

MADRIGUERAS DE *Liomys pictus* EN DOS SELVAS TROPICALES DEL PACÍFICO MEXICANO

YOLANDA DOMÍNGUEZ-CASTELLANOS, BEATRIZ HERNÁNDEZ-MEZA,
ÁNGELES MENDOZA D. Y GERARDO CEBALLOS G.

*Instituto de Ecología, UNAM. Ciudad Universitaria, Apdo. Postal 70-275, 04510
México, D.F.*

Resumen: Se determinó la estructura y el contenido de las madrigueras de *Liomys pictus* por tipo de vegetación y temporada del año, en dos selvas tropicales del Pacífico Mexicano. Se encontraron 24 madrigueras: en la selva baja la mayoría son complejas, mientras que en la selva mediana son lineales, por consiguiente y de acuerdo a la clasificación de las madrigueras, en selva baja se presentaron madrigueras múltiples y en selva mediana madrigueras simples. De acuerdo al contenido, las de selva baja tienen en promedio una mayor cantidad de materiales en comparación a las de selva mediana. Se catalogaron un total de 248 especies de plantas de estas 50 se comparten en ambos sitios, del total de las especies se llegaron a identificar sólo 77. Las familias más representativas fueron Leguminosae, Euphorbiaceae y Convolvulaceae. La estructura de las madrigueras no está determinada por la temporalidad, sin embargo el contenido está determinado con la cantidad de material almacenado aunque la producción de semillas está definido por el patrón de fructificación que está dado a lo largo del año.

Palabras clave: Madrigueras, estructura, contenido, *Liomys pictus*, Jalisco, México.

Abstract: We determined the structure and contents of burrows of *Liomys pictus* by vegetation type and season in two tropical forests of the Mexican Pacific. 24 burrows were found in the tropical dry forest and most complex, in the semi deciduous forest is linear, and therefore according to the classification of the burrows in the tropical dry forest are more numerous and simple in the semi deciduous forest. According to the content, of the tropical dry forest have on average a greater amount of material compared to the semi deciduous forest. Were categorized a total of 248 plant species of these 50 sites are shared in both the total number of species is to determine 77. The most representative families were Leguminosae, Euphorbiaceae and Convolvulaceae. The structure of the burrows is not affected by the timing, but the content is determined with the amount of stored material but seed production is defined by the pattern of fruit that is given throughout the year.

Key words: Burrows, structure, food hoarding, *Liomys pictus*, Jalisco, Mexico.

INTRODUCCIÓN

La mayoría de los mamíferos utilizan madrigueras que pueden ser oquedades naturales (ej. cuevas, huecos de árboles) o estructuras construidas en el suelo y en lechos de los ríos (Meadows, 1991). Su tamaño y complejidad dependerá de varios factores como: el tamaño corporal de la especie que la habita (Meadows, 1991; Hansell, 1993), el uso que le da el habitante (Huntly y Reichman, 1994; Rado *et al.*, 1992), el tipo de suelo y la vegetación (Laundré y Reynolds, 1993), la época del año (Andersen, 1987; Williams y Cameron, 1990), la temperatura ambiental (Kenagy, 1973) y la precipitación (Bandoli, 1981).

La construcción y el mantenimiento de madrigueras construidas en el suelo influyen en el ambiente, principalmente modificando sus características, por ejemplo, en los alrededores de las madrigueras puede encontrarse una mayor cantidad de materia orgánica debido a la acumulación de desechos en el exterior (Laundré y Reynolds, 1993); se favorece la remoción del suelo; se incrementa la porosidad; se facilita la infiltración del agua al subsuelo y se contribuye a aumentar la fertilidad (Meadows, 1991; Laundré y Reynolds, 1993).

La estructura y el contenido de las madrigueras de una especie, permite conocer cómo son utilizadas y aporta información sobre su historia natural. Por ejemplo, en *Microtus ochrogaster*, sus madrigueras son más grandes cuando son utilizadas por grupos familiares que cuando son utilizadas por parejas (Mankin y Getz, 1994).

Existe una relación entre la estructura y la función de las madrigueras. Las que son orificios superficiales y sólo son utilizadas en situaciones de peligro como refugios temporales. Otras con estructuras más complejas formadas por túneles, cámaras y uno o más accesos funcionando como refugios permanentes (Hansell, 1993; Meadows, 1991; Reichman y Smith, 1990). Cada sección o parte de la madriguera presentan diversos fines, los túneles conectan a las cámaras y nidos entre sí, y a la madriguera con el exterior. Las cámaras pueden servir como almacén de alimento, letrinas, sitios de descanso o para el cuidado de las crías (Davis y Kalisz, 1992; Harper y Batzli, 1996; Mankin y Getz, 1994; Post *et al.*, 1993; Schmid-Holmes *et al.*, 2001).

Algunos autores como Harper y Batzli (1996) clasificaron a las madrigueras en cuatro tipos de acuerdo a su estructura y a su función. Orificios de escape: túnel de dimensiones pequeñas utilizados como refugios temporales en situaciones de peligro; Madrigueras de escape: túneles largos utilizados como refugio o almacén de alimento temporal; Madrigueras simples: formadas por túneles, cámaras y un nido, usadas como sitio de almacén o de descanso, y finalmente, Madrigueras múltiples: sistema complejo de túneles, cámaras y dos o más nidos, que se destinan al almacén de alimento, sitio del mantenimiento de las crías y de descanso.

Muchas especies de roedores, entre ellos los heterómidos, se caracterizan por construir madrigueras y almacenar alimento, principalmente semillas, las que varían de acuerdo con la temporada del año, la disponibilidad y el tipo de vegetación (Jenkins y Breck, 1998; Longland y Clements, 1995; Murray y Dickman, 1997; Price *et al.*, 2000). Los estudios de la estructura y el contenido de las madrigueras se han realizado con especies de zonas áridas o semiáridas (Price, 1994; Vander Wall, 1990; Vázquez, 1999) y la información disponible para las especies tropicales es escasa y la mayoría se han llevado a cabo en laboratorio (Brown y Harney, 1993; Fleming, 1974; Fleming y Brown, 1975).

La especie de heterómido de la región tropical *Liomys pictus*, construye sus madrigueras que utiliza para almacenar diversos materiales (Ceballos, 1990; McGhee y Genoways, 1978; Mendoza, 1997; Romero, 1993). Se menciona que pueden compartirlas con varios individuos de ambos sexos durante la temporada reproductiva aunque durante la temporada de reproducción las hembras sexualmente activas viven solas (Wagner, 1963 cit. en Jones, 1993). Su alimentación se basa en semillas, principalmente de árboles y lianas, y con su actividad de dispersión y depredación de semillas contribuye al mantenimiento de la estructura de la vegetación (Fleming y Brown, 1975; Janzen, 1982; Matson y Christian, 1977; Mendoza, 1997; Sánchez-Cordero y Fleming, 1993; Sánchez-Rojas *et al.*, 2003).

El objetivo es determinar si la estructura y el contenido de las madrigueras de *L. pictus* están definidas por el tipo de vegetación y la temporada del año. Esperando así encontrar madrigueras más complejas y con mayor proporción de materiales almacenados en una selva baja, debido a que en este tipo de vegetación la temporalidad en la disponibilidad de recursos es más evidente a diferencia de una selva mediana. Mientras que por temporadas, se esperaría que durante secas haya una mayor cantidad de semillas almacenadas.

MÉTODOS

El estudio se desarrolló en la Estación de Biología Chamela, que forma parte de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, en el Estado de Jalisco, México (Figura 1). La estación se ubica en las coordenadas 19° 30' N y 105° 03' W (Bullock, 1986; Ceballos y Miranda, 2000). La altitud varía de 20 a 500 m y la topografía consiste de laderas y cursos de agua temporales. El clima (Awo(x')i) es cálido-húmedo y se caracteriza por una marcada estacionalidad con dos épocas bien diferenciadas, la época de secas que va de diciembre a mayo y la de lluvias de junio a noviembre (García, 1973; Ceballos *et al.*, 1999). La temperatura promedio es de 24.9 °C y la precipitación promedio mensual es de 748 mm (Bullock, 1988).

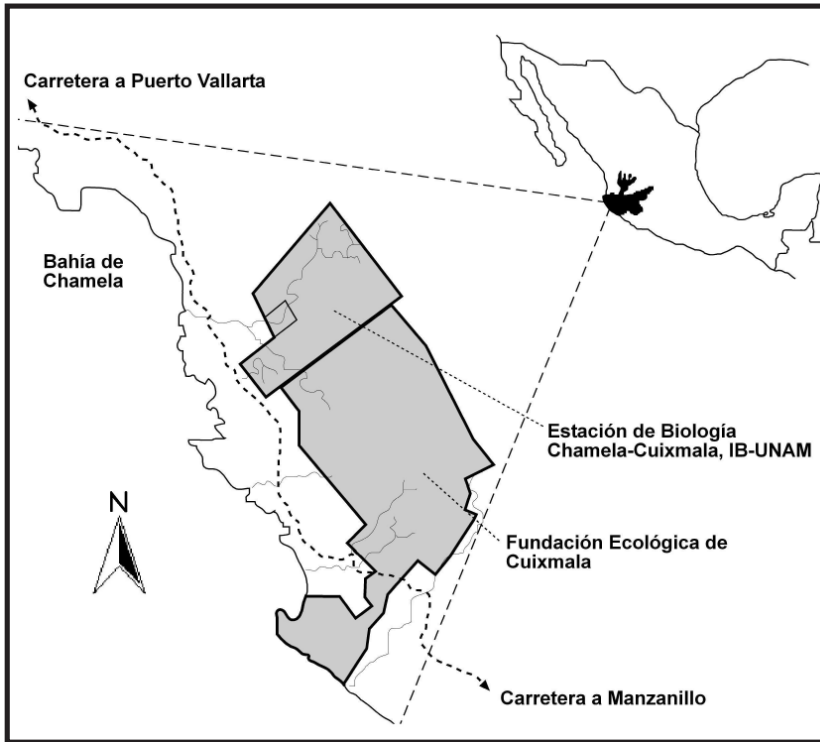


Figura 1. Estación de Biología Chamela, Jalisco en la Reserva de la Biosfera Chamela, Cuixmala.

La vegetación predominante es la selva baja caducifolia, que se encuentra distribuida en los lomeríos, tiene un estrato arbóreo que alcanza alturas entre los 4 y 15 m; el estrato arbustivo y el herbáceo se desarrollan solamente durante la temporada de lluvias. En la temporada de secas, el 90% de las plantas pierden el follaje. La selva mediana subperennifolia, se encuentra en las cercanías de los arroyos permanentes y de temporal, presenta dos estratos arbóreos: uno hasta 15 m y otro entre 25 y 40 m, en secas, del 50 al 75% de la vegetación pierden sus hojas (Lott *et al.*, 1987). Ambos tipos de selvas están sometidos a las mismas condiciones climatológicas pero difieren en fenología, edafología y composición florística (Ceballos, 1989; Filip *et al.*, 1995; Rzedowski, 1986).

Localización de madrigueras

En el periodo de septiembre de 1997 a mayo de 1998 se excavaron 24 madrigueras de *L. pictus*: 12 en la temporada de secas (diciembre a mayo) y 12 en la temporada de lluvias (junio a noviembre). Para localizar las madrigueras se capturaron individuos de *Liomys pictus* en cuatro cuadrantes de 0.5 hectárea, dos cuadrantes en selva baja y dos cuadrantes en selva mediana. En cada cuadrante se colocaron 64 trampas en un arreglo espacial de 8 columnas por 8 filas, con 8 metros de separación. A los individuos capturados se les determinó sexo y condición reproductiva. Posteriormente a la liberación del individuo, se le siguió visualmente para localizar el acceso de la madriguera.

Estructura de las madrigueras

Una vez localizadas las madrigueras, fueron excavadas siguiendo la trayectoria de los túneles y las cámaras, realizándose un dibujo a escala 1:10 cm por cada madriguera. Para cada madriguera se consideraron las siguientes dimensiones (Mankin y Getz, 1994): número de accesos y diámetro de cada uno, número y longitud de los túneles, diámetro promedio de los túneles: medido en 3 puntos diferentes (inicio, intermedio, final), número y dimensiones (alto, ancho, largo) de cámaras, profundidad: distancia del nivel del suelo hasta el piso de las cámaras y de los túneles, longitud total (suma de las longitudes de cámaras, túneles y nidos), volumen de cámaras y túneles (cm³):

$$V = \frac{3}{4} \pi (abc)/2$$

donde:

a = ancho,

b = largo,

c = alto,

volumen de los túneles (cm³):

$$V = r^2 (h)$$

donde:

r = radio,

h = longitud,

volumen total de la madriguera (cm³): suma de los volúmenes de cada sección, pendiente: inclinación del terreno donde se excavó la madriguera, que se determinó con un clinómetro.

Adicionalmente se calculó el índice de linearidad (IL):

$$IL = L/LT$$

donde:

L = distancia entre los dos puntos más distantes de la madriguera,

LT = longitud total de la madriguera.

El rango del índice varía de 0 - 1, disminuye la complejidad de la madriguera al aumentar el valor del índice. De este modo, una madriguera cuyas secciones se ubican a lo largo de una línea recta será menos compleja que una donde las secciones se encuentran dispersas en un área circular (Cameron *et al.*, 1988). Este índice se ha asociado con la densidad poblacional de la especie y con la productividad primaria del sitio, de acuerdo a esto se esperaría que en la selva baja se encuentren las madrigueras más complejas, debido a que en este tipo de vegetación se registran las densidades poblacionales más altas y una productividad primaria menor contrario al de la selva mediana.

Tipos de madrigueras

Para clasificar a las madrigueras se utilizaron los criterios de Harper y Batzli (1996), considerando tres tipos de madrigueras: de escape, simple y múltiple. Por las características de los sitios de estudio esperaríamos que en la selva baja se encontrara la mayor proporción de madrigueras múltiples, ya que la estacionalidad es más marcada y los recursos son limitados, a diferencia de la selva mediana que la disponibilidad de recursos es en todo el año.

Contenido de madrigueras

Durante la excavación de las madrigueras se extrajo el contenido de las cámaras. A partir del contenido se clasificaron las cámaras en tres tipos: cámaras (usadas para almacenaje, letrinas y vacías) y nidos, estos últimos contenían en su mayoría hojas (Davis y Kalisz, 1992, Kenagy, 1973).

Las muestras obtenidas fueron transportadas al laboratorio en bolsas de plástico etiquetadas con los siguientes datos: fecha de colecta, ubicación dentro de la madriguera y número de madriguera, tipo de selva y temporada. Las muestras se tamizaron y se separaron de forma manual, los materiales encontrados fueron pesados, en una balanza analítica, y se asignaron a una de las seis categorías: hojas, troncos (pequeños troncos y cortezas), insectos, restos orgánicos (excretas, huesos, pelo, cascarrones), caracoles y semillas. Las semillas se determinaron hasta el nivel taxonómico posible comparándolas con material de herbario, catálogos de semillas y

consulta a especialistas. Para determinar si existió una preferencia en el almacenamiento de alguna especie se consideraron las frecuencias de ocurrencias de las semillas en las madrigueras.

Análisis estadísticos

En todos los análisis estadísticos se tomó un nivel de significancia $\alpha < 0.05$. Se aplicó una correlación de Pearson entre las variables de estructura y contenido de las madrigueras para determinar si había una relación lineal entre ellas. Se realizó un análisis de varianza en la que se comparó la longitud total, volumen total, número de cámaras, de nidos y de túneles entre los tipos de madrigueras. También se realizó una prueba de t entre la longitud total, volumen total, el número de cámaras, de nidos y de túneles entre los dos hábitats (selva baja vs selva mediana).

En cuanto al contenido, se realizó un análisis de varianza de una vía para comparar las categorías almacenadas por secciones (cámaras, nidos y túneles). Se utilizó la prueba de t , para comparar la cantidad de materiales almacenados por hábitats y por temporadas (secas vs lluvias). Todos los análisis se realizaron en el programa Statistica 6.0 (1984-1998).

RESULTADOS

Estructura

Se excavaron 24 madrigueras utilizadas por 10 hembras y 14 machos. Existe una variación muy amplia en la estructura, el número de accesos varió de 1 a 5, las cámaras de 0 a 23, los nidos de 0 a 3, al igual que los túneles de 1 a 7. La longitud total varió de 50 cm a 884 cm, el volumen total presentó un mínimo de 585 cm³ y un máximo de 56,410 cm³. También la profundidad varió de 17 cm a 75 cm y el índice de linearidad fue de 0.25 a 0.97.

Se encontró que las madrigueras más complejas de acuerdo al índice de linearidad están en la selva baja mientras que en la selva mediana son más lineales ($t = -2.798$, d.f. 22, $P = 0.010$). Entre hábitats se encontraron diferencias significativas en el número de nidos ($t = 1.163$, d.f. 22, $P = 0.026$) y no se encontraron diferencias significativas en la longitud total, el volumen total, la profundidad, el número de túneles y el número de cámaras.

Con respecto al análisis de correlación se encontró que varias de las características de las madrigueras presentan una relación lineal significativa entre sí. Se observa que la longitud está altamente correlacionada con el volumen ($r = 0.756$, d.f. 24, $P = 0.000$) y con el número de cámaras ($r = 0.714$, d.f. 24, $P = 0.000$). Al igual que el volumen total con las cámaras ($r = 0.714$, d.f. 24, $P = 0.000$), nidos ($r = 0.728$, d.f. 24, $P =$

0.000), contenido total ($r=0.830$, d.f. 24, $P=0.000$) y las semillas ($r=0.704$, d.f. 24, $P=0.000$). También se encontraron otras relaciones por ejemplo, el número de nidos con las cámaras ($r=0.661$, d.f. 24, $P=0.000$), el contenido total con las cámaras ($r=0.877$, d.f. 24, $P=0.000$) y finalmente, las semillas con las cámaras ($r=0.746$, d.f. 24, $P=0.000$) y con el contenido total ($r=0.891$, d.f. 24, $P=0.000$).

Tipos de madrigueras

De acuerdo a la clasificación modificada de Harper y Batzli (1996), las madrigueras excavadas en selva baja fueron una de escape, siete simples y cuatro múltiples, a diferencia de selva mediana que fueron dos de escape, nueve simples y una múltiple (Figura 2). Las madrigueras de escape presentaron un sólo acceso y un túnel de pequeñas dimensiones; las simples presentaron de 1 a 5 accesos, un túnel con ramificaciones con una mayor longitud y volumen. Finalmente, las múltiples, presentaron de 1 a 2 accesos y una mayor longitud y volumen que las simples. Se encontraron diferencias significativas al comparar por tipo de madrigueras la longitud total ($t=6.053$, d.f. 21, $P=0.008$), el volumen total ($t=8.615$, d.f. 21, $P=0.001$), el número de cámaras ($t=12.777$, d.f. 21, $P=0.000$) y el número de nidos ($t=28.783$, d.f. 21, $P=0.008$).

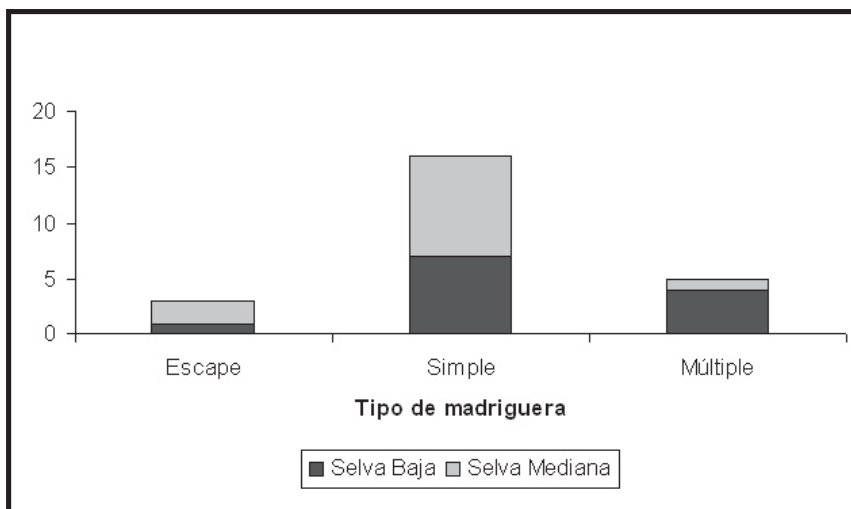


Figura 2. Tipos de madrigueras por hábitat.

Al comparar las categorías de materiales almacenados, por tipos de madrigueras, sólo se encontraron diferencias significativas en las hojas ($f=6.63$, d.f.=21, $P=0.005$) y en el contenido total ($f=3.53$, d.f.=21, $P=0.047$).

Contenido

De las 24 madrigueras excavadas en 22 de ellas se colectó algún tipo de material en su interior. La mayoría de los materiales se encontraron en las cámaras, seguidas de los nidos y finalmente los túneles. La cantidad de materiales variaron ampliamente de < 1 g hasta 453 g. Por hábitat, no se encontraron diferencias significativas en la cantidad de materiales almacenados por madriguera ($t=1.38$, d.f.=22, $P=0.179$), sin embargo, en la selva baja, las madrigueras tienen en promedio una mayor cantidad de materiales en comparación de la selva mediana (43.8 vs 8.3 g, respectivamente). Al comparar las categorías por hábitat no se encontraron diferencias significativas.

La proporción de materiales de cada categoría, con respecto al total, varió entre madrigueras, en todos los casos los insectos fueron los menos representados (<3%), seguidos de los caracoles (<20%), los troncos y cortezas llegaron a representar hasta el 60%, aunque se presenta una amplia variación. En cuanto a los restos orgánicos, que incluyen: excretas, pelo, materiales en descomposición y huesos, alcanzaron hasta el 60% de los materiales. Las hojas, llegaron a representar más del 80%.

Por secciones, encontramos diferencias significativas en el almacenamiento de hojas ($f=129$, d.f.=146, $P=0.000$), que se encontraron en mayor proporción en los nidos, y en los troncos ($f=6.78$, d.f.=146, $P=0.001$), en el resto de las categorías no se encontraron diferencias significativas (insectos $f=1.33$, d.f.=146, $P=0.26$; semillas $f=0.73$, d.f.=146, $P=0.48$; restos orgánicos $f=2.72$, d.f.=146, $P=0.068$; caracoles $f=0.19$, d.f.=146, $P=0.82$).

Por temporadas, no se encontraron diferencias significativas en el almacenaje por madriguera ($t=0.35$, d.f.=22, $P=0.72$) y tampoco para ninguna de las categorías, troncos ($t=0.02$, d.f.=22, $P>0.98$), insectos ($t=-1.22$, d.f.=22, $P=0.23$), caracoles ($t=-0.83$, d.f.=22, $P=0.41$) y hojas ($t=-0.21$, d.f.=22, $P=0.83$).

Semillas

En total se catalogaron semillas de 248 especies de plantas, de éstas 50 especies se compartieron en los dos tipos de selvas. Del total se identificaron 77 hasta algún nivel taxonómico.

En la selva baja se registraron semillas de 158 especies almacenadas, las que predominaron fueron *Spondias purpurea* (204 g), *Jatropha* sp. (153.44 g), *Cordia* sp. (50 g) y *Serjania brachycarpa* (24 g) en conjunto acumularon el 83% en peso. En selva

mediana se encontraron semillas de 140 especies y las más abundantes fueron *Couepia polyandra* (34 g), *Sideroxylon capiri* (16 g), Sp 31 (16 g) y *Brosimum alicastrum* (5 g) que en conjunto representaron el 72% del total (Figura 3). El número de especies por madriguera fue variable en ambos tipos de selva: en selva baja desde 5 hasta 77, al igual el peso desde 0.06 g a 285 g, mientras que en mediana fue de 16 a 52 especies y de 0.19 g a 48.31 g. No se encontraron diferencias significativas en la cantidad de semillas por hábitat ($t=0.49$, d.f.= 22, $P>0.14$).

Las familias mejor representadas fueron la Leguminoseae y Euphorbiaceae con 23 y 22 especies, respectivamente, les siguió la Convolvulaceae con 11 especies y 22 familias solo estuvieron representadas por menos de 2 especies cada una.

En cuanto a las frecuencias de ocurrencia en madrigueras, encontramos que en ambas selvas la mayor proporción de especies se presenta en una o dos madrigueras (57% en selva baja y 75% en mediana), en selva baja más de 30 especies se presentan en más de cinco madrigueras (entre ellas *Recchia mexicana*, *Croton* sp. 4, *Croton* sp. 2, *Jatropha standleyi*, *Serjania brachycarpa*, *Jacaratia mexicana*), mientras que en selva mediana solo son 12 especies (entre ellas *Recchia mexicana*, *Tabebuia donnell-smithii*, *Panicum* sp, *Rivina humilis*, *Paulinia* sp, *Ficus cotinifolia*).

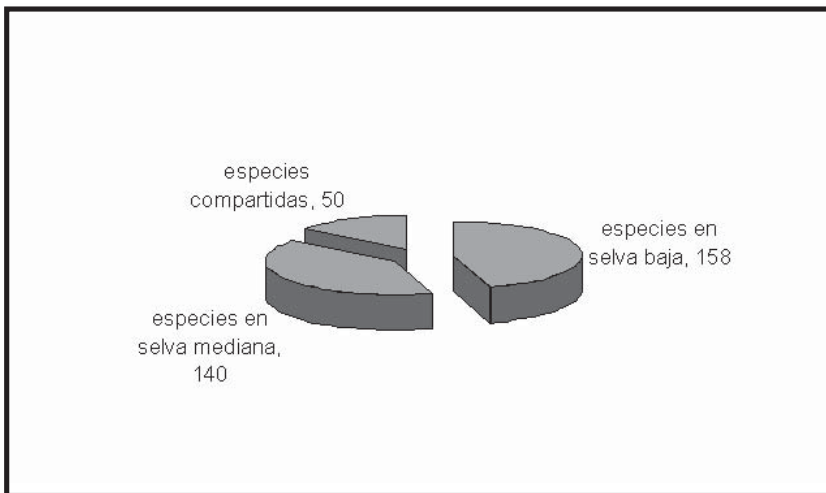


Figura 3. Especies de semillas en madrigueras de *Liomys pictus*, por hábitat y compartidas entre hábitat.

No se encontraron diferencias significativas en la cantidad de semillas almacenadas por épocas ($t = 0.52$, d.f. = 22, $P > 0.60$), pero en ambas selvas, durante secas fue donde se registraron en promedio una mayor cantidad (g) y especies de semillas.

DISCUSIÓN

Estructura

Las madrigueras que construye *L. pictus* en selva baja y selva mediana no difirieron en su estructura general, es decir, constaron de los mismos elementos: túneles, cámaras y nidos. Existió una relación positiva entre la mayoría de los elementos en las madrigueras tanto en longitudes y en volúmenes máximos presentando una mayor cantidad de elementos (túneles, cámaras y nidos). La correlación positiva entre el volumen y la longitud con el contenido total y la cantidad de semillas nos indicó que las madrigueras más grandes permitían almacenar una mayor cantidad de materiales. El volumen total de las madrigueras es el espacio potencial para ser ocupado como almacén, lo que puede ser una ventaja para los individuos que habitan en sitios donde los recursos son escasos en alguna temporada del año (Huntly y Reichman, 1994, Reichman *et al.*, 1982; Romañach *et al.*, 2005). Es así que *L. pictus* en selva baja podía acumular una mayor cantidad de materiales durante la temporada seca. Cabe aclarar que la construcción de cada madriguera y lo que esta contiene es resultado del uso que le da el individuo que la habita y por lo tanto esto va a variar de acuerdo a la disponibilidad de recurso (alimento) a lo largo de año (Evans, 2008).

El índice de linearidad nos indica que las madrigueras de selva baja fueron en promedio sistemas más complejos y ramificados que las de selva mediana. En algunos estudios se sugiere que factores como la productividad primaria neta (PPN) del sitio (Cameron *et al.*, 1988), y la densidad poblacional de la especie de estudio (Airoidi, 1976; cit. en Reichman y Smith, 1990; Romañach *et al.*, 2005) pueden determinar la variación de este índice. En sitios con productividad primaria baja, como es el caso de la selva baja (PPN = 714 g/m²/año) se tienen madrigueras más ramificadas y menos lineales que las ubicadas en selva mediana donde la PPN es mayor (PPN = 1,074 g/m²/año; Vizcaíno, 1983; Wilkins y Roberts, 2007).

En cuanto a la densidad poblacional, en un estudio con *Arvicola terrestris* (Airoidi, 1976; cit. en Reichman y Smith, 1990) se menciona que la relación es inversa, así que en sitios con bajas densidades habrá madrigueras más lineales y viceversa. Nuestros resultados son consistentes con esta idea, la selva mediana tiene en promedio densidades poblacionales más bajas (25 ind/ha; Ceballos, 1989) y se encontraron madrigueras más lineales en comparación con la selva baja que tiene densidades promedio más altas (32 ind/ha, Ceballos, 1989; Mendoza, 1997) y se presentaron madrigueras más complejas y ramificadas.

Aunque no existieron diferencias significativas en la profundidad de la madriguera, en la selva baja éstas fueron más profundas que en la selva mediana (41.7 vs 33.4 cm). Una de las razones de la poca profundidad de las madrigueras en la selva mediana es que durante la temporada de lluvias al ocurrir inundaciones ocasionales hace posible que se inunden las madrigueras y los ratones no concluyan la construcción de la madriguera.

El tipo de suelo es una variable importante a considerar en futuras investigaciones, porque es uno de los factores que más influyen en la estructura de las madrigueras, ya que de acuerdo a sus características (textura, estructura, grado de compactación, nivel de tabla de agua, etc.) puede influir en su construcción (Laundré y Reynolds, 1993; Vleck, 1981). En Chamela los suelos de la selva baja tienen una estructura muy dura o sólida con muy poca materia orgánica llegando a pocos centímetros a la roca, en cambio en la selva mediana la materia orgánica es mayor y los suelos presentan una textura suave (com. per.).

Tipos de Madrigueras

De acuerdo a la clasificación modificada de Harper y Batzli (1996), *L. pictus* construyó tres tipos de madrigueras: de escape, simples y múltiples.

Las madrigueras de escape sólo presentaron un pequeño túnel y en un sólo caso se encontró contenido pero las proporciones de este fueron mínimas. Se sabe que las funciones que presentan estas madrigueras son de refugios temporales para escapar de los depredadores (Reichman y Smith, 1999). En otras especies de roedores se ha encontrado que también las construyen, por ejemplo, *Microtus ochrogaster* construye las de escape con un solo túnel y dos accesos o pocos túneles y con una cámara, que en algunos casos es el inicio de una madriguera múltiple (Harper y Batzli, 1996).

De las 24 madrigueras analizadas en este trabajo, 16 fueron madrigueras simples y de estas, la mayoría se encontraron en la selva mediana. La función que presentaron fue de almacén y de estancia temporal (Harper y Batzli, 1996; Thomas, 1974) y pueden ser consideradas una etapa intermedia entre las madrigueras de escape y las múltiples. Se ha visto que los jóvenes de *Spalax erhenbergi* construyen sus madrigueras a partir de uno de los túneles de la madriguera de la madre y hasta tener un área considerable bloquean la conexión con la madriguera principal (Rado *et al.*, 1992) creando así una madriguera simple.

Las madrigueras múltiples, se encontraron más en la selva baja (4 vs 1). También fueron las más grandes y complejas, presentando las funciones de almacén de alimento y de otros materiales para la construcción de los nidos y refugios permanentes; se ha visto que en algunos casos son utilizados por parejas o por

grupos familiares (Harper y Batzli, 1996), en el caso de *L. pictus* se ha observado que habitan en parejas solo en la etapa reproductiva (Wagner, 1963 cit. en Jones, 1993). En otros casos, algunas madrigueras complejas pueden ser heredadas a las siguientes generaciones aunque se desconoce que *L. pictus* herede sus madrigueras, sin embargo, no se descarta la posibilidad ya que en otras especies de heterómidos como *Dipodomys spectabilis*, construye su madriguera y puede ser utilizada por las siguientes generaciones (Brown y Harney, 1993).

Secciones

Los túneles fueron la sección predominante en las madrigueras, como ocurre en el caso de otras especies, topos y tuzas (Huntly y Reichman, 1994; Wilkins y Roberts, 2007) o en el caso de los wombats (Evans, 2008). En selva mediana, se observó que varios de los túneles iban paralelos a raíces de las plantas, sugiriendo que estas les proporcionan soporte (Andersen, 1987; Vázquez, 1999). En general se encontró un túnel principal con pocas ramificaciones, las cámaras y nidos se ubicaban generalmente de forma lateral con respecto al túnel principal, sirviendo como conexión entre las cámaras y los nidos.

En cuanto a las cámaras, éstas presentaron forma semicircular, el máximo encontrado fue de 23, no hay reportes de un número similar en heterómidos, sin embargo, especies de lagomorfos como *Ochotona pallasi* se han reportado hasta 20 cámaras por madriguera (Okunev y Zonob, 1980, cit. en Vander Wall, 1990). En la mayoría de los casos, se ubicaron de forma lateral con respecto al túnel y tenían una sola entrada. Aunque algunas se ubicaron en la intersección de dos túneles y presentaban más de una entrada.

Los nidos no estuvieron presentes en todas las madrigueras, lo que nos indica que solo algunas madrigueras son utilizadas para el mantenimiento de las crías durante la época de crianza (Schmid-Holmes *et al.*, 2001). Son los sitios más importantes dentro de la madriguera ya que ahí es donde se mantienen a las crías durante algún tiempo antes del destete (Hansell, 1993) También son utilizados como sitios para descansar y dormir (Hoogland, 1995).

Físicamente, los nidos presentaban una cubierta de hojas en el piso, la mayoría de las ocasiones se localizaban al final del túnel y en promedio fueron la sección más profunda. Se menciona que el estado del material y de suelo de los nidos puede ser indicativo de si estaba o no activo en el momento de la excavación, de acuerdo a esto todos los nidos encontrados en las madrigueras estaban activos por que las hojas estaban aún verdes, y no estaban colapsados, es decir con las paredes dañadas o con el material cubierto de tierra (Davis y Kalisz, 1992).

Contenido

Las madrigueras que construye *L. pictus* fueron usadas para almacenar diversos materiales y su cantidad fue variable, al igual que lo reportado para otras especies de heterómidos que almacenan desde pequeñas cantidades (*Chaetodipus baileyi*; Vázquez, 1999) hasta varios kilos de material (*Dipodomys spectabilis*; Vander Wall, 1990).

Por categorías, los insectos fueron el material menos representado en las madrigueras, se ha sugerido que tanto la vegetación fresca como los insectos pueden ser consumidos en el exterior, por lo tanto su transporte en los abazones y almacenamiento en las madrigueras es escaso (Mendoza, 1997). Algunos insectos pueden entrar accidentalmente en las madrigueras y ser depredados por los ratones, por otro lado algunos autores mencionan que varios especies pueden utilizar una madriguera al mismo tiempo establecer algún tipo de relación entre sus habitantes (Meadows, 1991; Shetts *et al.*, 1971; Vázquez, 1999). En el caso de *L. pictus* mantiene asociaciones foréticas con palomillas y/o simbióticas con pseudoescorpiones (Mendoza, 1997).

En lo que respecta a los troncos y cortezas, se encontraron en la mayoría de las madrigueras, sin embargo, no sabemos como los utilizan los ratones; en otras especies como *Neotoma mexicana* (Álvarez *et al.*, 1988) utilizan pequeños troncos para la construcción de los nidos. Los caracoles se encontraron presentes en pequeñas proporciones, algunos mostraban indicios de haber sido consumidos parcialmente por los ratones, se observó que también se ha encontrado en abazones (Mendoza, 1997), lo que indica que forman parte de su dieta habitual aunque en pequeña proporción en relación a las semillas.

Los restos orgánicos fueron en su mayoría excretas y en menor proporción cascarones de huevo, fragmentos de piel de serpiente, huesos y material en descomposición. Hubo cámaras que se caracterizaron por contener sólo este tipo de material y se consideraron como letrinas, en general se encontraban en sitios alejados del resto de las secciones, y los materiales tenían una cubierta de tierra. En varias especies de roedores como en los perritos de las praderas y algunas tuzas, se ha reportado la existencia de letrinas dentro de las madrigueras (Cameron *et al.*, 1988, Sheets *et al.*, 1971). Es importante destacar que en los nidos, la cantidad de excretas u otro tipo de desechos fueron prácticamente nulos, lo que coincide con lo encontrado en *Dipodomys microps* y *D. merriami* (Kenagy 1973), este comportamiento sugiere una conducta de limpieza por parte de los ratones.

Las hojas, como ya se mencionó se encontraron principalmente en los nidos, y en general se encontraron sin indicios de ser consumidas. Algunos autores sugieren que la vegetación fresca contribuye a disminuir las variaciones en temperatura y

humedad, principalmente en sitios con condiciones climáticas extremas (Hansell, 1993; Hickman, 1983; Kinlaw, 1998; Reichman y Smith, 1990).

Semillas

En lo que respecta a las semillas, en este trabajo se registraron 248 especies almacenadas en ambos tipos de vegetación. En trabajos previos con semillas transportadas en los abazones de *L. pictus* se han registrado 140 especies (Mendoza, 1997). Lo que nos indica que *L. pictus* utiliza una gran cantidad de semillas ya sea para consumo inmediato o para su almacenaje (Ceballos y Miranda, 2000; Mendoza, 1997; Domínguez y Ceballos, 2005; Sánchez-Rojas *et al.*, 2004). En otros heterómidos se ha registrado que el consumo y el almacenaje son eventos independientes, por lo tanto pueden ser diferentes las especies que transportan a las que almacenan (Reichman, 1975). Las semillas almacenadas tanto en madrigueras y como en las selvas debería de estar relacionada con la composición florística del área de estudio, sin embargo esto no sucedió ya que las semillas almacenadas podrían haber sido de otra temporada del año o de otros años y no al momento en que se excavo la madriguera.

Diversas son las especies por las que se ha visto que *L. pictus* muestra preferencia, ya sea para transportar, consumir o almacenar y estas diferencias se pueden deber por un lado a la disponibilidad de las semillas en el tiempo. En Chamela existe variación en la producción de semillas, no todas las especies producen cada año, además de características propias de la semilla como: tamaño, latencia, olor, palatabilidad y presencia de compuestos tóxicos, además de la competencia que pueda existir por recursos con otros granívoros como las aves o las hormigas (Briones, 1996; Reichman y Price, 1993; Vander Wall, 1990).

El predominio de la familia Leguminosae, en las semillas almacenadas puede tener algunas explicaciones, ya que es una de las familias con más especies en Chamela (Lott *et al.*, 1987) y que son un importante almacén de nitrógeno por lo que tienen un alto valor energético, y en algunos trabajos se hace referencia a que son de los alimentos preferidos por los organismos fosoriales (Huntly y Reichman, 1994).

Aunque no se encontraron diferencias significativas en la cantidad de semillas almacenadas en cada hábitat, en promedio las madrigueras de selva baja presentaron una mayor cantidad de estas. La hipótesis inicial predecía que una mayor cantidad de materiales, en particular semillas en selva baja, sin embargo, la amplia variación en la cantidad almacenada puede que cubra las diferencias, lo que sugiere que para posteriores estudios se considere un mayor número de madrigueras analizadas para así disminuir dicho factor.

En algunos heterómidos de zonas áridas se han reportado diferencias temporales en el contenido de las madrigueras (Monson, 1943; Monson y Kessler, 1940; Shaw, 1934; Vorhies y Taylor, 1922), en este caso no se observó esta diferencia,

lo que podría atribuirse a las diferencias en los patrones de producción de semillas. En las zonas áridas los patrones de fructificación se concentran en un periodo muy restringido del año y esto se ve reflejado en los contenidos de las madrigueras, en cambio en Chamela aunque presenta dos temporadas bien marcadas, climáticamente hablando, la fructificación tiene un patrón disperso a lo largo del año (Bullock y Solís-Magallanes, 1990).

CONCLUSIONES

Liomys pictus construye al igual que otras especies de roedores tres tipos de madrigueras (de escape, simples y complejas). Las madrigueras simples se encontraron en selva mediana y las complejas en selva baja, esto, debido a que en la selva mediana los ratones tienen más recursos disponibles en el ambiente y no requieren almacenar una gran cantidad de materiales, sin embargo, en la selva baja es al contrario, la disponibilidad de recursos es temporal en secas y el alimento está en mayor cantidad disponible que en lluvias. Como se sabe *L. pictus* es una especie granívora que almacena, consume, transporta y dispersa una gran cantidad de semillas lo que a largo plazo puede contribuir a modificar tanto la estructura del suelo como a la vegetación.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los que de alguna manera colaboraron en la realización de este trabajo como a la Dra. María de los Ángeles Mendoza Durán, por permitirnos ser sus primeras alumnas, el apoyo económico de parte de CONACYT y Fundación UNAM.

LITERATURA CITADA

- Álvarez, T.J., C. López-Vidal y O.J. Polaco. 1988. Estudio de las madrigueras de la rata magueyera, *Neotoma mexicana* (Rodentia), en la Reserva de la Biosfera La Michilía, Durango, México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Departamento de Zoología, 32:131-154.
- Andersen, D.C. 1987. *Geomys bursarius* burrowing patterns: influence of season and food patch structure. *Ecology*, 68:1306-1318.
- Bandoli, J.H. 1981. Factors influencing seasonal burrowing activity in the pocket gopher, *Thomomys bottae*. *Journal of Mammalogy*, 62:293-303.
- Briones-Salas, M.A. 1996. Estudio sobre la remoción y postdispersión de frutos y semillas por mamíferos en un bosque tropical caducifolio. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

-
- Brown, J.H. y B.A. Harney. 1993. Population and community ecology of heteromyid rodents in temperature habitats. Pp: 618-651, en: *Biology of the Heteromyidae*. (Genoways, H.H. y J. H. Brown, Eds.). The American Society of Mammalogists, Special Publications USA
- Bullock, S.H. 1986. Climate of the Chamela Jalisco and trends in south coastal region of Mexico. *Arch. Met. Geoph. Biocl. Ser. B.*, 36:297-316.
- Bullock, S.H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela. *Folia Entomológica Mexicana*, 77:6-17.
- Bullock, S.H. y J. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22:22-35.
- Cameron, G.N., S.R. Spencer, B.D. Eshelman, L.R. Williams, y M.J. Gregory. 1988. Activity and burrow structure of Attwater's pocket gopher (*Geomys attwateri*). *Journal of Mammalogy*, 69:667-677.
- Ceballos, G. 1989. *Population and community ecology of small mammal from tropical deciduous and arroyo forest in western Mexico*. Unpublished Ph. D. Thesis. University of Arizona, Tucson, Arizona.
- Ceballos, G. 1990. Comparative natural history of small mammals from tropical forest in western Mexico. *Journal of Mammalogy*, 71:263-266.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 2000. *Guía de campo de los Mamíferos de la Costa de Jalisco, México*. Fundación Ecológica de Cuixmala, A. C. Instituto de Ecología e Instituto de Biología, UNAM. México.
- Ceballos, G., A. Zsekeli, A. García, P. Rodríguez y F. Noguera. 1999. *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala*. Instituto de Ecología, SEMARNAP, México, D. F.
- Davis, W.H. y P.J. Kalisz. 1992. Burrow systems of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*, in Central Kentucky. *Journal of Mammalogy*, 73:582-585.
- Domínguez Castellanos Y. y G. Ceballos. 2005. *Liomys pictus*. Pp. 629-630, en: *Los Mamíferos Silvestres de México*, (eds., Ceballos G. G., Oliva V. G.). Fondo de Cultura Económica-CONABIO.
- Evans, M.C. 2008. Home range, burrows-use and activity patterns in common wombats (*Vombatus ursinus*). *Wildlife Research*, 35:455-462.
- Fleming, T.H. 1974. The population ecology of two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Ecology*, 55:493-510.
- Fleming, T.H. y G.J. Brown. 1975. An experimental analysis of seed hoarding and burrowing behavior in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy*, 56:301-315.
- Filip, V., R. Dirzo, J.M. Maass y J. Sarukhán. 1995. Within- and Among- year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican Tropical Deciduous Forest. *Biotropica*, 27:78-86
- García, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen*. Instituto de Geografía, UNAM.
- Hansell, M.H. 1993. The ecological impact of animal nests and burrows. *Functional Ecology*, 7:5-12.

-
- Harper, S.J. y G.O., Batzli. 1996. Effects of predators on structure of burrows of voles. *Journal of Mammalogy*, 77:1114-1121.
- Hickman, G.C. 1983. Burrows, surface movement, and swimming of *Tachyoryctes splendens* (Rodentia, Rhizomyidae) during flood conditions in Kenya. *Journal of Zoology*, 200:71-82.
- Hoogland, J.L. 1995. *The black-tailed prairie dog, social life of a burrowing mammal*. University of Chicago Press.
- Huntly, N. y O.J. Reichman. 1994. Effects of subterranean mammalian herbivores on vegetation. *Journal of Mammalogy*, 75:852-859.
- Janzen, D.H. 1982. Seed removal from fallen Guanacaste fruits (*Enterolobium cyclocarpum*) by spiny pocket mice (*Liomys salvini*). *Brenesia*, 19:425-429.
- Jenkins, S. H. y S. W. Breck. 1998. Differences in food hoarding among six species of heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy*, 79:1221-1233.
- Jones, W.T. 1993. The social systems of heteromyid rodents. Pp: 575- 595, en: *Biology of the Heteromyidae*. (Genoways, H.H. y J. H. Brown, Eds.). The American Society of Mammalogists, Special Publications USA, No. 10.
- Kenagy, G.J. 1973. Daily and seasonal patterns of activity and energetics in a heteromyid rodent community. *Ecology*, 54:1201-1219.
- Kinlaw, A. 1999. A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. *Journal of Arid Environments*, 41:127-145.
- Laundré, J.W. y T.D. Reynolds. 1993. Effects of soil structure on burrow characteristics of five small mammal species. *Great Basin Naturalist*, 53:358-366.
- Longland W.S. y C. Clements. 1995. Use of fluorescent pigments in studies of seed caching by rodents. *Journal of Mammalogy*, 76:1260-1266.
- Lott, E.J., S.H. Bullock y A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of Coastal Jalisco. *Biotropica*, 19:228-235.
- Mankin, P.C. y L.L. Getz. 1994. Burrow morphology as related to social organization of *Microtus ochrogaster*. *Journal of Mammalogy*, 75:492-499.
- Matson, J.O. y D.P. Christian. 1977. A laboratory study of seed caching in two species of *Liomys* (Heteromyidae). *Journal of Mammalogy*, 58:670-671.
- McGhee, M.E. y H.H. Genoways. 1978. *Liomys pictus*. *Mammalian Species*, 83:1-5.
- Meadows, A. 1991. Burrows and burrowing animals: an overview. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 63:1-13.
- Meadows, P.S. 1991. The environmental impact of burrows and burrowing animals-conclusions and a model. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 63:327-338.
- Mendoza D., M.A. 1997. *Efecto de la adición de alimento en la dinámica poblacional y estructura de comunidades de pequeños roedores en un bosque tropical caducifolio*. Tesis de Maestría (Ecología y Ciencias Ambientales). Facultad de Ciencias. UNAM, México, D.F.
- Murray, B.R. y C.R. Dickman. 1997. Factors affecting selection of native seeds in two species of Australian desert rodents. *Journal of Arid Environments*, 35:517-525.
- Post, D.M., O.J. Reichman y D.E. Wooster. 1993. Characteristics and significance of the caches of eastern woodrats (*Neotoma floridiana*). *Journal of Mammalogy*, 74:688-692.

-
- Price, M.V., P.A. Kelly y R.L. Goldingay. 1994. Distances moved by Stephens' kangaroo rat (*Dipodomys stephensi* Merriam) and implications for conservation. *Journal of Mammalogy*, 75:929-939.
- Price, M.V., N.M. Waser y S. McDonald. 2000. Seed caching by heteromyid rodents from two communities: implications for coexistence. *Journal of Mammalogy*, 81:97-106.
- Rado, R., Z. Wollberg y J. Terkel. 1992. Dispersal of young mole rats (*Spalax ehrenbergi*) from the natal burrow. *Journal of Mammalogy*, 73:885-890.
- Reichman, O.J. y M.V. Price. 1993. Ecological aspects of heteromyid foraging. Pp. 539-573, en: *Biology of the Heteromyidae*. (Genoways, H.H. y J.H. Browns, eds.) The American Society of Mammalogists, Special publications USA
- Reichman, O.J. y S.C. Smith. 1990. Burrows and burrowing behavior by mammals. *Current Mammalogy*, 2:197-244.
- Reichman, O.J., T. G. Whitham, y G.A. Ruffner. 1982. Adaptive geometry of burrow spacing in two pocket gopher populations. *Ecology*, 63:687-695.
- Rzedowsky, J. 1986. *Vegetación de México*. Limusa. México.
- Romañach, S.S., E.W. Seabloom, O.J. Reichman, W.E. Rogers y G.N. Cameron. 2005. Effects of specie, sex, age, and habitat on geometry of pocket gopher foraging tunnels. *Journal of Mammalogy*, 86:750-756.
- Romero-Almaraz, M. de L. 1993. *Biología de Liomys pictus*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Sánchez- C., V. y T.H. Fleming. 1993. Ecology of tropical heteromids. Pp: 596-617, en: *Biology of the Heteromyidae*. (Genoways, H.H. y J. H. Brown, Eds.). The American Society of Mammalogists, Special Publications USA, No. 10.
- Sánchez-Rojas, G., V. Sánchez-Cordero y M. Briones. 2004. Effect of plant species, fruit density and habitat on post-dispersal fruit and seed removal by spiny pocket mice (*Liomys pictus*, Heteromyidae) in a tropical dry forest in Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 39:1-6.
- Schmid-Holmes, S., L.C. Drickamer, A.S. Robinson y L.L. Gillie. 2001. Burrows and burrows-cleaning behavior of the house mice (*Mus musculus domesticus*). *The American Midland Naturalist*, 146:53-62.
- Sheets, R. G., R. L. Linder y R. B. Dahlgren. 1971. Burrow systems of prairie dogs in South Dakota. *Journal of Mammalogy*, 52:451-453.
- Thomas, K. R. 1974. Burrow systems of the eastern chipmunk (*Tamias striatus pipilans lowery*) in Louisiana. *Journal of Mammalogy*, 55:454-459.
- Vander Wall, S. B. 1990. *Food hoarding in animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Vázquez, M. M. R. 1999. Estudio sobre la arquitectura de las madrigueras de *Chaetodipus baylei* (Rodentia: Heteromyidae) en la zona norte de la Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Licenciatura, UNAM. Campus Iztacala.
- Vleck, D. 1981. Burrow structure and foraging costs in the fossorial rodent, *Thomomys bottae*. *Oecologia*, 49:391-396.
- Williams, L. R. y G. N. Cameron, 1990. Dynamics of burrows of Attwater's pocket gopher (*Geomys attwateri*). *Journal of Mammalogy*, 71:433-438.
- Wilkins, K.T. y H.R. Roberts. 2007. Comparative analysis of burrows of seven species of pocket gophers (Rodentia: Geomyidae). *The Southwestern Naturalist*, 52:83-88.