Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 90: 77-91 (2003)

ÁREA DE ACTIVIDAD, MOVIMIENTO Y ORGANIZACIÓN SOCIAL DE *HETEROMYS GAUMERI* ALLEN Y CHAPMAN, 1897 (RODENTIA: HETEROMYIDAE) EN UNA SELVA MEDIANA SUBCADUCIFOLIA DE YUCATÁN, MÉXICO

S. F. HERNÁNDEZ BETANCOURT[1], R. LÓPEZ-WILCHIS[2], J. A. CIMÉ POOL[1] y S. MEDINA PERALTA[1,3]

[1]Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán. Km. 15.5 Carretera Mérida Xmatkuil C.P. 97000 Mérida, Yucatán, MÉXICO
hbetanc@tunku.uady.mx jacime@hotmail.com
[2]Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Apdo, Postal 55-535 México 09340. D.F. MÉXICO. rlw@xanum.uam.mx
[3]Facultad de Matemáticas, Universidad Autónoma de Yucatán. Calle 8 X 21 s/n Col. María Luisa C.P. 97199 Mérida, Yucatán, MÉXICO. mperalta@tunku.uady.mx

RESUMEN

Se documentó la dinámica del Area de Actividad (AA) y el comportamiento social de *Heteromys gaumeri* en una selva mediana subcaducifolia al sur de Yucatán. Se usó el método de captura-recaptura durante cuatro noches por mes de enero de 2000 a diciembre de 2001. El 34% (n=174) de la población total fue residente, 49% fueron machos y 51% hembras. Las hembras presentaron mayor permanencia que los machos ($p<0.05$). En ambos sexos las AA y las distancias máximas recorridas (DMR) de los adultos fueron mayores que las de los inmaduros ($p<0.05$) y la estacionalidad no las afectó. Las hembras reproductivas (gestantes y postlactantes) presentaron menores AA y DMR que las no reproductivas ($p<0.05$), mostrando un comportamiento territorial. La sobreposición de las AA fue baja para ambos sexos y estados reproductivos. En lluvias los machos adultos tuvieron una mayor sobreposición que las hembras ($p<0.05$). Los resultados obtenidos sugieren que *H. gaumeri* es una especie social, con un sistema de parejas promiscuo.
Palabras clave: Area de actividad, *Heteromys gaumeri*, selva mediana subcaducifolia, Yucatán, México.

ABSTRACT

The purpouse of this study was to examinate the dynamics of Home Range (HR) and the social behaviour of *Heteromy sgaumeri* in the semidesiduos tropical forest of the south of Yucatan. We used the mark-and-release technique during four nights per month, from January 2000 to December 2001. Thirty four percent (n=174) of the total population was resident being 49% males and 51% females. The females had longer residence than the males ($p<0.05$). For both sexes home range (HR) and maximum distance moved (MDM) ($p<0.05$) were higher for adults than for yuongs, seasonality did not affect them ($p>0.05$). Reproductive females were territorial and had lower HR and MDM than no reproductive females ($p<0.05$). Males and females had similar HR ($p>0.05$), males did not show territoriality. The total overlapping of HR was low for both sexes and both reproductive conditions. In the rain season reproductive males had a higher overlapping percentage than that of reproductive females ($p<0.05$). The results suggest that *H. gaumeri* is a social species with a promiscuous mate system.
Key Words: Home range, *Heteromys gaumeri*, semidesiduos tropical forest, Yucatan, Mexico.

INTRODUCCIÓN

Heteromys gaumeri es una especie monotípica de la familia Heteromyidae, endémica de la provincia biogeográfica denominada Península de Yucatán. Solo se conoce su distribución (Dowler & Engstrom 1988, Emmons & Feer 1990, Hall 1981, Jones *et al*. 1974, Reid 1997, Schmidly *et al*. 1993), la descripción general de su biología (Schmidt *et al*. 1989), sus relaciones filogenéticas con el género *Liomys* y con *H. desmarestianus* (Engstrom *et al*. 1987) y su posición como reservorio de *Leishmania* sp. (Chablé-Santos *et al*. 1995).

El estudio de las Areas de Actividad (AA) ofrece información valiosa acerca de la utilización del espacio en un área determinada, del tipo de organización social, de la competencia entre organismos de una misma especie y sobre especies que comparten el mismo hábitat (Moorcroft *et al*. 1999, Erling *et al*. 1990). Las AA pueden cambiar en forma estacional, de acuerdo a la disponibilidad de recursos y al comportamiento reproductivo (Eisemberg 1963, Fleming 1974b, Gehrt & Fritzell 1997). La investigación sobre el uso del espacio por pequeños roedores ha generado algunas hipótesis que abordan aspectos como calidad del hábitat, disponibilidad de recursos, cantidad y calidad del alimento, depredación y comportamiento social y reproductivo. En hábitats conservados los espacios vitales tienden a ser menores (Braun 1985, Boitani *et al*. 1994). El tamaño del AA dependerá de los recursos que necesita el individuo y de la distribución de estos en el ambiente, por lo tanto individuos de especies que requieren grandes cantidades de alimento podrían tener mayores AA que los que requieran de menos (Fleming 1979, Pough *et al*. 1999, Hanski *et al*. 2001). La distribución de las hembras regulará el AA de los machos, los refugios y la disponibilidad de alimento, regulará el tamaño de AA de las hembras (Flowerdew 1987, Bond & Wolf 1999). La cantidad y calidad del alimento, tienen una fuerte influencia en la fluctuación de la densidad poblacional de los individuos y por lo tanto afectan sus espacios vitales. Estos factores están fuertemente ligados a cambios climáticos (lluvia) y a la calidad del suelo. (Madison 1985, Wolff 1985, Taitt & Krebs 1985). Se considera que los individuos con grandes AA son más vulnerables a la depredación (Bond & Wolf 1999, Hanski *et al*. 2001). Existe la posibilidad de que los animales puedan regular o aumentar sus AA por comportamiento territorial en respuesta a su comportamiento fenotípico (Taitt & Krebs 1985). Se ha considerado que la mayor adecuación de las hembras de los mamíferos se presenta al lograr la mayor sobrevivencia de las crías a través de cuidados maternos, para lo cual estas buscan lugares seguros y con disponibilidad de alimento, mientras que la de los machos se refleja en el mayor número de apareamientos con hembras, lo cual trae como consecuencia una mayor exposición a la depredación (Bond & Wolff 1999, Emlen & Oring 1977, Flowerdew 1987, Ostfeld 1985).

Heteromys y *Liomys* son heterómidos tropicales que viven en selvas secas y húmedas con ambientes heterogéneos. Investigaciones realizadas, han descrito que sus poblaciones fluctúan de acuerdo a la productividad que en ellas se presente y esta está en relación directa con los cambios climáticos. (Eisenberg 1963, Fleming 1979, 1974a,b, Briones 1991,

Sánchez-Cordero 1993, Sánchez-Cordero & Fleming 1993). En cuanto a la dinámica del AA y el comportamiento social los estudios son escasos (Eisemberg 1963, Fleming 1974b, Quintero & Sánchez-Cordero 1989).

El objetivo de este trabajo fue examinar la dinámica del AA y el comportamiento social de *H. gaumeri* en la selva mediana subcaducifolia del sur de Yucatán. Evaluando si el comportamiento social de esta especie es regulado por la estacionalidad de la selva, como lo postularon Eisemberg (1963) y Fleming (1974b) para *H. desmarestianus, H. anomalus, Liomys pictus* y *L. salvini*, en las selvas alta perenifolia y baja caducifola de los trópicos de Centro América.

MATERIAL Y MÉTODOS

Area de estudio

El estudio se realizó en el Rancho Hobonil del municipio de Tzucacab, Yucatán ubicado a 20°00'06" N y 89°02'30" W. El clima es subhúmedo Aw_1, (X') AwO (X') con lluvias en verano y larga temporada de secas. La precipitación puede ocurrir durante cualquier época del año. El promedio anual de precipitación fluctúa de 800 a 1200 mm, siendo los meses de junio a septiembre donde se presenta el período máximo de lluvias, aunque estas principian en mayo y disminuyen en octubre, el período seco se presenta de noviembre a abril, siendo los meses más secos enero, febrero y marzo. La temperatura corresponde a las consideradas como cálida, con un promedio durante el mes de mayo de 26°C y una fluctuación anual entre 22 y 26°C (Duch 1988, INEGI 1989, INEGI 1992).

El suelo de esta selva es pedregoso con un gran número de pequeñas cuevas y oquedades, que sirven como refugios o madrigueras a algunas especies de mamíferos pequeños.

La vegetación está constituida por una selva mediana subcaducifolia, con elementos de selva mediana subperennifolia, esta se considera un tipo de vegetación transicional entre la selva baja caducifolia del Noroeste de Yucatán y las selvas perennifolias del Sur de la Península. (Flores & Espejel 1994, INEGI 1992, Rzedowski 1987). La comunidad vegetal es densa y cerrada con árboles de 15 a 40 m de alto, con dosel y diámetro entre 20 y 80 cm. Las especies dominantes para el área de estudio son: *Acacia gaumeri, Amphea trilobata, Bursera simaruba, Croton glabelus, Diospyros verae-crucis, Diospyros cuneata, Leucaena leucocephala, Licaria peckii, Lonchocarpus xuul, Lysiloma latisiliquum, Piscidia piscipula, Randia gaumeri, Sabal yapa,* y *Vitex gaumeri,* entre otras.

Trabajo de campo

Se realizaron visitas mensuales de enero de 2000 a diciembre de 2001. El área de estudio comprendió dos cuadrantes de 25 600 m^2 cada uno (20°01'14" N, 89°02'15" W y 20°00'55" N, 89°02'25" W). En cada cuadrante se colocaron 81 trampas tipo Sherman (8x9x23 cm) en nueve columnas y nueve filas, separadas por 20 m cada una cebadas con

semillas de girasol. Se empleó el método de captura recaptura (Krebs 1985). Cada individuo capturado se marcó por ectomización de falanges (DeBlase & Martin 1974) y se registró: posición de la trampa, peso, sexo, condición reproductiva y características del pelaje para cada individuo. Se establecieron tres categorías de edad: joven, subadulto y adulto. Los machos adultos reproductivos se caracterizaron por presentar testículos escrotados, sacos epididimales alargados, peso entre 52 y 90g y pelaje completo. Los subadultos por tener testículos inguinales o escrotados, sin sacos epididmales evidentes, peso entre 41 y 52 g, y con pelaje incompleto en las extremidades. En los jóvenes los testículos fueron inguinales, pesaron ente 29 y 41 g, el pelaje fue suave e incompleto en el dorso, extremidades y vientre. Las hembras adultas, con pesos entre 48 y 63 g y con pelaje completo, se consideraron como receptivas (vulva abierta o hinchada), gestantes (con embriones), lactantes y poslactantes (glándulas mamarias activas). Las subadultas presentaron vulva cerrada y glándulas mamarias inactivas, pesos entre los 38 y 47 g. Las jóvenes pesaron entre 26 y 37 g. El pelaje se presentó igual que en los machos. Después de haber tomado los datos, cada individuo se liberó en su sitio de captura.

Análisis de datos

Para ambos sexos se consideraron inmaduros los subadultos y jóvenes. El tamaño de la población se estimó por medio de método de enumeración directa que considera el número mínimo de individuos vivos (NMIV) (Krebs 1966). Para describir las AA y las DMR se seleccionaron los residentes, que fueron aquellos individuos que se recapturaron entre tres y 19 ocasiones durante los 24 meses de estudio, (Fleming 1974a, Sánchez-Cordero 1993). El AA se obtuvo usando el método de polígonos convexos (Anderson 1982) utilizando para calcularlo el programa McPaal V.1.1. Se empleó el cálculo de la distancia máxima recorrida (DMR) (Fleming 1974b, Jonsson *et al*. 2000, Quintero & Sánchez-Cordero 1989), para complementar la información sobre el movimiento de esta especie. La DMR 1 se consideró como el promedio de desplazamiento lineal más largo entre dos estaciones de trampeo recorrido por un individuo residente, dentro de un mismo período de captura. La DMR 2 fue el promedio de desplazamiento entre dos estaciones de trampeo, entre dos meses consecutivos de captura.

Para obtener la sobreposición de las AA se consideró como 100% el AA (m^2) de un primer individuo, sobre esta se calcularon las porciones del AA sobrepuestas de otro u otros individuos y se sacó la proporción (Chambers *et al*. 2000).

El análisis de las AA, las DMR 1 y 2 y la sobreposición, se calcularon para sexos, edades y por épocas. Los análisis por épocas se realizaron calculando las AA y los movimientos para secas y lluvias en forma independiente, sin considerar aquellos individuos presentes en las dos épocas.

Análisis estadístico

Se aplicó el análisis de varianza (ANOVA) de dos vías (Zar 1999), para analizar si existió un efecto significativo del factor edad (adultos e inmaduros) y del factor sexo (machos y

hembras) utilizando como variables de respuesta: (1) Area de actividad total (2) DMR 1, (3) DMR 2 y (4) sobreposición. Con excepción de la sobreposición los datos se transformaron por medio de la raíz cuadrada, para cumplir los supuestos de normalidad y homocedasticidad. En caso de diferencias significativas se utilizó la comparación múltiple de diferencia mínima significativa. Para determinar si la proporción de sexos difería de 1:1 se utilizó la X^2 (Zar 1999).

Cuando no se cumplió el supuesto de normalidad, se aplicó la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney (Mendenhall *et al*. 1994, Zar 1999), para determinar diferencias entre la permanencia de hembras y machos, tamaño total de AA de hembras reproductivas y no reproductivas, tamaño de AA de hembras adultas e inmaduras y DMR 1 y DMR 2 para sexo, edad y condición reproductiva por época.

Se utilizó el coeficiente de correlación por rangos de Spearman para medir el grado de asociación lineal entre el peso y el área de actividad total, para ambos sexos (Mendenhall *et al*. 1994). En todas las pruebas se utilizó un nivel de significación de a= 0.05.

RESULTADOS

Datos de captura y poblacionales

Considerando los dos cuadrantes se capturaron un total de 519 individuos, mediante un esfuerzo de captura de 15 552 noches trampa. El total de recapturas fue de 1499 individuos. Las recapturas fluctuaron mensualmente entre 0 y 42 individuos que constituyeron entre el 0-87% de la captura total, siendo el promedio general 55% (d.e. 25.124). La media total de recapturas por individuo fue de 1.53 (d.e. 0.22) y el promedio de eficiencia de captura de 0.187 (d.e. 0.081). Las máximas recapturas se presentaron entre agosto y diciembre de 2001 en que los organismos recapturados constituyeron del 75 al 87% de las capturas totales (n=41-59individuos).

La densidad poblacional durante el estudio fluctuó entre 1 y 29 ind/ha (Fig. 1), y tuvo un promedio de 15 ind/ha (d.e. 8.51). La proporción de sexos para la muestra (n=134) con que se trabajaron las AA no fue diferente de 1:1 (X^2=0.1194, p>0.05, g.l.=1).

Durante los 24 meses de muestreo se presentaron hembras y machos reproductores, con las máximas densidades de agosto a diciembre del 2001. El mayor número de hembras reproductivas (receptivas, gestantes y postlactantes) se presentó de diciembre de 2000 a mayo del 2001 y en diciembre de 2001, coincidiendo con los períodos de secas.

Permanencias

Durante el estudio 134 (29%) individuos de *H. gaumeri*, fueron residentes sexualmente maduros de estos 51% fueron machos (n=69) y el 49% hembras (n=65). La permanencia promedio de los machos fue de 7 meses (d.e. 3.47). El 49% de los machos permaneció por 7 meses o más. Los períodos sin captura más frecuentes para los individuos fueron de uno a tres meses. El 90% de los machos se recapturaron en los mismos sitios de 2 a 3 meses

seguidos. La permanencia promedio de las hembras fue de 8 meses (d.e. 3.57), aunque un 48% de la muestra permaneció de 9 a mas meses. La permanencia máxima fue de 19 meses para ambos sexos. El 43% de las hembras no tuvo interrupción entre sus períodos de recaptura. La mayor frecuencia de períodos en que no se recapturaron fue de uno a tres meses. El 30% de las hembras se recapturaron en los mismos sitios de 4 a 9 meses seguidos. Se presentaron diferencias significativas entre la permanencia de los adultos para ambos sexos (U=1710.0, p=0.008671).

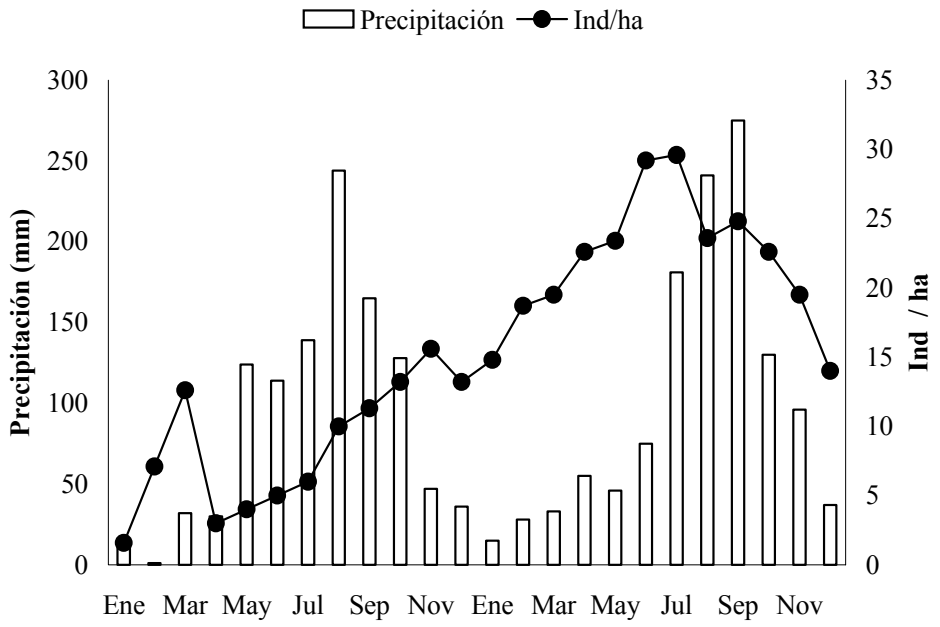


Figura 1
Precipitación pluvial y densidad poblacional de *Heteromys gaumeri* en una selva mediana subcaducifolia, de enero de 2000 a diciembre de 2001.

Áreas de Actividad

Las AA totales (m^2) calculadas para los machos y hembras adultos e inmaduros en la selva mediana subcaducifolia se presentan en el Cuadro 1. La prueba de ANOVA no determinó un efecto significativo de la interacción (sexo y edad) ($F_{1,163}$=0.75, p>0.05), ni del efecto principal sexo ($F_{1,163}$=1.71, p>0.05), pero sí de la edad ($F_{1,163}$=15.55, p=0.0001). Se compararon también las AA totales de las hembras reproductivas y no reproductivas, encontrándose diferencias significativas(U=685.5, p=0.0056).

Cuadro 1
Áreas de actividad AA (m^2) de *Heteromys gaumeri* en la selva mediana subcaducifolia.

Edad	Sexo	AA Total		Secas		Lluvias	
		Prom ± d.e	n	Prom ± d.e	n	Prom ± d.e	n
Adulto	M	826 ± 630.3[a]	69	909 ± 1257	21	823.8 ± 816	43
	H	805 ± 484.9[b]	65	436.5 ± 304	41	463.1 ± 263.4[d]	14
	H re	471 ± 152[c]	20	---	--	---	--
	H no re	820 ± 501[c]	45	---	--	---	--
Inmaduro	M	431 ± 235.8[a]	15	---	--	---	--
	H	640 ± 472.5[b]	23	440 ± 537	6	383 ± 404[d]	13

a, b, c, d = Diferencias significativas. Prom. Promedio. d.e.= desviación estandar. M=Machos. H=Hembras. re= Reproductivas. no re= No reproductivas.

El análisis estacional de las AA se muestra en el Cuadro 1. Se compararon los tamaños de AA (m^2) alcanzados por los machos y hembras adultos durante las épocas de lluvias y secas. No se presentaron diferencias significativas entre las AA de machos y hembras adultas en ninguna de las dos épocas (secas $U=373.0$, $p>0.05$; lluvias $U=644.5$, $p>0.05$), aunque el promedio de las AA de las hembras fue menor que el de los machos. También se compararon los tamaños de AA entre las hembras adultas e inmaduras durante la época de lluvias. Las AA de las hembras adultas fueron significativas mayores que las de las hembras inmaduras durante esta época ($U=141.5$, $p=0.0189$).

Peso corporal y Área de actividad

Los pesos de los machos y hembras adultas no presentaron correlación positiva con el tamaño de las AA (machos $r_s=0.0460$, $p>0.05$; hembras $r_s=0.0496$, $p>0.05$). El promedio de peso de los machos fue de 64.96 g (d.e. 8.54), y fluctuaron entre 52 y 90 g. Eliminando los pesos de hembras preñadas, el peso promedio de estas fue de 55.13 g (d.e. 3.92) y fluctuaron entre 48 y 63 g.

Distancia Máxima Recorrida durante el mismo período de captura (DMR 1)

Para este análisis se usó una muestra de 157 individuos que corresponde al 30 % de la población total cuya proporción de sexos no fue diferente de 1:1 ($X^2=0.6329$, $p>0.05$). Los resultados se presentan en el Cuadro 2. Se compararon los recorridos entre ambos sexos y edades. La prueba de ANOVA no determinó un efecto significativo de la interacción (sexo y edad) ($F_{1,137}=1.09$, $p>0.05$), ni del sexo ($F_{1,137}=1.32$, $p>0.05$), pero sí de la edad ($F_{1,137}=8.40$, $p=0.0044$). Se compararon también los recorridos entre las hembras reproductivas (con vulva abierta, gestantes y postlactantes), con los de las no reproductivas, encontrándose que las reproductivas recorren menores distancias ($U=333.0$, $p=0.0003$), Cuadro 2.

Al comparar las DMR 1 entre sexos y edades, por épocas, no se encontraron diferencias significativas entre adultos (secas $U=680.5$, $p>0.05$; lluvias $U=583.0$, $p>0.05$) e inmaduros (secas $U=9.0$, $p>0.05$; lluvias $U=108.5$, $p>0.05$), ni entre los recorridos de las hembras

reproductivas y no reproductivas (secas U=301.0, p>0.05; lluvias U=329.0, p>0.05) Cuadro 2.

Cuadro 2

Distancias máximas recorridas en un mismo período de muestreo DMR 1 (m) por *Heteromys gaumeri* en la selva mediana subcaducifolia.

Edad	Sexo/ Cond.Re	Total Prom ± d.e	n	Secas Prom ± d.e	n	Lluvias Prom ± d.e	n
Adultos	M	47.2 ± 27.4[a]	54	36.9 ± 27.6	30	36.1 ± 14.4	40
	H	45.0 ± 23.1[b]	68	30.4 ± 13.2	49	30.0 ± 10.2	36
	H re	26.5 ± 11.7[c]	31	32.4 ± 15.4	27	27.5 ± 10.6	21
	H no re	43.0 ± 24.6[c]	37	29.1 ± 12.9	25	30.9 ± 17.2	30
Inmaduros	M	35.2 ± 23.2[a]	19	39.5 ± 28.2	9	26.0 ± 10.2	15
	H	35.8 ± 19.5[b]	16	24.0 ± 4.6	5	32.7 ± 13.0	11

a, b, c = Diferencias significativas. Prom. Promedio. d.e.= desviación estandar. M=Machos. H=Hembras. re= Reproductivas. no re=No reproductivas.

Distancia Máxima Recorrida entre dos meses consecutivos de captura (DMR 2)

Se trabajó con una muestra de 181 individuos (35% de la población total) cuya proporción de sexos no fue diferente de 1:1 (X^2=1.59, p>0.05). Se compararon los recorridos (DMR 2) realizados por adultos e inmaduros de ambos sexos (Cuadro 3). La prueba de ANOVA determinó un efecto significativo de la interacción (sexo y edad) ($F_{1,177}$=13.82, p=0.0003), pero no de los efectos principales (sexo $F_{1,177}$=0.42, p>0.05; edad $F_{1,177}$=3.09, p>0.05). La prueba de comparación múltiple de diferencia mínima significativa determinó que los machos adultos recorren una mayor distancia que los inmaduros (p<0.05) y entre las hembras esto no sucedió (p>0.05), Cuadro 3. La comparación de los desplazamientos, realizados por las hembras reproductivas y no reproductivas no presentó diferencias significativas (U=411.5, p>0.05).

Cuadro 3

Distancias máximas recorridas entre dos períodos de muestreo DMR 2 (m) por *Heteromys gaumeri* en la selva mediana subcaducifolia.

Edad	Sexo/ Cond.Re	Total Prom ± d.e	n	Secas Prom ± d.e	n	Lluvias Prom ± d.e	n
Adultos	M	51.8 ± 28.9[a]	50	49.9 ± 27.3[b]	28	37.9 ± 16.2[c]	32
	H	36.5 ± 21.2	59	31.9 ± 13.1[b]	38	27.6 ± 15.2[c]	32
	H re	36.5 ± 18.5	26	38.8 ± 14.1	16	27.3 ± 13.3	15
	H no re	34.9 ± 19.8	33	30.5 ± 12.5	21	27.1 ±16.5	19
Inmaduros	M	31.2 ± 14.8[a]	32	32.4 ± 17.8	11	31.9 ± 14.8	32
	H	40.6 ± 17.0	40	38.5 ± 16.1	21	38.9 ± 17.5	21

a, b, c =Diferencias significativas, Prom. Promedio. d.e.= desviación estandar. M=Machos. H=Hembras. re= Reproductivas. no re=No reproductivas.

Se compararon los recorridos entre épocas, individuos adultos e inmaduros de ambos sexos y entre las hembras reproductivas y no reproductivas (Cuadro 3). Fue significativo que para ambas épocas los machos recorrieron distancias mayores que las hembras (secas U=298.0, p=0.0008; lluvias U=322.0, p=0.0025). Entre los individuos inmaduros no se presentaron diferencias significativas ni entre sexos ni entre épocas (secas U=137.5, p>0.05; lluvias U=405.5, p>0.05). Ni tampoco entre las hembras reproductivas y las no reproductivas en ninguna de las dos épocas (secas U=161.5, p>0.05; lluvias U=135.0, p>0.05).

Sobreposición de las áreas de actividad

La sobreposición de las AA se trabajó con una muestra de 160 animales (31% de la población total) cuya proporción de sexos no fue diferente de 1:1 (X^2=0.588, p>0.05). Se comparó la sobreposición entre sexos y edades (Cuadro 4). En general esta fue baja. La prueba de ANOVA no determinó diferencias significativas en la sobreposición de las AA para sexos y edades ni para su interacción (sexo $F_{1,166}$=0.06, p>0.05; edad $F_{1,166}$=0.05; p>0.05; sexo por edad $F_{1,166}$=0.17, p>0.05).

El porcentaje de sobreposición estacional de las AA también fue bajo. Se comparó entre hembras y machos adultos. En la época de secas, no presentaron diferencias significativas entre los sexos, en contraste con la época de lluvias en la que la sobreposición del AA de los machos fue significativamente mayor que la de las hembras (secas U=345.0, p>0.05; lluvias U=533.0; p=0.0007), Cuadro 4.

Cuadro 4

Sobreposición (%) de las Areas de actividad de *Heteromys gaumeri* en la selva mediana subcaducifolia.

Edad	Sexo	Total		Secas		Lluvias	
		Prom ± d.e	n	Prom ± d.e	n	Prom ± d.e	n
Adulto	M	32.2 ± 38.1	65	10.6 ± 19.1	22	25.5 ± 27.3[a]	48
	H	39.4 ± 35.5	65	6.08 ± 17.2	40	9.47 ± 18.7[a]	36
Inmaduro	M	42.6 ± 38.8	15	---	--	---	--
	H	38.2 ± 34.6	25	---	--	---	--

a= Diferencias significativas. Prom. Promedio. d.e.= desviación estandar. M=Machos. H=Hembras.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las densidades encontradas para *H. gaumeri* son congruentes con las descritas para *H. desmarestianus* en la selva alta perennifolia de Monte Verde (3 a 25 ind/ha) y La Selva, Costa Rica (7 a 18 ind/ha), (Anderson 1982, Fleming 1974a), en donde tampoco se presentó una estacionalidad marcada.

La reproducción parece no tener un patrón definido, ya que durante todo el estudio se capturaron adultos reproductores y jóvenes durante 22 meses, sin embargo la mayor

cantidad de hembras gestantes y postlactantes se presentó durante la época de secas. Probablemente la continua presencia de reproductores en esta selva refleja la alta productividad de frutos y semillas, ya que durante el estudio se registraron 48 especies de árboles y hierbas que produjeron frutos y por lo menos 12 especies lo hicieron de 6 a 12 meses. Así mismo se registraron 50 especies de semillas en los abazones o dentro de las trampas en que se capturó *H. gaumeri*. La estacionalidad poco marcada en la reproducción se ha observado también en *H. desmarestianus* en la selva húmeda de Costa Rica (Fleming 1974a) y de Los Tuxtlas (Sánchez-Cordero 1993), aunque en esta última localidad se observó que se incrementó durante el período de mayor producción de frutos y semillas.

Las diferencias entre las permanencias de los machos y hembras de *H. gaumeri* se pueden interpretar considerando las hipótesis de uso diferencial espacial entre sexos (Emlen & Oring 1977, Flowerdew 1987, Ostfeld 1985-1990). Las hembras tuvieron las mayores permanencias, fueron recapturadas con mayor frecuencia (4-9 meses seguidos) en sitios de sus AA, lo cual pudo deberse a que los refugios en la zona de estudio son abundantes por la gran cantidad de oquedades en las rocas del suelo y a que de acuerdo al comportamiento de almacenaje de semillas que tiene esta especie el alimento haya sido suficiente para poder realizar su sobrevivencia así como la crianza de los jóvenes. En contraste los machos tuvieron menores permanencias, mayores intervalos entre recapturas y menor frecuencia de recapturas (2-3 meses seguidos) en sitios de sus AA, lo cual pudo deberse a que éstos al buscar hembras para aparearse hayan sido depredados o hayan invertido mayor tiempo en su búsqueda o bien a que hayan realizado excursiones lejos de sus AA, como se ha documentado para heterómidos del desierto (Maza *et al*. 1973). Hubo dos machos que fueron recapturados después de 12 y 13 meses respectivamente, en contraste sólo dos hembras se recapturaron después de cinco meses. El patrón de permanencia de *H. gaumeri* encontrado en esta selva es similar al descrito para *H. desmarestianus* en Los Tuxtlas y para *L. pictus* en Chamela, Jalisco (Romero 1993, Sánchez-Cordero, 1993).

El tamaño total de las AA de *H. gaumeri* no difirió entre los adultos de ambos sexos, ni tampoco estacionalmente, sin embargo el análisis entre épocas mostró una tendencia a que las AA de los machos fueran mayores, aunque el estadístico no lo reflejó, esto podría explicar las menores permanencias de los machos debido a las causas señaladas antes, lo cual se ha descrito para los machos de otros ratones (Bond & Wolff, 1999, Hanski *et al*. 2001, Kitchen *et al*. 2000).

Las hembras reproductivas presentaron menores AA que las no reproductivas. Esto probablemente se deba a los recursos disponibles en el hábitat (refugio y alimento), como lo señala la hipótesis de disponibilidad espacial de recursos (Taitt & Krebs 1985, Fleming 1979, Hanski *et al*. 2001) lo cual lleva al éxito reproductivo a las hembras permitiéndoles establecer territorios y explotarlos sin necesidad de desplazarse grandes distancias como sucede en otros roedores incluyendo algunos heterómidos (Adler & Beatty 1997, Ostfeld 1985, Reichman & Price 1993, Turchin & Batzli, 2001).

Durante el estudio la relación de sexos de *H. gaumeri* permaneció 1:1, por lo que puede esperarse que el acceso a parejas se haya logrado sin realizar grandes desplazamientos,

sólo dos machos (4200, 5600 m^2) y una hembra (3400 m^2) alcanzaron valores extremos. Para *H. desmarestianus* se encontraron AA similares para ambos sexos en la selva húmeda de Monte Verde (Anderson 1982) pero en La Selva, y Los Tuxtlas, los machos presentaron mayores AA que las hembras (Fleming 1974b, Quintero & Sánchez-Cordero 1989). En este estudio las hembras reproductivas, tuvieron AA pequeñas lo mismo que las de *H. desmarestianus* en los Tuxtlas (Quintero & Sánchez-Cordero 1989) esto sugiere una territorialidad marcada así como una defensa activa durante la época reproductiva como lo señaló Fleming (1974b) para las hembras de *Liomys*. Durante este estudio se realizaron pruebas no estructuradas de enfrentamiento entre hembras gestantes y no reproductivas y las primeras tuvieron un comportamiento agresivo y repulsivo con respecto a las otras.

Las AA de los inmaduros fueron menores que las de los adultos debido probablemente a que no habían alcanzado su desarrollo reproductivo y aun se encontraban cerca del área donde se estableció la camada, lo que puede implicar una búsqueda tardía de AA definitivas y por otro lado la baja competencia con los adultos. Intrasexualmente no presentaron diferencias. Durante el estudio se pudieron seguir dos machos y tres hembras que en su etapa juvenil ocuparon AA de 200 a 400 m^2, como subadultos se desplazaron entre 30 y 60 m de sus sitios originales, para establecer sus AA definitivas de 400 a 800 m^2, este comportamiento se ha descrito para microtínidos (Ostfeld & Klostermn 1990), para *H. desmarestianus* (Quintero Sánchez-Cordero 1989) y para *L. salvini* (Fleming 1974a). Las AA no se vieron modificadas por la estacionalidad, debido a que esta no fue drástica en la zona de estudio.

Entre los adultos de ambos sexos de no se presentó correlación entre el peso y las AA como se ha descrito para muchos mamíferos y en pequeños roedores. Los individuos de mayor peso tienen mayores requerimientos energéticos y por lo tanto deben recorrer áreas más grandes para satisfacer sus necesidades (Geffen *et al*. 1992, Gehrt & Fritzell 1997), esta premisa no se cumplió, probablemente debido a que intra e intersexualmente el peso no presenta grandes variaciones y aparentemente hay suficientes recursos alimenticios. Esta misma relación se encontró en *H. desmarestianus* en selva alta (Quintero & Sánchez-Cordero 1989) y tampoco se presentó correlación entre estas dos variables en cuatro especies de heterómidos del desierto (Maza *et al*. 1973).

Los desplazamientos más frecuentes se presentaron entre los 20 y 40 m, estos fueron similares para hembras y machos adultos e inmaduros (DMR 1), sin embargo el mayor desplazamiento de los machos adultos se observó cuando se analizó entre meses (DMR 2) llegando hasta 60 m, debido probablemente que estos se encuentran en búsqueda continua de parejas. Estacionalmente los desplazamientos fueron similares para machos y hembras, pero durante la época de secas se detectó que los machos recorrieron mayores distancias, lo cual podría deberse, a que durante este período la mayoría de las hembras se encuentran preñadas o lactando, por lo tanto los machos probablemente recorren mayores distancias en busca de hembras receptivas, como se ha observado en otros roedores (Bond & Wolff 1999, Canela & Sánchez-Cordero 1984). El desplazamiento estacional de los machos de *H. gaumeri* difiere de lo observado para *H. desmarestianus* en Los Tuxtlas y La Selva, donde estos se desplazaron mas durante la época de lluvias (Quintero & Sánchez-

Cordero 1989, Fleming 1974b). En cambio las hembras de *H. gaumeri* en este estudio presentaron DMR similares en lluvias y secas lo mismo que las de *H. desmarestianus* en la selva de Monte Verde (Anderson 1982).

En general las hembras reproductivas recorrieron menores distancias que las no reproductivas (DMR 1), lo cual pudo deberse a que al estar gestando o lactando, requieren de economizar energía y agua, para asegurar la sobrevivencia de los neonatos (Bond & Wolf 1999, French 1993, Jonsson *et al*. 2000, Kitchen *et al*. 2000, Ribble & Stanley 1998). Este comportamiento es similar al de las hembras reproductivas de *H. desmarestianus* en Los Tuxtlas (Quintero & Sánchez-Cordero 1989). En este estudio consideramos que la DMR 1 refleja en forma mas verás los eventos de la reproducción de las hembras de *H. gaaumeri*, ya que durante un mismo período de trampeo se siguen mas de cerca los eventos de gestación o postlactancia, que en esta especie duran de 30 a 45 días aproximadamente.

Se encontró un efecto significativo de la edad, en los desplazamientos por lo que resulta evidente que los inmaduros recorren menores distancias que los adultos en ambos sexos. Esto puede ser un reflejo de que los jóvenes y subadultos encuentran alimento y refugio durante su desarrollo por lo cual no realizan grandes desplazamientos. Quizá este comportamiento está indicando que las áreas seleccionados por las hembras son propicias para que las crías puedan continuar su desarrollo después de abandonar el nido.

En general la sobreposición de AA fue baja para ambos sexos y edades. Las AA del 71% de las hembras no se sobrepusieron, lo cual reafirma la exclusividad de los territorios de las hembras, como sucede con *Bolomys lasiurus* en la sabana amazónica (Magnusson *et al*. 1995) y con *Mus domesticus* en Australia, (Chambers *et al*. 2000). La baja sobreposición de las AA de *H. gaumeri* en la selva del sur de Yucatán, tal vez se deba a la continua productividad que hay en la zona, así como a la distribución de las hembras.

Durante la época de lluvias las AA de los machos presentaron una sobreposición mayor, que coincidió con las densidades mas altas (20 a 29 ind/ha) y con la mayor presencia de adultos. En esta época la estructura por edades estuvo constituida por adultos que se iban a reproducir por primera vez y probablemente los machos abarcaron mayores áreas para encontrar pareja, lo cual se tradujo en este aumento en la sobreposición, como se describe para *Microtus agrestis* (Erling *et al*. 1990). Entre individuos reproductivos de *H. desmarestianus* en la selva de Los Tuxtlas la sobre posición también fue baja y se presentaron también bajas densidades. En cambio en selvas húmedas de Costa Rica, como La Selva, las AA de *H. desmarestianus* se sobrepusieron ampliamente a pesar de las bajas densidades (Fleming 1974b).

El análisis presentado nos hace concluir que en la selva mediana subcaducifolia de Yucatán las AA y el comportamiento social de *H. gaumeri* no están regulados por la estacionalidad. Las hembras presentaron territorios exclusivos donde los recursos aparentemente fueron suficientes para cubrir sus necesidades energéticas y lograr su éxito reproductivo. Los machos no fueron territoriales y la relación de sexos 1:1 hace suponer que cuentan con suficientes parejas dentro de su hábitat, por lo tanto son polígamos, lo anterior sugiere un comportamiento social y un sistema de parejas promiscuo.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo forma parte de la tesis doctoral de la primera autora. Agradecemos los atinados comentarios y sugerencias a manuscritos previos a Victor Parra T., Roberto Barrientos, Celia Sélem S. y José Durán de los Departamentos de Ecología, Zoología y Centro de Cómputo de la FMVZ. Por su apoyo logístico en la FMVZ Julio Pool y en el Rancho Hobonil, a José Erales Villamil, Doña Rosita y Don Catín. La Beca PROMEP-UADY-64 y la FMVZ proporcionaron el apoyo financiero para el desarrollo de esta investigación.

LITERATURA CITADA

Adler, G. H. & R. Beatty, 1997. Changing reproductive rates in a neotropical forest rodent, *Proechimys semispinosus*. *J. An. Ecol*. 66: 472-480.

Anderson, D. S. 1982. Comparative population ecology of *Peromyscus mexicanus* in a Costa Rican wet forest. PH. D. dissertation, University of Southern California, Los Angeles. 170 pp.

Boitani, L., L. Matte & F. Corsi. 1994. Spatial and activity patterns of wild boars in Tuscany, Italy. *J. Mamm*. 75 (3) 600-612.

Bond, M. & J. O. Wolff. 1999. Does access to female or competition among males limit male home-range size in a promiscuous rodent? *J. Mamm*. 80 (4): 1243-1250.

Braun, S. E. 1985. Home range and activity patterns of gigant kangoroo, rat *Dipodomys ingens*. *J. Mamm*. 66(1): 1-12.

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, D. F. 101 pp.

Canela, M. & V. Sánchez-Cordero. 1984. Patrón del área de actividad de *Neotomodon alstoni alstoni* (Rodentia: Cricetinae). *An. del Inst. de Biol*. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología. (2): 285-306.

Chablé-Santos, J., N. Van Wynsberghe, S. Canto-Lara & F. Andrade. 1995. Islation of *Leishmania (l.) mexicana* from wild rodents and their possible role on the transmission of localized cutaneus leismaniasis in the State of Campeche, México. *Am. Trop Med. Hygi*. 53 (2): 141-145.

Chambers, L., G. R. Singleton & C. J. Krebs. 2000. Movements and social organization of wild house mice (*Mus domesticus*) in the wheatlands of northwestern Victoria, Australia. *J. Mamm*. 81 (1): 59-69.

DeBlase, F. A. & R. E. Martin. 1974. *A manual of mammalogy*. WM. C. Brown Company Publishers. Second Printing. 330 pp.

Dowler, C. W. & M. D., Engstrom. 1988. Distributional records of Mammals From the southwestern Yucatán Península of Mexico. *An. Carneg. Mus*. 57:159-166.

Duch, G. J. 1988. *La conformación territorial del Estado de Yucatán*. Los componentes del medio físico. Universidad Autónoma de Chapingo. Centro Regional de la Península de Yucatán 178 pp.

Eisenberg, J. F. 1963. *The behaviour of heteromyid rodents*. University of California Publications in Zoology, 69: 1-100.

Emlen, S. T. & L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and evolution of mating systems. *Science*. 197:215-233.

Emmons, l. & F. Feer. 1990. *Neotropical rainforest mammals*. A field guide. The University of Chicago Press. USA 281 pp.

Engstrom, M. D., H. H. Genoways & P. K. Tucker. 1987. Morphological variation, karyology, and systematic relationships of *Heteromys gaumeri* (Rodentia: Heteromyidae). Pp 296-303. *In*: B. D.

Patterson & R. M. Timm (Eds). *Studies in Neotropical mammalogy: essay in honor of Philip Hershkovitz*. Fieldiana: Zool.(New series), 39:1-506.

Erlinge, S., I. Hoogenboom, J. Agrell, J. Nelson & M. Sandell. 1990. Dendity-Related Home-Range size and overlap in adult field voles (*Microtus agrestis*) in Southern Sweden. *J. Mamm*. 71:597-603.

French, A. R. 1993. Physiological ecology of Heteromyidae: Economics of energy and water utilization. Pp 509-538. *In*: H. H. Genoways & J. H. Brown (Eds.). *Biology of the Heteromyidae*. Spec. Publ. 10. Amer. Soc. Mamm. 719 pp.

Fleming, T. H. 1974a. The population ecology of two species of Costa Rican heteromyid rodent. *Ecology*. 55(3): 493-510.

_____. 1974b. Social organization in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *J. Mamm*. 55(3):543-561.

_____. 1979.Life-history strategies. Pp. 1-61. *In:* M. Stoddart (Ed.). *Ecology of mammals* Univ.Press, Cambridge. Great Britain.

Flores, J. S. & I. Espejel. 1994. *Tipos de vegetación de la Península de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán. 66 pp.

Flowerdew, J. R. 1987. *Mammals: Their reproductive biology and population ecology*. Ed. Edward Arnold. Great Britain. 241 pp.

Geffen, E. R., D. W. Macdonald. & M. Uko. 1992. Habitat selection an home range in the Blandford's fox, *Vulpes cana*: compatibility with resource dispersion hypotesis. *Oecologia*. 91:75-81.

Gehrt,S y Fritzell, E. 1997. Sexual differences in home ranges of raccoons. *J. Mamm*. 78 (3): 921-931.

Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*, vol. 2. John Wiley & Sons, New York. 1358 pp.

Hanski, I., H. Henttonen, E. Korpimäki, L. Oksanen & P. Turchin. 2001. Small-rodent dynamics and predation. *Ecology*. 82 (6): 1505-1520.

INEGI. 1989. Carta climática. Escala 1:1 000 000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México.

_____. 1992. Carta de tipos de vegetación. Escala 1:12 000 000. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México.

Jones, J. K. H. H.Genoways & T. E. Lawlor. 1974. Annotated checklist of mammals of the Yucatán Península, México. II. Rodentia. *Occ. Pap.The Mus Tex.Tech. Univ*. No 2: 1-23.

Jonsson, P. E. Koskela & T. Mappes. 2000. Does risk of predators affect the spacing bahaviour of rodents? Two large-scale experiments. *Oecologia*. 122: 487-492.

Kitchen, A. M., E. M. Gese & E. R. Schauster. 2000 . Long-term spatial stability of coyote (*Canis latrans*) home ranges in southeastern Colorado. *Can J. Zool*. 78: 458-464.

Krebs, C. J. 1985. *Ecología. Estudio de distribución y la abundancia*. 2ª Edición. Ed. Harla. México. 753 pp.

_____. 1966. Demographic changes in fluctuating populations in *Microtus californicus*. *Ecol. Monog*. 36(3) 240-273.

Madison, D. M. 1985. Activity rhythms and spacing. Pp. 373-4119. *In*: R. H. Tamarin (Ed.). *Biology of new world Microtus*. Special publication No. 8 The Am. Soc of Mamm.

Magnusson, W. E., A. l. Francisco & T. M. Sanaiotti. 1995. Home-range size and territoriality in *Bolomys lasiurus* (Rodentia: Muridae) in an Amazonian savanna. *J. Trop. Ecol*. 11:179-188.

Maza, B., N. R. French & P. Aschwanden.1973. Homerange in population of heteromyd rodents. *J. of Mamm*. 54 (2):405-425.

Mendenhall, W., D. D. Wackerly & R. l. Scheaffer. 1994. *Estadística matemática con aplicaciones*. 2ª ed. Grupo Editorial Iberoamérica. México, D.F. 250 pp.

Moorcroft, P. R., M. A. Lewis & R. l. Crabtree. 1999. Home range analysis using a mechanistic home range model. *Ecology*. 80(5): 1656-1665.

Ostfeld, R. S. 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents. *Am. Nat. Vol*. 126 (1):1-15.

Ostfeld, R. S. & l. l. Klosterman. 1990. Microtine social systems, adaptation, and the comparative method. Pp. 35-44. *In*: R. H. Tamarin, R. S. Ostfeld, S. R. Pugh & G. Bujalska (Eds.). *Social system and population cycles in voles*. Birkhäuser Verlag. Basel.Bosto. Berlin. Berlin.

Pough, F. H, J. B. Heiser & W. N. McFarland. 1999. *Vertebrate life*. 5ª Edición. Prentice Hall. USA. Cap. 23. p 711-731.

Quintero, G. & V. Sánchez-Cordero. 1989. Estudio del área de actividad de *Heteromys desmarestianus* (Rodentia: Heteromyidae) en una selva alta perennifolia. *An. Inst. Biol*. UNAM. Serie Zoología. 60(2): 223-240.

Reid, A. F. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford Univ. Press New York, USA 790 pp.

Reichman, O. J. & M. V. Price. 1993. Ecological aspects of Heteromyid Foraging. Pp. 539- 574. *In*: H.H. Genowais & J. H. Brown (Eds.). *Biology of the Heteromyidae*. Special publication No. 10 Am. Soc. Mamm. 719 pp.

Ribble, D. O. & S. Stanley. 1998. Home ranges and social organization of syntopic *Peromyscus boylii* and *P. truei*. *J. Mamm*. 79 (3): 932-941.

Romero, M. 1993. Biología de *Liomys pictus*. Tesis doctoral. UNAM. Facultad de Ciencias. México, D.F. 107 pp.

Rzedowski, J. 1987. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. S.A. México. 431 pp.

Sánchez-Cordero, V. 1993. Estudio poblacional de la rata espinosa Heteromys *desmarestianus* en la selva húmeda en Veracruz, México. Pp. 301-316. *In*: R. A. Medellín & G. Ceballos (Eds). *Avances en el estudio de los mamíferos de México* Vol. 1. Publ. Esp. AMMAC.

Sánchez-Cordero, V. & T. H. Fleming. 1993. Ecology of tropical Heteromyidae. Pp 596-617, *In:* H. H. Genoways & J. H. Brown (Eds.). *Biology of the Heteromyidae*. Spec. Publ. 10. Amer. Soc. Mamm. 719 pp.

Schmidt, C. A., M. D. Engstrom & H. H Genoways. 1989. *Heteromys gaumeri*. *Mammalian Species*. No 345. p. 1-4.

Schmidly, D. J., K. T. Wilkins & J. N. Derr. 1993. Biogeography. Pp. 319-356. *In:* H. H. Genoways & J. H. Brown (Eds). *Biology of the Heteromyidae*. Spec. Publ. 10. Amer. Soc. Mamm. 719 pp.

Taitt, M. J. &. Ch. Krebs. 1985. Population Dynamics and Cycles. Pp. 567-612. *In:* R. H. Tamarin (Ed.). *Biology of new world Microtus.* Special publication No 8. Am. Soc. Mammal.

Turchin, P. & G. O. Batzli. 2001. Availability of food and the population dynamics of arvicoline rodents. *Ecology*. 82 (6): 1521-1534.

Wolff, J. O. 1985. Behavior. Pp. 340-372. *In:* R. H. Tamarin (Ed.). Biology of new world Microtus. Special Publication No. 8. The American Society of Mammalogists. USA. 893 pp.

Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4ª ed. Prentice-Hall. New Jersey, USA. 663 pp.

Recibido: 12 de julio 2002
Aceptado: 12 de abril 2003