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>
Núm. de árboles x punto	-0.1061	0.786	-0.1453	0.709	-0.0116	0.976
Riqueza de árboles	0.0123	0.975	-0.0603	0.878	0.1337	0.732
Especies del dosel utilizadas como sombra	0.1994	0.607	0.1400	0.719	0.2500	0.517
Distribución vertical de individuos en los estratos del dosel	0.5484	0.126	0.4836	0.187	0.5186	0.153
Altura en metros	0.3714	0.325	0.3204	0.401	0.3633	0.337
Área basal en cm ² /1225m ²	0.7471	0.021	0.7532	0.019	0.5446	0.130
Porcentaje de cobertura	0.1975	0.610	0.1704	0.661	0.1933	0.618
Proporción de especies nativas	0.3750	0.320	0.3509	0.354	0.3199	0.401

Cuadro 8. Coeficientes de correlación entre número de hembras con crías (total y por especies) y las características bióticas de cada cafetal.

Características bióticas de los cafetales	Núm. total de hembras con crías		<i>D. virginiana</i>		<i>D. marsupialis</i>	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>
Núm. de árboles x punto	0.6080	0.082	-0.1959	0.613	-0.1061	0.786
Riqueza de árboles	0.6537	0.056	-0.0319	0.935	-0.0133	0.973
Especies del dosel utilizadas como sombra	0.3864	0.304	0.1676	0.666	0.1625	0.676
Distribución vertical de individuos en los estratos del dosel	-0.2285	0.554	0.5201	0.151	0.5139	0.157
Altura en metros	0.0785	0.841	0.3310	0.384	0.1875	0.629
Área basal en cm ² /1225m ²	-0.3646	0.335	0.7671	0.016	0.6358	0.066
Porcentaje de cobertura	0.2015	0.603	0.1335	0.732	0.0632	0.872
Proporción de especies nativas	0.4037	0.281	0.4016	0.284	0.2318	0.548

Cuadro 9. Coeficientes de correlación entre el número de elementos de la dieta encontrados (total y por especies) y las características bióticas de cada cafetal.

Características bióticas de los cafetales	Elementos de la dieta totales		Elementos de la dieta de <i>D. virginiana</i>		Elementos de la dieta de <i>D. marsupialis</i>	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
Núm. de árboles x punto	0.1156	0.767	-0.0482	0.902	0.3482	0.359
Riqueza de árboles	0.1170	0.764	-0.0822	0.834	0.3503	0.355
Especies del dosel utilizadas como sombra	0.1426	0.714	0.0828	0.832	0.2261	0.559
Distribución vertical de individuos en los estratos del dosel	0.2144	0.580	0.3511	0.354	0.0567	0.885
Altura en metros	0.2358	0.541	0.2384	0.537	0.2474	0.521
Área basal en cm ² /1225m ²	0.4435	0.232	0.6433	0.062	0.1135	0.771
Porcentaje de cobertura	0.1839	0.636	0.1747	0.653	0.2641	0.492
Proporción de especies nativas	0.3974	0.290	0.2314	0.549	0.4867	0.184



DISCUSIÓN

Abundancia

No hubo diferencias en los valores encontrados de abundancia para ambas especies. Desde un punto de vista macroambiental, las poblaciones de tlacuaches capturados probablemente tienen una abundancia de recursos suficientes en todas las fincas muestreadas y por esto no se encontraron evidencias de un uso mayor en alguna finca en particular. Según Pianka (1974a), cuando hay recursos abundantes, dos especies pueden compartirlos sin que ninguna de las dos se vea afectada. La fincas muestreadas tienen características distintas en cuanto a estructura vegetal, diversidad de plantas y manejo, sin embargo los resultados de los muestreos no arrojaron diferencias en cuanto a la abundancia de las dos especies. Se sabe que estos animales son especies muy generalistas, que su dieta se compone de muchos elementos diferentes y pueden subsistir en gran cantidad de hábitats (Hunsaker, 1977; Gardner, 1983; Eisenberg, 1989). El hecho de que muchos de los cafetales se encuentren cerca de asentamientos humanos, carreteras o zonas semi-conservadas probablemente no esté teniendo un efecto significativo sobre estas poblaciones.

Hábitos alimentarios

Los hábitos alimentarios de los didélfidos neotropicales han sido muy poco estudiados a pesar de su gran diversidad y amplia distribución geográfica (Cordero y Nicolas, 1987). En varios estudios, se ha encontrado que son animales omnívoros pues tienen una dieta compuesta por una gran variedad de elementos. En poblaciones analizadas en Michigan, Estados Unidos, Taube (1947) observó que *D. virginiana* es una especie omnívora aunque exhiben preferencia por elementos animales. Para *D. marsupialis* también se han hecho estudios donde se han encontrado una gran variedad de elementos alimentarios: en uno de ellos, Cordero y Nicolas (1987) reportaron que el alimento de origen animal es más importante que el de origen vegetal en la dieta de los tlacuaches durante todo el año. Según estos autores, aunque *D. marsupialis* es una especie omnívora, son más carnívoros e insectívoros que herbívoros o frugívoros.

Taube (1947) menciona que en los análisis hechos mediante extracción de tracto digestivo se pueden obtener mejores resultados de los que se obtienen mediante el análisis de excrementos porque muchos elementos se pierden o son imposibles de identificar una vez que pasan por el proceso de digestión. Para *D. virginiana* se encontró que los elementos consumidos con mayor frecuencia fueron los frutos ($P_o = 47.62$), aunque también se encontraron insectos en cantidades altas ($P_o = 42.86$). Según la prueba de bondad de ajuste estos dos elementos fueron significativos en comparación con los demás encontrados. Esto nos indica que los porcentajes de ocurrencia ciertamente muestran diferencias en cuanto a lo que estos animales consumieron.

Aunque algunos autores señalan que en esta especie hay mayor número de elementos de origen animal que vegetal (Taube, 1947; Hamilton, 1951), muchos también han encontrado variaciones estacionales considerables en el número de elementos alimentarios. Cordero y Nicolas (1987) indican que durante la estación seca, los elementos más importantes fueron mamíferos, aves e insectos y durante la estación de lluvia, las aves fueron más importantes en volumen que los



mamíferos e insectos aunque también reportaron un incremento en el número de frutos para esta estación. La mayoría de los autores coinciden en que las variaciones en el porcentaje de ocurrencia pueden ser un reflejo de la disponibilidad del recurso (Hamilton, 1951; Cordero y Nicolas, 1987; Kasparian *et al.*, 2002). Esto puede estar pasando con nuestros resultados, sin embargo para hacer una aseveración de lo anterior, hubiera sido importante muestrear las fincas cafetaleras tomando en cuenta las diferentes estaciones del año y después hacer un análisis de disponibilidad de recursos.

En los excrementos de *D. virginiana* no se encontraron huesos, pero esto no quiere decir que estos animales no consuman vertebrados. Según varios autores, se alimentan de aves, roedores, anfibios y reptiles (Hamilton, 1951; Kasparian *et al.*, 2002). En los excrementos analizados se encontraron pelos ($Po = 4.76$) y material orgánico no identificable ($Po = 4.76$), por lo que es probable que los animales hayan consumido alguna especie de vertebrado, sólo que no fue posible identificarlos porque no se encontraron huesos (porque ya habían sido desechados o se encontraban aún en el tracto digestivo).

Para el caso de *D. marsupialis*, los elementos encontrados con mayor frecuencia fueron los insectos ($Po = 33.33$). Similar a *D. virginiana*, muchos autores han coincidido en que ésta es una especie de hábitos omnívoros y han encontrado una gran variedad de elementos en su dieta (Cordero y Nicolas, 1987). Al realizar la prueba de χ^2 se vio un valor significativo en los frutos consumidos, lo que significa que para los animales capturados de esta especie sí hubo diferencias entre los frutos que consumían en comparación con los demás elementos encontrados. Para esta especie sí se encontraron huesos y, además de identificar un grupo de roedores, también se pudieron identificar huesos de ave, lo cual concuerda con lo reportado para poblaciones de Sudamérica (Cordero y Nicolas, 1987).

Nicho alimentario

El análisis de nicho alimentario realizado para las dos especies en este estudio, demuestra que existe una sobreposición muy significativa (0.91). Según Abrams (1980), en los análisis realizados de amplitud de nicho, se puede observar que *D. marsupialis* tiene un espectro más amplio que *D. virginiana*. Al hacer el análisis de sobreposición de nicho y obtener un valor tan alto, se puede asumir que la mayoría de los elementos alimentarios consumidos por *D. virginiana*, también son consumidos por *D. marsupialis*. El hecho de que estas dos especies coexistan y compartan los recursos alimentarios de forma tan consistente nos indica que los recursos no son limitados en las fincas cafetaleras y, por lo tanto, que entre ellas no existe una competencia, al menos en el nicho trófico.

La mayoría de los animales evitan la competencia de tres formas: difieren en su alimentación, en los sitios donde forrajea y en la hora del día en la que son activos (niveles trófico, espacial y temporal). Las diferencias ecológicas que pueden existir en cada una de estos tres niveles, reduce la competencia y, por lo tanto, facilita la coexistencia de dos especies (Pianka, 1973, 1974b). Si los animales de este estudio tienen una sobreposición de nicho alimentario tan alto, probablemente en otros niveles tengan sobreposiciones menores. Pianka (1974b) afirma que un par de especies que coexisten y tienen una sobreposición alta en alguno de los niveles del nicho, generalmente



difieren en el uso de los otros niveles, reduciendo así la sobreposición efectiva total. Quizás las especies capturadas en este estudio forrajeen en sitios distintos y aunque son nocturnos, probablemente tienen diferentes picos de actividad durante la noche. Hacer un análisis de los tres niveles del nicho en vida libre es muy difícil, por eso en la mayoría de los casos se trabaja con el nivel más fácil de identificar que es el nicho trófico (Pianka, 1974b).

Reproducción

No se encontraron diferencias significativas en cuanto a la proporción de hembras/machos por lo que se puede asumir que los individuos capturados tienen poblaciones con una estructura de sexos uniforme, misma que es esencial para mantener un ciclo reproductivo estable. Según Lee y Cockburn (2003), todas las especies que habitan en ambientes tropicales son poliéstricas y se reproducen estacionalmente. En este estudio se observó que los animales capturados tienen características reproductivas que coinciden con lo reportado en la literatura (Reynolds, 1952; Mc Manus, 1974; Gardner, 1982).

La mayoría de los autores especulan que la duración promedio de la temporada reproductiva y el número de crías que llegan a la madurez dependen de la disponibilidad de alimento. Según Lee y Cockburn (2003), la disminución en la disponibilidad de alimento ocasiona pérdidas reproductivas e inhibición. Los tlacuaches de las poblaciones capturadas en este estudio probablemente tienen una disponibilidad de recursos suficiente como para mantener sus ciclos reproductivos en condiciones estables. No se observaron diferencias entre los ciclos reproductivos de las dos especies, pero para *D. virginiana* únicamente se capturaron dos hembras con crías. Para hacer un análisis comparativo más preciso, hubiera sido necesario tener un mayor número de individuos hembras.

Los datos obtenidos coinciden con la bibliografía donde mencionan que las hembras de las dos especies paren a sus crías aproximadamente a principios de febrero, e inicia desde mediados de enero (Reynolds, 1952; Gardner, 1983). El número de crías también fue consistente con los datos reportados, ya que en la mayoría mencionan un promedio de crías de 7.6 y 6 para *D. virginiana* y *D. marsupialis* respectivamente (Reynolds, 1952; Mc Manus, 1974; Gardner, 1982, 1983; Hossler *et al.*, 1994). La duración promedio del ciclo reproductivo no se pudo calcular porque para esto es necesario tener evidencia de que la primera camada ha sido liberada y de hecho se comenzó con una segunda. Está reportado en la literatura que las dos especies tienen dos camadas al año, una después de la siguiente. La primera camada comienza a mediados de enero para *D. virginiana* y para *D. marsupialis* a principios de febrero (Reynolds, 1952; Mc Manus, 1974; Gardner, 1982, 1983). Está estimado que la segunda camada comienza a partir de mayo-junio para ambas especies (Reynolds, 1952; Mc Manus, 1974; Gardner, 1982, 1983). En los muestreos realizados, no se obtuvieron los datos suficientes como para poder tener registros de una segunda camada para ninguna de las dos especies.

Correlaciones tlacuaches/gradientes bióticos de los cafetales

Según la literatura revisada, *D. virginiana* es una especie que tiene preferencia por zonas



cercanas a cuerpos de agua, pero pueden vivir en gran variedad de hábitats (Hunsaker, 1977; Gardner, 1982, 1983). *D. marsupialis* también está reportada como una especie con gran tolerancia para diferentes hábitats (Gardner, 1983; Eisenberg, 1989).

Las diferentes variables que fueron medidas en los cafetales proporcionan información muy útil para conocer la estructura biofísica de las fincas. En este estudio se pretendía saber cómo es que estas variables afectan a las poblaciones de las dos especies de tlacuache que habitan en ellos. Debido a la naturaleza generalista de estos animales, probablemente las diferencias que se han encontrado en las fincas no les estén afectando en gran medida. No se observó que los tlacuaches usaran más las zonas mejor conservadas como el bosque mesófilo de montaña o cafetales con mayor proporción de especies nativas, con más estratos, porcentaje de cobertura o riqueza, por mencionar algunas. La única variable donde se observaron correlaciones positivas fue entre el área basal de los árboles y la abundancia total de tlacuaches, lo que significa que los animales capturados en este estudio buscan cafetales con árboles más grandes y de mayor edad. Para *D. virginiana* también se encontró una correlación positiva significativa con esta misma variable, por lo que es muy probable que esta especie sea la que está buscando estos sitios. Algo interesante fue que para esta misma especie también se encontró una correlación positiva significativa entre el número de hembras con crías y el área basal de los árboles de las fincas.

Quizás *D. virginiana* usa zonas con árboles más grandes que les proporcionen sitios mejores para trepar, mejor refugio, mayor número de presas para consumo y/o sitios donde pueda parir a sus crías sin un riesgo mayor de depredación. En comparación con *D. marsupialis*, *D. virginiana* puede ser una especie más trepadora que prefiera árboles de mayor altura para cubrir sus requerimientos básicos de subsistencia.

Los resultados encontrados en este estudio no indican que los tlacuaches hagan una distinción por el bosque mesófilo de montaña o por las fincas cafetaleras que tengan características semejantes a éste. Sin embargo, sí se observó que usan mayormente los sitios con árboles de gran tamaño para cubrir sus necesidades básicas de sobrevivencia como la reproducción. En las fincas cafetaleras con sistemas de manejo más tecnificado muchos de estos árboles han sido removidos y en algunos sólo se tiene una capa superficial de sombra con árboles jóvenes cubriendo los cafetos.

CONCLUSIONES

Aunque aún hay mucho por investigar acerca de las relaciones de las dos especies de tlacuaches en los diferentes cafetales del centro de Veracruz, se puede concluir que ambas especies se comportan como generalistas tanto a nivel trófico como de hábitat, asimismo, las abundancias de ambas especies no mostraron diferencias significativas en general ni a nivel de fincas. Ambas tienen una sobreposición alta a nivel trófico; sin embargo, *D. virginiana* consume más materia animal que *D. marsupialis*.

El tamaño de las camadas de ambas especies fue de alrededor de siete crías y presentaron dos picos anuales de reproducción. Aunque la abundancia de ambas especies aumenta en relación con

el tamaño de los árboles en las fincas, la estructura y tamaño de los árboles parecen favorecer más a *D. virginiana*. No se encontró ninguna relación entre las dietas y las características de las fincas y el bosque estudiadas.

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio fue financiado en parte por el Proyecto BioCafé SEMARNAT-CONACYT y el departamento de Biodiversidad y Ecología Animal del Instituto de Ecología a través de fondos fiscales. Queremos agradecer a todos los dueños de las fincas por dejarnos trabajar en sus terrenos y a los cuidadores de éstas, quienes siempre nos apoyaron en el campo. A Sonia Gallina y a los revisores anónimos quienes con sus comentarios enriquecieron y le dieron mejor forma a este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Abrams, P. 1980. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*, 61(1):44-49.
- Arita, H.T. y M. Aranda. 1987. *Técnicas para el estudio y clasificación de los pelos*. Instituto Nacional de Investigaciones Sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz, México.
- Burt, W.H. y R. P. Grossenheider. 1980. *A field guide to the mammals: North America and North of Mexico*. Houghton Mifflin Company. New York, USA.
- Cordero, G. y R. Nicolas. 1987. Feeding habits of the opossum (*Didelphis marsupialis*) in northern Venezuela. *Fieldiana: Zoology, Studies in Neotropical Mammalogy*, 39:125-131.
- Davis, W. B y D.J. Schmidly. 1994. *The Mammals of Texas*. Texas Parks and Wildlife Press. Texas, USA.
- Eisenberg, J.F. 1989. *Mammals of the neotropics; the northern neotropics*. Vol. 1. The University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Gardner, A.L. 1982. Virginia Opossum: *Didelphis virginiana*. Pp. 3-36, in *Wild Mammals of North America: Biology, management, economics*. (Chapman, J.A. y G.A. Feldhamer, eds.). The John Hopkins University Press. Baltimore, USA.
- Gardner, A.L. 1983. *Didelphis marsupialis* (Raposa, zarigueya, zorro pelón, zorra mochila, opossum). Pp. 468-469, in *Costa Rica natural history* (Janzen, D.H., ed.). The University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Hamilton, W.J. 1951. The food of the opossum in New York State. *The Journal of Wildlife Management*, 15(3):258-264.
- Hernández-Martínez, G. 2008. Capítulo 2, Clasificación agroecológica, en: *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*. (Manson, R. H., V. Hernández-Ortiz, S. Gallina y K. Mehltreter, eds.). INECOL-CONANP, México, DF.
- Hossler, R.J., J.B. Mc Aninch y J. D. Harder. 1994. Maternal denning behaviour and survival of juveniles in opossums in southeastern New York. *Journal of Mammalogy*, 75(1):60-70.

- Hunsaker, D. 1977. *The Biology of Marsupials*. Academic Press. USA.
- Kaspar, O. y L. Holkova. 2004. *Cuentos, mitos y leyendas del México antiguo*. Trillas. México, DF.
- Kasparian, M.A., E.C. Hellgren y S.M. Ginger. 2002. Food habits of the Virginia opossum during racoon removal in the Cross Timbers Ecoregion, Oklahoma. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*, 82:73-78.
- Lee, A. K. y A. Cockburn. 2003. *Evolutionary Ecology of Marsupials*. Cambridge University Press. New York, USA.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton: Princeton University Press. USA.
- Litvaitis, J.A., K. Titus y E.M. Anderson. 1994. Measuring vertebrate use of terrestrial habitats and foods. Pp. 254-274, in *Research and management techniques for wildlife and habitats*. (Bookhout, T.A., ed.). The Wildlife Society. Bethesda, Maryland, USA.
- Leopold, A.S. 1959. *Wildlife of Mexico: the game birds and mammals*. The University of California Press, Berkeley, USA.
- Mc Manus, J.J. 1974. *Didelphis virginiana*. *Mammalian Species*, 40:1-6.
- Moore, T.D., L.E. Spence, C.E. Dugnette. 1997. *Identification of the dorsal guard hairs of some mammals of Wyoming*. Wyoming Game and Fish Department. Wyoming, USA.
- Mosby, H.S. (editor). 1960. *Manual of game investigational techniques*. The Wildlife Society. Washington, DC. USA.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizards communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:53-74.
- Pianka, E.R. 1974a. *Evolutionary ecology*. Harper and Row, New York, USA.
- Pianka, E.R. 1974b. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the Natural Academy of Science*, 71(5):2141-2145.
- Redford, K.H. y J.G. Robinson. 1997. Usos comerciales y de subsistencia de la vida silvestre en América Latina. Pp. 23-42, in *Uso y conservación de la vida silvestre neotropical* (Robinson J.G. y K.H. Redford eds.). Fondo de Cultura Económica. México, DF.
- Reid, F.A. 1997. *A field guide to the mammals of Central America & Southeast Mexico*. Oxford University Press. New York, USA.
- Reynolds, H.C. 1952. *Studies on reproduction in the opossum (Didelphis virginiana virginiana)*. University of California Press. Berkeley, USA.
- Salazar, J.B. 1932. *Animales mexicanos*. Imprenta "Patricio Sanz". Tlalpan, DF, México.
- Sunquist, M.E., S.N. Austad y F. Sunquist. 1987. Movement patterns and home range in the common opossum (*Didelphis marsupialis*). *Journal of Mammalogy*, 68(1):173-176.
- Taube, C.M. 1947. Food habits of Michigan opossums. *Journal of Wildlife Management*, 11:97-103.
- Tlapaya, R. L. 2008. *La cacería sobre mamíferos medianos en cafetales del centro de Veracruz, México*. Tesis, Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4ta edición. Prentice-Hall. New Jersey, USA.





PRODUCTION OF TESTOSTERONE IN THE TESTES OF TWO SPECIES OF *Peromyscus* (RODENTIA: MURIDAE) DURING LOWERED SEXUAL ACTIVITY

Arturo Salame-Méndez¹, Alondra Castro-Campillo², Rosa Ma. Viguera-Villaseñor⁴, Joaquín Herrera-Muñoz³, Héctor Serrano³ and José Ramírez-Pulido²

Departamentos de ¹Biología de la Reproducción, ²Biología y ³Ciencias de la Salud. División de Ciencias Biológicas y de la Salud (CBS). Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco # 186. Col. Vicentina. Iztapalapa. CP 09340 México, Distrito Federal, México. CE: asam@xanum.uam.mx (ASM); acc@xanum.uam.mx (ACC); jhem@xanum.uam.mx (JHM); hser@xanum.uam.mx (HS); jrp@xanum.uam.mx (JRP).

⁴Departamento de Histomorfología. Torre de Investigación "Dr. Joaquín Cravioto". Instituto Nacional de Pediatría, SSA. México, Distrito Federal, México. CE: marcoviv@servidor.unam.mx (RMVV).

RESUMEN.- Durante los meses más fríos en el Parque Nacional Cumbres del Ajusco, cuando disminuye el número de partos, los machos adultos de *Peromyscus melanotis* y *P. difficilis* son capaces de producir testosterona (T), pero de manera diferente. Esto sugiere que mientras *P. difficilis* se prepara para su pico reproductivo en la primavera, *P. melanotis* muestra menor producción de T, en espera del verano. La presencia de espermatozoides en testículos y epidídimos en ambas especies, refuerza su capacidad de reproducirse durante esa época, debido tanto a la producción como a la actividad de la T. Finalmente, en ambas especies, los machos con testículos inguinales mostraron tanta producción de T como los que tenían testículos escrotales.

Palabras clave: adultos, andrógenos, machos, *Peromyscus*, síntesis.

ABSTRACT.- During the coldest months of the year in Cumbres del Ajusco National Park, when the number of birth diminishes, males of both *Peromyscus melanotis* and *P. difficilis* are able to synthesize testosterone (T) but in a different way. Possibly, while *P. difficilis* is preparing for its reproductive peak in Spring, *P. melanotis* shows a lower production of T, awaiting for the Summer. The presence of spermatozoid within the testes and epididimys of both species, reinforces the idea of their capability to breed during this period; a fact related to both production and activity of T. Finally, in both species, males with inguinal testes showed as much production of T as males with scrotal testes.

Keywords: adults, androgens, males, *Peromyscus*, synthesis.

INTRODUCTION

In males, production of testosterone (T) takes place mainly in the Leydig cells of the interstitial tissue of the testis. Its synthesis begins with the biotransformation of cholesterol into pregnenolone (P5), the precursor of all four groups of steroid hormones (progestines, androgens, estrogens, and corticosteroids). In laboratory murid rodents such as the albino mouse (*Mus mus*) and the white rat (*Rattus norvegicus*) it has been reported (Lippset, 1986; Henricks, 1991) that once P5 is synthesized, production of T is mainly undertaken through the $\Delta 4$ pathway, one of the two alternative steroidogenic routes in vertebrates (Gorbman *et al.*, 1983; Kime, 1987; Bentley, 1998). In this pathway the intermediary steroids are P4, 17 α -Hydroxy-progesterone (17P4), and androstenedione (A). While these processes have been well documented in both gonadal and extragonadal tissues of other laboratory species (Norman and Litwack, 1997; Hafez and Hafez, 2000), there is a tremendous lack of information in wild, free-living rodents, such as the American endemic genus *Peromyscus*.

We have been working on the reproductive biology of two syntopic species of *Peromyscus* in the neighboring wooded areas to Mexico City (*e. g.*, Salame-Méndez *et al.*, 2005a, b). The first one corresponds to the black-eared mouse, *Peromyscus melanotis*, a monotypic and quasiendemic species of Mexico (Bowers *et al.*, 1973; Bowers, 1974; Martínez-Coronel *et al.*, 1991), belonging to the *maniculatus* group (Osgood, 1909; Hall, 1981; Bradley *et al.*, 2007) and one of the small-sized species within the genus (total length = 132-175 mm; weight = 17-28 gr; Hall, 1981; Castro-Campillo *et al.*, 2005). The other species is the rock mouse, *Peromyscus difficilis*, a polytypic and middle-sized form within the genus (total length = 180-260 mm; weight = 24-32 gr; Hall, 1981; Chávez-Tovar and Ceballos, 2005), pertaining to the *truei* group (Osgood, 1909; Hall, 1981; Bradley *et al.*, 2007), whose subspecies *felipensis* occurs in the study area, as well as in the State of Oaxaca (Hoffmeister and de la Torre, 1961).

Size differences in these two species have called our attention to document other niche-differences between them to understand how they cohabit in the same temperate forest and so far, our ongoing studies on their reproduction have allowed us to elucidate several aspects in which they follow different patterns; for instance, in spite that both species can breed almost all over the year, their reproductive peaks are seasonally shifted (unpublished data). However, other data indicate that they might be sharing some tendencies as well, in relation to environmental conditions, as a matter of example, few pregnant and lactating females in both species can be observed during the cold and mostly dry months of November to January (unpublished data), while many males had inguinal, especially in the smaller species. The latter observation triggered the question of whether these two syntopic species might have a differential production of T, as well as other intermediary androgens in these conditions.

Therefore, we explore the possible occurrence of a differential profile in the production of T and its steroid intermediaries (P5, P4, 17P4 and A) within the $\Delta 4$ pathway, using the testicles of sexually mature individuals of both *Peromyscus melanotis* and *P. difficilis*, through the months with the lowest frequency of births when production of this androgen, can be considered as basal,

since it reaches its lowest contents (unpublished data). The resulting endocrine information might be used as another parameter to explain the reproduction dynamics in wild murids that have not been previously exposed to controlled conditions.

METHODS

Sampling. Mice were captured alive through November-January of 1998-1999 in the Cumbres del Ajusco National Park (D. F. - 0.85 Km N, 3.5 Km W Ecuamil, 3180 m; 19° 13' 37" N, 99° 15' 37" W), using Sherman traps (8 x 9 x 23 cm; Talahassee, FL, USA), baited with oat flakes. Trapped mice were moved to the laboratory and killed by cervical dislocation the same day; they were conventionally measured and prepared as voucher specimens (Ramírez-Pulido *et al.*, 1989). All specimens are housed in the mammal scientific collection at the Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAM-I). Each individual was assigned to one of five age categories, according to wear of the occlusal surface of their cheek teeth *sensu* Hoffmeister (1951), and Castro-Campillo *et al.* (1999); only young adults and middle-aged adults were used in this study (ages III-IV).

Histology. Both the right testicle and its epididymis were extirpated from 10 males of *Peromyscus melanotis* (6:4, inguinal:scrotal testes), and from 11 males *P. difficilis felipensis* (6:5, inguinal:scrotal testes). The tunica albuginea was withdrawn, and the naked testis and the epididymis were both introduced in Eppendorf tubes containing 10% buffered neutral formalin solution (pH 7.3). Samples were dehydrated through ethanol series, embedded in paraffin, transversely sectioned at 3-5 μ m thick slides, and stained with hematoxyline and eosin.

Steroids Reference. Sexual steroids references were: colestano-5- β -ol (cholesterol); 3 β -Hydroxy-4-pregнено-5-20-one (pregnenolone, P5); 4-pregнено-3,20-dione (progesterone, P4); 17 α -Hydroxy-4-pregнено-3,20-dione (17-hydroxyprogesterone, 17P4); 4-Androstene-3,17-dione (androstenedione, A), and 17 β -Hydroxy-4-androsteno-3-one (testosterone, T). Each one of these steroids was obtained from Steraloids (Pawling, NY) and purified before use by thin layer chromatography (TLC) with toluene:ethyl acetate (2:1, v/v).

Tritiated Cholesterol Biotransformation. The albuginea tunic was also removed from the left testicle and the gonadal tissue was introduced in Eppendorf tubes containing Krebs-Ringer buffer with glucose (KRBG, pH 7) without metabolic cofactors, and 20,000 cpm of tritiated cholesterol (1,2-³H specific activity -sa- 47.7 Ci/mmol, C27³H; Nuclear New England, Boston, MA). This precursor was purified previous use for TLC. Both experimental tubes (with tissues) and control tubes (without tissues), were incubated at 36°C by 1 hr. Metabolic reactions were stopped by freezing, and tubes were stored at -70°C until further analysis. Procedures for homogenization, determination of proteins content, extraction of the total steroids, and determination of their efficiency, as well as the procedures used to separate each sexual steroid were described elsewhere (Salame-Méndez *et al.*, 2004, 2005b). Here we only provide a brief description.

Tissue Homogenization. Tubes were defrosted and tissues in the incubation dissolution were

transferred to glass tubes for homogenization. Once the tissues were homogenized, they were transferred to conical tubes from which two different aliquots were taken, one to evaluate the precursor's biotransformation ($C27^3H$) and the other to determine protein concentrations (Bradford, 1976), using bovine serum albumin to construct the standard curve.

Total Steroids Extraction. The extraction of total contained steroids in the aliquot of each homogenized was made by duplicated with diethyl ether. Once the solvent and homogenized were vigorously blended, the organic phase (*e. g.*, containing the total extract of steroids) was separated from the aqueous phase by means of placing the tubes in dry-ice:acetone. Aqueous phases were frozen, while the organic phases were decanted to another conical tube and evaporated until dry. To value the efficiency percentage of total extraction of steroids, samples were chosen at random and an aliquot of 100 μ l was taken and transferred to an assay tube to which $\approx 1,000$ cpm tritiated testosterone ($1,2,6,7,16,17\text{-}^3H$; sa 139 Ci/mmol; Nuclear New England, Boston, MA), previously purified by TLC, were added as a tracer. Total average efficiency of extraction was of $98 \pm 0.8\%$ and results for any given steroid and all steroid assays were corrected for recovery percentage.

Separation and Evaluation of T and Intermediates. A dissolution of diethyl ether:methanol (2:1, v/v) was added to each tube, and the samples were transferred to chromatoplates (20 x 20 cm) covered with silica gel and a UV 250 nm radiation indicator (Merck). Steroids contained in the extracts applied onto the chromatoplates were separated by TLC, using sequentially the following chromatographic systems as mobile phases: i) benzene; ii) benzene: ethyl acetate (7:3, v/v) and iii) benzene:methanol (95:5, v/v). The areas corresponding to ratio-to-front (R_f) of each one of the reference steroids applied in the chromatoplates, were visualized, using the Oertel reagent (sulfuric acid:ethanol, 2:1, v/v) and a UV lamp. The silica was scraped, and the steroids adsorbed to the silica were eluted with a mixture of diethyl ether:methanol (1:1, v/v), collected in glass vials, and counted, after the addition of Instagel (Packard), in a liquid-scintillation spectrometer (Beckman, LS-7000) with a maximum efficiency of 53% for tritium. Productions of P5, T and their intermediary steroids (P4, 17P4 and A) for the $\Delta 4$ pathway were expressed as the percentage of $C27^3H$ biotransformation related to 100 mg of gonad protein after one-hour incubation period.

Statistical Analysis. In order to find inter and intra species differences in the concentration of each sexual steroid, analyses of variance (ANOVA) with Tukey multiple comparison tests were performed. All analyses were run using the statistical package GraphPrisma (Motulsky, 1999).

RESULTS

Histology

In both species, males with either inguinal or scrotal testes had complete spermatogenic cycles in the seminiferous tubules, and abundant spermatozooids were also verified in this tissue as well as in the caudal region of the epididymis (Fig. 1).

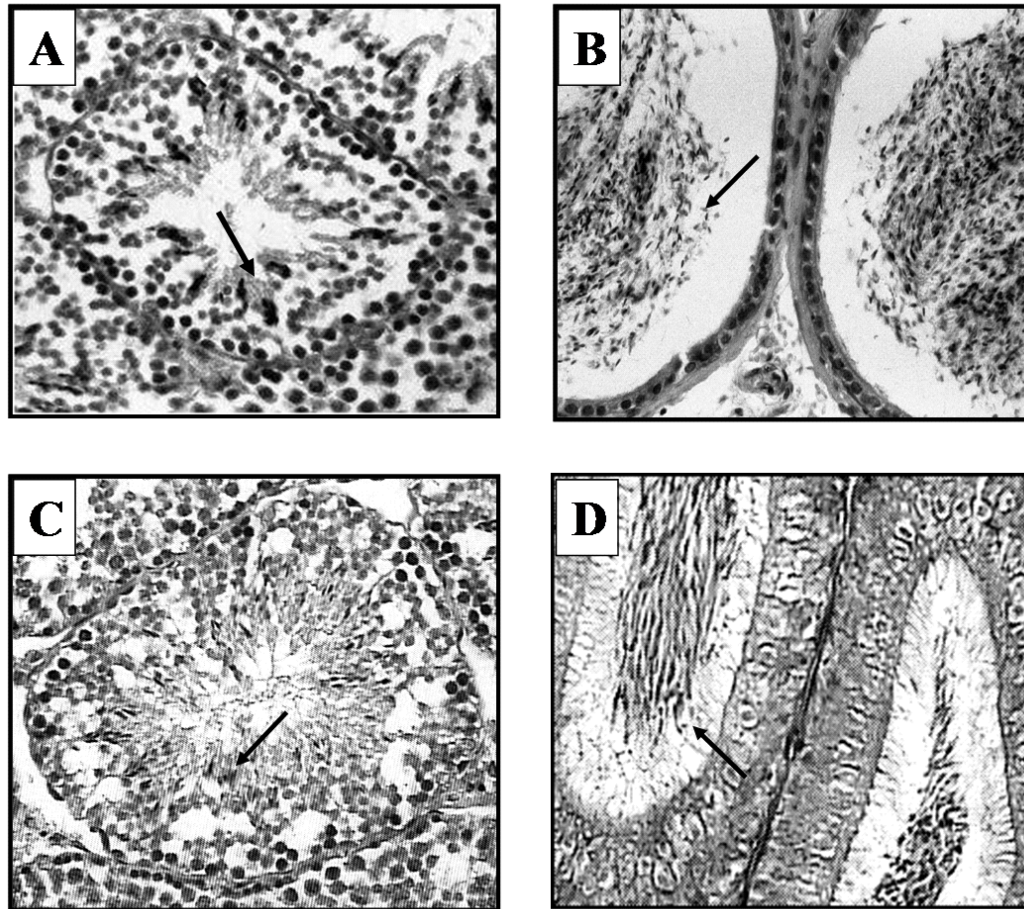


Figure 1. Gonadal activity is evidenced by the presence of abundant spermatozoa (arrows) in the testes (A, C) and epididymis (B, D) of adult males of both *Peromyscus melanotis* and *Peromyscus difficilis felipensis*, respectively, during coldest months of the year in a temperate environment. 400X.

Production of Sexual Steroids

Biotransformation of cholesterol into each one of the analyzed steroids occurred in testicles of adult mice of both species of *Peromyscus*. Since production of 17P4 in both species was on its limits for detection by radioactivity, its production was not further analyzed. Monthly (November-January) production of P5, P4, A, and T was not significantly different ($P > 0.05$) in either species; therefore, data from each steroid were pooled together in a corresponding single group. Production of P5 was significantly higher ($P < 0.001$) than any other steroid (Fig. 2) in both *Peromyscus*. On the other side, while synthesis of P4 was significantly higher than that of A ($P < 0.001$) and T ($P < 0.05$) in *P. melanotis*, it was only significantly different ($P < 0.001$) to that of A, but not to

that of T ($P > 0.05$) in *P. difficilis felipensis*. Also, while in the former species there was not significant difference ($P > 0.05$) between production of A and T (Fig. 2), production of T clearly surpassed ($P < 0.05$) that of A (Fig. 2) in the latter. Finally, when comparing the interspecific production of each steroid, *P. difficilis felipensis* had slightly more contents of P5, while *P. melanotis* had slightly more contents of P4; nevertheless, there were not significant differences ($P > 0.05$) between P5 and P4 (Fig. 2) between the two species. On the other hand, production of androgens was differentially distinctive between these two species ($P < 0.05$): while production of A tended to be higher in *P. melanotis*, T was significantly higher in *P. difficilis felipensis* (Fig. 2).

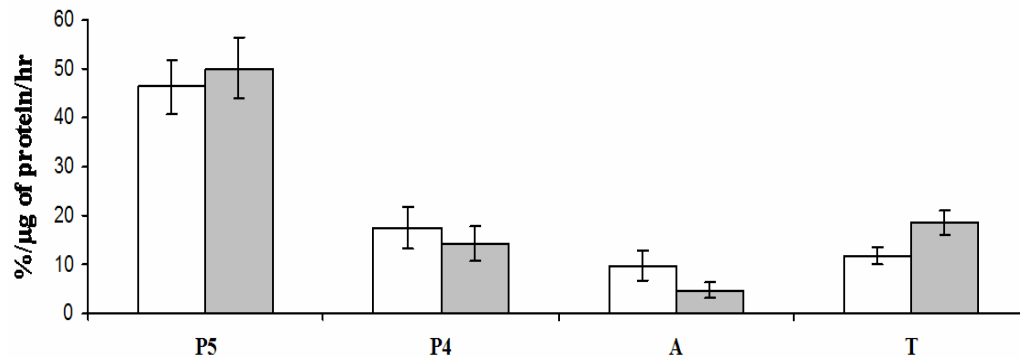


Figure 2. Production of pregnenolone (P5), progesterone (P4), androstenedione (A), and testosterone (T) from *in vitro* biotransformation of tritiated cholesterol in the testes of adult mice of *Peromyscus melanotis* (□) and *Peromyscus difficilis felipensis* (■).

DISCUSSION

Sexually mature individuals are generally considered as those that actively participate in the reproduction (Anderson, 1989). In order to consider that adult mice are reproductively active, a criterion widely used during field-work, is to the presence scrotal testes (*e. g.*, Kunz *et al.*, 1996; Romero-Almaraz *et al.*, 2000). However, this criterion is not always accurate, for we have found juvenile individuals of *P. melanotis* with scroted testicles during summer -the breeding season- who, nevertheless, had an intragonadal content of testosterone very similar to that of immature albino mice (strain CD1; Salame-Méndez *et al.*, 2003), and no spermiogenesis (Salame-Méndez *et al.*, 2005a). Therefore, if sexually mature males are those with scroted testicles, a possible overestimating of the reproductive activity of the population have to be taken into account. Moreover, here we found abundant spermatozooids in the caudal zone of the epididimys (*e. g.*, they were sexually active *sensu* Layne, 1968), in adult mice of both *P. melanotis* and *P. difficilis felipensis* that had inguinal testicles. This observation also reinforces that there is not necessarily a direct

relationship between the position of the testes and sexual activity in these two *Peromyscus*. The recrudescence of the testes is a gradual process; therefore, on one hand, one could be catching a mouse with voluminous testes in its scrotum together with a basal production of androgens and no spermatozooids (*e. g.*, no sexual activity *sensu* Layne, 1968). On the other hand, one could catch a mouse with inguinal and smaller-sized testes but within the process of gaining and, thus, with high amounts of androgens, as well as production of sex cells.

Our findings also show to the fact that in the study locality, there were a few pregnant and lactating females (unpublished data) during the coldest months of the year. These observations support that both species can reproduce during winter, although probably in a basal way as compared to the Spring (*P. difficilis felipensis*) and Summer (*P. melanotis*), when major recrudescence of testes occur, higher number of pregnant and lactating females are present and juveniles can be observed; characteristic of the main breeding season (unpublished data).

As it occurs in the thoroughly studied, laboratory murids (*e. g.*, albino mouse and white rat), here we demonstrate that synthesis of T is carried out by $\Delta 4$ pathway in both *P. melanotis* and *P. difficilis felipensis*. However, we cannot state whether this is the predominant metabolic route in these American cricetine mice, since we did not evaluate the metabolites of $\Delta 5$ pathway (*e. g.*, 17α -Hydroxy-pregnenolone, 17P5; dehydroepiandrosterone, DHEA, and androstenediol, AD).

The higher production of T in *P. difficilis felipensis* and the different behavior of P4 indicate an interspecific difference with *P. melanotis*. These results suggest a subtle differential behavior in the reproductive biology of these two species of *Peromyscus*, since both cohabit in the same locality and can reproduce during the coldest months of the year. Their sexual behavior, as being regulated by steroid hormones, such as the P4 and T (Nelson, 2005), could be tuned on with certain particularities of different feeding resources (Benavidez-Álvarez and Pimentel, 2000; Flowerdew, 2000), as well as with specific territories for copulation and nesting (Eichmann and Holts, 1999; Young and Wang, 2004).

Since we did detected 17P4, although in negligible percentages, in all testes, this suggests that in both *Peromyscus* the 17,20-Lyase is highly efficient in transforming this intermediary into A. Nevertheless, in the next step, biotransformation of A into T suggests a differential activity of the 17-Oxidoreductase between the two species of *Peromyscus*. For instance, in *P. difficilis felipensis*, it behaves as expected since it seemingly transforms A quickly into T, supporting the idea that the former androgen has lower anabolic potency than T (Norman and Litwack, 1997); moreover, in this species, this behavior must be anticipating the need of T during the breeding peak found in Spring (unpublished data). On the other hand, in *P. melanotis*, the similar contents of A and T suggest that the activity of the 17-Oxidoreductase is reduced during colder and dryer environmental conditions, which makes sense in this small-sized species whose breeding peak occurs in Summer (unpublished data). In order to corroborate these differences, we are currently analyzing this kind of data throughout annual periods. In addition, we are presently exploring whether the gene expression, for example, 17,20-Lyase and 17-Oxidoreductase happens to be different between these two species.

There is a simple possibility that in these two *Peromyscus*, the differences found here are only



due to a shifted reproductive activity, according to their body size, and how they cope with the changes of the environment. Another option is that their androgens do show differential activities. That is, there is also a chance that in *P. melanotis*, A might have the same anabolic role as T, though, the latter is still one of the sexual steroid hormones with more biological activity in males since, among other things, this androgen regulates some phases of spermatogenesis (Vornberger *et al.*, 1994) and sexual behavior during mating (Norris, 1997; Nelson, 2005), as well as body growth and development of secondary sexual dimorphism after the onset of puberty (Ojeda and Urbanski, 1994; Norman and Litwack, 1997).

One more explanation could be that A might be functioning as an anabolic steroid in those environmental conditions in relation to the more surface to volume ratio of *P. melanotis* (*e. g.*, higher metabolic rate than *P. difficilis felipensis*). That is, as an androgen analog of T (Norman and Litwack, 1997), A mediates an array of responses in the skin, skeleton, and muscle, including nitrogen, potassium, and inorganic phosphorous retention, as well as increased skeletal muscle mass; it can also stimulate masculinization and protein anabolism. Moreover, since it has been suggested that the anabolic steroids may function by competing with endogenous glucocorticoids for their receptors in muscle and skeleton, we are also addressing the intermediate metabolism and diet of these two species.

Another derivation of these results is that to avoid interspecific competition, both species could be differentially marking their areas with species-specific pheromones through the urine and feces, as well as other corporal secretions (Brennan and Zufall, 2006). Production and secretion of pheromones can be regulated by T; indeed, this androgen and some of its metabolites can also act as pheromones (Norris, 1997; Bentley, 1998; Baker, 2003; Brennan and Keverne, 2004; Kakuma *et al.*, 2007). The fact that this androgen was the second more produced steroid hormone in both species of *Peromyscus*, especially in *P. difficilis felipensis*, could be supporting these ideas. Our field and laboratory observations support that this species is more locally fixed than *P. melanotis*.

Our results allow us to conclude that during the months of the year with the lowest reproduction rate in the study area, the testicles of free-living adult mice of *Peromyscus melanotis* and *P. difficilis felipensis* have different capabilities to produce T. It is possible that this difference is not restricted only to the inner physiological regulation and the increase in body weight and height between these two peromyscine species; it might be also related to other aspects of their basic reproductive biology and natural history, such as: i) limiting and marking of the territory; ii) regulation of gametogenesis, and iii) displays of reproductive behaviors in order to define a territory for food and breeding.

ACKNOWLEDGEMENTS

We appreciate the enthusiastic collaboration, in both lab and field work, of Technician Juan Patiño-Rodríguez, field-collector and taxidermist of the Collection of Mammals at the Autonomous Me-

tropolitan University (UAM-I). Biól. Olga Moreno-Ramos also assisted us in the field work, Biól. Moisés Andrade-Herrera and Jesús Vergara-Huerta helped us in the construction of figures, and Technician Pedro Medina-Granados processed the samples for histology. The comments of three anonymous reviewers certainly improved clarity of the manuscript. We specially thank the editors of this book, mostly Dr. Consuelo Lorenzo, for their polite support and patience. This study was partially financed by the Division of Biological and Health Sciences (DCBS) at UAM-Iztapalapa (CBS:1996-2008 to ASM, ACC, and JRP), by the National Council for Science and Technology (CONACyT, 400200-5R29117N to JRP), and by the Program for the Enhancing of Superior Education, Secretary of Public Education (PROMEP, SEP (CA-27, CABMS, 2007-2009)).

LITERATURE CITED

- Anderson, P. K. 1989. *Dispersal in Rodents: A Resident Fitness Hypothesis*. The American Society of Mammalogists, Special Publications, 9:viii+141, Provo, UT.
- Baker, J. 2003. Sexual differentiation of the neuroendocrine mechanisms regulating mate recognition in mammals. *Journal of Neuroendocrinology*, 15(6):615-621.
- Benavides-Álvarez, V. and O. Pimentel. 2000. Densidad y coexistencia de tres especies de roedores caviomorfos en el área protegida de "Mil Cumbres", Pinar del Río, Cuba. *Revista Biológica*, 14(1):1-16.
- Bentley, P. J. 1998. *Comparative Vertebrate Endocrinology*. Cambridge University Press, 3th edition, Cambridge, UK.
- Bowers, J. H., J. Baker and Michael H. Smith. 1973. Chromosomal, electrophoretic, and breeding studies of selected populations of Deer Mice (*Peromyscus maniculatus*) and Black-eared Mice (*P. melanotis*). *Evolution*, 27(3):378-386.
- Bowers, J. H. 1974. Genetic compatibility of *Peromyscus maniculatus* and *Peromyscus melanotis*, as indicated by breeding studies and morphometrics. *Journal of Mammalogy*, 55(4):720-737.
- Bradford, M. M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein, utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72:248-254.
- Bradley, R. D., N. D. Durish, D. S. Rogers, J. R. Miller, M. D. Engstrom and C. W. Kilpatrick. 2007. Toward a molecular phylogeny for *Peromyscus*: evidence from mitochondrial Cytochrome-b sequences. *Journal of Mammalogy*, 88(5):1146-1159.
- Brennan, P. A. and E. B. Keverne. 2004. Something in the air? New insights into Mammalian pheromones. *Current Biology*, 14:R81-R89.
- Brennan, P. A. and F. Zufall. 2006. Pheromonal communication in vertebrates. *Nature*, 444:308-315.
- Castro-Campillo, A., H. R. Roberts, D. J., Schmidly and R. D. Bradley. 1999. Systematic status of *Peromyscus boylii ambiguus* based on morphologic and molecular data. *Journal of Mammalogy*, 80(4):1214-1231.

- Castro-Campillo, A., M. Martínez-Coronel, U. Aguilera and J. Ramírez-Pulido. 2005. *Peromyscus melanotis* J. (A. Allen and Chapman, 1897). Pp. 754-755, in *Los Mamíferos de México* (Ceballos, G. and G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica (FCE), Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México.
- Chávez-Tovar, C. and G. Ceballos. 2005. *Peromyscus difficilis* (J. A. Allen, 1891). Pp. 729-730, in *Los Mamíferos de México* (Ceballos, G. and G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica (FCE), Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México.
- Eichmann, F. and D. V. Holts. 1999. Organization of territorial marking behavior by testosterone during puberty in male tree shrews. *Physiology and Behavior*, 65:785-791.
- Flowerdew, J. R. 2000. Wood mice-small granivores/insectivores with seasonally variable patterns. Pp. 177-189, in *Activity Patterns in Small Mammals* (Halle, S. and N. C. Stenseth, eds.). Ecological Studies, vol. 141. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Gorbman, A., W. W. Dickhoff, S. R. Vigna, N. B. Clark and Ch. L. Ralph. 1983. *Comparative Endocrinology*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Hafez, E. S. E. and B. Hafez. 2000. *Reproduction in Farm Animals*. Lippincott, Williams and Wilkins and Blackwell Publishers, 7th edition, Philadelphia, PA.
- Hall, E. R. 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley and Sons, New York, vol. 2:vi+601-1181+90.
- Henricks, D. L. 1991. Biochemistry and physiology of the gonadal hormones. Pp. 81-118, in *Reproduction in Domestic Animals* (Cupps, P. T., ed.). Academic Press, Inc., San Diego, CA.
- Hoffmeister, D. F. 1951. *A taxonomic and evolutionary study of the Pinon Mouse, Peromyscus truei*. Illinois Biological Monographs, 21:ix+1-104 pp.
- Hoffmeister, D. F. and L. de la Torre. 1961. Geographic variation in the mouse *Peromyscus difficilis*. *Journal of Mammalogy*, 42:1-13.
- Kakuma, Y., T. Ichimaru, T. Yonezawa, C. Hashizume, E. Iwata, T. Kikusui, Y. Takeuchi, S. Okamura and Y. Mori. 2007. Androgen induces production of male effect pheromone in female goats. *Journal of Reproduction and Development*, 53(4):829-834.
- Kime, D. E. 1987. The steroids. Pp. 3-56, in *Fundamentals of Comparative Vertebrate Endocrinology* (Chester-Jones, I., P. M. Ingleton and J. G. Phillips, eds.). Plenum Press, New York.
- Kunz, T. H., C. Wemmer and V. Hayssen. 1996. Sex, age, and reproduction. Pp. 279-290, in *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Mammals* (Wilson, D. E., F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Pudran and M. S. Foster, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., USA.
- Layne, 1968. Ontogeny. Pp. 148-253, in *Biology of Peromyscus (Rodentia)* (King, J. A., ed.). The American Society of Mammalogists, Special Publications 2, USA.
- Lipsett, M. B. 1986. Steroid hormones. Pp. 140-153, in *Reproductive Endocrinology* (Yen, S. S. C. and R. Jaffe, eds.). 2nd ed., W. B. Saunders, London, UK.
- Martínez-Coronel, M., J. Ramírez-Pulido and T. Álvarez. 1991. Variación intrapoblacional e interpoblacional de *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Muridae) en el Eje Volcánico Transverso. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 47:1-51.

- Motulsky, H. J. 1999. *Analizing Data with GraphPad Prisma Software*, Inc., San Diego, CA.
- Nelson, R. J. 2005. *An Introduction to Behavioral Endocrinology*. 3th ed., Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Norman, A. W. and G. Litwack. 1997. *Hormones*. Academic Press, 2nd ed., San Diego, CA.
- Norris, D. O. 1997. *Vertebrate Endocrinology*. Academic Press, 3th ed., San Diego, CA.
- Ojeda, S. R. and H. F. Urbanski. 1994. Puberty in the rat. Pp. 363-410, vol 2, in *The Physiology of Reproduction* (Kanobil, E. and J. D. Nelly, eds.). 2nd ed., Raven Press, New York.
- Osgood, W. H. 1909. Revision of the mice of the American genus *Peromyscus*. *North American Fauna*, 28:1-285.
- Ramírez-Pulido, J., I. Lira, S. Gaona, C. Müdespacher and A. Castro. 1989. *Manejo y Mantenimiento de Colecciones Mastozoológicas*. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, México.
- Romero-Almaraz M. L., C. Sánchez-Hernández, C. García-Estrada and R. D. Owen. 2000. *Mamíferos Pequeños: Manual de Técnicas de Captura, Preparación, Preservación y Estudio*. Facultad de Ciencias, UNAM; Instituto de Biología, UNAM, y Centro de Investigaciones Biológicas, UAEM. México.
- Salame-Méndez, A., J. Herrera-Muñoz, A. Castro-Campillo and J. Ramírez-Pulido. 2003. Valoración de esteroides sexuales en testículos de ratones juveniles de *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Muridae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural (3a época)*, 1:83-90.
- Salame-Méndez, A., A. Castro-Campillo, E. Mendieta-Márquez, I. H. Salgado-Ugarte, J. Herrera-Muñoz and J. Ramírez-Pulido. 2004. Evaluación estacional de la producción de esteroides sexuales en testículos del ratón de orejas oscuras (*Peromyscus melanotis* Allen y Chapman, 1897) de diferentes clases de edad. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 20(2):103-114.
- Salame-Méndez, A., J. Herrera-Muñoz, R. M. Vigueras-Villaseñor, A. Castro-Campillo, E. Mendieta-Márquez and J. Ramírez-Pulido. 2005a. Descripción del perfil ontogénico de hormonas esteroides sexuales e intermediarios en testículos del ratón de orejas negras (*Peromyscus melanotis*, Allen y Chapman, 1897). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural (3a época)*, 2(1):193-199.
- Salame-Méndez, A., E. Mendieta-Márquez, J. Herrera-Muñoz, A. Castro-Campillo and J. Ramírez-Pulido. 2005b. Evaluación de la producción de hormonas esteroides en testículos y ovarios del ratón de las rocas (*Peromyscus difficilis felipensis*). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural (3a época)*, 2(1):200-206.
- Vornberger, W., G. Prints, N. A. Musto and C. A. Suárez-Quian. 1994. Androgen receptor distribution in rat testis: New implications for androgen regulation of spermatogenesis. *Endocrinology*, 134:2307-2316.
- Young, L. J. and Z. Wang. 2004. The neurobiology of pair bonding. *Nature Neuroscience*, 7:1048-1054.





EXOGENOUS STEROIDS DO NOT AFFECT REPRODUCTIVE CAPABILITIES IN *Desmodus rotundus* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE)

Héctor Serrano¹, Juan José Pérez-Rivero², María Dolores García-Suárez³, Alondra Castro-Campillo³, Álvaro Aguilar-Setien⁴, Arturo Salame-Méndez⁵ and José Ramírez-Pulido³

Departamentos de ¹Ciencias de la Salud, ³Biología y ⁵Biología de la Reproducción, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. Apartado Postal 55-535. Av. San Rafael Atlixco # 186, Col. Vicentina, Iztapalapa. CP 09340 México, Distrito Federal, México. CE: hser@xanum.uam.mx (HS); loli@xanum.uam.mx (MDGS); acc@xanum.uam.mx (ACC); asam@xanum.uam.mx (ASM); jrp@xanum.uam.mx (JRP).

²Departamento de Medicina Preventiva. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Escolar, Ciudad Universitaria, Coyoacán. CP 04510 México, Distrito Federal, México. CE: perivet_idea@yahoo.com (JJPR).

⁴Unidad de Investigación en Inmunología, Hospital de Pediatría, Centro Médico Nacional Siglo XXI, Instituto Mexicano del Seguro Social. Avenida Cuauhtémoc # 330, Doctores. CP 06720 México, Distrito Federal, México. CE: varoaguila@prodigy.net (AAS).

Resumen: La reproducción en las especies animales está regulada por la acción de hormonas esteroides en las gónadas, el control endógeno de éstas se realiza a través del eje hipotálamo-hipófisis-gónada; sin embargo, el control hormonal también puede ser afectado por fuentes externas de esteroides, ocasionando la disrupción de los mecanismos endócrinos. En murciélagos hematófagos como *Desmodus rotundus*, el alimento es una fuente potencial de agentes exógenos que pueden actuar como disruptores endócrinos. A partir de un método no invasivo con anticuerpos, análisis del alimento, sangre y heces en machos y hembras adultos, capturados en el campo, se muestra que la concentración en suero de progesterona, dehidroepiandrosterona y estradiol fue significativamente menor (en el rango de picogramos) a la encontrada en las heces y en el alimento (rango de nanogramos). Estos datos indican que en *Desmodus rotundus*, la regulación de hormonas esteroides no se ve afectada por las concentraciones variables de los esteroides exógenos que consume a través del alimento; por ende, el murciélago vampiro debe tener un mecanismo protector para asegurar el control endógeno de las hormonas esteroides.

Palabras clave: *Desmodus rotundus*, disruptores endócrinos, heces, hematófagos, hormonas esteroides.

Abstract: Reproduction in animal species is regulated by the action of steroid hormones in the gonads, the endogenous hormonal control takes place through the hypothalamus-hipophysis-gonad axis; however, this control can be impaired by external steroid sources, rendering in the disruption of endocrine mechanisms. In hematophagous bats like *Desmodus rotundus*, food is a potential source of exogenous agents that can act as endocrine disruptors. By using a non-invasive

antibody-based method on food, blood, and feces of adult males and females, captured in the field, we demonstrate that serum contents of progesterone, dehydroepiandrosterone, and estradiol were significantly lower (range of picograms) than those found in both feces and food (range of nanograms). These data indicate that in *Desmodus rotundus*, the regulation of steroid hormones is not affected by the variable concentrations of exogenous steroids ingested with food; therefore, the vampire bat must have a protective mechanism in order to guarantee the endogenous control of steroid hormones.

Keywords: *Desmodus rotundus*, endocrine disruptors, feces, hematophagous, steroid hormones, Vampires.

INTRODUCTION

Evaluation of sexual steroid hormones (SSH) is an excellent indicator of the gonadal function and the reproductive activity of the vampire bat *Desmodus rotundus*. Production of gonadal SSH is regulated by the central nervous system through the hypothalamus-hipophysis-gonad axis, by either positive or negative feed-back processes (Griffin and Ojeda, 1992). Therefore, the gonadal function can be altered by high concentrations of endogenous SSH (*i. e.*, circulating contents within blood stream), provoking the disruption of endocrine mechanisms, and affecting the reproductive activity of the individual (Di Giulio and Tillitt, 1999; McLachlan *et al.*, 2001).

It is possible to determine the reproductive capability of a species, by measuring the content of SSH, in order to compare it to reference values. Hormone quantification has been attempted by the common extraction method from blood (Voigt *et al.*, 2004) and also from other non invasive sources, such as urine (Hodges *et al.*, 1983; Hanquez *et al.*, 1987), feces (Valdespino *et al.*, 2007), and even from solvent-preserved samples (Khan *et al.*, 2002). Non-invasive techniques for steroid quantification have gained acceptance, since they are not restricted to live animals, and because data derived from urine, feces and solvent-preserved samples have an acceptable correlation with those derived from serum (Schwarzenberger *et al.*, 2000; Khan *et al.*, 2002; Paris *et al.*, 2002; Voigt *et al.*, 2004).

Several early attempts to evaluate common steroids from feces were rather ineffective mainly due to the use of low sensitivity methods and to the high hormone loss during the extraction steps (Martin and Bernard, 2000). The replacement of radio immune assay (RIA) as the method of choice by enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA), along with the development of more specific antibodies, have enhanced detection of the primary hormone-antibody interaction, in such a way, that small steroid amounts can be detected with no further purification (Khan *et al.*, 2002; Ziegler and Wittwer, 2005); these techniques have been successfully used in Sika deers *Cervus nipon* (Yamauchi *et al.*, 1999), the Mexican wolf *Canis lupus baileyi* (Soto *et al.*, 2004), and macaques *Macaca nemestrina* (Ziegler and Wittwer, 2005).

In free-living mammals, characterization of a well controlled population is not always possible. The problem is even worse for some potential disease-transmitting species, because of the

high risk that sampling and manipulation implies to human health. This is the case of the vampire bat, *Desmodus rotundus*, and a well known rabies transmitter to both cattle and humans. In Mexico, this species is widely distributed and reproduces thorough all the year (Aguilar *et al.*, 1996; Romero-Almaraz *et al.*, 2006). It has been reported that its blood consumption ranges from 15 to 25 ml per day, which is about 50% of its body weight (Turner, 1975; Romero-Almaraz *et al.*, 2006).

In this, and other blood suckling species, caution should be taken when quantification of SSH is made, since the data could show the steroid content of the blood taken from cattle (*i. e.*, exogenous hormones), rather than the real steroid content in their circulating blood (*e. g.*, endogenous hormones); especially if the prey has been fed with anabolic steroids. Moreover, exogenous steroids could be disrupting the endogenous endocrine mechanism whose control is necessary for a normal reproductive status in the vampire bat. Here we determine the content of steroid hormones of non extracted feces samples from vampire bats and compare them to those present in non extracted food and serum (Khan *et al.*, 2002). Since our data show that serum circulating endogenous steroids are low (pg), most of the higher amounts of steroids determined in feces (ng) must come from the food source.

METHODS

Adult males and females of *Desmodus rotundus* were captured with mist nets in the hills of Xalpa de Serra county (21° 06' N, 95° 05' W) at Sierra Gorda, Querétaro, México, and transported to our animal facilities. Ten adult bats of each sex were individually caged and fed with 20 ml of total defibrinated bovine blood, obtained from a local abattoir. Their feces were collected every four days through a 26 day period and stored in methanol (Khan *et al.*, 2002). At the end of the experiment, bats were killed and their blood, testes and ovaries were obtained; the gonads were fixed in Bouin solution and processed for histological analysis.

Progesterone (P4), androstenedione (A), dehydroepiandrosterone (DHEA), testosterone (T), and estradiol (E2) were determined by duplicate, using a double sandwich ELISA kit (Diagnostic Systems, Webster, Tx, USA; Accu-Bind, Monobind Inc., Lake Forest, CA, USA). A standard curve was obtained for each steroid by duplicate; the control steroid was supplied by the manufacturer. Serum blood, food and feces were processed at the same time and in the same plate. Specificity of antiserum for P4, A, DHEA, T, and E2, as well as linearity described by the manufacturer of each kit, were validated by making assays in both the solution of the hormone provided in the kit and the previously purified P4, A, DHEA, T, and E2 (Sigma Chemical, St. Louis, MO). Percentage of recovery (linearity) for P4 was 97 ± 2.2 ; A 97.5 ± 3.4 ; DHEA 90 ± 2 ; T 94.5 ± 0.88 , and E2 89.4 ± 2.4 . Assay detectable sensitivity (minimum concentration) for P4 was 130 pg; A, 30 pg; DHEA, 100 pg; T, 40 pg; E2, 7 pg. Plastic flat bottom ELISA plates were first coated with 300 µg samples and then incubated with steroid-specific antibodies, according to the manufacturer indications. After excess antibody removal in PBS-Tween, a secondary HRPO-conjugated antibody was added. Sandwich interaction was detected by substrate addition and quantified at 600 nm in

an ELISA plate reader (Dynatech, Alexandria, VA, USA). A standard concentration curve was determined for each hormone.

Means and standard deviations were computed for each of the SSH contents in the food, serum and feces of vampire bats, separating the data by sex. Differences among the three SSH sources were examined using one-way analyses of variance (ANOVA) and these analyses were followed by *a posteriori* multiple comparison tests (Zar, 1999), in order to identify discrete groups of means. All statistical analyses were run at a significance level of $\alpha \leq 0.05$, using the t-test routine of the PSSC 10.0 software (SPSS Inc., Chicago, IL).

RESULTS AND DISCUSSION

Several lines of evidences indicate that determination of sex steroid hormone content from samples obtained under non-invasive techniques can be effectively correlated to the reproductive status of both wild and laboratory animals (Yamauchi *et al.*, 1999; Soto *et al.*, 2004; Voigt *et al.*, 2004). However, in blood suckling species this general phenomenon has not been tested. Hormonal control is a prerequisite for successful reproduction in mammals. This control is related to the internal amounts of sexual steroids and is exposed to several environmental disruptions. Plant derived molecules that are able to interact either with nuclear estrogen receptors or steroid-regulating enzymes induce dramatic changes in gonad structure in dogs (Perez-Rivero *et al.*, 2008) and vampires (Serrano *et al.*, 2007).

If exogenous steroid-like substances can act as endocrine disrupters, how a blood suckling species like *Desmodus rotundus* avoids the potential negative effect on internal hormone levels? The high steroid-containing blood used as food has an impact on gonad histoarchitecture? Are the endogenous steroids complemented by those in the vampire's food? No evidence has discarded nor supported the possible involvement of exogenous steroids on gonad function in the vampire bat.

Table 1 shows mean concentration SSH values with their standard deviations in the peripheral blood and feces of vampire bats, as well as those found in the blood of cattle, used as their food. Standard deviations in the SSH of peripheral blood, as well as in the SSH of the food, ranked very low, indicating consistency of mean values. On the contrary, the standard deviations of the mean contents of SSH in the feces of both sexes averaged very large, especially in A, showing dramatic variation of the individual values in this source. Mean values of SSH concentration in peripheral blood are very conservative between sexes for they ranked very similar, even in the case of E2 for males, which resulted in non-traceable data. The same can be said for most of the mean values of SSH concentration in the feces, except for the higher values found for P4 in females and T in males, respectively. As for the average contents in the food supplied to the vampire bats, T was twice the amount of all other steroids. The next important SSH was DHEA followed by A, P4 and E2.

Table 1. Means $\pm$ standard deviation of sexual steroid contents in peripheral blood and feces of adult individuals of *Desmodus rotundus* (n = 20), as well as in the blood of cattle supplied as food for these bats. P4 = progesterone, A = androstenedione, DHEA = dehydroepiandrosterone, T = Testosterone, E2 = Estradiol. NC = not considered, value below the sensitivity of the ELISA. Different superscripts in each row (^a and ^b) indicate significant differences ($\alpha \leq 0.05$).

Steroid	Peripheral blood (ng/mL)	Feces (ng/mg)	Blood-based food (ng/mL)
MALES			
P4	0.13 $\pm$ 0.001 ^a	1.30 $\pm$ 1.12 ^b	2.64 $\pm$ 0.2 ^b
A	1.61 $\pm$ 0.29 ^a	18.60 $\pm$ 17.60 ^{a,b}	3.22 $\pm$ 0.25 ^b
DHEA	0.10 $\pm$ 0.001 ^a	1.75 $\pm$ 1.55 ^b	10.35 $\pm$ 1.62 ^b
T	2.51 $\pm$ 1.02 ^a	2.41 $\pm$ 2.80 ^{a,b}	35.9 $\pm$ 4.3 ^b
E2	NC	5.70 $\pm$ 1.08 ^{a,b}	0.31 $\pm$ 0.01 ^b
FEMALES			
P4	0.13 $\pm$ 0.001 ^a	4.46 $\pm$ 3.96 ^b	2.64 $\pm$ 0.2 ^b
A	1.32 $\pm$ 0.25 ^a	20.43 $\pm$ 12.09 ^{a,b}	3.22 $\pm$ 0.25 ^b
DHEA	0.10 $\pm$ 0.001 ^a	1.00 $\pm$ 0.97 ^b	10.35 $\pm$ 1.62 ^b
T	2.01 $\pm$ 0.43 ^a	0.76 $\pm$ 1.20 ^{a,b}	35.9 $\pm$ 4.3 ^b
E2	0.007 $\pm$ 0.001 ^a	4.18 $\pm$ 3.01 ^{a,b}	0.31 $\pm$ 0.01 ^b

In the peripheral blood of all bats, T reached the highest values, followed by A, while P4 and DHEA had similar lower values and E2 reaches only negligible values. It is worth noticing that in the peripheral blood, there is not a differential behavior in the pattern of either the androgens or the estrogen between sexes. However, this situation changes in the mean concentration values of excreted SSH in the feces. The most eliminated steroid was A which ranked overwhelmingly high in the feces of all bats. Then, the pattern of SSH excretion becomes somewhat different in the sexes. In male bats, the next excreted steroid is the estrogen, followed by T, DHEA, and P4, respectively. Females, on the other hand, excreted P4, E2, DHEA, and T. The average amounts of A and T, as contrasted to the very low amounts of DHEA suggest that the production of androgens in this species is mainly carried out through the $\Delta 4$ metabolic pathway (see Salame-Méndez *et al.* in this volume).

Low contents of SSH in peripheral blood, together with the sexual-related differences of P4 and T excreted in the feces, and the very low values of the progestine and E2 in the peripheral blood of both sexes, indicate that the animals were at basal reproductive condition. In fact, the seminiferous tubules showed spermatids but no mature flagellate spermatozoa, while there was scarce follicular development in the ovaries and very few antral follicles (Fig. 1). It is also remar-

kable that there were no histological alterations due to exogenous steroids such as those interpreted as the atretogenic effect of E2 on the ovary reported by Hutz *et al.* (1991) and Dierschke *et al.* (1994) that could indicate degenerative processes in the gonads of the bats. When compared to those animals feed with 200 μg coumestrol (Serrano *et al.*, 2007), no important alterations could be detected indicating that it is necessary high phytoestrogen or sex steroid hormone amounts to induce alterations in the gonad histoarchitecture in *Desmodus rotundus*.

ANOVA resulted in significant differences ($\alpha \leq 0.05$) of the means for all comparisons in both sexes (Table 1). The *a posteriori* multiple comparison tests also showed the same pattern in male and female vampire bats. In all bats, peripheral blood contents of P4 and DHEA were significantly different from those in both food and fecal contents, which pooled together. Also, in all bats, concentrations of A, DHEA, and E2 in peripheral blood were significantly different from those of

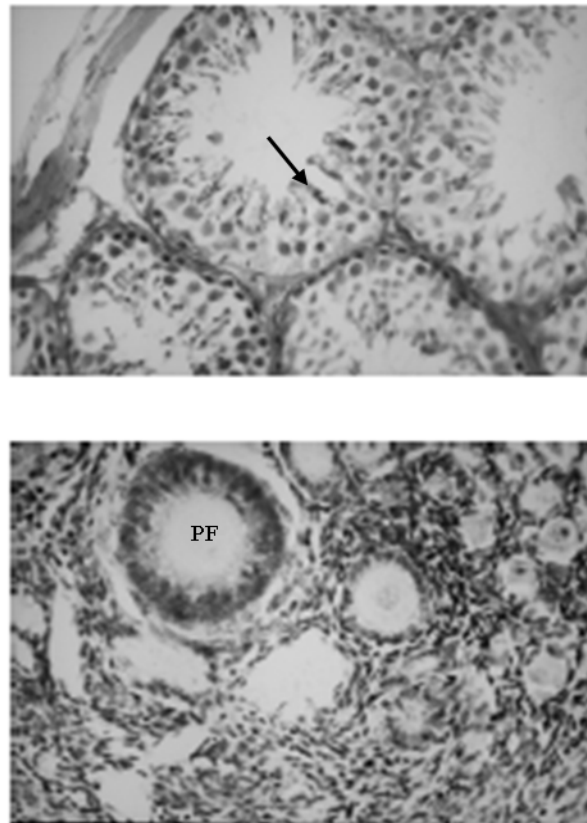


Figure 1. Seminiferous tubules of *Desmodus rotundus* showing high spermatids amounts (arrow in upper micrography), but only few mature flagellated spermatozoa. Similarly, the female gonad (lower micrography) shows unaltered ovarian follicle development, abundant primordial and secondary follicles, but scarce preantral follicles (PF). 400X.



food, while neither of these sources showed significant differences with the average content of the corresponding excreted SSH.

Since fertility and reproduction are controlled by steroid hormones, strict regulation of steroid concentrations in blood suckling animals has to be achieved for the physiological regulation of reproduction. Dietary steroid, or xenoestrogens, may impair the required steroid hormone regulation at several steps, giving rise to an infertile status (Kurzer and Xu, 1997). In *Desmodus rotundus*, we found neither biochemical nor histological evidence that could indicate an exogenous sexual steroid regulation, even though the steroid content of the bovine-derived blood, used to feed the *D. rotundus*, had high levels of SSH. Indeed, these high levels of SSH in the food, together with the also high levels of SSH in the feces of the vampire bat, and the comparatively very low levels in peripheral blood, strongly indicate that gonad function is maintained basically by endogenous hormones.

Endogenous steroid concentrations are not interfered by those taken from the blood obtained from the vampire preys. One possible explanation is that they are not transported through the intestine by a transmembrane carrier, a function that has been proposed for the Androgen-Binding Protein (Gerard, 1995). This protein has been detected in other bats (Martin and Bernard, 2000), but its absence in *D. rotundus* (Kwiecinski *et al.*, 1987; Kwiecinski and Damassa, 2000) could constitute an effective way to protect the endocrine homeostasis from exogenous disruption, a requisite for an adequate function of the hypothalamus-hipophysis-gonad axis. Another possibility is the rapid catabolism and elimination of exogenous sexual steroids hormones, by means of sulfotransferase activity in liver and adrenal gland (Strott, 1988). This proposal is based on the fact that the blood consumed and stored in the stomach of hemtrophagous bats passes to the intestine within the 15 minutes after the onset of digestion, being rapidly absorbed to plasma (Romero-Almaraz *et al.*, 2006). In this way, steroids from consumed blood that are neither bound to transporter proteins like ABP and/or conjugated (*e. g.*, sulfoconjugates) are rapidly eliminated through urine and feces. Further studies need to be done to elucidate the mechanism that protects *D. rotundus* reproductive process from being disturbed by exogenous steroids contained in their food.

CONCLUSIONS

Reproductive control in mammals is regulated by cyclic fluctuations in steroid hormone concentrations. They are both produced by the individuals' metabolism and complemented by those present in the ingested food. This general fact actually is a paradox for those blood sucking species like *Desmodus rotundus*, the vampire bat since if the ingested steroids are fluctuating and change from prey to prey, the exogenous steroids are not at the same concentration and can even be higher than those needed to maintain a clear reproductive control. Our data strongly indicate that in males and females of *Desmodus rotundus*, the elevated amounts of sexual steroid hormones in ingested blood do not exert a disruptive effect on the gonadal activity. This is probably

due to the absence of transporting proteins, to their rapid inactivation, or both. This complex biochemical barrier could explain the fact that no alterations in gonadal histoarchitecture were found. Therefore, the gonadal function and activity regulation in this hematophagous bat is due to biochemical and neuroendocrine processes waiting to be explored.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Biols. Moisés Andrade-Herrera and Jesús Vergara-Huerta for their kind support in the managing of the figures. We also appreciate the kind invitation from the editors and the helpful suggestions from three of anonymous reviewers. This study was partially financed by the Division of Biological and Health Sciences (DCBS) at UAM-Iztapalapa (CBS: 2005-2009 to ASM), and by the Program for the Enhancing of Superior Education, Federal Board of Public Education (PROMEP, SEP, CA-27 CABMS to ASM, ACC, and JRP, 2007-2009).

LITERATURE CITED

- Aguilar, A., B. Brochier, E. Labrandero, O. de Paz, Ch. Bahloul, N. Tordo and P. P. Pastoret. 1996. La rage des chauves-soris hematophages. *Cahiers d'Ethologie*, 16:259-262.
- Dierschke, D. J., C. L. Chaffin and R. J. Hutz. 1994. Role and site estrogen action follicular atresia. *Trends in Endocrinology and Metabolism*, 5:215-219.
- Di Giulio, R. T. and D. E. Tillitt. 1999. *Reproductive and Developmental Effects of Contaminants in Oviparous Vertebrates*. The Society of Environmental Toxicology and Chemistry, Special Publications Series, Pensacola, Florida, USA.
- Gerard, A. 1995. Endocytosis of androgen-binding protein (ABP) by spermatogenic cells. *Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology*, 53:533-542.
- Griffin, J. E. and S. R. Ojeda. 1992. *Textbook Endocrine Physiology*. Oxford University Press, Inc., New York, NY.
- Hanquez, C. P. Urios, B. Desfosses, H. Samake, E. Lince, K. M. Rajkowski and N. Cittanova. 1987. Enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) for steroid hormones with polyclonal and monoclonal antibodies: as assay for urine aldosterone. *Clinical and Chemical Acta*, 164:71-82.
- Hodges, J. K., H. Brand, C. Henderson and R. W. Kelly. 1983. Levels of circulating and urinary oestrogens during pregnancy in the marmoset monkey (*Callithrix jacchus*). *Journal of Reproduction and Fertility*, 67:73-82.
- Hutz, R. J., D. J. Dierschke and R. C. Wolf. 1991. Estradiol-induced follicular atresia in Rhesus monkeys is not prevented by exogenous gonadotropins. *American Journal of Primatology*, 23:247-255.
- Khan, M. Z., Altmann, J., S. S. Isani and J. Yu. 2002. A matter of time: evaluating the storage of

- fecal samples for steroid analysis. *General and Comparative Endocrinology*, 128:57-64.
- Kurzer, M. S. and X. Xu. 1997. Dietary phytoestrogens. *Annual Review of Nutrition*, 17:353-381.
- Kwiecinski, G. G., D. A. Damassa, A. W. Gustafson and M. E. Armao. 1987. Plasma sex steroid binding in *Chiroptera*. *Biology of Reproduction*, 36:628-635.
- Kwiecinski, G. G. and D. A. Damassa. 2000. Peripheral endocrines in bat reproduction. Pp. 65-89, in *Reproductive Biology of Bats* (Crichton, E. G. and P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, San Diego, CA.
- McLachlan, L. J., Guillete, T., Iguchi and W. A. Toscano, Jr. 2001. *Environmental Hormones: The scientific basis of endocrine disruption*. Annals of The New York Academy of Sciences, vol. 948. New York, NY.
- Martin, L. and R. T. F. Bernard. 2000. Endocrine regulation of reproduction in bats: The role of circulating gonadal hormones. Pp 27-64, in *Reproductive Biology in Bats* (Crichton, E. G. and P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, San Diego, CA.
- Paris, M. C. J., A. White, A. Reiss, M. West and F. Schwarzenberger. 2002. Fecal progesterone metabolites and behavioral observations for the non-invasive assessment of oestrus cycles in the common wombat (*Vombatus ursinus*) and the southern hairy-nosed wombat (*Lisiorhinus latifrons*). *Animal Reproduction Science*, 72:245-247.
- Perez-Rivero, J-J., J-J. Martinez-Maya, M. Perez-Martinez, A. Aguilar-Setien, M. D. Garcia-Suarez and H. Serrano. 2008. Phytoestrogen treatment induces testis alterations in dogs. Potential use population control. *Veterinary Research Communications*, In press. D.O.I. 10.1007/s11259-008-9077-3.
- Romero-Almaraz, M. L., A. Aguilar-Setién and C. Sánchez-Hernández. 2006. *Murciélagos benéficos y vampiros: características, importancia, rabia, control y conservación*. AGT Editor, S. A., México.
- Schwarzenberger, F., W. Rietsche, J. Vahala, D. Holeckovad, P. Thomas, J. Maltzan, K. Baumgartner and W. Schafftenaar. 2000. Fecal progesterone, estrogen and androgen metabolites for noninvasive monitoring of reproductive function in the female Indian rhinoceros, *Rhinoceros unicornis*. *General and Comparative Endocrinology*, 119:300-307.
- Serrano, H., J-J. Perez-Rivero, A. Aguilar-Setien, O. de Paz and A. Villa-Godoy. 2007. Vampire bat reproductive control by a naturally occurring phytoestrogen. *Reproduction, Fertility and Development*, 19: 470-472.
- Soto, M. P., A. Salame-Méndez, J. Ramírez-Pulido, L. Yáñez y M. Armella. 2004. Valoración de hormonas esteroides en heces de una pareja de lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*) en cautiverio. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 20:187-196.
- Strott, C. A. 1988. Steroid sulfotransferases. *Endocrine Review*, 17:670-697.
- Turner, D. C. 1975. *The Vampire Bat*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.
- Valdespino, C., R. Martínez-Mota, L. M. García-Feria y L. E. Martínez-Romero. 2007. Evaluación de eventos reproductivos y estrés fisiológico en vertebrados silvestres a partir de sus excretas: Evolución de una metodología no invasiva. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 23:151-180.

- Voigt, C. C., M. Fassbender, M. Denhar, G. Wibbelt, K. Jewgenow, H. Hofer and G. A. Schaub. 2004. Validation of minimally invasive blood-sampling technique for the analysis of hormones in domestic rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (Lagomorpha). *General and Comparative Endocrinology*, 135:100-107.
- Yamauchi K., S. Hamasaki, Y. Takewchi and Y. Mori. 1999. Application of enzyme immunoassay to fecal steroid analysis in Sika deer (*Cervus nipon*). *Journal of Reproduction and Development*, 45:429-434.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th.edition, Prentice Hall, NJ.
- Ziegler, T.E. and D.J. Wittwer. 2005. Fecal steroid research in the field and laboratory: improved methods for storage, transport, processing, and analysis. *American Journal of Primatology*, 67:159- 174.



PARTE III. ECOLOGÍA

Síntesis

Las contribuciones actuales sobre ecología de especies y comunidades han sido muy amplias, así lo muestra claramente el número de trabajos presentados en esta parte del libro. El generar conocimientos sobre los patrones ecológicos que influyen directamente sobre la distribución y la abundancia de los organismos, y la manera en que las variaciones climáticas y la complejidad del hábitat influyen sobre las diferentes poblaciones y comunidades de animales ha sido de gran interés para un importante número de mastozoólogos en todo el país.

Específicamente, se documenta la diversidad de carnívoros (riqueza, abundancia relativa y diversidad de especies), mediante diferentes métodos (fototruampas, trauapas tipo Tomahawk, cepos y estaciones olfativas), y se compara su funcionalidad y eficiencia en un bosque de pino-encino, en el municipio de Santa Catarina Ixtepeji, en la Sierra Madre de Oaxaca (Botello y colaboradores).

Se estima la abundancia relativa, la densidad y estructura de edad de la nutria de río neotropical (*Lontra longicaudis annectens*) en el río Zimatán, en la costa de Oaxaca, mediante un nuevo método basado en el número y tamaño de huellas y excretas; los datos obtenidos se compararon espacial y temporalmente (Briones-Salas y colaboradores).

Se evalúa el área de actividad y el uso de hábitat (mediante la técnica de radio-telemetría), y los hábitos alimentarios (mediante análisis de los componentes de excrementos) del cacomixtle, *Bassariscus astutus* y la zorra gris, *Urocyon cinereoargenteus* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria, al sur de la Ciudad de México (Castellanos Morales y colaboradores).

Se analizan las fluctuaciones poblacionales estacionales y bianuales (a través de su densidad y abundancia) de once especies de pequeños mamíferos a lo largo de cuatro años de estudio en los Parques Nacionales Cumbres del Ajusco y Desierto de los Leones (Castro-Campillo y colaboradores).

Se describe el número de especies, la dominancia, la equitatividad, la abundancia y la dinámica espacio-temporal de murciélagos en diferentes tipos de vegetación, y su relación con datos de altitud y precipitación, así como la similitud entre ensambles en San Miguel Chimalapa, Oaxaca (García-García y Santos-Moreno).

Se presenta el análisis de algunos parámetros poblacionales (densidad, estructura de edades, proporción de sexos), el comportamiento reproductivo y las especies vegetales removidas por *Heteromys gaumeri* en la selva mediana subcaducifolia, al sur de Yucatán (Hernández-Betancourt y colaboradores).

Se obtiene la riqueza de especies y la densidad de rastros de mamíferos de talla mediana y grande asociadas con las aguadas (principales fuentes de abastecimiento de agua que sirven para satisfacer las necesidades fisiológicas de la fauna silvestre nativa durante la época seca), y se determina la similitud de especies y la distribución espacial de los sitios de estudio, en el sur de Calakmul, Campeche (Martínez-Kú y colaboradores).



Se lleva a cabo un análisis de la variación geográfica de la diversidad de mamíferos marinos en el Pacífico mexicano y sus alrededores durante los últimos 25 años; se aportan datos sobre cambios de abundancia, estructura comunitaria y fragmentación de las especies para aportar elementos útiles para la conservación de las especies y uso adecuado de los ecosistemas marinos (Medrano González y colaboradores).

Se describe la asociación del patrón de ocupación del mono aullador, *Alouatta palliata*, y del mono araña, *A. geoffroyi*, con la estructura y composición del hábitat en fragmentos de selva en un paisaje de la región de Los Tuxtlas, México. Se modeló la dinámica de ocupación con un enfoque metapoblacional con la finalidad de explorar la vulnerabilidad de ambas especies a la fragmentación, y proponer acciones prácticas de manejo para la conservación en el paisaje de estudio (Palacios-Silva y Mandujano).

Se registra la influencia de diferentes tipos de borde en fragmentos de bosque mesófilo de montaña sobre la distribución, abundancia y riqueza de especies de pequeños mamíferos en la región central del estado de Veracruz (Ruán Tejeda y colaboradores).

Se evalúa el área de actividad, uso de hábitat y densidad poblacional de tres especies de heterómidos, *Chaetodipus arenarius*, *C. rudinoris* y *Dipodomys merriami*, asociadas con matorral sarcocaula con diferente grado de alteración (pastoreo extensivo por efecto de la ganadería) al norte de La Paz, Baja California Sur (Trujano-Álvarez y colaboradores).

Se proporciona información sobre la diversidad y similitud de especies, grupos alimenticios, patrones reproductivos y especies bioindicadoras de los ensambles de murciélagos en tres áreas al centro y sur de Campeche, con diferentes tipos de hábitat y se evalúan sus fluctuaciones poblacionales (Vargas-Contreras y colaboradores).

Se presenta información relevante sobre los patrones de uso de los tipos de vegetación de tres especies simpátricas de venados; el temazate, *Mazama pandora* y *M. americana* y el venado cola blanca, *Odocoileus virginianus* en la región de Calakmul, Campeche, mediante el uso de información georeferenciada de los sitios de cacería de venados muertos por cazadores de subsistencia durante un periodo de más de seis años (Weber).



DIVERSIDAD DE CARNÍVOROS EN SANTA CATARINA IXTEPEJI, SIERRA MADRE DE OAXACA, MÉXICO

Francisco Botello¹, Víctor Sánchez-Cordero¹ y Graciela Gonzalez²

¹Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-225. CP 04510 México, Distrito Federal, México. CE: fjbl@ibiologia.unam.mx (FB); victor@ibiologia.unam.mx (VSC).

²Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Hornos # 1003. CP 71230 Sta. Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México. CE: graciela_g62@yahoo.com.mx

Resumen. Se realizaron muestreos con cuatro métodos (fototrapas, trampas tipo Tomahawk, ceos y estaciones olfativas) en un bosque de pino-encino dentro del municipio de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, para documentar la diversidad de carnívoros (índice de riqueza, abundancia relativa y diversidad), comparando la funcionalidad y eficiencia de estos métodos. Se registraron diez especies pertenecientes a cinco familias de carnívoros y se reporta el incremento en el rango altitudinal de *Spilogale gracilis* (3009 msnm). Las fototrapas estimaron mejor la riqueza de especies y se obtuvo un mayor índice de diversidad; las estaciones olfativas se desactivaron con mucha frecuencia, pero presentaron una buena eficiencia para el registro de ciertas especies, particularmente los cánidos; los ceos fueron eficientes para la captura de cánidos y felinos, pero no documentaron adecuadamente la riqueza ni diversidad de carnívoros; las trampas tipo Tomahawk no fueron eficientes en la medida que no se logró ninguna captura. Se concluye que las fototrapas presentaron ventajas sobre los demás métodos de muestreo empleados, al documentar la mayor riqueza y diversidad de carnívoros, aunque no fue el que más registros obtuvo por esfuerzo de captura. Se considera que el método de fototrapas es eficaz para documentar la diversidad de carnívoros en estudios a corto y largo plazos.

Palabras clave: Carnívoros, ceos, diversidad, métodos de trampeo, fototrapas, trampas Tomahawk, Ixtepeji, Oaxaca.

Abstract. We surveyed the carnivore community (species richness, relative species abundances, and diversity) using four sampling techniques to compare their functionality and effectiveness in a pine-oak forest in the municipality of Catarina Ixtepeji, Oaxaca, Mexico. The four methods included camera-traps, Tomahawk traps, spring-traps and scent stations. Ten species belonging to five carnivore families were registered. For the Western spotted skunk (*Spilogale gracilis*), an increase on the altitudinal distribution rank was recorded (3009 masl). Camera traps performed better for estimating species richness and showed a higher diversity index; the scent stations were usually deactivated by animals, but were efficient in recording certain species records, mostly canids; spring-traps were efficient in sampling canids and felids, but performed poorly in estimating carnivore species richness and diversity. We failed to trapped carnivores with the



Tomahawk traps. We conclude that camera traps showed more advantages over the other sampling methods, although it did not showed the highest number of records associated with the capture rate. The camera trap is an excellent method for documenting carnivore diversity in short- and long-term studies.

Keywords: Camera traps, carnívoros, diversity, Ixtepeji, Oaxaca, spring-traps, Tomahawk traps.

INTRODUCCIÓN

El orden Carnívora (Travaini *et al.*, 1997; Gittleman *et al.*, 2001) es un grupo que se caracteriza por ser un buen indicador del estado de conservación de los ecosistemas, debido a su elevada sensibilidad a las alteraciones inducidas por el ser humano. Sin embargo, la dificultad de observar a los carnívoros en el campo es alta ya que, en su mayoría, son mamíferos crípticos que muestran densidades bajas (Carthew y Slater, 1991; Palomares *et al.*, 2002; Rodríguez y Delibes, 2002). Por tanto, es común utilizar su captura física o la búsqueda de rastros para determinar su distribución y/o abundancia (Wemmer *et al.*, 1996). No obstante, el uso de trampas convencionales no excluye sesgos de muestreo, debido a que la respuesta de los animales a las trampas y la detectabilidad de las especies (definida como la probabilidad de detectar al menos un individuo de una especie en determinado esfuerzo de captura) no es homogénea (Boulinier, 1998; Jones *et al.*, 1996).

En México, la necesidad de generar conocimiento sobre la riqueza y diversidad biológica se ha convertido en un factor primordial para establecer estrategias de conservación, ya que la frontera agrícola avanza a una elevada tasa; los cultivos y pastizales inducidos representan actualmente más de 41 millones de hectáreas (21% del territorio nacional), en detrimento de las coberturas vegetales como selvas, vegetación hidrófila, pastizales naturales, matorrales y bosques, que son los tipos de vegetación que más superficie pierden (Cole *et al.*, 1994; Nichols y Conroy, 1996; Boulinier, 1998; Velázquez *et al.*, 2002).

Oaxaca es considerado uno de los estados con mayor diversidad mastofaunística de México (Goodwin, 1969; Briones-Salas y Sánchez-Cordero, 2004) y, en este sentido, el macizo forestal de la Sierra Madre de Oaxaca, ha sido identificado como una de las regiones prioritarias para la conservación biológica por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y por el Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, A. C. (Arriaga *et al.*, 2000). Sin embargo, pocos trabajos se han realizado para determinar la riqueza de los carnívoros en la zona (Briones-Salas y Sánchez-Cordero, 2004).

En este trabajo se realizaron muestreos de carnívoros empleando cuatro diferentes métodos: dos directos (trampas tipo Tomahawk y cepos) y dos indirectos (estaciones olfativas y fototampas), con el fin de determinar la diversidad de carnívoros en esta zona y comparar la funcionalidad y eficiencia de estos métodos para documentar la diversidad de carnívoros.



Zona de estudio

La zona de estudio se localiza dentro del municipio de Santa Catarina Ixtepeji, distrito de Ixtlán, Sierra Madre de Oaxaca (latitud 17° 09' y 17° 19' N; longitud 96° 32' y 96° 39' W). Esta región tiene como principal actividad económica la explotación forestal. El municipio cuenta con 21,107 ha, de las cuales mil están protegidas comunalmente mediante un decreto de asamblea comunitaria y tienen figura de Área Natural Protegida comunal (ANPC). El municipio colinda con los pueblos de Teococuilco, Zoquiapam, San Miguel del Río, Los Pueblos Mancomunados y San Pedro Nexicho y está comunicado con la capital del estado por la carretera Oaxaca-Tuxtepec. La vegetación forestal es característica de las zonas boreales con clima templado húmedo donde predominan los bosques de pino-encino, encino-pino, y encino, entre otros (Smarthwood, 2001).

El relieve es irregular, muy accidentado y variable, propiciándose la existencia de un amplio número de asociaciones vegetales, hábitat y especies, de las cuales muchas son endémicas de la Sierra Madre del estado o de la parte central y sur del país, como son la lagartija *Abronia fuscolabialis*, la salamandra *Thorius boreas*, la urraquilla *Cyanolyca mirabilis* y el ratón *Microtus oaxacensis* (Smarthwood, 2001).

Los reportes sobre la mastofauna que se encuentra en el municipio de Santa Catarina Ixtepeji son escasos; Rodrigo (1994) citado por Acevedo (1998), menciona que por el tipo de vegetación, algunas de las especies de fauna esperables incluyen al armadillo *Dasypus novemcinctus*, conejo de bosque *Sylvilagus cunicularius*, tuza común *Orthogeomys grandis*, ardilla ocotera *Sciurus aureogaster*, tlacuache *Didelphis marsupialis*, zorra gris *Urocyon cinereoargenteus*, coatí *Nasua narica*, comadreja *Mustela frenata*, zorrillo listado *Mephitis macroura* y venado cola blanca *Odocoileus virginianus*. Cruz (2003) determinó mediante el registro de excretas la abundancia relativa de *Canis latrans*, *Urocyon cinereoargenteus* y *Lynx rufus*, por su parte Briones-Salas *et al.* (2006), Marín (2004) y Monroy (2007), reportan la presencia, el ámbito hogareño y el uso del hábitat (respectivamente) de *C. latrans* en la zona.

MÉTODOS

Se utilizaron 22 estaciones de muestreo separadas entre sí por 250 metros, colocadas a lo largo de un transecto con una longitud de 5250 metros. Diez estaciones eran fototruampas análogas DeerCam DC100, fijadas a troncos mediante cables metálicos de seguridad; cuatro eran trampas tipo Tomahawk para mamíferos medianos (81 x 23 x 23 cm); cuatro ceptos (Víctor #3) con protección de neopreno, que se colocaron por pares fijos a troncos mediante chicote y cubiertos con tierra ligeramente tamizada y cuatro estaciones olfativas consistentes en un círculo de tierra suelta de aproximadamente un metro de diámetro. Todas las estaciones se cebaron de manera uniforme; aunque recientemente se ha probado la eficiencia de distintos tipos de cebo como atrayentes de carnívoros, los resultados no son concluyentes y lo reportado por diversos autores sugiere que las diferencias de atracción pueden cambiar dependiendo de las condiciones de la zona de muestreo.

y las especies presentes (Morrison *et al.*, 1981; Harrison, 1997; Travaini *et al.*, 2001). En este trabajo, los cebos utilizados fueron productos fáciles de conseguir en la zona, que permitieron un amplio espectro de olores (vísceras de pollo y de res, carne de caballo, fruta fermentada, atún y sardina), con la intención de atraer la mayor diversidad de especies, en caso de que éstas respondieran de manera diferente a los diversos atrayentes (Roughton y Sweeny, 1982; Nichols y Conroy, 1996; Botello *et al.*, 2005, 2006b). El periodo de muestreo fue de sesenta días continuos a partir del 23 de abril de 2002.

Los métodos de muestreo estaban intercalados a lo largo del transecto; es decir, una Tomahawk, una fototrampa, un cebo, una fototrampa, una estación olfativa, una fototrampa y así, sucesivamente (Fig. 1). El número de estaciones seleccionado para cada método fue determinado por la disponibilidad de material y tiempo necesario para la revisión y recolocación. La revisión se realizó diariamente por la mañana, comenzando aproximadamente a las 9:00 hrs, variando el tiempo de término, dependiendo del clima, estaciones activadas y capturas.

Se revisó la sensibilidad del mecanismo de las trampas tipo Tomahawk y se cubrieron con hojarasca las zonas descubiertas por viento o lluvia. Las fototrampas se revisaban apuntando el número de imágenes tomadas, cambiándose la batería y/o el rollo fotográfico, de ser necesario. Se utilizó película negativa a color de 100 ISO. Todas las fotocolectas se montaron según el formato sugerido por Botello *et al.* (2007) y se encuentran en proceso de inclusión en la Colección de Fotocolectas Biológicas del Instituto de Biología de la UNAM, números de catálogo del 569 al 786 (Fig. 2; Botello *et al.*, 2006a; <http://unibio.ibiologia.unam.mx/condiciones.php>). Los cebos fueron reactivados cuando se había disparado el mecanismo y se encontraban cerrados, es decir desactivados. Las especies capturadas se contuvieron mecánicamente, siendo la excepción *Lynx rufus*, al que se le aplicó, como tranquilizante, una dosis de Ketamina-Xilacina (10 mg/kg - 1 mg/kg respectivamente; López de Buen y Aranda, 1986). Cada individuo capturado se marcó con un

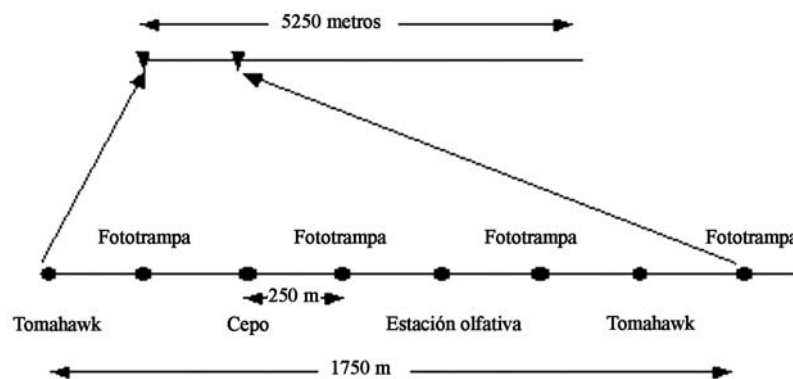


Figura 1. Localización espacial de los cuatro métodos en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. Se representan 1750 m de la longitud total del transecto que son 5250 m. Las estaciones de muestreo estaban separadas por 250 m (fototrampas, n = 10, Tomahawk, n = 4; cebos, n = 4; estaciones olfativas, n = 4).

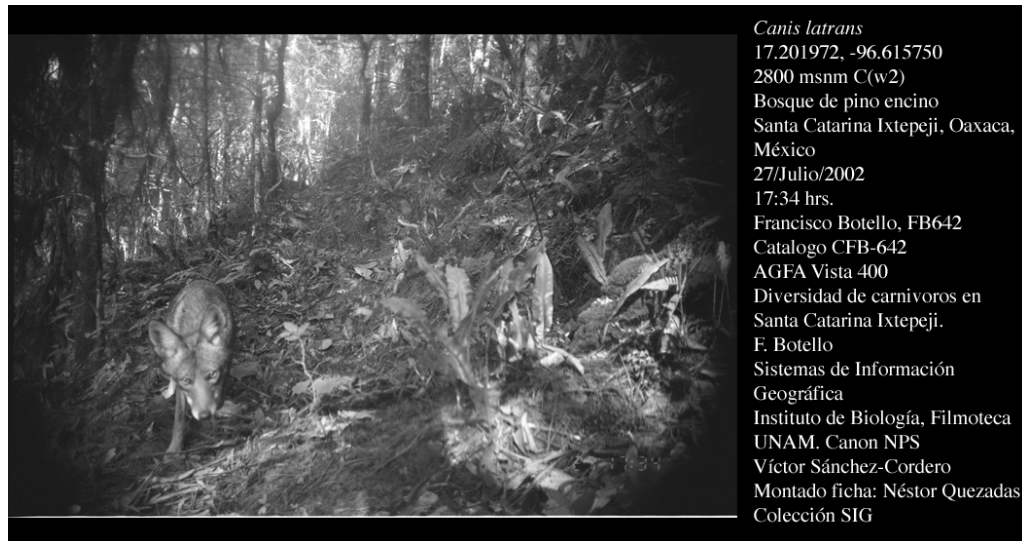


Figura 2. Ficha digital de fotocolecta de un registro de *Canis latrans*, según formato sugerido por Botello *et al.*, 2006, 2007. Colección de Fotocolectas Biológicas: <http://unibio.ibiologia.unam.mx/condiciones.php>.

número progresivo con pintura indeleble negra en el costado derecho, se sexó, pesó y se midió el largo total, largo de cola, anchura y largo de huella y de cojinete. Posteriormente, fueron liberados en el lugar de captura (Servín *et al.*, 1990; Servín y Huxley, 1992; Aranda, 2000; Servín *et al.*, 2003). La identificación de las huellas encontradas en las estaciones olfativas se realizó con base en el manual de huellas y rastros de Aranda (2000). Posteriormente, se procedía a reactivar la estación, tamizando la tierra y colocando una marca con los dedos en la orilla de la misma con el fin de determinar su estado al día siguiente (activa o inactiva; si la impresión de los dedos no se veía al día siguiente la estación se considera como inactiva).

Comparación entre métodos de muestreo

Para analizar los resultados sobre la funcionalidad de cada uno de los métodos se compararon los ciclos efectivos de muestreo por método (aquellos ciclos en que las estaciones permanecieron activas), con los totales trabajados (esperados) mediante una prueba de bondad de ajuste chi-cuadrada (χ^2 ; Krebs, 1989). Se empleó la prueba de χ^2 para analizar los resultados de la eficiencia de registro por método, con el que se compararon las frecuencias obtenidas de registro con las esperadas para todos los métodos en conjunto y, por pareja. Se anotaron los registros de acuerdo con los siguientes criterios: en el caso de los cepos y las trampas tipo Tomahawk, una captura de un individuo de una especie por ciclo de 24 horas; en el caso de las estaciones olfativas, una o más huella de x especie por ciclo y, en el caso de las fototampas, una o más fotografías de un individuo identificable de una especie por ciclo (en caso de no identificables de una misma especie, se consideró como un solo registro por ciclo).

En virtud de que el esfuerzo de captura por método no fue similar para cada uno de ellos (Cuadro 1), las frecuencias esperadas se calcularon de la forma siguiente (Krebs, 1989)

$$\frac{\text{Días trampa por método}}{\text{Días trampa por los cuatro métodos}} = \frac{\text{(número total de registros observados)}}{\text{(número total de registros observados)}}$$

Además, mediante el software estadístico SPSS, se usó la prueba de Wilcoxon Kruskal-Wallis para determinar diferencia entre métodos para registros totales y, por especie, determinándose diferencias entre parejas por medio de una prueba de Tukey-Kramer HSD, $P < 0.01$ (Krebs, 1989).

Riqueza, abundancia relativa y diversidad

Se obtuvo para cada método, un estimador de Jackknife de primer orden (Krebs, 1989) y curvas de acumulación de especies para todos los métodos, en conjunto y por separado, con el fin de realizar las comparaciones entre ellos (Soberón y Llorente, 1993; Colwell y Coddington, 1994; Cam *et al.*, 2002). La abundancia relativa de especies se obtuvo a partir de la frecuencia de registro de cada una; de aquí se obtuvo el índice de diversidad de Shannon-Wiener y se comparó el índice de diversidad obtenido con el conjunto de métodos y con cada uno de ellos por separado (Krebs, 1989).

Cuadro 1. Frecuencias absoluta y relativa de registros de los carnívoros obtenidas durante el periodo de muestreo de abril a junio de 2002. La frecuencia relativa obtenida por la división de la frecuencia absoluta de registro para cada especie entre el total de registros.

Especie/Frecuencia absoluta de registro	4 métodos	Fototrampas	E. olfativas	Cepos	Tomahawk
Esfuerzo de captura días/trampa	1210	594	179	239	240
Todas las especies	147	88	48	11	0
<i>Canis latrans</i>	84	40	36	8	0
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	25	14	10	1	0
<i>Bassariscus astutus</i>	18	17	0	1	0
<i>Spilogale gracilis</i>	17	16	1	0	0
<i>Lynx rufus</i>	2	0	1	1	0
<i>Nasua narica</i>	1	1	0	0	0
Especie/Frecuencia relativa de registro					
<i>Canis latrans</i>	0.57	0.45	0.75	0.73	0
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	0.17	0.16	0.21	0.09	0
<i>Bassariscus astutus</i>	0.12	0.19	0	0.09	0
<i>Spilogale gracilis</i>	0.12	0.18	0.02	0	0
<i>Lynx rufus</i>	0.01	0	0.02	0.09	0
<i>Nasua narica</i>	0.01	0.01	0	0	0

Otros registros

Con el fin de ampliar el esfuerzo de captura temporal y espacialmente y obtener una mayor probabilidad de documentar la riqueza de carnívoros en la zona, se realizaron dos periodos más de trabajo en campo. En éstos no se estableció el diseño de muestreo anterior sino que se colocaron las estaciones de manera idiosincrásica; es decir, se seleccionaron sitios de acuerdo con la presencia de rastros y veredas. Por esa razón, los resultados se presentan únicamente en el aspecto de riqueza, y no se comparan métodos o índices ecológicos con los resultados obtenidos. Se colocaron 15 estaciones de muestreo (5 ceptos y 10 fototampas) del 6 al 28 de julio, ubicadas dentro de un área aproximada de 20 km². Se colocaron 19 estaciones de muestreo (10 fototampas y 9 ceptos) del 23 de octubre al 18 de noviembre, cubriendo un área de 14 km². El proceso de revisión de las estaciones, cebado y manejo de los animales capturados durante estos dos periodos fue igual al del anterior.

RESULTADOS

Se registraron diez especies de carnívoros, pertenecientes a cinco familias en el bosque de pino-encino, entre los 2600 y los 3200 msnm, dentro del municipio de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. Seis de las diez especies (*C. latrans*, *U. cinereoargenteus*, *L. rufus*, *B. astutus*, *N. narica* y *S. gracilis*) fueron registradas en una zona de menos de 5.5 km lineales, mediante tres distintos métodos de registro (las trampas tipo Tomahawk tuvieron una eficiencia nula) en el periodo comprendido entre el 23 de abril y el 22 de junio de 2002 (Cuadros 1 y 2). A una altitud sobre los 3000 msnm se registró por primera vez *S. gracilis*.

Cuadro 2. Lista de especies de los carnívoros registradas en la zona forestal de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, México.

* Especies registradas fuera del periodo de tiempo en que se colocaron los cuatro métodos de muestreo en el mismo transecto.

Familia	Especie	Fechas de registro	Métodos con los que se registró
Canidae	<i>C. latrans</i>	Abril-julio y oct-nov 2002	E. olfativa, fototrampa, cepto.
	<i>U. cinereoargenteus</i>	Abril-julio y oct-nov 2002	E. olfativa, fototrampa, cepto.
Felidae	<i>L. rufus</i>	Mayo, julio, oct-nov 2002	E. olfativa, fototrampa, cepto.
	<i>L. wiedii</i> *	Noviembre de 2002	Ejemplar cazado
Mustelidae	<i>M. frenata</i> *	Abril de 2002	Ejemplar atropellado
Mephitidae	<i>M. macroura</i> *	Noviembre de 2002	Fototrampa
	<i>S. gracilis</i>	Mayo-junio de 2002	Fototrampa, estación olfativa
Procyonidae	<i>B. astutus</i>	Mayo-junio de 2002	Fototrampa, cepto
	<i>N. narica</i>	Mayo-junio de 2002	Fototrampa, registro visual
	<i>P. lotor</i> *	Octubre de 2001 y julio de 2002	Fototrampa, ejemplar cazado



En los periodos comprendidos entre el 6 y el 28 de julio y del 23 de octubre al 18 de noviembre, se agregó solamente una especie a la lista mediante fototrampeo: el zorrillo *Mephitis macroura*. Por otro lado, se reporta la presencia de *Procyon lotor*, *Mustela frenata* y *Leopardus wiedii*, las cuales fueron encontradas muertas por cacería o atropelladas (Cuadro 2). También se pudo constatar la presencia de otras especies de mamíferos, que se considera importante reportar por ser el primer estudio sobre diversidad en la zona y que son especies potencialmente presas de los carnívoros (Cuadro 3).

Comparación de métodos (del 23 de abril al 22 de junio).

Se obtuvieron 147 registros correspondientes a seis especies de carnívoros con un esfuerzo de captura de 1210 días/trampa, con la suma de los cuatro métodos empleados (Cuadro 1).

Funcionalidad

Se encontraron diferencias significativas al revisar los cuatro métodos en su conjunto ($\chi^2 = 15.568$ g.l. 3; $P < 0.01$), pero al compararlos por parejas, se obtienen sólo diferencias entre las estaciones olfativas y los demás métodos ($\chi^2 = 15.567$ g.l. 1; $P < 0.001$), siendo este método el que menor funcionalidad mostró.

Eficiencia de registro

Se observaron diferencias significativas al comparar la eficiencia de registro para todas las estaciones, sin diferenciar el método empleado ($\chi^2 = 77.964$, g.l. 21; $P < 0.001$).

Esta misma prueba se realizó sin tomar en cuenta las trampas tipo Tomahawk, pues se consideró que esta metodología tiene un sesgo de primer orden, ya que aunque se ha reportado su uso para la captura exitosa de coyotes (Jonathan *et al.*, 2002), el tamaño de las trampas podría no haber permitido el libre acceso de *C. latrans*, la cual fue la que más registros totales obtuvo. De esa manera, se obtuvieron también diferencias significativas al comparar las frecuencias de registro para los tres métodos restantes en conjunto ($\chi^2 = 34.85$, g.l. 17; $P < 0.001$).

Al agrupar las estaciones por métodos directos e indirectos y al compararlos se obtuvieron diferencias significativas ($\chi^2 = 50.81$, g.l. = 1; $P < .001$), al igual que entre los métodos de muestreo

Cuadro 3. Lista de otras especies de mamíferos, registradas en la zona forestal de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, México.

Familia	Especie	Fechas de registro	Métodos con los que se registró
Cervidae	<i>Odocoileus virginianus</i>	Abril-julio, octubre-noviembre	Fototrampa, visual, huella excreta
Leporidae	<i>Sylvilagus cunicularius</i>	Abril-julio, octubre-noviembre	Visual
Sciuridae	<i>Sciurus aureogaster</i>	Abril-julio, octubre-noviembre	Visual, restos de alimentación
Dasyproctidae	<i>Dasyprocta novemcinctus</i>	Noviembre	Fototrampa

para registros totales ($\chi^2 = 83.95$ g.l. = 3; $P < 0.0001$ Wilcoxon Kruskal-Wallis). La prueba de Tukey-Kramer indicó que las diferencias se dan entre estaciones olfativas y todos los demás métodos, y entre las fototampas y los demás métodos, mientras que no indica diferencias entre cepos y trampas tipo Tomahawk.

Se obtuvieron diferencias al comparar los registros de *C. latrans* ($\chi^2 = 76.20$ g.l. 3; $P < 0.0001$ Wilcoxon/Kruskal-Wallis) observándose con la prueba de Tukey-Kramer que las diferencias se presentaron entre estaciones olfativas y los demás métodos y entre fototampas y trampas tipo Tomahawk. Al comparar los registros de *U. cinereoargenteus*, se observaron diferencias entre métodos ($\chi^2 = 20.81$ g.l. 3; $P < 0.0001$ Wilcoxon Kruskal-Wallis); la prueba de Tukey-Kramer indica que las diferencias se encuentran entre las estaciones olfativas y los cepos y las estaciones olfativas y las trampas Tomahawk. La prueba de Wilcoxon Kruskal-Wallis también reportó diferencias entre métodos, al compararse los registros de *S. gracilis* ($\chi^2 = 15.3009$ g.l. 3; $P < 0.001$), y *B. astutus* ($\chi^2 = 15.1943$ g.l. 3; $P < 0.001$); la prueba de Tukey-Kramer no indica diferencias entre parejas de métodos. No se lograron los registros necesarios para realizar la prueba estadística en *N. narica* y *L. rufus*.

Riqueza

Al emplear conjuntamente fototampas y cepos o fototampas y estaciones olfativas, se obtuvo la máxima riqueza registrada en la localidad, durante el periodo de trabajo iniciado el 23 de abril, (100%, $S = 6$; Cuadro 2). Al considerarse estaciones olfativas y cepos, se logró el 83% de las especies registradas. El estimador de Jackknife de primer orden, para riqueza de especies total, arroja un resultado para las fototampas de 5.9 especies, para las estaciones olfativas de 4.75 especies y, para los cepos de 6.25 especies. Se graficaron las curvas de acumulación de especies en función de dos variables del esfuerzo de captura: el tiempo muestreado y el número de días/trampa, obteniéndose para ambos casos una línea de tendencia logarítmica (Soberón y Llorente, 1993; Colwell y Coddington, 1994; Cam *et al.*, 2002; Figs. 3 y 4).

Abundancia relativa y diversidad

Se obtuvo un índice de abundancia relativa, para todos los métodos en su conjunto y para cada uno de ellos, y se realizó la prueba de χ^2 . No se observaron diferencias significativas entre la abundancia relativa obtenida mediante todos los métodos (considerada como la abundancia relativa esperada) y las fototampas ($\chi^2 = 12$ g.l. 5; $P > 0.1$). Sin embargo, se observaron diferencias significativas al comparar los valores obtenidos mediante todos los métodos y los cepos y mediante todos los métodos y las estaciones olfativas ($\chi^2 = 64.915$ g.l. 5; $P < .001$, $\chi^2 = 27.51$ g.l. 5; $P < 0.001$, respectivamente; Cuadro 4).

Como resultado de las diferencias en la abundancia relativa de las especies registradas, el índice de diversidad de Shannon-Wiener fue diferente entre los métodos que presentaron registros, siendo la más alta para fototampas (1.92), seguida de los cepos (1.28) y, por último, la de estaciones olfativas (1.02), en la que se ve disminuido el índice, por la elevada incidencia de registros de *C. latrans*.

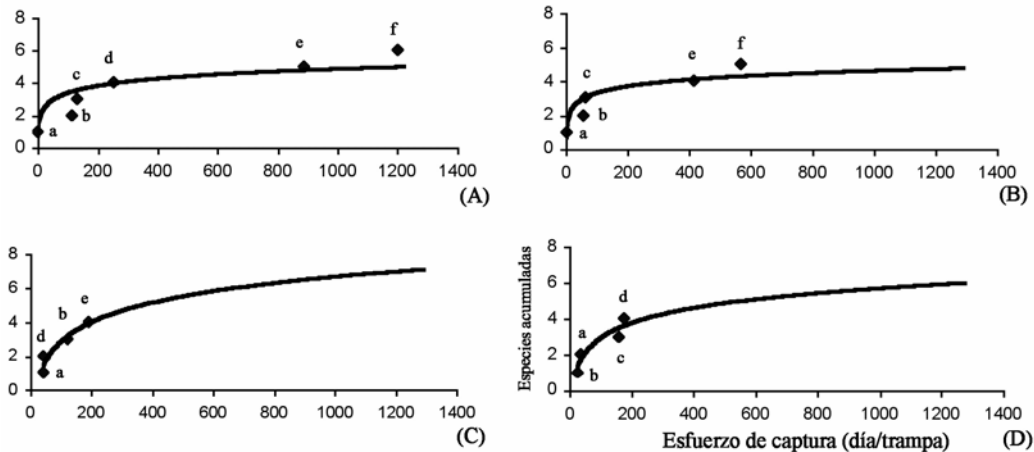


Figura 3. Curvas de acumulación de especies, con línea de tendencia logarítmica, en función del esfuerzo de captura (día/trampa) para: (A) todos los métodos $R^2 = 0.78$, (B) fototruampas $R^2 = 0.84$, (C) cepos $R^2 = 0.90$, y (D) estaciones olfativas $R^2 = 0.89$. Cada letra minúscula en la gráfica, corresponde a una especie registrada en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca: (a) *C. latrans*; (b) *U. cinereoargenteus*; (c) *S. gracilis*; (d) *L. rufus*; (e) *B. astutus*; (f) *N. narica*.

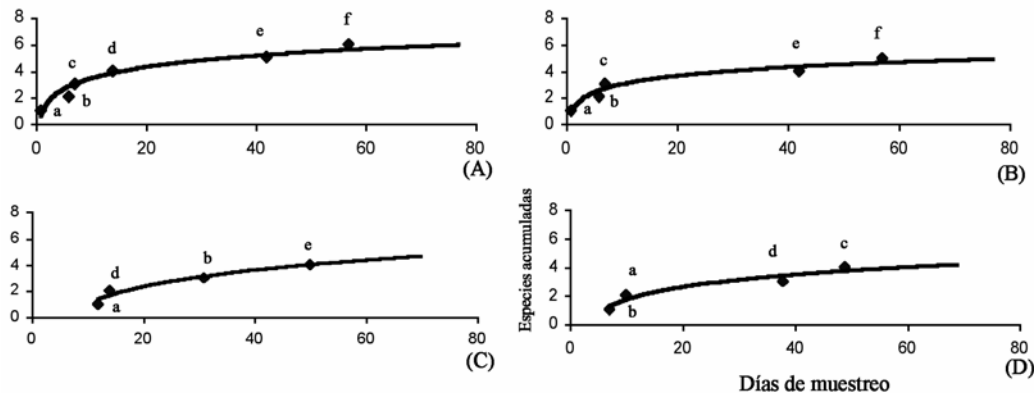


Figura 4. Curvas de acumulación de especie, con línea de tendencia logarítmica, en función del tiempo de muestreo para (A) todos los métodos $R^2 = 0.94$, (B) fototruampas $R^2 = 0.93$, (C) cepos $R^2 = 0.95$, y (D) estaciones olfativas $R^2 = 0.92$. Cada letra minúsculas en la gráfica corresponde a una especie registrada en Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca: (a) *C. latrans*; (b) *U. cinereoargenteus*; (c) *S. gracilis*; (d) *L. rufus*; (e) *B. astutus*; (f) *N. narica*.

Cuadro 4. Abundancia relativa de los carnívoros e índice de diversidad de Shannon-Wiener obtenida con cada método empleado.

Especie	Todos los	Estaciones			
	métodos	Fototrampas	Cepos	Olfativas	Tomahawk
<i>Canis latrans</i>	0.57	0.45	0.73	0.75	0
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	0.17	0.16	0.09	0.21	0
<i>Bassariscus astutus</i>	0.12	0.19	0.09	0	0
<i>Spilogale gracilis</i>	0.12	0.18	0	0.02	0
<i>Lynx rufus</i>	0.01	0	0.09	0.02	0
<i>Nasua narica</i>	0.01	0.01	0	0	0
Índice de diversidad de Shannon-Wiener	1.76	1.92	1.02	1.28	

DISCUSIÓN

Comparación de métodos (23 de abril al 22 junio)

La diferencia significativa en la funcionalidad entre los cuatro métodos utilizados se debe a que las estaciones olfativas tuvieron una alta incidencia de ciclos desactivados (sólo permanecieron activas el 74 % de los ciclos), debido a la afectación por lluvia y viento e inclusive, a animales domésticos. Sin embargo, esta aparente baja funcionalidad podría no ser un problema en los monitoreos intensivos y a largo plazo, principalmente en zonas en donde las condiciones ambientales no inactiven las estaciones olfativas, y esto se constata con el hecho de que este método ha sido utilizado con éxito para realizar monitoreo de carnívoros (Linhart y Knowlton, 1975; Johnson y Pelton, 1981; Novaro *et al.*, 2000; Ponce *et al.*, 2005). Por otro lado, se tuvo un buen índice de funcionalidad para los otros tres métodos (fototrampas y cepos 99.9%, Tomahawk 100%), inclusive en condiciones de elevada precipitación. Sin embargo, la elevada humedad unida a bajas temperaturas podría retardar la función del sensor en el caso de las fototrampas (Bull *et al.*, 1992), aunque se requieren más datos para sustentarlo.

Al analizar todas las estaciones en conjunto, en cuanto a frecuencia obtenida de registros por esfuerzo de captura empleado, se observa que existieron diferencias significativas, aún si se excluyen las trampas tipo Tomahawk. Estas diferencias se mantienen al comparar las frecuencias de registro de las estaciones agrupadas para cada método, siendo el método que menos funcionalidad tuvo el que mayor eficiencia de registro presentó por esfuerzo de captura efectivo. Estas diferencias de sensibilidad de cada método a diversas especies es un tema de controversia (Boulinier, 1998).

En este estudio, el fototrampeo fue el método que, por separado, reporta una mayor riqueza. Las curvas de acumulación parecen sugerir que el esfuerzo de captura (medido tanto por días/trampa como por solo tiempo) fue insuficiente para el caso de las estaciones olfativas y los cepos y que se requeriría de un esfuerzo mucho mayor para obtener un registro de riqueza similar al de las fototrampas. Sin embargo, si se suma el esfuerzo de captura (días/trampa) obtenido con los



tres métodos (el cual resulta ser mayor al ejercido con las fototruampas) no se alcanza, en ningún momento, la riqueza obtenida con ellas. Colwell y Coddington (1994) hacen la observación de que el mejor uso práctico de las curvas de acumulación de especies es determinar el posible incremento de riqueza (únicamente a nivel cuantitativo), dependiente del esfuerzo de captura. Tomando en cuenta esto, observamos que aunque no se llega a una asíntota para las estaciones olfativas y cepos, sí se da una idea clara de la riqueza que se alcanza con todos los métodos. Utilizándose el estimador de riqueza de Jackknife (Colwell y Coddington, 1994), se obtiene con el fototrampeo un valor muy próximo al valor neto registrado con todos los métodos durante ese periodo de tiempo (5.9 vs 6 especies).

Por otro lado, la abundancia relativa obtenida mediante las fototruampas fue muy similar a la que se dio mediante el conjunto de métodos, y los registros obtenidos mediante estas implican el índice más alto de diversidad de Shannon-Wiener (1.9 vs 1.01 de las estaciones olfativas y 1.27 de los cepos), a pesar de que, por esfuerzo de captura, las estaciones olfativas tuvieron una mejor eficiencia de registro de eventos. Esto podría rebatir la idea de que esta situación esta determinada por las diferencias en el esfuerzo de captura.

Las especies que fueron registradas por las fototruampas y otros métodos, siempre son detectadas primero por las fototruampas, lo cual podría estar determinado por las características no invasivas del método en el medio (Pearson, 1959; Savidge y Seibert, 1988; Carthew y Slater, 1991; Griffiths y Van Shaik, 1993; Wemmer *et al.*, 1996; Karanth y Nichols, 1998; Hegglin *et al.*, 2004; SrbeK-Araujo y García, 2005). La única especie que no fue registrada por el fototrampeo, pero sí con otros métodos, fue *L. rufus*. Sin embargo, esta especie fue fotocapturada en dos ocasiones y en estaciones diferentes durante octubre de 2002, periodo en el que se utilizaron solamente cepos y fototruampas. Esto podría apoyar lo encontrado por Caro *et al.* (2001), quienes sugieren que la localización de las estaciones de muestreo podría ser fundamental para el registro de especies consideradas como raras por las bajas densidades en las que se encuentran.

Es notorio que en el diseño se utilizó solamente un transecto en el que se colocaron las 22 estaciones de muestreo. Con mayores recursos (humanos y técnicos) sería posible incluir varios transectos con diversos métodos que harían más robusta la comparación entre métodos de muestreo y además permitiría obtener áreas de actividad y estimado de la densidad poblacional. De igual manera, sólo utilizando el método de fototrampeo se pueden colocar varios transectos que tengan mayor distancia entre la estaciones de muestreo sin requerir de mayor número de personas en campo, pues la revisión de las estaciones no tiene que ser diaria (Botello, 2006c). En el presente estudio, la distancia entre estaciones no rebasaba los 250 metros para las intercaladas (distintos métodos) y no tenía una distancia mayor a los 500 metros para el caso de las fototruampas. Este diseño, aunque bien presenta un problema potencial de independencia de datos por pseudoreplicación (Hubert, 1984; Hargrove y Pickering, 1992), otorga interesantes tendencias sobre la distribución, abundancia relativa y posible segregación de las especies. Es notable que mientras los registros de *C. latrans* permanecen casi homogéneos en tiempo y espacio, las demás especies no son registradas homogéneamente y permanecen restringidas a algunas estaciones. Dichos resultados podrían deberse a la diferencia de tamaño del área de actividad, y mayor vagilidad



de *C. latrans* con respecto a especies como *S. gracilis* y *B. astutus* (Poglayen-Neuwall y Toweill, 1988; Servín y Huxley, 1993; Kinlaw, 1995; Servín *et al.*, 2003), así como a una mayor densidad poblacional de *C. latrans* respecto de otras especies con vagilidad similar. En el periodo en que se utilizó el transecto de 5250 metros se capturó solo un individuo de *L. rufus* y en contraste, se pudieron identificar 7 individuos diferentes de *C. latrans* gracias al marcado de pintura en el pelo del costado, morfometría y señas particulares como cicatrices.

Riqueza, abundancia relativa y diversidad (análisis de todo el esfuerzo de muestreo)

Se registraron diez especies de carnívoros en una superficie aproximada de 20 km² (Cuadro 2), nueve de las cuales se encuentran dentro de un Área Natural Protegida comunal (ANPC), decretada por la comunidad de Santa Catarina Ixtepeji. La especie registrada fuera del ANPC, fue un ejemplar de *Leopardus wiedii*, cazado cerca del poblado de Yuvila, aproximadamente a 2600 msnm. Ésta es la única especie de las registradas, que se encuentra catalogada como en peligro de extinción dentro de la NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT, 2001).

El otro felino registrado fue *L. rufus*; dos hembras, una joven y otra adulta, fueron capturadas (mayo y julio, respectivamente), mientras que dos fotografías fueron tomadas en momentos y lugares diferentes (noviembre), lo que sugiere una estancia permanente de la especie en el lugar, que se encuentra localizado en el límite sureño de su distribución natural (Hall, 1981; Wilson y Reeder, 1993; Larivière y Walton, 1997).

Los dos cánidos (*C. latrans* y *U. cinereoargenteus*) son comunes en todo México (Hall, 1981; Wilson y Reeder, 1993; Aranda, 2000) y, sin embargo, ambos se registraron por arriba de los 3200 msnm, lo cual ha sido poco documentado (Briones-Salas *et al.*, 2006; Servín, com. pers.). *C. latrans* fue la especie que más registros acumuló. Esta alta incidencia podría ser determinada por el área de actividad y elevada vagilidad que presenta (Gipson y Sealander, 1972; Servín y Huxley, 1993; Servín *et al.*, 2003; Marín, 2004; Monroy, 2007). Sin embargo, Cruz (2003) reporta elevada frecuencia de registros de *C. latrans* en la zona respecto a la de *U. cinereoargenteus* y *L. rufus* (0.78, 0.07 y 0.03, respectivamente). Durante el primer periodo, se capturaron en un sector menor a 5 km lineales, tres hembras adultas, un macho adulto, un joven y se pudieron identificar dos machos adultos más por medio de fotografías, los que carecían de marca de captura en el costado y los dos tenían collar con radio para telemetría (ver Marín, 2004); además, durante el mes de julio, otros 4 individuos fueron capturados, sumando un total de once registros de coyotes diferentes en un área menor a 16 km². Esto apoya el supuesto de que la especie es muy abundante respecto de las demás registradas en este trabajo.

La alta incidencia de *C. latrans* determina que el índice de diversidad empleado no sea mayor a 1.9 para las fototampas, y que disminuya sustantivamente en el caso de las estaciones olfativas (1.01). Travaini *et al.* (1997) reportan que, después de seis años de protección en el área de la reserva del Parque Nacional de Doñana, el aumento de la abundancia de una sola especie, disminuye el índice de diversidad para la zona protegida. Se puede especular sobre un aumento en la abundancia de coyotes desde la protección del área en Ixtepeji. Sin embargo, estudios a largo plazo o que

incluyeran paralelamente zonas no protegidas en la misma región, serán necesarios para determinar cómo se están modificando dichas relaciones interespecíficas.

Los procyónidos (*B. astutus*, *N. narica* y *P. lotor*) y dos de los mustélidos registrados (*M. macroura* y *M. frenata*) son también comunes y están ampliamente distribuidos en México (Anderson, 1979; Hall 1981; Poglayen-Neuwall y Toweill, 1988; Wilson y Reeder, 1993; Gomper 1995; Castellanos y List, 2005; Ceballos y Oliva, 2005; Nava, 2005; Valenzuela, 2005a; Valenzuela, 2005b; Pacheco, 2005). *B. astutus* habita desde el nivel del mar hasta los 2880 msnm y se ha registrado frecuentemente en el estado de Oaxaca en un amplio intervalo altitudinal (Botello, 2006); *N. narica* habita desde el nivel del mar hasta los 2900 msnm, siendo comunes en bosque de pino, pino-encino y asociado a la selva baja caducifolia (Valenzuela, 2005b), la cual se ubica a menos de 2 km lineales de los sitios en donde fue registrado; *P. lotor* se distribuye en un intervalo altitudinal del nivel del mar hasta los 3000 msnm, mostrando altas densidades en esteros, manglares y se le ubica frecuentemente cercano a otros cuerpos de agua (Aranda, 2000; Valenzuela, 2005a); *M. frenata* y *M. macroura* se pueden encontrar en una gran variedad de hábitat, desde el nivel del mar hasta los 4500 y 3000 msnm, respectivamente y es la primera vez ambas especies se reportan para el distrito de Ixtlán al que pertenece el municipio de Santa Catarina Ixtepeji (Briones-Salas y Sánchez-Cordero, 2004).

Finalmente, *S. gracilis* se reporta como una especie poco común en México (Cervantes *et al.*, 2002) y se ha registrado desde el nivel del mar hasta los 2744 msnm (Ceballos, 2005); en este trabajo se reporta, por primera vez, por arriba de esta cota altitudinal (3009 msnm) en la región fisiográfico-florística de la Sierra Madre de Oaxaca (Briones-Salas y Sánchez-Cordero, 2004).

CONCLUSIONES

Los cuatro métodos empleados documentan, de diferente manera, la importante riqueza y diversidad de carnívoros que reside en la zona forestal del municipio de Santa Catarina Ixtepeji. Las fototampas documentaron la mayor riqueza, el estimado de Jackknife más cercano a la riqueza obtenida por todos los métodos, y el mayor índice de diversidad obtenido por método. Esto podría estar determinado por el mayor esfuerzo de captura empleado con el método. Sin embargo, las estaciones olfativas, obtienen la mayor frecuencia de registro por esfuerzo de captura, aunque esto no se traduce en un aumento de riqueza, sino más bien en un incremento en el registro de una sola especie (*C. latrans* 75%, de los registros), situación que reduce de manera importante la diversidad obtenida con este método (1.01 vs 1.27 de los cepos y 1.91 de las fototampas).

Se considera que las estaciones olfativas pueden ser un excelente método para evaluar cambios intraespecíficos de ciertas especies, como coyotes y zorras, aunque se sugiere cautela al utilizar este método, o cualquiera que involucre el reconocimiento de huellas, para evaluar abundancias absolutas (Karanth *et al.*, 2003). Se concluye que las fototampas presentaron ventajas fundamentales sobre los demás métodos empleados, al ser el que mayor riqueza y diversidad documentó, no obstante que no es el que más registros obtiene por esfuerzo de captura empleado,

por lo que es un excelente método para realizar evaluaciones ecológicas rápidas (Lwanga *et al.*, 1998; Carbone *et al.*, 2001; Hegglin *et al.*, 2004; Srбек-Araujo y García, 2005; Botello, 2006). Se propone el empleo de una combinación de métodos directos e indirectos para una apropiada documentación de la diversidad de carnívoros en una región. Además, se sugiere el uso combinado con metodologías no intrusivas, como el análisis molecular de excretas (Palomares *et al.*, 2002), para determinar distribuciones y realizar inventarios más precisos. Se considera que estudios a largo plazo y que incluyan paralelamente zonas no protegidas son indispensables para conocer cómo se modifica la abundancia relativa y la presencia de las especies de carnívoros en la región. Finalmente, es importante, por estar en el límite sur de su distribución, el registro de dos hembras de *L. rufus*, una de ellas joven y otra adulta. De la misma forma se considera notorio el registro de *S. gracilis* por aumentar el rango altitudinal de su distribución.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos sinceramente a los comuneros de Santa Catarina Ixtepeji por su invaluable ayuda, apoyo en campo e interés en la generación de información biológica y al programa PROCIMAF de la Comisión Nacional Forestal, Idea Wild y Agfa de México que aportaron consumibles y apoyo para el trabajo de campo. I. Trujillo Bolio y la Filmoteca UNAM facilitaron el préstamo de equipo. E. Morales, E. Martínez-Meyer, A. Santos y G. Segura brindaron comentarios al manuscrito. Asimismo, agradecemos el apoyo del Megaproyecto “Sistema de Informática para la Biodiversidad y el Ambiente (SIBA)” del Programa de Investigación Multidisciplinaria de Proyectos de Liderazgo y Superación Académica (IMPULSA), de la Coordinación de la Investigación Científica de la UNAM. También a la Unidad de Informática para la Biodiversidad (UNIBIO), la CONABIO (Proyecto FS003), y al CONACYT (Proyecto SEP- CONACYT 51562).

LITERATURA CITADA

- Acevedo, R. R. 1998. *Estudio sinecológico del bosque de Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco var.oaxacana Debreczy y Rácz, en la zona de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca, México*. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Chapingo, Texcoco, Edo. de México.
- Aranda, M. 2000. *Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México*. Instituto de Ecología/CONABIO, México.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (Coord.). 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.
- Botello, F. 2006c. *Distribución, abundancia y hábitos alimentarios de carnívoros en la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, México*. Tesis de maestría en Ciencias Biológicas, UNAM, México, DF.

- Botello, F., G. Monroy, P. Illoldi, I. Trujillo-Bolio y V. Sánchez-Cordero. 2006a. Colección de Fotocolectas Biológicas (CFB): Una propuesta del uso de la imagen digital al servicio del conocimiento de la biodiversidad. Pp. 201-207, in *Colecciones Mastozoológicas de México*, (C. Lorenzo, E. Espinoza, M. Briones-Salas y F. Cervantes, eds.). Instituto de Biología-UNAM/ Asociación Mexicana de Mastozoología AC. México, DF.
- Botello, F., G. Monroy, P. Illoldi-Rangel, I. Trujillo-Bolio y V. Sánchez-Cordero. 2007. Sistematización de Imágenes obtenidas por fototrampeo: una propuesta de ficha. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78:207-210.
- Botello, F., P. Illoldi, M. Linaje, G. Monroy y V. Sánchez-Cordero. 2005. Nuevos registros del tepezcuintle (*Agouti paca*) para el norte del estado de Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76:103-105.
- Botello, F., P. Illoldi-Rangel, M. Linaje y V. Sánchez-Cordero. 2006b. Primer registro del tigrillo (*Leopardus wiedii* Schinz 1821) y del gato montés (*Lynx rufus* Kerr 1792) en la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 22(1):135-139.
- Boulinier, T. 1998. Estimating species richness to make inferences in community ecology: the importance of heterogeneity in species detectability as shown from capture-recapture analyses of North American Breeding Bird Survey data. *Ecology*, 79:1018-1028.
- Briones-Salas, M. A. y V. Sánchez-Cordero. 2004. Mamíferos. Pp. 423-447, in *Biodiversidad de Oaxaca* (A.J. García-Mendoza, M.J. Ordoñez y M. Briones-Salas, eds.), Instituto de Biología-UNAM/Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México.
- Briones-Salas, M., M. D. Luna-Krauletz, A. Marín-Sánchez y J. Servín. 2006. Noteworthy records of two species of mammals on the Sierra Madre de Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 77:309-310.
- Bull, E. L., R. S. Holthausen y L. R. Bright. 1992. Comparison of 3 techniques to monitor marten. *Wildlife Society Bulletin*, 20:406-410.
- Cam, E., J. D. Nichols, J. R. Sauer y J. E. Hines. 2002. On the estimation of species richness based on the accumulation of previously unrecorded species. *Ecography*, 25:102-108.
- Carbone, C. S. Christie, K. Conforti, T. Coulson, N. Franklin, J. R. Ginsberg, M. Griffiths, J. Holden, M. Kinnaird, R. Laidlaw, A. Lynam, D. W. MacDonald, D. Martyr, C. McDougal, L. Nath, T. O'Brien, J. Seidensticker, J. L. D. Smith, R. Tilson y W. N. Wan Shahrudin. 2001. The use of photographic rates to estimate densities of cryptic mammals: response to Jenelle *et al.* *Animal Conservation*, 5:121-123.
- Caro, T. M., M. J. Kelly, N. Bol y S. Matola. 2001. Inventoring mammals at multiple sites in the maya mountains of Belize. *Journal of Mammalogy*, 82(1):43-50.
- Carthew, S. M. y E. Slater. 1991. Monitoring animal activity with automated photography. *Journal of Wildlife Management*, 55:689-692.
- Castellanos, G. y R. List. 2005. Área de actividad y uso de hábitat del Cacomixtle (*Bassariscus astutus*) en "El Pedregal de San Ángel". *Revista Mexicana de Mastozoología*, 9:113-122.
- Ceballos, G. 2005. *Spilogale gracilis* (*Spilogale gracilis* Merriam, 1890). Pp. 392-393, in *Mamíferos*

- Silvestres de México*. (G. Ceballos y G. Oliva, eds.). Fondo de Cultura Económica/CONABIO. México, DF.
- Ceballos, G. y G. Oliva. 2005. Comadreja (*Mustela frenata* Lichtenstein, 1831). Pp. 380-381, in *Mamíferos Silvestres de México*. (G. Ceballos y G. Oliva, eds.). Fondo de Cultura Económica-CONABIO. México, DF.
- Cervantes, F. A., J. Loredo y J. Vargas 2002. Abundance of sympatric skunks (Mustelidae: Carnívora) in Oaxaca, México. *Journal of Tropical Ecology*, 18:463-469.
- Cole, F. R., D. M. Reeder y D. E. Wilson. 1994. A synopsis of distribution patterns and the conservation of mammal species. *Journal of Mammalogy*, 75:266-276.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London B*, 345:101-118.
- Cruz, E. A. 2003. *Abundancia relativa de carnívoros en un área comunal de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca*. Memoria de residencia profesional. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca núm. 23, Oaxaca, México.
- Gipson, P. S. y J. A. Sealander. 1972. Home range and activity of the coyote (*Canis latrans frustror*) en Arkansas. *Proceedings, Annual Conference Southeastern Association of Game and Fish Commissioners*, 26:82-95.
- Gittleman, J. L., S. Funk, D. Macdonald y R. Wayne. 2001. *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press. UK.
- Gomper, M. E. 1995. *Nasua narica*. *Mammalian Species*, 487:1-10.
- Goodwin, G.G. 1969. Mammals from the state of Oaxaca, Mexico, in the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 141:1-27.
- Griffiths, M y C. P. Van Shaik. 1993. The impact of human traffic on the abundance and activity periods of Sumatran rain forest wildlife. *Conservation Biology*, 7:623-626.
- Hall, R. 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley & Sons. USA.
- Hargrove, W. W. y J. Pickering. 1992. Pseudoreplication: a *sine qua non* for regional ecology. *Landscape Ecology*, 6(4):251-258.
- Harrison, R. L. 1997. Chemical attractants for Central American felids. *Wildlife Society Bulletin*, 25:93-97.
- Hegglin, D., F. Bontadina, S. Gloor, J. R. Swild, U. Müller, U. Breitenmoser y P. Deplazes. 2004. Baiting red Foxes in an urban area: a camera trap study. *Journal of Wildlife Management*, 68(4):1010-1017.
- Hubert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecology Monographs*, 54:187-211.
- Johnson, K. G. y M. R. Pelton. 1981. A survey of procedures to determine relative abundance of furbearers in the southeastern United States. *Proceedings of the Annual Conference of the Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies*, 35:261-272.
- Jonathan, G. W., I. M. Ortega, P. J. Auger y E. G. Strauss 2002. Box-trapping eastern coyotes in southeastern Massachusetts. *Wildlife Society Bulletin*, 30(3):695-702.
- Jones, C., W. J. McShea, M. J. Conroy y T. H. Kunz. 1996. Capturing Mammals. Pp. 115-155, in

- Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals* (D. E. Wilson, F. Russell Cole, J. D. Nichols, R. Rudran y M. S. Foster eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Karanth, K. U. y J. D. Nichols. 1998. Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology*, 79(8):2852-2862.
- Karanth, K. U., J. D. Nichols, J. Seidenstricker, E. Dinerstein, J. L. D. Smith, C. Mcdougal, A. J. T. Johnsingh, R. S. Chundawat y V. Thapar. 2003. Science deficiency in conservation practice: The monitoring of tiger populations in India. *Animal Conservation*, 6(2):141-146.
- Kinlaw, A. 1995. *Spilogale putorius*. *Mammalian Species*, 511:1-7.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers New York, USA.
- Lariviere, S. y L. R. Walton. 1997. *Lynx rufus*. *Mammalian Species*, 563:1-8.
- Linhart, S. B. y F. F. Knowlton. 1975. Determining the relative abundance of coyotes by scent station lines. *Wildlife Society Bulletin*, 3:119-124.
- López de Buen, L. y J. M. Aranda. 1986. Anestesia de mamíferos silvestres con la combinacion ketamina-xilacina. *Biotica*, 11:67-71.
- Lwanga, J., A. Balmford y R. Badaza, 1998. Assessing fern diversity: relative species richness and its environmental correlates in Uganda. *Biodiversity and Conservation*, 7:1387-1398.
- Marín, A. I. 2004. *Ambito hogareño del coyote (Canis latrans) en Ixtepeji, Sierra Madre de Oaxaca*. Tesis de maestría en Ciencias. UAM. México, DF.
- Monroy, A. G. 2007. *Uso de hábitat y ámbito hogareño del coyote Canis latrans cagottis en un área comunal protegida de la Sierra Madre de Oaxaca, México*. Tesis de maestría en Ciencias. IPN-CIIDIR, Oaxaca, México.
- Morrison, D.W., R.M. Edmunds, G. Linscombe y J.W. Goertz. 1981. Evaluation of specific scent station variables in Northcentral Louisiana. *Proc Ann. Conf. S.E. Assoc. Fish and Wildlife Agencies*, 35:281-291.
- Nava, V. 2005. Cacomixtle (*Bassariscus astutus*, Lichtenstein, 1830). Pp. 408-409, in *Mamíferos Silvestres de México*. (G. Ceballos y G. Oliva, eds.). Fondo de Cultura Económica/CONABIO. México, DF.
- Nichols, J. D. y M. J. Conroy. 1996. Estimation of species richness. Pp. 226-234. in *Standard methods for mammals. Measuring and monitoring biological diversity* (Wilson, D. E., F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran y M. S. Foster, eds.). Smithsonian Institution Press. Washington DC.
- Novaro, A. J., M. C. Funes, C. Rambeaud y O. Monsalvo. 2000. Calibración del índice de estaciones odoríferas para estimar tendencias poblacionales del zorro colorado (*Pseudalopex culpaeus*) en Patagonia. *Journal of Neotropical Mammalogy*, 7(2):81-88.
- Pacheco, J. 2005. Zorrillo Listado (*Mephitis macroura*, Lichtenstein, 1832). Pp. 388-389, in *Mamíferos Silvestres de México*. (G. Ceballos y G. Oliva, eds.). Fondo de Cultura Económica/CONABIO. México, DF.
- Palomares, F., J. A. Godoy, A. Piriz, J. O'Brien y W. E. Jonson. 2002. Faecal genetic analysis to determine the presence and distribution of elusive carnivores: design and feasibility for the

- Iberian lynx. *Molecular Ecology*, 11:2171-2182.
- Pearson, O. P. 1959. A traffic survey of *Microtus Reithrodontomys* runways. *Journal of Mammalogy*, 40: 169-180,
- Poglayen-Neuwall, I. y D. E. Toweill. 1988. *Bassariscus astutus*. *Mammalian Species*, 327:1-8.
- Ponce, E., K. Pelz y C. A. López. 2005. Coyote abundance in relation to habitat characteristics in Sierra San Luis, Sonora, Mexico. Pp. 337-340, in *Connecting mountain islands and desert seas: biodiversity and management of the Madrean Archipelago II* (G. J. Gottfried, B. S. Gebow, L. G. Eskew, C. B. Edminster, eds.). Department of Agriculture, Fort Collins, CO, U.S.A.
- Rodrigo, A. L. 1994. *Geografía general del estado de Oaxaca*. Carteles. Oaxaca, México.
- Rodríguez, A. y M. Delibes. 2002. Internal structure and patterns of contraction in the geographic range of the Iberian lynx. *Ecography*, 25:314-328.
- Roughton, R. D. y M. W. Sweeny. 1982. Refinements in scent-station methodology for assessing trends in carnivore populations. *Journal of Wildlife Management*, 46:217-229.
- Savidge, J. A. y T. F. Seibert. 1988. An infrared trigger and camera to identify predator at artificial nests. *Journal of Wildlife Management*, 52:291-294.
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2001. *Norma Oficial Mexicana NOM-059-Ecol-2001. Protección ambiental, especies nativas de México de flora y fauna silvestres, categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo*. Diario Oficial de la Federación, 6 de mayo 2002.
- Servín, J. y C. Huxley. 1993. El área de actividad del coyote en un bosque de la sierra madre occidental de México. *Cuadernos. Mexicanos de Zoología*, 1(1):45-51.
- Servín, J., C. Huxley y M. Vences. 1990. El uso combinado de hidrocloreto de ketamina (KHCL) e hidrocloreto de xilacina (XHCL) para inmovilizar coyotes silvestres. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 30:27-37.
- Servín, J., C. Huxley. 1992. Inmovilización de carnívoros silvestres con la mezcla de ketamina y xilacina. *Veterinaria Mexicana*, 23:135-139.
- Servín, J., V. Sánchez-Cordero y S. Gallina. 2003. Daily travel distances of coyotes, *Canis latrans*, in a pine-oak forest in Durango, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 84(2): 547-552.
- Smartwood, 2001. *Resumen público de certificación de la comunidad de Santa Catarina Ixtepeji*. Certificado: SW-FM/COC-166, <http://www.smartwood.org/reports/pdfs/catarina.pdf>.
- Soberón, J. y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7(3):480-488.
- Srbek-Araujo, A. y A. Garcia. 2005. Is camera-trapping an efficient method for surveying mammals in Neotropical forests? A case study in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 21:121-125.
- Travaini, A., M. Delibes, P. Ferreras y F. Palomares, 1997. Diversity, abundance or rare species as a target for the conservation of mammalian carnivores: a case study in Southern Spain. *Biodiversity and Conservation*, 6: 529-535.
- Travaini, A., R. Martínez-Peck y S. C. Zapata. 2001. Selection of odor attractants and meat delivery methods for control of Culpeo foxes (*Pseudalopex culpaeus*) in Patagonia. *Wildlife Socie-*

- ty *Bulletin*, 29:1089-1096.
- Valenzuela, D. 2005a. Mapache (*Procyon lotor*, Linnaeus, 1758). Pp. 415-417, in *Mamíferos Silvestres de México*. (G. Ceballos y G. Oliva, eds.). Fondo de Cultura Económica-CONABIO. México, DF.
- Valenzuela, D. 2005b. Tejón, coatí (*Nasua narica*, Linnaeus, 1776). Pp. 411-413, in *Mamíferos Silvestres de México*. (G. Ceballos y G. Oliva, eds.). Fondo de Cultura Económica-CONABIO. México, DF.
- Velázquez, A., J. F. Mas, J. R. Díaz-Gallegos, R. Mayorga-Saucedo, P. C. Alcántara, R. Castro, T. Fernández, G. Bocco, E. Ezcurra y J. L. Palacio. 2002. Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. *Gaceta ecológica*, INE-SEMARNAT. 62: 21-37.
- Wemmer, Ch., T. H. Kunz, G. Lundie-Jenkins y W. J. McShea. 1996. Mammalian signs. Pp. 157-176, in *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammals* (D. E. Wilson, F. Russell Cole, J. D. Nichols, R. Rudran y M. S. Foster, eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, DC.
- Wilson, D. E. y D. M. Reeder. 1993. *Mammals species of the world*. Smithsonian Institution Press. USA.



ABUNDANCIA RELATIVA DE LA NUTRIA NEOTROPICAL (*Lontra longicaudis annectens*) EN EL RÍO ZIMATÁN EN LA COSTA DE OAXACA, MÉXICO

Miguel Briones-Salas¹, Jaqueline Cruz-Alfaro¹, Juan Pablo Gallo²
y Víctor Sánchez-Cordero³

¹Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Hornos # 1003. CP 71230 Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México. CE: mbriones@ipn.mx (MBS); jaquyalfo@hotmail.com (JC).

²Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C. Unidad Guaymas. Carretera a Varadero Nacional km 6.6, Col. Las Playitas. CP 85480 Guaymas, Sonora, México.
CE: jpgallo@cascabel.ciad.mx

³Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-225. CP 04510 México, Distrito Federal, México.
CE: victor@ibiologia.unam.mx

Resumen: Se estimó la abundancia relativa de huellas y excretas y el número de individuos de la nutria Neotropical de río (*Lontra longicaudis annectens*) en el río Zimatán en la costa de Oaxaca, México, entre julio de 1999 y agosto de 2000. Se establecieron tres transectos lineales de dos kilómetros de longitud cada uno, en donde se registraron el número de rastros (huellas y excretas), tasas de abundancia relativa (rastros/km), densidad (número de individuos/km) y estructura de edad, empleando un nuevo método basado en el número y tamaño de la huella. Los datos obtenidos se compararon espacial y temporalmente. Se registraron un total de 361 huellas y 1,473 excretas. El transecto de La Escalera, con menor actividad antropogénica que los otros dos (Rancho Zimatán y El Chorro) mostró significativamente mayor cantidad de rastros, por lo que la abundancia relativa fue más alta (11.14 huellas/2 km y 33.11 excretas/2 km). Las excretas fueron más abundantes durante la temporada seca y las huellas durante la húmeda. Se estimó un promedio de 1.9 nutrias/2 km (0.95 nutrias/km), siendo significativamente más alta para el transecto con menor influencia antropogénica (La Escalera: 1.93 nutrias/km). Se registró una mayor cantidad de adultos en los tres transectos. La influencia antropogénica parece afectar la presencia de la nutria neotropical en esta zona de Oaxaca.

Palabras clave: Abundancia relativa, costa de Oaxaca, excretas, huellas, nutria de río neotropical.

Abstract: The relative abundance of the Neotropical river otter (*Lontra longicaudis annectens*) was determined at the Zimatán river in coastal Oaxaca, Mexico, from July 1999 to August 2000. Three lineal transects (each 2 km long) were established, where we recorded number of signs (tracks and scats), rates of abundances (signs/km), individuals/km and age structure (based on number and size of tracks). We registered a total of 361 tracks and 1,473 scats in the three transects. The La Escalera transect, with less anthropogenic activity than the other two transects (Rancho



Zimatán and El Chorro), showed a significant higher track record, leading to a higher relative abundance (11.14 tracks/2 km, and 33.11 scats/2 km). Overall, scats were more abundant during the dry season, while traces were more abundant during the rainy season. Mean abundance of the Neotropical river otter was 1.9 individuals/2 km (e.g., 0.95 river otters /km), and were more abundant at La Escalera transect with least anthropogenic activity (1.93 river otters/km). Adults were more numerous than juveniles. Anthropogenic activity appears to determine the presence of the Neotropical river otters in this site of Oaxaca.

Keywords: Coast of Oaxaca, Mexico, Neotropical river otter, relative abundance, scats, tracks.

INTRODUCCIÓN

La nutria Neotropical de río (*Lontra longicaudis annectens*) se distribuye desde México hasta Uruguay (Nowak, 1991). En México, se le encuentra en las vertientes del Pacífico y del Golfo de México; habita en ríos, arroyos, lagos, presas, manglares y lagunas costeras y, se ha registrado desde regiones montañosas con vegetación templada hasta planicies costeras con bosques tropicales (Gallo, 1997).

La nutria Neotropical de río es la más ampliamente distribuida y mejor conocida en América (Chehebar, 1990). Existen estudios sobre su distribución (Gallo, 1988, 1996, 1997; Orozco, 1998; Santos-Moreno *et al.*, 2003), sus interacciones con la nutria gigante (*Pteronura brasiliensis*), en el Amazonas (Duplaix, 1980), sobre sus hábitos alimentarios (Spinola, 1994; Spinola y Vaughan, 1995; Gallo, 1996; Helder-Jose y de Andrade, 1997; Orozco, 1998; Pardini, 1998; Quadros y Monteiro-Filho, 2001; Quadros y Monteiro-Filho, 2002) y sobre el uso de refugios (Pardini y Trajano, 1999).

En México, la nutria Neotropical de río es una especie de gran interés en la cacería comercial y de subsistencia (Gallo, 1988; Uribe y Arita, 1998), muy apreciada en la peletería artesanal (Gallo, 1988; Morales-Mávil y Villa-Cañedo, 1998); no obstante está considerada por las leyes mexicanas como amenazada (Semarnat, 2002) y por la Convención Internacional sobre el tráfico de las especies en peligro de flora y fauna silvestres en peligro de extinción (en su Apéndice I CITES; IUCN-ORMA Y WWF, 1999).

El manejo y conservación de esta especie requiere de información sobre su distribución y abundancia regional de sus poblaciones (Berry, 1994). La mayor parte de los conocimientos que se tienen sobre la abundancia de las nutrias, están basados en estudios con la euroasiática (*Lutra lutra*: Jenkins y Burrows, 1980; Brzezinski *et al.*, 1996; Sidorovich *et al.*, 1996) y con la norteamericana (*Lontra canadensis*: Melquist y Hornocker, 1983; Testa *et al.*, 1994). Los estudios sobre abundancia relativa con *Lontra longicaudis* son escasos (Spinola, 1994; Gallo, 1996; Orozco, 1998).

El río Zimatán en la costa de Oaxaca, se encuentra rodeado de un bosque tropical caducifolio en buen estado de conservación. Sin embargo, está fuertemente amenazado por la fragmentación del hábitat y la subsecuente pérdida de la biodiversidad. Esta zona sufre de cambios dramáticos en

el uso del suelo debido a la alta tasa de expansión de la ganadería y al incremento de cultivos comerciales. Las plantaciones de café en la parte alta de la cuenca han propiciado un aumento en el uso de agroquímicos que afectan directamente la parte baja del río. Por otra parte, el crecimiento de poblados ha motivado la migración hacia esta región afectando fuertemente al ecosistema. El estudio de la fauna silvestre de este lugar se limita a conocer la distribución de algunas especies de mamíferos en el área (Briones-Salas y Sánchez-Cordero, 2004), detectándose la presencia de la nutria neotropical en el río Zimatán (Gallo, 1988, 1997). Esta población en la costa de Oaxaca es de gran importancia, ya que es una especie “carismática” para los pobladores del lugar, es un importante depredador natural de peces y crustáceos del río y su presencia indica buena calidad del hábitat (Gallo, 1988, 1997); sin embargo, poco se conoce sobre su situación poblacional.

Por tal razón, el propósito de este estudio es estimar algunos parámetros de la población de la nutria neotropical en la cuenca baja del río Zimatán en la costa de Oaxaca, México. Este trabajo es uno de los primeros en utilizar rastros de nutria neotropical de río para estimar abundancias relativas y aportar información sobre las poblaciones presentes que apoyen programas de manejo y conservación de la especie.

MÉTODO

Área de estudio

El estudio se realizó en la cuenca baja del río Zimatán, municipio de San Miguel del Puerto en la Región de la Planicie Costera del Pacífico (costa), Oaxaca (Ortiz Pérez *et al.*, 2004; Fig. 1). El río se origina en la Sierra Madre del Sur y tiene una longitud de 50 km aproximadamente (Álvarez, 1994). El clima en el área es cálido subhúmedo (Aw) con una temperatura promedio de 28.06 °C. La precipitación es marcadamente estacional, con una media anual de 218.6 mm y un 80% de ocurrencia de mayo a septiembre (Trejo, 2004). Durante la temporada seca, el nivel del agua en el río disminuye, pero siempre lleva corriente. El tipo de vegetación predominante es el bosque tropical caducifolio, además del tropical subcaducifolio (Torres Colín, 2004).

La actividad agrícola en la cuenca baja del río es principalmente de temporal y de subsistencia; en las partes altas se presentan zonas cafetaleras de intensa actividad productiva. El uso de fertilizantes, herbicidas e insecticidas en ambas zonas es muy reducido (com. pers.).

Se realizaron tres recorridos previos en lancha en diversas secciones del río Zimatán de aproximadamente 3 km de longitud cada uno, con el fin de estimar la factibilidad de recorrido y observación directa de las nutrias. Dado que esto fue muy difícil, por las diversas caídas y rápidos que presenta el río y la escasa observación de animales de manera directa, se decidió utilizar un método basado en evidencias indirectas (huellas y excretas).

Para ello, se seleccionaron tres zonas al azar donde se trazaron transectos lineales siguiendo el curso del río Zimatán de 2 km de longitud cada uno (Jenkins y Burrows, 1980), con las siguientes características:

Transecto 1. “Rancho Zimatán” (RZ): Aproximadamente a 6 km al sur del poblado de Santa

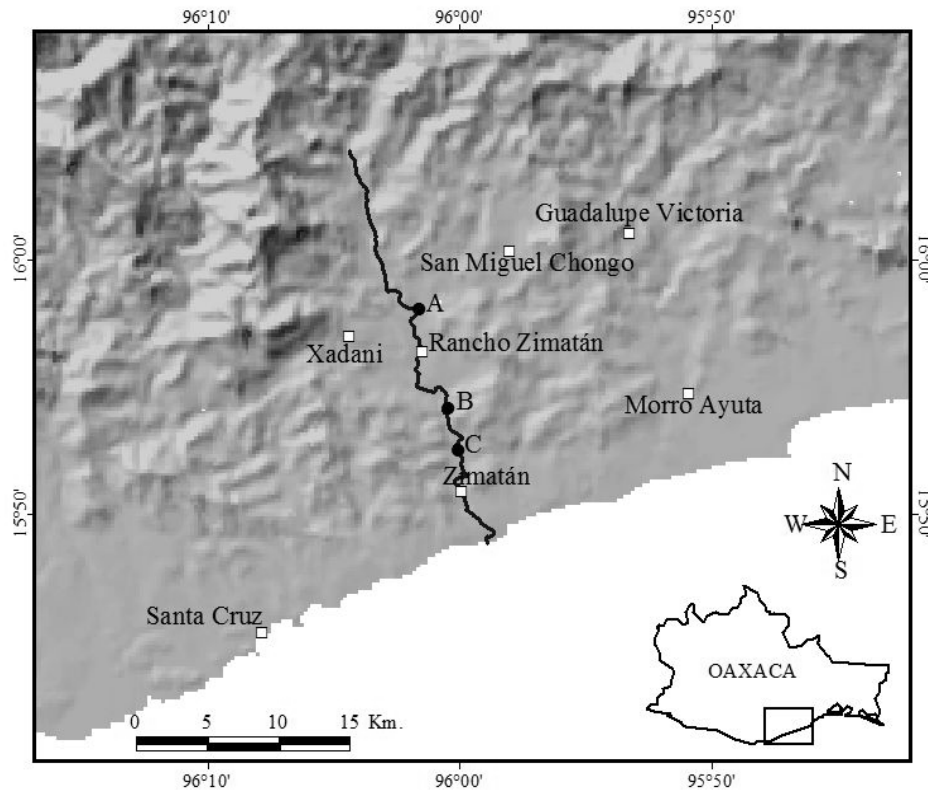


Figura 1. Localización geográfica de los transectos para la búsqueda de rastros de la nutria neotropical en la cuenca baja del río Zimatán, municipio de San Miguel del Puerto, en la Planicie Costera del Pacífico, Oaxaca. A = Rancho Zimatán; B = La Escalera; C= El Chorro.

María Petatengo, municipio de San Miguel del Puerto. Entre los paralelos $15^{\circ}57' N$ y $96^{\circ}01' W$ en su punto inicial y $15^{\circ}56' N$, y $96^{\circ}01' W$ en su punto final, a una altura de 280 msnm. En los primeros 1.5 km dominan rocas de 0.5 a 1.5 m de altura, con escasas playas, en sus últimos 0.5 km las rocas son de 3 a 7 m de altura y las playas son más frecuentes. En esta última parte existe un desnivel que produce una caída de aproximadamente 5 m. A lo largo del transecto existe un rancho que le da el nombre al lugar, quienes lo habitan realizan actividades de pesca y lavado de ropa en el río.

Transecto 2. “La Escalera” (LE): Se encuentra aproximadamente 12 km al norte de la ranchería Puente Zimatán del mismo municipio y su acceso es de 2 km aproximadamente a través de la selva. Las coordenadas de ubicación en su inicio son $15^{\circ}53' N$ y $96^{\circ}00' W$ y en su punto final $15^{\circ}53' N$ y $96^{\circ}00' W$, la altura a la que se encuentra el sitio es de 200 msnm. A lo largo del transecto las rocas alcanzan alturas de 1 hasta 8 m de altura; las playas son más frecuentes. No existe en este lugar actividad humana.

Transecto 3. “El Chorro” (ECH): Se ubica aproximadamente a 5 km al norte de la ranchería Puente Zimatán entre las coordenadas 15°52' N y 95°59' W en su inicio y 15°52' N y 96°00' W en su punto final, a una altura de 180 msnm. En su inicio se observan varias playas, después de un kilómetro las rocas –con alturas mayores a cinco metros– comienzan a dominar; existe un desnivel del agua con una caída de nueve metros aproximadamente. En este transecto se desarrollan actividades recreativas de descenso de río y pesca deportiva.

Muestreos

Se realizaron 14 periodos de muestreo de julio de 1999 a agosto de 2000; siete durante la temporada de lluvias (julio, agosto, septiembre y octubre de 1999 y junio, julio y agosto de 2000) y siete en la temporada seca (noviembre y diciembre de 1999, enero, febrero, marzo, abril y mayo de 2000). Durante cada periodo se recorrieron los tres transectos de 2 km cada uno, dando un total de 6 km por periodo. El esfuerzo total de muestreo fue de 84 km recorridos durante todo el estudio.

Los recorridos se hicieron a pie por las mañanas, con dos observadores en cada lado del río, entre las 8:00 y 12:00 hrs. En cada recorrido se buscaron huellas en la arena, troncos de árboles caídos y rocas a partir de la línea de agua y hasta cinco metros afuera hacia la vegetación en ambas márgenes del río, además en rocas y troncos en el interior del río.

Una vez localizadas se midieron las huellas (largo y ancho de la huella y largo y ancho del cojinete); en los casos en los que se observó el cojinete suplantar y la piel interdigital se tomó nota; se tomaron impresiones en yeso y se depositaron en la Colección Regional Mastozoológica del CIIDIR-OAX., IPN.

En el caso de las excretas de nutria, la búsqueda se realizó de igual manera que las huellas, éstas se midieron (largo y ancho) y se colectaron para posterior análisis de su alimentación. Al final de cada recorrido los rastros encontrados fueron removidos y borrados del sustrato para evitar conteos dobles.

Durante cada periodo de muestreo se realizó un conteo del número de personas en transito en las cercanías de los transectos estudiados, de igual forma se tomó nota del número de personas cazando o pescando, vehículos transitando y el número de cabezas de ganado, todo esto para cuantificar la actividad antropogénica de cada sitio.

Análisis de los datos

Número de huellas y excretas. Para obtener el número de rastros se tomó en cuenta el número total de huellas y excretas que se encontraron al recorrer cada uno de los transectos durante cada periodo de muestreo.

Tasas de abundancia de huellas y excretas. Las tasas de abundancia se obtuvieron con base en los conteos de los rastros (huellas y excretas) expresándolas como:

$$\text{Tasa de abundancia} = \frac{\text{Núm. de rastros (huella o excreta)}}{\text{km recorrido}}$$

Para el análisis espacial se tomaron en cuenta los rastros y kilómetros en cada transecto por mes de muestreo; para el análisis temporal se consideró el total de rastros y la distancia total recorrida en cada temporada y, finalmente, para el espacio-temporal, se dividió el total de rastros encontrados en cada transecto y en cada temporada entre la distancia total recorrida por temporada.

Número de individuos. Para estimar el número de individuos en la población, se propone en este estudio un método que se basa en el tamaño de las huellas de las nutrias. De acuerdo con Nichols y Conroy (1996), la huella de un mamífero puede indicar la edad, sexo, modo de locomoción y comportamiento del animal. De esta forma, las huellas de las nutrias se midieron para estimar el número de individuos (largo y ancho); al asumir que el ancho es directamente proporcional a la longitud de la huella, se consideró sólo el largo de la misma. Para discriminar las medidas de las huellas que podrían pertenecer a un mismo individuo se establecieron clases de edad según lo siguiente: se escogieron al azar tres moldes de yeso de las huellas de nutria previamente obtenidas en el sitio de estudio, los que se imprimieron en arena 50 veces cada uno con distinta presión y posición para, posteriormente, ser medidos por una sola persona. De cada conjunto de datos se obtuvo el error estándar y un promedio. Para establecer las clases se aplicó la siguiente fórmula:

$$L = 2 (Z) (EE) \pm X \quad (1)$$

En donde L es el límite, 2 es una constante, Z es el valor de tablas para obtener 99% de confianza de la distribución normal, EE es el error estándar promedio obtenido de los 150 datos totales con la fórmula: $EE = \text{desviación estándar} / \sqrt{\text{total de datos}}$, X es la medida menor obtenida en campo.

Para obtener el valor de cada clase, la fórmula se desglosó de la siguiente manera:

$$L.I. = X - 2(Z) (EE) \quad (2)$$

$$L.S. = X + 2(Z) (EE) \quad (3)$$

L.I. es el límite inferior de la clase, y L.S. es el límite superior de la misma. De acuerdo con lo anterior se obtuvo la primera clase:

$$L.I. = 4 - 2 (2.57 \times 0.116) = 3.41$$

$$L.S. = 4 + 2 (2.57 \times 0.116) = 4.59$$

De esta manera, la clase quedó conformada así: (3.41-4.59), al asumir que el valor de 4 es el real, y los otros dos valores son el margen de error que se tuvo al medir la huella, por lo tanto se asume que pertenecen al mismo individuo. Para la siguiente clase, se inició con el límite superior de la clase anterior y para encontrar el supuesto valor real y el límite superior se aplicó dos veces la fórmula (3), por lo que el intervalo de la clase resulta de la siguiente forma: (4.59-5.18-5.78). Como la amplitud de la clase es lo que interesa, la fórmula queda de la siguiente manera:

$$L.T. = X + 4(Z) (EE) \quad (4)$$



En donde L.T. es el límite total. De esta forma, se obtuvieron las siguientes clases: Individuo A= 3.4-4.5 cm; Individuo B= 4.6-5.7 cm; Individuo C= 5.8-6.9 cm; Individuo D= 7.0-8.1 cm; Individuo E= 8.2-9.3 cm; Individuo F= 9.4-10.5 cm; Individuo G= 10.6-11.7 cm; Individuo H= 11.8-12.9 cm; Individuo I= 13-14.11 cm.

Según estas categorías de clase se ubicaron las medidas de las huellas obtenidas en el río dentro del intervalo correspondiente según transecto y periodo de muestreo, al considerar que todas las huellas que se encuentran en una clase corresponden a un solo individuo. Habrá que mencionar que estas categorías se aplicaron y separaron en los diferentes sitios donde se encontraron las huellas tratando de sobreestimar lo menos posible la población.

Bajo esta base, solamente se estimaron dos categorías de edad: jóvenes y adultos. Las dos primeras clases (A y B) para calcular a los jóvenes y el resto para los adultos. No se consideraron las clases propuestas por Sidorovich *et al.* (1996), debido a que se trata de una especie diferente (*Lutra lutra*) y en condiciones ambientales diferentes; sin embargo, las categorías propuestas en este estudio son proporcionales a las sugeridas por estos autores. Asimismo, se excluyó la categoría de subadulto debido a la dificultad para distinguirla, por estar en un estado intermedio y el grado de confianza en el tamaño entre una clase y otra resulta difícil de separar. El número de individuos (por categoría de edad) se citan para los 2 km recorridos en cada transecto.

Para comparar la frecuencia de rastros (huellas y excretas), tasas de abundancia (de huellas y excretas) y número de individuos a nivel espacial (entre transectos) se emplearon análisis de Varianza (ANOVA). Para la comparación temporal y espacio-temporal, se utilizó la prueba de *t* de Student. Para todas las pruebas, se consideró un nivel de significancia de $P < 0.05$.

RESULTADOS

Número de huellas

Se registraron un total de 361 huellas en los tres transectos durante todo el estudio, el número de huellas fue significativamente mayor en La Escalera (279), y menor en El Chorro (22) ($F = 4.4$; g.l.= 2, $P = 0.0204$; Cuadro 1).

Durante la temporada de lluvias, se registró un mayor número de huellas para los tres transectos (221), mientras que para la seca fue menor (140) ($t = 0.4064$; g.l.= 23.2; $P > 0.5$; Cuadro 2).

A nivel espacio-temporal, se observaron diferencias significativas en los tres transectos. La mayor cantidad de huellas se registró durante la temporada seca en Rancho Zimatán (36) ($t = 0.5072$; g.l.= 4.9; $P = 0.6340$); por el contrario, en los transectos de la Escalera (182) ($t = 0.5840$; g.l.= 5.3; $P = 0.5832$) y El Chorro (15) ($t = 0.3987$; g.l.= 7; $P = 0.7020$), se registró mayor número de huellas durante la de lluvias (Cuadro 2).

Número de excretas

Se colectaron un total de 1,473 excretas en los tres transectos durante todo el estudio. El número de excretas fue significativamente mayor en La Escalera (927), mientras que la menor se

Cuadro 1. Frecuencia de huellas de la nutria neotropical de río encontradas en el río Zimatán, municipio de San Miguel del Puerto, en la Planicie Costera del Pacífico, Oaxaca. Las tasas de abundancia relativa se obtuvieron al dividir el número de huellas entre la distancia recorrida en cada transecto durante cada periodo.

Periodos	Rancho Zimatán (RZ)				La Escalera(LE)				El Chorro (ECH)			
	Distancia recorrida (km)	Número huellas	Abundancia relativa		Distancia recorrida (km)	Número huellas	Abundancia relativa		Distancia recorrida (km)	Número huellas	Abundancia relativa	
Jul-99	2	5	2.5		2	18	9		0	0	0	
Ago-99	2	0	0		2	122	61		2	15	7.5	
Sep-99	2	0	0		2	11	5.5		2	0	0	
Oct-99	2	0	0		2	15	7.5		2	0	0	
Nov-99	2	0	0		2	5	2.5		2	0	0	
Dic-99	2	0	0		2	5	2.5		2	0	0	
Ene-00	2	31	15.5		2	26	13		2	6	3	
Feb-00	2	0	0		2	8	4		2	0	0	
Mar-00	2	0	0		2	8	4		2	0	0	
Abr-00	2	1	1		2	14	7		2	0	0	
May-00	2	1	1		2	14	7		2	1	0.5	
Jun-00	2	3	1.5		2	17	8.5		2	0	0	
Jul-00	2	12	6		2	11	22		0	0	0	
Ago-00	2	7	3.5		2	5	2.5		2	0	0	
Total	28	60			28	279			24	22		
Promedio	2	4.29	2.14		2	19.92	11.14		1.71	1.57	0.79	

Cuadro 2. Frecuencia de rastros (huellas y excretas) de la nutria neotropical de río encontradas en el río Zimatán, municipio de San Miguel del Puerto, en la Planicie Costera del Pacífico, Oaxaca durante la temporada de lluvias y de secas. Las tasas de abundancia relativa se obtuvieron al dividir el número de rastros entre el total de la distancia recorrida de cada transecto durante cada temporada. El promedio del número de individuos estimado se obtuvo al dividir el total de individuos estimados de cada transecto por cada temporada entre el total de km recorridos de cada transecto por cada temporada.

Transecto	Distancia recorrida (km)		Número total huellas		Número total excretas		Abundancia relativa huellas		Abundancia relativa excretas		Promedio número individuos nutrias/km	
	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas
Rancho Zimatán	14	14	24	36	119	275	1.71	2.57	8.5	19.64	1.67	1.13
La Escalera	14	14	182	97	318	609	13.0	6.93	22.71	43.50	4.67	3.25
El Chorro	12	12	15	7	20	132	1.25	0.58	1.67	11.0	0.67	0.38
Total	40	40	221	140	457	1,016						
Promedio	13.33	13.33	73.66	46.67	152.33	338.7	7.06	4.66	14.2	33.87	2.34	1.59

Cuadro 3. Frecuencia de excretas de la nutria neotropical de río encontradas en el río Zimatán, municipio de San Miguel del Puerto, en la Planicie Costera del Pacífico, Oaxaca. Las tasas de abundancia relativa se obtuvieron al dividir el número de excretas entre la distancia recorrida en cada transecto durante cada periodo.

Periodos	Rancho Zimatán (RZ)				La Escalera (LE)				El Chorro (ECH)			
	Distancia recorrida (km)	Número excretas	Abundancia relativa	Distancia recorrida (km)	Número excretas	Abundancia relativa	Distancia recorrida (km)	Número excretas	Distancia recorrida (km)	Número excretas	Abundancia relativa	Distancia recorrida (km)
Jul-99	2	16	8	2	178	89	0	0	0	0	0	0
Ago-99	2	11	5.5	2	35	17.5	2	4	2	4	2	2
Sep-99	2	24	12	2	32	16	2	3	2	3	1.5	2
Oct-99	2	22	11	2	60	30	2	9	2	9	4.5	2
Nov-99	2	49	24.5	2	90	45	2	1	2	1	0.5	2
Dic-99	2	50	25	2	90	45	2	2	2	2	1	2
Ene-00	2	60	30	2	46	23	2	20	2	20	10	2
Feb-00	2	45	22.5	2	115	57.5	2	11	2	11	5.5	2
Mar-00	2	45	22.5	2	116	58	2	11	2	11	5.5	2
Abr-00	2	1	0.5	2	46	23	2	43	2	43	21.5	2
May-00	2	2	1	2	46	23	2	44	2	44	22	2
Jun-00	2	23	11.5	2	60	30	2	0	2	0	0	2
Jul-00	2	5	2.5	2	0	0	2	0	0	0	0	2
Ago-00	2	41	20.5	2	13	6.5	2	4	2	4	2	2
Total	28	394		28	927		24	152		152		
Promedio	2	28.14	14.07	2	66.21	33.11	1.63	10.86		10.86	5.04	

registró en El Chorro (152) ($F = 5.56$; $g.l. = 2$; $P = 0.0088$; Cuadro 3).

Durante la temporada seca se registró el mayor número de excretas y el valor promedio más alto para los tres transectos (1,016 y 338.7, respectivamente; $t = 2.1458$; $g.l. = 22.7$; $P = 0.01$; Cuadro 2).

A nivel espacio-temporal, se observaron diferencias significativas. La mayor cantidad de excretas se registraron durante la temporada seca para los tres transectos: Rancho Zimatán (275) ($t = 1.8238$; $g.l. = 4.6$; $P = 0.1335$), La Escalera (609) ($t = 1.5449$; $g.l. = 7.7$; $P = 0.1626$) y el Chorro (132) ($t = 1.4568$; $g.l. = 4.1$; $P = 0.02181$; Cuadro 2).

Tasa de abundancia relativa de huellas

Las tasas estimadas para los tres transectos fueron significativamente mayores para La Escalera, que registró un promedio de 11.14 huellas/2 km, Rancho Zimatán fue en promedio de 2.14 huellas/2 km, y El Chorro, 0.79 huella/2 km ($F = 5.72$; $g.l. = 2$; $P = 0.0079$; Cuadro 1; Fig. 2).

Se registró una tasa de abundancia relativa mayor durante la temporada de lluvias (7.06 huellas/13.33 km; $t = 0.6408$; $g.l. = 22.9$; $P > 0.5$; Cuadro 2).

A nivel espacio-temporal, se observaron diferencias significativas. La tasa mayor de abundancia de huellas durante la temporada seca se registró en Rancho Zimatán (2.57 huellas/14 km; $t = 0.5072$; $g.l. = 4.9$; $P = 0.6340$), mientras que en La Escalera y en El Chorro, la tasa de abundancia

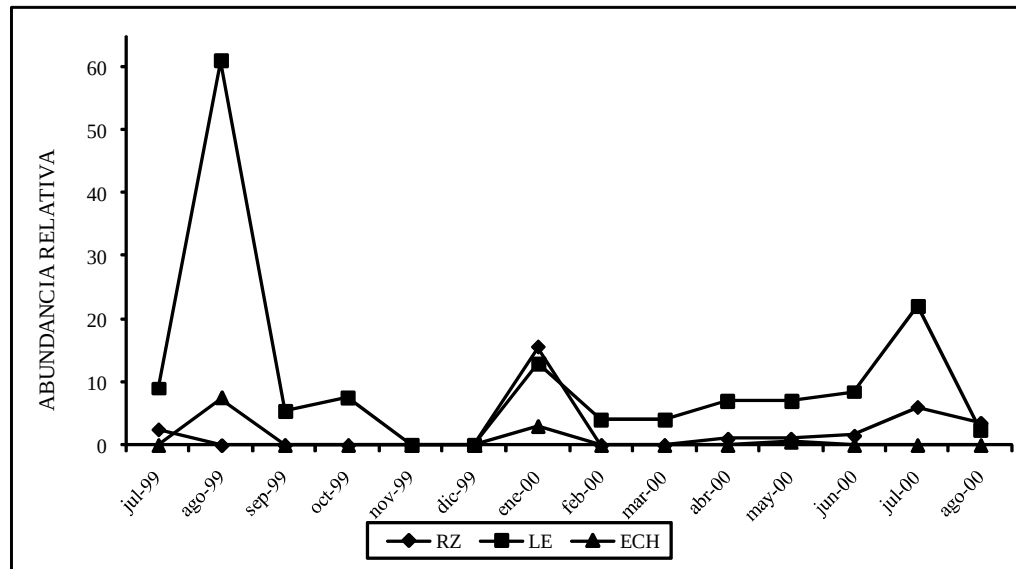


Figura. 2. Abundancia relativa de la nutria neotropical en el río Zimatán, municipio de San Miguel del Puerto, en la Planicie Costera del Pacífico, Oaxaca, por medio del conteo de huellas. RZ = Rancho Zimatán, LE = La Escalera, ECH = El Chorro. Las tasas de abundancia relativa se obtuvieron al dividir el número de huellas entre la distancia recorrida en cada transecto durante cada periodo.

fue mayor durante la temporada de lluvias (13.0 y 1.25 huellas/14 km; $t = 0.8936$; g.l. = 5.3; $P = 0.4103$ y $t = 0.3987$; g.l. = 7.0; $P = 0.7020$, respectivamente).

Tasas de abundancia relativa de excretas

Los valores obtenidos fueron significativamente mayores para La Escalera, que registró una tasa de abundancia promedio de 33.11 excretas/2 km, mientras que la promedio más baja se presentó en El Chorro, con 5.04 excretas/2 km ($F = 5.56$; g.l. = 2; $P < 0.0088$; Cuadro 3; Fig. 3).

Los valores obtenidos para ambas temporadas mostraron diferencias significativas; durante la seca, se registró la tasa de abundancia relativa promedio más alta, 33.87 excretas/13.33 km ($t = 2.1458$; g.l. = 22.7; $P < 0.05$; Cuadro 2).

A nivel espacio-temporal, la estimación de la abundancia relativa en los transectos durante ambas temporadas, mostró diferencias significativas. Para los tres transectos se estimaron valores más altos durante la temporada seca; para el Rancho Zimatán, 19.64 excretas/14 km ($t = 1.8238$; g.l. = 4.6; $P = 0.1335$), para La Escalera, 43.50 excretas/14 km ($t = 1.5449$; g.l. = 7.7; $P = 0.1335$) y para El Chorro, 11 excretas/14 km ($t = 1.4568$; g.l. = 4.1; $P = 0.2181$; Cuadro 2).

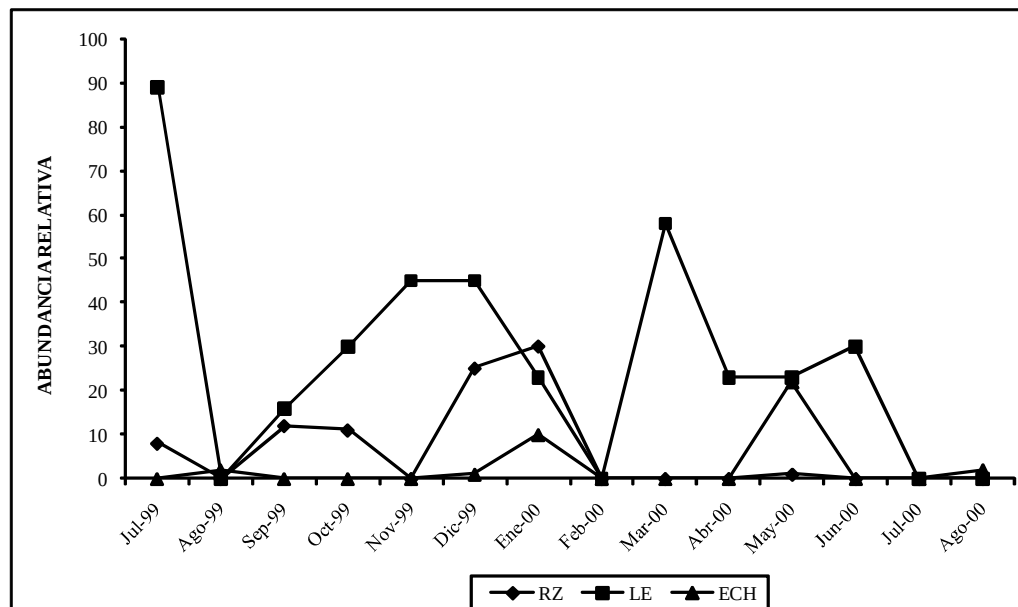


Figura 3. Abundancia relativa de la nutria neotropical en el río Zimatán, municipio de San Miguel del Puerto, en la Planicie Costera del Pacífico, Oaxaca, por medio del conteo de excretas. RZ = Rancho Zimatán, LE = La Escalera, ECH = El Chorro. Las tasas de abundancia relativa se obtuvieron al dividir el número de excretas entre la distancia recorrida en cada transecto durante cada periodo.

Número de individuos

Se estimó un promedio de 1.9 nutrias/2 km (0.95 nutrias/km), para los tres transectos durante todo el estudio. El número de individuos estimado fue significativamente mayor para La Escalera, con un promedio de 3.86 nutrias/2 km (1.93 nutrias/km) y menor para El Chorro, con un promedio de 0.5 nutrias/2 km ($F = 17.98$; g.l.= 2; $P < 0.0001$; Cuadro 4; Fig. 4). Los periodos que presentan la mayor cantidad de nutrias estimadas se observan en agosto de 1999 (13 nutrias/2 km) y en enero de 2000 (14 nutrias/2 km), en tanto, los menores valores se presentan durante los meses de febrero, marzo y abril de 2000 con tan solo 2 nutrias/2 km en cada periodo (Fig. 4).

El promedio de individuos de nutria estimado fue mayor durante la temporada lluviosa (2.34 nutrias/13.33km; $t = 0.1548$; g.l.= 30.4; $P > 0.5$; Cuadro 2). A nivel espacio temporal, en los tres transectos se estimaron valores más altos durante la temporada de lluvias. Para el Rancho Zimatán, 1.67 nutrias/14 km ($t = 0.0989$; g.l.= 7.3; $P = 0.9239$), para La Escalera, 4.67 nutrias/14 km ($t = 0.3430$; g.l.= 6.1; $P = 0.7431$) y para El Chorro, 0.67 nutrias/14 km ($t = 0.0857$; g.l.= 8; $P = 0.9338$; Cuadro 2).

Estructura de edades

En los tres transectos se estimó una mayor cantidad de adultos mediante el análisis del tamaño de las huellas. El número de adultos fue significativamente mayor en La Escalera (44) y menor en

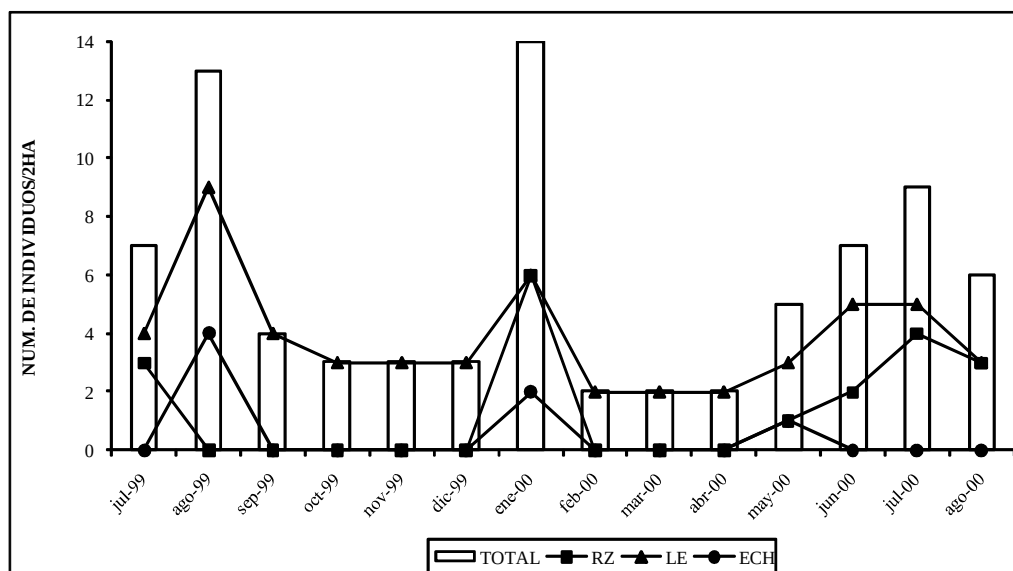


Figura 4. Número de individuos estimado de nutria neotropical en el río Zimatán, municipio de San Miguel del Puerto, en la Planicie Costera del Pacífico, Oaxaca, con el método de huellas. RZ = Rancho Zimatán, LE = La Escalera, ECH = El Chorro.



El Chorro (6) ($F = 21.83$; g.l.= 2; $P < 0.0001$; Cuadro 4). En cuanto a los jóvenes, el número de estos fue significativamente mayor en La Escalera (10), y menor en El Chorro (1) ($F = 4.63$; g.l. = 2; $P < 0.01$).

Entre temporadas, no se observaron diferencias significativas en el número de jóvenes (8 en secas y 7 en lluvias; $t = 1.5521$; g.l.= 24.5; $P > 0.1$), en tanto que en adultos, sí se encontraron diferencias significativas ($t = 0.2786$; g.l.= 31; $P > 0.5$), siendo mas alta durante la temporada lluviosa (42) (Cuadro 4).

A nivel espacio-temporal, no se encontraron diferencias significativas en el número de jóvenes durante las dos temporadas en el Rancho Zimatán ($t = 1.00$; g.l.= 5.4; $P = 0.3604$), en La Escalera ($t = 2.1412$; g.l.= 8.6; $P = 0.0623$) y El Chorro ($t = 1.00$; g.l.= 5; $P = 0.3632$). En los adultos, si se encontraron diferencias significativas entre las temporadas para el Rancho Zimatán ($t = 0.2918$; g.l.= 8.8; $P = 0.7771$), La Escalera ($t = 0.5789$; g.l.= 6.1; $P = 0.5835$) y El Chorro ($t = 0.1562$; g.l.= 8.9; $P = 0.8794$; Cuadro 4).

Actividades antropogénicas

A lo largo del estudio se observaron más personas transitando en el transecto del Rancho Zimatán (46 en total), mientras que en La Escalera se observaron pocas personas (cuatro en total). La cacería y la pesca en la zona son una actividad común, aunque de baja frecuencia; en el Rancho Zimatán y El Chorro se observaron nueve personas en cada sitio realizando esta actividad a lo largo del estudio, mientras que en La Escalera el número de pescadores fue más bajo (cinco en total). En el Rancho Zimatán y El Chorro, cruzan caminos de vehículos; por tal razón, el número de los observados fue mayor en ambos transectos (13 y 9, respectivamente). Por último, el pastoreo de ganado fue más alto en los transectos de El Chorro (con 16 cabezas) y en Rancho Zimatán (con 14), mientras que en La Escalera esta actividad fue menos intensa a lo largo de todo el estudio (con tan sólo cuatro cabezas de ganado; Cuadro 5).

DISCUSIÓN

Número de rastros (huellas y excretas)

Al igual que en otros estudios realizados con nutria neotropical, el número de rastros encontrados presentaron el mismo patrón. La mayor cantidad de huellas se registró durante la temporada lluviosa, mientras que la mayor cantidad de excretas se colectó durante la temporada seca (Spinola, 1994; Spinola y Vaughan, 1995; Gallo, 1996; Díaz *et al.*, 2007).

En otros estudios, se ha observado que la nutria neotropical realiza, a través de sus excretas, marcas olfativas que tienen una importante función en la comunicación intraespecífica de la especie (Spinola y Vaughan, 1995) y, quizá, la lluvia elimine estas marcas al bañarlas, razón por la cual, se incrementa la actividad de las nutrias para reemplazar sus marcas olfativas durante la temporada lluviosa; el que en esta temporada se haya encontrado una mayor cantidad de huellas también pudo deberse a que la nutria neotropical presenta una mayor actividad durante esta época para la búsqueda de alimento.

Cuadro 4. Número total de individuos (nutria/2 km) y estructura de edades estimados para la nutria neotropical de río con el método del tamaño de huellas en el río Zimatán, municipio de San Miguel del Puerto, en la Planicie Costera del Pacífico, Oaxaca. La letra significa el individuo de acuerdo al tamaño de la huella según la clase establecida y el número significa la edad de la nutria, en donde 1= joven, 2= adulto).

Periodos	Rancho Zimatán (rz)			La Escalera (LE)			El Chorro (ECH)		
	Total			Total			Total		
	individuos	jóvenes	adultos	individuos	jóvenes	adultos	individuos	jóvenes	adultos
Jul-99	3 (B1,C2,F2)	1	2	4 (C2,D2,E2,F2)	0	4	0	0	0
Ago-99	0	0	0	9 (A1,B1,C2,D2,E2,F2,G2,H2,I2)	2	7	4 (B1,C2,D2,F2)	1	3
Sep-99	0	0	0	4 (B1,C2,D2,E2)	0	4	0	0	0
Oct-99	0	0	0	3 (C2,D2,E2)	0	3	0	0	0
Nov-99	0	0	0	3 (A1,C2,E2)	1	2	0	0	0
Dic-99	0	0	0	3 (B1,D2,F2)	1	2	0	0	0
Ene-00	6 (A1,B1,C2,D2,E2,F2)	2	4	6 (A1,B1,C2,D2,E2,F2)	2	4	2 (C2,D2)	0	2
Feb-00	0	0	0	2 (D2,E2)	0	2	0	0	0
Mar-00	0	0	0	2 (B1,C2)	1	1	0	0	0
Abr-00	0	0	0	2 (C2,E2)	0	2	0	0	0
May-00	1 (D2)	0	1	3 (B1,D2,F2)	1	2	1 (C2)	0	1
Jun-00	2 (B1,C2)	1	1	5 (B1,C2,D2,E2,F2)	1	4	0	0	0
Jul-00	4 (C2,D2,E2,F2)	0	4	5 (B1,C2,D2,E2,F2)	1	4	0	0	0
Ago-00	3 (F2,H2,I2)	0	3	3 (C2,D2,F2)	0	3	0	0	0
Total	19	4	15	54	10	44	7	1	6
Promedio	1.36	0.29	1.07	3.86	0.71	3.14	0.5	0.07	0.42

Cuadro 5. Análisis cualitativo de algunos factores de perturbación por efectos de una antropización, en los tres transectos analizados del río Zimatán, municipio de San Miguel del Puerto, en la Planicie Costera del Pacífico, Oaxaca.

	Personas transitando			Personas cazando o pescando			Vehículos transitando			Núm. de cabezas de ganado		
	RZ	LE	ECH	RZ	LA	ECH	RZ	LA	ECH	RZ	LE	ECH
Jul-99	6	0	4	2	0	2	4	0	2	1	0	0
Ago-99	3	0	5	2	0	3	2	0	0	2	0	0
Sep-99	4	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oct-99	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nov-99	4	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0
Dic-99	1	1	2	0	3	0	0	0	0	0	3	4
Ene-00	0	0	2	0	0	2	2	0	0	4	0	3
Feb-00	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Mar-00	4	0	0	3	0	2	1	0	0	0	0	4
Abr-00	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
May-00	3	2	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0
Jun-00	4	0	4	0	0	0	0	0	4	0	0	0
Jul-00	3	0	5	0	0	0	3	0	2	2	0	2
Ago-00	2	1	0	0	0	0	0	0	0	4	0	2
Total	46	4	25	9	5	9	13	0	9	14	4	16
Promedio	3.29	0.29	1.79	0.64	0.36	0.64	0.93	0	0.64	1.0	0.29	1.14
Desv.std.	1.82	0.61	1.97	1.01	0.93	1.08	1.33	0	1.22	1.47	0.83	1.56

Por otro lado, en esta época se presentan las mejores condiciones ambientales para la impresión de las patas de las nutrias en la arena húmeda y, por lo tanto, un mejor registro de las mismas (Aranda, 2000).

Por el contrario, la abundancia de excretas fue mayor durante la temporada seca. Un aspecto importante puede ser que las nutrias aumentan el marcaje del territorio durante la época seca con el objeto de hacer un mejor uso del espacio para obtener mayor cantidad de alimento, pues en esta época algunas de sus especies presas (crustáceos y peces, principalmente) se concentran en zonas de los ríos donde se acumulan las presas (pozas con corrientes fuertes; Gallo, 1988) y, el marcaje del territorio, es una forma de maximizar la disponibilidad de presas (Spinola, 1994; Spinola y Vaughan, 1995). Al mismo tiempo, se incrementa el marcaje dado que es también la época de reproducción de la especie y los machos y hembras anuncian su “condición reproductiva” (Gallo, 1988).



Aunque no se analizó la distribución de las excretas que se encontraron en el área de estudio, estas se colectaron principalmente sobre rocas, que podrían considerarse como sitios estratégicos, de tal forma que las excretas sean vistas fácilmente por otros individuos y así cumplir la función de marcaje, como se ha demostrado en otros estudios (Spinola y Vaughan, 1995). Es posible que la precipitación y las crecidas de los ríos durante la estación lluviosa puedan influir en la pérdida de excretas durante esta época.

Las nutrias responden a la presencia del hombre de la misma forma en la que responden ante la amenaza de un depredador, evitando por completo áreas de alto riesgo o usándolas por periodos limitados (Gill *et al.*, 1996). Considerando lo anterior, evitarían los lugares en donde el hombre ejerce sus actividades, como en los transectos El Chorro y Rancho Zimatán, esto explicaría, por qué en La Escalera hubo más nutrias (Cuadro 5). La mayor cantidad de rastros (tanto excretas como huellas) se encontró en este transecto; esto es muy probable que se deba a la poca actividad antropogénica y al menor grado de perturbación que se presenta en el lugar, como se pudo constatar por las observaciones realizadas (Cuadro 5). Aparentemente, entre menor sea la interferencia humana, mayor es el número de nutrias en un sitio determinado, lo que significa que las perturbaciones tienen un efecto significativo sobre las poblaciones de las nutrias cuando afectan directa o indirectamente la disponibilidad de sus presas (Spinola y Vaughan, 1995; Gallo, 1997).

Número de individuos

En Europa existen diversos trabajos en los cuales se estiman las poblaciones de nutria europea (*Lutra lutra*) utilizando la técnica de huellas. Por ejemplo, en Polonia se registra un promedio de 0.22 nutrias/km (Sidorovich *et al.*, 1996); en Escocia se registran 0.07 nutrias/km (Kruuk *et al.*, 1993); en Rusia, 0.11 nutrias/km (Tumanov, 2002); en Suecia 0.25 nutrias/km (Erlinge, 1968) y en Finlandia, 0.07 nutrias/km (Sulkava *et al.*, 2007).

En América del Norte, se han realizado estudios para estimar las poblaciones de la nutria canadiense (*Lutra canadensis*) por medio de métodos directos de observación. En Alaska, se han estimado 0.54 nutrias/ha (Testa *et al.*, 1994) y en Idaho, Estados Unidos, 0.25 nutrias/ha (Melquist y Hornocker, 1983). Sin embargo, hay que considerar que las condiciones ambientales en todos los sitios mencionados son totalmente diferentes a las que se presentan en el río Zimatán en la costa de Oaxaca, México.

Para *Lontra longicaudis*, no existe otro trabajo en el que se haya aplicado el método de huellas por lo que es difícil comparar los resultados. Sin embargo, utilizando el método de excretas, se han realizado diversas estimaciones. Destacan las realizadas en el río Hondo, Quintana Roo, México, donde se registran 0.21 nutrias/km (Orozco, 1998) y en el río Yaqui, Sonora, México, con 0.34 nutrias /km (Gallo, 1996).

Hay que señalar que las estimaciones obtenidas en este estudio por medio del método de huellas (1.9 nutrias/2 km ó 0.95 nutrias/km), resultan las más altas no solamente para *Lontra longicaudis*, sino también para otras especies como *Lutra lutra* y *Lutra canadensis*, también habrá que considerar que este método es pionero y es muy posible que pueda sobreestimar la población de nutrias del río Zimatán; sin embargo, nos da una idea de la abundancia de esta especie en el



sitio. La prueba de correlación demuestra que existe relación directa entre el número de individuos estimados y el número de huellas registradas en los tres transectos ($r = 0.925$, promedio). A favor de este método habrá que mencionar, que está más relacionado con el tamaño de la huella que con el número de huellas encontradas, ya que pueden encontrarse muchas de un solo tamaño y corresponder a una sola nutria.

Estructura de edades

Poco se sabe sobre la estructura social de *Lontra longicaudis*, pero se ha reportado que pueden vivir solitarias, en parejas o en grupos familiares (Coates y Estrada, 1986; Aranda y March, 1987). En el transecto Rancho Zimatán, se estimaron individuos solitarios y grupos que podrían ser familiares. En los meses revisados se observó variación en el número de individuos y en la estructura de edades de los mismos. Los resultados obtenidos en este sector del río, concuerdan con los reportados por Mequist y Hornocker (1983) pues, aparentemente, no hay una estructura social rígida y los grupos de individuos fueron de corta duración.

En La Escalera, se estimó un grupo que podría ser familiar, más estable a lo largo del estudio; aquí hay una mayor proporción de adultos, aún en la época seca, en donde se esperaba un mayor número de jóvenes, dado que en esta época ocurren los nacimientos (Gallo, 1988). Se sabe que las familias permanecen unidas hasta que los jóvenes llegan a la edad adulta, entre un año y medio y es cuando son expulsados fuera del territorio (Gallo, 1988), lo anterior podría explicar por qué se mantiene ese grupo familiar en este transecto, pues el periodo de muestreo duró un año, tiempo en el cual los jóvenes y posibles subadultos llegarían a su edad adulta. Coates y Estrada (1986), mencionan que los grupos sociales permanentes están formados por algunos machos, varias hembras y sus crías en distintas etapas de desarrollo, lo anterior hace suponer que en La Escalera sí podría existir un grupo conformado por varios adultos, aún cuando el método empleado no permita estimar la diferencia entre hembras y machos. Cabe mencionar que sólo en agosto de 1999, se observa la presencia de los individuos G, H, e I, que posiblemente estaban de paso, es decir, aquellos que buscan un territorio para establecerse (Cuadro 4; Gallo, 1988).

En El Chorro se estimó una mayor proporción de adultos, en los tres meses que se encontraron registros. Esto sugiere que se trataba, posiblemente, de machos establecidos en sus territorios ya que al presentar esta zona pozas profundas con buena caída de agua se tiene una mayor cantidad de recursos alimentarios por área, haciéndolo mucho más inaccesible a otros individuos (Gallo, 1988).

Conservación

Una de las actividades del hombre que puede limitar la presencia de las nutrias es la sobreexplotación de esta especie. La cacería de diferentes especies de animales es común en el área, aunque no se tuvo registro de caza de las nutrias; además, los pobladores mencionan que esta especie es difícil de cazar porque huyen a la mínima presencia del hombre.

Por otro lado, se ha observado una relación directa entre la contaminación del agua y la disminución de las poblaciones de nutria. En Suecia, las altas concentraciones de órgano-clorados

y órgano-fosforados, es una de las principales causas de la disminución de la población de la nutria europea (*Lutra lutra*; Sjöasen, 1997). En el río Hondo, Quintana Roo, México, se registró una alta contaminación por órgano-clorados factor que, entre otros, podría ser la causa de la baja población de nutrias estimadas (Orozco, 1998). Se ha sugerido en México, que la contaminación de los ríos puede ser un factor importante en la disminución de las poblaciones de nutria neotropical (Gallo, 1997). En el río Zimatán, no existe actividad industrial que pudiera contaminarlo. Además, las actividades humanas asentadas en la rivera no son numerosas y es muy escasa la actividad agrícola en la zona de estudio; por tanto, se podría descartar la contaminación del río como un factor que afecte en la población de las nutrias. Sin embargo, la presencia de grandes zonas agrícolas y de fincas cafetaleras en la parte alta de la cuenca del río podría ocasionar la contaminación del agua por el uso de agroquímicos, aunque esto no se pudo comprobar.

No sólo la influencia humana, directa o indirecta, podría ocasionar la disminución de las poblaciones de nutria, también existen los depredadores naturales. Dentro de éstos, se han reportado a los coyotes (*Canis latrans*), al jaguar (*Panthera onca*) y a los cocodrilos (*Crocodilus acutus*; Toweill y Tabor, 1982). Para el área de estudio, con excepción del cocodrilo, se tienen registros de estas especies, además del tigrillo (*Felis wiedii*) y el ocelote (*Felis pardalis*; Goodwin, 1969). Sin embargo, no se han reportado estudios de depredación natural sobre *Lontra longicaudis* en el río Zimatán o en los alrededores.

La fragilidad de la nutria a los cambios en el estado de conservación de los hábitats donde se ubica, la convierten en una especie bioindicadora pues, al parecer, su presencia es sinónimo de calidad ambiental. La abundancia registrada (1.9 nutria/2 km), hace de este carnívoro una especie bandera ideal para la protección de los ecosistemas fluviales y del bosque tropical caducifolio que se encuentra en buen estado de conservación en esta región de Oaxaca. La conservación de la nutria neotropical en el río Zimatán, dependerá de las medidas de protección a nivel de la cuenca, por lo que se sugiere evitar la pérdida de la cobertura vegetal de la selva que rodea al río por las quemas, tala y creación de nuevos centros poblacionales. Asimismo, generar un programa de educación ambiental dirigido a pobladores del lugar y, principalmente, a turistas visitantes. Finalmente el diseño de un plan de manejo para la cuenca sería excelente no sólo para la protección de la nutria de río, sino para todas las especies asociadas a esta especie.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo económico y logístico brindado por el Fondo Mundial para la Conservación (WWF proyecto PP68 y S051), al Sistema de Investigación Benito Juárez (SIBEJ-CONACYT) y a la Coordinación General de Estudios de Posgrado e Investigación (CGEPI) del Instituto Politécnico Nacional (IPN). A la Sociedad para el Estudio de los Recursos Bióticos de Oaxaca (SERBO), por invitarnos a participar en el proyecto y apoyarnos durante el mismo. M. Peralta, M. Serna, A. Marín y M. Aranda colaboraron en el trabajo de campo. A los “frijoles”: Eleazar y Avelino pobladores de Puente Zimatán, por la gran ayuda en el trabajo de campo. A M. Aranda, C. Galindo

y M. Weber por la asesoría y comentarios durante el desarrollo del estudio y del manuscrito y a M. Aranda por la identificación de huellas y excretas. La Comisión de Fomento a las Actividades Académicas (COFAA) y los Estímulos al Desempeño de la Investigación del IPN apoyaron económicamente a M.B.-S., así como el Sistema Nacional de Investigadores (SNI) del CONACYT. vs-c fue apoyado parcialmente por el proyecto SEP-CONACyT (51562).

LITERATURA CITADA

- Álvarez, L. R. 1994. *Geografía general del estado de Oaxaca*. 2ª. ed. Carteles Editores. Oaxaca, México.
- Aranda, J. M. 2000. *Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto de Ecología, AC. México.
- Aranda, M. y I. March. 1987. *Guía de los mamíferos Silvestres de Chiapas*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Ver. México.
- Berry, W. 1994. Conservation management case studies. Pp. 368-408, in *Principles of Conservation Biology* (G. K. Meffe, C.R. Carrol, eds.). Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.
- Briones-Salas, M. y V. Sánchez-Cordero. 2004. Mamíferos. Pp. 423-447, in *Biodiversidad de Oaxaca* (A. J. García-Mendoza, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas, eds.). Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México.
- Brzezinski, M., J. Romanowski, J. P. Cygan y B. Pabin. 1996. Otter *Lutra lutra* distribution in Poland. *Acta Theriologica*, 41:112-126.
- Chehebar, C. 1990. Action plan for Latin American otters. Pp. 64-73, in *Otters, an action plan for their conservation* (P. Foster-Turley, S. MacDonald y C. Mason, eds.). International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Kevin Press, Inc., Broadview, Illinois.
- Coates, E. y A. Estrada. 1986. *Manual de Identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología "Los Tuxtlas"*. Instituto de Biología. UNAM. México, DF.
- Díaz, N., L. I. Iñiguez y E. Santana. 2007. Ecología y conservación de la nutria (*Lontra longicaudis*) en la cuenca baja del río Ayuquila, Jalisco. Pp.165-182, in *Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos* (G. Sánchez-Rojas y A. Rojas-Martínez, eds.). Universidad Autónoma del estado de Hidalgo.
- Duplaix, N. 1980. Observation on the ecology and behaviour of the giant river otter *Ptenotura brasiliensis* in Suriname. *Revue d'Ecologie la Terre et la Vie*, 34:495-620.
- Erlinge, S. 1968. Territoriality of the otter *Lutra lutra*. *Oikos*, 19:81-98.
- Gallo, J. P. 1988. Distribución y estado actual de la nutria o perro de agua (*Lutra longicaudis annectens* Major, 1897) en la Sierra Madre del Sur, México. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Gallo, J. P. 1996. Distribution of the neotropical river otter (*Lutra longicaudis annectens*, 1897)

- in the Río Yaqui, Sonora, México. Report. IUCN. *Otter Specialist Group Bulletin*. 13(1):27-31.
- Gallo, J. P. 1997. Situación y distribución de las nutrias en México, con énfasis en *Lontra longicaudis annectens* Major, 1897. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 2:10-32.
- Gill, J. A., W. J. Sutherland y A. R. Watkinson. 1996. A method to quantify the effects of human disturbance on animal populations. *Journal of Applied Ecology*, 33:786-792.
- Goodwin, G. G. 1969. Mammals from the state of Oaxaca, Mexico, in the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 141(1):1-269.
- Helder-Jose, y K. de Andrade. 1997. Food and habits of the neotropical river otter *Lontra longicaudis annectens* (Carnivora, Mustelidae). *Mammalia*, 2:193-203.
- IUCN-ORMA y WWF. 1999. *Lista de fauna de importancia para la conservación en Centroamérica y México: listas rojas, listas oficiales y especies en apéndices CITES*. Sistema de Integración Centroamericana. Dirección Ambiental. San José de Costa Rica. WWF, IUCN, SICA
- Jenkins, D. y G. O. Burrows. 1980. Ecology of otters in northern Scotland. III. The use of faeces as indicators of otter (*Lutra lutra*) density and distribution. *Journal of Animal Ecology*, 49:755-774.
- Kruuk, H., D.N. Carss, C.J.W. Conroy y L. Durbin. 1993. Otter (*Lutra lutra*) numbers and fish productivity in rivers in N.E. Scotland. *Symp. Zoological Society London*, 65:171-191.
- Melquist, W. E. y M. G. Hornocker. 1983. Ecology of river otters in west central Idaho. Wildlife Monographs No. 83. *Suplement to Journal of Wildlife Management*, (47)2:1-60.
- Morales-Mávil, J. E. y J. T. Villa-Cañedo. 1998. Notas sobre el uso de la fauna silvestre en Catemaco, Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 73:127-143.
- Nichols, J. D. y M. J. Conroy. 1996. Techniques for estimating abundance and species richness. Pp. 176-187, en: *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for mammal* (E.D. Wilson, F. Russell C., J. D. Nichols, R. Rudran y M. S. Foster, eds.) Smithsonian Institution Press. United States of the America.
- Nowak, R.M. 1991. *Walker's mammals of the world*. Fifth ed. The John Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 1:1-642, 2:1-1629.
- Orozco, M. A. 1998. Tendencia de la distribución y abundancia de la nutria de río (*Lontra longicaudis annectens* Major, 1897) en la ribera del río Hondo. Quintana Roo, México. Tesis de licenciatura (Biología). Instituto Tecnológico de Chetumal. Quintana Roo.
- Ortiz Pérez, M. A., J. R. Hernández Santana y J. M. Figueroa Mah-Eng. 2004. Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico. Pp.43-54, in *Biodiversidad de Oaxaca* (A. J. García-Mendoza, M J. Ordóñez y M. Briones-Salas, eds.). Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México.
- Pardini, R. 1998. Feeding ecology of the neotropical river otter, *Lontra longicaudis*, in an Atlantic forest stream, southeastern Brazil. *Journal of Zoology*, 245:385-391.
- Pardini, R. y E. Trajano. 1999. Use of shelters by the neotropical river otter (*Lontra longicaudis*) in an Atlantic forest stream, southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 80 (2):600-610.
- Quadros, J. y E. L. Monteiro-Filho. 2001. Diet of the Neotropical Otter, *Lontra longicaudis*, in an Atlantic Forest Area, Santa Catarina State, Southern Brazil. *Studies of the Neotropical Fauna*

- and *Environment*, 36:15-21.
- Quadros, J. y E.L. Monteiro-Filho. 2002. Sprainting sites of the neotropical otter, *Lontra longicaudis*, in an Atlantic Forest Area of Southern Brazil. *Mastozoología Neotropical/Journal of Neotropical Mammalogy*, 9(1):39-46.
- Santos-Moreno, A., M. Briones-Salas, G. González y T. Ortiz. 2003. Noteworthy record of two rare mammals in Sierra Norte de Oaxaca, México. *The Southwestern Naturalist*, 48(2):312-313.
- Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2002. Norma oficial mexicana Nom-059-Ecol-2001, protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. *Diario Oficial* de la Federación. Segunda Sección. 6 de marzo. México.
- Sidorovich, V. E., B. Jedrzejewska y W. Jedrzejewski. 1996. Winter distribution and abundance of mustelids and beavers in the river velleys of Bialowieza Primeval Forest. *Acta Theriologica*, 41(2):155-170.
- Sjöasen, T. 1997. Movements and establishment of reintroduced European otter *Lutra lutra*. *Journal of Applied Ecology*, 34:1070-1080.
- Spinola, P. R. 1994. Dieta, abundancia relativa y actividad de marcaje de la nutria neotropical (*Lutra longicaudis*) en la estación biológica La Selva, Costa Rica. Tesis de maestría. Universidad Nacional. Costa Rica. Sistema de Estudios de Posgrado. Costa Rica.
- Spinola, R. M. y C. Vaughan. 1995. Dieta de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis*) en la estación biológica La Selva, Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical*, 4:125-132.
- Sulkava, R., P.O. Sulkava y P.E. Sulkava. 2007. Source and sink dynamics of density-dependent otter (*Lutra lutra*) populations in rivers of central Finland. *Oecologia*, 153:579-588.
- Testa, J. W., D. F. Holleman, R. Terry Bowyer y J. B. Faro. 1994. Estimating populations of marine river otters in Prince William Sound, Alaska, using radiotracer implants. *Journal of Mammalogy*, 75:1021-1032.
- Torres Colín, R. 2004. Tipos de vegetación. pp. 105-117, in *Biodiversidad de Oaxaca* (A. J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas, eds.). Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México.
- Toweill, D. E. y J. E. Tabor. 1982. River Otter *Lutra canadensis*. Pp 688-703, in *Carnivora* (The John Hopkins University Press, edit.) United States of America.
- Trejo, I. 2004. Clima. Pp. 67-85, in *Biodiversidad de Oaxaca* (A. J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas, eds.). Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México.
- Tumanov, I. L. 2002. Status and reproductive features of otter (*Lutra lutra*) in the north-west of Russia. Pp. 361-364, in *Otter conservation-an example for a sustainable use of wetlands*. (R. Dulfer, J. Conroy, J. Nel y A. C. Gutleb, eds.). Proceedings of the viith International Otter Colloquium, Trebon, 1998. IUCN Otter Specialist Group bulletin, vol 19A. Special issue. IUCN, Gland.
- Uribe, J. y H. T. Arita. 1998. Distribución, diversidad y conservación de los mamíferos de importancia cinegética en México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 75:45-71.



USO DE RECURSOS DEL CACOMIXTLE *Bassariscus astutus* Y LA ZORRA GRIS *Urocyon cinereoargenteus* EN UNA RESERVA URBANA DE LA CIUDAD DE MÉXICO

Gabriela Castellanos Morales, Natalia García Peña y Rurik List

Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-275. CP 04510 México, Distrito Federal, México. CE: aleirbag_99@yahoo.com (GCM); miriamp@servidor.unam.mx (NGP); rlist@ecologia.unam.mx (RL).

Resumen: El cacomixtle (*Bassariscus astutus*) y la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) son especies generalistas que se pueden encontrar en ambientes urbanos. Durante este estudio se evaluó el uso de recursos que hacen ambas especies en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria, al sur de la Ciudad de México. El área de actividad promedio, estimada con Kernel fijo y Polígono Mínimo Convexo, para 4 cacomixtles machos, es la segunda más pequeña reportada, mientras que la de 5 zorras (3 machos y 2 hembras) es la más pequeña reportada. El cacomixtle y la zorra usaron áreas perturbadas en mayor proporción a la esperada. Se analizaron los hábitos alimentarios de las dos especies y se encontró que ambas dependen en gran medida de los recursos que brinda la reserva, aunque también consumen alimento de origen antropogénico. La permanencia del cacomixtle y la zorra gris en el pedregal de Ciudad Universitaria depende de la protección de la vegetación natural.

Palabras clave: Área de actividad, especie generalista, fauna urbana, uso de hábitat.

Abstract: The ringtail cat (*Bassariscus astutus*) and the gray fox (*Urocyon cinereoargenteus*) are generalist species which are often found in urban environments. In this study we evaluated the use of resources by both species in the *Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria*, in the south of Mexico City. The average home range size, estimated with the Fixed Kernel method and the Minimum Convex Polygon, for 4 male ringtails was the second smallest reported, and the smallest reported for the gray fox (3 males and 2 females). The ringtail and gray fox used disturbed areas in greater proportion than expected. The analysis of feeding habits showed that both species largely depend on the resources provided by the reserve, but they also use food from anthropogenic origin. The permanence of the ringtail cat and the gray fox in the Malpai of the University Campus depends on the protection of the native vegetation.

Keywords: Generalist species, home range, habitat use, urban wildlife.



INTRODUCCIÓN

La reducción de la biodiversidad es uno de los problemas ambientales más apremiantes. La principal causa de la pérdida de biodiversidad es la destrucción y fragmentación del hábitat, resultado de la urbanización, la industrialización, el desarrollo de infraestructura y la agricultura, entre otras causas (Noss y Csuti, 1997; Riley *et al.*, 2003). La urbanización produce una de las mayores y más permanentes pérdidas de hábitat, ya que tiende a eliminar la vegetación natural y homogenizar el ambiente, causando la extinción local de la mayor parte de las especies. Dentro de las diversas actividades que causan la pérdida y degradación de la vegetación natural y de la fragmentación del hábitat a través de la pérdida de la conectividad y el efecto de borde, la urbanización es la que produce las mayores tasas de extinción local, ya que frecuentemente elimina una gran parte de las especies nativas (McKinney, 2002). Las especies menos tolerantes a la perturbación son las primeras en desaparecer, que suelen incluir a los carnívoros de mayor tamaño o los que mantienen bajas densidades y áreas de actividad muy grandes (Bessinger y Osborne, 1982; Friesen *et al.*, 1995), mientras las especies generalistas y más tolerantes a condiciones variables, y frecuentemente exóticas, se vuelven más abundantes (McKinney, 2002; Bol'shakov *et al.*, 2004).

Sin embargo, existen diferencias entre la respuesta de estos mamíferos a la fragmentación. En general, las especies de mayor tamaño se encuentran entre las más vulnerables, aunque hay otros factores ecológicos que afectan esta relación, como la alimentación o la especialización hacia algún recurso (Crooks, 2002). Algunos carnívoros de talla intermedia, conocidos como meso-depredadores, que tienen hábitos generalistas y oportunistas, pueden sobrevivir e incluso mantener poblaciones artificialmente altas en los ambientes urbanos en comparación con los naturales (Prange *et al.*, 2004; Prange y Gehrt, 2004), ya que pueden beneficiarse de los alimentos de origen antropogénico que abundan en las ciudades (Trapp, 1978; Harrison, 1993; Rodríguez-Estrella *et al.*, 2000).

Dentro de los carnívoros, las zorras grises (*Urocyon cinereoargenteus*) y los cacomixtles (*Bassariscus astutus*) son algunas especies que se han reportado como beneficiadas por la presencia humana (Leopold, 1959; Fritzell y Haroldson, 1982). Ambas especies están ampliamente distribuidas en México y ocupan una gran cantidad de ambientes, son altamente adaptables a ambientes urbanos y pueden obtener beneficios de la urbanización. En la Ciudad de México la urbanización ha eliminado la vegetación natural salvo en algunos lugares como Xochimilco, el Cerro de la Estrella y la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. En estos sitios la vegetación natural está muy fragmentada y ha perdido buena parte de su fauna nativa (García-Peña, 2007).

La radio-telemetría se ha utilizado ampliamente para realizar estudios de área de actividad, uso de hábitat y distribución espacial, ya que permite realizar el seguimiento a distancia de los individuos en ambientes en los que es difícil realizar observaciones directas y es menos invasivo que la captura-recaptura (White y Garrott, 1990). Permite, por ejemplo, determinar los requerimientos ecológicos de una población identificando si existe un uso diferencial del hábitat. La noción de uso diferencial es diferente a la preferencia, ya que un estudio de preferencia requeriría un experimento en el que el individuo pudiera elegir entre dos opciones; en el caso del uso

diferencial, no sabemos si el individuo o la población están allí por que es lo único disponible o porque es lo que “prefiere” (White y Garrott, 1990) pero, en todo caso, permite identificar aquellos sitios de los cuales depende la especie para persistir en un área o región particular.

El objetivo de este estudio fue determinar el área de actividad, el uso de hábitat y los hábitos alimentarios del cacomixtle y la zorra gris en la zona oeste de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, así como realizar una comparación entre los requerimientos de hábitat de ambas especies, ya que la dos se benefician en distinto grado de la presencia antropogénica.

ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel es el último reducto de la vegetación original del Pedregal, una área basáltica proveniente de la erupción del Xitle hace más de 2,000 años, de la que en la actualidad sólo se conservan 2.37 km² (3%) de los 80 km² originales (Soberón *et al.*, 1991). Históricamente, para la región se han registrado entre 34 y 37 especies de mamíferos (Soberón *et al.*, 1991; Negrete y Soberón, 1994) de las cuales actualmente sólo están presentes entre 24 y 27 especies (Negrete y Soberón, 1994; Chávez-Tovar, 1998). La vegetación se clasifica como una asociación de palo loco (*Senecio praecox*), con especies importantes como *Mammillaria san-angelensis* y *Bletia urbana*. La comunidad nativa de la zona se encuentra en peligro de desaparecer debido al crecimiento urbano y la introducción de especies vegetales no nativas, como el eucalipto (*Eucaliptus* sp.), perros (*Canis familiaris*) y gatos (*Felis domesticus*). La reserva tiene clima templado subhúmedo con lluvias en verano [Cb (wi) (w)], y la temperatura media anual es de 15.5°C con fluctuaciones entre los -6°C y los 34.6°C (García, 1973).

Se realizaron observaciones preliminares en el Parque Zoológico de Chapultepec para determinar la hora de inicio de actividad de cada especie y, en concordancia, la hora de inicio del radio-seguimiento.

Las zorras grises y los cacomixtles fueron capturados con trampas de caja (Tomahawk), y para realizar el manejo, fueron anestesiados con una combinación de ketamina y xilacina (0.1 ml/kg de ketamina; 0.01 ml/kg de xilacina; Ponds y O’Gara, 1996; Evans, 2002). Los individuos fueron pesados, medidos y sexados. Se les colocaron aretes metálicos numerados y collares de telemetría en la frecuencia de 164Mhz (Wildlife Materials o AVM Instruments), esto último sólo a los individuos que habían alcanzado la edad adulta. Se utilizaron dos antenas con sistema pico-nulo de cuatro elementos: una fija colocada en el techo del Instituto de Ecología de la UNAM y otra montada en un vehículo que se estacionaba frente a los campos de prácticas deportivas de la Ciudad Universitaria (CU). Las lecturas se tomaron de manera simultánea desde las dos antenas entre las 21:00 y las 06:00 horas. Durante el día no se tomaron datos debido a la radio-interferencia (estática, interferencia causada por radios de onda corta, patrullas, ambulancias, camiones, aviones, helicópteros, y otros).

Para el análisis de datos, las localizaciones se triangularon con el programa Tracker 1.1 y las coordenadas UTM obtenidas fueron analizadas con la extensión para movimientos de animales

para el programa ArcView 3.1 (ESRI). Se calculó el área de actividad con los métodos Kernel Fijo y Polígono Mínimo Convexo (PMC), y sobre el área de actividad obtenida con el Kernel fijo, se determinó el uso de hábitat, utilizando un mapa con los diferentes ambientes del área de estudio. Se identificaron seis hábitats diferentes (Castellanos y List, 2005):

- 1) Urbano: colonias aledañas a Ciudad Universitaria (CU), donde el ambiente ha sido completamente transformado, el Circuito Exterior y Av. Insurgentes.
- 2) Caminos: Circuito Exterior de CU.
- 3) Jardines y Campos: se refiere a los campos de prácticas de actividades deportivas de CU y los campos de cultivo de pastos dentro del Jardín Botánico.
- 4) Edificios: son las instalaciones de la Universidad como institutos, invernaderos y construcciones pequeñas como paradas de autobús, que se localizan principalmente fuera de la reserva.
- 5) Perturbado: son áreas de la parte oeste de CU donde todavía permanecen algunas características del Pedregal; sin embargo, en estas zonas las especies dominantes son introducidas, como el eucalipto y otras especies del Jardín Botánico.
- 6) Pedregal: zona con vegetación natural, dominada por *Senecio praecox*, en la parte oeste de la reserva.

Se determinó la proporción de ambientes disponibles en el área de estudio y la proporción de uso que cada individuo daba a cada ambiente de acuerdo con el número de localizaciones para cada individuo (White y Garrott, 1990). Posteriormente se utilizó una prueba de χ^2 para determinar si hubo uso diferencial del hábitat; finalmente, se calcularon intervalos de confianza mediante una prueba z de Bonferroni para determinar si el uso diferencial era significativamente mayor o menor al esperado.

La densidad de zorras y cacomixtles se calculó a partir de los polígonos de área de actividad de cada especie; se conjuntaron los polígonos de todos los individuos por medio del Geoprocessing Wizard de ArcView y se tomó el área total como la densidad relativa a esa área.

Se colectaron excrementos en sitios accesibles de la reserva (principalmente caminos y veredas, y en sitios donde se pudieran localizar letrinas de ambas especies). Los excrementos se identificaron de acuerdo con el tamaño y forma (Aranda, 2000). Los excrementos fueron desmenuzados a mano, utilizando guantes de látex, en una caja de aglomerado con tapas de vidrio para evitar la dispersión de materia fecal en el ambiente. Los componentes de cada excremento se separaron en las siguientes categorías: a) artrópodos (exoesqueletos), b) mamíferos (pelos, huesos y fragmentos óseos), c) plantas (semillas y restos no considerados alimentarios como pasto y corteza), c) material no alimentario de origen antropogénico (aluminio, papel, plástico). Los pelos se analizaron con microscopio óptico para identificar la categoría taxonómica a nivel género. Los restos óseos de mamíferos fueron identificados por el biólogo Juan Cruzado, y las semillas fueron identificadas en el Herbario Nacional, por la M. en C. Martha Olvera. Los componentes fueron cuantificados

en un análisis de presencia-ausencia y se obtuvo el porcentaje de ocurrencia ($PO = (fi/N)100$) y la frecuencia relativa ($FR = (fi/fi)100$) de cada uno, donde fi es el número de componentes de cada categoría (i.e. huesos, plumas, semillas) encontrados en el total de excrementos colectados, “ fi es el total de componentes encontrados en todas las excrementos y N es el número de excrementos.

RESULTADOS

Área de actividad y uso de hábitat

Se capturaron siete zorras grises (3 machos adultos, 3 hembras adultas y 1 hembra joven) y once cacomixtles (7 machos adultos, 1 hembra adulta; 1 macho joven y 1 hembra joven). Se les colocó collar de radio-seguimiento a seis zorras grises y a diez cacomixtles.

Uno de los collares de las zorras dejó de funcionar al inicio del estudio, por lo que el seguimiento se realizó con cinco individuos; tres machos y dos hembras, y por un periodo variable de entre cuatro y diez meses –dependiendo del individuo–, entre diciembre de 2002 y septiembre de 2003. Para los cacomixtles, sólo de cuatro machos se obtuvieron datos suficientes (> 30 localizaciones) para calcular el área de actividad y uso de hábitat durante el mismo periodo.

El área de actividad promedio calculada con PMC con 95% de datos de las zorras fue de 37 ha para las hembras y 55.6 ha para los machos, mientras que para los cacomixtles macho fue mucho menor, tan sólo 14% del área de actividad de las zorras macho. Las áreas de actividad calculadas, para las zorras grises, con el método Kernel fijo con 95% de los datos fue de 25.8 ha para las hembras, y 34.4 ha para los machos, mientras que los cacomixtles macho tuvieron un área de actividad que representa el 24.74% del área de las zorras macho (Cuadro 1).

Cuadro 1. Área de actividad de 4 cacomixtles macho y 5 zorras grises en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria, México, D. F. Áreas de actividad calculadas con el 95% de los datos mediante el método de Polígono Mínimo Convexo (PMC) y el estimador Kernel.

Especie	Individuo	Sexo	Kernel 95% (ha)	PMC (ha)
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	UC780MA	M	39.5	49.6
	UC720HU	F	17.5	25.8
	UC986MD	M	23.6	50.7
	UC324MG	M	40.1	66.6
	UC352HA	F	34.1	48.3
<i>Bassariscus astutus</i>	BA568M	M	6.5	9.2
	BA393M	M	6.9	9.1
	BA397M	M	3.0	3.1
	BA398M	M	6.5	9.2

Se observaron grados variables de sobreposición entre los individuos; el porcentaje más alto para las zorras fue de 92% entre los individuos UC324MG y UC720HU y el porcentaje de sobreposición menor fue de 23% entre los individuos UC720HU y UC780MA. Se observó que los individuos marcados se refugian en la reserva durante el día, por lo que estos datos sólo reflejan el área ocupada durante sus actividades nocturnas. Se observó la misma situación para los cacomixtles macho del área (Castellanos y List, 2005) ya que el porcentaje de sobreposición entre los individuos incluidos en el análisis fue importante (BA398M y BA394M = 28.08 y 84.14%, respectivamente y BA398M y BA568M = 46.3 y 46.9%).

Las zorras mostraron un uso diferencial del hábitat, al usar en mayor proporción a la esperada el hábitat perturbado ($p = 0.130 < p_{\min} = 0.150$) y los edificios ($p = 0.122 < p_{\min} = 0.172$), y menor al esperado del resto de los hábitats (Cuadro 2). El hábitat con mayor disponibilidad fue el Pedregal, pero su uso fue el esperado ($p_{\text{esperada}} = 0.480$; $p_{\text{observada}} = 0.474$). Los cacomixtles utilizaron más de lo esperado de los ambientes perturbados ($p = 0.256 < p_{\min} = 0.284$), jardines y campos ($p = 0.155 < p_{\min} = 0.188$), y caminos ($p = 0.103 < p_{\min} = 0.125$; Cuadro 2), y menos de lo esperado del ambiente urbano ($p = 0.077 > p_{\max} = 0.048$; Cuadro 2) y el Pedregal ($p = 0.189 > p_{\max} = 0.13$), e igual uso a lo esperado de los edificios ($p = 0.22$).

La densidad tanto de zorras como cacomixtles fue muy elevada; para las zorras, 8 ind./km² y considerando sólo a las capturadas durante el estudio y a la zona oeste de la reserva; la de cacomixtles para la zona oeste de la reserva fue de 7 machos en 0.47 km².

Hábitos alimentarios

Tanto las zorras como los cacomixtles depositaron sus heces fecales en letrinas. Las letrinas de las zorras se encontraron, generalmente, en zonas perturbadas como construcciones o depósitos de cascajo recientes, y en las fronteras entre la reserva y las zonas urbanizadas como las bardas que separan la reserva de los institutos aledaños, mientras que las letrinas de cacomixtle se encontraron ubicadas en las orillas de caminos y en algunas zonas ligeramente más elevadas con respecto al nivel del suelo (Barja y List, 2006). Se colectaron 38 excrementos de zorra y 52 de cacomixtle, se separaron 43 y 81 componentes respectivamente. El primer lugar de porcentaje de ocurrencia y frecuencia relativa para las zorras la obtuvieron los artrópodos, mientras que para los cacomixtles fueron las semillas ($n = 32$, $PO = 61.54$, $FR = 39.51$; Fig. 1; Cuadro 3); en segundo lugar para las zorras se encontraron a los mamíferos, y para los cacomixtles los artrópodos; finalmente, en tercer lugar para las zorras, se encontraron a las plantas, y para los cacomixtles el material no alimentario (Fig. 1; Cuadro 3). Los elementos no alimentarios y de origen antropogénico estuvieron representados por chicles, envolturas de dulces, cartón, plástico y los componentes que no se lograron identificar (ya que el estado de degradación nos impidió definir si se trataba de cartón, papel, cascarón, o vegetación). Es importante resaltar que el espectro alimentario del cacomixtle es más amplio que el de la zorra gris del Pedregal, ya que se detectaron tres especies de plantas que fueron consumidas por cacomixtles pero no por zorras (*Passiflora subpeltata*, *Phoenix canariensis* y *Acalypha* sp.; Cuadro 3) y dos especies de roedores (*Peromyscus gratus* y *Neotoma mexicana*; Cuadro 3). Por otra parte, se registró el consumo de *Spermophilus* sp. por

Cuadro 2. Intervalos de Confianza ($p \pm Z_{1-\alpha/2k} \sqrt{p(1-p)/n}$) para la proporción de hábitat utilizado por la zorra gris y el cacomixtle contra la proporción de uso de hábitat esperado para cada hábitat. El uso de hábitat se calculó tomando los puntos de todos los individuos y comparándolos con el hábitat disponible total para cada especie.

Especie/individuo	Perturbado		Edificios		Jardines y Campos		Pedregal		Caminos		Urbano	
	MAX	MIN	MAX	MIN	MAX	MIN	MAX	MIN	MAX	MIN	MAX	MIN
	ESPERADO	ESPERADO	ESPERADO	ESPERADO	ESPERADO	ESPERADO	ESPERADO	ESPERADO	ESPERADO	ESPERADO	ESPERADO	ESPERADO
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	0.150	0.152	0.172	0.174	0.124	0.126	0.473	0.476	0.021	0.021	0.056	0.057
UC780MA	0.130	0.282	0.122	0.348	0.155	0.155	0.480	0.734	0.024	0.024	0.088	0.160
UC986MD	0.130	0.281	0.122	0.298	0.155	0.155	0.480	0.734	0.024	0.024	0.088	0.160
UC324MG	0.130	0.234	0.122	0.166	0.155	0.155	0.480	0.557	-0.018	0.074	0.023	0.199
UC720HU	0.130	0.209	0.122	0.274	0.155	0.155	0.480	0.741	-0.025	0.056	0.000	0.000
UC352HA	0.045	0.342	0.122	0.399	0.155	0.155	0.480	0.570	-0.015	0.136	-0.029	0.096
	0.130		0.122		0.155	0.155	0.480	0.594	0.000	0.000	-0.026	0.163
<i>Bassariscus astutus</i>	0.284	0.289	0.220	0.225	0.188	0.192	0.127	0.130	0.125	0.129	0.045	0.048
BA393M	0.256	0.300	0.220	0.251	0.155	0.155	0.189	0.083	0.143	0.150	0.000	0.000
BA397M	0.256	0.324	0.220	0.192	0.155	0.155	0.189	0.103	0.103	0.103	0.077	0.077
BA398M	0.256	0.303	0.220	0.249	0.155	0.155	0.189	0.000	0.142	0.154	0.066	0.074
BA568M	0.249	0.258	0.220	0.192	0.155	0.155	0.189	0.050	0.146	0.153	0.002	0.003
	0.256		0.220		0.155	0.155	0.189	0.301	0.074	0.079	0.126	0.132
					0.155	0.155	0.189	0.103	0.103	0.103	0.077	0.077

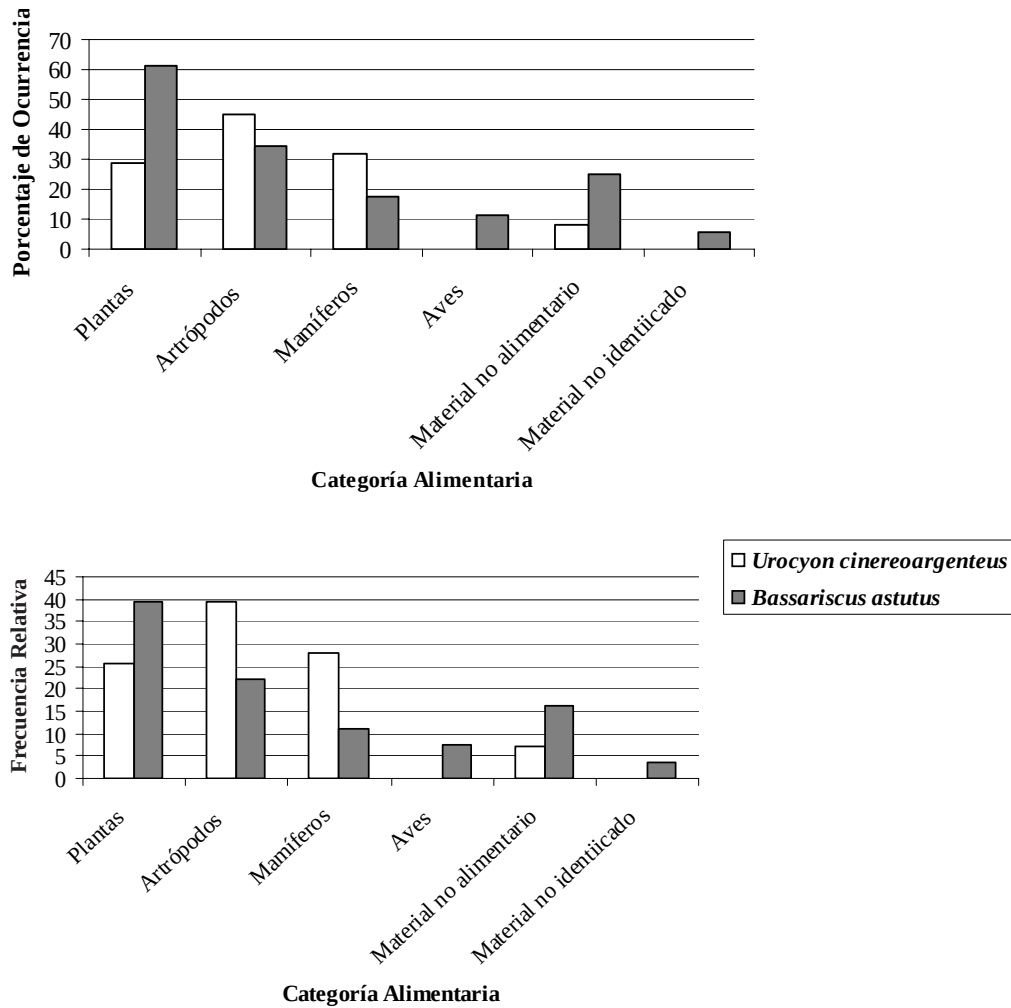


Figura 1. Categorías de alimento encontradas en las excrementos de cacomixtle (*Bassariscus astutus*) y zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*); PO = porcentaje de ocurrencia (fi/n) 100; FR = frecuencia relativa (fi"/fi) 100.

zorras, pero no por cacomixtles. Al comparar la frecuencia relativa de los componentes de origen animal y vegetal, observamos que para las zorras se encontraron diferencias en el consumo de materia animal y vegetal ($FR_{\text{animal}} = 67.44$ y $FR_{\text{vegetal}} = 25.58$; $t = 4.63$, $P < 0.05$), mientras que para los cacomixtles no ($FR_{\text{animal}} = 40.74$ y $FR_{\text{vegetal}} = 39.51$; $t = -0.20$, $P > 0.05$; respectivamente). La diferencia en el consumo de materia vegetal entra zorras y cacomixtles no es significativa ($t = -1.29$, $P = 0.19$).

Cuadro 3. Porcentaje de ocurrencia y frecuencia relativa de las especies encontradas en las excrementos de cacomixtle (*Bassariscus astutus*) y zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*).

Alimento	Bassariscus astutus			Urocyon cinereoargenteus		
	Frecuencia	PO	FR	Frecuencia	PO	FR
Plantas totales	32	61.54	39.51	11	28,9	25,58
Passiflora subpeltata	9	17.31	9.88	---	---	---
Opuntia sp.	8	15.38	11.11	2	5.3	4.65
Phoenix canariensis	4	7.69	4.94	---	---	---
Acalypha sp.	4	7.69	4.94	---	---	---
Phytolacca icosandra	3	5.77	3.70	2	5.3	4.65
Otros (materia vegetal variada)	4	7.69	4.94	7	18,4	16,28
Artrópodos	18	34.62	22.22	17	44,7	39,53
Mamíferos totales	9	17.31	11.11	12	31,6	27,91
Peromyscus gratus	3	5.77	3.70	---	---	---
Neotoma mexicana	3	5.77	3.70	---	---	---
Sorex saussurei	1	1.92	1.23	1	2,6	2,33
Sylvilagus floridanus	1	1.92	1.23	3	7,9	6,98
Spermophilus sp	---	---	---	3	7,9	6,98
No identificados	1	1.92	1.23	5	13,2	11,63
Aves	6	11.54	7.41	---	---	---
Material no alimenticio	13	25.00	16.05	3	7,9	6,98
Material no identificable	3	5.77	3.70	---	---	---



En el análisis de excrementos realizado no se pudo determinar con exactitud la presencia de restos de comida antropogénica, ya que ésta no deja residuos reconocibles al microscopio por no tener partes duras o no digeribles. Sin embargo, sí se encontraron algunos restos de papel aluminio, papel y plástico, incluso una bolsa completa enrollada en una excremento de zorra, que son claros indicios del consumo de alimento de origen antropogénico, aunque no se puede cuantificar su importancia en la dieta de las zorras y los cacomixtles en Ciudad Universitaria. Sin embargo, observaciones directas, realizadas en el estacionamiento del Jardín Botánico de la UNAM, nos permitieron determinar que las zorras y los cacomixtles consumen alimentos de origen antropogénico que son depositados cerca de la reserva en contenedores de basura o que son dejados intencionalmente por el personal de vigilancia para los animales del Pedregal.

DISCUSIÓN

El área de actividad estimada en el Pedregal es la más pequeña reportada para la zorra gris en un ambiente residencial suburbano (Harrison, 1997). A diferencia de la zorra gris, el cacomixtle no había sido estudiado previamente en un ambiente urbano y su área de actividad es la segunda más pequeña reportada (Wyatt, 1993). Varios autores (Macdonald, 1987; Cypher y Frost, 1999) han reportado áreas de actividad reducidas para carnívoros urbanos debido a una gran disponibilidad de recursos, lo cual es congruente con los resultados de este estudio.

En el caso de la zorra gris, el análisis de uso de hábitat indica que la proporción de hábitat disponible para todos los individuos incluía una mayor superficie de ambientes alterados o artificiales (urbanos, perturbados, edificios, caminos, jardines y campos) que de reserva, lo cual es un indicio de que las actividades de forrajeo o búsqueda de alimento de las zorras se llevan a cabo en zonas fuera de la Reserva. Por otra parte, el mayor uso de las áreas perturbadas de los cacomixtles, como el Jardín Botánico, es esperable ya que en estos sitios hay alimento de origen antropogénico (i.e. contenedores de basura); además, de que estas áreas cuentan con abundante vegetación nativa, factor importante para la presencia de esta especie.

A pesar de que el análisis de uso de hábitat no mostró un mayor uso de la parte oeste de la reserva de acuerdo con la disponibilidad de hábitats por parte de las zorras y los cacomixtles, ambas especies la utilizaron como refugio diurno durante todo el estudio. Esto indica que la reserva es insustituible para el mantenimiento de la población de ambas especies, y en especial para la zorra gris, la cual aparentemente no podría persistir en Ciudad Universitaria en caso de desaparecer de este espacio, ya que no encontraría áreas de refugio ni madrigueras para el nacimiento y cuidado de las crías. Sin embargo, los cacomixtles tienen un área de actividad menor y se han encontrado en sitios más perturbados de la Ciudad de México, como el Bosque de Chapultepec (J. Cruzado, com. pers.). Por otra parte, el único sitio dentro de la ciudad en el que se ha reportado a la zorra gris es la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, situación que confirma la necesidad de protegerla para el mantenimiento de esta población.

Se ha observado que la abundancia de recursos puede incidir en la sobreposición de individuos

de la misma especie o entre especies competidoras al mitigar la importancia de la competencia intra e inter específica (Macdonald, 1987; Hidalgo-Mihart, 2004); tal es el caso de las zorras y los cacomixtles de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

Al igual que en otros sitios, los cacomixtles y las zorras de esta área aprovechan alimento de origen antropogénico (Fritzell y Haroldson, 1982), pero los recursos provistos por la reserva son la principal fuente de alimentación de ambas especies en este sitio, ya que se encontraron especies de animales y plantas nativos a la reserva dentro del 100% de las heces, lo cual confirma que tanto los cacomixtles como las zorras son especies de hábitos oportunistas capaces de adaptar su dieta a la disponibilidad de recursos (Trapp y Hallberg, 1975; Haroldson y Fritzell, 1984; Poglayen-Neuwall y Toweill, 1988). El que ambas especies estén utilizando la basura como alimento implica un riesgo, ya que el plástico representa un peligro que puede causarles la muerte, como sucede con cientos de miles de aves y mamíferos que cada año mueren a consecuencia de la ingestión de bolsas de plástico (BBC News, 2004; Cohn, 2005).

La densidad de zorras registrada en este estudio es muy elevada, superior a la reportada para la especie que es de 0.4 a 2.1/km² (Fritzell y Haroldson, 1982). En el caso del cacomixtle, la densidad en la parte muestreada de la reserva es de 7 machos en 0.47 km², la más alta reportada (Poglayen-Neuwall y Toweill, 1988), y es la primera densidad reportada para un área urbana. La alta densidad poblacional encontrada indica una abundancia de recursos, tanto refugio, provisto por las numerosas oquedades de las formaciones de lava, como alimento natural y de origen antropogénico. Beneficios similares han sido reportados para zorras del desierto (*Vulpes macrotis*) urbanas en California (Cypher y Frost, 1999). Además, los carnívoros mayores (i.e. puma *Puma concolor* y coyote) han sido extirpados del área, permitiendo el fenómeno conocido como liberación de meso-depredadores, donde las poblaciones de los depredadores medianos se incrementan al reducir la mortalidad por depredación (Crooks y Soulé, 1999), en nuestro caso, de zorras y cacomixtles. Posiblemente el cacomixtle es el carnívoro nativo más abundante de la parte oeste de la reserva, además se le puede encontrar en áreas aledañas, como facultades, camellones e institutos, en las que hay cobertura vegetal y áreas de refugio. No es conveniente extrapolar los resultados de nuestro estudio a toda la reserva, ya que las presiones y la perturbación son distintas a las del lado este de la reserva, que tiene más actividad humana.

CONCLUSIONES

Nuestro trabajo es consistente con otros estudios que han mostrado que la fauna silvestre puede persistir en áreas perturbadas si se les protege (Daly *et al.*, 2001), incluso en áreas urbanas y aisladas de reducidas dimensiones como lo es el Pedregal de la Universidad Nacional Autónoma de México.

La zorra gris y el cacomixtle son especies generalistas, oportunistas y con una dieta omnívora, lo que les permite adaptarse a condiciones ambientales tan diversas como las que se presentan en áreas urbanas, alcanzando densidades que probablemente solo sean posibles por el suplemento de



comida de origen antropogénico y la ausencia de depredadores mayores que caracteriza a las áreas urbanas.

Aunque la zorra gris y el cacomixtle muestran una gran adaptabilidad a las condiciones artificiales de Ciudad Universitaria, la reserva es un refugio indispensable para ambas especies y una fuente importante de alimento, por lo que la construcción de infraestructura universitaria en zonas del Pedregal, ya sea dentro de la porción protegida o fuera de ésta, reduce las posibilidades de persistencia de ambas especies, pero especialmente de la zorra gris.

AGRADECIMIENTOS

M. Olvera y J. Cruzado apoyaron con la identificación de los componentes de la dieta. H. Zarza apoyó con el programa ArcView. R. Bye y H. Hernández, del Jardín Botánico del Instituto de Biología, con los permisos y facilidades para realizar el trabajo de campo. El Programa de apoyo a Licenciatura (PROBETEL) otorgó becas para la realización de las tesis. El equipo fue financiado por *Lincoln Park Neotropical Fund e Idea Wild*. El Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre del Instituto de Ecología, UNAM dio su apoyo para realizar el estudio. Las observaciones preeliminares se realizaron en el Zoológico de Chapultepec.

LITERATURA CITADA

- Aranda, M. 2000. *Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México*. CONABIO. Veracruz, México.
- Barja, I. y R. List. 2006. Faecal marking behavior in ringtails (*Bassariscus astutus*) during the non-breeding period: spatial characteristics of latrines and single faeces. *Chemoecology*, 16:219-222.
- BBC News. 2004. Scotts count cost of plastic bags <http://news.bbc.co.uk/1/hi/sci/tech/3959607.stm> (visitada en junio de 2007).
- Beissinger, S. R. y D. R. Osborne. 1982. Effects of urbanization on avian community organization. *Condor*, 84:75-83.
- Bol'shakov1, V. N., O. A. Pyastolova1 y V. L. Vershinin. 2004. Specific Features of the Formation of Animal Species Communities in Technogenic and Urbanized Landscapes. *Russian Journal of Ecology*, 32:315-325.
- Castellanos, G y R. List. 2005. Área de actividad y uso de hábitat del cacomixtle (*Bassariscus astutus*) en "El Pedregal de San Ángel". *Revista Mexicana de Mastozoología*, 9:113-122.
- Chávez-Tovar, C. 1998. Los mamíferos silvestres de la reserva "El Pedregal": testigos del avance de la civilización. *Especies*, 7(5):24-25.
- Cohn, J. P. 2005. Urban Wildlife. *Bioscience*, 55:201-205.
- Crooks, K. R. 2002. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation.

- Conservation Biology*, 16(2):488-502.
- Crooks, K. y M. Soulé. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature*, 400:563-566.
- Cypher, B. L. y N. Frost. 1999. Condition of San Joaquin kit foxes in urban and exurban habitats. *The Journal of Wildlife Management*, 63:930-938.
- Daily, G. C., P. R. Ehrlich y A. Sanchez Azofeifa. 2001. Countryside biogeography: use of human dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Applications*, 11:1-13.
- Evans, R. H. 2002. Raccoon and Relatives. In *Zoological restraint and anesthesia*. (D. Heard, ed.). International Veterinary Information Service. http://www.ivis.org/special_books/Heard/evans/ivis.pdf (Visitado en junio 2003).
- Friesen, L.E., P. F. J. Eagles y R. J. Mackay. 1995. Effects of Residential Development on Forest-Dwelling Neotropical Migrant Songbirds. *Conservation Biology*, 9:1408-1414.
- Fritzell, E. K. y K. J. Haroldson. 1982. *Urocyon cinereoargenteus*. *Mammalian Species*, 189:1-8.
- García, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köepen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal.
- García-Peña, N. 2007. *Sobre el ámbito hogareño y los hábitos alimentarios de un carnívoro en un ambiente suburbano. La zorra gris (Urocyon cinereoargenteus) en la reserva ecológica "El Pedregal de San Ángel"*. Ciudad Universitaria. México, DF. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias-UNAM. México, DF.
- Haroldson, K.J. y E.K. Fritzell. 1984. Home ranges, activity, and habitat use by gray foxes in an Oak-Hickory forest. *Journal of Wildlife Management*, 48:222-227.
- Harrison, R. L. 1993. A survey of anthropogenic ecological factors potentially affecting gray foxes (*Urocyon cinereoargenteus*) in a rural residential area. *The Southwestern Naturalist*, 38:352-356.
- Harrison, R. L. 1997. A comparison of gray fox ecology between residential and undeveloped rural landscapes. *Journal of Wildlife Management*, 61:112-122.
- Hidalgo-Mihart, M. G. 2004. *Ecología espacial del coyote (Canis latrans) en un bosque tropical caducifolio*. Tesis de doctorado. Instituto de Ecología, AC. Xalapa, Veracruz, México.
- Leopold, A. S. 1959. *Wildlife of Mexico: the game birds and mammals*. California: University of California Press. California, USA.
- Macdonald, D. W. 1987. *Running with the Fox*. Unwin Hyman. London.
- McKinney, M. L. 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience*, 52:883-890.
- Negrete, Y. A. y J. Soberón. 1994. Los mamíferos silvestres de la Reserva Ecológica El Pedregal, in *Reserva Ecológica "El Pedregal de San Ángel"; Ecología, Historia Natural y Manejo*. (A. Rojo, comp.). UNAM. México.
- Noss, R. F. y B. Csuti. 1997. Habitat Fragmentation. Pp. 269-304, in *Principles of Conservation Biology* (G. K. Meffe y R. C. Carroll, eds.) Sinauer Associates. Sunderland, Ma, USA.
- Poglayen-Neuwall, I. y D. E. Toweill. 1988. *Bassariscus astutus*. *Mammalian Species*, 327:1-8.
- Pond, D. B. y B. W. O'Gara. 1996. Chemical Immobilization of large mammals. In *Research and management techniques for wildlife and habitats* (T. A. Bookhout, ed). Wildlife Society Inc.

USA

- Prange, S. y S. D. Gehrt. 2004. Changes in Mesopredator-Community Structure in Response to Urbanization. *Canadian Journal of Zoology*, 82:1804-1817.
- Prange, S., S. D. Gehrt y E. P. Wiggers. 2004. Influences of anthropogenic resources on racoon (*Procyon lotor*) movements and spatial distribution. *Journal of Mammalogy*, 85:483-490.
- Riley, S. P. D., R. M. Sauvajot, T. K. Fuller, E. C. York, D. A. Kamradt, C. Bromley y R. K. Wayne. 2003. Effects of urbanization and habitat fragmentation on Bobcats and Coyotes in Southern California. *Conservation Biology*, 17:566-576.
- Rodríguez-Estrella, R., A. Rodríguez-Moreno y K. Grajales-Tam. 2000. Spring diet of the endemic ring-tailed cat (*Bassariscus astutus insulicola*) population on an island in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 44:241-246.
- Soberón, J., M. del C. Rosas y G. Jiménez. 1991. Ecología hipotética de la reserva del Pedregal de San Ángel. *Ciencia y Desarrollo*, (99):25-38.
- Trapp, G. R. 1978. Comparative behavioral ecology of the ringtail and gray fox in southwestern Utah. *Carnivore*, 1:3-32.
- Trapp, G. R. y L. Hallberg. 1975. Ecology of the gray fox (*Urocyon cinereoargenteus*): a review. Pp 164-178, in *The wild canids* (M.W. Fox, ed.). Van Nostrand Reinhold, New York, USA.
- White, G. C. y R. A. Garrott. 1990. *Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data*. Academic Press Inc., San Diego, CA, USA.
- Wyatt, D. T. 1993. *Home Range Size, Habitat Use and Food Habits of Ringtails (Bassariscus astutus) in a Central Valley Riparian Forest, Sutter Co., California*. Tesis de Maestría, California State University, Sacramento, CA, USA.



FLUCTUACIONES DE MICROMAMÍFEROS TERRESTRES EN BOSQUES TEMPLADOS ALEDAÑOS A LA CIUDAD DE MÉXICO, DISTRITO FEDERAL

Alondra Castro-Campillo¹, Arturo Salame-Méndez², Jesús Vergara-Huerta¹,
Alberto Castillo³ y José Ramírez-Pulido¹

Departamentos de ¹Biología y ²Biología de la Reproducción, División de Ciencias Biológicas y de la Salud; ³Departamento de Matemáticas, División de Ciencias Básicas e Ingeniería. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. Apartado Postal 55-535. Av. San Rafael Atlixco # 186. Col. Vicentina. Iztapalapa. CP 09340 México, Distrito Federal, México. CE: acc@xanum.uam.mx (ACC); asam@xanum.uam.mx (ASM); biojvh@yahoo.com.mx (JVH); acm@xanum.uam.mx (AC); jrp@xanum.uam.mx (JRP).

Resumen: Con base en la densidad calculada para transectos de franja, se analizaron las fluctuaciones estacionales y bianuales de 11 especies de micromamíferos, capturadas a lo largo de cuatro años de estudio en los Parques Nacionales Cumbres del Ajusco (PNCA) y Desierto de los Leones (PNDL). Por su abundancia, las siete especies de roedores conformaron más del 90% de la muestra, mientras que las cuatro especies de musarañas completaron el resto. El patrón bianual y estacional de las especies en el PNCA y en el PNDL dependió del comportamiento de *Peromyscus melanotis* y de *P. difficilis*, respectivamente, que junto con *Microtus mexicanus*, *Sorex saussurei* y *Neotomodon alstoni* fueron las más numerosas. En cambio, *Neotoma mexicana*, *Reithrodontomys chrysopsis* y *R. megalotis* fueron muy escasas y prácticamente restringidas al PNCA. La captura exclusiva de éstas especies, junto con *Cryptotis alticola* y *Sorex vagrans* en el PNCA, así como de *S. oreopolus* en el PNDL, marcó diferencias significativas de diversidad entre los parques; sin embargo, las especies tendieron a ser más abundantes en el último. Con la excepción de *P. difficilis* cuyo patrón fue inverso, en la mayoría de las especies se detectó una disminución de abundancia en el PNCA, durante el segundo bienio, cuando hubo múltiples incendios forestales. Los resultados del trabajo subrayan la importancia que las ligeras variaciones entre localidades tienen sobre la distribución espacial y las preferencias de hábitat de los micromamíferos.

Palabras clave: Cumbres del Ajusco, densidad, Desierto de los Leones, distribución espacial, roedores, sorícidos.

Abstract: Based on the densities calculated for strip transects, seasonal and biannual fluctuations of 11 species of small mammals are analyzed during a four-year period in the National Parks Cumbres del Ajusco (PNCA) and Desierto de los Leones (PNDL). Because of its abundance, the seven species of mice accounted for > 90 % of sampling, while the four species of shrews completed the rest. Seasonal and biannual patterns of species in both PNCA and PNDL are subjected to the behavior of *Peromyscus melanotis* and *P. difficilis*, respectively, which together with *Microtus mexicanus*, *Sorex saussurei*, and *Neotomodon alstoni* were the most numerous. Conversely,

Neotoma mexicana, *Reithrodontomys chrysopsis*, and *R. megalotis* were very scarce and mostly restricted to PNCA. Exclusive capture of these species together with *Cryptotis alticola* and *Sorex vagrans* in PNCA, as well as capture of *S. vagrans* in PNDL, marked significant differences of diversity between the parks; however the species in the PNDL tended to be more abundant. With the exception of *P. difficilis* that behaved in the opposite way, most species diminished its abundance towards the second biennium, when multiple forest fires occurred. Our results remark the importance that slight variations between these localities have on spatial distribution and habitat preferences of small mammals.

Keywords: Cumbres del Ajusco, density, Desierto de los Leones, rodents, soricids, spatial distribution.

INTRODUCCIÓN

Debido a su ubicación y cercanía geográficas, los Parques Nacionales Cumbres del Ajusco (PNCA) y Desierto de los Leones (PNDL) comparten condiciones ambientales generales que se caracterizan por un relieve accidentado, clima subhúmedo templado y vegetación boscosa de coníferas solas o combinadas con encinos (Rzedowski, 1978; García, 1981; Enciso-de la Vega, 1992); esta semejanza de condiciones ambientales, a su vez, favorece una composición rica de especies de micromamíferos terrestres compartida entre los parques (López-Forment, 1989). De hecho, como parte de los estudios (Gómez Ugalde, 2003; Salame-Méndez *et al.*, 2003, 2004, 2005a, 2005b) que hemos estado haciendo en estos parques nacionales, hemos registrado once especies de micromamíferos terrestres, incluyendo un total de siete múridos (*Neotoma mexicana*, *Neotomodon alstoni*, *Peromyscus melanotis*, *P. difficilis*, *Reithrodontomys chrysopsis*, *R. megalotis* y *Microtus mexicanus*), así como cuatro sorícidos (*Cryptotis alticola*, *Sorex saussurei*, *S. oreopolus* y *S. ventralis*).

Sin embargo, al ir capturando los registros de muestreo que hicimos durante los años de 1996 a 1999, apreciamos que algunas especies de micromamíferos terrestres fueron recolectadas exclusivamente en alguno de los dos parques y que el número de individuos de todas las especies tendía a variar de acuerdo con la localidad y el tiempo. Así que decidimos analizar esa variación en términos de la fluctuación de la densidad poblacional en cada una de las especies de micromamíferos terrestres que habíamos capturado en esos años. Nuestros resultados subrayan el efecto que tienen las condiciones particulares de cada parque (*i. e.*, diferencias en subtipos de vegetación y grado de perturbación diferente) sobre la diversidad de especies de micromamíferos, así como en los cambios de densidad que éstas presentan.

ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Cumbres del Ajusco (PNCA) se encuentra al SW del Valle de México, formando parte de la Sierra del Ajusco y se continúa al sur con la Sierra de Chichinautzin. El clima (García,

1981) es templado subhúmedo con temperaturas máximas de abril a septiembre (T° media = $15 \pm 2^{\circ}\text{C}$) y mínimas de noviembre a febrero (T° media = $11 \pm 1^{\circ}\text{C}$); las lluvias ocurren de mayo a octubre (precipitación media anual = 152 ± 22 mm) y el estío de noviembre a abril (precipitación media anual = 16 ± 11 mm). En general, la vegetación corresponde a bosque templado de coníferas y encinos (Rzedowski, 1978), la cual se encuentra constituida como sigue (J. Gimete Leyva, com. pers., octubre 6, 1999): bosque de *Abies religiosa* y *Quercus* sp., así como bosque mixto de *Pinus* sp.-*Quercus* sp. en el estrato arbóreo; predominio de *Senecio* sp. y *Salix* sp. en el estrato arbustivo; gramíneas amacolladas y zacatonal (*Muhlenbergia* sp. y *Festuca* sp.), así como abundantes plantas estacionales que incluyen compuestas, rosáceas y solanáceas, entre otras, en el estrato herbáceo; musgos, líquenes y hongos en el estrato rasante. En este parque, hemos visto que las actividades recreativas incluyen caminata, equitación y ciclismo de montaña, motociclismo a campo traviesa, batallas con pintura y comederos, mientras que la siembra de cultivos y el pastoreo (*i. e.*, vacas y borregos) están menos controladas; asimismo, la seguridad en el parque corre a cargo de vigilancia policiaca que realiza rondas, es decir, no está ahí todo el tiempo.

El Parque Nacional Desierto de los Leones (PNDL) se localiza al oriente de la Zona Metropolitana del Valle de México, formando parte de la Sierra de las Cruces que es una continuación de la Sierra del Ajusco. El clima (García, 1981) es templado subhúmedo con temperaturas máximas de abril a julio (T° media = $12.6 \pm 6^{\circ}\text{C}$) y mínimas de diciembre a febrero (T° media = $8.1 \pm 2^{\circ}\text{C}$); las lluvias ocurren de mayo a agosto (precipitación media anual = 235 ± 30 mm) y el estío de diciembre a febrero (precipitación media anual = 12 ± 4 mm). La vegetación también corresponde a bosque templado de coníferas y encinos (Rzedowski, 1978), básicamente con las mismas características mencionadas para el PNCA, pero con bosque de *Pinus* sp.-*Abies* sp. y de *Pinus* sp.-*Quercus* sp. en el estrato arbóreo, mientras que en el estrato herbáceo no hay abundancia de zacatonal. Hemos visto que las actividades recreativas incluyen caminata de montaña, ciclismo en los caminos pavimentados, así como venta de artesanías, museo, actividades culturales y comederos. A diferencia del parque anterior, estas actividades se realizan en áreas controladas y supervisadas por una administración delegacional que incluye un cuerpo residente de guardias forestales, quienes garantizan la seguridad en el parque, además de que contienden con los posibles incendios y desgajamientos por lluvias. Si bien hemos visto algunas vacas, no se presenta agricultura como en el PNCA.

MÉTODOS

Captura de micromamíferos. El muestreo se realizó durante 43 meses (mayo, 1996 – noviembre, 1999), trabajando dos noches por mes en cada parque nacional: en el PNCA se hizo a 3180 msnm entre los $19^{\circ} 13' 49''$ N y los $99^{\circ} 15' 19''$ W, mientras que en el PNDL fue a 2870 msnm entre los $19^{\circ} 18' 17''$ N y los $99^{\circ} 19' 14''$ W. La altitud y las coordenadas geográficas se obtuvieron con un sistema manual de geoposicionamiento global (GPS-Blazer12. Magellan Systems Co., Overland, CA). Los animales fueron capturados vivos mediante 100 trampas tipo Sherman (H. B. Sherman

Traps, Inc., Thallahassee, FO) cebadas con hojuelas de avena (Jones *et al.*, 1996), las cuales fueron colocadas a lo largo de un transecto de franja (Burnham *et al.*, 1985) de 500 m de longitud por 5 m de ancho. Todos los individuos capturados fueron determinados *in situ* a nivel de especie siguiendo a Hall (1981) y registrados en cada salida, pero sólo se conservaron los de las especies usadas para otros estudios (*i. e.*, peromiscinos), así como algunos individuos de las otras especies que fueron preparados como especímenes de referencia. Los especímenes de referencia se encuentran alojados en la Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana (UAMI), conforme a Ramírez-Pulido *et al.* (1989). Para las determinaciones subespecíficas se siguió a Hall (1981) y para la nomenclatura taxonómica se siguió a Ramírez-Pulido *et al.* (2005).

Análisis Cuantitativos. Se calculó la diversidad total (H') en cada parque con base en la función de Shannon-Wiener (Krebs, 1999), usando a todas las especies, pero en el cálculo de la densidad y en los análisis estadísticos, sólo se consideraron los registros de las especies con una muestra total de $n \geq 10$ (Buckland *et al.*, 1993). Debido a que la captura se hizo a lo largo de un transecto de franja colocado en la misma área, pero en diferentes direcciones (*vs.*, muestreo dirigido sin repetición por salida como en los cuadrantes), y a que se contaron directamente todos los animales capturados de todas las especies, sin utilizar marcaje y recaptura (*vs.*, muestreo con reemplazo) o sin cosecharlos a todos (*vs.*, muestreo sin reemplazo), la densidad poblacional de cada especie en cada localidad se estimó mediante el método para transectos de franja de Krebs (1999):

$$\hat{D} = \frac{n}{2 La}$$

en donde:

$\hat{D}$ = Densidad de individuos por unidad de área.

n = Número de individuos de cada especie capturados sobre el transecto en cada salida

L = Longitud total del transecto (100 trampas cada 5 m = 500 m)

a = La mitad de la anchura del transecto (5 m/2 = 2.50 m)

Los datos se promediaron por trimestres para conformar la densidad por estaciones del año (marzo - mayo = primavera, P; junio - agosto = verano, V; septiembre - noviembre = otoño, O; diciembre - febrero = invierno, I); posteriormente, se analizaron los datos por año o agrupándolos por bienio (1996-1997 y 1998-1999) o por los cuatro años (1996-1999). En los análisis estadísticos, sólo se compararon los resultados de muestras de la misma época del año (*i. e.*, P y V de 1996 - 1997 *vs.* P y V de 1998 - 1999). Las diferencias en el número de individuos capturados en los parques se examinaron con una prueba de t de Student pareada y la homogeneidad en la distribución de las capturas con la prueba de Chi cuadrada (χ^2); asimismo, se usó la prueba exacta de Fisher (Zar, 1999) para la comparación de proporciones. Además, los cambios en la abundancia agrupada de cada especie, conforme a la localidad, el año y el bienio, fueron explorados mediante un análisis de varianza múltiple con el total de individuos respectivo (Zar, 1999). El cálculo de la densidad y de la diversidad se hizo en Excel (Microsoft Office 2000), mientras que para realizar los análisis

estadísticos también se usaron los paquetes GraphPad Prisma (Motulsky, 1999) y NCSS (Hintze, 2003); todas las pruebas estadísticas se hicieron bajo un nivel de significancia de $\alpha \leq 0.05$.

RESULTADOS

Patrones Generales

En el Cuadro 1 se muestra el número total de ejemplares (1,683) recolectados en los dos parques nacionales conforme a las especies a las que pertenecen. *Peromyscus melanotis*, *P. difficilis*, *Neotomodon alstoni*, *Microtus mexicanus*, *Reithrodontomys chrysopsis* y *Sorex saussurei* tuvieron $n \geq 10$, mientras que *R. megalotis*, *Neotoma mexicana*, *Cryptotis alticola*, *S. oreopolus* y *S. ventralis* no alcanzaron ese valor. En el Parque Nacional Cumbres del Ajusco (PNCA) se capturaron 760 individuos y en el Parque Nacional Desierto de los Leones (PNDL) 923, sin que la diferencia numérica resultara significativa ($t = 1.066$, g. l. = 42, $P = 0.29$). Con respecto al total de micromamíferos, los roedores capturados representaron el 95.8% ($n = 728$) en el PNCA y el 93.4% ($n = 862$) en el PNDL, por lo que su número resultó ser significativamente mayor a los sorícidos en ambos sitios (prueba exacta de Fisher, $P = 0.03$).

Cuadro 1.- Relación de los 1,683 ejemplares capturados en el Parque Nacional Cumbres del Ajusco (PNCA) y el Parque Nacional Desierto de los Leones (PNDL).

TAXÓN	NOMBRE COMÚN	PNCA	PNDL	TOTAL
RODENTIA	ROEDORES	728	862	1590
MURIDAE	MÚRIDOS	728	862	1590
CRICETINAE	CRICETINOS	649	767	1416
<i>Neotoma mexicana torquata</i>	Rata forestal mexicana	4	0	4
<i>Neotomodon alstoni</i>	Ratón de los Volcanes	29	51	80
<i>Peromyscus melanotis</i>	Ratón de orejas oscuras	463	331	794
<i>P. difficilis felipensis</i>	Ratón de las Rocas	124	382	506
<i>Reithrodontomys c. chrysopsis</i>	Ratón dorado de los Volcanes	26	3	26
<i>R. megalotis saturatus</i>	Ratón dorado orejón	3	0	3
ARVICOLINAE	ARVICOLINOS	79	95	102
<i>Microtus m. mexicanus</i>	Metorito mexicano	79	95	102
SORICOMORPHA	SORICOMORFOS	32	61	93
SORICIDAE	SORÍCIDOS	32	61	93
<i>Cryptotis alticola</i>	Musaraña de orejas cortas	3	5	8
<i>Sorex s. saussurei</i>	Musaraña de Saussure	27	52	69
<i>S. oreopolus</i>	Musaraña mexicana colilarga	0	1	1
<i>S. ventralis</i>	Musaraña de vientre castaño	2	3	5
TOTAL		760	923	1683

En el PNCA, *P. melanotis* (60.9%) fue la especie más numerosa, seguida por *P. difficilis* (16.3%) y *M. mexicanus* (10.4%); en este parque, las otras especies de roedores (*R. chrysopsis*, *R. megalotis*, *N. alstoni* y *N. mexicana*), significaron en conjunto el 8.2% y las tres especies de insectívoros (*C. alticola*, *S. saussurei* y *S. ventralis*), el 4.2%. En cambio, la especie más abundante en el PNDL resultó ser *P. difficilis* (41.4%), seguida por *P. melanotis* (35.9%). En conjunto, estas dos especies sumaron el 77.3%, *M. mexicanus* y *N. alstoni*, el 15.8%, las cuatro especies de sorícidos presentes en este parque (*C. alticola*, *S. vagrans*, *S. oreopolus* y *S. ventralis*) el 6.6%, mientras que a *R. chrysopsis* le correspondió el 0.3%. Con la excepción de *R. megalotis* y de *N. mexicana* que sólo se capturaron en el PNCA y de *S. oreopolus* en el PNDL, las restantes ocho especies se recolectaron en las dos localidades. Estas diferencias entre especies, combinadas con número de individuos por especie, resultaron en valores de diversidad significativamente diferentes ($\chi^2 = 181.78$, $P < 0.0001$) entre el PNCA ($H' = 0.548$) y el PNDL ($H' = 0.591$).

A nivel de toda la muestra, la especie más abundante ($\hat{D}$ = individuos/2500 m², Apéndice) fue *P. melanotis* ($\hat{D} = 0.32$), seguida de *P. difficilis* ($\hat{D} = 0.20$), *M. mexicanus* ($\hat{D} = 0.07$), *N. alstoni* ($\hat{D} = 0.032$) y *S. saussurei* ($\hat{D} = 0.032$); por su parte, *R. chrysopsis* siempre mantuvo números muy bajos ($\hat{D} = 0.01$). Cuando se analizaron los datos en conjunto, la abundancia de estas especies no mostró diferencias significativas entre los parques nacionales ($F = 0.21$ a 1.63 , g. l. = 1, $\alpha \geq 0.05$), con la excepción de *P. difficilis*, cuyo número fue significativamente mayor en el PNDL ($F = 4.85$, g. l. = 2, $\alpha = 0.04$). *S. saussurei*, *M. mexicanus* y *N. alstoni*, también tienden a aumentar en el PNDL, mientras que *P. melanotis* y *R. chrysopsis* tienden a hacerlo en el PNCA.

Las capturas de los dos peromiscinos y de la musaraña alcanzaron picos significativos a lo largo de los cuatro años (Fig. 1). Así, las capturas de *P. melanotis* ($F = 0.005$, g. l. = 3, $\alpha = 0.005$) y *S. saussurei* ($F = 4.01$, g. l. = 3, $\alpha = 0.02$) aumentaron de 1996 a 1997, pero mientras que para la primera el descenso se mantuvo en el siguiente bienio, en la segunda hubo una tendencia a subir. Contrario a lo anterior, la captura de *P. difficilis* ($F = 3.21$, g. l. = 3, $\alpha = 0.04$) tendió a disminuir de 1996 a 1997, pero luego alcanzó un incremento notable que se mantuvo a la alta en el segundo bienio. Por su parte, las fluctuaciones en las capturas de *M. mexicanus*, *N. alstoni* y *R. chrysopsis* ($F = 2.7$, 2.51 y 0.89 , g. l. = 3, $\alpha \geq 0.05$) no tuvieron diferencias significativas a través de los cuatro años de estudio, aunque sí mostraron ciertas tendencias: *e. g.*, la captura de *M. mexicanus* aumentó hacia 1997 y a lo largo del tiempo disminuyó; la de *N. alstoni* disminuyó en los tres años siguientes a 1996; finalmente, la de *R. chrysopsis* declinó hacia 1997, aumentó en 1998 y volvió a bajar en 1999. En la comparación entre bienios (1996-1997 y 1998-1999), sólo las muestras totales de los dos *Peromyscus* tuvieron diferencias significativas con un patrón inverso entre sí: mientras que la captura de *P. difficilis* ($F = 10.07$, g. l. = 1, $\alpha = 0.004$) aumenta hacia el segundo bienio, la de *P. melanotis* ($F = 17.24$, g. l. = 1, $\alpha = 0.0003$) tiende a disminuir. Esta misma tendencia a aumentar en el segundo bienio se presentó en las cuatro especies restantes (*M. mexicanus*, *N. alstoni*, *R. chrysopsis* y *S. saussurei*) sin ser significativa ($F = 0.47$ a 3.56 , g. l. = 1, $\alpha \geq 0.05$).

Patrones por Especie

En general, la densidad de las seis especies más abundantes tendió a fluctuar en ciclos temporales

alternos de ascenso y descenso, de acuerdo con el área geográfica (Apéndice, Fig. 1) que fueron diferente a través de las estaciones ($\chi^2 = 71.94$, g. l. = 13, $P < 0.0001$). Además, mientras que las del PNCA disminuyeron ($\hat{D} = 0.016$ a 0.012) a partir del verano de 1998, las poblaciones del PNDL se incrementaron considerablemente ($\hat{D} = 0.02$ a 0.034), pero en ningún caso, las diferencias entre bienios fueron significativas (PNCA, $t = 4.31$, g. l. = 1, $P = 0.06$; PNDL, $t = 0.397$, g. l. = 10, $P = 0.70$). En el PNCA (Fig. 1a, Apéndice), la densidad de micromamíferos aumentó de la primavera al verano ($\hat{D} = 0.03$ a 0.06) y del otoño al invierno ($\hat{D} = 0.04$ a 0.06); en cambio, en el PNDL los ciclos de ascenso-descenso en la densidad de micromamíferos mostraron un patrón bimodal y bianual (Apéndice, Fig. 1a) con densidades máximas del otoño al invierno (1996) o del otoño a la primavera en (1998, 1999).

***Peromyscus melanotis*.** Se capturó un mayor número de ratones de orejas oscuras (Apéndice, Fig. 1b) en el primer bienio que en el segundo ($\hat{D} = 0.13$ vs. 0.051 en el PNCA; $\hat{D} = 0.12$ vs. 0.011 en el PNDL), siendo significativa la diferencia en ambos parques (PNCA, $F = 5.7$, g. l. = 1, $P = 0.034$; PNDL, $F = 12.85$, g. l. = 1, $P = 0.004$). En el PNCA, la especie presentó un patrón en zig-zag con picos de primavera a verano y de otoño a invierno, alcanzando su máximo en el invierno de 1996 ($\hat{D} = 0.028$) para los cuatro años. En cambio, en el PNDL, *P. melanotis* sólo muestra dos picos en los inviernos de 1996 ($\hat{D} = 0.029$) y 1997 ($\hat{D} = 0.017$), seguidos de un drástico declive y ya no se capturaron animales en el invierno de 1998 ni en el verano de 1999, mientras que en la primavera de 1999 ($\hat{D} = 0.0004$) los escasos animales capturados fueron liberados.

***Peromyscus difficilis felipensis*.** El ratón de las rocas (Apéndice, Fig. 1c) fue más numeroso en el segundo bienio que en el primero en ambas localidades (PNCA, $\hat{D} = 0.027$ vs. 0.023 ; PNDL, $\hat{D} = 0.025$ vs. 0.13), pero la diferencia sólo fue significativa en el PNDL (PNCA, $F = 0.55$, g. l. = 1, $P = 0.474$; PNDL, $F = 19.71$, g. l. = 1, $P = 0.0008$). Además, los *P. difficilis* capturados durante todas las estaciones en el PNDL casi triplican en número a los del PNCA, mostrando una diferencia significativa ($t = 2.483$, g. l. = 13, $P = 0.027$). La especie muestra tres picos en el PNCA que corresponden al invierno de 1996 ($\hat{D} = 0.015$) y a la primavera ($\hat{D} = 0.006$) y el otoño ($\hat{D} = 0.008$) de 1998. En el resto de las estaciones, el número fue más bien bajo a lo largo de todos los años, fluctuando entre la ausencia de captura en el verano de 1997 y una $\hat{D} = 0.0044$ en el invierno de 1998. En cambio, en el PNDL, la especie muestra un pequeño pico en el invierno de 1996 ($\hat{D} = 0.011$) y un aumento sostenido a partir del verano de 1998 que culmina en la primavera de 1999 ($\hat{D} = 0.016$ a 0.032).

***Neotomodon alstoni*.** La mayoría de los ratones de los volcanes (Apéndice, Fig. 1d) fueron capturados en el primer bienio en ambos parques; sin embargo, esta diferencia no fue significativa (PNCA, $F = 0.83$, g. l. = 1, $P = 0.379$; PNDL, $F = 2.42$, g. l. = 1, $P = 0.1461$). Asimismo, aún cuando el tamaño de la captura en el PNCA fue cercano a la mitad de la obtenida en el PNDL, esta marcada diferencia tampoco fue significativa ($t = 0.803$, g. l. = 13, $P = 0.437$). En el PNCA, la especie muestra un patrón irregular de captura con tendencia a aumentar en el verano ($\hat{D} = 0.0012$ a 0.0016) y, especialmente, en el otoño ($\hat{D} = 0.0004$ a 0.0024). Por lo demás, el número fluctuó entre la ausencia de captura (primaveras de 1996 y 1998, verano de 1997 e invierno de 1998), por un lado, y dos animales en la primavera de 1997. El número de *N. alstoni*

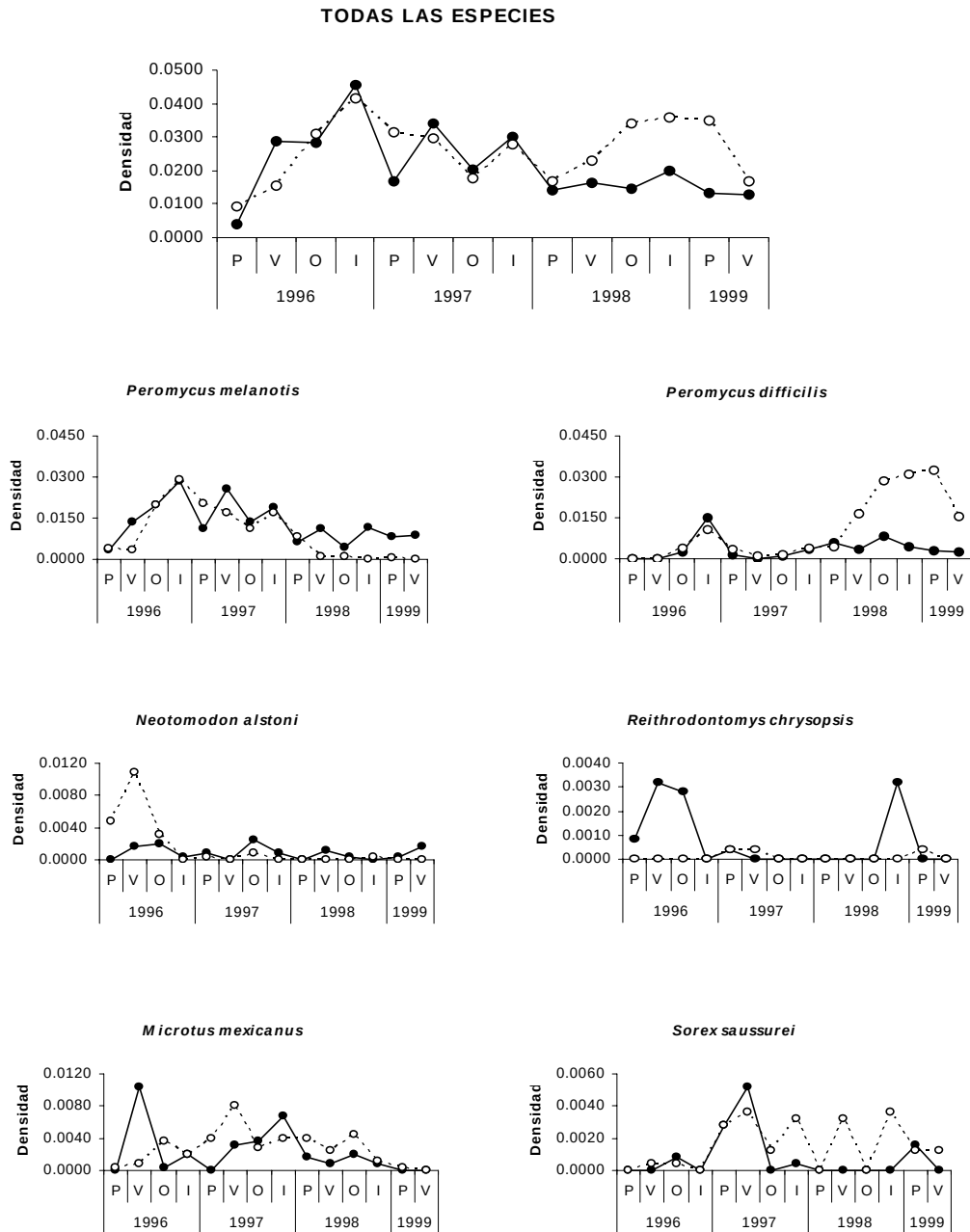


Figura 1. Comportamiento estacional en la densidad de seis especies de micromamíferos en los Parques Nacionales Cumbres del Ajusco (PNCA; ●) y Desierto de los Leones (PNDL; ○) con base en el análisis de cuatro años de captura. P = Primavera; V = Verano; O = Otoño; I = Invierno.



en el PNDL también fue irregular, pero con la diferencia de que en 1996 se obtuvo el máximo de individuos ($n = 47$, $\hat{D} = 0.0188$ entre la primavera y el otoño). Luego sólo se capturaron de uno a dos individuos en la primavera y otoño de 1997, así como en el invierno de 1998, mientras que en el resto de las estaciones no se capturaron más.

***Reithrodontomys chrysopsis chrysopsis*.** La distribución irregular de la captura en el ratón dorado de los volcanes (Apéndice, Fig. 1e), no arrojó diferencias significativas ni entre localidades ni entre bienios. Así, aún cuando la muestra en el PNCA fue casi nueve veces mayor que en el PNDL, la diferencia no fue significativa ($t = 1.839$, g. l. = 13, $P = 0.089$). Asimismo, a pesar de que en el PNCA la muestra es más numerosa en el primer bienio, esto no fue significativo ($F = 0.26$, g. l. = 1, $P = 0.6165$), mientras que en el PNDL, la distribución más homogénea, tampoco marcó diferencia ($F = 0.12$, g. l. = 1, $P = 0.7324$). La muestra del PNCA mostró dos picos de captura correspondientes al verano-otoño de 1996 ($\hat{D} = 0.0032$ y 0.0028) y al invierno de 1998 ($\hat{D} = 0.0032$). El resto del período de estudio, sólo se capturaron dos animales en la primavera de 1996 y uno en la de 1997. La especie fue muy escasa en el PNDL, ya que únicamente se capturó un individuo en la primavera y el verano de 1997, respectivamente, así como en la primavera de 1999.

***Reithrodontomys megalotis saturatus*.** Sólo se capturaron tres ejemplares de ratón dorado orejón en la primavera y el verano de 1997, así como en la primavera de 1999, respectivamente, en el PNCA.

***Neotoma mexicana torquata*.** De la rata mexicana de campo, los cuatro individuos capturados corresponden al verano de 1999 en el PNCA.

***Microtus mexicanus mexicanus*.** La muestra de metoritos (Apéndice, Fig. 1f) tendió a ser mayor en el primer bienio, pero esa diferencia no fue significativa en ninguno de los parques (PNCA, $F = 2.49$, g. l. = 1, $P = 0.1408$; PNDL, $F = 0.93$, g. l. = 1, $P = 0.3536$). El número de capturas ligeramente menor en el PNCA que en el PNDL, tampoco fue significativo ($t = 0.485$, g. l. = 13, $P = 0.636$). La distribución de los picos de captura de *M. mexicanus* en el PNCA no muestran relación con las estaciones; los dos picos más altos corresponden al verano de 1996 ($\hat{D} = 0.0032$) y al invierno de 1997 ($\hat{D} = 0.007$), año en que se obtuvo la mayoría de la muestra ($n = 34$, $\hat{D} = 0.0136$). En el resto del tiempo no se capturó nada (primaveras de 1996, 1997 y 1999, verano del último) o como máximo se obtuvieron cinco animales ($\hat{D} = 0.002$ otoños de 1996 y 1998). En cambio, en el PNDL la especie se recolectó en todas las estaciones de los primeros tres años, siendo más frecuentes los picos en el otoño ($\hat{D} = 0.0036$ en 1996 y 0.0044 en 1998), aunque la captura fue mayor en el verano de 1997 ($\hat{D} = 0.008$); también se presentó un leve pico del invierno de 1997 a la primavera de 1998, porque se atrapó el mismo número de animales ($\hat{D} = 0.004$, en ambos casos).

***Cryptotis alticola*.** De esta musaraña de orejas cortas se capturaron dos ejemplares en el otoño de 1996 y uno en el verano de 1997 en el PNCA, mientras que en el PNDL se recolectaron tres ejemplares en las primaveras de 1996, 1997 y 1998, así como dos más en los veranos de 1996 y de 1997.

***Sorex oreopolus*.** El único ejemplar fue capturado en el invierno de 1998 dentro del PNDL.



***Sorex saussurei saussurei*.** La muestra de musarañas de Saussure (Apéndice, Fig. 1g) fue menor en el PNCA que en el PNDL sin que la diferencia fuese significativa ($t = 1.765$, g. l. = 13, $P = 0.101$). Se capturaron más musarañas en el primer bienio en el PNCA y en el segundo bienio en el PNDL, lo cual tampoco representó diferencias significativa (PNCA, $F = 1.18$, g. l. = 1, $P = 0.2989$; PNDL, $F = 0.01$, g. l. = 1, $P = 0.9211$) en ninguno de los casos. En el PNCA se obtuvieron 20 animales entre la primavera y el verano de 1997 ($\hat{D} = 0.0032$ y 0.0036), pero sólo se capturaron de uno a cuatro en el otoño de 1996 ($\hat{D} = 0.0008$), el invierno de 1997 ($\hat{D} = 0.0004$) y la primavera de 1999 ($\hat{D} = 0.0016$). En el PNDL, los picos de captura se dieron en la primavera, verano e invierno de 1997 y en el verano e invierno de 1998 ($\hat{D} = 0.0028$ a 0.0036), pero no se atraparon estas musarañas en la primavera y el otoño de 1996, ni en la primavera y el invierno de 1998; los números más bajos fluctuaron entre un animal en el verano y otoño de 1996 a tres en el otoño de 1997 y las dos estaciones de 1999.

***Sorex ventralis*.** Los cinco ejemplares de musaraña de vientre castaño capturados en el PNCA incluyen dos ejemplares del otoño de 1996, uno de la primavera de 1997 y dos de los veranos de 1997 y de 1999, respectivamente.

DISCUSIÓN

El método utilizado para calcular la densidad (Krebs, 1999) corresponde al grupo de los que se usan para el monitoreo de la riqueza y abundancia de especies silvestres (Burnham *et al.*, 1985; Sanderson y Solonsky, 1986; Buckland *et al.*, 1993, 2004), los cuales han sido muy exitosos para censar poblaciones o comunidades a lo largo de un transecto de franja (Leopold *et al.*, 1992; Medellín y Equihua, 2002; McCormick y Choat, 2004; Abundis-Santamaría y González-García, 2007). Aún cuando esta metodología difiere de la que se ha usado para censar poblaciones *sensu stricto*, mediante muestreo con o sin reemplazo (Southern, 1979; Gurney y Nisbet, 1998; Krebs, 1999; Rojas-Martínez *et al.*, 2007), nuestros resultados arrojan datos interesantes sobre la presencia y la abundancia de micromamíferos en el PNCA y en PNDL *sensu* Polis *et al.* (1998), en virtud de que se registraron los datos de manera consistente a lo largo de 43 meses de muestreo. Por ende, aunque el método posiblemente subestima la densidad de las especies analizadas (*i. e.*, efecto del azar en el muestreo sobre el tamaño del área; preferencias de hábitat, entre otras), nos permitió ubicar patrones en la variación de la abundancia de micromamíferos, tanto en el PNCA como en el PNDL. De hecho, los resultados de este trabajo subrayan que las ligeras variaciones en el tipo de vegetación, clima y altitud, así como el efecto de los diferentes usos que se le dan al suelo (DOF, 28-12-2004) en cada parque nacional, producen diferencias de riqueza y abundancia en las 11 especies de micromamíferos terrestres que se registraron. Así, las 10 especies capturadas en el PNCA tuvieron marcadas diferencias, tanto con la densidad como en la variación estacional, con las nueve del PNDL.

A pesar de que los valores absolutos de diversidad en cada localidad fueron similares, la combinación de la riqueza de especies con la densidad en cada una de ellas los hicieron



significativamente diferentes; es decir, aunque el número de especies fue mayor en el PNCA, la densidad de individuos en el PNDL inclinó el resultado de la comparación entre las diversidades a su favor. Esta heterogeneidad entre comunidades fue advertida por Simpson desde 1949 (Krebs, 1999). La diferencia a favor del PNDL, probablemente es consecuencia de la perturbación ecológica que ha sufrido el PNCA en los últimos años, aunque se conservan pequeños reductos bien conservados de vegetación que permiten mantener comunidades estables de micromamíferos. Más aún, el año de 1998 se caracterizó por una sequía prolongada, a la que se sumó la alta incidencia de incendios forestales en la Sierra del Ajusco (Ortiz Álvarez *et al.*, 2003), desde el mes de enero, que se prolongó hasta la época de lluvias; si bien no hubo fuego en el área de muestreo del PNCA, su efecto influyó en las zonas aledañas, ocasionando la disminución de animales.

Otra observación que surge de nuestros resultados es que el comportamiento temporal general de las dos localidades de muestreo está influido por la abundancia de los *Peromyscus*, ya que los valores de *M. mexicanus* y *S. saussurei*, las otras dos especies más numerosas en la captura, no variaron entre ellas, como tampoco lo hicieron los de *N. alstoni* y *R. chrysopsis*; este efecto de la abundancia de peromiscinos sobre otras especies de micromamíferos, ya ha sido mencionada en otros estudios (Kaufman y Kaufman, 1989). El predominio de los *P. melanotis* y de *P. difficilis* también es congruente con lo reportado por Navarro-Frías *et al.* (2007), ya que los peromiscinos, junto con *N. alstoni* y *R. chrysopsis*, dominan la composición de micromamíferos en varias zonas aledañas al área de estudio, particularmente aquellas cuya vegetación esta formada por bosques de coníferas (*Pinus* sp., *Abies* sp. – *Pinus* sp.), sujetas a diferentes estados de conservación. Al ser las especies más abundantes en el PNCA y el PNDL, *P. melanotis*, *P. difficilis* y *M. mexicanus* podrían servir como biomonitores de la depauperación y deterioro del hábitat. Por ejemplo, los cambios fisiológicos con que sus poblaciones enfrentan efectos adversos sobre su hábitat, ya han servido como evidencias para cuantificar el efecto de la contaminación atmosférica (Gómez Ugalde, 2003).

Asimismo, las especies que se encuentran en números más escasos (*e. g.*, la baja abundancia de todas las musarañas, con la excepción de *S. saussurei*, así como de todos los *Reithrodontomys*), pueden ser biomonitores más sensibles, siempre que se compruebe que tienen afinidades restringidas a ciertas condiciones ambientales. Por ejemplo, las musarañas, al ser más territoriales, y los ratones dorados, al mostrar mayores preferencias por ciertas condiciones del hábitat (Ramírez-Pulido *et al.*, 2004), son más sensibles a la perturbación y pueden servir como buenos indicadores de que el hábitat está en buenas condiciones. Sin embargo, a pesar de la diferencia en diversidad que arrojaron nuestros análisis, es posible que las especies que no se encontraron en alguno de los parques (*i. e.*, *N. mexicana*, *R. megalotis*, *S. oreopolus*), estén presentes en ambos, aunque quizá con diferente abundancia, de acuerdo a la altitud, tipo de vegetación, régimen de lluvias, entre otros, como señala el hecho de que este año capturamos una hembra de la rata forestal mexicana en el PNDL.

Ahora bien, se encontraron diferencias en cuanto a la composición de especies que se mencionan en otros trabajos para zonas cercanas a nuestra área de estudio, principalmente en el PNCA. Por ejemplo, los trabajos que se han realizado en el Cerro del Ajusco sobre diversos aspectos de la

ecología de *N. alstoni* (Canela-Rojo y Sánchez-Cordero, 1984; Sánchez-Hernández *et al.*, 1989; Sánchez-Cordero y Canela-Rojo, 1991; Chávez-Tapia y Gallardo-Villegas, 1993), destacan la abundancia de la especie. En particular, Canela-Rojo y Sánchez-Cordero (1984) y Sánchez-Cordero y Canela-Rojo (1991) resaltan el predominio de *N. alstoni* sobre *M. mexicanus*, *P. maniculatus* y *R. saturatus*. Por ejemplo, Sánchez-Cordero y Canela-Rojo (1991) mencionan que la captura de *N. alstoni* en el PNCA fluctuó entre el 34 y el 58% de su muestra, mientras que en la nuestra sólo alcanzó el 4.67% del total obtenido entre las dos localidades. Además, nosotros no identificamos a *P. maniculatus* en ninguna de las sesiones de trampeo y sólo encontramos tres individuos de *R. saturatus*.

También, en el trabajo de Sánchez-Cordero y Canela-Rojo (1991), *M. mexicanus* es la segunda especie en importancia numérica y sigue aproximadamente el mismo patrón de fluctuación que el de *N. alstoni*, con un pico de abundancia en la época de lluvia que se prolonga hasta el principio de la sequía. En cambio, en nuestros resultados, el metorito presenta un pico en la temporada de lluvias de 1996 y otro en la de secas de 1997 en el PNCA, mientras que sucede lo mismo en el PNDL, pero en 1997 y 1998. Esta especie no mostró preferencia selectiva por el hábitat particular de cada localidad, ya que los resultados muestran igual abundancia en los dos parques y su comportamiento, como el de *R. chrysopsis*, en el PNCA es oportunista, ya que al disminuir la densidad de los *Peromyscus*, tienden a incrementar las suyas. Sánchez-Cordero y Canela-Rojo (1991) no mencionan este comportamiento para el metorito en su trabajo.

Las diferencias entre los resultados de esos autores y los nuestros, señalan una distribución espacial relacionada con las diferencias de la vegetación (*i. e.*, composición del estrato arbóreo, mayor abundancia de formas arbóreas y predominio de zacatonal o de pastos blandos y herbáceas estacionales), entre las especies de pequeños roedores en todas las zonas en que han sido estudiadas dentro de la Sierra del Ajusco. La localidad en donde trabajaron Sánchez-Hernández *et al.* (1989), Canela-Rojo y Sánchez-Cordero (1984) y Sánchez-Cordero y Canela-Rojo (1991) en el Cerro del Ajusco se sitúa a 2850 m de altitud en un área no distante a nuestra zona de trabajo, de acuerdo con sus referencias. Por ende, la diferencia más notable es que nuestro muestreo se ubicó a 3180 m en el PNCA, mientras que en PNDL se realizó a los 2870 m; es decir, a 330 m y a sólo 20 m, respectivamente, por arriba del suyo y, en consecuencia, estos autores trabajaron en espacios más abiertos y poblados de zacatonal, mientras que este estudio se hizo en zonas boscosas en ambas localidades. De hecho, se conoce que *P. maniculatus* y *R. megalotis* son especies que se segregan a menor altitud en espacios abiertos con predominio de zacatonal, cuando coinciden con sus contrapartes ecológicas, *P. melanotis* y *R. chrysopsis*, las cuales son residentes de mayores alturas en donde se presentan bosques más cerrados con sotobosque arbustivo, herbáceas estacionales y pastos más blandos (Anderson, 1972; Ramírez-Pulido *et al.*, 2004).

Una segunda posibilidad para explicar la diferencia de nuestros datos con los de los autores mencionados en cuanto a la abundancia del ratón de los volcanes, así como a la ausencia de *P. maniculatus* y la magra presencia de *R. megalotis*, tendría que ver con un dramático descenso de sus poblaciones a lo largo de un poco más de una década. Es decir, el muestreo de Canela-Rojo y Sánchez-Cordero (1984) y de Sánchez-Cordero y Canela-Rojo (1991) fue antes de 1984, mientras



que el nuestro comenzó en 1995. Para probar esta segunda opción, sería necesario hacer muestreos *in situ* de captura recaptura intensiva en los diferentes tipos de vegetación, lo cual además permitiría corroborar la segregación ecológica-espacial de las especies analizadas *sensu* Anderson (1972), García-Estrada *et al.* (2002), Ramírez-Pulido *et al.* (2004) y Navarro-Frías *et al.* (2007).

Finalmente, en ese orden de ideas, es necesario revisar la presencia de algunas especies que aparecen en la literatura (Aranda *et al.*, 1980, 1995, 2002) para localidades cercanas a las que nosotros estudiamos, ya que a través de unos 10 años de trabajo (*i. e.*, 1995 a la fecha) no las hemos capturado. Estas especies incluyen a *Peromyscus hylocetes* [SIC], *Peromyscus truei* [SIC *gratus*], *Reithrodontomys fulvescens*, *R. sumichrasti*, *Baiomys musculus*, *B. taylori*, *Sigmodon leucotis* y *Liomys irroratus*, muchas de las cuales tienen preferencias por hábitats diferentes a la zona en que hemos trabajado (García-Estrada *et al.*, 2002; Navarro-Frías *et al.*, 2007).

CONCLUSIONES

El método utilizado permitió examinar las fluctuaciones de abundancia de micromamíferos terrestres en dos localidades de bosque templado, con base en un muestreo combinado con y sin reemplazo. Aunque este trabajo se consideraría preliminar para poder afinar las evidencias encontradas, es claro que la abundancia de los peromiscinos determina el comportamiento de las comunidades de micromamíferos terrestres en las localidades de estudio. Los resultados evidencian que las especies estudiadas muestran segregación espacial (*i. e.*, ausencia de algunas especies entre los sitios de muestreo, o bien, diferencias notables de su número entre éstos), además de que su abundancia se vio afectada por los incendios y sequías de 1998. Este tipo de estudios permite ubicar puntos clave para futuras investigaciones como sería el caso de corroborar la existencia de especies que no se encontraron en alguno de los parques, o bien, para determinar las preferencias de hábitat y las interacciones entre las especies.

AGRADECIMIENTOS

Al Biól. Jorge Gimete Leyva, del INEGI, por su apoyo en la descripción de la vegetación en las áreas de estudio. Al Sr. Juan Patiño Rodríguez, colaborador y amigo, por su desempeño en el trabajo de campo y de gabinete. A la Biól. Olga Moreno Ramos por su participación en el trabajo de campo y por su ayuda en la preparación de los ejemplares. A las autoridades civiles y, especialmente a los guardias forestales del Parque Nacional Desierto de los Leones, por el apoyo recibido durante el trabajo de campo. A los editores del libro y en especial a la Dra. Consuelo Lorenzo por su paciencia. A los revisores anónimos del trabajo por sus contribuciones para mejorarlo. Este proyecto fue parcialmente financiado por la División de Ciencias Biológicas y de la Salud (DCBS) de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (1996-2008 a ACC, ASM y JRP) y por el Programa de Mejoramiento del Profesorado, Secretaría de Educación

Pública (CA-27, CABMS, 2007-2009). El Biól. Vergara Huerta participó en la elaboración del manuscrito como alumno de la Maestría en Biología de la DCBS.

LITERATURA CITADA

- Abundis-Santamaría, A. y F. González-García. 2007. Propuesta de un protocolo para el monitoreo de la población de pavón (*Oreophasis derbianus*) en la Reserva de la biosfera El Triunfo, Chiapas. Pp. 26-34, in *Memorias del III Simposium Internacional sobre Oreophasis derbianus* (Cornejo, J. y E. Secaira, eds.). Comité Internacional para la Conservación de *Oreophasis derbianus* y su Habitat. Veracruz, México.
- Anderson, S. 1972. Mammals of Chihuahua, taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 148:149-410.
- Aranda, M., C. Martínez del Río Méndez, L. C. Colmenero Rolón y V. M. Magallón Solórzano. 1980. *Los Mamíferos de la Sierra del Ajusco*. Comisión Coordinadora para el Desarrollo Agropecuario del Departamento del Distrito Federal. México.
- Aranda, M., N. López Rivera y L. López de Buen. 1995. Hábitos alimenticios del coyote (*Canis latrans*) en la Sierra del Ajusco, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 87:99-109.
- Aranda, M., O. Rosas, J. J. Ríos y N. García. 2002. Análisis comparativo de la alimentación del gato montés (*Lynx rufus*) en dos diferentes ambientes en México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 65:89-99.
- Buckland, S. T., D. R. Anderson, K. P. B. Burnham y J. L. Laake. 1993. *Distance Sampling. Estimating Abundance of Biological Populations*. Chapman & Hall. London, UK.
- Buckland, S. T., I. B. J. Goudie y D. L. Borchers. 2004. Wildlife population assessment: past developments and future directions. *Biometrics*, 56(1):1-12.
- Burnham, K. P., D. R. Anderson y J. L. Laake. 1985. Efficiency and bias in strip and line transect sampling. *The Journal of Wildlife Management*, 49(4):1012-1018.
- Canela-Rojo, M. y V. Sánchez-Cordero. 1984. Patrón del área de actividad de *Neotomodon alstoni* (Rodentia: Cricetidae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 55:285-306.
- Chávez-Tapia, C. y R. Gallardo-Villegas. 1993. Demografía y reproducción de *Neotomodon alstoni* en la Sierra del Ajusco, México. Pp. 317-331, in *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México* (Medellín, R. A. y G. Ceballos, eds.). Publicaciones Especiales Vol. I. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México.
- DOF. 2004. Última Reforma al Nuevo Reglamento de la Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente. Publicado en el Diario Oficial de la Federación. *Diciembre 28 de 2006*.
- Enciso-de la Vega, S. 1992. Propuesta de nomenclatura estratigráfica para la Cuenca de México. *Revista del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 10(1):26-36.

- García, E. 1981. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. Offset Larios. Tercera edición. México, D. F., México.
- García-Estrada, C., M. L. Romero-Almaraz y C. Sánchez-Hernández. 2002. Comparisons of rodent communities in sites with different degrees of disturbance in a deciduous a forest of southeastern Morelos, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 85:153-168.
- Gómez Ugalde, R. M. 2003. *Efecto de la contaminación atmosférica en poblaciones de pequeños roedores silvestres*. Tesis de doctorado. Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología, Universidad de Barcelona, España.
- Gurney, W. S. C. y R. M. Nisbet. 1998. *Ecological Dynamics*. Oxford University Press, NY.
- Hall, E. R. 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley and Sons, Vol. 2:VI+601+ 1181+1-90, NY.
- Hintze, J. 2003. *NCSS 2000 User's guide*. Kaysville, UT, Number Cruncher Statistical Systems.
- Jones, C., W. J. McShea, M. J. Conroy y T. H. Kunz. 1996. Capturing mammals. Chap. 8, pp. 115-155, in *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Mammals* (Wilson, D. E., F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran and M. S. Foster, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Kaufman, D. W. y G. A. Kaufman. 1989. Population biology. Pp. 233-270, in *Advances in the study of Peromyscus (Rodentia)* (Kirkland, G. L. Jr. y J. N. Layne, eds.). Texas Tech University Press.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd ed. Addison Wesley Longman, Inc., Menlo Park, CA.
- Leopold, M. F., P. A. Wolf y J. van der Meer. 1992. The elusive harbour porpoise exposed: strip transect counts off southwertern Ireland. *Netherlands Journal of Sea Research*, 29(4):394-404.
- López-Forment, C. W. 1989. La situación actual de los mamíferos silvestres del Valle de México. Pp. 167-170, in *Ecología Urbana* (Gío-Argáez, R., I. Hernández-Ruíz y E. Sáinz-Hernández, comps.). Publicación Especial. Sociedad Mexicana de Historia Natural, México.
- McCormick, M. I. y J. H. Choat. 2004. Estimating total abundance of a large temperate reef fish using visual strip-transects. *Marine Biology*, 96(4):469-478.
- Medellin, R. A. y M. Equihua. 2002. Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural field in Chiapas. *Journal of Applied Ecology*, 35(1):13-23.
- Motulski, H. J. 1999. *Analyzing Data with GraphPath*. Prisma Software, Inc., San Diego, CA.
- Navarro-Frías, J., N. González-Ruíz y S. T. Álvarez-Castañeda. 2007. Los mamíferos silvestres de Milpa Alta, Distrito Federal: Lista actualizada y consideraciones para su conservación. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 23(3):103-124.
- Ortiz Álvarez, M. I., R. Vidal Sepeda, G. Gómez Rodríguez y R. Álvarez Béjar. 2003. Evaluación de las plumas de humo de los incendios forestales de 1998 en México y la utilidad de las imágenes NOAA-AVHRR. *Anales de Geografía de la Universidad Complutense*, 23:103-114.

- Polis, G. A., D. H. Wise, S. D. Hurd, F. Sanchez-Piñero, J. D. Wagner, C. Todd Jackson y J. D. Barnes. 1998. The interplay between natural history and field experimentation. Pp. 254-280, in *Experimental Ecology* (Resetarits, Jr., W. J. y J. Bernardo, eds.). Oxford University Press, NY.
- Ramírez-Pulido, J., I. Lira, S. Gaona, C. Müdespacher y A. Castro. 1989. *Manejo y Mantenimiento de Colecciones Mastozoológicas*. Universidad Autónoma Metropolitana. México.
- Ramírez-Pulido, J., A. Castro-Campillo y A. Salame-Méndez. 2004. Relación de Algunas Especies del Género *Reithrodontomys* (Rodentia: Muridae) en la Colección de Mamíferos de la UAMI. Cap. 34, Pp. 389-412, in *Contribuciones Mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa* (Sánchez-Cordero, V. y R. A. Medellín, eds.). Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 21:21-82.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. LIMUSA. México.
- Rojas-Martínez, A., M. Aguilar-López y O. Noguera-Cobos. 2007. Conflicto entre los sexos: ¿Cómo afecta a la distribución y abundancia de las especies? El caso del ratón de los Volcanes. *Herreriana Revista de Divulgación de la Ciencia*, 3(2):3-4.
- Salame-Méndez, A., J. Herrera-Muñoz, A. Castro-Campillo y J. Ramírez-Pulido. 2003. Valoración de esteroides sexuales en testículos de ratones juveniles de *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Muridae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural (3a época)*, 1:83-90.
- Salame-Méndez, A., A. Castro-Campillo, E. Mendieta-Márquez, I. H. Salgado-Ugarte, J. Herrera-Muñoz y J. Ramírez-Pulido. 2004. Evaluación estacional de la producción de esteroides sexuales en testículos del ratón de orejas oscuras (*Peromyscus melanotis* Allen y Chapman, 1897) de diferentes clases de edad. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 20(2):103-114.
- Salame-Méndez, A., J. Herrera-Muñoz, R. M. Viguera-Villaseñor, A. Castro-Campillo, E. Mendieta-Márquez y J. Ramírez-Pulido. 2005a. Descripción del perfil ontogénico de hormonas esteroides sexuales e intermediarios en testículos del ratón de orejas negras (*Peromyscus melanotis*, Allen y Chapman, 1897). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural (3a época)*, 2(1):193-199.
- Salame-Méndez, A., E. Mendieta-Márquez, J. Herrera-Muñoz, A. Castro-Campillo y J. Ramírez-Pulido. 2005b. Evaluación de la producción de hormonas esteroides en testículos y ovarios del ratón de las rocas (*Peromyscus difficilis felipensis*). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural (3a época)*, 2(1):200-206.
- Sanderson, S. L. y A. C. Solonsky. 1986. Comparison of a rapid visual and strip transect technique for censusing reef fish assemblages. *Bulletin of Marine Science*, 39(1):119-129.
- Sánchez-Hernández, C., Rojas-Martínez, A. E. y C. B. Chávez-Tapia. 1989. Fluctuación de la población de *Neotomodon alstoni alstoni* (Rodentia: Cricetinae) en la Sierra del Ajusco, México. Pp. 105-116, in *Ecología Urbana* (Gío-Argáez, R., I. Hernández Ruiz y E. Sáinz-Hernández, comps.). Volumen Especial. Sociedad Mexicana de Historia Natural, México.



- Sánchez-Cordero, V. y M. Canela-Rojo. 1991. Estudio poblacional de roedores en un bosque de pino del Eje Volcánico Transversal Mexicano. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 62:319-340.
- Southern, H. N. 1979. Population processes in small mammals. Chap. 2, Pp. 63-101, in *Ecology of Small Mammals* (Stoddart, D. M., ed.). Chapman and Hall. Cambridge University Press. London, UK.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th ed. Prentice-Hall, Inc. NJ.



APÉNDICE

Apéndice. Densidad ($\hat{D}$ = número de individuos / 2500 m²) estacional de micromamíferos terrestres en los Parques Nacionales Cumbres del Ajusco y Desierto de los Leones, conforme al año (AÑO), el bienio (BIENIO) y el conjunto de los cuatro años examinados (TODO). Sólo se incluyen especies con $n \geq 10$ de muestra total. P = primavera, V = verano O = otoño, I = invierno.

AÑO	Estación	PARQUE NACIONAL CUMBRES DEL AJUSCO						
		<i>P. melanotis</i> $\hat{D}$	<i>P. difficilis</i> $\hat{D}$	<i>N. alstoni</i> $\hat{D}$	<i>R. chrysopsis</i> $\hat{D}$	<i>M. mexicanus</i> $\hat{D}$	<i>S. saussurei</i> $\hat{D}$	Todas $\hat{D}$
1996	P	0.0032	0	0	0.0008	0	0	0.004
	V	0.0136	0	0.0016	0.0032	0.0104	0	0.0288
	O	0.02	0.0024	0.002	0.0028	0.0004	0.0008	0.0284
	I	0.0284	0.0148	0.0004	0	0.002	0	0.0456
1997	P	0.0112	0.0016	0.0008	0.0004	0	0.0028	0.0168
	V	0.0256	0	0	0	0.0032	0.0052	0.034
	O	0.0136	0.0008	0.0024	0	0.0036	0	0.0204
	I	0.0188	0.0032	0.0008	0	0.0068	0.0004	0.03
1998	P	0.0064	0.006	0	0	0.0016	0	0.014
	V	0.0112	0.0032	0.0012	0	0.0008	0	0.0164
	O	0.0044	0.008	0.0004	0	0.002	0	0.0148
	I	0.0116	0.0044	0	0.0032	0.0008	0	0.02
1999	P	0.0084	0.0028	0.0004	0	0	0.0016	0.0132
	V	0.0088	0.0024	0.0016	0	0	0	0.0128
Σ		0.1852	0.0496	0.0116	0.0104	0.0316	0.0108	0.2992

AÑO	Estación	PARQUE NACIONAL DESIERTO DE LOS LEONES						
		<i>P. melanotis</i> $\hat{D}$	<i>P. difficilis</i> $\hat{D}$	<i>N. alstoni</i> $\hat{D}$	<i>R. chrysopsis</i> $\hat{D}$	<i>M. mexicanus</i> $\hat{D}$	<i>S. saussurei</i> $\hat{D}$	Todas $\hat{D}$
1996	P	0.004	0	0.0048	0	0.0004	0	0.0092
	V	0.0036	0	0.0108	0	0.0008	0	0.0152
	O	0.0196	0.004	0.0032	0	0.0036	0.0004	0.0308
	I	0.0288	0.0108	0	0	0.002	0.0004	0.042
1997	P	0.0204	0.0036	0.0004	0.0004	0.004	0.0028	0.0316
	V	0.0168	0.0008	0	0.0004	0.008	0.0012	0.0272
	O	0.0112	0.0016	0.0008	0	0.0028	0.0004	0.0168
	I	0.0168	0.004	0	0	0.004	0.0016	0.0264
1998	P	0.0084	0.0044	0	0	0.004	0	0.0168
	V	0.0012	0.0164	0	0	0.0024	0	0.02
	O	0.0012	0.0284	0	0	0.0044	0.0004	0.0344
	I	0	0.0308	0.0004	0	0.0012	0.002	0.0344
1999	P	0.0004	0.0324	0	0.0004	0.0004	0	0.0336
	V	0	0.0156	0	0	0	0	0.0156
Σ		0.1324	0.1528	0.0204	0.0012	0.038	0.0208	0.3656

Apéndice.- Continuación

PARQUE NACIONAL CUMBRES DEL AJUSCO								
BIENIO	Estación	<i>P. melanotis</i>	<i>P. difficilis</i>	<i>N. alstoni</i>	<i>R. chrysopsis</i>	<i>M. mexicanus</i>	<i>S. saussurei</i>	Todas
		$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$
1996-97	P	0.0144	0.0016	0.0008	0.0012	0	0.0028	0.0208
	V	0.0392	0	0.0016	0.0032	0.0136	0.0052	0.0628
	O	0.0336	0.0032	0.0044	0.0028	0.004	0.0008	0.0488
	I	0.0472	0.018	0.0012	0	0.0088	0.0004	0.0756
	Σ	0.1344	0.0228	0.008	0.0072	0.0264	0.0092	0.208
1998-99	P	0.0148	0.0088	0.0004	0	0.0016	0.0016	0.0272
	V	0.02	0.0056	0.0028	0	0.0008	0	0.0292
	O	0.0044	0.008	0.0004	0	0.002	0	0.0148
	I	0.0116	0.0044	0	0.0032	0.0008	0	0.02
	Σ	0.0508	0.0268	0.0036	0.0032	0.0052	0.0016	0.0912
PARQUE NACIONAL DESIERTO DE LOS LEONES								
BIENIO	Estación	<i>P. melanotis</i>	<i>P. difficilis</i>	<i>N. alstoni</i>	<i>R. chrysopsis</i>	<i>M. mexicanus</i>	<i>S. saussurei</i>	Todas
		$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$
1996-97	P	0.0244	0.0036	0.0052	0.0004	0.0044	0.0028	0.0408
	V	0.0204	0.0008	0.0108	0.0004	0.0088	0.004	0.0452
	O	0.0308	0.0056	0.004	0	0.0064	0.0016	0.0484
	I	0.0456	0.0148	0	0	0.006	0.0032	0.0696
	Σ	0.1212	0.0248	0.02	0.0008	0.0256	0.0116	0.204
1998-99	P	0.0088	0.0368	0	0.0004	0.0044	0.0012	0.0516
	V	0.0012	0.032	0	0	0.0024	0.0044	0.04
	O	0.0012	0.0284	0	0	0.0044	0	0.034
	I	0	0.0308	0.0004	0	0.0012	0.0036	0.036
	Σ	0.0112	0.128	0.0004	0.0004	0.0124	0.0092	0.1616
PARQUE NACIONAL CUMBRES DEL AJUSCO								
TODO	Estación	<i>P. melanotis</i>	<i>P. difficilis</i>	<i>N. alstoni</i>	<i>R. chrysopsis</i>	<i>M. mexicanus</i>	<i>S. saussurei</i>	Todas
		$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$
1996-99	P	0.0292	0.0104	0.0016	0.0012	0.0044	0.0012	0.048
	V	0.0592	0.0056	0.0144	0.0032	0.0052	0.0044	0.092
	O	0.038	0.0112	0.006	0.0028	0.0008	0.0048	0.0636
	I	0.0588	0.0224	0.0096	0.0032	0.0004	0.0012	0.0956
	Σ	0.1852	0.0496	0.0316	0.0104	0.0108	0.0116	0.2992

Apéndice.- Continuación

TODO	Estación	PARQUE NACIONAL DESIERTO DE LOS LEONES						
		<i>P. melanotis</i>	<i>P. difficilis</i>	<i>N. alstoni</i>	<i>R. chrysopsis</i>	<i>M. mexicanus</i>	<i>S. saussurei</i>	Todas
		$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$
1996-99	P	0.0332	0.0404	0.0088	0.0008	0.004	0.0052	0.0924
	V	0.0216	0.0328	0.0112	0.0004	0.0084	0.0108	0.0852
	O	0.032	0.034	0.0108	0	0.0016	0.004	0.0824
	I	0.0456	0.0456	0.0072	0	0.0068	0.0004	0.1056
Σ		0.1324	0.1528	0.038	0.0012	0.0208	0.0204	0.3656
AMBOS PARQUES								
		$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$	$\hat{D}$
PNCA		0.1852	0.0496	0.0116	0.0104	0.0316	0.0108	0.2992
PNDL		0.1324	0.1528	0.0204	0.0012	0.038	0.0208	0.3656
TOTAL		0.3176	0.2024	0.032	0.0116	0.0696	0.0316	0.6648



DIVERSIDAD DE CUATRO ENSAMBLES DE MURCIÉLAGOS EN SAN MIGUEL CHIMALAPA, OAXACA, MÉXICO

José Luis García-García y Antonio Santos-Moreno

Laboratorio de Ecología Animal. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Hornos # 1003. CP 71230 Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, Oaxaca, México. CE: reylagarto_jl@hotmail.com (JLGG); asantasm90@hotmail.com (ASM).

Resumen. El presente trabajo describe los distintos componentes de la diversidad en los ensambles de murciélagos en cuatro tipos de vegetación, y las similitudes entre ellas en el municipio de San Miguel Chimalapa, en el sureste del estado de Oaxaca, México. El muestreo se realizó de julio de 2004 a mayo de 2005. Se capturaron 569 individuos pertenecientes a 24 especies, con una proporción importante de frugívoras de la familia Phyllostomidae. La aplicación de modelos asintóticos de acumulación de especies basados en individuos indicó que para tres de los ensambles que el mejor modelo es el de Chench. Para los cuatro casos los modelos indican que aún existen especies por registrar en la zona. No se encontró relación significativa entre la altitud y el número de especies, pero sí con la abundancia, sobre todo de especies frugívoras. La precipitación promedio mensual no mostró efecto significativo sobre la abundancia, pero sí con respecto a la diversidad alfa expresada por medio del índice de Shannon-Wiener. Cuatro especies estuvieron presentes en los cuatro tipos de vegetación, mientras que 13 estuvieron restringidas a sólo a uno. La similitud promedio de la fauna de murciélagos de los cuatro ensambles fue baja. Los resultados apoyan la hipótesis que la complejidad del hábitat y grado de conservación permiten la presencia de un número elevado de especies.

Palabras clave: Los Chimalapas, modelos de acumulación de especies, similitud de ensambles, *Phyllostomidae*.

Abstract. The present work describes the variation of the components of the diversity in ensembles of bats in four vegetation types, as well as their similarity in the municipality of San Miguel Chimalapa, in Southeastern Oaxaca, Mexico. The sampling was performed from July 2004 to May 2005. We caught 569 individuals, from 24 species, with a high proportion of frugivorous species of the family Phyllostomidae. The fitting of individual-based asymptotic cumulative species models showed the Clench model as the most appropriate for three bat ensembles, and there are still some species that remain to be recorded. The elevation does not have significant correlation with species number, but has significant correlation with the abundance, mainly of frugivorous species. The monthly average precipitation does not show significant correlation with the abundance, but was significantly correlated with alpha diversity, as measured by the Shannon-Wiener index. Four species were present in all the four ensembles, and 13 were restricted to only one. Average similarity among communities was low. Our results support the hypothesis that the



complexity of the habitat and the degree of conservation allow the presence of a greater number of bat species.

Keywords: Cumulative species models, Los Chimalapas, similarity ensembles, *Phyllostomatidae*.

INTRODUCCIÓN

El estado de Oaxaca, en el sureste de México posee una extraordinaria diversidad biológica, mayor incluso que otros países en Mesoamérica (Binford, 1989; Ramamoorthy *et al.*, 1993); entre las causas destaca la conjunción del dominio Neártico y Neotropical, que es más notable que en otra parte de México y representa, en el extremo sur, la distribución de muchos hábitat Neárticos (Escalante-Pliego *et al.*, 1993). Aunado a la convergencia de dos regiones, Oaxaca posee diversidad de hábitat de montaña y de tierras bajas, elementos de vertientes del Pacífico y Atlántico y valles interiores secos, produciendo una diversidad geográfica incomparable en el país (Peterson *et al.*, 2003a). Como resultado, se ha mencionado que posee 8 mil 431 especies de plantas vasculares que representan, aproximadamente, 40% de la flora vascular de México (García-Mendoza, 2004); posee 69 especies (27.2%) de peces endémicas al país (Martínez Ramírez *et al.*, 2004); 378 especies de anfibios y reptiles (Casas-Andreu *et al.*, 2004); 736 especies de aves, que representan 67% del total registrado para el país (Navarro *et al.*, 2004). En el caso de mamíferos, el mayor número de especies (192) de México se encuentra en Oaxaca (Alfaro *et al.*, 2005), incluyendo 84 de murciélagos (García-García *et al.*, 2007) representativas de siete familias. Una amplia extensión del estado aun permanece inexplorada, de modo que es de esperar que varias especies puedan registrarse. Por ejemplo, tres nuevas especies para la mastofauna oaxaqueña se han registrado en los últimos tres años (Alfaro *et al.*, 2005; Lira Torres y Sánchez-Cordero, 2006; García-García *et al.*, 2007).

Sin embargo, esta importante diversidad está sujeta a fuertes amenazas: en el caso de las aves, 195 especies están incluidas en alguna categoría de amenaza según la Norma Oficial Mexicana de especies amenazadas (SEMARNAT, 2002) y 26 en la lista de *Birdlife International* (2000), lo que coloca a Oaxaca como el estado con más especies amenazadas de este grupo (Navarro *et al.*, 2004). En el caso de los mamíferos, 30% de las especies y subespecies con presencia en Oaxaca están incluidas en alguna categoría de riesgo (SEMARNAT, 2002).

La enorme riqueza de especies en el estado de Oaxaca se presenta en hábitat de origen tropical, presentes en su mayoría en la región de Los Chimalapas en el extremo oriente de la entidad (Salas Morales *et al.*, 2001), esta zona se encuentra dentro de la Región Terrestre Prioritaria Selva Zoque-La Sepultura con una extensión de 11 mil 319 km² (Arriaga *et al.*, 2000). Los Chimalapas se caracterizan por una serie de cadenas montañosas y posee elevaciones de 100 a 2 mil 700 msnm (Salas Morales *et al.*, 2001). Junto con las áreas de Chajul (Chiapas) y Calakmul (Campeche) es considerada entre las grandes regiones tropicales prístinas de México y posee un impresionante número de tipos de vegetación, incluyendo bosque mesófilo de montaña, selva alta perennifolia,

selva mediana subperennifolia, bosque de pino-encino y selva baja caducifolia (Binford, 1989; Wendt, 1997; Salas Morales *et al.*, 2001). Los Chimalapas es considerada una región importante en aves (Arizmendi y Márquez, 2000), así como una Región Prioritaria Hidrológica (Arriaga *et al.*, 1998), situándola como un área de alta riqueza aún inexplorada y sujeta de conservación (Peterson *et al.*, 2003a, 2003b).

Debido a la importante cantidad de recursos naturales, la zona ha sido también (desde tiempo atrás) el centro de graves conflictos sociales, principalmente agrarios, por la tenencia de la tierra, razón que ha limitado la realización de investigaciones (Goodwin, 1969; Rowley, 1984; Binford, 1989; Russell, 1996; Arriaga *et al.*, 2002; Peterson *et al.*, 2003b). Hasta la fecha no existe ningún estudio ecológico de mamíferos para la zona, por lo tanto los objetivos de este trabajo son describir los componentes de la diversidad de murciélagos en cuatro tipos de vegetación, la similitud entre ellos y la relación de los componentes de la diversidad con la altitud y la precipitación en el municipio de San Miguel Chimalapa, Oaxaca.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio fue realizado en el municipio de San Miguel Chimalapa (16° 43' N y los 94° 45' W), ubicado en la región del Istmo de Tehuantepec (Fig. 1). El clima dominante en la región es calido húmedo, principalmente de tipo A (García, 1981). Los tipos de vegetación predominantes son las selvas bajas caducifolia (SBC) y subperennifolia (SMSP), bosques de pino-encino (BPE) y mesófilo de montaña (BMM), aunque también están presentes en menor proporción los bosques de pino, de encino y selva alta perennifolia. (Salas Morales *et al.*, 2001).

La SBC se ubica entre los 80 y 250 msnm de altitud (INEGI, 1985), con árboles que pueden alcanzar 8 m de altura; algunas especies registradas son *Plumeria rubra*, *Thevetia ovata*, *Heliotropium filiforme*, *Bursera glabrifolia*, *Croton ciliatoglandulosus* y *Malphigia glabra*. La SMSP se encuentra entre los 250 y 800 msnm de altitud (INEGI, 1985) y se ubica en el oriente del municipio con una extensión de aproximadamente 11 mil ha, ocupando 14.4% de la superficie de Los Chimalapas. Algunas especies presentes son *Pseudolmedia spuria*, *Calicophyllum candidissimum*, *Alchornea latifolia*, *Spondias radlkoferi*, *Bursera simaruba*, *Inga vera*, *Quassia amara*, *Guazuma ulmifolia* y *Apeiba tiborbou*.

El BPE se localiza a altitudes que van de los 800 a 1,300 msnm (INEGI, 1985), presenta uno o dos estratos arbóreos, donde el superior puede ser dominado por *Pinus*, *Quercus* o ambos. En cuanto a su composición florística se tienen pocos datos a pesar de su amplia distribución. El BMM se encuentra a altitudes de entre 1,300 y 2,000 msnm (INEGI, 1985) y ocupa una extensión aproximada de 7 mil ha en San Miguel Chimalapa y 13.5% de la superficie total de Los Chimalapas. El estrato arbóreo es dominado por especies de *Pinus sp.*, *Oreopanax sp.*, *Gilibertia sp.*, *Nectandra sp.* y otros miembros de la familia Lauraceae, *Clethra sp.*, *Podocarpus guatemalensis*, *Cyathea sp.* y *Liquidambar styraciflua*. Las epifitas son un elemento conspicuo y común.

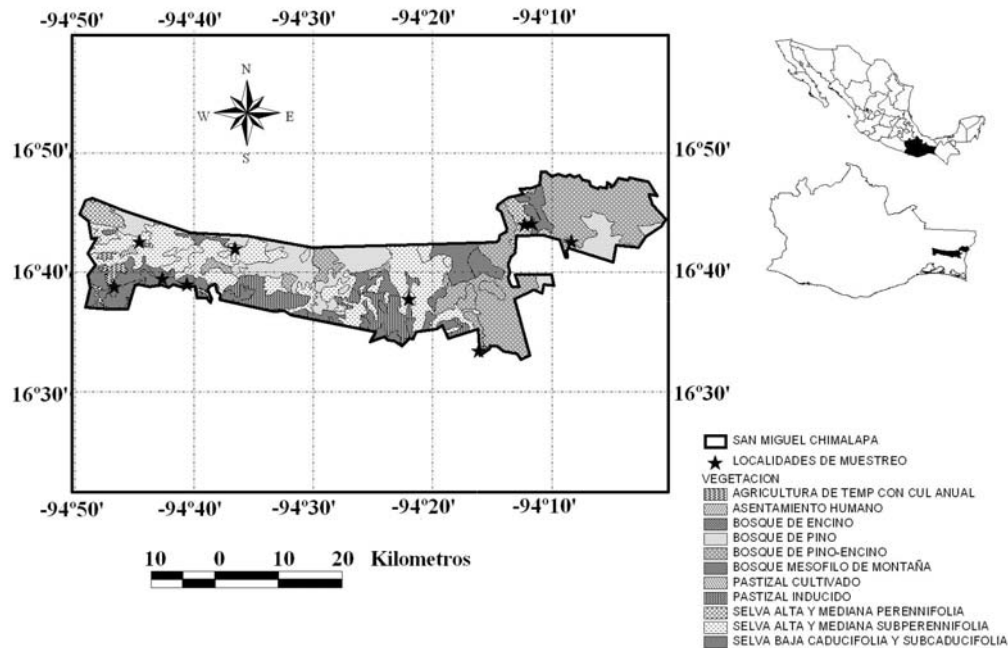


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio.

Colecta y análisis de datos

Se realizaron diez periodos de captura durante once meses, de julio de 2004 a mayo de 2005, en los cuales se visitaron once sitios, con un total de 46 noches y 552 horas de muestreo. Los murciélagos se capturaron con tres redes de niebla (12 m x 2.5 m, 16 m x 3.5 m y de 6 m x 2.5 m) establecidas cerca de fuentes de agua y senderos hechos por humanos. De cada espécimen capturado se registraron las longitudes del antebrazo, cola vertebral, pata derecha, oreja y longitud total; la masa corporal y la edad se determinó por el grado de osificación de las falanges observado a contra luz (De Blase y Martín, 1979; Anthony, 1988). La condición reproductiva de los machos se determinó observando los testículos, considerando como activos a aquellos que los tenían escrotados y como inactivos a los que tuvieran testículos abdominales. Las hembras que se consideraron como reproductivamente activas fueron las que se observaron preñadas o con evidencia de lactancia, por el contrario fueron consideradas como inactivas las que no presentaron estas características (Racey, 1988). Los ejemplares capturados fueron identificados con las claves especializadas (Hall, 1981; Álvarez *et al.*, 1994; Medellín *et al.*, 1997) y en la nomenclatura se siguió a Simmons (2005).

Para evaluar si el esfuerzo de captura fue suficiente para alcanzar una estimación aceptable de la riqueza de especies se elaboraron curvas de acumulación de especies basadas en individuos

(Gotelli y Collwel, 2001) para cada uno de los tipos de vegetación. Las curvas se obtuvieron mediante la elaboración de una matriz de presencia-ausencia que se aleatorizó 100 veces para eliminar el efecto del orden específico en que ingresan los datos en la construcción de las curvas, este procedimiento se realizó con el programa EstimateS (Colwell, 2000). Los datos aleatorizados fueron ajustados a dos modelos asintóticos: el primero fue el de Clench que es recomendado para taxa poco conocidas y áreas relativamente grandes, el segundo modelo fue el Exponencial, que se recomienda para taxa bien conocidas y áreas relativamente pequeñas (Díaz-Francés y Soberón, 2005; Soberón y Llorente, 1993). Estos modelos fueron evaluados por medio del programa Species Accumulation (Díaz-Francés y Gorostiza, 2002; Díaz-Francés y Soberón, 2005), que usa relaciones de máxima verosimilitud entre los modelos candidatos para seleccionar el mejor y, adicionalmente, calcula el número que representa la asíntota y los parámetros de cada modelo. Aunque el programa tiene, además de los dos modelos mencionados, el Logarítmico que no es asintótico (Soberón y Llorente, 1993), por lo que en el análisis de los datos únicamente se evaluó la bondad de ajuste de los dos primeros. En los casos en que no se alcanzó la asíntota se estimó el esfuerzo de colecta (número de individuos) requerido para alcanzar 95% del valor asintótico (Soberón y Llorente, 1993).

Los componentes de la diversidad estudiados fueron el número de especies, la dominancia, la equitatividad y abundancia (Magurran, 1988). Se calculó el índice de Shannon (H'), y la significancia de la diferencia en este valor entre todas las combinaciones de pares de tipos de vegetación, se estudio con la prueba t-Student modificada de Hutchenson (1970). Se obtuvo el índice de equidad o equitatividad de Pielou (J') que mide la proporción de la diversidad observada en relación con la máxima diversidad esperada (H_{max} ; Moreno, 2001). La dominancia se estimó por medio del índice modificado por McNaughton (1967). La similitud entre ensambles se estudió por medio del coeficiente de Jaccard (Magurran, 1988; Sánchez y López, 1988); estos cálculos se realizaron con el programa biodiv (Baev y Penev, 1995). Moreno (2001) y Magurran (1988) presentan las fórmulas correspondientes y el desarrollo de los cálculos con ejemplos reales. Adicionalmente se estudió la correlación entre los componentes de la diversidad versus la altitud y la precipitación pluvial promedio mensual por medio del coeficiente de correlación de Spearman (Zar, 1999). Los datos de precipitación fueron obtenidos por una base de datos del Servicio Meteorológico Nacional de 10 años (1984 a 1993) de la estación meteorológica San Miguel Chimalapa (94° 25'N, 16° 44'W) ubicada en la cabecera municipal de la zona de estudio a una altura de 280 msnm y de la estación Santa María Chimalapa (94° 41'N, 16° 54'W) ubicada a 22.8 km de la zona de estudio y a una altura de 650 msnm (Servicio Meteorológico Nacional, 2000). No se pudieron obtener datos recientes ya que las estaciones dejaron de funcionar en 1993 y no existen otras cercanas. Estos datos indican que la temporada seca comprende de los meses de diciembre a mayo (precipitación mensual promedio de 50.64 mm $\pm$ 33.48) y la lluviosa va de junio a noviembre (199.71 mm $\pm$ 62.77).

RESULTADOS

El esfuerzo de muestreo total fue de 22,908 metros de red por hora (mrh); el mayor se realizó en el BMM con 5,478 mrh, seguido de la SBC con 5,040 y por último el BPE y la SMSP con 4,980 ambos. Con el esfuerzo de muestreo total se registraron 24 especies de murciélagos en el municipio pertenecientes a 18 géneros y cinco familias (Cuadro 1): Phyllostomidae (15 sp), Vespertilionidae (3 sp), Molossidae (3 sp), Mormoopidae (2 sp) y Emballonuridae (1 sp).

El mejor modelo para el BMM, el BPE y la SMSP fue el de Clench, mientras que para la SBC fue el Exponencial (Cuadro 2; Fig. 2). En todos los casos el mejor modelo fue sólo ligeramente superior al segundo. Las diferencias fluctuaron de 1.14 (BPE) a 1.96 (SBC), es decir, que por ejemplo en el caso del BPE, el modelo de Clench, que fue el mejor, proporciona un ajuste a los datos sólo 1.14 veces mejor que el Exponencial. De acuerdo con la estimación de los valores asintóticos (Cuadro 2), aún faltan por registrar cuatro especies en el BMM, cinco en el BPE, una en la SBC y dos en la SMSP. El número de individuos adicionales requeridos para alcanzar 95% del valor asintótico en los tipos de vegetación es de 252 ejemplares (BMM), 492 (BPE) y 290 (SMSP). En el caso de la SBC los 161 ejemplares colectados sobrepasan los 91 estimados para alcanzar 95% de la asíntota.

Un total de 18 especies son de afinidad Neotropical, cuatro Neártica y una es de origen Mesoamericana y *Glossophaga morenoi* endémica de México. Además destaca la presencia de *Eptesicus brasiliensis*, que representa el segundo registro de la especie en el estado (García-García *et al.*, 2007). El tipo de vegetación con mayor número de especies fue el BPE con 14, seguido por la SBC con 12, la SMSP con 11 y finalmente el BMM con nueve. El mes con mayor número de especies capturadas fue enero, mientras que en abril se registró el número más bajo. No se encontró correlación estadísticamente significativa entre la altitud y el número de especies ($r = 0.08$; $P = 0.7$), ni entre esta última y la precipitación promedio mensual ($r = 0.005$; $P = 0.8$).

De los 569 individuos capturados destaca, por su abundancia, *Artibeus jamaicensis*, con 277 individuos, que constituyen 48.68% del total, seguida de *Sturnira lilium* con 67 (11.77%), *Artibeus intermedius* con 55 (9.66%), *Glossophaga soricina* con 40 (7.02%), *G. morenoi* con 32 (5.62%) y *Carollia sowelli* con 31 (5.44%). Las seis especies anteriores representan en conjunto más de 87% del total de individuos registrados. La mayor cantidad de ejemplares capturados fueron en la SMSP con 283 (49.7%), seguida de la SBC con 161 (28.3%), el BPE con 84 (14.7%) y finalmente BMM con 41 (7.2%). La abundancia estuvo inversamente correlacionada con la altitud, aunque no de manera significativa ($r = 0.55$; $P = 0.2$). La mayor cantidad de capturas se registró en los meses de octubre y febrero debido principalmente a *A. jamaicensis* que representó 61% y 60%, respectivamente.

Solamente *A. toltecus* es dominante en el BMM, mientras que *A. jamaicensis* lo es para el resto de los hábitat con más de 60% de la abundancia (Cuadro 3). La mayor diversidad se encontró en el BPE ($H' = 1.97$), seguido del BMM ($H' = 1.69$), la SBC ($H' = 1.68$) y, por último, la SMSP ($H' = 1.31$), aunque estas diferencias no fueron estadísticamente significativas ($t = 0.01$, $P = 0.03$). Los valores del índice de Shannon-Wiener no estuvieron significativamente correlacionados con la elevación ($r = 0.13$; $P = 0.63$); la diversidad en condiciones de igualdad máxima de abundancias

Cuadro 1. Listado de especies registradas (nomenclatura según Simmons, 2005) y su abundancia por tipo de vegetación.

	BMM	BPE	SMSP	SBC	Total
Familia Emballonuridae Gervais, 1855					
<i>Saccopteryx bilineata</i> (Temminck, 1838)	0	0	0	2	2
Familia Phyllostomidae Gray, 1825					
Subfamilia Desmodontinae Bonaparte, 1845					
<i>Desmodus rotundus</i> (E. Geoffroy, 1810)	0	2	5	1	8
Subfamilia Glossophaginae Bonaparte, 1845					
<i>Anoura geoffroyi</i> Gray, 1838	0	3	0	0	3
<i>Glossophaga morenoi</i> Martínez y Villa-R., 1938	0	0	17	15	32
<i>Glossophaga soricina</i> (Pallas, 1766)	2	2	33	3	40
<i>Hylonycteris underwoodi</i> Thomas, 1903	0	0	1	0	1
Subfamilia Phyllostominae Gray, 1825					
<i>Phyllostomus discolor</i> Wagner, 1843	0	2	0	1	3
Subfamilia Carolliinae Miller, 1924					
<i>Carollia sowelli</i> Baker, Solari y Hoffmann, 2002	4	0	18	9	31
<i>Carollia perspicillata</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	0	0	1
Subfamilia Stenodermatinae Gervais, 1856					
<i>Sturnira lilum</i> (E. Geoffroy, 1810)	10	19	13	25	67
<i>Sturnira ludovici</i> Anthony, 1924	0	3	0	0	3
<i>Artibeus jamaicensis</i> Leach, 1981	3	31	183	60	277
<i>Artibeus lituratus</i> (Olfers, 1818)	2	9	2	42	55
<i>Artibeus toltecus</i> (Saussure, 1860)	17	6	0	0	23
<i>Centurio senex</i> Gray, 1842	0	0	0	1	1
<i>Uroderma bilobatum</i> Peters, 1866	1	1	0	1	3
Familia Mormoopidae Saussure, 1860					
<i>Pteronotus davyi</i> Gray, 1838	0	0	3	1	4
<i>Pteronotus parnellii</i> (Gray, 1843)	0	0	3	0	3
Familia Molossidae					
<i>Eumops undecimatus</i> Goodwin, 1940	0	0	1	0	1
<i>Molossus rufus</i> E. Geoffroy, 1805	0	0	5	0	5
<i>Tadarida brasiliensis</i> (L. Geoffroy, 1824)	0	3	0	0	3
Familia Vespertilionidae					
Subfamilia Vespertilioninae Gray, 1821					
<i>Eptesicus brasiliensis</i> (Desmarest, 1819)	1	0	0	0	1
<i>Rhogeessa tumida</i> H. Allen, 1866	0	1	0	0	1
Subfamilia Myotisinae					
<i>Myotis californicus</i> (Audubon y Bachman, 1842)	0	1	0	0	1
Total	41	84	283	161	569
Número de especies	9	14	11	12	24
Número de sitios muestreados	2	3	2	4	11
Número de noches	11	10	10	15	46
Metros de red por hora	5,478	4,980	4,980	5,040	22,908

Cuadro 2. Parámetros y elementos de selección de los modelos asintóticos de acumulación de especies Exponencial y de Clench para los ensambles de murciélagos de cuatro tipos de vegetación. En todos los casos el primer modelo para cada tipo de vegetación es el mejor candidato. LR = relación de verosimilitudes entre el mejor modelo y el segundo modelo candidato; a y b = parámetros ajustados; asíntota=a/b.

	Modelo	Verosimilitud	LR	1/LR	a	b	Asíntota	Núm. de individuos necesarios para 95% de la asíntota
BMM	Clench	143.34	1.00	1.00	0.79	0.06	13.00	293.02
	Exponencial	114.67	0.79	1.26	0.59	0.06	10.00	47.76
BPE	Clench	262.81	1.00	1.00	0.62	0.03	19.00	576.05
	Exponencial	231.39	0.87	1.14	0.53	0.04	15.00	84.88
SMSP	Clench	84.97	1.00	1.00	0.40	0.03	13.00	573.29
	Exponencial	-56.98	----	----	0.31	0.03	12.00	115.99
SBC	Exponencial	445.46	1.00	1.00	0.42	0.03	13.00	91.77
	Clench	226.34	0.50	1.96	0.70	0.06	13.00	326.45

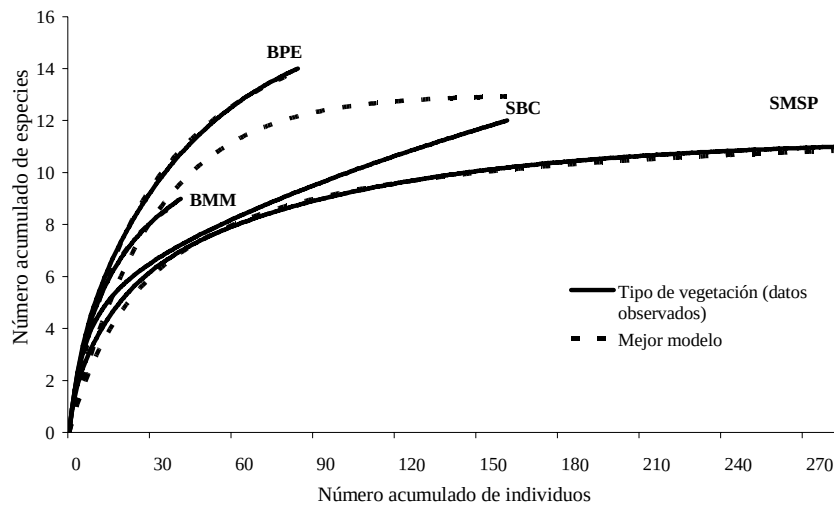


Figura 2. Curva de acumulación de especies observadas y representación gráfica del mejor modelo de acumulación de especies.

(H_{max}), es decir, suponiendo que todas las especies de la muestra tuviesen las mismas abundancias para el BPE fue de 2.63, después le sigue la SBC con 2.48, SMSP con 2.39 y BMM con 2.19 (Cuadro 3A). Los valores de diversidad fluctuaron de 1.89 en enero a 0.39 en abril; el H_{max} de enero fue de 2.39. Noviembre es el mes que mostró el valor más alto de equitatividad, 0.84 y abril fue en el que se observó el menor valor, 0.28. Comparando la diversidad mensual con los valores de precipitación (Fig. 3), se observó que los meses de mayor diversidad presentan las precipitaciones más bajas (menor de 50 mm). Los valores del índice de Shannon-Wiener y la precipitación manifiestan una relación directamente proporcional, pero no fue alta ni significativa ($r = 0.17$; $P = 0.7$).

Cuadro 3. A. Resumen de parámetros de diversidad de ensambles de murciélagos de cuatro tipos de vegetación. Riqueza es especies (S), Índice de diversidad de Shanon-Wiener (H'), valor máximo de H' (H'_{max}), equitatividad (J'), dominancia (d) y especie más abundante. B. Relación entre ensambles por tipo de vegetación. Los valores de la diagonal principal muestran el número de especies exclusivas de cada ensamble y los que aparecen por arriba corresponden al índice de similitud de Jaccard (porcentaje).

A		Tipo de Vegetación			
Parámetro	BMM	BPE	SBC	SMSP	Paisaje
S	9	14	12	11	24
H'	1.69	1.97	1.68	1.31	1.87
H _{max}	2.19	2.63	2.48	2.39	3.17
J'	0.77	0.74	0.67	0.54	0.59
D	65.85	59.52	63.35	76.32	60.45
Especie dominante	<i>A. toltecus</i>	<i>A. jamaicensis</i>	<i>A. jamaicensis</i>	<i>A. jamaicensis</i>	<i>A. jamaicensis</i>
B					
Vegetación	BMM	BPE	SBC	SMSP	
BMM	2	35.29	40	33.33	
BPE		5	36.84	25	
SBC			3	53.33	
SMSP				2	

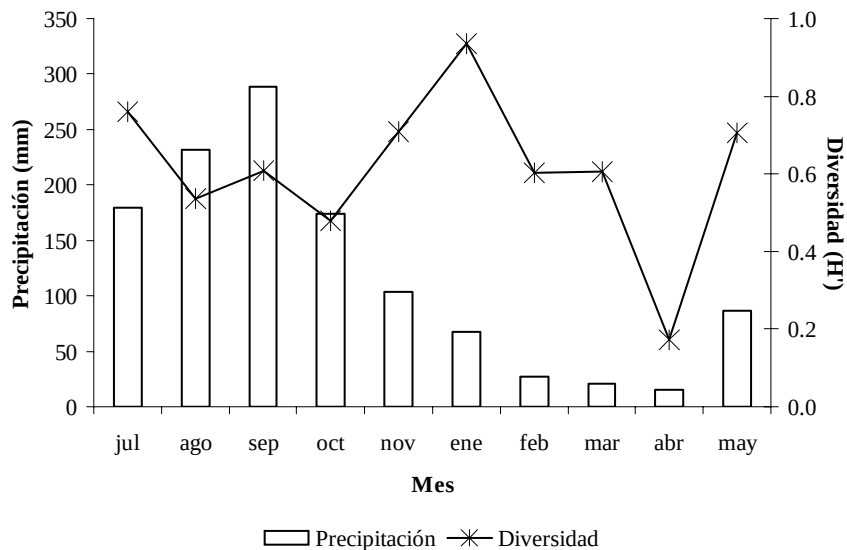


Figura 3. Relación entre diversidad de murciélagos expresada con el índice de Shannon-Weiner (H') y la precipitación media mensual y su variación a través del tiempo.



De las 24 especies registradas durante el estudio, sólo cuatro (16.16%) se presentaron en los cuatro tipos de vegetación, mientras que 13 (54.16%) estuvieron restringidas sólo a uno de ellos, sobresaliendo en este aspecto el BPE con cinco especies exclusivas (Cuadro 3B), lo que representa 35.74% de su riqueza de especies y 20.83% del total registrado en los cuatro tipos de vegetación. La similitud promedio de la fauna de murciélagos de los cuatro ensambles expresada por medio del índice de similitud de Jaccard fue de 37.29% con la SMSP y la SBC como las más similares (53.33%), mientras que el BPE y la SMSP fueron las que mostraron el mayor grado de diferenciación en su composición con un 25% de similitud (Cuadro 3B).

DISCUSIÓN

El modelo de Clench es una estimación optimista del número de especies presentes en una zona específica, mientras que el Exponencial y Logarítmico ofrece una estimación más conservadora (Díaz-Francés y Soberón, 2005; Moreno y Halffter, 2000; Soberón y Llorente, 1993). En los casos de la SBC y SMSP puede considerarse que los números de especies registrados (Cuadro 3) son estimaciones confiables, satisfactorias del número real presente en cada una. Sin embargo, para el BMM y el BPE y, por lo tanto, para la zona en su conjunto, los números observados de especies deben considerarse como una subestimación de lo real.

Una diferencia del análisis de la acumulación de especies aplicada en este estudio es que la curva y después los modelos de acumulación están basados en la acumulación de individuos, a diferencia de otros en que se construyen a partir de muestras, expresadas en distintas formas, como periodos de captura (Briones-Salas *et al.*, 2005) o noches de muestreo (Medellín, 1993; Moreno y Halffter, 2000). Las estimaciones basadas en individuos son más adecuadas porque las curvas basadas en muestras agregan ejemplares, que se ubican cercanos en el espacio o consecutivos en el tiempo. Cualquier autocorrelación espacial o temporal puede provocar que especies u otros taxa se registren en forma no aleatoria entre las muestras. Como consecuencia, cuando un grupo de muestras se empiezan a acumular para la construcción de las curvas y modelos, se puede observar una menor representación de especies que las registradas por número igual de individuos muestreados aleatoria e independientemente en el mismo hábitat (Gotelli y Collwel, 2001). El procedimiento de selección de modelos permite determinar el que mejor se ajusta a los datos observados y proveen un marco teórico confiable (Díaz-Francés y Gorostiza, 2002; Díaz-Francés y Soberón, 2005; Montiel *et al.*, 2006).

Por otra parte, la captura de ejemplares se realizó únicamente por medio de redes de niebla, que son el medio más eficaz para capturar murciélagos a ras de suelo (Tuttle, 1976; Kunz *et al.*, 1996); sin embargo, se ha documentado ampliamente que estos dispositivos tienen un fuerte sesgo hacia la captura de especies de filostómidos, mientras que las de otras familias son registradas y capturadas con mayor frecuencia con otros tipos de dispositivos, como las trampas de arpa, de mano y detectores ultrasónicos (Tuttle, 1976; La Val y Fintch, 1977; O'farrell y Miller, 1999). Es probable que las especies aún no registradas predichas por los modelos (Cuadro 2) pudieran ser

de estas familias poco susceptibles a captura por medio de redes de niebla.

Las 24 especies de murciélagos registradas en San Miguel Chimalapa representan 28.57% de las 84 de todo el estado de Oaxaca y hacen de la zona el lugar con mayor número conocido de especies en la entidad. Por ejemplo en la Sierra Mazateca se registraron 23 especies (Briones-Salas *et al.*, 2005), en la Sierra Norte 23 (Calderón, 2000) y en La Costa 18 (Hernández-Chávez, 2003). Además de presentar un número mayor de especies, el análisis de datos de los ensambles de San Miguel Chimalapa indica que aún no se ha llegado al número asintótico de especies, es decir, que aún faltan por registrar nuevas especies en la zona, mientras que en los otros estudios en Oaxaca, además de contar con un número menor de especies, los análisis indican que se ha alcanzado ya el valor asintótico, por lo que es poco probable que se adicionen otras especies a esos ensambles. Al nivel nacional el valor puede ser considerado como moderado si se considera, por ejemplo, que en la Estación de Biología Chajul, Chiapas se han registrado 50 (Medellín, 1993) o en el Valle de Tehucán-Cuicatlán con 34 (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996).

De las 24 especies registradas, seis representan 91% de todas las capturas; las dominantes en los cuatro ensambles son de la familia Phyllostomidae (*Artibeus jamaicensis*, *A. toltecus* y *S. lilium*), esto es similar a lo encontrado en otras zonas de la región Neotropical (Medellín, 1993; Calderón, 2000; Hernández-Chávez, 2003; Briones-Salas *et al.*, 2005).

La falta de correlación entre el número de especies, la elevación y la precipitación también han sido observadas en ensambles de murciélagos en la Sierra Mazateca (Sánchez-Cordero, 2001). En el caso de la elevación, la falta de correlación probablemente se debe a que para los murciélagos, la temperatura es la variable ambiental más importante (Arita, 1993). Aunque se esperaría que hubiera correlación significativa entre el número de especies y la precipitación porque la lluvia es un factor relacionado con la disponibilidad de alimento (Opler *et al.*, 1976), el cual es relevante para estos animales (Rosenzweig, 1992); sin embargo, los datos no apoyan esta relevancia.

La relación inversa entre la abundancia y la altitud también se ha observado en otras zonas (Navarro y León-Paniagua, 1995; Briones-Salas *et al.*, 2005) y probablemente se debe a la mayor productividad y disponibilidad de frutos en las zonas de baja elevación, considerando la mayor abundancia de especies de filostómidos, que son principalmente frugívoras.

Los valores de diversidad obtenidos en este trabajo son moderados en comparación con los observados en ensambles de murciélagos en otros ambientes, por ejemplo la SBC en la Península de Yucatán ($H' = 2.397$; Sosa-Escalante, 1997), selva alta perennifolia en Chajul, Chiapas (2.8; Medellín, 1993), BPE y BMM en Oaxaca (2.29 y 1.9, respectivamente; Briones-Salas *et al.*, 2005) y comparables a los observados en BPE y BMM en Jalisco (1.78 y 1.55, respectivamente; Iñiguez, 1993).

Las similitudes entre ensambles (Cuadro 3) indica que en todos los casos se trata de muestras de faunas distintas, si se considera el valor crítico de 66.6% de similitud propuesto por Sánchez y López (1988) para dos faunas similares. Esto parece contradictorio si se considera, por una parte, que la escala geográfica es relativamente pequeña y, por otra, la elevada vagilidad de los murciélagos, característica que les permite recorrer grandes distancias incluso en una sola noche. La comparación de los índices de diversidad indicaron que no existen diferencias entre los cuatro



ensambles estudiados; sin embargo, la cantidad de especies exclusivas de un solo tipo de vegetación sugiere que hay una considerable heterogeneidad en la composición de especies para cada ensamble, lo cual fue probablemente oscurecido por la elevada abundancia de unas cuantas especies de filostómidos presentes en todos los ensambles. Además, estas especies exclusivas fueron registradas con abundancias bajas: de las once restringidas a un solo tipo de vegetación, seis estuvieron representadas por solo un ejemplar y del resto, la más abundante (*Molossus rufus*), estuvo representada únicamente por cinco ejemplares.

CONCLUSIONES

La región de Los Chimalapas se ha caracterizado por una larga historia de conflictos sociales, principalmente por tenencia de la tierra. Como consecuencia de ello, y a pesar del interés de la comunidad científica por el estudio de su biota, se han realizado muy pocos estudios ecológicos. El presente trabajo documenta a la zona estudiada como la de mayor número conocido de especies de murciélagos en el estado, a pesar de que el análisis indica la existencia de especies por registrar, por lo que es necesaria la elaboración de más estudios. Por otra parte destaca la importancia de evaluar la representatividad del muestreo con modelos de acumulación de especies basados en individuos como unidad de esfuerzo de colecta, más que periodos de muestreo, número de noches de recolecta u otras medidas de uso común. Asimismo, la puesta en marcha de estrategias o criterios de selección de modelos asintóticos de acumulación, como el de relaciones de máxima verosimilitud, permite dar mayor objetividad en la determinación del grado de representatividad de los inventarios. La presencia de un elevado número de especies de filostómidos confirma la importancia de este grupo en los ensambles de regiones Neotropicales.

AGRADECIMIENTOS

El Instituto Politécnico Nacional proporcionó apoyo económico (proyectos CGPI-20060322 y SIP-20070826). A las autoridades de San Miguel Chimalapa por permitirnos el ingreso a la comunidad y a la gente de cada una de las localidades por brindarnos las facilidades para realizar el trabajo de campo. A. Alfaro E., G. González Pérez y E. Allen proporcionaron valiosos comentarios a versiones preliminares del documento. Muy especialmente a C. Lorenzo y E. Espinosa por su amable invitación a participar en esta obra y a dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios y sugerencias.

LITERATURA CITADA

Alfaro, A. M., J. L. García-García y A. Santos-Moreno. 2005. The false vampire bat *Vampyrum*

- spectrum* in Oaxaca, México. *Bat Research News*, 46:145-146.
- Álvarez, T., S. T. Álvarez-Castañeda y J. C. López Vidal. 1994. *Claves para murciélagos mexicanos*. Instituto Politécnico Nacional. México, DF.
- Anthony, E. L. P. 1988. Age determination in bats. Pp. 47-57, in *Ecological and behavioural methods for the study of bats* (Kunz, T. H. ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, DC.
- Arita, H. T. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México. Pp. 109-125, in *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. A. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología A. C. México, DF.
- Arizmendi, M. C. y L. Márquez (eds.). 2000. *Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves en México (AICA's)*. CIPAMEX-CONABIO-CCA-FMCN, México, DF.
- Arriaga, L., V. Aguilar y J. Alcocer. 2002. *Aguas continentales y diversidad biológica de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, DF.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coords.). 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México, DF.
- Arriaga Cabrera, L., V. Aguilar Sierra, J. Alcocer Durand, R. Jiménez Rosenberg, E. Muñoz López y E. Vázquez Domínguez (eds.). 1998. *Regiones hidrológicas prioritarias. Escala de trabajo 1:4 000 000*. Segunda edición. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, DF.
- Baev, P. y L. Penev. 1995. *BIODIV. Program for Calculating Biological Diversity Parameters, Similarity, Niche Overlap, and Cluster Analysis Version 5.1*. Pensoft. Sofía, Moscow.
- Binford, L. C. 1989. A distributional survey of the birds of the Mexican state of Oaxaca. *Ornithological Monographs*, 43:1-405.
- Birdlife International. 2000. *Threatened birds of the World*. Lynx editions. Barcelona y Cambridge.
- Briones-Salas, M., V. Sánchez-Cordero y A. Santos-Moreno. 2005. Diversidad de murciélagos en el gradiente altitudinal de la Sierra Mazateca, Oaxaca, México, Pp. 65-74, in *Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa* (Sánchez-Cordero, V. y R. A. Medellín, eds.). Instituto de Biología-Instituto de Ecología-UNAM, México DF.
- Calderón, P. J. M. 2000. *Diversidad y estructura de comunidades de Quirópteros en Ixtlán, sierra norte de Oaxaca*. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. México.
- Casas-Andreu, G., F. R. Méndez-De la Cruz y X. Aguilar-Miguel. 2004. Anfibios y reptiles. Pp. 375-390, in *Biodiversidad de Oaxaca* (García-Mendoza, A. J., M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas, eds.). Instituto de Biología-UNAM/Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund. México.
- Colwell, R. K. 2000. *EstimateS versión 6.0b1*. Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, USA.
- De Blase, A. F. y R. E. Martín. 1979. *Manual of Mammalogy, Anatomy and Natural History*. W. M. C. Brown Co. Publishers.
- Díaz-Francis, E. y L. G. Gorostiza. 2002. Inference and model comparison for species accumula-

- tion functions using approximating pure-birth processes. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 7:29-43.
- Díaz-Francés, E. y J. Soberón. 2005. Statistical estimation and model selection of species-accumulation functions. *Conservation Biology*, 19:569-573.
- Escalante-Pliego, P., A. G. Navarro-Sigüenza y A. T. Peterson. 1993. A geographic, historical, and ecological analysis of avian diversity in Mexico. Pp. 281-307, in *Biological diversity of Mexico: origins and Distribution* (Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa, eds.). Oxford University Press, New York.
- García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. 3a. ed., Instituto de Geografía-UNAM, México, DF.
- García-García, J. L., A. Santos-Moreno, A. Ma. Alfaro y A. Soto-Centeno. 2007. Noteworthy records of *Eptesicus brasiliensis* (*Vespertilionidae*) from Oaxaca, México. *Bat Research News*, 48:5-6.
- García-Mendoza, A. J. 2004. Integración del conocimiento florístico del estado. Pp. 305-325, in *Biodiversidad de Oaxaca* (García-Mendoza, A. J., M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas, eds.). Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México.
- Goodwin, G. G. 1969. Mammals from the state of Oaxaca, Mexico, in the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 141:1-269.
- Gotelli, N. J y R. K. Collwel. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4:379-391.
- Hall, R. E. 1981. *The mammals of North America*. John Wiley and Sons, vol. 1. New York.
- Hernández-Chávez, B. R. 2003. *Estructura y diversidad de la comunidad de murciélagos de la cuenca del Río Zimatán en la Costa de Oaxaca*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala-Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Hutchenson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*, 29: 151-154.
- INEGI, 1985. *Carta topográfica de Juchitán E15-10 y D15-11 escala 1:250000*.
- Iñiguez, L. I. 1993. Patrones Ecológicos en la comunidad de murciélagos de la Sierra de Manantlán. Pp. 355-370, in *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. A. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de mastozoología A. C. México DF.
- Kunz, T. H., C. R. Tidemann y G. C. Richards. 1996. Small Volant mammals. Pp. 122-155, in *Measuring and Monitoring Biological diversity standard methods for mammals* (Wilson, D. E., E. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran y M. S. Foster, eds.). Smithsonian Institution Press. Washington.
- La Val, R. K y H. S. Fitch. 1977. *Structure, movements, and reproduction in three Costa Rican bat communities*. University of Kansas, Museum of Natural History, Occasional Papers, 69:1-28.
- Lira Torres, I. A. y V. Sánchez-Cordero. 2006. Nuevo registro de *Conepatus semistriatus* Boddaert, 1784 (Carnivora: Mustelidae) en Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 22:119-

121.

- McNaughton, S. J. 1967: Relationships among functional properties of California grasslands. *Nature*, 216: 168-169.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press.
- Martínez Ramírez, E., I. Doadrio Villarejo y A. De Sosota Fernández. 2004. Peces continentales. Pp. 357-373, in *Biodiversidad de Oaxaca* (García-Mendoza, A. J., M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas, eds.). Instituto de Biología-UNAM/Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza/World Wildlife Fund, México.
- Medellín, R. A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Pp. 333-354, in *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. A. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, AC, México, DF.
- Medellín, R. A., H. Arita y O. Sánchez. 1997. *Guía de identificación de los murciélagos de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad. México, DF.
- Montiel, S., Estrada A. y León P. 2006. Bat assembles in a naturally fragmented ecosystem in the Yucatan Peninsula, Mexico: species richness, diversity and espatio-temporals dynamics. *Journal of Tropical Ecology*, 22:267-276.
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M & T Manuales y Tesis SEA. Vol. I. Zaragoza, España.
- Moreno, C. E. y G. Halffter. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37:149-158.
- Navarro, D. y L. León Paniagua. 1995. Community structure of bat along an altitudinal gradient in tropical eastern Mexico. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 1:9-21.
- Navarro, S., A. G., E. A. García-Trejo, A. T. Peterson y V. Rodríguez-Contreras. 2004. Aves. Pp. 391-421, in *Biodiversidad de Oaxaca* (García-Mendoza, A. J., M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas, eds.). Instituto de Biología-UNAM/Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México.
- O'farrell, M. y B. W. Miller. 1999. Use of vocal signatures for the inventory of free-flying neotropical bats. *Biotropica*, 31:507-515.
- Opler, P. A., G. W. Frankie y H. G. Baker. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography*, 3:231-236.
- Peterson, A. T., G. Escalona-Segura, K. Zyskowski, D. A. Kluza y B. E. Hernández-Baños. 2003a. Avifaunas of two dry forest sites in northern Oaxaca, Mexico. *Huitzil*, 4:3-9.
- Peterson, A. T., A. G. Navarro-Sigüenza, B. E. Hernández-Baños, G. Escalona-Segura, F. Rebón-Gallardo, E. Rodríguez-Ayala, E. M. Figueroa-Esquivel y L. Cabrera-García. 2003b. The Chimalapas region, Oaxaca, Mexico: a high-priority region for bird conservation in Mesoamerica. *Bird Conservation International*, 13:227-253.
- Racey, P. A. 1988. Reproductive assessment in bats. Pp. 31-45, in *Ecological and behavioural methods for the study of bats* (Kunz, T. H., ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, D. C.
- Ramamoorthy, T. P., R. Bye, J. Fa y A. Lot. (eds.). 1993. *Biological diversity of Mexico: origins*

- and distribution. Oxford University Press. New York.
- Rojas-Martínez, A. y A. Valiente-Banuet. 1996. Análisis comparativo de la quiropteroфаuna del Valle Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 67:1-23.
- Rosenzweig, M. L. 1992. Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *Journal of Mammalogy*, 73:715-730.
- Rowley, J. S. 1984. Breeding records of land birds in Oaxaca, Mexico. *Proceedings of the Western Foundation of Vertebrate Zoology*, 2:73-224.
- Russell, V. 1996. *The Chimalapas ecological campesino reserve: The golden gourd of conflict and its role in protected area management*. Tesis Maestría en Ciencias, Universidad de Cornell, Ithaca, New York.
- Sánchez-Cordero, V. 2001. Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography*, 10: 63-76.
- Sánchez, O. y G. López. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomológica Mexicana*, 75:119-145.
- Salas Morales, S. H., L. Schibli y E. Torres B. 2001. La importancia Ecológica y Biológica. Pp. 27-41, in *Chimalapas la última oportunidad*. WWF-SEMARNAP. Oaxaca, México.
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2002. *Norma oficial mexicana NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental- Especies nativas de flora y fauna silvestre- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo*. Diario Oficial de la Federación, segunda sección.
- Servicio Meteorológico Nacional. 2000. ERICK 2, base de datos meteorológico.
- Simmons, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312-529 in *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (Wilson, D. E. y D. M. Reeder, eds.). Johns Hopkins University Press. Maryland.
- Soberón, J. y J. B. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7:480-488.
- Sosa-Escalante, J. 1997. *Ecología de la comunidad de mamíferos de la Península de Yucatán*. Tesis de Maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Tuttle, M. D. 1976. Collecting techniques. Pp. 71-88, in *Biology of bat of the new world, family Phyllostomidae*. Parte I (Baker, R. J., J. K. Knox, Jr. y D. C. Carter, eds.). Special Publications, The Museum, Texas Tech University. Texas Tech Press. Lubbock, Texas.
- Wendt, T. 1997. Conocimientos actuales de la flora de Los Chimalapas y Uxpanapa, in *Taller sobre biodiversidad y áreas prioritarias para la conservación en la región de Los Chimalapas, Oaxaca, México*. WWF/SEMARNAP/IEE/SERBO. Oaxaca, México.
- Zar, H. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4ª. ed. Prentice Hal. Upper Saddle River, New Jersey.



ECOLOGÍA POBLACIONAL DE *Heteromys gaumeri* EN LA SELVA DEL SUR DE YUCATÁN, MÉXICO

Silvia F. Hernández-Betancourt¹, José A. Cimé-Pool¹ y Salvador Medina-Peralta^{1,2}

¹ Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán. Km 15.5 Carretera Mérida-Xmatkuil. CP 97000 Mérida, Yucatán, México. CE: hbetanc@uady.mx (SFHB); cimepool@gmail.com (JACP).

² Facultad de Matemáticas, Universidad Autónoma de Yucatán. Periférico Norte Tablaje # 13615. Apartado Postal 172. Administración Siglo XXI. CP 97119 Mérida, Yucatán, México. CE: mperalta@uady.mx (SMP).

Resumen. Se estudiaron algunos parámetros poblacionales de *Heteromys gaumeri* en la selva mediana subcaducifolia del Rancho Hobonil, Yucatán, México. Se realizaron muestreos mensuales de enero de 2000 a diciembre de 2001 durante cuatro noches. Se empleó el método de marcaje y recaptura, la densidad se obtuvo con el método de Número Mínimo de Individuos Vivos (NMIV). Se tomaron muestras de las flores y frutos de las especies vegetales presentes dentro los cuadrantes y se colectaron las semillas encontradas en los abazones de los ratones y dentro de las trampas. Se capturaron 514 individuos de *Heteromys gaumeri* con 1510 recapturas, de los cuales 33% fueron residentes. Los adultos fueron el principal componente de la población con 66% mientras que los subadultos y jóvenes estuvieron representados con 34%. La máxima densidad se registró en junio de 2001 con 30 ind./ha y la mínima en enero de 2000 con 2 ind./ha. El patrón reproductivo fue poliéstrico estacional, las mayores capturas de hembras reproductivas se presentaron durante la época de secas. El promedio de crías por camada fue de 4.66. Las hembras alcanzaron la madurez sexual en promedio en 2.94 meses mientras los machos lo hicieron en 4.39. *Heteromys gaumeri* removió 38 especies de plantas diferentes lo que constituye 32% del total de especies registradas en los cuadrantes, siendo las especies *Bursera simaruba*, *Dyospiros cuneata*, *Leucaena leucocephala* y *Sabal japa* las más removidas.

Palabras clave: *Heteromys gaumeri*, Ecología, Selva, Sur de Yucatán.

Abstract. Some population parameters of *Heteromys gaumeri* were studied in a subdeciduous forest in south Yucatan, Mexico. Monthly samples were taken from January 2000 to December 2001 with an effort of four nights per month. A capture-mark-recapture method was used and population density was calculated by Minimum Number Known Alive (MNKA). The flowers and fruits found in our study plots were collected in order to describe the phenology of the vegetation. Seeds found in check pouches and inside traps were also collected. A total of 514 individuals of *Heteromys gaumeri* with 1510 recaptures were registered; we registered 33% of residents. Adults were the main component of the population with 66% of individuals while only 34% were subadults or juveniles. The maximum density was observed in June 2001 with 30 ind/ha and the minimum in January 2000 with 2 ind/ha. The reproductive pattern was considered as poliestic



seasonal, the highest capture of reproductive females occurred during the dry seasons. The average liter/brood was 4.66. The sexual maturity was reached at an average age of 2.944 months in females and at 4.39 months in males. Thirty eight species of seeds were found and were removed by *Heteromys gaumeri*, this represents 32% of the total plant species present in our plots, *Bursera simaruba*, *Dyospiros cuneata*, *Leucaena leucocephala* and *Sabal japa* were the most removed species.

Keywords: *Heteromys gaumeri*, Ecology, Forest, South Yucatán.

INTRODUCCIÓN

La diversidad florística y faunística es una característica particular de las zonas tropicales del mundo. Las diferentes plantas y animales forman comunidades complejas que interactúan entre sí y su crecimiento está limitado por interacciones bióticas como la competencia y la depredación (Prince, 1991; Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). En las zonas templadas, el suplemento estacional del alimento fluctúa principalmente con la temperatura ambiental (Fleming y Rauscher, 1979), mientras que en las regiones tropicales los recursos dependen generalmente de los patrones de precipitación (Sánchez-Cordero y Fleming 1993; Adler, 1998). Se ha comprobado que las variaciones climáticas y la complejidad del hábitat influyen de manera determinante sobre las diferentes comunidades y poblaciones de animales de las zonas tropicales (O'Connell, 1989), siendo las fuerzas ecológicas y evolutivas las que influyen directamente sobre la distribución y la abundancia de los organismos (Herrera, 2002).

La interacción planta-animal es fundamental en la determinación de los patrones demográficos y reproductivos de las comunidades animales y, sobre todo, en las de mamíferos que presentan relaciones mutualistas, por lo que las comunidades son determinadas por el tipo de vegetación presente en el ecosistema (Fleming, 1991; Herrera, 2002). Los pequeños roedores, han sido señalados como consumidores primarios constituyendo la base de la cadena trófica dentro de los diferentes ecosistemas (Vaughan *et al.*, 2000; Pough *et al.*, 2005).

Heteromys gaumeri es una especie monotípica endémica a la provincia biótica de la Península de Yucatán (Schmidt *et al.*, 1989; Romero-Almaraz y Sánchez-Hernández, 2005). Los estudios sobre esta especie se han realizado desde principios del siglo pasado abordando su sistemática y distribución (Gaumer, 1917; Allen y Chapman, 1897). Otros estudios han sido sobre aspectos generales de su biología y relaciones filogenéticas (Engstrom *et al.*, 1987; Schmidt *et al.*, 1989). Lo anterior demuestra que hay un vacío de información en cuanto al conocimiento de la biología y ecología de esta especie así como de su dinámica poblacional en la selva de la Península de Yucatán. El objetivo del presente trabajo fue analizar algunos parámetros poblacionales, el comportamiento reproductivo y determinar las especies vegetales removidas por *H. gaumeri* en la selva mediana subcaducifolia del sur de Yucatán, México.

MATERIALES Y MÉTODO

Descripción del área de estudio

El estudio se realizó en el rancho Hobonil, Tzucacab, Yucatán, México que se ubica a 20° 00' 06" N y a 089° 02' 33" W. La única elevación montañosa en esta localidad es una parte de la Sierra de Ticul, que es la única zona montañosa de la Península de Yucatán. Los suelos son de tipo rocoso, derivados de calizas, a menudo arcillosos, rojos y negros. Su altura fluctúa entre los 50 y 160 msnm (Duch, 1988). El clima que se presenta corresponde al de los sub-húmedos Aw₁ (x') Aw0 (x') con lluvias durante el verano y con una larga temporada de secas (INEGI, 1992). La temperatura corresponde a las consideradas como cálidas, con un promedio durante el mes de mayo de 26 °C y una fluctuación anual entre los 22 y 26 °C (INEGI, 1989). El promedio anual de precipitación pluvial es de 800-1200 mm, siendo los meses de junio a septiembre los más húmedos (INEGI, 1989). El periodo seco se presenta de noviembre a abril; y la época de lluvias es de mayo a octubre (Duch, 1988). Las fluctuaciones climáticas se presentan en la Fig. 1.

La vegetación predominante es del tipo transicional entre la selva baja caducifolia del noreste de Yucatán y las selvas perennifolias del sur de la Península (Rzedowski, 1987; Flores y Espejel, 1994). Las especies frecuentes son: *Vitex gaumeri*, *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Acacia gaumeri*, *Ampeha trilobata*, *Croton glabellus*, *Diospyros verae-crucis*, *Diospyros cuneata*, *Leucaena leucocephala*, *Licaria peckii*, *Lonchocarpus xuul*, *Lysiloma latisiliquum*, *Piscidia piscipula*, *Randia gaumeri*, *Sabal japa*, entre otras (Flores y Espejel, 1994; Navarro-Collí, 2001).

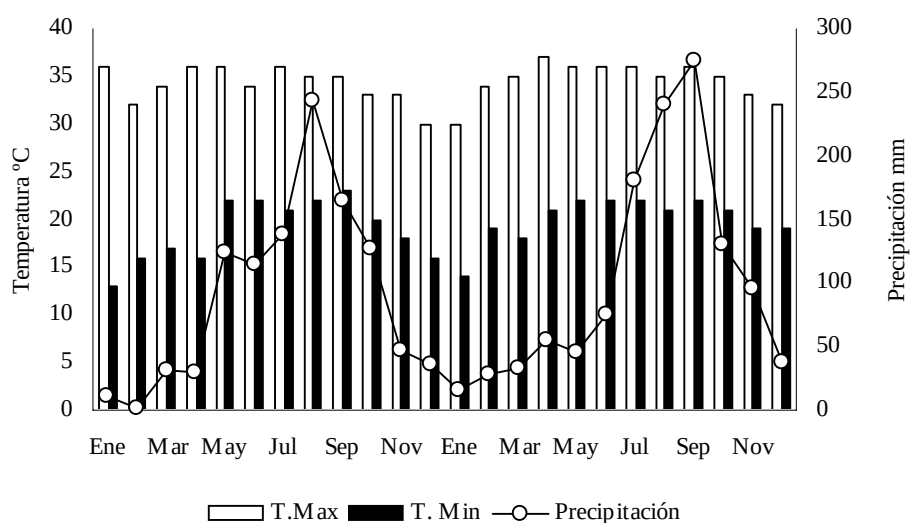


Figura 1. Variación de temperatura y precipitación pluvial en el Rancho Hobonil, Tzucacab, Yucatán, México.



Muestreo de pequeños roedores

En el área de estudio se establecieron dos cuadrantes de 2.5 ha, colocando las estaciones de trapeo cada 20 m a lo largo de 9 filas y 9 columnas sin considerar el efecto de borde. El cuadrante 1, se ubicó a los 20° 0.27' N y 089° 2.4' W y el 2 a los 20° 0.30' N y 089° 2.4' W. En total se trabajó con 162 estaciones fijas de trapeo utilizando trampas Sherman las que se cebaron con semillas de girasol. Se aplicó un esfuerzo de cuatro noches durante 24 meses de enero de 2000 a diciembre de 2001. Se utilizó el método de captura-marcaje-recaptura y los animales se marcaron por medio de ectomización de falanges (Rudran, 1996) además se tomaron las medidas somáticas convencionales (Ramírez-Pulido *et al.*, 1989).

Se consideraron tres categorías de edad: adulto, subadulto y joven con base en las medidas corporales, peso, pelaje y condición reproductiva (Fleming, 1974a). Los machos adultos reproductivos se caracterizaron por presentar testículos grandes y sacos epididimales alargados ($52 \leq$ peso en gramos ≤ 90) y pelaje completo. Los subadultos por tener testículos inguinales o escroto visible sin sacos epididimales evidentes ($41 \leq$ peso en gramos ≤ 51) y con pelaje incompleto en las extremidades. En los jóvenes los testículos fueron inguinales ($29 \leq$ peso en gramos ≤ 40) con pelaje suave e incompleto en el dorso, extremidades y vientre.

Se consideraron hembras adultas aquellas que presentaron pelaje completo ($48 \leq$ peso en gramos ≤ 63), receptivas (vulva abierta), preñadas, lactantes y postlactantes. Las subadultas ($38 \leq$ peso en gramos ≤ 47) presentaron vulva cerrada y glándulas mamarias inactivas. Las jóvenes presentaron el siguiente intervalo ($26 \leq$ peso en gramos ≤ 37). La condición del pelaje se presentó igual que en los machos. Se consideraron reclutas a los animales capturados en cada evento de trapeo de cualquier edad que no estaban marcados.

Se siguió parte de la fenología de algunas especies vegetales presentes en los dos cuadrantes durante un año a través del registro de plantas con flores y frutos que se fueron identificadas por especialistas del Departamento de Botánica del Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CCBA). Los ejemplares colectados se encuentran depositados en el Herbario Alfredo Barrera Marín del CCBA. Para el registro de las especies de semillas removidas por *H. gaumeri* se colectaron las encontradas dentro de los abazones de los individuos, así como las que estaban dentro de las trampas después de que los ratones las habían sacado de sus abazones y que también fueron identificadas.

Análisis de los datos

La densidad poblacional se calculó por medio del método del Número Mínimo de Individuos Vivos (NMIV Krebs, 1966), que se basa en conteos directos de la población. Los valores obtenidos con este método sobreestiman la densidad poblacional (Sánchez-Cordero, 1993; Pocock *et al.*, 2004). Sin embargo, los modelos estadísticos utilizados para determinar la densidad requieren de una gran cantidad de datos (40% de la población total marcada) para generar estimaciones precisas razonables (Parmenter *et al.*, 2003; Klinger, 2006). Se consideraron individuos residentes aquellos que se capturaron en tres o más meses (Sánchez-Cordero, 1993). La estructura por edades se calculó a partir de los colectados cada mes. La proporción de sexos se obtuvo a partir de los nuevos individuos capturados en cada periodo de colecta.

Análisis estadísticos

Se aplicó la prueba U de Mann-Whitney (Zar, 1999) para determinar diferencias en los tamaños de densidad poblacional entre los años 2000 y 2001, así como para diferenciar la permanencia entre machos y hembras adultos. Se utilizó el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (Zar, 1999) para medir la relación lineal entre la precipitación mensual y las siguientes variables: densidad poblacional, reclutamiento, estructura por edad y patrón reproductivo. La proporción de sexos se comparó con una prueba χ^2 de bondad de ajuste (Zar, 1999) al igual que para determinar diferencias respecto al número de especies de plantas removidas por sexo en cada edad. El nivel de significancia empleado en todas las pruebas estadísticas fue de 0.05.

RESULTADOS

Densidad poblacional

Se capturaron un total de 514 individuos de *H. gaumeri* con 1,510 recapturas utilizando un esfuerzo de captura de 15,544 noches trampa. Esta especie constituyó 85% de las capturas y fue la más abundante en el área durante todo el periodo de estudio. Las otras especies presentes fueron: *Ototylomys phyllotis* (14%), *Peromyscus yucatanicus* (0.6%), *Oryzomys melanotis* (0.3%), *Reithrodontomys gracilis* (0.05%) y *Sigmodon hispidus* (0.05%).

El máximo poblacional se presentó durante el mes de junio de 2001 con 30 ind./ha y el mínimo en enero del 2000 con 2 ind./ha (Fig. 2). Entre enero y julio del 2000, las densidades fueron bajas fluctuando entre 2 a 12.6 ind./ha, a partir de agosto se presentó un incremento gradual,

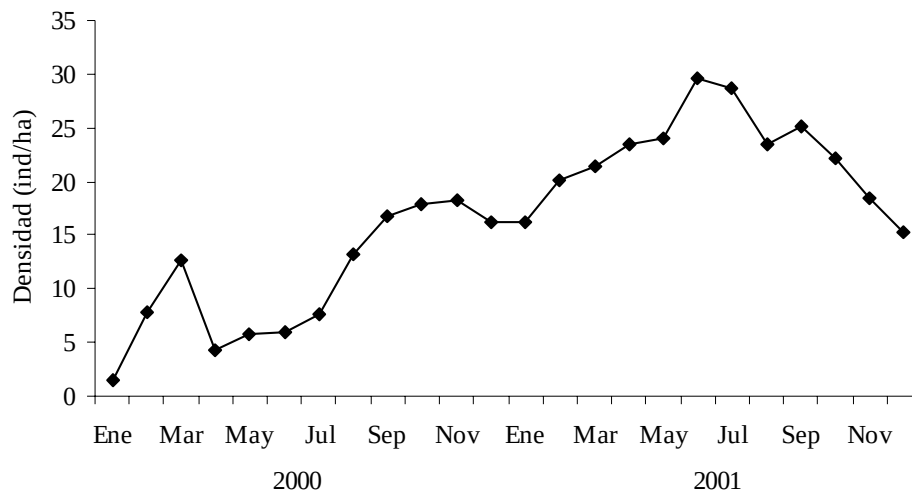


Figura 2. Densidad poblacional de *Heteromys gaumeri* en el Rancho Hobononil, Tzucacab, Yucatán México.

que llegó al máximo en junio y julio de 2001 para posteriormente decrecer gradualmente hasta 15 ind./ha en diciembre de 2001. Se presentó una correlación significativa entre los tamaños de densidad poblacional y la precipitación mensual ($r_s = 0.4110$, $P = 0.0487$); además de diferencias significativas entre los tamaños de densidad poblacional de los años 2000 y 2001 ($U = 135.5$, $P = 0.00021$).

Reclutamiento

En general, el reclutamiento estuvo constituido por adultos con 41% ($n = 211$), 40% ($n = 206$) por jóvenes y 19% ($n = 99$) subadultos. La máxima captura de individuos adultos se registró en septiembre de 2001 con 16 individuos y las mínimas (2-3 individuos) en enero de 2000 y febrero y marzo de 2001. La captura máxima de jóvenes se presentó en febrero de 2001 con 30 individuos; los valores mínimos registrados en 2000 fueron en febrero, marzo, noviembre y diciembre mientras que en 2001 en agosto, septiembre, octubre y diciembre con una fluctuación de 1 a 3 individuos. La máxima captura de subadultos se presentó en julio de 2001 con 16 individuos, mientras que los mínimos (1-3 individuos) se presentaron en mayo, septiembre, octubre y diciembre de 2000 y en febrero, agosto y noviembre de 2001 (Fig. 3). El total de reclutas, presentó una correlación positiva con la precipitación ($r_s = 0.4140$, $P = 0.0024$).

Estructura por edades

En general el número de individuos adultos capturados durante el estudio fue mayor (66.2%)

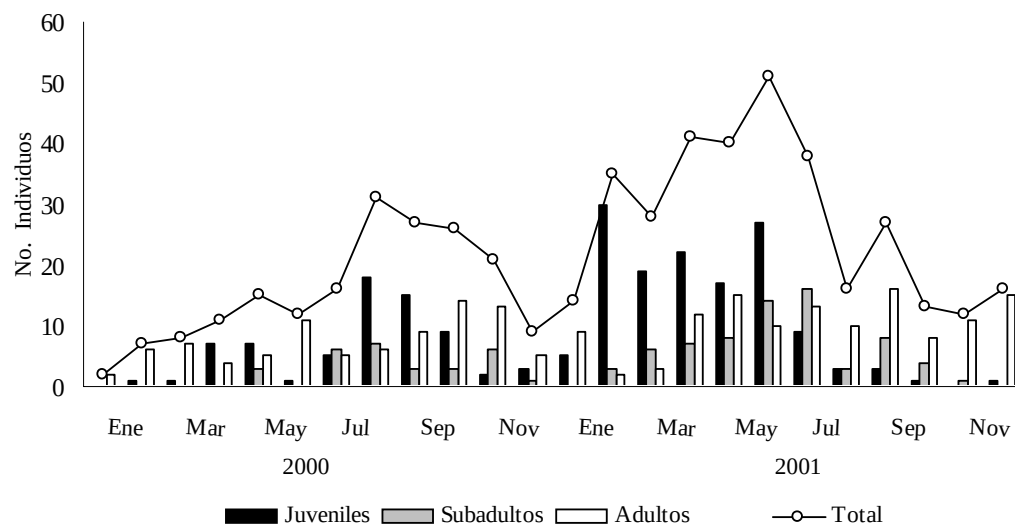


Figura 3. Reclutamiento mensual total y por edad de *Heteromys gaumeri* en el Rancho Hobonil, Tzucacab, Yucatán, México.

que el de los subadultos y jóvenes. La máxima captura (83 individuos) se presentó en septiembre de 2001 y la mínima (2) en enero de 2000. La captura de adultos tuvo una tendencia general al incremento de tamaño en el tiempo (Fig. 4). Las capturas de jóvenes, subadultos y adultos fueron bajas (0-16 individuos) entre enero y julio de 2000. Los jóvenes (16.4%), en el primer año registraron un máximo en septiembre de 2000 ($n = 24$) y en el segundo año el máximo fue ($n = 31$ individuos) en febrero de 2001. Los mínimos se presentaron en marzo y junio de 2000 y en octubre y diciembre de 2001 con un individuo.

Los subadultos (17.3%) también registraron dos máximos, el primero en noviembre del 2000 ($n = 25$ individuos) y el segundo mayor en julio de 2001 ($n = 37$). Los mínimos se registraron en enero y diciembre de 2001 con un individuo. Se observó una tendencia a la sucesión de edades, entre los registros de jóvenes y adultos, a los dos máximos de jóvenes los sucedieron los de los subadultos en los meses siguientes y, finalmente, éstos se incorporaron a los adultos (Fig. 4). Se presentó una correlación positiva entre la precipitación y los subadultos ($r_s = 0.5560$, $P = 0.0077$).

Por sexos, las hembras adultas constituyeron el mayor componente de la fracción de la población con 67% ($n = 822$), 17% correspondió a subadultas y 16% a las jóvenes. El máximo registro de adultas ($n = 45$ individuos) se presentó en septiembre de 2001 y los mínimos en enero y abril de 2001 con dos. Las jóvenes tuvieron su mayor registro ($n = 17$) en septiembre de 2000 y sus mínimos en febrero y junio de 2000 y enero, octubre y diciembre de 2001 con uno solo. Las subadultas presentaron un máximo en noviembre del 2000 con 22 individuos y el mínimo en febrero de 2001 con dos individuos (Fig. 5a).

Los machos adultos fueron también el mayor componente con 64% ($n = 688$) mientras que

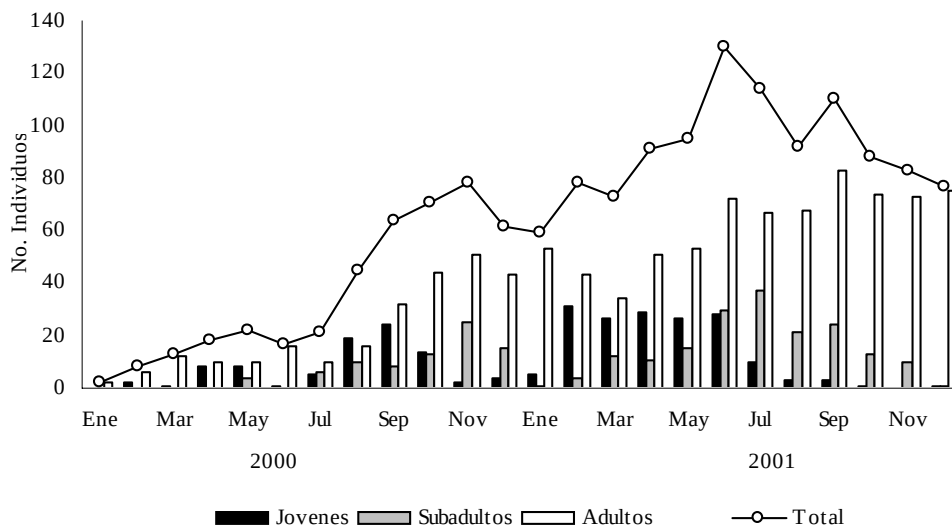


Figura 4. Estructura por edades de *Heteromys gaumeri* en el Rancho Hobonil, Tzucacab, Yucatán, México.

los jóvenes y los subadultos estuvieron representados con 38% (Fig. 5b). La captura de adultos fue mayor durante el segundo año en la época de lluvias con un máximo en octubre de 2001 ($n = 39$ individuos) y los mínimos ($n = 2$) en septiembre y diciembre de 2000. Las máximas capturas de jóvenes (14-17 individuos) se presentaron a finales de la época seca y principios de la de lluvias (febrero-junio), y las mínimas en febrero, marzo y diciembre de 2000 y agosto y septiembre de 2001 con un individuo. Los subadultos tuvieron su máximo registro ($n = 20$) en junio de 2001 y los mínimos en diciembre de 2000 y diciembre de 2001 con uno solo. Durante los primeros meses del estudio (enero-abril) no se capturaron subadultos (Fig. 5b). En las Figs. 4 y 5 se puede observar la sucesión de jóvenes a subadultos y el incremento de los adultos, de septiembre de 2000

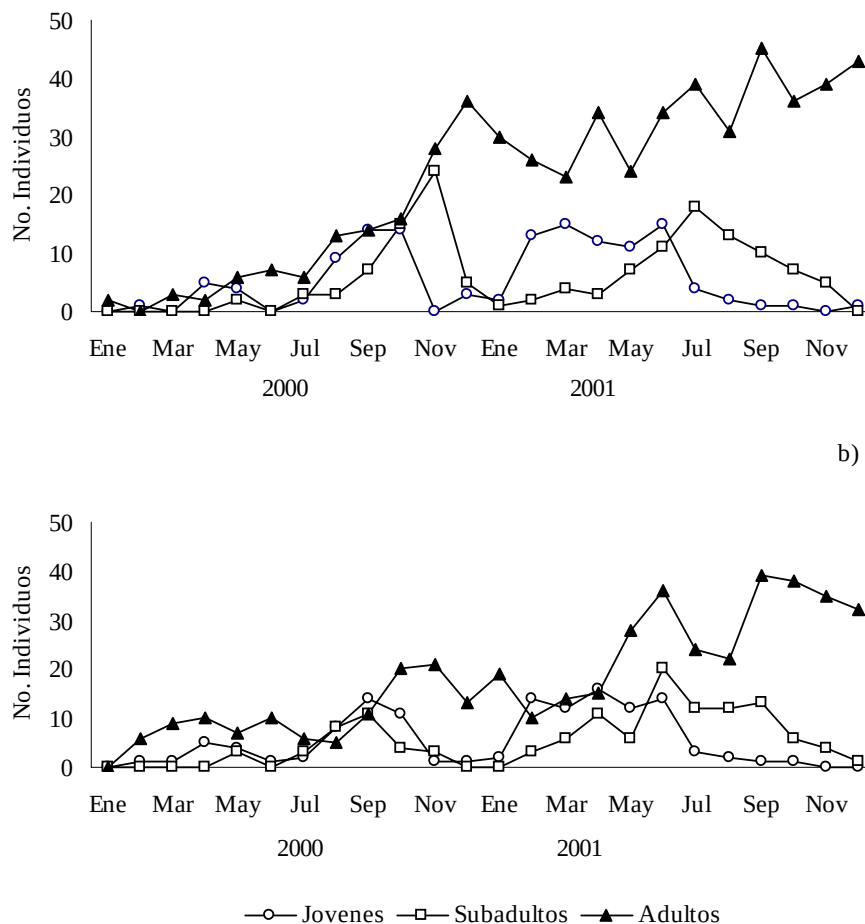


Figura 5. Estructura por edades por sexo de *Heteromys gaumeri* en el Rancho Hobonil, Tzucacab, Yucatán, México. a) Hembras, b) Machos.

Proporción de sexos y permanencia

La proporción de sexos no fue diferente de 1:1 ($\chi^2 = 3.076$, g. l. = 1, $P > 0.05$). Considerando el total de individuos capturados, 54% ($n = 280$) fueron machos y 46% ($n = 240$) hembras. Por edad, los adultos mostraron una proporción diferente a 1:1 ($\chi^2 = 7.4766$, g. l. = 1, $P < 0.05$) sesgada hacia los machos (1.4:1), de los cuales 59% ($n = 127$) fueron machos y 41% ($n = 87$) hembras. Para los jóvenes la proporción no fue diferente a 1:1 ($\chi^2 = 0.1886$, g. l. = 1, $P > 0.05$) siendo 50% machos ($n = 107$) y 50% hembras ($n = 105$), lo mismo se observó para los subadultos ($\chi^2 = 0.04255$, g. l. = 1, $P > 0.05$) siendo 49% machos ($n = 46$) y 51% hembras ($n = 48$).

En general, la permanencia de individuos residentes en la población fue baja, el 33.2% permaneció tres meses o más y solo 26% fueron adultos reproductivos. La permanencia promedio de los machos ($n = 69$) fue de 7 meses (d. e. 3.47) y solo 49% permaneció por más tiempo. El número de meses más frecuentes en que no se capturaron individuos fluctuaron entre uno y tres, aunque dos se ausentaron por 11 y 13 meses. El 90% de los machos se capturaron en las mismas ubicaciones de dos a tres meses seguidos.

La permanencia promedio de las hembras ($n = 65$) fue de 8 meses (d. e. 3.57), el 48% permanecieron de nueve a más meses. El 43%, se capturaron consecutivamente, y las ausencias entre capturas fluctuaron entre uno y tres meses y sólo cinco hembras no se capturaron de cinco a siete meses; 30% se capturó en las mismas ubicaciones con una frecuencia de cuatro a nueve meses seguidos. La permanencia máxima tanto para las hembras como para los machos fue de 19 meses (un individuo por sexo). Se presentaron diferencias significativas entre la permanencia de machos y hembras adultos ($U = 1710.0$, $P = 0.00867$).

Patrón reproductivo

El número de hembras inactivas fue alto durante todo el estudio con 65% ($n = 361$) comparado con las activas con 35% ($n = 191$). Las inactivas presentaron en promedio un peso de 55.1 g (d. e. 3.922), las máximas capturas ($n = 42$) se observaron en septiembre de 2001 y las mínimas en enero y mayo de 2000. Se presentó una correlación positiva entre la precipitación y las hembras inactivas ($r_s = 0.5028$, $P = 0.0159$). El número más alto de hembras activas ($n = 25$), ocurrió en mayo de 2001 y los mínimos en enero, marzo y julio de 2000 y en agosto de 2001 con un individuo. La máxima actividad reproductiva se presentó entre diciembre de 2000 y mayo de 2001, meses en los que más de 50% de las hembras mostró alguna actividad reproductiva (Fig. 6a).

El número de machos adultos reproductivos fue alto durante todo el estudio, estos tuvieron un peso promedio de 65 g (d. e. 8.57). El máximo de adultos reproductivos ($n = 39$) se presentó en octubre de 2001, mientras que el mínimo ocurrió en agosto del mismo año con dos individuos. Los machos subadultos tuvieron su máxima captura ($n = 20$) en junio de 2001 y los mínimos en diciembre de 2000 y 2001 con un individuo. Durante los primeros cuatro meses del estudio no se capturaron individuos inactivos. Las máximas capturas de machos de esta categoría coincidieron con los meses más húmedos. Fue relevante que durante 21 meses los adultos constituyeron 50% o más del total de los machos capturados (Fig. 6b). El total de machos presentó una correlación

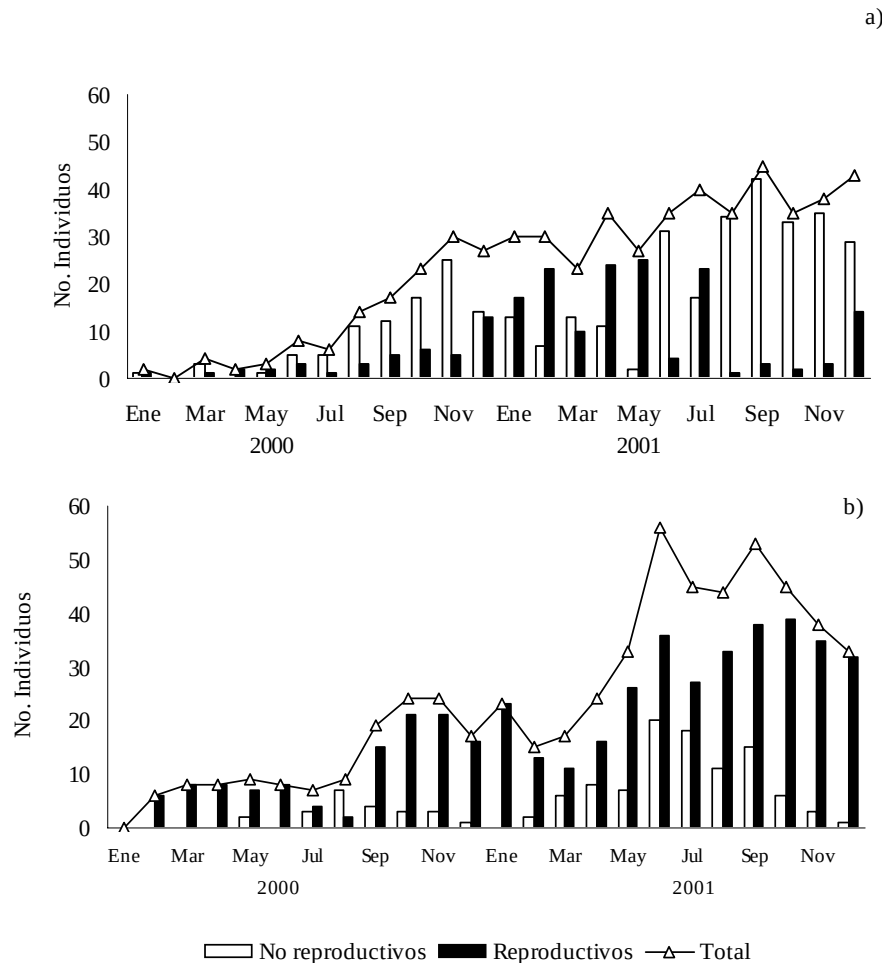


Figura 6. Dinámica de individuos reproductivos de *Heteromys gaumeri* en el Rancho Hobonil, Tzucacab, Yucatán, México. a) Hembras, b) Machos.

significativa con la precipitación mensual ($r_s = 0.4616$, $P = 0.0268$).

Las hembras activas, estuvieron representadas principalmente por las poslactantes con 49% ($n = 94$), en contraste con las preñadas que constituyeron 34% ($n = 65$) y las receptivas (vulva abierta) con 17% ($n = 32$). El máximo de hembras poslactantes ($n = 18$) se presentó durante mayo de 2001, los mínimos durante mayo, julio, agosto y octubre de 2000 y octubre de 2001. Las hembras preñadas presentaron un máximo ($n = 15$) en abril y noviembre de 2001, los mínimos en mayo, agosto, septiembre y noviembre de 2000 así como en septiembre y noviembre de 2001 con un solo individuo (Fig. 7). Las hembras receptivas se encontraron en números bajos (1 a 4) registrándose en 12 meses durante el estudio.

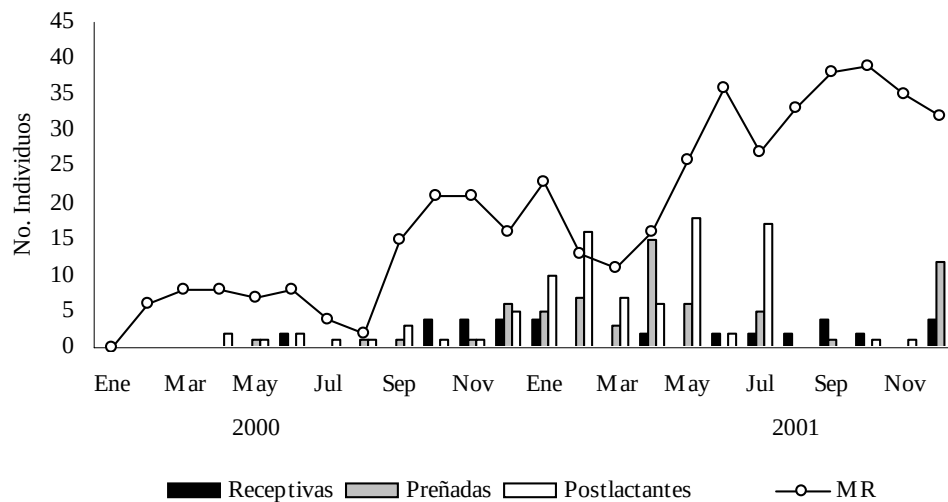


Figura 7. Patrón reproductivo de *Heteromys gaumeri* en el Rancho Hobonil, Tzucacab, Yucatán, México. MR= Machos Reproductivos.

Patrón reproductivo

El número de hembras inactivas fue alto durante todo el estudio con 65% ($n = 361$) comparado con las activas con 35% ($n = 191$). Las inactivas presentaron en promedio un peso de 55.1 g (d. e. 3.922), las máximas capturas ($n = 42$) se observaron en septiembre de 2001 y las mínimas en enero y mayo de 2000. Se presentó una correlación positiva entre la precipitación y las hembras inactivas ($r_s = 0.5028$, $P = 0.0159$). El número más alto de hembras activas ($n = 25$), ocurrió en mayo de 2001 y los mínimos en enero, marzo y julio de 2000 y en agosto de 2001 con un individuo. La máxima actividad reproductiva se presentó entre diciembre de 2000 y mayo de 2001, meses en los que más de 50% de las hembras mostró alguna actividad reproductiva (Fig. 6a).

Los machos activos estuvieron presentes durante todos los monitoreos a excepción de enero de 2000 y sus capturas siempre fueron mayores que las hembras reproductivas (Fig. 7). Las capturas de machos reproductivos fueron altas (15 a 32) de septiembre de 2000 a diciembre de 2001. Entre diciembre de 2000 y julio de 2001 se observaron las máximas capturas de hembras reproductivas (Fig. 7). De septiembre a diciembre de 2000 las hembras preñadas y postlactantes disminuyeron y las receptivas permanecieron aunque en números bajos, mientras que los machos reproductivos aumentaron en número. De la población de individuos en etapa reproductiva ($n = 530$), los machos constituyeron un 64%, las hembras postlactantes 18%, las preñadas 12% y 6% las receptivas.

Los machos alcanzan la madurez sexual entre los cuatro y seis meses con un promedio de 4.39 meses (d. e. 0.658), esto se pudo analizar a partir de individuos ($n = 33$) que se capturaron entre 4 y 12 meses después de nacidos. En contraste, el desarrollo de las hembras fue más rápido con un promedio de 2.9 meses (d. e. 0.725), este resultado se obtuvo a partir del seguimiento de



19 hembras jóvenes (27 gr) que se capturaron entre 5 y 19 meses.

A partir de disecciones de algunas hembras preñadas que murieron por estrés de calor o que parieron en las trampas ($n = 9$), se determinó que el promedio de crías/camada es de 4.66 (d. e. 1.4142) con un intervalo de 2 a 6 crías/camada (Cuadro 1). El peso de los neonatos fluctuó entre 1.5 y 2.6 g con un promedio de 2.5 (d. e. 0.0816); el de las hembras fluctuó entre 44 y 86 gr. Del seguimiento de una hembra preñada capturada en el cuadrante 1 y parida en cautiverio se siguió el crecimiento de las crías hasta las siete semanas de vida. La madre y las crías se alimentaron con semillas de girasol, calabaza y garbanzo ad libitum y con zanahoria y manzana como fuente de agua.

La hembra parió seis crías en intervalos de tiempo de 30 a 40 minutos cada una. Cuando terminó de parir cubrió con el cuerpo a la camada, los neonatos buscan las glándulas mamarias; carecen totalmente de pelo, tienen los ojos cerrados, las orejas están pegadas a la cabeza y la cola está enrollada hacia la parte abdominal. El color del cuerpo es rosado y la piel suave, sus extremidades no están bien desarrolladas y se mueven con dificultad. El seguimiento de los pesos y tallas se indica en el Cuadro 2.

Cuadro 1. Tamaño de camada de *Heteromys gaumeri* en la selva mediana subcaducifolia del Rancho Hobonil, Tzucacab, Yucatán, México.

Marca	Peso (gr)	No. Crías	Promedio del Peso Crías (gr)	% masa de las crías (gr)
46	55	6	1.5	16.36
58	62	3	1.3*	7
88	75	6	2.5	20
111	64	5	2.0	15.6
121	56	4	1.5*	10.7
SN	86	6	2.6	18.1
SN	56	5	---*	---
SN	56	5	2.4	21.4
SN	44	2	---*	---

* Embriones

Cuadro 2. Seguimiento de pesos y tallas de seis crías de *Heteromys gaumeri* durante cuatro semanas a partir del nacimiento.

Días	Peso (gr)	Long. Total (mm)	Long. Cola (mm)	Long. Pata (mm)
1	2.38 (d. e. 0.183)	47.1 (d. e. 1.089)	35.1 (d. e. 0.602)	-----
14	12.2 (d. e. 0.462)	80.8 (d. e. 3.544)	-----	-----
18	17.0 (d. e. 1.512)	112.3 (d. e. 4.926)	-----	20.1 (d. e. 0.744)
23	24.9 (d. e. 1.471)	139.8 (d. e. 7.413)	60.5 (d. e. 3.885)	23.6 (d. e. 1.366)
30	27.0 (d. e. 1.358)	155.3 (d. e. 7.118)	74.0 (d. e. 6.418)	24.3 (d. e. 1.505)

Long.= Longitud, d. e.= Desviación Estándar

Especies vegetales removidas

El 36% de la población total ($n = 183$) removió semillas en los abazones o dentro de las trampas, de éstos 69% fueron adultos de ellos 59 machos y 68 hembras; 31% fueron inmaduros con 25 machos y 31 hembras. Los individuos removieron 1,216 semillas incluidas en 22 familias, 33 géneros y 38 especies, que representan 32% de las especies presentes en los dos cuadrantes ($n = 117$). Las familias mejor representadas fueron: Fabaceae con 22%, Rubiaceae con 7%, Verbenaceae con 5%, Asteraceae y Euphorbeaceae con 4%. Ebenaceae, Moraceae y Polygonaceae con 3%, Lauraceae, Palmae, Sapindaceae, Tiliaceae y Ulmaceae con 2.6% y con porcentajes menores a 2.6% las otras 14.

Las especies con mayores registros de remoción fueron: *Bursera simaruba* ($n = 119$), *Dyospiros cuneata* ($n = 51$), *D. verae-crucis* ($n = 12$), *Leucaena leucocephala* ($n = 30$), *Sabal japa* ($n = 28$), *Vitex gaumeri* ($n = 6$) y *Arrabidaea floribunda* ($n = 6$). Estas especies producen frutos entre 3 a 10 meses del año. Del total de especies removidas ($n = 38$), los machos y hembras adultos removieron un número similar de especies ($\chi^2 = 2.3030$, g. l. = 1, $P > 0.05$). Los machos adultos removieron 24 especies y las hembras 30. Los machos inmaduros removieron 16 y las hembras 15, no se observaron diferencias significativas entre el número de especies removidas por sexo ($\chi^2 = 0.05$, g. l. = 1, $P > 0.05$).

Durante la época seca se removió 82% ($n = 31$ especies) del total de especies y durante la de lluvia 68% ($n = 26$). El 32% ($n = 12$) de las especies se removieron exclusivamente durante la época seca y 16% ($n = 6$) durante la de lluvia. La remoción de especies por hembras y machos adultos fue similar en ambas épocas (secas $\chi^2 = 1.3240$, g. l. = 1, $P > 0.05$; lluvias $\chi^2 = 1.3240$, g. l. = 1, $P > 0.05$), lo mismo entre los inmaduros para ambas épocas (secas: $\chi^2 = 0.5170$, g. l. = 1, $P > 0.05$; lluvias: $\chi^2 = 0.6820$, g. l. = 1, $P > 0.05$).

DISCUSIÓN

Considerando el tiempo de estudio y el esfuerzo de captura empleado, el número de individuos capturados de *H. gaumeri* fue bajo, esto probablemente se debe a que esta especie es granívora principalmente y las poblaciones de pequeños roedores herbívoros con hábitos alimentarios especialistas, en general son pequeñas (Galindo-Leal y Krebs, 1997). En cuanto a la composición de la comunidad ($n = 6$ especies) *H. gaumeri* fue la especie más abundante en el área de estudio (70% o más del total de las capturas mensuales), lo cual es semejante a lo encontrado en la selva de la Reserva Natural de Bladen al sur de Belice donde se ha observado que *H. desmarestianus* es la especie dominante dentro del ensamble de pequeños roedores (Klinger, 2006). El mismo patrón se observó para *Liomys pictus* en la selva seca de Chamela, Jalisco, ya que sus poblaciones también fueron las más abundantes entre los pequeños roedores capturados (Ceballos, 1989; Briones, 1991; Romero, 1993). En contraste, en la selva baja caducifolia al norte de Yucatán, en las Reservas: Ecológica Cuxtal y Estatal de Dzilam, *H. gaumeri* constituyó menos de 5% de la comunidad de pequeños roedores, siendo *Ototylomys phyllotis* la especie más abundante (Barrera,

2004; Cimé-Pool, 2006), probablemente debido a que en este tipo de selva en la época seca hay muy pocas plantas con producción de frutos y semillas.

Las densidades de *H. gaumeri* obtenidas en la selva mediana subcaducifolia de Yucatán (1-30 ind./ha), reflejan también un comportamiento semejante al de otros heterómidos de selvas tropicales. En Los Tuxtlas, Veracruz la densidad de *H. desmarestianus* fluctuó de 2 a 50 ind./ha (Sánchez-Cordero, 1993); en Panamá fue de 0 a 2 ind./ha (Fleming, 1970); en Monte Verde y La Selva, Costa Rica, de 3 a 25 ind./ha (Anderson, 1982; Fleming, 1974a). Sin embargo, entre 1996-1998 las densidades *H. gaumeri* fueron mayores (12 y 78 ind./ha) en la misma zona probablemente debido a que la precipitación durante ese periodo fue mayor (Rasmussen-Terán, 2006). En contraste en la selva baja caducifolia del norte de Yucatán en predios con vegetación poco conservada se ha observado que *H. gaumeri* presenta densidades bajas (1-15 ind./ha) en la época más húmeda (Cimé-Pool, 2006). Esta información refleja que las poblaciones de Heterómidos tropicales son bajas en general.

Para interpretar el tamaño poblacional se usó el NIMIV, que ha sido un método utilizado para evaluar poblacionales de especies tropicales como heterómidos y múridos (Sánchez-Cordero *et al.*, 1997; Vázquez *et al.*, 2000; García-Estrada *et al.*, 2002) a pesar de que tiende a sobreestimar el tamaño de la población (Pocock *et al.*, 2004). Para obtener otros parámetros poblacionales, como sobrevivencia y mortalidad, que agregan información sobre el comportamiento de la población es necesario realizar periodos de seguimiento mayores a dos años para poder utilizar otros modelos (Parmenter *et al.*, 2003; Klinger, 2006).

Los nuevos individuos que se incorporaron a la población de *H. gaumeri*, lo hicieron por dos vías: 1) a través de la reproducción *in situ* y 2) por inmigración a áreas adyacentes, siendo ésta la que aportó el mayor número de reclutas (Hernández-Betancourt *et al.*, 2003). Además, durante el desarrollo del trabajo se observó que la captura de individuos no marcados en trampas localizadas en la periferia de ambos cuadrantes fue frecuente y continua. Las ubicaciones de trampeo en donde hubo menores capturas fueron las cercanas a pastizales así como las ubicadas en caminos y claros, quizá porque en éstas la depredación sea mayor al quedar los individuos al descubierto, como se ha observado en *Phyllotis darwini* en un hábitat semiárido de Chile (Lima *et al.*, 2001).

El reclutamiento observado para *H. gaumeri* debe estar fuertemente ligado a la cantidad de semillas disponibles en el suelo de la selva, así como las almacenadas en las madrigueras (Hulme, 2002); sin embargo, es necesario realizar investigaciones que lo comprueben. *Heteromys gaumeri* es un granívoro postdispersor, que probablemente aprovecha con eficiencia la productividad y, por eso, el reclutamiento se mantuvo durante todo el estudio. En la selva alta de Panamá se reportó que el mayor reclutamiento de *H. desmarestianus* fue de individuos adultos (Fleming, 1974a), igual que lo observado para *H. gaumeri* en el sur de Yucatán, pero difiere en que los jóvenes en Panamá se presentaron en la época de lluvias. En Los Tuxtlas, Veracruz también se encontró que el mayor número de reclutas de *H. desmarestianus* lo constituyeron los adultos y sus fluctuaciones estuvieron relacionadas con las de mayor productividad de frutos en la selva (Sánchez-Cordero, 1993). Para *H. gaumeri* se puede asumir lo mismo, ya que la correlación entre el reclutamiento total y precipitación fue positiva.

El seguimiento de los individuos marcados permitió corroborar el paso rápido de jóvenes a subadultos y su incorporación a la edad adulta, lo cual se manifestó en una sucesión de edades. Los picos máximos de subadultos coincidieron con la baja presencia o ausencia de los jóvenes y la ausencia de subadultos coincidió con la mayor presencia de adultos en la población. Las observaciones durante nuestra investigación indican que el crecimiento de *H. gaumeri* parece ser rápido, probablemente debido por un lado a la abundancia de recursos alimentarios y por otro, a que los jóvenes y subadultos se salven de la depredación debido a la gran cantidad de refugios formados por las oquedades y pequeñas cuevas que se presentan en el suelo pedregoso del sur de Yucatán.

En la selva húmeda de Panamá, Costa Rica y Los Tuxtlas, México se ha observado que la mayor cantidad de jóvenes coincide con las lluvias (Fleming, 1971, 1974b; Sánchez-Cordero, 1993). En la selva baja caducifolia de Yucatán se observa un comportamiento diferente para *H. gaumeri*, ya que la máxima concentración de jóvenes durante este estudio se presentó durante la época seca mientras que los subadultos fueron la fracción de la población que coincidió con la época de lluvias.

La proporción de sexos de toda la población no fue significativamente diferente de 1:1. Sin embargo, cuando se analiza la proporción de sexos en la fracción de adultos de la población se observa una proporción sesgada hacia los machos. La proporción de sexos más marcada, se presentó durante los meses más secos de 2001; esto señala una diferencia en el uso estacional del espacio (Hernández-Betancourt *et al.*, 2003), por lo que puede inferirse que los machos tienen mayor movimiento en la época seca ya que emigran a diferentes sitios para lograr el apareamiento, probablemente debido a que en esta época la mayor parte de las hembras están preñadas o lactantes. La mayor presencia de machos adultos de *H. gaumeri* difiere de la proporción de sexos de *H. desmarestianus* ya que la proporción de sexos de esta especie tuvo un sesgo hacia las hembras en La Selva, Costa Rica y Los Tuxtlas (Fleming, 1974a; Sánchez Cordero, 1993). La mayor presencia de hembras en la época seca también se observó en la selva mediana de Chamela para *L. pictus* (Briones, 1991).

La proporción de sexos de la población de jóvenes y subadultos se mantuvo en equilibrio (1:1), lo que refuerza la idea de que los adultos muestran un sesgo hacia los machos por la influencia de las inmigraciones provenientes de otros sitios en tanto que las hembras presentan menor vagilidad que los machos. Lo anterior se explica debido a que el papel ecológico de las hembras es la producción de nuevos individuos, que requieren de cuidados y suficiente alimento (Flowerdew, 1987), por lo tanto éstas deben permanecer explotando microhábitats con suficiente productividad.

El porcentaje de permanencia observado para *H. gaumeri* (33.2%) fue similar (30%) a lo reportado para la especie en la misma zona de estudio durante la temporada 1996-1998 (Cimé-Pool *et al.*, 2002). Las diferencias entre las permanencias entre sexos de *H. gaumeri* se puede interpretar considerando las hipótesis de uso diferencial espacial entre sexos (Emlen y Oring, 1977; Ostfeld, 1985; Flowerdew, 1987). Las hembras que tuvieron las mayores permanencias, fueron recapturadas con mayor frecuencia (4-9 meses seguidos) en sitios de sus áreas de actividad. La mayor permanencia de las hembras indica que son territoriales debido a su función reproductiva



(Hernández-Betancourt *et al.*, 2003).

En contraste, los machos tuvieron menores permanencias, mayores intervalos de no captura y menor frecuencia de recapturas (2-3 meses seguidos) en sitios de sus áreas de actividad (Hernández-Betancourt *et al.*, 2003), lo cual pudo deberse a que hayan realizado excursiones desde sus áreas de actividad, como se ha documentado para heterómidos tropicales y del desierto (Maza *et al.*, 1973). El patrón de permanencia de *H. gaumeri* observado en esta selva es similar al descrito para *H. desmarestianus* en la selva de Los Tuxtlas y en la de Costa Rica (Fleming, 1974a; Sánchez-Cordero, 1993) y para *Liomys pictus* en Chamela, Jalisco (Romero, 1993); sin embargo, Briones (1991) y Ceballos (1989), reportan bajas permanencias para *L. pictus*, esta especie se encuentra en la selva baja caducifolia con épocas de sequía muy marcadas.

La reproducción de *H. gaumeri* en la selva mediana subcaducifolia de Yucatán mostró un patrón poliéstrico estacional. Esto lo confirma la presencia de machos activos y hembras en estro que se presentaron en la mayoría de los meses, así como algunas que presentaron dos gestaciones en un mismo año, además de que en la mayoría de los meses se capturaron jóvenes. La presencia de hembras inactivas y machos activos se acentuó durante los meses de mayor precipitación de 2001. En la zona de estudios la mayoría de los apareamientos ocurrió al final de la época de lluvias y principios de la de secas, que es cuando los machos alcanzan su mayor desarrollo testicular (septiembre-diciembre). Como respuesta a los apareamientos en la época seca se presentan el mayor número de hembras preñadas y postlactantes.

Se ha explicado como los pequeños roedores aprovechan la fenología de las plantas en las selvas tropicales (Janzen, 1982; Herrera, 2002). Durante la época de lluvias, cuando en los sistemas tropicales se presenta la mayor productividad, los adultos que se reproducen por primera vez disponen de suficiente alimento y, por lo tanto, tienen la posibilidad de almacenar semillas, lo cual les permite tener suficientes reservas de alimento. Al iniciar la época de lluvias en el suelo queda un banco de semillas importante y muchas de ellas germinan y producen plántulas que son aprovechadas principalmente por los jóvenes. El patrón descrito concuerda con lo que sucede en el ciclo de reproducción con *H. gaumeri* en la selva baja caducifolia de Yucatán.

Un patrón reproductivo semejante al de *H. gaumeri* ha sido observado para *H. desmarestianus* y *L. pictus* (Fleming, 1971, 1974a, 1974b; Briones, 1991; Sánchez-Cordero, 1993; Sánchez-Cordero y Fleming, 1993) en las selvas húmedas y secas, la diferencia entre estas especies es que el patrón reproductivo de *H. desmarestianus* resulta ser menos estacional que el de *L. pictus* y *L. salvini* (Sánchez-Cordero y Fleming, 1993) debido a que *Liomys* habita principalmente en selvas secas con una estacionalidad muy marcada. El patrón reproductivo de *H. gaumeri* en la selva del sur de Yucatán es más parecido al de *H. desmarestianus*, considerando que en la selva húmeda de Costa Rica se encontró que la reproducción de *H. desmarestianus* se presentó durante 10 meses (Fleming, 1974b), lo que pudo deberse a que la selva húmeda es más productiva. En el sitio de estudio se presentan pequeñas precipitaciones aún en la época seca, estimulando la producción de frutos y semillas durante todo el año.

Las especies removidas por *H. gaumeri* ($n = 38$) constituyeron 32% del total de las de plantas registradas en los cuadrantes y 15% de las registradas para el Rancho Hobonil (Navarro-Collí,

2001). Lo anterior confirma su papel como el mamífero que realiza la mayor dispersión de semillas en las selvas del sur de Yucatán (Castillo, 2002), y de su importancia como una especie que determina la composición de la comunidad vegetal del área de estudio. Las semillas removidas en mayor cantidad y con mayor frecuencia correspondieron a familias que estuvieron representadas por una sola especie pero que tuvieron valores de abundancia y frecuencia relativa altos, como las familias Burseraceae (*Bursera simaruba*), Fabaceae (*Leucaena leucocephala*) y Palmae (*Sabal japa*). La familia Ebenaceae fue la excepción, ya que incluye al género *Dyospiros* con tres especies, siendo *D. cuneata* la más removida. Estudios sobre remoción de semillas realizados en la temporada 1996-1998 en la misma zona, presentan un patrón semejante al observado en el presente estudio (Euán, 2003). En la selva del sur de Yucatán *H. gaumeri* removió 22 familias de plantas y en la de Chamela, Jalisco *L. pictus* removió 23 (Ceballos, 1989).

En general, ambos sexos removieron un número similar de especies, lo cual puede indicar que tienen una amplia gama de posibilidades para llenar sus requerimientos alimentarios seleccionando aquellas semillas que satisfagan sus necesidades según su sexo y edad. En heterómidos del desierto como *Dipodomys* y *Perognathus* (Reichman y Price, 1993) y de selva alta como *H. desmarestianus* (Briones y Sánchez-Cordero, 1999), se ha observado que existen preferencias por semillas que satisfacen sus requerimientos energéticos.

Durante la época seca se removió un mayor porcentaje de especies de plantas que en la de lluvias, lo cual pudo deberse a que durante el final de la época de secas y principios de la de lluvias las plantas dejan caer los frutos y semillas para reiniciar nuevamente la floración (Richards, 1996). También al analizar el contenido de semillas de las madrigueras de *L. pictus* en la selva mediana de Chamela se encontró que en la época seca se presentó mayor remoción de especies, además de encontrar dentro de las madrigueras algunos insectos (Domínguez *et al.*, 2000). La mayor remoción de semillas por *H. gaumeri* durante la época seca también pudo deberse al periodo reproductivo, ya que durante esta época se encontró un mayor número de hembras preñadas y postlactantes. También se observó que estas hembras remueven caracoles terrestres (*Choanopoma largillierti*, *C. gaigei*, *Neocyclotus dysoni* y *Drymaeus shattucki*) que probablemente complementen sus requerimientos energéticos y de agua (Hernández-Betancourt *et al.*, 2005).

CONCLUSIONES

Heteromys gaumeri fue la especie más abundante dentro del ensamble de pequeños roedores presentes en la selva mediana subcaducifolia del sur de Yucatán, México con una densidad poblacional que fluctuó entre 2 y 30 ind./ha y en la que se observó una correlación entre la densidad y la precipitación pluvial.

Se reclutaron individuos durante los 24 meses del estudio, siendo los adultos el principal componente de la población seguido por los jóvenes y los subadultos, observándose nuevamente correlación entre la precipitación y los reclutas totales. En cuanto a la permanencia, 33% de los individuos capturados fueron residentes, las hembras presentaron en promedio mayor permanencia



que los machos como resultado del uso diferencial de sus áreas de actividad y de sus funciones biológicas. La proporción de sexos de los individuos totales no fue diferente a uno; sin embargo, cuando se analiza por edades, la proporción de los adultos está sesgada hacia los machos. Entre los jóvenes y subadultos la proporción de sexos de los individuos no fue diferente de 1:1.

Los machos con testículos escrotados formaron el mayor componente entre los adultos, en la mayoría de los meses constituyeron 50% o más de esta fracción. Las hembras no activas constituyeron 50% o más entre las reproductivas, observándose una correlación de esta fracción de hembras con la precipitación. La máxima presencia de hembras activas ocurrió durante la época seca, lo cual sugiere un patrón estacional poliéstrico continuo. El promedio de crías por camada fue de 4.66. Las hembras alcanzaron la madurez sexual en promedio en 2.944 meses mientras los machos lo hicieron en 4.39.

Los roedores removieron semillas de 22 familias, 33 géneros y 38 especies. Estas especies constituyeron 32% del total de las especies presentes en los cuadrantes ($n = 117$). Las especies removidas con mayor presencia fueron: *Bursera simaruba*, *Dyospiros cuneata*, *D. verae-crucis*, *Leucaena leucocephala*, *Sabal japa*, *Vitex gaumeri* y *Arrabidaea floribunda*. Los machos y hembras removieron un número similar de especies, siendo las hembras las que presentaron mayores frecuencias de remoción.

AGRADECIMIENTOS

Al maestro en ciencias José Erales, a la señora. Rosita y al señor Catín por sus atenciones en el Rancho Hobonil. Por su apoyo logístico en el transporte al señor Julio Pool. A los biólogos Candita Euán Canul, Ermilo López Cobá por el apoyo en el trabajo de campo, y al Biól. Víctor Navarro Collí por la identificación de las especies de plantas y semillas. Al sistemas de Becas PROMEP por la beca PROMEP-UADY-64 otorgada al primer autor para realizar su doctorado.

LITERATURA CITADA

- Adler, G. H. 1998. Impacts of resource abundance on populations of tropical forest rodent. *Ecology*, 79(1):242-254.
- Allen, J. A. y F. M. Chapman. 1897. On mammals from Yucatan, with descriptions of new species. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 9:1-12.
- Anderson, D. S. 1982. *Comparative population ecology of Heteromys desmarestianus in a Costa Rica wet forest*. Ph. D. Dissertation. University of Southern California, Los Angeles.
- Barrera, R. V. 2004. *Estructura de la comunidad de pequeños roedores en tres sitios con vegetación en diferentes etapas de desarrollo en la Reserva Cuxtal, Yucatán, México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán.

- Briones, M. A. 1991. *Patrón demográfico y reproductivo de Liomys pictus (Rodentia:Heteromyidae) en un bosque tropical caducifolio*. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, DF.
- Briones, M. A. y V. Sánchez-Cordero. 1999. Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice *Liomis pictus* (Rodentia: Heteromyidae) in tropical deciduous forest in México. *Stud. Neotrop. Fau. Envir.* 34:(2)65-71.
- Castillo, L. 2002. *Remoción y postdispersión de frutos y semillas por mamíferos terrestres en una selva mediana subcaducifolia de Yucatán, México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán.
- Ceballos, G. 1989. *Population and community ecology of small mammals from tropical deciduous and forest in western Mexico*. Tesis doctoral. The Univ. Of Arizona.
- Cimé-Pool, J. A. 2006. *Ecología de comunidades de pequeños roedores en un gradiente de perturbación de selva baja caducifolia espinosa de la Reserva Estatal de Dzilam, Yucatán, México*. Tesis de maestría. Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán.
- Cimé-Pool, J. A., S. F. Hernández-Betancourt y S. Medina Peralta. 2002. Área de actividad de *Heteromys gaumeri* en una selva mediana subcaducifolia del sur de Yucatán. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 6:5-18.
- Domínguez, Y., B. Hernández-Meza, A. Mendoza y G. Ceballos. 2000. Disponibilidad de semillas y contenido de madrigueras de *Liomys pictus* en dos tipos de vegetación en el Oeste de México. *Memorias del v Congreso Nacional de Mastozoología*. Mérida, Yucatán.
- Duch, G. 1988. *La conformación territorial del estado de Yucatán. Los componentes del medio físico*. Universidad Autónoma Chapingo. Centro Regional de la Península de Yucatán.
- Emlen, S. T. y L. W. Oring. 1997. Ecology, sexual selection and evolution of mating systems. *Science*, 197:215-233.
- Engstrom, M. D., H. H. Genoways y P. K. Toker. 1987. Morphological variation, karyology and systematic relationships of *Heteromys gaumeri* (Rodentia: Heteromyidae). Pp. 289-303, in *Studies of neotropical mammalogy, essay in honor of Philip Hershkovitz*. (Patterson, B. P. y R. M. Tim, eds.) *Fieldiana Zoology New Ser.*, 39:1-1509.
- Euán, C. M. 2003. *Remoción de semillas por Heteromys gaumeri Allen y Chapman, 1896 (Rodentia:Heteromyidae) en una selva mediana del sur de Yucatán, México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán.
- Fleming, T. H. 1970. Notes on the rodent faunas of two Panamanian forest. *Journal of Mammalogy*, 51:473-490.
- Fleming, T. H. 1971. Population ecology of three species of Neotropical rodents. *Miscellaneous Publication. Museum of Zoology*, Univ. Michigan, 143:1-47.
- Fleming, T. H. 1974a. The population ecology of two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Ecology*, 55:493-510.
- Fleming, T. H. 1974b. Social organization in two species of Costa Rican heteromyid rodents.

- Journal of Mammalogy*, 55:543-561.
- Fleming, T. H. 1991. Fruting plant-frugivore. Mutualism: The evolutionary theater and the ecological play. Pp. 119-144, in *Plant-animal interactions. Evolutionary Ecology in tropical and temperate regions*. (Pirce, P. W., G. Wilson, T. M. Leiinsohn y W. W. Benson, eds.). John Wiley and Sons Inc.
- Fleming, T. H. y R. J. Rauscher, 1979. On evolution of litter size in *Peromyscus leucopus*. *Evolution*, 32:45-55.
- Flores, J. S. e I. Espejel. 1994. *Tipos de vegetación de la Península de Yucatán*. Serie Etnoflora Yucatanense, 3. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán, México.
- Flowerdew, J. R. 1987. *Mammals: Their reproductive biology and population ecology*. Ed. Edward Arnold. Great Britain.
- Galindo-Leal, C. y C. J. Krebs. 1997. Habitat structure and demographic variability of a habitat specialist: the rock Mouse (*Peromyscus difficilis*). *Revista Mexicana de Mastozoología*, 2:72-89.
- García-Estrada, C., M. L. Romero-Almaraz y C. Sánchez-Hernández. 2002. Comparison of rodent communities in sites with different degrees of disturbance in deciduous forest of south-eastern Morelos, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 85:153-168.
- Gaumer, G. F. 1917. *Monografía de los mamíferos de Yucatán* xli.
- Hernández-Betancourt, S. F., R. López-Wilchis, J. A. Cimé-Pool y S. Medina. 2003. Área de actividad, movimiento y organización social de *Heteromys gaumeri* Allen y Chapman, 1897 (Rodentia: Heteromyidae) en una selva de Yucatán, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 90:77-91.
- Hernández-Betancourt, S. F., J. Gómez González, J. A. Cimé Pool, S. Medina Peralta y C. M. Euán Canul. 2005. First report of use of land snails for *Heteromys gaumeri* (Rodentia: Heteromyidae) in a subdeciduous forest in Yucatan, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 21(2): 155-156.
- Herrera, M. C. 2002. Seed dispersal by vertebrates. Pp. 185-208, in *Plant animal interactions. An evolutionary approach*. (C. M. Herrera y O. Pellmyr, eds.). Blackwell Publishing.
- Hulme, P. E. 2002. Seed dispersal, seed predation and natural regeneration. Pp. 257-273, in *Frugivory and seed dispersal: Ecological, evolutionary and conservation issues*. CAB International, New York.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Núñez-Farfán. 1997. La vegetación. Pp. 61-181, in *Historia Natural de los Tuxtlas*. (González-Soriano, E., R. Dirzo y R. C. Vogt, eds.). Instituto de Biología-Instituto de Ecología-UNAM/CONABIO.
- INEGI. 1989. *Carta climática*. Escala 1:1,000,000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México.
- INEGI. 1992. *Carta de tipos de vegetación*. 1:12,000,000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México.
- Janzen, D. H. 1982. Removal of seed from horse dung by tropical rodents: Influence of habitat amount of dung. *Ecology*, 63(6):1887-1900.

- Klinger, R. 2006. The interaction of disturbances and small mammal community dynamics in a lowland forest in Belize. *Journal of Animal Ecology*, 75:1227-1238.
- Krebs, C. J. 1966. Demographic changes in fluctuating population of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs*, 36(3):240-273.
- Lima, M., R. Julliard, N.C. Stenseth y F. M. Jaksic. 2001. Demographic Dynamics of a neotropical small rodent (*Phyllotis darwini*): feedback structure, predation and climatic factors. *Ecology*, 70:761-775.
- Maza, B., N. R. French y P. Aschwandén. 1973. Home ranges in population of heteromyid rodent. *Journal of Mammalogy*, 54:405-425.
- Navarro-Collí, V. 2001. *Estudio florístico de la vegetación de la Sierrita de Ticul en el Rancho Hobonil, Municipio: Tzucacab, Yucatán, México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán.
- Ostfeld, R. S. 1985. Limiting resource and territoriality in microtine rodents. *The Amer. Nat.*, 126:1-15.
- O'Connell, M. A. 1989. Population dynamics of neotropical small mammals in seasonal habitats. *Journal of Mammalogy*, 70:532-548.
- Parmenter, R.R., T. L. Yates, D. R. Anderson, K. P. Burnham, J. L. Dunnum, A. B. Franklin, M. T. Friggens, B. C. Lubow, M. Miller, G. S. Olson, C. A. Parmenter, J. Pollard, E. Rexstad, T. M. Shenk, T. R. Stanley y G. C. White. 2003. Small-mammal density estimation: a field comparison of grid-based vs. web-based density estimators. *Ecological Monographs*, 73:1-26.
- Pocock, M. J. O., A. C. Frantz, D. P. Cowan, P. C. L. White y J. B. Searle. 2004. Tapering bias inherent in minimum number alive (MNA) population indices. *Journal of Mammalogy*, 85(5):959-962.
- Pough, F. H., C. M. Janis y J. B. Heiser. 2005. *Vertebrate life*. 7a edición. Pearson Prentice Hall. Estados Unidos.
- Prince, P. 1991. Patterns in communities along latitudinal gradient. Pp. 51-69, in *Plant-animal interactions. Evolutionary ecology in tropical and temperate regions* (Pirce, P. W., G. Wilson, T. M. Leinsohn y W. W. Benson, eds.). John Wiley and Sons Inc.
- Ramírez-Pulido, J., I. Lira, S. Gaona, C. Müdspacher y A. Castro. 1989. *Manejo y mantenimiento de colecciones mastozoológicas*. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. México, DF.
- Rasmussen-Terán, M. C. 2006. *Fluctuación poblacional de Heteromys gaumeri, Allen y Chapman 1896 (Rodentia: Geomyidae) en una selva mediana subcaducifolia de Hobonil, Yucatán, México, durante el periodo de 1996-1998*. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán.
- Reichman, O. J. y M. V. Price. 1993. Ecological aspects of heteromyid foraging. Pp. 539-574, in *Biology of Heteromyid* (Genoways, H. H. y J. H. Brown, eds.). Special Publication No 10. Amer. Soc. of Mammalogy.
- Richards, P. W. 1996. *The tropical rain forest an ecological study*. Cambridge University Press.
- Romero, L. 1993. *Biología de Liomys pictus*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, UNAM. México,

DF.

- Romero-Almaraz, M. L. y C. Sánchez-Hernández. 2005. *Heteromys gaumeri* J. A. Allen y Chapman, 1897. Pp. 625-626, *IN Los mamíferos silvestres de México* (Ceballos, G. y G. Oliva, eds.). CONABIO/Fondo de Cultura Económica. México, DF.
- Rudran, R. 1996. Method for marking mammals. Pp. 299-310, *in Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for mammals* (Wilson, D. E., F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran y M. S. Foster, eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, DC. xxvii.
- Rzedowski, J. 1987. *Vegetación de México*. Limusa. México, DF.
- Sánchez-Cordero, V. 1993. Estudio poblacional de la rata espinosa *Heteromys desmarestianus* en la selva húmeda en Veracruz, México. Pp. 301-316, *in Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. A. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, AC. México, DF.
- Sánchez-Cordero, V. y T. H. Fleming. 1993. Ecology of tropical heteromyids. Pp. 596-617, *in Biology of Heteromyidae* (Genoways, H. H. y J. H. Brown, eds.). Special Publication núm. 10. Amer. Soc. of Mammalogy.
- Sánchez-Cordero, V., G. Magaña y M. A. Briones. 1997. Modelos de captura y recaptura en cinco especies de roedores. Pp. 297-324, *in Homenaje al profesor Ticul Álvarez* (Arroyo-Cabrales, J. y O. J. Polaco, coords.). Instituto Nacional de Antropología e Historia.
- Schmidt, C. A., M. D. Engstrom y H. H. Genoways. 1989. *Heteromys gaumeri*. *Mammalian Species*, 345:1-4.
- Vaughan, T. A., J. M. Ryan y N. J. Czaplewski. 2000. *Mammalogy*. 4ª Edición. Thomson Learning, Inc. Estados Unidos.
- Vázquez, L. B., R. A. Medellín y G. N. Cameron. 2000. Population and community ecology of small rodents in montane forest of western Mexico. *Journal of Mammalogy*, 81(1):77-85.
- Zar, J. H. 1999. *Bioestatistical analysis*. 4ª Edición. Prentice Hall.



IMPORTANCIA DE LAS AGUADAS PARA LOS MAMÍFEROS DE TALLA MEDIANA Y GRANDE EN CALAKMUL, CAMPECHE, MÉXICO

Diego Humberto Martínez-Kú^{1,2}, Griselda Escalona-Segura¹
y Jorge A. Vargas-Contreras^{2,3}

¹El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Campeche, Calle 10 # 264, Colonia Centro. CP 24000 Campeche, Campeche, México. CE: humdiek@yahoo.com.mx (DHMK); gescalon@camp.ecosur.mx (GES).

²Facultad de Ciencias Químico Biológicas, Universidad Autónoma de Campeche, Av. Agustín Melgar s/n, Colonia Buenavista. CP 24030 Campeche, Campeche, México. CE: jalbino64@hotmail.com (JAVC).

³Instituto de Ecología, UNAM. Apartado Postal 70-275. CP 04510 México, Distrito Federal, México. CE: jalbino@miranda.ecologia.unam.mx (JAVC).

Resumen: Las aguadas de la Región de Calakmul son la principal fuente de agua superficial para la fauna nativa y su variación espacio-temporal puede afectar la actividad y desplazamiento de la fauna. Así, en el presente trabajo se sometió a prueba la hipótesis de que la mayor densidad de registros de mamíferos de talla corporal mediana y grande se encuentra en los sitios con aguadas durante el periodo de secas; mientras que en el de lluvias las densidades de los registros son similares para sitios con y sin aguada. Se ubicaron tres sitios con aguadas y tres sin aguadas revisándose mensualmente en temporadas de lluvias y secas de agosto de 2005 a julio de 2006. Se muestreó un área total de 1.25 km² en transectos que sumaron 248 km lineales, donde se detectaron 1288 rastros y 164 avistamientos pertenecientes a 20 especies. Los mamíferos con rastros más abundantes fueron los artiodáctilos con 84.2% del total y el menor fueron los roedores con 31%. Se encontraron diferencias temporales entre los sitios con aguas y sin aguadas. El análisis de similitud mostró la formación de grupos mastofaunísticos diferentes entre las estaciones. Se encontró que la distribución de los mamíferos fue agrupada independientemente de la presencia de aguadas o la temporalidad; lo cual sugiere que además del recurso hídrico, existen otros factores ambientales y bióticos que influyen en la distribución de los mamíferos de esta región. En conclusión, hay asociación de mamíferos medianos y grandes en sitios con aguadas durante la temporada de secas, pero no durante las lluvias sustentando la hipótesis de este trabajo. Las aguadas son hábitats críticos que están sujetos a presiones como la permeabilidad del suelo, las variaciones climáticas, la intensidad del uso por la fauna y el uso humano inapropiado. Es importante la implementación de normas para su protección y el de la fauna silvestre asociada con ellas.

Palabras clave: aguadas, avistamientos, densidad, mamíferos, rastros, temporalidad

Abstract: The “aguadas” are the main superficial water resource for native wild fauna in Calakmul Region and their spatio-temporal variation could influence wild fauna activity and movements. Hence, in this work we tested the hypothesis that a larger track medium and large mammal density will be recorded in sites that harbor “aguadas” during the dry season, while during rainy



season track density will be similar between site with and without “aguadas”. We located three sites with “aguadas” and three sites without “aguadas” that were visited monthly from August 2005 to July 2006. The total sampling effort was of 1.25 km² in transects that summed 248 lineal km, where we recorded 1,288 tracks of 20 species. The tracks of artiodactyls were the most common (84.2%) and the least common were the tracks of rodents (31%). We found seasonal variation in track density between sites with “aguadas” and sites without “aguadas”. Similarity analysis showed that mammals were clustered in different groups between seasons. Mammal distribution was clumped independently of the “aguadas” presence or season. This suggests that additional to body waters, there are environmental and biotic factors that influence mammal distributional patterns. In conclusion, there is higher medium and large mammal association to sites that harbor “aguadas” during the dry season but not during the rainy season; therefore our data sustain the working hypothesis. The “aguadas” are critical habitats that are under pressure such as soil permeability, climatic variability, intense use by fauna, and neglected human use. For this reason, it is necessary to implement laws and rules that protect them together with their associated wild fauna.

Key words: natural ponds, sights, density, mammals, tracks, seasonality.

INTRODUCCIÓN

El sur de la península de Yucatán, en particular la región de Calakmul, presenta un suelo mal drenado, lo que da lugar a la formación de pequeños depósitos de agua, temporales o permanentes comúnmente llamados “aguadas”, que son las principales fuentes de agua superficial en el área y de vital importancia para la fauna (March, 1994; Galindo-Leal, 1999; Vaughan y Weis, 1999; Hernández-Huerta *et al.*, 2000; García Escalona, 2003; García Gil, 2003). El sistema de cuerpos de agua es un factor importante en el hábitat de muchas especies de fauna, ya que son utilizados como refugio ante depredadores y parásitos, así como sitios de descanso durante las horas más calurosas del día (Naranjo, 2001). Pero más aún, la importancia de estos sistemas acuáticos radica en que son la principal fuente de abastecimiento de agua para satisfacer sus necesidades fisiológicas (Aranda, 1990; Hernández-Betancourt *et al.*, 1996; Hernández-Huerta *et al.*, 2000; Naranjo, 2001).

Algunas investigaciones han demostrado experimentalmente la dependencia fisiológica por el agua en ciertas especies. Particularmente, Sánchez y Valadez (1989) encontraron que los roedores del género *Oryzomys* en el norte de México tienen preferencia por los hábitats húmedos o cercanos a cuerpos de agua.

Darío (2002) determinó la relación entre la estructura del paisaje en un humedal y la fauna silvestre, teniendo al capibara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) como un caso de estudio. El autor encontró que el tipo de vegetación y la disponibilidad de agua representan elementos del hábitat que condicionan su presencia. Además, para muchas especies sus patrones migratorios diarios y estacionales son determinados por la dispersión espacial y temporal del agua superficial (Senzota y Mtahko, 1990).

Cabe señalar que los requerimientos de agua son mayores para herbívoros, intermedios para omnívoros y muy bajos para carnívoros (Wolff, 2001); probablemente esto explique por qué hay



mucha afluencia por parte de los ungulados hacia zonas cercanas a los cuerpos de agua (Herrera, 2000). Bolaños y Naranjo (2001) encontraron en Lacantún, Chiapas, rastros de ungulados con un patrón más agrupado en la cercanía de cuerpos de agua perennes, lo que hace suponer que los animales visitaban con mayor frecuencia esos sitios al no disponer de fuentes alternas de agua. En contraste, durante la época de lluvia, los autores registraron rastros con un patrón más disperso dentro de los transectos como consecuencia de la alta disponibilidad de agua.

Naranjo y Cruz (1998), Naranjo (1995, 2001) y Muench y Naranjo (2003) encontraron que el tapir (*Tapirus bairdii*) prefiere hábitats en tierras bajas y con fuentes permanentes de agua. En sus registros obtuvieron una mayor incidencia de estos animales en hábitats con mayor disponibilidad de alimento, agua y refugio. Naranjo (1995) señaló a los cuerpos de agua como un sitio importante para el tapir, ya que le sirve como un sitio de descanso. March (1990) señala que una característica importante para el hábitat óptimo del pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) es la presencia y abundancia de cuerpos de agua superficial.

Es común encontrar ungulados en zonas boscosas bien conservadas cercanas a las aguadas (Owen-Smith, 1996; SEMARNAT, 2001). Por ejemplo, Mandujano y Gallina (1995) encontraron que la variación espacio-temporal de las fuentes de agua tiene un efecto importante sobre el desplazamiento del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) durante la época seca, pero no así en la de lluvia, cuando el alimento de alta calidad y baja concentración de compuestos secundarios es más limitante.

Se ha considerado que la importancia de las aguadas radica en que es la principal fuente de abastecimiento de agua para satisfacer las necesidades fisiológicas de la fauna nativa de la región de Calakmul durante la época de secas (Aranda, 1990, 1994; Vaughan y Weis, 1999; Hernández-Huerta *et al.*, 2000; Naranjo, 2001). Además, sus alrededores pueden servir como refugio o sitios de descanso (Naranjo, 2001). Mandujano y Gallina (1995) y García Gil (2003) mencionaron que la variación espacio-temporal de las fuentes de agua provoca un efecto importante sobre la actividad y desplazamiento de la fauna en el periodo de secas, mientras que en el de lluvias el agua no es un factor limitante. Con base en lo anterior, se esperaba encontrar mayor densidad de registros de mamíferos de talla corporal mediana y grande en los sitios con aguadas en comparación con aquéllos sin aguadas durante el periodo de secas; mientras que durante la época de lluvias las densidades de los registros fueran similares entre sitios con y sin aguadas en la región de Calakmul. Para ello, se establecieron los siguientes objetivos: obtener la riqueza de especies y la densidad de rastros de mamíferos de talla mediana y grande asociadas con las aguadas, determinar la similitud mastofaunística de los sitios de estudio y definir la distribución espacial.

MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se localiza en el sur de Calakmul, Campeche, entre 19° 12' 00" - 17° 48' 39" N y 89° 09' 04" - 90° 29' 05" W (Gobierno del estado de Campeche, 1999; Fig. 1). De acuerdo con el

sistema de clasificación de Köppen, modificado por García (1973), el clima de la región es cálido subhúmedo (Aw). No existen elevaciones de importancia; la altura máxima sobre el nivel medio del mar se encuentra en el cerro Champerico con 390 m sobre el nivel del mar y la mínima varía de 100 a 150 m (Morales y Magaña, 2001). En el área existen complejos de suelos del tipo de los vertisoles, gleisoles y fluvisoles sobre relieves de valles y depresiones inundadas (García Gil, 2003). Los tipos de vegetación dominantes son las selvas medianas subperennifolias, selvas medianas subcaducifolias y las selvas bajas subcaducifolias (Martínez y Galindo, 2002).

Muestreo

Este trabajo de campo se desarrolló de agosto de 2005 a julio de 2006 con muestreos mensuales en tres sitios con aguadas (aguada Zona Arqueológica –AZA–, aguada Nadzcaan –AN– y aguada

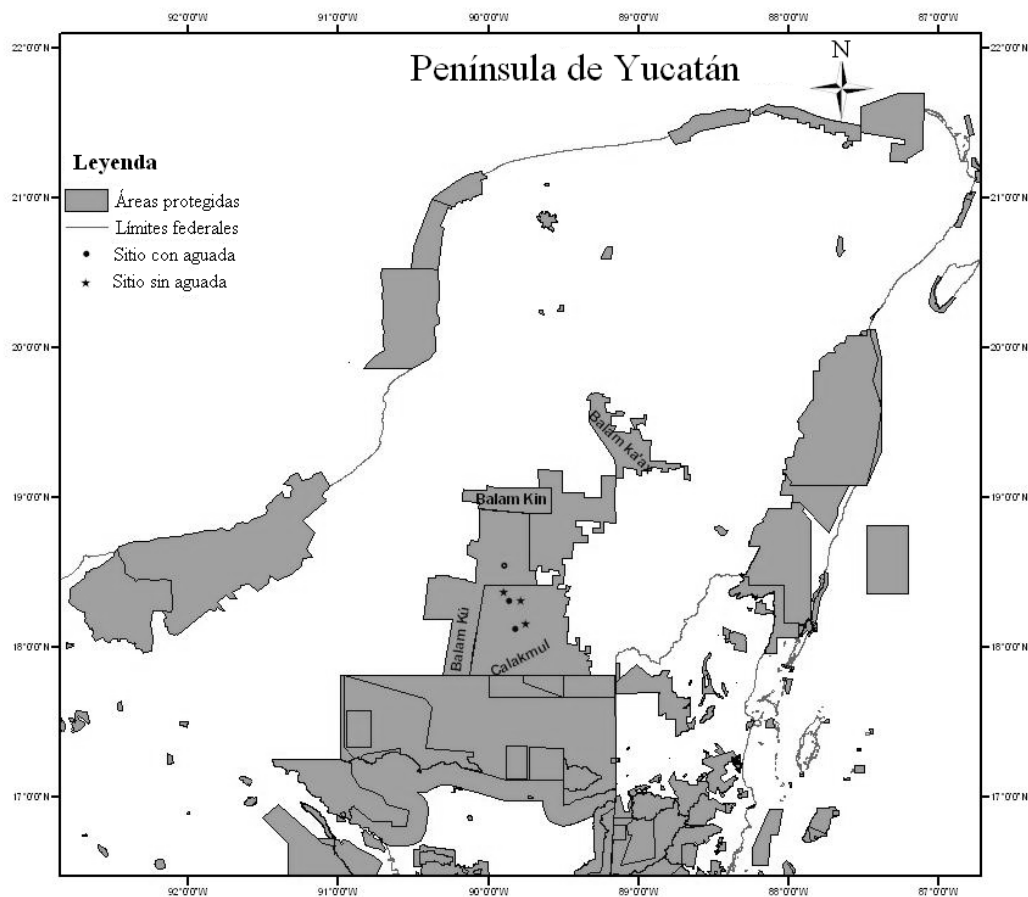


Figura 1. Localización del área de estudio en Calakmul, Campeche, México.

Sendero del Ramonal –AS), cuyos espejos fluctuaron entre 0 y 9989 m² (José del C. Puc Cabrera, com. pers. 2008), y tres sitios sin aguadas (Oxpemul –OXP–, Colmoyote –COL– y Mensura de Conhuás –MEN), en la Reserva de la Biosfera Calakmul (Fig. 1). La selección de los sitios se hizo considerando los siguientes aspectos: que todos pertenecieran al mismo tipo de vegetación (selva mediana subcaducifolia), que estuvieran separados por lo menos 10 km uno de otro para evitar la pseudorreplicación y que fueran accesibles a lo largo de todo el año.

La selección de las especies de mamíferos medianos y grandes se basó en la propuesta de Robinson y Redford (1989) y de Medellín (1994), quienes establecieron las siguientes categorías: medianos (100-1000 g), grandes (1000-10000 g) y muy grandes (>10000 g). La nomenclatura empleada para las especies de mamíferos está basada en Wilson y Reeder (2005).

En cada sitio se situaron dos transectos de 5 x 2000 m. En el caso de los sitios con aguadas se tomó como referencia el borde de las mismas como inicio de partida, mientras que para los sitios sin aguadas los transectos se ubicaron a partir de un punto de referencia seleccionado al azar. En total se recorrieron a pie 112 km de transectos en sitios con aguadas y 136 km en sitios sin aguadas, para un esfuerzo de muestreo de 248 km lineales, en un área total de 1.25 km².

Para tener una mayor confiabilidad en la identificación de los rastros y signos, preliminarmente se realizaron salidas exploratorias con el auxilio de personas clave dedicadas a la cacería. Adicionalmente, al encontrar un rastro se consultó la guía de Reid (1997) y Aranda (2000) para confirmar su registro.

Con el propósito de conocer la distribución de los mamíferos de talla mediana y grande, cada transecto fue subdividido en cuadros de 5 x 200 m donde se realizaron avistamientos y búsquedas intensivas de rastros (huellas, excretas y rascaderos) de 07:00 a 13:00 h (caminando aproximadamente a 2 km/hora). Igualmente, se anotó la distancia a la que se encontraron los rastros con respecto al borde de la aguada o al punto de referencia de los sitios sin aguada. Las huellas y rascaderos encontrados fueron borrados y las excretas colectadas para evitar contarlos nuevamente. Es importante mencionar que un registro corresponde a un avistamiento o rastro independiente. En el caso de observaciones de organismos con sus respectivos rastros se consideraron como un solo registro.

En el análisis de las densidades fueron tomados en cuenta aquellos rastros identificados como individuos de una especie hasta donde fue posible, considerando los siguientes puntos: el patrón claro de caminata, las medidas de las huellas y la presencia de marcas distintivas como deformaciones de las pezuñas o la presencia de más dígitos, el conteo directo de individuos, la localización de excretas y, por último, la combinación de los criterios antes mencionados (*e. g.* la combinación de huella y excreta). Al encontrar un grupo de rastros de especies gregarias como el pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*), pecarí de collar (*Pecari tajacu*) y coatí (*Nasua narica*), éstos no se tomaron como un solo rastro sino que se le asignó el tamaño mínimo del grupo en el área de estudio (Lira-Torres y Naranjo, 2003; Reyna-Hurtado, com. pers. 2006).

Análisis de datos

Para evaluar si conocemos la mastofauna de talla mediana y grande del área de estudio, se



estimó la riqueza de especies con el uso de la curva de acumulación de especies mediante el programa *Species Accumulation Functions* (Díaz-Francés y Soberón, 2005). Este *software* usa la razón probabilística entre los modelos para seleccionar el mejor modelo que se ajusta a los datos observados, así como la riqueza de especies de un conjunto de datos que alcance una asíntota.

Se calculó la densidad absoluta de rastros encontrados en los transectos utilizando la fórmula: $D = N/A$, donde D = densidad de rastros, N = número de rastros y A = tamaño del área en km^2 . Se obtuvo la densidad relativa por especie que es la proporción o número de individuos por especie por unidad de área (Naranjo, 2000; Krebs, 2002). Se calculó una χ^2 para saber si hubo asociación temporal de los rastros entre sitios con y sin aguadas. Además, se realizó un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis de una vía para identificar si hubo diferencias significativas en la densidad de rastros entre los sitios y pruebas pareadas de suma de rangos de Mann-Whitney para probar diferencias entre temporadas por especie (SigmaStat, 1992).

Se empleó el índice de Coeficiente de Ligamento Simple mediante el programa *Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System* versión 2.1 (Rohlf, 2000) para estimar la similitud entre los sitios con aguadas y sin aguadas. Se usó el valor crítico de similitud de 66.66 para determinar diferencias faunísticas, es decir, separación de grupos o faunas (Sánchez y López, 1988). Mientras que para evaluar la distribución espacial de los mamíferos con respecto a las aguadas se utilizó el índice de dispersión de Morisita ($I_d = n[(Sx^2 - Sx) / \{(Sx)^2 - Sx\}]$); donde un valor igual a cero indica un patrón azaroso, un valor por arriba de cero un patrón agrupado y un valor por debajo de cero un patrón uniforme (Krebs, 2002).

RESULTADOS

Riqueza de especies

En el área de estudio se registraron 20 especies de mamíferos de talla mediana y grande, de las cuales 16 estuvieron asociadas con las aguadas y 17 con los sitios sin aguadas. Del primer grupo, siete son carnívoros (*Panthera onca*, *Puma concolor*, *Leopardus pardalis*, *Procyon lotor*, *Nasua narica*, *Urocyon cinereoargenteus* y *Eira barbara*); cuatro artiodáctilos (*Mazama* spp., *Odocoileus virginianus*, *Tayassu pecari*, *Pecari tajacu*); dos roedores (*Sciurus yucatanensis* y *S. deppei*); dos primates (*Ateles geoffroyi* y *Alouatta pigra*) y uno es cingulado (*Dasypus novemcinctus*). Mientras que para el segundo grupo seis son carnívoros (*P. onca*, *P. concolor*, *L. pardalis*, *Leopardus wiedii*, *N. narica* y *U. cinereoargenteus*); cuatro artiodáctilos (*Mazama* spp., *O. virginianus*, *T. pecari* y *P. tajacu*); cuatro roedores (*S. yucatanensis*, *S. deppei*, *Cuniculus paca* y *Dasypus punctata*), un primate (*A. geoffroyi*), un perisodáctilo (*Tapirus bairdii*) y un cingulado (*D. novemcinctus*; Cuadro 1).

Por otro lado, se avistaron 164 individuos de 10 especies y se encontraron 1,288 rastros de 16 especies (Cuadro 1). Del total de rastros, 722 pertenecieron a 13 especies en sitios con aguadas y 566 de 14 especies en sitios sin aguadas. Para el caso de los avistamientos, se encontraron 128 individuos de 10 especies en sitios con aguadas y 36 de seis especies en sitios sin aguadas.

Cuadro 1. Registros por especie de mamífero en seis sitios muestreados de agosto de 2005 a julio de 2006 en Calakmul, Campeche, México. Abreviaturas: AN= Aguada Nadzcaan, AS= Aguada Sendero, AZA= Aguada Zona Arqueológica, COL= Colmoyote, MEN= Mensura, OXP= Oxpemul, Avi= Avistamiento y Ras= Rastro.

Especie	Con aguadas						Sin aguadas						Total
	AN		AS		AZA		COL		MEN		OXP		
	Avi	Ras	Avi	Ras	Avi	Ras	Avi	Ras	Avi	Ras	Avi	Ras	
<i>Alouatta pigra</i>	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10
<i>Ateles geoffroyi</i>	1	0	33	0	0	0	12	0	0	0	1	0	47
<i>Cuniculus paca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Dasyprocta punctata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	3
<i>Dasypus novemcinctus</i>	0	2	0	0	0	0	0	2	0	1	0	3	8
<i>Eira barbara</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Leopardus pardalis</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	5
<i>Leopardus wiedii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Mazama</i> spp.	0	111	0	46	2	123	0	124	2	76	0	102	586
<i>Nasua narica</i>	1	32	2	0	4	12	0	12	0	16	0	16	95
<i>Odocoileus virginianus</i>	3	16	3	54	4	34	0	12	0	7	0	21	154
<i>Panthera onca</i>	0	6	0	5	0	2	0	13	0	17	0	1	44
<i>Pecari tajacu</i>	0	21	0	6	3	24	0	15	0	6	5	12	92
<i>Procyon lotor</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Puma concolor</i>	0	1	0	1	0	8	0	5	0	12	0	1	28
<i>Sciurus deppei</i>	0	0	2	0	4	0	1	0	1	0	0	0	8
<i>Sciurus yucatanensis</i>	0	0	7	0	4	0	1	0	0	0	3	0	15
<i>Tapirus bairdii</i>	0	10	0	12	0	9	0	1	0	0	0	1	33
<i>Tayassu pecari</i>	0	27	0	54	43	99	0	54	10	9	0	18	314
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	4
Total	5	228	58	180	65	314	14	240	13	151	9	175	1452
Riqueza de especies	3	11	7	9	8	11	3	11	3	13	3	9	

Curva de acumulación de especies

Los datos observados muestran una asíntota a partir del séptimo mes de muestreo. Sin embargo, el modelo que mejor se ajusta a los datos, de acuerdo con el programa *Species Accumulation Functions* (Díaz-Francés y Soberón, 2005), es el logarítmico, que no muestra una asíntota ($a=68.26$, $b=0.32$, $\rho=0.77$, $LR=1$); seguido por el modelo de Clench ($a=17.18$, $b=0.78$, $\rho=0.79$, $LR=0.14$) y el exponencial ($a=10$, $b=0.5$, $\rho=0.59$, $LR=0.02$), que ambos tienen una asíntota (Fig. 2).

Variación espacio-temporal

En términos generales, los mamíferos con rastros más abundantes fueron los artiodáctilos con 1,072 registros (84.2%), le siguen los carnívoros con 156 (12.25%), los perisodáctilos con 33 (2.59%), los cingulados con ocho (0.62%) y por último, los roedores con cuatro (31%; Fig. 3).

Los sitios con aguadas tuvieron un mayor número de registros (722) que los sitios sin aguadas (566), pero temporalmente hubieron diferencias significativas ($\chi^2 = 18.246$, g.l. = 1, $P < 0.001$).

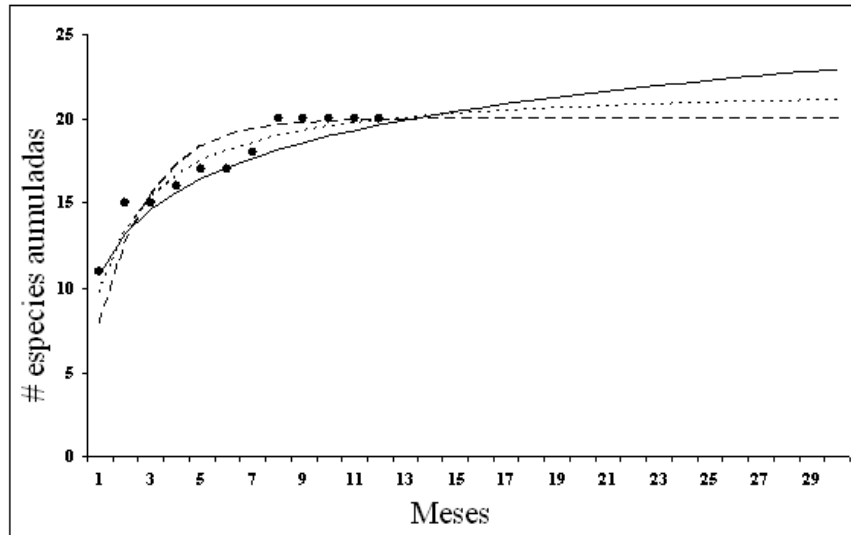


Figura 2. Curvas de acumulación de especies de mamíferos de talla mediana a grande registradas de agosto de 2005 a julio de 2006 en Calakmul, Campeche, México. Los círculos corresponden a los datos observados, la curva continúa al modelo logarítmico, la curva punteada al modelo de Clench y la curva segmentada al modelo exponencial.

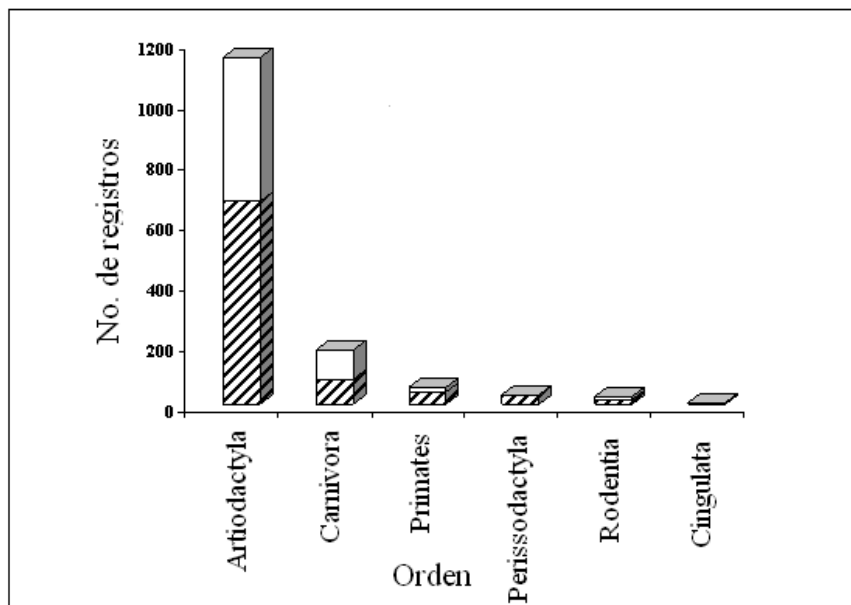


Figura 3. Abundancia de registros (avistamientos y rastros) de mamíferos de talla mediana y grande en sitios con aguadas (barras rayadas) y sitios sin aguadas (barras en blanco) en Calakmul, Campeche, México.



Adicionalmente, se encontró una densidad promedio de $1,040.9 \pm 368.86$ rastros/km² ($\bar{x} \pm DE$) de mamíferos para el área de estudio. Para los sitios con aguadas fue de $1,237.9 \pm 343.5$ rastros/km², mientras que para los sitios sin aguadas fue de 867.93 ± 287.84 rastros/km². Durante la temporada de lluvias la densidad fue de $1,111.1 \pm 359.98$ rastros/km² y para la temporada de secas de 970.7 ± 397.39 rastros/km². Los ungulados fueron los mamíferos con mayor densidad de rastros, siendo los venados temazates (*Mazama* spp.) las especies con la densidad más alta y las únicas con variación temporal ($T = 52.0$, $n = 6$, $P = 0.041$; Cuadro 3). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la densidad de rastros entre sitios ($H = 1.37$, g.l. = 5, $P = 0.928$).

Durante la temporada de lluvia se detectaron 661 registros de mamíferos de talla mediana y grande, 332 para las aguadas y 329 para los sitios sin aguadas. El que tuvo mayor número de registros fue AZA con 202, mientras que el de menor fue MEN con 83. En esta temporada se detectaron diferencias en la riqueza de especies: 11 fueron asociadas con los sitios con aguadas, mientras que 13 lo fueron para aquéllos sin aguadas (Cuadro 2). Por otra parte, ambos difieren en cuanto a las especies con mayor número de registros. Es decir, las más comunes en las aguadas fueron el venado cola blanca (*O. virginianus*), el jabalí de collar (*P. tajacu*) y el tapir (*T. bairdii*), mientras que las mayormente registradas en sitios sin aguadas fueron los temazates, el jabalí de labios blancos (*T. pecari*) y el coatí (*N. narica*; Fig. 4A).

Durante la temporada seca se detectaron 627 registros, 390 para los sitios con aguadas y 237 para los sitios sin aguadas (Cuadro 2). El que tuvo más registros fue, nuevamente, AZA (112), mientras que el de menos registros fue MEN (68). En esta temporada también se encontraron diferencias en la riqueza de especies, 13 estuvieron asociadas con las aguadas y 11 con los sitios sin aguadas (Cuadro 2). Por otra parte, ambos sitios difieren en cuanto a las especies con mayor número de registros. Es decir, las especies más abundantes en las aguadas fueron *Mazama* spp., *T. pecari*, *O. virginianus*, *N. narica*, *P. tajacu* y *T. bairdii*, mientras que las mayormente registradas en sitios sin aguadas fueron *Mazama* spp. y el jaguar (*P. onca*; Fig. 4B).

Similitud

El análisis de similitud entre sitios mostró que la riqueza de especies a nivel general y en la temporada de lluvia formaron dos grupos después del nivel crítico de 0.66, uno que comprende solamente a MEN, y otro formado por los cinco sitios restantes (Fig. 5A, C). Mientras que en el análisis de la abundancia se encontró que todos los sitios son diferentes (Fig. 5B, D, F), ya que separa a todos los sitios antes del nivel crítico de 0.66 propuesto por Sánchez y López (1988).

Por otra parte, en la temporada seca la riqueza de especies entre los sitios se divide en dos grupos: uno que comprende a AZA y AS, y el otro grupo con los cuatro sitios restantes (Fig. 5F). Analizando la abundancia se encontró que tanto en lluvia como en seca todos los sitios se separan antes del valor crítico de 0.66%, lo cual nos indica que todos son diferentes.

Distribución espacial

El índice estandarizado de Morisita fue de 0.543 para los sitios con aguadas y de 0.506 para los sitios sin aguadas. Durante la temporada de secas fue de 0.572 para los sitios con aguadas y

Cuadro 2. Variación temporal de los registros por especie de mamífero en sitios con aguadas y sitios sin aguadas de agosto de 2005 a julio de 2006 en Calakmul, Campeche, México. Abreviaturas: Avi= Avistamiento y Ras= Rastro.

Especie	Con aguada				Sin aguada				Total
	Lluvias		Secas		Lluvias		Secas		
	Avi	Ras	Avi	Ras	Avi	Ras	Avi	Ras	
<i>Alouatta pigra</i>	0	0	10	0	0	0	0	0	10
<i>Ateles geoffroyi</i>	0	0	34	0	1	0	12	0	47
<i>Cuniculus paca</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Dasyprocta punctata</i>	0	0	0	0	0	2	0	1	3
<i>Dasypus novemcinctus</i>	0	1	0	1	0	3	0	3	8
<i>Eira barbara</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	3
<i>Leopardus pardalis</i>	0	2	0	1	0	2	0	0	5
<i>Leopardus wiedii</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Mazama spp.</i>	1	143	1	137	1	172	1	130	586
<i>Nasua narica</i>	5	8	2	36	0	24	0	20	95
<i>Odocoileus virginianus</i>	2	57	8	47	0	24	0	16	154
<i>Panthera onca</i>	0	2	0	11	0	11	0	20	44
<i>Pecari tajacu</i>	0	33	3	18	5	21	0	12	92
<i>Procyon lotor</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Puma concolor</i>	0	5	0	5	0	12	0	6	28
<i>Sciurus deppei</i>	0	0	6	0	1	0	1	0	8
<i>Sciurus yucatanensis</i>	2	0	9	0	4	0	0	0	15
<i>Tapirus bairdii</i>	0	17	0	14	0	2	0	0	33
<i>Tayassu pecari</i>	16	63	27	117	0	54	10	27	314
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	4
Total	27	332	101	390	12	329	24	237	1452
Riqueza de especies	6	11	10	13	5	13	4	11	

0.509 para los sitios sin aguadas, mientras que en lluvias fue de 0.528 y de 0.505 respectivamente. Dado que todos los valores del índice de Morisita estandarizados son mayores que cero, se interpreta que los rastros de mamíferos medianos y mayores en la región están en grupos.

DISCUSIÓN

Mamíferos asociados a las aguadas

En este estudio se registró un total de 20 especies de mamíferos de talla mediana y grande, entre los que destacan por su abundancia los venados temazates, jabalíes, venado cola blanca y el tapir. Sin embargo, las especies como el sereque (*D. punctata*), el tepezcuintle (*C. paca*), el mapache (*P.*

Cuadro 3. Densidad temporal del número de rastros /km² de mamíferos de talla mediana y grande de agosto de 2005 a julio de 2006 en Calakmul, Campeche, México.

Especie	Sitios con aguada		Sitios sin aguada	
	Lluvias	Secas	Lluvias	Secas
<i>Cuniculus paca</i>	0	0	0	2.78
<i>Dasyprocta punctata</i>	0	0	6.45	2.78
<i>Dasytus novemcinctus</i>	3.85	3.23	9.68	8.33
<i>Eira barbara</i>	0	3.23	0	0
<i>Leopardus pardalis</i>	7.69	3.23	6.45	0
<i>Leopardus wiedii</i>	0	0	3.23	0
<i>Mazama spp.</i>	550.00	441.94	554.84	361.11
<i>Nasua narica</i>	30.77	116.13	77.42	55.56
<i>Odocoileus virginianus</i>	219.23	151.61	77.42	44.44
<i>Panthera onca</i>	7.69	35.48	35.48	55.56
<i>Pecari tajacu</i>	126.92	58.06	67.74	33.33
<i>Procyon lotor</i>	0	3.23	0	0
<i>Puma concolor</i>	19.23	16.13	38.71	16.67
<i>Tapirus bairdii</i>	65.38	45.16	6.45	0
<i>Tayassu pecari</i>	242.31	377.42	174.19	75.00
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	3.85	3.23	3.23	2.78

lotor), el ocelote (*L. pardalis*), el tigrillo (*L. wiedii*), el cabeza de viejo (*E. barbara*) y la zorrilla (*U. cinereoargenteus*) tuvieron muy pocos registros. Además, no se obtuvieron registros de otros mamíferos que se conocen para la zona como zorritos (*Spilogale angustifrons* y *Conepatus semistriatus*), el yaguarundi (*Puma yagouaroundi*), los tlacuaches (*Didelphis marsupialis* y *D. virginiana*), el cacomixtle (*Bassariscus sumichrasti*), la martucha (*Potos flavus*), el grisón (*Galictis vittata*), la comadreja (*Mustela frenata*) y el puercoespin (*Sphiggurus mexicanus*).

La ausencia de alguna de estas especies se ve reflejada en la curva de acumulación de especies, el mejor modelo ajustado a nuestros datos corresponde al logarítmico donde no se alcanza una asíntota. La diferencia en el número de especies registradas (20) y las esperadas (35), es decir de 15, pueden ser explicadas por varios factores:

- 1) El método usado sólo permite observar aquellos rastros fácilmente detectables como excretas, rascaderos, caminos, talladeros, observaciones visuales y huellas bien impresas.
- 2) Especies de poco peso, como el puercoespin y la comadreja, no imprimen fácilmente sus huellas debido a que el suelo es generalmente muy seco y con mucha hojarasca. Ante esta situación sería conveniente utilizar otros tipos de muestreo como camas de arena y/o cámaras fotográficas.

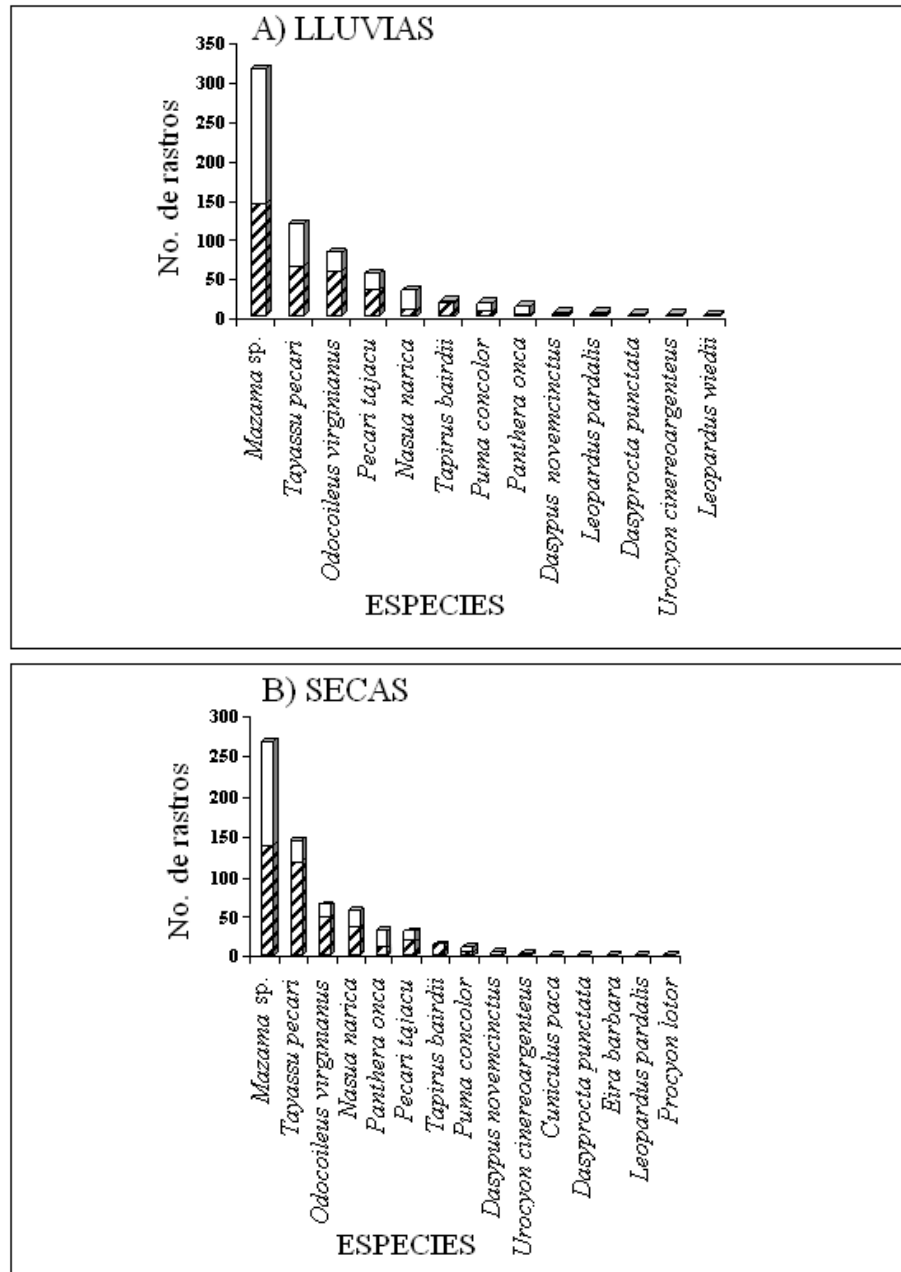


Figura 4. Abundancia temporal de rastros de mamíferos de talla mediana y grande en sitios con aguadas (barras rayadas) y sitios sin aguadas (barras en blanco) de agosto 2005 a julio 2006 en Calakmul, Campeche, México.

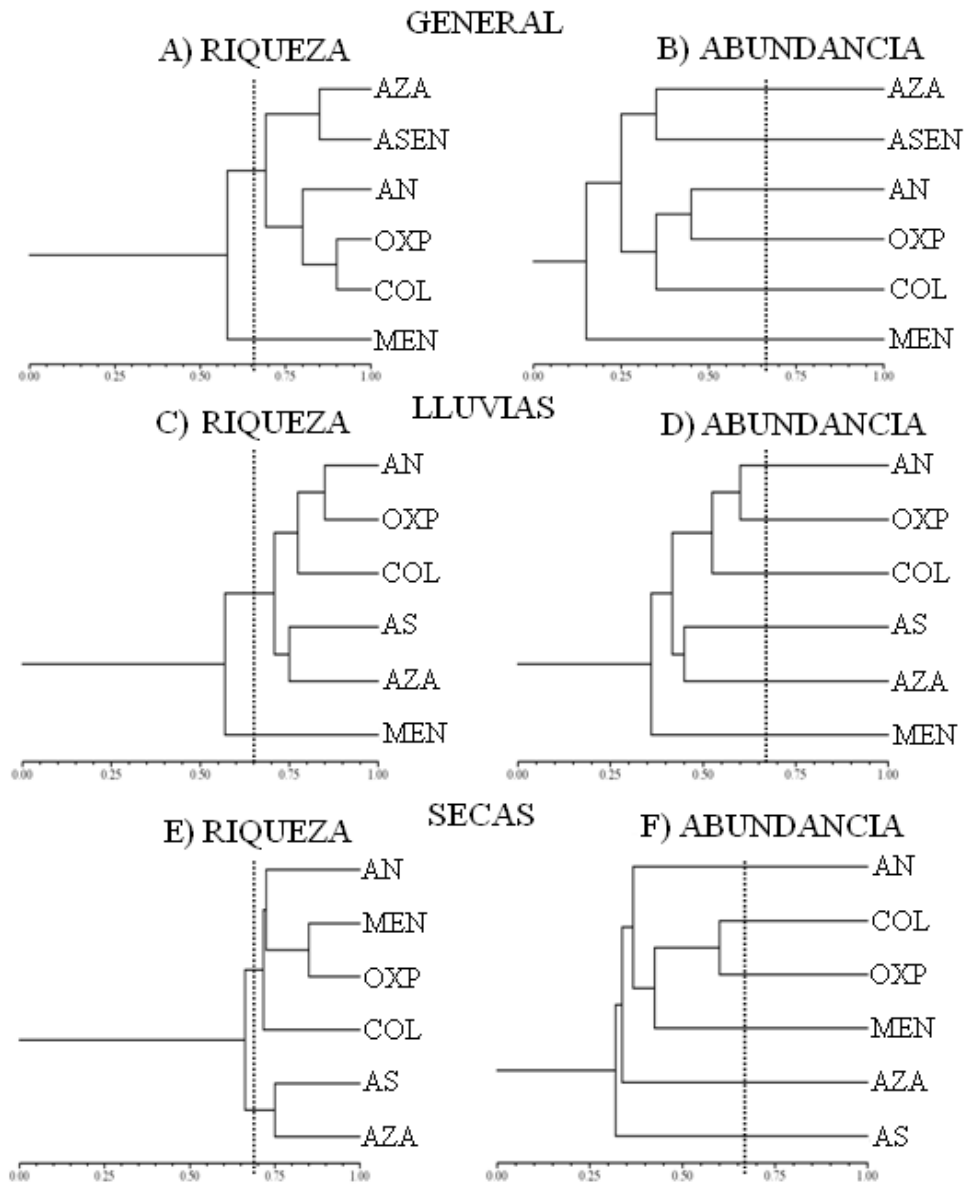


Figura 5. Dendrogramas de similitud por sitios considerando la riqueza de especies y la abundancia de los mamíferos de talla mediana y grande en Calakmul, Campeche, México. Abreviaturas: ver Cuadro 1. La línea punteada indica el valor crítico de 0.66.

- 3) Especies como el tigrillo y la martucha son de hábitos arborícolas, generalmente nocturnos, por lo que es muy difícil obtener rastros de ellos y observarlos directamente.
- 4) Existen especies más sensibles a la presencia humana como el tigrillo, el cacomixtle y el grisón, por lo cual es más difícil detectarlas.
- 5) Algunas especies son consideradas como raras y tienen pocos registros para el estado de Campeche (*e. g. G. vittata, C. semistriatus, C. mexicanus, S. angustifrons*) e incluso algunas son solamente citadas con distribución potencial para la zona y no se tienen registros recientes documentados de ellas (*e. g. M. frenata, B. sumichastri*; Hall, 1981; Escalona-Segura *et al.*, 2002; Vargas-Contreras *et al.*, 2002).
- 6) Para incrementar la posibilidad de registrar más especies, es recomendable realizar estudios multi-anales que incluyan diferentes estaciones dado que encontramos un marcado incremento de registros en la estación de lluvias.
- 7) Las especies de mamíferos no registradas en las aguadas posiblemente recurran a fuentes alternas de agua como son la preformada en algunos frutos y hojas, la acumulada en epífitas como bromelias o agua de tejido animal.

La presencia de las aguadas condiciona una mayor diversidad y abundancia de mamíferos debido a que encuentran una fuente segura de agua para satisfacer sus necesidades corporales, además de que también son útiles como refugio, zona de descanso, sitios de caza y áreas de forrajeo, entre otras funciones (Rautenstrauch y Krausman, 1973; Aranda, 1994; Hernández-Betancourt *et al.*, 1996; Hernández-Huerta *et al.*, 2000; Herrera, 2000; Bolaños y Naranjo, 2001; Naranjo, 2001).

Los sitios con aguadas presentaron un total de 16 especies de mamíferos con mayor representación de los ungulados con el mayor número de registros. Se ha sugerido que los requerimientos de agua son importantes para los herbívoros, mientras que para los omnívoros es intermedio, y muy bajo para los carnívoros (Wolff, 2001). Probablemente esto explique por qué hay mucha afluencia por parte de los ungulados hacia los cuerpos de agua.

Los venados temazates *M. pandora* y *M. temama*, presentan rastros muy similares y coexisten en la región de Calakmul (Aranda, 2000; Weber, 2005). Esto dificulta el reconocimiento de sus rastros en campo, por ello, se hace referencia como *Mazama* spp. De todas las especies registradas en este estudio los venados temazates fueron los que presentaron más rastros y prácticamente fueron igual de abundantes en sitios con aguadas y sitios sin aguadas, lo que nos hace suponer que no presenta una afinidad hacia los cuerpos de agua.

Williams (1984), March (1994), Galindo-Leal (1999), Muench y Naranjo (2001) y Lira *et al.* (2004) señalaron a las aguadas como sitios clave para mamíferos como el tapir y los pecaríes, ya que la disponibilidad de agua es un factor determinante en la selección de hábitat por estas especies. Por ejemplo, el tapir presentó una mayor abundancia de rastros en los sitios con aguadas en comparación con aquéllos sin aguadas; además, durante la temporada seca presentó dependencia hacia el agua ya que los registros fueron exclusivos para las aguadas. Mientras que *T. pecari* fue más abundante que *P. tajacu*. Esto puede deberse a que el primero forma grupos más grandes que



el segundo y está más asociado con el recurso hídrico. Asimismo, fue evidente observarlos entrar a las aguadas en las horas más calurosas del día para alimentarse y bañarse. Cabe mencionar que de todos los sitios donde se observó la mayor presencia de rastros de *T. pecari* fue en AZA.

Se identificaron a cuatro grupos de *T. pecari* con radio collares (colocados por R. Reyna Hurtado, com. pers. 2006) visitando frecuentemente a AZA. Estos grupos alternaron sus visitas en la aguada en un mismo día y al coincidir dos de ellos, el primero en llegar salía al detectar la presencia del otro. Este sitio mantuvo agua durante los primeros 10 meses del estudio, tiempo en el cual fueron observados los jabalíes. En los siguientes dos meses la aguada se secó y no se detectó la presencia de estos animales. La desecación de esta aguada se debió parcialmente a la extracción directa de agua para uso humano, a la variación en la precipitación pluvial y al proceso natural de eutrofización; repercutiendo directamente en los patrones de actividad de algunas especies de mamíferos (e. g. *T. pecari*) como el desplazarse aproximadamente 27 km hacia la aguada perenne más cercana (R. Reyna Hurtado, com. pers. 2006).

El mapache es una especie adaptable a diferentes condiciones ambientales cuya condicionante es la presencia de recurso hídrico, por lo que se dice que están fuertemente asociados con los cuerpos de agua (Lotze y Anderson, 1979; Glatston, 1994; Reid, 1997; Aranda, 2000). En nuestro estudio solamente obtuvimos un registro de esta especie en AZA. Por el contrario, en otros sitios con ambientes modificados y cercanos a los nuestros se observaron más rastros, pero todos asociados con cuerpos de agua.

Los sitios con aguadas presentaron una densidad de rastros mayor que los sitios sin aguadas. Esto es de esperarse ya que los mamíferos acudían a estos sitios por la necesidad de obtener el recurso hídrico. Además, en la estación de secas se encontraron mayor número de registros en sitios con aguadas. Por otro lado, los ungulados fueron los mamíferos que obtuvieron las mayores densidades, probablemente por que son los más abundantes en la zona; además, sus huellas son muy visibles en cualquier temporada del año.

Similitud

Con respecto a la similitud, durante la temporada de lluvias hallamos que MEN es distinto de los restantes, esto se debe a que en él se registraron especies como *C. paca* y *L. wiedii*, que fueron exclusivas, mientras que otras especies como *A. geoffroyi*, *A. pigra*, *S. yucatanensis* y *T. bairdii* no se registraron y sí fueron comunes en los demás sitios.

Es posible observar que el agua no es una limitante durante la temporada de lluvia, ya que al estar disponible casi en cualquier lugar es de fácil acceso para cualquier mamífero, prueba de ellos es la formación de un grupo de sitios mastofaunísticos similares que comprende a los tres sitios con aguada y a dos sin aguada.

En contraparte, durante la temporada seca se observó el efecto de la escasez de agua, ya que se formaron dos grupos distintos, pero uno incluye a los dos sitios con aguadas (AS y AZA) y el otro a los cuatro restantes, incluyendo a un sitio con aguada (AN). La similitud en la riqueza de especies de los dos sitios con aguadas es de esperarse, ya que la mayoría de los mamíferos van a estos sitios por ser las únicas fuentes de agua disponibles en la región.



Analizando los registros de rastros, encontramos que todos los sitios son diferentes, cada uno tiene características propias que condiciona la afluencia de cierto grupo de mamíferos en particular. Por ejemplo, AZA se caracterizó por ser visitada frecuentemente por cuatro grupos de pecaríes de labios blancos, situación que no se presentaba en ningún otro sitio, aun con aguada, debido probablemente a que el se ubica en el corazón de la zona núcleo de la Reserva de la Biosfera Calakmul y presenta el mejor estado de conservación con la características del hábitat idóneas para el pecarí de labios blancos. Otro caso fue AS, ya que presentó la mayor cantidad de primates, situación atribuible probablemente a la vegetación formada a las orillas, ya que ésta les proporcionaba refugio y alimento.

Distribución espacial

En cuanto a la distribución de los mamíferos, Bolaños y Naranjo (2001) en Chiapas, durante la temporada seca, encontraron un patrón de agrupamiento de los rastros en las cercanías de los cuerpos de agua, mientras que durante las lluvias, los rastros estaban más dispersos a lo largo de los transectos, ya que había una alta disponibilidad de agua en el área. En nuestro caso los mamíferos presentaron una distribución agrupada a lo largo de los transectos, independientemente de la condición del sitio y la temporalidad, lo cual indica que, aparte del agua, existen otros factores que condicionan la presencia de los mamíferos. Además, durante algunos meses de muestreo de la temporada de lluvias se observó la formación de pequeñas aguadas temporales en algunas partes de los transectos, las cuales eran aprovechadas por mamíferos como los pecaríes de labios blancos que acudían a ellos para bañarse y comer. Por otra parte, algunos transectos presentaban árboles con frutas, donde probablemente los mamíferos acudían con mayor frecuencia para alimentarse.

CONCLUSIONES

Los datos obtenidos en este estudio demuestran que en el sur de Calakmul las aguadas presentan una gran afluencia de mamíferos de talla mediana y grande y que existe una asociación de éstos en sitios con aguadas durante la temporada de secas, pero no durante las lluvias; sustentando así la hipótesis que predice una mayor densidad de registros de estos mamíferos en sitios con aguadas durante el periodo de secas.

Los venados temazates fueron la especie con rastros más abundantes en el área de estudio, tanto en sitios con aguadas como en sitios sin aguadas, lo cual indica que la disponibilidad de agua no es un factor que condicione el hábitat de esta especie. Mientras que para el tapir y el pecarí de labios blancos existe dependencia por el recurso hídrico, lo que influye en sus desplazamientos a sitios con aguadas, aunque tengan que recorrer grandes distancias.

Se encontró que la riqueza de especies formó grupos mastofaunísticos en temporada de secas. Suponemos que esto está condicionado a la presencia de las aguadas. Por otra parte, los sitios de estudio son diferentes en términos de número de rastros. Probablemente, esto se debe a que cada uno cuenta con características propias de conservación e impacto antrópico. Por ejemplo AS, que



por presentar abundantes árboles altos es hábitat idóneo para el mono aullador y el mono araña, mientras que en AN, por su cercanía a una comunidad humana, podría presentar presión de caza en algunas especies y disminuir su presencia.

En general, los mamíferos presentaron una distribución agrupada, independientemente de la presencia de las aguadas y de la temporalidad. Además del recurso hídrico, esto nos lleva a sugerir que la distribución de los mamíferos podría estar afectada por otras condiciones ambientales y etológicas. Por ejemplo, la presencia de fragmentos de vegetación como los ramonales o selvas bajas.

Las aguadas son hábitats críticos que sobresalen en Calakmul, donde el agua es muy escasa. Además, están sujetas a una presión constante por factores como la permeabilidad del suelo (condiciones de inundación permanente), las variaciones climáticas (prolongación de la temporada de secas), la intensidad del uso por la fauna y el uso humano inapropiado (extracción de agua). Por ello, es importante la implementación de normas para su uso y/o visita para minimizar el impacto que se pueda tener sobre las especies de fauna silvestre. Estudios de este tipo deben ser considerados ya que aportan elementos que destacan la importancia de la conservación de las aguadas por su asociación con la fauna silvestre.

AGRADECIMIENTOS

Al CONACYT, por haber otorgado la beca 21467 del Sistema Nacional de Investigadores al segundo autor; a la dirección de la Reserva de la Biosfera Calakmul, por permitirnos desarrollar este trabajo en el área y, especialmente, a Idalia Puga, Lizabeth Moo y Alberto Canul por su apoyo en el campo. A los vigilantes del INAH y los guarda parques de la RBC por su colaboración en este proyecto. A Rafael Reyna y Manuel Weber por sus comentarios durante la ejecución de este estudio. A El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Campeche por las facilidades logísticas y académicas para desarrollar este trabajo. A José D. Cú Vizcarra y dos revisores anónimos, que contribuyeron con valiosos comentarios para la mejora de este manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Aranda, M. 1990. *El jaguar (Panthera onca) en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, México: morfometría, hábitos alimentarios y densidad de población*. Tesis de maestría. Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre para Mesoamérica y el Caribe. Universidad Nacional Costa Rica.
- Aranda, M. 1994. Hábitos alimentarios del jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche. In *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología AC. México, DF.
- Aranda, M. 2000. *Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México*. Instituto

- de Ecología ac. Xalapa, Veracruz, México.
- Bolaños, J. y E. Naranjo. 2001. Abundancia, densidad y distribución de las poblaciones de ungulados en la cuenca del río Lacantún, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 5:45-57.
- Darío, R. 2002. *Relación entre la estructura del paisaje en un humedal y la fauna silvestre: El carpincho (Hydrochaeris hydrochaeris) como caso de estudio*. Laboratorio de Ecología Ambiental y Regional, Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Buenos Aires, Argentina. Pp. 178-197.
- Díaz-Francés, E. y J. Soberón. 2005. Statistical Estimation and Model Selection of Species-Accumulation Functions. *Conservation Biology*, 19:569-573.
- Escalona-Segura, G., J. Vargas-Contreras y L. Interián,-Sosa. 2002. Registros importantes de mamíferos para Campeche, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 6:99-103.
- Galindo-Leal, C. 1999. *La Gran Región de Calakmul, Campeche: Prioridades biológicas de conservación y propuesta de modificación de la Reserva de la Biósfera*. Reporte Final a World Wildlife Fund-México. México, DF.
- García, E. 1973. *Modificación al sistema de clasificación de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México.
- García Escalona, M. 2003. *Papel ecológico de las aguadas para murciélagos insectívoros en un bosque tropical subhúmedo*. Tesis de maestría. El Colegio de la Frontera Sur. Chetumal, Quintana Roo, México.
- García Gil, G. 2003. *Colonización humana reciente y formación del paisaje agrario en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche, México*. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Glatston, A. 1994. *The red panda, olingos, coatis, raccoons, and their relatives*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. IUCN. Gland, Switzerland.
- Gobierno del Estado de Campeche. 1999. *Enciclopedia de los Municipios de México*. Campeche. Calakmul. Centro Nacional de Desarrollo Municipal. <http://www.e-local.gob.mx/enciclo/campeche/>
- Hall, R. 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley & Sons. United States of America.
- Hernández-Betancourt, S., V. Sánchez-Cordero, J. Sosa-Escalante y A. Segovia. 1996. *viii. Lista anotada de los mamíferos terrestres de la Reserva de Dzilam, Yucatán, México*. UNAM. México.
- Hernández-Huerta, A., V. Sosa, M. Aranda y J. Bello. 2000. Records of small mammals in the Calakmul Biosphere Reserve, Yucatan Peninsula. *The Southwestern Naturalist*. 45:340-344.
- Herrera, J. 2000. *Evaluación rápida de fauna silvestre en áreas de producción forestales: Estudios de caso*. Documento técnico 85/2000. Proyecto de Manejo Sostenible, BOLFOR. Santa Cruz, Bolivia. 59 pp.
- Krebs, C. 2002. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers. New York. USA. 654 pp.
- Lira-Torres, I. y E. Naranjo-Piñera. 2003. Abundancia, preferencia de hábitat e impacto del ecoturismo sobre el puma y dos de sus presas en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas,

- México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 7:20-39.
- Lira, T., E. Naranjo, P. Güiris y E. Cruz. 2004. Ecología de *Tapirus bairdii* (Perissodactyla: Tapiridae) en la Reserva de la Biósfera el Triunfo (Polígono I), Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 20:1-21.
- Lotze, J. y S. Anderson. 1979. *Procyon lotor*. *Mammalian Species*, 119:1-8.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1995. Disponibilidad de agua para el venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio de México. *Vida Silvestre Neotropical*, 4:107-118.
- March, I. 1990. *Evaluación del hábitat y situación actual del pecarí de labios blancos (Tayassu pecari) en México*. Tesis de maestría. Universidad Nacional Costa Rica.
- March, I. 1994. *Situación actual del tapir en México*. Serie Monográfica 1. Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste (CIES). San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.
- Martínez, E. y C. Galindo. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 71:7-32.
- Medellín, R. 1994. Mammal Diversity and Conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Conservation Biology*, 8:780-799.
- Morales, J. y R. Magaña. 2001. *Fuentes de impacto, necesidades de investigación científica y monitoreo en Calakmul, Campeche*. Pronatura Península de Yucatán, A. C. The Nature Conservancy. 72 pp.
- Muench, A. E. y E. Naranjo. 2001. Habitat use patterns of Baird's Tapir (*Tapirus bairdii*) in two localities in the Lacandona Rainforest, Chiapas, Mexico. *First International Tapir Symposium*. San José. C. R. 23 pp.
- Muench, A. E. y E. Naranjo. 2003. Uso de hábitat el tapir (*Tapirus bairdii*) en el sur de la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Memorias VII Congreso Mesoamericano para la Biología y la Conservación, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas*. México.
- Naranjo, E. 1995. Abundancia y uso de hábitat del tapir (*Tapirus bairdii*) en un bosque tropical húmedo de Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical*, 4:20-31.
- Naranjo, E. J. 2000. Estimaciones de abundancia y densidad en poblaciones de fauna silvestre tropical. Pp. 37-46, in *Manejo de Fauna Silvestre en Amazonía y Latinoamérica* (Cabrera, E. C. Mercolli y R. Resquin, eds.). Asunción, Paraguay.
- Naranjo, E. 2001. El tapir en México. *Biodiversitas*, 36:1-3.
- Naranjo, E. y E. Cruz. 1998. Ecología del tapir (*Tapirus bairdii*) en la Reserva de la Biósfera La Sepultura, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 73:111-125.
- Owen-Smith, N. 1996. Ecological guidelines for waterpoints in extensive protected areas. *South African Journal of Wildlife*, 26:1-11.
- Rautenstrauch, K. y P. Krausman. 1973. Influence of water availability and rainfall on movements of desert mule deer. *Journal of Mammalogy*, 70:197-201.
- Reid, F. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford, University Press. New York, Unites States of America. 334 pp.
- Robinson, J. y K. Redford. 1989. Body size, diet, and population variation in neotropical forest mammal species: predictors of local extinction? *Advances in Neotropical Mammalogy*,

- 1989:567-594.
- Rohlf, F. J. 2000. NTSYSpc. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System Version 2.1. User Guide. Applied Biostatistics Inc. New York, USA.
- Sánchez, O. y G. Lopez. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomológica Mexicana*, 75:119-145.
- Sánchez, V. y R. Valadez. 1989. Hábitat y distribución del género *Oryzomis* (Rodentia: Crice-tidae). *Serie Zoológica*, 59:99-112.
- SEMARNAT. 2001. AVISO por el que se informa al público en general que la Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca ha concluido la elaboración del Programa de Manejo del Área Natural Protegida con el carácter de Reserva de la Biosfera la región conocida como Calakmul, ubicada en los municipios de Champotón y Hopelchén (Hoy Municipio Calakmul), en el Estado de Campeche, establecida mediante Decreto Presidencial, publicado el 23 de mayo de 1989. *Diario Oficial*. 49 pp. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Senzota, R. y G. Mtahko. 1990. Effects on wildlife on a waterhole in Mikumi Nacional Park, Tanzania. *African Journal Ecology*, 28:147-151.
- SigmaStat. 1992. SigmaStat for Windows Version 2.03. SPSS Inc.
- Vargas-Contreras, J., J. Arroyo-Cabrales, Sanvicente-López y R. Reyna-Hurtado. 2002. Nuevos registros de mamíferos para Campeche, México. *Vertebrata Mexicana*, 11:17-20.
- Vaughan, C. y K. Weis. 1999. *Neotropical dry forest wildlife water hole use and management*. Regional Wildlife Program, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. Pp. 1-8.
- Weber, M. 2005. *Ecology and conservation of sympatric tropical deer populations in the Greater Calakmul Región, México*. Tesis doctoral. University of Durham. Durham, United Kingdom.
- Wilson, D. E. y D. M. Reeder. 2005. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Vol. 2. Third edition. The John Hopkins University Press.
- Williams, K. 1984. *The central american tapir (Tapirus bairdii) in northwestern Costa Rica*. Tesis de Doctorado. Michigan State University, East Lansing, Michigan, U.S.A. 84 pp.
- Wolff, F. 2001. *Vertebrate ecology in caatinga: A. Distribution of wildlife in relation to water. B. Diet of pumas (Puma concolor) and relative abundance of felids*. Tesis de Maestría. Universidad de Missouri-St. Louis. 65 pp.



DIVERSIDAD, COMPOSICIONES COMUNITARIAS Y ESTRUCTURAS POBLACIONALES DE LA MASTOFAUNA MARINA EN EL PACÍFICO MEXICANO Y AGUAS CIRCUNDANTES

Luis Medrano González^{1,2}, Hiram Rosales Nanduca¹, María de Jesús Vázquez Cuevas¹, Jorge Urbán Ramírez^{1,3}, Lorenzo Rojas Bracho^{1,4}, Mario Alberto Salinas Zacarías¹, Luis Fernando Bourillón Moreno¹, Lorena Viloría Gómora¹, Edward Michael Peters Recagno⁴ y Anelio Aguayo Lobo^{1,5}

¹Grupo de Mastozoología Marina, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. CP 04510 México Distrito Federal, México. CE: lmg@fciencias.unam.mx (LMG); lageno_hir@hotmail.com (HRN); mjvc@correo.unam.mx (MJVC); caskelot@yahoo.com (MASZ); lbourillon@cobi.org.mx (LFBM); vilorialorena@yahoo.com (LVG).

²Unidad Académica de Ecología Marina, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. CP 04510 México, Distrito Federal, México. CE: medranol@mar.icmyl.unam.mx (LMG).

³Departamento de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur, CE: jurban@uabcs.mx (JUR).

⁴Instituto Nacional de Ecología. CE: lrojas@cicese.mx (LRB); edpeters@ine.gob.mx (EMPR).

⁵Instituto Antártico Chileno. CE: aaguay@inach.cl (AAL).

Resumen: Presentamos un análisis de variación geográfica de la diversidad de mamíferos marinos en el Pacífico mexicano y sus alrededores buscando brindar elementos útiles para la conservación de estos animales en tanto que alrededor de ellos se dirimen asuntos importantes de uso de los ecosistemas marinos. De 1981 a 2006, se hicieron 54 cruceros registrándose 1582 avistamientos de 31 especies de mamíferos marinos. Se encontró una distinción cualitativa de la mastofauna del Pacífico Norte y una afinidad biogeográfica primaria del Golfo de California con la zona de transición oceanográfica y el Pacífico Tropical. La estructura comunitaria de la mastofauna en la frontera boreal de la zona de transición oceanográfica es inestable mientras que la del Pacífico Tropical parece estable en gran y mesoescala. El contraste de los efectos del cambio climático entre las especies asociadas a surgencias y las tropicales, muestra diferencias entre ellas en las respuestas poblacionales de abundancia y en la formación de taxa costeros y pelágicos pero similitudes en las respuestas poblacionales de subdivisión geográfica y las cuales consisten de fraccionamiento asociado al calentamiento del clima. Hemos deducido entonces la preocupación de cómo el actual calentamiento de la biosfera, en combinación con otras afectaciones antropogénicas negativas, puede potenciar el riesgo de extinción en especies con estructura poblacional fragmentada.

Palabras clave: Biodiversidad, Cetacea, mamíferos marinos, Pacífico Mexicano, Pacífico Nororiental, Pinnipedia.

Abstract: We present an analysis of geographic variation in the diversity of marine mammals at the Mexican Pacific and surrounding waters looking to yield useful elements for the conserva-



tion of these animals as around them, important issues on the use of marine ecosystems are discussed. From the year 1981 to 2006, 54 cruises were made to register a total of 1582 sightings of 31 marine mammal species. We found a qualitative distinction of marine mammals from the North Pacific as well as a primary biogeographic affinity of the Gulf of California with the oceanographic transition zone and the Tropical Pacific. Community structure of marine mammals in the boreal frontier of the oceanographic transition zone is unstable while such structure in the Tropical Pacific appears stable in large and mesoscale. Contrast between effects of climate change on species associated with upwelling and tropical species, shows differences in populational responses of abundance and differences in the formation of coastal and offshore taxa but similarities in populational responses of geographic subdivision. These similar responses consist of populational fractioning associated to climate warming. Thereafter, we have deduced the concern about how the ongoing biosphere warming, in combination with other negative anthropogenic effects, may enhance extinction risk in species with a fragmented population structure.

Keywords: Biodiversity, Cetacea, marine mammals, Mexican Pacific, Northeast Pacific, Pinnipedia.

INTRODUCCIÓN

Varios mamíferos marinos (45-49 spp.) forman parte de la gran biodiversidad que hay en México. Después de los roedores y los quirópteros, los cetáceos son el orden de mamíferos más diverso en nuestro país con ca. 40 especies lo cual representa ca. 50% de las especies del orden en todo el mundo y ca. 8% de las 496 especies de mamíferos de México (Ceballos *et al.*, 2005). Esta riqueza deriva de que los mares de nuestro país tienen un fondo con topografía compleja y de que en ellos confluyen diferentes masas de agua que forman ambientes heterogéneos, dinámicos y productivos que favorecen la ocurrencia de especies con diversas preferencias de hábitat y diferentes orígenes biogeográficos. El Pacífico Mexicano se encuentra entre las placas de Cocos, de Norteamérica y del Pacífico y abarca el límite entre las regiones biogeográficas del Pacífico Nororiental, asociada a la Corriente de California y la región Panámica o del Pacífico Oriental Tropical, asociada a la Contracorriente Ecuatorial, Corriente Norecuatorial y la zona de transición oceanográfica entre estas corrientes cálidas y la Corriente de California (Wyrski, 1967; Briggs, 1973). En el Pacífico Mexicano viven mamíferos marinos de aguas templadas y frías, asociados a surgencias en la Corriente de California, así como mamíferos tropicales asociados a surgencias tropicales como las del Domo de Costa Rica y/o a la termoclina somera del Pacífico Oriental Tropical (Ballance *et al.*, 2006). En el Pacífico Mexicano, por lo tanto, hay fronteras de distribuciones geográficas para varios mamíferos marinos en las que ocurren procesos de crecimiento, contracción, dispersión y/o fragmentación poblacionales que tienen importantes consecuencias en la filogeografía de estos animales como es el caso de la ballena jorobada, *Megaptera novaeangliae* (Medrano-González *et al.*, 2001; Medrano González, 2006). Esto da a la mastofauna marina del Pacífico Mexicano una alta importancia biogeográfica y la hace una de las regiones en el mundo con mayor diversidad y abundancia de estos animales.



Algunos estudios sobre variación genética (Medrano-González *et al.*, 2001; Bérubé *et al.*, 2002; Escorza-Trevino *et al.*, 2002; Schramm Urrutia, 2002) y distribución (Davies, 1963) sugieren que varias especies de mamíferos marinos del Pacífico Oriental comparten algunos aspectos de su historia y que su estructura comunitaria se ha conformado por cambios de distribución y fraccionamiento asociados al cambio climático producido por las glaciaciones. Por su gran vagilidad y capacidad de regulación fisiológica, los mamíferos marinos cambian sus distribuciones como contracciones y expansiones más que como desplazamientos y tales cambios han ocurrido por la dispersión en la relativa homogeneidad (en mesoescala) y dinamismo del medio pelágico en el cual los mamíferos se mueven buscando hábitats preferidos (Fiedler y Reilly, 1994; Reilly y Fiedler, 1994; Ballance *et al.*, 2006). También, los mamíferos marinos han fragmentado sus poblaciones por el establecimiento de demes locales o filopátricos en los ambientes costeros (ej. Escorza-Trevino *et al.*, 2002) que son, a la vez, heterogéneos y relativamente estables. Así, en adición al cambio latitudinal de la distribución, el establecimiento de poblaciones locales costeras y la dispersión en el medio pelágico determinan la estructura filogeográfica de las especies. Medrano González (2006) ha descrito, en el Pacífico Nororiental, tres patrones de respuestas poblacionales de mamíferos marinos, en términos de abundancia y dispersión/fragmentación, ante la alternancia de periodos glaciales e interglaciales.

En el Pacífico Mexicano ocurren diversas actividades humanas, entre las que destacan diferentes tipos de pesca industrial y artesanal así como el turismo, que afectan a los mamíferos marinos en forma directa e indirecta. Otras actividades, como la agricultura, afectan a los ecosistemas marinos con distintas formas de contaminación y consecuentemente a los mamíferos (Reijnders, 1988). En México es importante una atención especial al estudio y la conservación de los mamíferos marinos no porque estos organismos tengan *per se* alguna característica sobresaliente entre la diversidad biológica que justifique con legitimidad cultural, científica o filosófica, el carisma que tienen ante la sociedad actual. Con justificación o sin ella, los mamíferos marinos representan actualmente mucha de la preocupación mundial por la protección a la naturaleza y son importantes para nuestra sociedad porque, alrededor de ellos, se discuten temas de uso y conservación de los ecosistemas marinos y porque la biología de estos organismos se está descubriendo como un indicador del estado de los ecosistemas marinos y de su afectación por las actividades humanas. Para México, varios asuntos sobre mamíferos marinos (ej. la interacción atún-delfín) tienen, desde hace varios años, una enorme relevancia económica, social y política.

Describir qué especies viven en una región y cómo su abundancia se distribuye espacial y temporalmente, es el primer paso para conocer cualquier aspecto de la diversidad biológica y practicar cualquier conservación. Por ello, en el Grupo de Mastozoología Marina de la Facultad de Ciencias UNAM hemos estudiado la diversidad y la distribución de los mamíferos marinos del Pacífico Mexicano desde 1981, buscando caracterizar una dinámica de la mastofauna marina mexicana, en dimensión geográfica y temporal y en diferentes niveles fenomenológicos, para sentar las bases de una ecología útil para atender diversos problemas de su conservación ante el actual cambio ambiental, natural y antropogénico. En este trabajo compilamos observaciones de mamíferos marinos en cruceros oceanográficos, durante un periodo de 25 años, con las que

examinamos la variación geográfica de la diversidad de la mastofauna marina en el Pacífico Nororiental. Nuestro análisis se ha orientado a la inferencia de cambios de abundancia y fragmentación de las especies y consecuentemente, en la estructura comunitaria que proporcionen elementos útiles para una conservación orientada a sitios más que a especies aisladas.

MÉTODOS

Del año 1981 a 1985 y de 2003 a 2006, se hicieron observaciones de mamíferos marinos por el método de transecto lineal (Buckland *et al.*, 1993) cerca de la costa americana en el Pacífico entre las latitudes 2.00° y 47.50° N y las longitudes 86.52° y 124.83° W incluyendo el Golfo de California, las Islas Revillagigedo y el Domo de Costa Rica hasta las inmediaciones de las Islas Galápagos (Fig. 1). Los animales se observaron con binoculares y se identificaron hasta el nivel de especie cuando la calidad de la observación lo permitió. Todo el personal participante en las navegaciones contó con entrenamiento y experiencia adecuados, inicialmente adquiridos colaborando con la Comisión Interamericana del Atún Tropical durante los años 1980. Se hicieron 54 navegaciones

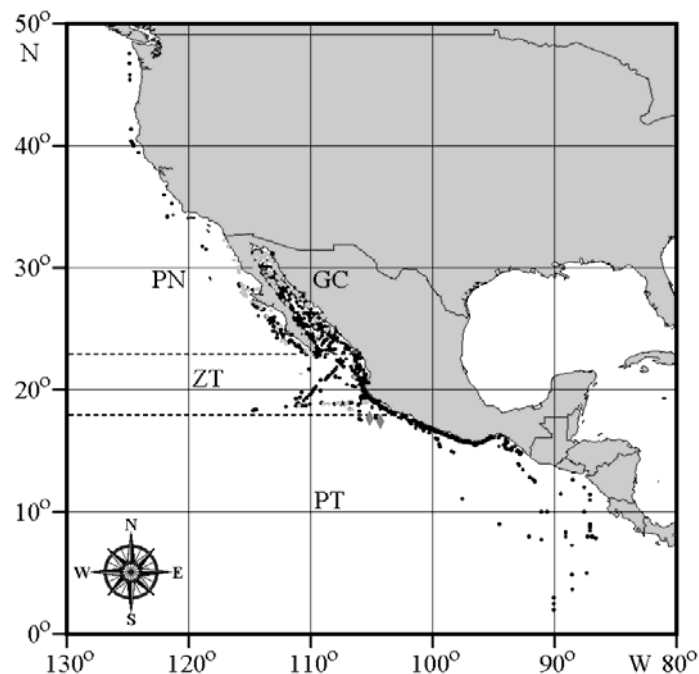


Figura 1. Registros georreferenciados de mamíferos marinos. En negro se indican los registros de cetáceos, en gris los de pinnípedos, con una cruz los no identificados bajo el nivel de orden y con un rombo los de *Arctocephalus galapagoensis*. Las líneas punteadas indican la división regional examinada. PN: Pacífico Norte, GC: Golfo de California, ZT: Zona de transición oceanográfica, PT: Pacífico Tropical.

ad hoc y oportunistas en el Buque Oceanográfico (B/O) El Puma, buques de la H. Armada de México y varias embarcaciones medianas (ca. 15 m de eslora). Con los datos de las navegaciones de 2003 a 2006 (115 días, 887 registros de navegación), se estimó el esfuerzo de navegación con observación realizado de 1981 a 1985 en los tres diferentes tipos de embarcación. El esfuerzo total de observación estimado es de 3254 h durante 446 días en los que se recorrieron 31,946 millas náuticas (mn) que equivalen a 1.48 veces la circunferencia ecuatorial de la Tierra (Cuadros 1 y 2).

El área estudiada se regionalizó como Pacífico Tropical (PT) al sur de la latitud 18° N, zona de transición oceanográfica (ZT) entre las latitudes 18° y 23° N, Golfo de California (GC) al norte de la latitud 23° N y al este de la Península de Baja California y Pacífico Norte (PN) al norte de la latitud 23° N y al oeste de la Península de Baja California (Fig. 1). La zona de transición está

Cuadro 1. Calibración del esfuerzo de navegación con observación de 2003 a 2006 en el que se indica el tiempo medio de observación diaria (t), la velocidad media (v) y la distancia diaria recorrida (d) en tres clases de embarcación.

	Días de navegación	Registros de posiciones	t (h/día)	v (mn/h)	d (mn/día)
B/O El Puma	44	536	8.91	8.22	73.21
Armada de México	30	103	6.28	11.47	72.05
Otros	41	248	6.63	10.20	67.59

Cuadro 2. Número de cruceros y estimación de la distancia recorrida con observación (millas náuticas) en diferentes años y tipos de embarcaciones a partir de los días de navegación estimados en los registros y la calibración realizada en el Cuadro 1.

	Cruceros	B/O El Puma	Armada de México	Otros	Total
1981	6	3733.9	0.0	0.0	3733.9
1982	10	5491.0	0.0	0.0	5491.0
1983	3	3001.8	0.0	0.0	3001.8
1984	8	4026.7	792.6	540.7	5360.0
1985	8	5710.6	360.2	135.2	6206.1
2003	3	0.0	534.5	1012.4	1546.9
2004	2	0.0	284.8	1471.3	1756.1
2005	4	523.0	433.3	288.2	1244.6
2006	10	2696.7	909.0	0.0	3605.7
Total	54	25183.8	3314.4	3447.9	31946.0

definida por la confluencia de las Corrientes de California y Costera de Costa Rica (Wyrski, 1967).

Por la falta de mediciones de ángulo y distancia a los animales observados, la abundancia relativa de cada especie se determinó como el número de avistamientos (registros) por distancia navegada con observación. Por ser estadísticamente independientes, los avistamientos se utilizaron como unidades de observación y el tamaño de los grupos observados se consideró sólo para describir una medida de agregación definida por el total de individuos contados dividido por el total de registros. La abundancia relativa de cada especie se usó para definir disimilitudes entre las regiones y para ponderar por igual a todas las especies, las abundancias relativas se normalizaron como sigue:

$$A_{xi}^n = \frac{A_{xi} - P_x}{\sigma_x}$$

donde A_{xi}^n es la abundancia normalizada de la especie x en la zona i , A_{xi} es el valor original de esa abundancia, P_x es el promedio de las abundancias de x en todas las zonas y σ_x es la desviación estándar asociada. La disimilitud entre dos zonas i y j (D_{ij}) se definió entonces como la distancia euclidiana media de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$D_{ij} = \sqrt{\frac{\sum_{x=1}^k (A_{xi}^n - A_{xj}^n)^2}{k}}$$

donde la suma es por el total de especies k presentes en las zonas i y j . Con una matriz de la presencia de especies posibles en cada zona de acuerdo con Reeves *et al.* (2002) y Medrano González (2006), se determinó también la distancia de Hamming entre las regiones como la suma de especies ocurrentes en una zona pero no en la otra. Las disimilitudes entre todas las combinaciones de regiones ij , se resolvieron en dendrogramas por el método WPGMA.

Se estimó la riqueza de especies, globalmente y por zona, a partir de la curva de acumulación de especies diferentes, k_r , con el número acumulado de registros, r . Se utilizaron los modelos de Soberón y Llorente (1993) que mejor se ajustaron a la riqueza posible conocida de las especies definida por Reeves *et al.* (2002) y Medrano González (2006) y que fueron el exponencial en el caso del Pacífico Tropical y el logarítmico en el resto de las zonas y en el total. El modelo exponencial establece que k se acumula con respecto a r como:

$$k_r = k_{\infty}(1 - \exp(-br))$$

donde k_{∞} es la riqueza registrada al tiempo infinito (por analogía a la forma más simple de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy) y b indica la tasa inicial de acumulación de especies. El modelo logarítmico establece la función de acumulación:

$$k_r = \frac{\ln(1 + abr)}{a}$$

donde a es un parámetro dependiente de la tasa de decaimiento en la probabilidad de registrar nuevas especies al incrementarse r y b es la probabilidad inicial de registrar una nueva especie.

Se calculó la diversidad de especies, globalmente y por zona, con la definición de información de Shannon y Wiener necesaria para identificar la especie de cada registro, H_{sw} , esto es:

$$H_{sw} = -\sum_{x=1}^k p_x \ln_2(p_x)$$

donde p_x es la frecuencia relativa de los registros de la especie x ($\sum p_x = 1$) y $\ln_2$ indica el logaritmo de base 2 para expresar la diversidad en bits/registro. Se usó la diversidad H_{sw} por ser sensible a la riqueza y robusta ante errores en la determinación de la abundancia (Krebs, 1989). Se calculó también la equidad de ocurrencia de las especies, esto es qué tan homogéneas son las abundancias entre las diferentes especies, como $E = H_{sw}/H_{sw_{max}}$ con $H_{sw_{max}} = \ln_2(k)$.

RESULTADOS

Se registraron 1,943 avistamientos de mamíferos marinos de los cuales, 361 no se identificaron hasta el nivel de especie y en 1,582 se contaron 31 especies, tres pinnípedos, siete mysticetos, tres fiseteroideos, dos zífidos, dos focénidos y 14 delfínidos (Apéndice). Los registros de especies no identificadas no se repartieron entre las especies observadas lo que significa que, en promedio, las abundancias están subestimadas en ca. 23%. Reportamos aquí especialmente dos registros del lobo fino de las Galápagos, *Arctocephalus galapagoensis*, en el mar desde el B/O El Puma ocurridos el 28 de enero de 2006 en las coordenadas 17.63° N, 105.08° W y 17.46° N, 104.34° W (Fig. 1) identificados con base en el tamaño y coloración del cuerpo así como forma de la cabeza, especialmente el hocico (Reeves *et al.*, 2002; Aurióles-Gamboa *et al.*, 2004). Estos registros se suman a dos de esta especie en las costas de Guerrero y Chiapas por Aurióles-Gamboa *et al.* (2004).

La composición de especies por zona, con ponderación de la abundancia relativa, muestra una estructura latitudinal de la mastofauna marina con una barrera en ca. 23° N que distingue la mastofauna del Pacífico Norte, asociada con la Corriente de California y en la cual se encuentran cuatro especies exclusivas en nuestros datos, el delfín de costados blancos, *Lagenorhynchus obliquidens*, el delfín liso boreal, *Lissodelphis borealis*, la marsopa de Dall, *Phocoenoides dalli* y la foca común, *Phoca vitulina*. La zona de transición y el Pacífico Tropical son las más similares entre sí al compartir, en nuestros datos, 15 de un total de 25 especies presentes en ambas zonas (Fig. 2). Dos especies se encontraron exclusivas del Pacífico Tropical, el cachalote pigmeo, *Kogia breviceps* y *A. galapagoensis*, y dos especies se encontraron sólo en la zona de transición, el zifio

de Cuvier, *Ziphius cavirostris* y el delfín de Fraser, *Lagenodelphis hosei*. La mastofauna del Golfo de California muestra mayor afinidad biogeográfica con el Pacífico Tropical y la zona de transición al compartir, en nuestros datos, 21 especies con una o ambas de estas zonas de un total de 23. De estas 21 especies, siete se comparten también con el Pacífico Norte. Dos especies se encontraron exclusivas del Golfo de California, el delfín común de rostro largo, *Delphinus capensis* y la vaquita, *Phocoena sinus* (Fig. 2). Según el conocimiento existente sobre la diversidad y distribución de la mastofauna marina (Reeves *et al.*, 2002; Medrano González, 2006), en la zona estudiada del Pacífico Nororiental pueden encontrarse hasta 47 especies de mamíferos marinos de las cuales 40 habitan en el Pacífico Norte (37 en aguas mexicanas) con 11 especies exclusivas, 33 en el Golfo de California con una especie endémica, 33 en la zona de transición, ninguna endémica o exclusiva y 30 en el Pacífico Tropical con tres especies exclusivas (Apéndice). La composición de estas especies arroja la misma topología que el dendrograma generado con nuestros datos de abundancia relativa con la diferencia de que la disimilitud entre el Pacífico Tropical, la zona de transición y el Golfo de California, es menor que en nuestros datos. Esto indica considerables diferencias en la abundancia relativa de especies comunes en las tres zonas (Fig. 2).

La distribución del número de especies según su abundancia relativa, muestra un grupo de alta abundancia (>0.004 registros/mn) que en el Pacífico Norte incluye al lobo marino de California, *Zalophus californianus*, *P. dalli*, la tonina, *Tursiops truncatus* y *L. obliquidens*; en el Golfo de California a *Z. californianus*, el rorcual común, *Balaenoptera physalus*, *T. truncatus* y *D. capensis* y en la zona de transición y Pacífico Tropical al delfín moteado pantropical, *Stenella attenuata*, *T.*

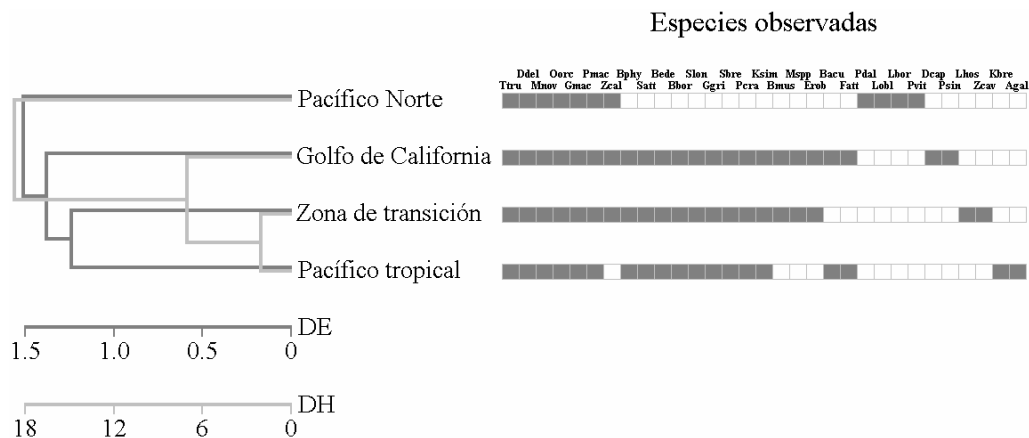


Figura 2. Dendrogramas de similitud de las regiones estudiadas según la abundancia relativa de 31 especies de mamíferos marinos integradas en la distancia euclidiana media en desviaciones estándar (DE, gris oscuro) y de acuerdo a la ocurrencia posible de 47 especies integradas en la distancia de Hamming (DH, gris claro). Para cada zona se indica con cuadros oscuros la ocurrencia de las especies registradas en este trabajo. La identidad de las especies se indica con una abreviatura formada por la primera letra del nombre genérico y las tres primeras letras del nombre específico.

truncatus y *Megaptera novaeangliae*. En el Golfo de California, la zona de transición y el Pacífico tropical, se observa un grupo de alta rareza (<0.0002 registros/mn) que incluye, en ambas agrupaciones geográficas, a la familia Ziphiidae, al género *Kogia*, a la ballena gris, *Eschrichtius robustus*, la orca pigmea, *Feresa attenuata*, *L. hosei* y *A. galapagoensis* (Fig. 3). Las zonas geográficas se distinguen en general por la ocurrencia en el Pacífico Norte de un número relativamente bajo de especies ($k = 11$) con abundancias medias y altas (>0.0006 registros/mn); en el Golfo de California hay mayor riqueza de especies ($k = 23$) varias de las cuales son raras; en la zona de transición y Pacífico Tropical, la riqueza es aún mayor ($k = 25$), como lo es la rareza de la mayoría de las especies (Fig. 3). Se observa una tendencia sutil al incremento en la agregación de los animales paralelo al incremento en abundancia lo cual es más notorio en cetáceos pelágicos poco abundantes como *Z. cavirostris*, *F. attenuata* y el delfín común de rostro corto, *Delphinus delphis*. En las especies más abundantes, la agregación es muy variable e, incluso, en el grupo de mayor abundancia general (*D. capensis*, el delfín tornillo, *Stenella longirostris*, *S. attenuata*, *T. truncatus* y *Z. californianus*), se observa una tendencia inversa en el tamaño de grupo con respecto a la abundancia (Fig. 3).

El modelo exponencial de acumulación de especies es adecuado cuando se trata con áreas relativamente pequeñas y/o bien muestreadas así como con taxa bien conocidos. En el Pacífico Tropical, este modelo estima una riqueza de 30.1 ± 1.9 especies ($r^2 = 0.88$), lo cual es igual a la riqueza conocida. El modelo logarítmico es adecuado cuando se trata con áreas grandes o incompletamente muestreadas, así como con taxa poco conocidos. Consecuentemente, en este modelo no hay un valor tope de riqueza haciendo que el valor conocido de riqueza se estime alcanzar en ca. 25,000 registros en el Pacífico Norte, ca. 6,000 registros en el Golfo de California, ca. 1,900 registros en la zona de transición y ca. 40,000 registros en el total ($r^2 = 0.97 - 0.99$; Fig. 4). El Pacífico Tropical, zona de transición y Golfo de California resultan, así, tener una mejor representatividad de la diversidad de la mastofauna marina comparada con la del Pacífico Norte y el total (Apéndice). Esto parece derivar primero, de un esfuerzo mucho menor e incompleto estacional y anualmente en el Pacífico Norte (Cuadro 3). Sin embargo, la representatividad de especies en nuestros datos en el Golfo de California no es mejor que la de la zona de transición y la del Pacífico Tropical, a pesar de haber hecho un esfuerzo considerablemente mayor en el Golfo de California, de que la abundancia de las especies es considerablemente mayor en esta zona (Fig. 3) y de haber realizado un esfuerzo más o menos homogéneo a lo largo del año y entre años en estas tres zonas (Cuadro 3). Esta falta de representatividad en nuestros datos del Golfo de California parece derivar de no haber registrado especies cuya presencia no es regular en la zona (ej. el lobo fino de Guadalupe, *Arctocephalus townsendi* y la foca elefante, *Mirounga angustirostris*) o que tienen una distribución restringida al sur de la zona (ej. *L. obliquidens*, el zifio de Baird, *Berardius bairdii* y el zifio pigmeo, *Mesoplodon peruvianus*; Apéndice). Esto significa que la riqueza posible de referencia en el Golfo de California puede ser una sobrestimación y distingue la rareza de lo ocasional siendo el primer caso, la ocurrencia regular de una especie en una cierta zona con baja abundancia y el segundo, la ocurrencia sólo en pocas ocasiones, normalmente de muy pocos individuos, de una especie fuera de su zona regular de distribución con las variaciones

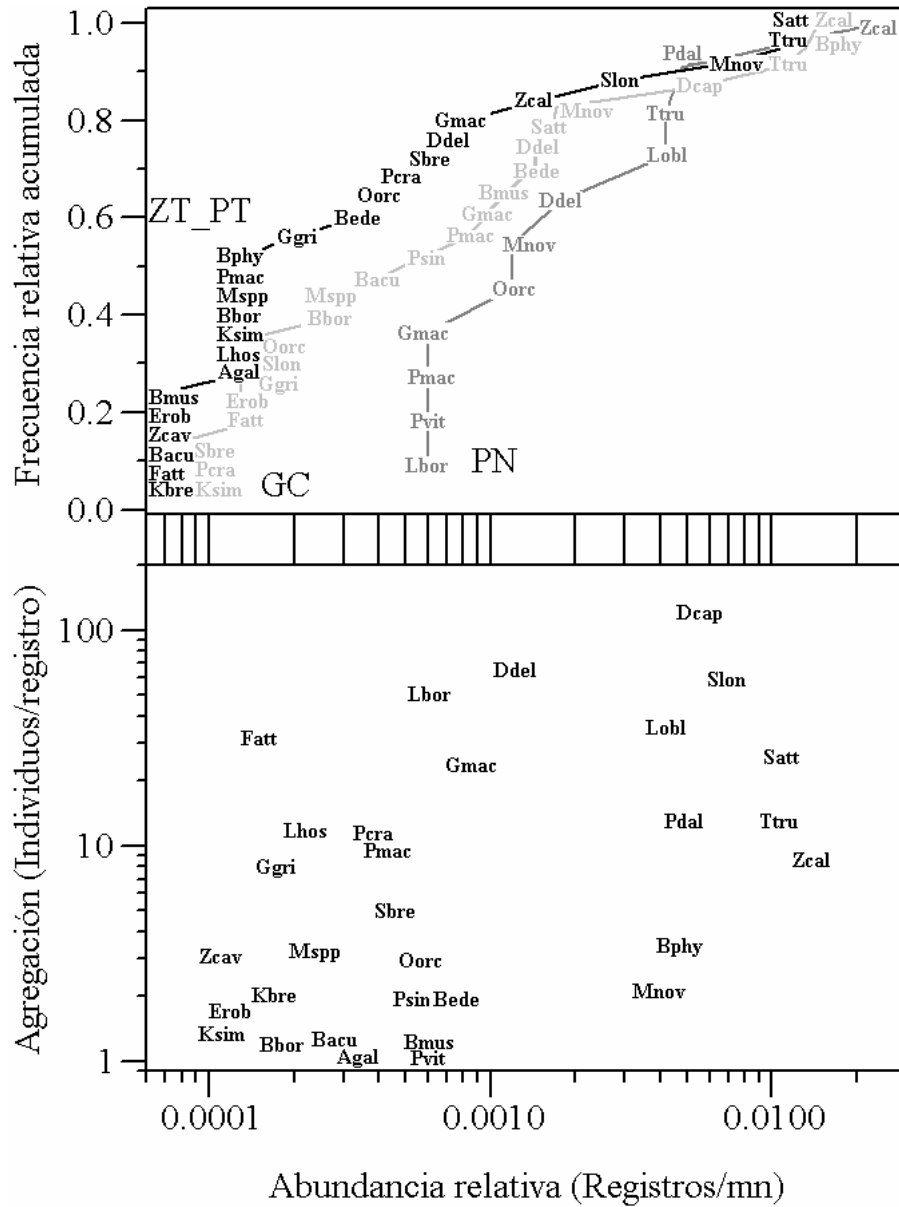


Figura 3. Panel superior: Distribución de frecuencias acumuladas de las especies por su abundancia relativa en el Pacífico Norte (PN), Golfo de California (GC) y zona de transición y Pacífico Tropical combinados (ZT-PT). Panel inferior: Relación de la agregación con la abundancia relativa promedio de las zonas donde se registró la ocurrencia de las especies. La identidad de las especies se indica con las abreviaturas explicadas en la Figura 2.

temporales incluidas. Por la variación del esfuerzo en las distintas zonas, las estimaciones de diversidad *Hsw* y equidad asimismo parecen estadísticamente estables solamente en el caso del Golfo de California y en el total pero una tendencia general parece clara en la zona de transición y el Pacífico Tropical en donde la diversidad *Hsw* y la equidad son menores en comparación con el Golfo de California y Pacífico Norte (Cuadro 3; Fig. 4).

Se construyeron dos series latitudinales de la riqueza posible, la diversidad *Hsw* y la equidad desde el Pacífico Norte y Golfo de California hasta el Pacífico Tropical. En adición a las riquezas zonales descritas arriba, debe notarse un incremento considerable de la riqueza al combinar el Pacífico Norte y la zona de transición, que resulta de la diferente ocurrencia de especies al norte y al sur de la latitud 23° N (Fig. 5). La baja representatividad de la diversidad de la mastofauna marina en el Pacífico Norte hace suponer que el valor de *Hsw* esté subestimado y así, como ya se dijo, la zona de transición y el Pacífico Tropical muestran valores de *Hsw* menores en comparación al Pacífico Norte y el Golfo de California. Al combinar la zona de transición con el Pacífico Tropical o con el Golfo de California o con el Pacífico Norte, se observan incrementos de *Hsw* con respecto a los valores de las zonas individuales lo que sugiere considerables variaciones de la composición de especies, en ocurrencia y abundancia relativa, en los márgenes de la zona de transición (Fig. 5). Es de notarse un considerable incremento de la equidad al combinar la zona de transición y el Golfo de California (Fig. 5).

Cuadro 3. Esfuerzo de navegación con observación estimado, registros totales de mamíferos, número de especies (spp.) registradas en este trabajo y posibles, diversidad *Hsw* (bits/registro) y equidad (*E*) en diferentes regiones del Pacífico Oriental.

	Distancia (mn)	Registros de mamíferos	Spp. registradas / posibles	<i>Hsw</i>	<i>E</i>
Pacífico Norte (>23° N)	1674.0	73	11 / 40	2.29	0.66
Golfo de California (>23° N)	15249.1	859	23 / 33	3.00	0.66
Zona de transición (18° – 23° N)	9113.5	362	21 / 33	2.56	0.58
Pacífico Tropical (<18° N)	5909.4	288	19 / 30	2.68	0.58
Total	31946.0	1582	31 / 47	3.34	0.68

DISCUSIÓN

Los análisis de cúmulos (Fig. 2) y de patrones latitudinales de diversidad (Fig. 5) muestran una distinción cualitativa de la mastofauna marina del Pacífico Norte, asociada a la Corriente de California, en donde se registraron cuatro especies exclusivas y se estimaron once. Solamente *P. sinus* es endémica del Golfo de California y parece descendiente de la marsopa espinosa del

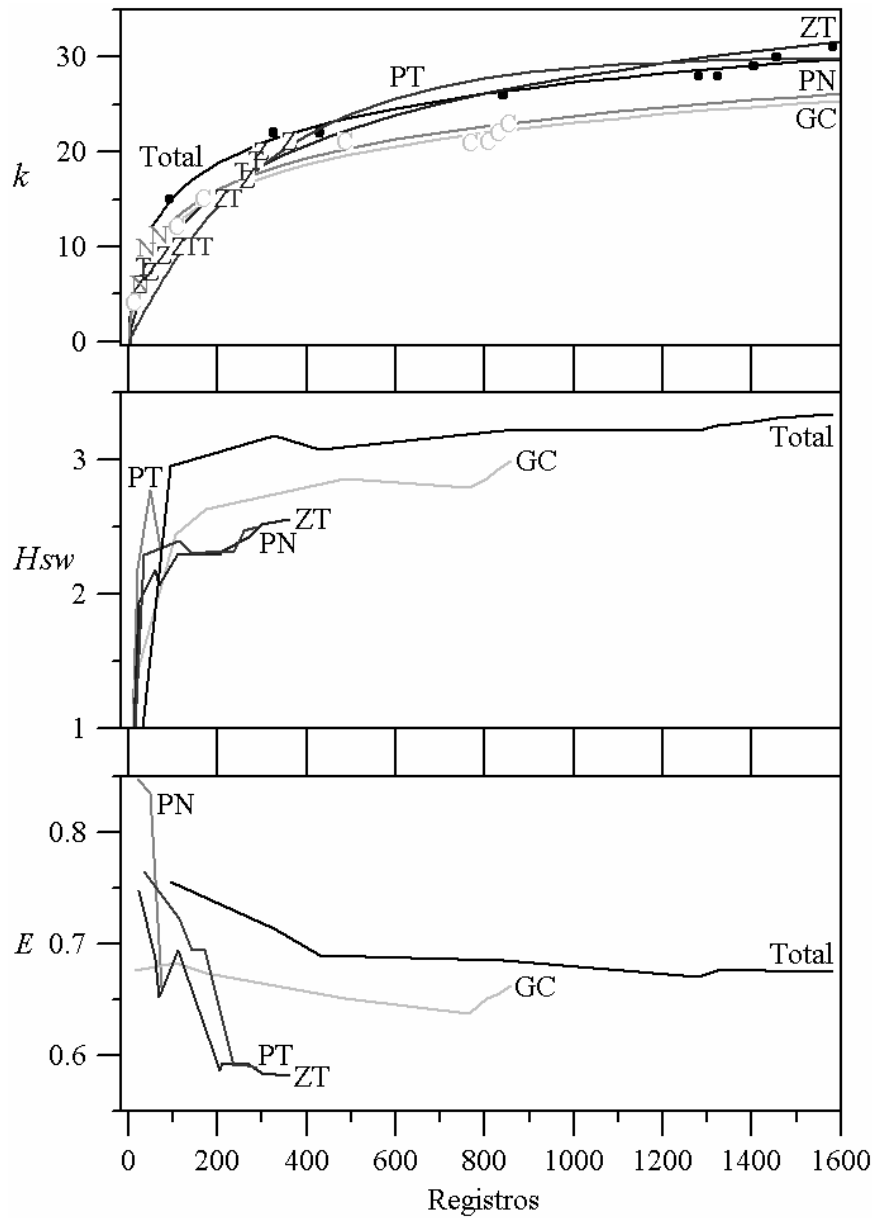


Figura 4. Curvas de acumulación de especies (k), diversidad H_{sw} (bits/registro) y equidad (E) de mamíferos marinos, con relación a la acumulación de registros, en distintas zonas del Pacífico Nororiental. N: Pacífico Norte (PN), C: Golfo de California (GC), Z: Zona de transición (ZT), T: Pacífico Tropical (PT), Círculos: Total de las regiones. Las líneas en la gráfica superior indican las curvas de ajuste a los modelos predictivos de riqueza.

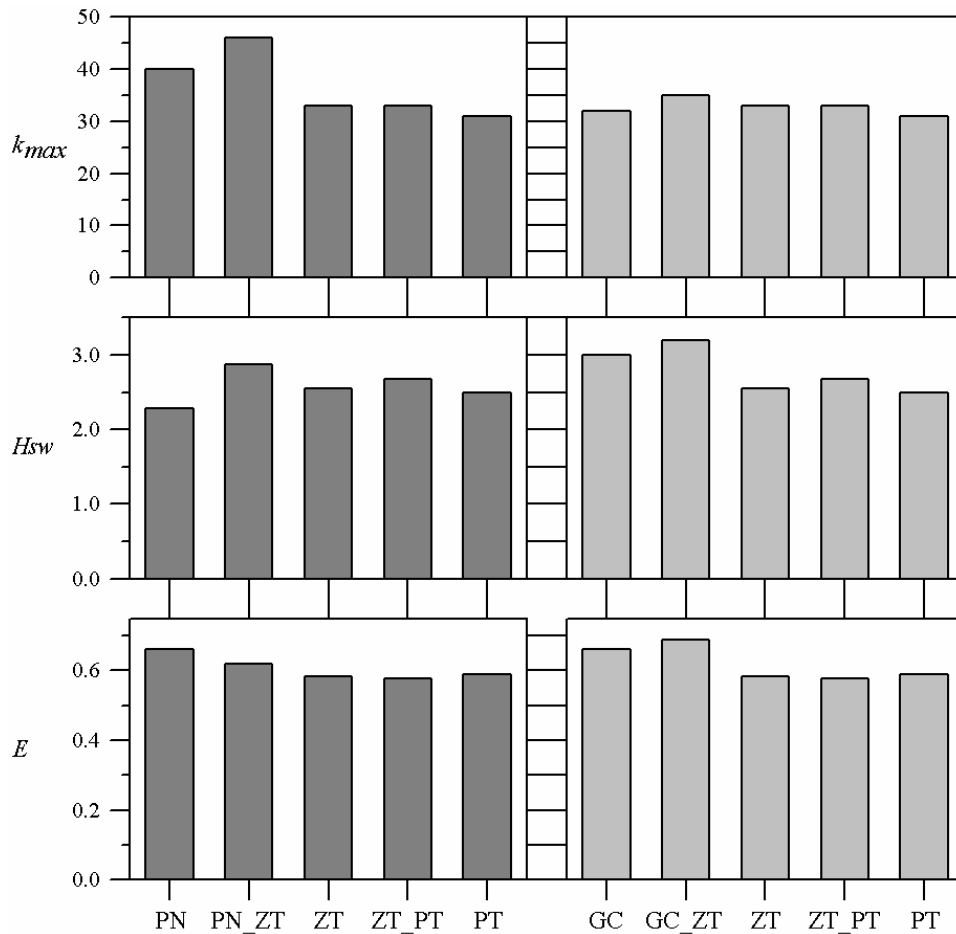


Figura 5. Variación latitudinal de la riqueza posible (k_{max}), la diversidad H_{sw} (bits/registro) y la equidad (E) de la mastofauna marina en series desde el Pacífico Norte y el Golfo de California hasta el Pacífico Tropical. Observar abreviaturas de figuras anteriores.

Pacífico Sur, *Phocoena spinipinnis* (Rosel *et al.*, 1995). Asimismo, la mayor parte de la distribución de *D. capensis* se circunscribe al Golfo de California mientras que su especie hermana (*D. delphis*) se distribuye en el Pacífico Oriental Tropical y el Golfo de California (Heyning y Perrin, 1994; Rosel *et al.*, 1994). La alta abundancia de *B. physalus* en el Golfo de California y su rareza en las zonas aledañas, demuestra el aislamiento de esta población como sugirió Rojas Bracho (1984) y como han corroborado otros estudios como el de Bérubé *et al.* (2002) quienes encontraron esta población como derivada de la del Pacífico Nororiental. El lobo marino común, *Z. californianus*, del Golfo de California es asimismo una población aislada y formada a partir de la población del



Pacífico Nororiental (Schramm Urrutia, 2002) habiendo áreas regulares de alimentación de esta especie en la zona de transición oceanográfica como demuestran nuestros datos (Fig. 1). Además de nuestros registros de *A. galapagoensis* en el mar, Auriolles-Gamboa *et al.* (1993, 1999) reportaron algunos registros de *A. townsendi* en el Pacífico al sur de la Isla Guadalupe (23-31° N, 114-121° W), en el Golfo de California y un individuo emaciado en las costas de Guerrero. Estos autores consideran que esta especie se alimenta regularmente al sur de la Isla Guadalupe, probablemente hasta el Pacífico Tropical. En conclusión, nuestros registros en el mar sugieren que el lobo marino de California y otros pinnípedos del Pacífico Oriental se alimentan en la zona pelágica de transición oceanográfica y del Pacífico Tropical fuera de zonas de surgencias, probablemente en forma similar a cetáceos asociados con la termoclina somera como *S. attenuata*. La ocurrencia de pinnípedos en estas aguas parece regular (aunque tal vez no como destino principal) y no derivada de circunstancias extremas como eventos de La Niña y El Niño. Es la alimentación regular de los pinnípedos en aguas tropicales del Pacífico Nororiental, en asociación con la termoclina somera y no sucesos extraordinarios de dispersión, lo que explica la ocurrencia de estos animales en estado emaciado en las costas del sur de México en eventos El Niño (Auriolles-Gamboa *et al.*, 1999, 2004) durante los cuales la termoclina es más profunda. Sólo se encontraron tres especies exclusivas del Pacífico Tropical y ninguna en la zona de transición. Todo esto indica la afinidad biogeográfica primaria del Golfo de California con el Pacífico Oriental Tropical y secundariamente con el Pacífico Norte como se ha encontrado para otros taxa (Briggs, 1973). Sin embargo, las diferencias entre el dendrograma que considera sólo la ocurrencia de las especies y el que pondera la abundancia relativa (Fig. 2) así como el efecto de incremento de la diversidad *Hsw* y la equidad al combinar la zona de transición con el Golfo de California o el Pacífico Tropical (Fig. 5), indican variaciones de abundancia de las especies alrededor de la zona de transición, asociadas seguramente a los cambios de hábitat dados por la confluencia de las corrientes de California y Norecuatorial. De hecho, en la zona de transición oceanográfica ocurren hiatos de especies asociadas a surgencias como *D. delphis* y el delfín de Risso, *Grampus griseus* (Leatherwood *et al.*, 1980; Perrin *et al.*, 1983; Reilly y Fiedler, 1994; Ballance *et al.*, 2006).

Se observa una representatividad incompleta de la riqueza de especies en nuestros datos que obliga al uso del modelo logarítmico de Soberón y Llorente (1993) para estimar la riqueza en todos los conjuntos geográficos excepto en el Pacífico Tropical en donde el modelo más adecuado fue el exponencial (Cuadro 3; Fig. 4) que funciona bien para regiones pequeñas y/o ampliamente muestreadas, con taxa bien conocidos y detectados. Además del efecto de errores de identificación que no pueden examinarse por ahora, la representatividad incompleta de la diversidad de la mastofauna marina del Pacífico Nororiental, en nuestros datos, resulta fundamentalmente de un esfuerzo reducido y estacionalmente incompleto en el Pacífico Norte. Una parte considerable de este problema deriva también de la dificultad de distinguir especies en algunos géneros, particularmente *Mesoplodon* y del descubrimiento reciente de algunas especies que no pudieron registrarse como tales en la década de los 1980 y que incluyen a *D. capensis* (Heyning y Perrin, 1994), *M. peruvianus* (Reyes *et al.*, 1991) y el zifio de Perrin, *Mesoplodon perrini* (Dalebout *et al.*, 2002), este último aún no observado vivo. *Mesoplodon* sp. A es una especie cuya existencia se



sospecha posteriormente a 1985 por observaciones en el mar pero que no se ha definido formalmente por la falta de un ejemplar tipo (Pitman *et al.*, 1987). La existencia de esta especie es dudosa, lo mismo que la ocurrencia del zifio de Longman, *Indopacetus pacificus*, en la zona de estudio (Dalebout *et al.*, 2003). La expectativa de observar algunas especies en ciertas zonas puede ser sólo para un área marginal (ej. Auriolles-Gamboa, 1992; Urbán-Ramírez y Auriolles-Gamboa, 1992) o basarse en pocos registros logrados con esfuerzos intensivos locales (ej. Auriolles-Gamboa *et al.*, 1993). Finalmente, expectativas de riqueza local excesivas pueden derivar de hiatos en las distribuciones en pequeña y mesoescala como ocurre con *D. delphis* (Perrin *et al.*, 1983) y *G. griseus* (Leatherwood *et al.*, 1980). Por ello, las expectativas de riqueza zonal pueden ser sobrestimaciones, particularmente en el Pacífico Norte y el Golfo de California. La aparente deficiencia de muestreo y poco conocimiento de los taxa, sugeridos por el uso del modelo logarítmico de estimación de la riqueza en el Golfo de California y zona de transición, son entonces el reflejo de que en el límite boreal de la zona de transición ocurren bordes de distribuciones y, por tanto, procesos ocasionales de extra o sub limitación de la distribución regular por los que se sobrestima la riqueza efectiva y para los que hay poca capacidad de detección en esfuerzos de observación no locales como los de cruceros oceanográficos. La mastofauna marina del Pacífico Tropical, formada por varias especies raras distribuidas en un área muy extensa (Fig. 1), se observa en cambio como la de una zona muestreada adecuadamente, con especies bien conocidas y detectadas, a juzgar por el uso del modelo exponencial. Esto se interpreta, entonces, como la regularidad de ocurrencia de las especies y, con ella, la ausencia de variaciones en la estructura comunitaria a corto plazo en gran y mesoescala.

En contraste con otro tipo de comunidades, la riqueza de especies de mamíferos marinos por zona es paralela a su abundancia relativa (Cuadro 3; Figs. 3, 4 y 5) en el orden decreciente de Pacífico Norte, Golfo de California, zona de transición y Pacífico Tropical. Esto sugiere que la preferencia de hábitat de los mamíferos marinos es primariamente por zonas de surgencias como consideraron originalmente Lipps y Mitchell (1976). Por lo tanto, la adaptación de los delfínidos a la vida tropical sobre termoclinas someras y otras estructuras oceanográficas superficiales (Reilly y Fiedler, 1994; Ballance *et al.*, 2006) es un aspecto parcial de la diversificación de los delfínidos, aparentemente durante el Pleistoceno (Rosel *et al.*, 1995). Si se supone que los eventos de La Niña y El Niño tienen efectos poblacionales similares a las glaciaciones y periodos interglaciales, respectivamente, un análisis de variación interanual en las condiciones ambientales preferidas por *S. attenuata*, *S. longirostris*, el delfín listado, *Stenella coeruleoalba* y *D. delphis* (Fiedler y Reilly, 1994) sugiere que, durante el Pleistoceno, especies asociadas a surgencias, como *D. delphis*, probablemente han fragmentado su distribución durante los periodos interglaciales, favoreciendo la diferenciación de taxa costeros como *D. capensis*, a la vez que especies como *S. attenuata* y *S. longirostris*, se han adaptado a las aguas cálidas de termoclina somera. Durante las glaciaciones, las especies de surgencias tal vez han tenido distribuciones amplias, casi continuas, con la disminución de la franja tropical (ej. Williams *et al.*, 1993) mientras que las especies tropicales han restringido su distribución al ecuador oceanográfico (la Contracorriente Ecuatorial) desde donde se dispersan nuevamente en el medio pelágico y establecen poblaciones locales cerca de

las costas durante los periodos interglaciales (Medrano González, 2006). Así, las costas de América Central parecen el centro de dispersión de las poblaciones costeras y pelágica de *S. attenuata* entre las costas de Ecuador y la Boca del Golfo de California cuyo dinamismo oceanográfico es, tal vez, un factor que promueve el flujo génico entre las poblaciones costeras y pelágicas en esta zona (Escorza-Trevino *et al.*, 2002). Este efecto del dinamismo oceanográfico se observa también en *T. truncatus* del Pacífico Oriental Tropical para el cual se han distinguido un morfotipo costero, denominado *T. gillii* y uno oceánico, el *T. nuuanu*, cuya variación fenotípica se traslapa en la zona de transición y al sur de ella (Walker, 1981). Entre estos dos morfotipos tampoco se observa una clara diferenciación genética en contraste a la marcada distinción de ambas formas en el Atlántico Norte (Curry y Smith, 1997; Natoli *et al.*, 2004) y de manera similar a la no separación filogenética de las formas costera y oceánica de *S. attenuata* en el Pacífico Oriental (Escorza-Trevino *et al.*, 2002). Esto sugiere, para ambas especies, que el establecimiento de poblaciones costeras por grupos pelágicos y probablemente también la dispersión de animales costeros hacia aguas abiertas, han ocurrido en múltiples ocasiones. Aunque hay fragmentaciones poblacionales entre los ambientes costeros y pelágicos y entre los costeros mismos, la distribución de los mamíferos marinos tropicales del Pacífico Oriental es siempre continua y eso mantiene la posibilidad de flujo génico en dependencia de las condiciones oceanográficas. En contraste, la distribución de las especies de surgencias se parte en áreas disjuntas durante los periodos interglaciales. Esto puede explicar la formación de una especie costera y otra pelágica en el género *Delphinus* (Rosel *et al.*, 1994) y la formación de sólo una subespecie costera en *S. attenuata* que se diferencia genéticamente muy poco de la subespecie oceánica (Escorza-Trevino *et al.*, 2002).

La menor equidad de la zona de transición y Pacífico Tropical en comparación al Pacífico Norte y Golfo de California (Cuadro 3; Figs. 4 y 5), deriva fundamentalmente de la alta abundancia de *S. attenuata*, *T. truncatus* y *M. novaeangliae* (Fig. 3) las cuales establecen demes costeros locales y en los primeros dos casos, también forman poblaciones extensas en el medio pelágico. Esto refuerza la idea de una diferencia considerable entre los hábitats costeros y pelágicos en el Pacífico Oriental Tropical, probablemente determinada por la ocurrencia de pocas y reducidas áreas de surgencias en los primeros y de una extensa termoclina somera en los segundos así como la presencia del Domo de Costa Rica que es un hábitat particular con surgencias y termoclina somera (Wyrski, 1967; Ballance *et al.*, 2006). Por lo anterior, los ambientes costeros favorecen la formación de poblaciones locales casi continuas pero fraccionadas mientras que en el ambiente pelágico se forman poblaciones muy extensas (ej. Escorza-Trevino *et al.*, 2002; Pompa Mansilla, 2007; Vilorio Gómora, 2007). En el Golfo de California, las zonas de surgencias son muy extensas y ricas (Hidalgo-González y Borrego, 2004) y, por ello, en esta zona no parece que se formen pequeñas poblaciones locales de especies que pueden establecerse en el ambiente costero haciéndose dominantes sino que, más bien, varias especies forman poblaciones densas con distribuciones amplias dentro del golfo.

La vida en los ambientes pelágicos tiene implicaciones importantes para la organización social observándose que los cetáceos oceánicos forman, en general, grandes manadas (Gygax, 2002). En nuestros datos, además, los mamíferos oceánicos poco abundantes muestran una relación paralela



entre el tamaño de grupo y la abundancia relativa mientras que en los mamíferos más abundantes, tal relación parece inversa (Fig. 3). Esto parece reflejar el balance de ventajas y desventajas de la formación de manadas de un cierto tamaño en dependencia de la abundancia relativa. La formación de grandes grupos favorece la detección y captura de alimento, la detección y escape de depredadores, el encuentro de parejas y el aprendizaje social. Sin embargo, la formación de grandes grupos también favorece la detección por los depredadores y sus posibilidades de capturar algunos individuos. En los grupos numerosos hay mayores tasas de competencia y agresión así como de transmisión de enfermedades (Gygax, 2002). Así, nuestros datos (Fig. 3) sugieren que en las especies poco abundantes, los efectos negativos de la agregación son pequeños por lo que prevalece la tendencia a formar manadas numerosas paralelamente a la abundancia. En las especies abundantes, los efectos negativos de la formación de grupos son considerables por lo que, en estos casos, los animales tienden más bien a disgregarse conforme son más abundantes. Puede pensarse también en sentido contrario, esto es, que el balance de costos y beneficios en la formación de grupos, al determinar el tamaño de grupo de una especie y lugar dados, determina la abundancia absoluta de las poblaciones.

CONCLUSIÓN

La abundancia absoluta total de una especie, o capacidad de carga (K) al suponer un estado prístino, su estructura filogeográfica y con ellos, la estructura de las comunidades, son el producto de la historia de la interacción entre los determinantes ambientales de la ocurrencia de las especies, que definen la distribución geográfica de su densidad poblacional, δ (de grupos), y la agregación, g , de los individuos en grupos la cual, a su vez, depende del balance de costos y beneficios de su formación en función de la densidad poblacional. En forma trivial y estática, esto es:

$$K = \sum_y \left[\sum_i (\delta_i a_i g_i) \right]$$

donde a_i es la extensión de un área de ocurrencia de una unidad poblacional i homogénea y continua con otras e y identifica distintas unidades poblacionales aisladas y se hace explícita para especificar la estructura geográfica. Esta interacción en los mamíferos marinos del Pacífico Nororiental se conoce parcialmente sólo en algunos casos (ej. Fiedler y Reilly, 1994; Reilly y Fiedler, 1994; Medrano-González *et al.*, 2001; Ballance *et al.*, 2006) pero ciertos aspectos más generales de ella han podido inferirse de nuestro análisis en términos de estructura poblacional y comunitaria. Nuestros datos muestran que la distribución de la abundancia relativa (δ , a_i) de los mamíferos marinos en el Pacífico Nororiental está relacionada con la agregación de los animales (g_i) en forma, aparentemente no lineal, mediada por el balance de costos y beneficios de la formación de grupos. El estudio del comportamiento social de las especies deviene entonces crucial para comprender las estructuras poblacionales y, por ende, también comunitarias.



Acerca de la estructura geográfica de la comunidad de mamíferos marinos en el Pacífico Nororiental, se encontró una distinción cualitativa de la mastofauna del Pacífico Norte y una afinidad biogeográfica primaria del Golfo de California con la zona de transición oceanográfica y el Pacífico Tropical. Se infirieron variaciones en la abundancia de las especies en los límites de la zona de transición siendo el límite boreal inestable y con procesos recurrentes de cambio de distribuciones. La composición de especies en el Pacífico Tropical, en cambio, parece estable en gran y mesoescala. Nuestros datos sugieren también que los pinnípedos se alimentan regularmente en la zona de transición oceanográfica y en el Pacífico Tropical y que su ocurrencia en esas aguas no se debe a eventos de condiciones extremas como La Niña y El Niño ni a sucesos inusuales de dispersión. El paralelismo entre la riqueza y la abundancia y su valor mayor en el Pacífico Norte y menor en el Pacífico Tropical, sugieren la asociación primaria de los mamíferos marinos con zonas de surgencias lo cual, junto con la consideración de los efectos del cambio climático en las especies de surgencias y en las tropicales (de termoclina somera), explica la formación de taxa costeros y oceánicos bien definidos en el primer caso y poco diferenciados en el segundo. Se observó menor equidad en la zona de transición y en el Pacífico Tropical debida aparentemente a algunas especies (ej. *S. attenuata* y *T. truncatus*) que, al establecer poblaciones costeras aisladas, pero casi continuas entre sí, se vuelven dominantes. En esta zona también parece haber una fuerte separación de taxa subespecíficos costeros y oceánicos que en la zona de transición es menos marcada probablemente por su dinamismo oceanográfico. El fraccionamiento de las poblaciones costeras de las especies tropicales (ej. *S. attenuata* y *T. truncatus*) y el de las especies de surgencias (ej. *D. delphis* y *B. physalus*) se asocian, ambos, al calentamiento del clima, por la dispersión seguida de filopatría en áreas emergentes con hábitats adecuados en el primer caso y por confinamiento en áreas con hábitats adecuados en contracción en el segundo caso (Medrano González, 2006). Se deduce entonces la preocupación de cómo el actual calentamiento de la biosfera, que tiene un componente antropogénico y que declinará la productividad marina (Chittleborough, 1991; Burns, 2001), en combinación con otros efectos negativos de las actividades humanas, puede potenciar el riesgo de extinción en especies que tienen estructuras poblacionales fragmentadas. Al navegar sobre la Corriente de California, Steinbeck y Ricketts (1941) escribieron “...Below the Mexican border the water changes color; it takes on a deep ultramarine blue-a washtub bluing blue, intense and seeming to penetrate deep into the water...” [...Bajo la frontera mexicana el agua cambia de color; adquiere un profundo azul ultramarino, como una tina tiñendo azul, intenso y pareciendo penetrar hondo en el agua...]. Hagamos que la belleza de ese azul no sea la de un mar yermo sino una que, luego de buscar mucho, nos siga sorprendiendo con el bullicio de un comerío o, acaso, con el lejano sople de una ballena.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a C. M. Álvarez, C. Esquivel, I. Fuentes, M. C. García, P. Hernández, L. D. Johnson, J. L. López, B. Morales, S. Nolasco, A. M. Padilla, A. Perdomo, R. E. Sánchez, V. H. Sánchez, I.



Vomend y J. Zacarías por su trabajo en los cruceros de 1981 a 1985 así como a A. D. Enríquez, A. G. Fernández, A. Frisch, R. A. Juárez, C. A. López, S. Martínez, J. Nolasco, S. Pompa, T. Ruíz y C. Saldaña por su trabajo en los cruceros de 2003 a 2006.

Agradecemos también a J. M. Sánchez, quien participó en cruceros y capturó datos, así como a I. C. Díaz, M. J. Hernández y C. Villar por su ayuda en la captura de datos. A las tripulaciones de los Buques Russamee, en especial a T. Chandler, Sylvester, El Amigo y al facilitado por la SEDUE en 1984 así como el apoyo de la H. Armada de México, las tripulaciones con quienes navegamos y en especial al Vicealm. G. López Lira (QEPD).

Especialmente la gran labor, trato y disposición de la tripulación del B/O El Puma así como el apoyo de I. Emilsson, las tripulaciones científicas y los jefes de crucero de este buque. Gracias a L. R. Álvarez, A. Badán, W. L. Bandy, J. Barberán, T. Baumgarten, B. Espínola, L. T. Findley, A. Gallegos, M. E. Hendricks, M. L. Machain, E. Macías, L. Mee, M. A. Monreal, C. A. Mortera, D. A. Salas y O. Vidal. Agradecemos los diversos y valiosos apoyos de la Universidad Nacional Autónoma de México, la Secretaría de Marina, el Instituto Mexicano del Petróleo, el Instituto Nacional de Ecología, el Instituto Nacional de la Pesca, el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, el Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN, el Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, la Universidad Autónoma de Baja California Sur, el Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey y el Proyecto SPLASH. Agradecemos finalmente a dos revisores anónimos y a los editores cuya labor permitió mejorar considerablemente este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Aurioles-Gamboa, D. 1992. Notes on a mass stranding of Baird's beaked whales in the Gulf of California, Mexico. *California Fish and Game*, 78(3):116-123.
- Aurioles-Gamboa, D., B. J. LeBoeuf y L. T. Findley. 1993. Registros de pinnípedos poco comunes para el Golfo de California. *Revista de Investigación Científica*, Número especial de la SOMEMMA 1:13-19.
- Aurioles-Gamboa, D., C. J. Hernández-Camacho y E. Rodríguez-Krebs. 1999. Notes on the southernmost records of the Guadalupe fur seal, *Arctocephalus townsendi*, in Mexico. *Marine Mammal Science*, 19(3):421-461.
- Aurioles-Gamboa, D., Y. Schramm y S. Mesnick. 2004. Galapagos fur seals, *Arctocephalus galapagoensis*, in Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 3(1):77-80.
- Ballance, L. T., R. L. Pitman y P. C. Fiedler. 2006. Oceanographic influences on seabirds and cetaceans of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69:360-390.
- Bérubé, M., J. Urbán R., A. E. Dizon, R. L. Brownell y P. J. Palsboll. 2002. Genetic identification of a small and highly isolated population of fin whales (*Balaenoptera physalus*) in the Sea of Cortez, México. *Conservation Genetics*, 3:183-190.
- Briggs, J. C. 1973. *Marine zoogeography*. McGraw-Hill. New York.

- Buckland, S. T., D. R. Anderson, K. P. Burnham y J. L. Laake. 1993. *Distance sampling: Estimating abundance of biological populations*. Chapman and Hall. London, UK.
- Burns, W. C. G. 2001. From the harpoon to the heat: Climate change and the International Whaling Commission in the 21st century. *The Georgetown International Environmental Law Review*, 13(2):335-359.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales, R. A. Medellín, L. Medrano González y G. Oliva. 2005. Diversidad y conservación de los mamíferos de México. Pp. 21-66, in *Los mamíferos silvestres de México* (Ceballos, G. y G. Oliva, eds.). Fondo de Cultura Económica. México, DF.
- Curry, B. E. y J. Smith. 1997. Phylogeographic structure of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*): stock identification and implications for management. Pp. 227-247, in *Molecular genetics of marine mammals* (Dizon, A. E., S. J. Chivers y W. F. Perrin, eds.). Society for Marine Mammalogy special publication 3. Lawrence, KS.
- Chittleborough, R. G. 1991. Potential impacts of climatic change on the Southern Ocean ecosystem. *Memoirs of the Queensland Museum*, 30(2):243-247.
- Dalebout, M. L., J. G. Mead, C. S. Baker, A. N. Baker y A. L. van Helden. 2002. A new species of beaked whale *Mesoplodon perrini* sp. n. (Cetacea: Ziphiidae) discovered through phylogenetic analyses of mitochondrial DNA sequences. *Marine Mammal Science*, 18(3):577-608.
- Dalebout, M. L., G. J. B. Ross, C. S. Baker, R. C. Anderson, P. B. Best, V. G. Cockcroft, H. L. Hinz, V. Peddemors y R. L. Pitman. 2003. Appearance, distribution and genetic distinctiveness of Longman's beaked whale, *Indopacetus pacificus*. *Marine Mammal Science*, 19(3):421-461.
- Davies, J. L. 1963. The antitropical factor in cetacean speciation. *Evolution*, 17:107-116.
- Escorza-Trevino, S., A. Lang y A. E. Dizon. 2002. *Genetic differentiation and intraspecific structure of eastern tropical Pacific spotted dolphins, Stenella attenuata, revealed by mitochondrial and microsatellite DNA analyses*. Reporte LJ-02-38. NOAA-SWFSC. La Jolla, CA.
- Fiedler, P. C. y S. B. Reilly. 1994. Interannual variability of dolphin habitats in the eastern tropical Pacific. II: Effects on abundance estimated from tuna vessel sightings, 1975-1990. *Fishery Bulletin*, 92:451-463.
- Gygax, L. 2002. Evolution of group size in the superfamily Delphinoidea (Delphinidae, Phocoenidae and Monodontidae): a quantitative comparative analysis. *Mammal Review*, 32(4):295-314.
- Heyning, J. E. y W. F. Perrin. 1994. Evidence for two species of common dolphins (genus *Delphinus*) from the eastern North Pacific. *Los Angeles County Museum Contributions in Science*, 442.
- Hidalgo-González, R. M. y S. A. Borrego. 2004. Total and new production in the Gulf of California estimated from ocean color data from the satellite sensor SeaWiFS. *Deep-Sea Research II*, 51:739-752.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper and Row. New York.
- Leatherwood, S., W. F. Perrin, V. L. Kirby, C. L. Hubbs y M. Dahlheim. 1980. Distribution and movements of Risso's dolphin, *Grampus griseus*, in the eastern North Pacific. *Fishery Bulletin*, 77:951-962.

- Lipps, J. H. y Mitchell E. 1976. Trophic model for the adaptive radiations and extinctions of pelagic marine mammals. *Paleobiology*, 2(2):147-155.
- Medrano-González, L. 2006. Hacia una dinámica de la mastofauna marina mexicana: Análisis de composición funcional y de algunas estructuras genéticas poblacionales. In *Genética y mamíferos mexicanos: Presente y futuro* (Vázquez-Domínguez, E. y D. J. Hafner, eds.). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 32:9-19.
- Medrano-González, L., C. S. Baker, M. R. Robles-Saavedra, J. Murrell, M. J. Vázquez-Cuevas, B. C. Congdon, J. M. Straley, J. Calambokidis, J. Urbán-Ramírez, L. Flórez-González, C. Olavarría-Barrera, A. Aguayo-Lobo, J. Nolasco-Soto, R. A. Juárez-Salas y K. Villavicencio-Llamosas. 2001. Trans-oceanic population genetic structure of humpback whales in the North and South Pacific. *Museum of Queensland Memoirs*, 47:465-479.
- Natoli, A., V. M. Peddemors y A. R. Hoelzel. 2004. Population structure and speciation in the genus *Tursiops* based on microsatellite and mitochondrial DNA analyses. *Journal of Evolutionary Biology*, 17(2):363-375.
- Perrin, W. F., M. D. Scott, G. J. Walker, F. M. Ralston y D. W. K. Au. 1983. *Distribution of four dolphins (Stenella spp. and Delphinus delphis) in the Eastern Tropical Pacific, with an annotated catalog of data sources*. Memorandum técnico NOAA-TM-NMFS-SWFSC-38. Springfield, VA.
- Pitman, R. L., A. Aguayo L. y J. Urbán R. 1987. Observations of an unidentified beaked whale (*Mesoplodon* sp.) in the eastern tropical Pacific. *Marine Mammal Science*, 3(4):345-352.
- Pompa Mansilla, S. 2007. *Distribución y abundancia de los géneros Kogia y Steno en la Bahía de Banderas y aguas adyacentes*. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Reeves, R. R., B. S. Stewart, P. J. Clapham, J. A. Powell y P. A. Folkens. 2002. *Guide to marine mammals of the world*. National Audubon Society. Alfred A. Knopf. New York.
- Reijnders, P.J.H. 1988. Ecotoxicological perspectives in marine mammalogy: research principles and goals for a conservation policy. *Marine Mammal Science*, 4(2):91-102.
- Reilly, S. B. y P. C. Fiedler. 1994. Interannual variability of dolphin habitats in the eastern tropical Pacific. 1: Research vessel surveys, 1986-1990. *Fishery Bulletin*, 92:434-450.
- Reyes, C. J., J. G. Mead y K. V. Waerebeek. 1991. A new species of beaked whale *Mesoplodon peruvianus* sp. n. (Cetacea: Ziphiidae) from Peru. *Marine Mammal Science*, 7(1):1-24.
- Rojas Bracho, L. 1984. *Presencia y distribución del rorcual común, Balaenoptera physalus (Linnaeus, 1758) (Cetacea: Balaenopteridae) en el Golfo de California, México*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias-Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Rosel, P. E., A. E. Dizon y J. E. Heyning. 1994. Genetic analysis of morphotypes of common dolphins (Genus *Delphinus*). *Marine Biology*, 119:159-167.
- Rosel, P. E., M. G. Haygood y W. F. Perrin. 1995. Phylogenetic relationships among the true porpoises (Cetacea: Phocoenidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 4(4):463-474.
- Schramm Urrutia, Y. 2002. *Estructura genética y filogeografía del lobo marino de California (Zalophus californianus californianus) en aguas adyacentes a la Península de Baja California, México*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Marinas-Universidad Autónoma de Baja



- California. Ensenada, BC.
- Soberón, J. M. y J. Llorente B. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7(3):480-488.
- Steinbeck, J. y E. F. Ricketts. 1941. *Sea of Cortez. A leisurely journal of travel and research*. The Viking Press. New York.
- Urbán-Ramírez, J. y D. Aurióles-Gamboa. 1992. First record of the pygmy beaked whale *Mesoplodon peruvianus* in the North Pacific. *Marine Mammal Science*, 8(4):420-424.
- Viloria Gómora, L. 2007. *Determinación de morfotipos de toninas (Tursiops truncatus) y de su identidad poblacional en la Bahía de Banderas, México*. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Walker, W. A. 1981. *Geographical variation in morphology and biology of bottlenose dolphins (Tursiops) in the eastern North Pacific*. Reporte L-81-03c. NOAA-SWFSC. La Jolla, CA.
- Williams, M. A. J., D. L. Dunkerley, P. De Dekker, A. P. Kershaw y T. Stokes. 1993. *Quaternary environments*. Arnold. London, UK.
- Wyrski, K. 1967. Circulation and water masses in the Eastern Equatorial Pacific Ocean. *International Journal of Oceanology and Limnology*, 1(2):117-147.

APÉNDICE

Apéndice. Ocurrencia posible (gris claro) y registrada en este trabajo (gris oscuro) de 47 especies de mamíferos marinos en cuatro zonas del Pacífico Nororiental (PN: Pacífico Norte, GC: Golfo de California, ZT: Zona de transición oceanográfica, PT: Pacífico Tropical). Se indica la abundancia general como el promedio de abundancias relativas por milla náutica (mn) en las zonas donde las especies se registraron. Los asteriscos indican especies no presentes en aguas de la zona económica exclusiva de México. Los signos de interrogación indican abundancias indeterminadas de especies que no se observaron o no se identificaron.

	PN	GC	ZT	PT	Abundancia general (registros/mn)
<i>Tursiops truncatus</i>					0.01039
<i>Stenella attenuata</i>					0.01051
<i>Stenella longirostris</i>					0.00687
<i>Delphinus delphis</i>					0.00121
<i>Globicephala macrorhynchus</i>					0.00086
<i>Orcinus orca</i>					0.00056
<i>Steno bredanensis</i>					0.00045
<i>Pseudorca crassidens</i>					0.00038
<i>Grampus griseus</i>					0.00017
<i>Peponocephala electra</i>					0.00000
<i>Stenella coeruleoalba</i>					0.00000
<i>Mesoplodon densirostris</i>					?
<i>Ziphius cavirostris</i>					0.01360
<i>Physeter macrocephalus</i>					0.00043
<i>Kogia breviceps</i>					0.00017
<i>Kogia sima</i>					0.00011
<i>Megaptera novaeangliae</i>					0.00392
<i>Balaenoptera physalus</i>					0.00462
<i>Balaenoptera edeni</i>					0.00068
<i>Balaenoptera musculus</i>					0.00061
<i>Balaenoptera acutorostrata</i>					0.00028
<i>Balaenoptera borealis</i>					0.00018
<i>Zalophus californianus</i>					0.01360
<i>Arctocephalus townsendi</i>					0.00000

Apéndice.- Continuación

<i>Delphinus capensis</i>					0.00551
<i>Berardius bairdii</i>					0.00000
<i>Eschrichtius robustus</i>					0.00012
<i>Lagenorhynchus obliquidens</i>					0.00418
<i>Mirounga angustirostris</i>					0.00000
<i>Lissodelphis borealis</i>					0.00056
<i>Phocoena phocoena*</i>					0.00000
<i>Phocoenoides dalli</i>					0.00478
<i>Mesoplodon carlhubbsi</i>					0.00000
<i>Mesoplodon ginkgodens</i>					0.00000
<i>Mesoplodon perrini</i>					0.00000
<i>Mesoplodon stejnegeri*</i>					0.00000
<i>Eubalaena japonica</i>					0.00000
<i>Eumetopias jubatus*</i>					0.00000
<i>Phoca vitulina</i>					0.00060
<i>Enhydra lutris</i>					0.00000
<i>Phocoena sinus</i>					0.00059
<i>Feresa attenuata</i>					0.00015
<i>Mesoplodon peruvianus</i>					?
<i>Mesoplodon</i> sp. A					?
<i>Lagenodelphis hosei</i>					0.00022
<i>Indopacetus pacificus</i>					0.00000
<i>Arctocephalus galapagoensis</i>					0.00034
Total	40	33	33	30	0.00495



MODELANDO LA DINÁMICA DE OCUPACIÓN DE PARCHES DE SELVA POR PRIMATES EN UN PAISAJE FRAGMENTADO DE LOS TUXTLAS, MÉXICO

Rodolfo Palacios-Silva¹ y Salvador Mandujano²

¹ División de Posgrado, Instituto de Ecología, A.C. Km 2.5 Carretera Antigua a Coatepec # 351, Congregación El Haya. Apartado Postal 63. CP 91070 Xalapa, Veracruz, México.
CE: rod_palacios@hotmail.com

² Departamento de Biodiversidad y Comportamiento Animal, Instituto de Ecología, AC, Km 2.5 Carretera Antigua a Coatepec # 351, Congregación El Haya. Apartado Postal 63. CP 91070 Xalapa, Veracruz, México. CE: salvador.mandujano@inecol.edu.mx

Resumen: Describimos la asociación entre la presencia o ausencia de dos especies de primates con la distribución de tamaño y posición espacial de un conjunto de 90 fragmentos de selva en un paisaje de la región de Los Tuxtlas, México. Formulando un modelo de función de incidencia (IFM, "Incidence Function Model") para el mono aullador de manto, *Alouatta palliata*, y otro relativo al mono araña, *Ateles geoffroyi*. El objetivo fue ajustar cada IFM específico a un modelo estocástico de ocupación (SPOM, "Stochastic Patch Occupancy Model") construido a partir de eventos metapoblacionales de extinción y colonización. Los resultados del IFM muestran que la ocupación de fragmentos en el paisaje por el mono aullador se encuentra asociada con el tamaño y la posición espacial de los fragmentos, mientras que en el mono araña sólo se encontró una asociación positiva con el tamaño de los fragmentos. Los resultados del SPOM indican que el patrón de ocupación del mono aullador en los fragmentos del paisaje puede deberse a la baja probabilidad de extinción de la mayoría de fragmentos ocupados y la baja probabilidad de colonización de la mayoría de fragmentos no ocupados. Los resultados de la persistencia muestran que las especies en el paisaje se encuentran vulnerables a la extinción local. Por lo que sugerimos algunas prácticas de manejo de hábitat dirigidas a la conservación local de ambas especies de primates.

Palabras clave: *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, Fragmentación, Los Tuxtlas, Metapoblación, Modelo de Ocupación.

Abstract: We describe the association between the incidence of two primate species and the distribution and spatial position of a 90-fragment set in a deforested rainforest landscape in Los Tuxtlas region, Mexico. We employ an Incidence Function Model (IFM) for the mantled howler monkey, *Alouatta palliata* and for the spider monkey, *Ateles geoffroyi*. Each specific IFM was applied to a Stochastic Patch Occupancy Model (SPOM) constructed from two metapopulation events: extinction and colonization. The IFM results show that the mantled howler fragment occupancy is associated to fragment size and spatial position, whereas for the spider monkey only a positive association to fragment size was found. The SPOM results show that the Mantled howler occupancy pattern through landscape fragments can be caused by the low local extinction pro-



babilities of most of the occupied fragments, as well as by the low colonization probabilities of most of the vacated fragments. Since our results regarding persistence show that species are vulnerable to local extinction, we put forward some habitat management practices aimed to preservation of both primate species according to the applied numerical models.

Keywords: *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, fragmentation, Los Tuxtlas, metapopulation, occupancy model.

INTRODUCCIÓN

Problemática de la conservación de primates en hábitats fragmentados

La pérdida, fragmentación y modificación del hábitat, junto con la cacería y tráfico ilegal, son las principales causas de extinción local de los primates (Cowlshaw y Dunbar, 2000). Particularmente, la vulnerabilidad de las poblaciones a la extinción local producida por la deforestación varía según la capacidad de la especie para adecuarse a las nuevas condiciones ambientales impuestas por la fragmentación (Johns y Skorupa, 1987), así como también por la estructura y composición espacial de los fragmentos remanentes (Cowlshaw y Dunbar, 2000). La distribución de los primates, usualmente, está condicionada por características espaciales del paisaje fragmentado como son el tamaño de los fragmentos y el aislamiento entre los fragmentos remanentes. Por ejemplo, los primates frugívoros requieren de amplias áreas de actividad para encontrar alimento, la disminución del hábitat los hacen más vulnerables a la extinción local respecto de primates pequeños con dietas más diversificadas que encuentran alimento en menos área (Marsh, 2003).

La deforestación puede disminuir significativamente la capacidad de los individuos para moverse entre fragmentos (Swart y Lawes, 1996). Grupos de primates aislados en fragmentos pequeños (i.e. menores al tamaño del ámbito hogareño de la especie en sitios no fragmentados) muestran un cambio en los patrones de forrajeo y actividad, organización social y condiciones fisiológicas (Estrada y Coates-Estrada, 1996; Clarke *et al.*, 2002; Bicca-Marques, 2003). También el aislamiento puede reducir los movimientos de dispersión y originar problemas de entrecruzamiento y, consecuentemente, una disminución en la variación genética de las poblaciones (Pope, 1992). La capacidad de movilidad en el paisaje dependerá de las características específicas de cada especie (Bicca-Marques, 2003) así como la configuración espacial del paisaje (Fahrig, 2003). Para especies de primates en las que la movilidad en el paisaje es un aspecto limitante, la presencia de corredores y sitios de paso (*stepping stones*) es fundamental para su conservación (Swart y Lawes, 1996).

Modelos de ocupación

El análisis de la distribución de una especie en función de la distribución de su hábitat ha sido una idea central dentro de la ecología y un enfoque muy importante para determinar el estado de conservación de las especies que habitan ambientes fragmentados (Guisan y Zimmermann, 2000). Los modelos de incidencia (IM) son, en este sentido, un planteamiento particular de la asociación



entre la ocupación (presencia-ausencia de una especie en un conjunto de fragmentos) con una o más variables biogeográficas del hábitat (Sjögren-Gulve y Ray, 1996; Walker *et al.*, 2003). Debido a que su construcción describe el patrón de ocupación de una especie en función de las características espaciales del hábitat, los IFM se han convertido en una medida práctica para proponer opciones del manejo de especies amenazadas por la fragmentación de su hábitat (Hastings y Harrison, 1994; Wiens, 1996; Hanski y Simberloff, 1997).

Los IFM son a menudo utilizados como una ecuación descriptiva de la distribución de las especies en ambientes fragmentados (Guisan y Zimmermann, 2000). Sin embargo, cuando las especies se distribuyen en paisajes donde el hábitat es un conjunto de fragmentos aislados entre sí, los IFM pueden ser utilizados para predecir el cambio en el tiempo del patrón de ocupación. Esto se logra si se plantea que la dinámica de incidencia es el resultado del balance entre dos procesos centrales: la extinción y la colonización de la especie en los fragmentos (Hanski, 1994, 1998a; Hanski y Gaggiotti, 2004; Ovaskainen y Hanski, 2004). Si el sistema se encuentra en un estado de *quasi*-equilibrio (sin alteración temporal significativa de los procesos de extinción y colonización), el IFM captura el efecto de ambos procesos y es, entonces, que con la descripción explícita de la asociación de la incidencia y la estructura y composición espacial del hábitat, es posible formular una hipótesis predictiva de la dinámica de ocupación (Hanski, 1994; Moilanen, 2000).

En el planteamiento más simple, los IFM pueden incorporarse a un modelo de dinámica de ocupación cuando se cumplen dos supuestos: que los eventos de extinción se encuentren inversamente relacionados con el tamaño de los fragmentos y que los eventos de colonización se encuentren inversamente relacionados con el aislamiento de los fragmentos (Hanski, 1994; Hanski y Ovaskainen, 2003). Las evidencias sugieren que para muchas especies es posible asumir que la probabilidad de extinción de un fragmento ocupado disminuye conforme aumenta el tamaño del fragmento (Ricklefs y Lovette, 1999) y que la probabilidad de colonización de un fragmento desocupado disminuye al aumentar el aislamiento (Johnson *et al.*, 1992; Gustafson y Gardner, 1996; Goodwin y Fahrig, 2002). Además de estos factores se ha podido registrar que la distribución de ocupación puede encontrarse asociada a múltiples variables explicativas (*e.g.*, Sjögren-Gulve y Ray, 1996; Walker *et al.*, 2003).

Se espera que las tasas de extinción y colonización sean eventos independientes y que las relaciones que mantienen con el tamaño y aislamiento de los fragmentos, respectivamente, no sean lineales sino expresadas como una relación de potencia (Hanski, 1998b). Entonces es posible utilizar como IFM a un modelo lineal generalizado (GLM) (Hanski y Ovaskainen, 2003), alimentado por el registro de la presencia-ausencia de la especie, y la estructura y composición espacial de los fragmentos. Posteriormente se pueden emplear los valores del IFM para asignar las probabilidades de extinción y colonización en un modelo estocástico de ocupación de fragmentos (SPOM) lo cual es una forma elegante de incorporar los IFM a un modelo de dinámica de ocupación (Hanski y Ovaskainen, 2000; Hanski y Gaggiotti, 2004).

El caso de Los Tuxtlas

La región de Los Tuxtlas (localizada en el sureste del estado de Veracruz) es la localidad más



septentrional en América donde aún puede encontrarse porciones relativamente grandes del bosque tropical lluvioso. La selva de Los Tuxtlas puede describirse espacialmente como un conjunto de fragmentos, con un intervalo de tamaño que se encuentra entre unas pocas a cientos e incluso miles de hectáreas, aislados entre sí por una matriz compuesta principalmente por potrero (Dirzo y García, 1992; Guevara *et al.*, 2004). En Los Tuxtlas habitan el mono aullador de manto, *Alouatta palliata mexicana*, y el mono araña, *Ateles geoffroyi vellerosus*, clasificados en peligro crítico de extinción por la IUCN y la legislación mexicana (Rylands *et al.*, 1995; Cuarón *et al.*, 2004). Se estima una reducción de 84% y 74% en la distribución y abundancia de *A. palliata* y *A. geoffroyi* en la región de Los Tuxtlas, respectivamente (Estrada y Coates-Estrada, 1996). Como resultado de la fragmentación, las poblaciones de ambas especies son grupos que habitan archipiélagos de selva, formados por fragmentos que varían en tamaño, aislamiento y calidad de hábitat (Estrada y Coates-Estrada, 1985, 1996; Cristóbal-Azcarate *et al.*, 2005).

Enfoque y objetivos del capítulo

Estudios previos en la región de Los Tuxtlas (e.g., Estrada y Coates-Estrada, 1996; Rodríguez-Toledo *et al.*, 2003; Cristóbal-Azcarate *et al.*, 2005; Mandujano *et al.*, 2006; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2008) y en otras localidades (e.g., Bicca-Marques, 2003; Anzures y Manson, 2007), han relacionado el número de individuos de las poblaciones de primates y la ocupación de fragmentos, en función de características como el tamaño, aislamiento y características de la vegetación. Estos trabajos emplean modelos de correlación lineal simple y modelos de regresión logística. Si bien esa aproximación permite asociar la ocupación de los fragmentos con algunas variables, ese enfoque es estático y no permite predecir cuál será la posible dinámica de cambio de la ocupación a través del tiempo. Es decir, esa aproximación permite detectar un patrón de ocupación, pero no explicar cuantitativamente los posibles procesos involucrados detrás de ese patrón.

En este trabajo presentamos los resultados de otra aproximación donde se elabora un IFM para describir la asociación del patrón de ocupación tanto del mono aullador, *A. palliata*, como del mono araña, *A. geoffroyi*, con la estructura y composición del hábitat. A partir de esto se modeló la dinámica de ocupación (SPOM) con un enfoque metapoblacional para explorar la vulnerabilidad de ambas especies a la fragmentación y proponer acciones prácticas de manejo para la conservación en el paisaje de estudio.

MÉTODOS

Área de estudio

En la región sur de Los Tuxtlas, México (18° 19' 50" - 18° 25' 00" N, y 94° 43' 20" - 94° 48' 50" W) se inspeccionaron un total de 90 fragmentos de selva un paisaje de aproximadamente 5,000 ha adyacente a los volcanes San Martín Pajapan y Santa Marta (Fig. 1). El paisaje es una cuenca con una elevación máxima de 800 m que incluye varios ríos temporales y permanentes. La fragmentación intensiva de la selva en esta zona sucedió en los primeros años de la década de los setenta, cuando

se establecieron varios asentamientos humanos que provocaron durante varios años la deforestación a una tasa anual de cobertura arbórea superior a 10% (Dirzo y García, 1992; Guevara *et al.*, 2004). La ganadería es la actividad económica principal de las comunidades de la zona así como la agricultura de temporal, de ahí que los fragmentos de selva se encuentran claramente delimitados en una matriz dominada por pastizales y cultivos.

Los bordes de los fragmentos de selva fueron identificados y delimitados a partir de fotografías aéreas 1:20,000 (INEGI, 1999), ortofotografías 1:50,000 (INEGI, 1996) además de información de campo espacialmente referida registrada previamente al muestreo de ocupación de fragmentos. Todos los fragmentos mayores a 0.5 ha encontrados en el paisaje fueron digitalizados y localizados en un mapa vectorial con el programa ArcView 3.2 (ESRI Ó).

Muestreo de ocupación

La presencia o ausencia del mono aullador tanto como del mono araña fue confirmada en los

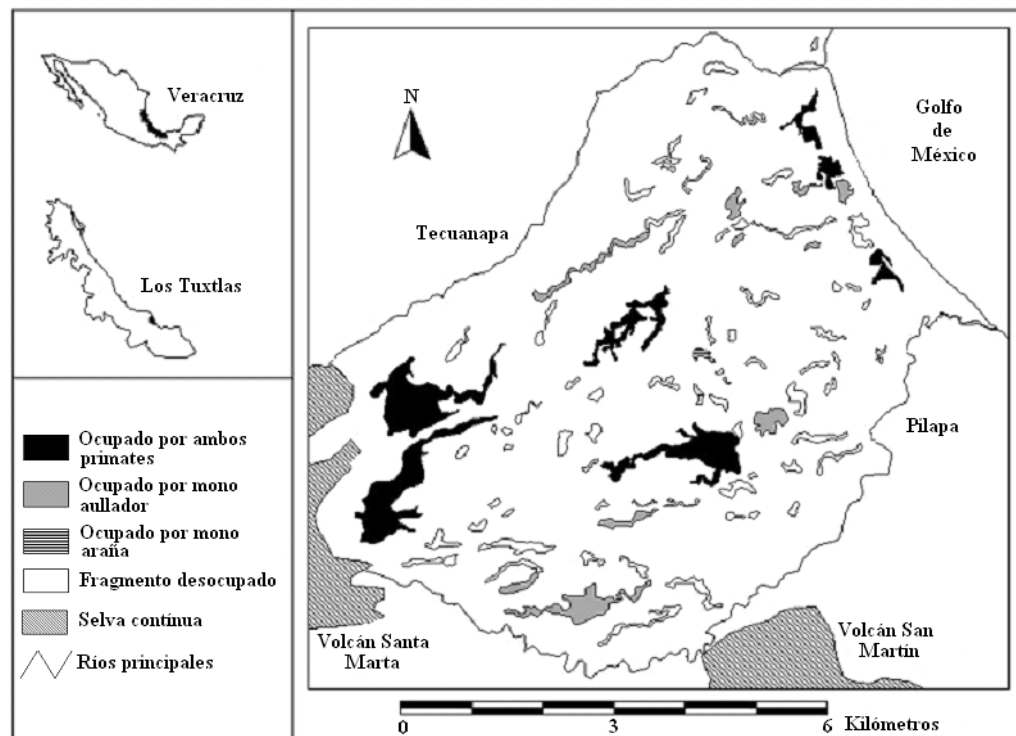


Figura 1. Localización del área de estudio en Los Tuxtlas, Veracruz, México, y ubicación de los 90 fragmentos de selva muestreados. Los polígonos en blanco indican los fragmentos desocupados (71), los polígonos sombreados representan a los fragmentos ocupados sólo por una especie de primates y los polígonos en negro los fragmentos ocupados por ambas especies.

90 fragmentos del paisaje durante abril y noviembre del 2003. Cada fragmento fue muestreado durante tres o cuatro días de 5:00-9:00 h a 16:00-18:00 h, por cuatro o cinco personas simultáneamente. Durante noviembre se volvieron a revisar todos los parches siguiendo el mismo protocolo para conocer los cambios en la ocupación de los fragmentos entre periodos. Particularmente la vocalización de los grupos de monos aulladores facilitó la detección de la especie, no obstante, por el tamaño de los fragmentos en el paisaje y la revisión constante de los mismos consideramos que hubo una precisión alta en el registro de la incidencia en ambas especies y un mínimo error de recontar a los mismos individuos en fragmentos diferentes durante el mismo periodo de muestreo.

Formulación de la dinámica de ocupación

El objetivo de la modelación de la dinámica de ocupación es estimar las tasas de colonización y extinción particulares para cada fragmento del paisaje y utilizar estos estimadores para realizar predicciones sobre la dinámica transitoria del estado de ocupación de cada fragmento en el tiempo (Hanski, 1994). El modelo de ocupación asume que el sistema (al tiempo de su observación) se encuentra en *quasi*-equilibrio. Es decir, se considera como un estado dinámico de la distribución de la especie caracterizado por un momento estacionario tanto del número de eventos de colonización como de extinción por unidad de tiempo. Además, también se asume que el registro de la ocupación realizado durante el muestreo refleja la probabilidad a largo plazo del patrón espacial de ocupación (Moilanen, 2000). De esta manera puede demostrarse que el fragmento *i*ésimo tiene una probabilidad estacionaria de estar ocupado J_i mediante una ecuación de balance:

$$J_i = C_i / (C_i + E_i) \quad (1)$$

donde E_i es una probabilidad constante de que el fragmento *i*ésimo se desocupe cuando está ocupado durante la siguiente unidad de tiempo, mientras que C_i es la probabilidad de que el fragmento *i*ésimo pueda ser ocupado cuando está desocupado durante la siguiente unidad de tiempo (Hanski, 1994).

La probabilidad de extinción puede ser parametrizada a partir del tamaño de los fragmentos del paisaje mediante la formulación de la siguiente relación de potencia y la estimación del tamaño mínimo de ocupación:

$$E_i = e / A_i^x \text{ para } A_i^3 e^{1/x} \quad (2)$$

donde A_i es el tamaño del fragmento *i*ésimo, mientras x es una medida constante del riesgo de extinción por unidad de área y e es una medida constante de la sensibilidad de la tasa de extinción hacia el tamaño de los fragmentos (Hanski, 1998b; Hanski y Ovaskainen, 2003).

El aislamiento de los fragmentos puede traducirse como una medida de la conectividad que cuantifica la tasa de flujo de individuos entre los fragmentos. De esta manera la probabilidad de colonización es modelada como una función sigmoide que se incrementa con la conectividad del fragmento de la siguiente forma:

$$C_i = S_i^2 / (S_i^2 + y) \quad (3)$$

donde S_i es la conectividad del fragmento i ésimo, mientras que y es una medida constante que refleja la migración de la especie en el paisaje (Hanski, 1994). De manera particular, en este estudio la conectividad fue considerada como una medida única para ambos primates que toma en cuenta tanto la posición espacial de los fragmentos ocupados como el tamaño de los fragmentos conforme a la relación:

$$S_i = Sp_j \exp(-ad_{ij})(1 - \exp(-qA_i)) \quad (4)$$

donde p es el estado de ocupación del fragmento j ésimo en el tiempo t , d_{ij} es la distancia euclidiana entre los bordes de los fragmentos i ésimo y j ésimo, y a es una constante que refleja la dependencia entre la tasa de migración y la distancia. En este caso la inclusión de las A_i es porque se asume que en paisajes altamente fragmentados el área de los fragmentos puede ser un factor que actúa como atrayente, ponderado por la constante q que expresa la relación entre la conectividad y el tamaño del fragmento. Así, el modelo de incidencia está formulado a partir de cinco parámetros, e , y , x , a y q , basados en la configuración espacial del hábitat, las áreas A_i y las distancias entre fragmentos d_{ij} .

El tamaño de los fragmentos fue calculado en hectáreas y las distancias euclidianas entre los bordes de los fragmentos fueron estimadas en metros utilizando el programa ArcView 3.2 (ESRI Ó). Para estimar la conectividad de cada fragmento fue construida la matriz D_{ij} generada a partir de la combinación de una matriz F_{ij} que representa la probabilidad de dispersión entre dos fragmentos cualesquiera y de un vector W_i que es un factor de ponderación relacionado con el tamaño del fragmento.

La matriz F_{ij} fue construida a partir de una función exponencial negativa en relación a la distancia:

$$F_{ij} = \exp(-ad_{ij}) \quad (5)$$

donde a es obtenida a partir de un punto que representa una distancia umbral de movimiento y una probabilidad que define la adyacencia entre fragmentos (Urban y Keitt, 2001), en este estudio 500 m y 0.05, respectivamente, de tal manera que a fue calculada como $\ln(0.05)/500$. El factor de ponderación W_i se formuló como una función exponencial:

$$W_i = 1 - \exp(-qA_i) \quad (6)$$

donde q representa un umbral de atracción en relación con el área calculado como $\ln(0.05)^{9/45}$, de tal manera que W_i para fragmentos de 0.5 ha tiene un valor de atracción de » 0.25 mientras que fragmentos mayores a 45 ha tienen valores cercanos a 1. Finalmente, los elementos de la matriz de conectividad D_{ij} fueron asignados como resultado de dos eventos probabilísticos

independientes:

$$D_{ij} = F_{ij} W_i \quad (7)$$

Para multiplicar el valor de D_{ij} por la ocupación de cada fragmento y entonces con la sumatoria obtener el aislamiento del fragmento i ésimo en términos de conectividad (Ec. 4).

Modelo de Función de Incidencia, IFM

La sustitución de Ec. 2, 3 y 4 en Ec. 1, permite generar la siguiente ecuación en términos de una proporción:

$$J_i = [1 + ey / (A_i^x (Sp_j \exp(-ad_{ij})(1 - \exp(-qA_i)))^2)]^{-1} \quad (8)$$

Si el tamaño y la conectividad presentan distribuciones que se ajustan a una log normal el modelo se puede ajustar logísticamente como:

$$J_i = 1 / 1 + \exp(\log(ey) - x \log(A_i) - 2 \log(S_i)) \quad (9)$$

y entonces, es posible definir el IFM con la forma de un modelo lineal generalizado estándar (Crawley, 2002; Venables y Ripley, 2002) como:

$$\text{Logit}(J_i) = b_0 + x \log A_i + 2 \log S_i \quad (10)$$

donde la variable binaria de respuesta se encuentra ligada con una función logística a dos variables independientes con error tipo binomial, $\log S$ y $\log A$. El parámetro e se obtiene a partir del fragmento ocupado de menor tamaño $e = \min A^x$, el parámetro x se toma directamente del coeficiente del modelo, mientras que y se calcula como $y = \exp(-b_0) / e$ (Hanski y Ovaskainen, 2000). El IFM en Ec. 10 fue ajustado a los datos de ocupación tanto para el mono aullador como para el mono araña considerando las características de tamaño y conectividad de los fragmentos del paisaje utilizando el programa R 2.2.0 (CranÓ).

Modelo de simulación estocástica de ocupación

Una vez que se asume que las tasas de extinción E_i y de colonización C_i pueden ser parametrizadas a partir de variables del paisaje, el modelo de ocupación puede ser formulado como uno discreto en el tiempo basado en una cadena Markoviana de primer orden, con el propósito de generar un cambio estocástico en el estado de ocupación (presencia o ausencia) dentro de una secuencia temporal (Moilanen, 1999; Hanski y Caggiotti, 2004). Para simular un patrón de ocupación en el tiempo $t+1$ se compara un número aleatorio con la probabilidad de extinción E_i si el fragmento se encuentra ocupado en el tiempo t o con la probabilidad de colonización C_i si el fragmento está vacío. La simulación se realizó utilizando el programa R 2.2.0 (CranÓ) para una

serie de 30 tiempos, considerando el tiempo t_0 al patrón de ocupación observado. El resultado de la simulación genera una tasa de cambio de ocupación esperada en los fragmentos, el número de veces que pasa un fragmento de ocupado a desocupado o viceversa durante el periodo de tiempo definido. La rutina respectiva para cada modelo específico fue aplicada 1000 veces en series de 30 tiempos t .

RESULTADOS

Modelo de incidencia

Las distribuciones del tamaño y de la conectividad de los fragmentos de selva en el paisaje presentaron sesgo positivo y se aproximaron a una distribución log-normal (Fig. 2). La mayoría de los fragmentos inspeccionados tuvo un área que oscila entre 3 y 20 ha y sólo muy pocos un tamaño mayor a las 50 ha; el fragmento más grande del paisaje tuvo un área de aproximadamente 76 ha. De acuerdo con el análisis gráfico de conectividad en el paisaje (Fig. 3), la mayoría de los fragmentos presentó un valor entre 0.15 y 0.76 y muy pocos valores por encima de 1.0. El fragmento con mayor conectividad tuvo un valor de 4.1. Se registraron 19 fragmentos de selva ocupados de los 90 inspeccionados; en 10 sólo se encontró al mono aullador, uno fue ocupado exclusivamente por mono araña y ocho por ambos primates (Fig. 1).

La proporción de fragmentos ocupados por los primates se incrementa en los fragmentos de mayor tamaño y mayor conectividad (Fig. 2). El IFM realizado para el mono aullador muestra que

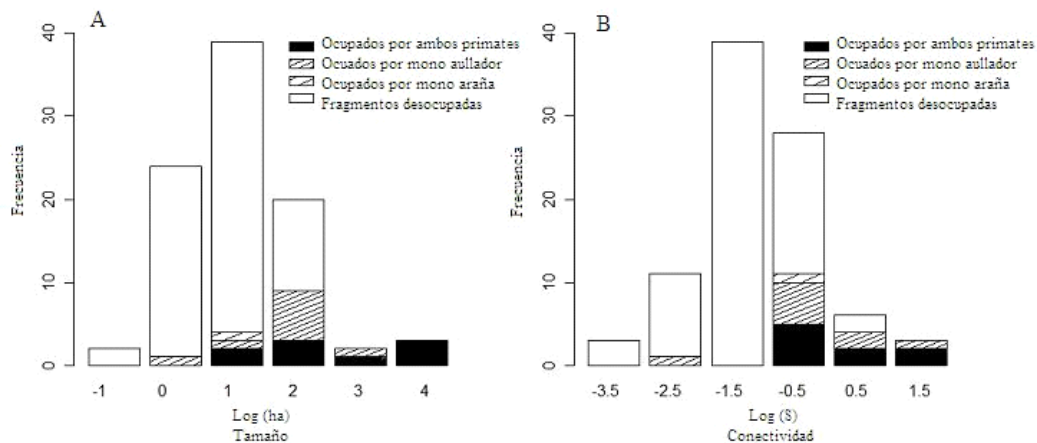


Figura 2. Histogramas de distribución de frecuencias del tamaño de los fragmentos de selva (A) y conectividad (B). Con diferente sombreado se indica el patrón de ocupación del mono aullador tanto como el del mono araña. La escala en el eje X está en logaritmos.

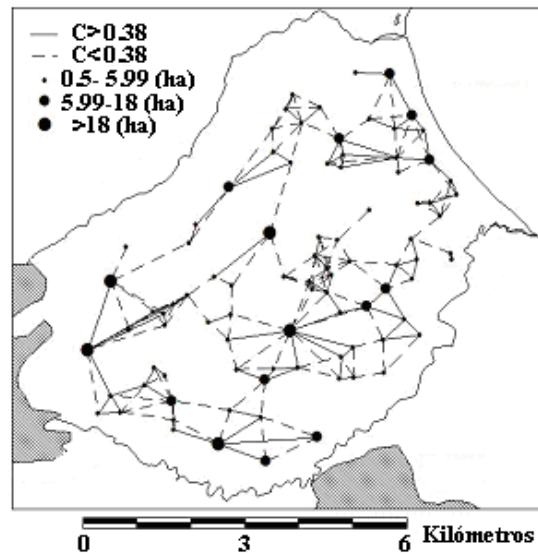


Figura 3. Representación del aislamiento de los fragmentos de selva obtenidos con el análisis de redes. Los parches están representados como nodos (puntos) los cuales indican el centroide del polígono, mientras que la conectividad esta representada por bordes (líneas) como una función de la posición espacial y el tamaño de los fragmentos. El tamaño de los puntos es proporcional al área del polígono de fragmento que representan. En la figura se muestra gráficamente la estimación de la probabilidad de colonización $C_{ij} * C_{ji}$.

el valor de ocupación se incrementa logísticamente con el logaritmo del tamaño y el logaritmo de la conectividad de los fragmentos (Fig. 4A). En cambio el IFM aplicado al mono araña muestra que el valor de ocupación está asociado (logísticamente) principalmente con el tamaño de los fragmentos mientras que la asociación con la conectividad resulta marginal, no obstante puede observarse una tendencia positiva entre la ocupación y los valores de conectividad (Fig. 4B).

Modelo de simulación estocástica de ocupación

El estado de equilibrio simulado en los SPOM se alcanzó en ambos primates debido a que la mayoría de fragmentos del paisaje tuvieron una probabilidad de extinción superior a 0.4 y probabilidades de colonización menores a 0.35. Los resultados obtenidos para el mono aullador mostraron un estado de equilibrio con una mediana de 17 fragmentos ocupados, mientras que el número mínimo de fragmentos ocupados esperado por el modelo oscila entre los siete y 10 fragmentos (Fig. 5A). En cambio el SPOM que describe la dinámica de ocupación del mono araña presentó un estado de equilibrio con una mediana de siete fragmentos ocupados y de uno a cuatro como número mínimo de fragmentos ocupados (Fig. 5B).

La comparación entre los valores del IFM y de la mediana de ocupación obtenidos para cada fragmento por el SPOM mostró una correspondencia entre ambas variables, en ambos modelos

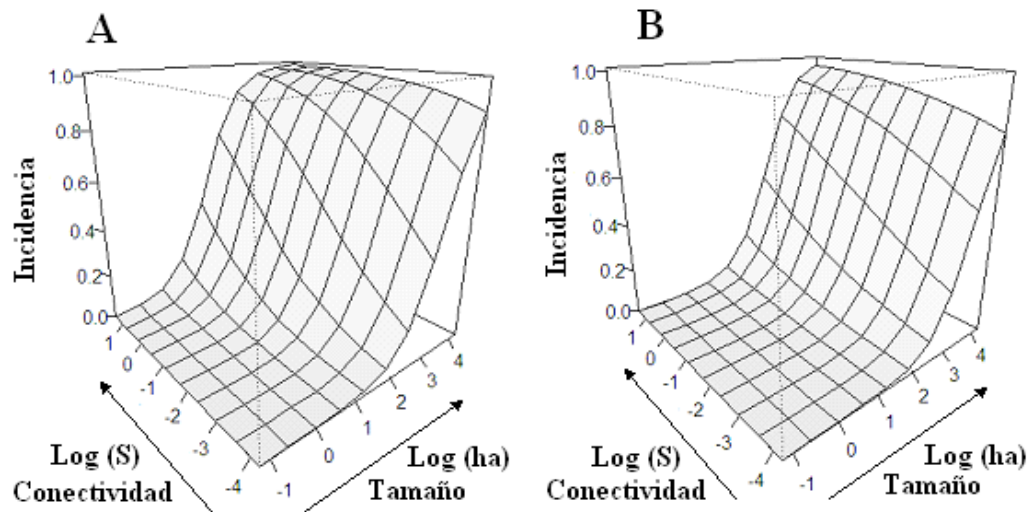


Figura 4. Probabilidad de ocupación de los fragmentos en función de su tamaño y conectividad. Nótese que la ocupación o incidencia del mono aullador (A) en el paisaje aumenta conforme es mayor el tamaño de fragmento y aumenta la conectividad. Para el mono araña (B), la ocupación se incrementa significativamente con el tamaño de los fragmentos y sólo marginalmente, con la conectividad.

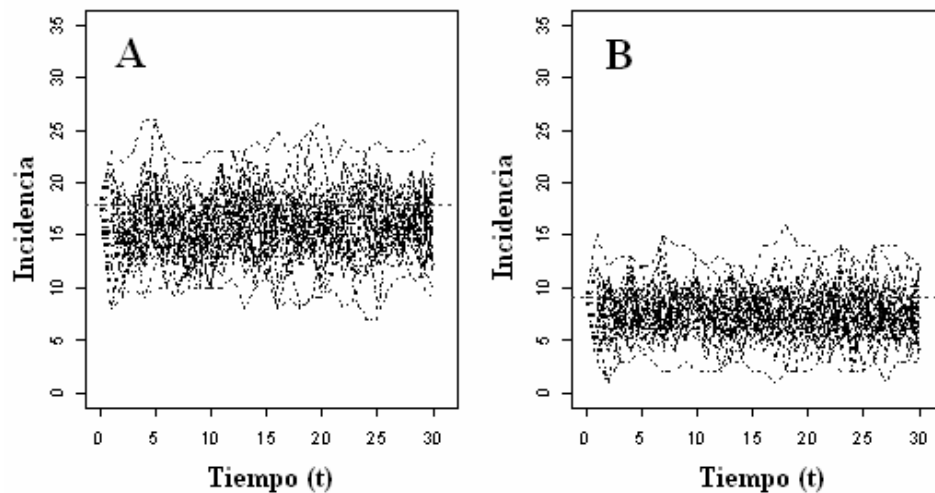


Figura 5. Tendencia de la ocupación simulada a partir del SPOM en el mono aullador (A) y el mono araña (B). Las líneas negras indican la tendencia de ocupación en el modelo simulado, la línea azul indican los valores mínimo y máximo obtenidos a partir de 1000 repeticiones; mientras que la línea roja indica la ocupación observada en campo.

específicos (Fig. 6). En particular para el mono aullador se observa un comportamiento atípico del SPOM en dos fragmentos respecto de lo esperado por el IFM, en ambos fragmentos el valor del SPOM es menor a lo esperado por el IFM (Fig. 6A). Mientras que para el mono araña se observa una tendencia general a encontrar valores del SPOM para cada fragmento menores a lo esperado según el IFM (Fig. 6B).

DISCUSIÓN

En este trabajo se presenta la aplicación de los IFMs para describir la asociación entre la ocupación de las dos especies de primates que habitan Los Tuxtlas, con el tamaño y conectividad de 90 fragmentos de selva (que en área total respecto al paisaje representan 11% de la cobertura). El IFM aplicado al mono aullador muestra que la ocupación en el paisaje puede estar en función del tamaño y conectividad de los fragmentos. Para el mono araña sólo se observa una asociación positiva entre la ocupación y el tamaño de los fragmentos. Los resultados encontrados para el mono aullador coinciden con el patrón de incidencia correlacionado con el tamaño y posición espacial de los fragmentos encontrado en muchas especies de animales que habitan ambientes fragmentados, incluidas algunas de primates (e.g., van Apeldoorn, 1994; Sjögren-Gulve y Ray, 1996; Swart y Lawes, 1996; Hanski, 1998b; Lindenmayer *et al.*, 1999; Lawes *et al.*, 2000; Hanski y Ovaskainen, 2003; Walker *et al.*, 2003).

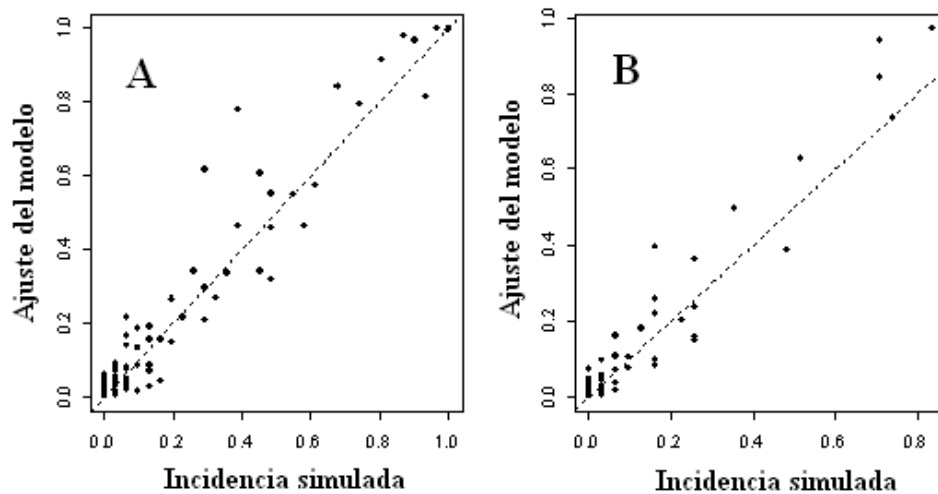


Figura 6. Ajuste (línea punteada) entre los valores de la mediana de ocupación de cada fragmento obtenido por el SPOM y los valores obtenidos del IFM, realizados tanto para el mono aullador (A) como para el mono araña (B).



Para el mono aullador en particular, varios estudios han señalado la asociación entre el patrón de ocupación y el tamaño de los fragmentos (Estrada y Coates-Estrada, 1996; Rodríguez-Toledo *et al.*, 2003; Cristóbal-Azcarate *et al.*, 2005; Anzures-Dadda y Manson, 2006; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2008). Sin embargo, existen datos contradictorios sobre la asociación entre la disposición espacial de los fragmentos y el patrón de ocupación por el mono aullador (Cristóbal-Azcarate *et al.*, 2005). Nuestros resultados sugieren que al considerar un proceso de extinción-colonización, la disposición espacial se convierte en un factor determinante para la distribución de la especie en función de su relación con la conectividad del paisaje. Debido a que el IFM se construye a partir de las características de los fragmentos es posible encontrar “umbrales” del paisaje que determinan la distribución de los primates. En el paisaje de estudio, los fragmentos pequeños (< 12 ha) fueron más susceptibles a desocuparse en los modelos respecto a fragmentos de mayor tamaño y fragmentos más aislados (conectividad < 1); mientras que fragmentos con una posición espacial y tamaño menos favorable para recibir individuos por migración, tuvieron significativamente menor probabilidad de ser ocupados que fragmentos menos aislados.

La exploración de la dinámica de ocupación de los primates en el paisaje muestra que más de 70% de los fragmentos presentan valores bajos de colonización, por lo que la persistencia de los primates en el paisaje dependerá, principalmente, de que los grupos en los fragmentos ocupados mantengan una baja tasa de extinción. Con un incremento de la probabilidad de extinción en los fragmentos que se encuentran actualmente ocupados se podría producir un cambio negativo a corto plazo en la persistencia de las especies, por lo que nuestros datos indican que tanto el mono aullador y el mono araña se encuentran en una posición altamente vulnerable a la reducción de área de los fragmentos ocupados u otros eventos extraordinarios que incrementan la extinción de forma súbita como eventos meteorológicos y epidemias.

Por otro lado, nuestros resultados muestran que la facilitación de tránsito entre fragmentos del paisaje puede inducir un incremento de la persistencia de los primates. Considerando que la rehabilitación de hábitat es un proceso complejo que puede durar una o más décadas (Perrow y Davy, 2002) y que la dispersión en los primates es resultado de un evento reproductivo que sucede en un sistema social también complejo (Glander, 1992; Treves, 2001), la rehabilitación de hábitat para inducir un cambio positivo en la persistencia de las especies debe considerarse como una medida de conservación de mediano o largo plazo. Sugerimos que la conectividad del paisaje puede acelerarse si se inicia con el incremento del tamaño de los fragmentos con valores bajos de ocupación (en su mayoría no ocupados) para aumentar la disponibilidad de sitios con baja probabilidad de extinción y facilitar el tránsito de individuos *per se*.

Los resultados obtenidos sugieren que el patrón de ocupación encontrado en el mono aullador puede ser resultado de una dinámica metapoblacional de eventos de extinción y colonización sucedidos en el pasado inmediato (Mandujano *et al.*, 2006; Mandujano y Escobedo-Morales, 2008), mientras que para el mono araña podemos señalar que existe un estado de no equilibrio para los eventos de extinción y colonización. Es pertinente señalar que al no contar con datos experimentales no tenemos evidencia suficiente para descartar que la distribución de las especies en los fragmentos no se encuentre determinada por otros factores involucrados en la historia del



paisaje, como la cacería sistemática, depredación, estocasticidad ambiental, disponibilidad diferencial de recursos en los fragmentos (e.g., Elmhagen y Angerbjörn, 2001; Clinchy *et al.*, 2002; Lawes *et al.*, 2003; Baguette, 2004).

A manera de conclusión podemos decir que los IFM son una aproximación numérica que permite explorar la asociación entre el patrón de ocupación con variables biogeográficas. Que la aplicación de IFM en un modelo metapoblacional de extinción y colonización (SPOM) proporciona, bajo los supuestos del modelo, un enfoque mecanicista que permite realizar un análisis predictivo de la dinámica de ocupación específica en el paisaje. Finalmente, que las aproximaciones numéricas no sólo son de utilidad práctica al predecir el estatus de conservación de la especie sino también para sugerir algunas consideraciones para el diseño y manejo de hábitat enfocado a la conservación de las especies que habitan ambientes fragmentados.

AGRADECIMIENTOS

El Consejo Mexicano de Ciencia y Tecnología (CONACyT) otorgó beca doctoral (núm. 159266) al primer autor. El Departamento de Biodiversidad y Ecología del Animal del Instituto de Ecología, ac brindó apoyo económico complementario para la realización de este trabajo. Rubén Mateo, Mildred Rodríguez-Toledo, Arturo Escobedo-Morales y Víctor Arroyo-Rodríguez auxiliaron en algunas fases del trabajo de campo.

LITERATURA CITADA

- Anzures-Dadda, A. y R. Manson. 2007. Patch and landscape effects on howler monkey distribution and abundante in rainforest fragments. *Animal Conservation*, 10:69-76.
- Arroyo-Rodríguez, V., S. Mandujano y J. J. Benítez-Malvido. 2008. Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata*) at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 70: 69-77.
- Bicca-Marques, J. C. 2003. How do howler monkeys cope with habitat fragmentation?, in *Primates in fragments: Ecology and conservation* (Marsh, L.K., ed.). Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York.
- Baguette, M. 2004. The classical metapopulation theory and the real, natural world: a critical appraisal. *Basic and Applied Ecology*, 5:213-224.
- Cowlishaw, G. y R. Dumber. 2000. *Primate conservation biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Clarke, M. R., D. A. Collins y E. L. Zucker. 2002. Responses to deforestation in group of mantled howlers (*Alouatta palliata*) in Costa Rica. *International Journal of Primatology*, 23:365-381.
- Clinchy, M., D. T. Haydon y A. T. Smith. 2002. Pattern does dot equal process: what does patch occupancy really tell us about metapopulation dynamics? *The American Naturalist*, 159:351-

- 362.
- Crawley, M. J. 2002. *Statistical computing: an introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley & Sons Ltd.
- Cristóbal-Azkarate, J., J. Veá, N. Asensio y E. Rodríguez-Luna. 2005. Biogeographical and floristic predictors of the presence and abundance of mantled howlers (*Alouatta palliata*). *American Journal of Primatology*, 67:209-222.
- Cuarón, A. D., P. C. de Grammont, L. Cortés-Ortiz, G. Wong y J. C. Serio-Silva. 2004. *Alouatta palliata* ssp. *Mexicana*; in 2004 IUCN red list of threatened species. www.redlist.org. Descargado el 10 de abril del 2005.
- Dirzo, R. y C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, 6:84-90.
- Elmhagen, B. y A. Angerbjörn. 2001. The applicability of metapopulation theory to large mammals. *Oikos*, 94:89-100.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1985. A preliminary study of resource overlap between howling monkeys (*Alouatta palliata*) and other arboreal mammals in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 9:27-37.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1996. Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas. *International Journal of Primatology*, 5:759-783.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 34:487-515.
- Glander, K. E. 1992. Dispersal patterns in Costa Rica mantled howling monkeys. *International Journal of Primatology*, 13:415-436.
- Goodwin, B. y L. Fahrig. 2002. How does landscape structure influence landscape connectivity? *Oikos*, 99:552-570.
- Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos. 2004. *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra*. Instituto de Ecología AC/Unión Europea.
- Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135:147-186.
- Gustafson, E. J. y R. H. Gardner. 1996. The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology*, 77:94-107.
- Hanski, I. 1994. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 9:131-135.
- Hanski, I. 1998a. Metapopulation dynamics. *Nature*, 396:41-49.
- Hanski, I. 1998b. Connecting the parameters of local extinction and metapopulation dynamics. *Oikos*, 83:390-396.
- Hanski, I. y O. E. Gaggiotti. 2004. *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*. Elsevier, Amsterdam.
- Hanski, I. y O. Ovaskainen. 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 404:755-758.
- Hanski, I. y O. Ovaskainen. 2003. The species-area relationship derived from species specific

- incidence function. *Ecology*, 6:903-909.
- Hanski, I. y D. Simberloff. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation, in *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution* (Hanski, I. y M. Gilpin, eds.). Academic Press.
- Hastings, A. y S. Harrison. 1994. Metapopulation dynamics and genetics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25:167-188.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 1996. Ortofotografías digitales de la carta topográfica de San Juan Volador E15A74b, E15A74c, E15A74e y E15A74f. Escala original 1:50000.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 1999. Fotografías aéreas verticales de Los Tuxtlas, Escala 1:20000.
- Johns, A. D. y J. P. Skorupa. 1987. Responses of rain-forest primates to habitat disturbance: A review. *International Journal of Primatology*, 8:157-191.
- Johnson, A. R., J. A. Wiens, B. Milne y T. O. Crist. 1992. Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology*, 7:63-75.
- Lawes, M. J., P. E. Mealin y S. E. Piper. 2000. Patch occupancy and potential metapopulation dynamics of three forest mammals in fragmented Afromontane forest in South Africa. *Conservation Biology*, 14:1088-1098.
- Lindenmayer, D. B., M. A. McCarthy y M. L. Pope. 1999. Arboreal marsupial incidence in eucalypt patches in south-eastern Australia: a test of Hanski's incidence function metapopulation model for patch occupancy. *Oikos*, 84:99-109.
- Mandujano, S. y L. A. Escobedo-Morales. 2008. Population viability analysis of howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) in a highly fragmented landscape in Los Tuxtlas, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 1:43-62. Available online: tropicalconservationscience.org.
- Mandujano, S., L. A. Escobedo-Morales, R. Palacios-Silva, V. Arroyo y E. M. Rodríguez-Toledo. 2006. A metapopulation approach to conservation of howler monkeys in highly altered landscape in Mexico. Pp. 513-538, in *New Perspectives in Mesoamerican Primatology: Distribution, Ecology, Behaviour and Conservation* (Estrada, A., P. Garber, M. Pavelka y L. Luecke, eds.). Springer. New York.
- Marsh, L. K. 2003. *Primates in fragments: ecology and conservation*. Kluwer Academic/ Plenum Publishers. New York.
- Moilanen, A. 1999. Patch occupancy models of metapopulation dynamics: efficient parameter estimation using implicit statistical inference. *Ecology*, 80:1031-1043.
- Moilanen, A. 2000. The equilibrium assumption in estimating the parameters of metapopulation models. *Journal of Animal Ecology*, 69:143-153.
- Ovaskainen, O. y I. Hanski. 2004. From individual behavior to metapopulation dynamics: unifying the patchy population and classic metapopulation models. *The American Naturalist*, 164:364-377.
- Pope, T. R. 1992. Socioecology, population, fragmentation, and patterns of genetic loss in endangered primates. Pp. 119-159, in *Conservation Genetics: Case Histories from nature*. (Avise, J.

- y J. Hamrick, eds.). Chapman & Hall. New York.
- Perrow, M. R. y A. J. Davy. 2002. *Handbook of Ecological Restoration*. Volume 2: Restoration in Practice. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ricklefs, R. E. y I. J. Lovette. 1999. The roles of island area *per se* and habitat diversity in the species–area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology*, 68:1142-1160.
- Rodríguez-Toledo, E. M., S. Mandujano y F. García-Orduña. 2003. Relationships between characteristics of forest fragments and howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in southern Veracruz, México. Pp. 79-97, in *Primates in Fragments, Ecology and Conservation*. (Marsh, L. K., ed.). Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York.
- Rylands, A. B., R. A. Mittermeier y E. Rodríguez-Luna. 1995. A species list for the New World primates (Platyrrhini): Distribution by country, endemism, and conservation status according to the Mace-Lande System. *Neotropical Primates*, 3:113-160.
- Swart, J. y M. J. Lawes. 1996. The effect of habitat patch connectivity on samango monkey (*Cercopithecus mitis*) metapopulation persistence. *Ecological Modelling*, 93:57-74.
- Sjögren-Gulve, P. y C. Ray. 1996. Using logistic regression to model metapopulation dynamics: large-scale forestry extirpates the pool frog. In *Metapopulations and wildlife conservation* (McCullough, D. R., ed.). Island Press.
- Treves, A. 2001. Reproductive consequences of variation in the composition of howler monkey (*Alouatta* spp.) groups. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50:61-71.
- Urban, D. y T. Keitt. 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, 82:1205-1218.
- Van Apeldoorn, R. C., C. Celada y W. Nieuwenhuizen. 1994. Distribution and dynamics of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in a landscape with fragmented habitat. *Landscape Ecology*, 9:227-235.
- Venables, B. y D. B. Ripley. 2002. *Modern applied statistics with S*. Springer-Verlag. New York.
- Walker, R. S., A. J. Novaro y L. C. Branch. 2003. Effects of patch attributes, barriers, and distance between patches on the distribution of a rock-dwelling rodent (*Lagidium viscacia*). *Landscape Ecology*, 18:187-194.
- Wiens, J. A. 1996. Wildlife in patchy environments: Metapopulations, mosaics, and management. In *Metapopulations and wildlife conservation*. (McCullough, D. R., ed.). Island Press.





RESPUESTA AL BORDE EN POBLACIONES DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS EN REMANENTES DE BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA DEL CENTRO DE VERACRUZ

Irma Ruán Tejeda¹, Robert H. Manson² y Luis Ignacio Iñiguez Dávalos¹

¹ Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad (IMECBIO), Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara. Av. Independencia Nacional # 151. CP 48900 Autlán, Jalisco, México.

CE: iruan@cucsur.udg.mx (IRT); liniguez@cucsur.udg.mx (LIID).

² Instituto de Ecología, A. C. Km 2.5 Carretera Antigua a Coatepec # 351, Congregación El Haya. Apartado Postal 63. CP 91070 Xalapa, Veracruz, México. CE: manson@ecologia.edu.mx (RHM).

Resumen: Los bordes entre dos tipos de hábitat pueden ser abruptos o suaves, dependiendo de la estructura de la vegetación y las condiciones ambientales presentes; influyen positiva o negativamente en la biota dependiendo de los requerimientos de hábitat propios de las especies de fauna silvestre. Se realizaron muestreos de pequeños mamíferos en fragmentos de bosque mesófilo de montaña para determinar cómo influye el borde en la riqueza, distribución y abundancia de las especies encontradas. Capturamos 325 individuos de nueve especies de pequeños mamíferos *Oryzomys alfaroi*, *Oligoryzomys fulvescens* y *Peromyscus furvus* presentaron preferencia por el interior del bosque; *P. leucopus* y *Reithrodontomys fulvescens* mostraron preferencia por el área de borde, mientras que *P. aztecus* y *R. mexicanus* se mostraron generalistas en el uso de hábitat con respecto a la distancia al borde.

Palabras clave: Bosque mesófilo de montaña, ecotonos, fragmentación, musarañas, roedores

Abstract: The edge between among two habitat types can be either sharp or soft, depending on vegetation structure and the environmental conditions of the site; it can have a positive or a negative influence on the wildlife community, depending on the habitat requirements of each species. Small mammals species captures were conducted in fragments of subtropical cloud forest in order to determine how the edge influences the richness, distribution, and abundance of the species inhabiting those patches. We captured 325 individuals of 9 small mammals species. *Oryzomys alfaroi*, *Oligoryzomys fulvescens* and *Peromyscus furvus* showed preference for conditions resembling the interior of the forest; *P. leucopus* and *Reithrodontomys fulvescens* showed preference for edge conditions, whereas *P. aztecus* y *R. mexicanus* behave as generalists in terms of no habitat preference at any distance of the edge.

Keywords: ecotones, fragmentation, rodents, shrews, Subtropical cloud forest.



INTRODUCCIÓN

Los efectos de la fragmentación pueden ser resultado de la combinación de características como la estructura y complejidad de los bordes, área, forma, edad y aislamiento del fragmento (Saunders *et al.*, 1991; Swanson *et al.*, 1992; Harper *et al.*, 2005). Un fragmento grande o de forma casi circular tiene proporcionalmente mayor cantidad de hábitat de centro, el que no se ve tan afectado por los efectos del borde (Turton y Freiburger, 1997), y relativamente menos área de borde que un fragmento pequeño (Swanson *et al.*, 1992); estas características, en conjunto con la historia natural y los requerimientos de hábitat propios de cada especie influyen en las respuestas de la biota ante la modificación del hábitat (Lidicker, 1999; Manson *et al.*, 1999).

El borde, definido como la zona de transición entre sistemas ecológicos adyacentes, cuenta con características únicas que pueden funcionar ya sea como barreras o como áreas de conexión entre las comunidades (Delcourt y Delcourt, 1992; Gosz, 1992; Murcia, 1995), dependiendo de los requerimientos específicos de hábitat de cada especie de fauna y de las características ambientales resultantes en la zona del borde (Gosz, 1992; Sekgororoane y Dilworth, 1995; Pasitschniak-Arts y Messier, 1998). Los efectos del borde pueden clasificarse según la respuesta de la fauna silvestre como positivos, negativos o neutros (Ries y Sisk, 2004; Ries *et al.*, 2004).

La zona de borde entre bosques y áreas abiertas se caracteriza por presentar una combinación de especies de plantas heliófilas y umbrófilas (Wales, 1972). Los bordes pueden clasificarse como “abruptos” si el cambio entre los hábitat adyacentes es muy marcado y se encuentra en una franja estrecha, o “suaves” si los cambios en la estructura de la vegetación y las condiciones ambientales son menos perceptibles (Lidicker, 1999; López-Barrera, 2004; Harper *et al.*, 2005). Estos tipos de borde son percibidos de manera diferente por los animales, ya que suaves suelen ser más permeables a la migración de individuos, que los abruptos (Stamps *et al.*, 1987).

Las especies generalistas responden de manera diferente que las especialistas, al igual que las sensibles a condiciones de borde o de centro responden de manera diferente a la fragmentación (Manson *et al.*, 1999; Debinski y Holt, 2000; Bissonette y Storch, 2002). Conforme la fragmentación se incrementa, las especies del interior del bosque van siendo reemplazadas por especies generalistas o por las de zonas abiertas (Merriam y Wegner, 1992). Dado que en fragmentos pequeños hay una mayor proporción de hábitat de borde (Ranney *et al.*, 1981), la mayoría de las especies que se encuentran en este tipo de parches son generalistas o especialistas de bordes, mientras que en fragmentos grandes, donde hay relativamente más hábitat de centro, se pueden encontrar más especies de hábitos especialistas de interior (Forman, 1997).

Favila y Halfpeter (1997) mencionan como requisitos de un grupo para ser usado como indicador de biodiversidad: 1) que constituyan un gremio numeroso y bien definido dentro de la comunidad, 2) que exista suficiente información disponible sobre su historia natural y taxonomía, 3) que sean organismos fáciles de capturar, 4) que la colecta de individuos pueda llevarse a cabo sin riesgo para su conservación, y 5) que la captura de datos proporcione suficiente información ecológica para determinar la composición y estructura del gremio y su interacción con el resto de la comunidad.

Los mamíferos pequeños (principalmente roedores) son un grupo que cumple muy bien con



estas características. Son el grupo mejor representado de la mastofauna mexicana, con 228 especies que corresponde a 45% de las 504 especies de mamíferos reportadas para México; además se puede encontrar un alto porcentaje de endemismo, ya que se han registrado 109 especies de roedores endémicos a nuestro país (Arita y Ceballos, 1997). Además de la diversidad taxonómica, en los pequeños mamíferos se presenta también una gran variedad en sus hábitos, así, podemos encontrar especies que son generalistas en el uso de hábitat, como *Tamias amoenus* (Morris, 1996) o *Apodemus sylvaticus* (Díaz *et al.*, 1999), especialistas de interior de bosque como *Peromyscus leucopus* (Schweiger *et al.*, 2000) y especialistas de áreas abiertas como *Reithrodontomys fulvescens*, *Microtus ochrogaster* o *P. maniculatus* (Stancampiano y Schnell, 2004). De igual manera se han reportado especies muy móviles o con ámbitos hogareños amplios como en *P. truei* y otras cuyo ámbito hogareño es relativamente restringido como en *P. boylii* (Ribble y Stanley, 1998).

El objetivo de este trabajo fue determinar cómo influye el tipo de borde en fragmentos de bosque mesófilo de montaña sobre la distribución, abundancia y riqueza de las especies que integran la comunidad de pequeños mamíferos de este tipo de vegetación

MÉTODOS

Área de estudio

Se seleccionaron ocho fragmentos de bosque mesófilo de montaña (BMM) en la región central del estado de Veracruz: Cañadas (municipio Huatusco), Acatlán 1 (ladera exterior del volcán), Acatlán 2 (ladera interior en el cráter; municipio Acatlán), Tixtla (municipio de Xalapa), Mesa (Rancho “Mesa de Banderilla”) y Martinica (municipio Banderilla), Rancho Viejo y Agüita Fría (Municipio San Andrés Tlalnelhuayocan; Fig. 1), distribuidos en un gradiente altitudinal entre 1420 y 1890 msnm, la temperatura media anual se ha registrado entre 12 y 18°C. Típicamente se presentan tres estaciones anuales bien definidas: una relativamente seca y fría de fines de octubre a marzo, otra seca y cálida en abril y mayo y una cálida y lluviosa de junio a septiembre (Williams- Linera, 1997).

Las áreas de bosque mesófilo utilizadas para este trabajo, se encuentran rodeadas por otros tipos de uso de suelo como pastos para ganado, vegetación secundaria, parcelas agrícolas, acahuales, plantaciones de café y de nuez de macadamia (obs. pers.).

Muestreos de campo

Durante los meses comprendidos de diciembre de 2003 a agosto de 2004, se realizaron dos muestreos de pequeños mamíferos en cada fragmento de BMM, con un intervalo de tiempo promedio de tres meses entre muestreo para cada sitio. Cada uno se realizó durante tres noches consecutivas. Se dispuso una rejilla (*grid*) de ocho columnas por diez filas de trampas tipo Sherman (23 por 7.5 por 9 cm), con una distancia de ocho metros entre trampas, colocando la rejilla a partir del borde, hacia el centro de bosque para incluir tanto el hábitat de centro como el borde con la vegetación

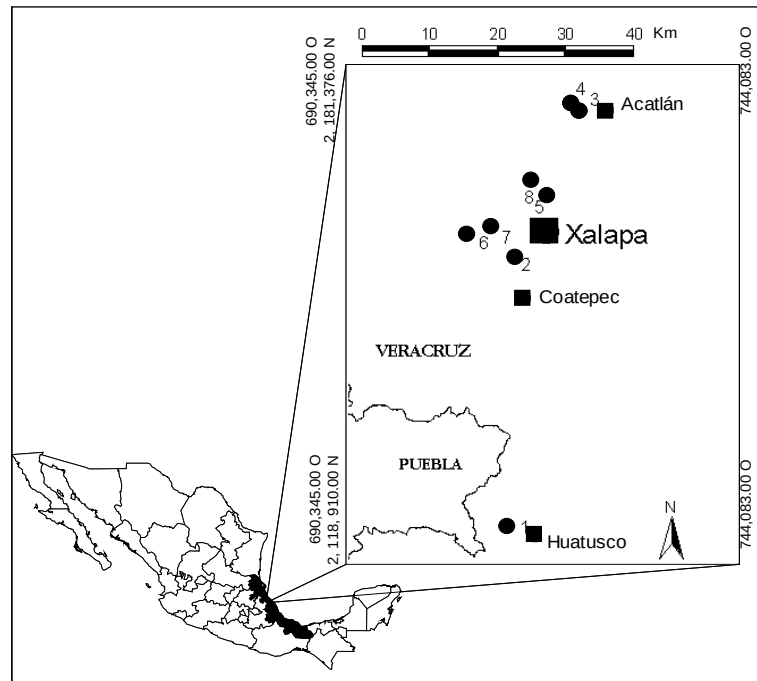


Figura 1. Ubicación de ocho fragmentos de bosque mesófilo de montaña utilizados para muestreos de pequeños mamíferos, en el centro de Veracruz (círculos): 1 = Cañadas, 2 = Tixtla, 3 = Acatlán 1, 4 = Acatlán 2, 5 = Mesa, 6 = Rancho Viejo, 7 = Agüita Fría, 8 = Martinica. Los cuadros indican las poblaciones principales cercanas a los sitios de muestreo.

secundaria aledaña. Las trampas se cebaron con una mezcla de hojuelas de avena, semillas de girasol y vainilla. Dentro de cada trampa se colocó un poco de borra para minimizar las posibilidades de muerte por enfriamiento.

La rejilla de trampas fue colocada siempre a partir de un área de borde sin dosel. En cuatro fragmentos se eligió una sección del perímetro que presentara borde abrupto o bien marcado, en algunos casos con alambrado que impide el paso del ganado del área de potrero hacia el bosque, mientras que en los otros cuatro fragmentos se eligió una sección del perímetro con borde más suave, donde la vegetación secundaria consistió en acahuales con dominancia de arbustos o pastos con más de un metro de altura, pero sin alcanzar la altura del dosel del bosque.

La revisión y recebado de las trampas se realizó entre las 7:00 y las 11:00 hrs, por lo que todas estuvieron permanentemente abiertas durante las 24 hrs de los tres días de muestreo. De cada individuo capturado se registró: especie (identificada utilizando características externas según las claves elaboradas exprofeso por R. Manson a partir de las guías de Burt y Grossenheider, 1980; Emmons y Feer, 1990; Reid, 1997, y Villa y Cervantes, 2003), peso, sexo, edad (adulto o joven,

utilizando tamaño corporal y coloración del pelaje para la diferenciación de edad), datos merísticos, número de trampa, localidad y fecha de captura. Todos los individuos fueron marcados mediante un arete metálico numerado, que se les colocó en una oreja antes de ser liberados en el mismo sitio de captura. En el caso de *Peromyscus fuvvus*, adicionalmente se colocaron *spools* (rollos de hilo especiales) en dos o tres individuos adultos por cada sitio de muestreo, para inferir movilidad de esta especie (Wells, 2002).

Análisis de datos

Se elaboró una matriz de presencia-ausencia de las especies, por sitio, por clase de distancia al borde (clase 1 = línea de borde, 2 = 8 m, 3 = 16 m, 4 = 24 m, 5 = 32 m, 6 = 40 m, 7 = 48 m, 8 = 56 m, 9 = 64 m y 10 = 72 m del borde hacia el interior del bosque). Esta matriz de datos fue analizada utilizando el procedimiento LOGISTIC en el programa SAS (SAS Institute, 1990) para obtener un modelo de regresión logística con la probabilidad de éxito de captura por clase de distancia al borde para cada una de las especies.

Para evaluar si una especie se comporta como especialista de borde, especialista de centro de bosque o generalista, las capturas (incluyendo recapturas) por sitio para cada especie se dividieron en tres grupos:

- a) las primeras tres líneas de trampas que corresponden a 0, 8 y 16 m de distancia al borde;
- b) las cuatro líneas intermedias que corresponden a 24, 32, 40 y 48 m de distancia al borde y
- c) las últimas tres líneas de trampas que corresponden a 56, 64 y 72 m de distancia al borde.

Las diferencias en las tasas de captura por cada especie de pequeños mamíferos, fueron analizadas entre estos grupos de trampas mediante pruebas de χ^2 para determinar preferencia de hábitat de interior o de borde, o bien, ausencia de diferencias en el caso de las generalistas.

Debido a que se establecieron tres grupos con 30, 40 y 30% de las capturas respectivamente y a que se requiere contar con una frecuencia esperada mínima de 5 en cada grupo para que sea válida (Daniel, 2004), la prueba fue aplicada únicamente cuando se contó con una captura total mínima de 16 individuos por especie.

Siguiendo los criterios utilizados por Forman (1997), se determinó la existencia de preferencia de hábitat de la siguiente manera:

- a) se considera como **especialistas de interior** de bosque a aquellas especies cuyas capturas se registran principalmente en el centro del bosque (más de 52 m desde el borde);
- b) se considera como **especialistas de borde** o de zonas abiertas aquellas especies cuyas capturas se registran principalmente en el borde (menos de 20 m desde el borde); y
- c) se considera como especies **generalistas** aquellas que no presentan una tendencia clara en la tasa de captura respecto a la distancia al borde.

Para determinar si existe una diferenciación en el uso de hábitat entre machos y hembras, se



graficaron las capturas totales de adultos por sexo, para cada especie, en relación con la distancia al borde. La abundancia de las especies se obtuvo mediante el número de individuos marcados por especie para cada sitio, mientras que la riqueza fue obtenida mediante el número de especies registradas en cada sitio.

RESULTADOS

Capturas

Con un esfuerzo de muestreo de 480 noches trampa por sitio, para los ocho sitios se realizó un esfuerzo de captura total de 3840 noches-trampa. Durante éstas se registraron 694 capturas y recapturas de 325 individuos, pertenecientes a nueve especies de pequeños mamíferos con lo que se obtuvo un éxito de captura general de 18%. En todos los sitios muestreados se obtuvo un alto éxito de captura, el más bajo es el de Martinica (7.7%) y el más alto (30.8%) se observó en Cañadas (Cuadro 1). *Peromyscus furvus* fue la especie dominante con 61% del total de las capturas y es la única que fue capturada en todos los sitios muestreados, seguida por *P. aztecus*, con 83 capturas (11.9%) y registrada en siete de los ocho sitios, mientras que *Microtus quasiater* fue la especie más rara, con solamente tres individuos capturados en el sitio de Cañadas (Cuadro 1); esta fue la única especie que no tuvo recapturas.

Probabilidad de éxito de captura de las especies de pequeños mamíferos, según las clases de distancia al borde

Mediante los modelos de regresión logística con la probabilidad de éxito de captura por clase de distancia al borde, para las especies de pequeños mamíferos capturadas en los fragmentos de bosque mesófilo, se observó que en el caso de *Oligoryzomys fulvescens* se presenta una probabilidad de éxito de captura cercana a cero en la clase de distancia más cercana al borde y un fuerte incremento ($\chi^2 = 13.49$, $P = 0.0002$) en la probabilidad de éxito de captura hacia el interior del fragmento (Fig. 2a), se observa también una tendencia, aunque no tan marcada, a incrementar la probabilidad de éxito de captura hacia el interior del fragmento en *Oryzomys alfaroi* ($\chi^2 = 1.73$, $P = 0.2787$; Fig. 2b) y en *P. furvus* (Fig. 2c), aunque en esta última especie existe una alta probabilidad de éxito de captura en todas las clases de distancia, se observa también un ligero incremento en la probabilidad de éxito de captura hacia las clases de distancia más alejadas del borde ($\chi^2 = 2.77$, $P = 0.0958$).

En el caso de *P. leucopus* el modelo indica que existe la misma probabilidad de éxito de captura en todas las clases de distancia al borde ($\chi^2 = 0.02$, $P = 0.8865$; Fig. 2d), mientras que para *P. aztecus*, el modelo de regresión logística indica que existe una mayor probabilidad de éxito de captura en las clases de distancia más cercanas al borde ($\chi^2 = 4.65$, $P = 0.0302$; Fig. 2e).

Reithrodontomys fulvescens tiene una mayor probabilidad de éxito de captura en el borde, llegando a cero probabilidad en las clases de distancia más alejadas del borde ($\chi^2 = 9.52$, $P = 0.002$; Fig. 2f). En *R. mexicanus* se presenta también una mayor probabilidad de éxito de captura en las clases de distancia cercanas al borde y baja en las clases de distancia más alejadas ($\chi^2 =$

Cuadro 1. Capturas por especie de pequeños mamíferos en ocho fragmentos de bosque mesófilo de montaña en el centro de Veracruz. **CAPT** = Capturas totales incluyendo recapturas, **IND** = Individuos marcados.

FAMILIA	SUBFAMILIA	ESPECIE	Cañadas	Tixtla	Acatlán 1	Aguila Fría	Acatlán 2	Mesa	Rancho Viejo	Martinica	CAPT	IND
SORICIDAE	Soricinae	<i>Cryptotis mexicana</i>	1		1		7				9	9
	Sigmodontinae	<i>Peromyscus aztecus</i>	22	22	2	15	2	5	15		83	33
MURIDAE		<i>Peromyscus furvus</i>	67	80	47	55	74	31	42	29	425	184
		<i>Peromyscus leucopus</i>	30			10			6		46	15
		<i>Oryzomys alfaroi</i>	23			9		7	1	4	44	28
		<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	2	11				18	2		33	18
		<i>Reithrodontomys fulvescens</i>			5		11				16	10
		<i>Reithrodontomys mexicanus</i>		2	1		10	18		4	35	25
Arvicolinae			3								3	3
TOTAL			148	115	56	89	104	79	66	37	694	325
ÉXITO DE CAPTURA (%)			30.8	23.9	11.6	18.5	21.6	16.4	13.7	7.7		



2.78, $P = 0.0953$; Fig. 2g). En las especies *Cryptotis mexicana* ($\chi^2 = 1.085$, $P = 0.2977$; Fig. 2h) y *Microtus quasiater* ($\chi^2 = 2.59$, $P = 0.1075$; Fig. 2j) aunque las probabilidades de éxito de captura son bajas, se aprecia una tendencia a una mayor probabilidad de éxito de captura en las distancias cercanas al borde, esta probabilidad baja hasta llegar a cero en las más lejanas del borde para el caso de *M. quasiater*.

Preferencia de hábitat con diferentes tipos de borde

Utilizando el número total de capturas por especie, se realizaron pruebas de χ^2 y se encontró que *O. alfaroi*, *O. fulvescens* y *P. furvus*, muestran diferencias significativas con una mayor tasa de captura hacia el centro del fragmento (Cuadro 2a). Estas tres especies son las que presentaron también una mayor probabilidad de éxito de captura en las trampas más alejadas del borde (Fig. 2a, 2b y 2c). *P. leucopus*, y *R. fulvescens* también muestran diferencias significativas pero con la mayor captura hacia el borde del fragmento (Cuadro 2a); sin embargo, para *P. leucopus*, el análisis de regresión logística indica que existe la misma probabilidad de éxito de ser capturada en todas las distancias al borde (Fig. 2d). *P. aztecus* y *R. mexicanus* no presentan diferencias estadísticamente significativas en la tasa de captura respecto a la distancia al borde (Cuadro 2a), aunque el análisis de regresión logística indica que existe una mayor probabilidad de éxito de capturar a *P. aztecus* en las clases de distancia más cercanas al borde (Fig. 2e). En los casos de *C. mexicana* y *M. quasiater* no hubo capturas suficientes para realizar las pruebas estadísticas, aunque en ambos casos se observa una tendencia a ser capturados, principalmente en las clases de distancia más cercanas al borde (Cuadro 2a; Fig. 2h y 2j).

Borde suave

Separando los datos de captura según el tipo de borde (suave o abrupto), se observaron menos patrones significativos: para los cuatro sitios que presentaron borde suave (Cañadas, Tixtla, Acatlán 1 y Agüita Fría) encontramos que las especies que se capturaron significativamente más hacia el centro del fragmento, fueron *P. furvus* y *P. aztecus*, en *O. alfaroi*, aunque la diferencia no es estadísticamente significativa. En el caso de *O. fulvescens*, aunque no hubo captura suficiente para análisis estadísticos, también se observa la tendencia a ser más capturado hacia el interior del bosque (Cuadro 2b).

Peromyscus leucopus se capturó significativamente en mayor proporción cerca del borde. En el caso de *R. fulvescens*, aunque no cuenta con suficiente captura para análisis estadísticos, los únicos cinco individuos registrados en los sitios de borde suave, fueron capturados en la línea del borde (Cuadro 2b). De las especies *R. mexicanus*, *C. mexicana* y *M. quasiater* no se obtuvieron capturas suficientes en los cuatro sitios muestreados en borde suave, para realizar análisis estadísticos ni para apreciar tendencia alguna sobre su preferencia de hábitat (Cuadro 2b).

Borde abrupto

En los sitios de borde abrupto (Acatlán 2, Mesa, Rancho Viejo y Martinica), las especies que se capturaron significativamente en mayor proporción hacia el centro del fragmento fueron *O.*

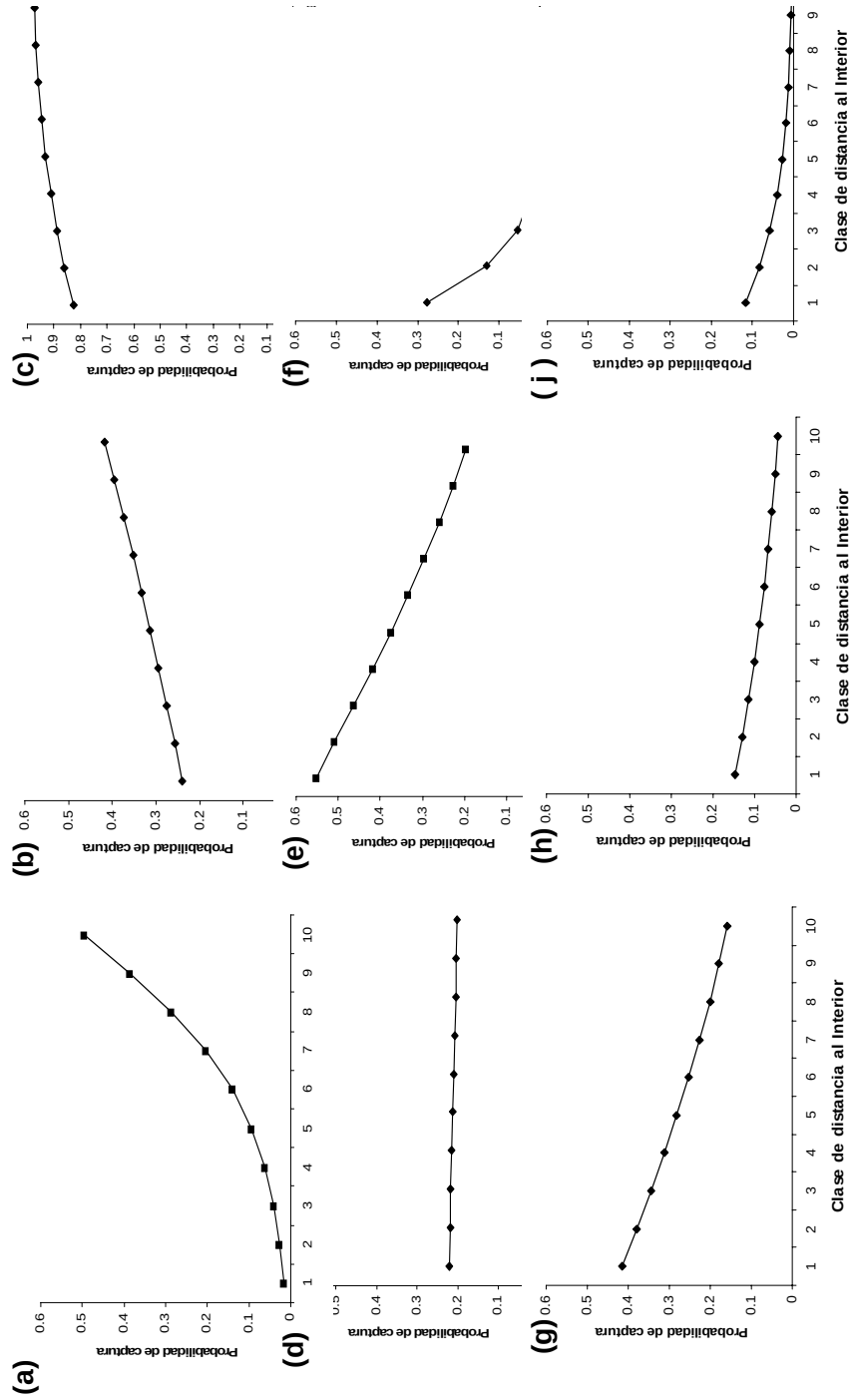


Figura 2. Regresión logística de la probabilidad de éxito de captura por clase de distancia al borde, para nueve especies de pequeños mamíferos capturadas en ocho fragmentos de bosque mesófilo de montaña del centro de Veracruz. **a** = *Oligoryzomys fulvescens*, **b** = *Oryzomys alfaroi*, **c** = *Peromyscus furvus*, **d** = *P. leucopus*, **e** = *P. aztecus*, **f** = *Reithrodontomys fulvescens*, **g** = *R. mexicanus*, **h** = *Cryptotis mexicana*, **j** = *Microtus quasiater*

fulvescens y *P. furvus*. Contrario a lo observado en los fragmentos donde se muestreó en borde suave, para *P. aztecus* se encontró que en los fragmentos con borde abrupto esta especie fue capturada principalmente cerca del borde (Cuadro 2b y 2c).

Cuadro 2. Análisis de X^2 por especie, con tres categorías de distancia al borde en: **a)** ocho fragmentos de bosque mesófilo de montaña, **b)** cuatro fragmentos con borde suave y **c)** cuatro fragmentos con borde abrupto, en el centro de Veracruz.
Oa = *Oryzomys alfaroi*, **Of** = *Oligoryzomys fulvescens*, **Pa** = *Peromyscus aztecus*, **Pf** = *P. furvus*, **Pl** = *P. leucopus*, **Rf** = *Reithrodontomys fulvescens*, **Rm** = *R. mexicanus*, **Cm** = *Cryptotis mexicana*, **Mq** = *Microtus quasiater*

	Distancia	Oa	Of	Pa	Pf	Pl	Rf	Rm	Cm	Mq
a	0 a 16 m	11	0	26	120	25	16	14	6	2
	24 a 48 m	12	10	29	130	12	0	12	1	1
	56 a 72 m	21	23	28	175	9	0	9	2	0
	X^2	6.758	28.010	0.966	27.549	12.986	37.333	1.667	(NA)	(NA)
	p	<.034090	<.000001	<.616972	<0.000001	<.001515	<.000000	<.434599	----	----
b	0 a 16 m	9	0	12	72	23	5	2	1	2
	24 a 48 m	8	2	22	70	11	0	1	0	1
	56 a 72 m	15	11	27	107	6	0	0	1	0
	X^2	4.875	(NA)	6.541	22.861	14.646	(NA)	(NA)	(NA)	(NA)
	p	<.087381	----	<.037989	<.000001	<.000660	----	----	----	----
c	0 a 16 m	2	0	14	48	2	11	12	5	
	24 a 48 m	4	8	7	60	1	0	11	1	
	56 a 72 m	6	12	1	68	3	0	9	1	
	X^2	(NA)	12.000	13.417	6.348	(NA)	(NA)	0.891	(NA)	
	p	----	<.002479	<.001221	<.041827	----	----	<.640624	----	



Reithrodontomys mexicanus no presenta diferencias estadísticamente significativas en las capturas respecto a la distancia del borde aunque se observa una ligera tendencia a ser más capturado hacia el borde; *O. alfaroi*, *P. leucopus*, *R. fulvescens* y *C. mexicana* no fueron capturados en cantidades suficientes para realizar análisis estadísticos, aunque en el caso de *R. fulvescens* todas las capturas se registraron en las líneas del borde del fragmento (Cuadro 2c). *M. quasiater* no fue capturado en los sitios muestreados en borde abrupto.

Categorización de las especies de pequeños mamíferos por su abundancia en relación con la distancia al borde

Oryzomys alfaroi se capturó en cinco sitios (Cuadro 1): Mesa, Rancho Viejo y Martinica, que fueron muestreados en borde abrupto y Cañadas y Agüita Fría que son sitios con borde suave; esta especie fue registrada desde el borde hasta el centro del fragmento, con los datos de captura de todos los sitios se observa un incremento significativo en la correspondiente a mayor distancia del borde (Cuadro 2a); sin embargo, con los datos separados según el tipo de borde, la diferencia de las capturas respecto a la distancia no es significativa aunque la tendencia se conserva (Cuadro 2b y 2c). Cabe señalar que en esta especie, el patrón de distribución encontrado respecto de la distancia al borde del fragmento de bosque es muy similar en machos y hembras adultos (Fig. 3). Únicamente se capturó un individuo joven a 40 m del borde.

Oligoryzomys fulvescens fue capturado en cuatro sitios (Cuadro 1): Mesa y Rancho Viejo, que tienen borde abrupto y en Cañadas y Tixtla con borde suave. Se registró una distribución de individuos significativamente diferenciada tanto separando los datos por tipo de borde, como con los ocho sitios juntos (Cuadro 2). Esta es una especie que no utiliza los bordes del área de bosque mesófilo, ya que ningún individuo fue capturado a una distancia menor a los 32 m del borde. Al parecer las hembras adultas de esta especie se restringen al centro de los fragmentos de bosque mientras que los machos adultos se llegan a aventurar más cerca de la orilla del bosque (Fig. 3).

Peromyscus aztecus se capturó en todos los fragmentos muestreados con excepción de La Martinica (Cuadro 1); en los sitios con borde suave mostró preferencia por el área hacia el centro del fragmento (Cuadro 1b), mientras que en los sitios con borde abrupto fue capturado principalmente cerca del borde (Cuadro 2c), por lo que al analizar los datos de todos los sitios juntos, no presenta patrón alguno respecto a la captura de individuos en relación con la distancia con el borde del bosque (Cuadro 2a). Al observar el número de capturas de hembras y machos, parece que ambos sexos utilizan todo el gradiente de distancias del borde hacia el centro del fragmento de bosque (Fig. 3). De esta especie únicamente se capturó un individuo joven a 8 m del borde.

Peromyscus furvus fue la especie más abundante en todos los muestreos (Cuadro 1), es la de mayor tamaño y la única que se encuentra presente en los ocho sitios, lo que la coloca definitivamente como especie dominante de la comunidad de pequeños mamíferos en los fragmentos muestreados. Aunque fue capturado en todo el gradiente de distancias al borde, las capturas son significativamente mayores hacia el interior del fragmento (Cuadro 2). El patrón de distribución encontrado es muy similar en machos y hembras adultos (Fig. 3). De esta especie únicamente se

capturaron nueve individuos jóvenes, distribuidos en todo el gradiente de distancias al borde.

Peromyscus leucopus fue registrado en sólo tres de los ocho sitios muestreados (Cuadro 1): Rancho Viejo que es un sitio con borde abrupto y en Cañadas y Agüita Fría que presentan borde suave; se capturó en todas las distancias al borde. Aunque en el sitio con borde abrupto no hubo mucha captura y no presentó diferencias respecto de la distancia al borde, en los sitios con borde suave y con los datos de todos los sitios, se observa una captura significativamente mayor en el área cercana al borde (Cuadro 2). La mayoría de las capturas de esta especie fueron hembras (Fig. 3) y no se registraron capturas de individuos jóvenes.

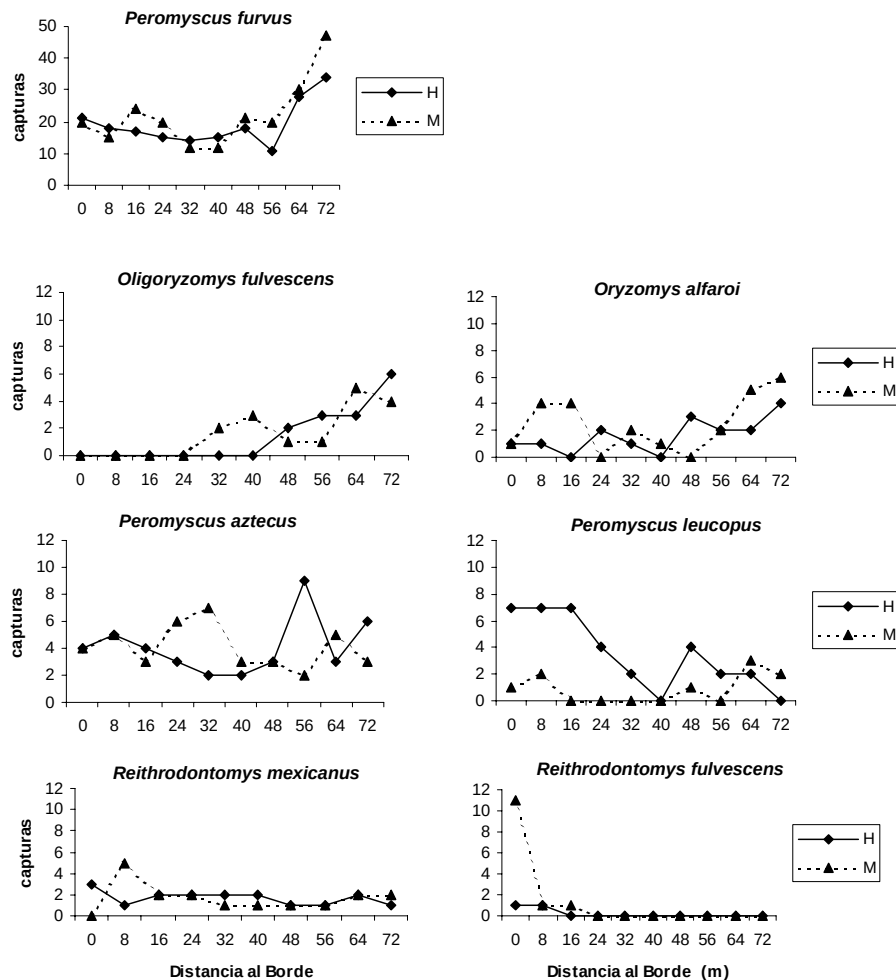


Figura 3. Frecuencia de capturas de machos (M) y hembras (H) adultos de siete especies de pequeños mamíferos, respecto al borde, en ocho fragmentos de bosque mesófilo de montaña del centro de Veracruz.

Reithrodontomys fulvescens se registró únicamente en los dos sitios correspondientes al Volcán de Acatlán (Cuadro 1), fue capturado en bajas proporciones y cerca del borde (Cuadro 2). Sólo se capturaron individuos adultos y la mayoría son machos que se encontraron en la línea de borde del fragmento de bosque (Fig. 3).

Reithrodontomys mexicanus se registró en cinco de los ocho sitios (Cuadro 1): Acatlán 2, Mesa y Martinica que presentan borde abrupto, y Tixtla y Acatlán 1, que tienen borde suave; fue capturado en mayor proporción en los sitios con borde abrupto, pero no presenta diferencias significativas en las capturas respecto a la distancia al borde (Cuadro 2). Se observa similar patrón de capturas en machos y hembras (Fig. 3).

En el caso de *M. quasiater* únicamente se capturaron tres individuos de esta especie en Cañadas (Cuadro 1).

Cryptotis mexicana fue capturada en bajas proporciones y solamente en tres sitios (Cuadro 1): Acatlán 2 que presenta borde abrupto y en Cañadas y Acatlán 1, que tienen borde suave, la mayoría de las capturas se registraron en el de borde abrupto y aunque la captura fue relativamente baja, al juntar los datos se observa una tendencia a preferir el área cercana al borde del bosque (Cuadro 2a), sólo se capturaron individuos adultos y no fue posible diferenciar los sexos.

Basándonos en los resultados de los modelos de regresión logística, las pruebas de χ^2 y en la información de captura por sexo para las nueve especies registradas, se realizó una categorización por afinidad de hábitat, siguiendo los criterios planteados por Forman (1995), encontrando que tres especies presentan una mayor preferencia por el hábitat del interior del bosque, dos especies son generalistas en el uso de hábitat y cuatro especies mostraron preferencia por el borde del fragmento (Cuadro 3).

Cuadro 3. Categorización por afinidad de hábitat de las especies de pequeños mamíferos capturadas en ocho fragmentos de bosque mesófilo del centro de Veracruz.

Considerando la frecuencia de captura y las pruebas estadísticas, el nivel de confiabilidad de la clasificación de las especies es: *** alto, **medio, o * bajo

AFINIDAD DE HABITAT	ESPECIES
De interior de bosque	<i>Oligoryzomys fulvescens</i> ***
	<i>Oryzomys alfaroi</i> **
	<i>Peromyscus furvus</i> ***
Generalistas	<i>Peromyscus aztecus</i> *
	<i>Reithrodontomys mexicanus</i> **
De borde o zonas abiertas	<i>Reithrodontomys fulvescens</i> **
	<i>Peromyscus leucopus</i> **
	<i>Microtus quasiater</i> *
	<i>Cryptotis mexicana</i> *



DISCUSIÓN

En el área de estudio se encontró una comunidad diversa de pequeños mamíferos, con especies especialistas de interior de bosque, en borde o áreas abiertas y especies generalistas. Se obtuvo un total de nueve especies de pequeños mamíferos, con un rango de entre tres y siete especies para cada sitio, lo que es comparable a otros trabajos con roedores: Vázquez *et al.* (2000) registraron siete especies en bosque mesófilo en Manantlán, Jalisco; Samaniego (2003) reporta ocho especies en su estudio en bordes de deslaves en bosque mesófilo de El Triunfo, Chiapas; Mares y Ernest (1995) también reportan ocho especies en bosque de galería en Brasil, mientras que Gordon *et al.* (en prensa) reportan haber capturado 13 especies en sitios de cafetales en la región central de Veracruz. En nuestros sitios se presenta variación en la composición de especies, pues mientras que *P. leucopus* fue capturado únicamente en Cañadas, Agüita Fría y Rancho Viejo, *O. fulvescens* se presentó sólo en Cañadas, Tixtla, Mesa y Rancho Viejo y en cambio, *R. fulvescens* solamente se capturó en los dos sitios de Acatlán.

Tipos de borde

Los efectos de borde pueden o no influir en la riqueza de especies, Pasitschniak-Arts y Messier (1998) registraron mayor riqueza de pequeños mamíferos en el interior respecto al borde. Nosotros encontramos similar riqueza en interior que en borde, pues únicamente *O. fulvescens* fue capturado exclusivamente en el interior, en tanto que *R. fulvescens* se capturó exclusivamente en el borde.

El tipo de borde (suave o abrupto) no parece tener gran influencia sobre la preferencia de hábitat (borde vs. Interior) de los pequeños mamíferos. La única excepción fue *P. aztecus*, el cual presentó una diferencia en cuanto a la frecuencia de capturas respecto de la distancia al borde en los sitios de borde abrupto o sitios de borde suave.

Afinidad de las especies

Oligoryzomys fulvescens es una especie que no utilizó los bordes del área de bosque mesófilo en los sitios muestreados, ya que solamente se registró en el interior de los fragmentos, lo cual no coincide con lo reportado por Salazar-Bravo *et al.* (2004), quienes lo capturaron en los sitios más perturbados durante un estudio realizado en Panamá. Sin embargo, Otálora (2003) lo reporta como una especie capturada en bosques de robles en Colombia, por lo que son necesarios estudios más detallados sobre el uso de hábitat de esta especie, ya que al parecer debido a su baja captura, en la mayoría de las publicaciones donde es mencionada, se reporta únicamente como parte del listado general de especies capturadas. Aunque en esta especie observamos una tendencia a utilizar sólo el interior del bosque, la distancia respecto al borde en que se capturaron machos es más amplia que el rango de distancia al borde en que las hembras fueron capturadas, por lo que posiblemente los machos observados más cerca del borde, hayan sido registrados durante recorridos de incursión o reconocimiento de los alrededores, ya que para algunas especies del género *Peromyscus* se ha reportado que los machos suelen ser más móviles que las hembras (Rehmeier *et al.*, 2004).

Para el caso de *O. alfaroi*, las hembras utilizan principalmente la zona de interior, mientras



que los machos parecen encontrarse ya sea cerca del borde o muy alejados, al parecer esta especie puede adaptarse a las condiciones ambientales que se encuentran en el borde del fragmento, pero es más abundante en fragmentos donde los bordes no son muy abruptos, ya que aunque fue capturado en tres sitios con borde abrupto y sólo en dos con borde suave, la mayoría de las capturas se registraron en los sitios de borde suave. Sánchez-Hernández *et al.* (2001) durante un estudio realizado en cuatro localidades con diferente grado de alteración en el sur de Veracruz y en Tabasco, registraron esta especie únicamente en el sitio mejor conservado.

Peromyscus furvus es endémico de la Sierra Madre Oriental (Harris *et al.*, 2000), y fue la más abundante (más de 50% de los marcados fueron de esta especie; Cuadro 1) y la única capturada en todos los sitios muestreados. Probablemente debido a la abundancia y movilidad de esta especie fue posible encontrarlos en toda el área del bosque, asimismo se observó (siguiendo el rastro de hilo en los individuos marcados con *spool*) que algunos pueden llegar a incursionar en la vegetación secundaria, más allá del borde del bosque, aunque ninguno se aventuró más de 10 m hacia la vegetación circundante.

Peromyscus aztecus ha sido reportado como una especie generalista, según los resultados de Vázquez *et al.* (2000, 2001), Cervantes *et al.* (2002) y Samaniego (2003), quienes lo capturaron tanto en zonas muy abiertas como en el interior de los bosques. En este trabajo se obtuvo una probabilidad de éxito de captura mayor en las clases de distancia cercanas al borde; sin embargo, al analizar las frecuencias de captura, observamos que dependiendo del tipo de borde (suave o abrupto), los resultados para esta especie podrían ser interpretados como que hay preferencia por el interior (borde suave), por el borde (borde abrupto) o bien que es generalista (si todo los sitios son analizados juntos). Son necesarios estudios más detallados sobre el uso de hábitat por esta especie.

El hecho de que no hayan sido capturados jóvenes de *P. leucopus* y que la mayoría de las capturas sean hembras inactivas, indica la posibilidad de que este hábitat no sea el adecuado para la reproducción de esta especie, o bien, es posible que los individuos capturados durante este estudio se hayan movido desde la vegetación secundaria adyacente. Si bien el modelo de regresión logística obtenido con la probabilidad de éxito de captura (Fig. 2d) indica que esta especie tiene la misma probabilidad de ser capturada en todas las clases de distancia al borde, la mayor frecuencia de captura fue registrada cerca del borde, resultado que coincide con lo reportado por Heske (1995), quien obtuvo una mayor captura en transectos colocados en el borde y menos en los transectos del interior de los bosques. Alden y Huckaby (1985) mencionan que esta es una especie que raramente se interna en el bosque. Se ha reportado que utiliza zonas abiertas y pastizales (Cervantes *et al.*, 2002) o áreas con pocos árboles pero con alta densidad de herbáceas y arbustivas en el sotobosque (Dueser y Shugart, 1978; Geier y Best, 1980; Anderson *et al.*, 2003).

La mayoría de las capturas de *R. fulvescens* fueron machos registrados en las trampas del borde, por lo que posiblemente se trata de individuos de la vegetación secundaria adyacente que estaban incursionando hacia el bosque, ya que varios autores reportan haber capturado esta especie en áreas abiertas como potreros o pastizales (Cervantes *et al.*, 2002; Vázquez *et al.*, 2000; Vázquez *et al.*, 2004). Aunque ha sido descrita como una especie de pastizales y áreas arbustivas, también



ha sido capturada en bosque de pino-encino y en bosque tropical caducifolio (Sánchez, 1993).

Aunque Sánchez (1993) reporta a *Reithrodontomys mexicanus* como una especie relacionada con áreas de pino-encino y con bosque mesófilo, en este trabajo se obtuvo un modelo de probabilidad de éxito de captura (Fig. 2g) que indica que hay una mayor probabilidad de capturar cerca del borde. Sin embargo, la frecuencia de captura no es estadísticamente diferente, aunque cabe señalar que en los sitios de borde suave solamente se capturaron tres de los 35 individuos registrados.

De *M. quasiater* sólo se capturaron tres, posiblemente se trata de individuos que estaban incursionando hacia dentro del bosque, o bien, cruzando el bosque desde el área abierta mientras se dirigían al arroyo, ya que Cervantes *et al.* (2002) reportan haber capturado a esta especie en zonas de pasto corto a lo largo de arroyos y nunca dentro del bosque.

Aun cuando las trampas Sherman no son las más adecuadas para muestreos de musarañas, fue posible capturar a *Cryptotis mexicana* aunque en bajas proporciones. Choate (1973) reporta que esta especie habita bosques húmedos y ecotonos con pastizal, cultivos, arroyos e inclusive cerca de canales de riego, al parecer el único requerimiento especial es la presencia de humedad y cobertura boscosa cercana. Un dato interesante de esta especie es que en una de las trampas entraron dos individuos y al parecer uno de ellos se comió la mitad del otro ya que al revisar la trampa, uno de los individuos se encontraba en muy buen estado mientras que al otro le faltaba la mitad posterior del cuerpo, por lo que sería recomendable realizar estudios sobre hábitos de canibalismo en esta especie.

CONCLUSIONES

La riqueza de especies registrada en este estudio es relativamente alta, se encuentra sobre el promedio de especies registradas en otros trabajos realizados en México. Durante este estudio fueron registradas dos especies de pequeños mamíferos generalistas en el uso de hábitat con respecto a la distancia al borde, tres especialistas de interior de bosque y cuatro de borde.

El bosque mesófilo de montaña (BMM) de la región central de Veracruz está sufriendo un incremento paulatino en la fragmentación (Williams-Linera *et al.*, 2002); posiblemente la fauna se está viendo afectada, ya que de las 17 especies de pequeños mamíferos de BMM registradas para la región, en este trabajo se capturó solamente el 53% por lo que es necesario evaluar la viabilidad de las poblaciones de fauna que aun se encuentran en las áreas de BMM, ya que si se rebasa el umbral de fragmentación de este bosque, podría provocar extinciones locales, especialmente de especies sensibles como es el caso de *Oligoryzomys fulvescens* o especies como *Cryptotis mexicana* o *Microtus quasiater* que, además de ser endémicas de México, están categorizadas en la NOM-059-ECOL-2001 como en Protección Especial.

LITERATURA CITADA

- Alden, L. J. y D. G. Huckaby. 1985. *Peromyscus leucopus*. *Mammalian Species*, 247:1-10.
- Anderson, Ch. S., A. B. Cady y D. B. Meikle. 2003. Effects of vegetation structure and edge habitat on the density and distribution of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) in small and large forest patches. *Canadian Journal of Zoology*, 81:897-904.
- Arita, H. y G. Ceballos. 1997. Los mamíferos de México: distribución y estado de conservación. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 2:33-71.
- Bissonette, J. A. e I. Storch. 2002. Fragmentation: is the message clear? *Conservation Ecology*, 6(2):14. [online] (URL: <http://www.consecol.org/vol6/iss2/art14>).
- Burt, W. H. y R. P. Grossenheider. 1980. *A field guide to the mammals of North America*. Peterson Field Guide Series. Tercera edición. Houghton Mifflin Company, Boston, MA (EUA).
- Cervantes, F. A., S. Ramírez-Vite y J. N. Ramírez-Vite. 2002. Mamíferos pequeños de los alrededores del poblado de Tlanchinol, Hidalgo. *Anales del Instituto de Biología UNAM, Serie Zoológica*, 73(2):225-237.
- Choate, J. R. 1973. *Cryptotis mexicana*. *Mammalian Species*, 28:1-3.
- Daniel, W. W. 2004. *Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud*. Capítulo 12. Distribución ji-cuadrada y análisis de frecuencias. Cuarta edición. Limusa - Wiley. México.
- Debinski, D. M. y R. D. Holt. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Review Conservation Biology*, 14(2):342-355.
- Delcourt, P. A. y H. R. Delcourt. 1992. Ecotone dynamics in space and time. ch. 2. En: *Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows* (Hansen, A. J. y F. di Castri, eds.). Springer-Verlag.
- Díaz, M., T. Santos y J. L. Tellería. 1999. Effects of forest fragmentation on the winter body condition and population parameters of a habitat generalist, the wood mouse *Apodemus sylvaticus*: a test of hypotheses. *Acta Oecológica*, 20:39-49.
- Dueser, R. D. y H. H. Shugart Jr. 1978. Microhabitats in a forest-floor small mammal fauna. *Ecology*, 59(1):89-98.
- Emmons, L. H. y F. Feer. 1990. *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. University of Chicago Press, Chicago.
- Favila, M. E. y G. Halffter. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 72:1-25.
- Forman, R. T. T. 1997. *Land mosaics. The ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press.
- Geier, A. R. y L. B. Best. 1980. Habitat selection by small mammals of riparian communities: evaluating effects of habitat alterations. *Journal of Wildlife Management*, 44(1):16-24.
- Gordon, C., R. Manson, J. Sundberg y A. Cruz A. En prensa. Biodiversity, profitability, and vegetation structure in a Mexican coffee agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems and Environment*.
- Gosz, J. R. 1992. Ecological functions in a biome transition zone: translating local responses to

- broad-scale dynamics. ch. 3. In *Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows*. (Hansen, A. J. y F. di Castri, eds.). Springer-Verlag.
- Harper, K. A., S. E. MacDonald, P. H. Burton, J. Chen, K. D. Brosnoks, S. C. Saunders, E. S. Euskirchen, D. Roberts, M. S. Jaiteh y P. Esseen. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 19(3):768-782.
- Harris, D., D. S. Rogers y J. Sullivan. 2000. Phylogeography of *Peromyscus furvus* (Rodentia; Muridae) based on cytochrome *b* sequence data. *Molecular Ecology*, 9:2129-2135.
- Heske, E. J. 1995. Mammalian abundances on forest-farm edges versus forest interiors in southern Illinois: Is there an edge effect? *Journal of Mammalogy*, 76(2):562-568.
- Lidicker, Jr. W. Z. 1999. Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology*, 14:333-343.
- López-Barrera, F. 2004. Estructura y función en bordes de bosques. *Ecosistemas*, 2004/1 (URL: <http://www.aet.org/ecosistemas/041/revision1.htm>).
- Manson, R. H., R. S. Ostfeld y C. D. Canham. 1999. Responses of a small mammal community to heterogeneity along forest-old-field edges. *Landscape Ecology*, 14:355-367.
- Mares, M. A. y K. A. Ernest. 1995. Population and community ecology of small mammals in a gallery forest of Central Brazil. *Journal of Mammalogy*, 86(3):850-868.
- Merriam, G. y J. Wegner. 1992. Local extinctions, habitat fragmentation, and ecotones. ch. 7. In: *Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows* (Hansen, A. J. y F. di Castri, eds.). Springer-Verlag.
- Morris, D. W. 1996. Coexistence of specialist and generalist rodents via habitat selection. *Ecology*, 77(8):2352-2364.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(2):58-62.
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial*, Segunda Sección, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, pág. 1-85.
- Otálora, A. A. 2003. Mamíferos de los bosques de roble. *Acta Biológica Colombiana*, 8(2):57-71.
- Pasitschniak-Arts, M. y F. Messier. 1998. Effects of edges and habitats on small mammals in a prairie ecosystem. *Canadian Journal of Zoology*, 76:2020-2025.
- Ranney, J. W., M. C. Bruner y J. B. Levenson. 1981. The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands, p. 67-95. In *Forest Island Dynamics in Man-Dominated Landscapes* (Burgess, R. L. y D. M. Sharpe, eds.). Springer-Verlag, New York.
- Rehmeier, R. L., G. A. Kaufman y D. W. Kaufman. 2004. Long-distance movements of the deer mouse in tallgrass prairie. *Journal of Mammalogy*, 85(3):562-568.
- Reid, F. A. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press, New York.
- Ribble, D. O. y S. Stanley. 1998. Home ranges and social organization of syntopic *Peromyscus boylii* and *P. truei*. *Journal of Mammalogy*, 79(3):932-941.

- Ries, L., R. J. Fletcher Jr., J. Battin y T. D. Sisk. 2004. Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review on Ecology, Evolution and Systematics*, 35:491-522.
- Ries, L. y T. D. Sisk. 2004. A predictive model of edge effects. *Ecology*, 85(11):2917-2926.
- Salazar-Bravo, J., B. Armién, G. Suzán, A. Armién, L. A. Ruedas, M. Avila, Y. Zaldívar, J. M. Pascale, F. Gracia y T. L. Yates. 2004. Serosurvey of wild rodents for hantavirus in Panama, 2000-2002. *Journal of Wildlife Diseases*, 40(1):103-109.
- Samaniego, H. A. 2003. *Deslaves y sus efectos de borde sobre la comunidad de roedores en un bosque mesófilo de montaña*. Tesis de maestría, Instituto de Ecología A. C., Xalapa, Ver. México.
- Sánchez, O. 1993. Evaluación de tendencias ecogeográficas del género *Reithrodontomys* (Rodentia: Muridae) en México. Pp. 25.44, in *Avances en el estudio de los mamíferos en México. Publicaciones especiales*, vol. 1 (Medellín, R. A. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, AC, México, DF.
- Sánchez-Hernández, C., M. L. Romero-Almaraz, H. Colín-Martínez y C. García-Estrada. 2001. Mamíferos de cuatro áreas con diferente grado de alteración en el sureste de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 84:35-48.
- SAS Institute, Inc. 1990. *SAS/STAT user's guide, version 6*, fourth ed., SAS Institute, Inc. Cary NC.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5(1):18-32.
- Schweiger, E. W., J. E. Diffendorfer, R. D. Holt, R. Pierotti y M. S. Gaines. 2000. The interaction of habitat fragmentation, plant, and small mammal succession in an old field. *Ecological Monographs*, 76(3):383-399.
- Sekgororoane, G. B. y T. G. Dilworth. 1995. Relative abundance, richness, and diversity of small mammals at induced forest edges. *Canadian Journal of Zoology*, 73(8):1432-1437.
- Stamps, J. A., M. Buechner y V. V. Krishnana. 1987. The effect of edge permeability and habitat geometry on emigration from patches of habitat. *The American Naturalist*, 129(4):533- 552.
- Stancampiano, A. J. y G. D. Schnell. 2004. Microhabitat affinities of small mammals southwestern Oklahoma. *Journal of Mammalogy*, 85(5): 948-958.
- Swanson, F.J., S. M. Wondzell y G. E. Grant. 1992. Landforms, Disturbance, and ecotones. ch. 15., in *Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows*. (Hansen, A. J. y F. di Castri, eds.). Springer-Verlag.
- Turton, S. M. y H. J. Freiburger. 1997. Edge and aspect effects on the microclimate of a small tropical remnant on the Atherton Tableland, Northeastern Australia. ch. 4., in *Tropical Forest Remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (Laurance, W. F. y R. O. Bierregaard, eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- Vázquez, L. B., R. A. Medellín y G. N. Cameron. 2000. Population and community ecology of small rodents in montane forest of western Mexico. *Journal of Mammalogy*, 81:77-85.
- Vázquez, L. B., G. N. Cameron y R. A. Medellín. 2001. *Peromyscus aztecus*. *Mammalian Species*, 649:1- 4.



- Vázquez, L. B., G. N. Cameron y R. A. Medellín. 2004. Characteristics of diet of *Peromyscus aztecus* and *Reithrodontomys fulvescens* in mountain western Mexico. *Journal of Mammalogy*, 85(2):196-205.
- Villa, R. B. y F. A. Cervantes. 2003. *Los mamíferos de México*. Grupo Editorial Iberoamérica, México, DF.
- Wales, B. A. 1972. Vegetation analysis of northern and southern edges in a mature oak-hickory forest. *Ecological Monographs*, 42:451-471.
- Wells, K. L. 2002. *Diversity, dynamics and spacing patterns of a small mammal community in a primary rainforest in Sabah, Malaysia. Comparing an arboreal and terrestrial habitat*. Diplomarbeit, Universität in Wursburg, Borneo.
- Williams-Linera, G. 1997. Phenology of deciduous and broadleaved-evergreen tree species in a Mexican tropical lower montane forest. *Global Ecological and Biogeography letters*, 6:115-127.
- Williams-Linera, G., R. H. Manson y E. Isunza V. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques*, 8(1):73-89.



EFFECTO DEL PASTOREO EN EL ÁREA DE ACTIVIDAD Y USO DEL HÁBITAT DE UNA COMUNIDAD DE HETERÓMIDOS EN EL MATORRAL SARCOCAULE DE BAJA CALIFORNIA SUR

Ana Lilia Trujano-Álvarez¹, Hortensia Santillán-Ortiz² y Sergio Ticul Álvarez-Castañeda²

¹ Museum of Vertebrate Zoology, 3101 Life Science Building, University of California, Berkeley, CA 94720. CE: analiliata@berkeley.edu (ALTA).

² Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C., Mar Bermejo # 195. Apartado Postal 128. CP 23090 La Paz, Baja California Sur, México. CE:sticul@cibnor.mx (STAC).

Resumen: Es inminente la alteración del matorral sarcocaula debido al pastoreo, por lo que es necesario conocer el efecto de esta actividad en la fauna nativa, por esta razón se llevó a cabo una evaluación del área de actividad, uso de hábitat y densidad poblacional de tres especies de heterómidos que se encuentran asociadas a este tipo de vegetación *Chaetodipus arenarius*, *C. rudinoris*, y *Dipodomys merriami*. Se consideraron dos zonas con diferente grado de alteración: El Comitán (no alterado) y Brisamar (alterado), durante un periodo de dos años de septiembre de 1995 a septiembre de 1997. Para la estimación del área de actividad se utilizaron dos métodos, el centro de actividad y el área mínima. Se estimó las frecuencias de captura por especie y sitio. Con la finalidad de inferir el efecto del pastoreo en la flora y fauna del matorral sarcocaula se determinó la densidad de las plantas presentes. Se capturaron un total de 4,008 roedores. No se observaron diferencias significativas en el área de actividad de machos y hembras de la misma especie; sin embargo, se registran mayores áreas de actividad en la zona alterada que en la no alterada. La densidad poblacional de roedores fue mayor en el sitio alterado en donde se presentó menor cobertura vegetal permitiendo el desplazamiento de especies bípedas como *D. merriami*. La existencia de gramíneas en el sitio no alterado proporcionó a los heterómidos mayor disponibilidad de recursos que el no alterado. Se observó que la zona pastoreada tiene un efecto positivo para la especies de heterómidos.

Palabras clave: área de actividad, Baja California Sur, Heterómidos, pastoreo, uso de hábitat.

Abstract: Destruction of the Sarcocaula bush habitat due to the cattle activity is imminent. It is for this reason that the effect of this activity on native fauna should be evaluated pursuant to this, we evaluated the home range, use of habitat and population density of three native heteromyids species which associate with sarcocaula bush vegetation: *Chaetodipus arenarius*, *C. rudinoris*, and *Dipodomys merriami*. We selected two areas based on their degree of alteration: The Comitán (not altered) and Brisamar (altered by cattle activity). To evaluate home range size, two measures were used, the center of activity and second the minimal area. The capture frequencies were estimated by species and site, and we determined vegetation coverage and abundance of plants for both areas. A total of 4,008 rodents were captured between September 1995 and September 1997.

Lorenzo, C., E. Espinoza y J. Ortega (eds.). 2008. *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Publicaciones Especiales, Vol. II, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F.



Females and males of same species did not differ significantly in the size of the home range, home ranges of both sexes was larger at Brisamar (altered) than Comitán (not altered). Population density of rodents was increased at Brisamar despite the fact that vegetation cover was reduced. We believe that it is the reduction in amount of plant coverage at Brisamar that allows the displacement of bipedal species like *D. merriami*. The presences of different graminea species are an important food resource for heteromyids at Brisamar. We observed that cattle activity might have a positive effect for the heteromyids species.

Keywords: Baja California Sur, cattle, habitat use, Heteromyids, Home range.

INTRODUCCIÓN

Los modelos espaciales en las especies son determinados por las interacciones entre individuos y el ambiente (Lima y Zollner, 1996; Weigand *et al.*, 1999; Turchin, 1998; Matthiopolus, 2003), mientras que la dinámica de los movimientos en los animales presenta una relación con los factores ecológicos (Whitehead y Rendell, 2004; Hebblewhite *et al.*, 2005).

Muchos animales frecuentan y utilizan las mismas áreas en un tiempo determinado (Darwin, 1861), cuando los movimientos en esas áreas son repetidos se utiliza el término de área de actividad, el cual es caracterizado por su tamaño, forma y estructura (Kenward, 2001). La forma más común de conocer cuánto se desplaza un organismo en su hábitat es evaluando el ámbito hogareño o área de actividad; la que se define como: el área recorrida por un individuo en sus actividades naturales de colecta, almacenamiento de alimento, apareamiento y cuidado de los críos en un tiempo determinado (Burt, 1943; Hayne, 1949). El área de actividad se afecta por diversos factores como densidad de población (O' Farrell, 1980), condición reproductiva del individuo (Canela y Sánchez-Cordero, 1984), disponibilidad de alimento (Quintero y Sánchez-Cordero, 1989) y depredación (Braun, 1985), de igual forma, el área de actividad puede variar de acuerdo con las perturbaciones del ambiente (Jorgensen *et al.*, 1982).

Los roedores seleccionan el hábitat con base en las características de la textura del suelo, profundidad, estructura de la vegetación, densidad, cobertura vegetal, presencia o ausencia de rocas y abundancia de recursos (Rozenweig y Wilnakur, 1969; M' Closkey y Fielwick, 1975; Bowers, 1988; Price y Longland, 1989). A esta selección se le ha denominado microhábitat y se refiere a la localización de organismos en su ambiente, del cual obtienen refugio y alimento.

El patrón del uso de hábitat es dinámico, por lo que el proceso de elección es continuo y puede variar en respuesta a las presiones competitivas, depredación y al grado de perturbación ambiental (M' Closkey y Fieldwick, 1975; Price, 1978; Rojas, 1984; Bowers *et al.*, 1987; Brown y Heske, 1990).

La degradación del hábitat en zonas desérticas y semidesérticas por causa de la ganadería y la agricultura influyen directa e indirectamente en la fauna nativa. En Baja California Sur, el pastoreo extensivo se ha realizado desde hace varios años como una de las principales actividades económicas en la región, por lo que se ha observado la alteración de las áreas naturales. Estas actividades han



afectado a las poblaciones de mamíferos, lo que produce variaciones positivas o negativas en las diferentes especies de roedores (Ortega-Rubio *et al.*, 1993; Cortés-Calva, 1997).

El efecto de la ganadería se puede observar directamente en la destrucción de las madrigueras por el pisoteo del ganado, la compactación del suelo y la competencia directa por el recurso alimenticio e indirectamente en la alteración de la estructura y composición de especies vegetales, que a su vez influye en la selección del hábitat (Santillán, 2000).

En el matorral sarcocaula de Baja California Sur, habitan cuatro especies de roedores heterómidos: *Chaetodipus arenarius*, *C. rudinoris*, *C. spinatus* y *Dipodomys merriami*, cada una de ellas con diferente biomasa y asociada a un microhábitat específico. Los objetivos del presente estudio fueron evaluar el área de actividad, la densidad poblacional y el uso del hábitat de tres especies de heterómidos en dos sitios con diferentes condiciones: 1) con influencia del pastoreo o considerada como alterada y 2) no alterada. Este es uno de los primeros estudios que permiten conocer el efecto directo de la ganadería en la ecología de los heterómidos en el matorral sarcocaula.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. El estudio se realizó de octubre de 1995 a septiembre de 1997 en dos sitios al Norte de La Paz, Baja California Sur. El primero denominado como: "El Comitán", se localiza a 24° 04' N y 110° 25' W; pertenece al campo experimental del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste y se considera como una zona no alterada. El segundo fue denominado como "Brisamar", se localiza a 24° 110' N y 110° 30' W, actualmente esta área es utilizada como zona de pastoreo, ambas localidades están ubicadas en el municipio de La Paz (Fig. 1).

Fisiografía. Los dos sitios de estudio se localizan en una llanura aluvial formada en el Pleistoceno por acumulación de material derivado de roca granítica, proveniente principalmente de la actividad erosiva de la Sierra de la Laguna, ubicada a 50 km de La Paz (Hammond, 1954). Estas áreas pertenecen marginalmente a un amplio valle denominado La Paz-El Carrizal, que se caracteriza por la abundancia de arroyos superficiales que sólo conducen agua después de lluvias copiosas y es una zona de lomeríos de poca elevación. Los suelos en El Comitán están considerados como xerosoles y yermosoles, la coloración predominante del suelo es de colores claros con texturas gruesas (INEGI, 1995).

Vegetación. En las dos zonas de estudio la vegetación corresponde al matorral sarcocaula, caracterizado por la presencia de especies de tallo carnoso, grueso y generalmente retorcido y algunos con corteza papirácea, arbustos que llevan hojas micrófilas y plantas anuales que sólo crecen en temporada de lluvias. En el matorral sarcocaula existen 136 especies de plantas vasculares agrupadas según su forma de crecimiento en árboles, pastos, herbáceas anuales, suculentas, trepadoras y parásitas (Leon de la Luz *et al.*, 1996). Las familias más representativas son las Euforbiaceae, Cactaceae y Fabaceae. La comunidad vegetal está conformada principalmente por *Pachocereus pringlei* (cardón), *Stenocereus gommus* (pitaya agria), *Cercidium praecox* (palo verde), *Olneya teosota* (palo fierro), *Fouqueria diguetii* (palo adán), *Bursera microphylla* (torote),

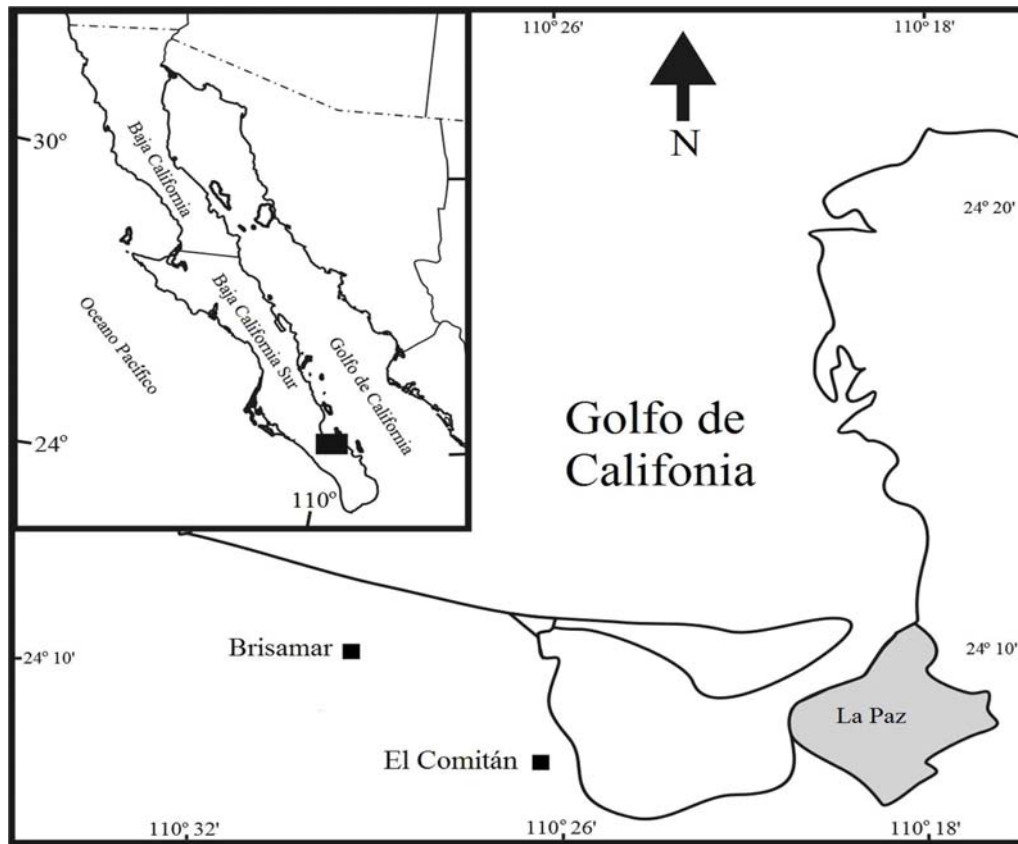


Figura 1. Ubicación de las dos zonas de estudio, Brisamar y El Comitán, en Baja California Sur.

Prosopis articulata (mezquite), *Larrea divaricata* (gobernadora), *Agave datilyo* (lechuguilla) y *Jatropha cinerea* (lomboy; León de la Luz *et al.*, 1996).

Clima. De acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1981), el clima de ambas zonas de estudio es muy seco cálido y extremoso (Bw (h') hw (e)). La oscilación térmica fluctúa de 7 a 14 °C siendo el mes de enero el más frío con una temperatura mínima de 17.9 °C; y los meses de julio-septiembre los más calurosos con una temperatura máxima de 45 °C. La precipitación ocurre en dos periodos, el mayor volumen durante el verano y la otra durante el invierno, con un promedio total del mes más lluvioso (septiembre) de 59.9 mm y el mes más seco (mayo) de 0.2 mm, y con una precipitación anual total de 185 mm, y temperatura media anual de 23.8 °C (Fig. 2). Sin embargo, con base en el patrón anual de lluvia para todo el estado se han definido tres épocas: de secas (marzo a junio), de lluvias de verano-otoño (julio a octubre) y de lluvias en invierno-primavera (noviembre-febrero), las precipitaciones invernales son conocidas localmente como "equipatas" (Salinas *et al.*, 1990).

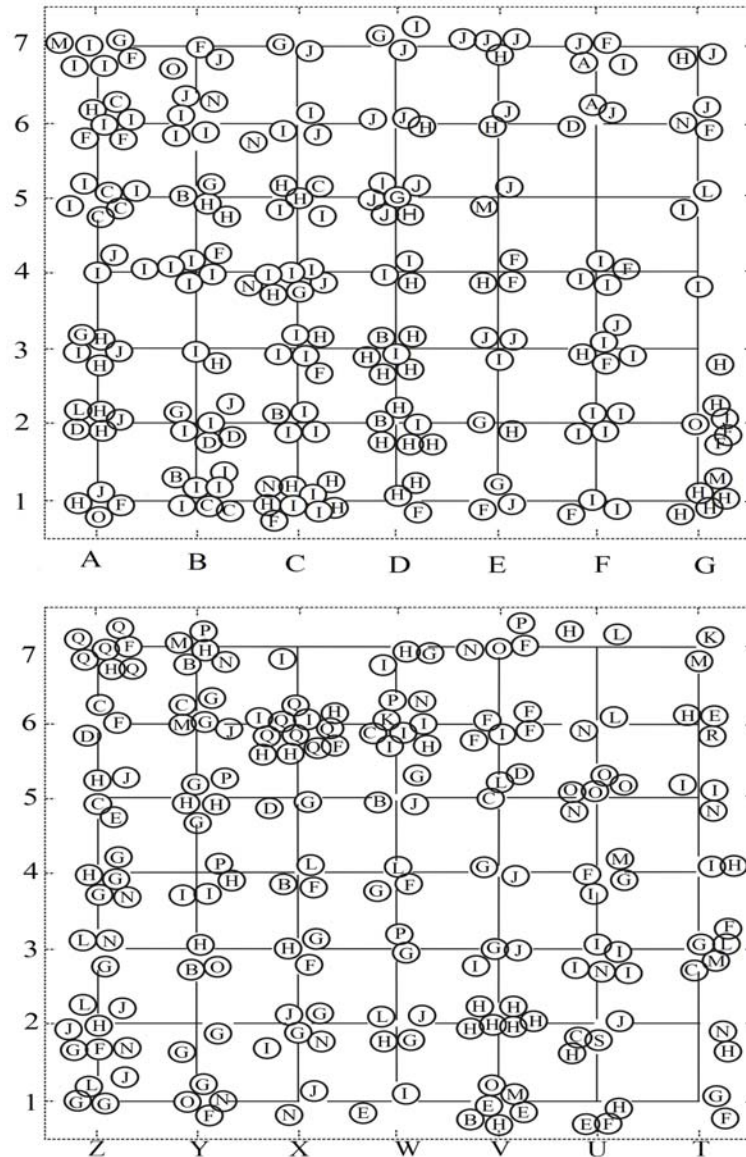


Figura 2. Disposición de la vegetación en los dos sitios de muestreo. La gráfica superior corresponde a la localidad de Brisamar y la inferior a El Comitán. Las letras corresponden a las especies vegetales A) *Larrea divaricata*, B) *Krameria parvifolia*, C) *Ruellia peninsularis*, D) *Pedianthus macrocarpus*, E) *Condalia globosa*, F) *Jatropha cuneata*, G) *Jatropha cinerea*, H) *Opuntia cholla*, I) *Stenocereus gummosus*, J) *Fouquieria diguetii*, K) *Stenocereus thurberi*, L) *Cryptocarpa edulis*, M) *Bursera microphylla*, N) *Prosopis articulata*, O) *Pachocereus pringlei*, P) *Mammillaria dioica*. Q) *Agave datiloyo*, R) *Olneya teosota*, y S) *Yucca valida*.



Muestreo de pequeños roedores. Los muestreos se realizaron simultáneamente de octubre de 1995 a septiembre de 1997 en los dos sitios El Comitán (no alterada) y Brisamar (alterada), durante un periodo de 25 meses. En cada zona se delimitó un área cuadrangular de 4,900 m² donde se colocaron siete transectos paralelos y siete transversales, separados cada uno por 10 metros de distancia, ubicando 49 estaciones de muestreo. En cada estación se colocó una trampa Sherman (78 x 89 x 23 mm). Los siete transectos de Brisamar fueron etiquetados con las letras de la A a la G, y los de El Comitán de la T a la Z. En ambas zonas, a los transectos transversales se les asignó un número consecutivo. La clave para cada estación quedó constituida por una letra y un número. El cebo empleado consistió en hojuelas de avena (Delany, 1980).

Los muestreos se realizaron mensualmente durante cinco noches consecutivas, colocándose trampas antes del crepúsculo vespertino y revisándose a partir de las 7:00 a.m. del día siguiente. Para cada uno de los organismos colectados se tomaron los siguientes datos: estación de colecta, especie, medidas somáticas convencionales como: longitud total, longitud cola, longitud pata, longitud oreja y peso (Hall, 1962). Además se registró la edad relativa (según la condición reproductiva y cambio de muda en el pelaje se identificaron adultos, subadultos y crías), sexo y condición reproductiva (clasificada como lactantes, preñadas o con vulva inflamada en el caso de las hembras, para el caso de los machos se consideró la posición de los testículos-inguinales o escrotados). Para la identificación individual, los ratones se marcaron utilizando el método de ectomización de falanges y se usaron números progresivos (DeBlase y Martin, 1981).

Análisis de datos. Para el área de actividad se consideraron únicamente a los roedores que fueron capturados más de tres veces en diferente trampa. Se utilizaron dos técnicas: el primer método es el área mínima (Anderson, 1982) y está clasificado dentro del grupo de los métodos poligonales (Stickel, 1954), que se obtiene uniendo los puntos de captura mediante líneas, calculándose la superficie. El segundo método, el centro de actividad (Hayne, 1949), se basa en los radios de recaptura (DeBlase y Martin, 1981), y se calcula considerando el promedio de las distancias de los puntos de captura, donde este valor constituye el diámetro de una circunferencia la cual es denominada: "área de actividad". Para ambos métodos, se empleó un sistema de coordenadas para ubicar las estaciones, el registro de cada organismo se ubicó en este sistema y de esta manera se aplicaron los métodos descritos.

La densidad poblacional se obtuvo utilizando el método de Número Mínimo de Individuos Vivos (NMIV) (Krebs, 1966). La fórmula es:

$$N_i = n_i + z_i$$

Donde: N_i = El tamaño poblacional; n_i = El número de ejemplares colectados al tiempo i ; z_i = El número de ejemplares capturados antes y después del tiempo i , pero no en la muestra de dicho tiempo; $i = 1, \dots, K$, donde K es el número de muestreos.

Uso de hábitat. Para determinar la cobertura vegetal, se empleó una modificación al método de línea de Canfield (Bowers y Zar, 1981). La técnica mide la proporción de plantas que son interceptadas por una línea y es muy utilizada para estimar la cobertura de las mismas, este método consiste en usar una línea o transecto. La cobertura interceptada de cada planta se midió y se identificó la especie, para este estudio se trazaron dos líneas o transectos de 50 m haciendo un

total de 100 m. Asimismo, para evaluar la cobertura para cada estación, y determinar las áreas abiertas y cerradas, se trazó una circunferencia de 4 m de diámetro, el vértice o punto de muestreo se utilizó como centro de la circunferencia. El área total se consideró como el cien por ciento de la cobertura vegetal, la de cada especie presente dentro de la circunferencia se multiplicó por 100 y se dividió entre el área total de la circunferencia (12.56 m²), también se consideraron las zonas donde no existía vegetación y se realizó un mapa (Fig. 2).

Para conocer la preferencia del hábitat por los individuos, por estación de trapeo se registró la captura de cada individuo como un dato independiente, de tal forma que si un individuo se capturaba dos veces, se registraba como si se tratara de dos eventos diferentes.

Para determinar el uso de microhábitat se consideró el porcentaje de cobertura vegetal por estación de muestreo; las zonas con un porcentaje mayor a 60% se consideraron como zonas cerradas, mientras que las áreas con cobertura vegetal menor a 60% como abierta.

Análisis estadísticos. Para determinar si existen diferencias significativas en el ámbito hogareño entre sexos, localidades y periodos, se realizó la prueba de diferencia de medias *t*-student, el valor de significancia fue $P < 0.05$. El uso de estas áreas se determinó cuantificando el número de capturas promedio por especie en cada una de las estaciones. Para determinar si hay una diferencia significativa entre las zonas abiertas y cerradas por especie, entre áreas de estudio, por estación de trapeo e interanual, se empleó la prueba de *t*-student ($\alpha = 0.05$). Asimismo, se determinó la distribución de las especies en cada una de las zonas de estudio a partir del índice de Morisita, el cual no es afectado por la densidad ni por el tamaño de la muestra. Este índice fluctúa entre 1 y -1, con límites de confianza (95%) entre 0.5 y -0.5 (Krebs, 1989). Los grados de libertad se determinaron mediante la tabla (Bowers y Zar, 1981; Krebs, 1985).

Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa Statistica ver. 6.0. Se calcularon las frecuencias de captura por individuo para elaborar gráficas de frecuencia de captura para cada una de las zonas de estudio e inferir la permanencia de las poblaciones en el cuadrante.

RESULTADOS

Se colectó un total de 4,028 roedores en 5,880 noches/trampa. Los siguientes resultados se basan en los datos obtenidos para las especies *C. arenarius*, *C. rudinoris* y *D. merriami*, debido a que la especie *C. spinatus* fue poco colectada y los datos no fueron suficientes para evaluar sus poblaciones.

Área de actividad. La condición de captura considerada para estimar el área de actividad fue cumplida por 62 individuos; de los cuales 75.8% de ellos se capturó en Brisamar (51% machos y 49% hembras); el otro 24.2% en El Comitán (53% machos y 47% hembras). Para comprender mejor los resultados obtenidos del área de actividad de la comunidad de roedores en el matorral, se separan en poblaciones de acuerdo con la especie estudiada.

En Brisamar el análisis del área de actividad con el método de área mínima y centro de actividad mostraron resultados similares para las tres especies. En *C. arenarius* los machos tuvieron menores recorridos en comparación de las hembras. En contraste para *C. rudinoris* y *D. merriami*

los recorridos fueron más amplios para los machos. En El Comitán los dos métodos para las dos especies de *Chaetodipus* demuestran que los machos presentaron mayores recorridos (Cuadro 1).

De manera general los resultados muestran que los machos registran mayores movimientos que las hembras en ambas localidades, a excepción de las hembras de *C. arenarius* de la localidad de Brisamar; por otro lado, las poblaciones que se encuentran en esta comunidad presentan una mayor área de actividad que los individuos que se encuentran en El Comitán. En todos los casos no se observó que la misma área de actividad fuera ocupada por dos o más individuos de la misma especie. El análisis entre los dos métodos el área de actividad demuestra diferencias significativas ($P < 0.05$) entre machos y hembras de *C. arenarius* en El Comitán y no para todas las demás poblaciones de las otras dos especies.

Densidad. Para inferir la densidad poblacional en Brisamar se utilizaron los datos de las tres especies y para El Comitán se consideraron datos de las dos primeras especies mencionadas. Mediante la utilización del método del MNIV en las tres especies presentes en Brisamar se observó que variaron independientemente de los meses del año, pero se observa que en general las tres presentan sus valores mínimos en los meses de enero a marzo de los tres años.

La especie que en promedio presentó los valores más altos de densidad a través de los tres años de muestreo es *C. arenarius*, en contraparte, *D. merriami* presenta los valores más bajos. En el caso de *C. rudinoris* se obtienen las variaciones más notorias, siendo la única especie que se encontró ausente en alguno de los meses de colecta (Fig. 3a).

Cuadro 1. Área de actividad recorrida por las tres especies de heterómidos en los dos sitios de estudio. Se muestra el valor promedio y su desviación estándar para cada una de las especies. H = hembra, M = macho, n = número total de individuos.

Especie	Sexo	n	Área mínima (m ²)	Centro de actividad (m ²)
Brisamar				
<i>C. arenarius</i>	H	5	188.60 ± 140.41	384.00 ± 347.94
	M	3	129.00 ± 50.23	228.67 ± 21.94
<i>C. rudinoris</i>	H	4	246.25 ± 133.75	440.50 ± 277.11
	M	13	367.62 ± 300.92	726.69 ± 562.43
<i>D. merriami</i>	H	14	378.85 ± 319.77	1076.92 ± 1159.57
	M	8	536.00 ± 458.65	1158.57 ± 713.70
El Comitán				
<i>C. arenarius</i>	H	4	62.50 ± 25.0	108.75 ± 61.50
	M	3	129.00 ± 50.23	228.67 ± 21.94
<i>C. rudinoris</i>	H	4	160.00 ± 84.85	326.50 ± 177.48
	M	4	470.00 ± 523.26	990.00 ± 1151.17

En El Comitán sólo las dos especies del género *Chaetodipus* fueron colectadas y no presentan el patrón de disminución de la población general de roedores en los meses de enero a marzo como fue observado para el sitio de Brisamar. *C. arenarius* es la especie que en promedio presenta las densidades más altas durante el periodo de estudio, con fuertes variaciones intermensuales. *C. rudinoris* presenta en promedio densidades más bajas y sus fluctuaciones intermensuales son de menor amplitud (Fig. 3b). El tipo de distribución por cuadrante según el índice de Morisita fue amontonado con los siguientes valores para Brisamar: *C. arenarius* (1.02), *C. rudinoris* (1.00), *D. merrimi* (1.08). En el Comitán: *C. arenarius* (1.00) y *C. rudinoris* (1.06).

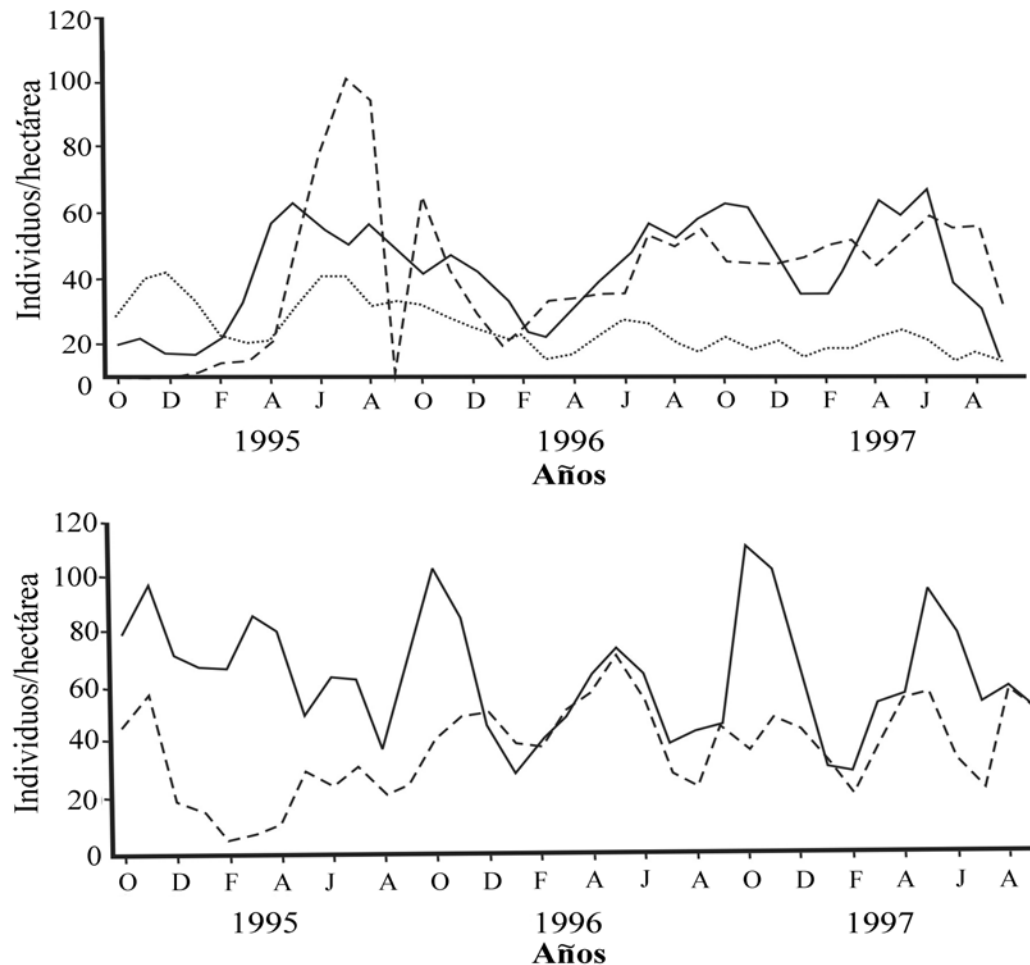


Figura 3. Densidad poblacional calculada con el MNIIV para las tres especies de heterómidos en los dos sitios de muestreo. Gráfica superior corresponde a la localidad de Brisamar y la inferior a El Comitán. *C. arenarius* (línea continua) *C. rudinoris* (línea discontinua), y *D. merriami* (línea punteada).

Uso de hábitat. En Brisamar se midieron un total de 195 plantas de 13 especies con una densidad de 2,962 ind./ha, mientras que para El Comitán un total de 204 plantas de 17 especies con una densidad de 3,400 ind./ha. La especie más abundante en El Comitán fue *Stenocereus gummosus* (pitaya agria) con 955 ind./ha (Cuadro 2), y en Brisamar *Opuntia cholla* con 502 ind./ha. Con referencia al porcentaje de cobertura vegetal, en El Comitán fue de 72%, mientras que en Brisamar de 44.9% (Cuadro 3).

Al analizar el uso de áreas abiertas y cerradas de Brisamar, se observó que *C. arenarius* proporcionalmente utiliza las áreas abiertas en menor frecuencia que *C. rudinoris*. Ninguna de las

Cuadro 2. Frecuencia y abundancia de especies vegetales presentes en Brisamar y El Comitán

Especies vegetales	Brisamar Ind./ha	Comitán Ind./ha	Nombre Común
<i>Opuntia cholla</i>	502.0	728.9	Cholla
<i>Jatropha cinerea</i>	453.5	162.0	Lomboy
<i>Stenocereus gummosus</i>	340.0	955.6	Pitaya Agria
<i>Jatropha cuneata</i>	275.3	291.5	Torote
<i>Agave datiloyo</i>	0	242.9	Lechuguilla
<i>Prosopis articulata</i>	242.9	16.2	Mezquite
<i>Fouquieria diguetii</i>	194.3	502.1	Palo Adán
<i>Cryptocarpa edulis</i>	178.2	32.3	Ciruelo
<i>Ruellia peninsularis</i>	161.1	113.3	Chamizo
<i>Pachocereus pringlei</i>	145.7	32.4	Cardón
<i>Bursera microphylla</i>	113.4	145.7	Torote
<i>Mammillaria dioica</i>	97.2	0	Mamilaria
<i>Condalia globosa</i>	81.0	0	Palo negrito
<i>Krameria parvifolia</i>	81.0	32.3	Mesquitillo
<i>Pedianthus macrocarpus</i>	48.6	113.3	Candelilla
<i>Stenocereus thurberi</i>	0	32.3	Pitaya dulce
<i>Yuca valida</i>	16.0	0	Yuca
<i>Larrea divaricata</i>	32.2	0	Gobernadora
TOTAL	2962.4	3400.8	

Cuadro 3. Cobertura de las especies vegetales más abundantes presentes en las zonas de estudio. Cb = Cobertura total (m²), X = Media; SE = Desviación estándar; T = *t*-student; P = Probabilidad.

Especie	El Comitán			Brisamar			T	P
	Cb	X	SE	Cb	X	SE		
<i>O. cholla</i>	30.66	0.68	0.36	29.41	0.95	0.66	-2.265	0.026
<i>S. gummosus</i>	79.04	1.32	0.83	32.94	1.57	1.33	-1.005	0.434
<i>J. cinerea</i>	19.87	1.1	0.58	184	1.08	0.79	0.086	0.930
<i>J. cuneata</i>	16.83	1.68	0.89	31.59	1.14	0.96	1.55	0.130
<i>F. diguetii</i>	51.13	1.65	0.56	25.2	2.1	0.93	-1.98	0.147

dos especies presentaron diferencias significativas ($P < 0.05$) entre ambos microhábitats. En contraparte *D. merriami* prácticamente sólo se colectó en áreas abiertas (Fig. 4). En El Comitán para las tres especies las hembras fueron capturadas con más frecuencia que los machos, a excepción de *D. merriami* en Brisamar (Fig. 5). Las especies más colectadas en ambas localidades son las de género *Chaetodipus*. En Brisamar el número máximo de individuos colectado por estación de trapeo es de 31-36, mientras que el menor número fue de 1-5 individuos. En El Comitán el número máximo de individuos registrados fue de 26-30 y el menor de 1-5 individuos (Fig. 6).

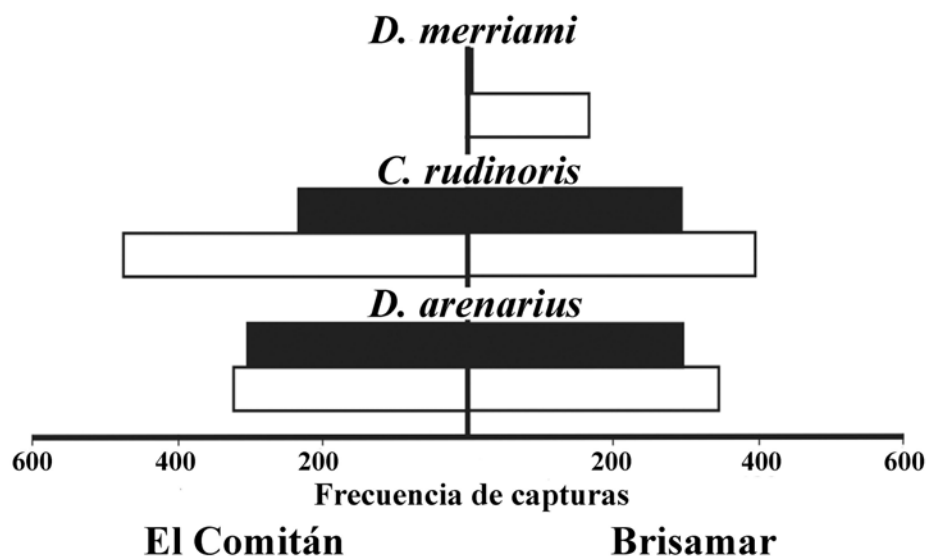


Figura 4. Frecuencia de capturas por microhábitat. Las barras claras representan a las áreas abiertas y las barras oscuras representan a las áreas cerradas. A) Brisamar y B) El Comitán.

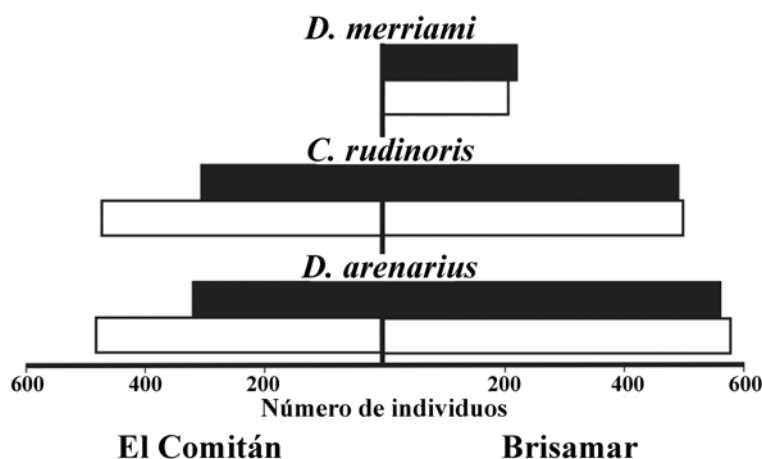


Figura 5. Número de individuos colectados por especie. Hembras (barras claras), y machos (barras oscuras). A) Brisamar y B) El Comitán.

Distribución. En Brisamar la distribución de los individuos de las tres especies es amontonada. Para la especie *C. arenarius* la frecuencia de captura se incrementa en asociación con las especies *Stenocereus gummosus* (pitaya agria) y *Cyrtocarpa edulis* (ciruelo), con una cobertura vegetal entre 50% y 17%. En *C. rudinoris* se incrementa en las áreas abiertas y en *D. merriami* los individuos se concentraron en zonas con un relieve regular plano, y abierto. Las dos especies de *Chaetodipus* presentes en El Comitán tienen una distribución agregada. *C. arenarius* se capturó con mayor frecuencia en las estaciones donde se encontraban presentes las especies vegetales *Condalia globosa* (palo negro) y *Agave datilillo* (lechuguilla; Cuadro 3). Para el caso de *C. rudinoris*, el número mayor de capturas fue en las estaciones donde *Stenocereus gummosus* (pitaya agria) ocupa más de 28% de la cobertura vegetal, asimismo los individuos de *C. rudinoris* se relacionan con *Condalia globosa* y *Agave datilillo* (Cuadro 3).

DISCUSIÓN

Área de actividad. Se observaron que los movimientos obtenidos por los métodos de área mínima y centro de actividad, demostraron que los machos tienen mayores desplazamientos que las hembras. Se ha registrado que la extensión del área de actividad de machos y hembras esta relacionada con la actividad reproductiva (O' Farrell, 1980; Braun, 1985), que las hembras preñadas-lactantes presentan una disminución en el área de actividad debido al aumento de peso en este estado reproductivo, favoreciendo un menor gasto de energía y uso de fuentes locales de alimentación (Madison, 1978).

Para el caso de los machos, al abarcar mayor área de actividad, las posibilidades de encontrar más hembras y aparearse aumentan (Faibrain, 1977). Sin embargo, las hembras de *C. arenarius*

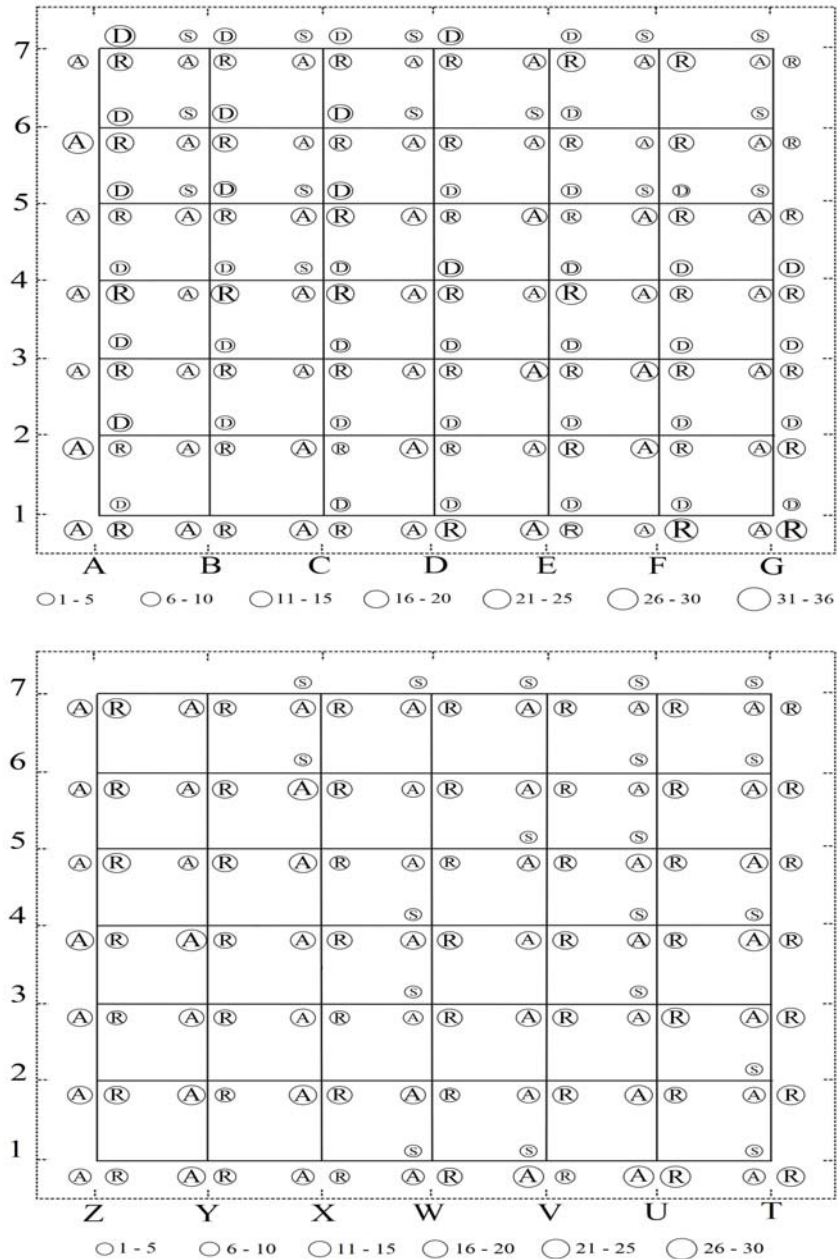


Figura 6. Número de individuos capturados por estación en los dos sitios de muestreo. Gráfica superior corresponde a la localidad de Brisamar y la inferior a El Comitán. Las letras corresponden a *C. arenarius* (A), *C. rudinoris* (R), *C. spinatus* (S) *D. merrimi* (D). Los círculos en la parte posterior indican el número de organismos colectados por estación.

en El Comitán presentan mayor área de actividad que los machos, esto quizá se debió a que la captura de machos es menor, presentando menor densidad (Cuadro 1). A pesar de que el número de capturas y recapturas fue considerable, la condición planteada en el método fue cumplida por pocos organismos, representando una posible causa de que los resultados obtenidos demuestren que los machos poseen menores áreas de actividad que las hembras. En otras especies de heterómidos (*Heteromys*) los machos presentan ámbitos mayores que las hembras, atribuyendo este comportamiento al estado reproductivo (Quintero y Sánchez-Cordero, 1989).

Entre las especies de heterómidos se considera que el uso del hábitat está muy relacionado con el tipo de locomoción (Price, 1978). Las especies cuadrúpedas (*Chaetodipus* y *Perognathus*) se asocian preferentemente a los microhábitat con mayor cobertura vegetal; mientras que para las bípedas (*D. merriami* y *D. ordii*) a las áreas abiertas; por otro lado *D. merriami* es una especie beneficiada por la alteración del hábitat, como se observa en Brisamar. Las especies de mayor tamaño requieren más energía, en términos absolutos, para mantener su metabolismo (Kotler, 1985), y muchas veces existe una relación positiva entre tamaño corporal y área de acción (Shenbrot *et al.*, 1999; Kelt y Van Vuren, 2001; Haskell *et al.*, 2002; Jetz *et al.*, 2004), lo que concuerda con el hecho de que la especie *D. merriami* tenga un desplazamiento en una mayor área (Price, 1978).

Densidad. En otros estudios realizados con heterómidos, como el caso de *Liomys pictus* en selvas bajas, se registra un comportamiento inverso al utilizar los mismos índices, determinando que las densidades de *L. pictus* se ajustan más al método de MNIV (Briones, 1991). En lo que respecta al caso del matorral sarcocaulé se utilizaron otros métodos para determinar la densidad relativa como fue el de transectos lineales con trampas para organismos vivos (Vázquez, 2000), método de fotografía automática y videograbación (Gutiérrez, en elaboración) y observaciones nocturnas desde un punto fijo con lentes de visión nocturna (obs. pers.).

Los aumentos poblacionales se relacionaron principalmente con las dos épocas de lluvias (de verano e invernales). Se ha demostrado que para los heterómidos del desierto el comportamiento poblacional tiene una correlación directa con la producción de frutos, semillas y plántulas que son, al mismo tiempo, el producto directo de la precipitación (Braun, 1985). Mientras que para los cricétidos registran las fluctuaciones cíclicas de las poblaciones con ciclos de bajas y altas densidades alternados cada dos años (Krebs y Meyer, 1974). Lo anterior constituye un mecanismo evidente en la regulación de ciclos poblacionales (Krebs *et al.*, 1969), aunque en el caso del matorral sarcocaulé los factores que actúan como reguladores en las poblaciones son ambientales, los cuales tienen efecto directo en la disponibilidad de recursos.

Para *C. arenarius* y *C. rudinoris* los meses de mayor densidad se registran en verano, donde las temperaturas son más altas, abarcando las épocas de secas y de lluvias, asimismo, para esta especie la época reproductiva coincide con los meses de marzo-agosto (Cortés-Calva, 1994, 2004), esto los hace ser más abundantes, ya que deben salir de su madriguera para buscar pareja (Fig. 3).

Respecto a *D. merriami*, el aumento poblacional se presentó durante la época de lluvias por lo que estos individuos se ven beneficiados con el aumento de semillas, así también, la perturbación permite la abundancia de pastos (Ortega-Rubio *et al.*, 1993) y por lo tanto la producción de semillas que beneficia a estos granívoros, la abundancia de áreas abiertas favorece principalmente

a los miembros de esta especie ya que por ser un organismo bípedo prefiere este tipo de zonas (Price, 1978).

La densidad poblacional y el área de actividad son mayores en el área que está afectada por el pastoreo y menores en zona donde no se lleva a cabo esta actividad (El Comitán), por lo tanto, podemos decir con base en los resultados obtenidos, para la comunidad de heterómidos en el desierto sarcocaula, la actividad del pastoreo afecta a las poblaciones de heterómidos del desierto. Lo que concuerda con el hecho de que en las áreas de pastoreo se incrementa la población de especies granívoras, sin embargo hay registros que señalan lo contrario para otras especies de heterómidos como *Perognathus flavus* (Hayward *et al.*, 1997). Se considera que la relación espacio y cantidad de individuos de una población está determinada por la disponibilidad del recurso y los factores ambientales (Maza *et al.*, 1973; Quintero y Sánchez-Cordero, 1989).

Frecuencia de capturas. Los resultados de captura por individuo nos revelan que independientemente del área de estudio, los machos de las dos especies de *Chaetodipus* son más capturados que las hembras; sin embargo, el número de recapturas es menor, mientras que para las hembras se capturan menos individuos, pero con una mayor tasa de recapturas. Esto puede implicar que las hembras realizan sus actividades en áreas más restringidas, cerca a sus madrigueras y su permanencia en un sitio es más prolongada, independientemente del estado reproductivo en el que se encuentren. En el caso de los machos la permanencia es menor, por lo que es más probable que realicen excursiones en busca de hembras receptivas incrementando con esto su área de actividad razón por la cual la mayoría de los machos (98%) sólo fueron capturados en una ocasión en las zonas de estudio.

Uso de hábitat. El efecto del pastoreo que se ejerce sobre la comunidad vegetal de Brisamar es notable, y causa alteraciones notables sobre la estructura y funcionamiento de la vegetación (Arriaga y Cancino, 1992). Las especies de herbáceas tanto anuales como gramíneas y suculentas en Brisamar son abundantes y tienden a establecerse en las áreas abiertas. Estas plantas presentan de manera general una germinación y desarrollo rápido en respuesta a las altas temperaturas, entre otros factores que ayudan a la dispersión, podemos mencionar el pastoreo, que se ha practicado en Brisamar (Cruz, 1992). Lo anterior permite que exista una mayor disponibilidad de semillas para los heterómidos presentes en zonas abiertas. En contraste en El Comitán la cantidad de herbáceas fue casi nula, debido a que al ser una zona de exclusión al pastoreo, la vegetación nativa se encuentra en mejores condiciones (Cruz, 1992). De manera general ambas localidades de estudio presentan diferencias en cuanto a composición florística y cobertura, aunque las pruebas estadísticas no sustentan este supuesto, la ausencia de algunas plantas en Brisamar demuestra que el pastoreo sí ejerce un fuerte efecto en la comunidad vegetal. Este efecto se debe principalmente a que los animales de pastoreo seleccionan ciertas especies para su consumo, modificando no sólo la estructura sino también la abundancia de las especies de pastos.

La composición vegetal en las localidades muestra marcadas discrepancias debido a que son sujetas a diferentes presiones. En Brisamar, el pastoreo causa fuerte impacto en la diversidad y estructura de la comunidad vegetal, produciendo una mayor presencia de semillas de herbáceas, además de crear áreas abiertas, reduciendo la cobertura vegetal (Cuadro 3). Este efecto se ve



relacionado con la presencia y distribución de los heterómidos tales como *D. merriami*, especie que no se encuentra en El Comitán. Por el contrario para El Comitán se registró un menor número de individuos y de especies, como resultado de la ausencia de pastoreo y una mayor cobertura vegetal, impidiendo el desarrollo de especies bípedas como *D. merriami*.

En Brisamar, *C. arenarius* y *C. rudinoris* no se asociaron a alguna especie vegetal, tal vez la presencia de herbáceas (*Panicum hirticaule* y *Bouteloula aristidoides*) les proporcione el recurso necesario para su supervivencia.

Los individuos de *D. merriami* se encontraron asociados a *Jatropha cinerea* (lombey), esta especie es un arbusto que tiene una altura promedio de 2.15 m (León de la Luz *et al.*, 1996). El follaje de *J. cinerea* no es muy abundante al nivel de suelo, pero sí puede ser usado de cobertura contra depredadores, lo cual le facilita el traslado de *D. merriami* de un lugar a otro. Se ha mencionado que *D. merriami* aprovecha mayormente semillas localizadas bajo arbustos, siendo éste otro factor al que se puede atribuir su asociación a *J. cinerea* (Thompson, 1987). Diversos estudios han demostrado que la estructura vegetal y la disponibilidad de alimento son importantes para la selección del hábitat. Se ha identificado que en otras zonas de desierto *Larrea divaricata* (gobernadora) y *J. dioica* (sangregada) están asociadas a *Perognathus nelsoni*, y *D. merriami* se asocia a áreas que presentan una cobertura vegetal de 13% (Grenot y Serrano, 1981).

En este estudio el uso de áreas abiertas y cerradas es indistinto para las especies de desplazamiento cuadrúpedo o bípedo, debido a que especies con estas formas de desplazamiento cohabitan en Brisamar. Este resultado coincide con lo registrado para especies simpátricas con desplazamientos similares (Price y Waser, 1985). En contraparte para El Comitán donde la especie bípeda está ausente. La selección del hábitat por las especies de heterómidos que habitan el matorral sarcocaula es diferente en función del grado de cobertura vegetal. Para las zonas con menor cobertura o con más espacios abiertos, las especies bípedas, tal es el caso de *D. merriami*, están presentes debido a que este tipo de áreas les permite escapar de los depredadores (Kotler, 1985). Las mayores coberturas les confieren a los organismos cuadrúpedos un refugio adecuado contra la depredación y, por lo tanto, la selección por estas áreas es mayor que por las abiertas. El efecto de la perturbación, restringe o favorece la presencia de ciertas especies de heterómidos.

El índice de dispersión de Morisita demuestra que existe una dispersión amontonada o contagiosa debido a que los individuos se asociaron a las especies vegetales que les proporcionan mayor protección y disponibilidad de alimento, razón por la cual se registra la presencia constante de individuos en ciertas estaciones o microhábitats determinados.

Las hembras y los machos de *C. rudinoris*, se desplazan mayormente en las zonas donde encuentran individuos de las especies de *Stenocereus gummosus* (pitaya agria) y *Opuntia cholla* (cholla) debido a que son especies con mayor densidad. Este comportamiento tal vez es debido a que la morfología de estas plantas les proporciona mayor protección para establecer madrigueras.



CONCLUSIONES

Con base en las evaluaciones de densidad poblacional, área de actividad y uso del hábitat de los roedores que habitan el matorral sarcocaula, se demuestra que las zonas que presentan actividad de pastoreo influyen en el número de especies presentes en el área de estudio, así también se observa que la densidad poblacional es mayor que en las zonas alteradas. Por lo que el pastoreo tiene un efecto positivo en las especies de heterómidos distribuidas en estas zonas.

El uso de hábitat por la comunidad de heterómidos en ambas zonas depende en gran parte de los requerimientos de cada una de las especies, concluyendo que para las especies bípedas como *D. merriami*, se asocian a las áreas abiertas mientras que para las cuadrúpedas las cerradas.

Este estudio indica que existe una gran plasticidad de la fauna nativa para poder adaptarse a las diferentes presiones ambientales, asimismo se refleja que la comunidad de heterómidos, aprovecha los cambios en el hábitat para mantener y hacer uso del sistema de una manera eficiente y ventajosa para las poblaciones que se desarrollan en este ambiente.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar un agradecimiento a Patricia Cortés-Calva, Anahid Gutiérrez-Ramos y Rosario Vázquez Miranda por la invaluable ayuda en campo, a Montserrat Álvarez Méndez por la captura de información y a Matt MacManes por la revisión del abstract.

LITERATURA CITADA

- Anderson, D. J. 1982. The home range: a new nonparametric estimation technique. *Ecology*, 63:103-112.
- Arriaga, L. y J. Cancino. 1992. Prácticas pecuarias y caracterización de especies forrajeras en la selva baja caducifolia. Pp. 155-184, in *Uso y manejo de los recursos naturales de la Sierra de la Laguna Baja California Sur* (Ortega-Rubio, A., ed.). Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur, AC.
- Braun, E. S. 1985. Home range and activity patterns of the giant Kangaroo rat, *Dipodomys ingens*. *Journal of Mammalogy*, 66:111-112.
- Bowers, M. A. 1988. Seed removal experiments on desert rodent: the microhabitat by moonlight effect. *Journal of Mammalogy*, 67:46-52.
- Bowers, M. A. y J. H. Zar. 1981. *Field and laboratory methods for general ecology*. Brown Company Publishers. Dubuque Iowa.
- Bowers, M. A., D. B. Thompson y J. H. Brown. 1987. Partial organization of desert rodent community: food addition and species removal. *Oecologia*, 72:77-82.
- Briones, M. A. 1991. *Patrón demográfico y reproductivo de Liomys pictus (Rodentia:*

- Heteromyidae*) en un Bosque Tropical Caducifolio. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Brown, J. H. y E. J. Heske. 1990. Control of a desert grassland transition by keystone rodent guild. *Science*, 250:1705-1707.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal Mammalogy*, 24:346-352.
- Canela, M. y V. Sánchez-Cordero. 1984. Patrón del área de actividad *Neotomodon alstoni alstoni* (Rodentia Cricetinae). *Anales del Instituto de Biología*. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología, 2:285-306.
- Cortés-Calva, P. 1994. *Algunos aspectos reproductivos y variación gonadal de Chaetodipus arenarius sublucidus (Rodentia: Heteromyidae) en la región Norte de La Paz, Baja California Sur, México*. Tesis de licenciatura. ENEP Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cortés-Calva, P. 1997. *Sinopsis de la Biología y ecología reproductiva de tres especies de heterómidos en áreas de matorral sarcocaula, Baja California Sur, México*. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cortés-Calva, P. 2004. *Estudio de la comunidad de roedores relacionados a matorral árido tropical de Baja California Sur, México*. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cruz, E. M. 1992. *Ecología y evaluación del efecto de la temperatura en la germinación de plantas anuales en un área árida tropical de Baja California Sur, México*. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Michoacán.
- Darwin, C. 1861. *On the origin of species by means of natural selection*, 3ª ed. Murray, London.
- DeBlase, A. F. y R. E. Martin. 1981. *A Manual of Mammalogy, with keys to the families of the word*. 2ª ed. W. C. Brown Company Publishers, USA.
- Delany, M. J. 1980. *Ecología de los micromamíferos*. Omega. Barcelona. 1-17.
- Fairbain, D. J. 1977. The Spring decline in deer mice death or dispersal? *Canadian Journal of Zoology*, 55:84-92.
- García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen*. 2a. ed. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 1-217.
- Grenot, C. y V. Serrano. 1981. Ecological organization of small mammals communities at Bolson de Mapimí. Pp. 89-100, in *Ecology of the Chihuahuan Desert* (Barbault, R. y G. Halffter, eds.). Instituto de Ecología. México.
- Hall, R. E. 1962. *Collecting and preservation and preparing study specimens of vertebrates*. University Kansas, Museum Natural History Publication, 30:1-46.
- Hammond, E. H. 1954. *A Geomorphic Study of the Cape Region of Baja California*. University of California Publications in Geography, University of California Press, Berkeley-Los Angeles 10:45-112.
- Hayne, D. W. 1949. Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy*, 30:1-17.
- Hayward, B., E. Heske y C. Paiter. 1997. Effects of livestock grazing on small mammals at a

- desert cienaga. *Journal Wildlife Management*, 61:123-129.
- Haskell, J. P., M. E. Ritchie y H. Olff. 2002. Fractal geometry predicts varying body size scaling relationships for mammal and bird home ranges. *Nature*, 418:527-530.
- Hebblewhite, M., C. A. White., C. G. Nietvelt., J. A. McKenzie., T. E. Hurd., J. M. Fryxell., S. E. Bayley y P. C. Paquet. 2005. Human activity mediates a tropic cascade caused by wolves. *Ecology*, 86:2135-2144.
- INEGI. 1995. *Síntesis geográfica de Baja California Sur*. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. México.
- Jetz, W., C. Carbone, J. Fulford y J. H. Brown. 2004. The scaling of animal space use. *Science*, 306:266-268.
- Jorgensen, C. D., G. B. Schadlje y R. L. Urry. 1982. A method for continuously monitoring sperm production by deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Journal of Mammalogy*, 63:491-495.
- Kelt, D. A. y D. H. Van Vuren. 2001. The ecology and macroecology of mammalian home range area. *American Naturalist*, 157:637-645.
- Kenward, R. E. 2001. *A manual for wildlife radiotracking*. Academic Press, London.
- Krebs, C. J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monography*, 36:239-273.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecología de la distribución y la abundancia*. Harla. 2ª ed. México.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper and Row, New York.
- Krebs, C. J. y J. H. Meyer. 1974. Population cycles in small mammals. *Advances in Ecological Research*, 8:267-399.
- Krebs, C. J., B. L. Keller y R. H. Tamarin. 1969. *Microtus* populations biology demographic changes in fluctuating population of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in Southern Indiana. *Ecology*, 50:587-607.
- Kotler, B. P. 1985. Microhabitat utilization in desert rodents: a comparison of two methods of measurement. *Journal of Mammalogy*, 66:374-378.
- León de la Luz, J. L., B. R. Coria y C. M. Estrada. 1996. Fenología floral de una comunidad árido-tropical de Baja California Sur, México. *Acta Botánica Mexicana*, 35:45-64.
- Lima, S. L. y P. A. Zollner. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 11:131-135.
- M' Closkey, R. T. y F. Fieldwick. 1975. Ecological separation of sympatric rodents (*Peromyscus* and *Microtus*). *Journal of Mammalogy*, 56:119-129.
- Madison, M. O. 1978. Movements indicators of reproductive events among females meadow voles as revealed by radiotelemetry. *Journal of Mammalogy*, 59:835-843.
- Matthiopoulos, J. 2003. The use of space by animals as a function of accessibility and preference. *Ecological Modelling*, 159:239-268.
- Maza, B. G., N. R. French y A. P. Aschwandén. 1973. Home range dynamics in a population of heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy*, 54:405-415.
- O'Farrell, M. J. 1980 Spatial relationships of rodents in a sagebrush community. *Journal of Mammalogy*, 61:589-601.

- Ortega-Rubio, A., H. Romero-Schmidt., S. Arguelles-Méndez, R. Coria Benel y F. Solis-Marin. 1993. Livestock exclusion: consequences on nocturnal rodents in Baja California Sur. *Revista Biológica Tropical*, 41:907-909.
- Price, M. V. 1978. The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. *Ecology*, 59:624-626.
- Price, M. V. y W. S. Longland. 1989. Use of artificial seed patches by heteromiyd rodents. *Journal of Mammalogy*, 70:316-322.
- Price, M. V. y N. M. Waser. 1985. Microhabitat use by heteromyid rodents: effects of artificial seed patches. *Ecology*, 66:211-219.
- Quintero, G. y V. Sánchez-Cordero. 1989. Estudio del área de actividad de *Heteromys desmarestianus* (Rodentia: Heteromyidae) en una selva alta perennifolia. *Anales del Instituto de Biología, serie Zoología*, 60:223-240.
- Rojas, M. A. 1984. *Descripción del microhábitat de cinco especies de ratones de la Sierra del Ajusco*. Tesis licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rozenweig, M. N. y J. Wilnakur. 1969. Population ecology of desert rodent communities: habitats and enviromental complexity. *Ecology*, 50:559-572.
- Salinas, Z. C., A. Leyva, D. Llunch y E. Díaz. 1990. Distribución geográfica y variabilidad climática de los regímenes pluviométricos en Baja California Sur, México. *Atmósfera*, 3:217-237.
- Santillán, O. H. 2000. *Estudio del microhábitat de heterómidos de matorral sarcocaula, en La Paz, Baja California Sur, México*. Tesis de licenciatura. ENEP-Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Shenbrot, G. I., B. R. Krasnov y K. A. Rogovin. 1999. *Spatial ecology of desert rodent communities*. Springer Verlag, New York.
- Statistica. 2003. *Statistica program Data Analysis, ver. 6.0*. Stata soft Inc. Tulsa Oklahoma, USA.
- Stickel, L. 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *Journal of Mammalogy*, 35:1-15.
- Thompson, S. D. 1987. Resource availability and microhabitat use by Marriam's kangaroo rats, *Dipodomys merriami*, in the Mojave Desert. *Journal of Mammalogy*, 68:256-265.
- Turchin, P. 1998. *Quantitative analysis of movement*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, M. A.
- Vázquez, M. del R. 2000. *Estudio sobre la arquitectura de las madrigueras de Chaetodipus baileyi* (Rodentia: Heteromyidae) en la zona norte de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de licenciatura. ENEP-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Wiegand, T., K. A. Moloney, J. Naves y F. Knauer. 1999. Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: a spatially explicit perspective. *American Naturalist*, 154:605-627.
- Whitehead, H. y L. Rendell. 2004. Movements, habitat use and feeding success of cultural clans of South Pacific sperm whales. *Journal of Animal Ecology*, 73:190-196.



ESTRUCTURA Y DIVERSIDAD DE LOS ENSAMBLES DE MURCIÉLAGOS EN EL CENTRO Y SUR DE CAMPECHE, MÉXICO

Jorge A. Vargas-Contreras,^{1,2} Griselda Escalona-Segura,³ José D. Cú-Vizcarra,² Joaquín Arroyo-Cabrales⁴ y Rodrigo A. Medellín¹

¹ Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-275. CP 04510 México, Distrito Federal, México. CE: jalbino@miranda.ecologia.unam.mx (JAVC); medellin@miranda.ecologia.unam.mx (RAM).

² Facultad de Ciencias Químico Biológicas, Universidad Autónoma de Campeche, Av. Agustín Melgar s/n, Colonia Buenavista. CP 24039 Campeche, Campeche, México. CE: jalbino64@hotmail.com (JAVC); jdvizcarra104@hotmail.com (JDCV).

³ El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Campeche. Calle 10 # 264, Colonia Centro. CP 24000 Campeche, Campeche, México. CE: gescalon@ecosur.mx (GES).

⁴ Laboratorio de Arqueozoología, Instituto Nacional de Antropología e Historia. Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, Moneda # 16, Col. Centro. CP 06060 México, Distrito Federal, México. CE: arromatu5@yahoo.com.mx (JAC).

Resumen: En el presente estudio evaluamos las fluctuaciones espacio-temporales de la diversidad de murciélagos y sus patrones reproductivos e identificamos sus ensambles, grupos alimenticios y especies bioindicadoras en tres áreas: Calakmul, Nayarit de Castellot y Hampolol en el centro y sur de Campeche, México. Para ello, se muestreó un total de 96 noches con un esfuerzo de 17406 ± 10677 ($\bar{x} \pm SD$) m²rh por sitio entre septiembre de 2000 y noviembre de 2006 registrándose 1,911 murciélagos de 29 especies pertenecientes a siete familias, de las cuales Phyllostomidae es la más rica con 17 especies. Nayarit de Castellot fue el sitio más diverso y equitativo, pero la quiropterofauna de Hampolol es significativamente diferente de los otros sitios. Además, se encontraron 15 especies insectívoras, nueve frugívoras, dos carnívoras, dos sanguinívoras y una nectarívora. El grupo trófico mejor representado fue el de los frugívoros con 1,632 individuos para todas las áreas. Las especies más comunes e indicadoras de perturbación fueron *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. phaeotis* y *Carollia perspicillata*; mientras que entre las sensibles a la perturbación se encontraron: *Vampyrus spectrum*, *Lamproncycteris brachyotis*, *Microncycteris schmidtorum* y *Lophostoma brasiliense*. La quiropterofauna de las selvas medianas subperennifolias y bajas subcaducifolias de Calakmul difirieron estacionalmente con las quiropterofaunas de las selvas medianas subperennifolias de Hampolol y Nayarit de Castellot. Para las cuatro especies dominantes antes mencionadas se encontraron dos periodos reproductivos (transición secas-lluvias entre marzo y junio y a finales de lluvias en octubre). Los sitios asociados con cuerpos de agua presentaron mayor diversidad, mientras que no hubo preferencia de hábitat a nivel específico. En resumen, se delimitaron dos dinámicas de los ensambles de murciélagos: 1) ensambles asociados con sitios con presencia de agua y con algún grado de perturbación que se caracterizan por tener mayor presencia de individuos reproductivamente activos y cuentan con especies adaptables a cambios de uso de suelo y 2) ensambles asociados con sitios con mayor cobertura boscosa sin fuente cercana de agua superficial que se caracterizan por baja diversidad,



bajo número de individuos reproductivos y presencia de especies sensibles a la perturbación humana. Sin embargo, la diversidad trófica no está relacionada con alguna dinámica en particular.

Palabras clave: Bioindicadores, cuerpos de agua, patrones reproductivos, perturbación, preferencia de hábitat.

Abstract: We evaluated spatial and temporal fluctuations of bat diversity, their reproductive patterns, their ensembles, trophic groups, and bio-indicator species in central and southern Campeche, Mexico. We sampled bats during 96 nights with a sampling effort of 17406 ± 10677 ($\pm$ SD) m²rh from September 2000 to November 2006. We recorded 1911 bats of 29 species, and seven families of which Phyllostomidae is the richest with 17 species. Nayarit de Castellot is the most diverse area and with the highest evenness, but Hampolol is significantly different from the other areas by having seven unique species. We found 15 insectivores, nine frugivores, two carnivores, two sanguivores, and one nectarivore species. The frugivores are the most abundant trophic group with 1632 individuals for all the areas. The indicators of disturbance were *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. phaeotis*, and *Carollia perspicillata*; while sensitive species to disturbance were *Vampyrus spectrum*, *Lamproncycteris brachyotis*, *Micronycteris schmidtorum*, and *Lophostoma brasiliense*. Tropical semi-deciduous and sub-humid forests of Calakmul differed in bat diversity from the tropical sub-humid forest of Hampolol and Nayarit de Castellot. Dominant species showed two reproductive peaks: 1) from March to June and 2) in October. Sites associated to body waters had the highest diversity, but no specific preference to the habitat was found. In conclusion, two dynamics of bat ensembles are depicted: 1) ensembles associated to sites with presence of superficial water and some disturbance degree. These ensembles are characterized by high number of individuals reproductively active and presence of species adaptable to land cover change, and 2) ensembles associated to sites with higher arboreal cover without presence of superficial water, and that are characterized by low diversity, low number of individuals reproductively active, and presence of sensitive species to human disturbances. However, trophic diversity is not associated to a particular dynamic.

Keywords: Bioindicadores, body waters, disturbance, habitat preference, reproductive patterns.

INTRODUCCIÓN

Los pequeños mamíferos son un componente integral de las comunidades, principalmente los miembros de los órdenes Chiroptera y Rodentia, ya que contribuyen al flujo de energía, al ciclo de nutrientes y desempeñan papeles importantes al fungir como depredadores y dispersores de semillas, polinizadores, reguladores de poblaciones de insectos y pequeños vertebrados (Fleming, 1975, 1993; Heithaus *et al.*, 1975; Findley, 1993). Además, en comparación con los roedores, los murciélagos son más diversos ecológicamente, principalmente en sus hábitos alimentarios (frugívoros, nectarívoros, hematófagos, carnívoros e insectívoros), sus niveles poblacionales, sus adaptaciones a la búsqueda de alimento y sus diferencias en tamaño, así como sus requerimientos para la selección de un refugio como cuevas, grietas, troncos, en la corteza de los árboles, follaje,

termiteros, tiendas formadas con hojas de ciertas plantas (e.g. *Heliconia* spp.) y estructuras construidas por el hombre (puentes, edificios, alcantarillas; Wilson, 1973; Gardner, 1977; Findley, 1993; Simmons y Voss, 1998; Kunz y Lumsden, 2003).

Las especies bioindicadoras se pueden clasificar de dos maneras: a) insensibles al cambio de uso del suelo, abundantes y caracterizan a los ambientes modificados y, b) sensibles a los cambios, raras y caracterizan a los ambientes conservados (McKinney, 2002). Por la diversa gama ecológica de los murciélagos, algunos autores los han usado como indicadores del estado de conservación del hábitat, principalmente los miembros de la familia Phyllostomidae. Los murciélagos animalívoros como *Trachops cirrhosus*, *Chrotopterus auritus* y *Vampyrum spectrum* (subfamilia Phyllostominae) se muestran más sensibles a la perturbación, mientras que la presencia de *Desmodus rotundus* y *Glossophaga soricina* en algunos hábitats indica cierto grado de perturbación antrópica como la ganadería o la agricultura. La presencia de frugívoros como *Carollia perspicillata* se debe a la alta disponibilidad de frutos de especies pioneras en ambientes perturbados (e.g. *Piper* spp.; Fenton *et al.*, 1992; Medellín *et al.*, 2000; Schulze *et al.*, 2000).

Los ensambles de murciélagos presentan cambios espacio-temporales en su estructura taxonómica y ecológica. Se ha documentado que la mayor complejidad de los ensambles y diversidad de este grupo se dan en bajas altitudes y latitudes (Graham, 1983; Willig y Selcer, 1989; Willig y Sandlin, 1991). Por ejemplo, se reportó que la riqueza de especies de murciélagos varía de menos de 10 especies en latitudes templadas a casi 80 en latitudes tropicales (Patterson *et al.*, 2003). Mientras que Graham (1983), Navarro y León-Paniagua (1995) y Briones-Salas *et al.* (2005) documentaron un descenso de la riqueza de especies conforme incrementaba la altitud. Así, los ambientes tropicales son conocidos por su gran diversidad biológica y albergan una variada mastofauna, en comparación con las regiones templadas (Fleming *et al.*, 1972; Estrada *et al.*, 1993; Simmons y Voss, 1998; Naranjo y Espinoza, 2001). Además, los murciélagos conforman más de 60% de esta diversidad en las selvas de América (Eisenberg y Thorington, 1973; Terborgh, 1986).

En México, las investigaciones enfocadas al estudio de ensambles de murciélagos abordan temáticas tales como ecología básica y aplicada, distribución, biogeografía, historia natural y conservación (e.g. Iñiguez, 1993; Medellín, 1993; Medellín *et al.*, 2000; Chávez y Ceballos, 2001; Briones-Salas *et al.*, 2005; Montiel *et al.*, 2006).

Se estima que en el mundo existen alrededor de 1,116 especies de murciélagos (Simmons, 2005), de las cuales, aproximadamente, 140 viven en México (Medellín *et al.*, 1997; Ceballos *et al.*, 2002). De acuerdo con Arita (1993a), la mayor parte de estas especies están albergadas en los estados de Oaxaca, Chiapas, Veracruz y Jalisco (cada uno con más de 70 especies), ubicando a Campeche entre los 10 estados del país con menor riqueza de murciélagos. Después de 1995 el conocimiento de la riqueza de especies del estado aumentó aproximadamente al doble (de 29 a 47 especies; Apéndice 1), colocándose entre los 10 primeros estados del país con mayor número de especies de murciélagos. Sin embargo, falta por describir la diversidad y las relaciones ecológicas de las especies de murciélagos en la mayor parte de Campeche. Adicionalmente, los ambientes que los albergan reciben diversas presiones como el cambio del uso de suelo para la agricultura y



la ganadería (Schulze *et al.*, 2000; García-Gil *et al.*, 2001); éstos influyen en los cambios estructurales de los ensambles. De hecho, es posible que para algunas regiones del suroeste del estado como Palizada y Candelaria nunca conozcamos las características de estos ensambles, previas a la pérdida y la transformación de las selvas altas.

Por lo anterior, el propósito de este estudio es analizar las estructuras taxonómica y trófica de los ensambles de murciélagos en el centro y sur de Campeche. Para ello, se establecieron los siguientes objetivos particulares: 1) estimar la diversidad y la similitud de los ensambles de quirópteros entre y dentro de cada hábitat de las áreas de estudio, 2) describir las estructuras taxonómica y trófica de los ensambles de quirópteros, 3) analizar sus patrones reproductivos, 4) definir las especies bioindicadoras del hábitat y 5) evaluar la relación de las estructuras taxonómica y trófica de los ensambles de murciélagos con la presencia de cuerpos de agua superficiales en ambientes conservados y perturbados.

MÉTODOS

Área de estudio

Se muestrearon tres áreas en el centro y sur del estado de Campeche (Fig. 1). La primera fue el Centro de Investigación de la Vida Silvestre Hampolol (HAM), localizado en el km 17 de la carretera Campeche-Tenabo a 2 km del poblado de Hampolol (19°56' - 19°57' N, 90°23' - 90°24' W). Ocupa una extensión de 100 ha que incluyen, aproximadamente, 6 km del derrotero del Río Verde y tres cuencas tipo surgencias artesianas. Además, pertenece a la provincia fisiográfica Planicie Costera del Golfo de México. La elevación va de 0 a 10 msnm (Zamora-Crescencio, 2004). El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw), con temperatura promedio anual de 25°C y una precipitación de 900 mm. Zamora-Crescencio (1999, 2004) reconoció dos grandes comunidades vegetales que, de acuerdo con su estructura y composición florística, corresponden a la selva mediana subperennifolia, que puede apreciarse a orillas del río y de la selva mediana subcaducifolia modificada establecida sobre el terreno más alto, entre otros cuatro tipos de vegetación. En este estudio sólo se muestreó el segundo tipo de vegetación que presenta dos estratos arbóreos no mayores a 25 m de altura (de 8 a 12 y de 15 a 20).

La segunda área es el ejido Nayarit de Castellot (NC), localizado en la parte centro-este del estado de Campeche, municipio de Champotón (19°13' 25" N, 90°14' 55" W) en el Valle de Yohaltún, aproximadamente a 100 km de la cabecera municipal. Presenta un clima cálido subhúmedo (Aw), con lluvias principalmente en verano que alcanzan niveles de precipitación de 900 a 1000 mm. La temperatura media anual es de 27 °C, con valores máximo de 36 °C en verano y mínimo de 17 °C en invierno. Los suelos tienen textura de migajón arenoso o franco arenoso. El sitio de muestreo se localiza a 2 km del poblado y su vegetación fue caracterizada como una selva mediana perturbada donde, aparentemente, predominan tres estratos arbóreos: de 4 a 12, 12 a 22 y 22 a 35 m (Flores y Espejel-Carvajal, 1994).

La última área se ubica en el municipio de Calakmul, en el sur de Campeche. En ella hay

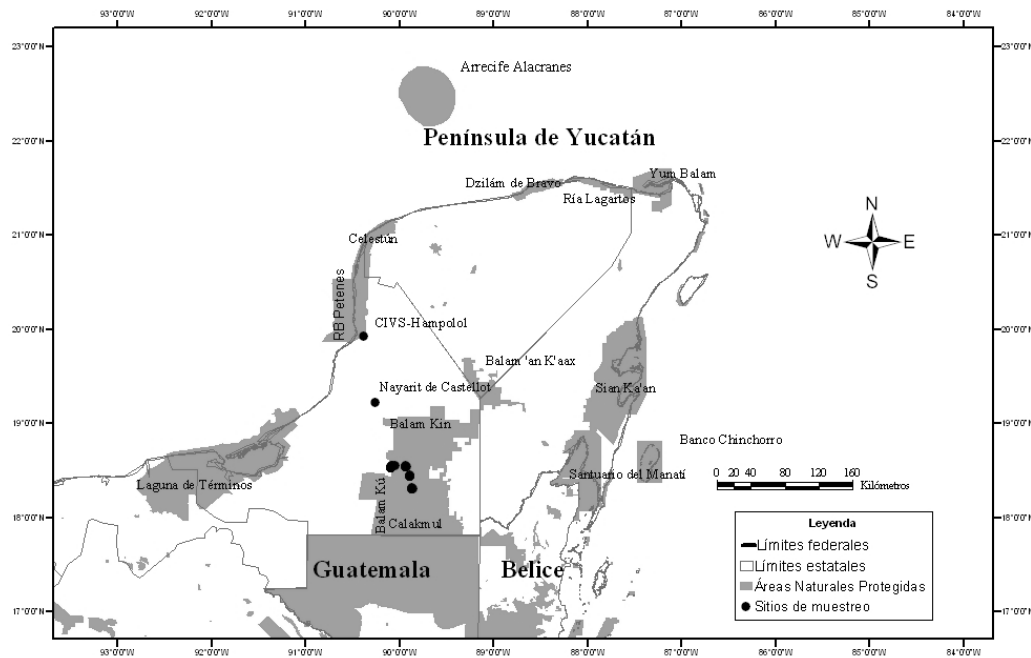


Figura 1. Ubicación de las tres áreas de estudio en el centro y sur del estado de Campeche, México.

escasas fuentes de agua permanente superficial, pero se dispone de aguadas temporales. En el sur de la zona hay serranías no mayores de 300 m de altitud (Gates *et al.*, 1999). El clima en la parte centro de esta área corresponde al subtipo cálido subhúmedo con humedad intermedia (Aw1; Flores y Espejel-Carvajal, 1994; Gunn y Folan, 1999). La precipitación de la cuenca de Calakmul es variable, sigue un patrón húmedo seco del Oeste al Este pero, generalmente, se caracteriza como seca (Gunn y Folan, 1999). La temperatura promedio anual fluctúa entre los 22.86 y 26.98 °C; mientras que la precipitación promedio anual varía entre los 894.2 y 1288.91. Dentro de esta área se seleccionaron tres sitios que se caracterizan por tener selva mediana subperennifolia (CSM) con tres estratos arbóreos (de 4 a 12 m, de 12 a 22 m y de 22 a 35 m), selva baja subcaducifolia (CSB) con tres estratos arbóreos con individuos menores a 15 m de altura (< 5, de 5 a 10 y de 10 a 15 m) y vegetación modificada (CCL) (Miranda, 1958; Flores y Espejel-Carvajal, 1994; Martínez y Galindo-Leal, 2002).

Muestreo

El trabajo de campo se efectuó en tres sitios a diferentes intervalos de tiempos: en NC de septiembre de 2000 a junio de 2001, Calakmul de agosto de 2002 a agosto de 2003 y en HAM de octubre de 2004 a noviembre de 2006. Para la captura de murciélagos se usaron redes de nylon abiertas antes del ocaso y expuestas de cinco a seis horas con revisiones cada 30 min. El número



de redes usadas en NC fue de 12 (2.5 x 12 m) por 10 noches; en Calakmul, seis redes (2.5 x 6 m) por 32 noches; y en HAM, seis redes (2.5 x 12 m) por 33 noches. No se efectuaron muestreos en periodos de luna llena o lluvia intensa.

Los murciélagos capturados fueron removidos de las redes y, antes de ser liberados, se les registró la masa corporal (usando un dinamómetro *Pesola* de 100 g y 300 g), edad relativa (los juveniles se distinguen de los adultos por el grado de osificación de las falanges; Anthony, 1988), periodo de captura, longitud del antebrazo (medido con un vernier con 0.5 mm de precisión), sexo (en machos basado en la presencia del pene, mientras que en las hembras por un par de pezones y una protuberancia púbica; Racey, 1988) y estado reproductivo (para hembras: preñadas, lactando o inactivas; para machos: con testículos abdominales o escrotados). Para detectar si las hembras se encontraban preñadas se tocó suavemente el abdomen, mientras que las hembras lactando se reconocieron por tener pezones alargados, sin pelos alrededor y secretar leche cuando se apretaban levemente (Racey, 1988).

Los murciélagos fueron identificados de acuerdo con Medellín *et al.* (1997), mientras que los hábitos alimenticios se basaron en Wetterer *et al.* (2000) y Van Cakenberghe *et al.* (2002). También clasificamos a las especies en categorías de tamaño, usando la longitud del antebrazo (Hutchinson, 1959), ya que ésta se encuentra correlacionada con la hilera maxilar de dientes (una medida del aparato masticador de muchas especies de murciélagos filostómidos; Fleming, 1991). Las categorías mantuvieron una relación aproximada de 1.25 mm.

Bioindicadores

Se definieron tres categorías de especies bioindicadoras de acuerdo con su abundancia local generalizada para toda su área de distribución (rara o abundante) y tolerancia al cambio del uso de suelo (sensible o insensible; Fenton *et al.*, 1992; Arita, 1993b; Medellín *et al.*, 2000; Schulze *et al.*, 2000; McKinney, 2002; Galindo-González, 2004); es decir, aquellas especies que habitan en áreas: 1) relativamente no modificadas y que, por naturaleza, son de baja abundancia local; 2) modificadas y con alta abundancia local y 3) tanto modificadas como conservadas, con abundancias relativas intermedias.

Análisis de resultados

Del muestreo de murciélagos se obtuvieron atributos ecológicos para cada sitio, tales como la riqueza de especies, la abundancia relativa, la diversidad y la equidad; mismos que fueron analizados para determinar cambios estructurales y temporales en los ensambles de murciélagos. Con el índice de Shannon se midió la diversidad de murciélagos para sitios y temporadas. Los índices fueron comparados entre sí mediante el uso de una *t*-Student modificada por Hutchenson (Zar, 1984; Baev y Penev, 1995).

Para el análisis de similitud entre los sitios, se utilizó el coeficiente de ligamiento simple con distancias euclidianas y para formar los grupos se empleó el promedio pareado no ponderado en el programa *Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System* versión 2.1 (Rohlf, 2000). Se usó el valor crítico de similitud de 66.66 para determinar diferencias faunísticas, es decir,

separación de grupos o faunas (Sánchez y López, 1988). Es importante mencionar que el índice es sensible a cambios de la composición faunística, es cero cuando no se comparten taxa y toma valores diferentes a éste conforme se comparten taxa.

La representatividad de los ensambles de murciélagos fue evaluada con la curva de acumulación (Díaz-Francés y Soberón, 2005). El esfuerzo de captura se midió de acuerdo con Medellín (1993), empleándose la fórmula $EC = \sum (M \cdot H)_i$, donde M es el total de metros red (sumando los de cada noche), H es el total de horas trabajadas por cada i - visita, modificado por Chávez y Ceballos (2001) para expresarlo en metros cuadrados de red por hora. Las categorías de abundancia de los murciélagos fueron determinadas arbitrariamente para toda la muestra: muy abundantes (> 100 individuos), abundantes (45 a 100), comunes (10-45) y no comunes (< 10).

Se usó la prueba estadística G para determinar si hubo asociación de los murciélagos a sitios con presencia de cuerpos de agua (Krebs, 1999). Esta prueba es menos conocida, pero tiene mejor potencia que χ^2 (Zar, 1984). Para este análisis se consideró que tres de los cinco sitios estuvieron cerca de algún cuerpo de agua superficial, cuya vegetación original fue una selva mediana: NC y HAM presentaron ambientes modificados antrópicamente y uno de los sitios de Calakmul es un ambiente conservado. Además, se realizó un análisis de dos vías para probar diferencias espacio-temporales en la diversidad, considerando la presencia de cuerpos de agua superficiales y el estado de conservación de los sitios y se usó la prueba de Tukey para comparaciones paralelas múltiples para determinar en dónde se dieron las diferencias (Krebs, 1999).

RESULTADOS

Curva de acumulación de especies

De los cinco sitios muestreados se encontró que en el CSB y en el HAM los datos observados se ajustaron mejor al modelo de Clench de acuerdo al programa *Species Accumulation Functions* (Díaz-Francés y Soberón, 2005; parámetros ajustados $a = 7.5$, $b = 0.69$; error de correlación $\rho = 0.94$; cociente de probabilidades $CP = 1$ y $a = 9.56$, $b = 0.42$, $\rho = 0.89$ y $CP = 1$, respectivamente). Mientras que los datos observados de los tres sitios restantes, todos en Calakmul, se ajustan mejor al modelo logarítmico que no muestra una asíntota. Así, para el CCL se tiene que $a = 98.09$, $b = 0.51$, $\rho = 0.79$ y $CP = 1$; para el CSM $a = 47.64$, $b = 0.82$, $\rho = 0.73$, $CP = 1$ y para el NC $a = 9.62$, $b = 0.18$, $\rho = 0.27$ y $CP = 1$ (Fig. 2).

Diversidad y similitud quiroptero-faunística

Se muestrearon en total 96 noches invirtiendo en promedio 17406 ± 10677 ($\pm$ sd) m^2rh por sitio (Cuadro 1). Con esos muestreos se capturaron 1911 murciélagos de 29 especies y siete familias, Phyllostomidae fue la más rica con 17 (Fig. 3).

Debido a que NC es más diverso y equitativo en murciélagos ($H' = 2.19$ y $E = 0.79$; Cuadro 1), en el análisis de similitud se relaciona con otros sitios, mientras que HAM, con el uso del valor

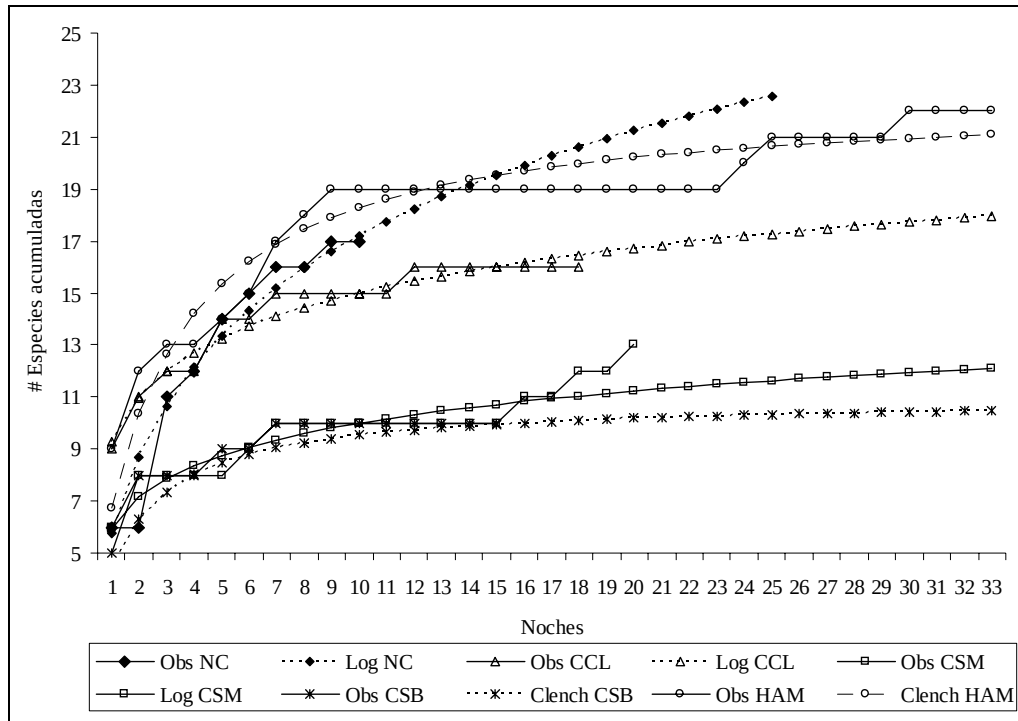


Figura 2. Curvas de acumulación de especies para cinco sitios de muestreo en el centro y sur de Campeche. Las líneas continuas corresponden a los datos observados, mientras que las líneas discontinuas corresponden a los modelos mejor ajustados. Abreviaturas: Registros observados (Obs), modelo logarítmico (Log), modelo de Clench (Clench), selva mediana modificada de Nayarit de Castellot (NC), selva mediana modificada de Hampolol (HAM), selva mediana de Calakmul (CSM), selva baja de Calakmul (CSB) y claro de Calakmul (CCL).

Cuadro 1. Esfuerzo de captura de murciélagos con el uso de redes en cinco sitios en Campeche. Abreviaturas: Selva mediana subperennifolia (SMSP), selva baja subcaducifolia (SBSC) y selva mediana subcaducifolia (SMSC).

	Nayarit de Castellot		Calakmul		Hampolol
Período de estudio	Sep 2000 - Jun 2001		Feb 2003 - Ene 2004		Oct 2004 - Ene 2006
Hábitat	SMSP	SMSP	SBSC	Claro	SMSC
Noches	10	20	15	18	33
Metros ² * red	360	90	90	90	180
Horas	50	140	105	126	198
EC = m ² rh	18000	12600	9450	11340	35640
Núm. murciélagos	297	228	120	231	1035
Núm. especies	17	13	10	16	22
H'	2.19	1.8	1.72	1.89	2.13
E	0.79	0.7	0.75	0.68	0.69

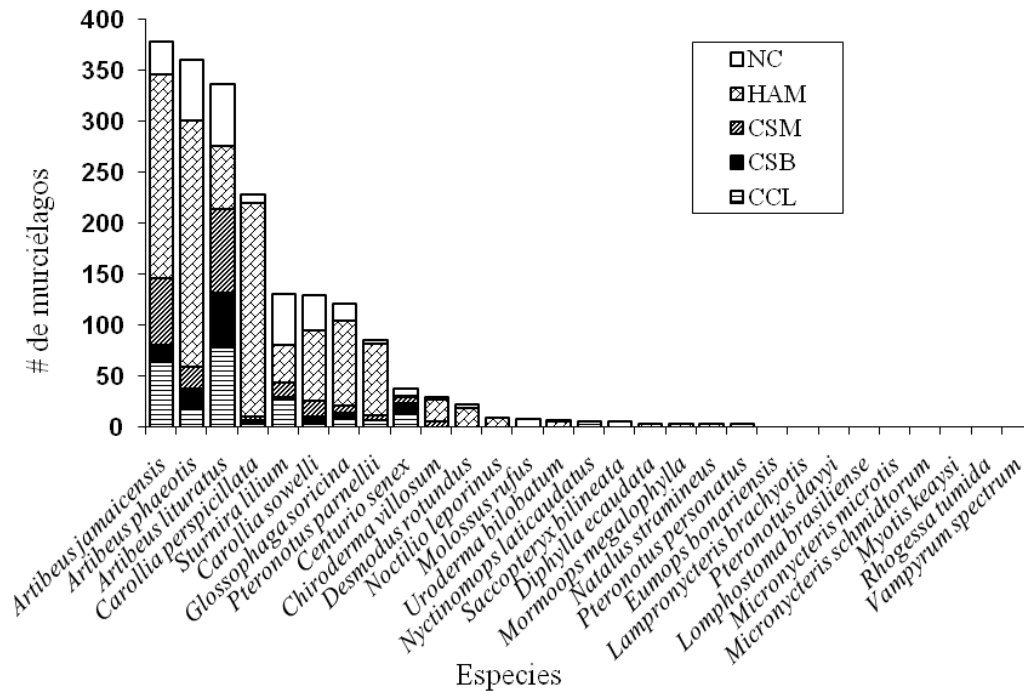


Figura 3. Abundancia de especies de murciélagos en el centro y sur de Campeche, México. Abreviaturas: ver Fig. 2.

crítico de similitud de 0.66, se separa significativamente del resto de los sitios (Fig. 4). En un segundo grupo, los sitios de ambientes selváticos (CSB y CSM) estuvieron más relacionados entre sí que los de modificados (CCL y NC). Además, se encontraron diferencias significativas en la diversidad entre HAM y los sitios con selvas en Calakmul ($H'_{HAM} = 2.13$ versus $H'_{CSB} = 1.72$, $t = 4.35$, g.l. = 479, $P < 0.001$; $H'_{HAM} = 2.13$ versus $H'_{CSM} = 1.18$, $t = 4.41$, g.l. = 906, $P < 0.001$), entre NC y los tres sitios en Calakmul ($H'_{NC} = 2.19$ versus $H'_{CCL} = 1.89$, $t = 3.39$, g.l. = 772, $P < 0.001$; $H'_{NC} = 2.19$ versus $H'_{CSB} = 1.72$, $t = 4.59$, g.l. = 460, $P < 0.001$; $H'_{NC} = 2.19$ versus $H'_{CSM} = 1.8$, $t = 4.59$, g.l. = 741, $P < 0.001$).

En cuanto a la diversidad trófica se encontraron 15 especies insectívoras, nueve frugívoras, dos carnívoras (una de ellas exclusivamente piscívora), dos sanguinívoras y una nectarívora. Sin embargo, el grupo trófico mejor representado fue el de los frugívoros con 1,632 individuos (Cuadro 2). Adicionalmente, el ensamble de murciélagos fue dividido en siete clases de tamaño, de las cuales la III presentó mayor riqueza con 10 especies, seguido por las clases II y IV con siete cada una. Asimismo, los frugívoros y los insectívoros mostraron mayor variación intragrupal, cada uno con cuatro clases de tamaño (Cuadro 2).

Bioindicadores

De los 1911 murciélagos capturados, 93% de los individuos pertenecen a la familia

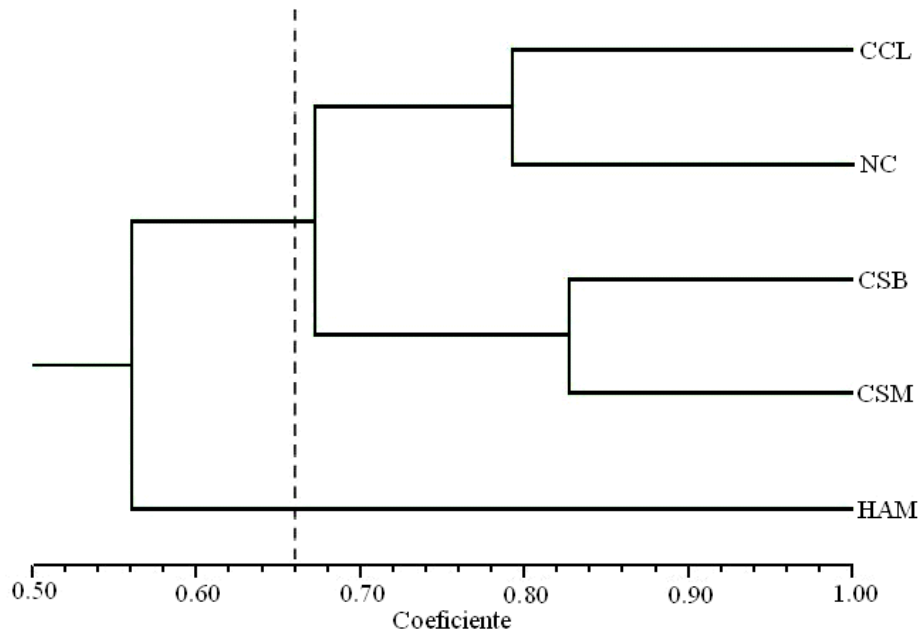


Figura 4. Dendrograma de similitud entre sitios muestreados en el centro y sur de Campeche. La línea discontinua corresponde al valor crítico propuesto por Sánchez y López (1988). Abreviaturas: ver Fig. 2.

Phyllostomidae y 7% a las familias Emballonuridae, Mormoopidae, Noctilionidae, Natalidae, Vespertilionidae y Molossidae. De Phyllostomidae, la subfamilia nectarívora Glossophaginae (121 individuos) y las frugívoras Stenodermatinae y Carolinae fueron las más abundantes (1275 y 357, respectivamente). Dentro de estas subfamilias, las especies más comunes e indicadoras de perturbación fueron *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. phaeotis* y *Carollia perspicillata*. Además, se encontraron pocos individuos de especies de murciélagos sensibles a la perturbación; entre los que se encuentran a *Vampyrus spectrum*, *Lamproncycteris brachyotis*, *Micronycteris schmidtorum* y *Lophostoma brasiliense* (Fig. 2).

Los ensambles de murciélagos en Campeche presentaron 21% de su quiroptero fauna asociada con ambientes conservados, mientras que 79% corresponde a especies relacionadas con ambientes perturbados (e.g. HAM y NC). Sin embargo, por cada sitio se encontró que las especies asociadas con ambientes perturbados fluctúan de 50 a 69% y las intermedias van de 27 a 40%. Solamente en dos sitios se encontraron especies de murciélagos consideradas asociadas con ambientes conservados, dos en CSM y cinco en HAM.

Variación espacio temporal de la diversidad

La quiroptero fauna de CSM y CSB difirieron estacionalmente con las quiroptero faunas de HAM y NC (CSB_{secas} versus HAM_{secas}; $t = 4.70$ g.l. = 240, $P < 0.001$; CSB_{secas} versus HAM_{lluvias}; $t = 4.26$ g.l. =

Cuadro 2. Abundancia por temporada, hábitos alimentarios y clases de tamaño de las especies de murciélagos capturados en cinco sitios en el centro y sur de Campeche. Las clases de tamaño fueron: I = 25-31.9, II = 32-39.9, III = 40-49.9, IV = 50-62.9, V = 63-78.9, VI = 79-98.9, VII = 99-123.99 mm. Abreviaturas: lluvias (LI), secas (S), claro de Calakmul (CLC), selva baja de Calakmul (CSB), selva mediana de Calakmul (CSM), selva mediana modificada de Hampolol (HAM), selva mediana modificada de Nayarit de Castellot (NC).

Especie	Hábito alimentario	Antebrazo (mm)	CLC		CSB		CSM		HAM		NC		Total
			LI	S	LI	S	LI	S	LI	S	LI	S	
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Frugívoro	58.93 ± 3.24 (IV)	56	8	9	7	47	19	170	29	15	17	377
<i>Artibeus phaeotis</i>	Frugívoro	38.78 ± 1.8 (II)	11	7	11	8	7	15	161	80	23	36	359
<i>Artibeus lituratus</i>	Frugívoro	63.84 ± 2.79 (V)	48	30	21	32	43	39	47	15	26	35	336
<i>Carollia perspicillata</i>	Frugívoro	43.82 ± 2.33 (III)	3		3	1	2	1	142	67	5	4	228
<i>Sturnira lilium</i>	Frugívoro	38.27 ± 2.6 (II)	20	7	1	1	12	3	23	13	19	31	130
<i>Carollia sowelli</i>	Frugívoro	40.15 ± 2.41 (III)	2	1	5	2	5	10	42	27	16	19	129
<i>Glossophaga soricina</i>	Nectarívoro	35.8 ± 2.11 (II)	7	1	6		6	1	41	42	7	10	121
<i>Pteronotus parnellii</i>	Insectívoro	55.5 ± 1.86 (IV)	6				5		43	28		3	85
<i>Centurio senex</i>	Frugívoro	42.72 ± 0.99 (III)	5	7	7	4	4	2	1			7	37
<i>Chiroderma villosum</i>	Frugívoro	46.22 ± 1.44 (III)	1				3	1	8	14	1	1	29
<i>Desmodus rotundus</i>	Sanguinívoro	57.48 ± 2.37 (IV)	1	1					11	5	3	1	22
<i>Noctilio leporinus</i>	Carnívoro	86.36 ± 1.86 (VI)							7	2			9
<i>Molossus rufus</i>	Insectívoro	50.35 ± 2.46 (IV)	1								7		8
<i>Uroderma bilobatum</i>	Frugívoro	44.23 ± 1.14 (III)							4	1		2	7
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	Insectívoro	42 ± 1.42 (III)	3	2									5
<i>Saccopteryx bilineata</i>	Insectívoro	44.12 ± 2.13 (III)									3	2	5
<i>Diphylla ecaudata</i>	Sanguinívoro	51.9 ± 0.14 (IV)				1	1		1				3
<i>Mormoops megalophylla</i>	Insectívoro	54.1 ± 1.91 (IV)	1						2				3
<i>Natalus stramineus</i>	Insectívoro	36.5 ± 2.12 (II)							1	2			3
<i>Pteronotus personatus</i>	Insectívoro	40.9 ± 0.14 (III)		1							2		3
<i>Eumops bonariensis</i>	Insectívoro	51.2 ± 0.99 (IV)										2	2
<i>Lamproncycteris brachyotis</i>	Insectívoro	41 ± 0 (III)					1		1				2
<i>Pteronotus davyi</i>	Insectívoro	43.15 ± 1.66 (III)	1							1			2
<i>Lophostoma brasiliense</i>	Insectívoro	33.5 (II)							1				1
<i>Micronycteris microtis</i>	Insectívoro	35 (II)							1				1
<i>Micronycteris schmidtorum</i>	Insectívoro	34 (II)							1				1
<i>Myotis keaysi</i>	Insectívoro	31.5 (I)				1							1
<i>Rhogessa tumida</i>	Insectívoro	25.5 (I)								1			1
<i>Vampyrus spectrum</i>	Carnívoro	109 (VII)					1						1
TOTAL			166	65	63	57	137	91	708	327	127	170	1911

240 $P < 0.001$; CSB_{secas} versus $NC_{lluvias}$; $t = 4.59$, g.l. = 237, $P < 0.001$; CSB_{secas} versus NC_{secas} ; $t = 4.31$, g.l. = 237, $P < 0.001$; CSM_{secas} versus HAM_{secas} ; $t = 4.15$, g.l. = 439, $P < 0.001$; $HAM_{lluvias}$ versus CSM_{secas} ; $t = 3.49$, g.l. = 446, $P < 0.001$; NC_{secas} versus CSM_{secas} ; $t = 3.48$, g.l. = 382, $P < 0.001$; $NC_{lluvias}$ versus CSM_{secas} ; $t = 3.9$, g.l. = 370, $P < 0.001$). Sin embargo, CSM y CSB no presentaron diferencias temporales en la diversidad quiropterofaunística (CSB_{secas} versus CSM_{secas} , $t = 1.83$, g.l. = 225, $P > 0.05$; CSB_{secas} versus $CSM_{lluvias}$, $t = 2.01$, g.l. = 215, $P > 0.05$; $CSB_{lluvias}$ versus CSM_{secas} , $t = 1.11$, g.l. = 136, $P > 0.2$; $CSB_{lluvias}$ versus CSM_{lluvia} , $t = 0.67$, g.l. = 104, $P > 0.5$); tampoco se encontraron diferencias en la diversidad de murciélagos entre HAM y NC ($HAM_{lluvias}$ versus $NC_{lluvias}$, $t = 1.25$, g.l. = 52.4, $P > 0.2$; $HAM_{lluvias}$ versus NC_{secas} , $t = 0.63$, g.l. = 63.6, $P > 0.5$; HAM_{secas} versus $NC_{lluvias}$, $t = 0.14$, g.l. = 121, $P > 0.5$; HAM_{secas} versus NC_{secas} , $t = 0.42$, g.l. = 145, $P > 0.5$).

Patrones reproductivos

El 42.2% de los 1911 murciélagos capturados de 18 especies mostraron evidencias reproductivas (94 hembras lactando, 122 postlactantes, 157 preñadas y 433 machos con testículos escrotados; Apéndice 2). Para las especies más representativas (*A. jamaicensis*, *A. lituratus*, *A. phaeotis* y *C. perspicillata*, con más de 200 individuos) se encontraron dos periodos reproductivos: 1) etapa de transición a finales de la temporada de secas y principio de la temporada de lluvias (marzo-junio) y 2) a finales de la temporada de lluvias (octubre). En la primera etapa reproductiva se encontraron que las cuatro especies de murciélagos más representativas mostraron 56 hembras preñadas, 62 lactando y 162 machos con testículos escrotados y 117 subadultos. En la segunda etapa reproductiva se registraron 19 hembras postlactantes, 79 machos con testículos escrotados y 38 subadultos (Fig. 5).

Ensamblajes de murciélagos versus cuerpos de agua superficiales y perturbación del hábitat

La abundancia de murciélagos fue significativamente mayor en los sitios con cuerpos de agua (1,428 individuos) que sin cuerpos de agua (483; $t = 2.94$, g.l. = 10, $P = 0.015$). Además, en los sitios perturbados y con presencia de agua se registraron más individuos (1332) que en los conservados con agua (252). De esta manera, tanto la presencia de agua como la perturbación influyen sinérgicamente en la diversidad de los ensamblajes de murciélagos ($F_{1,11} = 11.09$, $P =$

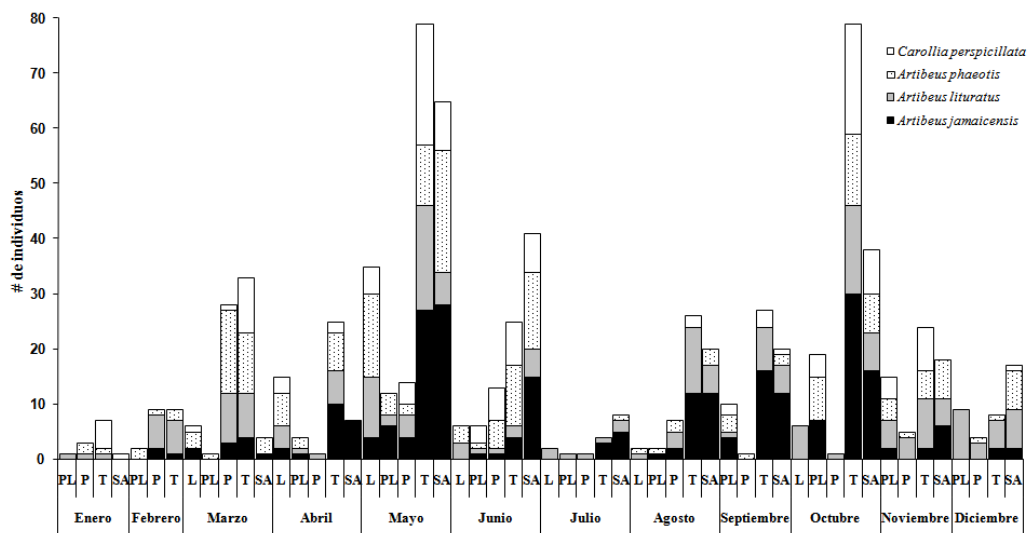


Figura 5. Evidencias reproductivas en cuatro especies de murciélagos del centro y sur de Campeche. Abreviaturas: hembra lactando (L), hembra postlactante (PL), hembra preñada (P), machos con testículos escrotados (T) y subadultos (SA).

0.007); se encontraron diferencias al comparar los sitios perturbados con cuerpos de agua contra los perturbados sin cuerpo de agua ($q = 5.73$, $P < 0.05$) y contra los sitios conservados con y sin agua ($q = 5.63$, $P < 0.05$ y $q = 7.75$, $P < 0.05$, respectivamente). Además, se hallaron diferencias significativas en el uso, por parte de los murciélagos, de los sitios con cuerpos de agua (1,428 individuos) *versus* sin cuerpos de agua (483; $t = 2.94$, g.l. = 10, $P = 0.015$). Por otra parte, las 11 especies de murciélagos mejor representadas mostraron preferencia por hábitats con cuerpos de agua (Cuadro 3).

DISCUSIÓN

Curva de acumulación de especies

De los cinco sitios muestreados se encontró que en dos (CSB y HAM), los datos observados rebasan en un tiempo más corto al número de especies, predicho por el mejor modelo que fue el de Clench, aunque después de 100 noches de muestreo rebasen los valores observados; como sucede en HAM donde se registraron 22 especies desde la 33ª noche y el modelo calculó un total de 23 especies en la 150ª noche. Estos resultados indican que los sitios fueron bien muestreados, mientras que para CCL, NC y CSM el mejor modelo fue el logarítmico, cuya curva predice la posibilidad de encontrar nuevos registros. Algo interesante es que los sitios como los claros y las selvas de Calakmul recibieron el mismo esfuerzo de muestreo, pero no se ajustaron al mismo modelo. Los tres sitios están inmersos en condiciones diferentes (NC se encuentra en una matriz de agrosistemas, CCL está rodeado por selva y CSM está inmerso en un continuo de vegetación), lo que propicia el recambio de especies, por lo cual no se llegó a una asíntota. Esto es análogo a lo mencionado por Díaz-Francés y Soberón (2005) que consideran al modelo logarítmico como útil para describir situaciones donde los taxa son pobremente conocidos.

Por otro lado, en cada sitio los datos observados formaron una línea en escalera que representa cambios súbitos en el número de especies. Los escalones coinciden con cambios en las estaciones, principalmente entre el periodo de lluvias y secas. Aunque otros autores, como Scheiner (2003), refieren este cambio al incremento del esfuerzo de captura o al muestreo realizado en los límites con un nuevo hábitat, esto no se aplicó a nuestro estudio porque se hizo el mismo esfuerzo de muestreo y no cambiamos de sitios. Además, algunas especies de murciélagos como *Lophostoma evotis*, *Mimon cozumelae*, *M. crenulatum*, *Chrotopterus auritus*, *Eptesicus furinalis*, *Rhogeessa tumida*, *Lasiurus ega*, *Bauerus dubiaquercus* y *Eumops underwoodi*, entre otras, fueron capturadas en muestreos esporádicos principalmente en la zona de Calakmul. Por ello, esperamos encontrar más especies de murciélagos en futuros muestreos.

Diversidad y similitud quiropterofaunística

De las siete familias de murciélagos registradas en la zona de estudio, los filostómidos fueron los más abundantes con 93% del total de capturas (1911 individuos) con 17 especies. A pesar de que el mayor número de noches muestreadas, en conjunto, lo tienen los sitios de Calakmul (53), el

Cuadro 3. Análisis de la preferencia de hábitat por murciélagos relacionados a sitios con o sin cuerpos de agua en el centro y sur de Campeche. El análisis se realizó sólo para aquellas especies que estuvieron representadas con más de 20 murciélagos. Categorías de significancia: significativo de 0.05 a 0.01 (*), medianamente significativo 0.01 a 0.001 (**) y altamente significativo < 0.001 (***), para todo los casos los g.l. = 1.

Especie	Abundancia	w_i	B_i	G	P	Significancia
<i>Desmodus rotundus</i>						
Con agua	20	1.82	0.91	17.09	0.0001	***
Sin agua	2	0.19	0.09			
<i>Centurio senex</i>						
Con agua	12	0.65	0.32	4.67	0.029	*
Sin agua	25	1.35	0.68			
<i>Chiroderma villosum</i>						
Con agua	26	1.79	0.9	20.91	0.0000	***
Sin agua	3	0.21	0.1			
<i>Pteronotus parnellii</i>						
Con agua	79	1.86	0.93	74.46	0.0000	***
Sin agua	6	0.14	0.07			
<i>Sturnira lilium</i>						
Con agua	95	1.46	0.73	28.77	0.0000	***
Sin agua	35	0.54	0.27			
<i>Glossophaga soricina</i>						
Con agua	100	1.65	0.83	56.06	0.0000	***
Sin agua	21	0.35	0.17			
<i>Carollia sowelli</i>						
Con agua	117	1.81	0.91	98.99	0.0000	***
Sin agua	12	0.19	0.09			
<i>Artibeus lituratus</i>						
Con agua	145	0.86	0.43	6.32	0.0116	*
Sin agua	191	1.14	0.57			
<i>Carollia perspicillata</i>						
Con agua	219	1.92	0.96	240.26	0.0000	***
Sin agua	9	0.08	0.04			
<i>Artibeus jamaicensis</i>						
Con agua	257	1.36	0.68	50.94	0.0000	***
Sin agua	120	0.64	0.32			
<i>Artibeus phaeotis</i>						
Con agua	313	1.74	0.87	222.81	0.0000	***
Sin agua	46	0.26	0.13			

mayor número de capturas (1035) y, a la vez de especies, se dio en HAM (22). Sin embargo, NC presentó la mayor diversidad (2.19) y equidad de murciélagos (0.79). Por otra parte, comparando los sitios conservados, se obtuvo que las selvas de Calakmul presentaron valores de diversidad bajos (1.8 y 1.72) y equidad alta (0.7 y 0.75), en comparación con Hampolol (2.13 y 0.69, respectivamente).

En varios estudios se ha demostrado la influencia de la heterogeneidad ambiental sobre los patrones de riqueza de especies (e.g. Moreno y Halffter, 2000; Hurlbert, 2004; Ruggiero y Kitzberger, 2004), donde la diversidad gamma del paisaje resulta de la complementariedad de diferentes diversidades alfa (Moreno y Halffter, 2000). El patrón de la riqueza de especies de los taxa superiores de mamíferos de América responden de diferentes maneras debido al sinergismo entre la disponibilidad de energía y la heterogeneidad ambiental (Kerr y Packer, 1997; Ruggiero y Kitzberger, 2004). Por ejemplo, la riqueza de especies de murciélagos depende más de la energía que de la heterogeneidad (Ruggiero y Kitzberger, 2004). Además, esta relación sería más notable si se analizara a mayor escala espacial (heterogéneo) que local (homogéneo; Moreno y Halffter, 2000; Ruggiero y Kitzberger, 2004). En este estudio, la escala espacial considerada es heterogénea, aun cuando nuestra escala de análisis no es mayor, dado que los hábitat que caracterizan a los sitios son diversos (ambientes modificados, selvas bajas, selvas medinas, vegetación secundaria, áreas con cuerpos de agua y áreas con diferentes manejo de tierras, entre otras cosas). Los resultados de este estudio indican que los sitios con alguna influencia antrópica son más diversos (HAM y NC) que los conservados (CSM y CSB).

Los valores de diversidad sobre el ensamble de murciélagos para los diferentes ambientes en México son bastante fluctuantes, van desde 0.64 para asociación de dunas-manglares en Yucatán hasta 2.8 para la selva alta en Chiapas (Medellín, 1993; Cimé-Pool *et al.*, 2006). Basándose en lo anterior, nuestros datos de diversidad corresponden a valores intermedios; es decir, los valores de diversidad en ambientes modificados variaron de 1.89 a 2.19 y en ambientes conservados de 1.72 a 1.8.

El caso de la quiropteroфаuna de HAM es sobresaliente, ya que presenta un mayor número de especies exclusivas (seis) por lo que formó un grupo separado de los otros sitios en el análisis de similitud (Fig. 4). Esto puede deberse a características propias del sitio, que favorecen la reproducción de ciertas especies, como es el hecho de contar con un cuerpo de agua permanente y de origen ripario, el cual alberga un gran número de peces que son el principal elemento en la dieta de *Noctilio leporinus* (Brooke, 1994; Bordinon, 2006). Además, se ha documentado que los cuerpos de agua atraen a una gran variedad de insectos que son aporte alimenticio para muchos murciélagos insectívoros primarios, lo que explica la presencia de *Natalus stramineus*, *Rhogeessa tumida*, *Micronycteris schmidtorum*, *M. microtis* y *Lophostoma brasiliense* (García-Escalona, 2003). Este hecho se confirma con nuestros resultados, ya que las especies insectívoras presentaron mayor número de capturas en los sitios con cuerpos de agua.

El segundo grupo quiropteroфаunístico lo conforman los sitios con vegetación selvática de Calakmul y los sitios modificados NC y CCL. La quiropteroфаuna de NC está incluida en la de Calakmul. Sin embargo, existieron especies exclusivas para cada uno de ellos como *Nyctinomops laticaudatus*,



que sólo se registró para el CCL; *Myotis keaysi*, para CSB; *Vampyrum spectrum*; en CSM; y *Saccopteryx bilineata* y *Eumops bonariensis*, para NC. La mayoría de estas especies de murciélagos están asociadas con hábitats donde la vegetación está dominada por árboles altos y frondosos. Adicionalmente, en NC, *S. bilineata* también fue observada en grietas de una cañada pequeña.

Hay varias ideas expuestas sobre la diversificación ecológica en los diferentes tipos de ambientes. La mayoría de los murciélagos de ambientes templados explotan artrópodos, mientras que los de tropicales tienen hábitos alimenticios diversificados (Patterson *et al.*, 2003). En nuestra área de estudio se encontró que la quiropteroфаuna es diversificada en sus hábitos alimenticios, ya que contiene el mismo número de gremios de lugares tan diversos como la Lacandona, Chiapas (Medellín, 1993). También se ha documentado que los murciélagos frugívoros dominan las selvas neotropicales (Terborgh, 1986). De los cinco gremios tróficos, los frugívoros de las clases de tamaño II y III fueron dominantes. El tipo de frutos que estas especies dispersan son principalmente aquellos con muchas semillas pequeñas, de especies pioneras que ocurren en áreas perturbadas, aunque llegan a dispersar semillas de especies arbóreas de ambientes conservados (e.g. *Manilkara zapota*, *Pouteria campechiana*). Las clases de tamaño VI y VII están pobremente representados en nuestros ensambles y principalmente están asociados con ambientes conservados (e.g. *V. spectrum*, *N. leporinus*; Medellín *et al.*, 2000; Galindo-González, 2004).

Variación espacio temporal y patrones reproductivos

Los ensambles de organismos varían espacial y temporalmente. Esto puede estar influido por factores como la latitud, la altitud, el clima y la presión antrópica, entre otros, que frecuentemente reflejan los tipos de hábitats en un área dada. La asociación de los murciélagos con un tipo de hábitat es difícilmente comprendida cuando los murciélagos se mueven entre ellos o cambian de hábitats entre estaciones (Racey y Entwistle, 2003). Para este estudio se encontraron tres situaciones de cambio espacial en la abundancia de *A. lituratus*: 1) en la selva de Calakmul es la especie dominante, 2) en Nayarit de Castellot, que es un punto geográficamente intermedio, co-domina con *A. phaeotis*, y 3) en Hampolol está presente pero no domina. Una situación inversa ocurre con *A. phaeotis*: 1) en la selva de Calakmul está presente pero no domina, 2) en Nayarit de Castellot co-domina y 3) en Hampolol domina. Es decir, estos datos reflejan el cambio estructural en los ensambles de murciélagos asociados con diferentes condiciones de hábitat donde ocurre la dominancia y co-dominancias entre algunas especies.

Como en todos los mamíferos, los factores limitantes que determinan el patrón reproductivo son la disponibilidad del alimento, la lluvia y la temperatura; encontrándose correlación entre estas variables con el periodo de gestación y lactancia que permite a las hembras cubrir los gastos energéticos necesarios. Por el contrario, si el suplemento alimenticio no varía estacionalmente, los murciélagos se reproducen asincrónicamente como es el caso de los vampiros (Fleming *et al.*, 1972; Wilson, 1973; Heithaus *et al.*, 1975; Bonaccorso, 1979; McWilliam, 1982; Dinerstein, 1986; Iñiguez, 1993; Medellín, 1993; Racey y Entwistle, 2000). Basándose en lo anterior, los murciélagos neotropicales presentan dos patrones de reproducción: monoestro estacional y poliestro (estacional y asincrónico; Fleming *et al.*, 1972; Racey y Entwistle, 2000). En los sitios de Campeche,

las especies observadas con alguna evidencia de actividad reproductiva representaron 62% del total capturado.

Las evidencias reproductivas de los ensambles de murciélagos en Campeche reflejaron un comportamiento usualmente reportado para los murciélagos frugívoros, los cuales aprovechan las temporadas de lluvias para alimentar a sus crías, ya que es cuando suele abundar el alimento. Las hembras preñadas y lactando fueron más abundantes en la temporada de transición secas-lluvias, mientras que las postlactantes y los machos con testículos escrotados fueron más abundantes a finales de la temporada de lluvias. La generalidad para las especies con más registros de hembras preñadas y lactando determinó que *Artibeus lituratus*, *A. phaeotis* y *Carollia sowelli* son especies poliestras, mientras que *A. jamaicensis* y *C. perspicillata* fueron monoestros estacionales; todas ellas presentaron un pico principal en la temporada de transición secas-lluvias.

Ensambls de murciélagos *versus* cuerpos de agua superficiales

La fauna utiliza los sitios con aguadas como sitios de refugio (e.g. permanecer dentro del agua o en la vegetación circundante para evadir a los depredadores), de descanso, de caza, de forrajeo y áreas donde mitigan su sed (Rautenstrauch y Krausman, 1989; Kurta *et al.*, 1990; Aranda, 1994; Hernández-Betancourt, 1996; Mattson *et al.*, 1996; Ormsbee y McComb, 1998; Hernández-Huerta *et al.*, 2000; Naranjo, 2001; Kunz y Lumsden, 2003).

Para el caso de los murciélagos, se ha encontrado que algunas especies insectívoras forrajeen preferentemente sobre los cuerpos de agua o en las cercanías (Brigham, 1991; Bogdanowicz, 1994; Jaberg *et al.*, 1998). Además, los cuerpos de agua también son visitados para obtener diversos nutrientes como el calcio y sodio, principalmente durante la preñez y lactancia (Barclay, 1995).

En Campeche, los ensambles de murciélagos son más diversos en áreas con cuerpos de agua que en sitios sin agua superficial. De los dos gremios de murciélagos más abundantes se observó que las especies frugívoras están presentes en todos los sitios al igual que lo reportado por García-Escalona (2003). Sin embargo, nuestros resultados muestran que sus abundancias son significativamente mayores en sitios con cuerpos de agua que en sitios sin cuerpos de agua. Mientras que para las especies insectívoras, García-Escalona (2003) encontró, con registros acústicos, que siete de quince especies mostraron una fuerte asociación por los sitios con aguadas. Para nuestro caso, las densidades de especies insectívoras fueron muy bajas, por lo que no se pudieron someter a pruebas estadísticas, con excepción de *Pteronotus parnellii*, que se encontró con mayor abundancia en sitios con cuerpos de agua; este resultado coincide con el de la autora mencionada.

La combinación de nuestros resultados con los de García-Escalona (2003) indica que existen especies tanto frugívoras como insectívoras fuertemente asociadas con cuerpos de agua. Aunado a ello, existe una relación de la diversidad de murciélagos con el grado de perturbación de la vegetación circundante. Así, en nuestro trabajo encontramos que los sitios con vegetación perturbada y con cuerpos de agua fueron los más diversos. Adicionalmente, *S. lilium* y *A. phaeotis* fueron más abundantes en la vegetación adyacente a cuerpos de agua, que conectan con fragmentos de selva, sugiriendo la posible existencia de corredores entre cuerpos de agua (Galindo-González y Sosa, 2003).

Bioindicadores

Las especies bioindicadoras se pueden clasificar de acuerdo con su restricción al hábitat, amplitud de la distribución geográfica, abundancia y tolerancia al cambio de uso del suelo (Fenton *et al.*, 1992; Arita, 1993b; Medellín *et al.*, 2000; Schulze *et al.*, 2000; McKinney, 2002; Galindo-González, 2004). Sin embargo, para efectos de este trabajo no se consideraron ni la restricción al hábitat ni la amplitud de la distribución geográfica, dado que ninguna de las especies que ocurren en el estado de Campeche están restringidas al hábitat o tienen su amplitud geográfica reducida.

Las especies insensibles al cambio de uso del suelo y abundantes caracterizan a los ambientes modificados; mientras que las sensibles y raras caracterizan a los conservados (McKinney, 2002). Por ejemplo, *Sturnira lilium*, *C. perspicillata* y *A. phaeotis* han sido capturadas con mayor frecuencia en sitios fragmentados que en bosques continuos, por lo que han fungido como indicadores de perturbación. Por el contrario, los miembros de la subfamilia Phyllostominae han sido registrados con mayor abundancia en bosques continuos que en los fragmentos, razón por la cual, especies como *Vampyrus spectrum* son excelentes indicadores de la conservación del hábitat (Fenton *et al.*, 1992; Medellín *et al.*, 2000; Schulze *et al.*, 2000).

Schulze *et al.* (2000) reportan a *S. lilium* y *C. perspicillata* en ambientes perturbados, concluyendo que son dos de los mejores indicadores de la perturbación del hábitat. Estas especies registraron sus mayores abundancias en Hampolol y Nayarit de Castellot. Ambas estuvieron coexistiendo en los cinco sitios muestreados como lo reportado en otros estudios (Fleming *et al.*, 1972; Bonaccorso, 1979; Marinho-Filho, 1991). Sin embargo, sus abundancias variaron de tres individuos en el claro de Calakmul a 69 en la selva mediana de Hampolol para *S. lilium*, mientras que para *C. perspicillata* varió de tres individuos en el claro y la selva mediana de Calakmul a 209 en la selva mediana de Hampolol.

Los sitios con baja o nula perturbación presentan especies características de sitios conservados y las abundancias de las especies indicadoras de perturbación son bajas o intermedias. Por ejemplo, la selva mediana de Calakmul alberga a *V. spectrum* y también a *Lophostoma evotis*, *Chrotopetrus auritus* y *Eumops underwoodi* (registrados en otros muestreos ajenos a este estudio) que son especies indicadoras de ambientes conservados (Arita, 1993b; Medellín *et al.*, 2000). Mientras que *Carollia perspicillata* y *Glossophaga soricina* que son indicadoras de perturbación se encuentran en baja abundancia. Sin embargo, esta asignación de bioindicadores debe ser tomado con cautela porque algunas especies asociadas con ambientes conservados han sido encontradas en otras regiones fuera de México en ambientes perturbados pero en bajas abundancias (e.g. *C. auritus* ha sido capturado en áreas perturbadas de América del Sur con bajas abundancias; Wilson *et al.*, 1996).

Con base en la presencia de bioindicadores, se encontró que los ambientes modificados (NC y CCL) presentaron mayor abundancia de especies indicadoras de perturbación. Sin embargo, la delimitación entre sitios conservados y perturbados fue difusa principalmente en sitios donde interactúan especies de ambas condiciones. Por ejemplo, HAM alberga especies dominantes como *C. perspicillata* y *A. jamaicensis*, que son consideradas de ambientes modificados (Medellín *et al.*, 2000; Schulze *et al.*, 2000), y especies raras como *Noctilio leporinus*, *Lamproncycteris*



brachyotis, *Lophostoma brasiliense* y *Micronycteris schmidtorum* que son indicadoras de ambientes conservados (Fenton *et al.*, 1992; Arita 1993b; Galindo-González, 2004).

CONCLUSIONES

Las técnicas de muestreo disponibles para murciélagos como los detectores de sonido, trampas de arpa, cortinas de redes y búsqueda de refugio deben combinarse para generar un listado completo. Todas ellas están sesgadas a ciertos grupos. Por ejemplo, el uso de redes de niebla nos permitió tener capturas altas de filostómidos; mientras que los detectores de sonidos difícilmente registran sonidos producidos por miembros de esta familia como lo demostró García-Escalona (2003). Por lo anterior, nuestros datos están sesgados hacia las especies que son atrapables en redes de niebla a ras de suelo. Además, se sugiere intensificar el monitoreo de las poblaciones de murciélagos mediante el muestreo estandarizado con el uso de diferentes técnicas, de tal manera que podamos comparar y priorizar sitios multiespecíficos y de alta abundancia relacionados con la calidad del hábitat.

La restricción de una especie exclusiva a un ambiente no es clara, sobre todo en ambientes perturbados donde la estacionalidad puede influir en su presencia y abundancia. Además, hay sitios con características del paisaje que los diferencian. Por ejemplo, Nayarit de Castellot y Hampolol son sitios perturbados. El primero está inmerso en una matriz de sistemas agrarios, mientras que el segundo se encuentra en un mosaico de vegetación secundaria, fragmentos de vegetación conservada, pequeños sembradíos y rancherías. Debido a esta heterogeneidad ambiental se les asocia con alta diversidad. Por el contrario, en aquellos sitios incluidos en una matriz de bosque continuo como Calakmul que contienen especies intolerantes a los cambios del uso del suelo como *V. spectrum*, se les relaciona con baja diversidad. Por lo anterior, estos datos deben ser tomados con cautela porque el análisis no incluyó una escala espacial mayor (diversidad gamma).

La dominancia de especies frugívoras es uno de los aspectos más documentados sobre la quiropteroфаuna neotropical. Sin embargo, cada sitio de estudio presenta condiciones únicas que conllevan a la variación de la estructura de la comunidad en tiempo y espacio donde la dominancia de las especies cambia. Por ejemplo, en el sitio modificado de Calakmul con estratos de vegetación pobremente definidos, la especie dominante fue *A. lituratus*, mientras que en el sitio modificado de Hampolol, con estratos de vegetación definidos, la especie dominante fue *C. perspicillata*. Aunado a estas diferencias la diversidad también varió, siendo las selvas modificadas las que presentaron los mayores valores de diversidad. Además, entre los sitios con perturbación, aquellos que contenían una fuente de agua fueron los más diversos.

Los ensambles de murciélagos de Campeche presentaron los patrones reproductivos conocidos para los murciélagos neotropicales, monoestro estacional y poliestro. Además, sincronizan su temporada reproductiva (presencia de hembras preñadas) en los últimos meses de la temporada seca, pariendo a principios o mediados de lluvias, cuando el alimento suele ser más abundante.

De este estudio se derivan dos conclusiones generales para los ensambles de murciélagos de



Campeche: 1) ensambles asociados con sitios con presencia de agua y con algún grado de perturbación, los cuales presentaron mayor presencia de individuos reproductivamente activos y especies adaptables a cambios de uso de suelo y 2) ensambles asociados con sitios con mayor cobertura boscosa sin fuente cercana de agua superficial, los cuales presentaron baja diversidad, bajo número de individuos reproductivos y presencia de especies sensibles a la perturbación humana. Sin embargo, la diversidad trófica no está asociada con alguna dinámica en particular.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a las siguientes organizaciones, las cuales proporcionaron apoyo financiero y ayuda logística para realizar el trabajo de campo: al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT, Becas: 60371, 21467); al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, Fundación Pablo García (Beca: 848/01); a la Facultad de Ciencias Químico Biológicas de la Universidad Autónoma de Campeche (FCQB-UAC); al Centro de Estudios para la conservación e Investigación de la Vida Silvestre de Hampolol, Campeche (CEDESU-UAC); a la Dirección de la Reserva de la Biosfera Calakmul; al Instituto Nacional de Antropología e Historia de Campeche; y a las autoridades del municipio de Calakmul y de los ejidos Conhuás e Xbonil. Los permisos científicos fueron proporcionados por la Dirección General de Vida Silvestre-SEMARNAT. Esta investigación es una contribución del Programa para la Conservación de los Murciélagos Mexicanos, BIOCONCIENCIA y *Wildlife Trust Alliance*. Diego Martínez Kú y dos revisores anónimos contribuyeron con valiosos comentarios para la mejora de este manuscrito. Finalmente, agradecemos el apoyo logístico de estudiantes de la Facultad de Ciencias Químico Biológicas de la UAC, particularmente a L. Interián, A. López, A. Canul, D. Martínez y S. Pérez.

LITERATURA CITADA

- Anthony, E. L. P. 1988. Age determination in bats. Pp. 47-57, in *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Kunz, T. H., ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, DC.
- Aranda, M. 1994. Hábitos alimentarios del jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche. Pp. 231-238, in *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México* (Medellín, R. A. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología A.C. México, DF.
- Arita, H. T. 1993a. Riqueza de especies de la mastofauna de México. Pp. 109-125, in *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México* (Medellín, R. A. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, AC. México, DF.
- Arita, H. T. 1993b. Rarity in Neotropical bats: correlations with phylogeny, diet, and body mass. *Ecological Application*, 3:506-517.
- Baev, P. y L. Penev. 1995. BIODIV. Program for Calculating Biological Diversity Parameters, Simi-

- larity, Niche Overlap, and Cluster Analysis Version 5.1. Pensoft. Sofía, Moscow.
- Barclay, R. M. R. 1995. Does energy or calcium availability constrain reproduction in bats? *Symposia of the Zoological Society of London*, 67:245-258.
- Bogdanowicz, W. 1994. *Myotis daubentonii*. *Mammalian Species*, 475:1-9.
- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in Panamanian bat community. *Bulletin Florida State Museum Biological of Science*, 4:359-408.
- Bordignon, M. O. 2006. Diet of the fishing bat *Noctilio leporinus* (Linnaeus) (Mammalia, Chiroptera) in a mangrove area of southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23:256-260.
- Brigham, R. M. 1991. Flexibility in foraging and roosting behavior by the big brown bat (*Eptesicus fuscus*). *Canadian Journal of Zoology*, 69:117-121.
- Briones-Salas, V. Sánchez-Cordero y A. Santos-Moreno. 2005. Diversidad de murciélagos en un gradiente altitudinal de la Sierra Mazateca, Oaxaca, México. Pp. 67-76, in *Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa* (Sánchez-Cordero, V. y R. A. Medellín, eds.). Instituto de Biología-Instituto de Ecología-UNAM/CONABIO. México, DF.
- Brooke, A. P. 1994. Diet of the fishing bat, *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae). *Journal of Mammalogy*, 75:212-218.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y R. A. Medellín. 2002. The mammals of Mexico: composition, distribution, and conservation status. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*, 218:1-27.
- Chávez, J. C. y G. Ceballos. 2001. Diversidad y abundancia de murciélagos en selvas secas de estacionalidad contrastante en el oeste de México. *Revista Mexicana de Mastozología*, 5:27-45.
- Cimé-Pool, J. A., J. B. Chablé-Santos, J. E. Sosa-Escalante y S. F. Hernández-Betancourt. 2006. Quirópteros y pequeños roedores de la Reserva de la Biosfera Ría Celestún, Yucatán, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 22:127-131.
- Díaz-Francis, E. y J. Soberón. 2005. Statistical estimation and model selection of species. Accumulation functions. *Conservation Biology*, 19:569-573.
- Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*, 18:307-318.
- Eisenberg, J. F. y R. W. Thorington. 1973. A preliminary analysis of a Neotropical mammals fauna. *Biotropica*, 5:150-161.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y D. Meritt Jr. 1993. Bat Species Richness and Abundance in Tropical Rain Forest Fragments and in Agricultural Habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*, 24:94-102.
- Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Mereriman, M. K. Obrist, D. M. Syme y B. Adkins. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica*, 24:440-446.
- Findley, J. S., Jr. 1993. *Bats, a community perspective*. Cambridge University Press.
- Fleming, T. H. 1975. The role of small mammals in tropical ecosystems. Pp. 269-298. in *Small*

- mammals: Their productivity and population dynamics*, IBP. Vol. 5. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fleming, T. H. 1991. The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 72:493-501.
- Fleming, T. H. 1993. Plant-visiting bats. *American Science*, 81:460-467.
- Fleming, T. H., E. T. Hooper y D. E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movements patterns. *Ecology*, 53:555-569.
- Flores, J. S. e I. Espejel-Carvajal. 1994. *Tipos de vegetación de la Península de Yucatán*. Etnoflora Yucatanense. Universidad Autónoma de Yucatán, Sostenibilidad Maya. Fascículo 3:1-135.
- Galindo-González, J. y V. Sosa. 2003. Frugivorous bats in isolated trees and riparian vegetation associated with human-made pastures in a fragmented tropical landscape. *The Southwestern Naturalist*, 48:579-589.
- Galindo-González, J. 2004. Clasificación de los murciélagos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 20:239-243.
- García-Escalona, M. 2003. El papel ecológico de las aguadas para murciélagos insectívoros en un bosque tropical subhúmedo. Tesis de maestría. ECOSUR-Chetumal.
- García-Gil, G., I. March Mifsut y M. A. Castillo Santiago. 2001. Transformación de la vegetación por cambio de uso de suelo en la Reserva de la Biosfera Calakmul. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, 46:45-57.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. Pp. 293-350, in *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae* (Baker, R. J., J. K. Jones Jr. y D. C. Carter, eds.). Part 11. Special Publications, The Museum, Texas Tech Univ. núm. 13.
- Gates, M., W. J. Folan y M. C. Sánchez G. 1999. Introducción. Pp. 13-17, in *Naturaleza y cultura en Calakmul, Campeche* (Folan, W. J., M. C. Sánchez y J. M. García, coords.). Centro de Investigaciones Históricas y Sociales-Universidad Autónoma de Campeche. México.
- Graham, G. L. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy*, 64:559-571.
- Gunn, J. D. y W. J. Folan. 1999. Clima actual. Pp. 19-30, in *Naturaleza y cultura en Calakmul, Campeche* (Folan, W. J., M. C. Sánchez y J. M. García, coords.). Centro de Investigaciones Históricas y Sociales-Universidad Autónoma de Campeche. México.
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming y P. A. Opler. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56:481-854.
- Hernández-Betancourt, S., V. Sánchez-Cordero, J. Sosa-Escalante y A. Segovia. 1996. *viii Lista anotada de los mamíferos terrestres de la Reserva de Dzilam, Yucatán, México*. UNAM. México.
- Hernández-Huerta, A., V. J. Sosa, J. M. Aranda y J. Bello. 2000. Noteworthy records of small mammals- from the Calakmul biosphere reserve in the Yucatan Peninsula, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 45:340-344.
- Hurlbert, A. H. 2004. Species-energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters*, 7:714-720.

- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, 93:145-159.
- Iñiguez, D. L. I. 1993. Patrones ecológicos en la comunidad de murciélagos en la Sierra de Manantlán. Pp. 355-370, in *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. A. y G. Ceballos, eds.). Publicación especial. Vol. 1. Asociación Mexicana de Mastozoología, AC. México, DF.
- Jaberg, C., C. Leuthold y J. D. Blant. 1998. Foraging habits and feeding strategy of the parti-coloured bat *Vespertilio murinus* L., 1758 in western Switzerland. *Myotis*, 36:51-61.
- Kerr, J. T. y L. Packer. 1997. Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature*, 385:252-254.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological methodology*. Addison Wesley Longman, Inc. USA
- Kunz, T. H. y L. F. Lumsden. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. Pp. 3-89, in *Bat Ecology* (Kunz, T. H. y M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press. Chicago.
- Kurta, A., T. H. Kunz y K. A. Nagy. 1990. Energetics and water flux of free-ranging big brown bats (*Eptesicus fuscus*) during pregnancy and lactation. *Journal of Mammalogy*, 71:59-65.
- Marinho-Filho, J. S. 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 7:59-67.
- Martínez, E. y C. Galindo-Leal. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 71:7-32.
- Mattson, T. A., S. W. Buskirk y N. L. Stanton. 1996. Roost sites of the silver-haired bat (*Lasionycteris noctivagans*) in the Black Hills, South Dakota. *Great Basin Naturalist*, 56:247-253.
- McKinney, M. L. 2002. Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience*, 52:883-890.
- McWilliam, A. N. 1982. *Adaptive responses to seasonality in four species of microchiroptera in coastal Kenya*. Ph.D. dissert. University of Aberdeen. Aberdeen, U. K.
- Medellín, R. A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Pp. 333-354, in *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Medellín, R. A. y G. Ceballos, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, AC. México, DF.
- Medellín, R. A., H. T. Arita y O. Sánchez. 1997. *Identificación de los murciélagos de México. Clave de campo*. Publicaciones especiales 2. Asociación Mexicana de Mastozoología AC. México, DF.
- Medellín, R. A., M. Equihua y M. A. Amín. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in Neotropical rainforests. *Conservation Biology*, 14:1666-1675.
- Miranda, F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. Pp. 215-271 in *Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento*. Vol. 2. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México, DF.
- Montiel, S., A. Estrada y P. León. 2006. Bat assemblages in a naturally fragmented ecosystem in the Yucatan Peninsula, Mexico: species richness, diversity and spatio-temporal dynamics. *Journal of Tropical Ecology*, 22:267-276.
- Moreno, C. E. y G. Halffter. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories

- using species accumulation curves. *The Journal of Applied Ecology*, 37:149-158.
- Naranjo, E. 2001. El Tapir en México. *Biodiversitas*, 36:1-3.
- Naranjo, E. J. y E. Espinoza. 2001. Los mamíferos de la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 5:58-67.
- Navarro, D. L. y L. León Paniagua. 1995. Community structure of bats along an altitudinal gradient in tropical eastern Mexico. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 1:9-21.
- Ormsbee, P. C. y W. C. McComb. 1998. Selection of Day Roosts by Female Long-Legged *Myotis* in the Central Oregon Cascade Range. *The Journal of Wildlife Management*, 62:596-603.
- Patterson, B. D., M. R. Willig y R. D. Stevens. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. Pp. 536-579, in *Bat Ecology* (Kunz, T. H. y M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press. Chicago.
- Racey, P. A. 1988. Reproductive assessment in bats. Pp. 31-45, in *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Kunz, T. H., ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, DC.
- Racey, P. A. y A. C. Entwistle. 2000. Life history and reproductive strategies of bats. Pp. 363-414, in *Reproductive biology of bats* (Crichton, E. G. y P. H. Kruttsch, eds.). Academic Press. Nueva York.
- Racey, P. A. y A. C. Entwistle. 2003. Conservation ecology of bats. Pp. 680-743, in *Bat Ecology* (Kunz, T. H. y M. B. Fenton, eds.). The University of Chicago Press. Chicago.
- Rautenstrauch, K. y P. Krausman. 1989. Influence of water availability and rainfall on movements of desert mule deer. *Journal of Mammalogy*, 70:197-201.
- Rohlf, F. J. 2000. *NTSYSpc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system version 2.1. User guide*. Applied biostatistics Inc. New York.
- Ruggiero, A. y T. Kitzberger. 2004. Environmental correlates of mammal species richness in South America: effects of spatial structure, taxonomy and geographic range. *Ecography*, 27:401-416.
- Sánchez, O. y G. López. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomológica Mexicana*, 75:119-145.
- Scheiner, S. M. 2003. Six types of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography*, 12:441-447.
- Schulze, M. D., N. E. Seavy y D. F. Whitacre. 2000. A Comparison of the phyllostomid bat assemblages in undisturbed Neotropical forest and in forest fragments of a slash-and-burn farming mosaic in Peten, Guatemala. *Biotropica*, 32:174-184.
- Simmons, N. B. y R. S. Voss. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rain forest fauna. Parte 1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 237:1- 219.
- Simmons, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312-529, in *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (Wilson, D. E. y D. M. Reeder, eds.). Vol. 2. Third edition. The John Hopkins University Press.
- Terborgh, J. W. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forest. Pp. 371-384, in *Frugivores and seed dispersal* (Estrada, A. y T. H. Fleming, eds.). Kuk. Dordrecht.

- Van Cakenberghe, V., A. Herrel y L. F. Aguirre. 2002. Evolutionary relationships between cranial shape and diet in bats (Mammalia: Chiroptera). Pp. 205-236, in *Topics in functional and ecological vertebrate morphology* (Aerts, P., K. D'Aoút, A. Herrel y R. Van Damme, eds.). Shaker Publishing.
- Wetterer, A. L., M. V. Rockman y N. B. Simmons. 2000. Phylogeny of Phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 248:1-200.
- Willig, M. R. y E. A. Sandlin. 1991. Gradients of species density and turnover in New World bats: a comparison of quadrant and band methodologies. Pp. 81-96, in *Latin American Mammalogy: History, Biodiversity, and Conservation* (Mares, M. A., ed.). University of Oklahoma Press, Oklahoma.
- Willig, M. R. y K. W. Selcer. 1989. Bat species density gradients in the New World: A statistical assessment. *Journal of Biogeography*, 16:189-195.
- Wilson, D. E., C.F. Ascorra y S. Solari. 1996. Bats as indicators of habitat disturbance. Pp. 613-625, in *Manu: The Biodiversity of Southeastern Perú*. (Wilson, D. E. y A. Sandoval, eds.) Smithsonian Institution Press /Ed. Horizonte. Lima.
- Wilson, D. E. 1973. Bat faunas: A trophic comparison. *Systematical Zoology*, 22:14-29.
- Zamora-Crescencio, P. 1999. Vegetación y flora de la Unidad de Evaluación y Monitoreo de la Biodiversidad de Hampolol, Campeche, México. *Ciencia y el Hombre*, Universidad Veracruzana, 11:27-73.
- Zamora-Crescencio, P. 2004. Guía Biológica del Centro de Estudios para la Conservación e Investigación de la Vida Silvestre de Hampolol Campeche (CECIVS). Centro de Investigaciones Históricas y Sociales Herbario UACAM.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. 2nd edition. Prentice-Hall, New Jersey.

APÉNDICE 1
Lista de murciélagos registrados para Campeche. Abreviaturas: H. A. = hábitos alimentarios, C = carnívoro, F = frugívoro, H = hematófago, I = insectívoro y N = nectarívoro.

FAMILIA	ESPECIE	H. A.	Ramírez-Pulido <i>et al.</i> , (1983)	Sánchez y Romero (1995)	Hernández-Huerta <i>et al.</i> (2000)	Escalona-Segura <i>et al.</i> (2002)	García-Escalona (2003)	Mac-Swiney <i>et al.</i> (2003)	Vargas-Contreras <i>et al.</i> (2004)	Vargas-Contreras <i>et al.</i> (2005)	Datos de los autores
EMBALLONURIDAE	<i>Saccopteryx bilineata</i>	I	1	1			1		1		1
	<i>Peropteryx kappleri</i>	I	1		1						
	<i>Noctilio leporinus</i>	C	1	1							1
NOCTILIONIDAE	<i>Pteronotus dayi</i>	I	1	1			1		1		1
	<i>Pteronotus parnellii</i>	I	1	1			1		1		1
	<i>Pteronotus personatus</i>	I	1	1			1				1
PHYLLOSTOMIDAE	<i>Mormoops megalophylla</i>	I	1	1							1
	<i>Micronycteris microtis</i>	I	1	1							1
	<i>Micronycteris schmidtorum</i>	I			1				1		1
	<i>Lampronnycteris brachyotis</i>	I			1				1		1
	<i>Lophostoma brasiliense</i>	I			1						1
	<i>Lophostoma exilis</i>	I		1			1				
	<i>Miniopterus aztecus</i>	I	1	1					1		
	<i>Miniopterus torquatus</i>	I	1	1							
	<i>Chiropterus auratus</i>	C	1	1		1			1		
	<i>Trachops cirrhosus</i>	C	1	1							1
NATALIDAE	<i>Vampyrus spectrum</i>	N	1	1			1		1		1
	<i>Glossophaga soricina</i>	F	1	1			1		1		1
	<i>Carollia sowelli</i>	F	1	1			1		1		1
	<i>Carollia perspicillata</i>	F	1	1			1		1		1
	<i>Sturnira lilium</i>	F	1	1		1			1		1
	<i>Uroderma bilobatum</i>	F	1	1							1
	<i>Vampyressa thuyne</i>	F	1	1					1		1
	<i>Chiroderma villosum</i>	F	1	1							1
	<i>Artibeus jamaicensis</i>	F	1	1			1		1		1
	<i>Artibeus lituratus</i>	F	1	1			1				1
	<i>Artibeus phaeotis</i>	F	1	1			1				1
	<i>Centurio senex</i>	F	1	1							1
	<i>Desmodus rotundus</i>	H	1	1							1
	<i>Diphylla ecaudata</i>	H	1	1							1
	<i>Natalus stramineus</i>	I	1	1					1		1
	<i>Myotis elegans</i>	I	1	1			1				1
	<i>Myotis lewisi</i>	I	1	1			1				1
VESPERTILIONIDAE	<i>Myotis nigricans</i>	I	1	1							1
	<i>Eptesicus furiatus</i>	I	1	1			1				1
	<i>Rhinoglossa funida</i>	I	1	1			1				1
	<i>Lasius blossevillei</i>	I	1	1			1				1
	<i>Lasius ega</i>	I	1	1			1				1
MOLOSSIDAE	<i>Lasius intermedius</i>	I		1			1				1
	<i>Baueria dubiaquercus</i>	I			1						1
	<i>Cynomops greenhalli</i>	I	1	1			1				1
	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	I									1
	<i>Eumops bonariensis</i>	I									1
	<i>Eumops underwoodi</i>	I						1			1
	<i>Molossus molossus</i>	I									1
	<i>Molossus rufus</i>	I		1		1	1				1

APÉNDICE 2

Lista de especies de murciélagos que mostraron evidencia reproductiva para cada uno de los sitios de muestreo durante dos temporadas climáticas en el centro y sur del estado de Campeche. Abreviaturas: L = hembra lactando, PL = hembra postlactante, P = hembra preñada, TA = macho con testículos abdominales, TE = macho con testículos escrotados.

Especie	CCL						CSB						CNU						HAM						TOT																	
	Habitat			Socia			Habitat			Socia			Habitat			Socia			Habitat			Socia			Habitat			Socia			Habitat			Socia								
	I	R	P	I	R	P	I	R	P	I	R	P	I	R	P	I	R	P	I	R	P	I	R	P	I	R	P	I	R	P	I	R	P									
<i>Arctophaga peruviana</i>	9	1	8	10	20	3	1	2	3	4	1	1	1	4	15	1	4	14	13	2	1	3	4	8	49	2	39	2	55	51	9	1	1	9	9	1	360					
<i>Arctophaga peruviana</i>	5			2	3	1	1	1	4	1	2	3	1	2	1	1	3	5	48	17	13	6	47	30	14	6	3	15	22	19	4	1	2	1	6	1	3	4	331			
<i>Arctophaga peruviana</i>	12	5	3	3	6	17	2	6	3	7	10	6	3	2	5	6	3	7	17	4	5	7	35	16	6	1	3	8	13	4	2	3	4	1	5	1	2	6	8	5	6	315
<i>Carallia peruviana</i>																																									220	
<i>Carallia peruviana</i>	1																																								116	
<i>Carallia peruviana</i>	4			2	1																																			116		
<i>Carallia peruviana</i>	3			3	6	3	2																																	110		
<i>Carallia peruviana</i>	2			1	3																																				109	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				83	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				32	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				29	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				19	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				7	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				5	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				4	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				3	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				2	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																																				1	
<i>Carallia peruviana</i>	1			1	1																									</												





UN ESPECIALISTA, UN GENERALISTA Y UN OPORTUNISTA: USO DE TIPOS DE VEGETACIÓN POR TRES ESPECIES DE VENADOS EN CALAKMUL, CAMPECHE

Manuel Weber

*Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres. Área de Conservación de la Biodiversidad. El
Colegio de la Frontera Sur-Unidad Campeche. Calle 10 # 264 Centro. CP 24000 Campeche,
Campeche, México. CE: mweber@ecosur.mx*

Resumen: Se estudiaron los patrones de uso de los tipos de vegetación de tres especies simpátricas de venados (*Mazama pandora*, *M. americana* y *Odocoileus virginianus*) en la Gran Región de Calakmul, Campeche, México. Se utilizó información georreferenciada (n = 92 registros, con un margen de error promedio de 200 metros de diámetro alrededor de cada punto GPS) de venados cazados por cazadores de subsistencia de 1996 a 2001. Se utilizaron índices de selectividad de Ivlev y pruebas no paramétricas en los análisis de la información espacialmente-explicita. Los tres venados presentaron patrones distintos de uso de la vegetación. *M. americana* presentó un mayor uso de la selva mediana subperenifolia y evitó las zonas deforestadas y agrícolas, comportándose como un especialista de hábitat, mientras que *M. pandora* utilizó todos los hábitats en relación con su disponibilidad (generalista). *O. virginianus* presentó un mayor uso de las áreas deforestadas y agrícolas y utilizó los otros tipos de vegetación en relación con su disponibilidad. Se discuten estos resultados con otros estudios en bosques neotropicales, así como con otros aspectos de la ecología de estas especies en la península de Yucatán y en otros bosques tropicales lluviosos.

Palabras clave: Calakmul, Hábitat, *Mazama*, *Odocoileus*, Venados.

Abstract: The patterns of vegetation use were studied in three sympatric species of Neotropical deer (*Mazama pandora*, *M. americana* and *Odocoileus virginianus*) at the Greater Calakmul Region, Campeche, México. Spatially-explicit GPS data were collected from 1996 to 2001 from deer killed by subsistence hunters (n = 92 records with an average margin of error of 200 meters in diameter around each GPS point). Ivlev's selectivity indices as well as non-parametric tests were used for the analysis of data. The three deer species presented different patterns of vegetation use. The Yucatan brown brocket deer seems to be a generalist species (used all vegetation types as expected for their availability as suggested by the Ivlev's selectivity indices for within-buffer habitat composition), and the red brocket deer, the specialist species (strong preferences for tropical rain forest as indicated by both the Ivlev's selectivity and a Kruskal-Wallis ANOVA tests). The white-tailed deer selected agricultural and deforested areas and used all other vegetation types as expected for their availability, as it would be expected for a deer that is widely recognized as being



highly adaptable. The results are discussed in relation with other studies as well as with other information available on the ecology of these species, both in the Yucatan as well as in other tropical forests.

Keywords: Calakmul, Habitat, *Mazama*, *Odocoileus*, Deer.

INTRODUCCIÓN

La evolución de la especialización ecológica a través de conceptos como la amplitud de nicho y el solapamiento de nicho fueron temas populares de la literatura ecológica en los años setenta (Futuyma y Moreno, 1988). Más recientemente, los ecólogos han cambiado su interés en el estudio de la evolución de la coexistencia entre especies generalistas y especialistas (Van Tienderen, 1997). La mayoría de las historias de vida de los mamíferos presentan un *trade-off* evolutivo, donde las especies llevan a cabo unas pocas actividades bien (especialistas) o muchas actividades mal (generalistas). Esto se ha convertido en el centro de estudio de los biólogos interesados en la coexistencia de especies simpátricas (Wywiałowski, 1987; Van Tienderen, 1997).

El uso de múltiples recursos permite la repartición de éstos en las comunidades animales lo que, a su vez, resulta en la diferenciación de nicho (Krebs, 1994). Dentro de una comunidad o de un gremio, la diferenciación de nicho ocurre a lo largo de varias dimensiones que facilitan la coexistencia (Futuyma y Moreno, 1988; Krebs, 1994). La diferenciación de nicho y la evolución de la coexistencia en especies simpátricas han sido estudiadas en invertebrados, anfibios, reptiles, aves y pequeños mamíferos (Wilson y Yoshimura, 1994) así como también en ungulados (Caughley y Sinclair, 1994; Hart, 2000; Bagchi *et al.*, 2003). Sin embargo, estas investigaciones se han llevado al cabo principalmente en climas templados o en las sabanas africanas y regularmente con especies grandes y conspicuas de ungulados (Caughley y Sinclair, 1994; Geist, 1998). La ecología y el comportamiento de especies de pequeños ungulados simpátricos son de un gran interés científico, porque estos animales son filogenéticamente conservadores y los actuales representantes de linajes primitivos. Como tales, proveen pistas de cómo los ancestros de los ungulados forestales actuales pudieron haber vivido en el pasado (McCullough *et al.*, 2000).

Existen tres niveles de estudio para el uso del hábitat y de tipos de vegetación: 1) los patrones de distribución en mosaicos de vegetación propiciados por las decisiones que toman los animales; 2) las razones inmediatas (a corto plazo) de estas decisiones y; 3) las consecuencias mediatas (a largo plazo) de las mismas. El primer nivel es el más comúnmente estudiado por los biólogos, el segundo requiere de un entendimiento más profundo de la ecología de las especies además de su distribución, tal como sus hábitos alimentarios y relaciones interespecíficas y, finalmente, el tercer nivel regularmente requiere de una aproximación conductual individual y poblacional (Wywiałowski, 1987; Arthur *et al.*, 1996; Tufto *et al.*, 1996; McShea *et al.*, 2001).

Los ungulados usan los diferentes hábitats disponibles con base en ciertas características, tales como la cobertura disponible, la calidad y disponibilidad del alimento o la presencia de caminos y rutas de escape (McGaffery, 1976; Lidicker, 1999). Sin embargo, el grado en el que



estos atributos del hábitat influyen en la selección, varía por especie y regionalmente (Arthur *et al.*, 1996; Tufto *et al.*, 1996).

Los venados del género *Mazama* son los más abundantes y ampliamente distribuidos en el Neotrópico (Eisenberg, 1987; Weber y Gonzalez, 2003). Ocho especies han sido reconocidas hasta ahora y dos especies: *Mazama americana* y *Mazama pandora* coexisten en forma simpátrica con el venado cola blanca *Odocoileus virginianus* en algunas selvas del sureste de México (Weber y González, 2003).

En este capítulo se analiza el uso de tipos de vegetación de estas tres especies de venados (el cola blanca, el temazate rojo y el temazate café de Yucatán) que habitan en forma simpátrica en la Gran Región de Calakmul, con el objetivo de intentar contestar las siguientes preguntas: ¿Es *Mazama americana* un especialista de tipo de vegetación? y ¿Es posible diferenciar a especies especialistas y generalistas de ungulados simpátricos de selvas tropicales húmedas, por medio del estudio y análisis del uso de tipos de vegetación? Para ello, se instrumentó un método innovador para el estudio del uso de tipos de vegetación utilizando información georreferenciada de los sitios de cacería de venados muertos por cazadores de subsistencia durante un periodo de más de 6 años como parte de un proyecto más amplio sobre la ecología y conservación de estas tres especies en la frontera sur de México (Weber, 2005).

MÉTODOS

El trabajo de campo se llevó a cabo en la comunidad de Nuevo Becal, perteneciente al municipio de Calakmul, Campeche, México (Apéndice). La vegetación se caracteriza por un mosaico diverso de asociaciones vegetales, dentro de las que predominan la selva mediana sub-perennifolia, selva baja sub-caducifolia, los bajos mixtos inundables o *akalchés*, un complejo patrón de mosaicos de vegetación secundaria de distintas edades, producto de la agricultura de rosa-tumba-quema, las áreas agrícolas dominadas por las milpas de maíz y las zonas deforestadas, entre más de 28 diferentes asociaciones vegetales que han sido identificadas (Martínez y Galindo-Leal, 2002). La temperatura promedio es de 24.6°C y aquí se presenta el sitio (Cerro del Papagayo) con mayor altitud sobre el nivel del mar (380 msnm) en lo que se conoce como la meseta de Zoh-Laguna (Martínez y Galindo-Leal, 2002). La geomorfología, el clima, la vegetación y la fauna de la Gran Región de Calakmul han sido ampliamente descritas en otros trabajos (Martínez y Galindo-Leal, 2002; Reyna-Hurtado y Tanner, 2005; Weber, 2005).

Para estudiar el uso de tipos de vegetación de las tres especies de venados, se diseñó un método no convencional utilizando los registros georreferenciados de los sitios de caza de un grupo de once cazadores de subsistencia de la comunidad de Nuevo Becal, Municipio de Calakmul, Campeche, en el transcurso de esta investigación de casi seis años (Millsaugh *et al.*, 2000; Weber, 2005) y los avistamientos de venados en las mismas zonas. Se parte del supuesto de que el lugar en que un venado es visto y/o cazado es indicativo del uso del hábitat (vegetación en este caso) por especie (McCullough, 1996). Se utiliza el término uso del hábitat únicamente cuando



tanto el uso de tipos de vegetación como la cercanía a las fuentes de agua son analizadas simultáneamente. Los registros (tanto avistamientos como de caza) fueron colectados de junio de 1996 a febrero de 2001. Entre marzo y junio de 1996 se trabajó intensivamente con los cazadores y sus familias para darles a conocer los objetivos del proyecto, asegurar su colaboración y familiarizarlos con las técnicas que serían utilizadas (tales como colecta de información biológica de los animales cazados, uso de GPS y una introducción al uso de mapas del terreno y sistemas de información geográfica). La colecta de datos solicitados incluyó: especie, edad (adulto, juvenil, cría), sexo, sitio de caza (nombre, localidad y/o punto GPS), fecha y datos del cazador y sobre la cacería. Además, los cazadores conservaban el contenido estomacal, el cráneo y mandíbulas de cada venado y marcaban el sitio de caza para una posterior visita y georreferenciación (para mayores detalles véase Weber, 2005).

Se adaptaron dos mapas de vegetación existentes para la Gran Región de Calakmul (Turner *et al.*, 2001; Martínez y Galindo Leal, 2003 con autorización) para crear un mapa de vegetación del área de estudio (ejido Nuevo Becal). Para ello, se utilizaron 640 puntos de “entrenamiento” (*training points*) para verificar el grado de precisión de este mapa en la clasificación de las siete asociaciones vegetales finales: selva mediana sub-perennifolia, selva baja sub-caducifolia, bajos mixtos inundables (akalchés), vegetación secundaria (acahuales), áreas agrícolas (principalmente milpas), áreas deforestadas y sitios (píxeles) no clasificados (Apéndice). La precisión obtenida fue alta, con > 95% en promedio de todos los puntos de entrenamiento y la verificación en campo fueron correctas para cinco de los tipos de vegetación, con excepción de la selva mediana subcaducifolia y la vegetación secundaria para los que se obtuvo un 73% de precisión (es decir 3 de cada 10 puntos de entrenamiento confundieron estos dos tipos de vegetación).

Cada geo-registro de caza y avistamientos de venados fue incorporado a un Sistema de Información Geográfica (Arc View 3.2, ESRI, Redlands, California, EUA). Para analizar el uso de tipos de vegetación, se utilizó un buffer de 200 metros de diámetro, dentro del cual se estudió la composición del hábitat (tipos de vegetación (para alimentación y cobertura) medidos con la extensión *Spatial Analyst* 2.0 de ArcView. La disponibilidad de tipos de vegetación fue estimada como la proporción de cada tipo de vegetación y la cercanía a fuentes de agua (aguadas) en el área de estudio (155,000 ha). El diámetro del buffer (200 metros) fue seleccionado con base en dos criterios: 1) el error promedio detectado para la recepción satelital ideal (mínimo cuatro satélites) para los modelos de GPS usados (Garmin Etrex, Garmin Corp. Olathe, Kansas, USA) bajo dosel forestal denso es de aproximadamente 100 metros y, 2) aproximadamente la misma distancia (100 metros) fue estimada como el error promedio de los cazadores para determinar el sitio exacto donde el venado había sido cazado. De esta forma, un buffer de 200 metros de diámetro permitiría cubrir estos errores y estimar con un aceptable grado de precisión el tipo de vegetación donde se encontraba cada venado. Aquellos registros GPS que no cumplieran con este mínimo de requisitos no fueron utilizados.

Se utilizaron índices de selectividad de Ivlev (Krebs, 1998) para estimar los tipos de hábitat seleccionados (tipos de vegetación + cercanía a fuentes de agua) utilizando las medias de los valores de cada cobertura de vegetación y la distancia a la fuente de agua más cercana al centro

del buffer. Esto último se calculó utilizando las extensiones *Nearest features* y *Distcalc* versiones 2.1 (Jenness GIS enterprises, Falgstaff, Arizona, EUA. www.jennessent.com). Los valores del índice de Ivlev, van de < 1 (indicando que el recurso es evitado) a > 1 (indicando que el recurso es preferido; Krebs, 1998). Para analizar las diferencias en la composición de los tipos de vegetación dentro de los buffers, se utilizaron pruebas de Kuskall-Wallis (Zar, 1984). Se utilizaron pruebas de Mann-Whitney para analizar las diferencias en uso de hábitat (tipos de vegetación y distancia a las aguadas) entre especies, sexos y clases de edad (adulto, juvenil, cría) y pruebas pareadas de Wilcoxon para analizar las diferencias estacionales entre épocas de lluvias y secas (Zar, 1984). Una prueba post-hoc de comparaciones múltiples de Dunn (sin ajuste para muestras pareadas) fue considerada significativa a $P < 0.05$ (denotada por letras diferentes en la misma columna en el Cuadro 1 (ejemplo, cuyo a y a = no significativo). La prueba de Dunn se llevó a cabo sólo si la prueba de K-W fue no significativa. El índice de Shannon-Wiener fue utilizado como una medida de la diversidad de hábitat para la composición intra-buffer de tipos de vegetación y ésta fue comparada para cada especie de venado y entre las estaciones de lluvias y sequía. Se considera inexistente la autocorrelación de los puntos GPS dado que los datos son independientes temporal y espacialmente y cada uno representa un individuo (venado).

RESULTADOS

Un total de 123 registros georeferenciados (82 de caza y 41 avistamientos) fueron colectados de abril de 1996 a diciembre de 2001. De estos, únicamente 92 registros (27 de *M. americana*, 30 de *M. pandora* y 35 de *O. virginianus*) pudieron ser utilizados para el análisis espacialmente explícito del uso del hábitat y tipos de vegetación y el resto (31) fueron descartados por carecer de suficiente precisión y/o información. En forma general, las tres especies de venados utilizaron la mayoría de los tipos de vegetación y hábitat disponibles en proporción con la disponibilidad (Fig. 1). Sin embargo, existen claros patrones que diferencian a las tres especies y en particular a *Mazama americana* con respecto al uso de la selva mediana sub-perennifolia. Mientras que tanto *M. pandora* como *O. virginianus* utilizaron casi todos los hábitats en relación con la disponibilidad, *M. americana* mostró claras preferencias por la selva mediana sub-perennifolia (Fig. 1). Estas diferencias, junto con la preferencia de *O. virginianus* por las áreas agrícolas son las únicas que fueron estadísticamente significativas (K-W test, $P < 0.001$; Cuadro 1).

La diversidad de tipos de vegetación utilizados por los venados en las temporadas de sequía y lluvias, mostró diferencias estadísticas significativas para *M. americana* y *O. virginianus* (prueba pareada de Wilcoxon $z = 13.38$, g.l. = 1, $P < 0.005$) pero no para *M. pandora* ($P > 0.01$; Fig. 2). *O. virginianus* presentó una mayor diversidad de uso de hábitats para ambas temporadas mientras que *M. americana* presentó la menor diversidad (época de sequía), aparentemente limitando sus movimientos y uso del hábitat a un solo tipo de vegetación: la selva mediana sub-perennifolia (Fig. 3).

En relación con la selectividad en el uso de tipos de vegetación, el venado cola blanca

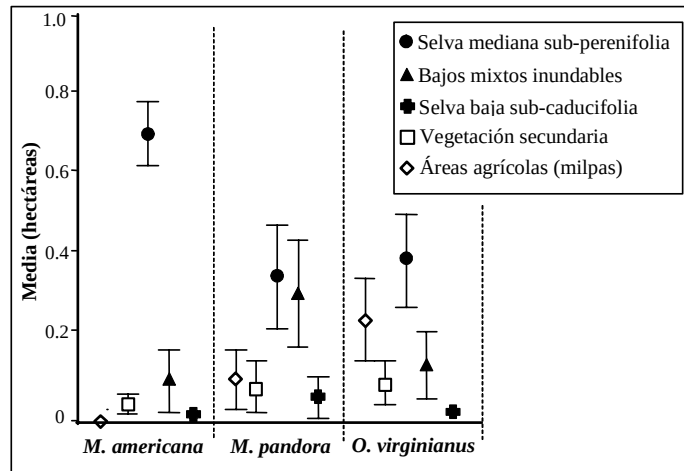


Figura 1. Uso de tipo de vegetación por *Mazama americana*, *Mazama pandora* y *Odocoileus virginianus* en Calakmul, México. Los valores representan la media aritmética (marcadores) y los intervalos de confianza a 95% (barras) del total del número de registros georreferenciados (*Odocoileus virginianus* n = 35, *Mazama americana* n = 27 y *Mazama pandora* n = 30).

Cuadro 1. Composición de los tipos de vegetación (hábitats) dentro de los buffers (la media son hectáreas dentro del buffer de 200 m de diámetro) registrado para los venados cazados y avistados, georreferenciados en el mapa de vegetación (a una resolución de 30 x 30 m por píxel). Los valores de p de la prueba Kruskal-Wallis fueron considerados como: *** = altamente significativos cuyo $P < 0.001$, ** = marginalmente significativos cuyo $P < 0.01$ y n. s = no significativos cuyo $P \geq 0.05$.

Tipo de vegetación	Kruskal-Wallis Valores de rango medio (hectáreas)			Estadísticos (2 grados de libertad)		
	<i>Mazama americana</i> (n = 27)	<i>Mazama pandora</i> (n = 30)	<i>Odocoileus virginianus</i> (n = 35)	H	P	Sig.
Áreas agrícolas	35.4 ^a	44.37 ^a	56.81 ^b	17.8	$P < 0.001$	***
Vegetación secundaria	40.0	47.08	51.10	5.02	$P > 0.05$	ns
Áreas deforestadas	34.70 ^a	46.23 ^a	55.83 ^b	14.0	$P < 0.001$	***
Selva mediana sub-perennifolia	65.83 ^b	36.20 ^a	40.41 ^a	21.6	$P < 0.001$	***
Bajos mixtos inundables	37.50 ^a	57.77 ^b	43.79 ^a	11.1	$P < 0.005$	**
Selva baja sub-caducifolia	44.30	45.70	48.89	2.05	$P > 0.1$	ns
Píxeles no clasificados	0.202	0.088	0.000			

claramente selecciona dos tipos de vegetación: las zonas agrícolas y las áreas “deforestadas” (recordemos aquí que esta última clasificación incluye áreas de segundo crecimiento o acahuales). *M. americana* selecciona únicamente un tipo de vegetación (selva mediana sub-perennifolia) y evita fuertemente los dos tipos seleccionados por *O. virginianus*. Mientras que *M. pandora* no presentó ningún valor de selección y usa los tipos de vegetación en relación con su disponibilidad, siendo claramente el venado más generalista de los tres (Cuadro 2).

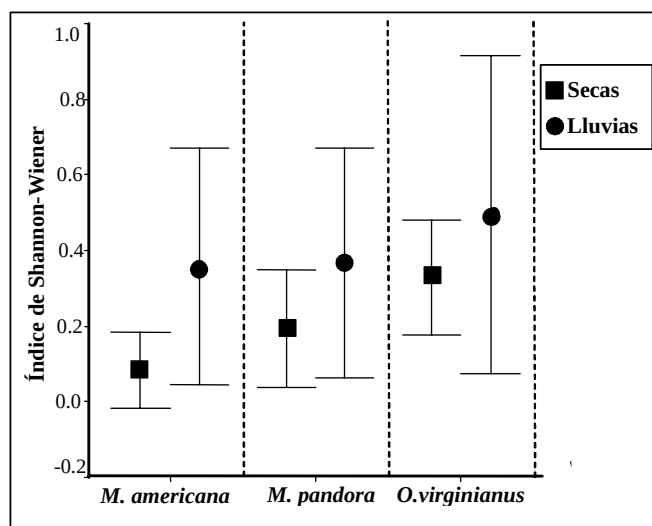


Figura 2. Media aritmética e intervalo de confianza a 95% en los valores de los índices de diversidad de Shannon-Wiener para los siete tipos de vegetación de los registros georreferenciados de caza y avistamientos de *Odocoileus virginianus* (n = 35), *Mazama americana* (n = 27) y *Mazama pandora* (n = 30) para la estaciones de secas y lluvias (datos de 1996 a 2001).

Cuadro 2. Selectividad en el uso de tipos de vegetación por tres especies simpátricas de venados en Calakmul, México estimados con índices de Ivlev. Si el valor del índice fue ≥ 0.7 el tipo de vegetación fue seleccionado; y a la inversa si el índice ≥ -0.70 , el tipo de vegetación fue evitado. Valores intermedios se consideran sin selección.

Tipo de vegetación (Disponibilidad proporcional)	Índices de selectividad de Ivlev y valores de selección de hábitats		
	<i>M. americana</i> (n = 27)	<i>M. pandora</i> (n = 30)	<i>O. virginianus</i> (n = 35)
	-0.94	0.079	0.72
Agricultura (0.09)	Evitado	No selección	Seleccionado
Vegetación secundaria (0.04)	-0.064 No selección	0.565 No selección	0.54 No selección
Deforestado (0.13)	-0.83 Evitado	-0.090 No selección	0.82 Seleccionado
Selva mediana sub-perennifolia (0.62)	0.82 Seleccionado	-0.22 No selección	-0.09 No selección
Bajos mixtos inundables (0.12)	0.50 No selección	0.16 No selección	-0.32 No selección
Selva baja sub-caducifolia (0.03)	0.51 No selección	0.28 No selección	0.58 No selección

Los valores de disponibilidad de los tipos de vegetación se obtuvieron mediante los mapas de vegetación (Cuadro 2) y fueron usados para estimar los patrones de uso de los tipos de vegetación por los venados. De esta forma, la disponibilidad proporcional en el área de estudio de los bajos mixtos inundables es relativamente baja (21%) en comparación con la disponibilidad de la selva mediana sub-perennifolia (61%). Sin embargo, estas proporciones son considerablemente diferentes para la Gran Región de Calakmul, con los bajos mixtos como dominantes ante la selva (36% bajos y 33% selva). Por lo anterior, los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis, podrían considerarse más sólidos (en particular para *M. pandora* y *O. virginianus*) que los valores de selectividad de Ivlev (Fig. 3).

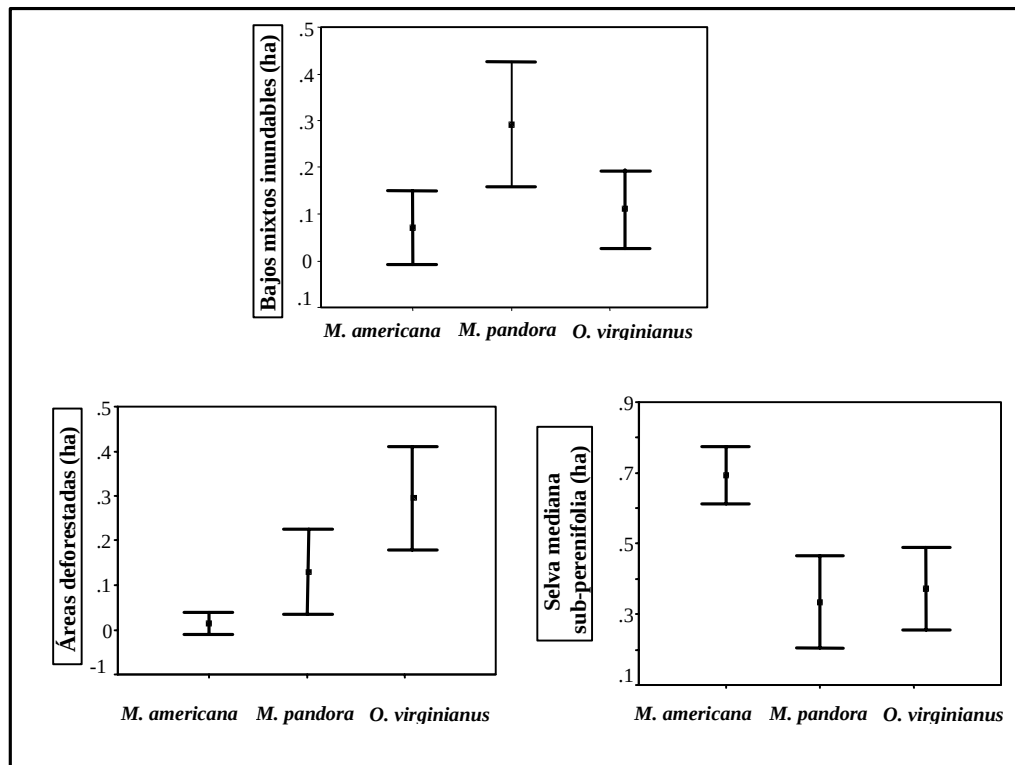


Figura 3. Media aritmética e intervalo de confianza (95%) del uso de los tres tipos de vegetación más significativos por tres especies simpátricas de venados en Calakmul, México. Valores para los buffers de 200 m de diámetro de los registros de caza. *Odocoileus virginianus* (n = 35), *Mazama americana* (n = 27) y *Mazama pandora* (n = 30).



DISCUSIÓN

Los ungulados seleccionan los tipos de vegetación y otros componentes del hábitat en relación con ciertas características de los mismos, tales como el tipo de cobertura vegetal disponible, calidad y cantidad del alimento disponible, fuentes de agua, presencia de caminos, intensidad de depredación, entre muchas otras (MacGaffery, 1976; Arthur *et al.*, 1996; Vercauteren y Hyngstrom, 1998; Lidicker, 1999). Sin embargo, el grado de influencia que estas variables ambientales imponen en su selección, varía en las diferentes especies de ungulados y de una región a otra en una misma especie (Arthur *et al.*, 1996; Tufto *et al.*, 1996).

Existen pocos estudios previos sobre la distribución espacial o el uso del hábitat de especies simpátricas de venados en Latinoamérica. De hecho, este es el primer estudio ecológico con tres especies simpátricas de venados en México y Mesoamérica (Weber, 2005). Con excepción de un puñado de estudios sobre ecología trófica y uso del hábitat de Branan *et al.* (1985), Bodmer (1990, 1991), Yanosky y Mercolli (1994) y más recientemente de Gayot *et al.* (2004), Hurtado-González y Bodmer (2004) y Reyna-Hurtado y Tanner (2005) no se han realizado más estudios sobre venados del género *Mazama*.

Las diferencias en los patrones de uso de tipos de vegetación detectadas en este estudio sugieren una separación de nicho ecológico entre estas tres especies de venados en las selvas húmedas de Calakmul, México. Opuesto a lo que podría haberse esperado para una especie endémica de distribución relativamente restringida, el venado temazate café de Yucatán es un verdadero generalista de hábitats (no se encontró ninguna preferencia).

El venado cola blanca, por otro lado, se esperaba encontrar como la especie más generalista de las tres, tal como ha sido reportado para muchas áreas templadas (Waller y Alverson, 1997), pero resultó ser más una especie “oportunista” que utiliza los hábitats en relación con su disponibilidad. El venado cola blanca mostró algunas preferencias por las áreas agrícolas y las zonas deforestadas cuya proporción se encuentra en constante cambio por la deforestación y la agricultura de rosa-tumba-quema en Calakmul (Turner *et al.*, 2001), pero en realidad lo podemos encontrar prácticamente en todos los hábitats de la Gran Región de Calakmul, si bien en abundancias relativas muy distintas para cada hábitat (Weber, 2005; Reyna-Hurtado y Tanner, 2007). Sin embargo, se han documentado patrones más evidentes de aparente selección de hábitats por el venado cola blanca en otros hábitats (Galindo-Leal *et al.*, 1995; Mandujano, 2004).

El venado temazate rojo mostró las más claras preferencias de uso de tipos de vegetación en este estudio, con una marcada preferencia por las selvas medianas sub-perennifolias. En Sudamérica, *M. americana* se comporta como un generalista de hábitat, aunque la evidencia tampoco parece ser muy sólida (Yanosky y Mercolli, 1994).

Leopold (1977) sugería en sus estudios pioneros en México, que los temazates (y se refería aquí a ambas especies como una sola) desaparecen de las zonas de vegetación perturbada o acahuales y son más abundantes en las selvas húmedas. El único estudio reciente que ha documentado aspectos del uso del hábitat de estos venados en México es el de Reyna-Hurtado y Tanner (2006) quienes encontraron patrones similares para los temazates, aunque no pudieron



diferenciar entre las dos especies por haber estimado los patrones de uso del hábitat por medio de conteos de huellas, no así para el venado cola blanca, el que sugieren tiene preferencias por las selvas bajas inundables (akalchés) en la región de Calakmul. La mayoría de los otros estudios se han realizado en Sudamérica y han encontrado tanto al temazate rojo (*M. americana*) como al venado cola blanca como especies generalistas de hábitat (Branan y Marchinton, 1987; Bodmer, 1991; Yanosky y Mercolli, 1994; Etzenhouser *et al.*, 1998).

La alta heterogeneidad de tipos de vegetación en la Gran Región de Calakmul y en general en la parte sur de la península de Yucatán provee un mosaico único que no se encuentra en casi ningún otro lugar de Mesoamérica (Escamilla *et al.*, 2000; Martínez y Galindo-Leal, 2003). Hasta ahora más de 28 asociaciones vegetales han sido reconocidas en Calakmul (Martínez y Galindo-Leal, 2002). Esta alta heterogeneidad de la vegetación podría parcialmente explicar los patrones de uso de tipos de vegetación de los venados en este estudio. *M. americana* pudo haber evolucionado como un especialista de tipos de vegetación de la selva mediana sub-perennifolia para evitar la competencia interespecífica con las otras dos especies de venados y posiblemente con otras especies de ungulados. Mientras que *M. pandora*, como especie endémica de la península de Yucatán (Medellín *et al.*, 1998; Weber y Gonzalez, 2003) se comporta claramente como un generalista de hábitats al utilizar un mosaico más diverso de asociaciones vegetales.

Es interesante hacer notar que los estudios realizados con *M. americana* en Sudamérica podrían tratarse de una especie distinta a la del temazate rojo que se encuentra en México (Weber y Gonzalez, 2003). Estudios recientes han demostrado la existencia de un complejo de especies agrupadas dentro del nombre de *M. americana* y *M. guazoubira* en Sudamérica (Weber y Gonzalez, 2003). Por lo anterior, muchas de las conclusiones encontradas para esta especie en Sudamérica podrían ser inválidas para la especie de temazate rojo que tenemos en México. Urgen estudios taxonómicos y genéticos sobre *M. americana* en México para dilucidar sus relaciones taxonómicas y filogenéticas con otros venados del género *Mazama* y *Odocoileus*.

CONCLUSIONES

Si bien este estudio sugiere que las tres especies de venados de la Gran Región de Calakmul se encuentran separadas por diferentes patrones de uso de los tipos de vegetación disponibles y esta información se ve apoyada por los patrones similares de alimentación de estas especies (Weber, 2005), los tamaños de muestra relativamente pequeños de las localizaciones GPS de los venados cazados y los resultados contradictorios con aquellos de Reyna-Hurtado y Tanner (2005) para el venado cola blanca en Calakmul, hacen necesarios más estudios para definir estos patrones con mayor claridad, en particular para esta última especie. Estudios con radio-telemetría y/o más y mejores datos de localizaciones georreferenciadas de venados cazados podrían dilucidar estos patrones aún dudosos. Este estudio demuestra, además, la utilidad de la información espacialmente explícita y georreferenciada y el uso de esta técnica combinada de GPS y SIG en estudios de cacería para la obtención de información sobre uso de tipos de vegetación y otros patrones de la biología de especies aprovechadas.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se llevó a cabo con la ayuda de campo de muchos campesinos y cazadores de la región de Calakmul. En particular quiero hacer patente mi agradecimiento a Nicolás Arias-Domínguez que participó como técnico de campo. R. Reyna-Hurtado, Edith Rojas, Paco Durango y Esmeralda Duarte participaron en diferentes etapas del proyecto. Este estudio fue financiado en parte por El Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza (B1/65 y 1D/314 1996-1999), El Centro para la Biología de la Conservación de la Universidad de Stanford y la beca 132884 del CONACYT. E. Naranjo y un revisor anónimo por los comentarios y sugerencias al manuscrito.

LITERATURA CITADA

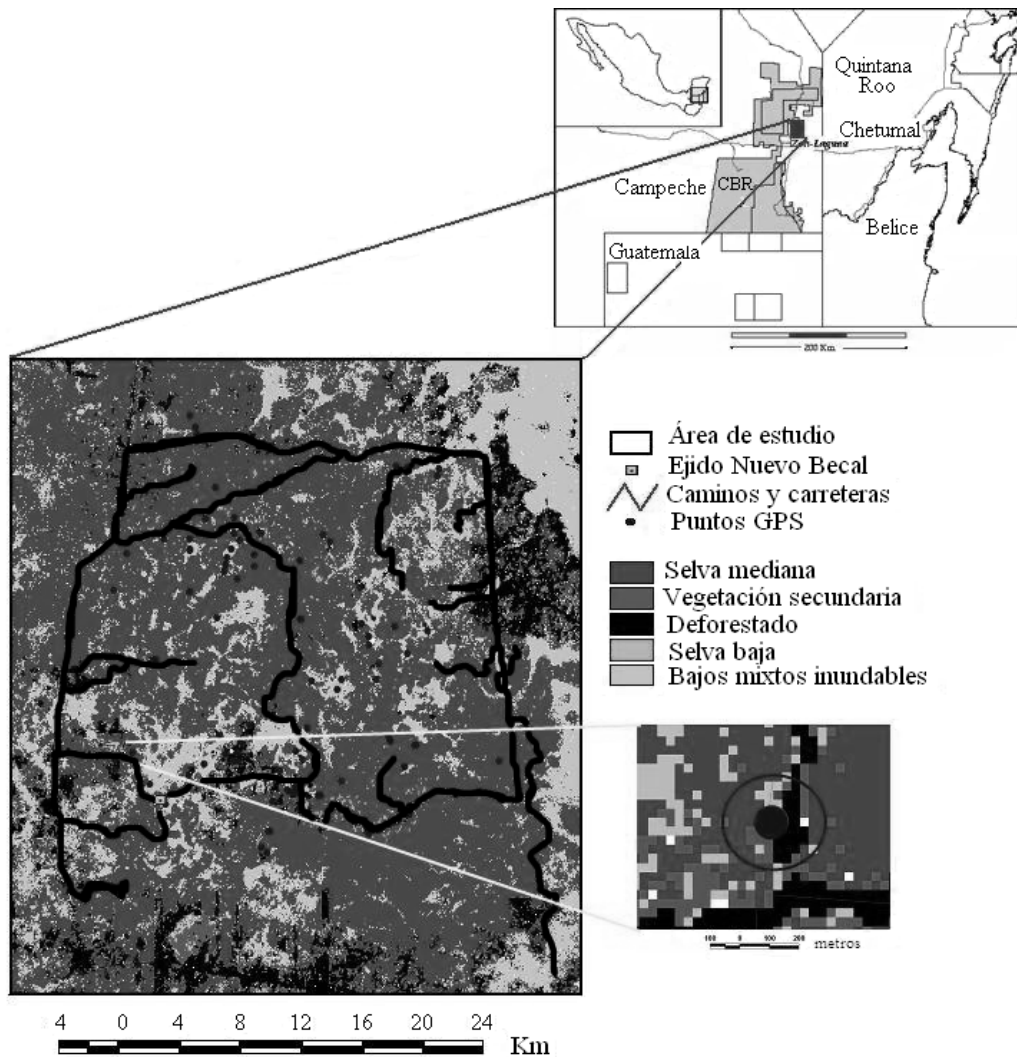
- Arthur, S.M., B. F. Manly, L. L. McDonald y G. W. Garner. 1996. Assessing habitat selection when availability changes. *Ecology*, 77:215-227.
- Bagchi, S., S. P. Goyal y K. Sankar. 2003. Niche relationships of an ungulate assemblage in a dry tropical forest. *Journal of Mammalogy*, 84:981-988.
- Bodmer, R. E. 1990. Responses of ungulates to seasonal inundations in the Amazon floodplain. *Journal of Tropical Ecology*, 6:191-201.
- Bodmer, R. E. 1991. Influence of digestive morphology on resource partitioning in Amazonian ungulates. *Oecologia*, 85:361-365.
- Branan, W. V. y R. L. Marchinton. 1987. Reproductive Ecology of White-tailed and Red Brocket Deer in Suriname. In *Biology and Management of the Cervidae* (Wemmer, C. M., ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Branan, W. V., M. C. Werkhoven y R. L. Marchinton. 1985. Food habits of brocket and white-tailed deer in Suriname. *Journal of Wildlife Management*, 49:972-976.
- Caughley, G. y A. R. E. Sinclair. 1994. *Wildlife Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publications, Boston.
- Eisenberg, J. F. 1987. The evolutionary history of the cervidae with special reference to the Southamerican radiation. In *Biology and Management of the Cervidae* (Wemmer, C., ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, DC.
- Escamilla, A., M. SanVicente, M. Sosa y C. Galindo-Leal. 2000. Habitat mosaic, wildlife availability and hunting in the tropical forest of Calakmul, Mexico. *Conservation Biology*, 14:1562-1601.
- Etzenhouser, M. J., M. K. Owens, D. E. Spalinger y B. S. Murden. 1998. Foraging behavior of browsing ruminants in a heterogeneous landscape. *Landscape Ecology*, 13:55-64.
- Futuyma, D. J. y G. Moreno. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 207-233.
- Galindo-Leal, C., A. Morales y M. Weber. 1995. Utilización del hábitat, abundancia y dispersión del venado de Coues: Un experimento semi-natural. Pp: 333-350, in *Ecología y manejo del*

- venado cola blanca en México y Costa Rica (Vaughan, C. y Rodríguez, M., ed.). EUNA, Costa Rica.
- Gayot, M., O. Henry, G. Dubost y D. Sabatier. 2004. Comparative diet of the two forest cervids of the genus *Mazama* in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 20:31-43.
- Geist, V. 1998. *Deer of the world: ecology and conservation*. Stackpole books. Harrisburgh, PA. USA.
- Hart, J. 2000. Impact and sustainability of indigenous hunting in the Itury forest, Congo-Zaire: a comparison of hunted and unhunted duiker populations. Pp: 106-153, in *Hunting for sustainability in neotropical forests* (Robinson, J. G. y E. L. Bennett, eds.). Columbia University Press, New York, USA.
- Hurtado-Gonzalez, J. L. y R. E. Bodmer. 2004. Assessing the sustainability of brocket deer hunting in the Tamshiyacu Tahuayo Communal reserve, northern Peru. *Biological Conservation*, 116:1-7.
- Krebs, C. J. 1994. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 4th ed. Harper Collins College Publishers, New York.
- Krebs, C. J. 1998. *Ecological methodology*. Second edition. Benjamin Cummings, California, USA
- Leopold, A. S. 1977. *Fauna Silvestre de México (aves y mamíferos de caza)*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México.
- Lidicker, W. Z. Jr. 1999. Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology*, 14:333-343.
- Mandujano, S. 2004. Análisis bibliográfico de los estudios de venados en México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 20:211-251.
- Martínez, E. y C. Galindo-Leal. 2002. La vegetación de Calakmul: descripción, composición y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 71:7-32.
- McCullough, D. R. 1996. Spatially structured populations and harvest theory. *Journal of Wildlife Management*, 60:1-9.
- McCullough, D. R., K. C. J. Pei y Y. Wang. 2000. Home range, activity patterns and habitat relations of reeves' muntjacs in Taiwan. *Journal of Wildlife Management*, 62:430-441.
- McGaffery, K. R. 1976. Deer trail counts as an index to populations and habitat use. *Journal of Wildlife Management*, 40:308-316.
- McShea, W. J., M. Aung, D. Poszig, C. Wemmer y S. Monford. 2001. Forage, habitat use and sexual segregation by a tropical deer (*Cervus eldi thamin*) in a dipterocarp forest. *Journal of Mammalogy*, 82:848-857.
- Medellín, A. R., A. L. Gardner y J. M. Arya. 1998. The taxonomic status of the Yucatan brown brocket *Mazama pandora* (Mammalia: Cervidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 111:1-14.
- Millsbaugh, J. J., G. C. Brundige, R. A. Gitzen y K. J. Raedeke. 2000. Elk and hunter space-use sharing in South Dakota. *Journal of Wildlife Management*, 64:994-1003.
- Reyna-Hurtado, R. y G. W. Tanner. 2005. Habitat preferences of ungulates in hunted and nonhunted areas in the Calakmul Forest, Campeche, Mexico. *Biotropica*, 37:676-685.

- Tufto, J., R. Yerson y J. Linnell. 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: the roe deer. *Journal of Animal Ecology*, 65:715-724.
- Turner, B. L. II, S. C. Villar, D. Foster, J. Geoghegan, E. Keys, P. Klepeis, D. Lawrence, P. M. Mendoza, S. Manson, Y. Ogneva-Himmelberger, A. B. Plotkin, D. P. Salicrup, R. R. Chowdhury, B. Savitsky, L. Schneider, B. Schmook y C. Vance. 2001. Deforestation in the southern Yucatan peninsular region: an integrative approach. *Forest Ecology and Management*, 154:353-370.
- Van Tienderen, P. H. 1997. Generalists, specialists and the evolution of phenotypic plasticity in sympatric populations of distinct species. *Evolution*, 51:1372-1380.
- Vercauteren, K. C. y S. E. Hyngstrom. 1998. Effects of agricultural activities and hunting on home ranges of female white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*, 62:280-285.
- Waller, D. M. y W. S. Alverson. 1997. The white-tailed deer: a keystone herbivore. *Wildlife Society Bulletin*, 25:217-226.
- Weber, M. 2005. *Ecology and conservation of sympatric tropical deer populations in the Greater Calakmul Region, Campeche, Mexico*. Tesis doctoral. Universidad de Durham, Reino Unido.
- Weber, M. y S. Gonzalez. 2003. Latin American deer diversity and conservation: a review of status and distribution. *Ecoscience*, 10:443-454.
- Wilson, D. S. y J. Yoshimura. 1994. On the coexistence of specialists and generalists. *The American Naturalist*, 144:692-707.
- Wywiałowski, A. P. 1987. Habitat structure and predators: choices and consequences for rodent habitat specialists and generalists. *Oecologia*, 72:39-45.
- Yanosky, A. A. y C. Mercolli. 1994. Estimates of brown brocket deer (*Mazama gouazoubira*) habitat use at El Bagual ecological reserve, Argentina. *The Texas Journal of Science*, 46:73-78.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey, USA.

APÉNDICE

Apéndice. Área de estudio en la Gran Región de Calakmul, Campeche, México. El cuadro rojo en el inserto corresponde al área de estudio. El segundo inserto (más abajo) corresponde a una ampliación de un registro GPS con su buffer de 200 metros de diámetro.





PARTE IV. COMPORTAMIENTO

Síntesis

Existe una compleja interacción entre los factores genéticos y ambientales, que determina la forma de comportamiento de un animal, y es el resultado de la evolución por la selección natural. La descripción del comportamiento de las especies de mamíferos en su hábitat natural ha sido fundamental para entender aspectos fisiológicos, ecológicos y comparativos de grupos de especies.

Se describe el comportamiento alimentario de las hembras de lobo fino de Guadalupe, *Arctocephalus townsendi*, así como los patrones de comportamiento en relación con el cuidado materno y tipo de alimento que consumen, mediante el marcaje con radio transmisores y seguimiento de los ejemplares (Gallo-Reynoso y colaboradores).

Se presentan datos sobre los movimientos (migración y residencia) y comportamiento que incluyen la forma de forrajeo, horario de actividad, y selección de hábitat en refugios diurnos de los murciélagos guaneros (*Tadarida brasiliensis mexicana*) en la cueva El Salitre en Metztitlán, Hidalgo (López Vidal y colaboradores).





FORAGING BEHAVIOR OF LACTATING GUADALUPE FUR SEAL FEMALES

Juan Pablo Gallo-Reynoso¹, Ana-Luisa Figueroa-Carranza² and Burney J. Le Boeuf³

¹ Centro de Investigación, en Alimentación y Desarrollo, A.C. Unidad Guaymas. Carretera a Varadero Nacional km 6.6, Col. Las Playitas. CP 85480 Guaymas, Sonora, México.

CE: jpgallo@ciad.mx

² Área de Protección de Flora y Fauna, Islas del Golfo de California, CONANP, Calle Isla del Peruano esquina Calle Isla de la Rasa. Col. Lomas de Miramar. CP 85450 Guaymas, Sonora, México.

CE: afiguero@conanp.gob.mx

³ Office for Research and Institute of Marine Sciences, 29 Clark Kerr Hall, 1156 High Street, University of California, Santa Cruz, California 95064 USA. CE: leboeuf@ucsc.edu

Resumen: El objetivo de este estudio fue el conocer el comportamiento alimentario de las hembras de lobo fino de Guadalupe, *Arctocephalus townsendi*. Se obtuvo la localización en el mar de tres hembras adultas y el comportamiento de buceo de una hembra adulta haciendo uso de instrumentos registradores del tiempo de buceo con localización geográfica (GLTDRs). Las hembras se alimentaron en la Corriente de California al sur de la Isla de Guadalupe. La distancia media del viaje redondo fue de $2,375 \pm 1,389$ km. La distancia a la zona de alimentación fue de 444 ± 151 km. El primer viaje de alimentación fue de 10 ± 4 días. El Segundo viaje de alimentación fue de 19 ± 8 días. Los viajes de alimentación combinados promediaron 14.4 ± 8.3 días, durante los cuales la velocidad del nado fue de 1.9 ± 0.1 m/s. El tiempo de transito comprendió el 47.9%, el tiempo de buceo fue de 36.2%, y el tiempo de descanso el 15.9%. El tiempo de alimentación (tiempo ocupado en la zona de alimentación, que incluye tiempos de tránsito y buceo) fue el 75% de todo el tiempo pasado en el mar. La profundidad promedio alcanzada por una hembra fue de 17 ± 10 m. La duración promedio de los buceos fue de 2.6 ± 1.4 min. El intervalo en superficie entre buceos fue de 2 min. El tiempo de fondo promedio fue de 1.4 min. Los buceos estaban organizados en trenes de buceos; se registraron 23 trenes de buceos, con una duración promedio por tren de buceo de $3:04 \pm 2:30$ h. El promedio de buceos por tren de buceo fue de 63 ± 60 buceos. La hembra buceó durante la noche y transitó durante el día. Los buceos comenzaron típicamente alrededor de las 2030 h y terminaron alrededor de las 0530 h. El patrón de buceos y la distancia viajada por las hembras lactantes para alimentarse es similar al de otras especies de lobos finos.

Palabras clave: *Arctocephalus townsendi*, Comportamiento de buceo, Isla Guadalupe, Lobo fino de Guadalupe, localización en el mar, México, viajes de alimentación.

Abstract: The aim of this study was to elucidate the foraging behavior of female Guadalupe fur seals, *Arctocephalus townsendi*. The location at sea of three adult females and the diving behavior of one adult female were obtained using geographic location time-depth recorders (GLTDRs). The females fed in the California Current south of Isla de Guadalupe. Mean total



distance traveled was $2,375 \pm 1,389$ km. Distance to feeding grounds was 444 ± 151 km. The first feeding trip averaged 10 ± 4 days. The second feeding trip had a mean duration of 19 ± 8 days. Feeding trips combined averaged 14.4 ± 8.3 days during which the swimming speed was 1.9 ± 0.1 m/s. Transit time accounted for 47.9%, diving time was 36.2%, and resting time was 15.9%. Time spent foraging (time spent in the foraging area which includes some transit and diving times) was 75% of all the time at sea. Mean dive depth of one female was 17 ± 10 m. Mean dive duration was 2.6 ± 1.4 min. Mean surface interval between dives was 2 min. Mean bottom time was 1.4 min. Dives were organized in bouts; 23 bouts were recorded with an average duration of $3:04 \pm 2:30$ h. Mean number of dives per bout was 63 ± 60 dives. This female dived during the night and transited during the day. Diving typically started around 2030 h and ended around 0530 h. The diving pattern and distance traveled by nursing females to forage is similar to that of other fur seals.

Key Words: *Arctocephalus townsendi*, Guadalupe fur seal, Diving behavior, foraging trips, Guadalupe Island, location at sea, México.

INTRODUCTION

Until recently, migrations and feeding areas used by pinnipeds were documented by the observation of free ranging individuals at sea. Sightings of stranded, marked or tagged individuals at non-rookery locations (Condit and Le Boeuf, 1984) were used to describe migratory routes. Radiotelemetry was developed to locate animals and describe their distribution and movements while at sea, which provided recovery information (Loughlin *et al.*, 1987). The development of microprocessor based techniques has given new insight into the movements and dispersal of marine mammals (DeLong *et al.*, 1992) integrating sampling protocols on sensors to register simultaneously water temperatures, pressure and time, and storing data on electronic memory. Lately the use of satellite –micro transmitters and sensors has given new tools for the description of individual movements and dispersal over long distances and on water column movements. The aim of this study was to use microprocessor based techniques to describe the track, location, duration and diving behavior during foraging trips of lactating Guadalupe fur seals *Arctocephalus townsendi*.

The Guadalupe fur seal is an endemic and endangered species in Mexico, and is protected by NOM-059-SEMARNAT-2001 (DOF, 2001), the species was subject to heavy exploitation until its supposed extinction at the beginning of the xx century, the species is making an extraordinary come back due to conservation efforts (Gallo-Reynoso, 1994). There are only two rookeries where this species breeds, the east side of Isla Guadalupe and the southeast coast of Isla San Benito del Este (Maravilla and Lowry, 1999). Single animals, however, have been observed at various islands and localities along the coast of Baja California and California (Stewart *et al.*, 1987). Guadalupe fur seals are rarely seen at sea. Since 1967, there have been only three individuals seen and reported in the Southern California Bight (Brownell and DeLong, 1968; Bonnell *et al.*, 1980), four at Southeastern Farallon Island (Hanni *et al.*, 1997) and one adult female at Point Lobos (Lander *et al.*, 2000). Several Guadalupe fur seals have been observed in the Channel Islands (Stewart *et al.*, 1987), including a newborn pup at San Miguel Island (Melin and DeLong, 1999). Fur seal sightings



in Mexican waters include one seal in the open sea between Isla Guadalupe and Islas San Benito (Rice *et al.*, 1965), several fur seals on Isla Cedros and Islas San Benito (Cruz, 1986), one juvenile at Isla Asunción (P. Pyle, *pers. comm.*, 1994), and several groups of females over the continental shelf of Baja California, near Islas San Benito and Isla Cedros in July 2004 (J.P.G., *personal observation*). Some subadult males have been observed inside the Gulf of California at Los Islotes, Baja California Sur, Islas Encantadas, Baja California (Maravilla, 1997), a fur seal stranded at Bahía Bacochibampo, Sonora (Aurioles *et al.*, 1993), a juvenile female that stranded alive on a beach near Zihuatanejo (Aurioles-Gamboa and Hernández-Camacho, 1999), and a subadult male at the northern point of Isla San Pedro Nolasco, Sonora in May 2005 (J.P.G., *personal observation*). These records show that Guadalupe fur seals are capable of swimming long distances from their home rookery while foraging at sea, but it is not clear where lactating females go to forage between nursing their pups on the rookery as well as the cost associated with nursing.

Other fur seals, like the northern fur seal, *Callorhinus ursinus*, forage from 100 km to 258 km or more from the Pribilof Islands (Gentry and Kooyman, 1986; Robson *et al.*, 2004). Loughlin *et al.* (1987) reported a round trip of 740 km by a nursing female from St. Paul Island. A distance of over 70 km has been recorded from radiotracked northern fur seal females off San Miguel Island (Antonelis *et al.*, 1990). Other northern fur seal females were observed at distances of 80 to 160 km from St. Paul Island (Goebel *et al.*, 1991). Australian fur seal females (*A. pusillus doriferus*) were observed at 100 km from the rookery over Bass Strait (Arnould and Hindell, 2001). Long distance movements of 2,300 to 2,740 km have been reported in subantarctic fur seals, *A. gazella*, in the Southern Ocean (Bester, 1989; Goldsworthy and Shaughnessy, 1989). A distance of more than 500 km from the rookery has been recorded for Juan Fernández fur seal females (Francis *et al.*, 1998). In this paper we describe the foraging location of three Guadalupe fur seal females and their diving characteristics obtained with diving instruments and the implications that this has for the conservation.

METHODOLOGY

We instrumented seven lactating females with time-depth-location recorders or GLTDRS (DeLong *et al.*, 1992; Hill, 1993). These females were departing on their first or second feeding trip after giving birth at Isla de Guadalupe in June-July 1992 and July 1993.

Female capture

Females were captured early in the morning on days when the tide was low. Two people, each one carrying a hoop-net of fine mesh nylon 1.5 m deep and 90-120 cm diameter (Fuhrman Diversified, Seabrook, Texas) crawled toward the chosen female keeping a low profile. One person netted the female while the other served as back up. Once captured, two other persons armed with 2.5 m white pine poles repelled attacks from territorial bulls. The female was taken outside the territory to reduce disturbance.



Immediately after capture the seals were weighed with a 100 kg industrial spring scale (Jogua Din, Básculas Nuevo León). Each animal was held on a restraining board with a detachable and neoprene-padded neck brace to prevent the animal from backing up (Gentry and Holt, 1982). Standard length (tip of nose to tip of tail) and other body measurements were taken (ASM, 1967). The general condition of the female was recorded as well as any scars or notches in the flippers (Gallo-Reynoso and Figueroa-Carranza, 1996).

Female condition

“Pita”, “Maya” and “Piri” were heavy, large and probably multiparous females (mean weight = 52.5 ± 1.8). “Cata” weighed 54 kg, and was probably a multiparous female but had no pup. “Lupe”, “Atl” and “Rita”, were small, slender and probably younger and less experienced than the other females (mean weight = 41.2 ± 1.3 ; Gallo-Reynoso and Figueroa-Carranza, 1996).

Instrumentation

After cleaning a section of the dorsal fur with acetone, an 8 cm wide plastic mold was placed on the dorsal midline of each female above the shoulders. The mold was filled with marine epoxy (Evercoat Ten-set, Fiber Glass-Evercoat Co., Cincinnati, Ohio) and the adhesive was worked under the hair, following the method of Le Boeuf *et al.* (1988) and Costa *et al.* (1989). Each female was instrumented with an Mk3e geolocation time-depth recorder (15 x 2.6 cm diameter, 136 g; Wildlife Computers, Woodinville, Washington) and a very high frequency (VHF) 150 g radio-transmitter (6 cm length x 2 cm diameter; 148-149 MHz; Advanced Telemetry Systems; Bethel, Minnesota). Approximate total weight of the instruments was 386 g. Attachment was by means of a stainless steel hose clamp glued into the marine epoxy. All subjects were marked with black dye (Nice’n Easy, Clairol, Ultra blue) or with white cream bleach (Wellite, Wella Corp., Englewood, New Jersey). While restrained, the animals were kept wet by pouring seawater over them and by keeping wet towels underneath them. Their heads were covered with a blue polyethylene tarp to prevent injury to the eyes by the strong glare and sunlight.

Time Depth Recorders sampling protocol was set at: depth every 30 seconds to obtain good descriptions of the dives, and water temperature (°C) every 60 seconds. Condition: wet or dry. The mean number of geolocation readings extracted was $4,102 \pm 2,135$. The instrument internal clock was calibrated before and after each deployment. Software provided by Wildlife Computers was used to download the data from the GLTDR to a lap-top computer for initial analyses.

Recovery of instruments

Arrival and departure of females was monitored with a Telonics Inc. (Mesa, Arizona) TR-2 scanning telemetry receiver, as well as by daily visual surveys of the rookery (Costa *et al.*, 1989). Females were recaptured upon return from feeding trips lasting 15-28 days. Animals were weighed and measured again, and the instrument and epoxy cradle removed. We applied waterproof, non-fragrant, hypoallergenic baby sunblock lotion (SPF 29) to the exposed skin to prevent sunburn while the females were on land (Banana Boat, Sun Pharmaceuticals, Ltd.). New fur was observed

growing 8 days after removal.

Two of the four females carrying GLTDRS were not relocated owing in part to the rough oceanographic conditions prevailing during June to August of 1992 an “El Niño” year. The first instrumented female never came back to her pupping site and her pup was lost by a combination of high surf and high tide on July 4. The other female was observed on the rookery nursing her pup on 8 July. We attempted unsuccessfully to recapture her. The female went to sea for a day and returned to nurse her pup for two more days then this female departed on 11 July for a long second feeding trip of more than 28 days. Her pup was found dead on 9 August; the pup was emaciated with a weight of 4.7 kg below the mean weight of 5.2 ± 0.8 kg ($n = 13$) of a newborn pup. The female had not returned to the rookery when we left the island, but was observed the following breeding season (1993) with a pup. Two of the four GLTDRS were recovered but no dive data were logged due to a faulty salt switch. Nevertheless, we obtained geolocation data from these two GLTDRS.

During the breeding season of 1993, three females were instrumented with GLTDRS, only one of which was recovered. The first instrumented female did not return while we were present. Her pup was still alive and in good shape after 33 days of fasting. The second instrumented female returned after 14 days at sea. This GLTDR was successfully recovered. The third instrumented female returned after 16 days at sea. Her behavior was erratic, coming and going from territory to territory, but never coming back to the territory in which she had given birth. She was last heard on the radio on 14 August to the south of the study area in a deep cave; we were not able to locate her.

Migratory path and travel speed

Light level data provided estimates of the time of dawn and dusk from which an algorithm calculated position to within ± 1 degree in latitude and longitude (DeLong *et al.*, 1992; Hill, 1993). Ambiguities in latitude were adjusted by matching sea surface temperatures (SST) recorded by the diving instrument to mean SST of the area compiled semi-monthly from satellites by the National Meteorological Weather Service (Ashville, North Carolina; Le Boeuf *et al.*, 1993). At-sea locations were filtered, removing any unrealistic fixes of Latitude and Longitude in terms of the approximated rate of travel speed (2 m/s) for a seal of similar size and weight than a Guadalupe fur seal female. Position was plotted at daily intervals to calculate the mean daily distance traveled. Minimum travel speed was calculated as the distance in kilometers between two points, one at the beginning and one at the end of a segment of the track where the seal was traveling. Minimum travel speed, mean daily distance traveled and total distance traveled by Guadalupe fur seal females were calculated by using marine charts of the area (Secretaría de Marina, SM 010, Ensenada to Mazatlán). “In transit” was defined as moving in a straight line covering long distances at a steady rate. “Foraging area” was defined as a geographical location where the seal reduced its horizontal speed substantially and was relatively stationary in its migration (Le Boeuf *et al.*, 1993).

Diving behavior

Dive bout duration was defined following Gentry and Kooyman (1986). Bouts were defined as diving sequences having no interdive intervals greater than 40 minutes and consisting of five or



more dives (a requisite that was necessary for calculating dives per hour). Transit times were measured from departure to the onset of the first dive bout, and from the end of the last bout to return onto the rookery (Gentry *et al.*, 1986a).

RESULTS

Location at sea

During the first feeding trip, females showed a tendency to move to the northwest of Isla de Guadalupe (Fig. 1). In the second feeding trip, females traveled to the south-southeast (Fig. 1). Mean maximum distance to feeding grounds was up to 444 ± 151 km (range: 222-589 km) from Isla Guadalupe. Mean total distance traveled was $2,375 \pm 1,389$ km ($n = 4$ of 3 females; one female made two trips, range: 704-4,092 km). Mean daily distance traveled was 171 ± 10 km/day ($n = 4$ of 3 females; one female made two trips, range: 157-179 km/day; Table 1). This suggests that intensive feeding took place between Latitude $24^{\circ}00'$ to $28^{\circ}00'$, and Longitude $114^{\circ}00'$ to $120^{\circ}00'$. This corresponds to a foraging area of about 86,400 square nautical miles (160,121 square km; Fig. 1). Sea surface temperature (SST) in these waters was in the range of 17.6°C to 22.7°C .

Feeding trip duration and nursing duration

The first feeding trip of instrumented females had a mean duration of 10 ± 4 days for females ($n = 4$, range: 4-14 days). The second feeding trip had a mean duration of 19 ± 8 days ($n = 4$, range: 8-28 days). The difference in the mean values of the two trips was not statistically significant (t-test, $t = -1.266$, d.f. = 4, $P = 0.274$). Larger females took shorter trips (mean = 13 ± 8 days, $n = 4$) than small females (mean = 28 ± 15 days, $n = 4$ of 3 females; Table 2). The difference in foraging trip duration of instrumented females (mean = 14.4 ± 8.3 days, $n = 7$) versus non-instrumented females (mean = 11 ± 6 days, $n = 46$) was not statistically significant ($t = 1.517$, d.f. = 52, $P > 0.05$). There was no significant difference in the nursing duration of large females (mean = 4 ± 1 days, $n = 4$) and small females (mean = 4 ± 2 days, $n = 4$ of 3 females; $t = -0.166$, d.f. = 7, $P > 0.05$).

There was no statistical difference in fasting duration of pups of large instrumented females (mean = 13 ± 8 days, $n = 5$ of 3 females) and small instrumented females (mean = 28 ± 15 , $n = 4$ of 3 females) while the mother was away ($t = -1.944$, d.f. = 7, $P > 0.05$). Similarly days spent attending pups for large instrumented females (mean = 4 ± 1 , $n = 5$ of 3 females) and small instrumented females (mean = 4 ± 2 , $n = 4$ of 3 females) was not significantly different ($t = -0.166$, d.f. = 7, $P = 0.873$).

Travel Speed

Mean travel or swimming speed of these females was 1.9 ± 0.1 m/s, based on the mean daily distance traveled of 171 ± 10 km.

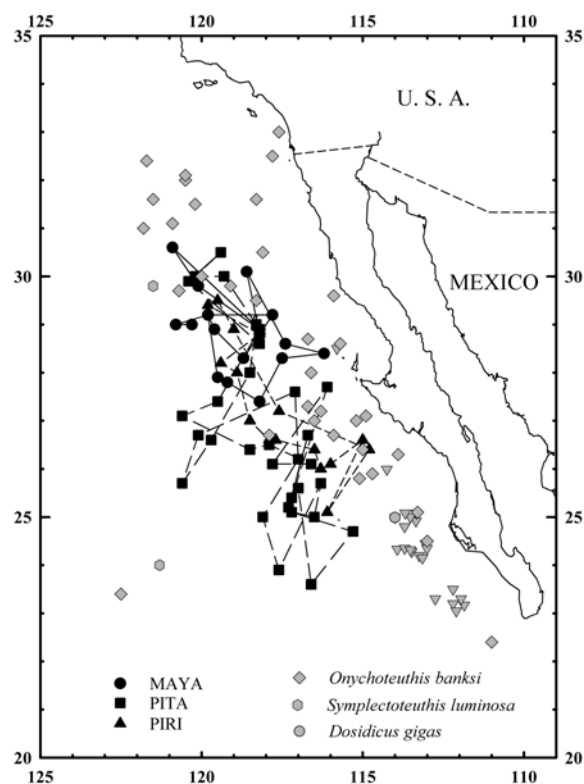


Figure 1. Location at sea of females “Pita” (solid square), first and second foraging trip (28 June to 31 July, 1992). “Maya” (solid circle) first foraging trip (30 June to 18 July, 1992). And “Piri” (solid triangle) second foraging trip (18 July to 2 August, 1993), in relation to squid fishing areas in the California Current of Baja California.

Table 1. Total distance traveled by adult Guadalupe fur seal females. Calculated by plotting the geolocation positions in a marine chart of the area (Secretaría de Marina, SM 010, Ensenada to Mazatlán).

Female	Days at sea	Total distance traveled (km)	Daily distance traveled (km/day)	Estimated travel velocity (m/s)
Pita *	4	704.2	176.1	2.0
	24	4,092.0	170.5	1.97
Maya	14	2,508.6	179.2	2.1
Piri	14	2,196.5	156.9	1.8
Mean =	14	2,375.3	170.7	1.97
SD =	8.2	1,389.2	9.9	0.1

*Values of first and second trip.

Table 2. Trip duration and duration of attendance to pups of large and small females. Second row per female other trip duration or attendance duration while instrumented with GLTDRS.

Large females	Trip duration (days)	Attendance (days)	Small females	Trip duration (days)	Attendance (days)
Pita	4	3	Lupe	42*	2
	24	4	Atl	7	4
Maya	14	6		28*	--
	8	3	Rita	33*	5
Piri	14	3			
	--	2			
Cata	16 **	--			
Mean =	12.8	3.5	Mean =	27.5*	3.7
SD =	7.6	1.4	SD =	14.8*	1.5

* Values as "non-present" during the length of stay on the study area.

** Value of the probable third feeding trip of this non-nursing female.

Not used to estimate the averages.

Diving behavior

Diving behavior was recorded for one female ("Piri") during a foraging trip (July 19-2 August, 1993). Time at sea was 347 h or approximately 14 days (Table 3). This provided a sample of 1,465 dives ≤ 3 m, between 18 July and 2 August (Fig. 2). Mean dive depth was 17 ± 10 m (range: 3-82 m), modal dive depth was 3.1 m (Fig. 3A). Mean dive duration was 2.6 ± 1.4 min (range: 0.5-18 min); modal dive duration was 0.6 min (Fig. 3B). Dive duration tended to increase as dive depth increased showing a slight but significant correlation ($r = 0.48$, d.f. = 1, $P < 0.05$).

Shorter and shallower dives occurred at the beginning of the record as the animal traveled south to the foraging area, the frequency of dives greater than 20 m increased rapidly. The distribution of dive depth was negatively skewed. Dives less than 20 m tended to be within the mixed

Table 3. Activity patterns during a trip to sea of a Guadalupe fur seal female in 14.5 days or 347 h (expressed in hours (h) and percentage of time), in a total of 1,465 dives.

Mean dives per day	Mean dives per hour	Total diving time		Total rest time		Total transit time		Transit times			
								outbound		inbound	
		h	%	h	%	h	%	h	%	h	%
101.3	4.2	125.5	36.2	55.2	15.9	166.3	47.9	98.3	59	68.3	41
n		23		11		29		14		15	

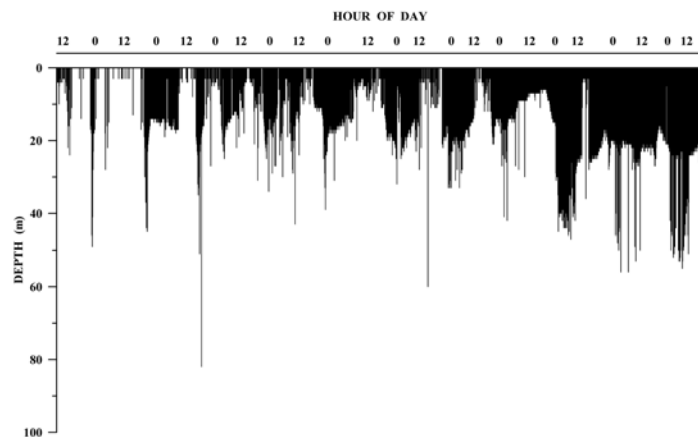


Figure 2. Plot of 1,465 dives made on one trip to sea by female “Piri” over a period of 14 days (18 July to 2 August). Sunrise was at ~0611 and sunset at ~2002. Times are local (8 h earlier than Greenwich Mean Time). Minimum dive depth plotted was 3 m.

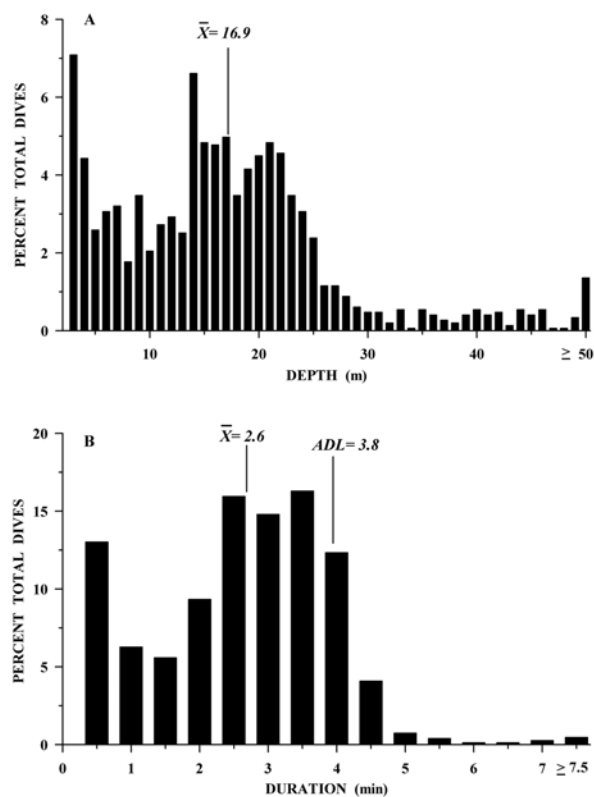


Figure 3. (A) dive depth frequency analysis for female “Piri” ($\bar{x} = 16.9 \pm 10.3$ m, $n = 1,465$ dives). Mode 3.1 m. (B) dive duration frequency ($\bar{x} = 2.6 \pm 1.4$ min, $n = 1,465$ dives). Mode 3.6 min. ADL = Aerobic Dive Limit.

layer near the surface (0-30 m), whereas deeper dives broke through the mixed layer into subsurface water (>30 m; Fig. 4A, 4B, 4C).

The record during the foraging trip showed a strong daily cycle of diving activity, with a mean of 92 ± 49 dives per day (range: 6-168). This female increased the number of dives towards the end of the foraging trip (Fig. 2), reaching an average of 6 ± 3 dives per hour. Most dives occurred from dusk to dawn. Diving typically started around 2030 h and ended around 0530 h. Deep dives started abruptly, increasing in depth towards midnight. The deepest dives occurred at midnight, with dive depth declining after dawn (Fig. 4A, 4B, 4C.; Fig. 5).

Mean surface interval between dives was 2 min (range: 0.5-38.5min) with a modal surface interval of 0.6 min. Surface intervals were skewed, with most of them lasting greater than 5 min. Mean bottom dive time was 1 min (range: 0-15.5 min); modal bottom time was 0.1 min. Bottom time showed a tendency to increase as dive depth increased ($r = 0.25$, d.f. = 1, $P < 0.05$), although this relationship is non-significant. Dive was organized in bouts; 23 bouts were recorded with an average duration of $3:04 \pm 2:30$ h (range: 36'-6:26' h). Mean number of dives per bout was 63 ± 60 (range: 7-173). The time between departure and the first dive bout was 35.05 h (10.1% of total time at sea), that is at 249 km from the island. The time between the last dive bout and return to shore was 11.18 h (3.2% of total time at sea), at 79 km (Table 4).

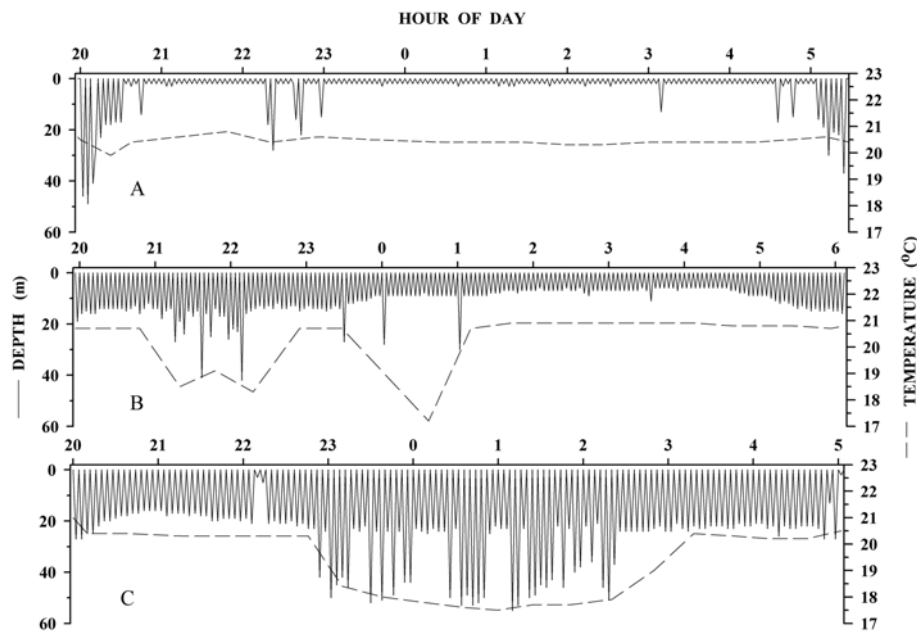


Figure 4. Examples of different days on the dive record. Sunrise was at ~0611 and sunset ~2002 h. (A) crepuscular diving while transiting to the foraging area. (B) crepuscular and night diving at the middle of the foraging trip, the seal has reached the foraging area and starts its way back. (C) crepuscular, night and deep diving prior to the last two days foraging in a full moon night.

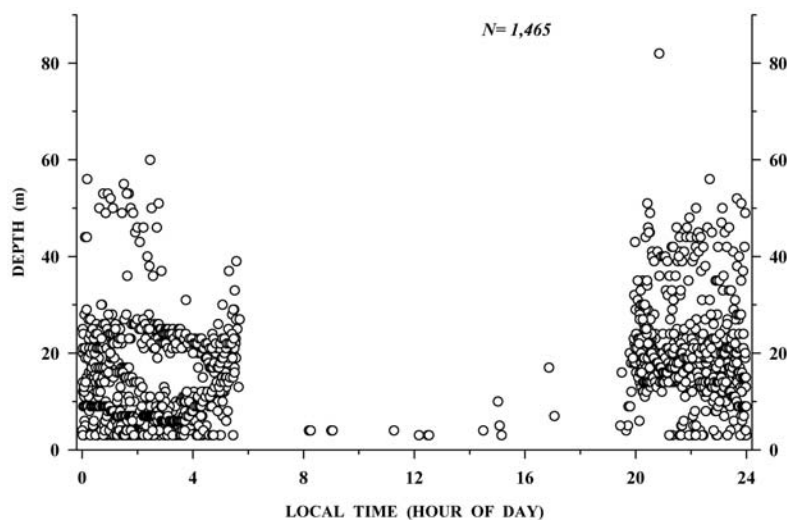


Figure 5. Cumulative distribution of dives by hour of day by female "Piri" over a period of 14 days. Conditions are similar to Figure 2.

Table 4. Dive bout characteristics of a Guadalupe fur seal female in 23 dive bouts (1,439 dives).

Dives excluded (%)	Dives per bout	Bout duration (h)	Dives/ h in bout	Time of bout underwater (%)	Depth per bout	Surface interval per bout (min)	Interbout interval (min)
	Mean ($\pm$ SD)	Mean ($\pm$ SD)	Mean ($\pm$ SD)	Mean ($\pm$ SD)	Mean ($\pm$ SD)	Mean ($\pm$ SD)	Mean ($\pm$ SD)
	range	range	range	range	range	range	range
26	62.7	5.05	10.5	38	15	2.08	9.42
(1.8)	(60.1)	(4.05)	(4.04)	(26.9)	(6.32)	(4.5)	(7.19)
	7-173	0.6- 6.26	6-27	4-86.4	4.3-27.1	0.5-38.5	0.42-20.40

Note: includes all bouts that fit the dual criterion of including no interdive intervals >40 min, and including at least five dives. Note that bout duration does not equate with percentage of time spent diving.

Effect of instrument

There was no difference in the duration of the first trip ($t = -0.632$, $df = 2$, $P > 0.05$, $n = 4$) and the second trip ($t = -1.185$, $d.f. = 7$, $P > 0.05$, $n = 9$) of instrumented and non instrumented females. This was also the case for the second trip duration of instrumented and non instrumented females during the summer of 1993 ($t = -0.241$, $d.f. = 14$, $P > 0.05$, $n = 16$).

DISCUSSION

Location at sea

During the first feeding trip, females showed a tendency to move northwest of Isla de Guadalupe against the flow of the California Current (Fig. 1). In the second part of the feeding trip, females traveled south-southeast (Fig. 1). They were probably taking advantage of the California Current, swimming south in a parallel direction to the Baja California Peninsula (Fig. 1), indicating a probable use of currents on their way south. Evidence of the utilization of oceanic currents and gyres in *A. gazella* and *A. tropicalis* has been reported by Rodríguez *et al.* (1993). The distance to feeding grounds for this female in a straight line was approximately 444 ± 151 km from Isla de Guadalupe, greater than the distance traveled by two other fur seals species: 160-200 km with a round trip of 400 km for *C. ursinus* (Loughlin *et al.*, 1987), and *A. gazella* that travel about 200 km to feed (Croxall *et al.*, 1985), but similar to those of Juan Fernández fur seals of about 500 km (Francis *et al.*, 1998).

At a certain point these females started moving back, apparently taking more time and diving more often than on the way out from the island, suggesting that these females foraged against the flow of the California Current. Even though this is a single case, the return of one female was probably triggered by the full moon of August 2, 1993, as suggested by Trillmich and Mohren (1981), who found that Galapagos fur seals peaked with about twice as many animals on land near full moon, than near the new moon with a minimal number of seals.

Comparing with a rehabilitated non-pregnant Guadalupe fur seal adult female (Lander *et al.*, 2000) that was instrumented with a satellite Time Depth Recorder (SLTDR) on January 1998 (post El Niño year), the trip of this female was irregular, the female swam to Bahía San Quintín, Isla de Guadalupe and further north to the Latitude of Mendocino County, a 2,890 km, longer than the mean total distance of 2,375 km of the three nursing females from Guadalupe. Due that this was a non-pregnant or nursing female its track during winter might give us some idea of where Guadalupe fur seals females forage in El Niño conditions while they are not breeding.

Preliminary analysis of 24 scats and vomits show that Guadalupe fur seals feeds on vertically migrating squid (*Onychoteuthis banksi*, *O. boreal-japonica*, *Eucleoteuthis luminosa*, *Dosidicus gigas*, *Stenoteuthis ovalensis*, *Histioteuthis heteropsis*, *Symplectoteuthis luminosa*, *Pterygioteuthis giardi* and *Loligo opalescens*), unidentified myctophid fishes found in shallow depths at night, and of epipelagic Pacific mackerel (*Scomber japonicus*) and frigate mackerel (*Auxis thazard*; Gallo-Reynoso, 1994; Gallo-Reynoso *et al.*, 2000). These squids and fishes are all found in the California Current about Isla Guadalupe, Islas San Benitos and Isla Cedros, and the continental shelf of Baja California in the area where these females feed. The species found in their diet has been reported by oceanographic research cruises and fishing records (Young, 1972; Okutani, 1980; Allen *et al.*, 1995; Roper *et al.*, 1995).

Feeding trip duration and nursing duration

Feeding trips of instrumented females versus non instrumented females show that female trip

duration was not affected by the instrument, as was affected by the female condition in which larger females did shorter trips than smaller females, even though larger females spent the same time attending their pups as smaller females, this suggest a more efficient energy allocation by the larger females than the smaller ones. Foraging trips were similar or longer in duration than those of Juan Fernández fur seal females described by Francis *et al.* (1998).

The mean foraging trip duration of Guadalupe fur seal non-instrumented females during the 1992 El Niño was 9 ± 6.4 days ($n = 55$ trips of 18 females; Figueroa-Carranza, 1994). In post El Niño 1993, when oceanographic conditions were approaching normal, non-instrumented female's foraging trips were longer, mean = 13.5 ± 7 days ($n = 31$ trips of 29 females; Figueroa-Carranza, 1994). In other otariids El Niño conditions increase the duration of foraging trips (*A. australis*, *A. galapagoensis*, *C. ursinus* at San Miguel Island, and *Zalophus californianus*; Limberger *et al.*, 1983; Trillmich *et al.*, 1986; Trillmich, 1986; Costa *et al.*, 1991; DeLong and Antonelis, 1991; Feldkamp *et al.*, 1991; Heath *et al.*, 1991; Majluf, 1991; Trillmich, 1991). Our data shows that during El Niño conditions the trips were not affected during the breeding season, while in the post El Niño conditions the trips were longer. Our data might be related to the northward shift on the distribution of food either geographically or in the water column which can explain the difference in foraging effort by these females.

Travel speed

The mean travel speed of 2 m/s found in these three females is similar to that reported for northern fur seals of 2.06 m/s (combining outbound and inbound travel speed from Loughlin *et al.*, 1987) and only marginally faster than Galapagos fur seals of 0.6-1.9 m/s measured with velocity meters (Ponganis *et al.*, 1990). Guadalupe fur seal females travel speed is well within the minimum cost of transport (MCT) of 2.1 m/s (Gentry *et al.*, 1986b; Feldkamp, 1987), for an otariid seal with a mean weight of 52.5 ± 1.8 kg. Mean travel speed of 2 m/sec is not only similar to other otariids but also to phocids like elephant seals (Le Boeuf *et al.*, 1993).

Diving behavior

The diving characteristics of the female are broadly similar to those described for female Antarctic fur seals, *A. gazella* (Croxall *et al.*, 1985; Kooyman and Trillmich, 1986; Boyd and Croxall, 1992), for female Galapagos fur seals, *A. galapagoensis* (Kooyman and Trillmich, 1986), female South American fur seals, *A. australis* during lactation (Trillmich *et al.*, 1986), to seasonal diving shown by female New Zealand fur seal, *A. forsteri* (Mattlin, 1993), and female Juan Fernández fur seals (Francis *et al.*, 1998). But they are different from those of northern fur seals, *C. ursinus* that show individual specialization on shallow and deep dives (Gentry *et al.*, 1986b; Goebel *et al.*, 1991).

Gentry *et al.* (1986b) calculated the aerobic dive limit (ADL) for fur seals of different body sizes and, using their prediction equation for the ADL based on body mass, the predicted ADL for the 53 kg female in this study was 3.8 minutes. The predicted ADL was exceeded by this female in 15% of all dives (Fig. 3B), suggesting that lactic acid (LA) may accumulate during diving. One dive of



18 min was recorded, which was 4.7 times the predicted ADL. It is not unusual for a certain percentages of dive duration to exceed ADL; this has been noted in many species (Feldkamp *et al.*, 1989; Ponganis *et al.*, 1990; Boyd and Croxall 1996; Costa *et al.*, 1996; Costa and Gales, 2000).

Theoretically this female was capable of diving deeper than the deepest dive shown on the record (82 m). Assuming that she dived vertically during deep dives, swimming speed did not normally exceed 1.5 m/s. Based on this swimming speed and a theoretical ADL of 3.8 min (Gentry *et al.*, 1986b; Boyd and Croxall, 1992), the maximum depth for aerobic dives by Guadalupe fur seals would be 174 m.

The diving record suggests that dives occurred in bouts separated by extended periods spent at the surface, possibly in transit. This has been suggested for other species of the genus *Arctocephalus* (Gentry *et al.*, 1986b; Boyd and Croxall, 1992). The geolocation method suggests that this particular seal, instead of spending time resting at the surface (or physiological “recovery” periods), was transiting to foraging areas. Williams *et al.* (1992) hypothesized a similar strategy for the gentoo penguin, *Pygoscelis papua*. Transit to foraging areas showed repeated short dives from surface to one or two meters during the daily long surface intervals, suggesting that this female was clearing LA concentration with repeated short dives within the ADL. Castellini *et al.* (1988) reported a similar result for Weddell seals in which LA declined rapidly as if the seal were at the surface.

Effect of instrument

Attached instruments may affect the overall performance of seals. Nearly 17% reduction in swim speed of California sea lions, *Z. californianus*, was found by Feldkamp (1987), and Feldkamp *et al.* (1989). Foraging trip metabolic rate increased by 19% in northern fur seals harnessed with TDRs (Costa and Gentry, 1986). However, these studies used TDRs with twice the cross-sectional area and three times the mass of the instruments used in this study; furthermore they were attached with harnesses, which increased drag. This suggests that our instruments had minimal effects on diving behavior and or distance traveled.

During the summer of 1992, there was no difference between the first and second trip duration of instrumented and non instrumented females of similar weight. Similarly, during the summer of 1993, there was no difference in trip duration of instrumented and non instrumented females during the second trip (Fig. 6). Similarly, Boyd *et al.* (1991) found no significant difference in foraging trip duration and time spent ashore between Antarctic fur seals with and without TDRs. Studies in other diving species have shown none or little effect (Wilson *et al.*, 1986). Croxall *et al.* (1988), Gales *et al.* (1990) and Kooyman *et al.* (1992) found no significant difference in foraging trip duration or mass of prey brought ashore between instrumented and non-instrumented penguins using similar or greater devices (cross sectional area and mass) to the TDRs used in this study.

Results show that instrumented Guadalupe fur seals with geolocation time depth recorders can render high quality data on the diving behavior and foraging trips at sea. The traveling distance, the foraging area and its *in situ* characteristics give a wider view of the biogeographic implications for the conservation of a vulnerable and highly dispersing species, pointing to new



Figure 6. Time Depth Recorder attached to the back of a Guadalupe fur seal female. The female is nursing her pup upon arrival from a foraging trip; note the territorial male to the left.

directions on the effective conservation of a species and the location and characteristics of their foraging area, which should have some level of management to protect the food and the feeding habits of Guadalupe fur seals in their oceanic habitat over the California Current to warrant their survival.

ACKNOWLEDGMENTS

We are indebted to Dirección General de Intercambio Académico-UNAM, to Education Abroad Program, University of California, The National Geographic Society, the Institute of Marine Sciences, University of California Santa Cruz, and UC-Mexus for funding the different expeditions. Thanks are given to P. Thorson for helping in the field in 1992, and to D. Costa for lending us the capture nets and a VHF radio-receiver. We are grateful to R. Hill from Wildlife Computers for lending us 2 TDRs for this study. We also thank A. Delgado, M. Peralta and A. Sánchez for their help in the field. We are grateful to Secretaría de Marina and to fishermen of “Cooperativa de Langosteros y Abuloneros de Ensenada” which provided logistic support on the island. These field studies were conducted under permits No. 0561 of Secretaría de Pesca, and Nos. 2538, 4933 and 2025 of Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología, (now SEMARNAT) México.

LITERATURE CITED

Allen, G. R. *et al.* (and 39 other authors). 1995. Peces óseos. In *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental*. 2:800-1200. Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter and V. H. Niem (eds.). 2:800-1200.

- Antonelis, G. A., B. S. Stewart and W. F. Perryman. 1990. Foraging characteristics of female northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) and California sea lions (*Zalophus californianus*). *Canadian Journal of Zoology*, 68(19):150-158.
- Arnould, J. P. and M. A. Hindell. 2001. Dive behaviour, foraging locations, and maternal-attendance patterns of Australian fur seals (*Arctocephalus pusillus doriferus*). *Canadian Journal of Zoology*, 79:35-48.
- ASM. 1967. Standard measurements of seals. *Journal of Mammalogy*, 48:459-462. American Society of Mammalogists.
- Auriolos, D., B. J. Le Boeuf and L. T. Findley. 1993. Registros de pinnípedos poco comunes para el Golfo de California. *Revista de Investigación Científica*, Universidad Autónoma de Baja California Sur. Serie Ciencias del Mar 1:13-20.
- Auriolos-Gamboa, D. and C. J. Hernández-Camacho. 1999. Notes on the southernmost records of the Guadalupe fur seal, *Arctocephalus townsendi* in Mexico. *Marine Mammal Science*, 15(2):581-583.
- Bester, M. N. 1989. Movements of southern elephant seals and subantarctic fur seals in relation to Marion Island. *Marine Mammal Science*, 5(3):257-265.
- Bonnell, M. L., B. J. Le Boeuf, M. O. Pierson, D. H. Dettman, G. D. Farrens, C. B. Heath, R. F. Gantt and D. J. Larsen. 1980. *Pinnipeds of the Southern California Bight area, 1975-1978*. Vol. 3, part. 1. Contract Rep. University of California Santa Cruz. NTIS PB 81-248-71.
- Boyd, I. L., N. J. Lunn and T. Barton. 1991. Time budgets and foraging characteristics of lactating Antarctic fur seals. *Journal of Animal Ecology*, 60:577-592.
- Boyd, I. L. and J. P. Croxall. 1992. Diving behaviour of lactating Antarctic fur seals. *Canadian Journal of Zoology*, 70:919-928.
- Boyd, I. L. and J. P. Croxall. 1996. Dive durations in pinnipeds and seabirds. *Canadian Journal of Zoology*, 74:1696-1705.
- Brownell, R. L. and R. L. DeLong. 1968. Marine mammals of the eastern grid area. Unpublished. *Report of the Pacific Ocean Biological Survey Program*, Smithsonian Institution.
- Castellini, M. A., R. W. Davis and G. L. Kooyman. 1988. Blood chemistry regulation during repetitive diving in Weddell seals. *Physiological Zoology*, 61:159-166.
- Condit, R. and B. J. Le Boeuf. 1984. Feeding habits and feeding grounds of the northern elephant seal. *Journal of Mammalogy*, 65(2):281-290.
- Costa, D. P. and R. L. Gentry. 1986. Free-ranging energetics of northern fur seals. Pp. 79-101, in *Fur seals, Maternal strategies on land and at sea* (Gentry, R. L. and G. L. Kooyman, eds.). Princeton University Press.
- Costa, D. P., J. P. Croxall and C. D. Duck. 1989. Foraging energetics of Antarctic fur seals in relation to changes in prey availability. *Ecology*, 70(3):596-606.
- Costa, D. P., G. A. Antonelis and R. L. DeLong. 1991. Effects of El Niño on the foraging energetics of the California sea lion. Pp. 156-165, in *Pinnipeds and El Niño, Responses to environmental stress* (Trillmich, F. and K. A. Ono, eds.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Costa, D. P., N. J. Gales and D. E. Crocker. 1996. Blood volume and diving ability of the New

- Zealand sea lion, *Phocarctos hookeri*. *Physiological Zoology*, 71(2):208-213.
- Costa, D. P. and N. J. Gales. 2000. Foraging energetics and diving behavior of lactating New Zealand sea lions, *Phocarctos hookeri*. *The Journal of Experimental Biology*, 203(23):3655-3665.
- Croxall, J. P., I. Everson, G. L. Kooyman, C. Ricketts and R. W. Davis. 1985. Fur seal diving behaviour in relation to vertical distribution of krill. *Journal of Animal Ecology*, 54:1-8.
- Croxall, J. P., R. W. Davis and M. J. O'Connell. 1988. Diving patterns in relation to diet of Gentoo and Macaroni penguins at South Georgia. *Condor*, 90:157-167.
- Cruz, H. 1986. Reconocimiento de las poblaciones de elefante marino del norte, *Mirounga angustirostris*, en las Islas Cedros, Natividad y San Benito. In XI Reunión Internacional sobre Mamíferos Marinos. Guaymas, Sonora (Abstract). 2-6 April 1986.
- DOF. 2001. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección Ambiental. Especies nativas de México de Flora y Fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. SEMARNAT. *Diario Oficial de la Federación*. 6 de Marzo del 2002.
- DeLong, R. L. and G. A. Antonelis. 1991. Impact of the 1982-1983 El Niño on the northern fur seal population at San Miguel Island, California. Pp. 75-83, in *Pinnipeds and El Niño, Responses to environmental stress* (Trillmich, F. and K. A. Ono, eds.). Springer-Verlag. Berlin Heidelberg.
- DeLong, R. L., B. S. Stewart and R. D. Hill. 1992. Documenting migrations of northern elephant seals using day length. *Marine Mammal Science*, 8(2):155-159.
- Feldkamp, S. D. 1987. Swimming in the California sea lion: morphometrics, drag and energetics. *Journal of Experimental Biology*, 131:117-135.
- Feldkamp, S. D., R. L. DeLong and G. A. Antonelis. 1989. Diving patterns of California sea lions, *Zalophus californianus*. *Canadian Journal of Zoology*, 67:872-883.
- Feldkamp, S. D., R. L. DeLong and G. A. Antonelis. 1991. Effects of El Niño 1983 on the foraging patterns of California sea lions (*Zalophus californianus*) near San Miguel Island, California. Pp. 146-155, in *Pinnipeds and El Niño, Responses to environmental stress* (Trillmich, F. and K. A. Ono, eds.). Springer-Verlag. Berlin Heidelberg.
- Figueroa-Carranza, A. L. 1994. *Early lactation and attendance behavior of the Guadalupe fur seal females (Arctocephalus townsendi)*. M. Sc. Thesis. University of California, Santa Cruz.
- Francis, J. D. Boness and H. Ochoa-Acuña. 1998. A protracted foraging and attendance cycle in female Juan Fernández fur seals. *Marine Mammal Science*, 14(3):552-574.
- Gales, R., C. Williams and D. Ritz. 1990. Foraging behaviour of the little penguin, *Eudyptula minor*: initial results and assessment of instrument effect. *Journal of Zoology*. London 220:61-85.
- Gallo-Reynoso, J. P. 1994. *Factors affecting the population status of Guadalupe fur seal, Arctocephalus townsendi (Merriam, 1897), at Isla de Guadalupe, Baja California, México*. Ph.D. Thesis. University of California Santa Cruz.
- Gallo-Reynoso, J. P. and A. L. Figueroa-Carranza. 1996. Size and weight of Guadalupe fur seals.

- Marine Mammal Science*, 12(2):318-321.
- Gallo-Reynoso, J. P., A. L. Figueroa-Carranza, M. S. Guerrero-Martínez and B. J. Le Boeuf. 2000. El calamar, *Onychoteuthis banksi* en la dieta del lobo fino de Guadalupe, *Arctocephalus townsendi*, en la Isla de Guadalupe, México. In *v Congreso Nacional de Mastozoología* (Abstract). Pp 92-93. Mérida, Yucatán, México.
- Gentry, R. L. and J. R. Holt. 1982. Equipment and techniques for handling northern fur seals. *NOAA Technical Report*. NMFS SSRF-758.
- Gentry, R. L. and G. L. Kooyman. 1986. Methods of dive analysis. Pp. 28-40, in *Fur seals, Maternal strategies on land and at sea* (Gentry, R. L. and G. L. Kooyman, eds.). Princeton University Press.
- Gentry, G. L., G. L. Kooyman and M. E. Goebel. 1986a. Feeding and diving behavior of northern fur seals. Pp. 61-78, in *Fur seals, Maternal strategies on land and at sea* (Gentry, R. L. and G. L. Kooyman, eds.). Princeton University Press.
- Gentry, G. L., D. P. Costa, J. P. Croxall, J. H. M. David, R. W. Davis, G. L. Kooyman, P. Majluf, T. S. McCann and F. Trillmich. 1986b. Synthesis and Conclusions. Pp. 220-264, in *Fur seals, Maternal strategies on land and at sea* (Gentry, R. L. and G. L. Kooyman, eds.). Princeton University Press.
- Goebel, M. E., J. L. Bengtson, R. L. DeLong, R. L. Gentry and T. R. Loughlin. 1991. Diving patterns and foraging locations of female northern fur seals. *Fisheries Bulletin*, 89(2):171-179.
- Goldsworthy, S. D. and P. D. Shaughnessy. 1989. Subantarctic fur seals *Arctocephalus tropicalis* at Heard Island. *Polar Biology*, 9:337-339.
- Hanni, K. D., D. J. Long, R. E. Jones, P. Pyle and L. E. Morgan. 1997. Sightings and strandings of Guadalupe fur seals in Central and Northern California, 1988-1995. *Journal of Mammalogy*, 78(2):684-690.
- Heath, C. B., K. A. Ono, D. J. Boness and J. M. Francis. 1991. The influence of El Niño on female attendance patterns in the California sea lion. Pp. 138-145, in *Pinnipeds and El Niño, Responses to environmental stress* (Trillmich, F. and K. A. Ono, eds.). Springer-Verlag. Berlin Heidelberg.
- Hill, R. D. 1993. Theory of geolocation by light-levels. Pp. 227-236, in *Elephant seals* (Le Boeuf, B. J. and R. M. Laws, eds.). University of California Press, Los Angeles, Berkeley.
- Kooyman, G. L. and F. Trillmich. 1986. Diving behavior of Galapagos fur seals. Pp. 186-195, in *Fur seals, Maternal strategies on land and at sea* (Gentry, R. L. and G. L. Kooyman, eds.). Princeton University Press. Berlin Heidelberg.
- Kooyman, G. L., Y. Cherel, Y. Le Maho, J. P. Croxall, P. H. Thorson, V. Ridoux and C. A. Kooyman. 1992. Diving behavior and energetics during foraging cycles in king penguins. *Ecological Monographs*, 62(1):143-163.
- Lander, M. E., F. M. D. Gulland and R. L. DeLong. 2000. Satellite tracking a rehabilitated Guadalupe fur seal (*Arctocephalus townsendi*). *Aquatic Mammals*, 26(2):137-142.
- Le Boeuf, B. J., D. P. Costa, A. C. Huntley and S. D. Feldkamp. 1988. Continuous deep diving in

- female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Canadian Journal of Zoology*, 66:446-458.
- Le Boeuf, B. J., D. E. Crocker, S. B. Blackwell, P. A. Morris and P. H. Thorson. 1993. Sex differences in diving and foraging behaviour of northern elephant seals. *Symposium of the Zoological Society of London*, 66:149-178.
- Limberger, D., Trillmich, F., Kooyman, G. L. and P. Majluf. 1983. Reproductive failure of fur seals in Galapagos and Peru in 1982-1983. *Tropical Ocean-Atmosphere Newsletter* October 1983. pp. 16-17.
- Loughlin, T. R., Bengtson, J. L. and R. L. Merrick. 1987. Characteristics of feeding trips of female northern fur seals. *Canadian Journal of Zoology*, 65:2079-2084.
- Majluf, P. 1991. El Niño effects in pinnipeds on Peru. Pp. 55-65, in *Pinnipeds and El Niño, Responses to environmental stress* (Trillmich, F. and K. A. Ono, eds.). Springer-Verlag. Berlin Heidelberg.
- Maravilla, M. O. 1997. Avistamiento de un lobo fino de Guadalupe, *Arctocephalus townsendi*, en Isla Lobos (Islas Encantadas), Golfo de California, México. In *xxii Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos*. Nuevo Vallarta, Nayarit, México (Abstract). April 27 to May 1st, 1997.
- Maravilla, M. O. and M. S. Lowry. 1999. Incipient breeding colony of Guadalupe fur seals at San Benito del Este, Baja California, México. *Marine Mammal Science*, 15(1):239-241.
- Mattlin, R. H. 1993. Seasonal diving behaviour of the New Zealand fur seal, *Arctocephalus forsteri*. In *Tenth Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals* (Abstract). Pp 74. Galveston, Texas.
- Melin, S. R. and R. L. DeLong. 1999. Observations of a Guadalupe fur seal (*Arctocephalus townsendi*) female and pup at San Miguel island, California. *Marine Mammal Science*, 15(3):885-888.
- Okutani, T. 1980. *Calamares de las aguas mexicanas*. Secretaría de Pesca. México.
- Ponganis, P. J., E. P. Ponganis, K. V. Ponganis, G. L. Kooyman, R. L. Gentry and F. Trillmich. 1990. Swimming velocities in otariids. *Canadian Journal of Zoology*, 68:2105-2112.
- Rice, D. W., K. L. Kenyon and D. Lluch. 1965. *Pinniped populations at Islas Guadalupe, San Benito, and Cedros, Baja California, in 1965*. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 14(7):73-84.
- Robson, B. W., M. E. Goebel, J. D. Baker, R. R. Ream, T. R. Loughlin, R. C. Francis, G. A. Antonelis and D. P. Costa. 2004. Separation of foraging habitat among breeding sites of a colonial marine predator, the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*). *Canadian Journal of Zoology*, 82:20-29.
- Rodríguez, D., L. Bastida and J. Loureiro. 1993. Records of antarctic and subantarctic fur seals in Argentina. In *Tenth Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals* (Abstract). Galveston, Texas.
- Roper, C. E. F., M. J. Sweeney and F. G. Hochberg. 1995. Cefalópodos. In *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental* (Fischer, W., F.



- Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter and V. H. Niem, eds.). 1:305-353.
- Stewart, B. S., P. K. Yochem, R. L. DeLong and G. A. Antonelis. 1987. Interactions between Guadalupe fur seals and California sea lions at San Nicolas and San Miguel Islands, California. Pp. 103-106, in *Status, Biology, and Ecology of fur seals* (Croxall, J. P. and R. L. Gentry, eds.). NOAA Technical Report NMFS 51.
- Trillmich, F. and W. Mohren. 1981. Effects of the lunar cycle on the Galapagos fur seal, *Arctocephalus galapagoensis*. *Oecologia*, 48:85-92.
- Trillmich, F. 1986. Attendance behavior of Galapagos fur seals. Pp. 196-208, in *Fur seals, Maternal strategies on land and at sea* (Gentry, R. L. and G. L. Kooyman, eds.). Princeton University Press.
- Trillmich, F. 1991. Introductory remarks on the natural history of fur seals. Pp. 45-46, in *Pinnipeds and El Niño, Responses to environmental stress* (Trillmich, F. and K. A. Ono, eds.). Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Trillmich, F., G. L. Kooyman, P. Majluf and M. Sánchez-Griñan. 1986. Attendance and diving behavior of South American fur seals during El Niño in 1983. Pp. 153-167, in *Fur seals, Maternal strategies on land and at sea*. (Gentry, R. L. and G. L. Kooyman, eds.). Princeton University Press.
- Williams, T. D., D. R. Briggs, J. P. Croxall, Y. Naito and A. Kato. 1992. Diving pattern and performance in relation to foraging ecology in the gentoo penguin, *Pygoscelis papua*. *Journal of Zoology* (London), 227:211-230.
- Wilson, R. P., W. S. Grant and D. C. Duffy. 1986. Recording devices on free ranging-animals: does measurement affect foraging performance? *Ecology*, 67:1091-1093.
- Young, R. E. 1972. The systematics and areal distribution of pelagic cephalopods from the seas of Southern California. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 97:1-159.



OBSERVACIONES SOBRE MOVIMIENTOS Y COMPORTAMIENTO DE *Tadarida brasiliensis mexicana* EN LA CUEVA EL SALITRE, METZTITLÁN, HIDALGO, MÉXICO

Juan Carlos López Vidal¹, Cynthia Elizalde Arellano¹, Joaquín Arroyo-Cabrales² y
Rodrigo A. Medellín³

¹ Laboratorio de Cordados Terrestres, Depto. de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Carpio y Plan de Ayala s/n. Col. Casco de Sto. Tomás. México, Distrito Federal, México. CE: jvidal@ipn.mx (JCLV); jclvidal@hotmail.com (JCLV); thiadeno@hotmail.com (CEA).

² Laboratorio de Arqueozoología "M. en C. Ticul Álvarez Solórzano", Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Moneda # 16. Col. Centro. CP 06060 México, Distrito Federal, México. CE: arromatu5@yahoo.com.mx, arromatu@hotmail.com (JAC).

³ Laboratorio de Conservación de Mamíferos, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-275. CP 04510 México, Distrito Federal, México. CE: medellin@miranda.ecologia.unam.mx (RAM).

Resumen: Se presentan observaciones acerca de los movimientos y del comportamiento relacionado, de los murciélagos guaneros (*Tadarida brasiliensis mexicana*) que se refugian en la cueva El Salitre, Metztitlán, Hidalgo; a partir de: 1) las épocas de ocupación de la cueva por ambos sexos; 2) la ocupación diferencial por parte de machos y hembras en ciertas épocas del año y 3) datos de la reproducción en la zona, se proponen inferencias sobre los movimientos de los murciélagos. Se presentan dos posibilidades: a) al menos dos poblaciones ocupan la cueva a lo largo del año, una residente y otra migratoria que la ocupa en su movimiento, ambas llevan a cabo al menos parte de su reproducción en el centro de México, b) existe una sola población que ocupa la cueva, la que se reproduce en el centro de México y presenta pautas de comportamiento variadas ante estímulos muy parecidos. Las pautas mostradas durante la salida del refugio indican que existen dos formas de comportamiento, a) en conjunto relativamente desordenado y b) en columna. La forma de forrajeo observada coincide con lo registrado en la bibliografía y consiste en captura de insectos mediante vuelo recto y rápido con cambios de dirección ocasionales y súbitos. La selección de hábitat observadas en dos sitios analizados como refugio diurno, corresponden a cuevas altas con techo en domo y múltiples grietas en las paredes. El horario de actividad abarca desde el crepúsculo hasta el amanecer, con pequeñas variantes en días nublados; hay dos periodos de forrajeo por noche, en el primero se consume en promedio, 1.28 g de insectos por individuo.

Palabras clave: Comportamiento, Metztitlán, Hidalgo, migraciones, *Tadarida brasiliensis mexicana*.

Abstract: The movements and the related behavior of the free tailed bats (*Tadarida brasiliensis mexicana*), which use the El Salitre cave, in Metztitlán, Hidalgo, are presented. In base to 1) The time of cave occupation by each sex; 2) the differential time of occupation by females and males



along the year, and 3) reproduction data in the zone, inferences about bats movements are presented. Two possibilities are proposed: a) at least two populations are using the cave all year long, a resident one and other migratory; both of them accomplish at least part of reproduction cycle in central México, b) there is only a population using the cave, which accomplishes its reproduction in central México, and shows varying behaviors to very similar stimuli. The behavior displayed in exiting the shelter, points to two types of exit, a) like a relatively disordered group, and b) in a column. The observed foraging type is coincident with the already reported one: the insects are caught by using a straight fly and sudden direction changes. The habitat selection in two analyzed sites corresponds to high domed ceiling caves with abundant crevices on the walls. The activity is from dawn to sunrise, with small variants at cloudy days; there are two foraging periods a night, in the first, each individual consumed 1.28 g of insect in average.

Key Words: Behavior, Metztitlán, Hidalgo, Migrations, *Tadarida brasiliensis mexicana*.

INTRODUCCIÓN

Uno de los fenómenos mas importantes en la biología de las poblaciones animales son sus movimientos, éstos pueden ser de diferentes tipos y alcances. Las migraciones tienen fuerte relación con la reproducción y la alimentación de las especies. Los murciélagos, igual que otros mamíferos, llevan a cabo movimientos con la finalidad de satisfacer sus requerimientos biológicos, alimentación y reproducción, así como los ambientales, temperatura, humedad, necesidades de espacio (Kunz, 1982). En zonas con climas fríos, los murciélagos enfrentan problemas debidos a las bajas temperaturas, que afectan la disponibilidad de alimento y el tamaño de la población; en climas templados o cálidos los principales factores que influyen en el tamaño poblacional son la disponibilidad de alimento y la reproducción (Baker, 1980).

En climas fríos, dos adaptaciones principales de los quirópteros a las bajas temperaturas son la hibernación y la migración (Kunz, 1982). Los murciélagos presentan pocos tipos de adaptaciones morfológicas relacionadas con el frío, no obstante, la migración se presenta solamente en algunas poblaciones de zonas templadas o cálidas, en las que se encuentra más relacionada a factores como el régimen de lluvias, que afecta en última instancia a la disponibilidad de alimento.

Las migraciones son un problema complicado de estudio y no existe una definición universalmente aceptada. Las definiciones han involucrado principalmente las distancias que recorren los organismos; que los movimientos sean de ida y vuelta, e incluso el modo de transporte que en algunos casos puede ser pasivo. En la década de 1960 se empezaron a integrar al estudio de las migraciones, conceptos de fisiología y de comportamiento (Baker, 1980; Kennedy, 1985; Dingle, 1996). En ese contexto, algunos autores consideran que no hay diferencia entre movimientos (por ejemplo de tipo altitudinal) y migraciones, ambos son el mismo fenómeno; así, las migraciones son un aspecto del comportamiento exploratorio. Por ello, Baker (1980) define migración como el movimiento de un hábitat a otro, basado en comportamiento exploratorio.

Según otra corriente de pensamiento, la migración es un proceso ecológico y debe ser definido en ese contexto y en el evolutivo, como parte de la historia de vida de las especies. Migración es



la redistribución de la población por medio del movimiento, sea controlado o no por el animal, a través de algún tipo particular de comportamiento (Taylor y Taylor, 1983; Kennedy, 1985). Así, se reconoce que este proceso, como parte de la historia de vida, involucra “intercambios” (*trade offs*) entre el costo del movimiento y la eficiencia en la reproducción.

Basado en las causas del proceso más que en el resultado, Dingle (1996) propuso una clasificación de movimientos, considerando que pueden ser agrupados por tipos. Distingue los que se usan para buscar recursos alimentarios, llamados en conjunto “forrajeo” o aprovisionamiento (*foraging*), de los de exploración de un área en busca de un hábitat conveniente (*ranging*) o dispersión, estos movimientos cesan cuando se encuentra el hábitat o alimento apropiado y dicho autor los separa de los migratorios propiamente dichos.

La diferencia entre las migraciones y otros tipos de movimientos consiste en que los individuos que migran no responden a estímulos del medio (como alimento o refugio) mientras se encuentran en el comportamiento migratorio, esto es, inhiben o suprimen las respuestas fisiológicas a dichos estímulos; en cambio, los tipos de movimiento considerados no migratorios son originados por un estímulo como los mencionados, y cesan al encontrar la causa que los originó (Dingle, 1996). De acuerdo con lo anterior, la distancia recorrida no es un criterio que defina si un movimiento es migratorio o no, tampoco que sea de ida y vuelta. Las características principales de un movimiento migratorio incluyen: persistencia de un hábitat a otro; generalmente directo, con pocas desviaciones; involucran sistemas de navegación y orientación complejos; sin distracciones provocadas por la presencia de recursos que en otras circunstancias lo detendrían; se presentan patrones de actividad y comportamientos distintivos al partir o arribar, y la energía se reasigna para mantener el movimiento (Dingle, 1996; Ramenofsky y Wingfield, 2007).

La definición dada por Kennedy (1985) considera varios de los criterios arriba expuestos: “El comportamiento migratorio es un movimiento persistente, directo, efectuado por los medios locomotores propios del animal o por su activa embarcación en un vehículo. Depende de la inhibición temporal de respuestas de aprovisionamiento, pero promueve su eventual desinhibición y recurrencia”.

Otra definición basada en la anterior menciona la relación del movimiento con los procesos reproductivos de los animales (Téllez-Zenteno, 2001): “La migración es un comportamiento altamente especializado, caracterizado por el movimiento persistente y absoluto efectuado por el trabajo locomotor de un animal, que lo lleva fuera de su hábitat original a otro nuevo, con la finalidad de asegurar la reproducción en el lugar y tiempo adecuados, mediante la explotación de los diferentes hábitat estacionales por sus diferentes estados ontogenéticos”.

Ambas definiciones engloban varios de los criterios expuestos por Dingle (1996) quien, además, incluye movimientos pasivos. Con esta adición a la definición de Téllez-Zenteno (2001), la definición usada en esta contribución enlaza los criterios de las dos anteriores: Migración es un comportamiento altamente especializado, es un movimiento persistente, absoluto, dependiente de la inhibición temporal de las respuestas de abastecimiento, efectuado por medios locomotores del animal o por su embarcación activa en un vehículo que lo lleva fuera de su hábitat original a otro nuevo con la finalidad de asegurar la reproducción en el lugar y temporalidad adecuados, explotando



diferentes hábitats estacionales por sus diferentes estados ontogenéticos.

Para considerar a una población como migratoria, se seguirán aquí los criterios mencionados. El murciélago guanero, *Tadarida brasiliensis mexicana* ha sido reconocido como migratorio, pero existen poblaciones tanto residentes como migratorias y, dentro de éstas, migratorias que recorren distancias largas y otras que recorren distancias cortas (Villa-R., 1956; Constantine, 1967; Cockrum, 1969; McCracken y Gassel, 1997; Reid, 1997; Russel *et al.*, 2005). Con base en lo anterior, la población de El Salitre (Metztitlán, Hidalgo), es considerada a priori como migratoria.

El murciélago guanero (*T. brasiliensis*) es una de las especies de mamíferos con distribución más amplia, se encuentra desde el centro de los Estados Unidos de América (EUA) hasta Sudamérica (Hall, 1981; Wilkins, 1989), esto implica la ocupación de diferentes hábitats a lo largo de su distribución, los que pueden estar fragmentados o aislados, y es frecuente registrar poblaciones pequeñas y relativamente aisladas con distribución más restringida. En esas poblaciones se esperaría poco o nulo flujo genético o de individuos con otros grupos; sin embargo, se sabe que dicho intercambio se presenta y es alto (Russell *et al.*, 2005), el mecanismo responsable puede relacionarse con movimientos.

Entre las diferentes poblaciones que integran una especie con distribución tan amplia como la de *T. brasiliensis* es de esperar que se presenten interrelaciones que mantienen flujo génico, donde son de importancia primordial los movimientos y las migraciones (de acuerdo con la definición antes expuesta). En las poblaciones de este tipo es posible encontrar variación interespecífica, en pautas de comportamiento y estacionalidad de los ciclos reproductivos. En la población de El Salitre, se realizaron observaciones acerca de movimientos, comportamiento durante la salida y el regreso al refugio, aspectos de reproducción y modo de forrajeo. Los datos obtenidos muestran la existencia de variabilidad en los patrones de movimientos y de comportamiento, dentro de la misma población supuesta. Con base en esa variabilidad, se explora la posibilidad de que el refugio sea usado por dos o más grupos de población muy relacionados.

ANTECEDENTES

Los tres parámetros principales que afectan el desarrollo de una población, y por lo tanto el tamaño poblacional y su densidad en un sitio y tiempo dados, son la natalidad, la mortalidad y las migraciones (Gaisler, 1979). El parámetro más investigado en los murciélagos que en cualquier otro grupo de mamíferos son las migraciones, estudiadas con mayor detalle a partir de la década de 1930, cuando se marcaron de manera masiva algunas poblaciones de quirópteros, sobre todo en Europa y Norteamérica, usando principalmente anillos en las patas y bandas en el antebrazo o las orejas (Griffin, 1945; Gaisler, 1979). Entre 1952 y 1967, Cockrum y un equipo de la Universidad de Arizona marcaron 162,892 ejemplares del murciélago guanero (*T. b. mexicana*) en Arizona y regiones cercanas (Cockrum, 1969).

Basados en datos de individuos obtenidos del campo y mantenidos en cautiverio, French y Lollar (1998) propusieron que la mayoría de los murciélagos guaneros que hibernan son machos.

Sus datos indican que los tamaños de poblaciones en libertad que estudiaron fluctúan en octubre, y para diciembre, la mayoría de los individuos han migrado. Estudiando una población del murciélago guanero en Texas, Spenrath y Laval (1974) determinaron mediante bandado de ejemplares, que una parte de los individuos presentan periodos diferenciados de migración, relacionados a sexo y edad, mientras otros permanecen durante el invierno.

Aunque desde hace mucho tiempo se sabe de las migraciones de murciélagos, falta bastante por conocer sobre las rutas de las especies de América y, especialmente, sobre las de México. Una de las más estudiadas y con mayor número de ejemplares marcados es *T. brasiliensis* que, por medio de marcaje y recaptura, se comprobó que integrantes de la población que se refugia en las cavernas de Carlsbad, New Mexico, viajan desde Estados Unidos hasta Soyatlán del Oro, en Jalisco, México, cubriendo una distancia de más de 1340 km (Villa-R., 1956). Entre las poblaciones del murciélago guanero se pueden encontrar indistintamente migratorias o residentes; por ejemplo, en las cavernas de Carlsbad, EUA, se sabe que existen tres poblaciones, una residente, una que migra distancias cortas y otra a distancias largas (Villa-R., 1956; Villa-R. y Cockrum, 1962; Constantine, 1967; Cockrum, 1969).

Por medio de marcaje y recaptura, Cockrum (1969) propuso que en el oeste de EUA existen al menos cuatro grupos de poblaciones de *T. b. mexicana*, que tienen diferencias en comportamiento y parecían genéticamente diferentes. Una sería residente de California y el sur de Oregón. Otra, del oeste de Arizona, sur de Nevada y sur de California, migra sólo pequeñas distancias hacia el Sur, a Baja California, México y al Oeste, a los valles bajos de California. Los otros dos grupos serían migratorios y viajan largas distancias, uno habita el centro y este de Arizona así como New Mexico, parece tener una ruta a través de Sinaloa y Sonora por el lado oeste de la Sierra Madre Occidental. El último grupo habita el este de New Mexico, oeste de Kansas, Nebraska, Texas y las partes adyacentes de México, migran hacia el Sur a través de los estados de Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas y San Luis Potosí y, al parecer, recorren ambos lados de la Sierra Madre Oriental hacia el sur. Al respecto, Cockrum (1969) y McCracken y Gassel (1997) proponen tres posibles rutas de migración del murciélago guanero, que van del sur de EUA hasta, al menos, el centro de México.

Los principales factores que causan los movimientos del murciélago guanero están relacionados con la reproducción y con la disponibilidad de su alimento, constituido por insectos voladores. Según Constantine (1967) y Villa-R. (1956), al menos las poblaciones nortañas de *T. b. mexicana* de México, pasan la mayor parte del año en el sur de EUA y migran en invierno para aparearse en México, regresando en los meses de primavera y verano a parir en refugios del norte del continente.

Algunas poblaciones del murciélago guanero son el mejor ejemplo de un migrante estacional que se congrega para dar a luz (Villa-R., 1956; Constantine, 1967; Baker, 1980) en el que las hembras de la especie viajan cerca de 1,500 km desde el norte de México al sur de EUA donde nacen las crías. Sin embargo, se ha registrado que no todos los murciélagos guaneros tienen el mismo comportamiento, ya que mientras una parte migra, otra porción importante de la población permanece en México (región central), siempre y cuando tenga suficiente comida y clima benigno; en ese caso las madres raramente migran muy lejos de los refugios de crianza. Los machos en su



mayor parte permanecen en el verano en México (Baker, 1980).

Los datos registrados para la cueva El Salitre indican que *T. b. mexicana* ha sido considerada como especie migratoria que utiliza la cueva como refugio temporal (Álvarez y Polaco, 1980), se sabía de su presencia en ese refugio en junio y de su ausencia en septiembre. Con relación a horarios de actividad, los murciélagos guaneros inician su periodo de actividad diaria en el crepúsculo y la mayor parte de la misma es nocturna, tienen vuelo recto y rápido, poco maniobrable, forrajea alto en el aire y muy lejos de la vegetación (McCracken, 1996). Morfológicamente, presentan adaptaciones alares y esqueléticas al vuelo rápido y recto, pero han retenido características para una eficiente locomoción terrestre (Ross, 1961, 1967; Vaughan, 1966). De acuerdo con Canals *et al.* (2001), alcanzan velocidades de hasta 11.3 m/s^{-1} (40.68 km/h) en la actividad de forrajeo.

Se han descrito dos tipos de comportamiento de vuelo usados para salir de los refugios, uno difuso, con poca integridad de grupo, que ocurre después del ocaso; y otro en el que se menciona que en refugios que contienen muchos individuos, éstos salen rápidamente formando una columna serpenteante que se extiende por varios kilómetros; este tipo de salida se presenta poco antes de oscurecer. Se propuso que ambos comportamientos corresponden a una misma población en diferentes condiciones, la primera cuando existen relativamente pocos ejemplares en el refugio y la segunda cuando la cantidad de murciélagos es muy grande (Herreid y Davis, 1966). No se tiene información acerca de si las condiciones de hacinamiento pudieran influir el comportamiento en la salida.

En la presente contribución se exponen resultados del estudio observacional realizado en la cueva El Salitre, en Metztitlán, Hidalgo, desde 1997 hasta 1999; se registraron las fluctuaciones del tamaño de la población a lo largo del año, el comportamiento a la hora de la salida y su relación con los movimientos de la especie.

Las observaciones que se registran pretenden poner a prueba las hipótesis siguientes:

- 1) La población presente realiza movimientos migratorios (según definición propuesta), o La población lleva a cabo movimientos en el centro de México.
- 2) La población periódicamente abandona por completo la cueva, o no abandona completamente la cueva.
- 3) Los individuos estudiados en la cueva pertenecen a un solo grupo poblacional, o los individuos que usan la cueva pertenecen al menos a dos grupos poblacionales diferentes.
- 4) Existen características de los refugios que son comunes a varias cuevas que albergan poblaciones grandes de *T. b. mexicana*, o no existen características comunes a los refugios que albergan poblaciones grandes de *T. b. mexicana*.

OBJETIVOS

A partir de los datos y observaciones sobre *T. b. mexicana*, en El Salitre se plantea: a) proponer inferencias acerca de si ese grupo realiza movimientos de tipo migración o de otro tipo; b) proponer

inferencias sobre la ocupación del refugio por uno o más grupos poblacionales durante el año; c) por medio de los datos publicados sobre características de las cuevas ocupadas por los murciélagos guaneros, y de los datos obtenidos en este estudio, determinar si existen características comunes en las condiciones topográficas, ambientales y de espacio en esos refugios.

METODOLOGÍA

Área de estudio

Cueva El Salitre y sus alrededores, situada en la cañada de Metztitlán, Hidalgo (Fig. 1). La cañada se encuentra en la Provincia Biótica Sierra Madre Oriental propuesta por Álvarez y De la Chica (1974) y dentro de la subprovincia del Carso Huasteco (INEGI, 1992). El fondo de la cañada, llamado “La Vega”, sostiene vegetación de tipo tropical subperennifolio; en las paredes de la barranca y fuera de ella, hay mezquital, matorral desértico rosetófilo con fisonomía de subinerme y crasirosulifolio, además del crasicaule (INEGI, 1992); en las partes más altas, hay bosque de pino o encino-pino, ocupando el extremo noroeste (Álvarez y Polaco, 1980).

Por sus características, se considera que la cañada puede funcionar como corredor para los movimientos y distribución de diversas especies, así, en la zona se ha registrado *Eumops perotis californicus* (Álvarez y Polaco, 1980), cuyo registro anterior más cercano era en Acatita, Coahuila, aunque actualmente se le conoce de varios estados en el centro del país (Polaco *et al.*, 1992); algo parecido ocurre con *Dasypus novemcinctus*, que se ha registrado en el lugar. Cabe esperar que también *Tadarida brasiliensis mexicana* use esta cañada como ruta de migración.



Figura 1. Localización de la cueva El Salitre, Metztitlán, Hidalgo.

Para cumplir los objetivos propuestos y analizar las hipótesis planteadas, se realizaron 29 visitas a la cueva El Salitre, Metztitlán, Hidalgo, de 1997 a 2000, con periodicidad aproximada de una salida por mes en ciclos anuales, excepto en 2000, cuando solo se realizó una.

Para la captura de los murciélagos, en cada viaje se colocaron dos redes de seda, de 15 y de 10 metros, cubriendo parte de la entrada de la cueva, para un total de 25 metros de red por salida (725 m en total). Las redes se mantuvieron en posición durante seis horas en promedio cada vez, con la finalidad de capturar una muestra de la población; se registraron horarios de actividad y movimientos diarios, los periodos de alimentación, épocas de ocupación de la cueva por parte de cada sexo y estado reproductivo por observación de la morfología externa de los ejemplares.

En todas las salidas se llevaron a cabo observaciones sobre el comportamiento durante el vuelo que realizan al salir de la cueva para forrajear. Para determinar el tipo de forrajeo, estimar la cantidad de alimento ingerido, y sus posibles variaciones intraespecíficas, se revisó la boca de los murciélagos y se pesaron los ejemplares capturados en la primera parte de la noche. Fueron mantenidos en cautiverio durante siete horas en promedio, y se pesaron de nuevo después de haber defecado y previo a su liberación.

Con la intención de registrar los movimientos de los murciélagos guaneros hacia otros refugios, se marcaron ejemplares por medio de collares fabricados exprofeso en el Laboratorio de Cordados Terrestres del Instituto Politécnico Nacional, los cuales portan el mismo código de colores usado en otros estudios realizados en el mismo Instituto, en la Universidad Nacional Autónoma de México y en otras instituciones mexicanas.

Para el código de los collares se usaron 10 colores, lo que permite identificar individualmente a los ejemplares. El collar está constituido por un alambre muy delgado con chaquiras pequeñas ensartadas, así, se tiene muy poco peso y no se observó que causara molestias al animal (Fig. 2).



Figura 2. Collar usado en los murciélagos de cola libre, *Tadarida brasiliensis*.



La finalidad fue la individualización de los ejemplares y el monitoreo de sus movimientos, en cada captura se registraron las condiciones físicas, categoría de edad asignada a cada ejemplar, sexo y estado reproductivo y lograr su seguimiento en caso de obtener recapturas. Se marcaron 590 ejemplares, que al integrarse a una población estimada en cerca de un millón de murciélagos (López-Vidal, 2004), resultaron poco representativos. El número de marcas en uso fue bajo y no se lograron recapturas.

Como parte del estudio se llevó a cabo el análisis del ciclo reproductivo de los ejemplares de la especie en la cueva, se determinaron las épocas de cópula, preñez y nacimientos (Cruz-García, 2001). Esos datos, relacionados a las temporadas de ocupación del refugio, permiten la posibilidad de inferencias acerca de movimientos de la población; el grado de desarrollo de los embriones indica sobre la capacidad de vuelo de las madres.

El Salitre, en Metztitlán, Hidalgo, y la Cueva de Quintero en Tamaulipas, dos refugios con poblaciones registradas de aproximadamente un millón de ejemplares cada una, fueron evaluados y comparados en relación con dimensiones y topografía, incluyendo la altura interna y forma del techo, dimensiones internas, rugosidad y huecos en las paredes, iluminación natural y distancia del área de refugio de los murciélagos guaneros a la entrada.

RESULTADOS

Comportamiento

En la cueva El Salitre, se observaron los dos tipos de comportamiento de los murciélagos guaneros al salir a alimentarse, descritos por Herreid y Davis (1966), el difuso y el que se realiza en columna. En el difuso, de tres a seis individuos vuelan cerca de la entrada en actitud de exploración antes de salir de la cueva, dan varias vueltas, para regresar y reunirse casi inmediatamente con los demás, después de lo cual salen casi todos en grupo aparentemente desordenado, sin formar una fila definida. En todas las ocasiones, la salida se llevó a cabo ya sin luz diurna, pocos minutos después de anochecer.

En el otro tipo de salida, no se observó comportamiento exploratorio previo a la partida del grupo, todos los organismos salieron simultáneamente, sin mediar exploración, formando una fila definida de entre 2 y 20 m de ancho por aproximadamente 2 km de largo y constituida en promedio por 20 individuos a lo ancho de la columna; este tipo de salida se observó todavía con luz diurna, cerca de media hora antes de anochecer.

En Metztitlán, 28 de las 29 ocasiones (96.5%) en que se observó la salida de los murciélagos, ésta se realizó en grupo difuso y sólo una ocasión (3.5%) formando una columna, en mayo de 1999. Los dos tipos de partida se presentaron el mismo día, con un intervalo entre ambos de aproximadamente 45 minutos, primero salió el grupo en columna y después el de salida difusa. La salida en columna se observó una sola vez en tres años. Cada año, desde finales de marzo a julio, se registraron los mayores tamaños de población, con máximo de un millón de ejemplares (Fig. 3), la ocasión en que se registró la salida en columna, el número de ejemplares en el refugio era

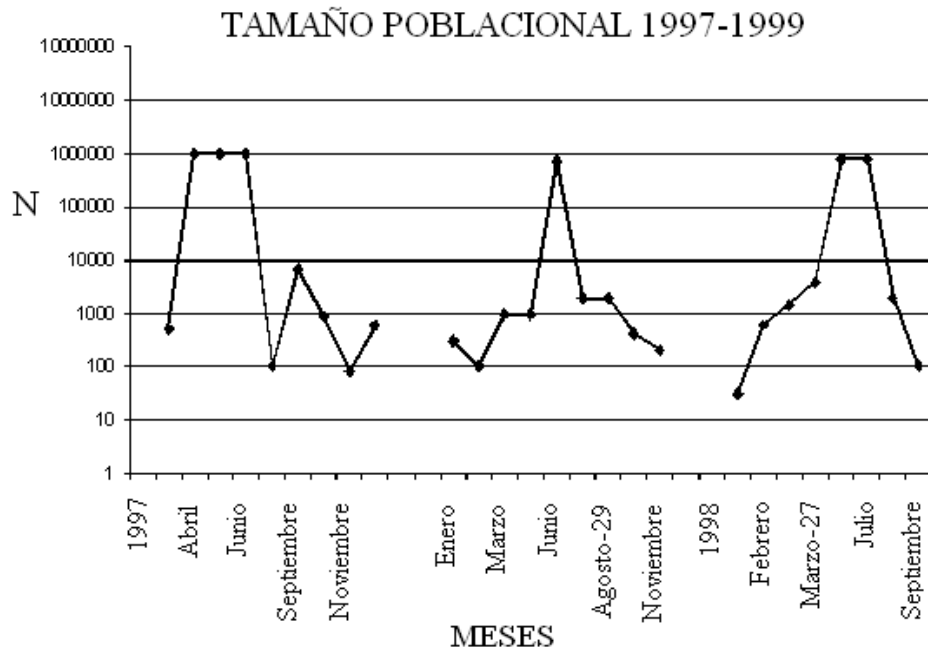


Figura 3. Estimación de la variación en número de ejemplares de *Tadarida brasiliensis* de 1997 a 1999. La flecha indica la fecha de la salida en columna.

cercano al millón.

Durante el comportamiento alimentario, los murciélagos guaneros utilizaron vuelo recto a gran velocidad con rápidos giros para atrapar insectos. Los ejemplares capturados al regresar del primer periodo de forrajeo presentaron restos de insectos masticados, acumulados en el pliegue lingual (descrito por Elizalde-Arellano *et al.*, 2002). El pliegue funciona como sitio de anclaje de los insectos al ser consumidos durante el vuelo. Esto apoya la observación de captura y consumo de presas durante el vuelo a gran velocidad y se presentó en todos los ejemplares revisados. Otras especies insectívoras, como *Balantiopteryx plicata*, forrajea mediante un vuelo lento errático y a baja altura y no presentan pliegue lingual.

Horarios de actividad

La salida de los murciélagos coincide con el crepúsculo, entre las 19:00 y las 20:00 h, y finalizan su actividad al amanecer entre las 6:00 y las 7:00 h, antes de que la luz diurna sea completa. Salen aproximadamente diez minutos después de oscurecer, para regresar con el estómago lleno, en promedio una hora después. A partir de la diferencia de peso de los ejemplares, se registró que cada uno consume por noche y en promedio 1.28 g, de insectos (desviación estándar 0.6). Estos datos se basan en registros de solo uno de los dos periodos diarios de forrajeo que



realizan estos quirópteros. El peso promedio de los adultos capturados es 10.6 g, por lo que los insectos consumidos por animal en cada noche, supera el 10% de su propio peso corporal.

A pesar de que no se registraron datos en cada noche de trabajo, se observó que los murciélagos salen una segunda vez a partir de aproximadamente la 01:00 a.m.; para la segunda salida no se detectó comportamiento grupal. Dentro de la cueva hay actividad toda la noche, con individuos volando o descansando perchados. El regreso de la mayoría, se efectúa poco antes de amanecer completamente, aunque en las ocasiones en que hubo fuerte nubosidad, una gran parte de los animales regresaron ya con luz diurna, hasta 30 minutos después de la hora del amanecer.

El regreso a la cueva es parecido a como lo describen Eads *et al.* (1957). Los quirópteros llegan volando muy alto, bajan en picada a alta velocidad, con un característico zumbido en su descenso, cambian súbitamente de dirección y entran a la cueva velozmente; en otros casos, abren las alas deteniendo su caída, dan de una a tres vueltas frente a la entrada de la cueva y entran con menor velocidad, aparentemente ambas formas fueron utilizadas indistintamente.

El Salitre se encuentra sobre la ladera de un cerro que forma parte de un barranco con sustrato pedregoso y soporta vegetación de matorral xerófito. La entrada al refugio tiene orientación Este; mide aproximadamente 33 metros de ancho por seis a ocho de alto, el recinto principal tiene forma alargada y una inclinación cercana a 60 grados entre el nivel más bajo y el más alto. Debajo de esta cámara existen varios túneles artificiales con 1.20 m de altura interna en promedio, creados para algún tipo de minería. La parte más profunda de la cámara principal tiene el techo con una altura aproximada de 30 m, en forma de domo, llamado “La Olla” por los lugareños, este sitio tiene superficie rugosa y muchas grietas (Fig. 4).

Los murciélagos guaneros usan siempre “La Olla” como sitio de refugio diurno y ahí se refugia el mayor número de ellos. Los ejemplares se perchan en huecos del techo y partes cercanas de la pared a más de 25 m de altura sobre el nivel del piso de la cueva, por lo que no fue posible realizar observaciones sobre comportamiento en el refugio. En toda la cueva la superficie de la pared es muy rugosa. La distancia de “La Olla” a la entrada, es cercana a los 100 m. No existen obstáculos para la salida o entrada en línea recta desde el punto de percha hasta afuera de la cueva. La entrada tiene más de dos metros de altura (Fig. 4).

Fue imposible determinar si existe reparto del espacio por los murciélagos guaneros, con respecto a edad o sexo, debido a la altura donde se encuentran las grietas y huecos que ocupan siempre. En conjunto, se perchan en la parte más alta del techo (donde se encuentra el domo), sobre sustrato rocoso. Cuando se presentan números poblacionales muy grandes pueden ocupar otras partes aledañas al domo, pero siempre en el techo del refugio.

Movimientos

Con la finalidad de buscar murciélagos guaneros, marcados o sin marca, se visitaron varias cuevas en la zona, además de El Salitre. En las cuevas llamadas Jihuico, La Curva, La Fanta, La Cortina y San Cristóbal no se presentó esta especie y no se recuperó ningún murciélago marcado. En 1997 y los primeros meses de 1998, se capturaron ejemplares que presentaban en el patagio alar, cicatrices de forma y tamaño parecido a los cortes que se hacen para obtener las muestras de

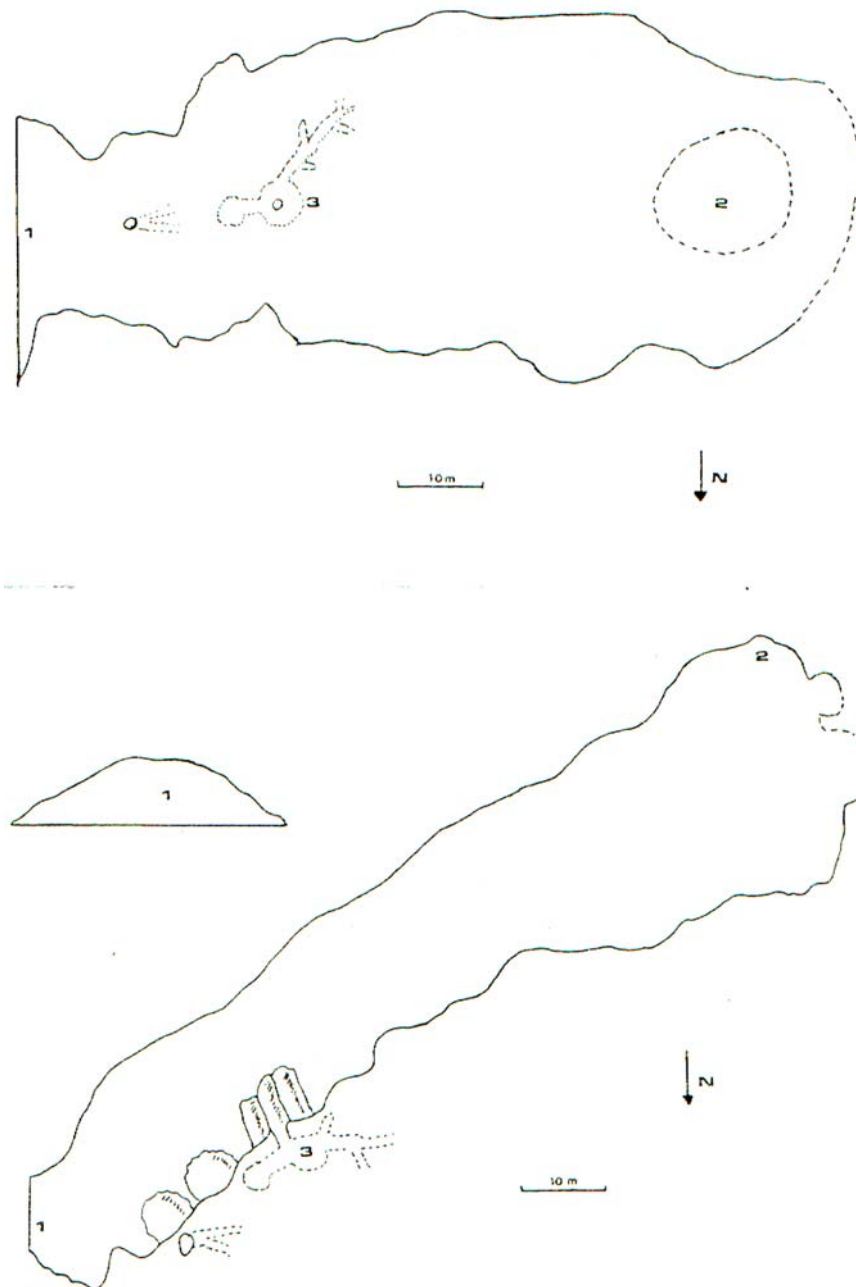


Figura 4. Cueva El Salitre, Plano y Corte, (1) Entrada, (2) La Olla, (3) Túneles excavados artificialmente.

ala para examen de ADN (de aproximadamente un mm de diámetro). En ese tiempo se realizó la toma de muestras de patagio en poblaciones de *Tadarida brasiliensis* en varios estados de la República Mexicana y que sirvieron de base para conocer la estructura genética de esta especie (Russell *et al.*, 2005).

Respecto de fluctuaciones en el tamaño poblacional, en El Salitre, al menos una parte de la población se mantiene en la cueva durante todo el año, aunque con variaciones fuertes en su número. Tanto las hembras como los machos registrados durante la mayor parte del año fueron en su gran mayoría adultos (Fig. 5). Los machos se encuentran presentes durante todo el año, aunque en los meses de invierno en números muy bajos; las hembras empezaron a ser muy escasas en junio y abandonaron totalmente la cueva de julio a septiembre en 1997, de junio a septiembre de 1998 y de julio a septiembre de 1999. En esos periodos suceden los nacimientos y la primera etapa del desarrollo de las crías, presumiblemente en la zona central de México (Cruz-García, 2001). En octubre las hembras regresan a la cueva.

En “El Salitre”, los periodos en que las hembras abandonan la cueva, coinciden con las temporadas en que se llevan a cabo los nacimientos y la primera etapa del desarrollo de las crías

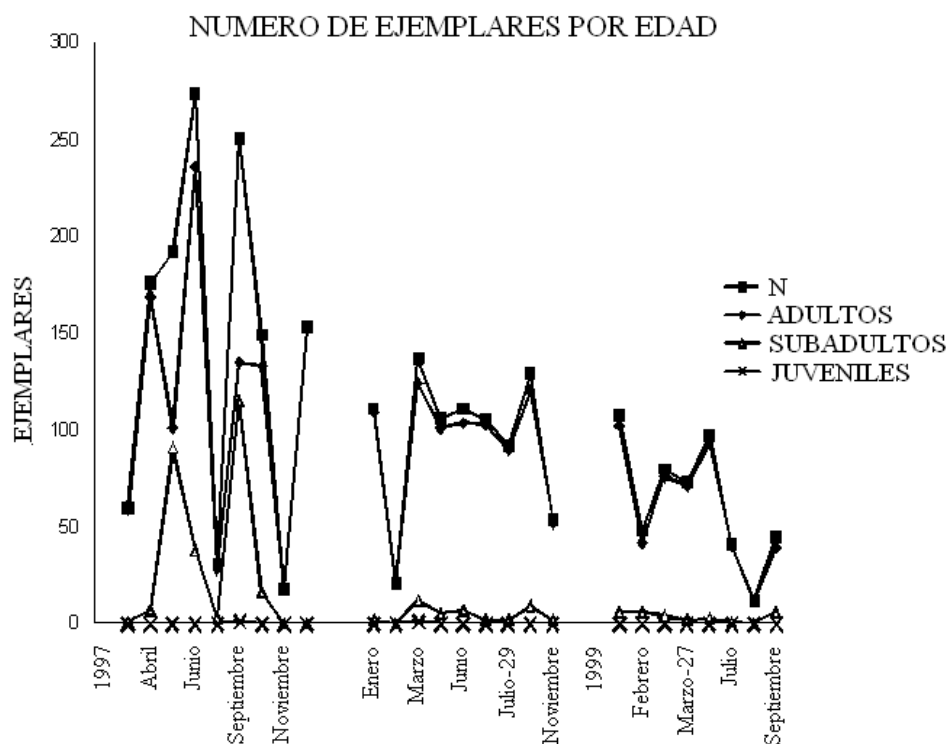


Figura 5. Gráfica del número de individuos por mes y por categoría de edad. N = número total de individuos por mes.



(Cruz-García, 2001). En mayo se encontraron hembras en avanzado estado de preñez, con los embriones cercanos al nacimiento, y en octubre se hallaron ya subadultos (y un juvenil) nacidos el mismo año.

DISCUSIÓN

En EUA y el norte de México existen poblaciones de *T. b. mexicana* con comportamiento migratorio y otras de tipo residente (Villa-R., 1956; Villa-R. y Cockrum, 1962; Constantine, 1967; Cockrum, 1969; Russell *et al.*, 2005). Existe la posibilidad de que en México se encuentren también ambos tipos considerando, además, que las condiciones son menos extremas en temperatura y disponibilidad estacional de alimento. En Metztlán, las épocas de estiaje y de lluvias están bien marcadas pero no existe una de frío extremo, que ocasione escasez de recursos alimentarios y la posibilidad de migración o hibernación del total de la población. Por lo anterior, existen condiciones para que las poblaciones del centro de México puedan ser residentes, al tiempo que también son adecuadas para albergar poblaciones migratorias.

Con la finalidad de analizar los movimientos de manera indirecta, se usaron datos de épocas de ocupación de la cueva por los machos y las hembras, y los obtenidos sobre reproducción en ese mismo refugio. En El Salitre, las hembras estuvieron en números muy bajos o abandonaron la cueva, de junio o julio a septiembre en 1997, 1998 y 1999. Esos periodos coinciden con las temporadas cuando se llevan a cabo los nacimientos y la primera etapa del desarrollo de las crías (Cruz-García, 2001). En mayo se encontraron hembras en avanzado estado de preñez, con los embriones cercanos al nacimiento, y en octubre se hallaron ya subadultos (y un juvenil) nacidos el mismo año, se considera poco probable que las hembras realizaran viajes largos y energéticamente muy costosos en un momento de su historia de vida en que es necesaria una gran cantidad de recursos energéticos, como el nacimiento y la lactancia.

El grupo poblacional de *T. b. mexicana* se encuentra todo el año en la cueva El Salitre (en ocasiones en cantidades muy pequeñas) sus individuos realizan la cópula y tienen la mayor parte del desarrollo embrionario en el centro de México (Cruz-García, 2001; López-Vidal, 2004). Por el grado de avance de los embriones en mayo, y que no existen reportes de diapausa embrionaria en esta especie, es altamente probable que los nacimientos se efectúen en la región central de México. Al menos parte de la población se considera residente de la zona, a diferencia de lo sugerido por Álvarez y Polaco (1980) que no encontraron ejemplares en septiembre y los registraron como migratorios. Este resultado es contrario a lo registrado anteriormente, pues se pensaba que en diciembre, enero y febrero, los animales no estaban presentes en el centro de la República Mexicana y solamente la cópula se llevaba a cabo en nuestro país (Villa-R. y Cockrum, 1962; Glass, 1982; McCracken y Wilkinson, 2000).

Las temporadas de ocupación de la cueva Eagle Creek en EUA, son muy similares a las de El Salitre, ambas poblaciones se incrementan de abril a junio y el mayor número poblacional en esas cuevas se presenta en junio-julio; en Eagle Creek tampoco suceden nacimientos y los ejemplares



abandonan la cueva en octubre, mientras en Hidalgo se encuentran machos todo el año (ocasionalmente hembras durante todo el año). En octubre las hembras regresan a “El Salitre”, después de estar desde julio a septiembre en otro sitio (López-Vidal, 2004). Estas similitudes indican relación entre esas poblaciones, lo que fue registrado también por secuencias de ADN (Russell *et al.*, 2005) y es apoyado por pautas de comportamiento reproductivo parecidas.

Se ha registrado que el número de ejemplares en el refugio influye en la forma de comportamiento del grupo al salir: en columna cuando la cantidad es muy grande, cercanos a un millón, y en grupo difuso cuando la cantidad es menor (Herreid y Davis, 1966).

El tipo de salida en columna se observó en El Salitre sólo una vez en los tres años de estudio (cada año hubo registros poblacionales cercanos al millón de ejemplares). En esa ocasión se presentaron los dos tipos de comportamiento y ambos el mismo día, con minutos de diferencia. El tamaño poblacional estimado fue cercano a un millón de ejemplares. Es posible ponderar la posibilidad de que no se tratara de dos tipos de comportamiento en la misma población. Se considera que podrían estar en la cueva dos grupos diferentes (de la misma subespecie y provenientes de sitios distintos).

Sin embargo, las pruebas basadas en ADN indican que los grupos de *Tadarida brasiliensis* son todos muy parecidos genéticamente (Russell *et al.*, 2005), por lo que no es posible probar o refutar con esa base, la presencia de más de un grupo poblacional.

Con base en las observaciones referidas, se propone la posibilidad de la existencia de al menos dos grupos poblacionales usando el refugio, uno que se mantendría en el mismo o en zonas cercanas durante todo el año y otro que aparentemente sólo fue registrado una vez, y que podría ser migratorio de acuerdo con los criterios expuestos aquí. Si existen dos grupos o más usando el refugio, esto promovería el flujo genético entre grupos poblacionales migratorios y los que no lo son. Los resultados de Russell *et al.* (2005), quienes proponen que *T. b. mexicana* está constituido por una sola población muy grande, son consistentes con la idea de intercambio interpoblacional en refugios comunes.

Los hábitos alimentarios observados para *T. b. mexicana* en la zona de Metztitlán corresponden a los descritos para ejemplares de EUA por McCracken (1996) y son comunes a todos los ejemplares analizados. Vuelan alto y recto sobre el follaje o muy por encima del mismo y atrapan a los insectos mientras vuelan a gran velocidad.

En Metztitlán y en Quintero, Tamaulipas, los murciélagos guaneros han sido observados volando a gran velocidad, cazando insectos en los claros entre la vegetación. Como adaptación al hábito alimentario descrito, se tienen además de las características del tipo de vuelo, otras en la lengua, como papilas córneas fuertemente queratinizadas y la presencia de un pliegue lingual (Elizalde-Arellano, 1997; Elizalde-Arellano *et al.*, 2002). El pliegue permite cerrar el acceso a la garganta mientras el animal vuela con la boca abierta capturando insectos que eventualmente pueden obstruirla; el pliegue lingual funciona, además, como un sitio para anclar a los insectos mientras son masticados.

Se ha registrado territorialidad en la época reproductiva de *T. b. mexicana*, cuando las hembras son atraídas por los machos dominantes hacia huecos en la pared, donde las mantienen por un

cierto periodo (French y Lollar, 1998). Lo anterior coincide con el patrón de apareamiento multihembras-multimachos, mencionado por McCracken y Wilkinson (2000) y con la proporción de sexos en El Salitre en la época con los mayores números de población y que puede ser de hasta tres hembras por macho (Fig. 6). En El Salitre, no fue posible hacer observaciones de este tipo, dado que los murciélagos se refugian en huecos de la pared situados a 30 m de altura sobre el nivel del piso. Puede afirmarse, sin embargo, que ocupan siempre la parte más alta de la cueva, en el sitio llamado “La Olla”.

Para determinar posible selección de características del refugio que ocupan los murciélagos guaneros, se compararon datos de dos refugios en donde se encuentran poblaciones grandes de éstos, la cueva El Salitre, en Hidalgo, y la Gruta de Quintero, en Tamaulipas. Se encontraron características comunes: la topografía del techo de ambos tiene gran parecido, los dos presentan cámaras con el techo abovedado o en forma de domo, en los que la luz no llega a pesar de estar cerca de la entrada del refugio; las paredes y el techo tienen muchos huecos y grietas a más de 30 metros de altura, donde los ejemplares se introducen, por la altura no fue posible hacer observaciones de los animales que ocupan las grietas. El área de percha se encuentra a una distancia de entre 50 y 100 m de la entrada principal y el túnel a la entrada está libre de obstáculos.

Las características comunes a ambas cuevas, son: altura mínima del techo, 20-25 m; altura máxima de poco más de 30 m, gran cantidad de huecos y grietas en la pared y en el techo, el área de percha está situada en una zona del refugio adonde la luz no llega. Se revisaron además en la zona de Metztitlán otras cuevas cuyas características son diferentes a las descritas y en ninguna se detectaron murciélagos guaneros.

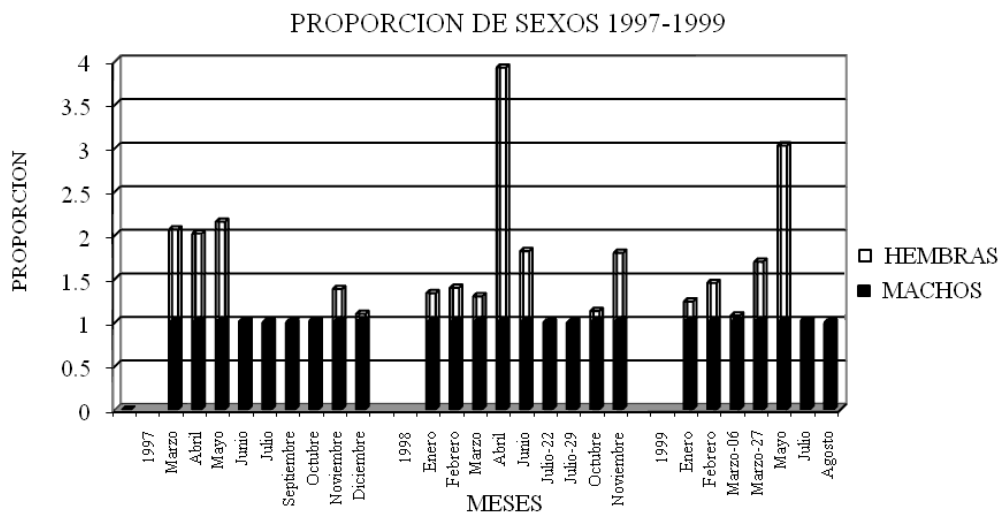


Figura 6. Gráfica con la proporción de sexos de *Tadarida brasiliensis* por mes, de 1997 a 1999. Los machos fueron considerados con valor uno respecto de las hembras.

En Texas se registró que los refugios que seleccionan los murciélagos guaneros presentan características comunes, tales como que el área ocupada por los animales es de grandes proporciones, capaz de albergar enormes números de población, las cámaras son grandes con techos en domo, cuyas medidas mínimas son de cerca de 20 m de diámetro y 10 m de altura, a los que se llega por medio de túneles largos de cerca de 10m de ancho y cerca de 5 de alto (Davis *et al.*, 1962). Tales características coinciden tanto con las de El Salitre, Metztitlán como con las de Quintero, Tamaulipas.

Al menos en las dos cuevas estudiadas, los requerimientos mencionados son seleccionados como parte del refugio diurno. Aunque Quintero es mucho más grande que El Salitre y tiene mayor variedad de microhábitats, el espacio usado realmente por los murciélagos guaneros es muy parecido en dimensiones y en características.

CONCLUSIONES

El análisis de los datos apoya el hecho de que *Tadarida brasiliensis mexicana* es un conjunto muy grande de grupos poblacionales entre los que se encuentran tanto migratorios como residentes, los cuales presentan diferentes pautas de comportamiento y algunas diferencias en aspectos reproductivos sobre todo en cuanto a temporalidad, relacionados con latitud. Hay características comunes respecto de preferencias de hábitat y micro hábitat en los refugios que ocupan. Los refugios con esas características requieren ser conservados para mantener la viabilidad de la especie.

Existe la posibilidad de que al menos dos grupos poblacionales usen la cueva El Salitre. Uno se mantendría en la misma o en zonas cercanas durante todo el año, considerado residente, y otro, registrado una vez, que sólo transita en algunos meses, es considerado migratorio. Ambos grupos llevan a cabo la cópula y casi todo su desarrollo embrionario en El Salitre. La probabilidad de que la reproducción se lleve a cabo en su totalidad en nuestro país es alta pero requiere confirmación.

Se presume que esos grupos poblacionales forman parte de una gran población que tiene variabilidad en comportamiento y pautas migratorias, con un componente migratorio y otro residente.

Los murciélagos guaneros están presentes todo el año en El Salitre, en cantidades muy bajas durante meses de invierno. Los murciélagos guaneros se refugian en huecos y grietas a más de 30 m de altura sobre el nivel del piso, siempre en la parte más alta de la cueva, en el domo natural, "La Olla". Las características comunes que son seleccionadas en los refugios diurnos, en El Salitre, Hidalgo, y en Quintero, Tamaulipas, son: tamaño grande del refugio con techo en forma de domo y más de 30 m de altura en promedio, topografía con numerosas grietas y huecos en la zona de percha del techo, altura de la misma a más de 30 m y dimensiones de la entrada mayores a 10 m de ancho.



AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a R. Cruz-García, R. Rangel Martínez, N. V. López Valentín, C. López Valentín y J. C. López Valentín, y alumnos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, por su apoyo en trabajo de campo. Asimismo, agradecemos el apoyo de las siguientes instituciones: Instituto de Ecología, UNAM; Departamento de Zoología, ENCB, IPN; Programa para la Conservación de los Murciélagos Migratorios de México y Norteamérica, PCMM (Instituto de Ecología de la UNAM y Laboratorio de Paleozoología del INAH); Bat Conservation International; US Fish and Wildlife Service; CONACYT; Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza; PROMEP-SUPERA (ANUIES); CEGEPI, IPN

LITERATURA CITADA

- Álvarez, T. y F. De La Chica. 1974. Zoogeografía de los Vertebrados de México. Pp 219-232, in *El Escenario geográfico. Recursos naturales*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, 1-335.
- Álvarez, T. y O. J. Polaco. 1980. Nuevos registros de murciélagos para el estado de Hidalgo, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 23:135-143.
- Baker, R. 1980. *The Mystery of Migration*. The Viking Press, New York. 1-256.
- Canals, M., J. Iriarte-Díaz, R. Olivares y F. Novoa. 2001. Comparación de la morfología alar de *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera: Molossidae) y *Myotis chiloensis* (Chiroptera: Vespertilionidae), representantes de dos diferentes patrones de vuelo. *Revista Chilena de Historia Natural*, 74(3):699-704.
- Cockrum, E. L. 1969. Migration in the guano bat, *Tadarida brasiliensis*. *Miscellaneous Publications*, Museum of Natural History, University of Kansas, 51:303-336.
- Constantine, D. G. 1967. Activity Patterns of the Mexican free-tailed bat. *University of New Mexico Publications in Biology*, (7):79 pp.
- Cruz-García, M. del R. 2001. *Determinación del ciclo reproductivo de Tadarida brasiliensis mexicana en la cueva El Salitre, Metztitlán, Hidalgo*. Tesis de licenciatura. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas-Instituto Politécnico Nacional, México.
- Davis, R., C. Herreid II y H. Short. 1962. Mexican free-tailed bats in Texas. *Ecological Monographs*, 32(4):311-346.
- Dingle, H. 1996. *Migration, The biology of life on the move*. Oxford University Press. New York. 1-474.
- Eads, R. B., J. S. Wiseman y G.C. Menzies. 1957. Observations concerning the Mexican free-tailed bat, *Tadarida Mexicana*. *Texas Journal of Science*, 9:227-242.
- Elizalde-Arellano, C. 1997. *Estudio anatómico e histológico comparado de lenguas de dos especies de murciélagos insectívoros*. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México.

- Elizalde-Arellano, C., E. Uría-Galicia y J. C. López-Vidal. 2002. Morfología comparada de lenguas de *Tadarida brasiliensis* (I. Geoffroy St. Hilaire, 1824) y *Balantiopteryx plicata* (Peters, 1867) (Mammalia, Chiroptera). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 86:103-117.
- French, B. y A. Lollar. 1998. Observations on the reproductive behavior of captive *Tadarida brasiliensis mexicana* (Chiroptera: Molossidae). *The Southwestern Naturalist*, 43(4):484-490.
- Gaisler, J. 1979. Ecology of bats. Pp. 281-342, in *Ecology of small mammals* (Stoddart, M. D., ed.). Chapman and Hall.
- Glass, B. P. 1982. Seasonal Movements of Mexican freetail bats *Tadarida brasiliensis mexicana* banded in the Great Plains. *The Southwestern Naturalist*, 27(2):127-133.
- Griffin, D. R. 1945. Travels of banded cave bats. *Journal of Mammalogy*, 26:15-23.
- Hall, E. R. 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley and Sons. Vol. 1.
- Herreid, C. F. II y R. B. Davis. 1966. Flight patterns of bats. *Journal of Mammalogy*, 47:78-86.
- INEGI. 1992. *Síntesis geográfica del estado de Hidalgo*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Kennedy, J. S. 1985. Migration, Behavioral and Ecological. In *Contributions in Marine Sciences*. Vol. 27. Published by marine Sciences Institute. The University of Texas at Austin. P. Arkansas, Texas.
- Kunz, T. H. 1982. *Ecology of Bats*. Plenum Publishing Corporation. New York, xviii+1-425.
- López-Vidal, J. C. 2004. *Biología de Tadarida brasiliensis (Chiroptera, Molossidae) en la cueva "El Salitre", Metztitlán, Hidalgo*. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias-Universidad Nacional Autónoma de México. 1-117.
- McCracken, G. F. 1996. Bats aloft, a study of high altitude feeding. *Bats*, 14(3):7-10.
- McCracken, G. F. y M. F. Gassel. 1997. Genetic structure in migratory and nonmigratory populations of brazilian free-tailed bats. *Journal of Mammalogy*, 78(2):348-357.
- McCracken, G. F. y G. S. Wilkinson. 2000. Bat Mating Systems. Pp. 321-362, in *Reproductive Biology of Bats* (Crichton, E. G. y P. H. Kruttsch, eds.). Academic Press.
- Polaco, O. J., J. Arroyo-Cabrales y J. K. Jones, J.R. 1992. Noteworthy records of some bats from Mexico. *Texas Journal of Science*, 44(3):331-338.
- Ramenofsky, M. y J. C. Wingfield. 2007. Regulation of Migration. *BioScience*, 57(2):135-143.
- Reid, F. A. 1997. *A field guide to the Mammals of Central America and southeast Mexico*. Oxford University Press.
- Ross, A. 1961. Notes on food habits of bats. *Journal of Mammalogy*, 42(1):66-71.
- Ross, A. 1967. Ecological aspects of the food habits of insectivorous bats. *Proceedings of the Western Foundation of Vertebrate Zoology*, 1(4):205-263.
- Russell, A. L., R. A. Medellín y G. F. McCracken. 2005. Genetic variation and migration in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Molecular Ecology*, 14:2207-2222.
- Spenrath, C. A. y R. K. Laval. 1974. An Ecological Study of a Resident Population of *Tadarida brasiliensis* in eastern Texas. *Occasional Papers. The Museum Texas Tech University*, 21:1-14.
- Taylor, L. R. y R. A. J. Taylor. 1983. Insect migration as a paradigm for survival by movement. Pp.



- 181-214, in *The Ecology of animal movement* (Swingland, I. R. y P. J. Greenwood, eds.). Clarendon Press, Oxford.
- Téllez-Zenteno, J. G. 2001. *Migración de los murciélagos-hocicudos (Leptonycteris) en el trópico mexicano*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias-Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vaughan, T. A. 1966. Morphology and flight characteristics of molossid bats. *Journal of Mammalogy*, 47(2):249-260.
- Villa-R., B. 1956. *Tadarida brasiliensis mexicana* (Saussure), el murciélago guanero es una especie migratoria. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 1(11):1-11.
- Villa-R., B. y E. L. Cockrum. 1962. Migration in the guano bat, *Tadarida brasiliensis*. *Journal of Mammalogy*, 43(1):43-64.
- Wilkins, K. T. 1989. *Tadarida brasiliensis*. *Mammalian Species*, 331:1-3.



PARTE V. CONSERVACIÓN Y MANEJO

Síntesis

La conservación de los mamíferos de México se basa en tres ejes fundamentales, que son las legislaciones sobre las especies en riesgo de extinción, la protección de áreas naturales protegidas, y el uso y manejo de las especies. El reto para los mastozoólogos en México es la conservación de la diversidad biológica y esta creciente preocupación ha dado lugar al incremento en investigaciones sobre el estado de conservación, uso y manejo de especies en categoría de riesgo, de importancia económica o cinegética y las amenazas a sus hábitats.

Se analizan las interrelaciones entre la precipitación, la disponibilidad de alimento, la capacidad de carga y la producción potencial para aprovechamiento humano del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y pecarí de collar (*Pecari tajacu*), en un bosque tropical seco de Estación de Biología Chamela, situada en la costa de Jalisco. Asimismo, se evalúa el potencial de producción de estos ungulados con el fin de aprovecharlos de manera sustentable, por ejemplo a través de las Unidades de Conservación, Manejo y Aprovechamiento Sustentable de la Vida Silvestre (UMAS) extensivas (Mandujano).

Se presenta un análisis de la información existente del borrego cimarrón, *Ovis canadensis*, en Baja California, aportando datos específicos sobre el estado de conservación de las poblaciones y su hábitat, con el fin de generar los conocimientos necesarios para realizar el manejo, conservación y aprovechamiento del borrego cimarrón de manera sustentable (Martínez Gallardo y Eaton González).

Se documentan los diferentes usos de los mamíferos silvestres que les dan las comunidades indígenas y mestizas de la Selva Lacandona, Chiapas; se evalúa la sustentabilidad de la cacería de quince especies de mamíferos en comunidades adyacentes a la Reserva de la Biosfera Montes Azules, y se proponen algunas medidas necesarias para la conservación de las poblaciones locales de mamíferos amenazados o en peligro de extinción (Naranjo Piñera).





PRECIPITACIÓN, CAPACIDAD DE CARGA Y PRODUCCIÓN DE UNGULADOS EN UN BOSQUE TROPICAL SECO DEL PACÍFICO MEXICANO

Salvador Mandujano

Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal, Instituto de Ecología A. C. Km. 2.5 Carretera
Antigua a Coatepec #351, Congregación del Haya. Apartado Postal 63. CP 91070 Xalapa,
Veracruz, México. CE: salvador.mandujano@inecol.edu.mx

Resumen: Se analizaron las interrelaciones entre la precipitación, la disponibilidad de alimento, la capacidad de carga y la producción potencial para aprovechamiento humano del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y pecarí de collar (*Pecari tajacu*) en un bosque tropical seco de Chamela, México. Durante los años del El Niño la lluvia en la época húmeda (junio a octubre) disminuyó y aumentó durante la época seca (noviembre a mayo); mientras que durante La Niña se observó un efecto contrario. ENSO podría tener un efecto adicional sobre la disponibilidad de alimento para los ungulados, principalmente en la época seca. Se definió capacidad de carga como la densidad en el punto de equilibrio del crecimiento poblacional más el número de animales removidos por los depredadores. La capacidad de carga se estimó en 16.5 a 17.2 venados/km² y 9.3 a 9.5 pecaríes/km², y una biomasa combinada de 841 a 874 kg/km². Se estimó una producción potencial para aprovechamiento humano de 2.1 venados/km² y 4.4 pecaríes/km². Los datos indican que en el bosque tropical seco de Chamela la densidad y biomasa de los ungulados silvestres puede ser similar o mayor en comparación con otros bosques neotropicales.

Palabras clave: Bosque tropical seco, capacidad de carga, densidad, ENSO, *Odocoileus virginianus*, máxima cosecha sustentable, *Pecari tajacu*, precipitación.

Abstract: Data are provided on the interrelations among rainfall, food, carrying capacity and potential production for sustainable human use of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) and collared peccary (*Pecari tajacu*) in a protected tropical dry forest at Chamela on the Pacific coast of Mexico. During El Niño years rainfall decreased during the wet season (June to October) and increased during the dry season (November to May), with the opposite effect during La Niña years. The results provide evidence that ENSO events affect deer food availability, particularly in the dry season. The carrying capacity was defined as the equilibrium density plus the number of animals removed by predators. Carrying capacity estimates were 16.5 to 17.2 deer/km² and 9.3–9.5 peccaries/km², representing a combined biomass of 841–874 kg/km². A potential production for human use of 2.1 deer/km² and 4.4 peccaries/km² was estimated. The data suggest that, in the protected tropical dry forest of Chamela, the density and biomass of wild ungulates can maintain a similar or greater density and biomass than other Neotropical forests.

Key words: Carrying capacity, ENSO; density; Mexico; *Odocoileus virginianus*; *Pecari tajacu*; potential production; rainfall; tropical dry forest.



INTRODUCCIÓN

Importancia de la lluvia para los ungulados

La variación climática asociada con los fenómenos meteorológicos conocidos como la Oscilación del Atlántico Norte (NAO, “North Atlantic Oscillation”) y la El Niño/Oscilación del Sur (ENSO, “El Niño/Southern Oscillation”), tienen gran influencia sobre la producción primaria de la biosfera y sobre la dinámica poblacional de muchos organismos a nivel mundial (Behrenfeld *et al.*, 2001; Stenseth *et al.*, 2003). Estas fluctuaciones climáticas a gran escala afectan el clima local a través de patrones de teleconexión (Stenseth *et al.*, 2003). Por ejemplo, los episodios ENSO están asociados con los patrones de lluvia en la región del Pacífico lo cual afecta tanto a los ecosistemas marinos como terrestres (Jaksic, 2001).

Tanto el clima como los eventos del ENSO pueden tener consecuencias importantes en la demografía de herbívoros terrestres (e.g., Owen-Smith, 1990; Langvatn *et al.*, 1996; Sæther, 1997; McKinney *et al.*, 2001; Marshal *et al.*, 2002; Georgiadis *et al.*, 2003; Ogutu y Owen-Smith, 2003). Se debe a que estos eventos influyen sobre la fenología de las plantas lo cual afecta la calidad y la producción de biomasa, aspectos que determinan la capacidad de carga del hábitat (Coe *et al.*, 1976; Sinclair *et al.*, 1985; Langvatn *et al.*, 1996; Sæther, 1997; Post y Stenseth, 1999). Evidencias de estos efectos sobre las poblaciones de ungulados han sido generadas principalmente en regiones templadas, en varias partes del mundo, y en regiones tropicales de África. En contraste, existen muy pocos estudios en la región neotropical (e.g., Wright *et al.*, 1999; Ticktin, 2003).

Capacidad de carga

El concepto de capacidad de carga (K) es usualmente empleado en el manejo de fauna silvestre. Sin embargo, dependiendo de los objetivos y del enfoque, puede variar en su definición, lo que tiene implicaciones importantes en el método para estimar K (Miller y Wentworth, 2000). La definición comúnmente empleada de K es: el número máximo de animales que una población dada puede ser sostenida en función de los recursos disponibles (McCullough, 1992). Desde una perspectiva demográfica el término se refiere a la densidad en equilibrio a la que el crecimiento de la población se estabiliza cuando las tasas de natalidad y mortalidad son iguales (Akçakaya *et al.*, 1999). En contraste, desde una perspectiva de uso y disponibilidad de hábitat, K se refiere al máximo número de individuos de una población que puede ser sostenido sin que exista un deterioro del hábitat (Gallina, 1993; Groot-Bruinderink y Hazeboek, 1995). En el caso de ungulados, se ha asumido que K depende del valor nutricional de las plantas (McCall *et al.*, 1997).

Sin embargo, existe diferencia entre lo que se entiende por capacidad de carga desde una perspectiva ecológica que desde una visión económica (Scoones, 1993). Desde esta última, el concepto de K toma en consideración el número máximo de animales que pueden existir sin que haya una repercusión económica negativa para intereses humanos específicos (West y Parkhurst, 2002). Otra definición es el número máximo de animales que pueden cosecharse de manera sustentable (DeCalesta y Stout, 1997). En el caso de comunidades humanas habitando bosques

tropicales, K es definida como el máximo número de personas que pueden ser mantenidas sin que se afecte la biodiversidad de un sitio (Robinson y Bennet, 1999). Otras definiciones más detalladas pueden ser consultadas en los trabajos de McCullough (1992) y Miller y Wentworth (2000).

Producción máxima sustentable

El modelo más común para evaluar la sustentabilidad de la cacería de fauna silvestre en regiones tropicales es el conocido como de crecimiento poblacional, propuesto por Robinson y Redford (1991) o modelo de producción (Bodmer y Robinson, 2004). Éste ha sido aplicado en numerosos estudios en África y Latinoamérica (e.g., Fitzgibbon *et al.*, 1995; Alvard *et al.*, 1996; Wilkie *et al.*, 1998) y recientemente en México (Naranjo *et al.*, 2004a; Mandujano, 2007). Este modelo requiere información específica de la capacidad de carga (K), la tasa finita máxima de crecimiento poblacional ($\lambda_{\max}$) y la densidad (D), con el fin de estimar la máxima cosecha sustentable (MSY , “Maximum Sustainable Yield”; Robinson y Redford, 1991). Además, en este modelo se asume que las poblaciones tienen un crecimiento denso-dependiente y alcanza la producción máxima cuando la población está al 60% de su capacidad de carga, es decir $0.6K$. Por lo tanto, la producción máxima ($P_{\max}$) se calcula multiplicando la densidad (estimada como $0.6K$) por la tasa finita de crecimiento poblacional ($\lambda_{\max}$), y luego se le sustrae la densidad del año anterior, es decir: $P_{\max} = (0.6K \cdot \lambda_{\max}) - 0.6K$.

Habitualmente K se estima a partir de muestreos de poblaciones en sitios pocos perturbados, y se considera que la densidad poblacional se encuentra a su capacidad de carga, es decir $K = D$. Sin embargo, dos factores podrían afectar este supuesto. Primero, las poblaciones en equilibrio no necesariamente se encuentran a su capacidad de carga, especialmente en aquellas áreas donde el crecimiento poblacional está fuertemente regulado por los depredadores (Bodmer y Robinson, 2004). Segundo, la capacidad de carga no es un valor estático sino que cambia dependiendo de la dinámica, variación estacional, depredación y necesidades humanas (McCullough, 1987; Hunter y Runge, 2004). En consecuencia, en sistemas naturales habitualmente existen fluctuaciones de las condiciones ambientales y las poblaciones en realidad fluctúan alrededor de K . Por lo tanto, estimar sólo una vez la densidad en áreas muy poco perturbadas podría llevar a una estimación sesgada de K . Desafortunadamente, existen muy pocos estudios en el Neotrópico donde se haya monitoreado los cambios ambientales con la finalidad de considerar este aspecto tanto en la estimación de K como de MSY (Bodmer y Robinson, 2004).

Ungulados de importancia económica en México

El venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) son las dos especies de ungulados que tienen la mayor área de distribución geográfica en el continente Americano (Hall, 1981; Eisenberg, 1989). Son especies ampliamente aprovechadas por grupos indígenas y poblaciones rurales para complemento de su dieta y para comercio de carne y piel y, en algunos sitios, se les aprovecha como trofeos cinegéticos (Mandujano y Rico-Gray, 1991; Escamilla *et al.*, 2000, Naranjo *et al.*, 2004a). En consecuencia, evaluar el potencial de producción de estos ungulados es un aspecto crucial en aquellos sitios donde se pretende aprovecharlos de



manera sustentable, por ejemplo en las Unidades de Conservación, Manejo y Aprovechamiento Sustentable de la Vida Silvestre (UMAS) extensivas. Sin embargo, la estimación de K y su variación a través del tiempo es un aspecto muy poco conocido; además, hay muy pocos sitios en los cuales estos ungulados no están perturbados por presiones antrópicas. En este sentido, en algunas áreas naturales protegidas se puede generar información básica sobre la dinámica de estos ungulados y así proveer con los datos necesarios para parametrizar el modelo Robinson y Redford (1991).

Ungulados en el bosque tropical seco de Chamela

El presente estudio se realizó en el bosque tropical seco o selva baja de Chamela localizado en la costa del Pacífico mexicano. Hasta la fecha, este sigue siendo el sitio con selva baja donde se han realizado los estudios más extensos con venado en el país, y tal vez Latinoamérica. Una síntesis de los trabajos se presenta en Mandujano *et al.* (2002).

La marcada estacionalidad de las lluvias es el principal factor que influyen la estructura y dinámica de este ecosistema (Murphy y Lugo, 1986). Las comunidades de plantas en este sitio son afectadas por la variación interanual de los vientos Alisios, huracanes del Pacífico y eventos ENSO (Bullock, 1986; García-Oliva *et al.*, 1991). Además, la topografía y otros factores influyen en la disponibilidad de agua en el suelo, produciendo áreas extensivas de bosque tropical seco en las laderas y lomas de las montañas y parches de bosque tropical subcaducifolio en los arroyos y ríos (Lott *et al.*, 1987; Bullock y Solís-Magallanes, 1990). Por lo tanto, este lugar se caracteriza por la variación temporal y espacial en la disponibilidad y calidad del alimento, fuentes de agua, y cobertura de protección para el pecarí y venado cola blanca (Martínez-Romero y Mandujano, 1995; Mandujano y Martínez-Romero, 1997, 2002; Silva-Villalobos *et al.*, 1999; Mandujano *et al.*, 2004; Arceo *et al.*, 2005). Las densidades promedio del venado cola blanca y el pecarí de collar se han estimado de 12 y 9 ind./km², respectivamente (Mandujano y Gallina, 1993; 1995b; Mandujano, 1999; Mandujano y Martínez-Romero, 2002). En comparación con otras regiones del país, en Chamela existe relativamente una baja presión humana. En contraste, la depredación por puma (*Puma concolor*), jaguar (*Panthera onca*), ocelote (*Leopardus pardalis*) y coyote (*Canis latrans*; Nuñez *et al.*, 2000; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2001; Villa-Meza *et al.*, 2002) tiene un papel importante sobre las poblaciones de estos ungulados.

Objetivos del capítulo

En la primera parte del presente capítulo se analiza el efecto de ENSO sobre el patrón de precipitación en el sitio de estudio empleando datos colectados en 26 años. En la segunda parte del trabajo se provee de evidencia preliminar de la importancia de ENSO en modificar la disponibilidad temporal del alimento empleando datos colectados en 4 años. En la tercera parte se reportan estimaciones de la capacidad de carga y la producción potencial de venado cola blanca y pecarí de collar, a partir estimar la densidad en equilibrio y el número de animales removidos por los depredadores. En consecuencia, en este estudio K no se considera simplemente como la densidad del año- i , es decir: $K \neq D_i$. En cambio, K es estimada considerando la relación denso-dependiente entre la tasa finita de crecimiento poblacional y la densidad estimada con datos colectados en 5

años. En la cuarta parte de este capítulo se analiza la posible variación de K basada en datos de precipitación colectados durante 26 años y se discute cómo podría emplearse para definir estrategias de manejo en este tipo de hábitat. Mientras que en la última parte se presenta gráficamente la fluctuación poblacional en relación a la precipitación y biomasa vegetal. El enfoque conceptual y de análisis del presente capítulo (Fig. 1) no se había abordado previamente en México y puede constituir una aportación interesante en el Neotrópico (Mandujano y Gallina, 2005; Mandujano, 2006, 2007).

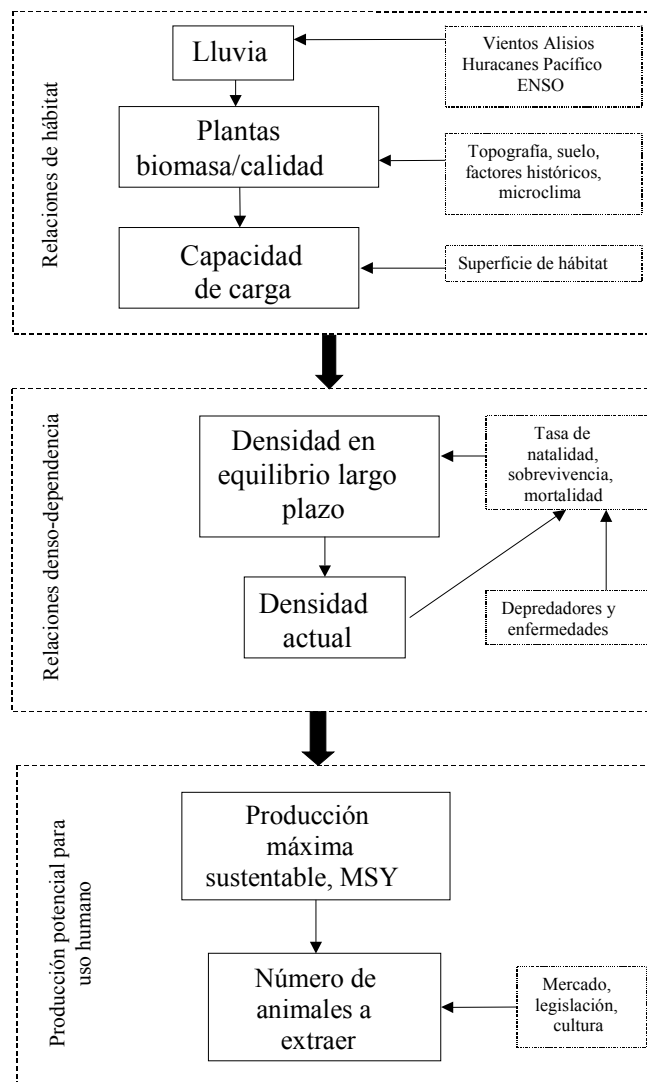


Figura 1. Representación diagramática del enfoque conceptual del presente estudio.



ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se realizó en la Estación de Biología Chamela de la Universidad Nacional Autónoma de México, situada en la costa de Jalisco, México (19° 30' N y 105° 00' W). La Estación tiene una extensión de 3200 ha y forma parte de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/HIST2.html). El sitio se caracteriza por una topografía irregular, con pendientes de 21° a 34°; el intervalo altitudinal es de 30 a 580 m, aunque la mayor parte del terreno no sobrepasa los 150 m. El clima es tropical con una marcada estacionalidad. La temperatura media anual es 25°C, con los meses más calientes entre mayo y septiembre (Bullock, 1986). La precipitación promedio anual de 1977-1997 ha sido de 740 mm (SD = 196). La temporada de lluvias inicia la última semana de junio, y de julio a octubre cae 80% de la lluvia anual y tiene una duración media de 126 días.

La vegetación dominante es el bosque tropical caducifolio el que se localiza en lomeríos con suelos someros, el estrato arbóreo tiene una altura de 4 a 15 m, presenta un sotobosque bien desarrollado y numerosas especies arbóreas y arbustivas pierden sus hojas durante la época seca. Algunas de las especies más comunes son el botoncillo (*Cordia alliodora* [Ruiz y Pav.] Oken), vara blanca (*Lonchocarpus lanceolatus* Benth.) e iguanero (*Caesalpinia eriostachys* Benth.). También se encuentra el bosque tropical subperennifolio que se desarrolla a lo largo de los arroyos principales, en los lugares protegidos sobre suelos profundos y el estrato arbóreo tiene una altura de 10 a 25 m. Las especies más comunes son el culebro (*Astronium graveolens* Jacq.), mojote (*Brosimum alicastrum* Sw.) y tempisque (*Sideroxylon capiri* A. DC.; Lott *et al.*, 1987).

MÉTODOS

Análisis de la precipitación

En este estudio se consideró como inicio del año en el mes cuando cae la primera lluvia importante lo cual, en esta localidad, típicamente sucede alrededor de la tercera semana de junio (Bullock, 1986). La probabilidad de que llueva 100 mm define una estación húmeda de cinco meses (junio a octubre) y una seca de siete meses (noviembre a mayo; García-Oliva *et al.*, 1991). Datos de precipitación del periodo 1977-2003 se obtuvieron de la estación climatológica del sitio. Información de ENSO se obtuvo de la base de datos del Department of Commerce de Estados Unidos (<http://www.pmel.noaa.gov/tao/el-nino/el-boy-story.html>), así como del Climate Diagnostics Center (<http://www.cdc.noaa.gov/ENSO/enso.different.html>) y de University of Illinois ([http://www.wv2010.atmos.uiuc.edu/\(G1\)/wwhlpr/guides/mtr/el-n/def.rxml](http://www.wv2010.atmos.uiuc.edu/(G1)/wwhlpr/guides/mtr/el-n/def.rxml)). De estas bases se obtuvieron los patrones temporales del Índice de la Oscilación del Sur (soi, "Southern Oscillation Index") del periodo 1977-2003. El soi fue calculado agrupando datos de junio a mayo. Valores negativos del soi están asociados con los eventos del El Niño (fase caliente), y valores positivos con La Niña (fase fría; Stenseth *et al.*, 2003). La relación entre el soi y la lluvia anual y estacional, fue analizada empleando correlaciones lineales simples.



Estimación disponibilidad de alimento

Para estimar la disponibilidad del alimento se establecieron aleatoriamente 25 parcelas permanentes (10 x 10 m cada una) en el bosque tropical seco y 25 en el bosque tropical subcaducifolio. Para mayor detalle consulte Mandujano *et al.* (2004). La disponibilidad del alimento se estimó como biomasa en pie y como riqueza de especies. Como ambas variables están significativamente correlacionadas ($r^2 = 0.79$, $P = 0.02$), se empleó el índice de Shannon-Wiener (H') como una medida de la disponibilidad del alimento.

Estimaciones de la densidad y biomasa poblacional

Para estimar la densidad poblacional, se empleó el método de conteo directo de animales en transectos diurnos durante todo el año. La densidad reportada en este capítulo se estimó con el programa DISTANCE 4.1 versión 2 program (Thomas *et al.*, 2003). Información detalla de los métodos de estimación de ambas especies de ungulados se pueden consultar en trabajos previamente publicados (Mandujano y Gallina, 1993, 1995a; Mandujano, 1999, 2007). Para estimar la biomasa poblacional de cada ungulado, se multiplicó la densidad anual por el peso promedio de animales adultos: 15.7 kg para el pecarí de collar y 42.1 kg del venado cola blanca (Naranjo *et al.*, 2004b).

Estimación de la tasa finita de crecimiento poblacional

La tasa finita de crecimiento anual (λ , lambda) se estimó como: $\lambda = N_{t+1}/N_t$, donde N_{t+1} es la abundancia de individuos en el año $t+1$ y N_t es la abundancia del año previo. La abundancia se obtuvo multiplicando la densidad anual por la superficie de estudio (aproximadamente 500 ha). La tasa finita máxima de crecimiento poblacional se estimó como $\lambda_{max} = e^{r_{max}}$. La tasa intrínseca de crecimiento natural (r_{max}) solo puede ser calculada para poblaciones no limitadas por el alimento, espacio, competencia por recursos y depredadores (Robinson y Redford, 1986). Se estimó r_{max} usando la ecuación de Cole (1954, ver Robinson y Redford, 1991), la cual tiene que resolverse iterativamente como: $1 = e^{-r_{max}} + be^{-r_{max}(a)} - be^{-r_{max}(w+1)}$, donde a es la edad a la que ocurre el primer evento reproductivo, w es la edad del último evento reproductivo, y b es la tasa anual de nacimiento de crías hembras. Los parámetros a , b , y w fueron 1.5, 0.69 y 7, y 1, 2, y 7 para el venado y pecarí en este sitio (Mandujano y Martínez-Romero, 2002; Mandujano y Gallina, 2005).

Estimaciones de la capacidad de carga

La capacidad de carga (K) se estimó calculando primero la densidad en equilibrio (D_{eq}) de acuerdo con la relación de denso-dependencia entre el crecimiento de la población y la densidad a partir de un modelo logístico (Akçakaya *et al.*, 1999); luego se le sumó el número de individuos removidos por los depredadores, P . En consecuencia en este estudio $K = D_{eq} + P$. Para calcular la densidad en equilibrio se empleó a la densidad como variable independiente y la tasa finita de crecimiento como variable dependiente. El análisis se hizo para cada ungulado por separado. Valores de la tasa finita mayores a uno indican que la población está aumentando, mientras que menores a uno indican decrecimiento. El punto en el cual la línea de regresión intercepta a la línea de remplazamiento (cuando $\lambda = 1$) se considera como la densidad en equilibrio (Akçakaya *et al.*,



1999). Los estudios con depredadores en este sitio sugieren que anualmente remueven de 36.7-42.7%, y de 9-11% de las poblaciones de venado cola blanca y pecarí de collar, respectivamente (Núñez *et al.*, 2000; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2001; Villa-Meza *et al.*, 2002). El número de animales removidos se calculó considerando estos porcentajes multiplicado por la densidad promedio. El resultado se sumó a la densidad en equilibrio, asumiendo que el porcentaje de remoción es constante a través de los años. El resultado es una estimación de la capacidad de carga.

Estimaciones de la producción potencial

La producción máxima potencial (P_{max}) se estimó como: $P_{max} = (0.6K * \lambda_{max}) - 0.6K$ (Robinson y Redford, 1991). La producción para uso humano se consideró como $P_{RR} = 0.40P_{max}$. El factor 0.40 se empleó considerando que estas especies tienen su último evento reproductivo antes de los 10 de edad (Slade *et al.*, 1998). En otras palabras, se asume que hasta 40% de la producción máxima puede ser usada sin afectar adversamente a la población.

Análisis de la variación de K en función de la lluvia

Para conocer la posible variación de K durante el periodo 1977 a 2002, se analizó el patrón de lluvia asumiendo que la disponibilidad del alimento depende de la precipitación (Mandujano, 2006). McCullough (1987) propuso algunos modelos esquemáticos donde se puede mostrar la distribución de frecuencia de la ocurrencia de años “buenos” y años “malos” en diferentes ambientes. En este trabajo la clasificación de un año como “bueno” o como “malo” se hizo dependiendo de la desviación de la lluvia, de un año determinado, contra el promedio de la lluvia del periodo de 26 años aquí considerado. La desviación se estandarizó y expresó como porcentaje respecto a la media. Entonces, un valor de cero representa la media, un valor < 0 representa un “año malo”, mientras que un valor > 0 representa un “año bueno”. Los valores de la media, mediana, asimetría y kurtosis fueron empleados como un índice para evaluar cuando la distribución de frecuencia de la precipitación corresponde a un ambiente “estable o inestable” y años “buenos o malos”. Una distribución leptokúrtica ($\gamma_2 > 0$) o platikúrtica ($\gamma_2 < 0$) representan un ambiente altamente estable o uno altamente inestable, respectivamente; mientras que una asimetría positiva ($\gamma_1 > 0$) o una asimetría negativa ($\gamma_1 < 0$) representa un ambiente malo y un ambiente bueno, respectivamente. El análisis se hizo en el programa STATISTICA para Windows, versión 5.5 (Statsoft Inc. 2000).

RESULTADOS

Patrón de lluvia

El análisis de datos mostró que de 1977-1984 la lluvia anual estuvo muy cercana al promedio de los 26 años analizados que corresponde a 755 mm. Se presentaron dos periodos con años secos 1985-1988 y 2001-2003. El periodo 1989-2000 fue una década con mucha variación anual en la lluvia (Fig. 2). El promedio de lluvia durante la época húmeda (junio a octubre) fue de 665 ± 222 mm (rango 368-1288 mm), mientras que en la época seca (noviembre a mayo) fue de 90 ± 148

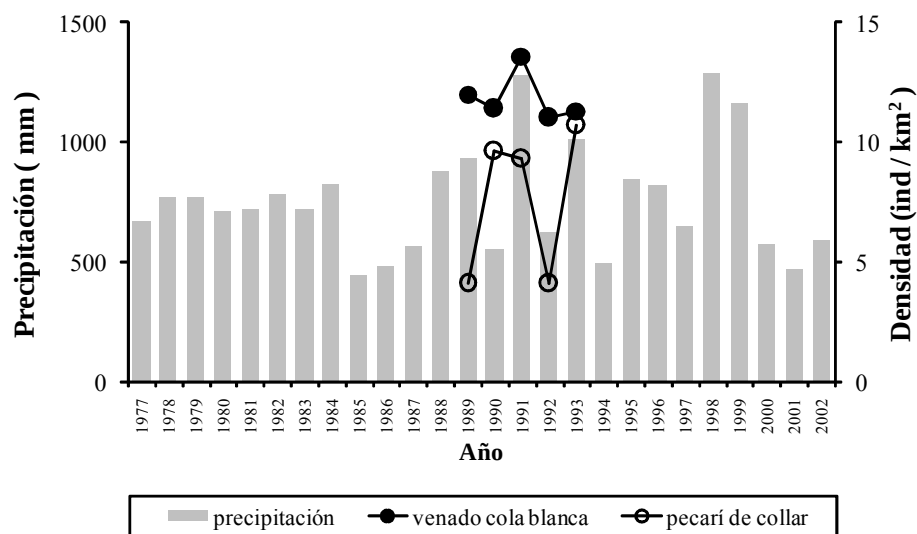


Figura 2. Serie de tiempo de la lluvia anual de 1977 a 2002 y densidad poblacional del venado cola blanca (●) y del pecarí de collar (○) durante el periodo de estudio 1989 a 1993.

mm (rango 0-721 mm). La precipitación de la lluvia en la época seca fue independiente de la que cayó en la época húmeda previa ($r^2 = 0.07$, $F = 1.73$, $P = 0.20$).

Durante los 26 años analizados se detectaron tres fuertes eventos del El Niño ($soi > -2$): 1982-83, 1991-92, y 1997-1998; y cinco menos evidentes ($soi -1.5$ to -1.9) durante 1977-78, 1992-93, 1993-94, 1994-95, y 1998-99 (Fig. 3). La Niña (soi positivo) fue evidente durante 1988-89, 1998-99 y 1999-2000. No hubo relación significativa entre el soi y la lluvia anual durante el periodo 1977-2003 ($r^2 = 0.07$, $F = 1.83$, $P = 0.19$). Por el contrario, el soi estuvo positivamente asociado con la lluvia de la época húmeda ($r^2 = 0.40$, $F = 16.2$, $P = 0.0005$). Durante los años El Niño la precipitación fue baja en la época húmeda; mientras que durante los años de La Niña la precipitación fue alta en esa misma época. Por otro lado, durante la época seca el soi estuvo negativamente asociado con la lluvia ($r^2 = 0.28$, $F = 9.4$, $P = 0.005$). En particular, durante El Niño (1982-83 y 1991-92) la lluvia fue alta en la época seca, mientras que en La Niña no hubo precipitación en esta misma época (Fig. 3).

Producción de plantas

La distribución mensual de la lluvia y las estimaciones de diversidad de especies de plantas durante las épocas húmedas y secas del periodo 1989-1993, se presentan en la Fig. 4. La diversidad fue más alta en la época húmeda que en la seca excepto en 1992 ($F = 30.9$, $P = 0.0001$). La diversidad fue similar en ambos tipos de bosques durante la época húmeda; mientras que en la seca fue más alta en el tropical subcaducifolio en comparación con el tropical seco ($F = 5.22$, $P =$

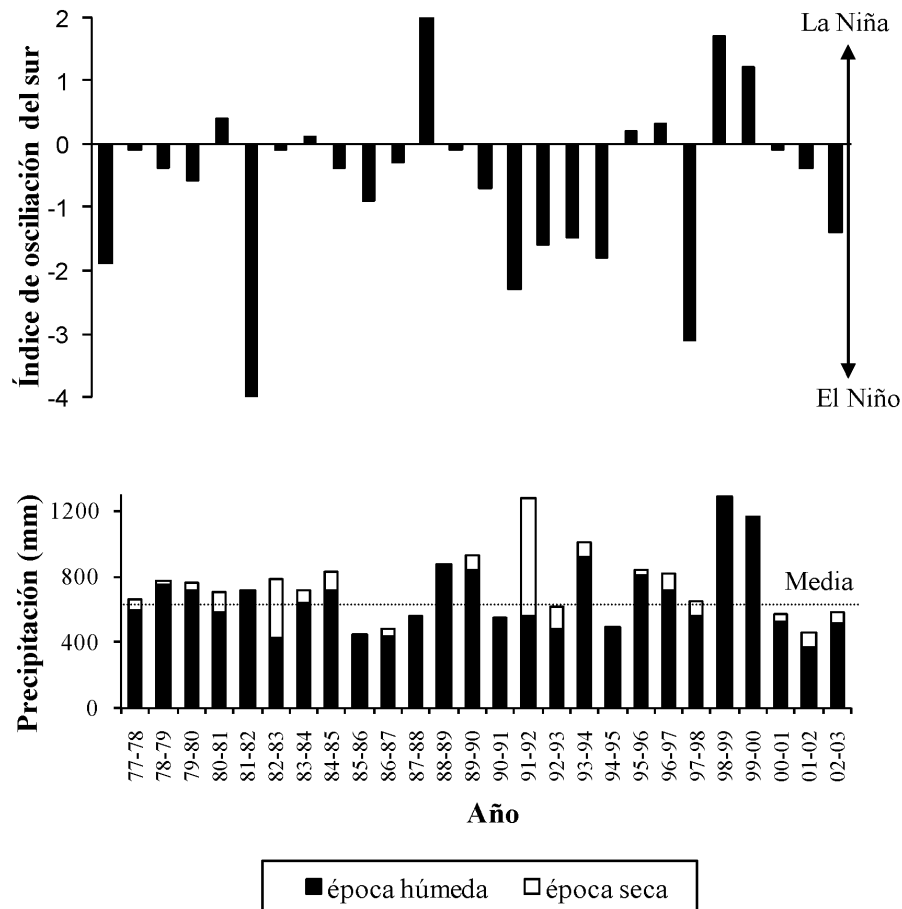


Figura 3. Series de tiempo de los valores del SOI (índice de oscilación del sur) y de la lluvia anual considerando la época húmeda (junio a octubre) más la época seca (noviembre a mayo) de 1977 a 2003. Valores positivos del SOI indican posibles eventos del El Niño, mientras que valores negativos indican eventos de La Niña.

0.04). Durante la época húmeda la diversidad aumentó en el año de La Niña 1989; mientras que en la seca la diversidad de plantas aumentó notablemente durante El Niño de 1992 (Fig. 4).

Densidad y biomasa poblacional de ungulados

Las estimaciones de la densidad estuvieron basadas en observaciones de 363 venados y 44 grupos de pecaríes (106 individuos) en 817 km de transectos durante el periodo 1989-1994. La densidad anual promedio se estimó en 11.8 venados/km² y 7.5 pecaríes/km² (Cuadro 1). En un periodo de cinco años la fluctuación de la densidad fue menor en el venado cola blanca en comparación con el pecarí de collar (Fig. 2). En todos los años de estudio la densidad de venados

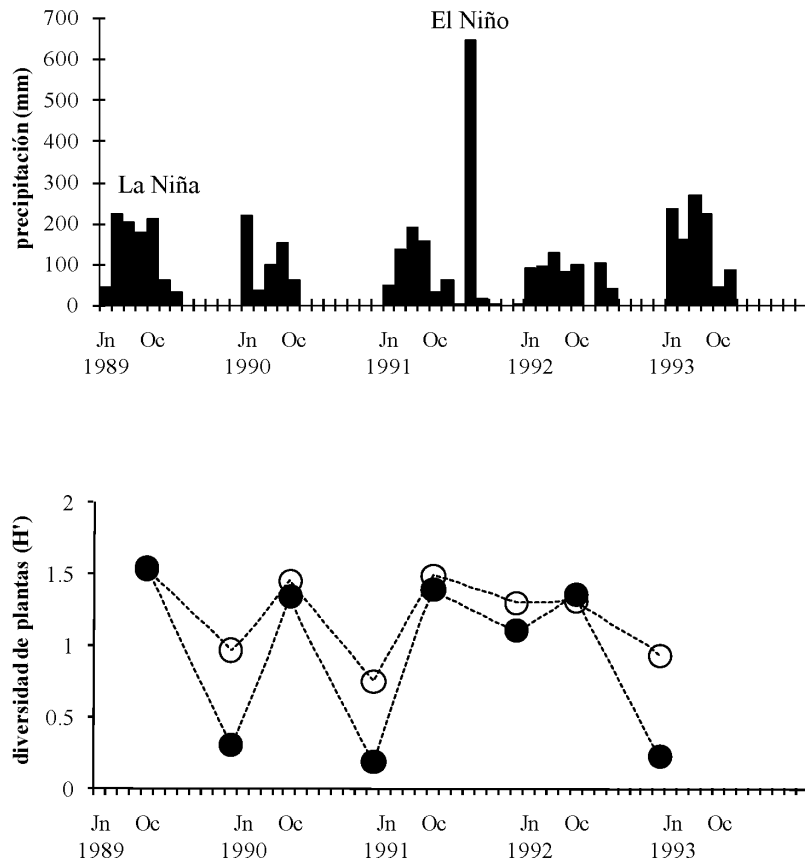


Figura 4. Lluvia mensual de junio 1989 a octubre 1993, y variación estacional de la disponibilidad de alimento medido como diversidad de plantas (índice de Shannon, H') del bosque tropical seco (●) y del bosque tropical semi-caducifolio (○).

fue significativamente mayor que la de pecaríes ($t=2.86$, $g.l.=8$, $P=0.02$). La biomasa poblacional del venado se estimó en 463-573 kg/km^2 ; mientras que la de pecaríes en 64-168 kg/km^2 (Cuadro 1).

Capacidad de carga

Las estimaciones de la tasa finita máxima de crecimiento poblacional (λ_{max}) fue de 1.52 y 3.0 para el venado cola blanca y pecarí de collar, respectivamente. El crecimiento poblacional anual varió positiva y negativamente en ambas especies. La densidad en equilibrio se estimó en 12.0 venados/ km^2 y 8.6 pecaríes/ km^2 (Fig. 5). La capacidad de carga se estimó en 16.5-17.2 venados/ km^2 y 9.3-9.5 pecaríes/ km^2 (Cuadro 1).

Cuadro 1. Parámetros poblacionales del venado cola blanca y pecarí de collar usados para estimar la capacidad de carga y la producción potencial para aprovechamiento humano en el bosque tropical seco de Chamela, México.

Parámetro	Venado cola blanca	Pecarí de collar
Población actual (ind/km ²)		
media	11.8	7.5
rango	11.0 a 13.6	4.1 a 10.7
biomasa (kg/km ²)	463 a 573	64 a 168
Tasa finita máxima de crecimiento poblacional ($\lambda_{\max}$)	1.52	3.00
Densidad en equilibrio (ind/km ²)	12.0	8.6
Animales removidos por depredadores (ind/km ²)	4.5 a 5.2	0.7 a 0.9
Capacidad de carga		
ind/km ²	16.5 a 17.2	9.3 a 9.5
kg/km ²	695 a 724	146 a 150
Cosecha máxima sustentable (MSY)		
ind/km ²	10.3	5.6
kg/km ²	434	89
Producción máxima ($P_{\max}$)		
ind/km ²	5.3	11.3
kg/km ²	223	178
Producción para consumo humano ($0.40 * P_{\max}$)		
ind/km ²	2.1	4.5
kg/km ²	88	71

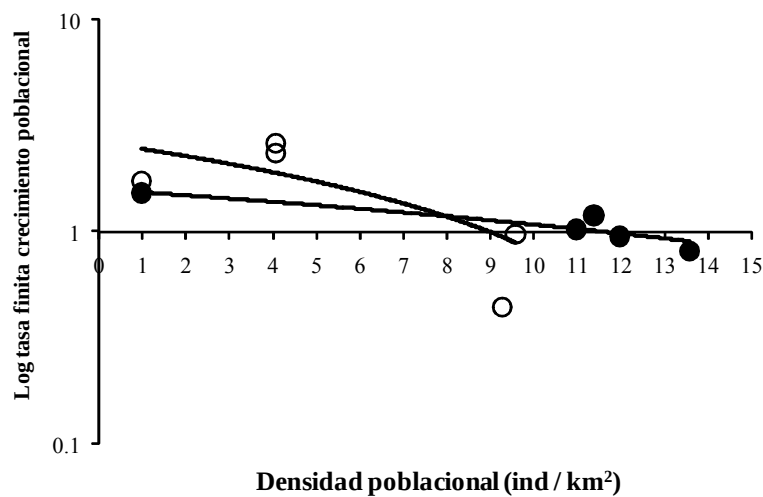


Figura 5. Relación entre la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) y la densidad poblacional del venado cola blanca (●) y pecarí de collar (○). La línea horizontal con un valor $\lambda = 1$ es conocida como línea de replazo. Valores mayores a uno indican crecimiento positivo de la población; mientras que valores menores indican decrecimiento. El punto donde las líneas de regresión interceptan a la línea de replazo es precisamente el punto de equilibrio del crecimiento poblacional, es decir D_{eq} . En este caso la densidad en equilibrio es de 12 ind/km² para el venado cola blanca y 8.6 ind/km² para el pecarí de collar.

Producción potencial máxima

La producción máxima sustentable (*msy*) se estimó en 10.3 venados/km² y 5.6 pecaríes/km² (Cuadro 1). Mientras que la producción máxima se estimó como 5.2-5.4 venados/km² y 11.1-11.4 pecaríes/km² (Cuadro 1). Considerando una cosecha de 40% de la productividad máxima, el potencial para uso humano se calculó en 2 venados/km² y 4 pecaríes/km². Dado el mayor peso corporal del venado, el rendimiento en biomasa puede ser mayor para este ungulado (Cuadro 1).

Variación de *K* en función de la lluvia

En el periodo de 26 años analizado, 14 tuvieron una precipitación de 1% a 50% menor respecto de la media. En contraste, sólo en tres años hubo lluvia un 50% a 80% mayor que la media (Fig. 6). Aunque la distribución de frecuencia se ajustó al modelo normal (K-S, $d = 0.121$, $P = 0.20$), el valor de la mediana fue -5.0% respecto a la media. En consecuencia, los datos tuvieron una distribución con ligera asimetría positiva ($\gamma_1 = 0.926$); mientras que el valor de kurtosis ($\gamma_2 = 0.431$) sugiere una distribución ligeramente leptocúrtica. Este análisis sugiere que el bosque tropical seco de Chamela puede ser caracterizado como un hábitat moderadamente estable con mayor

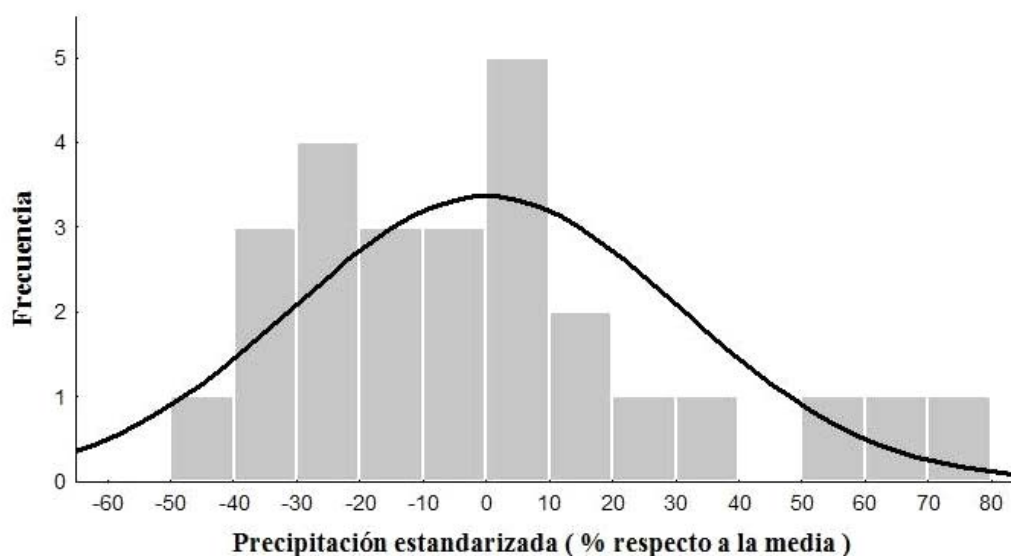


Figura 6. Distribución de frecuencia de la ocurrencia de años “buenos” y “malos” en el bosque tropical seco de Chamela durante el periodo 1977 a 2002. En este estudio un año bueno o malo se clasificó dependiendo la desviación de la lluvia de un año específico respecto del promedio de precipitación del periodo de 26 años. La desviación se estandarizó como porcentaje respecto de la media. Así un valor de cero representa la media, un valor < 0 representa un año “malo”, mientras que un valor > 0 representa un año “bueno”. La línea continua representa el ajuste a la distribución normal.



frecuencia de “años malos” pero ocasionalmente se presentan “años muy buenos” en algunos casos relacionados con ENSO.

Tendencia estacional de la lluvia, plantas y ungulados

La fluctuación estacional de la lluvia, biomasa de plantas y densidad de ungulados durante el periodo de estudio se presenta en la Fig. 7. Los datos de lluvia y biomasa estacional fueron directamente obtenidos en campo. Por otro lado, para elaborar la curva de tendencia de la densidad se procedió a restar de la estimación de la densidad de la época húmeda el número de animales removidos por los depredadores y el resultado se asumió como la densidad final en la época seca. Este procedimiento permitió crear una curva de tendencia estacional. Los resultados sugieren mayor ajuste de la tendencia de la densidad del venado cola blanca con la lluvia y con la biomasa; mientras que la tendencia fue menos evidente para el pecarí de collar (Fig. 7).

DISCUSIÓN

Lluvia y sus efectos sobre el alimento y K

El análisis de la precipitación del periodo de 26 años sugiere una asociación significativa entre el ENSO y la lluvia estacional en el bosque tropical de Chamela. Se observó que durante la época seca cae una inusual mayor cantidad de lluvia cuando se presenta el evento del El Niño; mientras que durante La Niña cae mayor cantidad de lluvia de la normal en la época húmeda y nada durante la época seca. Lima *et al.* (1999) encontraron un patrón similar al analizar un periodo de 99 años en una región semiárida de Chile; y Marshal *et al.* (2002) lo hizo para el desierto Sonorense durante un periodo de 47 años. Por lo tanto, los eventos del ENSO aumentan la variación de la lluvia, lo cual tiene importantes consecuencias en el funcionamiento de este ecosistema (García-Oliva *et al.*, 2002).

La lluvia que cae durante la época húmeda controla el crecimiento de las plantas y en consecuencia la producción anual del alimento para los ungulados (Coe *et al.*, 1976; Owen-Smith, 1990; McKinney *et al.*, 2001). La evidencia del presente estudio sugiere que, similar a otros sitios (e.g. Ogutu y Owen-Smith, 2003), los eventos del ENSO podrán tener un efecto adicional sobre las plantas; por ejemplo, esto fue evidente durante la época seca de 1992 cuando en 15 días, en el mes de enero, cayó una lluvia record de 649 mm (García-Oliva *et al.*, 2002). Sin embargo, este efecto podría depender del mes particular cuando la lluvia cae. Por ejemplo, durante los años del ENSO 1983 y 1997 cayeron 177 y < 100 mm en mayo, respectivamente. Lo cual pudo no haber tenido consecuencia evidente en la producción de plantas debido a lo avanzado de la época seca. Por lo tanto, considerando la notable diferencia en la composición florística y formas de vida entre los bosques tropicales seco y subcaducifolio en el área de estudio (Lott *et al.*, 1987), se podría esperar una relación compleja entre ENSO, la precipitación y la respuesta de las plantas como se ha mostrado en otros estudios (e.g., Wright *et al.*, 1999; Connell y Green, 2000; Williamson y Ickes, 2002; Rolim *et al.*, 2005).

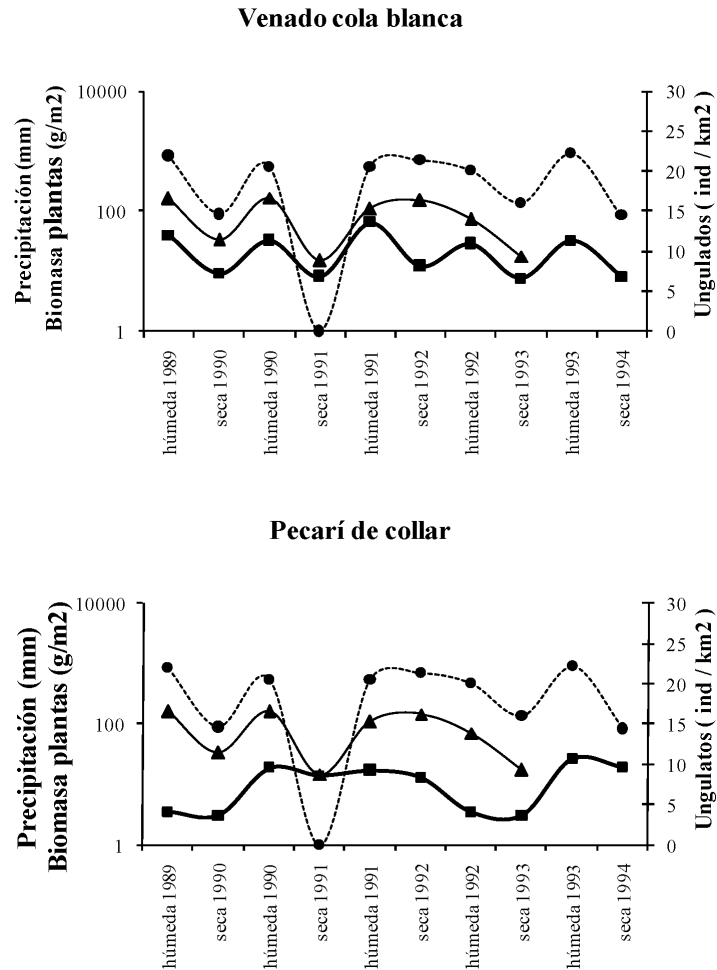


Figura 7. Fluctuación estacional de la precipitación (●), la biomasa de plantas (▲), y la densidad poblacional (■). Note la escala logarítmica del primer eje Y con la finalidad de poder comparar la fluctuación estacional de estas variables en relación con la posible fluctuación de la densidad de los ungulados. La densidad en la época seca es el resultado de restar el número de animales removidos por los depredadores, a la estimación de la densidad en la época húmeda.

En particular, durante la época seca la respuesta al estrés hídrico depende del control de la pérdida de agua por parte de las plantas (Reich y Borchert, 1984). Por ejemplo, en las sabanas Africanas el periodo de retención de hojas de algunos árboles y arbustos caducifolios en la época seca depende de la lluvia previa (Owen-Smith, 1990). En Chamela la mayoría de los árboles tiran sus hojas normalmente al inicio de la época seca entre noviembre y enero, pero en algunos años



las hojas pueden permanecer más tiempo en respuesta a la presencia de lluvias tardías o invernarles (Bullock y Solís-Magallanes, 1990). Entonces, en algunos años del ENSO hay un aumento de las lluvias durante la época seca lo que aumenta la probabilidad de que las plantas mantengan sus hojas verdes y esto mejora la disponibilidad de alimento para los ungulados. Adicionalmente, las condiciones creadas por el ENSO mejoran la producción de frutos en algunas especies tropicales (e.g., Wright *et al.*, 1999; Williamson e Ickes, 2002). Considerando que el venado cola blanca aumenta su consumo de frutos (Arceo *et al.*, 2005), entonces es posible que el ENSO tenga un efecto adicional mejorando la capacidad de carga del hábitat durante el periodo de sequía.

Producción de ungulados

Los datos presentados aquí sugieren que en el bosque tropical seco de Chamela la densidad (15.1 a 24.3 individuos/km²) y biomasa (527 a 741 kg/km²) de los ungulados silvestres es relativamente alta si se compara con datos de otros bosques neotropicales. Por ejemplo, en un bosque tropical seco con parches de hábitat semi-abierto en Venezuela y Brasil, la biomasa de ungulados silvestres es de 224 a 275 kg/km² (Robinson y Bennett, 1999). En bosques tropicales lluviosos donde pueden habitar hasta cinco especies de ungulados (*Tapirus terrestris*, *Tayassu pecari*, *Pecari tajacu*, *Mazama americana* y *M. gouazoubira*) llegan a tener una densidad y biomasa de 28.3 individuos/km² y 761 kg/km², respectivamente (Robinson y Redford, 1991); aunque datos de campo de Panamá, Perú, Brasil y Venezuela sugieren que la biomasa varía de 270 a 542 kg/km² (Robinson y Bennett, 2004). Por otra parte, en la Selva Lacandona, México, la densidad y biomasa de cinco especies de ungulados en un área con baja presión de cacería se han estimado en 9.9 individuos/km² y 337 kg/km² (Naranjo *et al.*, 2004b). Estas comparaciones sugieren que el bosque tropical seco de Chamela, con menor riqueza de especies de ungulados, puede mantener densidades similares o mayores en comparación con otros neotropicales (e.g., Robinson y Redford, 1991; Bodmer y Robinson, 2004; Naranjo *et al.*, 2004b). Esto podría deberse, por un lado, al tipo de historia de vida de las especies presentes en Chamela y, por otro, a la mayor capacidad de carga del bosque tropical seco. Por ejemplo, se ha documentado que especies con poblaciones con abundancia alta y rápida reproducción, como el pecarí de collar y venado cola, podrían ser menos vulnerables a la sobrecacería (McCullough, 1987; Bodmer y Robinson, 2004).

El modelo de Robinson y Redford (1991) asume que $K = D$ en poblaciones con poco o ninguna presión de caza, lo cual no es sencillo de encontrar. Los datos que se proveen en este trabajo, obtenidos en un área relativamente protegida, mostraron que la densidad de ambos ungulados varía de un año a otro tanto por posibles sesgos de muestreo como por cambios biológicos reales de las poblaciones. En consecuencia, una única estimación de D podría resultar sesgada de K . Para evitar esto, Bodmer y Robinson (2004) sugiere monitorear la población, el hábitat y la cacería con el fin de incorporar esta variación en los modelos para evaluar la sustentabilidad de la cacería. En este sentido, la estimación de la densidad en equilibrio (D_{eq}) obtenida en este estudio considera la variación interanual del cambio poblacional. Obviamente, este procedimiento requiere monitorear la población por varios años, lo cual no es sencillo. Sin embargo, esto es importante porque la dinámica de las plantas y los ungulados es muy compleja (McCullough, 1987; Marshal

et al., 2002; Ogutu y Owen-Smith, 2003). Es importante clarificar que la densidad en equilibrio no es simplemente la densidad promedio anual durante el periodo de estudio. Por el contrario, la D_{eq} se calcula según la relación denso-dependiente entre el crecimiento anual y la actual densidad, según un modelo logístico. En consecuencia, la densidad en equilibrio representa la tendencia de la población a lo largo del tiempo.

Importancia de la depredación en la estimación de K y msy

Según la aproximación adoptada en este trabajo, en ausencia de perturbaciones importantes la densidad actual fluctuará alrededor del valor D_{eq} . En algunos casos se asume erróneamente que $D_{eq} = K$, lo cual es cierto solo en el caso raro que la depredación no tenga un papel importante en controlar el crecimiento poblacional. Sin embargo, la D_{eq} no necesariamente ocurre al mismo nivel de K en aquellas áreas donde el crecimiento poblacional está fuertemente regulada por la depredación (Bodmer y Robinson, 2004). Para el bosque tropical seco de Chamela, Nuñez *et al.* (2000) proponen que, en ausencia de depredadores, las poblaciones de ungulados podrían alcanzar y sobrepasar la capacidad de carga del hábitat. Esos datos parecen corroborar lo encontrado en otros estudios que indican que los depredadores mantienen a los ungulados por debajo de K (Skogland, 1991). Sin embargo, para distinguir si este equilibrio es resultado de los depredadores o por limitación de recursos o por una combinación de estos dos factores, se necesita conocer si los depredadores, o los recursos o ambos, están afectando las tasas de nacimientos y de mortandad (Caughley y Sinclair, 1994). Desafortunadamente, este nivel de detalle no está disponible para el sitio de estudio. Por lo tanto, aun y cuando los depredadores mantienen a las poblaciones de ungulados por debajo de K , es compleja la relación entre la disponibilidad del alimento, la densidad poblacional y los factores de mortalidad, por lo que se requiere de muchos años para monitorear y comprender mejor los mecanismos subyacentes en esta relación (McCullough, 1992; Sæther, 1997).

Un resultado importante de presente estudio es que el número de animales removidos por los depredadores se deben adicionar a la densidad en equilibrio con el fin de estimar adecuadamente la K y el msy . Este aspecto es más importante para aquellas especies con alto porcentaje de depredación, como el caso del venado cola blanca en la zona de estudio. Una subestimación del msy podría poner en riesgo a la población presa (McCullough, 1987). Para clarificar este punto hay que considerar los siguientes argumentos (ver Bodmer y Robinson, 2004). La cosecha sustentable puede obtenerse a cualquier tamaño poblacional pero sólo hay un punto al cual la cosecha es máxima, el conocido msy . Cosechar a una población a su valor teórico del msy o cuando el tamaño poblacional es menor que este valor (a la izquierda del msy) puede ser una estrategia de manejo riesgosa y debe evitarse. Esto se debe a que si se cometen pequeños errores en la estimación del msy podría llevar a una sobrecacería lo cual podría resultar en una disminución de la población en los siguientes años lo cual podría rápidamente llevarla a una sobre-explotación y eventual extirpación. En contraste, cosechar poblaciones con alta abundancia (a la derecha del valor teórico msy) es una estrategia de manejo segura que puede ser usada para el aprovechamiento a largo plazo (McCullough, 1987).



En consecuencia, cosechar una especie con alta abundancia de sus poblaciones es una estrategia de manejo segura que puede tener menos probabilidad de que se extirpe localmente. Esto es especialmente importante para especies limitadas por la depredación debido a que sus densidades están por debajo de K . En conclusión, una subestimación de K puede llevar a una subestimación del msy y a una interpretación errónea de la relación entre la abundancia y el valor del msy . Para el área de estudio los resultados sugieren que una estrategia de manejo segura es cazar a los venados y pecaríes sólo cuando la densidad poblacional es mayor a 10.3 y 5.6 individuos/km², respectivamente. Esta estrategia tiene la ventaja adicional de proteger a los depredadores como el jaguar, puma y ocelote, al manejar sustentablemente a los ungulados presas.

Consideraciones para el manejo

El análisis a largo plazo del patrón de precipitación en un área específica, puede ser una aproximación muy útil y sencilla para desarrollar guías de manejo para los ungulados en una región determinada. El análisis de la precipitación en la región de Chamela sugiere que el bosque tropical seco puede considerarse como un hábitat moderadamente estable caracterizado por años malos con otros años con lluvias esporádicamente intensas. Tanto la varianza ambiental como la distribución de frecuencia de años “buenos” y “malos” pueden influir la precisión de las estrategias de manejo que deben aplicarse (McCullough, 1987). Por ejemplo, en un ambiente con una variación aleatoria o periódica de la capacidad de carga, las poblaciones con alta tasa de crecimiento natural (como pequeños mamíferos) tienden a seguir la variación del ambiente; mientras que poblaciones con una tasa de crecimiento baja tienden a promediar el ambiente (May, 1976). Debido al tamaño grande y las características particulares de la historia de vida, las poblaciones de los ungulados típicamente están muy cercanas a la capacidad de carga del hábitat (McCullough, 1992). Por ejemplo, en un periodo de cinco años de estudio la fluctuación de la densidad poblacional fue menor para el venado que tiene mayor tasa de crecimiento que para el pecarí con mayor tasa $\lambda_{\max}$.

McCullough (1987) sugiere que en ambientes con alta variabilidad el manejo debe ser *ad hoc* para responder a variables con poco control humano. En contraste, en hábitats con muchos años buenos el manejo puede ser muy preciso y sólo debe atenderse los años malos. En sitios como Chamela el manejo puede ser relativamente preciso debido a que es marcadamente estacional, moderadamente estable y con una frecuencia de años con precipitación menor al promedio y algunos años con abundancia de lluvias influenciados por eventos del ENSO y otros. En este tipo de hábitat se debe tener precaución cuando se presentan varios años consecutivos secos para evitar la sobreexplotación de los ungulados.

CONCLUSIÓN

El análisis de la relación entre la lluvia, la capacidad de carga y la producción potencial de ungulados para aprovechamiento humano muestra, por un lado, lo complejo de esta relación y la necesidad de monitorear estas variables durante el mayor tiempo posible; por otro, la utilidad del análisis

para proveer bases sólidas para el manejo al incorporar la variación anual de la lluvia. En este sentido, en aquellos sitios donde las poblaciones de venado cola blanca y pecarí de collar están sometidas a manejo con fines de aprovechamiento, se recomienda ampliamente analizar el patrón de precipitación por el mayor número de años posibles pues esto permite tener una idea muy precisa del manejo general de las poblaciones y de la atención en años o épocas particulares. En este sentido, las áreas naturales protegidas pueden servir como laboratorios naturales para monitorear y estudiar esta relación compleja entre las variables climáticas, el hábitat y las poblaciones de fauna silvestre. El valor de esas áreas no sólo sigue siendo importante desde una perspectiva de conservación sino, además, como sitios para la generación de información básica para aplicar a poblaciones en condiciones ecológicas similares sujetas a aprovechamiento. Bajo esta perspectiva, si bien la información de ungulados presentada en este capítulo fue obtenida hace más de 15 años, su vigencia es actual para proveer de un marco conceptual para el aprovechamiento de estas especies de ungulados. Por lo tanto, el bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala es un sitio con un altísimo valor tanto para la conservación como para el aprovechamiento sustentable de la vida silvestre.

LITERATURA CITADA

- Akçakaya, H.R., M.A. Burgman y L.R. Ginzburg. 1999. *Applied Population Ecology: Principles and Computer Exercises using RAMAS® EcoLab 2.0*. Second edition. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Alvard, M.S., J.G. Robinson, K. H. Redford y H. Kaplan, H. 1996. The sustainability of subsistence hunting in the Neotropics. *Conservation Biology*, 11:977-982.
- Arceo, G., S. Mandujano, S. Gallina y L. A. Perez-Jimenez. 2005. Diet diversity of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in a tropical dry forest in Mexico. *Mammalia*, 69:159-168.
- Behrenfeld, M. J., J. T. Randerson, C. R. McClain, G. C. Feldman, S. O. Los, C. J. Tucker, P. G. Falkowski, C. B. Field, R. Frouin, W. E. Esaias, D. D. Kolber y N. H. Pollack. 2001. Biospheric primary production during an ENSO transition. *Science*, 291:2594-2597.
- Bodmer, R.E. y J.G. Robinson. 2004. Evaluating the sustainability of hunting in the Neotropics. Pp. 299-323, in *People in Nature: Wildlife Conservation in South and Central America* (Silvus, K.M., R.E. Bodmer y J.M.V. Fragoso, eds.). Columbia University Press, New York.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in south coastal region of Mexico. *Arch. Meteor. Geoph. Bioclimatol.*, 36:297-316.
- Bullock, S. H. y J. A. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22:22-35.
- Caughley, G. y A.R.E. Sinclair. 1994. *Wildlife Ecology and Management*. Blackwell Science, Cambridge, Massachusetts.
- Coe, M. J., D. H. Cumming y J. Phillipson. 1976. Biomass and production of large African herbivores in relation to rainfall and primary production. *Oecologia*, 22:341-354.



- Connell, J. H. y P. T. Green. 2000. Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology*, 81:568-584.
- DeCalesta, D. S. y S. L. Stout. 1997. Relative deer density and sustainability: a conceptual framework for integrating deer management with ecosystem management. *Wildlife Society Bulletin*, 25:252-258.
- Eisenberg, J. F. 1989. Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics. Vol. I. The University of Chicago Press. Chicago.
- Escamilla, A., M. Sanvicente, M. Sosa y C. Galindo-Leal. 2000. Habitat mosaic, wildlife availability, and hunting in the tropical forest of Calakmul, Mexico. *Conservation Biology*, 14:1592-1601.
- Fitzgibbon, C. D., H. Mogaka y J. H. Fanshawe. 1995. Subsistence hunting in Arabuko-Sokoke forest, Kenya, and its effects on mammal populations. *Conservation Biology*, 9:1116-1126.
- Gallina, S. 1993. Biomasa disponible y capacidad de carga en la reserva la Michilía, Durango. Pp. 437-453, in *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México* (Medellín, R. A. y G. A. Ceballos, eds.). Publicaciones Especiales, Vol. 1. Asociación Mexicana de Mastozoología A. C. México.
- García-Oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the central Pacific coast of Mexico. *Geografiska Ann.*, 73:179-186.
- García-Oliva, F., A. Camou y J. M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. Pp. 3-10, in *Historia Natural de Chamela* (Noguera, F., J. H. Vega, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avendaño, eds.). Instituto de Biología-UNAM, México.
- Georgiadis, N., M. Hack y K. Turpin. 2003. The influence of rainfall on zebra population dynamics: implications for management. *Journal of Applied Ecology*, 40:125-136.
- Groot-Bruinderink, G.W.T.A. y E. Hazebroek. 1995. Modelling carrying capacity for wild boar *Sus scrofa scrofa* in a forest/heatland ecosystem. *Wildlife Biology*, 1:81-88.
- Hall, E.R. 1981. *The Mammals of North America*. 2nd ed. John Wiley and Sons, New York.
- Hidalgo-Mihart, M., L. Cantú-Salazar, C. A. López-González, E. Martínez-Meyer y A. González-Romero. 2001. Coyote (*Canis latrans*) food habits in a tropical deciduous forest of western Mexico. *American Midland Naturalist*, 146:210-216.
- Hunter, C. M. y M. C. Runge. 2004. The importance of environmental variability and management control error to optimal harvest policies. *Journal of Wildlife Management*, 68:585-594.
- Jaksic, F. M. 2001. Ecological effects of El Niño in terrestrial ecosystems of western South America. *Ecography*, 24:241-250.
- Langvatn, R., S. D. Albon, T. Burkey y T. H. Clutton-Brocks. 1996. Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *Journal of Applied Ecology*, 65:653-670.
- Lima, M., P. A. Marquet y F. M. Jaksic. 1999. El Niño events, precipitation patterns, and rodent outbreaks are statistically associated in semiarid Chile. *Ecography*, 22:213-218.
- Lott, E. J., S. H. Bullock y J. A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica*, 19:228-235.

- Mandujano, S. 1999. Variation in herd size of collared peccaries in a Mexican tropical forest. *The Southwestern Naturalist*, 44:199-204.
- Mandujano, S. 2005. Calibration of tracks count to estimate population density of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in a Mexican tropical forest. *The Southwestern Naturalist*, 50:223-229.
- Mandujano, S. 2006. Preliminary evidence of the importance of rainfall and ENSO in modify food availability for white-tailed deer in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica*, 38:695-699.
- Mandujano, S. 2007. Carrying capacity and potential production of ungulates for human use in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica*, 39:519-524.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1993. Densidad del venado cola blanca basada en conteos en transectos en un bosque tropical de Jalisco. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 56:1-37.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1995a. Comparison of deer censusing methods in a tropical dry forest. *Wildlife Society Bulletin*, 23:180-186.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1995b. Disponibilidad de agua para el venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio de México. *Vida Silvestre Neotropical*, 4:107-118.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 2005. Dinámica poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. Pp. 335-348, in *Contribuciones Mastozoológicas en Homenaje al Doctor Bernardo Villa* (Sánchez-Cordero, V. y R. Medellín, eds.). Institutos de Biología y Ecología-UNAM /CONABIO, México, DF.
- Mandujano, S. y L. E. Martínez-Romero. 1997. Fruit fall caused by chachalacas (*Ortalis poliocephala*) on red mombim trees (*Spondias purpurea*): impact on terrestrial fruit consumers, especially the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *Studies Neotropical Fauna and Environment*, 32:1-3.
- Mandujano, S. y L. E. Martínez-Romero. 2002. Pecarí de collar (*Pecari tajacu sonorensis*, Mearns 1897). Pp. 411-415, in *Historia Natural de Chamela* (Noguera, F. A., J. H. Vega, A. N. García-Aldrete y M. Quesada, eds.). Instituto de Biología UNAM, México, DF.
- Mandujano, S. y V. Rico-Gray. 1991. Hunting, use and knowledge of the biology of the white-tailed deer, *Odocoileus virginianus* (Hays), by the maya of central Yucatan, Mexico. *Journal of Ethnobiology*, 11:175-183.
- Mandujano, S., S. Gallina, G. Arceo, G. Sánchez-Rojas y M. G. Silva-Villalobos. 2002. *Odocoileus virginianus sinaloae* (J. A. Allen 1903): Venado cola blanca. Pp. 415-422, in *Historia Natural de Chamela* (Noguera, F., J. H. Vega, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avendaño, eds.). Instituto de Biología-UNAM, México, DF.
- Mandujano, S., S. Gallina, G. Arceo y L. A. Pérez-Jiménez. 2004. Variación estacional del uso y preferencia de los tipos vegetacionales por el venado cola blanca en un bosque tropical de Jalisco. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 20:45-67.
- Marshall, J. P., P. R. Krausman, V. C. Bleich, W. B. Ballard y J. S. McKeever. 2002. Rainfall, El Niño, and dynamics of mule deer in the Sonoran desert, California. *Journal of Wildlife Management*, 66:1283-1289.
- Martínez-Romero, L. E. y S. Mandujano. 1995. Hábitos alimentarios del pecarí de collar en un

- bosque tropical caducifolio de Jalisco. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 64:1-20.
- May, R. M. 1976. Models for single populations. Pp. 4-25 in *Theoretical Ecology: Principles and Applications* (May, R.M., ed.). W.B. Saunders, Philadelphia.
- McCall, T.C., R. D. Brown y L.C. Bender. 1997. Comparison of techniques for determining the nutritional carrying capacity for white-tailed deer. *Journal of Range Management*, 50:33-38.
- McCullough, D. R. 1987. The theory and management of *Odocoileus* populations. Pp. 535-549, in *Biology and management of the Cervidae: proceedings of a symposium* (Wemmer, C. M., ed.). Smithsonian Inst. Press, Washington, DC.
- McCullough, D. R. 1992. Concepts of large herbivore population dynamics. Pp. 967-984, in *Wildlife 2001: populations* (McCullough, D. R. y R. H. Barret, eds.). Elsevier Applied Science, London, UK.
- McKinney, T., T. W. Smith y J. D. Hanna. 2001. Precipitation and desert bighorn sheep in the Mazatzal mountains, Arizona. *The Southwestern Naturalist*, 46:345-353.
- Miller, K.V. y J. M. Wentworth. 2000. Carrying capacity. Pp. 140-155, in *Ecology and Management of Large Mammals in North America* (Demarais, S. y P. R. Krausman, eds.). Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. The ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17:67-88.
- Naranjo, E. J., M. M. Guerra, R. E. Bodmer y J. E. Bolaños. 2004a. Subsistence hunting by three ethnic groups of the Lacandon forest, México. *Journal of Ethnobiology*, 24:233-253.
- Naranjo, E. J., J. E. Bolaños, M. M. Guerra y R. E. Bodmer. 2004b. Hunting sustainability of ungulates populations in the Lacandon forest, Mexico. Pp. 324-343, in *People in Nature: Wildlife Conservation in South and Central America* (Silvus, K.M., R.E. Bodmer y J.M.V. Fragoso, eds.). Columbia University Press, New York.
- Núñez, R., B. Miller y F. Lindzey. 2000. Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. *Journal of Zoology (London)*, 254:373-379.
- Ogutu, J. O. y N. Owen-Smith. 2003. ENSO, rainfall and temperature influences on extreme population declines among African savanna ungulates. *Ecological Letters*, 6:412-419.
- Owen-Smith, N. 1990. Demography of a large herbivore, the greater kudu *Tragelaphus strepsiceros*, in relation to rainfall. *Journal of Animal Ecology*, 59:893-913.
- Post, E. y N. C. Stenseth. 1999. Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology*, 80:1322-1339.
- Reich, P. B. y R. Borchert. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72:61-74.
- Robinson, J. G. y E.L. Bennett. 1999. Carrying capacity limits to sustainable hunting in tropical forest. Pp. 13-30, in *Hunting for sustainability in tropical forest* (Robinson, J.G. y E.L. Bennett, eds.). Columbia University Press, New York.
- Robinson, J. G. y E.L. Bennett. 2004. Having you wildlife and eating it too: an analysis of hunting sustainability across tropical ecosystems. *Animal Conservation*, 7:397-408.
- Robinson, J. G. y K. H. Redford. 1986. Intrinsic rate of natural increase in Neotropical forest

- mammals: relationship to phylogeny and diet. *Oecologia*, 68:516-520.
- Robinson, J. G. y K.H. Redford. 1991. Sustainable harvest of neotropical forest mammals. Pp. 415-429, in *Neotropical wildlife use and conservation* (Robinson, J.G. y K.H. Redford, eds.). University of Chicago Press, Illinois.
- Rolim, S. G., R. M. Jesus, H. E. M. Nascimento, H. T. Z. do Couto y J. Q. Chambers. 2005. Biomass change in an Atlantic tropical moist forest: the ENSO effect in permanent sample plots over a 22-year period. *Oecologia*, 142:238-246.
- Sæther, B-E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *TREE*, 12:143-149.
- Scoones, I. 1993. Economic and ecological carrying capacity: applications to pastoral systems in Zimbabwe. Pp. 96-117, in *Economics and ecology: new frontiers and sustainable development* (Barbier, E. B., ed.). Chapman & Hall Ltd, London.
- Silva-Villalobos, G., S. Mandujano, G. Arceo, S. Gallina y L. A. Pérez-Jiménez. 1999. Nutritional value of plants consumed by the white-tailed deer in a tropical forest of Mexico. *Vida Silvestre Neotropical*, 8:1-6.
- Sinclair, A. R. E., H. Dublin y M. Borner. 1985. Population regulation of Serengeti Wildebeest: a test of the food hypothesis. *Oecologia*, 65:266-268.
- Skogland, T. 1991. What are the effects of predators on large ungulate populations? *Oikos*, 61:401-411.
- Slade, N.A., R. Gomulkiewicz y H.M. Alexander. 1998. Alternatives to Robinson and Redford's method of assessing over harvest from incomplete demographic data. *Conservation Biology*, 12:148-155.
- StatSoft, Inc. 2000. *STATISTIC for Windows: Computer Manual*. Statsoft, Inc., Tulsa, OK.
- Stenseth, N.C., G. Ottersen, J. W. Hurrell, A. Mysterud, M. Lima, K. Chan, N. G. Yoccoz y B. Ådlandsvik. 2003. Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Nino Southern Oscillation and beyond. *P. Roy. Soc. Lond. B Bio.*, 270:2087-2096.
- Thomas, L., J. L. Laake, S. Strindberg, F.F.C. Marques, S.T. Buckland, D.L. Borchers, D.R. Anderson, K.P. Burnham, S.L. Hedley, J.H. Pollard y J.R.B. Bishop. 2003. Distance 4.1 Release 2. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, UK. <http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance/>.
- Ticktin, T. 2003. Relationships between El Niño Southern Oscillation and demographic patterns in a substitute food for collared peccaries in Panama. *Biotropica*, 35:189-197.
- Villa-Meza, A., E. Martínez-Meyer y C. A. López-González. 2002. Ocelot (*Leopardus pardalis*) food habits in a tropical deciduous forest of Jalisco, Mexico. *American Midland Naturalist*, 148:146-154.
- West, B.C. y J.A. Parkhurst. 2002. Interactions between deer damage, deer density, and stakeholder attitudes in Virginia. *Wildlife Society Bulletin*, 30:139-147.
- Wilkie, D.S., B. Curran, R. Tshombe y G.A. Morelli. 1998. Modelling the sustainability of subsistence farming and hunting in the Iture forest of Zaire. *Conservation Biology*, 12:137-147.



- Williamson, G.B. y K. Ickes. 2002. Mast fruiting and ENSO cycles - does the cue betray a cause?. *Oikos*, 97:459-461.
- Wright, S. J., C. Carrasco, O. Calderon y S. Paton. 1999. The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology*, 80:1632-1647.



ESTADO DE CONSERVACIÓN DEL BORREGO CIMARRÓN (*Ovis canadensis*) EN BAJA CALIFORNIA, MÉXICO

Roberto Martínez Gallardo y Ricardo Eaton González

Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California, Km. 103 Carretera Tijuana-Ensenada.
CP. 22800 Ensenada, Baja California, México. CE: robtron@uabc.mx (RMG); eaton@uabc.mx (REG).

Resumen: En el presente trabajo se realiza un análisis de la información existente sobre las poblaciones y hábitat del borrego cimarrón en Baja California, haciendo una agrupación de información por conjunto de sierras y regiones. Este análisis complementa estudios anteriores y aporta datos específicos sobre el estado de conservación de las poblaciones y su hábitat en cada una de las regiones y presenta las sugerencias sobre acciones de conservación y manejo específicas para cada una de estas.

Palabras clave: Conservación, borrego cimarrón, Baja California

Abstract: In the present work it is made an analysis of the existing information on the populations and habitat of the Bighorn Sheep in Baja California, doing a grouping of information by set of mountain ranges and regions. This analysis, complements previous studies and contributes to specific data on the status of conservation of the populations and its habitat in each one of the regions and presents the suggestions on actions of specific conservation and management for each one of these.

Keywords: Conservation, bighorn sheep, Baja California

INTRODUCCIÓN

El borrego cimarrón peninsular (*Ovis canadensis cremnobates* Elliot, 1903), es una de las especies más representativas de la actividad cinegética en nuestro país y es el emblema y símbolo de los bajacalifornianos. La población siempre ha reconocido la existencia e importancia de este animal, sin embargo existe un gran desconocimiento sobre su estado de conservación o sobre las acciones necesarias para fomentar y conservar sus poblaciones.

Baja California es el único estado de nuestro país donde se puede reconocer que la distribución del borrego cimarrón aún se conserva sin modificación debido, en gran parte, a la existencia de una cordillera montañosa central que ha favorecido su dispersión, así como la presencia de refugios de hábitat (Eaton y Martínez, 1999). En Sonora, Chihuahua y Coahuila, la distribución actual respecto de la histórica ha sido considerablemente modificada.

Lorenzo, C., E. Espinoza y J. Ortega (eds.). 2008. *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Publicaciones Especiales, Vol. II, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F.

Desde siempre se reconoce que la subespecie de Baja California proviene del norte del continente, donde la especie *O. canadensis* derivó en siete subespecies, de las cuales dos se establecen en la península de Baja California (*O. c. cremnobates* en la porción norte de la Península y *O. c. weemsi* de la porción central hacia el sur (Salmón, 1999). La subespecie *cremnobates* se distribuye también en sur del estado de California, en Estados Unidos de América (Fig. 1).

Actualmente se encuentran poblaciones de estas dos subespecies por toda la cordillera peninsular y, desde el punto de vista legal, *Ovis canadensis* se considera una especie en “protección especial”. Sin embargo, a pesar del gran interés que existe por el término conservación que tiene implícito el concepto de aprovechamiento, los estudios desarrollados sobre el borrego cimarrón en México han sido pocos e incipientes, enfocándose principalmente a estimar números poblacionales, pero no de forma sistemática y en zonas y poblaciones diferentes.

Lo anterior ha ocasionado que el borrego cimarrón en Baja California, presente según aspectos económicos, sociales y ecológicos con los que se determinen diversos escenarios:

- 1) favorable con respecto a la expectativa económica que brinda a los dueños de la tierra donde habita, principalmente en ejidos y comunidades;
- 2) desfavorable con respecto a la posibilidad de aprovecharlo de manera sustentable, debido a la falta de información adecuada, los conflictos políticos y las restricciones legales;
- 3) desfavorable con respecto a la vigilancia que se ejerce sobre sus poblaciones; y

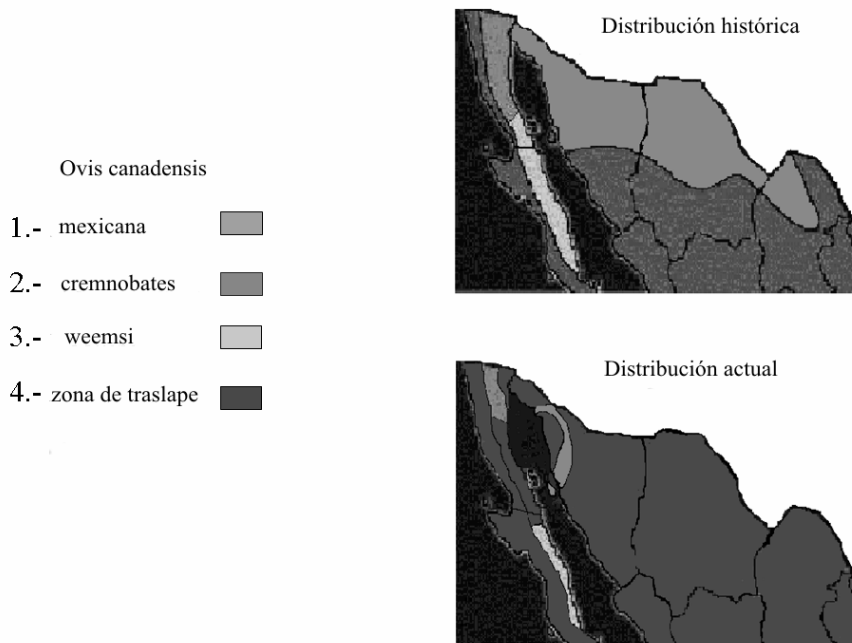


Figura 1. Distribución actual del borrego cimarrón en México (Salmón, 1999).

- 4) diversos con respecto a la conservación y capacidad del hábitat para mantener las poblaciones debido a la falta de información de su distribución y de acciones para el fomento de las poblaciones.

Todo lo anterior se analizará en el presente trabajo, bajo el enfoque de análisis por regiones y conjuntos de sierras en Baja California.

ANTECEDENTES

Como antecedentes generales sobre el manejo y aprovechamiento del borrego cimarrón en Baja California, hay que remontarse al año 1922, fecha en la que se decretó en veda por diez años, por el general Álvaro Obregón, presidente de México, misma que se amplió por diez años más por la Secretaría de Agricultura y Fomento. Esta situación se mantuvo hasta el 7 de diciembre de 1963, cuando la Dirección General de Caza autorizó abrir una temporada experimental de cacería en la Península de Baja California. Con ello y tratando de aprovechar esta temporada se desarrollaron algunos trabajos técnicos como: la situación del borrego cimarrón (*Ovis canadensis cremnobates*) en el norte de México (1958-1959), estimación de la población borreguera (1959-1960), localización y estimación de la población borreguera (*Ovis canadensis weemsi*) en Puerto Escondido, Baja California Sur (1963; Dávila, 1970). Sin embargo, a pesar de los cuarenta años de veda, la situación del borrego (*Ovis canadensis mexicana*) seguía siendo desconocida en Chihuahua y Coahuila y crítica en Sonora, ya que se había observado una disminución de sus poblaciones y un aumento en la pérdida y degradación de su hábitat.

Es en 1963 cuando comienzan los registros sobre el aprovechamiento cinegético legal y sustentable del borrego cimarrón, mismos que terminan en 1990, cuando se establece una tasa de aprovechamiento cero que se ha malinterpretado, ya que en la sociedad civil se consideró como una veda permanente en los años subsecuentes. Desafortunadamente durante este tiempo de aprovechamiento, los estudios desarrollados para conocer y mantener las poblaciones de esta especie fueron muy pocos. Por ejemplo, en 1974 se especulaba sobre el número de animales existentes para Baja California, por lo que fueron necesarios estudios en: dinámica poblacional, potencial reproductivo y requerimientos de hábitat (Álvarez, 1976). Sin embargo, y sin tener cifras exactas, el número de individuos existentes en esa época se consideraban suficientes para soportar las tasas de aprovechamiento otorgadas (100 permisos por temporada; Pérez-Gil *et al.*, 1994). Por tanto, los “estudios” consistían sólo en asignar un técnico de la Dirección General de Fauna Silvestre durante las cacerías para llevar un conteo de los animales avistados y cobrados. En 1974, se realizó un censo para estimar la población, encontrando una densidad de 0.54 individuos/km² para La Asamblea, 0.90 individuos/km² para San Juan, 1.5 individuos/km² para Matomi y 0.39 individuos/km² para Las Vírgenes. Estimando una población de 4,500 a 7,800 borregos en la Península de Baja California (Pérez-Gil *et al.*, 1994).

Otra acción que se llevó a cabo para contribuir a la conservación del borrego cimarrón fue el



trabajo de Domínguez (1976), que reporta que los de Arroyo Grande, El Mármol, La Asamblea, Las Vírgenes y Loreto, se alimentaban entre un 30 y 60% de pastos, lo anterior con base en el análisis del contenido de 20 estómagos de borregos cobrados mediante actividades cinegéticas en estas zonas. Otro esfuerzo de conservación aislado fueron las investigaciones realizadas por la Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología (SEDUE) durante las temporadas de caza de 1976 y 1978, en las que se realizó un estudio en 12 animales para determinar los ecto y endoparásitos de cinco borregos de Arroyo Grande y Matomí y siete de San Pedro Mártir.

Hacia 1988 la SEDUE en colaboración con la Universidad Autónoma de Baja California llevaron a cabo un esfuerzo más para tratar de conservar al borrego cimarrón en Baja California, para ello se realizó un estudio poblacional e histopatológico en animales obtenidos durante las temporadas cinegéticas de 1986 y 1987. De acuerdo con los análisis histológicos se encontraron problemas de infección de algunos órganos y baja actividad gamética. También una relación hembra: cría de 8:1 durante la temporada cinegética y 10:1 durante la posttemporada, lo cual probablemente indicaba problemas reproductivos y de sobrevivencia de las crías, además de detectar evidencias de cacería furtiva en todos los campamentos donde se llevó a cabo el estudio (SEDUE, 1988). Analizando aspectos ecológicos y socioeconómicos, los autores presentaron tres alternativas de solución para la problemática del borrego cimarrón: 1) vedar la cacería del borrego cimarrón en Baja California; 2) hacer estudios integrales y sistemáticos de la población; y 3) reforzar la vigilancia ecológica.

En 1992, una vez más se realizó un nuevo esfuerzo investigación y conservación por dos grupos de trabajo de manera simultánea y separada, uno de estos grupos realizó un muestreo aéreo (DeForge *et al.*, 1993) para estimar la población de animales en el estado y, paralelamente el otro desarrolló un estudio sobre la densidad poblacional del borrego cimarrón en Arroyo Grande y Cañada Jaquejel (López *et al.*, 1995), en ambos estudios se obtuvieron resultados puntuales para las poblaciones y sitios estudiados y nuevamente se hicieron trabajos paralelos descoordinados.

Una de las principales acciones desarrolladas en Baja California para el manejo y conservación del borrego cimarrón ha sido la realización de muestreos aéreos, ya que después del estudio de López *et al.* (1995), se han llevado a cabo tres muestreos (Lee *et al.*, 1996; Martínez *et al.*, 1997; Alaníz *et al.*, 2001), en ellos, además de estimar el número poblacional de borregos, se ha determinado la proporción de sexos clasificándolos por clases de edad.

Como se puede ver los antecedentes que existen con respecto a los esfuerzos que se han hecho para tratar de conocer y por ende conservar el borrego cimarrón en Baja California han sido aislados y efímeros, y han carecido de continuidad y dirección. No es sino hasta fines de 1996 que se inicia en la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de Baja California un programa de investigación de largo aliento (continúa actualmente), sobre la biología y ecología del borrego cimarrón (*Ovis canadensis*), cuyo objetivo es generar los conocimientos necesarios para realizar el manejo, conservación y, en su caso el aprovechamiento, del borrego de una manera sustentable, basados en los conocimientos generados bajo diferentes condiciones naturales y sociales que se presentan en las zonas donde habita esta especie. Este programa también se ha extendido a Sonora y Baja California Sur, en donde ya se han realizado algunas investigaciones encaminadas a contribuir al manejo y conservación de la especie.

MÉTODOS

Para la realización del presente trabajo, el estado de Baja California se dividió, considerando la distribución espacial de las sierras y su continuidad, en tres grandes regiones: Sur, que va del paralelo 28 hasta el arroyo Calamajue, en esta región se encuentran 15 sierras donde se ubican 7 ejidos, de estas 15, 13 se encuentran dentro del Área de Protección de Flora y Fauna Silvestre Valle de los Cirios (Fig. 2). Continuando hacia el norte se encuentra la región Centro que se extiende del Arroyo Calamajue hasta el Paso de San Matías, cerca del poblado Valle de la Trinidad, en esta región se encuentran seis sierras donde se ubican seis ejidos e incluye al Parque Nacional Sierra San Pedro Mártir (Fig. 2). Finalmente, la región Norte que se extiende del Paso de San Matías hasta la Línea Internacional con Estados Unidos y en ella se encuentran cuatro sierras donde se ubican diez ejidos (Fig. 2).

Distribución de borrego cimarrón en Baja California por regiones y sierras

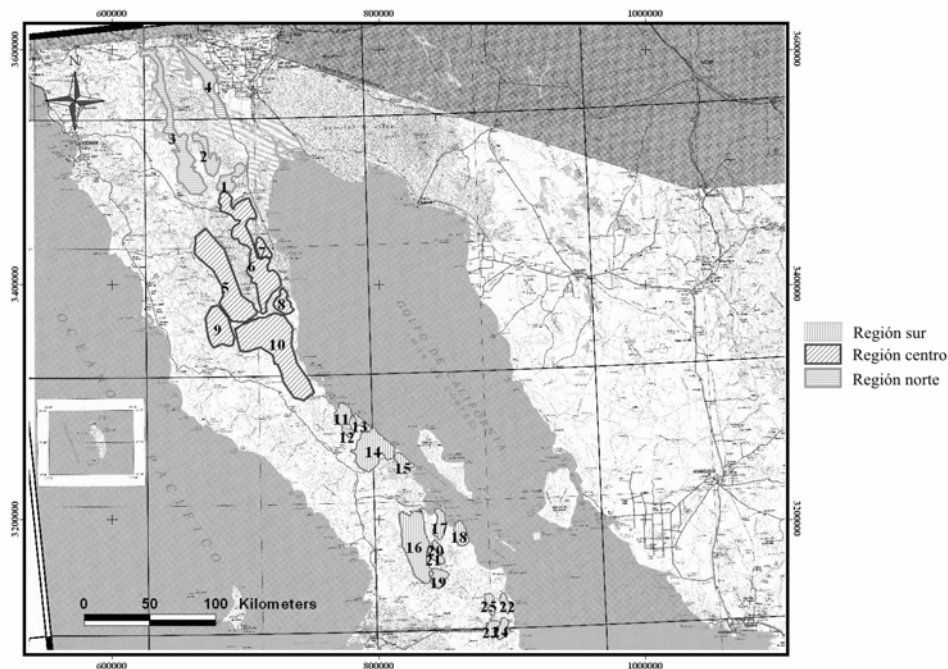


Figura 2. Sierras de Baja California en la que se ha registrado de presencia de borrego cimarrón. **Región Norte:** 1. Las Pintas, 2. Las Tinajas, 3. Juárez, y 4. Cucapa-El Mayor. **Región Centro:** 5. San Pedro Mártir, 6. San Felipe, 7. Santa Rosa, 8. San Fermín, 9. San Miguel, y 10. Santa Isabel. **Región Sur:** 11. San Francisquito, 12. La Josefina, 13. Calamajue, 14. La Asamblea, 15. Los Candeleros, 16. La Libertad, 17. Las Ánimas, 18. Agua de Soda, 19. Las Ánimas-Cerro Sandía, 20. Los Paredones, 21. San Pedro, 22. La Sirena, 23. El Escondido, 24. De Quintana, y 25. Santa Águeda.



La delimitación de las sierras se realizó empleando un modelo digital de elevación de terreno, considerando como límite inferior de zona, la cota de nivel de 500 metros en cada una de ellas. El límite, se extrajo del modelo digital y se sobrepuso a un mapa topográfico escala 1:1,000,000. La superficie de cada sierra se calculó mediante el área delimitada con el modelo digital de terreno, sin considerar pendientes o altitud, solo la superficie en dos dimensiones. Se utilizó como plataforma de análisis para lo anterior el programa Arc View 3.2. Para ubicar las regiones y las sierras definidas dentro del estado, ver Fig. 2.

Desde 1996 a la fecha se han recorrido la mayoría de las sierras y localidades que se mencionan en este trabajo, donde se ha tomado nota de las condiciones del hábitat, de los impactos antropogénicos presentes, de la presencia de borregos cimarrones mediante métodos directos e indirectos; se realizaron entrevistas pobladores para tomar sus testimonios de la presencia en sus tierras, también en este tiempo se ha platicado con personas que participaron como guías o ayudantes durante las cacerías de borrego cimarrón que hubo en el estado, para obtener información clave de las áreas donde había poblaciones grandes u organismos excepcionales.

Con base en la información recopilada sobre las poblaciones y el hábitat del borrego cimarrón en cada una de las sierras y localidades, se determinó de manera cualitativa, el estado de conservación de las poblaciones y hábitat del borrego cimarrón, así se determinó por sierra, si en ella hay borrego cimarrón (+) o si no hay (-), si tiene hábitat para borrego (+) o si no tiene (-), de tal manera que la combinaciones de estas condiciones de las poblaciones de borrego cimarrón y del hábitat nos permitiera establecer de manera cualitativa el estado de conservación de las sierras y las regiones del Baja California, resultando así tres posible condiciones: (+) buen estado de conservación, (0) estado de conservación regular y (-) mal estado de conservación.

RESULTADOS

Los resultados que se muestran a continuación están basados en todas las investigaciones que a lo largo de los últimos once años se han llevado a cabo en Baja California, en las diferentes sierras del estado en las que se distribuye el borrego cimarrón.

La mayor parte de las investigaciones fueron en las sierras San Pedro Mártir y San Felipe (Eaton-Gonzalez y Martínez Gallardo, 2001; Martínez-Gallardo, 2006). Para este trabajo, en total se registraron 25 sierras en las que se tiene conocimiento de la distribución de borrego cimarrón, resultando en una superficie de 11737.164 km² que comprende 16% de la superficie estatal (71536 km²; Fig. 1), esta superficie calculada es equivalente a lo reportado en otros trabajos (Lee *et al.*, 1995, 1996; INE, 2000).

De manera general se encontró que de las 25 sierras, nueve se encuentran en un estado de conservación regular (0), doce en un buen estado (+) y cuatro en malo (-), lo anterior definido según la metodología descrita. Si se consideran las tres regiones en las que se dividió el estado de Baja California, la región con un buen estado de conservación es la Centro, la regularmente conservada es la Sur y la que se encuentra en un mal estado de conservación es la región Norte (Fig. 2).

De manera particular se detallará la información obtenida para cada una de las regiones:

Región Sur. Esta región comprende una superficie de 3200.920 km² y representa 27% de la superficie total de las sierras que cuentan con borrego cimarrón (Fig. 3). El estado de conservación de esta región va de regular a bueno (Cuadro 1), ya que no en todas las sierras que se ubican dentro de esta región se cuenta con información sobre las poblaciones de borrego cimarrón. En términos generales se tienen buenas condiciones de hábitat, existe poca o nula fragmentación del mismo y aunque hay actividad ganadera extensiva en algunas de las sierras, la mayoría de ellas está libre de ganado. Uno de los problemas más importantes en esta región es la escasez de cuerpos de agua donde puedan abreviar los borregos, ya que la mayor parte de los que hay son utilizados por el ganado, lo que representa una limitante para la conservación del borrego en la región. Sin embargo, las poblaciones persisten en zonas poco accesibles, mismas que se han conservado debido a esta condición.

Región Centro. Comprende una superficie de 6078.250 km² y representa 52% de la superficie total de las sierras que cuentan con borrego cimarrón (Fig. 3). En esta región se distribuyen las

Estado de conservación de las poblaciones de borrego cimarrón en Baja California

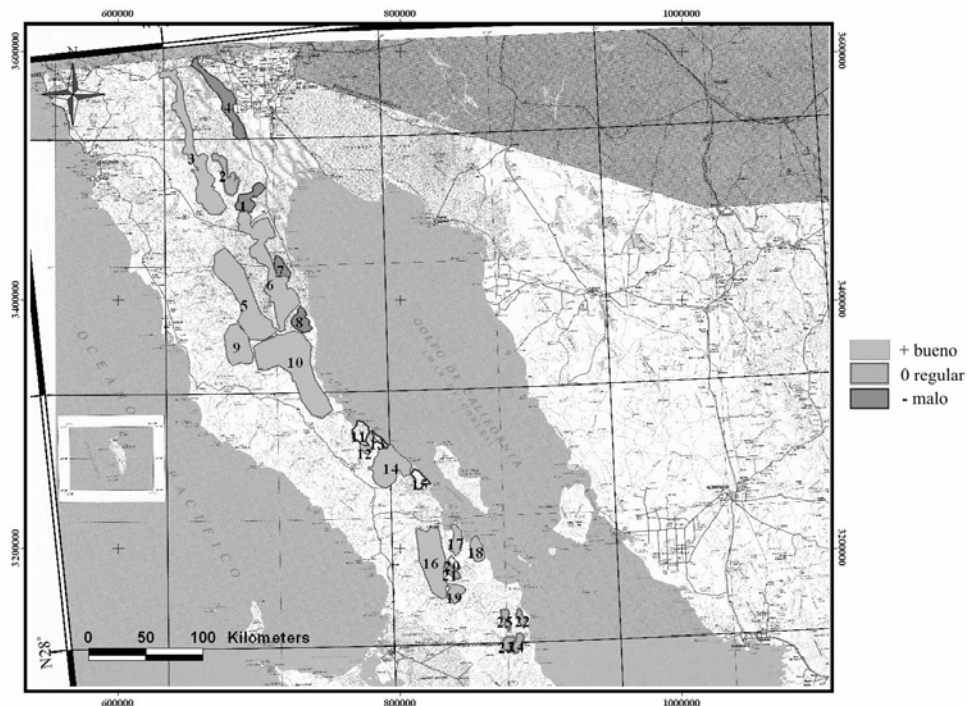


Figura 3. Estado de conservación que tienen las sierras de Baja California en las que hay registros de borrego cimarrón.

Cuadro 1. Estado de conservación de las poblaciones de borrego cimarrón por regiones y sierras de Baja California. Los signos en la población y el hábitat corresponden a: (+) tiene población o hábitat, (-) No tienen población o hábitat. Los valores obtenidos en la columna de estado de conservación son el resultado de la combinación de la población y el hábitat resultando en (+) buen estado de conservación, (0) estado de conservación regular y (-) mal estado de conservación.

Región sur (Superficie: 3200.970 km²)				
Sierra (superficie en km²)	Ejidos	Población	Hábitat	Estado de conservación
Santa Agueda (84.657)	Independencia	-	+	0
Quintana (98.842)	Independencia	-	+	0
La Escondida (97.874)	Independencia	-	+	0
La Sirena (74.502)	Independencia	-	+	0
San Pedro (78.829)	CNC	-	+	0
Los Paredones (43.997)	CNC	+	+	+
Las Animas (cerro Sandía) (141.674)	CNC	+	+	+
Agua de Soda (169.426)	Tierra y Libertad	+	+	+
Las Animas (168.459)	Tierra y Libertad	+	+	+
La Libertad (1019.434)	Tierra y Libertad; Nuevo Rosarito	+	+	+
Los Candeleros (141.254)	Tierra y Libertad	-	+	0
La Asamblea (750.907)	Tierra y Libertad; Ganadero Juárez y Hermenegildo Galeana	+	+	+
La Josefina (44.052)	Hermenegildo Galeana, Matomi y Ganadero Juárez	+	+	+
San Francisquito (212.472)	Matomi, Hermenegildo Galeana	-	+	0
Calamajue (74.592)	Hermenegildo Galeana	-	+	0

mejores poblaciones y se ubican las sierras con los mejores hábitats para los borregos, lo cual resulta en un buen estado de conservación para la mayor superficie de sierras en el estado (Cuadro 1). Aquí es en donde se tiene la mayor superficie de hábitat para el borrego, así como también las poblaciones más grandes del estado actualmente, aunque en la región se practica ampliamente la ganadería extensiva, en la zona hay bastantes cuerpos de agua disponibles durante prácticamente todo el año. Es una región que tiene pocos poblados y rancherías por lo que la presencia del humano no es tan frecuente. En tres de las seis sierras, las condiciones de hábitat son bastante

Cuadro 1.- Continuación

Región centro (superficie: 6078.250 km²)				
Sierra (superficie en km²)	Ejidos	Población	Hábitat	Estado de conservación
Santa Isabel (2072.452)	Matomi, Revolución y Reforma Agraria Integral	+	+	+
San Miguel (619.248)	Reforma Agraria Integral	+	+	+
San Pedro Mártir (1531.829)	Reforma Agraria Integral, Bramadero y Plan Nacional Agrario, PNSSM y Tepi	+	+	+
San Felipe (1489.763)	Plan Nacional Agrario	+	+	+
San Fermín (214.763)	Delicias	-	-	-
Santa Rosa (150.195)	Plan Nacional Agrario	-	-	-
Región norte (superficie: 2457.944 km²)				
Sierra (superficie en km²)	Ejidos	Población	Hábitat	Estado de conservación
Las Pintas (272.887)	Plan Nacional Agrario y José Saldaña II	-	-	-
Las Tinajas (320.024)	Plan Nacional Agrario y José Saldaña II	-	+	0
Juárez (1253.193)	16 de septiembre, Jamau, Comunidad Indígena Santa Catarina y Cordillera de Molina Comunidad Indígena	+	+	+
Cucapa y el Mayor (611.840)	Mayor-Cucapa, Emiliano Zapata, Ampliación Ejido Heriberto Jara y Adolfo López Mateos	-	-	-

heterogéneas, lo cual representa para los borregos una oferta muy variada de condiciones de hábitat por lo que no tienen que desplazarse a otros sitios para satisfacer todas sus necesidades vitales, ya que aquí encuentran las condiciones necesarias para sobrevivir, crecer y reproducirse (Eaton, 2002).

Región Norte. Esta región comprende una superficie de 2457.944 km² y representa 21% de la superficie total de las sierras que cuentan con borrego cimarrón (Fig. 3). La región norte, en la cual se encuentran las sierras Las Pintas, Las Tinajas, Sierra Juárez y Cucapa-El Mayor (Cuadro



1; Fig. 2), es en la que se observan los más grandes impactos tanto en la población de borrego cimarrón como en su hábitat. En esta región se han llevado a cabo grandes modificaciones sobre el hábitat, causadas por la apertura de muchos caminos vecinales en el caso de la sierra Juárez, para practicar la ganadería extensiva, así como también una creciente actividad turística y desde hace más de tres décadas la práctica de las carreras de automóviles fuera de camino. Se presenta también en las sierra Las Pintas y Cucapa-El Mayor, una intensa actividad minera y extracción de materiales pétreos, estas dos sierras son las que presentan el mayor grado de modificación y transformación del hábitat, lo cual resulta en una pérdida del hábitat y de las poblaciones de borrego cimarrón.

La posibilidad de contar con abundantes poblaciones de borregos cimarrones en estas dos sierras es muy remota, si no se modifican las condiciones anteriores y se revierten los impactos sobre el hábitat. El desarrollo urbano de la ciudad de Mexicali representa una seria amenaza para las poblaciones y el hábitat de borrego cimarrón en la sierra Cucapa-El Mayor. En el caso de Las Pintas es el desarrollo minero lo que ha menguado tanto el hábitat como las poblaciones de borrego cimarrón, que están destinados a desaparecer ya que la compañía minera que actualmente realiza las actividades de explotación, está ampliando sus exploraciones, prácticamente por toda la sierra.

En esta región es donde tradicionalmente se encontraban las localidades con buenas poblaciones de borregos, lo que se confirmó con la información recabada de la gente que se dedicó a la cacería en esta zona, así como también con la información proporcionada por el primer piloto que voló esta región para monitorear borregos en 1992 y que sobrevoló la misma zona en 2004, año donde no se observó ningún borrego en el área. Cañada Jaquejel y Arroyo Grande eran zonas donde había una muy buena población de borrego cimarrón, ya que ahí confluyen tres de las sierras de esta región: Juárez, Las Tinajas y Las Pintas (Fig. 2) y, por lo tanto, es en esta zona de Cañada Jaquejel-Arroyo Grande donde durante el otoño-invierno los borregos se reunían para reproducirse, lo que explicaría las grandes concentraciones que se solían ver. Lo anterior también se evidencia en los números poblacionales reportados para la zona, en los que se puede observar una disminución de animales, sin importar el esfuerzo de muestreo (López *et al.*, 1995; Lee *et al.*, 1996; Martínez *et al.*, 1997; Alaniz *et al.*, 2001).

Ahora bien si se toma la superficie de Baja California (11737.164 km²) ocupada por borrego cimarrones y se analiza por el estado de conservación que presenta, se puede ver que la mayor parte de la superficie se encuentra en un buen estado de conservación (78%), y en cuanto a la extensión clasificada como estado de conservación malo y regular son muy similares (11%).

DISCUSIÓN

El borrego cimarrón en Baja California, a pesar de la gran presión de aprovechamiento que ha sufrido por 44 años (28 años de cacería deportiva (1963-1990), y más recientemente de cacería furtiva de 1991 a la fecha), así como de la destrucción y transformación de su hábitat, tiene una



muy buena oportunidad de permanecer o, inclusive, de llegar a incrementar sus poblaciones. Lo anterior debido a que en la mayor parte de la superficie en la que se distribuye en Baja California presenta un estado de conservación de bueno a regular, sólo en 11% de dicha superficie, se puede considerar que la población y el hábitat presentan una situación crítica, ya que en las sierras que se encuentran dentro de esta categoría no hay ni hábitat ni poblaciones de borrego cimarrón, por lo que recuperar estas zonas sería muy costoso en términos de tiempo y dinero.

Desafortunadamente se pueden considerar como extirpadas las poblaciones de borregos cimarrones de las sierras Cucapa-El Mayor, Las Pintas, Santa Rosa y San Fermín, y si existen algunos ejemplares tienen pocas posibilidades de recuperación ya que el hábitat ha sufrido serias modificaciones y transformaciones que son irreversibles, además de que son sitios que mantienen una presión y amenaza constante por el desarrollo urbano de las ciudades de Mexicali y San Felipe.

Con respecto aquellas sierras cuyo estado de conservación resultó como regular, la mayor parte son de la región sur y centro, y esto muy probablemente se debe a que existe poca información debido a los pocos esfuerzos de investigación y monitoreo poblacional, por lo que en la medida en que se hagan más estudios e investigaciones en esta zona, seguramente se podrá definir mejor el estado de conservación de las mismas. Lo que se puede esperar es que estas sierras pasen a un estado de conservación bueno, pues la poca información documental y la obtenida mediante el trabajo de campo, parecen indicar que tienen una buena población de borregos y que presentan hábitat en muy buenas condiciones, sólo es cuestión de dirigir los trabajos de investigación hacia esta región.

De manera general, de acuerdo con los criterios utilizados para definir el estado de conservación de las sierras y regiones borregueras (presencia de población y hábitat), la mayor parte de la superficie en la que se distribuye el borrego cimarrón está en buen estado de conservación, sobre todo aquellas sierras que se encuentra en la región Centro, como son San Pedro Mártir, San Miguel, Santa Isabel y San Felipe. Las tres primeras presentan una situación en común, son de difícil acceso, lo que ha resultado en mantener buenas condiciones de hábitat y por lo tanto buenas poblaciones de borrego cimarrón. También San Pedro Mártir y Santa Isabel se encuentran entre las sierras con mayor superficie de hábitat para el borrego.

En relación con lo anterior, las sierras con mayor superficie y por lo tanto con mayor extensión de hábitat y con la posibilidad de mantener poblaciones más grandes de borrego cimarrón resultaron ser: Santa Isabel (2072.452 km²), San Pedro Mártir (1531.829 km²), Juárez (1253.193 km²) y La Libertad (1019.434 km²). En sierra Santa Isabel es donde se han reportado los números poblacionales más grandes en los últimos 10 años, en San Pedro Mártir se ha comprobado mediante el trabajo de campo que existen números poblacionales altos y un hábitat conservado en su mayor parte, sierra La Libertad no ha recibido mucho esfuerzo de muestreo durante los recorridos aéreos; sin embargo, los pobladores reportan evidencia fotográfica y oral de organismos en buen estado y altos números poblacionales. Siendo la tercera en superficie, sierra de Juárez es quizá la que presente el mayor impacto antropogénico y es la más accesible de las cuatro mencionadas.

La mayoría de las sierras “borregueras”, es decir con buena población y hábitat, presentan



una superficie de mediana a pequeña, lo que significa que podrían soportar poblaciones pequeñas de borrego cimarrón sin embargo, y de acuerdo con lo observado en campo y con los resultados de muestreos poblacionales, estas sierras han estado funcionando como hábitat para el mantenimiento de subpoblaciones, tal es el caso de tres grupos, en el centro: San Francisquito, La Josefina, Calamajue y Los Candeleros, en el centro sur: Las Ánimas, Agua de Soda, Las ánimas-Cerro Sandía, Los Paredones y San Pedro y en el extremo sur: La Sirena, El Escondido, De Quintana y Santa Águeda. La conservación de estas sierras en su conjunto, han permitido la permanencia de las poblaciones de borrego cimarrón en la porción centro y sur del estado, así también deberían de considerarse como “conjunto de sierras” para la puesta en marcha de acciones de manejo y conservación, así como en futuras investigaciones para esta especie.

Diversos trabajos han propuesto una población de aproximadamente 2000 a 2500 individuos para Baja California y una densidad poblacional de 0.2 a 2 individuos por km² (SEDUE, 1988; López *et al.*, 1995; INE, 2000; Bighorn Institute, 2006). Si de manera conservadora se toma de los datos anteriores una densidad poblacional de 0.2 ind./km² y se multiplica por la superficie de “sierras borregueras”, tendríamos una población de 2,300 animales aproximadamente. Este número podría ser mayor debido a que en los últimos censos se ha encontrado un aumento en el número poblacional con respecto a años anteriores, en las sierras que presentaron un buen estado de conservación, por ejemplo el trabajo de INE (2000), se menciona que las poblaciones de la subespecie *cremnobates* se encuentran en crecimiento.

CONCLUSIONES

La metodología seguida permite generar resultados relevantes para la planeación y análisis de los esfuerzos de manejo y conservación para las poblaciones de borrego cimarrón en Baja California. Los resultados de este trabajo plantean necesidades importantes en cuanto a la generación de información de composición y dinámica poblacional en las regiones centro y sur, zonas que se aprecian con un buen estado de conservación de poblaciones y hábitat, y que podrían servir como fuente de información y pie de cría para la rehabilitación, fomento y repoblamiento en otras zonas del estado.

Las sierras: Juárez, Cucapá-El Mayor, Las Pintas, Las Tinajas y Cañada Jacquejel-Arroyo Grande, presentan un estado de conservación crítico, debido principalmente a la pérdida de hábitat y de poblaciones, provocado por actividades humanas y el fácil acceso a las zonas “borregueras”.

El número poblacional calculado para el estado concuerda con el reportado en otros trabajos, sin embargo, se debe pensar en elaborar un estudio de cuantificación de hábitat para el borrego, ya que en este trabajo se ha considerado que la superficie de cada sierra es potencialmente habitada a 100% por borrego cimarrón.

La superficie de cada sierra, deberá considerarse para definir unidades de manejo para esta especie, ya que las sierras “pequeñas” podrían estar funcionando en conjunto para mantener una población o subpoblaciones que generan y mantienen la diversidad génica de la población e

individuos con fenotipos excepcionales, importantes desde el punto de vista cinegético. Para definir unidades para el manejo del borrego cimarrón Montoya (1998) y Eaton (2002) han desarrollado metodologías específicas para el estudio del hábitat de esta especie.

Como conclusión general se puede decir que el borrego cimarrón en Baja California (a pesar del “abandono” en cuanto a acciones para fomentar, manejar y conservar sus poblaciones) ha persistido e inclusive ha aumentado sus números poblacionales. Esto debido más a factores propios como la preferencia de habitar terrenos muy escarpados y de muy difícil acceso. Debido a que algunos grupos de poblaciones han disminuido o desaparecido en varias sierras del estado (Sierra Juárez, Sierra Cucapá-El Mayor), tanto en otros estados de nuestro país (Chihuahua, Coahuila) y en varias sierras en Estados Unidos, es tiempo de aumentar los esfuerzos para la conservación y protección de esta especie, emblema y orgullo para los baja californianos e integrante importante de la biodiversidad de nuestro país.

AGRADECIMIENTOS

A todos las personas que han formado parte del Grupo de Manejo y Conservación de Vida Silvestre de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de Baja California, durante los últimos diez años, ya que sin el esfuerzo entusiasta de todos y cada uno de ellos, de su trabajo leal y comprometido este texto no hubiera sido posible. También queremos dar las gracias a las diferentes instituciones y fuentes de financiamiento, como la Universidad Autónoma de Baja California, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y al Gobierno del estado de Baja California por habernos dado su apoyo para la realización de diversos proyectos que nos han llevado a tener el nivel de conocimientos que tenemos actualmente del borrego cimarrón en Baja California.

Queremos reconocer y agradecer también el apoyo y asesoría de Jim DeForge y de todo el personal del Desert Bighorn Institute de California que nos han brindado en diferentes momentos en nuestro trabajo con borrego cimarrón en Baja California.

LITERATURA CITADA

- Alaniz, G. J. y R. Lee. 2001. Bighorn sheep population sampling in Baja California, México 1999. *Desert Bighorn Council Transactions*, 45:138-143.
- Álvarez, T. 1976. Status of Desert Bighorns in Baja California. *Desert Bighorn Council Transactions*, 20:18-21.
- Bighorn Institute. 2006. <http://www.bighorninstitute.org/endangered.htm>.
- Dávila, C. J. 1970. Resultados de la Temporada Experimental de Caza de Cimarrones en el Territorio de Baja California. *Bosques*, 49-54.
- DeForge, J. R., S. Ostermann, D. E. Towel, P. E. Cyrog y E. M. Barrett. 1993. Helicopter Survey



- of Peninsular Bighorn Sheep in Northern Baja California. *Desert Bighorn Council Transactions*, 37:24-28.
- INE. 2000. Proyecto para la Conservación, Aprovechamiento y Manejo Sustentable del Borrego cimarrón (*Ovis canadensis*) en México. SEMARNAT-INE.
- Domínguez, S. R. 1976. Análisis of Stomach Contents of Bighorn Sheep in Baja California. *Desert Bighorn Council Transactions*, 20:21-22.
- Eaton, R. y R. Martínez. 1999. Género *Ovis*... desde Asia. *Ciencia y Desarrollo*, 25(148):40-43.
- Eaton-González, R. y R. Martínez-Gallardo. 2001. Analysis of the current situation of the knowledge of peninsular bighorn sheep (*Ovis canadensis cremnobates*) and its implications for the conservation and management in the state of Baja California. *Desert Bighorn Council Transactions*, 45:26-36.
- Eaton, R. 2002. *Estrategia de Manejo Para el Borrego cimarrón (Ovis canadensis cremnobates Elliot, 1903), basada en la evaluación de los elementos estructurales del hábitat, en la Sierra San Pedro Mártir, Baja California, México*. Tesis de maestría en Manejo de Ecosistemas de Zonas Áridas. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Baja California.
- Lee, R. M. y E. Mellink. 1995. Status of Bighorn Sheep in Mexico. *Desert Bighorn Council Transactions*, 39:35-40.
- Lee, R. M. y E. Mellink. 1996. Status of Bighorn Sheep in Mexico-1995. *Desert Bighorn Council Transactions*, 40:35-39.
- López, G., G. C. Ruiz y M. R. Meraz. 1995. Population Density of Desert Bighorn in Northern Baja California, Mexico (Cañadas Arroyo Grande and Jaquejel). *Desert Bighorn Council Transactions*, 39:42-49.
- Martínez, R., J. Alaníz, S. Jiménez, A. Rojo y M. Montoya. 1997. *Informe Técnico del Censo Aéreo del Borrego cimarrón en Baja California en Mayo de 1997*. Universidad Autónoma de Baja California.
- Martínez-Gallardo, R. 2006. Ecología y Biología de Borrego cimarrón (*Ovis canadensis*) en Baja California (1997-2005). Pp. 65-80, in *Baja California, uso y abuso de su biodiversidad* (Tapia Landeros, A., ed.). Universidad Autónoma de Baja California y Miguel Ángel Porrúa. México.
- Montoya, M. 1998. *Evaluación del hábitat del borrego cimarrón (Ovis canadensis cremnobates, Elliot, 1903) con fines de manejo en la Sierra San Pedro Mártir, Baja California, México*. Tesis de maestría en Manejo de Ecosistemas de Zonas Áridas. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California.
- Pérez-Gil, S. R. y F. M. Jaramillo. 1994. *Importancia Económica de los Vertebrados Silvestres de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, DF.
- Salmón, E. 1999. *Variación morfológica de cráneos de borrego cimarrón Ovis canadensis cremnobates Elliot, 1903 y Ovis canadensis weemsi Goldman, 1937*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias-Universidad Autónoma de Baja California.
- SEDUE/UABC. 1988. *Estudio Poblacional e Histopatológico del Borrego cimarrón del Desierto (Ovis canadensis cremnobates) en el Estado de Baja California*. Reporte técnico.



USO Y CONSERVACIÓN DE MAMÍFEROS EN LA SELVA LACANDONA, CHIAPAS, MÉXICO

Eduardo J. Naranjo Piñera

Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres, El Colegio de la Frontera Sur, Carretera
Panamericana y Periférico Sur s/n. CP 29290 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
CE: enaranjo@ecosur.mx

Resumen: Los mamíferos constituyen un importante recurso natural para los pobladores de la Selva Lacandona. Entre 1998 y 2005 se realizaron evaluaciones de la abundancia, densidad, tasas de extracción y usos de mamíferos silvestres en la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas y nueve comunidades circundantes. Se registraron al menos 35 especies de mamíferos utilizadas por los pobladores locales principalmente para enriquecer su dieta familiar, destacando entre ellas el tepezcuintle (*Cuniculus paca*), el armadillo (*Dasypus novemcinctus*), los pecaríes (*Pecari tajacu* y *Tayassu pecari*) y los venados (*Mazama americana* y *Odocoileus virginianus*). Sin embargo, también se encontraron evidencias de comercio ilegal de mono araña (*Ateles geoffroyi*), tapir (*Tapirus bairdii*), jaguar (*Panthera onca*), ocelote (*Leopardus pardalis*), tigrillo (*L. wiedii*) y nutria de río (*Lontra longicaudis*). El modelo unificado de cosecha se aplicó para evaluar la sustentabilidad de la cacería de 15 especies, detectando sobreexplotación y/o condiciones desfavorables para el uso sustentable en nueve de ellas, entre las que sobresalen el tapir, jaguar y pecarí de labios blancos. Para mejorar la situación de las poblaciones amenazadas de mamíferos utilizados en el área de estudio, se recomienda promover prácticas de manejo del hábitat y uso del suelo más favorables (i.e., sistemas agroforestales y agricultura orgánica), mejorar la educación ambiental y la vigilancia de las autoridades, generar mejores oportunidades de empleo local y ampliar la base de estudios sobre el uso y la disponibilidad de mamíferos que apoye la formulación de estrategias participativas para su aprovechamiento sustentable y conservación.

Palabras clave: bosque tropical, cacería, fauna silvestre, Montes Azules, sustentabilidad.

Abstract: Wild mammals constitute important natural resources for residents of the Lacandon Forest. Between 1998 and 2005, the abundance, density, harvest rates and use of mammals were evaluated in Montes Azules Biosphere Reserve and nine surrounding communities in Chiapas, Mexico. Thirty-five species were found to be used by residents mainly to improve their diet, with higher frequencies recorded for paca (*Cuniculus paca*), armadillo (*Dasypus novemcinctus*), peccaries (*Pecari tajacu*, *Tayassu pecari*), and deer (*Mazama americana* y *Odocoileus virginianus*). However, evidences of illegal trade were also found for spider monkeys (*Ateles geoffroyi*), tapirs (*Tapirus bairdii*), jaguars (*Panthera onca*), ocelots (*Leopardus pardalis*), margays (*L. wiedii*), and river otters (*Lontra longicaudis*). The unified harvest model was applied to evaluate the sustainability of hunting on 15 species, detecting overexploitation and/or unfavorable conditions for sustainable use on nine of them (i.e., tapir, jaguar and white-lipped peccary. In order to im-



prove the situation of threatened mammals harvested in the study area, it is advisable to promote better habitat management and land use practices (i.e., agroforestry systems and organic agriculture), support environmental education and law enforcement, generate better opportunities of local employment, and increase the data base on wild species use and availability aiming to formulate participatory strategies for their sustainable use and conservation.

Keywords: hunting, Montes Azules, sustainability, tropical forest, wildlife.

INTRODUCCIÓN

Los mamíferos silvestres siempre han constituido un recurso natural de notable importancia para los habitantes del medio rural mexicano. Desde tiempos prehispánicos, numerosas especies han sido utilizadas en nuestro país y el resto de Latinoamérica como fuentes de carne, pieles, grasas y aceites, astas y otros huesos, cuernos, pezuñas, garras, colmillos y muchos otros productos con valor alimentario, comercial, medicinal, ritual, simbólico y estético, entre otros (Pérez-Gil *et al.*, 1995; Ojasti y Dallmeier, 2000). Aún en nuestros días, la cacería de mamíferos sigue siendo una actividad relevante para la subsistencia de un gran número de familias de escasos recursos económicos en esta región del mundo (Robinson y Bennett, 2000), destacando en particular los artiodáctilos, lagomorfos, roedores y carnívoros por su aporte a la alimentación y economía de los cazadores rurales (Bodmer y Pezo, 2001; Naranjo *et al.*, 2004b).

A pesar del alto valor de los mamíferos como recurso para el ser humano, muchas poblaciones silvestres se encuentran amenazadas debido a la destrucción de su hábitat (deforestación), a la sobreexplotación (cacería sin control), a la introducción de especies exóticas, a la contaminación y a los efectos del cambio climático, entre otros factores (Naranjo *et al.*, 2004a; Ceballos y Oliva, 2005). No obstante, no todas las especies de mamíferos han sido igualmente afectadas por dichos factores. Por ejemplo, el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) han expandido su rango de distribución en el trópico húmedo a medida que los bosques maduros han sido removidos o transformados en sistemas agrícolas y áreas de vegetación secundaria (Halls, 1984; Reid, 1997). De la misma manera, el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) y el armadillo (*Dasypus novemcinctus*) pueden ser relativamente abundantes en áreas con y sin cacería persistente (Eisenberg, 1989; Bodmer *et al.*, 1997a). En contraste, el tapir (*Tapirus bairdii*), el pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) y el mono araña (*Ateles geoffroyi*) han sufrido una severa reducción en su distribución y abundancia debido a su gran vulnerabilidad tanto al deterioro de su hábitat como a la cacería intensa (Estrada y Mandujano, 2003; March y Naranjo, 2005; Naranjo y Bodmer, 2007).

La Selva Lacandona de Chiapas alberga junto con las regiones de Calakmul en Campeche y Sian Ka'an en Quintana Roo algunas de las mayores poblaciones mexicanas de mamíferos silvestres tropicales. Durante las últimas tres décadas se han creado áreas naturales protegidas en esta región (INE, 2000); sin embargo, los esfuerzos para promover el uso sustentable y la conservación de la fauna silvestre dentro y alrededor de dichas áreas han sido claramente insuficientes. Los estudios

recientes sobre el uso de la fauna silvestre en la Selva Lacandona (March *et al.*, 1996; Guerra, 2001; Naranjo *et al.*, 2004a, 2004b; Naranjo y Cuarón, 2004; Nucamendi, 2006), han mostrado que numerosas especies de mamíferos son frecuentemente cazadas en la región, aún dentro de las áreas protegidas existentes. Los objetivos de este estudio fueron: 1) documentar los usos de los mamíferos silvestres en comunidades indígenas y mestizas de la Selva Lacandona, Chiapas; 2) evaluar la sustentabilidad de la cacería de 15 especies de mamíferos en comunidades adyacentes a la Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBIMA); y 3) proponer algunas medidas necesarias para la conservación de las poblaciones locales de mamíferos amenazados o en peligro de extinción.

MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se ubica en las subregiones Marqués de Comillas y Comunidad Lacandona de la Selva Lacandona en los municipios de Ocosingo y Marqués de Comillas, Chiapas, México (Fig. 1). La subregión Comunidad Lacandona presenta bajas densidades de población humana y engloba a una serie de áreas protegidas que cubren en conjunto poco más de 4,500 km², destacando las Reservas de la Biósfera Montes Azules y Lacantún, las reservas comunales Chankín, Metzabok y Nahá y los monumentos naturales Yaxchilán y Bonampak. Su relieve es heterogéneo, incluyendo lomeríos, planicies inundables asociadas a los ríos principales (Lacantún, Lacanjá, Tzendales, San Pedro), y serranías de hasta 1,200 m de altitud con numerosas cañadas (García y Lugo, 1992). La subregión Marqués de Comillas está distribuida en numerosos ejidos con habitantes originarios de varias regiones de Chiapas y de otros estados de la República Mexicana. Su relieve es, en general, plano con algunos lomeríos hacia el suroeste, con una altitud de entre 150 y 250 msnm. El clima predominante en ambas subregiones es cálido húmedo con abundantes lluvias en verano, de las cuales aproximadamente 80% se presentan entre junio y noviembre. La precipitación y la temperatura medias anuales son de 3,000 mm y 25°C, respectivamente (INE, 2000; Naranjo, 2002).

Dentro de las dos subregiones se visitaron nueve comunidades en las que se hicieron entrevistas y observaciones directas de cacería de mamíferos (Fig. 1). La vegetación del área corresponde a selva alta perennifolia en diversos estadios sucesionales, además de pastizales inducidos, cultivos de temporal (maíz, frijol y chile) y plantaciones de cacao y plátano (Castillo y Narave, 1992). Aunque la fauna de la región aún no ha sido completamente inventariada, se han registrado 112 especies de peces, 23 de anfibios, 54 de reptiles, 341 de aves y 116 de mamíferos (Medellín, 1994; INE, 2000).

Densidad poblacional

Entre 1998 y 2005 se realizaron conteos de mamíferos y sus rastros a lo largo de 18 transectos lineales de entre 1 y 5 km de longitud ubicados en sitios con y sin cacería persistente dentro y fuera de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas, México (REBIMA; Fig. 1). Los transectos se recorrieron lentamente (1.5 km/h) durante las primeras y las últimas horas del día. En cada

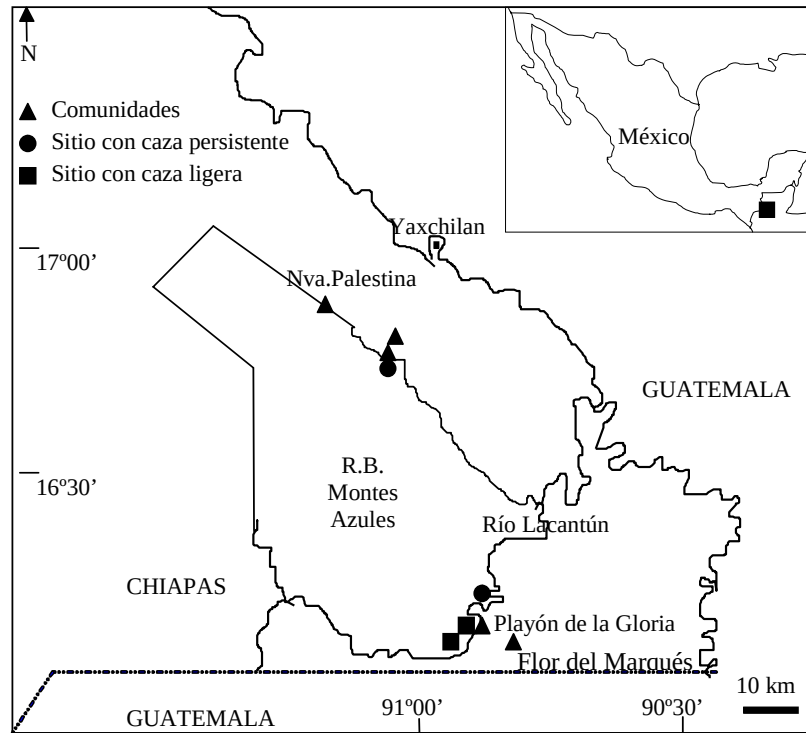


Figura 1. Ubicación de los sitios y las comunidades de estudio en la Selva Lacandona, Chiapas, México (1999-2005).

recorrido y para cada especie se registró el número de individuos avistados, su distancia perpendicular respecto de la línea central del transecto, el número de rastros (grupos de huellas o heces) y la longitud total del transecto (Burnham *et al.*, 1980; Southwell, 1996). Se estimaron las densidades poblacionales (número de individuos/km²) de la mayoría de las especies observadas mediante el método de Buckland *et al.* (1993), empleando el programa de cómputo Distance 5.0 (Thomas *et al.*, 2005). La densidad de las especies que no se lograron observar en los transectos (o bien cuyo número total de avistamientos fue inferior a tres) fue tomada de la literatura (Robinson y Redford, 1986; Robinson y Bennett, 2000). A partir de los rastros observados se calcularon índices de abundancia de cada especie por cada 100 km recorridos (Naranjo, 2000).

Uso de las especies y tasas de extracción

Las prácticas de cacería de mamíferos de la Selva Lacandona fueron documentadas entre 1999 y 2004 mediante observaciones directas y entrevistas tanto estructuradas (ver formato base en Apéndice) como no estructuradas con hombres y mujeres mayores de 15 años, residentes de

nueve comunidades rurales (Fig. 1). De estas comunidades, cuatro albergan población predominantemente mestiza (Flor del Marqués, Loma Bonita I, Loma Bonita II y Playón de la Gloria) y cinco son habitadas mayoritariamente por pobladores indígenas de las etnias chol (Frontera Corozal), tzeltal (Nueva Palestina) y lacandón (Bethel, Lacanjá-Chansayab y Nahá). En las entrevistas se obtuvo información sobre las especies utilizadas, los propósitos, métodos, instrumentos, temporadas y sitios de cacería dentro de cada comunidad. Las tasas anuales de extracción (número de individuos cazados/km²) de las 15 especies con mayor número de registros de caza se estimaron con base en la información generada a partir de entrevistas estructuradas aplicadas a pobladores de las nueve comunidades arriba citadas y las áreas de captura (radios de cacería alrededor de los poblados) registradas en cada una de ellas (Naranjo *et al.*, 2004b; Naranjo y Cuarón, 2004).

Sustentabilidad de la cacería

Se aplicó el modelo unificado de cosecha propuesto por Bodmer y Robinson (2004) para evaluar la sustentabilidad de la cacería de 15 especies de mamíferos en el área de estudio. Para ello se emplearon datos reales de las tasas anuales extracción arriba citadas, y las tasas de producción (P; número de individuos producidos/km²) calculadas a partir de la densidad poblacional obtenida en el área de estudio para la mayoría de las especies, así como las tasas anuales de fecundidad (número promedio de hembras producidas/hembra) estimadas por Bodmer y Robinson (2004; Ecuación 1). Las tasas de producción se compararon con las tasas de cosecha utilizando los criterios de sustentabilidad de Robinson y Redford (1991), con los cuales se asume que la cacería no es sustentable si la cosecha o extracción excede un 40% o un 60% de la producción de especies de vida corta (i.e. venados, pecaríes) y vida larga (i.e. monos, tapires), respectivamente. Este modelo además incorpora un indicador numérico de la condición de una población para el uso sustentable, comparando la diferencia entre el tamaño real de las poblaciones cazadas (N) y su respectiva capacidad de carga local (K; McCullough, 1987; Bodmer y Robinson, 2004). En este análisis se asumió que: 1) la capacidad de carga (K) estaba representada por la densidad poblacional estimada en sitios sin cacería (o con niveles muy bajos de ésta); y 2) el punto de rendimiento máximo sostenible (RMS) se encontraba ya sea a 60% u 80% de K dependiendo de la productividad de la especie (Naranjo *et al.*, 2004a).

$$P = (Y * G) 0.5 D \text{ (Ecuación 1)}$$

donde:

P: Tasa de producción (número de individuos producidos/km²/año)

Y: Número de crías nacidas por hembra por año

G: Número de gestaciones por año

D: Densidad poblacional en sitios con caza persistente (número de individuos/km²)



RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Densidad poblacional

Durante el estudio se observaron 1,534 individuos y 1,906 rastros de 19 especies de mamíferos a lo largo de un total aproximado de 2,500 km de transectos lineales recorridos (Cuadro 1). De entre estas especies, las cinco que presentan un comportamiento social más marcado (mono araña, mono aullador negro, pecarí de labios blancos, pecarí de collar y coatí) agruparon a 92.8% de las observaciones directas de individuos. La densidad media de todas las especies de mamíferos en conjunto fue ligeramente superior en sitios con cacería ligera que en los con cacería persistente (Cuadro 2). Estas cifras sugieren que, como se ha observado en otros bosques neotropicales (Bodmer *et al.*, 1997b; Mena *et al.*, 2000; Peres, 2000), la presión de caza intensa posiblemente ha tenido un impacto negativo en algunas poblaciones locales de ungulados y grandes carnívoros en la Selva Lacandona. Sin embargo, este impacto no parece ser el mismo para todas las especies. Por ejemplo, las densidades de pecaríes de labios blancos y tapires fueron considerablemente mayores en sitios con caza ligera que en los de caza persistente. En contraste, las densidades del pecarí de collar, venado temazate, mono aullador negro y coatí fueron similares en ambos sitios o, incluso mayores, en sitios con cacería persistente (Cuadro 2). En este sentido, resulta ilustrativo señalar el caso del venado cola blanca, cuya distribución y abundancia se han ampliado durante las últimas décadas en la región de la Selva Lacandona gracias al acelerado proceso de fragmentación que ha ocurrido alrededor de la mayoría de las comunidades rurales.

En cuanto a los conteos de rastros, 89.6% de los registros correspondió a cinco especies de grandes herbívoros (tapir, pecarí de labios blancos, pecarí de collar, venado temazate y tepezcuintle), cuyas huellas son típicamente más fáciles de observar que las de otros mamíferos en transectos del trópico húmedo (Aranda, 2000). Lo anterior evidencia las bondades de esta técnica para estimar y comparar la abundancia relativa de estas especies pero, al mismo tiempo, su ineficacia para detectar a los mamíferos de hábitos fundamentalmente arborícolas tales como los monos (*Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi*), martuchas (*Potos flavus*), ardillas (*Sciurus* spp.) y osos hormigueros (*Tamandua mexicana*; Cuadro 1).

Uso de las especies

A partir de la aplicación de 449 entrevistas estructuradas aplicadas en dos periodos intensivos (1999-2000 y 2003-2004), se registró el uso de 35 especies de mamíferos silvestres con distintos propósitos en las nueve comunidades visitadas (Cuadro 3). Los órdenes representados fueron Didelphimorphia (2 especies), Xenarthra (4), Primates (2), Carnivora (13), Perissodactyla (1), Artiodactyla (4), Rodentia (7) y Lagomorpha (2). Las especies utilizadas con mayor frecuencia en la región son el tepezcuintle, armadillo, pecarí de collar, venado temazate, pecarí de labios blancos, coatí y venado cola blanca, lo que se reflejó en las mayores tasas de extracción estimadas durante el estudio (Cuadro 2). La preferencia de los cazadores locales por estas especies se explica por el elevado rendimiento y buen sabor de su carne, así como por su abundancia poblacional relativamente alta aún en áreas transformadas (con la excepción del pecarí de labios blancos). Lo anterior coin-

Cuadro 1. Mamíferos observados e índices de abundancia estimados en 2,500 km de transectos lineales en la Selva Lacandona, Chiapas, México (1998-2005).

Especie	Individuos	Rastros	Ind./100km	Rastros/100km
<i>Tamandua mexicana</i>	3	0	0.10	0
<i>Dasypus novemcinctus</i>	10	9	0.42	0.37
<i>Sciurus aureogaster</i>	25	0	1.00	0
<i>Cuniculus paca</i>	3	210	0.10	8.39
<i>Alouatta pigra</i>	350	0	13.99	0
<i>Ateles geoffroyi</i>	502	0	20.07	0
<i>Nasua narica</i>	80	14	3.20	0.58
<i>Potos flavus</i>	7	0	0.26	0
<i>Procyon lotor</i>	4	38	0.16	1.52
<i>Leopardus pardalis</i>	1	31	0.05	1.26
<i>Leopardus wiedii</i>	0	22	0	0.89
<i>Panthera onca</i>	4	68	0.16	2.73
<i>Puma concolor</i>	0	10	0	0.42
<i>Eira barbara</i>	5	1	0.21	0.04
<i>Tapirus bairdii</i>	22	520	0.89	20.81
<i>Pecari tajacu</i>	147	554	5.87	22.17
<i>Tayassu pecari</i>	345	149	13.78	5.97
<i>Mazama americana</i>	25	274	1.00	10.95
<i>Odocoileus virginianus</i>	3	4	0.10	0.16
Total	1,534	1,906		

cide parcialmente con lo observado para estas especies en otras localidades neotropicales por Bodmer (1995) y Hill y Padwe (2000) quienes notaron que las preferencias de los cazadores de subsistencia frecuentemente se correlacionan con la abundancia y el potencial reproductivo de sus presas.

Las partes animales utilizadas fueron la carne (82.9% de las especies), piel (54.3%), grasa (20%), colmillos (14.3%), garras (5.7%) y astas (2.9%), mientras que los propósitos de uso más comunes fueron: alimentario (82.9%), control de daños a cultivos y animales domésticos (42.9%), artesanal (uso doméstico; 42.9%), venta (37.1%), compañía (mascotas; 22.9%) y medicinal (5.7%; Cuadro 3). Los métodos de cacería más frecuentes fueron la búsqueda de día con perros, la espera en plataformas elevadas ("tapescos") y el lampareo nocturno, en tanto que los instrumentos de cacería fueron el rifle calibre .22, la escopeta calibre .16 y el machete. Los sitios de caza preferidos fueron las áreas agropecuarias y las de vegetación secundaria madura (acahuales viejos) así como

Cuadro 2. Evaluación de la sustentabilidad de la cacería de 15 especies de mamíferos utilizando el modelo unificado de cosecha (Bodmer y Robinson, 2004) en sitios con y sin cacería persistente de la Selva Lacandona, Chiapas, México (véase sección de métodos para una descripción detallada del cálculo de cada variable).

Especie	Densidad cacería ligera (K) ind/km ²	Densidad cacería persistente (D) ind/km ²	Estatus (D/K)	Producción estimada (P) ind/km ² /año	Tasa de extracción (E) ind/km ² /año	Fracción extraída E/P	Fracción extraíble de P	¿Sustentable?
<i>Cuniculus paca</i>	3.50*	2.00*	0.57**	1.50	0.84	0.56	0.40	No
<i>Alouatta pigra</i>	2.56	5.53	2.16	1.38	0.03	0.02	0.20	Sí
<i>Ateles geoffroyi</i>	6.96	5.37	0.77	0.20	0.02	0.10	0.20	Sí
<i>Dasyopus novencinctus</i>	10.00*	8.00*	0.80	16.00	0.53	0.03	0.40	Sí
<i>Nasua narica</i>	0.80	0.79	0.99	1.78	0.09	0.05	0.40	Sí
<i>Panthera onca</i>	0.03	0.01	0.33**	0.02	0.01	0.50	0.40	No
<i>Pecari tajacu</i>	1.74	0.69	0.40**	0.87	0.14	0.16	0.40	Sí
<i>Tapirus bairdii</i>	0.27	0.08	0.30**	0.01	0.01	1.00	0.20	No
<i>Tayassu pecari</i>	4.30	1.25	0.29**	0.51	0.04	0.08	0.40	Sí
<i>Mazama americana</i>	0.23	0.33	1.43	0.11	0.21	1.91	0.40	No
<i>Odocoileus virginianus</i>	0.04	0.29	7.25	0.22	0.08	0.36	0.40	Sí
<i>Dasyprocta punctata</i>	0.01*	0.01*	1.00	0.01	0.01	1.00	0.40	No
<i>Potos flavus</i>	0.21	0.14	0.67	0.11	0.03	0.27	0.40	Sí
<i>Leopardus wiedii</i>	0.02*	0.01*	0.50**	0.01	0.03	1.00	0.40	No
<i>Puma concolor</i>	0.02*	0.01*	0.50**	0.01	0.01	1.00	0.40	No
Media	2.05	1.63						

* Densidad tomada de la literatura (Robinson y Redford, 1986; Robinson y Bennett, 2000) debido al escaso número de avistamientos directos. ** Condición riesgosa para el uso sustentable según Bodmer y Robinson (2004).

Cuadro 3. Mamíferos silvestres utilizados por residentes de nueve comunidades indígenas y mestizas de la Selva Lacandona, Chiapas, México (1999-2005). Nomenclatura de acuerdo con Wilson y Reeder (2005).

Taxa	Nombre común	Parte utilizada	Propósito ^a	Registro ^b
Didelphimorphia				
<i>Didelphis marsupialis</i>	tlacuache común	carne	A, D, M	Ent, Obs
<i>Philander opossum</i>	tlacuache cuatro ojos	carne	A, D	Ent, Obs
Cingulata				
<i>Cabassous centralis</i>	armadillo de cola desnuda	carne, piel	A, R	Ent
<i>Dasypus novemcinctus</i>	armadillo común	carne, piel	A, R	Ent, Obs
Pilosa				
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	miquito dorado	piel	T, R	
<i>Tamandua mexicana</i>	oso hormiguero arborícola	carne	A	Ent, Obs
Primates				
<i>Alouatta pigra</i>	mono aullador negro	carne, grasa	A	Ent, Obs
<i>Ateles geoffroyi</i>	mono araña	carne, grasa	A, T, V	Ent, Obs
Carnivora				
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	zorra gris	carne, piel	A	Ent, Obs
<i>Procyon lotor</i>	mapache	carne	A, D, T	Ent, Obs
<i>Nasua narica</i>	coatí	carne	A, D, T	Ent, Obs
<i>Potos flavus</i>	martucha	carne	A, T	Ent, Obs
<i>Eira barbara</i>	tayra	carne	A, D	Ent
<i>Conepatus semistriatus</i>	zorrito de espalda blanca	carne, grasa	A, M	Ent, Obs
<i>Lontra longicaudis</i>	nutria de río	carne, piel	A, R, V	Ent, Obs
<i>Mustela frenata</i>	comadreja	piel	D, V	Ent
<i>Puma yagouaroundi</i>	leoncillo	piel	D, R, V	Ent
<i>Leopardus pardalis</i>	ocelote	piel, colmillos	D, R, V	Ent, Obs
<i>Leopardus wiedii</i>	tigrillo	piel	D, V	Ent, Obs
<i>Panthera onca</i>	jaguar	piel, colmillos, garras	D, R, V	Ent, Obs
<i>Puma concolor</i>	puma	carne, piel, colmillos, garras	A, D, R, V	Ent, Obs
Perissodactyla				
<i>Tapirus bairdii</i>	tapir	carne, piel, grasa	A	Ent, Obs
Artiodactyla				
<i>Pecari tajacu</i>	pecarí de collar	carne, piel, grasa, colmillos	A, D, R, V, T	Ent, Obs
<i>Tayassu pecari</i>	pecarí de labios blancos	carne, piel, grasa, colmillos	A, R, V	Ent, Obs
<i>Mazama americana</i>	venado temazate	carne, piel	A, R, V	Ent, Obs
<i>Odocoileus virginianus</i>	venado cola blanca	carne, piel, astas	A, R, V	Ent, Obs
Rodentia				
<i>Orthogeomys hispidus</i>	tuza	carne	A, D	Ent
<i>Sciurus aureogaster</i>	ardilla gris	carne	A	Ent, Obs
<i>Sphiggurus mexicanus</i>	puercoesquín	carne, piel	A, R	Ent
<i>Cuniculus paca</i>	tepezcuintle	carne, grasa	A, T, V	Ent, Obs
<i>Dasyprocta punctata</i>	cereque	carne	A, T	Ent, Obs
<i>Heteromys desmarestianus</i>	rata de abazones	carne	A, D	Ent
<i>Tylomys nudicaudus</i>	rata arborícola	carne	A, D	Obs
Lagomorpha				
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	conejo de bosque	carne, piel	A, R	Obs
<i>Sylvilagus floridanus</i>	conejo común	carne, piel	A, R	Ent, Obs

^a Propósitos de uso: A=alimentario, D=control de daños, M=medicinal, R=artesanal para uso doméstico, T=mascota, V=venta.

^b Tipos de registro: Ent= entrevistas con pobladores locales; Obs= observación directa de ejemplares cazados en las comunidades visitadas.



la selva alta perennifolia. La caza en la región se desarrolla con mayor frecuencia durante la estación seca del año (diciembre a mayo), particularmente en días previos a festividades religiosas como la Navidad y Semana Santa (Naranjo *et al.*, 2004b; Naranjo y Cuarón, 2004).

Dado que la mayoría de los pobladores de la Selva Lacandona se dedica fundamentalmente a las actividades agropecuarias, existen en la actualidad muy pocos cazadores “dedicados” que destinen la mayor parte de su tiempo al aprovechamiento de la fauna silvestre (Naranjo *et al.*, 2004b). Por consiguiente, y en concordancia con lo observado por Jorgenson (1995) en la Península de Yucatán, el escenario más común de cacería en el área de estudio se desarrolla en las rutas de los poblados hacia las parcelas agrícolas y dentro o en las inmediaciones de éstas, donde los campesinos frecuentemente acompañados de uno o más perros localizan y cobran las presas que eventualmente se cruzan en su camino con el doble propósito de reducir el daño a sus cultivos (maíz, frijol, café, plátano y cacao, entre otros) y aprovechar la carne y otros productos resultantes de la caza. No obstante, durante el estudio también se encontraron evidencias de uso comercial de algunas especies, tales como la venta ocasional de crías o juveniles de monos araña, tapires, coatíes y pecaríes de labios blancos, así como la venta de pieles y colmillos de jaguar, ocelote, puma, tigrillo y nutria de río. Aunque es evidente que la mayoría de los residentes de la región tienen conocimiento de la ilegalidad del comercio de fauna silvestre y sus productos, la pobreza, los procesos migratorios y la falta de atención de las autoridades ambientales, entre otros factores, parecen actuar en sinergia para mantener este tipo de actividad con efectos potencialmente destructivos para las poblaciones de un número importante de mamíferos silvestres en la Selva Lacandona.

Sustentabilidad de la cacería

La aplicación del modelo unificado de cosecha (Bodmer y Robinson, 2004) permitió detectar que la cacería de siete de las 15 poblaciones de mamíferos evaluadas se encontró fuera de los límites de sustentabilidad según los criterios propuestos por Robinson y Redford (1991; Cuadro 2). De entre estas especies, destacan los casos del tapir, jaguar, puma y tigrillo, las que además de ser sujetas a sobreexplotación mantienen poblaciones bajas y sin condiciones favorables para el uso sustentable en las áreas con cacería persistente. Los casos del tepezcuintle y el venado temazate parecen ser distintos, pues en comparación con las anteriores, estas especies son menos vulnerables a la cacería y cabe la posibilidad de que sus poblaciones persistan en parte gracias a sistemas tipo “fuente-sumidero” en los que individuos provenientes de la REBIMA migran hacia las tierras comunales y ejidales circundantes donde son cazadas (Novaro *et al.*, 2000; Naranjo y Bodmer, 2007). En cuanto al cereque (*Dasyprocta punctata*), es difícil hacer un diagnóstico confiable de su situación debido a su muy escasa abundancia y distribución en el área de estudio. Otro caso digno de mención es el del pecarí de labios blancos, cuyas poblaciones sujetas a cacería se encuentran muy reducidas en la región a pesar de que la fracción extraída de su producción (8%) es aparentemente baja (Cuadro 2). Considerando tanto las grandes extensiones requeridas por las manadas de esta especie para sobrevivir como los acentuados procesos de fragmentación de los bosques tropicales alrededor de las áreas protegidas de la región (Cuarón, 2000), el pecarí de



labios blancos se presenta como una de las especies de mamíferos con mayores probabilidades de extinción local (Naranjo y Bodmer, 2007).

Para el resto de las especies evaluadas cabe señalar que, si bien las cifras arrojadas por el modelo unificado de cosecha indican una extracción sustentable, estos resultados deben tomarse con cautela debido a la dinámica de las mismas poblaciones de mamíferos bajo estudio y a las cambiantes condiciones sociales y económicas de los usuarios de la fauna silvestre (Guerra *et al.*, 2004) que influyen en las tasas de extracción y las condiciones ambientales en la región Lacandona.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Los resultados de este estudio indican que un conjunto de por lo menos 35 especies de mamíferos silvestres aún constituyen un recurso natural de importancia para los pobladores de comunidades rurales de la Selva Lacandona. Si bien la mayoría de los usos de la mastofauna en la región pueden considerarse como de subsistencia, se encontraron evidencias de comercio ilegal de ejemplares o productos de algunas especies consideradas dentro de la NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT, 2002), tales como el mono araña, tapir, jaguar, ocelote, tigrillo y nutria de río. La intensificación de la educación ambiental en las comunidades rurales, la vigilancia de las autoridades ambientales y la generación de mejores oportunidades de empleo local parecen ser las medidas lógicas a seguir para revertir el problema de los usos nocivos para la mastofauna de la región.

Las estimaciones de densidad aquí presentadas sugieren que algunas de las poblaciones locales de mamíferos medianos y grandes se encuentran en buen estado de conservación en sitios con cacería persistente en la Selva Lacandona (coatí, armadillo, pecarí de collar y venado cola blanca). No obstante, otras especies (tapir y pecarí de labios blancos) mantienen situaciones menos favorables para su persistencia a largo plazo, particularmente en sitios con elevada presión de caza y alto grado de fragmentación del hábitat tales como Nueva Palestina y Frontera Corozal. En éstas y otras comunidades es necesario promover prácticas de manejo del hábitat y uso del suelo más favorables para el flujo y persistencia de mamíferos vulnerables (por ejemplo, sistemas agroforestales y agricultura orgánica). Además, será necesario continuar, a largo plazo, el monitoreo poblacional de las especies amenazadas y en peligro tales como los primates, félidos y algunos ungulados.

El uso sustentable de fauna silvestre implica el mejoramiento y desarrollo de sistemas de manejo que permitan cosechas a largo plazo que beneficien a la gente, a la fauna y a su hábitat (Robinson y Bodmer, 1999; Naranjo, 2002). Si bien algunos científicos opinan que la sustentabilidad es en realidad inalcanzable debido a que un recurso natural bajo uso humano será “inevitablemente sobreexplotado hasta el colapso o la extinción” (Ludwig *et al.*, 1993), otros aceptan que la sustentabilidad puede ser útil como una meta de largo plazo hacia la cual puede enfocarse el uso de las especies (Freese, 1997). En este contexto, las cifras generadas en este trabajo deben considerarse como indicadores temporales (y no valores definitivos) de la situación de algunas poblaciones de mamíferos silvestres sujetas a extracción en la Selva Lacandona. No obstante, es



recomendable replicar este tipo de evaluaciones cuantitativas en otras localidades de la región para tener un panorama de mayor alcance acerca de los problemas de sobreexplotación y apoyar la formulación de estrategias de uso sustentable y conservación de especies silvestres, en colaboración con las comunidades locales a través de, por ejemplo, el establecimiento y buen mantenimiento de Unidades de Manejo y Conservación de la Vida Silvestre (UMAS).

AGRADECIMIENTOS

Jorge Bolaños, Michelle Guerra, Ana Laura Nucamendi, Carlos Muench, Rausel Sarmiento, Ariadna Álvarez, Ciro Jiménez, José Fernando Rodríguez, Isidro López, Romeo Jiménez, Caralampio Jiménez, Antonio Navarro-Chankín y Celedonio Chan prestaron invaluable ayuda para el trabajo de campo. La planeación inicial del proyecto y el análisis parcial de resultados fueron asesorados por Richard Bodmer, John Eisenberg (q.e.p.d.), George Tanner y Alfredo Cuarón. Los residentes de las comunidades de Bethel, Flor del Marqués, Frontera Corozal, Lacanjá-Chansayab, Loma Bonita I (Maravilla Tenejapa) y Loma Bonita II (Ocosingo), Nahá, Playón de la Gloria, Reforma Agraria y Nueva Palestina, así como el personal de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (CONANP) y de la Dirección General de Vida Silvestre (SEMARNAT) fueron muy gentiles en permitir y facilitar la realización de este trabajo. El financiamiento fue provisto a través de distintos proyectos por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT-SIBEJ), el Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Chiapas (Fomix-COCYTECH), la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), el Servicio de Peces y Vida Silvestre (U.S. Fish and Wildlife Service), Conservación Internacional (CI) e Idea Wild. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) y la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH) facilitaron infraestructura, vehículos y apoyo logístico. Finalmente, gracias a Consuelo Lorenzo, Eduardo Espinoza y la AMMAC por la invitación a escribir este artículo.

LITERATURA CITADA

- Aranda, J. M. 2000. *Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto de Ecología, AC, Xalapa, Veracruz, México.
- Bodmer, R. E. 1995. Managing Amazonian wildlife: biological correlates of game choice by detribalized hunters. *Ecological Applications*, 5:872-877.
- Bodmer, R. E., R. Aquino, P. Puertas, C. Reyes, T. G. Fang y N. Gottdenker. 1997a. *Manejo y uso sustentable de pecaríes en la Amazonía Peruana*. Occasional Paper of the IUCN Species Survival Commission No. 18. IUCN-Sur, Quito, Ecuador.
- Bodmer, R. E., J. F. Eisenberg y K. H. Redford. 1997b. Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals. *Conservation Biology*, 11:460-466.

- Bodmer, R. E. y E. Pezo. 2001. Rural development and sustainable wildlife use in Peru. *Conservation Biology*, 15:1163-1170.
- Bodmer, R. E. y J. G. Robinson. 2004. Evaluating the sustainability of hunting in the Neotropics. Pp. 299-323, in *People in nature: wildlife conservation in South and Central America* (Silvius, K., R. E. Bodmer y J. M. Fragoso, eds.). Columbia University Press, New York.
- Buckland, S. T., D. R. Anderson, K. P. Burnham y J. L. Laake. 1993. *Distance sampling: estimating abundance of biological populations*. Chapman & Hall, London.
- Burnham, K. P., D. R. Anderson y J. L. Laake. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monographs*, 72:1-202.
- Castillo, G. y H. Narave. 1992. Contribución al conocimiento de la vegetación de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México. Pp. 51-85, in *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación* (Vásquez, M. A. y M. A. Ramos, eds.). Publ. Esp. ECOSFERA núm.1, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- Ceballos, G. y G. Oliva (eds.). 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, y Fondo de Cultura Económica, México, DF.
- Cuarón, A. D. 2000. Effects of land-cover changes on mammals in a Neotropical region: A modeling approach. *Conservation Biology*, 14:1676-1692.
- Eisenberg, J. F. 1989. *Mammals of the Neotropics. Vol. 1, The Northern Neotropics*. University of Chicago Press, Chicago.
- Estrada, A. y S. Mandujano. 2003. Investigaciones con *Alouatta* y *Ateles* en México. *Neotropical Primates*, 11:147-156.
- Freese, C. H. 1997. *Harvesting wild species: implications for biodiversity conservation*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- García, J. G. y J. Lugo. 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. Pp. 39-49, in *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación* (Vásquez, M. A. y M. A. Ramos, eds.). Publ. Esp. ECOSFERA núm.1, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- Guerra, M. M. 2001. *Cacería de subsistencia en dos localidades de la selva Lacandona, Chiapas*. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF.
- Guerra, M. M., E. J. Naranjo, F. Limón y R. Mariaca. 2004. Factores que intervienen en la regulación local de la cacería de subsistencia en dos comunidades de la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Etnobiología*, 4:1-18.
- Halls, L. K. 1984. *White-tailed deer: ecology and management*. Stackpole Books, Harrisburgh.
- Hill, K. y J. Padwe. 2000. Sustainability of Aché hunting in the Mbaracayu reserve, Paraguay. Pp. 79-105, in *Hunting for sustainability in tropical forests* (Robinson, J. G. y E. L. Bennett, eds.). Columbia University Press, New York.
- Instituto Nacional de Ecología (INE). 2000. *Programa de manejo, Reserva de la Biosfera Montes Azules, México*. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, México, DF.
- Jorgenson, J. P. 1995. Maya subsistence hunters in Quintana Roo, Mexico. *Oryx*, 29:49-57.

- Ludwig, D., R. Hilborn y C. Walters. 1993. Uncertainty, resource exploitation, and conservation: lessons from history. *Science*, 260:17-36.
- March, I. J., E. J. Naranjo, R. Rodiles, D. A. Navarrete, M. P. Alba y P. J. Hernández. 1996. *Diagnóstico para la conservación y manejo de la fauna silvestre en la selva Lacandona, Chiapas*. Informe final para la Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP). El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- March, I. J. y E. J. Naranjo. 2005. Tapir (*Tapirus bairdii*). Pp. 496-497, in *Los mamíferos silvestres de México* (Ceballos, G. y G. Oliva, eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, y Fondo de Cultura Económica, México, DF.
- McCullough, D. R. 1987. The theory and management of *Odocoileus* populations. Pp. 415-429, in *Biology and management of the Cervidae* (Wemmer, C., ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Medellín, R. A. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Conservation Biology*, 8:780-799.
- Mena, P., J. R. Stallings, J. Regalado y R. Cueva. 2000. The sustainability of current hunting practices by the Huaorani. Pp. 57-78, in *Hunting for sustainability in tropical forests* (Robinson, J. G. y E. L. Bennett, eds.). Columbia University Press, New York.
- Naranjo, E. J. 2000. Estimación de abundancia y densidad en poblaciones de fauna silvestre tropical. Pp. 37-46, in *Manejo de Fauna Silvestre en Amazonia y Latinoamérica* (Cabrera, E., C. Mercolli y R. Resquín, eds.). Fundación Moisés Bertoni y CITES-Paraguay, Asunción, Paraguay.
- Naranjo, E. J. 2002. *Population ecology and conservation of ungulates in the Lacandon Forest, Mexico*. Tesis doctoral, Universidad de Florida, Gainesville.
- Naranjo, E. J. y R. E. Bodmer. 2007. Source-sink systems of hunted ungulates in the Lacandon Forest, Mexico. *Biological Conservation*, 138:412-420.
- Naranjo, E. J. y A. D. Cuarón. 2004. *Uso y disponibilidad de fauna silvestre en la Selva Lacandona: variabilidad ambiental y cultural*. Informe final para Conservación Internacional y USAID. Proyecto S-08-01. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Naranjo, E. J., J. E. Bolaños, M. M. Guerra y R. E. Bodmer. 2004a. Hunting sustainability of ungulate populations in the Lacandon Forest, Mexico. Pp. 324-343, in *People in nature: wild-life conservation in South and Central America* (Silvius, K., R. E. Bodmer y J. M. Fragoso, eds.). Columbia University Press, New York.
- Naranjo, E. J., M. M. Guerra, R. E. Bodmer y J. E. Bolaños. 2004b. Subsistence hunting by three ethnic groups of the Lacandon Forest, Mexico. *Journal of Ethnobiology*, 24:233-253.
- Novaro, A. J., K. H. Redford y R. E. Bodmer. 2000. Effect of hunting in source-sink systems in the Neotropics. *Conservation Biology*, 14:713-721.
- Nucamendi, A. L. 2006. *Uso de los vertebrados terrestres en dos comunidades indígenas de la Selva Lacandona, Chiapas, México*. Tesis de licenciatura, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Ojasti, J. y F. Dallmeier. 2000. *Manejo de fauna silvestre Neotropical*. Smithsonian Institution/

- Man and Biosphere Program, Washington, DC.
- Peres, C. A. 2000. Evaluating the impact and sustainability of subsistence hunting at multiple Amazonian forest sites. Pp. 31-56, in *Hunting for sustainability in tropical forests* (Robinson, J. G. y E. L. Bennett, eds.). Columbia University Press, New York.
- Pérez-Gil, R., F. Jaramillo, A. M. Muñiz y M. G. Torres. 1995. *Importancia económica de los vertebrados silvestres de México*. PG-7 Consultores y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México, DF.
- Reid, F. A. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford University Press, New York.
- Robinson, J. G. y E. L. Bennett. 2000. *Hunting for sustainability in tropical forests*. Columbia University Press, New York.
- Robinson, J. G. y R. E. Bodmer. 1999. Towards wildlife management in tropical forests. *Journal of Wildlife Management*, 63:1-13.
- Robinson, J. G. y K. H. Redford. 1986. Intrinsic rate of natural increase in Neotropical forest mammals: relationship to phylogeny and diet. *Oecologia*, 68:516-520.
- Robinson, J. G. y K. H. Redford. 1991. Sustainable harvest of neotropical forest mammals. Pp. 415-429, in *Neotropical wildlife use and conservation* (Robinson, J. G. y K. H. Redford, eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental, especies nativas de flora y fauna silvestres de México, categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio, y lista de especies en riesgo. *Diario Oficial* de la Federación, 6 de marzo de 2002:1-56.
- Southwell, C. 1996. Estimation of population size and density when counts are incomplete. Pp. 193-210, in *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for mammals* (Wilson, D. E., F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran y M. Foster, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Thomas, L., J. L. Laake, S. Strindberg, F. F. C. Marques, S. T. Buckland, D. L. Borchers, D. R. Anderson, K. P. Burnham, S. L. Hedley, J. H. Pollard, J. R. B. Bishop y T. A. Marques. 2005. *Distance 5.0*. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, UK. <http://www.ruwpa.st-and.ac.uk/distance/>
- Wilson, D. E. y D. M. Reeder. 2005. *Mammal species of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.



APÉNDICE

Apéndice. Formato base de entrevista sobre uso de la fauna silvestre aplicado a pobladores de la Selva Lacandona, Chiapas.

CUESTIONARIO SOBRE USO DE LA FAUNA SILVESTRE (VERTEBRADOS TERRESTRES) Y DAÑOS OCASIONADOS	
E. Naranjo 11/95	
Localidad: _____	Fecha: _____
Entrevistador: _____	Número de entrevista: _____

Nombre del entrevistado: _____

Sexo: (M) (F)

Edad: (<20) (20-29) (30-39) (40-49) (50-59) (>59)

Escolaridad: _____

Años de residencia en la localidad: (<1) (1-10) (11-20) (>20)

Lengua materna: _____

1.. ¿A qué se dedica? (a) agricultura (b) ganadería (c) explotación forestal (d) cacería
(e) pesca (f) otra

2.. ¿Usted sabe capturar, cazar o pescar animales silvestres? (a) sí 3
(b) no 8

3. ¿Qué clase de animales ha capturado o cazado y con qué propósito (a, b, c)?

MAMÍFEROS		
(1) Tlacuache común ()	(13) Guaqueque _____ ()	(25) Jaguar o tigre ()
(2) Tlacuache cuatro ojos ()	(14) Coyote ()	(26) Puma o león ()
(3) Mono araña ()	(15) Zorra gris ()	(27) Ocelote ()
(4) Mono saraguato ()	(16) Cacomixtle ()	(28) Tigrillo ()
(5) Hormiguero ()	(17) Mapache ()	(29) Leoncillo u onza ()
(6) Armadillo _____ ()	(18) Tejón o coati ()	(30) Tapir o danta ()
(7) Conejo _____ ()	(19) Mico de noche ()	(31) Jabalí de collar ()
(8) Ardilla _____ ()	(20) Comadreja ()	(32) Senso ()
(9) Tuza ()	(21) Viejo de monte ()	(33) Venado cola blanca ()
(10) Ratones/Ratas _____ ()	(22) Grisón ()	(34) Temazate o cabrito ()
(11) Puercoespín ()	(23) Zorrillo _____ ()	(35) Manatí ()
(12) Tepezcuintle ()	(24) Nutria ()	(36) Otros _____ ()

AVES		
(37) Loros _____ ()	(46) Pajuil ()	(55) Trogones _____ ()
(38) Guacamaya _____ ()	(47) Codorniz _____ ()	(56) Tucanes _____ ()
(39) Garzas _____ ()	(48) Aguila _____ ()	(57) Martín pescador _____ ()
(40) Patos _____ ()	(49) Halcón _____ ()	(58) Carpinteros _____ ()
(41) Cormorán ()	(50) Gavilán _____ ()	(59) Urracas _____ ()
(42) Tinamú _____ ()	(51) Zopilote _____ ()	(60) Zacua ()
(43) Chachalaca ()	(52) Búho o tecolote _____ ()	(61) Zanate ()
(44) Pava o cojolita ()	(53) Palomas _____ ()	(62) Zenzontle ()
(45) Hoccofaisán ()	(54) Colibríes _____ ()	(63) Otros _____ ()

REPTILES Y ANFIBIOS		
(64) Lagartijas _____ ()	(69) Cocodrilo _____ ()	(74) Salamandras _____ ()
(65) Iguana verde ()	(70) Culebras _____ ()	(75) Ranas/sapos _____ ()
(66) Iguana negra o garrobo ()	(71) Cascabel ()	(76) Otros _____ ()
(67) Turipache _____ ()	(72) Nauyaca _____ ()	
(68) Caimán ()	(73) Tortugas _____ ()	

Propósitos: a) Alimenticio b) Peletero c) Medicinal d) Ornamental (mascota) e) Comercial (venta)
f) Evitar daños g) Otros _____



Apéndice.- Continuación

3. De los animales que más utiliza, ¿cuántos cazó el último año?

_____	_____
_____	_____

4. ¿Qué instrumentos de captura/cacería/pesca utiliza?

(a) Trampas/redes -tipos y especies capturadas (#) _____

(b) Armas de fuego -tipos y spp. cazadas (#) _____

(c) Otros -tipos y spp. capturadas/cazadas/pescadas (#) _____

5. ¿Cuáles métodos de cacería emplea con mayor frecuencia?

(a) Recorrido de día sin perros (b) Recorrido de día con perros (c) Lampareo nocturno

(d) Espera en tapesco (e) Arriada (f) Otro _____

6. ¿En qué lugares acostumbra cazar/capturar/pescar?

(a) Milpa/Cultivos (b) Acahual (c) Pastizales (d) Selva (e) Cuevas

(f) Ríos/Arroyos (g) Manglar (h) Otro _____

7. ¿Algún animal silvestre causa daño a sus cultivos, ganado o propiedades?

(a) sí.....9

b) no FIN DE LA ENTREVISTA

8. ¿Cuál(es) animal(es) causan el daño y en qué consiste ese daño?

_____	_____
_____	_____
_____	_____
_____	_____
_____	_____

10. ¿Utiliza algún método de control para las especies dañinas?

(a) sí.....11

(b) no FIN DE LA ENTREVISTA

11. ¿Cuál es el método de control que utiliza para cada animal?

_____	_____
_____	_____
_____	_____
_____	_____
_____	_____

FIN DE LA ENTREVISTA

