

HÁBITOS ALIMENTARIOS Y BIOLOGÍA POBLACIONAL DE DOS ESPECIES DE ROEDORES EN EL OCCIDENTE DE MÉXICO

LUIS BERNARDO VÁZQUEZ¹, GUY N. CAMERON²
Y RODRIGO A. MEDELLÍN³

¹*Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 27-3, Xangari, 58089, Morelia, Michoacán, MÉXICO.*

²*Department of Biological Sciences, University of Cincinnati, Cincinnati, OHIO, 45221.*

³*Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275, Ciudad Universitaria, 04510, México, Distrito Federal, MÉXICO.*

Resumen. En el presente trabajo se presentan las relaciones entre dieta y demografía de dos especies de roedores (*Reithrodontomys fulvescens* y *Peromyscus aztecus*) en un bosque mesófilo de montaña y en un área perturbada del occidente de México. La información se obtuvo mediante técnicas de captura—recaptura. Las especies difirieron en la densidad poblacional, abundancia y en el tiempo de reproducción. La actividad reproductiva de *P. aztecus* en bosque mesófilo alcanzó sus máximos valores a mitad de la estación lluviosa y en a mitad de la estación seca-fría en el área perturbada. *R. fulvescens* registró la mayor actividad reproductiva en la estación húmeda en ambos hábitats. La densidad de *P. aztecus* mantuvo fluctuaciones a lo largo de todo el año, con picos en los meses de enero y febrero. *R. fulvescens* mostró el mismo patrón de densidad en ambos hábitats con lo máximos valores al final de la estación húmeda. Los hábitos alimentarios y la sobreposición de la dieta fueron evaluados mediante técnicas microhistológicas. La dieta de *P. aztecus* en bosque mesófilo estuvo dominada por frutos de Solanaceae, Melastomataceae, Araliaceae y Myrsinaceae. Dicotiledóneas (hojas y tallos), semillas de monocotiledóneas (*Zea diploperennis*) y de dicotiledóneas (*Lupinus* y *Acacia*) dominaron la dieta en *R. fulvescens*. Los valores más altos de sobreposición de la dieta en bosque mesófilo ocurrieron en la estación húmeda (77.6%) y el valor menor en la estación seca-caliente (25.1%). Las características nutrimentales de la dieta mostraron variación estacional. No existió una relación evidente entre los diferentes nutrimentos y la reproducción.

Abstract. The relationship between diet and demography of two rodents (*Reithrodontomys fulvescens* and *Peromyscus aztecus*) in clouded forest and disturbed area of western Mexico was described. A live-traps study was conducted to obtain information about population dynamics. Species varied in population density, relative abundance, and reproduction timing, which was seasonal. Reproductive activity for *P. aztecus* peaked in the middle of the wet season in the clouded forest and in the wet season and middle of the dry-cold season in disturbed areas. *R. fulvescens* showed reproductive activity in the wet season in both habitats. Density fluctuated annually for *P. aztecus* in both habitats, with a peak in January - February; *R. fulvescens* showed the same patterns of density in both habitats with the highest values at the end of the wet season. Food habits and dietary overlap were evaluated by microhistological

techniques. The diet of *P. aztecus* in the clouded forest was dominated by dicot fruits of Solanaceae, Melastomataceae, Araliaceae, and Myrsinaceae species. In disturbed area this species did not prefer a particular food item. Dicots (leaves and stems) dominated the diet, but seeds of monocots (*Zea diploperennis*) and dicots (*Lupinus* and *Acacia*) were also included. *Reithrodontomys fulvescens* consumed dicots species (seeds, fruits, leaves and stems). The greatest dietary overlap between species occurred in cloud forest during the wet season (77.6 %), with less overlap in the dry-hot season (35.2 %). High overlap occurred in disturbed area during the wet season (68.2 %) and low values in the dry-hot season (25.1 %). Nutritional characteristics of diets showed seasonal variation.

Palabras clave: *Peromyscus aztecus*, *Reithrodontomys fulvescens*, ecología poblacional, hábitos alimentarios, reproducción, occidente de México.

INTRODUCCIÓN

Uno de los objetivos principales de la ecología de poblaciones es conocer los factores que afectan la distribución y abundancia de los organismos. Estos atributos están influenciados por el ambiente, eventos geológicos e históricos, así como por procesos evolutivos (Brown y Munger, 1985; Krebs, 1991). La variación temporal y espacial de las condiciones abióticas influyen directamente en la distribución de las poblaciones animales y de manera indirecta sus ciclos de vida y en el tipo, estructura, fenología y productividad de la vegetación (Brown y Gibson, 1983; Rosenzweig y Winakurt, 1969). Estos a su vez pueden determinar la coexistencia, territorialidad y dinámica de poblaciones o interacciones tales como la depredación, parasitismo, entre otras (Adler, 1985; Ceballos, 1989; Kitchigs y Levy, 1981; Thompson, 1982).

La ecología poblacional de las diferentes especies permite entender sustancialmente la organización de las comunidades. Dentro de estos factores resaltan los patrones de utilización de los recursos y las interacciones interespecíficas (Brown y Zeng, 1989). De la gran influencia que los vertebrados tienen sobre los diferentes lugares en donde habitan, sobresale el efecto que los pequeños roedores tienen sobre la estructura y diversidad de la vegetación (Vázquez *et al.*, 2000).

Varios estudios realizados en ecosistemas desérticos han demostrado que los pequeños roedores influyen de manera importante sobre el paisaje, debido al movimiento y almacenaje de semillas (Brown y Munger, 1985). En zonas tropicales, los roedores ejercen una marcada influencia sobre el paisaje debido a su importante acción como dispersores y depredadores de semillas (Fleming, 1974; Medellín y Redford, 1992).

En regiones templadas, la estacionalidad influye marcadamente en el comportamiento poblacional, reproductivo, cambios en los patrones de alimentación, movimientos locales, migraciones y en características del hábitat tales como fenología y disponibilidad del alimento (August, 1983; Ceballos, 1989). Estudios han reportado

el supuesto efecto de la competencia interespecífica en la demografía, movimientos, dieta, y uso de hábitat de especies como *Reithrodontomys fulvescens* en presencia de otras especies menos comunes como la rata arrocera, *Oryzomys palustris* (Joule y Jamerson, 1972). Varios trabajos sustentan la relación existente entre la dinámica de poblaciones y la reproducción con la disponibilidad de alimento, esta relación está bien documentada en ambientes templados (Delany, 1974; Lomnicki, 1980), en los cuales existe una sincronía entre las épocas de mayor disponibilidad de alimento y la reproducción, lo que tiene como resultado incrementos poblacionales marcadamente definidos en el año (Ceballos, 1991; Chávez, 1993; Medellín, 1992); pero en pocos casos se han explotado en detalle la relación entre el contenido nutrimental de la dieta y la dinámica poblacional.

Los estudios sobre requerimientos nutrimentales sugieren que la reproducción, desarrollo, sobrevivencia y la densidad de ciertas especies de roedores (*e.g. Sigmodon hispidus*) pueden estar limitadas por la disponibilidad de nutrimentos, como proteínas y fósforo (Cameron *et al.*, 1994, Cole y Batzli, 1979; Lindroth y Batzli, 1984; Mattson, 1980; Randolph *et al.*, 1995).

El presente estudio tiene como objetivo explorar las relaciones entre la dieta, los patrones demográficos y la estructura poblacional de dos especies de roedores de las montañas del occidente de México.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio fue realizado en la Estación Científica Las Joyas (ECLJ) dentro de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (RBSM), Jalisco, México. La ECLJ se localiza en la parte centro-oeste de la RBSM con una superficie de 1, 245 ha. La estación presenta una temperatura anual relativamente estable con temperaturas máximas de 18° C y mínimas de 12° C, con una precipitación anual de 1, 500 mm (Cuevas, 1994). Se registraron tres estaciones bien definidas a lo largo del año: seca-caliente (marzo-junio), húmeda (julio-octubre) y seca-fría (noviembre-febrero). Dentro de la ECLJ se han identificado cinco tipos de vegetación: bosque de pino, bosque de pino-encino, bosque mesófilo de montaña, bosque de encino y bosque de galería, además de áreas perturbadas (Cuevas, 1994).

De estos tipos de vegetación se eligieron el bosque mesófilo y el área perturbada debido a que son dos hábitats que contrastan en su complejidad. El bosque mesófilo de montaña ocupa los sitios más húmedos de la ECLJ y esta localizado en cañadas y laderas. Se compone principalmente de árboles con altura promedio de 40 m y presenta una baja penetración de luz. Ocupa el 22.7% del total de la superficie de la ECLJ (Cuevas, 1994). Las especies que dominan el estrato arbóreo y arbustivo en

este hábitat incluyen *Carpinus tropicalis*, *Cinnamomum pachypodum*, *Cornus disciflora*, *Magnolia iltisiana*, *Quercus candicans*, *Q. salicifolia*, *Solanum nigricans* y *Tilia mexicana*; dentro de las especies herbáceas dominaron *Comelina leiocarpa*, *Oplismenus burmanii*, *Pseuderanthenum cuspidatum* y *Zeugites americana*. Se designó con el nombre de área perturbada a sitios de bosque mesófilo que fueron desmontados con fines agrícolas y pecuarios, siendo posteriormente abandonados. El tiempo de abandono es de 15 a 30 años. Este tipo de vegetación ocupa el 12.3% del total de área de la ECLJ (Cuevas, 1994). Su composición florística es muy heterogénea y cambiante en las diferentes localidades, predominando en este hábitat principalmente especies herbáceas y arbustivas representadas por *Acacia angustissima*, *Jaegeria hirta*, *Lupinus exalatus*, *Parathesis villosa*, *Plantago australis*, *Phacelia platycarpa*, *Rubus adenotrichos*, *R. humistratus*, *Solanum nigricans* y *Zea diploperennis*.

Muestreo de Roedores

Se colocaron 100 trampas “Sherman” (23 x 7.5 x 9 cm) en cuadrantes de 10 x 10 m con una distancia de 10 m entre cada trampa en cada uno de los sitios de muestreo; la distancia promedio entre cuadrantes fue de 480 m. Las trampas fueron colocadas durante 3 noches consecutivas, a lo largo de 14 meses (abril de 1995 a mayo de 1996). Los animales capturados fueron marcados mediante ectomización de falanges, registrándose de cada animal el sitio de captura, número de identificación, medidas somáticas, sexo y condición reproductiva. Se establecieron dos clases de edades con base al tamaño y coloración del pelaje para cada una de las especies: juveniles y adultos (Fleming, 1974).

Se estimó el tamaño de la población y la proporción de sexos mediante la técnica de número mínimo de individuos vivos capturados (MNKA: Krebs, 1991). Para estimar la densidad el tamaño de población fue dividido por el área efectiva de trampeo de cada cuadrante (Mares y Ernest, 1995). La estructura de la población (sexo y categorías de edad) fue determinada para las dos especies más abundantes. La diversidad de los dos sitios se estimó mediante el Índice de diversidad de Shannon (Magurran, 1988), los resultados fueron comparados una prueba de *t* (Hutchetson, 1970).

Dieta

La selección y composición estacional de la dieta se determinó mediante los análisis fecal y microhistológico. Las heces se obtuvieron de las trampas colocadas en los cuadrantes, se prepararon laminillas para cada uno de los animales (Kincaid y Cameron, 1982; Stewart, 1967); en cada laminilla se observaron sistemáticamente 30 campos (1 mm²) y se identificaron fragmentos de las especies vegetales contenidas en

la dieta, utilizando para ello una colección fotográfica de referencia hecha del tejido epidérmico de cada una de las especies de plantas más abundantes en cada hábitat (Kincaid y Cameron, 1982). Se registró la presencia y ausencia de fragmentos de comida categorizándose de la siguiente manera: hojas, tallos y semillas de monocotiledóneas; hojas, tallos, semillas y frutos de dicotiledóneas; así como insectos. La sobreposición de la dieta se obtuvo mediante la fórmula propuesta por Schoener (1970) y Abrams (1980):

$$100 (1.0 - \frac{1}{2} \sum | p_{xi} - p_{yi} |)$$

Donde p_{xi} y p_{yi} representan el uso proporcional de los recursos (i) por las especies x y y . Paralelamente a los muestreos de roedores se realizaron muestreos de vegetación y colecta de especies. Un total de cinco nutrimentos y cinco elementos se analizaron de la dieta de cada uno de los roedores. Se evaluó el contenido de proteína cruda mediante el método análisis de nitrógeno total Kjeldahl (Allen, 1989; Maynard *et al.*, 1979). La obtención de lípidos crudos se realizó mediante extracción Soxhlet siguiendo el método propuesto por Allen (1989). La fibra se determinó por el método Van Soest; el contenido de ceniza (contenidos minerales) se obtuvo gravimétricamente a una temperatura de 550 °C durante 3 hrs (Goering y Van Soest, 1970). Finalmente, para la obtención de micronutrimentos se utilizó la técnica de ICP (Inductively Coupled Plasma Spectrometer), la cual determina la concentración de Ca, K, Mg, P y Na en cada una de las muestras, expresado en miligramos por gramo de peso seco (Allen, 1989). Los datos fueron normalizados y transformados cuando fue necesario. Se utilizaron análisis de varianza y pruebas de comparaciones múltiples para ver las diferencias en las características nutrimentales entre estaciones.

RESULTADOS

Densidad y dinámica de poblaciones

La densidad promedio anual registrada para *P. aztecus* fue de 9 ind/ha en el bosque mesófilo de montaña (BMM) y 1 ind/ha en el área perturbada (Cuadro 1). Para *R. fulvescens* se registraron promedios de densidad anual de 5 ind/ha en bosque mesófilo hasta 19 ind/ha en el área perturbada. *Peromyscus aztecus* en BMM mostró claras fluctuaciones en la densidad poblacional a lo largo de las tres estaciones (Fig. 1a), registrándose los valores más bajos de densidad en la estación seca-caliente (junio de 1995; 3 ind/ha), los picos de mayor densidad se registraron al final de la estación lluviosa (octubre de 1995; 12 ind/ha) y al inicio de la estación seca-fría (enero y febrero de 1996; 15 ind/ha). La densidad de *P. aztecus* en el área perturbada se mantuvo baja a lo largo del estudio, y la mayor se registró en la estación seca-fría (5

ind/ha). Las fluctuaciones poblacionales de ambas especies entre hábitats mostraron diferencias significativas (ANOVA; $F = 47.45$ $P < 0.05$ y ANOVA; $F = 142.6$ $P < 0.05$; respectivamente). *R. fulvescens* (Fig. 1b) no presentó fluctuaciones poblacionales notables el área perturbada a lo largo del presente estudio.

Reproducción

La actividad reproductiva para hembras de *P. aztecus* en el bosque mesófilo (Fig. 2a) alcanzó valores altos en la estación lluviosa (agosto y septiembre 1995) y en la estación seca-caliente (mayo 1996). Los machos capturados presentaron testículos escrotados a lo largo de los 14 meses de estudio, con una mayor incidencia al final de la estación seca-fría y a la mitad de la seca-caliente. Hembras preñadas fueron colectadas de julio a octubre de 1995. La actividad reproductiva de hembras se registró desde noviembre de 1995 hasta febrero de 1996.

R. fulvescens en el bosque mesófilo (Fig. 2c) presentó la mayor proporción de hembras activas en la estación lluviosa, y los machos presentaron actividad reproductiva de enero a agosto de 1996. En el área perturbada (Fig. 2d) fueron capturadas hembras preñadas a lo largo del todo el estudio presentado un marcado aumento al inicio de la estación lluviosa.

Sexo y estructura de edades

La proporción de sexos (machos-hembras; Cuadro 1) en bosque mesófilo fue variable en *R. fulvescens* (1:1.6; $F = 8.16$; $P = < 0.05$), con un mayor registro de hembras en los meses de julio a septiembre y una mayor presencia de machos en enero y febrero. En el área perturbada no se encontraron diferencias significativas (1:0.9; $F = 0.36$; $P = < 0.05$). La proporción de sexos de *P. aztecus* no presentó diferencias significativas entre hábitats (bosque mesófilo, 1:1.3; $F = 1.59$; $P = 0.219$; y área perturbada, 1:0.05; $F = 1.46$; $P = 0.238$).

La estructura de edades de *P. aztecus* en bosque mesófilo fue variable. Los individuos juveniles aparecieron a lo largo de todo el estudio, excepto en los meses de abril y mayo de 1996; en el área perturbada hubo juveniles principalmente en la estación húmeda y al final de la estación seca-fría. Para *R. fulvescens* en este hábitat se registraron juveniles en todos los meses de estudio, pero alcanzando los valores más altos de captura de juveniles en la estación seca-fría.

Dieta y contenidos nutrimentales

Se analizaron un total de 240 muestras de heces fecales, con los que se describen los patrones alimentarios y su contenido nutrimental de ambas especies en cada uno de

Cuadro 1. Densidad poblacional (promedio mensual del número de animales capturados por hectárea) para dos especies de roedores. *Peromyscus aztecus* en bosque mesófilo (círculos abiertos) y en área perturbada (círculos rellenos). *Reithrodontomys fulvescens* en bosque mesófilo (círculos abiertos) y área perturbada (círculos rellenos).

Especies	No. de capturas		No. de individuos		Número de juveniles	Proporción de sexos	Masa corporal (g)	Biomasa (g/ha)	Densidad poblacional (ind/ha)
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀					
Bosque mesófilo									
<i>Peromyscus aztecus</i>	207	155	101	81	39	1.3:1	26.9	225.7	9
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	127	79	58	42	15	1.6:1	11.2	57.0	5
Area perturbada									
<i>Peromyscus aztecus</i>	17	32	17	19	6	0.5:1	26.1	31.6	1
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	361	388	151	197	35	0.9:1	12.2	207.4	19

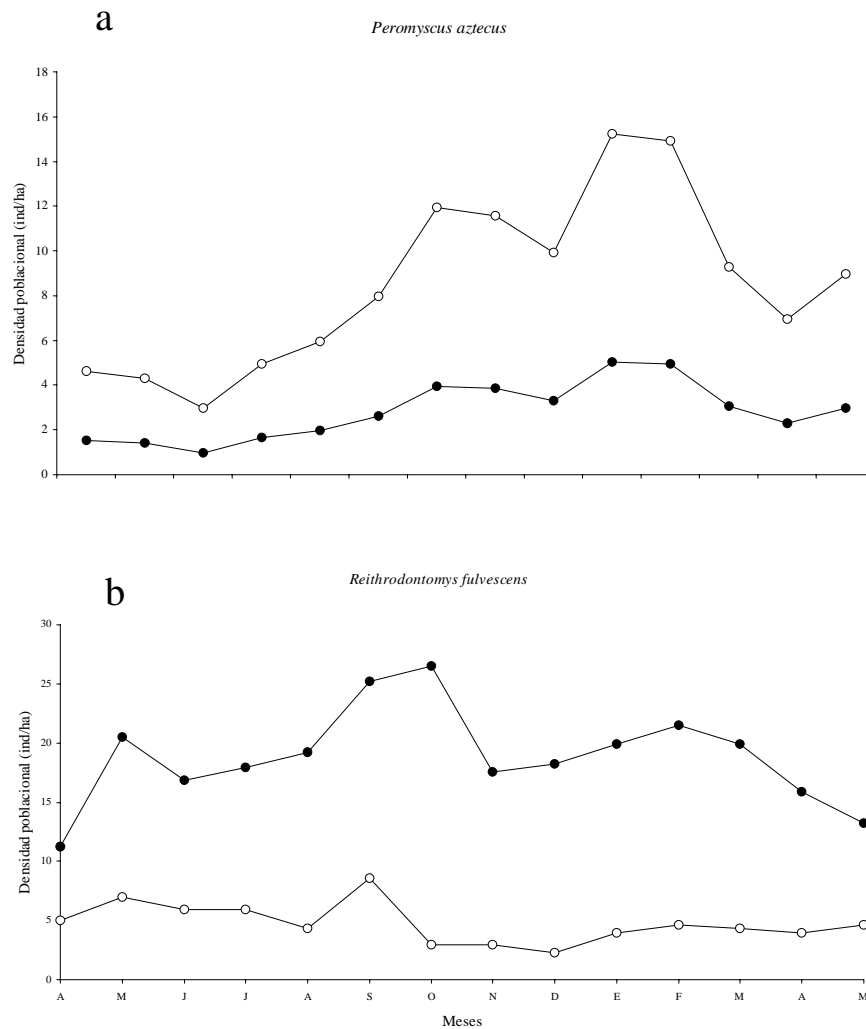


Figura 1. Densidad poblacional (promedio mensual del número animales capturados por hectárea) para dos especies de roedores. *Peromyscus aztecus* en bosque mesófilo (círculos abiertos) y en área perturbada (círculos rellenos). *Reithrodontomys fulvescens* en bosque mesófilo (círculos abiertos) y área perturbada (círculos rellenos).

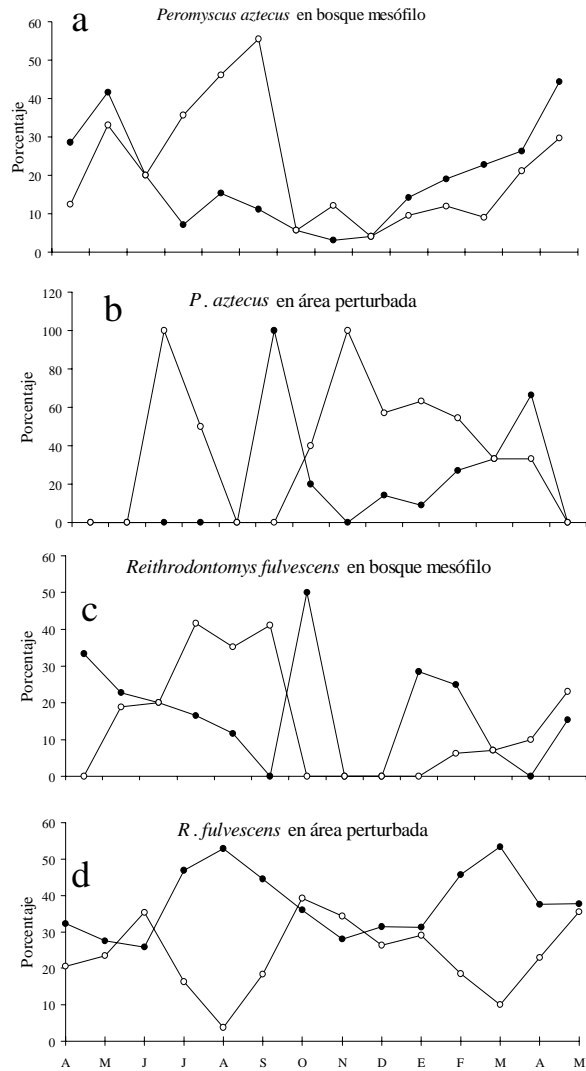


Figura 2. Actividad reproductiva de *Peromyscus aztecus* y *Reithrodontomys fulvescens* reportada a lo largo de 14 meses de muestreo; los círculos abiertos representan a lo machos y los círculos rellenos a las hembras.

los hábitats (Cuadro 2). La dieta de *P. aztecus* en BMM estuvo dominada por dicotiledóneas (93.6%); consumiendo frutos (51.4%), hojas (21.5%) y semillas (20.7%). Los frutos de *Solanum nigricans*, *Dendropanax arboreus*, *Parathesis villosa* fueron las especies dominantes. Las semillas de *Quercus salicifolia* fueron las más consumidas durante la estación seca-fría (35.4 %). La dieta *P. aztecus* en el área perturbada fue dominada por dicotiledóneas (hojas y tallos) y semillas de *Zea diploperennis*, *Lupinus* sp. y *Acacia angustissima*. La dieta de *R. fulvescens* (Cuadro 2) en el bosque mesófilo consistió principalmente de semillas de dicotiledóneas (36.9 %); incrementando el consumo de frutos durante la estación lluviosa y el consumo de insectos en la estación seca-caliente. En el área perturbada consumió principalmente semillas (44.2 %) y hojas de dicotiledóneas (39.4 %), mostrando claras preferencias hacia el consumo de semillas de *A. angustissima*.

La sobreposición de la dieta (Cuadro 3) para las dos especies en el bosque mesófilo y el área perturbada se incrementó durante la estación lluviosa en un 77.6 % y 68.2 %. Los valores más bajos de traslape de la dieta ocurrieron durante la estación seca-caliente con 35.2 % y 25.1 %. Los resultados del análisis de la diversidad (Cuadro 4) muestran que el máximo de diversidad para ambas especies en el bosque mesófilo ocurre en la estación seca-caliente; mientras que en el área perturbada se registra en la época seca-fría. Los valores menores registrados para *P. aztecus* se reportan en la estación seca-fría y lluvias en el bosque mesófilo y el área perturbada respectivamente. Para *R. fulvescens* los menores registros se encontraron en la estación de lluvias y seca-caliente.

Los análisis de contenido nutricional en la dieta (Cuadro 5) de *P. aztecus* y *R. fulvescens* en bosque mesófilo no mostraron diferencias significativas entre estaciones (ANOVA, $F = 0.22$, $P = 0.804$). El menor consumo de proteínas ocurrió en la estación seca-caliente (8.4%), e incrementó en la estación lluviosa (18.5 %); las frutas de dicotiledóneas en bosque mesófilo y las semillas de dicotiledóneas en el área perturbada fueron las categorías que aportaron la mayor cantidad de proteína a la dieta de *P. aztecus*. El consumo de proteínas y fósforo entre hábitats por *R. fulvescens* presentó diferencias significativas (ANOVA, $F = 28.8$, $P < 0.05$), registrando los máximos valores en el área perturbada. El resto de los nutrientes se consumieron en la misma proporción por esta especie en ambos hábitats.

DISCUSIÓN

La ECLJ presenta un variado mosaico de vegetación lo que produce una gran heterogeneidad de hábitats. Las distintas especies utilizan de manera diferente los recursos disponibles, modificando así la organización de la comunidad de pequeños roedores y también la dinámica poblacional de algunas especies.

Cuadro 2. Dieta estacional (%) de *Peromyscus aztecus* y *Reithrodontomys fulvescens* en dos ambientes de la Reserva de la Biosfera Manantlán, Jalisco. Categoría de dieta: D = dicotiledóneas (hojas y tallos); DS = semillas de dicotiledóneas; DF = frutas de dicotiledóneas; M = monocotiledóneas; MS = semillas de monocotiledóneas; I = insectos, N = tamaño de la muestra. Las estaciones fueron seca-caliente (marzo-junio); lluvias (julio-octubre) y seca-fría (noviembre-febrero).

Categoría de dieta	Seca-caliente	Lluvias	Seca-fría	Todas las estaciones
Bosque mesófilo				
<i>Peromyscus aztecus</i>				
D	35.6	21.4	7.6	21.5
DS	9.4	17.2	35.4	20.7
DF	46.8	56.1	51.3	51.4
M	0	3.0	0.4	1.1
I	8.2	2.3	5.3	5.3
N	20	20	20	60
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>				
D	13.7	16.3	25.3	18.4
DS	41	35.4	34.3	36.9
DF	3.9	38.8	28.7	23.8
M	19.5	6.6	9.7	11.9
I	21.9	2.9	2.1	9
N	20	20	20	60
Área perturbada				
<i>Peromyscus aztecus</i>				
D	0	82.5	23.4	35.3
DS	18.7	9.7	32.6	20.3
MS	45.9	5.5	44.1	31.8
M	0	0	0	0
I	35.5	2.3	0	12.6
N	20	20	20	60
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>				
D	57.7	32.1	28.3	39.4
DS	25	52.4	55	44.2
MS	4.3	4.2	7.2	5.2
M	10.8	9.4	6.1	8.7
I	2.2	1.9	3.5	2.5
N	20	20	20	60

Cuadro 3. Porcentaje de sobreposición la dieta de *Peromyscus aztecus* y *Reithrodontomys fulvescens*. Valores basados en los datos del Cuadro 2.

Par de especies	Seca-caliente	Lluvias	Seca-fría	Todas las estaciones
Bosque mesófilo				
<i>Peromyscus-Reithrodontomys</i>	35.2	77.6	46.1	69.3
Área perturbada				
<i>Peromyscus-Reithrodontomys</i>	25.1	68.2	59.1	63.3

En ambientes tropicales las densidades de las poblaciones de roedores fluctúan dependiendo del tipo de hábitat; por ejemplo, se han reportado de 13-29 ind/ha en un bosque de galería de Brasil (Mares y Ernest, 1995), de 11.3-18.9 ind/ha en bosques secos y húmedos de Panamá (Fleming, 1974). En bosques deciduos las densidades son mucho más bajas y oscilan entre 0-5 ind/ha (August, 1983). Los trabajos sobre densidad de población en ambientes templados consignan valores promedio de 24 ind/ha (Chávez, 1993). Las densidades promedio mensual reportadas en este estudio oscilaron de 17 ind/ha en bosque mesófilo de montaña a 22 ind/ha en el área perturbada. Por lo que los valores obtenidos en el presente trabajo se encuentran comprendidos dentro de los intervalos de densidad reportados tanto para ambientes tropicales como templados.

La densidad promedio mensual obtenida para *P. aztecus* en BMM, se mantiene dentro del intervalo de variación encontrado para otras especies del género. *Peromyscus maniculatus* presenta densidades que van de 1.4-42 ind/ha en bosques y pastizales cercanos a la Ciudad de México (Chávez, 1993) y en los bosques de coníferas de EUA y Canadá en donde se han registrado densidades de 5-47 ind/ha (Millar, 1989). *P. gratus* mantiene poblaciones de 20-62 individuos/ha en la Reserva del Pedregal de San Angel (Chávez, 1993).

En un hábitat menos complejo como el área perturbada la densidad de *P. aztecus* fluctuó considerablemente con respecto al bosque mesófilo de montaña. Los patrones generales de la dinámica poblacional de la especie entre hábitats son muy diferentes, encontrándose diferencias significativas en las densidades en los diferentes hábitats. Esto parece indicar que las diferencias en la productividad y la disponibilidad del alimento entre los hábitats afectan la dinámica poblacional.

Reithrodontomys fulvescens fue la especie más abundante en el área perturbada; las fluctuaciones en la densidad de ésta especie en hábitats templados reportadas varían entre 6 ind/ha hasta 28 ind/ha (Kincaid y Cameron, 1982; Spencer y Cameron, 1982). Las densidades poblacionales fluctuaron considerablemente entre

Cuadro 4. Valores de diversidad de dieta (H') y, diversidad máxima entre paréntesis, en dos especies de roedores en la Reserva de la Biósfera Manantlán, Jalisco.

Especie	Seca-caliente	Lluvias	Seca-fría	Todas las estaciones
	H'	H'	H'	H'
Bosque mesófilo				
<i>Peromyscus aztecus</i>	1.15 (1.3)	1.14 (1.6)	1.08 (1.6)	1.2 (1.6)
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	1.41 (1.6)	1.31 (1.6)	1.38 (1.6)	1.49 (1.6)
Área perturbada				
<i>Peromyscus aztecus</i>	1.03 (1.09)	0.63 (1.3)	1.06 (1.9)	1.31 (1.3)
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	1.12 (1.6)	1.13 (1.6)	1.16 (1.6)	1.18 (1.6)

los hábitats mostrando un incremento en la estación lluviosa, coincidiendo con el mayor consumo de semillas de dicotiledóneas en ambos hábitats y frutas de dicotiledóneas en bosque mesófilo. Las oscilaciones en la densidad de población fueron prácticamente similares en ambos hábitats.

Los patrones reproductivos observados en *P. aztecus* (BMM) muestran que la mayor proporción de hembras y machos reproductivos se encontró en agosto, coincidiendo con lo encontrados en el Distrito Federal para miembros del mismo género como *P. gratus* en la Reserva del Pedregal (Chávez, 1993). *R. fulvescens* es una especie que vive en ambientes con características y condiciones muy diversas (Kincaid y Cameron, 1982), teniendo patrones reproductivos que coinciden con la mayor disponibilidad de alimento. La mayor cantidad de hembras reproductivas en ambos hábitats se obtuvo en la estación lluviosa, los machos reproductivos aparecieron abundantemente en la estación lluviosa y seca-fría, obteniéndose en esta última la mayor proporción. La estación reproductiva de la especie está fuertemente influenciada por los cambios en la disponibilidad de alimento que se dan en este tipo de vegetación, ya que las proporciones mayores de individuos reproductivos coinciden con los meses del año donde existe una mayor disponibilidad de plantas verdes y semillas.

El aporte nutrimental de la dieta agrupado en las diferentes categorías fue variable a lo largo de las tres estaciones, esto coincide con lo reportado para *Sigmodon hispidus* en Texas (Randolph, *et al.*, 1991). Las dicotiledóneas (semillas, frutos y hojas) es la categoría dominante en la dieta de *P. aztecus* en bosque mesófilo, donde resalta el consumo de frutos. La dieta de *R. fulvescens* también fue dominada por dicotiledóneas, siendo la categoría dominante las semillas de dicotiledóneas.

Cuadro 5. Estimación (%) del consumo diario de nutrimentos de dos especies de roedores.

Nutrimentos	Bosque mesófilo			Área perturbada		
	Seca-caliente	Lluvias	Seca-fría	Seca-caliente	Lluvias	Seca-fría
<i>Peromyscus aztecus</i>						
Proteína	2.1 ± 0.28	2.8 ± 0.6	2.6 ± 0.5	4.6 ± 0.2	5.3 ± 0.7	5.4 ± 0.7
Lípidos	7.3 ± 3.00	6.9 ± 2.2	7.3 ± 2.1	6.4 ± 1.8	3.6 ± 2.2	5.3 ± 0.7
Fibra	28.6 ± 10.10	33.7 ± 8.6	34.3 ± 10.6	18.2 ± 6.9	21.9 ± 11.5	22.3 ± 5.0
Carbohidratos	53.9 ± 14.80	48.6 ± 11.6	47.2 ± 12.7	58.1 ± 11.5	59.4 ± 17.6	51.1 ± 5.5
Ceniza	8.0 ± 2.50	7.96 ± 1.7	8.7 ± 1.9	13.1 ± 3.4	9.8 ± 5.7	12.6 ± 2.2
Na	0.0 ± 0.00	0.01 ± 0.0	0.01 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0
Mg	0.2 ± 0.07	0.21 ± 0.1	0.29 ± 0.2	0.1 ± 0.02	0.2 ± 0.03	0.12 ± 0.01
P	0.1 ± 0.02	0.15 ± 0.1	0.14 ± 0.03	0.3 ± 0.04	0.3 ± 0.05	0.29 ± 0.05
K	1.1 ± 0.27	1.36 ± 0.3	1.54 ± 0.5	0.9 ± 0.31	1.1 ± 0.6	1.03 ± 0.5
Ca	0.2 ± 0.13	0.29 ± 1.0	0.51 ± 0.3	0.1 ± 0.05	0.2 ± 0.2	0.23 ± 0.19
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>						
Proteína	2.9 ± 0.6	2.3 ± 0.3	2.9 ± 0.7	4.02 ± 0.73	4.09 ± 0.81	4.69 ± 1.17
Lípidos	6.9 ± 1.3	6.9 ± 2.0	7.1 ± 2.1	6.32 ± 0.89	4.47 ± 1.82	6.32 ± 0.59
Fibra	41.5 ± 8.9	34.3 ± 10.0	34.7 ± 9.8	31.45 ± 8.16	29.28 ± 10.73	31.33 ± 7.85
Carbohidratos	40.9 ± 8.7	48.6 ± 12.0	47.5 ± 12.6	46.35 ± 5.91	54.10 ± 13.74	57.0 ± 5.46
Ceniza	7.7 ± 1.1	7.8 ± 1.5	7.8 ± 1.8	11.83 ± 2.45	8.08 ± 3.46	11.98 ± 3.04
Na	0.0 ± 0.0	0.1 ± 0.0	0.01 ± 0.0	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01
Mg	0.3 ± 0.2	0.2 ± 0.1	0.2 ± 0.1	0.15 ± 0.05	0.18 ± 0.03	0.17 ± 0.03
P	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.1	0.13 ± 0.01	0.26 ± 0.04	0.27 ± 0.05	0.26 ± 0.06
K	1.4 ± 0.9	1.3 ± 0.4	1.3 ± 0.3	1.08 ± 0.33	1.09 ± 0.33	0.98 ± 0.28
Ca	0.4 ± 0.4	0.4 ± 0.2	0.4 ± 0.2	0.30 ± 0.19	0.29 ± 0.18	0.24 ± 0.16

Las especies de plantas consumidas por *P. aztecus* en el bosque mesófilo de montaña fueron ricas en proteínas y fibras, la categoría que se encontró con mayor frecuencia y la cual aportó la mayor proporción de nutrimentos a la dieta de esta especie fueron los frutos de dicotiledóneas, seguidas por hojas de dicotiledóneas. Esta misma especie en el área perturbada registró un consumo de proteína alto en la estación húmeda aportando la mayor proporción las hojas de dicotiledóneas.

Los valores encontrados en la dieta de *R. fulvescens* en climas templados reportan un dominio de insectos hasta el 95.1 % en el otoño (Kincaid y Cameron, 1982); con estos datos y los presentados en el presente estudio podemos sugerir que esta especie utiliza los recursos de manera oportunista.

La sobreposición de la dieta no muestra competencia directa por la utilización de los recursos. El valor más alto de traslape se registro en la estación lluviosa, pero

igualmente en esta estación es cuando la disponibilidad de recursos alcanza su nivel más alto, por tal razón la competencia por el recurso en esta estación puede ser baja.

Las concentraciones de proteína en la dieta de *P. aztecus* en el bosque mesófilo de montaña alcanzaron sus valores más altos (2.8%) durante la estación lluviosa donde se registró la mayor actividad reproductiva de hembras (39%), lo que se refleja en una mayor producción de individuos juveniles en los meses posteriores. Este mismo patrón se encontró para la especie en el área perturbada.

Los resultados obtenidos en presente estudio no permiten realizar conclusiones categóricas sobre la influencia que ciertos nutrimentos tienen sobre la biología poblacional de pequeños roedores, debido a que se subestimarían aspectos relevantes como los climáticos. Sin embargo, estos resultados aportan datos para un mejor entendimiento de la dinámica poblacional y la influencia que los roedores tienen sobre su hábitat.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (R. A. Medellín, 4245-N) y la National Science Foundation (G. N. Cameron, INT-9415824). Agradecemos de manera especial a M. Olivo por su asistencia en campo y las revisiones realizadas al manuscrito. A M. Rustek de la Universidad de Houston por su apoyo en laboratorio y al personal del laboratorio de Microbiología de la Facultad de Ciencias (UNAM) por el apoyo brindado durante gran parte del trabajo de laboratorio. Deseamos agradecer ampliamente a C. Ayala, K. Blanco, H. F. Hernández, C. Ibarra, X. López, D. Ruiz, y H. Zarza por su ayuda prestada en el trabajo de campo. Al personal de la Estación Científica Las Joyas y al Instituto Manantlán de la Universidad de Guadalajara por la logística brindada a lo largo del estudio. Agradecemos en especial a J. Ortega y L. Rurik por la revisión crítica que hicieron al manuscrito. De la misma forma queremos agradecer las contribuciones que a este trabajo hiciera E. Benítez.

LITERATURA CITADA

- Abrams, P. 1980. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*, 61:44-49.
- Adler, G. H. 1985. Habitat selection and species interaction: an experimental analysis with small populations. *Oikos*, 45:380-390.
- Allen, S. E. 1989. *Chemical analysis of ecological materials*. Second edition, Blackwell Scientific Publication, Oxford, Inglaterra.
- August, V. P. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammals communities. *Ecology*, 64:1495-1507.

- Brown, H. J. y A. C. Gibson. 1983. Biogeography. C.V. Mosby, St Louis, Missouri, E.U.A.
- Brown, H. J. y J. C. Munger. 1985. Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species and removal. *Ecology*, 66:1545-1563.
- Brown, H. J. y Z. Zeng. 1989. Comparative population ecology of eleven species of rodents in the Chihuahuan desert. *Ecology*, 70:1507-1525.
- Cameron, G. N., J. C. Randolph y P. A. McClure. 1994. Nutritional requirements for reproduction in hispidus cotton rat (*Sigmodon hispidus*). *Resúmenes del Segundo Congreso Nacional de Mastozoología*, AMMAC, Guadalajara, Jalisco.
- Ceballos, G. 1989. *Populations and community ecology of small mammals from tropical deciduous and arroyo forest in western Mexico*. Tesis doctoral, Department of ecology and evolutionary biology. University of Arizona, E.U.A.
- Ceballos, G. 1990. Comparative natural history of small mammals from tropical forest in western Mexico. *Journal of Mammalogy*, 71:263-266.
- Chávez, T. C. 1993. *Dinámica poblacional y uso de hábitat por roedores en un matorral de palo loco (Senecio praecox)*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Cole, F. R., y G. O. Batzli. 1979. Nutrition and population dynamics of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*, in central Illinois. *Journal of Animal Ecology*, 48:455-469.
- Cuevas, G. R. 1994. *Flora de la estación científica las Joyas, Municipio de Autlán, Jalisco, México*. Tesis Maestría, Colegio de posgraduados, Montecillos, Estado de México.
- Delany, M. J. 1974. *The ecology of small mammals*. Edward Arnold. Ltd. London, Inglaterra.
- Fleming, T. H. 1974. The population ecology of two species of Costa Rican heteromid rodents. *Ecology*, 55:493-561.
- Goering, H. K. y J. Van Soest. 1970. *Forage fiber analyses*. United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service. Agriculture Handbook, 379:1-20.
- Hutchinson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*, 29:151-154.
- Joule, J. y D. L. Jamerson. 1972. Experimental manipulation of population density in three sympatric rodents. *Ecology*, 53:653-660.
- Kincaid, B. W. y G. N. Cameron. 1982. Dietary variation in three sympatric on Texas Coastal Prairie. *Journal of Mammalogy*, 63:668-672.
- Kitchigs, T. J y D. J. Levy. 1981. Habitat patterns in small community. *Journal of Mammalogy*, 62:814-820.
- Krebs, C. J. 1991. *Small mammals programs for mark-recapture data analysis*. University of British Columbia, Canadá.
- Lindroth, R. L. y G. O. Batzli. 1984. Plant phenolics as chemical defenses: effects of natural phenolics on survival and growth of prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Journal of Chemical Ecology*, 10:229-244.
- Lomnicki, A. 1980. Regulation of population density due to individual difference and patchy environments. *Oikos*, 35:185-193.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. Princeton University Press. New Jersey, E.U.A.

- 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*, 76:750-768.
- Mattson, W. J. Jr. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 11:119-161.
- Maynard, L. A., J. K. Loosli, H. F. Hintz, y R. G. Warner. 1979. *Animal nutrition*. McGraw Hill Book Company, New York, E.U.A.
- Medellín, R. A. 1992. *Community ecology and conservation of mammals in mayan tropical rainforest and abandoned agricultural fields*. Tesis Doctoral. University of Florida, Gainesville, E.U.A.
- Medellín, R. A. y K. H. Redford. 1992. The role of mammals in neotropical forest-savanna boundaries. Pp 519-548, en: *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries* (P. Furley, J. Ratter, and J. Proctor, eds). Chapman & Hall, London, Inglaterra.
- Millar, J. S. 1989. Reproduction and development. Pp 169-232, en: *Advances in the study of Peromyscus (Rodentia)* (G. L. Kikland Jr. y J. N. Layne, eds). Texas Tech. University Press. Lubbock, Texas.
- Randolph, J. C., G. N. Cameron y J. A. Wrazen. 1991. Dietary choice of a generalist grassland herbivore *Sigmodon hispidus*. *Journal of Mammalogy*, 72:300-313.
- Randolph, J. C., G. N. Cameron y P. A. McClure. 1995. Nutritional requirements for reproduction in the hispid cotton rat, *Sigmodon hispidus*. *Journal of Mammalogy*, 76:1113-1126.
- Rosenzweig, M. L. y J. Winakurt. 1969. Population ecology of desert rodent communities: habitat and environmental complexity. *Ecology*, 50:558-572.
- Schoener, T. W. 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51:408-418.
- Spencer, S. R. y G. N. Cameron. 1982. *Reithrodontomys fulvescens*. *Mammalian species*, 174:1-7.
- Stewart, R. M. 1967. Analysis of plant epidermis in faces: a technique for studying the food preferences of grazing herbivores. *Ecology*, 4:83-111.
- Thompson, S. D. 1982. Microhabitat utilization and foraging behavior of bipedal and quadrupedal heteromyid rodent. *Ecology*, 63:1303-1312.
- 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.