

Therya

Volumen 7

Número 3

Septiembre 2016



www.mastozoologiamexicana.org
AMMAC

La Portada

La rata canguro (*Dipodomys merriami*) es una de las especies más representativas de las regiones desérticas de México y del sur de los Estados Unidos. En particular *D. merriami* es la que tiene la distribución más amplia incluyendo desde la región centro de México hasta el sur de los Estados Unidos. También es una especie que cuenta con dos poblaciones restringidas a las islas de San José y Margarita, ambas están consideradas en peligro de extinción. Sus poblaciones cuentan con pocos individuos y tienen fuertes presiones de conservación por la presencia de Gatos ferales (Fotografía de Sergio Ticul Álvarez Castañeda).

Nuestro logo "Ozomatli"

El nombre de "Ozomatli" proviene del náhuatl se refiere al símbolo astrológico del mono en el calendario azteca, así como al dios de la danza y del fuego. Se relaciona con la alegría, la danza, el canto, las habilidades. Al signo decimoprimeros en la cosmogonía mexicana. "Ozomatli" es una representación pictórica de los mono arañas (*Ateles geoffroyi*). La especie de primate de más amplia distribución en México. "Es habitante de los bosques, sobre todo de los que están por donde sale el sol en Anáhuac. Tiene el dorso pequeño, es barrigudo y su cola, que a veces se enrosca, es larga. Sus manos y sus pies parecen de hombre; también sus uñas. Los Ozomatlin gritan y silban y hacen visajes a la gente. Arrojan piedras y palos. Su cara es casi como la de una persona, pero tienen mucho pelo."

Therya

Volumen 7, número 3

septiembre 2016

Contenido

EDITORIAL

The current status of micro endemic species of mammals and their prospects of conservation in southern Mexico

Consuelo Lorenzo, Miguel Briones-Salas, Sergio Ticul Álvarez-Castañeda _____ 353

ARTICULOS

Influence of vegetation type and season on rodent assemblage in a Mexican temperate forest mosaic

Rafael Flores-Peredo, and Guillermo Vázquez-Domínguez _____ 357

Ethology may be related to the genetic structure of a population: *Chaetodipus siccus* as a study case

Eduardo Felipe Aguilera-Miller _____ 371

Influence of the composition and structure of modified landscapes on abundance of two marsupials during the dry season

Bárbara Cruz-Salazar, Lorena Ruiz-Montoya, Darío Navarrete-Gutiérrez, and Luis-Bernardo Vázquez _____ 393

Distribution and current state of knowledge of Hoffmann's two-toed sloth (*Choloepus hoffmanni*) in Colombia, with comments on the variations of its external morphological traits

Tinka Plese, Nicolás Reyes-Amaya, Leyn Castro-Vásquez, Sebastian Giraldo, and Orlando Feliciano _____ 407

Diet composition and selection of the bighorn sheep (*Ovis canadensis*) in Sierra El Mechudo, Baja California Sur, Mexico

Israel Guerrero-Cárdenas, Sonia Gallina, Pablo Corcuera, Sergio Álvarez-Cárdenas, and Rafael Ramírez-Orduña _____ 423

Overlap in activity patterns between big cats and their main prey in northern Quintana Roo, Mexico

Dulce María Ávila-Nájera, Cuauhtémoc Chávez, Marco Antonio Lazcano-Barrero, Germán David Mendoza, and Sergio Perez-Elizalde _____ 439

A new species of grass mouse, genus *Akodon* Meyen, 1833 (Rodentia, Sigmodontinae), from the central Peruvian Yungas

Carlos F. Jiménez, and Víctor Pacheco _____ 449

Organochlorine and anticholinergic pesticides in wild mice from wetland ecosystems of the Gulf of Mexico

Tammy Chi-Coyoc, Griselda Escalona Segura, Adriana Vallarino Moncada, Jorge A. Vargas Contreras, Guillermo E. Castillo Vela, and Joel Lara Reyna 465

NOTAS

First records of leucism in eight species of small mammals (Mammalia: Rodentia)

Jorge Brito and Karla Valdivieso-Bermeo 483

New record of Stolzmann's crab-eating rat *Ichthyomys stolzmanni* (Rodentia: Cricetidae) in Ecuador

Jorge Brito, Germán Tenecota, and Glenda M. Pozo-Zamora 503

First records of *Balaenoptera edeni* (Cetartiodactyla: Balaenopteridae) in the coast of Oaxaca, Mexico

Francisco Villegas-Zurita, Fátima Castillejos-Moguel, Susana Cabrera-Núñez, and Raúl Fernando Ramírez-Barragán 511

AMMAC

In Memoriam Dr. Iván Lira-Torres

Miguel Briones-Salas, and Rogelio Carrera-Treviño 517

fascículo 21 http://www.mastozoologiamexicana.org/doi/10.12933/therya-7_3

DERECHOS DE AUTOR Y DERECHOS CONEXOS, año 7, No. 3, Septiembre-diciembre del 2016, es una publicación cuatrimestral editada por la Asociación Mexicana de Mastozoología A. C., Hacienda Vista Hermosa 107, Colonia Villa Quietud, Coyoacan 04960. Distrito Federal, México. Telefono (612) 123-8486, www.mastozoologiamexicana.org, therya@cibnor.mx. Editor responsable: Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda. Reservas de Derechos al Uso Exclusivo No. 04-2009-112812171700-102, ISSN: 2007-3364 ambos otorgados por el Instituto Nacional de Derechos de Autor. Responsable de la última actualización de este número, Unidad de informática de la Asociación Mexicana de Mastozoología A. C. Dr. Sergio Ticul Álvarez Castañeda. Instituto Politécnico Nacional 195. La Paz, Baja California Sur, C. P. 23096. Tel 612 123 8486, fecha de la última modificación 30 septiembre 2016. Las opiniones expresadas por los autores no necesariamente reflejan la postura del editor de la publicación. Queda prohibida la reproducción total o parcial de los contenidos e imágenes de la publicación sin previa autorización de la Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C.

www.mastozoologiamexicana.org

Therya

El objetivo y la intención de *THERYA* es ser una revista científica para la publicación de artículos sobre los mamíferos. Estudios de investigación original, editoriales, artículos de revisión y notas científicas son bienvenidas.

Sergio Ticul Álvarez Castañeda. Editor general. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. Av. Instituto Politécnico Nacional 195. La Paz 23096, Baja California Sur. México. E-mail: sticul@cibnor.mx.

Guillermo D'Elía. Editor asociado. Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. E-mail: guille.delia@gmail.com.

Juan Pablo Gallo Reynoso. Editor asociado. Centro de Investigación en Alimentos y Desarrollo. Laboratorio de Ecofisiología. Carretera a Varadero Nacional km 6.6. Col. Las Playitas 85480. Guaymas, Sonora. México. E-mail: jpgallo@ciad.mx.

William Z. Lidicker, Jr. Editor asociado. Museum of Vertebrate Zoology. University of California. Berkeley, CA 94720. Estados Unidos de Norte América. E-mail: wlidicker@Berkeley.edu.

Lia Celina Méndez Rodríguez. Editor asociado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. Av. Instituto Politécnico Nacional 195. La Paz 23096, Baja California Sur. México. E-mail: lmendez04@cibnor.mx.

Consuelo Lorenzo Monterrubio. Editor asociado. El Colegio de la Frontera Sur. Área Conservación de la Biodiversidad. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. San Cristóbal de Las Casas 29290, Chiapas. México. E-mail: clorenzo@ecosur.mx.

Cristina MacSwiney González. Editor asociado. Universidad Veracruzana. Casco de la ExHacienda Lucas Martín. Privada de Araucarias. Xalapa 91019, Veracruz. México. E-mail: cmacswiney@uv.mx.

Jesús E. Maldonado. Editor asociado. Center for Conservation and Evolutionary Genetics. National Zoological Park. National Museum of Natural History. Smithsonian Institution. PO Box 37012 MRC 5503. Washington, D. C. 20013-7012. Estados Unidos de Norte América. E-mail: maldonadoj@si.edu.

Robert D. Owen. Editor asociado. Department of Biology. Texas Tech University. Lubbock, Texas 79409. Estados Unidos de Norte América. Dr. Raúl Casal 2230 (ex Martín Barrios) c/Pizarro. C.P. 1371. Barrio Republicano. Asunción, Paraguay. E-mail: rowen@tigo.com.py

Rafael Reyna Hurtado. Editor asociado. El Colegio de la Frontera Sur, unidad Campeche. Avenida Rancho s/n, Lerma Campeche, 24500. México. E-mail: rafaelcalakmul@gmail.com.

Sergio Solari. Editor asociado. Instituto de Biología. Universidad de Antioquia. Calle 67 No53-108 / AA 1226. Medellín, Colombia. E-mail: solari.udea@gmail.com.

Consejo Editorial

Barbara H. Blake. Universidad del Norte de Carolina, Greenboro. P. O. Box 26170. Biology Department. Greenboro, North Carolina 27412-6170. Estados Unidos de Norte América.

Douglas A. Kelt. Universidad de California, campus Davis. 1 Shields Ave, Davis, California 95616. Estados Unidos de Norte América.

Víctor Sánchez Cordero. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Coyoacán, Ciudad de México, México.

Editor asistente

Cintya Segura Trujillo. Instituto Politécnico Nacional 195. La Paz 23096, Baja California Sur. México. E-mail: c.a.biolsegura@gmail.com.

Formato editorial

Concepción Ramírez Aburto. Teotihuacan 501, Puesta del Sol, 23090, La Paz, B.C.S., México. E-mail: connier21@hotmail.com.

www.mastozoologiamexicana.org

Letter to the editor

El estado actual de las especies de mamíferos micro endémicas y sus perspectivas de conservación en el sur de México

The current status of micro endemic species of mammals and their prospects of conservation in southern Mexico

México es considerado a nivel mundial uno de los países más biodiversos y gran parte de esa diversidad se encuentra representada por especies con distribución restringida a México (endémicos; [Rodríguez et al. 2003](#)). Este alto endemismo es producto de que México se encuentra en la región de transición entre el Neotrópico y el Neártico, en adición al complejo sistema orográfico que se presenta en el centro y sur del país ([Guevara-Chumacero et al. 2001](#); [Escalante et al. 2003](#)).

Los estados de Chiapas y Oaxaca son ricos en diversidad de especies de mamíferos endémicos y la mayoría en categoría de riesgo. Estas especies presentan requerimientos especiales del hábitat, están en una gran variedad de intervalos altitudinales. La mayoría se encuentran restringidas a zonas montañosas, asociadas a bosques, ecosistemas que se encuentran sujetos al aprovechamiento, por lo tanto, es más susceptible de ser modificado y fuertemente alterado. Adicionalmente, su área de distribución se ha contraído fuertemente, disminuyendo en aproximadamente 500 metros de altitud en los pasados 100 años ([Moritz et al. 2008](#)), fenómeno relacionado a los efectos del cambio climático global. De tal forma, tanto la presión antropocéntrica como el proceso de cambio de temperatura Pleistoceno-Holoceno son causas de la contracción del área de distribución de dichas especies. Con el fin de determinar la variación de las áreas de distribución de especies de mamíferos endémicos de Chiapas y Oaxaca, así como generar recomendaciones inmediatas, mediatas y de largo tiempo para la conservación de estas especies, es necesario estudiar la distribución geográfica actual y sus necesidades de conservación.

Se parte de una base de datos que contiene información de ejemplares depositados en 57 colecciones nacionales e internacionales a través de la base de datos *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF, www.gbif.org). Adicionalmente, se incluyeron en la base de datos general, los registros de ejemplares colectados en los últimos años por el equipo de trabajo de los autores, depositados en las Colecciones Mastozoológicas de: El Colegio de la Frontera Sur en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, el Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, unidad Oaxaca y el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C.

Se obtuvieron las coordenadas geográficas de cada registro de la base de datos GBIF y se plasmaron en un mapa del estado por subprovincias fisiográficas (10; [INEGI 1981](#)), altitud y 14 tipos de vegetación y usos de suelo ([INEGI 2015](#)), identificando aquellas especies que son endémicas para cada uno de los estados. Para determinar la situación de conservación y protección se consultó la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza ([IUCN 2015](#)) y la Norma Oficial Mexicana 059 (NOM-059- SEMARNAT-2010; [SEMARNAT 2010](#)).

De las 210 especies de mamíferos terrestres presentes en Chiapas, nueve son endémicas del estado (entre paréntesis se presenta el estado de conservación que le otorgan la NOM-059-SEMARNAT-2010 y la IUCN, respectivamente): tres musarañas: *Cryptotis lacandonensis* (sin categoría, sin categoría), *Sorex stizodon* (amenazada, peligro crítico) y *S. sclateri* (amenazada, peligro crítico), dos murciélagos:

Rhogeessa bickhami (sin categoría, sin categoría) y *R. genowaysi* (amenazada, en peligro) y cuatro roedores: *Peromyscus zarhynchus* (sujeta a protección especial, vulnerable), *Tylomys bullaris* (amenazada, en peligro crítico), *T. tumbalensis* (sujeta a protección especial, en peligro crítico) y *Heteromys nelsoni* (sujeta a protección especial, en peligro).

Peromyscus zarhynchus, *H. nelsoni*, *S. stizodon*, *T. bullaris* y *R. genowaysi* se presentan en dos grandes subprovincias, Altos de Chiapas y Sierras del Sur de Chiapas, las cuales coinciden con las cadenas montañosas de la Altiplanicie Central (en la parte central del estado) y la Sierra Madre de Chiapas (paralela a la llanura costera del Pacífico), respectivamente, presentan altitudes que van de los 1,000 a 4,000 m. Por sus condiciones ambientales únicas, propician ecosistemas compuestos por bosques típicos de montaña (bosques de encinos, bosques de pinos, bosques mesófilos de montaña) y una amplia variedad de comunidades vegetales como selvas en Sierras del Sur de Chiapas que albergan esa cantidad de especies. Sin embargo, la vegetación está muy perturbada por actividades humanas (Lorenzo *et al.* en revisión).

Peromyscus zarhynchus, *T. tumbalensis* y *S. sclateri* se encuentran en la subprovincia Sierras del Norte de Chiapas en la región de las Montañas del Norte del estado, terreno montañoso con clima cálido húmedo todo el año y lluvias intensas que superan los 5,000 mm durante la temporadas de las lluvias de invierno (nortes). Estas áreas tienen vegetación de selva y en las partes más altas bosques de pino. *C. lacandonensis* y *P. zarhynchus* se encuentran en la subprovincia Sierra Lacandona al este del estado, formada por serranías de diferentes altitudes y por su orientación, los vientos cargados de humedad (provenientes del Golfo de México) penetran en su territorio y permiten la existencia de selvas (Lorenzo *et al.* en revisión).

Oaxaca es un área importante de endemismo de mamíferos (Escalante 2003). La lista de especies de mamíferos terrestres registrados en Oaxaca está compuesta por 216 especies, de las cuales 14 se distribuyen exclusivamente en la entidad: tres musarañas: *Cryptotis magnus* (sujeta a protección especial, vulnerable), *Cryptotis peregrina* (sujeta a protección especial, datos deficientes), *C. phillipsii* (sin categoría, vulnerable); la liebre de Tehuantepec, *Lepus flavigularis* (en peligro de extinción, en peligro), una tuza *Orthogeomys cuniculus* (amenazada, datos deficientes) y nueve ratones: *Microtus oaxacensis* (amenazada, en peligro), *M. umbrosus* (sujeta a protección especial, en peligro), *Habromys chinanteco* (sin categoría, en peligro crítico), *H. ixtlani* (sin categoría, en peligro crítico), *H. lepturus* (sin categoría, en peligro crítico), *Megadontomys cryophilus* (amenazada, en peligro), *Peromyscus melanocarpus* (sin categoría, en peligro), *P. melanurus* (sin categoría, en peligro), *Rheomys mexicanus* (sujeta a protección especial, en peligro).

La mayor presencia de especies endémicas a Oaxaca se encuentra en la región de la Sierra Madre de Oaxaca (también llamada Sierra Juárez o Sierra Norte) con 10 especies, la Planicie costera del Istmo de Tehuantepec con tres y los Valles Centrales con tres. La mayoría de las especies pertenecen al orden Rodentia, lo que es de esperarse, ya que tienen baja movilidad en comparación con otros órdenes. Las subprovincias con una fisiografía montañosa (e. g., Sierra Madre de Oaxaca y la Sierra Madre del Sur) o que presentan una estacionalidad marcada (e. g., Planicie Costera del Pacífico, Planicie Costera del Istmo de Tehuantepec), son las que tienen mayor número de mamíferos endémicos (Briones-Salas *et al.* 2015). Estas áreas tienen en común historias biogeográficas complejas de formación y aislamiento geográfico y climático, factores que promueven la especiación (Halffter *et al.* 2008). Sin embargo, dichas zonas se encuentran amenazadas por la demanda de recursos y por la fragmentación y transformación del hábitat.

En los casos de *Cryptotis lacandonensis*, *C. peregrina*, *C. phillipsii*, *Sorex stizodon*, *S. sclateri*, *Rhogeessa bickhami*, *R. genowaysi*, *Tylomys bullaris*, *T. tumbalensis* y *Habromys chinanteco* solamente se cuentan con registros de distribución de menos una decena de ejemplares. En los casos de *Microtus oaxacensis*, *Rheomys mexicanus* y *Heteromys nelsoni* solo se conocen unas pocas decenas. En ambos grupos de especies su biología y ecología son desconocidas. Las diferencias

entre *Rhogeessa bickhami* y *R. genowaysi* son únicamente genéticas (cariotipos), por lo que es posible que sean más abundantes de lo que se conoce y que estén mezcladas con ejemplares de *R. tumida*, que es común en la zona tropical de México y Centro América. Las especies de los géneros *Cryptotis*, *Sorex*, *Megadontomys*, *Microtus*, *Habromys* y *Tylomys* no han sido registradas por los métodos tradicionales de monitoreo, lo que implica un sesgo en la información actual disponible, ya que pueden no estar presentes, tener densidades muy bajas o los sistemas de monitoreo utilizados no son los adecuados. Lo anterior pone en duda su estado de conservación asignado actualmente, sus categorías de conservación pueden ser artificiales y sin un sustento metodológico fuerte. En algunos casos el desconocimiento de las especies se considera como la ausencia de ejemplares y por ende, deben considerarse como amenazadas y en peligro crítico.

En el caso de las especies de los géneros *Tylomys* y *Habromys* son arborícolas, por lo que para su colecta se debe de usar métodos muy específicos que no son comúnmente utilizados en los monitoreos. Las especies del género *Tylomys* (hasta seis reconocidas según el autor) presentan una distribución desde México hasta el norte de América del Sur y solo se tienen registradas alrededor de 4 centenares de ejemplares (hay alrededor de un centenar mantenidos en cautiverio). Para el género *Habromys* (el cual se ha trabajado específicamente en los últimos años), presenta una distribución de México a El Salvador y se conoce siete especies.

En el caso de los soricidos (musarañas), la metodología de colecta es específica, por lo que existe una baja representación de ejemplares, y la gran mayoría de las colectas son incidentales. En general las especies de *Microtus* tienden a ser muy abundantes cuando se encuentra una colonia y por ser diurnas y crear "camino" son más fáciles de observar y colectar, por lo que deberían de estar ampliamente representadas; sin embargo, para *M. oaxacensis* solo se identificaron 35 ejemplares en la base de datos para una región particular de la Sierra norte de Oaxaca.

De todas las especies mencionadas, *Heteromys nelsoni* y *P. zarhynchus* son de las que más información se tiene de su biología y ecología (Lorenzo et al. 2006, 2016; Rios et al. 2016). En *H. nelsoni* se tienen datos fehacientes que está en un proceso de extinción a muy corto plazo y que las medidas de conservación que se apliquen deben de ser inmediatas para salvar a la especie, quedando posiblemente solo una población restringida a menos de unos pocos centenares de km² (Rios et al. 2016).

De acuerdo a estos planteamientos, se requieren estudios específicos de las especies micro endémicas con la metodología adecuada para su evaluación. Las buenas políticas de conservación se deben basar en aspectos de la biología y ecología de las especies a conservar y esto no se obtendrá mientras no se tengan altos niveles de conocimiento científico. La investigación sobre los mamíferos micro endémicos del sur de México debe apoyarse y enfocarse en evaluar las áreas poco exploradas, para con ello ampliar el conocimiento de su distribución, biológica, ecología y conocer el estado de conservación que guardan sus poblaciones. Es de igual importancia evaluar los cambios en los procesos ecológicos y evolutivos de las especies resultantes de actividades humanas tales como la transformación del hábitat, la extracción de especies (Naranjo et al. 2009), y los efectos del cambio climático. En particular, es urgente aplicar medidas de protección del hábitat (bosques tropicales y de montaña, humedales y manglares), así como impulsar alternativas realistas de uso sustentable de la fauna silvestre a través de la conformación de grupos organizados capaces de crear UMA bien administradas, asesoradas y financiadas que permitan mejorar la economía de las comunidades rurales para hacerlas partícipes de este proceso.

Se agradece al CONACYT el apoyo económico para realizar esta investigación y a los proyectos 151189, 153573 y 251053.

Literatura citada

BRIONES-SALAS, M., M. CORTES-MARCIAL, Y M. C. LAVARIEGA. 2015. Diversidad y distribución geográfica de los mamíferos terrestres del estado de Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86:685-710.

- ESCALANTE, T.** 2003. Determinación de prioridades en las áreas de conservación para los mamíferos terrestres de México, empleando criterios biogeográficos. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 74:211-237.
- ESCALANTE, T., J. MORRONE, Y G. TAPIA.** 2003. La distribución de los mamíferos terrestres y la regionalización biogeográfica de México. Ciudad de México, México.
- GUEVARA-CHUMACERO, L., R. LÓPEZ, Y V. SÁNCHEZ.** 2001. 105 años de investigación mastozoológica en México (1890-1995): una revisión de sus enfoques y tendencias. *Acta Zoológica Mexicana* 83:35-72.
- HALFFTER, G., J. LLORENTE-BOUSQUETS, Y J. J. MORRONE.** 2008. La perspectiva biogeográfica histórica, en *Capital natural de México Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.
- INEGI (INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA, GEOGRAFÍA E INFORMÁTICA).** 1981. Subprovincias fisiográficas, escala 1:1000000, SEOP (Secretaría de Obras Públicas, del Gobierno del Estado de Chiapas). Ciudad de México, México
- INEGI (INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA, GEOGRAFÍA E INFORMÁTICA).** 2015. Guía para la interpretación de cartografía: uso del suelo y vegetación: escala 1:250, 000: serie V / Instituto Nacional de Estadística y Geografía-- México: INEGI, c2014.
- IUCN (INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE).** 2015. IUCN Red list of threatened species. International Union for Conservancy of Nature and Natural Resources. <http://www.iucnredlist.org/>
- LORENZO, C., L. CUAUTLE, E. ESPINOZA, Y M. GARCÍA.** 2006. Intraspecific variation in *Peromyscus zarhynchus* (Rodentia:Muridae) from Chiapas, Mexico. *Journal of Mammalogy* 87:683-689.
- LORENZO, C., S. T. ÁLVAREZ-CASTAÑEDA, S. PÉREZ CONSUEGRA, Y J. L. PATTON.** 2016. Revision of the Chiapan deer mouse, *Peromyscus zarhynchus*, with the description of a new species. *Journal of Mammalogy*. DOI 10.1093/jmammal/gyw018.
- LORENZO, C., J. BOLAÑOS-CITALÁN, E. SÁNTIZ, Y D. NAVARRETE.** En revisión. Diversidad y conservación de los mamíferos terrestres de Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*.
- MORITZ, C., J. L. PATTON, C. J. CONROY, J. L. PARRA, G. C. WHITE, Y S. R. BEISSINGER.** 2008. Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. *Science* 322:261-264.
- NARANJO, E. J., R. DIRZO, J. C. LÓPEZ-ACOSTA, J. RENDÓN-VON OSTEN, A. REUTER, Y O. SOSA-NISHIZAKI.** 2009. Impacto de los factores antropogénicos de afectación directa a las poblaciones silvestres de flora y fauna. Pp. 247-276 en *Capital natural de México, Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio* (Soberón, J., G. Halffter, y J. Llorente-Bousquets, eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.
- RIOS, E., C. LORENZO, Y S. T. ÁLVAREZ-CASTAÑEDA.** 2016. Genetic variation in *Heteromys nelsoni* (Rodentia: Heteromyidae) reveals its possible natural extinction. *Mammalia*. DOI 10.1515/mammalia-2015-0173.
- RODRÍGUEZ, P., J. SOBERÓN, Y H. ARTIA.** 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana* 89:241-259.
- SEMARNAT (SECRETARÍA DE MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES).** 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental, especies nativas de flora y fauna silvestres de México, categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio, y lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección. México, 2454, 1-77.

Consuelo Lorenzo¹, Miguel Briones-Salas² y Sergio Ticul Álvarez-Castañeda^{3*}

¹ Departamento Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas 29290, Chiapas, México. E-mail: clorenzo@ecosur.mx.

²Laboratorio de Vertebrados Terrestres, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Hornos 1003, Ciudad de Oaxaca 71230, Oaxaca, México. E-mail: miguelbrionessalas@hotmail.com.

³ Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., La Paz 23096, Baja California Sur, México. E-mail: sticul@cibnor.mx.

Influencia del tipo de vegetación y la temporada sobre el ensamblaje de roedores en un mosaico de bosque templado mexicano

Influence of vegetation type and season on rodent assemblage in a Mexican temperate forest mosaic

Rafael Flores-Peredo^{1*} y Guillermo Vázquez-Domínguez²

¹ Laboratorio de Ecología, Instituto de Investigaciones Forestales, Universidad Veracruzana. Parque Ecológico El Haya, Antigua Carretera Xalapa-Coatepec s/n, Xalapa, 91070. Veracruz, México. E-mail: peredofr@gmail.com (RFP).

² Laboratorio de Ecología Funcional, Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Morelia 58190. Michoacán, México. E-mail: vazquezdg@gmail.com (GVD).

* Corresponding author

Knowing the factors that influence abundance, distribution and species richness is key to establishing local conservation strategies. We evaluated the influence of vegetation type (pine forest, oak-alder-forest and grassland) and season (dry, wet), on the rodent assemblage (richness and abundance in space and time) in a mosaic of temperate forest in Mexico. The completeness of the inventory was evaluated by nonparametric estimators ACE and Jackknife. We used a GLM to evaluate the effect of vegetation type, season and interaction (vegetation type*season) on the richness and abundance of rodents. The effects of factors and their interaction on the abundance of each species were evaluated with two-way ANOVA with rank transformations. To analyze changes in the rodent assembly structure, we used rank-curves abundances and ANCOVA to assess differences in species relative abundance (dominance). We found that rodents were more abundant in the pine forest and during the dry season, but the interaction between oak-alder forest and the dry season also favored abundance. At the species level, *Peromyscus melanotis* was abundant in the pine forest and *Reithrodontomys fulvescens* in the oak-alder-forest. Between seasons, only the abundance of *P. maniculatus* and *P. melanotis* was higher in the dry season than the wet season. The results show that in a temperate forest mosaics with trees are of crucial importance for rodent conservation during the dry season. However connectivity among temperate plant communities (pine forest, oak-alder forest and grassland) must be a strategy to consider in the study of rodents assemblage and their dynamics in temperate forests.

Key words: abundance; dominance; *Mus musculus*; rainfall; species richness.

Conocer los factores que influyen en la abundancia, distribución y riqueza de especies es clave para el establecimiento de estrategias locales de conservación. Evaluamos la influencia del tipo de vegetación (pinar, encinal-ilital, pastizal) y la temporada (seca, lluviosa), sobre el ensamblaje de roedores (riqueza y abundancia en espacio y tiempo) en un mosaico de bosque templado en México. Usamos los estimadores no paramétricos ACE and Jackknife para evaluar la completitud del inventario de especies. Utilizamos un modelo lineal generalizado para evaluar el efecto del tipo de vegetación, la temporada y la interacción (tipo de vegetación*temporada) sobre la riqueza y abundancia de roedores. El efecto de los factores y su interacción sobre la abundancia de cada especie se evaluó con un ANOVA de dos vías con transformaciones a rangos. Para analizar cambios en la estructura del ensamblaje de roedores utilizamos curvas de rango-abundancia y usamos un ANCOVA para probar diferencias en la abundancia relativa de especies (dominancia). Encontramos que los roedores fueron más abundantes en el bosque de pino y durante la temporada seca, pero la interacción entre el encinal-ilital y la temporada seca también favorecieron la abundancia. A nivel de especie, *Peromyscus melanotis* fue abundante en el bosque de pino y *Reithrodontomys fulvescens* en el encinal-ilital. La abundancia de *P. maniculatus* y *P. melanotis* fue mayor en la temporada seca que en la de lluvias. Los resultados muestran que en un bosque templado los mosaicos con árboles son de vital importancia para la conservación de roedores durante la temporada seca. No obstante, la conectividad entre comunidades vegetales templadas (bosque de pino, encinal-ilital y zacatal) debe ser una estrategia a considerar en el estudio del ensamblaje de roedores y su dinámica en bosques templados.

Introduction

Identification of the factors that influence patterns of distribution, abundance and richness of species are of central importance to develop conservation strategies of fauna and their habitat ([Ofori et al. 2015](#); [Manning and Edge 2008](#)). The species assemblage is a useful concept in ecology, used to describe the arrangement of species and their interactions in space and time ([Gee and Giller 1987](#); [Jorgensen 2004](#)). The structure of species assemblages is determined in part by environmental factors such as vegetation type and seasonal changes. Viewed as a habitat, a single vegetation type (e. g. pine forest) or a combination of these habitats (pine forest and grassland) can supply or complement the necessary resources (food, water, refuge, etc.) for assemblages of certain species, but the resource availability also may influence their habitat preference and affect the assemblage structure ([LoGiudice and Ostfeld 2002](#)). Moreover, seasonal variation such as the change from dry to wet seasons, also determines plant phenology. Changes in precipitation regimes and temperature fluctuations regulate the production, availability and quality of food (fruits, flowers, seeds, seedlings), which in turn influence the dominance of certain species ([Pardini et al. 2005](#)).

Among mammals, rodents are the most diverse group with numerous habitat associations, and comprise over 40 % of all mammalian fauna globally ([Wilson and Reeder 2005](#)). They have complex effects on the structure, composition and functional diversity of their environment through various ecological interactions as pollination ([Johnson et al. 2011](#)), removal, depredation and dispersal of fruits and seeds ([Sánchez-Cordero and Martínez-Gallardo 1998](#); [Flores-Peredo et al. 2011](#)), and dispersal of fungal spores ([Castillo-Guevara et al. 2012](#)). Small changes in the habitat can affect abundance, diversity and composition of some rodent species ([Malcom and Ray 2000](#)). As such, changes in the structure of small rodent communities can be used as indicators of habitat quality or environmental disturbance ([Avenant 2011](#)). Hence, to understand how environmental factors such as vegetation type and seasonal variation affect the ecology and population dynamics of rodent species, it is essential to design and implement local strategies to conserve species and manage their habitat ([Vázquez et al. 2000](#)). However, despite their ecological importance, research on small rodents carried out in Mexico has focused on single species or on basic inventories of species ([Sánchez et al. 2003](#); [Morales-García 2007](#); [Hernández-Flores and Rojas-Martínez 2010](#); [Cervantes and Ballesteros-Barrera 2012](#); [González-Christen et al. 2012](#)), with less attention on the effect of vegetation type and seasonality on the array of species or their habitat preferences.

Temperate forests in Mexico are comprised of different vegetation types, with pine forest and oak-alder-forest, often with grassland, being the most representative ([González-Medrano 2004](#)). These forests have marked dry and wet seasons between February-June and July-October, respectively ([Rzedowski 2006](#)) although through time these seasons may fluctuate due to factors such as climate change ([Gómez-Mendoza and Arriaga-Cabrera 2007](#)). The surface area of the temperate forest in Mexico has declined 27 % (47 million hectares approximately) in the last 30 years because of anthropogenic disturbances ([Sánchez-Colón et al. 2009](#); [Siry et al. 2015](#)). The surface area of temperate forests particularly in the state of Veracruz is 83,679 hectares and is inhabited by a total of 41 species of wild rodents ([Ceballos and Oliva 2005](#)). However, Veracruz ranks fifth nationally in terms of loss of forest area, mainly because of an expansion of agricultural areas, forest fires, illegal logging, and road expansion ([Challenger 1998](#); [CONAFOR 2010](#)). Thus, knowledge of the spatial and temporal dynamics of species is important for anticipating the potential consequences of fragmentation and habitat loss on population dynamics of rodents ([Lindenmayer and Fisher 2006](#)). The objective of this research was to evaluate the influence of vegetation type, seasons and the interaction of both factors on rodent assemblages in the temperate forest mosaic in central Veracruz, Mexico.

Material and methods

Study area. Our study was carried out in the San Juan del Monte Nature Reserve (19° 39' 00", 19° 35' 00" N, -97° 05' 00", -97° 07' 30" W), in the Las Vigas de Ramírez municipality, Veracruz, Mexico. The altitude of the nature reserve varies from 2,327 to 3,100 masl and the area covers 609 hectares (Flores-Peredo *et al.* 2011). The three main vegetation types included are: pine forest, dominated by species such as *Pinus patula*, *P. pseudostrobus*, *P. montezumae* and *P. teocote*, with heights between 15 and 25 m, oak-alder forest with predominance of *Quercus crassifolia* and *Alnus jorullensis*, with heights between 6 and 12 m, and grasslands including predominantly native grasses such as *Brachypodium mexicanum* and *Muhlenbergia macroura*, up to 1 m in height, and to a lesser extent shrubs such as *Baccharis conferta* (Rzedowsky 2006).

Seasonal variation. We characterized the seasonal variation in the study area by constructing an ombrothermic (rainfall and temperature) diagram (Figure 1). We used the average monthly temperature and rainfall recorded during 2005 - 2007 by the weather station for the Las Vigas de Ramírez municipality, Veracruz, Mexico. The ombrothermic diagram showed that the dry season began in January and ended in May, with an average monthly temperature of 12.30 °C, a rainfall of 235.77 mm (19.5 % of annual total), and an average monthly rainfall of 39.29 mm. January was the coldest month, and a slight increase in precipitation was observed during February. The wet season began in June and ended in October. The average temperature during this season was 11.84 °C, with a rainfall of 973.87 mm (80.5 % of annual total); with an average monthly rainfall of 162.31 mm. April was the hottest and driest month of the year.

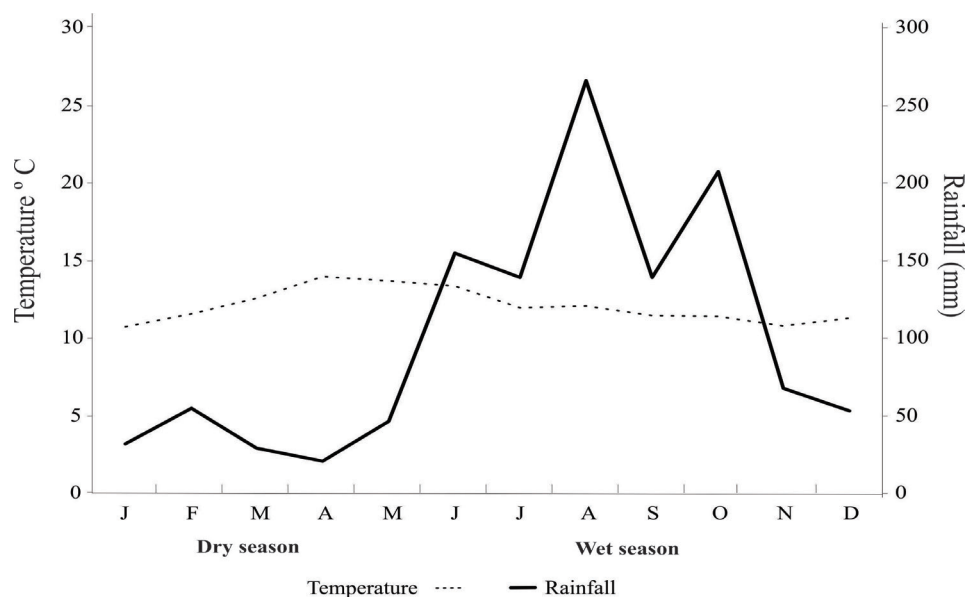


Figure 1. Ombrothermic diagram of the study area (2005 - 2007). Data are averages for the three years recorded and taken from the weather station (177 - 00030211) located in the municipality of Las Vigas de Ramírez, Veracruz, Mexico.

Rodent sampling design. According to the classification by Rzedowski (2006), we selected three vegetation types: pine forest, oak-alder forest, and grassland. A replica for each vegetation type was established and these were 3 - 4 km (mean 3.3 km) separated from the other members of the pair. A grid was placed on each of these 6 replicated vegetation patches. These grids were 130 m by 130 m in size (1.7 ha), and had lines 5 m apart. Each grid was trapped twice per month. For each trapping period, two transects were randomly chosen for trap lines. One of these was 130 m long (5 m wide) and the other 120 m (5 m wide). Both transects were trapped for two nights in sequence. There were therefore 144 trapping periods (288 trapping nights) in total (6 grids x 2 x 12 months). One week separated the two within-month trapping periods, and 9 days separated

the between-month trapping. For each trapping period, a pair of two transects was set with 25 traps placed at 10 m intervals, and trapped for two consecutive nights for a total of 50 trap-nights per trapping period or 100 per month. Each grid experienced 1,200 trap-nights for the year (100 per grid per month x 12). All six grids totaled 7,200 trap-nights (1,200 x 6).

Rodent identifications. The identification of rodent species is very difficult in the field. Because of this, we euthanized by asphyxia an adult male and female of each rodent species (Robert 2016). Identification to species of euthanized individuals was based on cranial morphology according to Wilson and Reeder (2005). After identifying the euthanized individuals, we created our own photographic field guide, and in some cases we used voucher specimens. At the end of fieldwork, all euthanized specimens were deposited in the Universidad Veracruzana mammal collection. To record recaptures, all individuals captured were ventrally marked with indelible ink, and then they were released at the capture sites.

Rodent sampling efficiency. To assess the rodent inventory efficiency, we determined the saturation of the rodent assemblages (asymptote) in each vegetation type and season by computing species accumulation curves. We computed non-parametric species richness estimators for abundance-based data (ACE; Abundance-based Coverage Estimator) and for incidence-based data (using a jackknife procedure) using 1000 randomizations (Magurran 2004). We used the average of ACE and Jackknife estimators to estimate the percentage saturation of rodent assemblages for each vegetation type and season. According to Moreno and Halffter (2000), we considered a value of 90 % completeness for the asymptote. All estimates were performed using the free license software EstimateS 9.1.0 (Colwell 2013).

Analyses of rodent assemblages. After checking for the assumptions in parametric analyses, we used a generalized linear model (GLM) with a Poisson distribution to test the effect of vegetation type and season and the interaction of both factors on species richness and abundance of rodents. The effect of vegetation type, season and its interaction on the abundance of each species was evaluated through two-way ANOVA test with rank transformation. For significant differences a multiple comparison Tukey test was used. To analyze seasonal and vegetation type changes in rodent community structure (dominance/evenness) we constructed rank-abundance curves (Magurran 2004). Then, to test differences in dominance/evenness of rodent species, we used an analysis of covariance (ANCOVA) to compare the slope of the rank-abundance curves according to vegetation type and seasonal period (Zar 2010). Because rank-abundance plots are not linear and do not follow a normal distribution, abundance of species was transformed to Log10 (Magurran 2004). Then, according to Log10 scale, we define dominant species as those taxa with values ≥ 1 (10 individuals; Gotelli and Colwell 2011).

Results

Rodent inventory completeness. Of the nine rodent species collected, the most abundant were *Peromyscus melanotis* (31%) and *P. maniculatus* (22%; Table 1). Total species accumulation curves reach the asymptote after 33 sampling nights, but varied among vegetation types: 32 nights for the pine forest, 31 for mixed forest, and 20 for subalpine grassland (Figure 2a). According to the average for the non-parametric estimators, the level of inventory completeness was satisfactory (*i. e.*, exceeded 90 %) only for the pine forest and grassland in the dry season and for pine forest and oak-alder in the wet season only (Table 1). We did not record recaptures of individually marked individuals.

Patch and seasonal changes in rodent assemblages. The pine forest had the highest richness of rodent species (8 species), followed by oak-alder forest (7 species) and grassland (5 species; Table 1, Figure 2b). However, the GLM model indicated that interaction between factors (vegetation type* season) did not affect rodent richness ($F_{2,6} = 0.21$, $P = 0.8976$), nor did individual factors, vegetation type ($F_{2,6} = 4.27$, $P = 0.1180$) or season ($F_{1,6} = 0.03$, $P = 0.8617$). In contrast, rodent abundance was affected by the interaction between vegetation type and season ($F_{2,6} = 4.28$, $P =$

Table 1. Diversity of rodents (n , mean \pm SD) captured in the three vegetation types and during the two seasons in a temperate forest in central Veracruz State, Mexico. Numbers of individuals trapped (n), Relative abundance (RA = percentage of captures represented by each species), ACE: Abundance-based Coverage Estimator, Jackknife: is found by systematically leaving out each observation from a dataset and calculating the estimate and then finding the average of these calculations, considering the number of species that occur in a single sample, the number of species and the number of samples. Average estimators: is the average obtained by the sum of the two estimators (ACE and Jackknife) divided between two. The % of completeness was calculated as follows: Richness*100/Average estimators.

| Species | n | RA% | Dry season | | | Wet season | | | | | | | | |
|------------------------------------|-----|-----|-------------|---------------|-------------|----------------|-----------|----------------|------------|----------------|-----|----------------|------------|----------------|
| | | | Pine forest | Oak-alder | Grassland | Pine forest | Oak-alder | Grassland | | | | | | |
| Cricetidae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Peromyscus melanotis</i> | 77 | 31 | 22 | 11.0 \pm 0 | 15 | 7.5 \pm 0.5 | 6 | 3.0 \pm 1.0 | 21 | 10.5 \pm 2.5 | 11 | 5.5 \pm 0.5 | 2 | 1.0 \pm 1.0 |
| <i>Peromyscus maniculatus</i> | 54 | 22 | 19 | 9.5 \pm 0.5 | 6 | 3.0 \pm 0 | 19 | 9.5 \pm 1.5 | 2 | 1.0 \pm 1.0 | 4 | 2.0 \pm 0 | 4 | 2.0 \pm 1.0 |
| <i>Microtus mexicanus</i> | 3 | 1 | 0 | 0 \pm 0 | 0 | 0 \pm 0 | 0 | 0 \pm 0 | 3 | 1.5 \pm 1.5 | 0 | 0 \pm 0 | 0 | 0 \pm 0 |
| <i>Reithrodontomys mexicanus</i> | 41 | 17 | 6 | 3.0 \pm 1.0 | 4 | 2.0 \pm 2.0 | 16 | 8.0 \pm 4.0 | 0 | 0 \pm 0 | 4 | 2.0 \pm 0 | 11 | 5.5 \pm 0.5 |
| <i>Reithrodontomys fulvescens</i> | 32 | 13 | 3 | 1.5 \pm 0.5 | 7 | 3.5 \pm 0.5 | 3 | 1.5 \pm 0.5 | 6 | 3.0 \pm 0 | 10 | 5.0 \pm 1.0 | 3 | 1.5 \pm 0.5 |
| <i>Reithrodontomys megalotis</i> | 15 | 6 | 1 | 1.0 \pm 0 | 1 | 0.5 \pm 0.5 | 6 | 3.0 \pm 0 | 2 | 1.0 \pm 1.0 | 3 | 1.5 \pm 0.5 | 1 | 0.5 \pm 0.5 |
| <i>Reithrodontomys sumichrasti</i> | 12 | 5 | 4 | 2.0 \pm 2.0 | 1 | 0.5 \pm 0.5 | 0 | 0 \pm 0 | 5 | 2.5 \pm 1.5 | 2 | 1.0 \pm 1.0 | 0 | 0 \pm 0 |
| <i>Neotodon alstoni</i> | 3 | 1 | 2 | 1.0 \pm 0 | 0 | 0 \pm 0 | 0 | 0 \pm 0 | 1 | 0.5 \pm 0.5 | 0 | 0 \pm 0 | 0 | 0 \pm 0 |
| Muridae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Mus musculus</i> | 11 | 4 | 1 | 1.0 \pm 0 | 1 | 0.5 \pm 0.5 | 0 | 0 \pm 0 | 6 | 3.0 \pm 0 | 2 | 1.0 \pm 1.0 | 0 | 0 \pm 0 |
| Abundance | 248 | 100 | 60 | 30.0 \pm 0 | 35 | 17.5 \pm 3.5 | 25 | 25.0 \pm 2.0 | 46 | 23.0 \pm 2.0 | 36 | 18.0 \pm 1.0 | 21 | 10.5 \pm 1.5 |
| Richness | 9 | | 8 | 7.5 \pm 0.5 | 7 | 5.0 \pm 2.0 | 5 | 4.5 \pm 0.5 | 8 | 8.0 \pm 1.0 | 7 | 6.0 \pm 1.0 | 5 | 4.0 \pm 1.0 |
| ACE, Jackknife | | | 8, 8.9 | | 10.04, 9.75 | | 5.5 | | 8.39, 8.92 | | 7.7 | | 5.44, 5.92 | |
| Average estimators | | | 8.5 | | 9.9 | | 5 | | 8.65 | | 7 | | 5.68 | |
| % Completeness | | | 95 | | 71 | | 100 | | 92 | | 100 | | 88 | |

Taxonomic nomenclature was according to Ramírez-Pulido *et al.* 2014.

0.0385), the mean number of rodent individuals was significantly higher in oak-alder-forest during the dry season ($P = 0.03$).

Species responses. Nine rodent species were recorded in this study, but *Microtus mexicanus* and *Neotodon alstoni* were excluded from the factorial analysis due to their low abundance ($n = 3$). There was no interaction effect between vegetation type and season for any species, although according to individual factor analyses only two species were sensitive to vegetation type, and none was affected by season. The abundance of *Peromyscus melanotis* differed among vegetation types ($F_{2,6} = 12.80, P = 0.003$). Their capture was higher in pine forest than in grassland ($P = 0.0005$), and in oak-alder forest ($P = 0.0167$); but oak-alder forest registered more individuals than grassland ($P = 0.0167$; Table 1). Similarly, the abundance of *Reithrodontomys fulvescens* also differed between vegetation types ($F_{2,6} = 5.80, P = 0.0269$); it was more abundant in oak-alder forest than in grassland ($P = 0.0088$) or in pine forest ($P = 0.0190$).

Changes in species dominance. *P. melanotis* and *P. maniculatus* were the most abundant species overall, both accounting for 53 % of the total individuals captured (Table 1). Only *N. alstoni* was considered a rare species during the dry season (1 individual) and the wet season (2 individuals). Although the abundance of *Mus musculus* did not change between seasons or vegetation types, the dominance of this exotic species during the wet season is clearly higher than native species such as *Reithrodontomys sumichrasti*, *R. megalotis*, *Microtus mexicanus* and *N. alstoni* (Figure 3a). But in spite of these differences, overall species dominance did not differ between the dry and wet seasons ($F_{1,14} = 0.51, P = 0.48$).

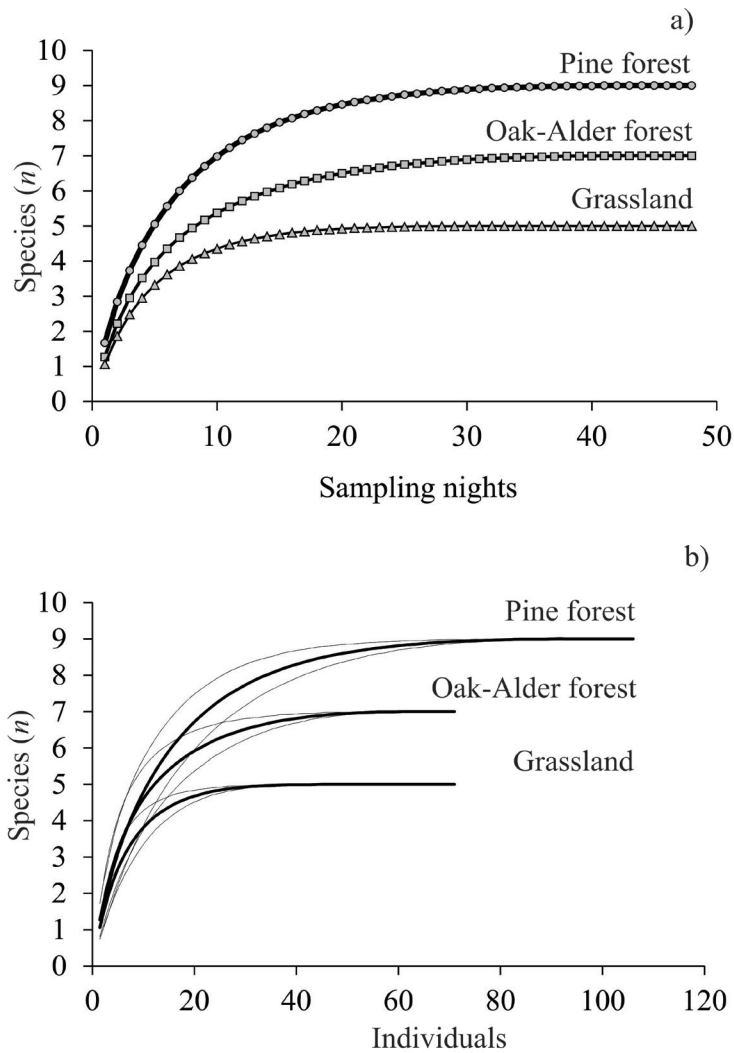


Figure 2. Accumulation curves (a) and rarefaction (b) of rodent species, recorded in the three vegetation types in a temperate forest in central Veracruz State, Mexico.

Rodent species dominance differed between vegetation types during the wet season ($F_{2,16} = 12.78, P = 0.0005$). Rodent species in grassland were less diverse (5 species) than in pine forest (8 species $P = 0.0005$), or oak-alder forest (7 species $P = 0.002$). The arrangement of rodent species assemblages varied according to vegetation types and season. During the wet season, the most dominant species was *P. melanotis* in pine forest, but in comparison oak-alder forest had more dominant species (*P. melanotis* and *R. fulvescens*) than did pine forest and grassland (Figure 3a). Pine forest also registered the highest number of rare species (3 species), followed by oak-alder forest (2 species) and grassland (1 species).

During the dry season, rodent species dominance between vegetation types differed ($F_{2,16} = 5.92, P = 0.01$), whereas dominance in the pine forest was higher than in the oak-alder forest ($P = 0.009$), *P. melanotis* and *P. maniculatus* versus *P. melanotis* respectively. Also in the dry season, pine forest and grassland were dominated by two species each (*P. melanotis*, *P. maniculatus* and *P. maniculatus*, *Reithrodontomys mexicanus*) and oak-alder forest by one species (Figure 3b). However, oak-alder forest contained the highest number of rare species (*R. sumichrasti*, *R. megalotis* and *M. musculus*) in comparison with the other two vegetation types (Figure 3b).

Discussion

The number of nights on which trapping was done was 48 per vegetation type (total = 144); however 33 nights were sufficient to achieve the asymptote in the species accumulation curve. We recorded nine rodent species, which was consistent with the pattern of richness (Mean 9 ± 1.41 SD) reported for other pine forests in Mexico (Coronel and Arellano 2004; Aragon et al. 2009; Cautle-García 2007; Cruz et al. 2010). However, the completeness of our inventory was

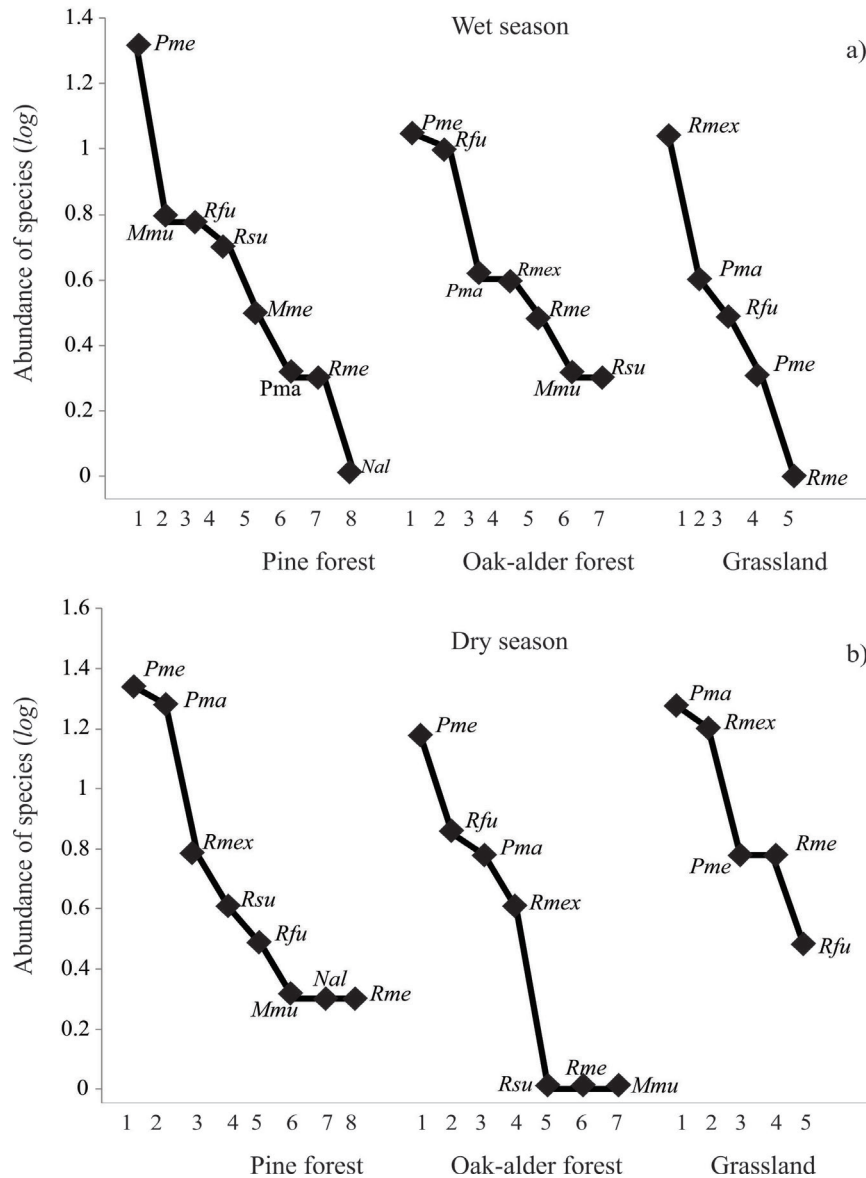


Figure 3. Rank abundance curves for rodent species recorded in three vegetation types for the wet season (a), and the dry season (b), in a temperate forest in central Veracruz State, Mexico. The code for each species corresponds to an abbreviation of its scientific name (*Mus musculus* = Mmu). On the Y axis species abundance is transformed to log 10, and on the X axis the number of species is recorded for each type of plant community.

only satisfactory in the dry season for the pine forest and grassland, and for the pine forest and oak-alder forest in the wet season that is exceeding 90 % completeness (Table 1). This may be because in these vegetation types the abundance of individuals registered for each species was more homogeneous (Table 1), nonparametric estimators such as ACE and Jackknife being sensitive to abundance parameters (Magurran 2004), assuming that while there are more rare

species in a given vegetation type, the higher the probability will be for new species to appear in the inventory and the completeness level will not be expected to exceed 90 % (Petersen and Meier 2003). Similarly, seasonality is a factor that may affect the reliability of species inventories influenced by the movements of individuals between plant communities in relation to resource availability, a particular attribute of rodent assemblages (Krebs et al. 2010; Rautenbach et al. 2014; Ofori et al. 2015).

Peromyscus melanotis and *P. maniculatus* were the most abundant species, as has also been reported in different Mexican pine-oak forests (Hall 1981; Orduña-Trejo et al. 1999; Cuautle-García 2007; Ruiz-Soberanes and Gómez-Álvarez 2010) and temperate forests of North America (Ceballos-González and Galindo-Leal 1984; Musser and Carleton 2005). Both species are also opportunistic species and they are also widely distributed in coastal, alpine, forests, grasslands, shrub lands, deserts and tropical areas (Ceballos-González and Galindo-Leal 1984; Martínez-Coronel et al. 1991).

Species richness was not affected by the interaction (vegetation type* season), or individually by these factors. This result likely reflected the fact that species collected during this study are common inhabitants of the vegetation types studied with reproduction occurring all year long (Ceballos and Oliva 2005). In contrast, rodent abundance was clearly affected by the interaction between vegetation type and season. Commonly, abundance in rodent communities changes seasonally because of annual climate variation, which determines the ecosystem productivity and the phenology of seed production (Cortes-Flores et al. 2011; Jackson et al. 2009; Nicolas and Colyn 2003). We found that among vegetation types the abundance of mice was higher in oak-alder forest during the dry season (Table 1). This coincides with the period of fruit production and seed dispersal of the oak-alder forest from March to May. This is because higher air temperature increases the opening of cones of *Alnus* and favors more acorns and seed presence on the ground (Niembro 1986; Cortes-Flores et al. 2011). The availability of these resources is consistent with the greater abundance of rodents at sites with greater vegetation cover and food availability (Tapia-Ramirez et al. 2012), as has been reported for rodents from the *Peromyscus* genus whose variation in dispersal depends on the abundance of food resources (Wang et al. 2009) and a low risk of predation common in areas with dense vegetation cover (Whelan et al. 1991; LoGiudice and Ostfeld 2002).

The abundance of *P. melanotis* was highest in the pine forest and oak-alder forest. These results are similar to those documented by Ruiz-Soberanes and Gómez-Álvarez (2010) from the temperate forest of La Malinche National Park, Tlaxcala, México, where *P. melanotis* was also abundant in the pine forest and oak-alder forest. Rodents of *P.* genus have high reproductive capacity throughout the year in this region, and particularly *P. melanotis* does not have conservation problems (Ceballos and Oliva 2005). Rodents commonly favor areas with plant cover where the availability of resources is greater under the canopy of parent trees because seed density is high (Vander Wall 2002; Hulme and Kollmann 2005). The abundance of *Reithrodontomys fulvescens* also was higher in oak-alder forest than in grassland and in pine forest, a pattern similar to that reported by Ruiz-Soberanes and Gómez-Álvarez (2010). *R. fulvescens* prefers oak-alder forest possibly because of increased availability of food resources such as invertebrates, acorns, and alder and pine seeds which are dispersed by wind (Ceballos and Oliva 2005).

Dominance of species did not differ among seasons, probably because all rodent species are similarly abundant throughout the year (Ceballos and Oliva 2005). Nevertheless, rodent species dominance differed between vegetation types during the wet season. *P. melanotis* was the most dominant species in pine forest where we also recorded the highest number of rare species such as *M. mexicanus*, *M. musculus* and *N. alstoni*. In the wet season, vegetation cover increases and favors different habitat conditions and availability of food resources that can support a greater

number of species and individuals with different dietary requirements ([Milstead et al. 2007](#)). In our case, *P. melanotis* consume seeds and seedlings that are common on the pine forest floor. This suggests that rodents forage in sites with greater food availability, which could explain the greater abundance of certain species during the wet period. Grassland was less favored than pine forest and oak-alder forest, due to its structural simplicity and the possible existence of a higher risk of predation by carnivores ([Morris and Davidson 2000](#); [LoGiudice and Ostfeld 2002](#)).

During the dry season, the pine forest contained more dominant rodent species (*P. melanotis* and *P. maniculatus*) than the oak-alder forest (*P. melanotis*), and here we also recorded a higher number of rare species such as *R. sumichrasti*, *R. megalotis* and *M. musculus*. This last species is able to displace native species with more specific habitat requirements due to its high reproductive capacity ([Álvarez-Romero 2008](#)). In warmer months such as February-June air temperature favors the opening of pine cones and seed dispersal ([Perry 1991](#)), and this generates higher food availability that favors the abundance of rodents ([Wang et al. 2009](#)). Although vegetation structure was not characterized in this study, we noticed that the confidence intervals of the rarefaction curves do not overlap (Figure 2b). Considering this as a robust statistical comparison (see [MacGregor-Fors and Payton, 2013](#)), we can confidently conclude that pine and oak alder patches had significantly more species (8 and 7 species respectively) than grassland with 5 species. This indicates that areas structurally more complex in vegetation favor a higher rodent species richness because they provide more resources such as food and shelter, features consistently associated with particular seasons. However, rodents such as *P. maniculatus* and *R. mexicanus* can also remove seeds from open areas that provide food resources throughout the year due to the presence of perennial species such as *Muhlenbergia macroura*. Therefore the presence of isolated trees or shrubs in grasslands may offer potential shelter and food resources for these habitat generalist species. These findings suggest that integrated conservation of pine forest, oak-alder forest, and subalpine grassland is essential for maintenance of rodent populations and their ecological roles in temperate forest dynamics.

Conclusions

Our results demonstrate that vegetation type is an important variable related to rodent diversity. Pine and oak-alder forests supported the highest number of rodent species, namely eight and seven respectively. *Peromyscus melanotis* and *Reithrodontomys fulvescens* in particular were favored in areas with complex plant cover because forest habitats have a higher availability of food resources and shelter. Moreover, three rare species, *R. sumichrasti*, *R. megalotis* and *M. musculus*, were recorded in the oak-alder forests.

Seasonality is also a major factor that determines how individuals use vegetation types because it influences the dynamics of their food resources and reproductive periods. Rodent abundance was higher during dry seasons and particularly in oak-alder forest where there are possibly more varied resources such as alder seeds, acorns and pine seeds dispersed in the wind. During this season, species such as *P. melanotis* and *P. maniculatus* were more dominant in the pine forest than oak-alder forest where only *P. melanotis* was a dominant species. This is because in these sites the heterogeneity and productivity are higher due to the high level of fruit and seed production and dispersal that is common from March to May. In wet seasons *P. melanotis* was the most dominant species in pine forest where a high number of rare species was also recorded, namely *M. mexicanus*, *M. musculus* and *N. alstoni*. These findings emphasize the important role of seasonality in influencing the rodent component of the communities we investigated.

Although the non-native species *Mus musculus* remains rare in these habitats, its distribution, abundance, and interspecific interactions should be studied more because of its potential to

displace native rodents such as *Reithrodontomys sumichrasti*, *R. megalotis*, *M. mexicanus* and *N. alstoni*. This last is an endemic species restricted to the Trans-Mexican Volcanic Belt.

An important conclusion from this investigation of multiple species in multiple habitats is that these diverse communities are complexly connected with numerous interactions among them. Conservation planning needs to take this connectivity into account with a strategy that aims to preserve a mosaic of vegetation types, and thereby preserve all the parts and all the ecosystem functions for maximum effectiveness.

Acknowledgments

The National Council for Science and Technology awarded a PhD scholarship (175058) to the first author. Thanks to J. Galindo (INBIOTECA-UV) for logistical support and A. Gonzalez (IIB-UV) for help in identifying specimens. We thank two anonymous referees for valuable suggestions and comments. The Veracruz State Government allowed us the use of the facilities of the San Juan del Monte Nature Reserve. Help from the park rangers M. Becerra and A. Becerra as well as the biologist R. Hernandez was indispensable during fieldwork.

Cited literature

- ÁLVAREZ-ROMERO, J. G., R. A. MEDELLÍN, A. OLIVERAS DE ITA, H. GÓMEZ DE SILVA, AND O. SÁNCHEZ.** 2008. Animales exóticos en México: una amenaza para la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Ciudad de México, México.
- ARAGÓN, E. E., A. GARZA, AND F. A. CERVANTES.** 2009. Estructura y organización de los ensambles de roedores de un bosque de la Sierra Madre Occidental, Durango, México. *Revista Chilena de Historia Natural* 82:523–542.
- AVENANT, N.** 2011. The potential utility of rodents and other small mammals of indicators of ecosystem integrity of South African grasslands. *South African Journal of Wildlife Research* 38:626–639.
- CASTILLO-GUEVARA, C., C. LARA, AND G. PÉREZ.** 2012. Mycophagy by rodents in a temperate forest of Central Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:772–777.
- CEBALLOS, G., AND G. OLIVA (EDS.).** 2005. Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Fondo de Cultura Económica, Colección: Sección de Obras de Ciencia y Tecnología. Ciudad de México, México.
- CEBALLOS-GONZÁLEZ, G., AND C. GALINDO-LEAL.** 1984. Mamíferos Silvestres de la Cuenca de México. Editorial Limusa. Ciudad de México, México.
- CERVANTES, F. A., AND C. BALLESTEROS-BARRERA (EDS.).** 2012. Estudios sobre la biología de roedores silvestres mexicanos. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Universidad Autónoma Metropolitana. Ciudad de México, México.
- CHALLENGER, A.** 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Biología, Sierra Madre. Ciudad de México, México.
- COLWELL, R. K.** 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples (Software and User's guide). Version 9.1.0. Connecticut, EE. UU.
- CONAFOR (COMISIÓN NACIONAL FORESTAL).** 2010. Programa Nacional de Protección contra Incendios Forestales. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Zapopan, México.
- CORTES-FLORES, J., G. CORNEJO-TENORIO, AND G. IBARRA-MANRÍQUEZ.** 2011. Fenología reproductiva de las especies arbóreas de un bosque neotropical. *Interciencia* 36:608–613.
- CORONEL-ARELLANO, H.** 2004. Inventario de la Mastofauna terrestre: el caso del rancho Santa Elena, Huasca de Ocampo, Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

Pachuca de Soto, México.

- CUAUTLE-GARCÍA, L. M.** 2007. Diversidad de roedores en la reserva de la biósfera la Michilia en relación con la heterogeneidad ambiental a nivel macrohábitat y microhábitat. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, México.
- CRUZ, L. E., C. LORENZO, O. G. RETANA, AND E. C. SANTIZ.** 2010. Interspecific variability in the abundance of small rodents on the highlands of Chiapas, Mexico. *Therya* 1:129–136.
- FLORES-PEREDO, R., L. R. SÁNCHEZ-VELÁSQUEZ, J. GALINDO-GONZÁLEZ, AND J. MORALES-MÁVIL.** 2011. Post-dispersed pine seed removal and its effect on seedling establishment in a Mexican Temperate Forest. *Plant Ecology* 212:1037–1046.
- GEE, J. H. R., AND P. S. GILLER.** 1987. *Organization of communities, Past and Present.* Blackwell Scientific Publications. Oxford, United Kingdom.
- GOMEZ-MENDOZA, L, AND ARRIAGA-CABRERA, L.** 2007. Effects of climate change in *Pinus* and *Quercus* distribution in Mexico. *Conservation Biology* 21:1545–1555.
- GONZÁLEZ-CHRISTEN, A., N. V. RODRÍGUEZ-SANTIAGO, AND G. MARÍN-GÓMEZ.** 2012. Composición del ensamble de pequeños mamíferos del borde de un bosque mesófilo de montaña en Veracruz, México. Pp. 85–95 en *Estudios sobre la biología de roedores silvestres mexicanos* (Cervantes, F. A., and C. Ballesteros-Barrera, eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Ciudad de México, México.
- GONZÁLEZ-MEDRANO, F.** 2004. Las comunidades vegetales de México: Propuesta para la unificación de la clasificación y nomenclatura de la vegetación de México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología. Ciudad de México, México.
- GOTELLI, N. J., AND R. K. COLWELL.** 2011. Estimates species richness. Pp. 39–54 in *Frontiers in measuring biodiversity* (Magurran, A. E., and B. J. McGill, eds.). Oxford University Press. New York, EE. UU.
- HALL, E. R.** 1981. *The mammals of North America.* 2th edition. John Wiley and Sons. New York, EE. UU.
- HERNÁNDEZ-FLORES, S. D., AND A. E. ROJAS-MARTÍNEZ.** 2010. Lista actualizada y estado de conservación de los mamíferos del Parque Nacional el Chico, Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana* 26:563–583.
- HORVATH, G., D. MOLNÁR, AND G. CSONKA.** 2007. Population dynamics and spatial patterns of small mammals in protected forest and reforested areas. *Natura Somogyiensis* 7:191–207.
- HULME, P. E., AND J. KOLLMANN.** 2005. Seed Predator Guilds, Spatial Variation in Post-dispersal Seed Predation and Potential Effects on Plant Demography: a Temperate Perspective. Pp. 9–30 in *Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment* (Forget, P. M., J. E. Lambert, P. E. Hulme, and S. B. Vander-Walls, eds.). CABI. Wallingford, England.
- JACKSON, S. T., J. L. BETANCOURT, R. K. BOOTH, AND S. T. GRAY.** 2009. Ecology and the ratchet of events: climate variability, niche dimensions, and species distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:19685–19692.
- JOHNSON, S. D., P.M. BURGOYNE, L. D. HARDER, AND S. DÖTTERL.** 2011. Mammal pollinators lured by the scent of a parasitic plant. *Proceedings of the Royal Society B* 278:2303–2310.
- JORGENSEN, E. E.** 2004. Small mammal use of microhabitat reviewed. *Journal of Mammalogy* 85:531–539.
- JORGENSEN, E. E., AND S. DEMARAIS.** 1999. Spatial scale dependence of rodent habitat use. *Journal of Mammalogy* 89:421–429.
- KREBS, C. J., K. COWCILL, R. BOONSTRA, AND A. J. KENNEY.** 2010. Do changes in berry crops drive population fluctuations in small rodents in the southwestern Yukon? *Journal of Mammalogy* 91:500–509.
- LINDENMAYER, D. B., AND J. FISHER.** 2006. *Habitat fragmentation and landscape change. An ecological and conservation synthesis.* CSIRO Publishing. Melbourne, Australia.
- LOGIUDICE, K., AND R. S. OSTFELD.** 2002. Interactions between mammals and trees: predation on mammal-dispersed seeds and the effect of ambient food. *Oecologia* 130:420–425.
- MACGREGOR-FORS, I., AND M. E. PAYTON.** 2013. Contrasting diversity values: Statistical inferences based on overlapping confidence intervals. *PloS One* 8:e56794.

- MAGURRAN, A. E.**, 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing. Oxford, EE. UU.
- MALCOM, J. R., AND J. C. RAY.** 2000. The influence of timber extraction routes on central African small mammal communities, forest structure and tree diversity. *Conservation Biology* 14:1623–1638.
- MANNING, J. A., AND W. D. EDGE.** 2008. Small mammal responses to fine woody debris and forest fuel reduction in southwest Oregon. *Journal of Wildlife Management* 72:625–632.
- MARTÍNEZ-CORONEL, M., J. RAMÍREZ-PULIDO, AND T. ÁLVAREZ.** 1991. Variación intrapoblacional de *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Muridae) en el Eje Volcánico Transverso, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 47:1–51.
- MILSTEAD, W. B., P. L. MESERVE, A. CAMPANELLA, M. A. PREVITALI, D. A. KELT, AND J. R. GUTIÉRREZ.** 2007. Spatial ecology of small mammals in north-central Chile: role of precipitation and refuges. *Journal of Mammalogy* 88:1532–1538.
- MORALES-GARCÍA, J. J.** 2007. Ensamblaje de mamíferos terrestres en un bosque templado en áreas bajo diferente manejo forestal en Huasca de Ocampo, Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pachuca de Soto, México.
- MORENO, C. E., AND G. HALFFTER.** 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 37:149–158.
- MORRIS, D. W., AND D. L. DAVIDSON.** 2000. Optimally foraging mice match patch use with habitat differences in fitness. *Ecology* 81:2061–2066.
- MUSSER, G. G., AND M. D. CARLETON.** 2005. Superfamily Muroidea. Pp. 894–1531 in *Mammal Species of the World a Taxonomic and Geographic Reference* (Wilson, D. E., and D. M. Reeder, eds.). Johns Hopkins University Press. Baltimore, EE. UU.
- NICOLAS, V., AND M. COLYN.** 2003. Seasonal variations in population and community structure of small rodents in a tropical forest of Gabon. *Canadian Journal of Zoology* 81:1034–1046.
- NIEMBRO, R. A.** 1986. Mecanismos de reproducción sexual de pinos. Editorial Limusa. Ciudad de México, México.
- OFORI, B. Y., D. K. ATTUQUAYEFIO, E. H. OWUSU, R. K. Y. MUSAH, J. K. QUARTEY, AND Y. NTIAMOA-BAIDU.** 2015. Seasonal changes in small mammal assemblage in Kogyae Strict Nature Reserve, Ghana. *International Journal of Biodiversity and Conservation* 7:238–244.
- ORDUÑA-TREJO, C., A. CASTRO-CAMPILLO, AND J. RAMÍREZ-PULIDO.** 1999. Mammals from the Tarascan Plateau, Michoacán México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 4:53–68.
- PARDINI, R., S. MARQUES DE SOUSA, R. BRAGA-NETO, AND J. P. METZGER.** 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* 124:253–266.
- PEARSON, D. E., AND L. F. RUGGIERO.** 2003. Transect versus Grid Trapping Arrangements for Sampling Small-Mammal Communities. *Wildlife Society Bulletin* 31:454–459.
- PETERSEN, F. T., AND R. MEIER.** 2003. Testing species-richness estimation methods on single-sample collection data using the Danish Diptera. *Biodiversity and Conservation* 12:667–686.
- PERRY, J. P.** 1991. *The Pines of Mexico and Central America*. Timber Press. Portland, EE. UU.
- RAMÍREZ-PULIDO, J., N. GONZÁLEZ-RUIZ, A. L. GARDNER, AND J. ARROYO-CABRALES.** 2014. List of Recent Land Mammals of Mexico. *Special publications, Museum of Texas, Tech University* 63:1–69.
- RAUTENBACH, A., T. DICKERSON, AND M. C. SCHOEMAN.** 2014. Diversity of rodent and shrew assemblages in different vegetation types of the savannah biome in South Africa: no evidence for nested subsets or competition. *African Journal of Ecology* 52:30–40.
- RZEDOWSKI, J.** 2006. *Vegetación de México*. First edition digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.
- ROBERT, S.** 2016. Sikes and the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. *Journal of Mammalogy* 97:663–668.
- RUIZ-SOBERANES, J. A., AND G. GÓMEZ-ÁLVAREZ.** 2010. Estudio Mastofaunístico del Parque Nacional la

- Malinche, Tlaxcala México. *Therya* 1:97–110.
- SÁNCHEZ-COLÓN, S., A. FLORES MARTÍNEZ, I. A. CRUZ-LEYVA, AND A. VELÁZQUEZ.** 2009. Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. Pp. 75–129 in *Capital natural de México*, vol. II (Dirzo, R., R. González., and I. J. March eds.). Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.
- SÁNCHEZ, O., E. VEGA, E. PETERS, AND O. MONROY-VILCHIS.** 2003. Conservación de ecosistemas templados de montaña en México. Instituto Nacional de Ecología. Ciudad de México, México.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V., AND R. MARTÍNEZ-GALLARDO.** 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 14:139–151.
- SIRY, J. P., P. BETTINGER, K. MERRY, D. L. GREBNER, K. BOSTON, AND C. H. CIESZEWSKI.** 2015. *Forest Plans of North America*. Elsevier Academic Press. Washington, EE. UU.
- TAPIA-RAMÍREZ, G., C. LÓPEZ-GONZÁLEZ, A. GONZÁLEZ-ROMERO, AND S. F. HERNÁNDEZ-BETANCOURT.** 2012. Diversidad de roedores y su relación con la heterogeneidad ambiental en la cuenca del río Nazas, Durango, México. Pp. 59–70 in *Estudios sobre la biología de roedores silvestres mexicanos* (Cervantes, F. A., and C. Ballesteros-Barrera, eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Ciudad de México, México.
- VANDER WALL, S. B.** 2002. Masting in animal-dispersed pines facilitates seed dispersal. *Ecology* 83:3508–3516.
- VÁZQUEZ, L. B., R. A. MEDELLIN, AND G. N. CAMERON.** 2000. Population and community ecology of small rodents in Montane Forest of Western Mexico. *Journal of Mammalogy* 81:77–85.
- WANG, G. M., J. O. WOLFF, S. H. VESSEY, N. A. SLADE, J. W. WHITAM, J. F. MERRITT, M. L. HUNTER, JR., AND S. P. ELIAS.** 2009. Comparative population dynamics of *Peromyscus leucopus* in North America: influences of climate, food and density dependence. *Population Ecology* 51:133–142.
- WHELAN, C. J., M. F. WILLSON, C. A. TUMA, AND I. SOUZAPINTO.** 1991. Spatial and temporal patterns of post-dispersal seed predation. *Canadian Journal of Botany* 69:428–436.
- WILSON, D. E., AND D. A. REEDER.** 2005. *Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, EE. UU.
- Zar, J. H.** 2010. *Biostatistical Analysis*. 5th edition. Prentice Hall, Inc. New Jersey, EE. UU.

Submitted: March 28, 2016

Reviewed: June 4, 2016

Accepted: August 2, 2016

Associated editor: William Lidicker

La etología puede relacionarse con la estructura genética de una población: *Chaetodipus siccus* un caso de estudio

Ethology may be related to the genetic structure of a population: *Chaetodipus siccus* as a study case

Eduardo Felipe Aguilera-Miller^{1*}

¹Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. Instituto Politécnico Nacional 195, La Paz 23090. Baja California Sur, México. E-mail: relupin@gmail.com (EAM).

Philopatry is a biological trait observed in a wide variety of zoological taxa. It is considered as the basis of social behavior in rodents as well as a driver of spatial distribution of individuals. Females are typically philopatric, whereby they have access to resources to breed their offspring. This philopatric tendency is partly responsible for the genetic structuring in the natural populations of mammals. Heteromyid rodents conform complex communities and the agonistic interactions among them are common. Aggressiveness is the way to establish dominance hierarchies. By setting a hierarchy, dominant individuals have priority access to critical resources. *Chaetodipus siccus* is an heteromyid endemic to the Baja California peninsula, distributed across an area of ~270 km², where a particular pattern of high variation of matrilineal lineages has been observed. The presence of multiple spatially segregated matrilineal lineages has been proposed, reinforced by the aggressive nature of the species, which leads to limited panmixia within the range of *C. siccus*. To test this hypothesis, a statistically parsimonious haplotype network study was conducted using matrilineal markers and behavioral experiments of intra- and interspecific dominance. Thirty four localities were surveyed throughout the *C. siccus* distribution range to capture specimens ($n = 143$) for the statistically parsimonious network. Muscle tissue was used for DNA extraction, and fragments of Cytb and COI genes were sequenced. To study intraspecific and interspecific dominance, ethological experiments were conducted between females under different conditions. For this purpose, 52 adult females of *C. siccus* and five adult females of *C. arenarius*, *C. ammophilus*, *C. spinatus* and *C. rudinoris* were captured alive and maintained in captivity. Encounters took place inside neutral arenas every other night. Individuals were housed individually in social cages. Fifty three haplotypes of Cytb and 15 of COI were identified from 143 *C. siccus* individuals. A high variety of private haplotypes was observed (31 for Cytb and 5 for COI). The presence of a dominant individual over another was observed in all conditions in the intraspecific and interspecific dominance experiments. Dominant females were statistically more aggressive than subordinate females ($p < 0.001$), and *C. siccus* dominated over the other species. A marked genetic structure was observed, with a considerable presence of private haplotypes. It is considered that genetic structure occurs when subpopulations are at least partially isolated from each other. There are no appreciable physical barriers within the distribution range of the species. For this reason, it is suggested that ethological interactions rather than geographical features may limit gene flow within the population of *C. siccus*. Structures with an unusual number of haplotypes in small geographical areas, as in *C. siccus*, have been previously recognized for other mammal species. It is argued that this pattern is the result of a philopatric character of females; this behavior restricts gene flow between areas. The existence of several geographically restricted matrilineal lineages suggests that females do not disperse, but remain within a very small geographic area. This points directly to the presence of philopatry in females. Agonistic behaviors are the means through which an individual maintains its hierarchy over others, defining its preferential access to resources. It's the extremely aggressive nature and a territorial behavior of females of *C. siccus* have resulted in the segregation of matrilineal lineages.

Key words: agonistic encounters; gene flow; Heteromyidae; hierarchies of dominance; matrilineal.

La filopatría, rasgo biológico presente en una amplia variedad de taxa zoológicos, es considerada como base del comportamiento social entre roedores. También es promotor importante de la distribución espacial de los individuos. Las hembras son típicamente filopátricas, característica que les confiere acceso a los recursos necesarios para criar a su progenie. Esta tendencia filopátrica es en parte, responsable de la estructuración genética en poblaciones naturales de mamíferos. Los heterómidos conforman comunidades complejas y las interacciones agonísticas entre éstos es un patrón generalizado. La agresividad es el medio por el cual se establecen jerarquías de dominancia; gracias a éstas, los individuos dominantes obtienen acceso prioritario a recursos. *Chaetodipus siccus* es endémico de la península de Baja California, distribuido en un área de ~270 km² y en el cual se ha identificado un peculiar patrón de diversidad de

linajes matrilineales. Por esto, se tiene la hipótesis de la presencia de múltiples linajes matrilineales segregados espacialmente y promovidos por la naturaleza agresiva de la especie, lo que limita la panmixia dentro de su área de distribución. Para probar esta hipótesis se realizó una red de haplotipos estadísticamente parsimoniosa empleando marcadores de herencia materna y experimentos etológicos de dominancia a nivel intra e interespecífico. Se visitaron 34 localidades para capturar individuos de *C. siccus* ($n = 143$) para el análisis de la red estadísticamente parsimoniosa. Se empleó tejido muscular para la extracción de DNA y se secuenciaron fragmentos de *Cytb* y COI. Para estudiar la dominancia intra e interespecífica, se condujeron experimentos etológicos bajo diversas condiciones entre hembras. Para esto, 52 hembras de *C. siccus* y cinco hembras de *C. arenarius*, *C. ammophilus*, *C. spinatus* y *C. rudinoris* fueron capturadas vivas y mantenidas en cautiverio. Los encuentros tuvieron lugar en arenas neutrales, cada tercera noche. Los individuos fueron alojados individualmente dentro de cajas sociales. Se identificaron 53 haplotipos de *Cytb* y 15 de COI a partir de 143 individuos de *C. siccus*. Se observó una considerable cantidad de haplotipos únicos (31 para *Cytb* y 5 para COI). La presencia de un individuo dominante y uno subordinado fue observada a través de las diferentes condiciones evaluadas durante los experimentos etológicos de dominancia intra e interespecífica. Las hembras dominantes fueron estadísticamente más agresivas que las subordinadas ($P < 0.001$), incluso, *C. siccus* dominó a las demás especies. Se observó una marcada estructura genética con la presencia de varios haplotipos únicos. Se considera que tal estructura se presenta cuando las subpoblaciones están aisladas entre ellas, al menos parcialmente. Dentro del área de distribución de la especie no existen barreras físicas apreciables. Es por esto que las interacciones etológicas entre individuos, más que las características geográficas del hábitat, pueden ser las responsables del flujo limitado de genes, dentro de la población de *C. siccus*. Estructuras con un inusual número de haplotipos distribuidos en áreas geográficas pequeñas, como el caso de *C. siccus*, han sido observadas previamente en otras poblaciones de mamíferos. Se argumenta que este patrón resulta del carácter filopátrico entre hembras, conducta que restringe el flujo genético entre áreas. La existencia de linajes matrilineales restringidos geográficamente propone que las hembras no se dispersan y permanecen en pequeñas áreas geográficas. Esto apunta directamente a la presencia de filopatría femenina. Los comportamientos agonísticos son el medio por el cual un individuo mantiene su jerarquía ante otros, lo que define su acceso preferencial a los recursos. En las hembras de *C. siccus*, su naturaleza extremadamente agresiva y su comportamiento territorial ha resultado en la segregación espacial de múltiples haplotipos matrilineales.

© 2016 Asociación Mexicana de Mastozoología, www.mastozoologiamexicana.org

Introducción

A medida que los individuos maduran, éstos tienen la opción de dispersarse o retrasar la dispersión y permanecer en el mismo sitio en el que nacieron, a esto se le denomina filopatría (Solomon 2003). Aunque gran interés en el estudio de la filopatría se debe a que dicha conducta es considerada como la base del comportamiento social entre los roedores (Michener 1983; Waser y Jones 1983; Solomon 2003; Clutton-Brock y Lukas 2012), también puede influir en la distribución espacial de individuos (Solomon y Getz 1997; Blumstein y Armitage 1999; Lacey 2000) y de linajes, promovidos principalmente por las hembras (Chesser 1991; Dixon 2011). El estudio de la filopatría se ha abordado de diferentes maneras según el autor o el grupo de organismos estudiado. Debido a sus varias connotaciones, se utilizará la idea propuesta por Waser y Jones (1983) que hace referencia a la permanencia de un individuo, en su lugar de nacimiento, aún después de haber alcanzado la madurez e independencia parental. Entre los mamíferos, las hembras son típicamente filopátricas (Chesser 1991; Dixon 2011), ya que de esta manera tienen acceso a sitios de refugio y de forrajeo previamente conocidos y posiblemente heredados (McGuire et al. 1993), esenciales para la crianza de su progenie (Greenwood 1980).

Los roedores de la familia Heteromyidae son un grupo de mamíferos en los que se ha estudiado la evolución de diversos patrones de comportamiento (e. g. Randall 1984a, b; Bleich y Price 1995; Newmark y Jenkins 2000; Winters y Waser 2003; Cooper y Randall 2007; Meshriy et al. 2011). Este grupo de roedores se distribuye principalmente en los ambientes áridos de Norteamérica (Vaughan et al. 2000). Las condiciones imperantes en estos ambientes los han forzado a adquirir estrategias tanto fisiológicas como de comportamiento para poder sobrevivir a ciclos de precipitación extrema seguidos de largos periodos de sequía (Vander-Wall 1990). Es por esto que la obtención y defensa del recurso alimenticio son centrales para estos organismos.

Las comunidades de heterómidos pueden ser muy complejas, debido a que se ha registrado la coexistencia de hasta seis especies diferentes ([Brown y Harney 1993](#); [Vaughan et al. 2000](#)), por lo que la defensa de territorios entre conespecíficos y especies simpátricas es un patrón generalizado ([Eisenberg 1963](#); [Jones 1993](#); [Shier y Randall 2007](#)). Los heterómidos representan un grupo de especies solitarias, pero tienen sistemas sociales sólidos y establecen familiaridad con individuos estrechamente relacionados ([Cooper y Randall 2007](#)). El solapamiento de territorios es un fenómeno común que contribuye a la organización social y promueve la tolerancia ([Shier y Randall 2007](#); [Vázquez y Álvarez-Castañeda 2011](#)), de esta manera se evitan enfrentamientos y agresiones que pueden tener un alto costo energético en temporadas de intensa competencia por recursos ([Silk 2007](#); [Holekamp et al. 2012](#)). No obstante, existe la evidencia de comportamientos agresivos entre heterómidos ([Eisenberg 1963](#); [Randall 1993](#)). La agresión es el medio por el cual se establecen jerarquías de dominancia, con las que se puede mediar la prioridad de acceso a los recursos, de esta forma, las hembras dominantes podrán monopolizar sitios de crianza o forrajeo y permanecer filopátricas ([Newmark y Jenkins 2000](#)). Los experimentos de agresividad se han utilizado frecuentemente en investigaciones de interacciones agonísticas entre roedores ([Harper y Batzli 1997](#); [Johannesen et al. 2002](#); [Shier y Randall 2007](#)) y entre musarañas ([Oleinichenko 2000](#); [Rychlik y Zwolak 2006](#)). La agresión parece ser una adaptación primaria para hacer frente a la competencia ([Moynihan 1998](#)); así, la cantidad de conductas agonísticas específicas dirigidas hacia un competidor deberán reflejar el grado de competencia verdadera ([MacArthur 1972](#); [Perri y Randall 1999](#)). Destacan dos estudios que abordan las jerarquías de dominancia entre heterómidos. En el primero se abordaron las relaciones de dominancia entre especies simpátricas (*Dipodomys stephensi* y *D. agilis*) mediante encuentros agonísticos en el laboratorio, con el propósito de determinar si dichas conductas previenen el uso del mismo hábitat ([Bleich y Price 1995](#)). *Dipodomys stephensi* demostró ser dominante y excluir a *D. agilis*, con lo que los autores concluyen que el dominio interespecífico puede ser un factor importante en el uso diferencial del hábitat. En el segundo estudio se examinó la mediación de interacciones intraespecíficas en *D. heermanni* y se probó si individuos no conocidos entre sí establecen una jerarquía de dominancia con la posterior disminución de conductas agresivas ([Shier y Randall 2007](#)). Los resultados sugieren que las jerarquías de dominancia pueden ser el medio para mitigar la agresión.

Los procesos poblacionales primarios como la especiación ([Doebeli y Dieckmann 2003](#)), el flujo genético ([Hedrick 2001](#)) y las asociaciones entre individuos ([Wang et al. 2011](#)) afectan y reflejan patrones de estructuración genética. El análisis de las variaciones en el DNA mitocondrial de los individuos ha contribuido significativamente en la identificación de estructura genética en las poblaciones naturales ([Avice 2000](#)). Los estudios socio-genéticos han establecido que la mayoría de los mamíferos se caracterizan por exhibir un sistema poligínico con la presencia de hembras filopátricas y la asociación de éstas en grupos matrilineales estrechamente emparentados ([Clutton-Brock 1989](#); [Kappeler et al. 2002](#)). Sin embargo, se ha observado que las especies del género *Chaetodipus* presentan un sistema social en donde los adultos son solitarios ([Genoways y Brown 1993](#); [Jones 1993](#); [Nowak 1999](#)). La historia evolutiva de los heterómidos se basa en sólidas hipótesis que encuentran sustento en la información obtenida de varios marcadores moleculares ([Neiswenter y Riddle 2010](#)).

El ratón de abazones arenoso *C. siccus* ([Osgood 1907](#)) es parte del complejo *arenarius*, el cual también incluye a *C. arenarius* ([Merriam 1894](#)) y *C. ammophilus* ([Roth 1976](#); [Álvarez-Castañeda y Rios 2011](#); [Rios y Álvarez-Castañeda 2013](#)). *C. siccus*, originalmente descrito como subespecie de *C. arenarius* ([Patton y Álvarez-Castañeda 1999](#)), se encuentra distribuido exclusivamente dentro de la cuenca de Los Planes, en un área de ~270 km² y en una pequeña parte al sur de Isla Cerralvo, en el Estado de Baja California Sur, México. Por otro lado, a partir de la revisión del complejo *arenarius* ([Álvarez-Castañeda y Rios 2011](#)) fue posible identificar varios haplotipos matrilineales en la población insular de *C. siccus*; de aquí que su carácter endémico, los patrones genéticos únicos que presenta ([Álvarez-Castañeda y Rios 2011](#)) y el potencial comportamiento filopátrico

de sus hembras le confieren un gran interés en términos de conservación. Es por ello que se tiene la hipótesis de la presencia de múltiples linajes matrilineales espacialmente segregados y promovidos por la naturaleza agresiva de la especie. Lo que conlleva a panmixia limitada en el área de distribución de *C. siccus*. Para probar estas hipótesis se llevó a cabo una red estadísticamente parsimoniosa empleando dos marcadores matrilineales (*Cytb* y *COI*) y experimentos etológicos de dominancia intraespecífica e interespecífica.

Materiales y métodos

Red estadísticamente parsimoniosa y estructura genética. Se visitaron 34 localidades a través del intervalo de distribución de *C. siccus* entre septiembre y noviembre de 2010 (Anexo 1A). Para la captura de los especímenes se empleó la técnica de transecto lineal. En cada transecto (uno por localidad) se colocaron 60 trampas para roedor tipo Sherman, con una separación de 10 m entre cada trampa. Los animales fueron manipulados siguiendo en todo momento las recomendaciones de la American Society of Mammalogists ([Sikes et al. 2011](#)). Los especímenes voucher, así como las muestras de tejido muscular (almacenadas en tubos con etanol al 96 %), fueron depositados en la Colección de Mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIB). Dicha colección se encuentra registrada debidamente ante SEMARNAT (BCS MAM 085 0899). El detalle de los ejemplares voucher, georreferencia de las localidades y los números de acceso a GenBank se encuentra en el Anexo 1B y C.

Para la extracción del DNA genómico, la amplificación del DNA (*Cytb* = 800 pb; *COI* = 650 pb) mediante la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR), la secuenciación y la medición de variación genética en *C. siccus*, se implementaron los protocolos y los análisis descritos en [Álvarez-Castañeda y Rios \(2011\)](#).

La relación entre haplotipos de *Cytb* y *COI* fue inferida utilizando parsimonia estadística ([Templeton et al. 1992](#)) mediante TCS 2.8 ([Clement et al. 2000](#)). TCS estima las relaciones haplotípicas para niveles bajos de divergencia y ofrece una posible explicación estadística ($P = 0.95$) para todas las conexiones. Los índices de diversidad (h), diversidad nucleotídica (π) y la media de las diferencias entre pares de haplotipos (Mean number of pairwise differences; [Tajima 1993](#)) fueron inferidos por medio de ARLEQUIN 3.0 ([Excoffier et al. 2005](#)). La media de las diferencias entre pares de haplotipos se estima a partir del número de mutaciones ocurridas desde la divergencia entre cada par de haplotipos; la varianza total, estimada entre la frecuencia de un haplotipo y el tamaño de muestra, asume la no recombinación entre sitios y neutralidad selectiva ([Tajima 1993](#)).

Experimentos etológicos de dominancia. Para el estudio de dominancia entre hembras, se llevaron a cabo experimentos etológicos, bajo diferentes condiciones y a partir de encuentros entre diadas, dentro de arenas neutrales. Este tipo de experimentos se ha utilizado frecuentemente en investigaciones etológicas de agresividad entre roedores ([Harper y Batzli 1997](#); [Johannesen et al. 2002](#); [Shier y Randall 2007](#)).

Dominancia intraespecífica

Primero. Dominancia directa entre hembras de *C. siccus*. Con este experimento se pretendió demostrar que existe menos agresión entre hembras familiarizadas de la misma localidad de captura que entre hembras no familiarizadas de diferente localidad de captura y las condiciones fueron: *a*) entre hembras de la misma localidad de captura, *b*) entre hembras de la misma localidad de captura con proceso de familiarización, *c*) entre hembras de diferente localidad de captura y *d*) entre hembras de diferente localidad de captura con proceso de familiarización.

Segundo. Dominancia a través del tiempo entre hembras de *C. siccus*. Con este experimento se pretendió demostrar que la relación dominante-subordinado deberá permanecer constante a lo largo del tiempo. Para este experimento se consideraron las mismas condiciones descritas para el primer experimento de dominancia directa, ya que ambos fueron llevados a la par.

Tercero. Dominancia con base en la defensa del recurso alimenticio ([Rychlik y Zwolak 2006](#)) entre hembras de *C. siccus*. Con este experimento se pretendió demostrar que la dominancia se ejerce por el control del recurso, independientemente de su utilidad inmediata. Que las conductas agonísticas se presentarán entre hembras, sin existir una agresión teórica hacia el macho, ya que al ser quien se dispersa, no representa una amenaza hacia las hembras. Las condiciones fueron las siguientes: a) ambas hembras en ayuno de 24 h, b) ambas hembras alimentadas *ad libitum*, c) la dominante alimentada *ad libitum* y la subordinada en ayuno de 24 h. y d) ambas hembras alimentadas *ad libitum*, con la presencia de un macho. Se proporcionaron 2 g de hojuelas de avena como recurso a defender (aproximadamente 10 % del peso corporal de los individuos).

Dominancia interespecífica

Cuarto. Dominancia entre hembras de *C. siccus* y hembras de cuatro especies del género *Chaetodipus* a partir de la defensa del recurso alimenticio ([Rychlik y Zwolak 2006](#)). Con este experimento se pretendió demostrar que la dominancia interespecífica está en función de la masa corporal. Las especies enfrentadas con *C. siccus* fueron *C. arenarius*, *C. ammophilus*, *C. spinatus* y *C. rudinoris*. Los porcentajes de masa corporal en gramos de las cuatro especies con respecto a la de *C. siccus* fueron 105, 111, 131 y 181 %, respectivamente. En este experimento se evaluaron las mismas condiciones (a, b y c) descritas para el tercer experimento de dominancia con base en la defensa del recurso alimenticio entre hembras, excepto que en éste no se consideró la condición donde el macho estuvo presente.

Procedimientos generales. Para los tres primeros experimentos de dominancia intraespecífica se capturaron 32 hembras adultas y ocho machos adultos de *C. siccus* en las localidades A y B separadas por 5 km (Figura 1). Dichas capturas se llevaron a cabo en septiembre de 2012 y junio de 2013. Para el experimento de dominancia interespecífica, el cuarto, se capturaron 20 hembras adultas de *C. siccus* de la localidad A, entre abril y junio de 2015 y cinco hembras adultas de *C. arenarius*, *C. spinatus*, *C. ammophilus* y *C. rudinoris* (Anexo 1D).

Debido a que el cautiverio y el aislamiento promueven la agresividad entre los roedores, los ejemplares fueron alojados en cajas sociales ([Yoerg 1999](#); [Yoerg y Shier 2000](#)). Las cajas sociales tiene la característica de ser de acrílico transparente (20 x 20 x 20 cm) con dos pequeños orificios en la base. De esta manera las hembras tienen oportunidad de intercambio visual, auditivo y olfativo. Cada hembra permaneció en la misma caja y con el mismo vecino durante el experimento. El conjunto de las características mencionadas anteriormente permitió llevar a cabo el proceso de familiarización entre individuos. Los machos fueron alojados en cajas sociales diferentes a las de las hembras.

Encuentros. Los encuentros se llevaron al cabo cada tercera noche, dentro de cajas de triplay (62 x 62 x 30 cm) colocadas sobre la tierra en una locación al aire libre dentro de las instalaciones del CIB. Una partición de madera dividió cada caja en partes iguales, manteniendo a los individuos separados durante 10 min en los que exploraron el área antes de cada encuentro ([Bleich y Price 1995](#); [Yoerg y Shier 2000](#); [Shier y Randall 2007](#)). Posteriormente se removió la partición e inició el encuentro, el cual tuvo una duración de 10 min. Los encuentros fueron grabados con cámaras de visión nocturna para evitar que la presencia del espectador influyera en el resultado de las interacciones entre los individuos durante la prueba. Posteriormente se analizaron los videos de manera manual, incluso repitiendo algunas escenas, para la identificación y codificación de conductas agonísticas, toma de los tiempos, duración y frecuencia de las mismas, según la metodología especificada a continuación. Una vez que concluyeron los encuentros de cada noche, los ratones fueron devueltos a su respectiva caja social.

Análisis de datos. Se identificaron los comportamientos agonísticos presentados por los individuos de acuerdo a [Shier y Randall \(2007\)](#). Los valores asignados a los comportamientos agonísticos fueron: 1 (huida), 2 (movimiento), 3 (acercamiento), 4 (que se revuelca en la arena), 5 (olfateo), 6 (persecución), 7 (estocada), 8 (ataque) y 9 (pelea). Los valores bajos (1, 2, 3) reflejan comportamientos sumisos mientras que los valores altos (4, 5, 6, 7, 8, 9) se refieren a comportamientos agresivos.

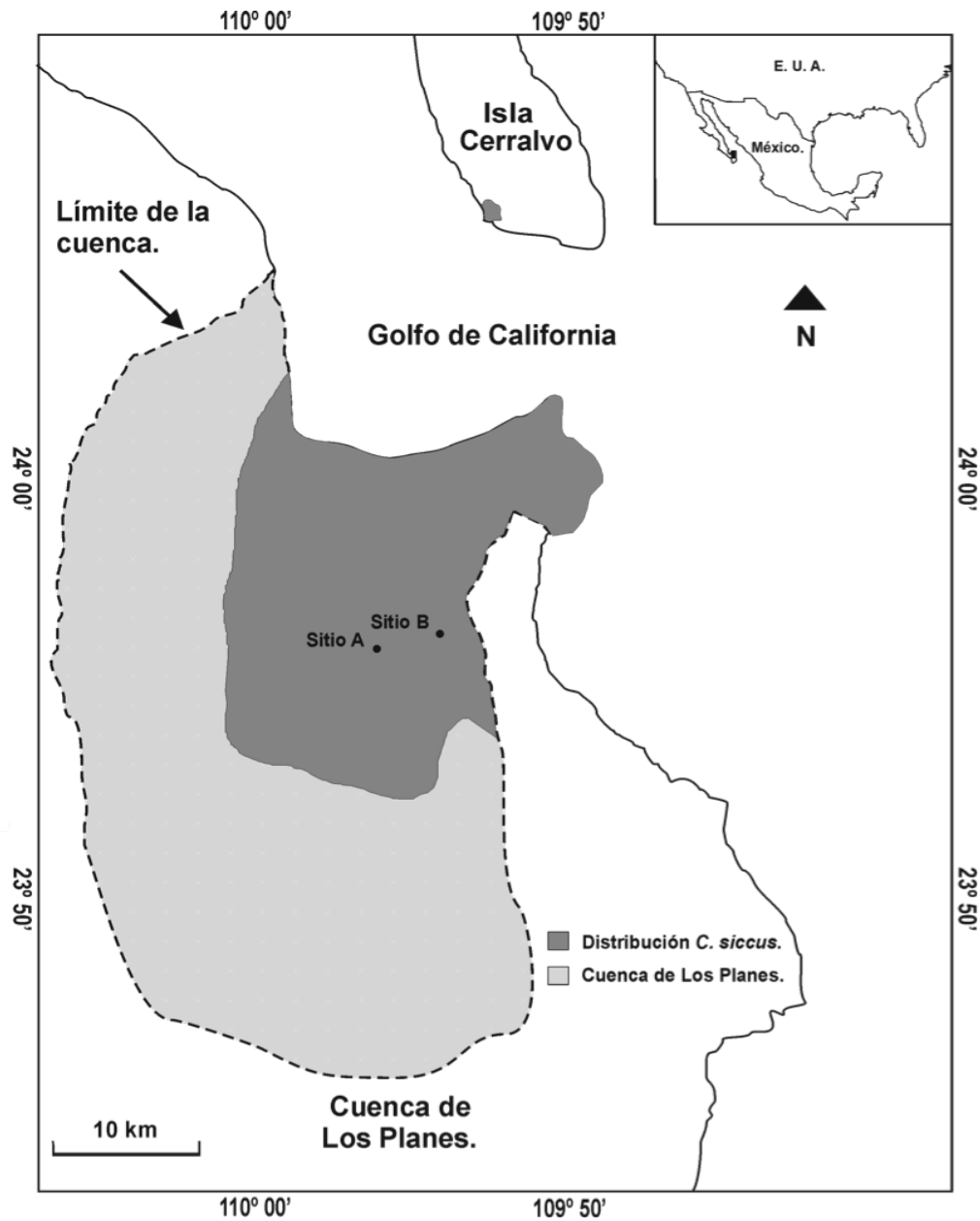


Figura 1. Área de distribución y sitios de captura (A y B) de las hembras de *Chaetodipus siccus* empleadas para los experimentos etológicos de dominancia (mapa modificado de Álvarez-Castañeda y Ríos 2011).

Los valores presentados por cada diada de hembras en cada una de las condiciones de cada experimento fueron sumados para integrar matrices de dominancia. La ocurrencia de cualquier comportamiento agresivo de un individuo seguido de un comportamiento sumiso por parte del otro, permitió resolver la relación dominante-subordinado en cada encuentro de cada condición (Shier y Randall 2007). Los datos de cada condición expresaron la acción del individuo dominante y la reacción del individuo subordinado, obteniendo así datos pareados. Se compararon las medianas de los valores de agresividad / sumisión de los individuos dominante y subordinado para cada condición por separado mediante la prueba de signos de Wilcoxon (Wilcoxon 1945). Para identificar diferencias en las masas corporales en gramos entre *C. siccus* y las cuatro especies con las que fue enfrentada en el cuarto experimento (dominancia interespecífica), se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía. Los análisis estadísticos fueron realizados con el software STATISTICA v.8.0 (Weiss 2007).

Resultados

Red estadísticamente parsimoniosa y estructura genética. *Chaetodipus siccus* fue observado en las 34 localidades visitadas (Anexo 1A). Se identificaron 53 haplotipos a partir de un fragmento de 800 pb de *Cytb* (índices de diversidad: $h = 0.943 \pm 0.009$; $\pi = 0.005 \pm 0.002$) y 15 haplotipos a partir de un fragmento de 650 pb de COI (índices de diversidad: $h = 0.628 \pm 0.039$; $\pi = 0.004 \pm 0.002$) entre 143 ejemplares examinados (con un máximo de cinco ejemplares por localidad).

La red estadísticamente parsimoniosa de *Cytb* ($n = 53$; 800 pb) tiene un máximo de 14 mutaciones y 31 haplotipos (58.5 %) fueron únicos, restringiéndose su presencia a una localidad (Figura 2; Anexo 1B), aunque la distancia entre localidades es < 1.7 km. La media de las diferencias entre pares de haplotipos de *Cytb* fue de $\mu = 4.23$ y de COI fue de $\mu = 3.14$. La red estadísticamente parsimoniosa de COI ($n = 15$; 650 pb) tiene un máximo de 18 mutaciones y cinco haplotipos (35.3 %) registrados en una sola localidad (Anexo 1C; no se muestra figura).

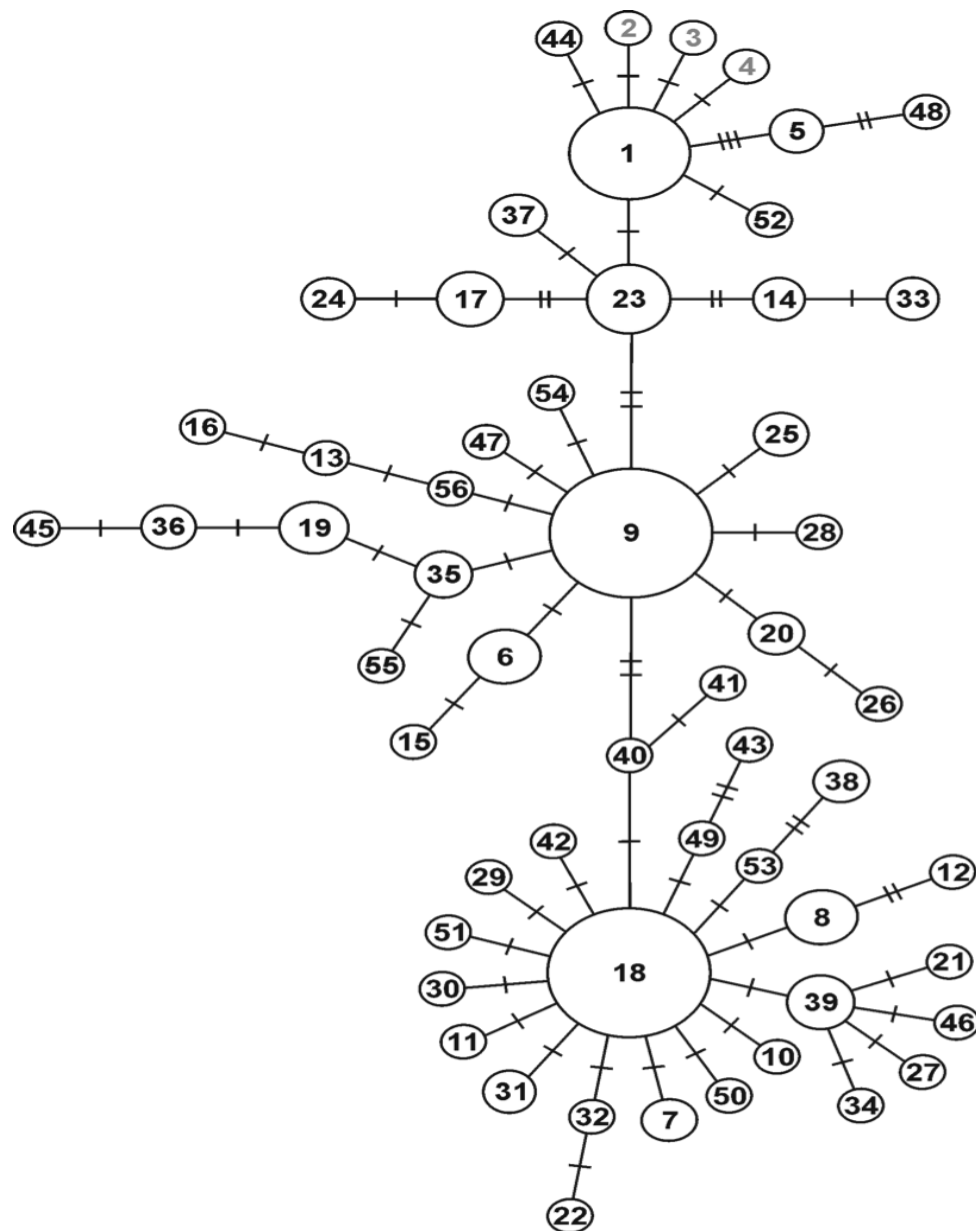


Figura 2. Red estadísticamente parsimoniosa de *Cytb* para 800 pb. El tamaño de los círculos corresponde a número de secuencias que sustentan a cada haplotipo. Los haplotipos 2, 3 y 4 distribuidos en Isla Cerralvo (Álvarez-Castañeda y Ríos 2011) se incluyeron en la red pero no fueron tomados en cuenta para el presente estudio.

Dominancia intraespecífica. Los encuentros agonísticos fueron usualmente momentáneos (1 - 2 s); nunca resultaron en heridas físicas apreciables. Los análisis se basaron en los datos obtenidos después de seis encuentros de ocho diadas de hembras de *C. siccus* para cada condición (*a, b, c y d*) del primero y segundo experimentos, y después de cuatro encuentros de ocho diadas de *C. siccus* para cada condición (*a, b, c y d*) del tercer experimento. En los tres experimentos de dominancia intraespecífica, primero (directa), segundo (a través del tiempo) y tercero (con base en la defensa del recurso alimenticio) se identificó la dominancia de un individuo sobre otro subordinado desde el primer encuentro ($P < 0.001$), en todas las condiciones de cada experimento (Tabla 1).

En las diferentes condiciones del primero y segundo experimento, en los que se evaluó el proceso de familiarización, no se observó cambio en las medianas (diferencia de medianas = 5, $P < 0.001$) de los comportamientos del individuo dominante y subordinado (Tabla 1). Durante el segundo experimento, la dominancia de un individuo sobre otro subordinado permaneció constante a lo largo de seis encuentros ($P < 0.001$; Tabla 1).

En el primer experimento (dominancia directa) y tercero (dominancia con base en la defensa del recurso alimenticio) el individuo dominante mostró un intervalo de comportamientos mayor, a diferencia del individuo subordinado, limitándose a comportamientos sumisos (Figura 3 y 4, respectivamente).

Los comportamientos más frecuentes del individuo dominante fueron conductas agresivas, conformando el 88 % (primer experimento) y el 95 % (segundo experimento). Los comportamientos más frecuentes del individuo subordinado fueron conductas de sumisión conformando el 98 % en ambos.

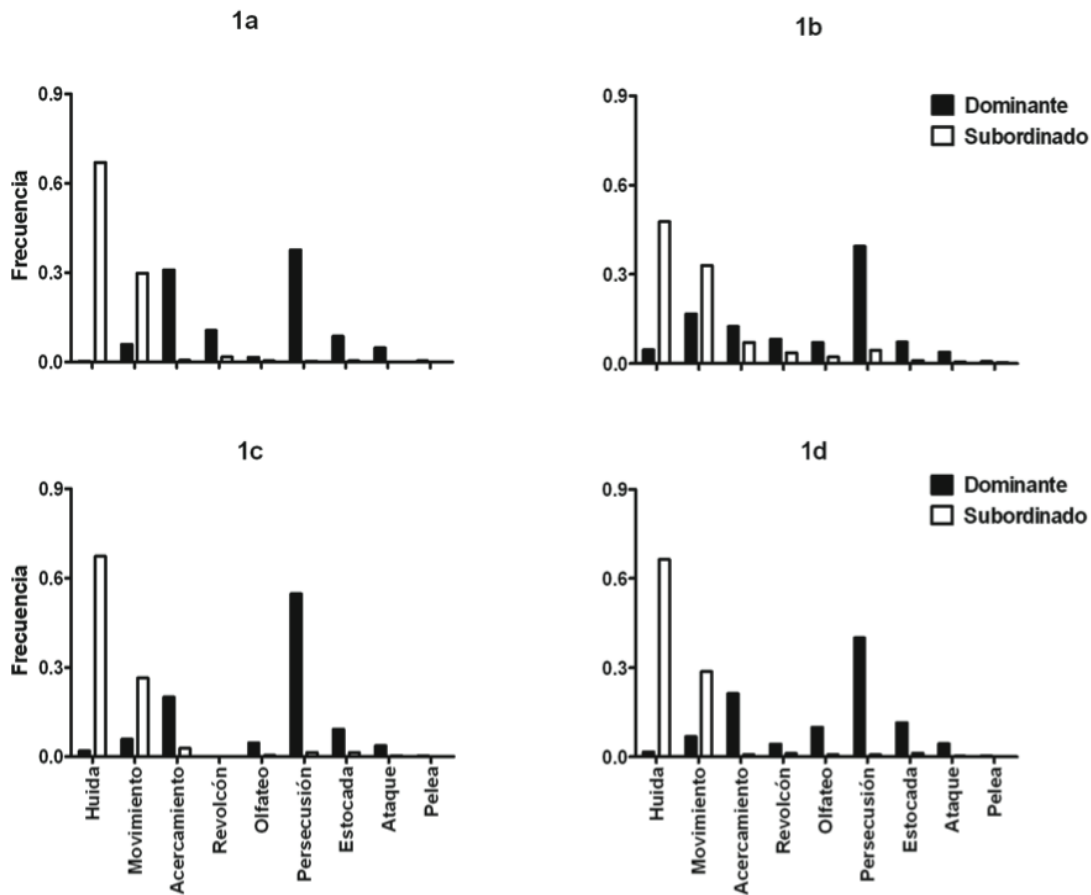


Figura 3. Frecuencia de comportamientos del individuo dominante (barras negras) y del individuo subordinado (barras blancas) durante las condiciones del experimento 1 (*a*: dominancia directa / misma localidad de captura; *b*: dominancia con proceso de familiarización / misma localidad de captura; *c*: dominancia directa / diferente localidad de captura; *d*: dominancia con proceso de familiarización / diferente localidad de captura).

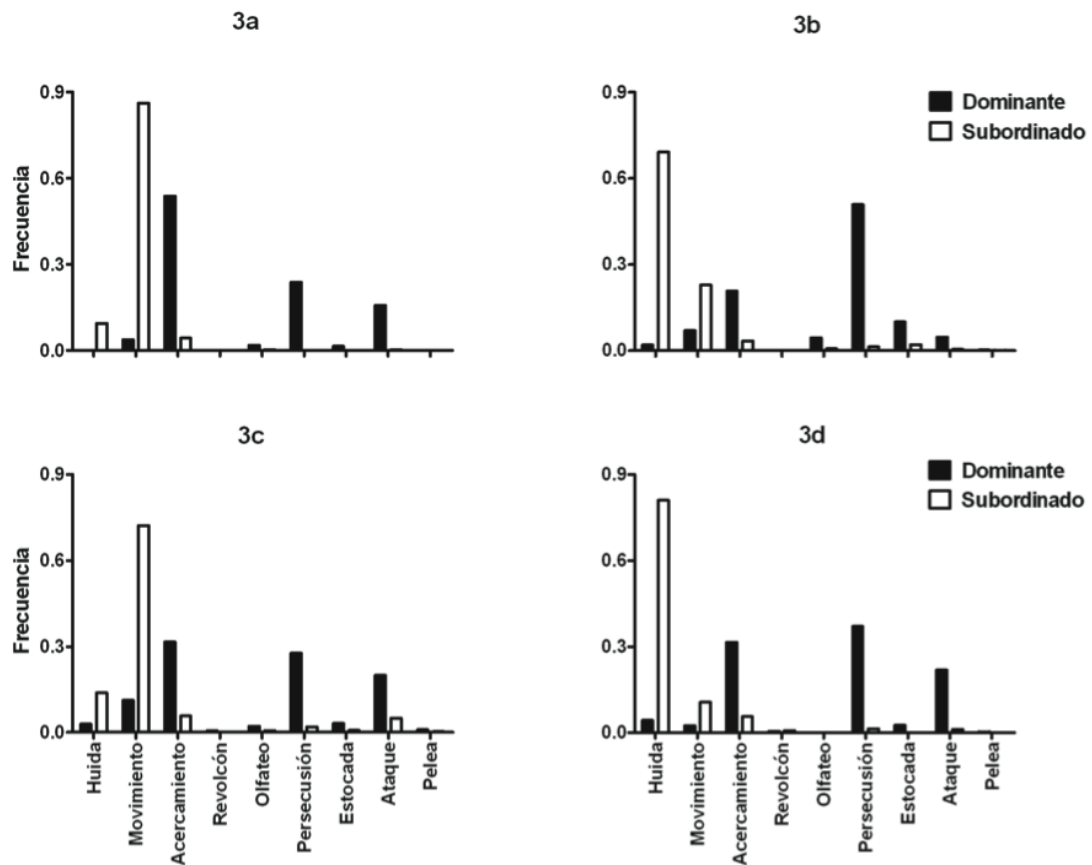


Figura 4. Frecuencia de comportamientos del individuo dominantes (barras negras) y del individuo subordinado (barras blancas) durante las condiciones del experimento 3 (a: hembras en ayuno de 24 horas; b: hembras alimentadas *ad libitum*; c: hembra dominante alimentada *ad libitum* / hembra subordinada en ayuno de 24 horas; d: hembras alimentadas *ad libitum* con un macho presente (comportamientos del macho no incluidos).

En el tercer experimento, dominancia en base a la defensa del recurso alimenticio, se observó una disminución de agresividad por parte del individuo dominante con respecto al subordinado durante la condición (a; diferencia de medianas = 1, $P < 0.001$; Tabla 1). En las demás condiciones (b, c y d) del tercer experimento, la hembra dominante no presentó variación en la mediana = 6 (Tabla 1). Ambas hembras presentaron agresión hacia el macho; éste se limitó a evitar la agresión, presentando valores de sumisión (1 y 2) relacionados con la huida y el movimiento, respectivamente (datos no mostrados).

Dominancia interespecífica. La masa corporal promedio en gramos y la desviación estándar de 25 hembras adultas de cada especie, *C. arenarius* (11.17 ± 2.33), *C. ammophilus* (11.8 ± 3.26), *C. spinatus* (13.9 ± 4.37) y *C. ruginoris* (19.26 ± 4.37), demostró que *C. siccus* (10.6 ± 1.44) es la más pequeña de todas. La masa corporal en gramos de *C. siccus* no fue estadísticamente diferente con relación a la de *C. arenarius* y *C. ammophilus* (ANOVA de una vía; $F = 1.511$; $g. l. = 2,72$; $P = 0.227$) y significativamente diferente con relación a la de *C. spinatus* y *C. ruginoris* ($F = 41.538$; $g. l. = 2,72$; $P < 0.001$).

Chaetodipus siccus fue significativamente más agresiva que las otras cuatro especies ($P < 0.001$; Tabla 1), incluso con especies de mayor masa corporal ($P < 0.001$). No hubo efecto de la masa corporal (tamaño) en el establecimiento de la jerarquía de dominancia, ni al momento de defender el recurso alimenticio entre *C. siccus* y las demás especies. En las cuatro combinaciones de especies (*C. siccus* - *C. arenarius* / *C. ammophilus* / *C. spinatus* / *C. ruginoris*), *C. siccus*, la más pequeña, resultó la especie dominante, mostrando conductas agresivas más frecuentemente que las demás, al defender el alimento ($P < 0.001$; Tabla 1). Después de los encuentros ($n = 25$) de cada

Tabla 1. Prueba de los signos de Wilcoxon de los individuos dominante y subordinado de los experimentos 1, 3 y 4. Las condiciones del experimento de dominancia directa fueron: *a*: entre dos hembras de la misma localidad; *b*: entre dos hembras de la misma localidad con un proceso de familiarización; *c*: entre dos hembras de diferente localidad; y *d*: entre dos hembras de diferente localidad con un proceso de familiarización. Las condiciones del experimento de dominancia con base en la defensa del recurso alimenticio fueron: *a*: entre dos hembras en ayuno de 24 h; *b*: entre dos hembras alimentadas *ad libitum*; *c*: entre la hembra dominante alimentada *ad libitum* y la subordinada en ayuno de 24 h; *d*: entre dos hembras alimentadas *ad libitum* con la presencia de un macho. Individuo dominante (D), individuo subordinado (s), estadístico de referencia (Z), número de comportamientos observados durante cada condición (N) y significancia estadística (P).

| Experimento 1 | Medianas | | Prueba de los signos de Wilcoxon | | |
|--------------------------------|----------|---|----------------------------------|------|---------|
| | D | s | Z | N | P |
| <i>Condición</i> | | | | | |
| <i>a</i> | 6 | 1 | 29.177 | 1195 | < 0.001 |
| <i>b</i> | 6 | 2 | 20.849 | 952 | < 0.001 |
| <i>c</i> | 6 | 1 | 27.868 | 1257 | < 0.001 |
| <i>d</i> | 6 | 1 | 25.976 | 997 | < 0.001 |
| Experimento 3 | | | | | |
| <i>a</i> | 3 | 2 | 23.263 | 781 | < 0.001 |
| <i>b</i> | 6 | 1 | 21.828 | 824 | < 0.001 |
| <i>c</i> | 6 | 2 | 18.053 | 873 | < 0.001 |
| <i>d</i> | 6 | 1 | 17.079 | 473 | < 0.001 |
| Experimento 4 | | | | | |
| <i>C. siccus-C. arenarius</i> | | | | | |
| <i>a</i> | 3 | 2 | 9.702 | 425 | < 0.001 |
| <i>b</i> | 3 | 2 | 7.283 | 285 | < 0.001 |
| <i>c</i> | 3 | 2 | 11.470 | 400 | < 0.001 |
| <i>C. siccus-C. ammophilus</i> | | | | | |
| <i>a</i> | 4 | 2 | 12.820 | 562 | < 0.001 |
| <i>b</i> | 3 | 2 | 13.530 | 540 | < 0.001 |
| <i>c</i> | 3 | 2 | 12.504 | 552 | < 0.001 |
| <i>C. siccus-C. spinatus</i> | | | | | |
| <i>a</i> | 3 | 2 | 13.249 | 473 | < 0.001 |
| <i>b</i> | 3 | 2 | 11.644 | 357 | < 0.001 |
| <i>c</i> | 3 | 2 | 12.817 | 498 | < 0.001 |
| <i>C. siccus-C. rudinoris</i> | | | | | |
| <i>a</i> | 3 | 2 | 7.362 | 750 | < 0.001 |
| <i>b</i> | 3 | 2 | 6.481 | 647 | < 0.001 |
| <i>c</i> | 3 | 2 | 8.809 | 868 | < 0.001 |

condición, *C. siccus* mostró un porcentaje mayor de dominancia, porcentaje basado en la suma de comportamientos de cada diada (Tabla 2).

Discusión

La red estadísticamente parsimoniosa de *C. siccus*, mostró una marcada estructura genética, con presencia considerable de haplotipos únicos. Por otro lado, no se pudo determinar la presencia de barreras físicas observables que limiten el flujo genético y, por consiguiente, la disminución en la panmixia. Se considera que la estructuración genética se produce cuando las subpoblaciones están al menos, parcialmente aisladas unas de otras, por ejemplo cuando el parentesco entre subpoblaciones decrece en función de la distancia geográfica entre individuos (Wright 1965; 1969; Cutrera et al. 2005; Dubuc-Messier et al. 2012). La ausencia de barreras físicas o geográficas visibles, aunado a la alta agresividad de las hembras de *C. siccus*, permite considerar que el flujo

Tabla 2. Porcentaje de dominancia presentada por *Chaetodipus siccus* sobre las cuatro especies (con su respectivo porcentaje de masa corporal en gramos con respecto a *C. siccus*; *C. arenarius*, *C. ammophilus*, *C. spinatus* y *C. rudinoris*), durante los encuentros ($n = 25$) de las tres diferentes condiciones del experimento de dominancia con base en la defensa del recurso alimenticio. Condición *a* (hembras en ayuno de 24 h), *b* (*ad libitum*) y *c* (hembra dominante *ad libitum* / subordinada en ayuno de 24 h).

| | Dominancia de <i>C. siccus</i> sobre: | | | |
|--------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------|------------------------------|-------------------------------|
| | <i>C. arenarius</i> (105%) | <i>C. ammophilus</i> (111%) | <i>C. spinatus</i> (131%) | <i>C. rudinoris</i> (181%) |
| a) ambas ayuno | 84 | 80 | 72 | 56 |
| b) ambas <i>ad libitum</i> | 72 | 80 | 64 | 64 |
| c) dominante <i>ad libitum</i> | 75 | 80 | 88 | 80 |

genético dentro de la población puede limitarse por interacciones etológicas (Storz 1999; Wang et al. 2011). Se ha determinado que la estructura también se relaciona estrechamente con procesos evolutivos fundamentales y con aspectos sociales del comportamiento como especiación, dispersión, estrategias de crianza y filopatría (Hamilton 1964; Wright 1965; Wilson 1975; Storz 1999; Ross 2001). Así mismo, se considera que los sistemas sociales y la estructura genética tienen una relación dinámica (Kappeler y van Schaik 2002), ya que las asociaciones entre individuos pueden aumentar la relación genética a nivel local y al mismo tiempo, diferenciar estructuralmente a la población (Wang et al. 2011).

Estructuras con inusual número de haplotipos en áreas reducidas de distribución, han sido previamente registradas para otros mamíferos. Es el caso del lémur ratón gris, *Microcebus murinus* en el que se detectaron 13 haplotipos mitocondriales (D-loop) en nueve hectáreas y a partir de 85 individuos (Wimmer et al. 2002). Se argumenta que este patrón es resultado de un carácter filopátrico de las hembras de la especie y flujo genético restringido entre áreas. En la rata *Neotoma micropus* se identificaron 42 haplotipos mitocondriales (D-loop) en 40 km² a partir de 114 individuos (Méndez-Harclerode et al. 2005). Se argumenta que el patrón genético observado se debe al flujo limitado entre sitios separados entre dos y cinco kilómetros. Es interesante señalar que en los dos estudios anteriores se utilizó D-loop (0.32 sustituciones/sitio/1 millón de años; Sigurðardóttir et al. 2000) que tiene una tasa de mutación en promedio 1.8 veces más rápida que el *Cytb* y COI (13 y 42 haplotipos, respectivamente), que es un gen mitocondrial no codificante; mientras que los resultados para *C. siccus* corresponden a *Cytb* (0.176 sustituciones/sitio/1 millón de años en Rodentia; Nabholz et al. 2008) y COI (18 % más lento que *Cytb*; Lavinia et al. 2016), genes que sí codifican y tienen una tasa de mutación más lenta (53 y 15 haplotipos, respectivamente).

La explicación más plausible para la estructura genética obtenida para *C. siccus* es que las hembras presentan una organización filopátrica en la que a partir del establecimiento de jerarquías de dominancia, defienden el recurso alimento mediante alta agresividad. La existencia de varios linajes filomaternos restringidos geográficamente, sin barreras físicas que limiten su dispersión, propone el hecho de que las hembras no se dispersan, sino que se quedan dentro de un área geográfica muy pequeña. Esto apunta directamente a la presencia de filopatría en las hembras, la que obedece al conjunto de variables de naturaleza biológica, a las restricciones ecológicas presentes en el ambiente y a los beneficios que trae consigo la propia filopatría (Solomon 2003). Cuando la filopatría se observa en las poblaciones naturales, existe una agregación de hembras cercanamente emparentadas entre sí. El hecho de que existan este tipo de relaciones entre los individuos no supone el libre acceso a recursos o territorios, pero puede aumentar la sobrevivencia de la población en los ambientes áridos, donde la distribución de los recursos es extremadamente irregular. Es por esto que las jerarquías entre individuos resultan esenciales para el sano mantenimiento de las relaciones sociales (Rowell 1974; Kaufmann 1983).

Las conductas agonísticas son el medio por el cual un individuo mantiene su jerarquía ante otros, definiendo su acceso preferencial a los recursos (Newmark y Jenkins 2000; Kinahan y Pillay

2008). En el caso de las hembras de *C. siccus*, su naturaleza extremadamente agresiva, así como un comportamiento evidentemente territorial, posiblemente sean los promotores de la segregación de linajes matrilineales. Esta segregación se comprobó con la identificación de 53 y 15 haplotipos de *Cytb* y COI respectivamente en ~270 km², de los cuales 31 (55.3 %) para *Cytb* y 5 (35.3 %) para COI resultaron ser únicos, con una separación geográfica de menos de 2 km y sin barreras físicas observables que limiten la dispersión de los individuos. La media de las diferencias entre pares de haplotipos en *Cytb* ($\mu = 4.23$) y COI ($\mu = 3.14$) sugieren una considerable diferenciación entre haplotipos, lo que apoya una estructura al interior de la población de *C. siccus*.

Las diferencias sexuales de los individuos afectan directamente la estructura genética de las poblaciones (Chesser *et al.* 1993; Dixon 2011). Los machos que se dispersan serán los potenciales responsables del flujo genético, con lo que se mantiene la homogeneidad. Las hembras filopátricas serán las promotoras de discontinuidades genéticas en las poblaciones y de la retención de los lazos sociales entre hembras emparentadas, lo que resultará en un sistema matrilineal y matrifocal (Davis 1984; Dixon 2011). Estas discontinuidades se observan claramente en la distribución extremadamente localizada de los linajes matrilineales de *C. siccus*. Este fenómeno se ha observado entre hembras de la ardilla *Spermophilus richardsonii* (van Staaden *et al.* 1994, 1996) donde el carácter filopátrico se traduce en una distribución geográfica muy localizada y no al azar de los linajes matrilineales y los individuos estrechamente emparentados se encuentran espacialmente cerca unos de otros. Las hembras vecinas tienden a estar más relacionadas que lo esperado por el azar, no solo en toda la población, sino también al interior de cada linaje matrilineal.

Los extremos comportamientos agonísticos identificados entre hembras de *C. siccus* y discutidos más adelante sugieren la presencia de agresividad extrema, incluso entre hembras del mismo sitio de captura. Esto suscita la presencia de áreas de influencia bien delimitadas y dominadas a lo largo del tiempo por el mismo linaje matrilineal. Resultados similares se han observado para *S. richardsonii* (van Staaden *et al.* 1994, 1996) donde se identificó una mayor superposición de territorios de hembras estrechamente emparentadas. No se identificó cooperación o coparticipación de recursos, y cada hembra adulta conservó una zona núcleo y madrigueras natales separadas (Michener 1983; Innes *et al.* 2012). Esta clase de comportamientos resultan en una sociedad basada en pequeños grupos filopátricos que producen discontinuidades genéticas discretas (van Staaden *et al.* 1994), como los patrones matrilineales presentados por *C. siccus*.

La combinación de los resultados obtenidos en el presente trabajo con lo propuesto en los estudios anteriormente mencionados, permiten corroborar la presencia de estructura genética en linajes matrilineales, fenómeno que pueda tener su origen en el comportamiento territorial a partir de conductas extremadamente agresivas entre hembras de *C. siccus*. El conjunto de todos estos rasgos es una firma común de la presencia de filopatría en hembras.

Los análisis llevados al cabo permitieron identificar una relación dominante – subordinado, la cual permanece constante bajo diferentes condiciones. Es independiente de la localidad de captura y permanece constante incluso con un proceso de familiarización entre hembras. La coexistencia y el proceso de conocerse un individuo con otro durante su estadía en las cajas sociales, permitieron a cada ratón establecer familiaridad con su vecino. La familiaridad es un mecanismo que mitiga la agresión y promueve la tolerancia mutua entre individuos (Randall 1993; Shier y Randall 2007). En las hembras de *C. siccus*, la familiarización no parece haber provocado cambio en la dominancia o sumisión. Así mismo, los resultados están en contraposición a los obtenidos por (Shier y Randall 2007), quienes reportaron que después de un proceso de familiarización entre diadas, las conductas agonísticas disminuyeron, permitiendo una relación de tolerancia entre individuos. Esto posiblemente se deba a que el individuo subordinado reconoció su jerarquía frente al individuo dominante, relación que se reforzó durante el proceso de familiarización, mientras el dominante permitió ciertas conductas al individuo subordinado. La hembra dominante siempre impondrá su jerarquía sobre otra subordinada por medio de conductas agonísticas, pero que no necesariamente sean enfrentamientos, de manera que se pueda optimizar el gasto de energía (Silk 2007; Holekamp *et al.* 2012).

Es importante señalar que el enfrentamiento en el que se determina la dominancia es muy breve (media de ~ 1.5 s) y después se mantiene. Esto implica que el proceso de dominancia no tiene un consumo alto de energía y que posterior al establecimiento de ésta, el resto de los comportamientos de la hembra subordinada tienden a ser evasivos. Los altos niveles de agresividad en hembras de *C. siccus* pueden estar relacionados a un comportamiento marcadamente territorial y el acaparamiento de los limitados recursos alimenticios presentes en cierta área, con lo que garantizan su éxito reproductivo.

La familiarización entre individuos de la misma localidad de captura parece haber tenido una ligera influencia en ambos individuos, en comparación con individuos que no siguieron el proceso de familiarización. La hembra subordinada mostró un intervalo más amplio de comportamientos, mientras que la dominante mantuvo su jerarquía. Para hembras de diferente localidad de colecta, con proceso de familiarización, el individuo subordinado presentó un intervalo constante de comportamientos, mientras que el dominante no disminuyó la agresión y mantuvo su jerarquía, en relación con las conductas presentadas por hembras sin familiarización. Estos datos, en conjunto, sugieren que la familiarización no afecta los niveles de agresividad presentados por los individuos dominantes.

La dominancia se mantuvo bajo las diferentes condiciones de defensa del recurso alimenticio. El individuo dominante se enfocó en obtener el recurso y la hembra subordinada circundó continuamente el área alrededor del alimento intentando hacerse con éste, mientras evitó la agresión de la dominante. La hembra subordinada mostró un intervalo mayor de comportamientos. Solamente en la condición en que ambas se enfrentaron en ayunas, se observaron variaciones. La dominante consumió tiempo alimentándose y guardando alimento en los abazones, presentando menos conductas agresivas. Por otro lado, la subordinada se pudo aproximar más al alimento, pero sin comprometer la jerarquía de la dominante.

Experimentos similares a los conducidos en este trabajo, se han empleado para estudiar comportamientos de dominancia y agresión intraespecíficos en heterómidos (e. g. [Bleich y Price 1995](#); [Shier y Randall 2007](#)) y en múridos como *Microtus ochrogaster* ([Harper y Batzli 1997](#)). Los datos obtenidos en los estudios con *C. siccus* sugieren niveles de agresividad más altos que los previamente registrados para la rata canguro *Dipodomys merriami* ([Randall 1989](#)) y pocos o ningunos comportamientos agonísticos entre hembras de *D. merriami* ([Newmark y Jenkins 2000](#)). Sin embargo, no hay estudios que mencionen la presencia de jerarquías de dominancia entre los individuos pertenecientes a este género.

Cuando se incluye al macho en el experimento con *C. siccus*, ambas hembras exhibieron intensos comportamientos agonísticos hacia el macho. Estas observaciones refuerzan la idea de la naturaleza extremadamente agresiva de las hembras. La dominancia basada en altos niveles de agresividad, parece ser común entre hembras de *Chaetodipus*. En contraparte para *D. merriami*, los machos dominaron a las hembras ([Newmark y Jenkins 2000](#)).

La estructura genética presente en *C. siccus* es más compleja que para las otras especies del género *Chaetodipus* presentes en el sur de la península de Baja California ([Álvarez-Castañeda y Rios 2011](#); [Álvarez-Castañeda y Murphy 2014](#)). Con este criterio se consideró que era necesario saber el grado de agresividad que puede presentar *C. siccus* con otras especies del género, considerando la masa corporal de las especies como unidad de medida de tamaño. Los resultados del estudio demostraron que *C. siccus* fue más agresiva que las demás especies, a pesar de que *C. rudinoris* prácticamente la duplica en peso y tamaño. Se ha detectado agresividad para la mayoría de los géneros (*Dipodomys*, *Perognathus* y *Liomys*) de heterómidos ([Eisenberg 1963](#)), es por ello que es de llamar la atención que la especie más pequeña sea la que domine a todas las demás. Por otra parte, se demuestra que *C. siccus* es una especie muy agresiva. Es por ello que cada hembra establece su área de influencia, la cual defiende y no permite el ingreso de otros individuos. Este hecho debe de influir de manera significativa la dispersión de individuos y por consiguiente, la limitación del flujo genético dentro del área de distribución.

Esta serie de estudios muestran que las hembras de regiones desérticas con recursos alimenticios limitados, deben de tener conductas agresivas que permitan mantener su dominancia sobre otros individuos y especies. Estas agresiones son instantáneas, sin llegar a enfrentamientos que tengan un alto consumo de energía. La presencia de una serie de celdas o áreas de influencia, donde una hembra es dominante, tiene como resultado una limitada dispersión de las hembras, y posiblemente también de los machos. El presente estudio etológico demuestra una gran agresividad entre hembras, lo que se observa en el establecimiento de jerarquías de dominancia entre éstas. Tal condición se puede interpretar como el medio que propicia una marcada territorialidad femenina, en la que no se permite el libre tránsito de individuos. Las limitantes de la dispersión pueden ser un factor importante en la reducción de la panmixia poblacional de *C. siccus*, que, a su vez, puede ser reflejada en la presencia de haplotipos matrilineales aislados y específicos a ciertas localidades geográficas.

Agradecimientos

El autor agradece a L. Nájera C., I. Gutiérrez R., M. de la Paz C., A. Rodríguez, A. Campos, J. Pérez, C. Segura e I. Camargo por su gran ayuda en el campo y durante los experimentos. Al laboratorio de Mastozoología y a G. Gallegos S. del Nodo Cibnor Código de Barras. Al CIBNOR por las facilidades e instalaciones prestadas, a CONACyT por la beca de doctorado otorgada y por aportar los fondos para el proyecto 084C.

Literatura citada

- ÁLVAREZ-CASTAÑEDA, S. T., y E. RIOS. 2011. Revision of *Chaetodipus arenarius* (Rodentia: Heteromyidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 161:213–228.
- ÁLVAREZ-CASTAÑEDA, S. T., y R. W. MURPHY. 2014. The Endemic Insular and Peninsular Species *Chaetodipus spinatus* (Mammalia, Heteromyidae) Breaks Patterns for Baja California. *PLoS ONE* 9:e116146. doi:10.1371/journal.pone.0116146
- AVISE, J. C. 2000. *Phylogeography. The History and Formation of Species*. Harvard University Press. Cambridge, EE. UU.
- BLEICH, V. C., y M. V. PRICE. 1995. Aggressive behavior of *Dipodomys stephensi*, and *Dipodomys agilis*, a sympatric congener. *Journal of Mammalogy* 76:646–651.
- BLUMSTEIN, D. T., y K. B. ARMITAGE. 1999. Cooperative breeding in marmots. *Oikos* 84: 369–382.
- BROWN, J. H., y B. A. HARNEY. 1993. Population and community ecology of heteromyid rodents in temperate habitats. Pp. 618–651 en *Biology of the Heteromyidae* (Genoways, H. H., y J. H. Brown, eds.). Special publications No. 10, American Society of Mammalogists. Lawrence, EE. UU.
- CHESSER, R. K. 1991. Gene diversity and female philopatry. *Genetics* 127:437–447.
- CHESSER, R. K., O. E. RHODES JR., D. W. SUGG, y A. SCHNABEL. 1993. Effective sizes for subdivided populations. *Genetics* 135:1221–1232.
- CLEMENT, M., D. POSADA, y K. A. CRANDALL. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9:1657–1660.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 236:339–372.
- CLUTTON-BROCK, T. H., y D. LUKAS. 2012. The evolution of social philopatry and dispersal in female mammals. *Molecular Ecology* 21:472–492.
- COOPER, L. D., y J. A. RANDALL. 2007. Seasonal changes in the home ranges of the giant kangaroo rat (*Dipodomys ingens*): a study of flexible social structure. *Journal of Mammalogy* 88:1000–1008.
- CUTRERA, A. P., E. A. LACEY, y C. BUSCH. 2005. Genetic structure in solitary rodent (*Ctenomys talarum*): implications for kinship and dispersal. *Molecular Ecology* 14:2511–2523.
- DAVIS, L. S. 1984. Behavioral interactions of Richardson's ground squirrels: asymmetries based on kinship. Pp. 459–460 en *Biology of ground-dwelling squirrels: annual cycles, behavioral ecology, and sociality* (Murie, J. O., y G. R. Michener, eds.). University of Nebraska Press. Lincoln, EE. UU.

- DIXON, M. D.** 2011. Population genetic structure and natal philopatry in the widespread North American bat *Myotis lucifugus*. *Journal of Mammalogy* 92:1343–1351.
- DOEBELI, M., Y U. DIECKMANN.** 2003. Speciation along environmental gradients. *Nature* 421:259–264.
- DUBUC-MESSIER, G., D. GARANT, P. BERGERON, Y D. RÉALE.** 2012. Environmental conditions affect spatial genetic structures and dispersal patterns in a solitary rodent. *Molecular Ecology* 21:5363–5373.
- EISENBERG, J. F.** 1963. The behavior of heteromyid rodents. University of California Publications in Zoology 69:1–100.
- EXCOFFIER, L., G. LAVAL, Y S. SCHNEIDER.** 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47–50.
- GENOWAYS, H. H., Y J. H. BROWN.** 1993. Biology of the heteromyidae. American Society of Mammalogists. Shippensburg, EE. UU.
- GREENWOOD, P. J.** 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28:1140–1162.
- HAMILTON, W. D.** 1964. The genetical evolution of social behavior II. *Journal of Theoretical Biology* 7:17–52.
- HARPER, S. J., Y G. O. BATZIL.** 1997. Monitoring use of runways by voles with passive integrated transponders. *Journal of Mammalogy* 77:364–369.
- HEDRICK, P.** 2001. Conservation genetics: where are we now? *Trends in Ecology and Evolution*. 16:629–636.
- HOLEKAMP, K. E., J. E. SMITH, C. C. STRELIOFF, R. C. VAN HORN, Y H. E. WATTS.** 2012. Society, demography and genetic structure in the spotted hyena. *Molecular Ecology* 21:613–632.
- INNES, R. J., M. B. McEACHERN, D. H. VAN VUREN, J. M. EADIE, D. A. KELT, Y M. L. JOHNSON.** 2012. Genetic relatedness and spatial associations of dusky-footed woodrats (*Neotoma fuscipes*). *Journal of Mammalogy* 93:439–446.
- JOHANNESSEN, E., J. BRUDEVOLL, M. JENSTAD, L. KORSLUND, Y S. KRISTOFFERSEN.** 2002. Behavioural dominance of grey-sided voles over bank voles in dyadic encounters. *Annales Zoologici Fennici* 39:43–47.
- 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.). Special Publications No. 10. The American Society of Mammalogists. Shippensburg, EE. UU.
- KAPPELER, P. M., B. WIMMER, D. ZINNER, Y D. TAUTZ.** 2002. The hidden matrilineal structure of a solitary lemur: implications for primate social evolution. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 269:1755–1763.
- KAPPELER, P. M., Y C. P. VAN SCHAİK.** 2002. Evolution of primate social systems. *International Journal of Primatology* 23:707–740.
- KAUFMANN, J. H.** 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biological Reviews* 58:1–20.
- KINAHAN A. A., Y N. PILLAY.** 2008. Dominance status influences female reproductive strategy in a territorial african rodent *Rhabdomys pumilio*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62:579–587.
- LACEY, E. A.** 2000. Spatial and social systems of subterranean rodents. Pp. 255–296 en *Life underground: the biology of subterranean rodents* (Lacey, E. A., J. L. Patton, y G. N. Cameron, eds.). University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.
- LAVINIA, P. D., K. C. R. KERR, P. L. TUBARO, P. D. N. HEBERT, Y D. A. LIJTMAYER.** 2016. Calibrating the molecular clock beyond cytochrome *b*: assessing the evolutionary rate of COI in birds. *Journal of Avian Biology* 47:84–91.
- MACARTHUR, R. H.** 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Harper y Row. New York, EE. UU.
- MCGUIRE, B., L. L. GETZ, J. E. HOFMANN, T. PIZZUTO, Y B. FRASE.** 1993. Natal dispersal and philopatry in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) in relation to population density, season, and natal social environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32:293–302.
- MÉNDEZ-HARCLERODE, F. M., J. D. HANSON, C. F. FULHORST, M. L. MILAZZO, D. C. RUTHVEN III, Y R. D. BRADLEY.** 2005. Genetic diversity within the southern plains woodrat (*Neotoma micropus*) in southern Texas. *Journal of Mammalogy* 86:180–190.
- MERRIAM, C. H.** 1894. Descriptions of four new pocket mice from Lower California, collected by Walter E. Bryan. *Proceedings of the California Academy of Sciences, Series 2* 4:457–462.

- MESHRIY, M. G., J. A. RANDALL, Y L. RANDALL.** 2011. Kinship associations of a solitary rodent, *Dipodomys ingens*, at fluctuating population densities. *Animal Behaviour* 82:643–650.
- MICHENER, G. R.** 1983. Kin identification, matriarchies and the evolution of sociality in ground-dwelling sciurids. Pp. 528–572 en *Advances in the Study of Mammalian Behavior*, Vol. 7 (Eisenberg, J. F., y D. G. Kleiman, eds.). American Society of Mammalogists. Lawrence, EE. UU.
- MOYNIHAN, M.** 1998. The social regulation of competition and aggression in animals. Smithsonian Institution Press. Washington, EE. UU.
- NABHOLZ, B., S. GLÉMIN, Y N. GALTIER.** 2008. Strong variations of mitochondrial mutation rate across mammals—the longevity hypothesis. *Molecular Biology and Evolution* 25:120–130.
- NEISWENTER, S. A., Y B. R. RIDDLE.** 2010. Diversification of the *Perognathus flavus* species group in arid grasslands of western North America. *Journal of Mammalogy* 91:348–362.
- NEWMARK, J. E., Y S. H. JENKINS.** 2000. Sex differences in agonistic behavior of Merriam's kangaroo rats (*Dipodomys merriami*). *The American Midland Naturalist* 143:377–388.
- NOWAK, R. M.** 1999. Walker's mammals of the world, 6th ed. Johns Hopkins University Press. Baltimore, EE. UU.
- OLEINICHENKO, V. Y.** 2000. Behavior of the shrews *Sorex volnuchini* and *S. raddei*. *Zoologichesky Zhurnal* 79:939–953.
- OSGOOD, W. H.** 1907. Four new pocket mice. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 20:19–22.
- PATTON, J. L., Y S. T. ÁLVAREZ-CASTAÑEDA.** 1999. Family Heteromyidae. Pp. 351–443 en *Mamíferos del Noroeste de México* (Álvarez-Castañeda, S. T., y J. L. Patton, eds.). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. La Paz, México.
- PERRI, M., Y J. A. RANDALL.** 1999. Behavioral mechanisms of coexistence in sympatric species of desert rodents, *Dipodomys ordii* and *D. merriami*. *Journal of Mammalogy* 80:1297–1310.
- RANDALL, J. A.** 1984a. Mating strategies of a nocturnal desert rodent (*Dipodomys spectabilis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28:215–220.
- RANDALL, J. A.** 1984b. Territorial defense and advertisement by footdrumming in Bannertail kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*) at high and low population densities. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16:11–20.
- RANDALL, J. A.** 1989. Neighbor recognition in a solitary desert rodent (*Dipodomys merriami*). *Ethology* 81:123–133.
- RANDALL, J. A.** 1993. Behavioural adaptations of desert rodents (Heteromyidae). *Animal Behaviour* 45:263–287.
- RIOS E., Y S. T. ÁLVAREZ-CASTAÑEDA.** 2013. Nomenclatural change of *Chaetodipus dalquesti*. *Western North America Naturalist* 73:399–400.
- ROSS, K. G.** 2001. Molecular ecology of social behaviour: analyses of breeding systems and genetic structure. *Molecular Ecology* 10:265–284.
- ROTH, E. L.** 1976. A new species of pocket mouse (*Perognathus*: Heteromyidae) from the Cape Region of Baja California Sur, Mexico. *Journal of Mammalogy* 57:562–566.
- ROWELL, T. E.** 1974. Concept of social dominance. *Behavioral Biology* 11:131–154.
- RYCHLIK, L., Y R. ZWOLAK.** 2006. Interspecific aggression and behavioural dominance among four sympatric species of shrews. *Canadian Journal of Zoology* 84:434–448.
- SHIER, D. M., Y J. A. RANDALL.** 2007. Use of different signaling modalities to communicate status by dominant and subordinate Heermann's kangaroo rats (*Dipodomys heermanni*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:1023–1032.
- SIGURDARDÓTTIR, S., A. HELGASON, J. R. GULCHER, K. STEFANSSON, Y P. DONNELLY.** 2000. The mutation rate in the human mtDNA control region. *American Journal of Human Genetics* 66:1599–1609.
- SIKES, R. S., W. L., GANNON, AND THE ANIMAL CARE AND USE COMMITTEE OF THE AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS.** 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the Use of Wild Mammals in Research. *Journal of Mammalogy* 92:235–253.
- SILK, J. B.** 2007. The adaptive value of sociality in mammalian groups. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 362:539–559.

- SOLOMON, N. G.** 2003. A reexamination of factors influencing philopatry in rodents. *Journal of Mammalogy* 84:1182–1197.
- SOLOMON, N. G., y L. L. GETZ.** 1997. Examination of alternative hypotheses for cooperative breeding in rodents. Pp. 199–230 en *Cooperative breeding in mammals* (Solomon, N. G., and J. A. French, eds.). Cambridge University Press. New York, EE. UU.
- VAN STAADEN, M. J., R. K. CHESSER, y G. R. MICHENER.** 1994. Genetic correlations and matrilineal structure in a population of *Spermophilus richardsonii*. *Journal of Mammalogy* 75:573–582.
- VAN STAADEN, M. J., G. R. MICHENER, y R. K. CHESSER.** 1996. Spatial analysis of microgeographic genetic structure in Richardson's ground squirrels. *Canadian Journal of Zoology* 74:1187–1195.
- STORZ, J. F.** 1999. Genetic consequences of mammalian social structure. *Journal of Mammalogy* 80:553–569.
- TAJIMA, F.** 1993. Measurement of DNA polymorphism. Pp. 37–59 en *Mechanisms of molecular Evolution. Introduction to molecular paleopopulation biology* (Takahata, N., y A. G. Clark, eds.). Japanese Scientific Societies Press, Sinauer Associates, Inc. Tokyo, Japón.
- TEMPLETON, A.R., K. A. CRANDALL, y C. F. SING.** 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics* 132:619–633.
- VANDER WALL, S. B.** 1990. *Food Hoarding in Animals*. University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.
- VAUGHAN, T. A., J. A. RYAN, y N. J. CZAPLEWSKI.** 2000. *Mammalogy*, fourth ed. Harcourt College Publishers. EE. UU.
- VÁZQUEZ, J., y S. T. ÁLVAREZ-CASTAÑEDA.** 2011. Spatial relationships between burrows of an insular population of *Dipodomys merriami*. *Mammalian Biology* 76:577–582.
- WANG, Y., W. LIU, G. M. WANG, W. ZHONG, y X. WAN.** 2011. Genetic Consequences of Group Living in Mongolian Gerbils. *The Journal of Heredity* 102:554–561.
- WASER, P. M., y W. T. JONES.** 1983. Natal philopatry among solitary mammals. *The Quarterly Review of Biology* 58:355–390.
- WEISS, C. H.** 2007. *Statistica v8*, StatSoft, Inc. *ASTA Advances in Statistical Analysis* 91:339–341.
- WILCOXON, F.** 1945. Individual comparisons by ranking methods. *Biometrics Bulletin* 1:80–83.
- WILSON, E. O.** 1975. *Sociobiology: The new synthesis*. Belknap. Cambridge, EE. UU.
- WIMMER, B., D. TAUTZ, y P. M. KAPPELER.** 2002. The genetic population structure of the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*), a basal primate from Madagascar. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52:166–175.
- WINTERS, J. B., y P. M. WASER.** 2003. Gene dispersal and outbreeding in philopatric mammal. *Molecular Ecology* 12:2251–2259.
- WRIGHT, S.** 1965. The interpretation of population structure by F-Statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19:395–420.
- WRIGHT, S.** 1969. *Evolution and the genetics of populations. The theory of gene frequencies*. The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.
- YOERG, S. I.** 1999. Solitary is not asocial: effects of social contact in kangaroo rats (Heteromyidae: *Dipodomys heermanni*). *Ethology* 105:317–333.
- YOERG, S. I., y D. M. SHIER.** 2000. Captive breeding and anti-predator behavior of the Heermann's kangaroo rat (*Dipodomys heermanni*). Pp 1–56 en *Final Report*. California Department of Fish and Game. Sacramento, EE. UU.

Submitted: March 27, 2016

Reviewed: May 1, 2016

Accepted: May 4, 2016

Associated editor: Consuelo Lorenzo

Anexo 1A. Localidades de colecta visitadas ($n = 34$) y número de haplotipo (*Cytb* y COI) de *Chaetodipus siccus* registrado por localidad.

| Número de localidad | Haplotipo Cytb | Haplotipo COI | Localidad; coordenadas |
|---------------------|-----------------------------|--------------------|---|
| 1 | 1, 2, 3, 4. | 1, 2, 16. | Isla Cerralvo; 24.1555, -109.8692. |
| 2 | 5, 6. | 3, 4. | 8.1 km N, 6.3 km E Los Planes; 24.0377, -109.8729. |
| 3 | 7, 8. | 1, 5. | 7 km N Los Planes; 24.0261, -109.9340. |
| 4 | 9, 10. | 9, 10. | 6 km N, 8 km W Los Planes; 24.0226, -110.0146. |
| 5 | 6, 8, 9, 11, 12, 13, 14. | 1, 4, 10, 11, 12. | 6 km N, 2 km E Los Planes; 24.0207, -109.9175. |
| 6 | 1, 6, 7, 8, 9, 15, 16. | 1, 4, 5. | 5.3 km N Los Planes; 24.0152, -109.9334. |
| 7 | 9, 18. | 1. | 3 km N, 2.6 km W Los Planes; 23.9959, -109.9616. |
| 8 | 9, 17, 18, 19, 20. | 1, 4. | Ensenada de Muertos; 23.9992, -109.8269. |
| 9 | 18, 21. | 1, 11. | 0.5 km S, 6.1 km W Los Planes; 23.9625, -109.9978. |
| 10 | 22, 23. | 1. | 1.3 km S, 0.8 km E Los Planes; 23.9549, -109.9278. |
| 11 | 24. | 4. | 2.5 km S Los Planes; 23.9446, -109.9363. |
| 12 | 1, 23, 25. | 1, 8. | 3 km S, 7 km W Los Planes; 23.9440, -110.0060. |
| 13 | 9, 26, 27. | 1. | 3.1 km S, 4 km W Los Planes; 23.9371, -109.8971. |
| 14 | 6, 9, 18, 28. | 1, 4, 14. | 3.7 km S, 1 km W Los Planes; 23.9334, -109.9480. |
| 15 | 1, 9, 18, 29, 30, 31. | 1, 4, 10, 15. | 4.3 km S Los Planes; 23.9283, -109.9358. |
| 16 | 18, 25, 32, 33, 34, 35. | 1, 4, 6, 7, 8, 13. | 4.5 km S, 1.9 km E Los Planes; 23.9254, -109.9170. |
| 17 | 1, 9, 18, 36, 37. | 1, 4. | 5 km S, 1.6 km W Los Planes; 23.9232, -109.9535. |
| 18 | 19, 23, 38. | 1, 4. | 5.7 km S, 8 km W Los Planes; 23.9155, -110.0164. |
| 19 | 9, 17, 19, 39, 40, 41. | 1, 4, 17. | 6 km S, 2.8 km W Los Planes; 23.9130, -109.9073. |
| 20 | 17, 18. | 1, 4. | 6 km S, 1 km E Los Planes; 23.9138, -109.9307. |
| 21 | 20, 42, 43. | 1. | 7 km S, 8 km W Los Planes; 23.9044, -110.016. |
| 22 | 1, 49. | 1. | 7.4 km S, 8.6 km W Los Planes; 23.8990, -110.0218. |
| 23 | 18, 31, 44, 45, 46, 47, 48. | 1, 3, 4, 10. | 7.5 km S, 7.6 km W Los Planes; 23.9005, -110.0121. |
| 24 | 5, 9, 14, 23, 37. | 1, 3, 4, 12. | 8.7 km S, 8 km W Los Planes; 23.8893, -110.0183. |
| 25 | 39. | 1. | 9.1 km S, 2.9 km W Los Planes; 23.8850, -109.9073. |
| 26 | 9, 18, 19, 23, 35, 39. | 1, 4. | 9.2 km S, 3.1 km W Los Planes; 23.8828, -109.9663. |
| 27 | 9, 18, 39, 50. | 1. | 10.3 km S, 7.4 km W Los Planes; 23.8742, -110.0091. |
| 28 | 9, 33. | 1, 7. | 10.4 km S, 6 km W Los Planes; 23.8728, -109.9914. |
| 29 | 38. | 1. | 10.4 km S, 5.5 km W Los Planes; 23.8708, -109.9663. |
| 30 | 9, 18, 36. | 1, 4. | 10.6 km S, 3 km W Los Planes; 23.872916, -109.9906. |
| 31 | 18, 52, 53. | 1, 7. | 11 km S, 8 km W Los Planes; 23.8712, -110.013611. |
| 32 | 24, 35, 51, 54. | 4. | 11 km S, 3.7 km W Los Planes; 23.8703, -109.9711. |
| 33 | 55. | 4. | 11.5 km S, 8.7 km W Los Planes; 23.8635, -110.0209. |
| 34 | 1, 18, 56. | 1, 4. | 11.8 km S, 0.6 km E Los Planes; 23.8598, -109.9300. |

Anexo 1B. Haplotipos de Citocromo *b* (*Cytb*), número de acceso y localidades ($n = 34$) de referencia de los especímenes de *Chaetodipus siccus*. Las localidades y especímenes se presentan como (latitud, -longitud; número de catálogo CIB).

Haplotipo 1 (GQ241440): Isla Cerralvo (24.1611, -109.8638; 230, 235. 24.1555, -109.8692; 16069. 24.1527, -109.8697; 5594); 5.3 km N Los Planes (24.0152, -109.9334; 19329); 3 km S, 7 km W Los Planes (23.9440, -110.0060; 19026); 4.3 km S Los Planes (23.9283, -109.9358; 18651, 18659); 5 km S, 1.6 km W Los Planes (23.9232, -109.9535; 18662); 7.4 km S, 8.6 km W Los Planes (23.8990, -110.0218; 19071, 19073); 11.8 km S, 0.6 km E Los Planes (23.8598, -109.9300; 19513). Haplotipo 2 (KT321873): Isla Cerralvo (24.1555, -109.8692; 16065, 16070). Haplotipo 3 (KT321874): Isla Cerralvo (24.1555, -109.8692; 16066). Haplotipo 4 (KT321875): Isla Cerralvo (24.1555, -109.8692; 16067, 16068). Haplotipo 5 (KT321876): 8.1 km N, 6.3 km E Los Planes (24.0377, -109.8729; 19304); 8.7 km S, 8 km W Los Planes (23.8893, -110.0183; 19461). Haplotipo 6 (KT321877): 8.1 km N, 6.3 km E Los Planes (24.0377, -109.8729; 19305); 6 km N, 2 km E Los Planes (24.0207, -109.9175; 19314); 5.3 km N Los Planes (24.0152, -109.9334; 19323); 3.7 km S, 1 km W Los Planes (23.9334, -109.9480; 19259). Haplotipo 7 (KT321878): 7 km N Los Planes (24.0261, -109.9340; 19306); 5.3 km N Los Planes (24.0152, -109.9334; 19321). Haplotipo 8 (KT321879): 7 km N Los Planes (24.0261, -109.9340; 19307); 6 km N, 2 km E Los Planes (24.0207, -109.9175; 19308, 19310, 19313); 5.3 km N Los Planes (24.0152, -109.9334; 19325). Haplotipo 9 (KT321880): 6 km N, 8 km W Los Planes (24.0226, -110.0146; 18998, 19000); 6 km N, 2 km E Los Planes (24.0207, -109.9175; 19315); 5.3 km N Los Planes (24.0152, -109.9334; 19327); Ensenada de Muertos (23.9992, -109.8269; 5600); 3 km N, 2.6 km W Los Planes (23.9959, -109.9616; 19014); 3.1 km S, 4 km W Los Planes (23.9371, -109.8971; 19337); 3.7 km S, 1 km W Los Planes (23.9334, -109.9480; 19339); 4.3 km S Los Planes (23.9283, -109.9358; 15423; 18655, 18656, 18657); 5 km S, 1.6 km W Los Planes (23.9232, -109.9535; 19388); 6 km S, 2.8 km W Los Planes (23.9130, -109.9073; 19441, 19445); 8.7 km S, 8 km W Los Planes (23.8893, -110.0183; 19466); 9.2 km S, 3.1 km W Los Planes (23.8828, -109.9663; 19477); 10.3 km S, 7.4 km W Los Planes (23.8742, -110.0091; 19492); 10.6 km S, 3 km W Los Planes (23.8729, -109.9906; 19104); 10.4 km S, 6 km W Los Planes (23.8728, -109.9914; 19496, 19497). Haplotipo 10 (KT321881): 6 km N, 8 km W Los Planes (24.0226, -110.0146; 18999). Haplotipo 11 (KT321882): 6 km N, 2 km E Los Planes (24.0207, -109.9175; 19309, 19312). Haplotipo 12 (KT321883): 6 km N, 2 km E Los Planes (24.0207, -109.9175; 19311). Haplotipo 13 (KT321884): 6 km N, 2 km E Los Planes (24.0207, -109.9175; 19316). Haplotipo 14 (KT321885): 6 km N, 2 km E Los Planes (24.0207, -109.9175; 19317); 8.7 km S, 8 km W Los Planes (23.8893, -110.0183; 19463). Haplotipo 15 (KT321886): 5.3 km N Los Planes (24.0152, -109.9334; 19320). Haplotipo 16 (KT321887): 5.3 km N Los Planes (24.0152, -109.9334; 19322). Haplotipo 17 (KT321888): Ensenada de Muertos (23.9992, -109.8269; 5601, 5603, 5604); 6 km S, 1 km E Los Planes (23.9138, -109.9307; 17405); 6 km S, 2.8 km W Los Planes (23.9130, -109.9073; 19447). Haplotipo 18 (KT321889): Ensenada de Muertos (23.9992, -109.8269; 5602, 5614); 3 km N, 2.6 km W Los Planes (23.9959, -109.9616; 19013); 0.5 km S, 6.1 km W Los Planes (23.9625, -109.9978; 19037); 3.7 km S, 1 km W Los Planes (23.9334, -109.9480; 19342); 4.3 km S Los Planes (23.9283, -109.9358; 15421, 18654, 18658, 18661); 4.5 km S, 1.9 km E Los Planes (23.9254, -109.9170; 18669); 5 km S, 1.6 km W Los Planes (23.9232, -109.9535; 19387); 6 km S, 1 km E Los Planes (23.9138, -109.9307; 17404); 7.5 km S, 7.6 km W Los Planes (23.9005, -110.0121; 19451, 19452); 9.2 km S, 3.1 km W Los Planes (23.8828, -109.9663; 19470, 19476); 10.3 km S, 7.4 km W Los Planes (23.8742, -110.0091; 19489, 19490, 19494); 10.6 km S, 3 km W Los Planes (23.8729, -109.9906; 19105); 11 km S, 8 km W Los Planes (23.8712, -110.0136; 19127); 11.8 km S, 0.6 km E Los Planes (23.8598, -109.9300; 19511). Haplotipo 19 (KT321890): Ensenada de Muertos (23.9992, -109.8269; 5611); 5.7 km S, 8 km W Los Planes (23.9155, -110.0164; 19051); 6 km S, 2.8 km W Los Planes (23.9130, -109.9073; 19439); 9.2 km S, 3.1 km W Los Planes (23.8828, -109.9663; 19479). Haplotipo 20 (KT321891): Ensenada de Muertos (23.999222, -109.8269; 5613); 7 km S, 8 km W Los Planes

(23.9044, -110.016; 19066). Haplotipo 21 (KT321892): 0.5 km S, 6.1 km W Los Planes (23.9625, -109.9978; 19035, 19036). Haplotipo 22 (KT321893): 1.3 km S, 0.8 km E Los Planes (23.9549, -109.9278; 19331). Haplotipo 23 (KT321894): 1.3 km S, 0.8 km E Los Planes (23.9549, -109.9278; 19332); 3 km S, 7 km W Los Planes (23.9440, -110.0060; 19025); 5.7 km S, 8 km W Los Planes (23.9155, -110.0164; 19050); 8.7 km S, 8 km W Los Planes (23.8893, -110.0183; 19464, 19467); 9.2 km S, 3.1 km W Los Planes (23.8828, -109.9663; 19474). Haplotipo 24 (KT321895): 2.5 km S Los Planes (23.9446, -109.9363; 19334); 11 km S, 3.7 km W Los Planes (23.8703, -109.9711; 19117). Haplotipo 25 (KT321896): 3 km S, 7 km W Los Planes (23.9440, -110.0060; 19027); 4.5 km S, 1.9 km E Los Planes (23.9254, -109.9170; 18668). Haplotipo 26 (KT321897): 3.1 km S, 4 km W Los Planes (23.9371, -109.8971; 19335). Haplotipo 27 (KT321898): 3.1 km S, 4 km W Los Planes (23.9371, -109.8971; 19336). Haplotipo 28 (KT321899): 3.7 km S, 1 km W Los Planes (23.9334, -109.9480; 19343). Haplotipo 29 (KT321900): 4.3 km S Los Planes (23.9283, -109.9358; 15422, 18660). Haplotipo 30 (KT321901): 4.3 km S Los Planes (23.9283, -109.9358; 18650, 18652). Haplotipo 31 (KT321902): 4.3 km S Los Planes (23.9283, -109.9358; 18653); 7.5 km S, 7.6 km W Los Planes (23.9005, -110.0121; 19459). Haplotipo 32 (KT321903): 4.5 km S, 1.9 km E Los Planes (23.9254, -109.9170; 18664). Haplotipo 33 (KT321904): 4.5 km S, 1.9 km E Los Planes (23.9254, -109.9170; 18665); 10.4 km S, 6 km W Los Planes (23.8728, -109.9914; 19495). Haplotipo 34 (KT321905): 4.5 km S, 1.9 km E Los Planes (23.9254, -109.9170; 18666). Haplotipo 35 (KT321906): 4.5 km S, 1.9 km E Los Planes (23.9254, -109.9170; 18667); 9.2 km S, 3.1 km W Los Planes (23.8828, -109.9663; 19471); 11 km S, 3.7 km W Los Planes (23.8703, -109.9711; 19116). Haplotipo 36 (KT321907): 5 km S, 1.6 km W Los Planes (23.9232, -109.9530; 18663); 10.6 km S, 3 km W Los Planes (23.8729, -109.9906; 19106). Haplotipo 37 (KT321908): 5 km S, 1.6 km W Los Planes (23.9232, -109.9530; 19386); 8.7 km S, 8 km W Los Planes (23.8893, -110.0183; 19465). Haplotipo 38 (KT321909): 5.7 km S, 8 km W Los Planes (23.9155, -110.0164; 19049); 10.4 km S, 5.5 km W Los Planes (23.8708, -109.9663; 19085, 19086). Haplotipo 39 (KT321910): 6 km S, 2.8 km W Los Planes (23.9130, -109.9073; 19436); 9.1 km S, 2.9 km W Los Planes (23.8850, -109.9073; 19468, 19469); 9.2 km S, 3.1 km W Los Planes (23.8828, -109.9663; 19478); 10.3 km S, 7.4 km W Los Planes (23.8742, -110.0091; 19486). Haplotipo 40 (KT321911): 6 km S, 2.8 km W Los Planes (23.9130, -109.9073; 19440). Haplotipo 41 (KT321912): 6 km S, 2.8 km W Los Planes (23.9130, -109.9073; 19442). Haplotipo 42 (KT321913): 7 km S, 8 km W Los Planes (23.9044, -110.016; 19067). Haplotipo 43 (KT321914): 7 km S, 8 km W Los Planes (23.9044, -110.016; 19068). Haplotipo 44 (KT321915): 7.5 km S, 7.6 km W Los Planes (23.9005, -110.0121; 19453). Haplotipo 45 (KT321916): 7.5 km S, 7.6 km W Los Planes (23.9005, -110.0121; 19454). Haplotipo 46 (KT321917): 7.5 km S, 7.6 km W Los Planes (23.9005, -110.0121; 19455). Haplotipo 47 (KT321918): 7.5 km S, 7.6 km W Los Planes (23.9005, -110.0121; 19456). Haplotipo 48 (KT321919): 7.5 km S, 7.6 km W Los Planes (23.9005, -110.0121; 194609). Haplotipo 49 (KT321920): 7.4 km S, 8.6 km W Los Planes (23.8990, -110.0218; 19072). Haplotipo 50 (KT321921): 10.3 km S, 7.4 km W Los Planes (23.8742, -110.0091; 19491). Haplotipo 51 (KT321922): 11 km S, 3.7 km W Los Planes (23.8703, -109.9711; 19508). Haplotipo 52 (KT321923): 11 km S, 8 km W Los Planes (23.8712, -110.0136; 19126). Haplotipo 53 (KT321924): 11 km S, 8 km W Los Planes (23.8712, -110.0136; 19128). Haplotipo 54 (KT321925): 11 km S, 3.7 km W Los Planes (23.8703, -109.9711; 19118). Haplotipo 55 (KT321926): 11.5 km S, 8.7 km W Los Planes (23.8635, -110.0209; 17406). Haplotipo 56 (KT321927): 11.8 km S, 0.6 km E Los Planes (23.8598, -109.9300; 19512).

Anexo 1C. Haplotipos de Citocromo *c* oxidasa subunidad I (COI), número de acceso de y localidades ($n = 34$) de referencia de los especímenes de *Chaetodipus siccus*. Las localidades y especímenes se presentan como (latitud, -longitud; número de catálogo CIB).

Haplotipo 1 (KT321928): Isla Cerralvo (24.1555, -109.8692; 5594, 16065, 16066, 16069, 16070); 7 km N Los Planes (24.0261, -109.9340; 19307); 6 km N, 8 km W Los Planes (24.0226, -110.0146; 18998, 19000); 6 km N, 2 km E Los Planes (24.0207, -109.9175; 19308, 19310; 19315); 5.3 km N Los Planes (24.0152, -109.9334; 19325, 19327, 19329); 3 km N, 2.6 km W Los Planes (23.9959, -109.9616; 19013, 19014); Ensenada de Muertos (23.9992, -109.8269; 5600, 5602, 5613, 5614); 0.5 km S, 6.1 km W Los Planes (23.9625, -109.9978; 19037); 1.3 km S, 0.8 km E Los Planes (23.9549, -109.9278; 19332); 3 km S, 7 km W Los Planes 23.9440, -110.0060; 19025, 19026); 3.1 km S, 4 km W Los Planes (23.9371, -109.8971; 19335, 19336, 19337); 3.7 km S, 1 km W Los Planes (23.9334, -109.9480; 19339); 4.3 km S Los Planes (23.9283, -109.9358; 15421, 15423, 18651, 18654, 18655, 18656, 18657, 18658, 18659, 18661); 4.5 km S, 1.9 km E Los Planes (23.9254, -109.9170; 18669); 5 km S, 1.6 km W Los Planes (23.9232, -109.9535; 18662, 19387, 19388); 5.7 km S, 8 km W Los Planes (23.9155, -110.0164; 19049, 19050); 6 km S, 2.8 km W Los Planes (23.9130, -109.9073; 19440, 19441, 19442, 19445); 6 km S, 1 km E Los Planes (23.9138, -109.9307; 17404); 7 km S, 8 km W Los Planes (23.9044, -110.0167; 19066, 19067, 19068); 7.4 km S, 8.6 km W Los Planes (23.8990, -110.0218; 19071, 19072, 19073); 7.5 km S, 7.6 km W Los Planes (23.9005, -110.0121; 19451, 19452, 19453, 19455); 8.7 km S, 8 km W Los Planes (23.8893, -110.0183; 19464, 19466, 19467); 9.1 km S, 2.9 km W Los Planes (23.8850, -109.9073; 19468, 19469); 9.2 km S, 3.1 km W Los Planes (23.8828, -109.9663; 19470, 19477, 19478); 10.3 km S, 7.4 km W Los Planes (23.8742, -110.0091; 19486, 19490, 19492, 19494); 10.4 km S, 5.5 km W Los Planes (23.8708, -109.9663; 19085, 19086); 10.4 km S, 6 km W Los Planes (23.8728, -109.9914; 19496, 19497); 10.6 km S, 3 km W Los Planes (23.8729, -109.9906; 19104, 19105); 11 km S, 8 km W Los Planes (23.8712, -110.0136; 19127, 19128); 11.8 km S, 0.6 km E Los Planes (23.8598, -109.9300; 19511). Haplotipo 2 (KT321929): Isla Cerralvo (24.1555, -109.8692; 16067, 16068). Haplotipo 3 (KT321930): 8.1 km N, 6.3 km E Los Planes (24.0377, -109.8729; 19304); 7.5 km S, 7.6 km W Los Planes (23.9005, -110.0121; 19460); 8.7 km S, 8 km W Los Planes (23.8893, -110.0183; 19461). Haplotipo 4 (KT321931): 8.1 km N, 6.3 km E Los Planes (24.0377, -109.8729; 19305); 6 km N, 2 km E Los Planes (24.0207, -109.9175; 19316); 5.3 km N Los Planes (24.0152, -109.9334; 19320, 19322, 19323); Ensenada de Muertos (23.9992, -109.8269; 5601, 5603, 5611); 2.5 km S Los Planes (23.9446, -109.9363; 19334); 3.7 km S, 1 km W Los Planes (23.9334, -109.9480; 19259); 4.3 km S Los Planes (23.9283, -109.9358; 15422, 18660); 4.5 km S, 1.9 km E Los Planes (23.9254, -109.9170; 18667); 5 km S, 1.6 km W Los Planes (23.9232, -109.9535; 18663, 19386); 5.7 km S, 8 km W Los Planes (23.9155, -110.0164; 19051); 6 km S, 2.8 km W Los Planes (23.9130, -109.9073; 19439, 19447); 6 km S, 1 km E Los Planes (23.9138, -109.9307; 17405); 7.5 km S, 7.6 km W Los Planes (23.9005, -110.0121; 19454, 19456); 8.7 km S, 8 km W Los Planes (23.8893, -110.0183; 19465); 9.2 km S, 3.1 km W Los Planes (23.8828, -109.9663; 19471, 19479); 10.6 km S, 3 km W Los Planes (23.8729, -109.9906; 19106); 11 km S, 3.7 km W Los Planes (23.8703, -109.9711; 19116, 19117, 19118); 11.5 km S, 8.7 km W Los Planes (23.8635, -110.0209; 17406); 11.8 km S, 0.6 km E Los Planes (23.8598, -109.9300; 19512). Haplotipo 5 (KT321932): 7 km N Los Planes (24.0261, -109.9340; 19306); 5.3 km N Los Planes (24.0152, -109.9334; 19321); 10.3 km S, 7.4 km W Los Planes (23.8742, -110.0091; 19491). Haplotipo 6 (KT321933): 4.5 km S, 1.9 km E Los Planes (23.9254, -109.9170; 18664). Haplotipo 7 (KT321934): 4.5 km S, 1.9 km E Los Planes (23.9254, -109.9170; 18665); 10.4 km S, 6 km W Los Planes (23.8728, -109.9914; 19495); 11 km S, 8 km W Los Planes (23.8712, -110.0136; 19126). Haplotipo 8 (KT321935): 3 km S, 7 km W Los Planes (23.9440, -110.0060; 19027); 4.5 km S, 1.9 km E Los Planes (23.9254, -109.9170; 18668). Haplotipo 9 (KT321936): 6 km N, 8 km W Los Planes (24.0226, -110.0146; 18999). Haplotipo 10 (KT321937): 6 km N, 2 km E Los Planes (24.0207, -109.9175; 19309, 19312); 4.3 km S Los Planes (23.9283, -109.9358; 18653); 7.5 km S, 7.6 km W Los

Planes (23.9005, -110.0121; 19459). Haplotipo 11 (KT321938): 6 km N, 2 km E Los Planes (24.0207, -109.9175; 19311); 0.5 km S, 6.1 km W Los Planes (23.9625, -109.9978; 19035, 19036). Haplotipo 12 (KT321939): 6 km N, 2 km E Los Planes (24.0207, -109.9175; 19317); 8.7 km S, 8 km W Los Planes (23.8893, -110.0183; 19463). Haplotipo 13 (KT321940): 4.5 km S, 1.9 km E Los Planes (23.9254, -109.9170; 18666). Haplotipo 14 (KT321941): 3.7 km S, 1 km W Los Planes (23.9334, -109.9480; 19343). Haplotipo 15 (KT321942): 4.3 km S Los Planes (23.9283, -109.9358; 18650, 18652). Haplotipo 16 (KT321943): Isla Cerralvo (24.1555, -109.8692; 233). Haplotipo 17 (KT321944): 6 km S, 2.8 km W Los Planes (23.9130, -109.9073; 19438).

Anexo 1D. Lista de ejemplares empleados en los experimentos etológicos, localidad de colecta y número de catálogo CIB.

Dominancia intraespecífica: *C. siccus*, 5 km S, 1.6 km W Los Planes, B. C. S. (23.9232 N, -109.9535 W), 22337-22341, 27290-27295, 27299-27301, 27303-27304 CIB; 6 km S, 2.8 km W Los Planes, B. C. S. (23.9130 N, -109.9073 W) 22342-22349, 27275, 27277, 27281-27283, 27285 27288-27389 CIB.

Dominancia interespecífica: *C. siccus*, 5 km S, 1.6 km W Los Planes, B. C. S. (23.9232 N, -109.9535 W), 22336, 23090-23093, 23100-23101; 3 km S, 7 km W Los Planes, B. C. S. (23.929440 N, -110.0060 W), 23164-23166; 6 km S, 2.8 km W Los Planes, B. C. S. (23.9130 N, -109.9073 W), 22350, 27550. 27639-27646 CIB). *C. arenarius*: 3 km N, 7.7 km W Las Paz, B.C.S (24.1689 N, -110.3895 W), cinco ejemplares capturados y liberados. *C. ammophilus*: 5 km N, 19.4 km W La Paz, B. C. S. (24.1884 N, -110.5030 W), cinco ejemplares capturados y liberados. *C. spinatus*: 5 km S, 1.6 km W Los Planes, B. C. S. (23.9232 N, -109.9535 W), cinco ejemplares capturados y liberados. *C. rudinoris*, 5 km S, 1.6 km W Los Planes, B. C. S. (23.9232 N, -109.9535 W), cinco ejemplares capturados y liberados.

Influencia de la composición y estructura de paisajes modificados en la abundancia de dos marsupiales durante el periodo de estiaje

Influence of the composition and structure of modified landscapes on abundance of two marsupials during the dry season

Bárbara Cruz-Salazar^{1*}, Lorena Ruiz-Montoya¹, Darío Navarrete-Gutiérrez¹ y Luis-Bernardo Vázquez¹

¹ El Colegio de la Frontera Sur, Departamento de Conservación de la Biodiversidad. Carretera Panamericana s/n. Barrio de María Auxiliadora, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, 29290, México. Email: bcruz@ecosur.edu.mx (BCS), lruiz@ecosur.mx (LRM), dnavarre@ecosur.mx (DNG), l.b.vazquez@gmail.com (LBV).

*Corresponding author

Changes in the landscape due to habitat loss and fragmentation interact with ecological processes of populations, and define the local population abundance. We evaluated the relationship between the abundance of two common marsupials, *Didelphis marsupialis* (common opossum) and *Didelphis virginiana* (Virginia opossum), and landscape features in different levels of disturbance at Chiapas, the Highlands and the Central Depression. The goal was to identify effects of changes in the landscape in their populations. Based on the biological characteristics of *D. marsupialis* and *D. virginiana* our expectation was to observe higher abundance of opossums in areas with intermediate disturbance. At the same time, establish a relationship between the landscape composition and the abundance of both species. We placed 48 Tomahawk traps in three disturbance levels of the landscape. Within each disturbance level we obtained the structure and composition of the landscape. The abundance of each species was considered as the number of individuals captured. A relative abundance index was estimated from individuals captured by night traps. The influence of the disturbance levels, the landscape, structure, and composition in the abundance of each species was evaluated using multiple regression and generalized lineal model. The average abundance of *Didelphis* spp. was higher in the Central Depression (5.56 individuals, SD = 4.82). *Didelphis marsupialis* was captured only in low disturbance with an average of 0.56 individuals (SD = 1.04; Figure 2a), while *D. virginiana* was captured in the three levels of disturbance with an average of 3.56 individuals (SD = 3.88; Figure 2b). The presence of *D. marsupialis* was influenced by the number of patches (NP; $P = 0.003$), while for *D. virginiana* landscape index was not associated with its presence (Table 2). Our results suggest that the abundance of *D. marsupialis* and *D. virginiana* was not influenced by level of disturbance. However, *D. marsupialis* was related to the number of patches and conserved areas; while *D. virginiana* was not affected by the landscape attributes evaluated, *i. e.* composition and configuration, indicating that Virginia opossum can established relatively abundant populations in landscapes highly disturbed. This study contributes to the understanding of the effects of changes in the landscape in common species in Mexico due to human activities.

Key words: common species; *Didelphis*; habitat loss; landscape; landscape fragmentation; mammals.

Los cambios en el paisaje debido a la pérdida y fragmentación del hábitat interactúan con procesos ecológicos poblacionales y definen la abundancia poblacional local. Se evaluaron las relaciones entre la abundancia de dos marsupiales comunes, *Didelphis marsupialis* (tlacuache común) y *Didelphis virginiana* (tlacuache de Virginia), y los atributos del paisaje en diferentes niveles de disturbio en Chiapas, Los Altos y la Depresión Central. El objetivo fue identificar efectos de cambios del paisaje sobre sus poblaciones. Con base en las características biológicas de *D. marsupialis* y *D. virginiana*, nuestra hipótesis fue observar una mayor abundancia de tlacuaches en áreas con disturbio intermedio. Al mismo tiempo, establecer una relación entre la composición del paisaje y la abundancia de ambas especies. Se colocaron 48 trampas Tomahawk en tres niveles de disturbio. De cada nivel de disturbio se obtuvo la estructura y composición del paisaje. La abundancia por especie fue considerada como el número de individuos capturados. El índice de abundancia relativa fue estimado mediante los individuos capturados por trampas nocturnas. La influencia del nivel de disturbio, paisaje, composición y estructura en la abundancia para cada especie se estimó a partir de regresiones múltiples y modelos lineales generalizados. La abundancia promedio de *Didelphis* sp. fue mayor en la Depresión Central (5.56 individuos, DE = 4.82). *Didelphis marsupialis* fue capturada solo en condiciones de bajo disturbio con un promedio de 0.56 individuos (DE = 1.04; Figura 2a), mientras que *D. virginiana* fue capturada en los tres niveles de disturbio con un promedio de 3.56 individuos (DE = 3.88; Figura 2b). El número de parches (NP) influyó en la presencia de *D. marsupialis* ($P = 0.003$), en tanto que para *D. virginiana* ningún índice del paisaje se asoció con su presencia (Tabla 2). Nuestros resultados sugieren que el nivel de disturbio no influye en la abundancia de *D. marsupialis* y *D. virginiana*. Sin embargo, *D. marsupialis* se relacionó con el número de parches y áreas conservadas; en tanto que *D. virginiana* no fue afectada por los atributos del paisaje evaluados, *i. e.* composición y configuración, indicando que el tlacuache de Virginia puede establecer poblaciones relativamente abundantes en paisajes altamente perturbados. Este estudio contribuye al conocimiento de los efectos de los cambios en el paisaje por actividades humanas en especies comunes en México.

Introduction

Landscape composition influences ecological processes at local and population levels ([MacAlpine et al. 2015](#)). It is now possible to obtain a quantitative characterization of landscape attributes and, with this, assess the effects of landscape modification on diversity patterns at different geographical scales ([Fan and Myin 2014](#)). Landscape heterogeneity plays a role in the complexity of biotic and abiotic interactions in a particular area. The landscape unit has two basic attributes: composition and configuration. Landscape composition involves the number of components (types of coverage) and the relative contribution of each, while configuration denotes the spatial arrangement of those components within the landscape. Modified landscapes are a mixture of natural and anthropogenic components, characterized by a high heterogeneity derived primarily from changes in land use ([Flick et al. 2012](#)); however, landscapes where natural components have been completely eliminated, such as cities and towns, show very low heterogeneity and offer precarious conditions for the establishment of wild species ([Schooley and Branch 2011](#); [Garmendia et al. 2013](#)).

Changes in the geographical distribution, abundance and isolation of populations of wild species are among the most noticeable consequences of landscape modification ([Hughes et al. 2003](#); [Lindenmayer et al. 2008](#); [Spear et al. 2010](#)). From an ecological perspective, ecosystem disturbance and fragmentation are considered to be particularly detrimental for many terrestrial mammals, since these are highly vulnerable to land-use changes ([Gorresen and Willig 2004](#)). In contrast, it is believed that environments modified as a result of human activities provide a greater availability and quality of resources for disturbance-tolerant mammals, thus leading to an increase in their local abundance and the expansion of their populations ([Gaston et al. 2000](#); [Cruz-Salazar et al. 2014](#)). Both approaches consider that population viability in modified landscapes depends on the intensity and permanence of landscape modification. The establishment of urban centers and large monoculture areas are the anthropogenic disturbances with the strongest effect on the permanence of wild species ([Braunisch et al. 2010](#); [Bruggeman et al. 2010](#); [Schooley and Branch 2011](#); [Garmendia et al. 2013](#)).

Abundance is a population attribute of species that responds immediately to the effect of landscape modification in both generalist and specialist species ([Gaston 2010](#)). Generalist species are able to partially or entirely replace their original habitat by a modified one ([Lindenmayer et al. 2000](#)); therefore, landscape fragmentation and habitat loss are considered to have no negative effects on their populations ([Markovchick-Nicholls et al. 2007](#)). *Didelphis marsupialis* (common opossum) and *D. virginiana* (Virginia opossum) are common and extremely adaptable marsupials, being both generalists and opportunistic ([Adler 1997](#); [Cabello 2006](#); [Markovchick-Nicholls et al. 2007](#)). Both species have a high dispersal capacity (5.7 km for *D. virginiana*, and > 1 km for *D. marsupialis*; [Gillette 1980](#); [Sunquist et al. 1987](#)), are promiscuous and nomadic, and thus maintain genetically related populations even in fragmented landscapes ([Beatty et al. 2012](#); [Hennessy et al. 2015](#)).

Despite the ecological importance of these marsupials (e. g., for seed dispersal, regulation of insect abundance, potential preys) and their relevance for conservation as members of a mammal group scarcely represented in Mexico ([Medina-Romero et al. 2012](#)), little progress has been made in the knowledge of their abundance and the effects of landscape structure and composition in Mexico. Studies on *D. marsupialis* have focused on the southern part of its distribution range (Central and South America; [Adler et al. 1997](#); [Cáceres and Monteiro-Filho 1998](#); [Kelly and Caro 2003](#); [Orjuela and Jiménez 2004](#); [Lambert et al. 2005](#); [Cabello 2006](#)). In the case of *D. virginiana*, studies have focused on the northern portion of its distribution range (North America; [Kanda et al. 2005](#); [Markovchick-Nicholls et al. 2007](#); [Kanda et al. 2009](#); [Beasley et al. 2010](#); [Beatty et al. 2012](#); [Wright](#)

[et al. 2012](#); [Beatty et al. 2014](#); [Hennessy et al. 2015](#)). In Mexico, general life history characteristics of its ([Colchero et al. 2005](#); [Zarza and Medellín 2005](#)), feeding habits and reproduction ([Oceguera-González and González-Romero 2008](#)), bar codes ([Cervantes et al. 2010](#)), phylogeny ([Medina-Romero et al. 2012](#)), local abundance and genetic diversity ([Cruz-Salazar et al. 2014](#); [2016](#)) have been studied.

The aim of this study was to analyze the effect of the physical configuration and structure of landscape on the abundance of *D. marsupialis* and *D. virginiana*, with particular emphasis on the extent of landscape disturbance, as well as to determine whether their abundance increases with the level of landscape disturbance and how this varies for each species. Based on previous studies that identify *D. marsupialis* and *D. virginiana* as synanthropic species ([Hennessy et al. 2015](#)) and that the greatest diversity of food and shelter occurs in moderately disturbed areas ([Kanda et al. 2009](#); [Beatty et al. 2014](#)), an additional aim was to establish the relationship between opossum abundance and landscape composition.

Materials and Methods

Study area. The study was conducted in two landscapes located in two distinct regions of the State of Chiapas: the Highlands (Los Altos de Chiapas) and the Central Depression (Depresión Central; Figure 1). Dominant plant communities in the Highlands are pine (*Pinus*) and oak (*Quercus*) forests ([Ramírez-Marcial et al. 2001](#); [González-Espinosa et al. 2005](#); [González-Espinosa et al. 2008](#)). Oak forests are constantly exposed to fragmentation and replacement by cropland (maize, vegetables, flowers, fruit trees). These changes produce a landscape composed of secondary plant communities, extensive livestock raising and human settlements ([González-Espinosa et al. 2005](#)). The dominant vegetation in the Central Depression is tropical, low-stature deciduous forest and medium-stature semi-evergreen forest ([Rocha-Loredo et al. 2010](#)). The main land uses include extensive livestock raising, fuelwood collection, agriculture (maize, vegetables, fruit trees) and induced grassland ([Ramírez-Albores 2010](#)). These landscapes were selected based on the knowledge of their respective levels of mammalian diversity ([Naranjo et al. 2013](#)), the presence of both opossum species ([Naranjo et al. 2005](#)), and the fragmentation processes associated with land-use change ([González-Espinosa et al. 2005](#); [Rocha-Loredo et al. 2010](#)).

Disturbance levels. Three disturbance levels were selected in each landscape based on the matrix composition: L1, *low disturbance*, area consisting of a matrix of relatively continuous forest, with little or no influence of anthropogenic activities, or where such activities had been suspended for at least the last 15 years. The vegetation is undergoing a natural regeneration process. L2, *moderate disturbance*, this area includes both natural and anthropogenic elements, the matrix comprises productive activities, fragments of urban areas (housing, infrastructure), patches of native vegetation and vegetation in an early successional stage (*acahual*). L3, *high disturbance*, composed of an almost completely urbanized matrix plus areas with anthropogenic infrastructure (buildings, recreational activities, occupational activities, education and/or transportation). These areas include introduced and ornamental vegetation. From each disturbance level, three sampling sites or landscape windows were obtained (3 replicates × 3 disturbance levels per landscape), provided these shared similar characteristics in terms of land use and fragmentation.

In the Highlands, low-disturbance (L1) sampling sites were Cerro Corral de Piedra (CP), Cerro Huitepec Biological Reserve (RH), and Moxviquil Biological Reserve (RM). Moderate disturbance (L2): El Aguaje village (PA), San Isidro Las Huertas village (SI), and village km 36 on the Tuxtla Gutiérrez-San Cristóbal de Las Casas highway, Chiapas (PK). High disturbance (L3): San Cristobal de Las Casas Municipal Cemetery (PM), San Cristóbal de Las Casas Municipal Sports Center (CD), and Colegio de la Frontera Sur, in the same municipality (EC; Figure 1a).

In the Central Depression, the low-disturbance (L1) sampling sites were: Coquelexquitán hill (CC), Ravine km-12 on the Tuxtla Gutiérrez-San Cristobal de Las Casas highway, Chiapas (CA),

and La Pera, Berriozábal (LP). Moderate disturbance (L2): Perseverancia Ranch (RP), al Sol Ranch (RS) and the Tuxtla Gutierrez campus of Instituto Tecnológico de Monterrey, Chiapas (TM). High disturbance (L3): Oriente Park (PO), Joyo Mayu Park (PJ), and Tuxtla Gutierrez Regional Technology Center, Chiapas (TR; Table 1; Figure 1b).

Field work. In each sampling site, 48 sardine-baited (15.2 × 15.2 × 48 cm) Tomahawk traps were placed in a radial arrangement, separated by 20 m from each other, within a total area of 289.5 ha for four consecutive nights (Adler *et al.* 1997). Sampling was carried out from March through June 2011 and from March through June 2012. The sampling effort was: 192 trap-nights per site, 576 trap-nights per disturbance level (in each landscape), and 1,728 trap-nights per landscape. Each specimen captured was determined taxonomically based on its length of the dark area of the tail, cheek and pectoral coloration, (Gardner 1973; McManus 1974; Aranda 2000). The standard biological attributes (*i. e.*, sex, external measurements, weight) of each specimen were determined, along with its geographical sampling location; the specimens were subsequently released.

Satellite imagery classification. To evaluate the structure and composition of each landscape, SPOT 5 HRG satellite images were used: Two 2008 scenes for the Highlands and two 2011 scenes for the Central Depression. The spatial resolution of these multispectral images was 10 m. The images were registered using an orthorectification standard in order to analyze multiple images in a mosaic and make them compatible with other spatial data (Cuartero and Felicísimo 2003). Images were orthorectified using their orbital parameters and a 15 m Digital Elevation Model (DEM) by INEGI for the study area. The Nearest Neighbor method was used for resampling both the images and the DEM; geoidal undulations were corrected based on the central coordinates of each image. The Mexican Gravimetric Geoid (GGM10) model and the current official reference frame (ITRF08, epoch 2010.0) mandated by the Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI 2013) were used. The absolute accuracy of geoid heights in the GGM10 model was estimated as a 20 cm (Mean Squared Error). Geoidal undulations for each scene were calculated using the Geoid Height Interpolation System (SIAG v. 1.1) available at INEGI's website (INEGI 2013). Images were orthorectified using the ENVI v. 5.1 (Evis 2013) software, and a mosaic was built from the spatially corrected images for the two entire areas of interest. Images were visually classified using the interdependent method (FAO 1996) in ArcGIS v. 10.2 (ESRI 2011). For each vegetation coverage and land use type considered in the interdependent classification of satellite images, 74 field trips to the study area were conducted and 234 control points were recorded using the Garmin E-Trex Global Positioning System (GPS) in the *Universal Transverse Mercator* (UTM) coordinate system. Vegetation types or plant formations were described using the classification proposed by Miranda and Hernández X (1963); other land coverages and uses were described in terms of the INEGI (2012)'s classification. Vegetation types and land uses observed in the Highlands were: oak forest, pine forest, pine-oak forest, oak-pine forest, wetlands, secondary vegetation, grasslands, rain-fed agriculture, urban areas and areas devoid of vegetation. For the Central Depression these were: medium-stature semi-deciduous tropical forest, low-stature deciduous tropical forest, water bodies, secondary vegetation, rain-fed agriculture and urban areas.

Landscape Indices. Sampling sites were geographically located in the landscape; afterwards, a circular area of 7.07 km² and 1.6 km radius was outlined in each one. Each landscape was characterized by a total of nine sites (3 replicates × 3 disturbance levels; Figure 1). Landscape geometry (structure) was described in terms of the number of patches (NP), edge density (ED) and mean shape index (MSI), while landscape composition was evaluated in terms of the Shannon's diversity index (SDI). These indexes were selected because they assess landscape structure and heterogeneity, both of which may influence the abundance of mammals (Lambert *et al.* 2005; Badii and Landeros 2006; Altamirano *et al.* 2012; Garmendia *et al.* 2013; Appendix 1). Landscape

characterization was carried out with the ArcGIS v. 10.2 software (ESRI 2011). Landscape indexes were calculated using the Patch Analyst plug-in for ArcGIS v. 10.2 (Rempel et al. 2012).

Analysis. Abundance was defined as the number of specimens captured per sampling site; this was considered as the dependent variable for statistical analyses. Additionally, the relative abundance index (λ) was calculated based on the number of specimens captured per trap per night (Adler et al. 1997). Potential explanatory variables of the abundance of *D. marsupialis* and *D. virginiana* were disturbance level (low, moderate, high), landscape (the Highlands or Central Depression), landscape structure and composition, and presence of each species. An analysis of variance was carried out to determine the dispersion and treatment of the data obtained. The influence of the disturbance level (low, moderate, high), landscape (the Highlands and Central Depression), and landscape structure on the species abundance was assessed using multiple linear regression and generalized linear models. The relationship between abundance and landscape composition was determined by means of analysis of covariance (ANCOVA) with species as a covariate. To choose the model that best described the data in terms of the influence of predictive factors (*i. e.* disturbance level, landscape, species, landscape attributes) on abundance, the Akaike Information Criterion (AIC) was used; AIC measures the statistical fit of each model using the formula: $AIC = -2 \ln(L) + 2K$, where L is the maximum likelihood of the estimated model, and K is the number of parameters in the model; the best model is the one that yields the minimum AIC value (Akaike 1974). Due to the few opossum specimens captured, especially for *D. marsupialis*, generalized linear models were fitted to the opossum presence/absence in each vegetation and land-use type considered. Finally, to determine whether the abundance of one marsupial species depends on the abundance of the other, linear regressions with binomial error were used. All analyzes were performed with the statistical program R v. 3 (Team 2013).

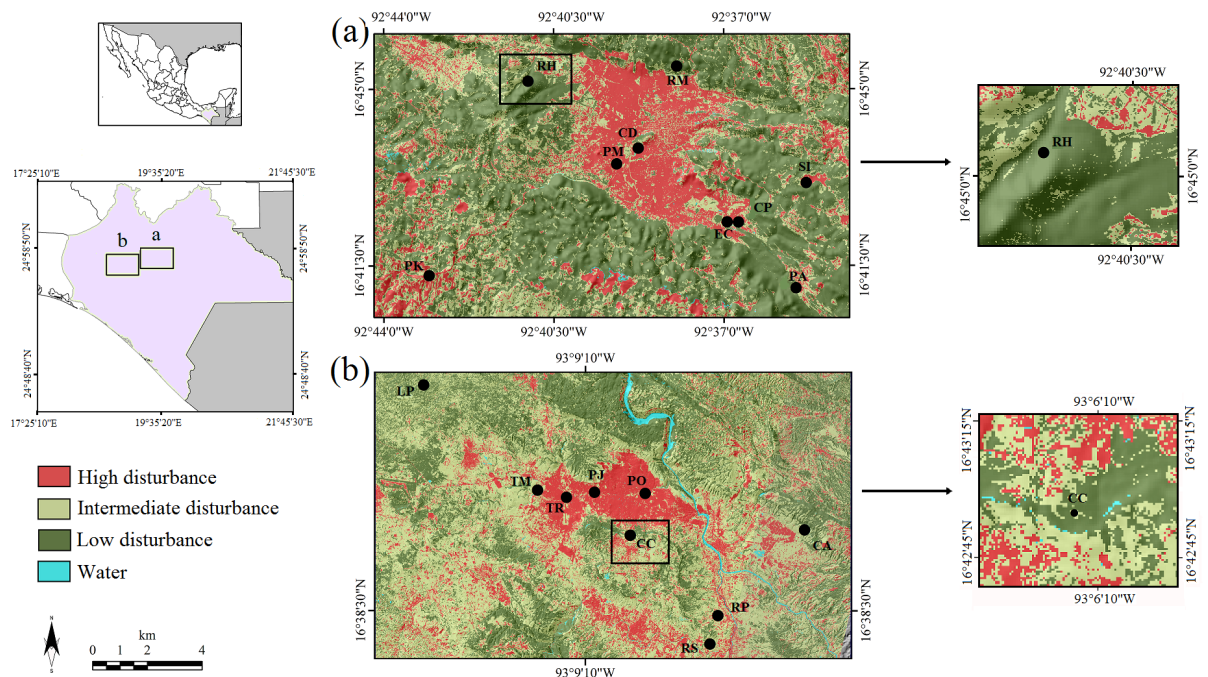


Figure 1. Sampling sites or windows in the landscape for the capture *Didelphis marsupialis* and *Didelphis virginiana* in the Highlands (a) and the Central Depression (b) of Chiapas, Mexico. RH = Cerro Huitepec Biological Reserve, RM = Moxviquil Biological Reserve, CP = Cerro Corral de Piedra, PA = El Aguaje village, SI = San Isidro Las Huertas village, PK = Village km 36 of the Tuxtla Gutiérrez-San Cristobal de Las Casas highway, CD = San Cristobal de Las Casas Municipal Sports Center, EC = Colegio de la Frontera Sur, San Cristobal de Las Casas, PM = San Cristobal de Las Casas Municipal Cemetery, CC = Cerro Coquelexquitzán, CA = ravine km 12 of the Tuxtla Gutiérrez-San Cristóbal de Las Casas highway, LP = La Pera, Berriozábal, RS = Rancho al Sol, RP = Rancho Perseverancia, TM = Tuxtla Gutiérrez campus of Instituto Tecnológico de Monterrey, PJ = Parque Juyo Mayu, PO = Parque del Oriente, Tr = Tuxtla Gutierrez Regional Technology Center. The identification data (K - J) for the Central Depression images are: 602-316 and 602-317; for the Highlands: 603-316; 603-317; 604-316; 604-317 and 605-317.

Results

A total of 73 opossum specimens were captured: 10 *D. marsupialis* and 63 *D. virginiana*. The mean abundance by region was 2.56 individuals in the Highlands and 0.56 individuals in the Central Depression. *D. virginiana* was the most abundant species in both landscapes. Four specimens of *D. marsupialis* and 19 of *D. virginiana* were captured in The Highlands; six and 44 specimens, respectively, were captured in the Central Depression (Table 1).

The mean opossum abundance, *i. e.* the total number of specimens captured by disturbance level in both sites was 3.17 for the low level, 3.83 for the moderate level and 5.17 for the high level. In the Highlands, values obtained were 5 for the low level, 0.33 for the moderate level and 2.33 for the high level; in the Central Depression, the corresponding values were 1.33, 7.33 and 8.0, respectively. The mean abundance by species was 0.56 individuals for *D. marsupialis* and 3.56 for *D. virginiana*.

Abundance Distribution of *Didelphis marsupialis*. This species was captured in sites with high heterogeneity and high number of fragments (Table 1). As for the abundance recorded by disturbance level, in the Highlands only four specimens of *D. marsupialis* were captured in low disturbance (L1) sites, while in the Central Depression three specimens were captured in L1 and L2 (Table 1). The mean relative abundance index (λ) was 0.003 individuals per night, per trap in the Highlands and 0.005 in the Central Depression. By disturbance level, this index was 0.01 in L1 in The Highlands. In the Central Depression, the values for this index were 0.008 in L1 and 0.006 in L2 (Figure 2a).

Abundance Distribution of *Didelphis virginiana*. The highest abundance was recorded in low-disturbance sites in the Highlands (11 specimens) and in high-disturbance sites in the Central Depression (24 specimens; Table 1). The mean relative abundance index (λ) for each landscape was 0.02 individuals per night per trap in the Highlands and 0.04 in the Central Depression. In particular, at the Highlands 0.03 individuals were recorded in L1, 0.002 in L2 and 0.02 in L3. In the Central Depression, relative abundance figures were 0.002, 0.05 and 0.7, respectively (Figure 2b).

Landscape-Abundance Relationship The generalized linear models revealed a significant influence of the number of patches ($p = 0.003$) and edge density ($p = 0.02$) on the presence of *D. marsupialis* (Figure 3a). However, the evaluation of models with AIC showed that NP is the variable that best predicts the presence of this species (Table 2). For *D. virginiana* no significant relationship was found with any of the landscape characteristics considered (Figure 3b, Table 2). The ANCOVA also found no influence of SDI on the abundance of both species ($p = 0.73$). The linear regression showed no relationship between opossum abundance and disturbance level ($p = 0.99$), but it did reveal a significant relationship between abundance and landscape ($p = 0.003$). Finally, the linear regression with binomial error did not show a significant relationship between the number of *D. virginiana* specimens captured and the total number of opossum specimens captured (*Didelphis* spp.), in spite of having observed that the abundance of *D. virginiana* increased with the total number of opossum specimens ($p = 0.08$).

Discussion

No relationship was observed between the abundance of *D. marsupialis* and the abundance of *D. virginiana* within the landscape characteristics studied. Contrary to our expectation for species that adaptable to — and even favored by — habitat disturbance by human activities (Naranjo *et al.* 2013; Hennessy *et al.* 2015), the abundance of the two opossum species was unrelated to disturbance levels. However, it is worth mentioning that *D. marsupialis* was found only in low disturbance areas, and its occurrence was related to the number of patches; for its part, *D. virginiana* was captured in higher numbers and at all disturbance levels in both areas. The abundance recorded in the Central Depression and the Highlands of Chiapas is consistent with that observed in previous

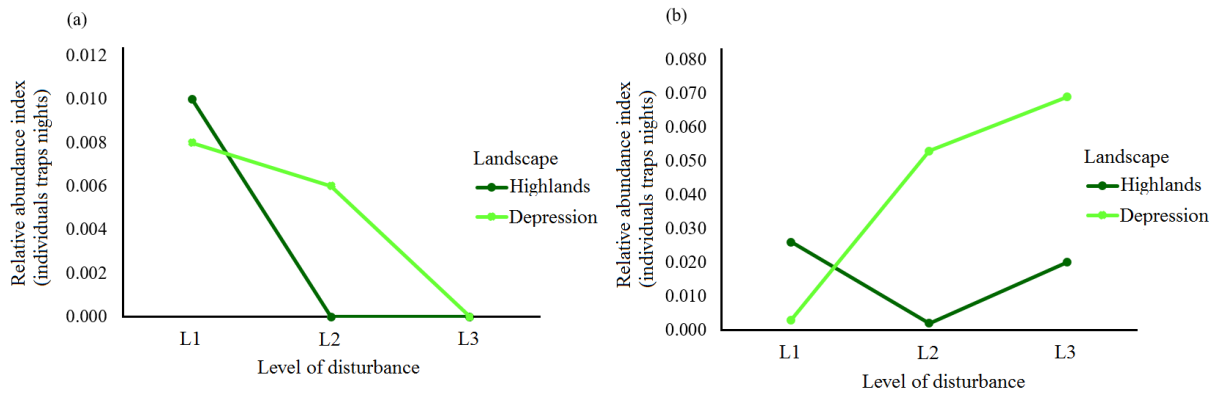


Figure 2. Relative Abundance Index (λ) for *Didelphis marsupialis* (a) and *D. virginiana* (b) according to disturbance levels in the Highlands (High) and the Central Depression (Depression) of Chiapas, Mexico. L1 = low disturbance, L2 = moderate disturbance, L3 = high disturbance.

studies ([Cherem et al. 1996](#); [Adler et al. 1997](#); [Cáceres and Monteiro-Filho 1998](#); [Kelly and Caro 2003](#); [Cruz-Salazar et al. 2014](#)). The results suggest that the populations of these marsupials comprise a few individuals in spite of their high reproductive rate and ability to exploit resources derived from human activities. High mortality rates due to factors such as predation, hunting and road collisions may explain the low abundance of *D. marsupialis* and *D. virginiana* in the populations studied ([Orjuela and Jiménez 2004](#); [Cabello 2006](#); [Tlapaya and Gallina 2010](#)).

The abundance recorded in the Central Depression was significantly higher than in the Highlands de Chiapas; this could be due to variations in resource availability in each region. the Highlands is dominated by pine-oak forest patches, where diversity is low ([González-Espinosa et al. 2008](#)), offering fewer resources to *Didelphis* spp. In the Central Depression, tree diversity is intermediate in low-stature tropical deciduous forests and high in the medium- and the high-stature tropical evergreen forests ([González-Espinosa et al. 2008](#)). The high tree diversity and the variations of climatic, soil, physiographic and disturbance features in the Central Depression ([Rocha-Loredo et al. 2010](#)) foster a large variety of fruits, tubers and animals that are food sources available for *Didelphis marsupialis* and *D. virginiana* ([Colchero et al. 2005](#); [Zarza and Medellín 2005](#)), hence contributing to a higher opossum abundance in this region.

In common species such as *D. marsupialis* and *D. virginiana*, an increase in population density and the expansion of local populations in modified habitats are expected; accordingly, these are known as synanthropic species ([Lindenmayer et al. 2000](#); [Markovchick-Nicholls et al. 2007](#); [Ricotta et al. 2008](#); [Hennessy et al. 2015](#)). On the other hand, landscape structure is known to influence the abundance of wild species, including birds and mammals ([Lindenmayer and Fischer 2007](#); [Bruggeman et al. 2010](#)), and common species are today being seriously affected by human activities ([Gaston and Fuller 2007](#); [Gaston, 2010](#)). Our findings indicate that these species responded differently to disturbance levels, *D. virginiana* being the species that was distributed across all levels, with no evident effect of human activities on its populations or its diversity and genetic structure ([Cruz-Salazar et al. 2016](#)). By contrast, [Oceguera-González and González-Romero \(2008\)](#), working in coffee plantations in Veracruz, observed a positive significant relationship between opossum abundance and forest coverage, especially for *D. virginiana*, the abundance of which was lower than that of *D. marsupialis*; this inconsistency may be explained by the particular environmental and anthropogenic conditions in each study area, which determine the quantity and availability of resources, and hence the interspecific competition and dominance of species ([Begon et al. 2006](#)).

The number of patches influenced the presence of *D. marsupialis*, i. e. a higher number of patches is associated with a higher probability of finding this marsupial species. The presence of

Table 1. Characterization of the landscape in the Highlands and the Central Depression, and abundance of *Didelphis marsupialis* (Dm) and *D. virginiana* (Dv) by disturbance level (ND) and window (V). PGeo = geographic location of each sampling site in the coordinate system. L1 = low disturbance, L2 = moderate disturbance, L3 = high disturbance, CP = Cerro Corral de Piedra, PA = El Aguaje village, SI = San Isidro Las Huertas village, PK = Village km 36 of the Tuxtla Gutiérrez-San Cristobal de Las Casas highway, CD = San Cristobal de Las Casas Municipal Sports Center, EC = Colegio de la Frontera Sur, San Cristobal de Las Casas, PM = San Cristobal de Las Casas Municipal Cemetery, CC = Cerro Coquelexquitzán, CA = ravine km 12 of the Tuxtla Gutiérrez-San Cristóbal de Las Casas highway, LP = La Pera, Berriozábal, RS = Rancho al Sol, RP = Rancho Perseverancia, TM = Tuxtla Gutiérrez campus of the Instituto Tecnológico de Monterrey, PJ = Parque Joyo Mayu, PO = Parque del Oriente, Tr = Tuxtla Gutierrez Regional Technology Center, NP = number of patches, ED = edge density, MSI = mean shape index, SDI = Shannon's diversity index.

| Landscape | ND | V | PGeo | | NP | ED | MSI | SDI | Dm | Dv |
|--------------------|----|----|--------|--------|-----|-------|------|-----|----|----|
| | | | Lat | Long | | | | | | |
| The Highlands | L1 | CP | 16.71° | 92.61° | 162 | 273.9 | 20.1 | 1.6 | 1 | 4 |
| | L1 | RH | 16.75° | 92.68° | 100 | 222.5 | 21.8 | 1.6 | 3 | 2 |
| | L1 | RM | 16.76° | 92.63° | 108 | 240.1 | 21.4 | 1.6 | 0 | 5 |
| | L2 | PA | 16.68° | 92.59° | 219 | 172.8 | 15.2 | 1.8 | 0 | 1 |
| | L2 | SI | 16.69° | 92.54° | 88 | 186.6 | 20.3 | 1.7 | 0 | 0 |
| | L2 | PK | 16.69° | 92.72° | 112 | 255.6 | 21.9 | 1.5 | 0 | 0 |
| | L3 | PM | 16.72° | 92.65° | 54 | 93.9 | 18.4 | 0.9 | 0 | 0 |
| | L3 | CD | 16.73° | 92.64° | 36 | 69.6 | 18.5 | 0.4 | 0 | 2 |
| | L3 | EC | 16.71° | 92.62° | 127 | 223.8 | 20.6 | 2.0 | 0 | 5 |
| Central Depression | L1 | CC | 16.72° | 93.11° | 218 | 305.2 | 19.6 | 1.4 | 2 | 0 |
| | L1 | CA | 16.72° | 92.92° | 97 | 249.7 | 23.7 | 1.2 | 0 | 1 |
| | L1 | LP | 16.87° | 93.32° | 84 | 160.9 | 18.3 | 0.7 | 1 | 0 |
| | L2 | RP | 16.64° | 93.01° | 206 | 349.6 | 22.7 | 1.5 | 3 | 8 |
| | L2 | RS | 16.61° | 93.02° | 282 | 424.3 | 22.6 | 1.4 | 0 | 3 |
| | L2 | TM | 16.76° | 93.20° | 108 | 204.0 | 19.0 | 1.7 | 0 | 8 |
| | L3 | PO | 16.76° | 93.09° | 80 | 138.6 | 18.8 | 0.6 | 0 | 2 |
| | L3 | PJ | 16.76° | 93.14° | 96 | 212.7 | 21.1 | 0.9 | 0 | 14 |
| | L3 | TR | 16.76° | 93.17° | 90 | 184.9 | 19.6 | 0.9 | 0 | 8 |

D. marsupialis was also restrained to relatively well-preserved areas, which suggests that despite being considered a highly flexible generalist species (Adler et al. 1997; Cruz-Salazar et al. 2014), habitat loss might be influencing its populations. However, landscape indexes and disturbance levels were not related with the abundance (number of specimens captured) of this opossum species; an assessment of habitat selection and occupation should be conducted to identify metapopulations and gain a deeper insight into the dynamics of this marsupial in fragmented landscapes (Murphy et al. 2010). To some extent, *D. marsupialis* can be benefited by landscape fragmentation, but requires patches with low disturbance. Therefore, it is necessary to evaluate the variations of its populations through time in environments undergoing constant habitat loss and landscape fragmentation.

The abundance of *D. virginiana* was not associated with disturbance: in the Highlands, the highest relative abundance was found in areas with the lowest disturbance, but in the Central Depression the opposite occurred. This might be due to factors not considered in this study, such as variations in the availability of food and shelter and potential predators (Markovchick-Nicholls et al. 2007; Ocegüera-González and González-Romero 2008). The presence of *D. virginiana* was

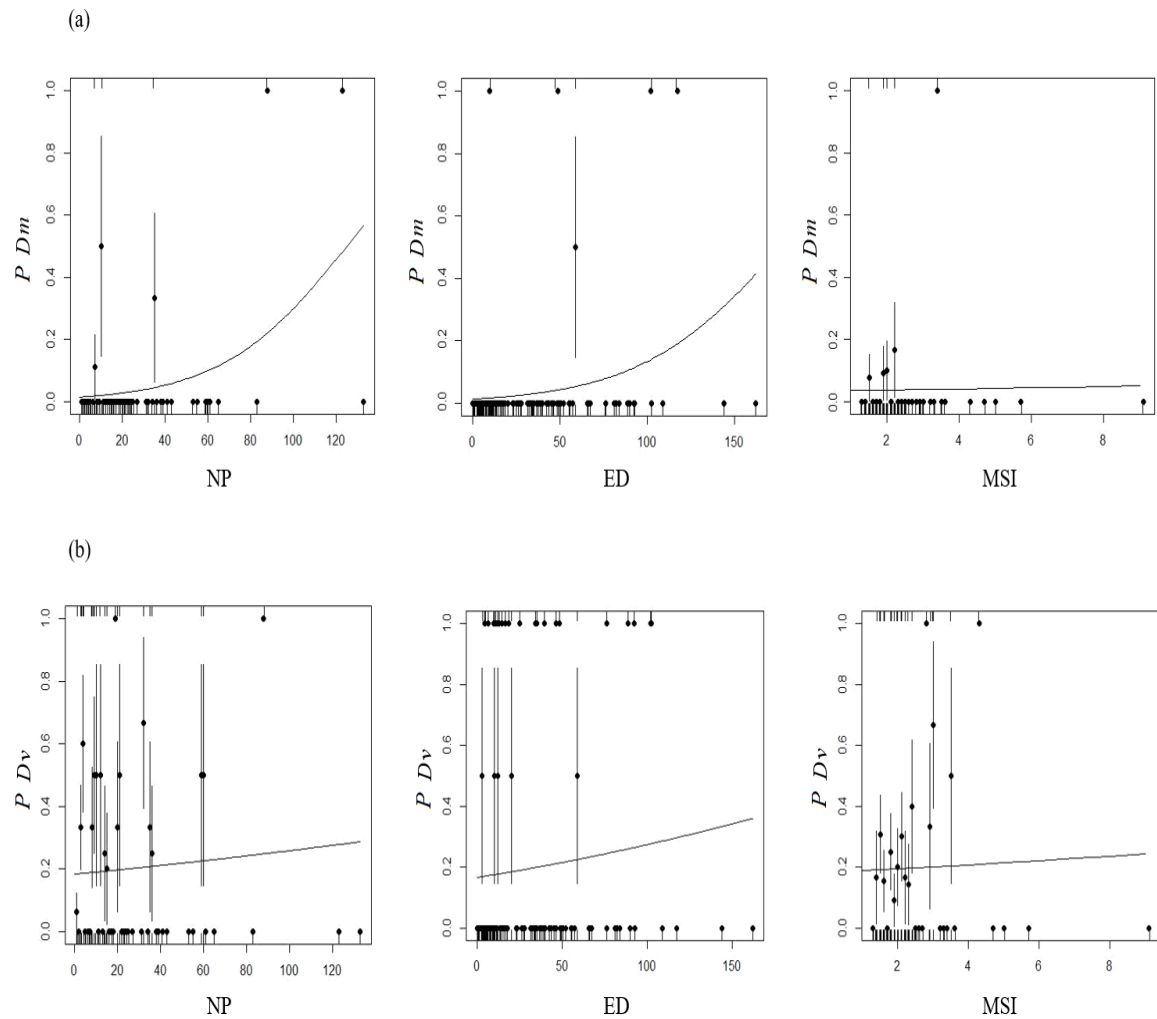


Figure 3. Multiple regression analysis of presence/absence of *Didelphis marsupialis*, (a) and *Didelphis virginiana*, (b) and landscape indices of the Highlands de Chiapas and the Central Depression, Mexico. D_m = *Didelphis marsupialis*, D_v = *Didelphis virginiana*. NP = number of patches, ED = edge density, MSI = Media Shape index, P = proportion of opossum presence/absence in each class defined in the landscape.

not determined by any landscape index, suggesting that landscape composition and structure do not determine the absence or presence of this marsupial species, in agreement with [Beatty et al. \(2012\)](#) and [Hennessy et al. \(2015\)](#) who found a panmictic population with a low genetic structure in a fragmented landscape in Indiana. [Kanda et al. \(2009\)](#) proposed that the resources available for *D. virginiana* in landscapes dominated by human activities serve as a source, and natural habitats as sinks, in a metapopulation dynamics. For their part, [Beatty et al. \(2014\)](#) suggest that *D. virginiana* uses both anthropogenic resources and forest remnants for the survival of its populations. In this study, *D. virginiana* was found in all disturbance levels and showed no association with the

Table 2. Selection of generalized linear models between landscape indexes (IP) and the presence/absence of *Didelphis marsupialis* and *D. virginiana* in the Highlands and the Central Depression of Chiapas, measured by the Akaike Information Criterion (AIC). ED = edge density, MSI = mean shape index, NP = number of patches.

| IP | Modelo | AIC | |
|-----|--------------------------|-----------------------|----------------------|
| | | <i>D. marsupialis</i> | <i>D. virginiana</i> |
| ED | Presencia/ausencia ~ ED | 41.34* | 130.89 ^{NS} |
| MSI | Presencia/ausencia ~ MSI | 46.51 ^{NS} | 132.06 ^{NS} |
| NP | Presencia/ausencia ~ NP | 38.57** | 131.62 ^{NS} |

* = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$, ^{NS} = non significant

landscape attributes considered, indicating that this marsupial can be found in relatively high numbers in markedly disturbed areas with different landscape characteristics in the Highlands and the Central Depression of Chiapas.

It is worth mentioning that the possibility of the absence of a relationship between disturbance levels and opossum abundance (*Didelphis* spp.) being due to the scale of the study cannot be ruled out, since the species studied have high dispersal capacity and gene flow and thus can maintain a single population across a broad geographic range, even despite the presence of significant geographic barriers (Beatty *et al.* 2012; Hennessy *et al.* 2015). It is likely that an effect of disturbance on the populations of *D. marsupialis* and *D. virginiana* could be detected at a regional geographic scale; therefore, a study with a greater sampling effort, both in space and time, should be conducted in the future to evaluate these aspects.

An interesting observation is that the lower abundance of *D. marsupialis* was related to a greater abundance of *D. virginiana*; although this relationship was not significant, it is suggested that this may be the result of interspecific competition for available and potential colonization sites (*e. g.* food, shelter; Begon *et al.* 2006). However, our data are insufficient to evaluate this hypothesis.

This study establishes the relationship between fragmented landscapes and the presence of *D. marsupialis*, and confirms the high capacity of *D. virginiana* to maintain populations in areas with high disturbance levels during the dry season. It also contributes to the knowledge of common mammals in Mexico, particularly regarding the consequences at the population level resulting from habitat loss and landscape fragmentation by human activities.

Acknowledgments

We express our appreciation to A. Ortiz and T. A. Guillén for their support during field work. We are also grateful to the *Colegio de la Frontera Sur* for the resources provided for field sampling. This study is part of the Ph. D. thesis by BCS (CONACyT grant number 175336). This manuscript was translated by Maria Elena Sánchez Salazar with support of THERYA through a CONACYT grant.

Literature Cited

- ADLER, G. H., J. J. ARBOLEDO, AND B. L. TRAVI. 1997. Population dynamics of *Didelphis marsupialis* in Northern Colombia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 32:7-11.
- AKAIKE, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on automatic control* 19:716-723.
- ALTAMIRANO A., A. MIRANDA, AND C. JIMÉNEZ. 2012. Incertidumbre de los índices de paisaje en el análisis de la estructura espacial. *Bosque* 33:171-181.
- ARANDA, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México.
- BADII, M. H., AND J. LANDEROS. 2006. Cuantificación de la fragmentación del paisaje y su relación con Sustentabilidad. *International Journal of Good Conscience* 2:26-38.
- BEASLEY, J. C., W. S. BEATTY, Z. H. OLSON, AND O. E. RHODES. 2010. A genetic analysis of the Virginia opossum mating system: evidence of multiple paternity in a highly fragmented landscape. *Journal of Heredity* 101:368-373.
- BEATTY, W. S., J. C. BEASLEY, G. DHARMARAJAN, AND O. E. RHODES. 2012. Genetic structure of a Virginia opossum, (*Didelphis virginiana*) population inhabiting a fragmented agricultural ecosystem. *Canadian Journal of Zoology* 92:41-48.
- BEATTY, W. S., J. C. BEASLEY, AND O. E. RHODES. 2014. Habitat selection by a generalist mesopredator near its historical range boundary. *Canadian Journal of Zoology* 92:41-48.

- BEGON M., C. R. TOWNSEND, AND J. L. HARPER.** 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. Cuarta edición. Blackwell Publishing Australia.
- BRAUNISCH, V., G. SEGELBACHER, AND A. H. HIRZELS.** 2010. Modelling functional landscape connectivity from genetic population structure: a new spatially explicit approach. *Molecular Ecology* 19:3664-3678.
- BRUGGEMAN, D. J., T. WIEGAND, AND N. FERNÁNDEZ.** 2010. The relative effects of habitat loss and fragmentation on population genetic variation in the red-cockaded woodpecker (*Picoides borealis*). *Molecular Ecology* 19:3679-3691.
- CÁCERES, N. C., AND E. L. A. MONTEIRO-FILHO.** 1998. Population dynamics of the Common opossum, *Didelphis marsupialis* (Mammalia, Marsupialia), in southern Brazil. *International Journal of Mammalian Biology* 63:169-172.
- CABELLO, D. R.** 2006. Reproduction of *Didelphis marsupialis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in the Venezuelan Andes. *Acta Therologica* 51:427-433.
- CERVANTES, F. A., J. ARCANGELI, Y. HORTELANO-MONCADA, AND A. B. BORISENKO.** 2010. DNA barcodes effectively identify the morphologically similar common opossum (*Didelphis marsupialis*) and Virginia opossum (*Didelphis virginiana*) from areas of sympatry in Mexico. *Mitochondrial DNA* 21:44-50.
- COLCHERO, F., G. O'FARRIL, AND R. MEDELLÍN.** 2005. *Didelphis marsupialis* (Linnaeus 1958) Tlacuache. Pp. 106-108, in Los mamíferos silvestres de México (Ceballos, G., and G. Oliva, eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad: Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México, México.
- CRUZ-SALAZAR, B., L. RUIZ-MONTOYA, D. NAVARRETE-GUTIÉRREZ, E. ESPINOZA-MEDINILLA, E. VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ, AND L-B. VÁZQUEZ.** 2014. Diversidad genética y abundancia relativa de *Didelphis marsupialis* y *Didelphis virginiana* en Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:251-261.
- CRUZ-SALAZAR, B., L. RUIZ-MONTOYA, D. NAVARRETE-GUTIÉRREZ, E. ESPINOZA-MEDINILLA, E. VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ, AND L-B. VÁZQUEZ.** 2016. Genetic diversity of *Didelphis virginiana* related to different levels of disturbance in the Highlands and the Central Depression regions of Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 32:146-147.
- CHEREM, J. J., M. E. GRAIPEL, M. E. MENEZES, AND M. SOLDATELI.** 1996. Observações sobre a biologia do gambá (*Didelphis marsupialis*) na Ilha de Ratoes Grande, Estado de Santa Catarina, Brasil. *Biotemas* 9:47-56.
- CUARTERO, A., AND A. M. FELICÍSIMO.** 2003. Rectificación y ortorrectificación de imágenes de satélite: análisis comparativo y discusión. *GeoFocus* 3:45-57.
- ESRI (ENVIRONMENTAL SYSTEMS RESEARCH INSTITUTE).** 2011. ArcGIS Desktop: Release 10, Environmental Systems Research Institute. Redlands, U. S. A.
- EVIS (EXELIS VISUAL INFORMATION SOLUTIONS).** 2013. ENVI v5.1. User's guide. Boulder, Colorado.
- FAN, C., AND S. MYINT.** 2014. A comparison of spatial autocorrelation indices and landscape metrics in measuring urban landscape fragmentation. *Landscape and Urban Planning* 121:117-128.
- FAO (FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS).** 1996. Forest resources assessment 1990. Survey of tropical forest cover and study of change processes. FAO, Forestry Paper. 130p. Roma, Italia.
- FLICK, T., S. FEAGAN, AND L. FAHRIG.** 2012. Effects of landscape structure on butterfly species richness and abundance in agricultural landscapes in Eastern Ontario, Canada. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 156:123-133.
- GARDNER, A. L.** 1973. The systematics of the genus *Didelphis* (Marsupialia: Didelphidae) in North and Middle America. *Special Publications the Museum Texas Tech University* 4:1-81.
- GARMENDIA, A., V. ARROYO-RODRÍGUEZ, A. ESTRADA, E. J. NARANJO, AND K. E. STONER.** 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 29:331-344.
- GASTON, K. J. T. M. BLACKBURN, J. J. D. GREENWOOD, R. D. GREGORY, R. M. QUINN, AND J. H. LAWTON.** 2000. Abundance-occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology* 37:39-59.
- GASTON K. J., AND R. A. FULLER.** 2007. Biodiversity and extinction: losing the common and the widespread. *Progress in Physical Geography* 31:213-225.
- GASTON, K. J.** 2010. Valuing common species. *Ecology* 327:154-155.

- GILLETTE, L. N. 1980. Movement patterns of radio-tagged opossums in Wisconsin. *American Midland Naturalist* 104:1-12.
- GONZÁLEZ-ESPINOSA, M., N. RAMÍREZ-MARCIAL, G. MÉNDEZ-DEWAR, L. GALINDO-JAIMES, AND D. GOLICHER. 2005. Riqueza de especies de árboles en Chiapas: variación espacial y dimensiones ambientales asociadas al nivel regional. Pp. 81-125, in *Diversidad Biológica en Chiapas* (González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial, AND L. Ruiz-Montoya, eds.). ECOSUR, COCYTECH, Plaza y Valdez Editores. Ciudad de México, México.
- GONZÁLEZ-ESPINOSA, M., N. RAMÍREZ-MARCIAL, AND J. M. REY-BENAYAS. 2008. Variación Espacial de la diversidad arbórea de Chiapas: patrones regionales y jerarquía de factores determinantes. Pp. 147-166, in *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México* (Sánchez-Velásquez, L. R., J. Galindo-González, and F. Díaz-Fleischer, eds.). Mundi-Prensa México, S. A. de C. V. Ciudad de México, México.
- GORRESEN, P. M., AND M. R. WILLIG. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic Forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy* 85:688-697.
- HENNESSY, C., C.-C. TSAI, J. C. BEASLEY, W. S. BEATTY, P. A. ZOLLNER, AND O. E. RHODES. 2015. Elucidation of population connectivity in synanthropic mesopredators: using genes to define relevant spatial scales for management of raccoons and Virginia opossums. *The Journal of Wildlife Management* 79:112-121.
- HUGHES, J., K. GOUDKAMP, D. HURWOOD, M. HANCOCK, AND S. BUNN. 2003. Translocation causes extinction of a local population of the freshwater shrimp *Paratya australiensis*. *Conservation Biology* 17:1007-1012.
- INEGI (INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y GEOGRAFÍA). 2012. Guía para la interpretación de cartografía. Uso del suelo y vegetación. Escala 1:250000. Serie IV. Ciudad de México, México.
- INEGI (INSTITUTO NACIONAL DE ESTADÍSTICA Y GEOGRAFÍA). 2013. Manual de usuario Sistema de Interpolación de Alturas Geoidales, v1.1. Aguascalientes, México.
- KANDA, L. L., T. K. FULLER, P. R. SIEVERT, AND K. D. FRIEDLAND. 2005. Variation in winter microclimate and its potential influence on Virginia opossum (*Didelphis virginiana*) survival in Amherst, Massachusetts. *Urban Ecosystems* 8:215-225.
- KANDA, L. L., T. K. FULLER, P. R. SIEVERT, AND R. L. KELLOGG. 2009. Seasonal source-sink dynamics at the edge of a species' range. *Ecology* 90:1574-1585.
- KELLY, M. J., AND T. CARO. 2003. Low density of small mammals at Las Cuevas, Belize. *Mammalian Biology* 68:372-386.
- LAMBERT, T. D., J. R. MALCOLM, AND B. L. ZIMMERMAN. 2005. Variation in small mammal species richness by trap height and trap type in southeastern Amazonia. *Journal of Mammalogy* 86:982-990.
- LINDENMAYER, D. B., R. C. LACY, AND M. L. POPE. 2000. Testing a Simulation model for Population Viability Analysis. *Ecological applications* 10:580-597.
- LINDENMAYER D., R. J. HOBBS, R. MONTAGUE-DRAKE, J. ALEXANDRA, A. BENNETT, M. BURGMAN, P. CALE, A. CALHOUN, V. CRAMER, P. CULLEN, D. DRISCOLL, L. FAHRIG, J. FISCHER, J. FRANKLIN, Y. HAILA, M. HUTER, P. GIBBONS, S. LAKE, G. LUCK, C. MACGREGOR, S. MCINTYRE, R. MAC N., A. MANNING, J. MILLER, H. MOONEY, R. NOSS, H. POSSINGHAM, D. SAUNDERS, F. SCHMIEGELOW, M. SCOTT, D. SIMBERLOFF, T. SISK, G. TABOR, B. WALKER, J. WIENS, J. WOINARSKI, AND E. ZAVALETA. 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters* 11:78-91.
- LINDENMAYER, D. B., AND J. FISCHER. 2007. Tackling the habitat fragmentation pancheston. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 111-166.
- MARKOVCHICK-NICHOLLS, L., H. M. REGAN, D. H. DEUTSCHMAN, A. WIDYANATA, B. MARTIN, L. NOREKE, AND T. A. HUNT. 2007. Relationships between human Disturbance and Wildlife Land Use in Urban Habitat Fragments. *Conservation Biology* 22:99-109.
- McALPINE, C. A., M. E. BOWEN, G. C. SMITH, G. GRAMOTNEV, A. G. SMITH, A. L. CASCIO, W. GOULDING, AND M. MARON. 2015. Reptile abundance, but not species richness, increases with regrowth age and

- spatial extent in fragmented agricultural landscapes of Eastern Australia. *Biological Conservation* 184:174-181.
- McMANUS, J. J.** 1974. *Didelphis virginiana*. *Mammalian Species* 40:1-6.
- MEDINA-ROMERO, M., R. GOYENECHEA, AND J. CASTILLO-CERÓN.** 2012. Phylogenetic measures applied to the conservation of Mexican marsupials. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:1216-1220.
- MIRANDA, F., AND HERNÁNDEZ X.** 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.
- MURPHY, M. A., R. DEZZANI, D. S. PILLIOD, AND A. STORFERS.** 2010. Landscape genetics of high mountain frog metapopulations. *Molecular Ecology* 19:3634-3649.
- NARANJO, P. E., C. LORENZO M., AND A. HORVÁTH.** 2005. La diversidad de mamíferos en Chiapas. Pp. 221-264, in *Diversidad Biológica en Chiapas* (González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial, AND L. Ruiz-Montoya, eds.). ECOSUR, COCYTECH, Plaza y Valdés, S. A. de C. V. Ciudad de México, México.
- NARANJO, P. E., C. LORENZO M., A. HORVÁTH, A. RIECHERS P., E. ESPINOZA M., J. BOLAÑOS C., R. VIDAL L. AND E. CRUZ A.** 2013. Diversidad y conservación de los mamíferos. Pp. 351-361, in *La Biodiversidad en Chiapas* (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Chiapas. Chiapas, México.
- OCEGUERA-GONZÁLEZ, A., AND A. GONZÁLEZ-ROMERO.** 2008. Hábitos alimentarios y reproducción de dos especies de tlacuache en cafetales del centro de Veracruz, México. Pp. 295-309, in *Avances en el estudio de los mamíferos en México II* (Lorenzo, C., E. Espinoza, and J. Ortega, eds.). Editora Alternativa Periodística, S. A de C. V. Ciudad de México, México.
- ORJUELA, C. O. J., AND G. JIMÉNEZ.** 2004. Estudio de la abundancia relativa para mamíferos en diferentes tipos de coberturas y carretera, Finca Hacienda Cristales, Área Cerritos-La Virginia, Municipio de Pereira. *Universitas Scientiarum* 9:87-96.
- RAMÍREZ-ALBORES, J. E.** 2010. Avifauna de sitios asociados a la selva tropical en la depresión central de Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 26:539-562.
- RAMÍREZ-MARCIAL, N., M. GONZÁLEZ-ESPINOSA AND D. WILLIAMS-LINERA.** 2001. Anthropogenic disturbance and tree Diversity in Montane Rain Forests in Chiapas, México. *Forest Ecology and Management* 154:311-326.
- RAMÍREZ-PULIDO, J., N. GONZÁLEZ-RUIZ, A. L. GARDNER AND J. ARROYO-CABRALES.** 2014. List of recent land mammals of México 2014. Special Publications, Museum of Texas Tech University. Museum of Texas Tech University.
- REMPEL, R. S., D. KAUKINEN, AND A. P. CARR.** 2012. Patch Analyst and Patch Grid. Ontario Ministry of Natural Resources. Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Thunder Bay, Ontario. http://www.cnfer.on.ca/SEP/patchanalyst/Patch5_0_Install.htm (reviewed 21/07/2016).
- RICOTTA, C., S. GODEFROID, AND L. CELESTI-GRAPOW.** 2008. Common species have lower taxonomic diversity. *Diversity and Distributions* 14:530-537.
- ROCHA-LOREDO, A. G., N. RAMÍREZ-MARCIAL, AND M. GONZÁLEZ-ESPINOSA.** 2010. Riqueza y diversidad de árboles del bosque tropical caducifolio en la depresión central de Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 87:89-103.
- SCHOOLEY, R. L., AND L. C. BRANCH.** 2011. Habitat quality of source patches and connectivity in fragmented landscapes. *Biodiversity Conservation* 20:1611-1623.
- SPEAR S. F., N. BALKENHOL, M-J. FORTIN, B. H. MCRAE, AND K. SCRIBNER.** 2010. Use of resistance surfaces for landscape genetic studies: considerations for parameterization and analysis. *Molecular Ecology* 19:3576-3591.
- SUNQUIST, M. E., S. N. AUSTAD, AND F. SUNQUIST.** 1987. Movement patterns and home range in the common opossum (*Didelphis marsupialis*). *Journal of Mammalogy* 68:173-176.
- TEAM, R. C.** 2013. R: a language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.

- TLAPAYA, L., AND S. GALLINA.** 2010. Cacería de mamíferos medianos en cafetales del centro de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana* 26:259-277.
- WRIGHT, J. F., M. S. BURT, AND V. L. JACKSON.** 2012. Influences of an urban environment on home range and body mass of Virginia opossums (*Didelphis virginiana*). *Northeastern Naturalist* 19:77-86.
- ZARZA, H., AND R. A. MEDELLÍN.** 2005. *Didelphis virginiana* (Kerr 1792) Tlacuache. Pp. 108-110, in *Los mamíferos silvestres de México* (Ceballos, G., and G. Oliva, eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad: Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México, México

Submitted: May 14, 2016

Reviewed: July 17, 2016

Accepted: August 6, 2016

Associated editor: Sergio Ticul Alvarez Castañeda

Appendix 1. Indexes selected to characterize landscape structure and configuration.

| Landscape index | Acronym | Property | Definition |
|-------------------------|----------------|------------------------------|--|
| Number of patches | NP | Degree of fragmentation | Total number of fragments and number of fragments in each class |
| Edge Density | ED | Edge feature | Total edge perimeter relative to landscape area |
| Mean Shape Index | MSI | Complexity of fragment shape | Calculates the mean shape by class level and landscape |
| Shannon diversity index | SDI | Landscape diversity | Estimates heterogeneity from probabilities. The value represents the probability that two randomly selected items could be different |

Distribución y estado actual del conocimiento del perezoso de dos dedos de Hoffmann (*Choloepus hoffmanni*) en Colombia, con comentarios sobre sus variaciones morfológicas externas

Distribution and current state of knowledge of Hoffmann's two-toed sloth (*Choloepus hoffmanni*) in Colombia, with comments on the variations of its external morphological traits

Tinka Plese^{1*}, Nicolás Reyes-Amaya², Leyn Castro-Vásquez³, Sebastian Giraldo¹, Orlando Feliciano⁴.

¹ Fundación AIUNAU. Circular Primera, No. 73-20, Medellín, Colombia. E-mail: faiunau@gmail.com (TP), sgg148@gmail.com (SG).

² Unidad Ejecutora Lillo (CONICET-FML). Miguel Lillo 251, San Miguel de Tucumán, Argentina. E-mail: nicolas.reyes2@gmail.com (NRA).

³ Universidad del Atlántico, Facultad de Ciencias Básicas, Programa de Biología. Barranquilla, Colombia. E-mail: leyncastro@gmail.com (LCV).

⁴ Fundación Bioandina Colombia (FBC). Guasca, Colombia. E-mail: orfelvet@hotmail.com (OF).

* Corresponding author

Hoffmann's two-toed sloth (*Choloepus hoffmanni*) has been extensively studied since the 1940s in some countries across its distribution range. However, several aspects of its biology remain unexplored or have been described superficially. This study updated the geographic distribution of this sloth species in Colombia, describing external traits of specimens that inhabit different areas of the country. Additionally, a revision of the current state of knowledge of this species in Colombia was conducted, with a focus on the identification of information gaps and the major threats affecting this species. An updated map of the distribution of *C. hoffmanni* in Colombia was elaborated, including the distribution reported by IUCN, the records of specimens received in the Xenarthra center for rescue and rehabilitation (CRRX, for its acronym in Spanish; primary information), the wildlife care centers of the Autonomous Regional Corporations (CARs, for its acronym in Spanish), and records of biological collections available online (secondary information). CRRX specimens were examined externally, and the external morphological characteristics (skull and body shape; pelage color, length and density) were described. A comprehensive literature review was performed, compiling studies conducted over the last two decades on this species in Colombia, analyzing their respective contributions to its knowledge. The records obtained provide localities of occurrence for the species not previously recognized by IUCN, in 54 municipalities of 12 departments of Colombia. There are external morphological patterns defining lowland (interandean valleys and Caribbean region), highland (Colombian Andes) and Colombian Pacific populations. The biggest information gaps regard demography, distribution and genetics. The main threats identified are habitat loss (infrastructure construction, forest clearance) and removal of specimen (illegal trade). The localities of occurrence obtained confirm the distribution of this species in areas previously suggested at the north and center of the Cordillera Occidental, Cordillera Central and Cauca River valley, besides the north, center and south of the Cordillera Oriental, Piedemonte Llanero, and the southern Magdalena River valley. The external revision of specimens from the CRRX shows that although it is impossible to derive clear taxonomic inferences from the evidence collected, pelage color, length and density are the most representative external traits that differentiate lowland, highland and Pacific Colombian populations. The prioritization of issues such as the conservation status and threats in the investigation of this species in Colombia during the last twenty years have relegated key aspects such as demography, distribution, taxonomy and genetics, a fact that poses a challenge for the execution of proper management actions in the country.

Key words: *Choloepus hoffmanni*; conservation; distribution; population density.

El perezoso de dos dedos de Hoffmann (*Choloepus hoffmanni*) ha sido ampliamente estudiado desde la década de 1940 en algunos países de su distribución. Sin embargo, aún son varios los aspectos de su biología que permanecen inexplorados o vagamente descritos. En el presente estudio se realiza una actualización de la distribución geográfica de este perezoso en Colombia, describiendo caracteres externos de ejemplares para diferentes zonas del país. Adicionalmente se realiza un recuento del estado actual de su conocimiento en Colombia, con un enfoque dirigido hacia la identificación de vacíos de información y sus principales amenazas. Se realizó un mapa actualizado de la distribución de *C. hoffmanni* en Colombia, incluyendo la realizada por la UICN, los registros de ejemplares recibidos por el Centro de Rescate y Rehabilitación de Xenarthras (CRRX, información primaria), los centros de atención y valoración

de fauna de las Corporaciones Autónomas Regionales (CARs), y los registros de colecciones biológicas disponibles en línea (información secundaria). Se examinaron externamente los ejemplares del CRRX, describiendo caracteres morfológicos externos (forma del cráneo y torso, color, largo y densidad del pelaje). Se realizó una revisión bibliográfica exhaustiva, compilando estudios realizados durante las últimas dos décadas sobre esta especie en Colombia, analizando sus aportes al conocimiento de la misma. Los registros obtenidos aportan localidades de ocurrencia de la especie anteriormente no consideradas por la UICN, en 54 municipios de 12 departamentos de Colombia. Existen patrones morfológicos externos definiendo poblaciones de tierras bajas (valles interandinos y el Caribe), altas (Andes colombiano) y del Pacífico colombiano. Los principales vacíos de información están asociados a aspectos de su demografía, distribución y genética. Las principales amenazas identificadas son la pérdida de hábitat (construcción de infraestructura, tala del bosque) y la extracción de individuos (tráfico ilegal de ejemplares). Las localidades de ocurrencia obtenidas confirman la distribución de esta especie en zonas previamente sugeridas sobre el norte y centro de la Cordillera Occidental, Cordillera Central y valle interandino del río Cauca, además del norte, centro y sur de la Cordillera Oriental, el piedemonte llanero, y sur del valle interandino del río Magdalena. La revisión externa de los ejemplares obtenidos por el CRRX muestra que si bien no es posible establecer inferencias taxonómicas claras con la evidencia recopilada, el color, longitud y densidad del pelaje son los caracteres externos más representativos que están diferenciando poblaciones de tierras bajas, altas y del Pacífico colombiano. La priorización de aspectos como el estado de conservación y amenazas en la investigación de esta especie en Colombia durante los últimos veinte años ha ocasionado que aspectos cruciales como su demografía, distribución, taxonomía y genética hayan sido relegados, hecho que representa un desafío para la formulación de medidas correctas de manejo en el país.

© 2016 Asociación Mexicana de Mastozoología, www.mastozoologiamexicana.org

Introduction

Two-toed sloths (*Choloepus* spp.) are neotropical mammals belonging to the Order Pilosa (superorder Xenarthra) and the Family Megalonychidae, with two species recognized to date: *C. hoffmanni* and *C. didactylus* (Gardner 2008; Hayssen 2011). Both species are associated to the canopy of continuous forest coverages dominated by mature and lush trees in rain forest, dry forests and riparian forest ecosystems (Montgomery and Sunquist 1975; Eisenberg 1989).

The species *Choloepus hoffmanni* has two distribution areas in the Neotropics. The first spans from southern Honduras to northern South America, comprising Colombia, western Venezuela and northern Ecuador; the second is distributed in the Peruvian, Brazilian and Bolivian Amazon (Wetzel 1982; Superina et al. 2010; Hayssen 2011). In Colombia, sloth have been reported in the natural regions of the Caribbean, the Andes and the Pacific, at different altitudes that range from sea level to 3,200 m (Alberico et al. 2000; Moreno 2003; Acevedo-Quintero et al. 2011; Hayssen 2011; Solari et al. 2013).

Five *C. hoffmanni* subspecies are recognized: *C. h. juruanus*, *C. h. pallescens*, *C. h. agustinus*, *C. h. capitalis* and *C. h. hoffmanni* (Gardner 2008). Three of them have been reported in Colombia: *C. h. agustinus*, in the central area and the eastern border with Venezuela; *C. h. capitalis*, in the southern Pacific and the southern border with Ecuador; and *C. h. hoffmanni*, in the Caribbean zone to the northeast of the country and along the Andes western cordillera to the south (Hayssen 2011). *C. hoffmanni* has not been assigned a threat category by the Ministry of the Environment and Sustainable Development of Colombia (MADS 2014a), and is listed as Least Concern (LC) by the International Union for the Conservation of Nature (IUCN) due to its wide distribution and its alleged tolerance to habitat alterations (Superina et al. 2010).

Although this sloth is considered to be a widely distributed species in Colombia (Alberico et al. 2000; Solari et al. 2013), there are still locations within its distribution range, phenotypical variations and conservation threats that remain unknown or have been scarcely explored. The present work is highly relevant since it carries out a comprehensive review of the current state of knowledge of this species, identifying information gaps, updating its geographical distribution range in Colombia, and describing external morphological traits that are unique to specimens from different areas of the country. This information provides new insights for the proper analysis of the current status as threatened species in the country, as well as for the decision-making related to the conservation of this species.

Methods

Records were reviewed of seizures and voluntary deposits of *C. hoffmanni* specimens received by the Xenarthra center for rescue and rehabilitation at AIUNAU foundation (CRRX, primary information), during the past thirteen years (2002-2015; $n = 245$ specimens). Also reviewed were data on specimens received by the wildlife care center and evaluation centers at the Autonomous Regional Corporations (CARs, secondary information) corresponding to Antioquia, Cundinamarca, Caldas, Huila, Quindío and Risaralda, over the last five years (2010-2015; $n = 334$ specimens; Table 1). For each record, we considered the known locality where the specimen was extracted (municipality and department), investigation that recorded the source of the specimens in the seizure or the information provided by captors during the voluntary deposit. Specimens received in these wildlife care center for which no information was available on their natural origin were excluded from the present work. A review was conducted of the collection records in Colombia for this species in the biological collection databases available in the Global Biodiversity Information Facility (GBIF), Mammal Networked Information System (MaNIS), System of Information on Biodiversity of Colombia (SIB; sources that include data from the biological collections of the American Museum of Natural History, AMNH; Field Museum of Natural History, FMNH; United States National Museum, USNM; Instituto Alexander von Humboldt, IAvH; Mammals Museum at Pontificia Universidad Javeriana, MPUJ-MAMM), and the online records of the Alberto Cadena Garcia Mammal Collection of the Instituto de Ciencias Naturales of Colombia (ICN; Appendix 1). From these revisions, the records of localities of occurrence not included in the distribution previously established by IUCN in 2010 ([Superina et al. 2010](#); Figure 1), were depicted onto a map of Colombia. The geographic distribution reported by IUCN was developed through the analysis of records of biological collections available at the time, and currently used by the Ministry of the Environment and Sustainable Development of Colombia (MADS, for its acronym in Spanish) as the basis for the implementation of management and conservation actions for *C. hoffmanni*.

All the specimens received by CRRX ($n = 245$ specimens) were examined externally at the time of admission, and the identifiable external diagnostic traits were described (skull shape; body shape; pelage color, density and length; Table 2). The specimens examined included 181 individuals inhabiting the lowlands ($< 1,500$ m) coming from the departments of Córdoba, Sucre, Atlántico, Bolívar, Magdalena (Colombian Caribbean), Antioquia, Caldas and Huila (interandean valleys); 59 individuals inhabiting the highlands ($\geq 1,500$ m), from the departments of Antioquia, Cundinamarca, Caldas, Risaralda, Quindío and Boyacá (Colombian Andes); and five individuals inhabiting the Colombian Pacific, from the departments of Chocó (municipality of El Carmen del Atrato, 4 specimens; 1,700 m) and Nariño (municipality of Tumaco, 1 specimen; 50 m). Each of these specimens (most of them having been just removed from their habitat) was photographed at the time of reception in CRRX to document its external morphology, avoiding physical handling to the maximum extent possible in order to prevent deaths resulting from potential myopathies secondary to stress by handling ([Kreeger et al. 2002](#)). The adults received in CRRX were reincorporated to their natural habitat in the shortest possible time according to their extent of recovery, while neonates and juveniles (unable to survive without their mothers) were attended in this center until their rehabilitation allowed the release.

Studies conducted for this species in Colombia in the last two decades were gathered, and the contribution of each one to the knowledge of this species was analyzed. The studies reviewed were classified according to the biological aspect addressed: ecology (demography, habitat, distribution) or species management and conservation (conservation status - diagnosis of threats, management actions; Table 3). The findings of studies that addressed demographic aspects were compared with those in the first ecological investigation for this species in Panama ([Montgomery and Sunquist 1975](#); Table 3).

Results

Distribution in Colombia. Records from biological collections, seizures and voluntary deposits of illegal trade (received by CARs and CRRX) reveal localities of occurrence for this species that were previously unknown by the IUCN (Superina *et al.* 2010). In the case of collection records, such localities of occurrence are found in the departments of Antioquia (municipalities of Urrao and Valdivia), Caldas (Aranzazú), Caqueta (Florencia), Casanare (Yopal), Cauca (El Tambo), Chocó (Bagado), Cundinamarca (Bojacá, Medina, Sylvania, Tena), Huila (San Agustín), Meta (Acacias, Cabuyaro, Villavicencio), Quindío (Calarcá, Salento) and Santander (Encino; Appendix 1, Figure 1). In the case of records from illegal trade (CRRX and CARs), these localities of occurrence are found in the departments of Antioquia (municipalities of Amalfi, Amagá, Andes, Angelópolis, Caldas, Ciudad Bolívar, Envigado, Jericó, Yarumal), Caldas (Chinchiná, Manizales, Manzanares, Marquetalia,

Table 1. Records of *Choloepus hoffmanni* from seizures and voluntary deposits associated with illegal trade received by CARs and CRRX, corresponding to localities of occurrence not included within the distribution reported by IUCN (Superina *et al.* 2010).

| Department | Locality | | Number of Records | Record Source |
|----------------------|---------------------------|-----------|-------------------|---------------|
| | Municipality | | | |
| Antioquia | Amalfi | | 22 | CRRX/CAR |
| | Amagá | | 24 | CRRX/CAR |
| | Andes | | 17 | CRRX/CAR |
| | Angelópolis | | 19 | CRRX/CAR |
| | Caldas | | 25 | CRRX/CAR |
| | Ciudad Bolívar | | 27 | CRRX/CAR |
| | Envigado | | 14 | CRRX/CAR |
| | Jericó | | 21 | CRRX/CAR |
| | Yarumal | | 16 | CRRX/CAR |
| | Caldas | Chinchiná | | 30 |
| Manizales | | | 21 | CRRX/CAR |
| Manzanares | | | 26 | CRRX/CAR |
| Marquetalia | | | 18 | CRRX/CAR |
| Norcasia | | | 13 | CRRX/CAR |
| Palestina | | | 23 | CRRX/CAR |
| Samaná | | | 26 | CRRX/CAR |
| El Carmen del Atrato | | | 4 | CRRX |
| Cundinamarca | Albán | | 14 | CRRX/CAR |
| | Facatativá | | 21 | CRRX/CAR |
| | Guatavita | | 29 | CRRX/CAR |
| | La Mesa | | 17 | CRRX/CAR |
| | La Palma | | 18 | CRRX/CAR |
| | Mosquera | | 25 | CRRX/CAR |
| | San Antonio de Tequendama | | 19 | CRRX/CAR |
| | Simijaca | | 31 | CRRX/CAR |
| | Soacha | | 22 | CRRX/CAR |
| | Topaipí | | 16 | CRRX/CAR |
| Huila | Villagómez | | 27 | CRRX/CAR |
| | Zipaquirá | | 15 | CRRX/CAR |
| | Garzón | | 8 | CRRX/CAR |
| Quindío | Pitalito | | 8 | CRRX/CAR |
| | Armenia | | 20 | CRRX/CAR |
| Risaralda | Circasia | | 24 | CRRX/CAR |
| | Filandia | | 28 | CRRX/CAR |
| | Pereira | | 26 | CRRX/CAR |
| | Dosquebradas | | 21 | CRRX/CAR |

Norcasia, Palestina, Samaná), Chocó (El Carmen del Atrato), Cundinamarca (Albán, Facatativá, Guatavita, La Mesa, La Palma, Mosquera, San Antonio de Tequendama, Simijaca, Soacha, Topaipí, Villagómez, Zipaquirá), Huila (Pitalito and Garzón), Quindío (Armenia, Circasia, Filandia) and Risaralda (Pereira and Dosquebradas; Table 1, Figure 1).

External traits of specimens received in the Xenarthra center for rescue and rehabilitation (CRRX). Based on the observations of the specimens received in CRRX from various parts of the country, three distinctive geographical groups that share some external diagnostic characters were identified (Table 2). *C. hoffmanni* specimens inhabiting the lowlands (Figure 2a, b, Table 2) show a long body and a dolichocephalic skull. The pelage is yellowish-colored, being shorter and less dense than the one in specimens from the highlands. The head and the body show no obvious differences in pelage color. In juveniles, pelage is short and uniform, with a color that varies from golden to light honey. Young lowland sloths inhabiting the interandean valleys of Cauca and Magdalena rivers show a diamond-shaped light-colored pelage in the ventral surface of the neck. The weight of adult specimens ranges from 5 to 7 kg, whereas newborns weigh 270-300 g.

Choloepus hoffmanni specimens inhabiting the highlands (Figure 2c, d, Table 2) show a square-shaped body and a brachycephalic skull. Body pelage is long and dense, dull-colored, ranging from 16-20 cm long in the back and hind limbs. There is a marked difference in pelage color

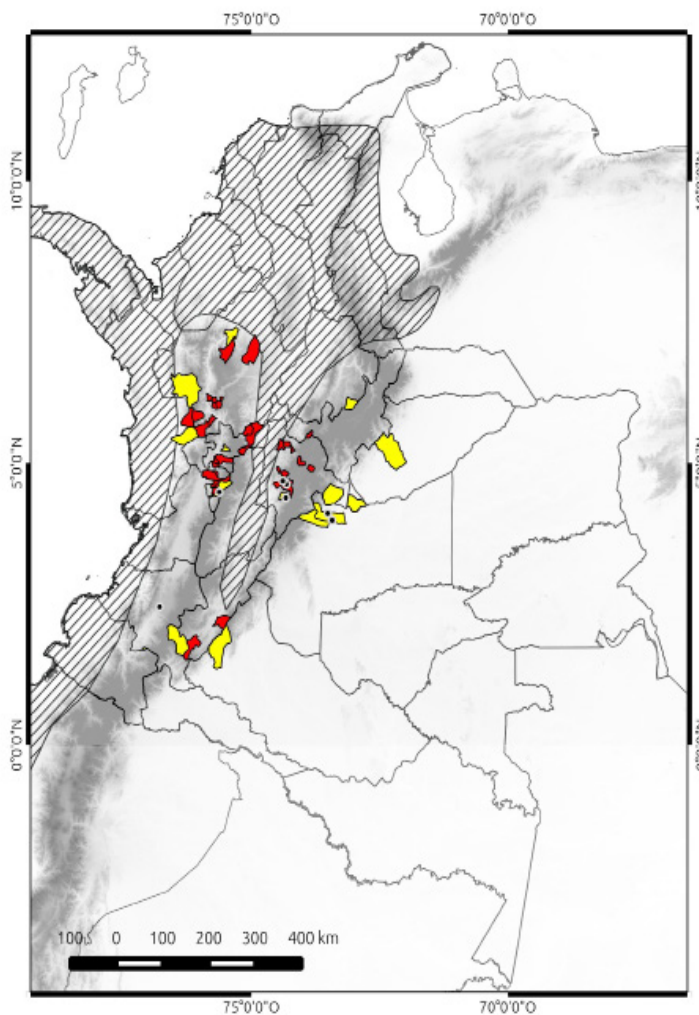


Figure 1. Updated distribution map of *Choloepus hoffmanni* in Colombia. The area in textured black depicts the distribution reported by IUCN (Superina et al. 2010). Black dots correspond to localities of occurrence not included by IUCN that were obtained from georeferenced records of biological collections; municipalities shaded in yellow correspond to localities of occurrence not georeferenced (see Appendix 1). Municipalities shaded in red correspond to localities of occurrence not reported by IUCN and obtained from records of illegal trade (see Table 1).

between the head and the body. The pelage of juveniles is dark brown, short and uniform. The weight of adult specimens ranges from 8 to 10 kg, whereas newborns weigh 270-300 g.

Choloepus hoffmanni specimens inhabiting the Colombian central and southern Pacific (Figure 2e, f, Table 2) show a square-shaped body and a brachycephalic skull. The protruding snout is longer than in specimens from the highlands and lowlands described above. The pelage is dark brown-reddish in the back and light beige ventrally. There is a marked difference in pelage color between head and body, except for specimens inhabiting the central Pacific (Chocó, municipality of Carmen del Atrato), where pelage color in the head and body show no contrasting features.

An additional feature that differentiates sloths from highlands and lowlands is the behavior that characterizes each group. All the highland sloths that were physically examined in the present study displayed aggressive behaviors, being easily annoyed. In some cases, these sloths attacked the observer from tree branches (Figure 2c), displaying a threatening behavior that included circular back-and-forth movements of body and arms, opening and closing of jaws, where they subsequently exhibited a white foam (Figure 2d). As the angry behaviour continued, highlands sloths displayed prominent rosette-shaped glands around the anus. Males used these glands to mark branches, touching them with their anal area. Lowland individuals did not display these aggressive behaviors under stressful situations.



2a



2b



2c



2d

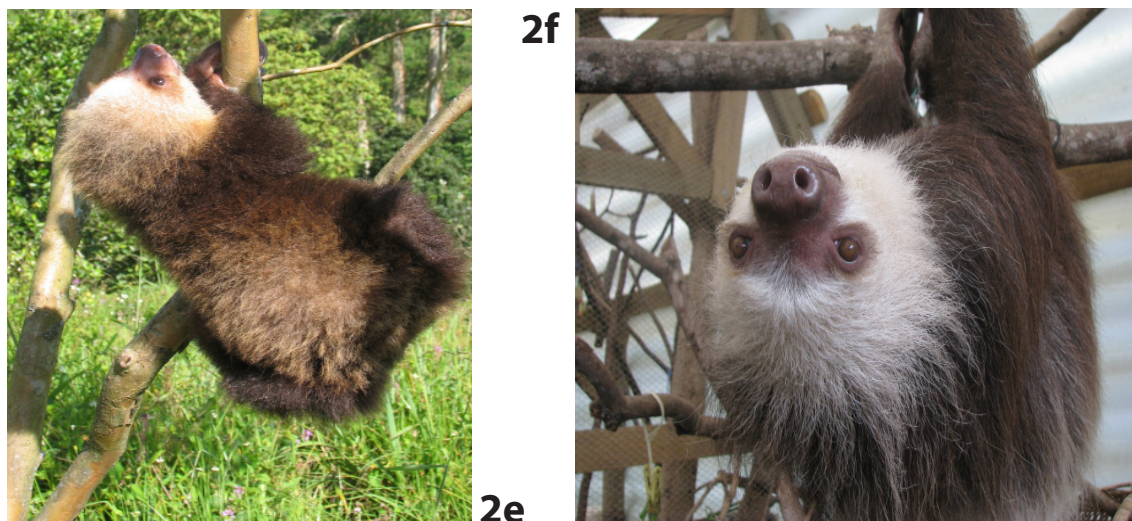


Figure 2. External appearance of *Choloepus hoffmanni* specimens examined in CRRX. Lowland specimens (a: adult from the Colombian Caribbean region, department of Cordoba; b: juvenile from the Caribbean region, department of Cordoba); highland specimens (c and d: adults from the Andean region, department of Antioquia); and the Colombian Pacific (e: juvenile from the southern Colombian Pacific region, department of Nariño, municipality of Tumaco; f: adult from the southern Colombian Pacific region, department of Nariño, municipality of Tumaco).

Current state of knowledge in Colombia. In the last two decades, 12 studies have been conducted on this species in Colombia. Six of these studies addressed only management and conservation issues related to this species (conservation status - diagnosis of threats, management actions), two focused only on aspects of its ecology (demography, habitat, distribution), and four investigated both aspects together (Table 3).

In the ecological field, demographic studies of the species (Table 3) reported densities ranging from 0.079 to 1.50 ind/ha for various regions of the country. A relative abundance of individuals ranging from 0.002-0.0083 ind/ha was reported for Arboletes (Antioquia; [Acevedo-Quintero et al. 2011](#)). The only sex ratio reported was 1:2.2 (♂:♀) for a population in the municipality of Betulia, Santander ([Reyes-Amaya et al. 2015](#)). As regards the habitat (Table 3), trees reported as most frequently used were *Brunellia sibundoya*, *Hedyosmum goudotianum* and *Quercus humboldtii* in Bojacá (Cundinamarca; [Carmona 2003](#); [Álvarez et al. 2004](#)), *Anacardium excelsum*, *Clarisia biflora*, *Cupania americana* and *Guarea gigantea* in Quimbaya (Quindío; [Aguilar-Isaza and López-Obando 2009](#)) and *Brownea ariza* in Arboletes (Antioquia; [Acevedo-Quintero et al. 2011](#)). Finally, with respect to the distribution (Table 3), external morphological differences in fur color were reported between specimens inhabiting the lowlands (< 1,500 m) and the highlands (≥ 1,500 m) in the department of Antioquia ([Moreno 2003](#)).

As regards management and conservation, on the conservation status - diagnosis of threats for the species (Table 3), it was found that the main threats identified for the survival of sloth populations in Colombia were the construction of infrastructure, forest clearance ([Carmona 2003](#); [Moreno 2003](#); [Álvarez et al. 2004](#)) and illegal trade ([Moreno and Plesé 2006; 2014](#); [Humañez-López et al. 2015](#)). As regards management actions for conservation (Table 3), a series of rehabilitation,

Tabla 2. Diagnostic external characters of *Choloepus hoffmanni* populations from highlands, lowlands and the Colombian Pacific.

| | Skull shape | Body shape | Body pelage | Head/body pelage contrast | Offspring |
|-----------------------|-----------------|-------------|---|--|-------------|
| Lowlands (< 1,500 m) | Dolichocephalic | Rectangular | -yellow dorsally and ventrally - short (up to 10 cm.) - Lax | No | Light honey |
| Highlands (≥ 1,500 m) | Brachycephalic | Squared | -dorsally and ventrally - long (up to 20 cm.) - Dense | Yes | Dark brown |
| Colombian Pacific | Brachycephalic | Squared | -dark brown-reddish dorsally - light beige ventrally - Short (up to 15 cm.) | No (Central Pacific) Yes (Southern Pacific) | - |

Table 3. Studies conducted in the last two decades on *Choloepus hoffmanni* in Colombia, and aspects addressed. The study marked with an asterisk (*) compares demographic information.

| Reference | Geographic scope | Ecosystem Involved | Demography | Ecology | Aspect addressed | | |
|--|--------------------------------|---|---|---|--|---|-----------------------------|
| | | | | | Habitat | Distribution | Management and Conservation |
| | | | | | Conservation status - Diagnosis of threats | Management measures | |
| Montgomery and Stungist 1975 (for comparative purposes)* | Panama (Barro Colorado Island) | Tropical Rain Forest (Bh - T, 27 - 171 m) | Density (1.05 - 2.7 ind/ha) | <i>Anacardium excelsum</i> , <i>Dupleryx panamensis</i> , <i>Spondias nigrescens</i> | | | |
| Carmona 2003 | Cundinamarca (Bojacá) | High Andean Forest (BAA, 2,100 m) | Density (0.30 ind/ha) | <i>Quercus humboldtii</i> , <i>Bunellia sibundoya</i> , <i>Hedyosmum Goudotianum</i> . | Fragmentation by infrastructure works and forest clearance | | |
| Moreno 2003 | Antioquia | | | | Distribution in Antioquia | Fragmentation by infrastructure works and forest clearance | |
| Alvarez et al. 2004 | Cundinamarca (Bojacá) | High Andean Forest (BAA, 2,900 m) | Density (1.50 ind/ha) | <i>Quercus humboldtii</i> , <i>Bunellia sibundoya</i> | Fragmentation by infrastructure works and forest clearance | | |
| Plese and Moreno 2005 | Colombia | | | | | Illegal trade, and fragmentation by infrastructure works and forest clearance | |
| Moreno and Plese 2006 | Colombia | | | | | Illegal trade, and fragmentation by infrastructure works and forest clearance | |
| Moreno et al. 2007 | Colombia | | | | | In-situ/ex-situ management: National Strategy for the prevention and control of illegal trade | |
| Aguilar-Izaza and López-Obando 2009 | Quindío (Quimbaya) | Tropical dry forest (bs-T, 975 m) and premontane rain forest (bh - PM, 1,100 m) | Density (0.079 ind/ha) | <i>Clarisia biflora</i> , <i>Guarea gigantea</i> , <i>Anacardium excelsum</i> , <i>American Cupania</i> | Fragmentation by forest clearance and agrochemical poisoning | | |
| Acevedo-Quintero et al. 2011 | Antioquia (Arboletes) | Tropical Dry Forest (bs - T, 0 - 100 m) | Density (0.002 - 0.0083 ind/ha) | <i>Brownea ariza</i> | | | |
| MADS 2014 | Colombia | | | | | In-situ/ex-situ management: Xenarthra National Conservation Program | |
| Plese 2014 | Colombia | | | | | Illegal trade, and fragmentation by infrastructure works and forest clearance | |
| Humanez-Lopez et al. 2015 | Colombian Caribbean coast | | | | | Illegal trade in the Caribbean coast. | |
| Reyes-Amaya et al. 2015 | Santander (Betulia) | Tropical Rain Forest (Bh - T, 170 - 280 m) | Density (0.35 ind/ha) / sex ratio (1♂:2.2♀) | | | | |

reintroduction and relocation protocols have been issued as accessible tools for those in charge of *ex-situ* management to achieve a proper rehabilitation and subsequent reintroduction into the natural habitats of this species (Plese and Moreno 2005). The National Strategy for the prevention and control of illegal trade of wild sloth species (Moreno et al. 2007), and the National Program for the Conservation of the Superorder Xenarthra (MADS 2014b) have been issued. These guidelines have set *in-situ* and *ex-situ* conservation actions for natural sloth populations facing certain degrees of threat and subject to illegal use and/or exploitation in the country (including *C. hoffmanni*).

Discussion

Distribution in Colombia. The distribution of *C. hoffmanni* in Colombia established by IUCN locates this species in the north of the country throughout the Caribbean, with two distribution strips that stretch toward the south. The first of these strips stretches along the Colombian Pacific region down to the border with Ecuador in the south; the second strip runs along the Magdalena River interandean valley, up to about half of the Huila department (Superina et al. 2010; Figure 1). This distribution is used by the Ministry of the Environment and Sustainable Development of Colombia (MADS) as the basis for the implementation of conservation and management actions for this species. However, this distribution does not include the type localities recorded previously by Allen (1913) for *C. h. agustinus* in the departments of Huila (municipality of San Agustín) and Quindío (municipality of Salento) (Appendix 1). Hayssen (2011) proposes a distribution for this species that not only includes the type localities described by Allen (1913), but also encompasses the whole of the Colombian Andes, its interandean valleys and the piedemonte Llanero, but provides no evidence either own or other authors' supporting such distribution range relative to the one established by Superina et al. (2010).

The review of sloth records from biological collections (Appendix 1) and illegal trade records (CARs and CRRX; Table 1) evidence the occurrence of *C. hoffmanni* in 54 municipalities not included in the distribution acknowledged by IUCN (Superina et al. 2010), which belong to 12 departments of the country (Figure 1). These records confirm the occurrence of this species in areas previously covered within the distribution range suggested by Hayssen (2011), to the north and center of the Cordillera Occidental, the Cordillera Central and the Cauca River interandean valley, in addition to the north, center and south of the Cordillera Oriental, the Piedemonte Llanero, and the south of the Magdalena River interandean valley (Figure 1).

The two-toed sloths observed in the department of Chocó (Barbacoas, Baudo and San Juan River valley) had been previously described by Allen (1913) as *Choloepus capitalis*. Afterwards, Cabrera (1958) denominated these specimens as *C. hoffmanni capitalis*. The external examination of specimens received in CRRX and collected in the central Pacific and southern Colombia reveals a dark brown-reddish pelage in the dorsal portion of the body, which contrasts with the light-beige color in the ventral portion; the marked contrast of pelage color between head and body coincides with what Allen (1913) described as *C. capitalis*, and Cabrera (1958) as *C. hoffmanni capitalis* (Table 2). The above findings support that this subspecies could be distributed along the Colombian Pacific area, contrasting with the distribution suggested by Hayssen (2011), which limits its presence exclusively to the southern Pacific of Colombia and the northern Pacific of Ecuador. However, the specimen from Tumaco (southern Pacific of Colombia) examined in this study, unlike the specimens from the central Pacific examined and the specimens described by Allen (1913), has a white-colored pelage in the head that is considerably more marked than in the other subspecies (Figure 2f, g). In this regards, it is worth stressing that this observation derives from a single specimen, and therefore caution should be exercised when performing specific comparisons.

Choloepus agustinus and *C. andinus* are taxa nominated by Allen (1913) based on specimens from San Agustín, in the department of Huila, southern Colombia (1,550 m), and from Salento, in the department of Quindío, central Colombia, which were subsequently homologated by Cabrera (1958) as *C. h. agustinus*. The distribution of this subspecies suggested by Hayssen (2011) makes no altitudinal distinction, reporting it from the Caribbean lowlands in northeast Colombia to the lowlands (interandean valleys) and highlands (cordilleras) of the Andean region in the south of the country. However, the lowland specimens examined show differences in body shape and pelage color relative to highland specimens (Table 2), suggesting that the distribution proposed by Hayssen (2011) for this subspecies should be reviewed.

In Colombia, the species *C. didactylus* has been reported from the north Andean region to the Amazon, including the departments of Antioquia, Santander, Cundinamarca, Quindío, Caldas,

Cauca, Valle del Cauca, Huila, Meta, Caqueta, and Amazon ([Solari et al. 2013](#)). However, [Solari et al. \(2013\)](#) provides no evidence in support of the previous distribution, except for the one already reported by [Allen \(1913\)](#) and [Gardner \(2008\)](#) for the departments of Caqueta and Cundinamarca, respectively. Although the sympatric occurrence of *C. hoffmanni* and *C. didactylus* in the Equatorian and Peruvian Amazon is well known ([Gardner 2008](#)), a number of studies in Colombia have reported the departments of Antioquia, Caldas, Cauca, Huila, Quindío, Santander and Valle del Cauca in the Colombian Andes as areas of distribution of *C. hoffmanni* but not of *C. didactylus* ([Emmons and Feer 1997](#); [Eisenberg and Redford 1999](#); [Superina et al. 2010](#)). Additionally, the external examination of specimens received in CRRX and collected in the departments of Antioquia, Caldas, Huila and Quindío, did not correspond to *C. didactylus*.

External traits of specimens received in the Xenarthra center for rescue and rehabilitation (CRRX). The finding of external morphological differences between *C. hoffmanni* specimens from the lowlands (Figure 2a, b) and highlands (Table 2, Figure 2c, d) is consistent with previous reports by [Moreno \(2003\)](#). This author explains that although there are differences in the pelage coloration of some specimens from populations separated by the interandean mountain ranges and valleys, the most pronounced external differences are related to the altitude where specimens were found.

In the case of specimens inhabiting the central Pacific and south of Colombia (Figure 2e, f), altitude is seemingly unrelated to external characters. The individuals examined that inhabit the Colombian Pacific highlands and lowlands shared traits that, taken together, differ from those observed in sloths from highlands and lowlands in other parts of the country, mainly due to the dark brown-reddish coloration and snout length observed in the Pacific sloths, the latter being larger than in all other specimens examined (Table 2, Figure 2e, f).

The external characters addressed in the present work, which differentiate the *C. hoffmanni* specimens examined into three groups for the lowlands, highlands and the Colombian Pacific (Table 2, Figure 2), are still insufficient to establish clear taxonomic inferences for this species. However, this finding warrants further analysis. The orogeny of the Andes in Colombia gave rise to the three mountain ranges (eastern, central and western cordilleras) and the interandean valleys, allowing the geographical isolation of wildlife species in the country ([Hernández-Camacho et al. 1992](#)). The Cauca River and Magdalena River interandean valleys, along with the Colombian Pacific, have been identified as biogeographically complex zones, where at least three areas of mammal endemism converge ([Noguera-Urbano and Escalante 2015](#)). The ongoing studies on the genetics and distribution of the two-toed sloth in Colombia (Plese, pers. comm.) are expected to shed light on these issues.

Current state of knowledge in Colombia. The differential use of habitats by *C. hoffmanni* seems to be related to the availability and relative abundance of the trees that are preferred for feeding ([Montgomery and Sunquist 1978](#)). Likewise, this species prefers trees with a largest diameter at breast height (DBH), a greater height and a wider and lush canopy that facilitates the horizontal and vertical displacement of individuals, providing a number of options for this species to move about and choose from various microhabitats (*i. e.*, descend to the ground to defecate and climb to the canopy for thermoregulation purposes) ([Montgomery and Sunquist 1975](#); [1978](#)). These findings are consistent with those reported in Colombia. This species shows preference toward trees with a DBH greater than 169.64 cm, heights between 15 and 35 m and canopy cover between 14 and 42 m² ([Aguilar-Isaza and López-Obando 2009](#)). Additionally, it prefers evergreen vegetation, which provides shelter and food during the dry season ([Acevedo-Quintero et al. 2011](#)).

The ability of *C. hoffmanni* to adapt to secondary vegetation and agro-ecosystems has been previously suggested ([Vaughan et al. 2007](#); [Peery and Pauli 2012](#)). However, human intervention by forest clearance and the construction of infrastructure affects the composition and structure of forests used by this species. These anthropic factors affect the continuity of the canopy and reduce the presence of plant species that provide food and shelter ([Carmona 2003](#); [Moreno](#)

2003; [Álvarez et al. 2004](#); [Moreno and Plese 2006](#); [Aguilar-Isaza and López-Obando 2009](#); [Plese 2014](#)). The presence of *C. hoffmanni* in secondary forests with heavy anthropic intervention and agro-ecosystems responds to the anthropic pressure exerted on this species rather to its wide adaptability to these environments ([Carmona 2003](#)).

The demographic characteristics of a species are crucial in decision-making for defining its threat status and implement proper management actions for conservation ([Morris and Doak 2002](#)). The studies on *C. hoffmanni* in Barro Colorado (Panama) recorded densities of 1.05 - 2.7 ind./ha in the 1970s ([Montgomery and Sunquist 1975](#)). The population studies in humid and dry forests in both lowlands and highlands have yielded markedly different sloth densities for Colombia (Table 3). The lowest population density for Colombia was found in the Andean Cordillera Central, department of Quindío (0.079 ind/ha, [Aguilar-Isaza and López-Obando 2009](#)), being the lowest reported so far for this species throughout its distribution range (Table 3). The methodological differences of studies on population density for this species have been acknowledged as the primary cause of the broad range of figures reported ([Chiarello 2008](#); [Reyes-Amaya et al. 2015](#)). However, the anthropogenic stress exerted on this sloth species in various areas of the country ([Cabrera et al. 2011](#)) could be a key factor to interpret the low densities reported ([Aguilar-Isaza and López-Obando 2009](#); [Chávez and Arango 2004](#)).

Management and conservation. Habitat fragmentation jeopardizes the survival of *C. hoffmanni*, leading to the isolation, forced migration and decline of the existing populations ([Moreno et al. 2007](#)). In the case of the Colombian Caribbean, one of the important distribution areas of *C. hoffmanni* in the country ([Superina et al. 2010](#)), the tropical dry forest has been affected by agriculture and livestock raising, resulting in small forest fragments surrounded by a mosaic of pastureland, stubble and crop patches ([Mendoza 1999](#); [Marulanda et al. 2003](#); [García et al. 2014](#)). Recently, the [MADS \(2014a\)](#) has removed *C. hoffmanni* from the list of endangered species in Colombia, partly due to its alleged ability to adapt to areas with anthropogenic intervention. However, forest deforestation and fragmentation registered throughout the distribution range of this species has been considerable during the second half of the previous decade: between the years 2005–2010, Colombia has recorded an annual loss of 238.273 ha of natural forests, partitioned by natural region as follows: Amazonia 55 %, Andes 22 %, Caribbean 10 %, Orinoquia 7 % and Pacific 4 % ([Cabrera et al. 2011](#)). Additionally, there are active areas of intensive deforestation in the San Lucas mountains, Paramillo, Magdalena Medio Santandereano, and Montes de Maria sector, in the boundaries between the departments of Sucre and Bolívar ([Cabrera et al. 2011](#)).

Choloepus hofmanni is a species hunted for use as food in some areas of the country, and the offspring and juveniles are trafficked in the black market of pets ([Moreno and Plese 2006](#)). Between 2008 and 2012, there was a high incidence of illegal trade for this species in the Colombian Caribbean, with 21.3 % of total reports ([Humañez-López et al. 2015](#)). Between January 2010 and July 2015, the departments of the Andean area evidenced an increase in *C. hoffmanni* specimens removed from their habitats, as observed in the Antioquean Uraba as well (Plese com. pers.). Added to this is the occasional incidence of forest fires, mostly in the summer, and the expansion of housing buildings in peri-urban countryside areas.

The National Strategy for the prevention and control of illegal trade of wild sloth species ([Moreno et al. 2007](#)) and the National Program for the Conservation of the Superorder Xenarthra ([MADS 2014b](#)) provide useful tools for the management of *C. hoffmanni* in the country. These documents seek to identify, prioritize and consolidate coordinated actions between the stakeholders responsible for environmental management, aimed to gain a deeper insight and improve the conservation of the Xenarthra species. However, there are currently no specific management tools allowing to perform coordinated actions between the stakeholders and institutions responsible for the management and conservation of this species. In general, the

actions implemented are isolated initiatives conducted by some entities, a situation similar to the one that occurs with other species subject to conservation in Colombia (Rodríguez-Castro *et al.* 2015). Conservation actions that involve the protection of the habitat of this species through state plans/strategies for the conservation, restoration and management of the forest coverage in the country indirectly play a role in reducing the pressure on the habitat of the Hoffman's two-toed sloth, and hence contribute to its conservation.

Information gaps. While extensive studies on the natural history of *C. hoffmanni* were conducted in the 1940s (Britton 1941), 1970s (Montgomery and Sunquist 1975; 1978) and 1980s (Montgomery 1985) in some countries, there are still a number of aspects of the biology of this species that are still unexplored or have been vaguely described (Chiarello 2008; Peery and Pauli 2012; MADS, 2014b). This fact represents a major challenge for the conduct of an adequate assessment of its conservation status and the development of proper management actions. The review and analysis of the work done on the Hoffmann's two-toed sloth in Colombia over the last two decades reveal that aspects including the distribution, demography (*i. e.*, sex ratio, reproductive seasons), taxonomy and genetics of the populations of this species have been little explored, while aspects such as its conservation status and threats have been widely addressed (Table 3).

Acknowledgments

We wish to thank the environmental authorities (CARs) in the departments of: Antioquia, Cundinamarca, Caldas, Huila, Quindío and Risaralda, and its officials O. Herrera, A. Ceballos, E. Jimenez, E. Nadachovsky, M. Jaramillo, and N. Zamudio for providing information on the specimens received in the jurisdictions of these agencies. To Y. Castillo (Fundación Wii), L. Castrillón (Wildlife Conservation Society) and A. Delgado (World Land Trust), for their critical inputs to the preliminary drafts of this manuscript. To D. Casagrande (Lillo-CONICET Executing Unit) and J. Lozano-Florez (Universidad Industrial de Santander) for their guidance during the elaboration of the distribution map. The photographs of the specimens examined were taken by AIUNAU. This manuscript was translated by Maria Elena Sánchez-Salazar with support of THERYA through a CONACYT grant.

Literature Cited

- ACEVEDO-QUINTERO, J., D. SÁNCHEZ, AND T. PLESE. 2011. Abundancia y preferencia de hábitat de *Bradypus variegatus* y *Choloepus hoffmanni* durante la época seca en dos fragmentos de bosque seco en Arboletes, Antioquia, Colombia. *Edentata* 12:36-44.
- AGUILAR-ISAZA, N., AND D. C. LÓPEZ-OBANDO. 2009. Estado poblacional actual y hábitat del perezoso de dos dedos (*Choloepus hoffmanni*, Peters, 1858) en la reserva natural La Montaña del Ocaso, Quimbaya (Quindío), Colombia. Thesis, Universidad del Quindío. Armenia, Colombia.
- ALBERICO, M., A. CADENA, J. HERNÁNDEZ-CAMACHO, AND Y. MUÑOZ-SABA. 2000. Mamíferos (Synapsida: Theria) de Colombia. *Biota Colombiana* 1:43-75.
- ALLEN, J. A. 1913. New Mammals from Colombia and Ecuador. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 32:469-484.
- ÁLVAREZ, S., A. CADENA, AND R. POLANCO. 2004. Densidad y preferencia de hábitat del perezoso de dos dedos *Choloepus hoffmanni* en un bosque andino (Bojacá, Cundinamarca, Colombia). *Acta Biológica Colombiana* 9:118-119.
- BRITTON, S. W. 1941. Form and Function in the Sloth. *The Quarterly Review of Biology* 16:13-34.
- CABRERA, A. 1958. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Ciencias Zoológicas* 4:1-308.
- CABRERA, E., D. M. VARGAS, G. GALINDO, M. C. GARCÍA, M. F. ORDOÑEZ, K. VERGARA, A. M. PACHECO, J. C. RUBIANO,

- AND **P. GIRALDO**. 2011. Memoria técnica de la cuantificación de la deforestación histórica nacional, escalas gruesa y fina. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM). IDEAM, Bogotá, Colombia.
- CARMONA, M. M.** 2003. Densidad y distribución espacial del Perezoso de dos dedos *Choloepus hoffmanni* Peters 1958, en un bosque Andino, Municipio de Boyacá- Cundinamarca. Thesis. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia.
- CHÁVEZ, M., AND N. ARANGO.** 2004. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad en Colombia-2004. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- CHIARELLO, A. G.** 2008. Sloth ecology: an overview of field studies. Pp. 269-280, in *The Biology of the Xenarthra* (Vizcaíno, S. F., and W. L. Loughry, eds.). University of Florida Press. Gainesville, U. S. A.
- EMMONS, L. H., AND F. FEER.** 1997. Neotropical Rain forest Mammals: A Field Guide. Second edition. The University of Chicago Press. Chicago, U. S. A.
- EISENBERG, J. F.** 1989. Mammals of the Neotropics. Volume 1. The Northern Neotropics: Panamá, Colombia, Venezuela, Guyana, Surinam, French Guyana. The University of Chicago Press. Chicago, U. S. A.
- EISENBERG, J. F., AND K. H. REDFORD.** 1999. Mammals of the Neotropics, Volume 3: The Central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. The University of Chicago Press. Chicago, U. S. A.
- GARCÍA, H., G. CORSO, P. ISAACS, AND G. ETTER.** 2014. Distribución y estado actual de los remanentes del Bioma de Bosque seco Tropical en Colombia: insumos para su gestión. Pp. 229-251, in *El Bosque seco tropical en Colombia* (Pizano, C., and H. García, eds.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- GARDNER, A. L.** 2008. Magnorder Xenarthra. Pp. 127-176, in *Mammals of South America, Volume 1. Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats* (Gardner, A. L., ed.). University of Chicago Press. Chicago, U. S. A.
- HAYSEN, V.** 2011. *Choloepus hoffmanni*. *Mammalian Species* 43:37-55.
- HERNÁNDEZ-CAMACHO, J. A., R. O. HURTADO, AND T. WALSBURGER.** 1992. Unidades biogeográficas de Colombia. Pp. 105-151, in *La Diversidad Biológica de Iberoamérica* (Halffter, I. G., ed.). Acta Zoológica Mexicana, Instituto de Ecología, A.C., Ciudad de México, México.
- HUMANEZ-LÓPEZ, E., J. CHACON-PACHECO, AND T. PLESE.** 2015. Áreas de extracción de Xenartros en el Caribe colombiano. *Edentata* 16:65-68.
- KREEGER, T. J., J.M. ARNEMO, AND J. P. RAATH.** 2002. Handbook of Wildlife Chemical Immobilization. Wildlife Pharmaceuticals Inc. Fort Collins, U. S. A.
- MADS-MINISTERIO DE AMBIENTE Y DESARROLLO SOSTENIBLE.** 2014a. Resolución 0192 de 2014, Diario Oficial No. 49.072. Imprenta Nacional de Colombia, Diario Oficial. Bogotá, Colombia.
- MADS-MINISTERIO DE AMBIENTE Y DESARROLLO SOSTENIBLE.** 2014b. Programa Nacional para la Conservación y Uso Sostenible de las especies del Super Orden Xenarthra en Colombia. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible /Fundación AIUNAU. Bogotá, Colombia.
- MARULANDA, L. O., A. URIBE, P. VELÁSQUEZ, M. A. MONTOYA, A. IDARRAGA, M. C. LOPEZ, AND J. M. LOPEZ.** 2003. Estructura y composición de la vegetación de un fragmento de bosque seco en San Sebastián, Magdalena (Colombia), composición de plantas vasculares. *Actualidades Biológicas* 25:17-30.
- MENDOZA, C. H.** 1999. Estructura y riqueza florística del bosque seco tropical de la región del Caribe y el Valle del río Magdalena, Colombia. *Caldasia* 21:70-94.
- MONTGOMERY, G. G.** 1985. Ecology of living sloths. Pp. 327-343 in: *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas* (Montgomery, G. G., ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, U. S. A.
- MONTGOMERY, G. G., AND M. E. SUNQUIST.** 1975. Impact of sloths on neotropical forest energy flow and nutrient cycling. Pp. 69-98 en *Tropical ecology systems: trends in terrestrial and aquatic research* (Golley, F. B., and E. Medina, eds.). Springer Verlag. Berlin, Alemania.
- MONTGOMERY, G. G., AND M. E. SUNQUIST.** 1978. Habitat selection and use by two-toed and three-toed

- sloths. Pp. 329-359, in *The ecology of arboreal folivores* (Montgomery, G.G., ed.). Smithsonian University Press. Washington, U. S. A.
- MORENO, S.** 2003. Estado de la distribución, hábitat y estimación del estado de conservación del perezoso de dos uñas (*Choloepus hoffmanni*) en el área de jurisdicción de Corantioquia. Fundación UNAU, Corantioquia. Medellín, Colombia.
- MORENO, S., AND T. PLESE.** 2006. The illegal traffic of sloths and threats to their survival in Colombia. *Edentata* 7:10-18.
- MORENO, S., T. PLESE, AND C. RODRÍGUEZ.** 2007. Estrategia nacional para la prevención y control al tráfico ilegal de las especies silvestres de perezosos en Colombia. Ministerio del Medio Ambiente de Colombia. Bogotá, Colombia.
- MORRIS, W. F., AND D. F. DOAK.** 2002. *Quantitative conservation biology: the theory and practice of population viability analysis*. Sinauer. Sunderland, U. S. A.
- NOGUERA-URBANO, E. A., AND T. ESCALANTE.** 2015. Áreas de endemismo de los mamíferos (Mammalia) neotropicales. *Acta Biológica Colombiana* 20:47-65.
- PEERY, M. Z., AND J. N. PAULI.** 2012. The mating system of a 'lazy' mammal, Hoffmann's two-toed sloth. *Animal Behaviour* 84:555-562.
- PLESE, T., AND S. MORENO.** 2005. Protocolos de rehabilitación, reintroducción y reubicación de perezosos de dos uñas, *Choloepus hoffmanni*, y de tres uñas, *Bradypus variegatus*. Fundación UNAU. Corantioquia, Medellín.
- PLESE, T.** 2014. Los perezosos no son osos. Fundación AIUNAU-CVS. Córdoba, Colombia.
- REYES-AMAYA, N., D. R. GUTIÉRREZ-SANABRIA, Y. CASTILLO-NAVARRO, R. A. RODRÍGUEZ, AND T. PLESE.** 2015. Información demográfica de *Bradypus variegatus*, *Choloepus hoffmanni* y *Cyclopes didactylus* (Xenarthra: Pilosa) en un bosque húmedo tropical secundario de Santander, Colombia. *Mastozoología Neotropical* 22:409-415.
- RODRÍGUEZ-CASTRO, D., S. CONTENTO, D. GRAJALES, D. RODRÍGUEZ, S. REYES, N. REYES-AMAYA, AND C. RODRÍGUEZ.** 2015. Evaluación del estado de aplicación del Programa Nacional para la Conservación en Colombia del Oso Andino (*Tremarctos ornatus*). *Biodiversidad Neotropical* 5:36-46.
- SOLARI, S., Y. MUÑOZ-SABA, J. RODRÍGUEZ-MAHECHA, T. DEFLER, H. RAMÍREZ-CHAVES, AND F. TRUJILLO.** 2013. Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical* 20:301-365.
- SUPERINA, M., T. PLESE, N. MORAES-BARROS, AND A. M. ABBA.** 2010. The 2010 sloth Red List assessment. *Edentata* 11:115-134.
- VAUGHAN, C., O. RAMÍREZ, G. HERRERA, AND R. GURIES.** 2007. Spatial ecology and conservation of two sloth species in a cacao landscape in Limón, Costa Rica. *Biodiversity and Conservation* 16:2293-2310.
- WETZEL, R. M.** 1982. Systematics, distribution, ecology, and conservation of South American edentates. Pp. 345-375, in *Mammalian Biology in South America* (Mares, M. A., and H. H. Genoways, eds.). Special Publication Series of the Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh. Pittsburgh, U. S. A.

Submitted: May 30, 2016

Reviewed: July 7, 2016

Accepted: August 24, 2016

Associated editor: Sergio Solari

Appendix 1. Records of *Choloepus hoffmanni* from biological collections in localities of occurrence not included by IUCN (Superina et al. 2010). Acronyms of collections where the specimens registered are deposited: American Museum of Natural History (AMNH), Instituto Alexander von Humboldt (IAvH), Alberto Garcia Cadena Mammal Collection - Institute of Natural Sciences (ICN). Coordinates provided according to WGS 84.

| Map | Catalog number | Colectin date (y/m/d) | Departamento | Municipio | Localidad | Latitud | Longitud | Altitud (m) | Type specimen |
|--------|------------------------|-----------------------|--------------|---------------|---------------------------------------|----------|------------|-------------|---|
| Yellow | AMNH-136250 | 1939-02-14 | Cundinamarca | Medina | | | | 600 | |
| Yellow | AMNH-33051 | 1911-09-30 | Quindio | Salento | | | | 2,134 | |
| Yellow | AMNH-33909 | 1912-04-19 | Huila | San Agustin | | | | 1,524 | <i>Choloepus hoffmanni agustinus</i> (Allen 1913) |
| Yellow | AMNH-33911 | 1912-06-23 | Caquetá | Florencia | | | | 305 | |
| Yellow | AMNH-70534 | 1925-02-01 | Meta | Villavicencio | | | | | |
| Yellow | AMNH-76776 | 1927-01-01 | Meta | Acacias | | | | | |
| Yellow | AMNH-136301 | 1939-03-15 | Meta | Villavicencio | | | | 500 | |
| Yellow | AMNH-136302 | 1939-03-16 | Meta | Villavicencio | | | | 500 | |
| Yellow | AMNH-139229 | 1940-01-01 | Meta | Villavicencio | | | | 500 | |
| Yellow | AMNH-33039 | 1911-11-08 | Quindio | Salento | El Roble | | | 2,195 | |
| Yellow | AMNH-33052 | 1911-10-31 | Quindio | Salento | | | | 2,164 | <i>Choloepus hoffmanni andinus</i> (Allen 1913) |
| Yellow | AMNH-33179 | 1912-10-29 | Chocó | Bagado | | | | 1,000 | |
| Yellow | AMNH-34126 | 1912-11-02 | Chocó | Bagado | | | | | |
| Yellow | AMNH-37790 | 1914-12-21 | Antioquia | Valdivia | | | | 110 | |
| Yellow | AMNH-69172 | 1922-09-01 | Meta | Villavicencio | | | | | |
| Yellow | AMNH-76775 | 1927-01-01 | Meta | Cabuyaro | Puerto Barrigon | | | | |
| Yellow | AMNH-37801 | | Antioquia | Valdivia | | | | | |
| Yellow | IAvH - No especificado | | Casanare | Yopal | | | | | |
| Yellow | IAvH - No especificado | | Antioquia | Urrao | Rio Calles | | | | |
| Yellow | IAvH - No especificado | | Caldas | Aranzazu | Finca las Garzas | | | 2,100 | |
| Yellow | IAvH - No especificado | | Cundinamarca | Silvania | Vda El Triunfo, | | | | |
| Black | IAvH - No especificado | | Cundinamarca | Bojacá | Fute Finca San Cayetano | 4.62889 | -74.31361 | 2,590 | |
| Yellow | IAvH - No especificado | | Quindio | Salento | | | | | |
| Yellow | IAvH - No especificado | | Cundinamarca | Bojacá | Vda Fute, Finca San Cayetano | | | 2,590 | |
| Black | IAvH - No especificado | | Cauca | El Tambo | | 2.450000 | -76.790000 | | |
| Black | ICN-1764 | 1966-08-05 | Quindio | Calarcá | Penas Blancas. | 4.486290 | -75.624630 | | |
| Black | ICN-3084 | | Cundinamarca | Tena | Laguna de Pedropalo. | 4.684813 | -74.388282 | | |
| Black | ICN-3701 | 1950-11-08 | Meta | Villavicencio | Rio Ocoa. | 4.108496 | -73.510504 | | |
| Black | ICN-3702 | 1951-04-07 | Meta | Villavicencio | Rio Guayuriba. | 3.986625 | -73.426748 | | |
| Black | ICN-4539 | 1974-06-11 | Cundinamarca | Silvania | La Aguadita. | 4.383788 | -74.329422 | | |
| Yellow | ICN-16394 | | Santander | Encino | Vereda Los Micos, finca La Esperanza. | | | 5,450 | |

**Composición y selección de la dieta del borrego cimarrón
(*Ovis canadensis*) en la Sierra El Mechudo, Baja California Sur, México**

Diet composition and selection of the bighorn sheep (*Ovis canadensis*) in Sierra El Mechudo, Baja California Sur, Mexico

Israel Guerrero-Cárdenas^{1,4}, Sonia Gallina², Pablo Corcuera³, Sergio Álvarez-Cárdenas^{4*} and Rafael Ramírez-Orduña⁵

¹ Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco. Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud. Calzada del Hueso 1100, Coyoacán 04960. Ciudad de Mexico, Mexico. E-mail: guerrero04@cibnor.mx (IGC)

² Instituto de Ecología A. C. Red de Biología y Conservación de Vertebrados. Carretera Antigua a Coatepec 351, Las Hayas 91070. Xalapa, Veracruz, México. E-mail: sonia.gallina@inecol.mx (SAGT).

³ Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Departamento de Biología, Área Ecología. Av. San Rafael Atlixco 186, Iztapalapa 09340. Mexico City, Mexico. E-mail: pccmr@xanum.uam.mx (PCMR).

⁴ Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Instituto Politécnico Nacional 195, Col. Playa Palo de Santa Rita Sur 23090, La Paz, Baja California Sur, Mexico. E-mail: salvarez04@cibnor.mx (IGC).

⁵ Laboratorio de Nutrición y Morfofisiología Animal, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Km 5.5 carretera al Sur, 23088. La Paz, Baja California Sur, Mexico. E-mail: rramirez@uabcs.mx (RRO).

* Corresponding author

Water, food and nutrition are three of the main factors that regulate the distribution and abundance of wildlife species in a given area. In Baja California Sur, Mexico, the bighorn sheep is one of the most appreciated species for its ecological and economic value within the peninsular desert ecosystem; however, many aspects of its biology, ecology and population status remain unknown. The objective of the present study was to evaluate the diet composition of the bighorn sheep, analyzing the seasonal use and availability patterns of the plant species consumed. Using two food selection indices, we tested the hypothesis that the bighorn sheep opportunistically selects plant species from its habitat in the southern zone of Sierra El Mechudo, Baja California Sur, Mexico. The vegetation was characterized by means of 50 linear transects measuring 100 m x 5 m (500 m²). The diet of the bighorn sheep was evaluated through the microhistological analysis of feces. We calculated the percentage of in-vitro dry-matter digestibility and the digestible energy of forage consumed by sheep. The similarity of seasonal vs. annual diet was determined through a cluster analysis. From two food selection indices (Ivlev's electivity, Bonferroni), we estimated the proportion of use of plant species consumed by sheep to determine food preferences. In the habitat, we identified 21 families with 63 species in 2010 and 22 families with 50 species in 2011. Shrubs were the dominant forms. The analyses of faeces identified 47 species, consisting of 27 shrubs (62.1 %), 12 forbs (26.9 %), six trees (10.6 %), one succulent (0.2 %) and one unidentified species (0.1 %). The cluster analysis showed seven similar groups. Ivlev's and Bonferroni indices showed the selection of *Bourrieria sonora*, *Melochia tomentosa* and *Caesalpinia placida* by bighorn sheep in 2010; in 2011, it selected *Bursera epinnata*, *Caesalpinia placida* and *Larrea tridentata*. Non-significant differences between seasons were observed regarding the composition of plant species in the diet. Shrubs were the dominant life forms, followed by trees and succulents. Shrubs were the preferred food foraged by sheep, accounting for 62.1 % of the diet; this finding is consistent with values reported for Arizona and California. Non-significant differences were observed in the percent *in-vitro* dry matter digestibility and digestible energy of the plant species foraged by sheep. However, we found that sheep grazed preferentially on four plant species, three shrubs and one tree, of high food quality. In this study, the bighorn sheep behaved like a specialist; therefore, we rejected the hypothesis that this species forages opportunistically on plant species. Studies on the diet of the bighorn sheep are valuable to develop management plans for the species and its habitat, since these provide information to better understand the extent of vegetation use and whether distribution sites are suitable and meet with the requirements for the conservation of the species and its populations.

Key words: Digestible energy; diversity; opportunistic; selection index; use-availability.

Para la fauna silvestre el agua, la alimentación y la nutrición son tres de los principales factores que regulan su distribución y el número de individuos de una especie en una área determinada. El borrego cimarrón en Baja California Sur, México, constituye una de las especies más apreciadas por su valor ecológico y económico dentro del ecosistema desértico peninsular, a pesar de esto, se desconocen muchos aspectos de su biología, ecología y situación poblacional. El objetivo del presente estudio fue evaluar la composición botánica de la dieta del borrego cimarrón, analizando los patrones de uso y disponibilidad de las especies vegetales estacionalmente. Usando dos índices de selección, probamos la hipótesis

que el borrego cimarrón selecciona de manera oportunista las especies vegetales del hábitat, en la zona sur de la Sierra El Mechudo, Baja California Sur, México. Se caracterizó la vegetación por medio de 50 transectos lineales de 100 de largo por 5 m de ancho (500 m²). Se evaluó la dieta de los borregos, mediante la técnica microhistológica de las heces. Calculamos el porcentaje de digestibilidad *In Vitro* de la materia seca y la energía digestible de los forrajes consumidos por los borregos. Se determinó la similitud de la dieta estacional y anualmente, a través de un análisis clúster. A partir de dos índices de selección (Ivlev, Bonferroni), calculamos la proporción de utilización de las especies vegetales que consumen los borregos para conocer las preferencias. Encontramos en el hábitat 21 familias con 63 especies en 2010 y 22 familias con 50 especies durante 2011. Las especies arbustivas fueron las formas dominantes. El análisis de excretas permitió identificar 47 especies, constituidas por 27 arbustos (62.1 %), 12 herbáceas (26.9 %), seis árboles (10.6 %), una suculenta (0.2 %) y una especie no identificada (0.1 %). El análisis clúster mostró siete agrupaciones similares. Los índices de Ivlev y de Bonferroni encontraron que en 2010 prefirieron a; *Bourreria sonora*, *Melochia tomentosa* y *Caesalpinia placida*. Mientras que para 2011, seleccionaron solo a *Bursera epinnata*, *Caesalpinia placida* y *Larrea tridentata*. No se observaron diferencias estadísticas por estación en la composición de especies de la vegetación, la cual fue escasa, apreciándose numerosas áreas con escasa cubierta vegetal. Las arbustivas son las especies dominantes, seguidas de los árboles y las suculentas. Las especies arbustivas fueron mayormente usadas por los borregos, constituyendo el 62.1 % en toda la dieta, valores similares encontrados en Arizona y California. No se encontraron diferencias estadísticas en los valores de digestibilidad *in vitro* de la materia seca y de la energía digestible de las especies de plantas que consumen los borregos. Sin embargo, encontramos que los borregos seleccionaron cuatro especies, tres arbustos y un árbol, con valores altos de calidad. En este estudio, el borrego cimarrón se comportó como un especialista, por lo tanto rechazamos la hipótesis de que esta especie utiliza las especies vegetales de forma oportunista. Los estudios sobre la dieta de los borregos son valiosos para los planes de manejo de la especie y de su hábitat, ya que a partir de estos, podemos comprender el grado de utilización de la vegetación y saber si los sitios de distribución son adecuados y cumplen con los requerimientos necesarios para la conservación de la especie y sus poblaciones.

© 2016 Asociación Mexicana de Mastozoología, www.mastozoologiamexicana.org

Introduction

In desert areas, wild ungulates have developed effective strategies for the use of food resources, given the generally poor supply of high-quality resources; strategies are physiological (development of a digestive system that optimizes food processing) and behavioral (ability to select feeding grounds and food items; [McNaughton 1986](#)). In the particular case of the bighorn sheep, its large molars and digestive tract are an example of the physiological strategies allowing a better use and optimization of food resources ([Rautenstrauch and Krausman 1989](#)).

The factors that affect the quality of the diet in wild herbivores are: food intake (search, structural defenses of plants), accessibility to nutrients (digestibility, fiber content, among others), and concentration of secondary compounds in plants ([Nagy and Haufler 1987](#); [Nagy 1987](#)). Two factors of the habitat with the strongest effect on the diet of wild ruminants are availability (quantity and accessibility) and quality of the plants consumed (nutritional content and digestibility; [Ramírez-Lozano 2004](#)). Digestibility and digestible energy are considered to be key parameters that define the food quality of plants, and can vary significantly from one species to another due to climatic and seasonal factors ([Di Marco 2011](#)).

In nature we can distinguish two types of feeding strategies in wild animals. On the one hand, specialists have developed morphological and metabolic abilities to exploit resources not available for generalists. On the other, generalists have adapted their physiology to exploit various food items that are constantly available and can be temporarily abundant ([Jacksic 1989](#); [Laca and Demment 1996](#); [Allen et al. 2011](#)).

The desert subspecies of the bighorn sheep are opportunistic animals morphologically and physiologically adapted to graze, which can consume a large variety of plants, mainly grasses and forbs ([Geist 1971](#); [Cunningham 1989](#); [DeYoung et al. 2000](#)). However, due to the dominance of shrubs and trees in the Sonoran Desert, sheep graze mainly on these two life forms ([Krausman et al. 1989](#)). The bighorn sheep selects plant species with high protein content for maintenance and

reproduction, as well as to cope with adverse weather conditions (Bailey et al. 1980). For sheep, food and nutrient intake are two of the main factors that regulate their distribution and abundance in a given area (Tarango and Krausman 1997).

The bighorn sheep (*Ovis canadensis*) is naturally distributed in the states of Baja California (*O. c. cremnobates*), Baja California Sur (*O. c. weemsi*) and Sonora (*O. c. mexicana*). The historical distribution of this species reveals that there were resident populations in the states of Chihuahua, Coahuila and Nuevo Leon (Valdez and Krausman 1999). Although in Baja California Sur, Mexico, the bighorn sheep is one of the most appreciated species for its ecological and economic value within the peninsular desert ecosystem, many aspects of its biology, ecology and population status still remain unknown.

During the past few years, several studies related to the bighorn sheep of Baja California Sur have focused on specific aspects of its particular habitat, including physical variables (Alvarez-Cárdenas et al. 2001), topography (Guerrero-Cárdenas et al. 2003), and structural elements (Alvarez-Cárdenas et al. 2009). However, some aspects related to food intake and nutrition are still unknown. The objective of the present study was to evaluate the diet composition of the bighorn sheep, analyzing the grazing patterns and seasonal availability of the plant species foraged. The testing hypothesis was that the bighorn sheep opportunistically selects some of the plant species in the habitat, taking as a study case the southern zone of Sierra El Mechudo, Baja California Sur, Mexico.

Materials and Methods

Study area. The study was carried out in the southern end of the Sierra El Mechudo, a mountainous area that borders the northern part of Bahía de La Paz, Baja California Sur. The site is known as El Junco, located within the ejido Ley Federal de Aguas Número Dos, 24° 24' 44.17" N and -110° 45' 9.10" W, covering an area of 117,578 ha (Figure 1).

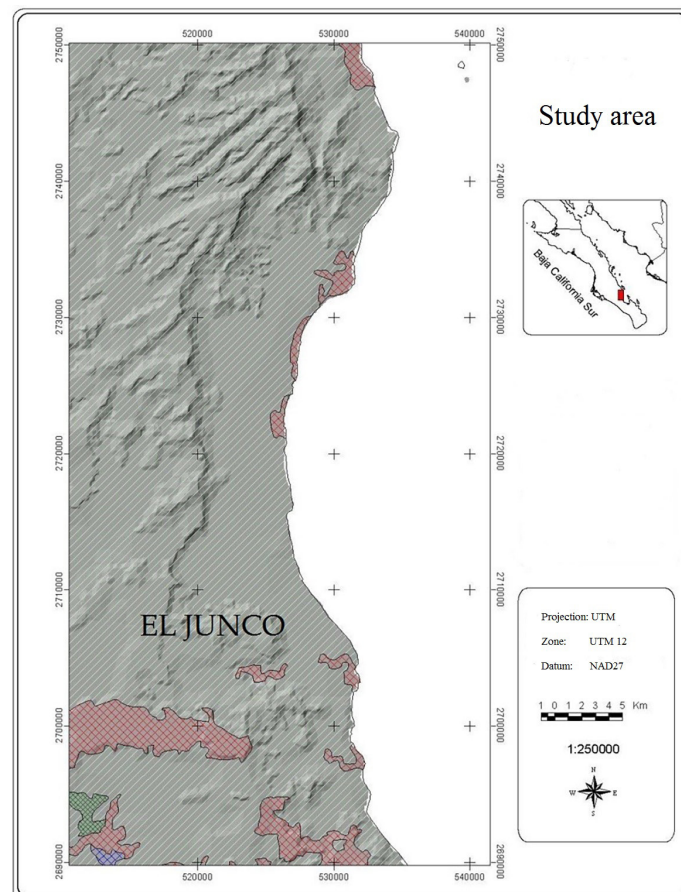


Figure 1. The study area known as Junco, comprises the southern part of the Sierra El Mechudo, 50 km. north of the city of La Paz, Baja California Sur.

Topographically, the area is formed by a mountain ridge running parallel to Bahía de La Paz, in the eastern coast of the peninsula, and comprises numerous canyons and cliffs. The study area shows three types of vegetation ([Alvarez-Cárdenas et al. 2009](#)): 1) thorny shrubs (species of deciduous trees and shrubs with prominent thorns), in the highest parts, with species such as *Pachycormus discolor*, *Lemaireocereus thurberi* and *Opuntia sp.*; 2) thornless shrubs (small-leaved scrubs with no thorns), in hillsides and canyons, dominated by *Lysiloma candida*, *Ruellia californica* and *Fouquieria diguetii*, and 3) thornless shrubs – cardon cacti (association of different thornless species and thorny succulent species), in the lowest parts, dominated by *Pachycereus pringlei* and *Prosopis glandulosa*.

The climate is warm, dry desert ([García 1988](#)), with mean annual temperature ranging between 22 and 35 °C, and mean monthly temperatures of 17.9 to 35.3 °C in January and August, respectively. The rainfall regime is characterized by summer precipitation, which peaks in September ([SARH 1983](#)). Cyclical drought periods are common in the study area, and may last up to 10 years ([SARH 1983](#)).

During the study, maximum temperatures of 45 °C were recorded during the summer, with an average of 28 °C, with extremely scarce rainfall; this pattern occurred during the two years (Figure 2).

Vegetation assessment. The vegetation (composition and structure) was evaluated each month using 50 linear transects measuring 100 m x 5 m (500 m²), according to the procedures by [Mueller-Dombois and Ellenberg \(1974\)](#) and [Bonham \(1989\)](#). The plant species were identified, recording the number of individuals, and coverage was measured (diameters and height of each individual). Samples of all plant species present in the sampling sites were collected to elaborate a reference catalog for the microhistological analyses ([Peña and Habib 1980](#)). Diversity was determined considering species richness and the number of individuals of each plant species in each transect using the Shannon-Wiener index ([Magurran 1983](#)).

Collection of feces and analysis of the diet. The plant composition of the sheep diet was determined annually (2010 and 2011) and seasonally (spring, summer, autumn and winter) using the microhistological technique, which identifies epidermis fragments of plants found in sheep feces based on the reference material ([Sparks and Malechec 1968](#); [Peña and Habib 1980](#)). In each station, 30 to 40 fecal samples were collected monthly at random in sites where sheep were most active, as suggested by [Anthony and Smith \(1974\)](#).

From each group of fecal samples collected by station, five were chosen at random, and from this subgroup five slides of composite samples were prepared for each season of the year. A metallic slide with orifices of approximately 7 mm in diameter was used to maintain a homogeneous sample size. Subsequently, the species identified were classified according to order of importance (frequency of occurrence) in the diet, temporal variation and life form (shrub, tree, forb or grass and succulent). In each slide, 20 microscopic fields were observed at 100x magnification, identifying and quantifying the plant fragments observed. The cumulative frequency was obtained ($F = 1 - e^{-x}$, where F is frequency, e is the base of natural logarithms, and x is mean density), which was transformed to relative density for each season of the year ([Peña and Habib 1980](#); [Gallina 2012](#)).

The percent contribution of each plant species was calculated. The species richness and diversity in the diet was calculated by season of the year through the Shannon-Wiener index ([Magurran 1983](#); [Moreno 2001](#)). For each plant species found in sheep feces, the percentage of *in-vitro* dry matter digestibility (IVDMD; [Caddel and Allen 2000](#); [Schroeder 2012](#)) using the following equation: % IVDMD = 88.9 - (0.779 * % FDA), as well as the digestible energy content (DE = Mcal/kg DM), using the formula suggested by [Jurgen \(2002\)](#) and [Jones et al. \(2010\)](#); DE = 4.618 - 0.0573 (* FDA). Where Mcal = Mega calories per kilogram dry matter (dry matter is equal to plant weight minus its water content).

Statistical analysis. From a hierarchical analysis (cluster) of groups, the similarity of IVDMD and DE values was calculated for the plant species consumed by sheep each season. This analysis used the Pvcust R package ([Suzuky 2014](#)).

χ^2 tests were carried out to test for significant differences between years with respect to the plant species consumed by sheep, considering the richness of species consumed, percent relative density by species, percent *IVDMD*, and DE. These analyses were undertaken using the statistics program SPSS Statistic 0.20 (SPSS Inc., Chicago IL).

The selection of forage species by sheep was determined based on two analyses: First, Ivlev's electivity index (ISI; [Strauss 1979](#)), which relates in a simple way the proportion of each resource used and the proportion of the same resource in the habitat. $ISI = (r_i - n_i) / (r_i + n_i)$. Where: r_i is the percentage of the species i in the diet, and n_i is the percentage of the species i in the available vegetation. According to [Stuth \(1991\)](#), plant species were classified into three selectivity categories: preferred (> 0.35), proportional (-0.35 to 0.35) and avoided (< -1.0). Second, from a χ^2 goodness-of-fit test, which evaluated significant differences between expected use of each vegetation type (based on percent availability) and observed use (percent consumption). When the χ^2 test shows differences between expected vs observed use, Bonferroni's confidence intervals are calculated ([Byers et al 1984](#)). These intervals were used to determine what plant species are being: a) selected, if the observed use is above the calculated interval (positive sign), b) avoided, if the observed use is below the calculated interval (negative sign), or (c) used according to availability, if the use observed falls within the estimated interval (equal sign; [Marcum and Loftsgarden 1980](#); [Byers et al. 1984](#)).

Results

Vegetation. In the habitat, 21 Families with 63 species were identified in 2010, and 22 Families with 50 species in 2011. Shrubs were the dominant life forms, with heights of up to 1.90 m and a coverage of 1.20 m. The Cactaceae and Euphorbiaceae were the best represented Families, with ten and eight species, respectively. At the same time, there were six trees, with a mean height of 2.9 m, mainly represented by: *Bursera microphyla*, *B. epinnata*, *Colubrina glabra*, *Lysiloma candida*, *Olneya tesota* and *Prosopis palmeri*. A few forbs were found: six species in 2010 and three in 2011. The highest species abundance figures were recorded in autumn 2010 and winter 2011.

In the spring, summer and autumn 2010, the average richness was 45 species, which rose to 57 in winter. In summer and autumn 2011, 33 species were found, contrasting with only 24 in spring; however, species richness increased to 47 in winter. Annually, richness was 63 species in 2010: 31 shrubs (59.2 %), 12 trees (16.4 %), 12 succulents (13.6 %) and six forbs (10.8 %). *Ruellia californica* (12.0 %) and *Jatropha cuneata* (11.1 %) showed the largest number of individuals. In 2011, richness was 50 species: 22 shrubs (61.0 %), 14 trees (17.3 %), 11 succulents (17.0 %), and three forbs (4.7 %); *Jatropha cuneata* (15.2 %) and *Caesalpinia placida* (10.0 %) were the dominant shrubs and had the largest number of individuals. Diversity was minimum in spring 2011 ($H' = 3.2$) and maximum in winter 2010 ($H' = 4.0$). Evenness in the two years was $J' = 0.85$.

Diet. The analysis of feces allowed the identification of 47 plant species in the two years of the study, composed mainly by 27 shrubs (62.1 %), 12 forbs (26.9 %), six trees (10.6 %), one succulent (0.2 %), and an unidentified species (0.1 %). Altogether, the shrubs *Caesalpinia placida* (7.5 %), *Melochia tomentosa* (6.8 %) and *Condalia globosa* (5.7 %) showed the highest relative density, followed by two grasses, *Aristida adscencionis* (9.5 %), and *Bouteloua aristidoides* (6.0 %).

Annually, sheep fed on 34 species of 21 Families in 2010: 21 shrubs (61.6 %), nine forbs (32.9 %) and four trees (5.5 %). The dominant species in the diet were *Aristida adscencionis* (12.2 %), *Caesalpinia placida* (7.7 %), *Condalia globosa* (7.2 %), and *Croton caboensis* (6.2 %). An increase was observed in 2011, with 39 species of 22 families: 23 shrubs (64.1%), eight forbs (21.3 %), six trees (14.2 %), one succulent (0.3 %), and one unidentified species (0.1 %).

The grass *A. adscencionis* (7.8 %) and the shrubs *C. placida* (7.4 %), *Melochia tomentosa* (7.1 %) and *Larrea tridentata* (6.1 %) were the species with the highest relative density. The trophic diversity showed no significant changes between years, with H' values between 2.8 and 3.2, and an evenness J' of 0.85 to 0.90 in the two years.

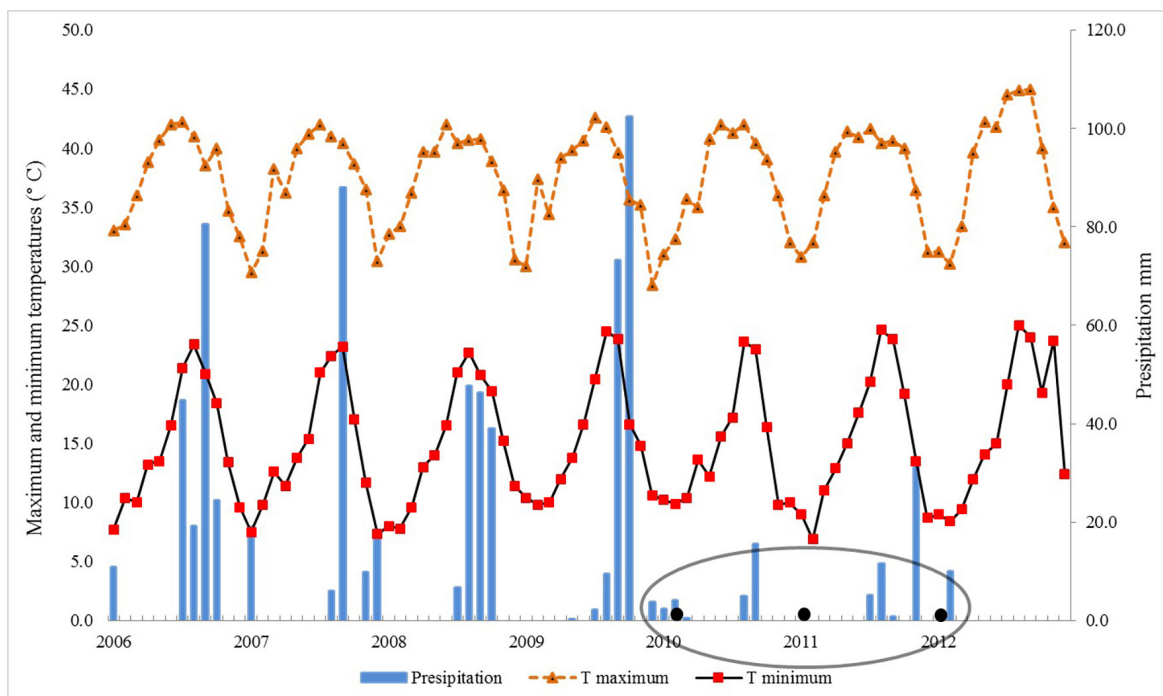


Figure 2. Temperature and precipitation values correspond to seven years of data (2006-2012) captured by the climate station Alfredo V. Bonfil (Comision Nacional del Agua) near the study area. The years of this study are from 2010 to 2011 as pointed out in the figure.

The cluster analysis (Figure 3) revealed seven groups at 95% confidence, with the four seasons of 2010 forming the first four similar groups, while the remaining three correspond to spring, autumn and winter of 2011. Only the summer of 2011 showed different values in terms of number of individuals, *IVDMD* and *DE*, since the lowest values were recorded in this season.

The mean *IVDMD* in the two years was 68.2 %. Particularly in the winter 2010, the shrub *Viscainoa geniculata* showed the highest digestibility value, 71.8 %, while in summer and winter 2011 *Opuntia cholla* (succulent) obtained similar values, 71.6 % in both cases. On average, the contribution of digestible energy during the two years was 2.40 Mcal/kg DM. Seasonally, in winter 2010 *V. geniculata* showed the highest value, 3.36 Mcal/kg DM, followed by the tree *Lysiloma candida*, with 3.21 Mcal/kg DM during spring. In summer, autumn and winter 2011, *Fouquieria diguetii* showed mean values of 3.15 Mcal/kg DM, while *O. cholla* showed values of 3.35 Mcal/kg DM only during the summer and winter, respectively.

The analysis of χ^2 revealed significant differences between years with respect to the percent relative density ($\chi^2_{1,138} = 221, p < 0.0001$) and number of plant species ($\chi^2_{1,55} = 96.512, p < 0.0001$), but not for *IVDMD* and *DE* ($\chi^2_{1,190} = 190.611, p = 0.474$; Table 1).

Dietary Preferences. The Ivlev's electivity index identified seven species selected by sheep in the two years of study. In 2010 sheep selected mainly four shrubs: *Bourrieria sonora*, *Caesalpinia placida*, *Ditaxis* sp. and *Melochia tomentosa*, with values above the 0.35 limit, while *Ruellia californica* and *Hibiscus denodatus* were observed in a proportion equal to their availability, with values below the range -0.35 to 0.35. During 2011 sheep selected only one tree, *Bursera epinnata*, and two shrubs, *C. placida* and *Larrea tridentata*, while the shrubs *Fouquieria diguetii* and *Jatropha cuneata* were found in the diet in a proportion equal to their availability.

The Bonferroni analysis detected preferences for different species in the two years. In 2010 sheep selected two shrub species during the autumn; *B. sonora* ($\chi^2 = 8.49, g.l. = 3, p < 0.05$), and *M. tomentosa* ($\chi^2 = 197.94, g.l. = 3, p < 0.05$); in the winter, sheep selected two shrubs and one forb; *C. placida* ($\chi^2 = 500.21, g.l. = 3, p < 0.05$), *R. californica* ($\chi^2 = 3318.65, g.l. = 3, p < 0.05$) e *H. denodatus* ($\chi^2 = 159.29, g.l. = 3, p < 0.05$). In the spring 2011, sheep selected four shrubs and one tree; *F. diguetii* ($\chi^2 = 1245.18, g.l. = 3, p < 0.05$) and *L. tridentata* ($\chi^2 = 268.82, g.l. = 3, p < 0.05$), in summer *J. cuneata* ($\chi^2 = 4787.71, g.l. = 3,$

$p < 0.05$), in autumn only *C. placida* ($\chi^2 = 1642.68$, $g. l. = 3$, $p < 0.05$) and in the winter sheep selected *L. tridentata* again and *B. epinnata* ($\chi^2 = 78.71$, $g. l. = 3$, $p < 0.05$; Table 2).

Discussion

Vegetation. The results of this study showed a minimum variation of the species found each year, although a higher diversity was observed in 2011 vs. 2010. In contrast, the number of species was higher during 2010; this was likely influenced by the lack of precipitation during this study (Figure 2), indicating a prolonged drought, which in general affected the entire state of Baja California Sur, and probably was a determining factor in the distribution and abundance of vegetation. [Hansen \(1980\)](#) points out that the low rainfall in the deserts of North America leads to an unpredictable distribution of vegetation in general.

Table 1. Specific composition and percentage of relative density of forage species that make up the diet of bighorn sheep in the Junco area during 2010 and 2011. Only plant species that were found with values of greater than 2% in the excreta were recorded. Within the parenthesis, the value of percentage relative density of the species in the study area is indicated. Species without values in parentheses are species that did not appear in the transects.

| Station | Life form | Species | 2010 | 2011 |
|---------|------------------------|-------------------------------|-------------------------|------------|
| | | | (%) | |
| Spring | Forbs | <i>Abutilon</i> sp. | 10.9 | 0 |
| | | <i>Aristida adscencionis</i> | 13.4 | 14.1 |
| | | <i>Bouteloua aristidoides</i> | 16.1 | 0 |
| | Shrubs | <i>Aeschynomene nivea</i> | 0 (5.1) | 10.1 (5.6) |
| | | <i>Caesalpinia placida</i> | 0 (0.6) | 5.3 (27.5) |
| | | <i>Celtis reticulata</i> | 4.6 (1.9) | 0 |
| | | <i>Condalia globosa</i> | 9 | 8.8 |
| | | <i>Croton caboensis</i> | 12.9 | 0 |
| | | <i>Fouquieria diguetii</i> | 0 (10.1) | 7.3 (8.3) |
| | | <i>Ditaxis</i> sp | 4.2 (0.2) | 0 |
| | | <i>Larrea tridentata</i> | 0 (4.1) | 11.8 (1.2) |
| | | <i>Melochia tomentosa</i> | 0 (0.5) | 11.4 (0.2) |
| | | <i>Ruellia californica</i> | 3.6 (13.4) | 0 |
| | | Trees | <i>Bursera epinnata</i> | 4.8 |
| Summer | Forbs | <i>Abutilon</i> sp. | 10.8 (0.7) | 0 |
| | | <i>Aristida adscencionis</i> | 13.4 | 14.2 |
| | | <i>Bouteloua aristidoides</i> | 16.1 | 11.6 |
| | | <i>Senna confinis</i> | 0 | 3.7 |
| | Shrubs | <i>Celtis reticulata</i> | 4.6 | 0 |
| | | <i>Condalia globosa</i> | 0 | 6.7 |
| | | <i>Croton caboensis</i> | 12.9 | 0 |
| | | <i>Croton magdalenae</i> | 0 | 10.8 |
| | | <i>Ditaxis</i> sp | 4.2 (0.2) | 0 |
| | | <i>Euphorbia californica</i> | 0 | 3.7 |
| | | <i>Fouquieria diguetii</i> | 0 (5.0) | 3.4 (7.6) |
| | | <i>Haploppapus sonorensis</i> | 0 | 8.1 |
| | | <i>Jatropha cuneata</i> | 0 (11.5) | 6.7 (10.1) |
| | | <i>Ruellia californica</i> | 3.6 (13.4) | 0 |
| Trees | <i>Bursera odorata</i> | 0 | 3.4 | |
| Autum | Forbs | <i>Aristida adscencionis</i> | 10.2 | 5.9 |
| | | <i>Heteropongo contortus</i> | 4.7 | 3.7 |
| | | <i>Janusia californica</i> | 3.9 | 0 |

Table1 (Cont'd).

| Station | Life form | Species | 2010 | 2011 | |
|-------------------------|------------------------------|-------------------------------|----------------------------|------------|-----------|
| | | | (%) | | |
| Winter | Shrubs | <i>Bourreria sonora</i> | 6.7 (0.4) | 0 | |
| | | <i>Caesalpinia placida</i> | 19.0 (4.0) | 21.4 (9.4) | |
| | | <i>Calliandra californica</i> | 0 (0.9) | 4 | |
| | | <i>Celtis reticulata</i> | 7.5 (1.6) | 0 | |
| | | <i>Condalia globosa</i> | 4.3 | 3.2 | |
| | | <i>Ditaxis</i> sp | 5.5 (0.3) | 0 | |
| | | <i>Jatropha cuneata</i> | 0 (7.7) | 4.5 (16.9) | |
| | | <i>Krameria parvifolia</i> | 5.9 | 6.2 (1.5) | |
| | | <i>Melochia tomentosa</i> | 11.1 (0.5) | 10.5 | |
| | | <i>Simonsia chinensis</i> | 0 (1.0) | 6.5 (0.2) | |
| | | <i>Vizcainoa geniculata</i> | 0 | 4 | |
| | Trees | <i>Bursera epinnata</i> | 3.6 (3.0) | 5.1 (2.3) | |
| | | <i>Bursera odorata</i> | 3.9 (0.7) | 4.2 | |
| | Forbs | <i>Aristida adscencionis</i> | 14.5 | 0 | |
| | | <i>Bouteloua aristidoides</i> | 5.0 | 3.4 | |
| | | <i>Heteropogon contortus</i> | 8.1 | 3.9 | |
| | | <i>Hibiscus denudatus</i> | 3.0 (2.8) | 4.8 (5.5) | |
| | | <i>Janusia californica</i> | 10.0 | 0 | |
| | | Shrubs | <i>Aeschynomene nivea</i> | 0 (4.7) | 6.2 (0.4) |
| | | | <i>Buddleia corrugata</i> | 0 | 3.4 |
| | | | <i>Caesalpinia placida</i> | 9.0 (2.3) | 5.6 (6.9) |
| | | | <i>Celtis reticulata</i> | 9.5 | 0 |
| | | | <i>Condalia globosa</i> | 6.3 | 0 |
| | <i>Ditaxis</i> sp | | 5.5 (0.3) | 0 | |
| | <i>Euphorbia californica</i> | | 0 | 6.2 | |
| | <i>Jatropha cuneata</i> | | 0 (12.4) | 3.2 (16.6) | |
| | <i>Krameria parvifolia</i> | | 0 (0.3) | 3.2 | |
| | <i>Larrea tridentata</i> | | 0 (2.8) | 8.4 (1.6) | |
| | Trees | <i>Melochia tomentosa</i> | 8.5 (1.6) | 5 (0.1) | |
| | | <i>Ruellia californica</i> | 6.7 (12.4) | 7.7 | |
| | | <i>Bursera epinnata</i> | 0 (1.0) | 4.2 (0.7) | |
| | | <i>Colubrina glabra</i> | 0 (0.6) | 6.2 | |
| <i>Lysiloma candida</i> | | 0 (1.9) | 6.2 (0.4) | | |
| <i>Olneya tesota</i> | | 0 (0.1) | 4.5 (1.9) | | |

During the study, the plant cover observed was dry and decaying, and open sites devoid of vegetation were observed. Similar results were found in southern Arizona, when studying the diet of the mule deer in natural and rural areas. In Arizona, high temperatures and lack of rain were recorded, factors that directly affected the metabolism of plants, drying them up over a short period of time (Alcala-Galvan and Krausman 2012). In addition, these authors claim that rainfall directly affects the availability and quality of vegetation. Another important event associated with the lack of rainfall was the scarce presence and proliferation of grasses and herbaceous species, so that the higher abundance of species recorded in our study corresponded to shrubs, which dominate in the study area and in general across Sierra El Mechudo. Then, the evaluation of vegetation in the habitat where the bighorn sheep is distributed, along with plant composition and cover, are two useful parameters to predict areas of importance as feeding and shelter grounds (Hansen 1980).

Diet. The diet of sheep in the two years of study included 47 plant species, mainly shrubs (62.1 %), followed by forbs (26.9 %) and trees (10.6 %). Similar results were recorded in the Sonoran Desert, with shrubs achieving the highest consumption (47.5 %), followed by forbs and succulents (Tarango et al. (2002).

A study conducted in the northern peninsula of Baja California reports that the diet of sheep consisted of 43 % grasses, 33 % shrubs (including cacti) and 24 % forbs (Sánchez 1976). In the same year, but in the southern part of the peninsula, the same author mentions that sheep consumed 53 % grass, 23 % shrubs, 17 % forbs and 7 % unidentified matter. The type of vegetation and

Table 2. Selection values (Ivlev's and Bonferroni) of plant species consumed by the bighorn sheep. The selectivity index (Ivlev's) was interpreted into three categories: preferred (S) (> 0.35), proportional (P) (-0.35 to 0.35) and avoided (E) (-1.0). Bonferroni intervals show which plant species are being selected, avoided or used according to their availability in the environment; selection (+), avoided (-) and use according to their availability (=). Expected Use = EU, Observed Use = OU, Lower Limit= LL, Upper Limit = UL.

| Species | 2010 | | | | Type of use | IVLEV | Type of use |
|-------------------------------------|-------|-------|--------|--------|-------------|-------|-------------|
| | EU | OU | LL | UL | | | |
| <i>Bourreria sonora</i> | | | | | | | |
| spring | 0.290 | 0.273 | -0.486 | 0.058 | = | 0.47 | S |
| summer | 0.258 | 0.273 | -0.187 | 0.330 | = | 0.41 | S |
| autumn | 0.194 | 0.409 | -0.370 | 0.156 | + | 0.88 | S |
| winter | 0.258 | 0.045 | 0.043 | 0.457 | - | -0.30 | P |
| $\chi^2 = 8.49$ g.l.= 3 p < 0.05 | | | | | | | |
| <i>Caesalpinia placida</i> | | | | | | | |
| spring | 0.058 | 0.078 | -0.103 | 0.063 | = | 0.57 | S |
| summer | 0.273 | 0.078 | 0.081 | 0.308 | - | -0.26 | P |
| autumn | 0.446 | 0.558 | -0.274 | 0.050 | = | 0.65 | S |
| winter | 0.223 | 0.286 | -0.206 | 0.081 | + | 0.59 | S |
| $\chi^2 = 500.21$ g.l.= 3 p < 0.05 | | | | | | | |
| <i>Ditaxis. Sp</i> | | | | | | | |
| spring | 0.182 | 0.216 | -0.325 | 0.257 | = | 0.91 | S |
| summer | 0.182 | 0.216 | -0.325 | 0.257 | = | 0.90 | S |
| autumn | 0.364 | 0.294 | -0.285 | 0.424 | - | 0.90 | S |
| winter | 0.273 | 0.275 | -0.334 | 0.330 | = | 0.91 | S |
| $\chi^2 = 8.10$ g.l.= 3 p < 0.05 | | | | | | | |
| <i>Hibiscus denudatus</i> | | | | | | | |
| spring | 0.293 | 0.182 | -0.090 | 0.313 | - | -0.45 | P |
| summer | 0.185 | 0.182 | -0.194 | 0.200 | = | -0.39 | P |
| autumn | 0.312 | 0.273 | -0.189 | 0.268 | - | -0.27 | E |
| winter | 0.210 | 0.364 | -0.394 | 0.088 | + | 0.04 | P |
| $\chi^2 = 159.29$ g.l.= 3 p < 0.05 | | | | | | | |
| <i>Melochia tomentosa</i> | | | | | | | |
| spring | 0.111 | 0.111 | -0.131 | 0.131 | = | 0.68 | S |
| summer | 0.407 | 0.111 | 0.122 | 0.470 | - | 0.01 | E |
| autumn | 0.130 | 0.444 | -0.488 | -0.141 | + | 0.91 | S |
| winter | 0.352 | 0.333 | -0.179 | 0.216 | = | 0.68 | S |
| $\chi^2 = 197.94$ g.l.= 3 p < 0.05 | | | | | | | |
| <i>Ruellia californica</i> | | | | | | | |
| spring | 0.299 | 0.220 | -0.072 | 0.232 | - | -0.58 | P |
| summer | 0.182 | 0.220 | -0.187 | 0.113 | = | -0.51 | P |
| autumn | 0.236 | 0.146 | -0.041 | 0.220 | - | -0.62 | P |
| winter | 0.282 | 0.415 | -0.310 | 0.045 | + | -0.30 | E |
| $\chi^2 = 3318.65$ g.l.= 3 p < 0.05 | | | | | | | |

Table 2 (Cont'd).

| Species | 2011 | | | | Type of use | IVLEV | Type of use |
|-----------------------------------|-------|-------|--------|--------|-------------|-------|-------------|
| | UE | UO | LI | LS | | | |
| <i>Bursera epinnata</i> | | | | | | | |
| spring | 0.350 | 0.048 | -0.451 | -0.140 | - | 0.86 | S |
| summer | 0.283 | 0.071 | 0.182 | 0.549 | - | -0.52 | P |
| autumn | 0.250 | 0.476 | -0.178 | 0.254 | = | 0.37 | S |
| winter | 0.117 | 0.405 | -0.292 | 0.076 | + | 0.73 | S |
| $\chi^2=78.71$ g.l.=3 p < 0.05 | | | | | | | |
| <i>Caesalpinia placida</i> | | | | | | | |
| spring | 0.532 | 0.205 | 0.219 | 0.435 | - | -0.68 | P |
| summer | 0.010 | 0.054 | -0.093 | 0.006 | = | 0.57 | S |
| autumn | 0.208 | 0.545 | -0.454 | -0.218 | + | 0.39 | S |
| winter | 0.249 | 0.196 | -0.049 | 0.154 | - | -0.10 | P |
| $\chi^2=1642.68$ g.l.=3 p < 0.05 | | | | | | | |
| <i>Fouquieria diguetii</i> | | | | | | | |
| spring | 0.132 | 0.610 | -0.463 | -0.153 | + | -0.07 | P |
| summer | 0.219 | 0.156 | -0.125 | 0.133 | - | -0.38 | P |
| autumn | 0.241 | 0.117 | -0.045 | 0.194 | = | -0.58 | P |
| winter | 0.408 | 0.117 | 0.105 | 0.354 | - | -0.59 | P |
| $\chi^2=1245.18$ g.l.=3 p < 0.05 | | | | | | | |
| <i>Jatropha cuneata</i> | | | | | | | |
| spring | 0.128 | 0.131 | -0.106 | 0.100 | = | -0.71 | P |
| summer | 0.229 | 0.361 | -0.277 | 0.013 | + | -0.40 | P |
| autumn | 0.247 | 0.295 | -0.187 | 0.090 | = | -0.58 | P |
| winter | 0.397 | 0.213 | 0.055 | 0.312 | - | -0.68 | P |
| $\chi^2=4787.71$ g.l.=3 p < 0.05 | | | | | | | |
| <i>Larrea tridentata</i> | | | | | | | |
| spring | 0.084 | 0.478 | -0.529 | -0.259 | + | 0.81 | S |
| summer | 0.313 | 0.065 | 0.120 | 0.376 | - | -0.41 | P |
| autumn | 0.398 | 0.120 | 0.136 | 0.420 | - | -0.32 | P |
| winter | 0.205 | 0.337 | -0.281 | 0.016 | + | 0.68 | S |
| $\chi^2=268.82$ g.l.=3 p < 0.05 | | | | | | | |

climate in the latter study are similar to those in our study area. Investigations on the diet of sheep in the Rocky Mountains, in the northern part of the U. S. A., found similar results, where grasses and forbs dominate the preferred plant species eaten (Brown *et al.* 1977; Seegmiller and Ohmart 1981). This contrasts with our results, where only two grass species were present in the diet of the bighorn sheep in all seasons and in smaller proportion than shrubs.

The desert bighorn sheep eats an average of up to 110 plant species in arid zones during two or three years (Browning and Monson 1980). While in areas of northern United States and southern Canada, the Rocky Mountain sheep feeds on up to 200 plant species (Brown *et al.* 1977; Seegmiller and Ohmart 1981); in Arizona, 58 species (Krausman *et al.* 1989); in California, 32 species (Seegmiller and Ohmar (1981); and in Sonora, Mexico, 41 species (Tarango *et al.* (2002); the latter results are similar to those found in our study, with 34 to 39 plant species eaten per year.

Shrubs were the life forms with the highest frequency in the diet during the two years of the study. The reason for the preference for shrubs in this study partly lies in the fact that these are perennial plants and represent food items that are available throughout the year. In addition, wild

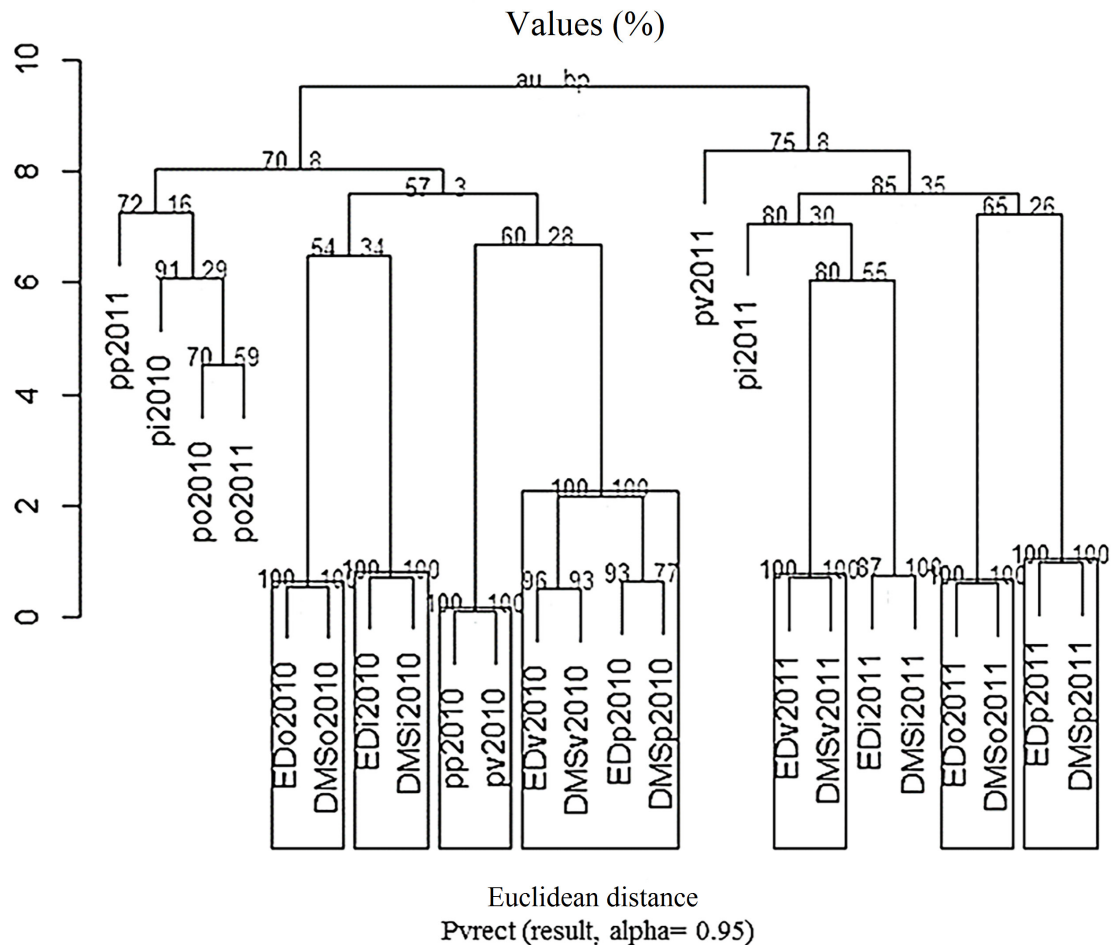


Figure 3. Cluster grouping analysis (dendrogram) showing seasonal similarity according to the values of in vitro digestibility of dry matter (IVDDM) and digestibility energy (DE) in each of the plant species consumed by sheep. Larger clusters stand out as rectangles with 95% significance levels.

ungulates consume more shrubs and trees in spring and summer because these life forms contain more digestible nutrients, which become available as buds start to grow ([Bolen and Robinson 2002](#); [McNaughton 1986](#)).

With regard to the seasonal diet, the summer 2011 showed the greatest contribution of species consumed ($n = 32$), coinciding with the study by [Brewer and Harverson \(2007\)](#) on sheep in the Texas desert. The authors state that the highest consumption occurs in the summer and remains until the end of the autumn under normal rainfall conditions.

In general during all seasons, a similar contribution of plant species was observed, with a slight variation between seasons, and plant diversity was relatively constant throughout the years, with 2.8 in 2010 and 3.3 in 2011. This contrasts with the findings reported by [Tarango et al. \(2002\)](#), where the mean diversity in the diet varied between 0.47 and 0.51, considered as a low value by the authors, that was attributed to the lack of rainfall during their study.

In the present study, low values were found in the consumption of plant species in autumn, and although the weather conditions were not particularly harsh (32 to 36 °C), plants began to dry up, becoming less palatable for sheep. However, the number of species consumed increased in winter, likely because weather improves significantly in this season (temperature decreases from 45 °C to 30 °C), representing better conditions for sheep. This situation induces sheep to move about for longer periods, hence consuming a higher number of plant species and seek individual species ([Brewer and Harverson 2007](#)).

Dietary Preferences. In our study, not all plant species were consumed in proportion to their availability, since we found differences between availability and consumption of plant species. In 2010, sheep fed on 17 species out of the 63 that were recorded. In 2011, the number of species consumed remained unchanged (17) out of 50 species available. These results may be due to the fact that the evaluation of the vegetation failed to include all species, given the great extension of the study area, and to the fact that during the collection of feces it was impossible to access some sites where sheep were observed due to the difficult terrain.

The differences in the diet of sheep are also attributable to the movements during the day, since animals cover a distance of up to 20 km in a single day (Cuninham and Ohmart 1986). During these movements, animals feed in different sites on a variety of plant species and life forms. In addition to the likely explanations just mentioned, sheep used the different types of food not necessarily according of their availability; this consumption pattern may also be associated with certain characteristics of the plants eaten, such as digestibility, variety of nutrient content, palatability and texture (Krausman *et al.* 1989).

Bailey (1980); Browning and Monson (1980); Krausman *et al.* (1989) pointed out that the adaptations of the desert sheep have enabled it to colonize and survive in sites with relatively scarce vegetation. This suggests that sheep has no preference for any particular type and feeds on whatever food types are available; for this reason, the bighorn sheep has been considered to be an opportunist. However, our analysis of food selection indicated that sheep do select at least three plant species each year of study, according to the two indices used (Bonferroni and Ivlev). These plant species have acceptable digestibility values, a likely explanation of their being preferred. The above is consistent with the results reported by Martinez (2010), who mentions that the selectivity of certain types of food by wild ungulates is related to the energy and nutritional requirements according to the physiological status of the animals.

In this study, it was found that sheep selected *Caesalpinia placida* and *Melochia tomentosa* during the autumn 2010 and winter 2011, but preferred *Larrea tridentata* in winter and spring 2011. These species show good-quality digestibility values, according to figures reported by Caddel and Allen (2000); Di Marco (2011); Schroeder (2012) and Minson (1990), who indicate that plant species of good forage quality for wild ruminants must have an IVDMD value of 50 %; alternatively, they consider that a high-quality forage have an IVDMD value of approximately 70 %; by contrast, forage types with IVDMD values below 50 are considered to be low-quality food.

Furthermore, the selection of those species may be due to that at least two of them (*C. placida* and *L. tridentata*) were found with the highest abundance, being dominant species in the area. On the other hand *Croton caboensis*, *Lysiloma candida* and *Viscainoa geniculata* were the species with the greatest contributions in terms of digestible energy in all seasons, with 3.1 to 3.3 Mcal/kg DM, and although these were not preferentially selected, were consumed in a proportion equal to their availability. This may be due to the fact that the bighorn mating season takes place in summer and autumn, leading to the first births in winter, which induces animals to feed on plant species with high digestibility values that provide energy during these periods.

In general, digestible energy was low relative to forage consumed by sheep in the Rocky Mountains in northern USA (2.12-2.80 Mcal/kg DM vs. 10.4-8.70 Mcal/kg DM, respectively; Shank 1982). On the other hand, the digestibility of forage consumed by sheep in California varied from 33.4 % to 38.7 % and 21.5 % to 75.3 % within a single year (Rominger *et al.* 1988; Rominger *et al.* 1988). The proportion of the grass *Aristida adencencionis* was higher (66.8 %) in the winter, while the shrub *Atriplex hymenelytra* reached levels of 69.9 % to 75.3 % in all seasons. These food types are of good quality for sheep, as they meet its daily energy requirement.

The digestible energy of the different plant species consumed by the white tail deer in Nuevo Leon is obtained throughout the different seasons of the year, with the lowest intake in the summer (1.99 Mcal/kg DM) and peak values in winter (2.15 Mcal/kg DM; Ramírez-Lozano 2004),

which are sufficient to fulfill the maintenance requirements of deers. In our study, the digestible energy levels recorded are consistent with those reported in study on deer, ranging from 1.61 to 2.45 Mcal/kg DM, which fulfill at least the energy requirements for the daily maintenance of the bighorn sheep throughout the year.

In this study, the bighorn sheep behaved as a specialist. Therefore, we rejected the hypothesis that sheep consume plant species opportunistically. This is due to the finding that sheep did not feed on the various plant species in proportion to their availability. It was noted that as the availability of forage with high digestibility and digestible energy decreases (mainly shrubs), the bighorn sheep incorporates other available species into its diet in spite of their lower IVDMD and DE levels.

The plant species selected as food items by sheep in its diet may vary in the different seasons, depending on their availability and abundance. The bighorn sheep can behave either as a specialists or as a generalist, and environmental conditions usually determine the availability and consumption of food types ([Martínez 2010](#)).

The studies on the diet of the bighorn sheep are valuable for the development of management plans for this species and its habitat, since it allows to understand the degree of utilization of the vegetation and whether it fulfills the requirements for the survival of the bighorn sheep and their populations.

Acknowledgments

Field information was obtained thanks to the support of projects CONABIO GN024 and CIBNOR PC0.24 directed by S. Alvarez Cárdenas. We wish to thank the Chief of the Ejido Federal de Aguas No. 2 and the company Roca Fosfórica Mexicana for facilitating access to El Junco. We also thank the technicians F. Cota, A. Cota and M. Acevedo for their assistance in data recording during field work, as well as the persons who reviewed the manuscript, P. Peña, R. Garcia and C. Cornejo. To the PhD degree in Biological and Health Sciences, Universidad Autónoma Metropolitana; M. J Ferrara, H. Gonzales and M. A. Castillo. To D. Dorantes, for assistance in the translation of the abstract into English. To two anonymous reviewers and R. Reyna for their valuable comments, which contributed to improve the quality of this work. This manuscript was translated by Maria Elena Sánchez Salazar with support of THERYA through a CONACYT grant.

Literature Cited

- ALCALA-GUZMAN, H. C., AND P. R. KRAUSMAN.** 2012. Diets of desert mule deer in altered habitats in the lower Sonoran Desert. *California Fish and Game* 98:81-103.
- ALLEN, V. G., C. BATELLO, E. J. BERRETTA, J. HODGSON, AND M. KOTHMANN.** 2011. An international terminology for grazing lands and grazing animals. *Grass and Forage Science* 66:2-28.
- ÁLVAREZ-CÁRDENAS, S., I. GUERRERO-CÁRDENAS, P. GALINA-TESSARO, AND S. GALLINA.** 2001. The variables of physical habitat selection by the desert bighorn sheep (*Ovis canadensis weemsi*) in the Sierra del Mechudo, Baja California Sur, Mexico. *Journal of Arid Environments* 49:357-374.
- ÁLVAREZ-CÁRDENAS, S., P. GALINA-TESSARO, S. DÍAZ-CASTRO, I. GUERRERO-CÁRDENAS, A. CASTELLANOS-VERA, AND E. MESA-ZAVALA.** 2009. Evaluación de elementos estructurales del hábitat del borrego cimarrón en la Sierra del Mechudo, Baja California Sur, México. *Tropical Conservation Science* 2:189-203.
- ANTHONY, R. G., AND N. S. SMITH.** 1974. Comparison of rumen and fecal analysis to describe deer diets. *Journal Wildlife Managements* 30: 305-311.
- BAILEY, J. A.** 1980. Desert bighorn, forage competition and zoogeography. *Wildlife Society Bulletin* 12:208-2016.
- BLEICH, C. B., R. T. BOWYER, J. DEBORAH, T. O. CLARK.** 1992. An analysis of forage used by mountain sheep in the eastern Mojave Desert, California. *Desert Bighorn Council Transactions* 36:41-47.

- BOLEN, E. G., AND W. L. ROBINSON.** 2002. Wildlife Ecology and Management. Edition: 5th. Prentice Hall Inc. Englewood Cliffs, U. S. A.
- BONHAM, CH. D.** 1989. Measurements of terrestrial vegetation. John Wiley and Sons. New York, U. S. A.
- BREWER, C. E., AND L. A. HARVERSON.** 2007. Diets of bighorn sheep in the Chihuahua desert. The Southwestern Naturalist 52:97-103.
- BROWN, R. W., D. D. SMITH, AND R. P. McQUIVEY.** 1977. Food habits of desert bighorn sheep in Nevada, 1956-1976. Desert Bighorn Council Transactions 21:13-16.
- BROWNING, B. M., AND G. MONSON.** 1980. Food. Pp.80-92, in The Desert Bighorn Sheep: its life, history, ecology, and management (Monson, G., and L. Sumner, eds.). University of Arizona Press. Tucson, U. S. A.
- BYERS, C. R., R. K. STEINHORST, AND P. R. KRAUSMAN.** 1984. Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. Journal of Wildlife Management 48:1050-1053.
- CADDEL, J., AND E. ALLEN.** 2000. Forage Quality interpretations. Division of Agriculture Sciences and Natural Resources. Oklahoma University. Stillwater, U. S. A.
- CUNNINGHAM, S., AND R. OHMART.** 1986. Aspects of the ecology of desert bighorn sheep in Carrizo Canyon California. Desert Bighorn Council Transactions 30:14-19.
- CUNNINGHAM, S. C.** 1989. Evaluation of bighorn sheep habitat. Pp. 135-160, in The desert bighorn sheep in Arizona (Lee, R. M., ed.). Arizona Game and Fish Department. Phoenix, U. S. A.
- DEYOUNG, W. R., E. C. HELLGREN, T. E. FULBRIGHT, W. F. ROBBINS JR., AND I. D. HUMPHREYS.** 2000. Modeling nutritional carrying capacity for translocated desert bighorn sheep in western Texas. Restoration Ecology 8:57-65.
- DI MARCO, O.** 2011. Estimación de la calidad de forrajes. Facultad de Ciencias Agrarias. Producir XXI 20: 24-30.
- GALLINA, S.** 2012. Técnicas para conocer la dieta. Pp. 217-234, in Manual de técnicas para el estudio de la fauna (Gallina-Tessaro, S., and C. López-González, eds.). Instituto de Ecología, A. C., Universidad Autónoma de Querétaro, INE-SEMARNAT. Ciudad de México, México.
- GARCÍA, E.** 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Instituto de Geología, UNAM. Ciudad de México, México.
- GEIST, V.** 1971. Mountain Sheep: A Study in Behavior and Evolution. The University of Chicago Press. Chicago, U. S. A.
- GUERRERO-CÁRDENAS, I., I. TOVAR-ZAMORA, AND S. ÁLVAREZ-CÁRDENAS.** 2003. Factores que afectan la distribución del borrego cimarrón *Ovis canadensis weemsi* en la Sierra del Mechudo, B. C. S., México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 74:83-98.
- HANSEN, C. G.** 1980. Habitat evaluation. Pp. 320-335 in the desert bighorn sheep (Monson, G., and G. Sumner, eds.). University Arizona Press. Tucson, U. S. A.
- JAKSIC, F. M.** 1989. Opportunist, selective and other often-confused terms in the predation literature. Revista Chilena de Historia Natural 62:7-8.
- JONES, P. D., K. B. STRICKLAND, S. DEMARAI, B. J. RUDE, S. L. EDWARDS, AND P. JAMES.** 2010. Soils and forage quality as predictor of White-tailed deer *Odocoileus virginianus* morphometrics. Wildlife Biology 16:430-439.
- JURGENS, M. H.** 2002. Animal feeding and nutrition. 9th edition. Kendall/Hunt Publishing. Dubuke, U. S. A.
- KRAUSMAN, P. R., B. D. LEOPOLD., R. F. SEEGMILLER, AND G. T. STEVEN.** 1989. Relationships between desert bighorn sheep and habitat in western Arizona. Wildlife Monographs 53:66.
- LACA, E. A., AND M. W. DEMMENT.** 1996. Foraging strategies of grazing animals. Pp. 137-158, in The ecology and management of grazing systems (Hodgson, J., and A. W. Illius, eds.). CAB International. Wallingford, United Kindom.
- MAGURRAN, A. E.** 1983. Diversidad ecológica y su medición. Ed. Vendra. Barcelona, España.
- MARCUM, C. L., AND D. LOFTSGAARDEN.** 1980. A nonmapping technique for studying habitat preferences. Journal of Wildlife Management 44:963-968.
- MARTÍNEZ, T.** 2010. Selección y estrategia alimentaria de los machos, hembras y jóvenes de cabra montés (*Capra pirenaica* Schinz, 1838) en el suroeste de España. Galemz 22: 483-515

- McNAUGHTON, S. J.** 1986. On plants and herbivores. *American Naturalist* 128:765-770.
- MINSON, D. J.** 1990. Forage in ruminant nutrition. Academic Press, Inc. New York, U. S. A.
- MORENO, C. E.** 2001. Métodos para determinar la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA. Zaragoza, España.
- MUELLER-DOMBOIS, D., AND H. ELLENBERG.** 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons. New York, U. S. A.
- NAGY, J. G., AND J. B. HAUFLE.** 1987. Nutrición de los animales silvestres. Pp. 135-149, in Manual de técnicas de gestión de vida silvestre (Rodríguez T., R., ed.). The Wild Life Society. Maryland, U. S. A.
- NAGY, K. A.** 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecological Monographs* 57:111-128.
- PEÑA, J. M., AND R. P. HABIB.** 1980. La técnica microhistológica. Un método para determinar la dieta la composición botánica de la dieta de herbívoros. Instituto Nacional de Investigaciones Pecuarias. Departamento de Manejo de Pastizales. Serie Técnico Científica 1:80.
- RAMÍREZ-LOZANO, R. G.** 2004. Nutrición del venado cola blanca. Publicaciones Universidad Autónoma de Nuevo León. San Nicolás de Los Garza, México.
- RAUTENSTRAUCH, K. R., AND P. R. KRAUSMAN.** 1989. Influence of water availability and rainfall on movements of desert mule deer. *Journal of Mammalogy* 70:197-201.
- ROMINGER, E. M., A. R. DALE, AND J. A. BAILEY.** 1988. Shrubs in the summer diet of rocky mountain bighorn sheep. *Journal of Wildlife Management* 52:47-50.
- SANCHEZ, D. R.** 1976. Analysis of stomach contents of bighorn sheep in Baja California. *Desert Bighorn Council Transactions* 20:21-22.
- SARH.** 1983. Baja California Sur. Carta Sinóptica. Escala 1: 50 000. Carta No. 2. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos.
- SCHROEDER, J. W.** 2012. Interpretating forages analysis. Department of Agriculture. North Dakota State University, U. S. A.
- SEEGMILLER, R. F., AND R. D. OHMART.** 1981. Ecological relationships of feral burros and desert bighorn sheep. *Wildlife Monographs* 78:58.
- SHANK, C. C.** 1982. Age-sex differences in the diets of wintering Rocky Mountain sheep. *Ecology* 63:627-633.
- SPARKS, D. R., AND J. C. MELECHEK.** 1968. Estimating percentage dry weight in diets using a microscopic technique. *Journal Range Management* 21:264-265.
- STRAUSS, R. E.** 1979. Reliability estimates for Ivlev's index, the forage ratio, and a proposed linear index of food selection. *Transactions of American Fisheries Society* 108:344-352.
- STUTH, J. W.** 1991. Foraging behavior. Pp. 65-83, in *Grazing management. An ecological perspective* (Heitschmidt R. K., and J. W. Stuth, eds.). Timber Press, Portland, U. S. A.
- SUZUKI, R.** 2014. Pvcust: Hierarchical Clustering with P-values via multiscale Bootstrap Resampling. R package version 1. 3-2. <http://CRAN.R-project.org/package=pvcust>.
- TARANGO, L. A., AND P. R. KRAUSMAN.** 1997. Desert bighorn sheep in Mexico. *Desert Bighorn Council Transactions* 41:17.
- TARANGO, L. A., P. R. KRAUSMAN, R. VALDEZ, AND R. M. KATINIG.** 2002. Research observation: Desert bighorn sheep diets in northwestern Sonora, Mexico. *Journal of Range Management* 55:530-534.
- VALDEZ, R., AND P. R. KRAUSMAN.** 1999. Description, distribution and abundance of mountain sheep in North America. The University of Arizona Press. Tucson, U. S. A.

Submitted: April 14, 2016

Reviewed: July 15, 2016

Accepted: August 30, 2016

Associated editor: Rafael Reyna

Traslape en patrones de actividad entre grandes felinos y sus principales presas en el norte de Quintana Roo, México

Overlap in activity patterns between big cats and their main prey in northern Quintana Roo, Mexico

Dulce María Ávila-Nájera¹, Cuahtémoc Chávez², Marco Antonio Lazcano-Barrero³, Germán David Mendoza¹ y Sergio Perez-Elizalde^{4*}

¹ Departamento de Producción Agrícola y Animal, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco. Calzada del Hueso 1100, Xochimilco, 04960. Ciudad de México, México. E-mail: dul.avna@gmail.com (DMAN)

² Departamento de Ciencias Ambientales, CBS Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Lerma. Hidalgo Pte. 46, Lerma 52006. Estado de México, México. E-mail: j.chavez@correo.ler.uam.mx (CC)

³ Reserva Ecológica El Edén A. C. Teocaltiche 207, SM 45, M4, L3, Fraccionamiento Villas del Sol, 77506. Cancún, Quintana Roo, México. E-mail: mlazcanobarrero@hotmail.com (MALB).

⁴ Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. Carretera México-Texcoco km 36.5, 56230. Montecillo, Estado de México, México. E-mail: pe.sergio1112@gmail.com (SPE).

* Corresponding author

Activity patterns have been explained as one of the axes that allow the niche segregation, which helps explain the coexistence of species, researchers have overlooked the relevance of these and their effects on the community dynamics. At northern Quintana Roo, Mexico, activity patterns of jaguar (*Panthera onca*), puma (*Puma concolor*) and 18 potential preys were evaluated by camera trapping in 2008, 2010 - 2012. The objectives were determining the overlap in circadian cycles between pumas, jaguars and potential prey to know if their activity patterns change over time. For the study only independent records of all species were considered, the overlap in activity patterns was evaluated using the coefficient of overlap (d). Bootstrap confidence intervals for coefficient of overlap were calculated at 95 % level based on 1,000 bootstrap replicates of the observed overlap coefficient. It is assumed that the activity data are generated by a circular distribution; thus activity patterns between pairs of species were compared by the nonparametric statistical test of Watson and Wheeler. Both predators were active throughout the day but are primarily nocturnal-twilight with estimated overlap coefficient of 0.87, their activity patterns changed over the years, factors like human activity and fair near to the reserve affect the activity, this factors modified the activity of both cats. Both cats had a temporal association with seven potential preys. The temporal segregation was given by the peaks of activity and spatial evasion. This study allows us understand temporal segregation strategies between felines and the factors that influencing changes in their activity patterns, although both cats have a high overlap in time. A detailed analysis shows that they modified their activity patterns through the years, this resulted after changes in the environment (human activity, fair near to the reserve, distribution and abundance prey), and this in turn causes a change in activity patterns of both felines evading each other.

Key words: felidae; overlap coefficient; potential prey; time.

La conformación de los patrones de actividad se ha considerado como uno de los factores que determinan la segregación de nicho y contribuye a explicar la coexistencia de las especies. No obstante, se ha subestimado la importancia de sus efectos en la dinámica de la comunidad. En el norte de Quintana Roo, México, se evaluaron los patrones de actividad del jaguar (*Panthera onca*), puma (*Puma concolor*) y 18 presas potenciales por medio de trampeo fotográfico en 2008, 2010-2012. Los objetivos del estudio fueron determinar la superposición de los ciclos circadianos entre pumas, jaguares y sus presas potenciales y saber si sus patrones de actividad cambian a través del tiempo. Se consideraron sólo los registros independientes de todas las especies, la superposición en los patrones de actividad se evaluó mediante el coeficiente de traslape (d). Se calcularon intervalos de confianza *bootstrap* para el coeficiente de traslape al 95 % con base en 1,000 repeticiones *bootstrap* del coeficiente de traslape observado. Se asume que los datos de actividad son generados por una distribución circular, de modo que los patrones de actividad entre pares de especies se compararon mediante la prueba estadística no paramétrica de Watson y Wheeler. Ambos depredadores estuvieron activos durante todo el día, principalmente nocturnos-crepusculares con una estimación del coeficiente de traslape de 0.87, sus patrones de actividad cambiaron a lo largo de los años, factores como la actividad humana e incendios forestales cerca de la reserva afectaron su actividad y la modificaron. Ambos felinos tuvieron una asociación temporal con siete presas potenciales. La segregación temporal fue dada por los picos de actividad y la evasión espacial. Este trabajo nos permite comprender las estrategias de segregación temporal entre felinos y los factores que influyen en los cambios en sus patrones de actividad. Aunque ambos gatos tienen una alto traslape en los patrones de actividad, un análisis detallado muestra que

estos los modifican a través de los años, como respuesta en cambios en el ambiente (la actividad humana, incendios forestales, distribución y abundancia de presas), y esto a su vez provoca un cambio en los patrones de actividad de ambos felinos como una estrategia de evasión.

© 2016 Asociación Mexicana de Mastozoología, www.mastozoologiamexicana.org

Introducción

Los mecanismos que permiten la coexistencia de las especies han sido entendidos a través del análisis de la segregación en el uso de los recursos y es un aspecto fundamental en el estudio de la ecología de comunidades. Los tres ejes que han sido descritos como fundamentales para explicar la segregación de nicho son comida, espacio y tiempo ([Schoener 1974](#); [Gordon 2000](#)), considerados factores mediadores de las interacciones ecológicas ([Kronfeld-Schor y Dayan 2003](#)). Generalmente la comida y el espacio han sido estudiados para explicar la coexistencia de especies, mientras que ha sido subestimada la relevancia que tienen los patrones de actividad y sus efectos sobre la dinámica de la comunidad ([Morgan 2004](#)).

Cada especie hace uso del tiempo de acuerdo a diferentes factores, como son patrones de alimentación ([Scognamillo et al. 2003](#)), temperatura ([Estrada 2008](#); [Hernández-Saint Martín et al. 2013](#)), disturbios naturales y perturbaciones humanas ([Van Dyke et al. 1986](#); [Paviolo et al. 2009](#)), depredadores, codepredadores ([Scognamillo et al. 2003](#)), presas ([Emmons 1987](#); [Karanth y Sunquist 2000](#); [Carrillo et al. 2009](#)) e inclusive algunos estudios han encontrado modificaciones en los patrones de actividad de algunas poblaciones de felinos de acuerdo a la disponibilidad de presas ([Sunquist y Sunquist 2002](#)).

En el caso de los grandes depredadores, la segregación de nicho se ha explicado como un uso diferencial de los recursos entre los que se encuentra una segregación temporal, sugerida como un medio para evitar la depredación entre gremios ([Fedriani et al. 2000](#)). Los felinos de gran tamaño, como es el caso del jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) cuya distribución es simpátrica ([Scognamillo et al. 2003](#)), se encuentran activos tanto de noche como de día y presentan un alto traslape en sus patrones de actividad ([Sunquist y Sunquist 2002](#); [Foster et al. 2013](#); [Hernández-Saint Martín et al. 2013](#)). Sin embargo, la diferencia parece radicar en los picos de actividad dentro de cada una de las categorías (diurno, nocturno y crepuscular) dentro del ciclo circadiano ([Hernández-Saint Martín et al. 2013](#)) o en la asociación con sus presas; no obstante, estos factores no son constantes a lo largo de su distribución ([Sunquist 1981](#); [Emmons 1987](#); [Foster et al. 2010](#)).

Considerando lo anterior, los objetivos del presente trabajo fueron estimar los patrones de actividad de jaguares, pumas y sus presas para determinar el grado de traslape en los patrones de actividad, y poder conocer si estos varían a lo largo de los años y definir si existe una relación temporal entre depredadores y sus presas.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio fue realizado en la Reserva Ecológica El Edén (REEE) y sus alrededores, en el municipio de Lázaro Cárdenas, Quinta Roo, al noreste de la Península de Yucatán, México (21° 36' 00" a 20° 34' 00" N y -87° 6' 00" a -87° 45' 00" W). La altitud se encuentra entre 5 y 10 m ([Lazcano-Barrero et al. 1992](#)). La Reserva abarca un total de 3,077 ha que pertenecen a la región biológica de Yalahau ([Gómez-Pompa et al. 2011](#)) que cuenta con cinco tipos de vegetación, de los que destacan por su extensión la selva mediana subcaducifolia y los acahuales y la zona forma parte de las selvas tropicales localizadas más al norte ([Navarro et al. 2007](#)).

Diseño de muestreo y selección de sitios. El estudio se realizó en cuatro periodos, de julio a septiembre del 2008, de octubre a diciembre del 2010, de mayo a julio del 2011 y de agosto a noviembre del 2012. Se empleó el método de trampeo fotográfico y se utilizaron cámaras de las marcas Cuddeback Expert, Capture, Capture IR, Moultrie y Wildview. Para la ubicación de éstas en el área de estudio, se siguió el diseño del CENJAGUAR ([Chávez et al. 2007](#)), el cual consiste en seleccionar dos o tres estaciones (sitios donde se colocan las cámaras) en una parcela de 9 km². Se establecieron al menos nueve de éstas, contiguas, y en cada una de las parcelas por lo menos una estación fue “doble” (es decir, en ella se montaron dos cámaras, una frente a la otra). En el 2008 se dispusieron 27 estaciones que estuvieron activas 65 días; en el 2010, 24 por 48 días; en el 2011, 22 por 82 días y en el 2012, 24 que funcionaron durante 72 días. Las estaciones fueron ubicadas en senderos, brechas corta fuego y caminos de terracería. Las estaciones fueron situadas a una distancia de 1.5 a 3 km una de otra. Las cámaras operaron las 24 horas y fueron revisadas cada 15 días.

Uso de información. En todos los análisis se utilizaron registros (eventos) independientes de cada especie, considerándose como tal a individuos: 1) en fotografías consecutivas de ejemplares de la misma especie plenamente identificables, 2) en fotografías con una separación de 3 horas en las que no fue posible identificar a cada animal de la misma especie y 3) en fotografías de múltiples individuos. Se consideraron los registros de ardilla (*Sciurus spp.*), armadillo (*Dasyopus novemcinctus*), cereque (*Dasyprocta punctata*), coatí (*Nasua narica*), coyote (*Canis latrans*), eira (*Eira barbara*), jaguar (*P. onca*), hocofaisán (*Crax rubra*), mapache (*Procyon lotor*), mono araña (*Ateles geoffroyi*); oso hormiguero (*Tamandua mexicana*), pavo ocelado (*Meleagris ocellata*), pecarí de collar (*Pecari tajacu*), puma (*P. concolor*), tepezcuintle (*Cuniculus paca*), tlacuache (*Didelphis spp.*), temazate (*Mazama temama*), venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), zorrillo bilineado (*Conepatus semistriatus*), zorrillo manchado (*Spilogale angustifrons*).

Patrones de actividad. Se clasificaron en tres categorías los patrones de actividad, nocturno (20:00 - 6:00), diurno (8:00 - 18:00) y crepuscular (6:00 - 8:00 y 18:00 - 20:00). Además, se consideraron periodos consecutivos de dos horas para conocer los picos de actividad. Las especies fueron clasificadas de acuerdo a su patrón de actividad, según el criterio de [Gómez et al. \(2005\)](#), en diurnas (< 15 % de las observaciones fueron en la noche), principalmente diurnas (15 % - 35 % de las observaciones fueron en la noche), nocturnas (> 85 % de las observaciones fueron en la noche) y principalmente nocturna (65 - 85 % de las observaciones fueron en la noche). Otras categorías consideradas son la catameral (individuos que se encuentran intermitentemente activos tanto de noche como de día) y la de los organismos crepusculares (que se encuentran activos en las primeras horas del amanecer como del atardecer).

Traslape en los patrones de actividad. Para evaluar el traslape en los patrones de actividad, y la variación a lo largo de los años así como la relación temporal entre depredadores y presas, se estimó el coeficiente de traslape (Δ), el cual varía de 0 (no traslape) a 1 (traslape completo) ([Ridout y Linkie 2009](#)). Definiendo el estimador del coeficiente de traslape como $d = \int_0^1 \min\{\hat{f}(t), \hat{g}(t)\} dt$, donde $\hat{f}(t)$ y $\hat{g}(t)$ son las estimaciones de las dos funciones de actividad en el tiempo t que se comparan. Se calcularon intervalos de confianza al 95 % para coeficiente de traslape través los percentiles 2.5 y 97.5 de 1,000 repeticiones de *bootstrap*. El análisis estadístico se realizó con la librería *overlap* del paquete estadístico R (versión 3.1.0).

Se asume que los datos de actividad son generados por una distribución de probabilidad circular; así, se compararon los patrones de actividad entre pares de especies a través de la prueba estadística no paramétrica de Watson y Wheeler ([Zar 1999](#)). El estadístico de prueba W sigue, asintóticamente, una distribución de χ^2 con dos grados de libertad y se utilizó un nivel de significancia $\alpha = 0.05$ para probar la hipótesis nula de igualdad en patrones de actividad. Se compararon los patrones de actividad entre pumas, jaguares y las especies con más de 10 registros y cuyo valor estimado del coeficiente de traslape fue mayor a 0.50.

Resultados

Los pumas y los jaguares se consideran catamerales ya que se encuentran activos tanto de noche como de día; sin embargo, el 74 % de los registros de pumas y 69 % de los registros del jaguar se encuentran en la categoría nocturna y crepuscular (Tabla 1, Figura 1). El 44 % de los registros del jaguar fueron nocturnos con picos de actividad entre 20:00 - 22:00 y 2:00 - 4:00 h. Dentro del patrón de actividad crepuscular (25 % de los registros) la mayoría se encuentran entre las 18:00 y 20:00 h. En el horario diurno se obtuvo el 31 % de los registros, de los cuales el menor número de estos se encuentran entre las 8:00 y las 14:00 h (Figura 1). La proporción de registros de jaguares por categoría de patrón de actividad cambió anualmente, las proporciones anuales observadas fueron: en el crepúsculo, 22 %, 23 %, 14 % y 37 %; en el patrón diurno, 43 %, 46 %, 0 % y 6 %; y en el patrón nocturno 35 %, 31 %, 86 % y 57 %.

Los pumas dentro de la REEE se mantienen activos durante todo el día. El 49 % de las observaciones fueron nocturnas con picos de actividad entre las 20:00 y 2:00 h. en el crepúsculo (25 % de los registros) el mayor número de ellas fueron por la tarde (6:00 - 8:00 h). El 31 % de los registros fueron diurnos de los cuales el menor número fueron entre las 10:00 y las 16:00 h (Figura 1). El porcentaje de registros de pumas por categoría varió a lo largo de los años. El patrón de actividad nocturno fue donde se obtuvieron el mayor número de registros durante los cuatro años (48.9 %, 31.2 %, 46.6 % 36.5 %), seguido por el diurno (23 %, 37.5 %, 26.6 % y 7.3 %), y por último el patrón crepuscular (27.6 %, 31.2 %, 26.6 % y 19.5 %).

El coeficiente de traslape entre jaguares y pumas fue de 0.87 cuando se consideran los registros de los cuatro años en conjunto; sin embargo, en el análisis anual, este patrón varió (Figura 1) ya que modifican sus patrones de actividad a lo largo de los años. Cuando se compararon los patrones de actividad de cada felino en años distintos, el coeficiente de traslape estimado (*d*) tomó valores entre 0.52 y 0.77 para el jaguar, con el menor coeficiente entre 2010 y 2011; mientras que para pumas varió de 0.72 a 0.78, con el menor valor obtenido entre los años 2011 y 2012 (Tabla 2).

De las 18 especies presas del jaguar y del puma consideradas en el análisis, se describe el patrón de actividad de solo siete de ellas (*Didelphis* spp, *D. novemcinctus*, *N. narica*, *M. ocellata*, *M. temama*, *O. virginianus* y *P. tajacu*) en el Tabla 1, ya que presentaron un traslape temporal superior a 0.5 (Tabla 3), de éstas, cinco se consideran diurnas y solamente *Didelphis* spp. y *D. novemcinctus* principalmente nocturnas. De las especies consideradas, la asociación más alta, de acuerdo al coeficiente de traslape, fue entre el jaguar y puma con el armadillo, ambas con un valor de $\Delta = 0.74$ (Tabla 3).

Tabla 1. Número de registros independientes, porcentaje de eventos por patrón de actividad y su clasificación para pumas (*Puma concolor*), jaguares (*Panthera onca*) y las especies asociadas cuyo valor del coeficiente de traslape (*d*) fue superior a 0.5 y con más de 10 registros independientes en la Reserva Ecológica el Edén, Quintana Roo, México.

| Especies | Número de registros | % de eventos independientes | | | Clasificación |
|-------------------------------|---------------------|-----------------------------|---------|---------------|-------------------------|
| | | Nocturnos | Diurnos | Crepusculares | |
| <i>Dasyopus novemcinctus</i> | 10 | 80.0 | 0 | 20.0 | Principalmente nocturna |
| <i>Didelphis</i> spp. | 24 | 84.0 | 8.0 | 8.0 | Principalmente nocturna |
| <i>Meleagris ocellata</i> | 221 | 4.0 | 70.0 | 26.0 | Diurna |
| <i>Mazama temama</i> | 15 | 20.0 | 47.0 | 33.0 | Diurna |
| <i>Nasua narica</i> | 77 | 6.0 | 77.0 | 17.0 | Diurna |
| <i>Puma concolor</i> | 134 | 49.0 | 31.0 | 25.0 | Catameral |
| <i>Panthera onca</i> | 142 | 44.0 | 31.0 | 25.0 | Catameral |
| <i>Odocoileus virginianus</i> | 48 | 8.5 | 79.0 | 12.5 | Diurna |
| <i>Pecari tajacu</i> | 40 | 7.0 | 75.5 | 17.5 | Diurna |

De acuerdo con la prueba de Watson y Wheeler, jaguares y pumas tienen estadísticamente el mismo patrón de actividad ($W = 2.83$, g. l. = 2, $P > 0.25$; Tabla 4). Entre jaguares y las siete presas consideradas, solamente con *D. novemcinctus* se observa que no hay diferencia estadísticamente significativa en sus patrones de actividad ($W = 3.75$, g. l. = 2, $P > 0.15$). En el caso de los pumas y las especies para las que el coeficiente de traslape es mayor a 0.5, solo existe evidencia significativa de igualdad en los patrones de actividad con dos de ellas, *D. novemcinctus* ($W = 3.02$, g. l. = 2, $P > 0.22$) y temazate ($W = 5.64$, g. l. = 2, $P > 0.06$; Tabla 4).

Discusión

Este estudio permitió evaluar los tres objetivos planteados. Se definieron los patrones de actividad de ambos depredadores y sus presas potenciales en un selva mediana del norte de Quintana Roo, así como, el grado de traslape. Además, por ser un estudio de mediano plazo se conocieron los cambios en sus patrones de actividad a lo largo del tiempo y se observaron los efectos que tienen las perturbaciones naturales en las poblaciones silvestres y su actividad.

La coexistencia entre grandes depredadores se ha estudiado principalmente en tres ejes, alimentación, espacio y tiempo. La segregación temporal es generalmente menos significativa que la segregación en los otros dos ejes para explicar la coexistencia. Esto es explicado por las restricciones propias del reloj biológico de cada especie y al costo de cambiar los patrones de actividad de un ciclo circadiano a otro (Kronfeld-Schor y Dayan 2003). Entre jaguares y pumas, a lo largo de su distribución, la segregación temporal como estrategia de evasión no ha sido plenamente identificada (Romero-Muñoz et al. 2010). Factores como la densidad, estacionalidad, tipo y densidad de presas juegan factores importantes que median dicha interacción entre ambos depredadores y su tolerancia en el traslape de los ciclos circadianos.

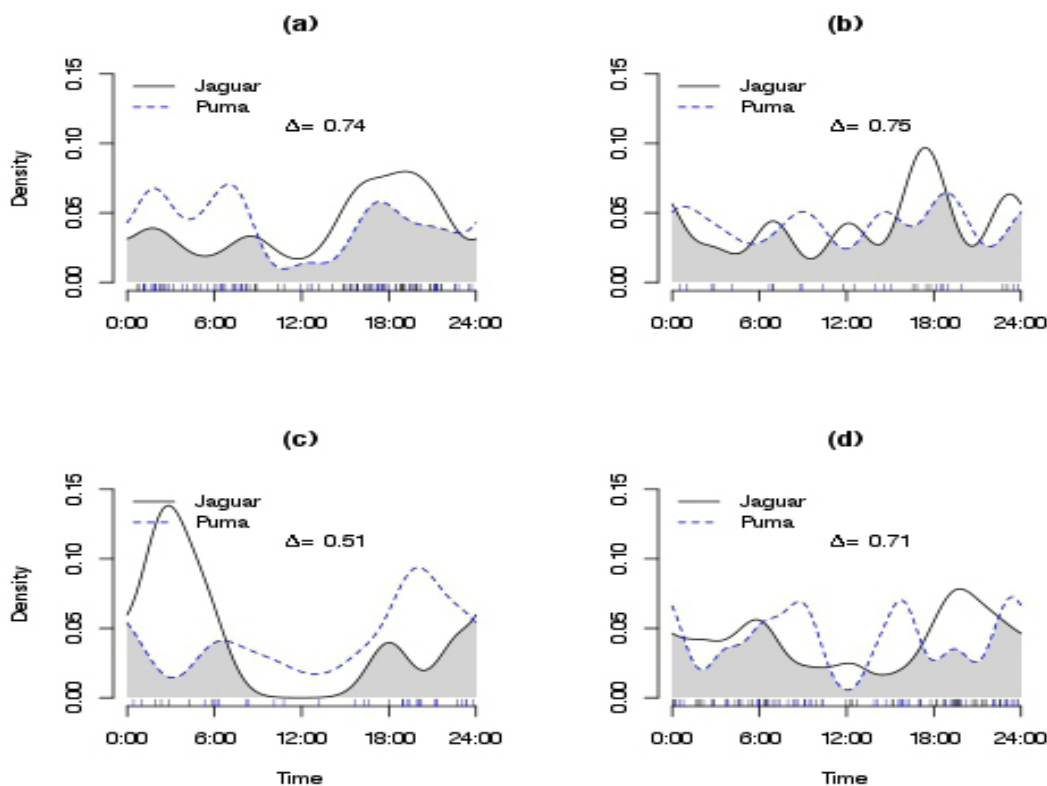


Figura 1. Horarios de actividad de jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) con coeficiente de traslape estimada por año de estudio en la Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo, México, durante 4 años de estudio: a) 2008, b) 2010, c) 2011, d) 2012.

Tabla 2. Coeficiente de traslape estimado (*d*) en los patrones de actividad del jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) entre pares de años (2008, 2010-2012) en la Reserva Ecológica el Edén.

| | Años | Índice de traslape (<i>d</i>) | Intervalo de confianza 95 % | |
|----------------------|-----------|---------------------------------|-----------------------------|------|
| <i>Panthera onca</i> | 2008-2010 | 0.77 | 0.61 | 0.90 |
| | 2010-2011 | 0.51 | 0.32 | 0.86 |
| | 2011-2012 | 0.62 | 0.41 | 0.88 |
| | 2008-2012 | 0.80 | 0.70 | 0.89 |
| <i>Puma concolor</i> | 2008-2010 | 0.78 | 0.66 | 0.91 |
| | 2010-2011 | 0.76 | 0.65 | 0.91 |
| | 2011-2012 | 0.71 | 0.55 | 0.85 |
| | 2008-2012 | 0.75 | 0.56 | 0.85 |

Los jaguares y pumas presentan actividad catameral dentro de la REEE, y aunque el traslape en sus patrones de actividad es alto ($d = 0.87$, $W = 2.83$, g. l. = 2, $P > 0.25$). La diferencia estriba en los picos de actividad dentro de cada categoría. Lo que se ha definido como un proceso de evasión de depredación entre gremios (Fedriani *et al.* 2000).

El porcentaje de registros por cada categoría (nocturno, diurno y crepuscular), así como el grado de traslape entre los depredadores y entre ellos y sus presas potenciales varía a lo largo de su distribución y a la temporalidad (Emmons 1987; Carrillo 2009; Harmsen *et al.* 2011; Scognamillo *et al.* 2003). Por ejemplo, en el centro de México los jaguares son más activos entre 0:00 y 6:00 y los pumas entre 4:00 - 6:00 y 18:00 - 22:00 h. En los bosques homogéneos del noroeste de México ambas especies presentan un alto traslape en sus patrones de actividad, ambas especies están activas principalmente entre 19:00 - 22:00 y 5:00 - 08:00 h, asociadas a arroyos secos donde se facilita el desplazamiento (Núñez *et al.* 2002).

En la REEE ambos depredadores son activos durante todo el día, lo que se ha asociado a tener una mayor posibilidad de encontrar diferentes tipos de presa y a un nicho trófico más amplio (Lima 2002). Sin embargo, el mayor número de registros se encuentran durante la noche similar a lo que ocurre en Llanos, Venezuela (Sunquist 1981; Emmons 1987; Scognamillo *et al.* 2003) y en algunos sitios de Bolivia (Lima 2002). Así mismo, presentan un decremento en su actividad en las horas de mayor temperatura 10:00 - 16:00. Esto ha sido relacionado a tres factores; en primer lugar a que la noche les proporciona ventajas de caza ya que pueden acercarse más a sus presas sin ser detectados (Hernández *et al.* 2008), en la noche sus presas son más detectables o vulnerables (Sunquist 1981; Emmons 1987); además, estas horas son más frescas ayudando a su desplazamiento y a un menor gasto energético a la hora de cazar (Hernández *et al.* 2008).

Las mayores diferencias en sus patrones de actividad en el área de estudio se observan en el crepúsculo donde pumas presentan un importante pico de actividad de 6:00 - 8:00 h y jaguares de 18:00 a 20:00 h similar a lo ocurrido en la Reserva de la Biosfera Abra-Tanchipa en San Luis Potosí México (Hernández-Saint Martín *et al.* 2013), y la Selva Maya en el Sur de Quintana Roo (Hernández 2008). Se ha definido que la actividad durante dichos periodos es importante para ambos depredadores ya que se asocia con la actividad de la mayor parte de las especies presa (Romero-Muñoz *et al.* 2010). El pico de actividad crepuscular de los pumas podría estar asociado a algunas de sus principales presas como *M. temama* o *M. ocellata*, además de la evasión entre gremios como se ve en las modificaciones en los patrones de actividad a lo largo del tiempo dentro de la Reserva.

Al igual que lo que ocurre en otras áreas de distribución tanto jaguares como pumas modifican sus patrones de actividad durante las diferentes temporadas del año, debido a las diferentes

adaptaciones; por ejemplo, hay evidencia que los pumas están mejor adaptados a zonas secas y jaguares a zonas húmedas y esto también se refleja en la densidad de ambos depredadores. Esto directamente puede influir en el traslape de los patrones de actividad (Romero-Muñoz et al. 2010); así, en los Llanos, Venezuela los jaguares se encuentran más activos durante el día en la época lluviosa y los pumas son más activos durante la noche tanto en época seca como en lluvias (Emmons 1987). Estas diferencias tan marcadas se encuentran asociadas a la actividad y abundancia de las presas en espacios determinados (Sunquist 1981; Emmons 1987; Romero-Muñoz et al. 2010; Scognamillo et al. 2003). En la REEE las diferencias se observan a través de los años y la temporada de lluvias. Por ejemplo, una modificación importante ocurrió en el 2011 donde se registró un incendio en las afueras de la Reserva en la parte norte afectando profundamente la actividad y distribución de los animales. En este año el jaguar fue notoriamente más activo durante la noche con un picos de actividad entre las 0:00 - 6:00 h y el puma durante las horas diurnas y las primeras horas nocturnas 20:00 - 0:00 h. Ésta modificación en sus patrones de actividad nos indican la poca tolerancia de los jaguares a las perturbaciones mientras que pumas son más tolerantes a ellas y cambian sus patrones de actividad para evadir al jaguar.

El traslape en los patrones de actividad de acuerdo al coeficiente de traslape varía entre depredadores y sus presas, ambas especies de félidos presentan un alto traslape en los patrones de actividad con las especies más importantes en su dieta (*D. novemcinctus*, *Didelphis* spp, *N. narica*, *M. ocellata*, *M. temama*, *O. virginianus* y *T. tajacu*; datos obtenidos de cámaras trampa y análisis de dieta) y con las cuales mantienen una asociación espacial (datos obtenidos de

Tabla 3. Coeficiente de traslape (d) en el patrón de actividad del jaguar (*Panthera onca*), puma (*Puma concolor*) y presas potenciales en la Reserva Ecológica el Edén durante cuatro años (2008, 2010-2012).

| | Especie | Índice de traslape (Δ) | Intervalo de confianza 95% | |
|----------------------|-------------------------------|---------------------------------|----------------------------|------|
| <i>Panthera onca</i> | <i>Dasybus novemcinctus</i> | 0.74 | 0.59 | 0.92 |
| | <i>Didelphis</i> spp. | 0.63 | 0.44 | 0.75 |
| | <i>Crax rubra</i> | 0.51 | 0.21 | 0.62 |
| | <i>Nasua narica</i> | 0.57 | 0.44 | 0.64 |
| | <i>Mazama temama</i> | 0.60 | 0.43 | 0.80 |
| | <i>Meleagris ocellata</i> | 0.52 | 0.42 | 0.59 |
| | <i>Odocoileus virginianus</i> | 0.52 | 0.37 | 0.60 |
| | <i>Puma concolor</i> | 0.87 | 0.78 | 0.93 |
| | <i>Pecari tajacu</i> | 0.46 | 0.30 | 0.55 |
| <i>Puma concolor</i> | <i>Dasybus novemcinctus</i> | 0.74 | 0.59 | 0.91 |
| | <i>Didelphis</i> spp. | 0.64 | 0.44 | 0.76 |
| | <i>Crax rubra</i> | 0.58 | 0.46 | 0.68 |
| | <i>Nasua narica</i> | 0.60 | 0.48 | 0.69 |
| | <i>Meleagris ocellata</i> | 0.56 | 0.45 | 0.62 |
| | <i>Mazama temama</i> | 0.67 | 0.53 | 0.84 |
| | <i>Odocoileus virginianus</i> | 0.57 | 0.42 | 0.67 |
| | <i>Panthera onca</i> | 0.87 | 0.79 | 0.93 |
| | <i>Pecari tajacu</i> | 0.52 | 0.52 | 0.65 |

Tabla 4. Traslape en los patrones de actividad entre jaguares y pumas y siete presas potenciales en la Reserva Ecológica el Edén, durante cuatro años de estudio (2008, 2010-2012). Prueba estadística no paramétrica de Watson y Wheeler (Zar 1999) para datos circulares.

| Especie | Jaguar | | Puma | |
|-------------------------------|--------|------|-------|------|
| | W | P | W | P |
| <i>Puma concolor</i> | 2.84 | 0.24 | | |
| <i>Dasyus novemcinctus</i> | 3.76 | 0.15 | 3.03 | 0.22 |
| <i>Didelphis spp.</i> | 15.04 | 0.00 | 13.57 | 0.00 |
| <i>Meleagris ocellata</i> | 93.34 | 0.00 | 75.04 | 0.00 |
| <i>Mazama temama</i> | 9.23 | 0.01 | 5.65 | 0.06 |
| <i>Nasua narica</i> | 54.31 | 0.00 | 46.42 | 0.00 |
| <i>Odocoileus virginianus</i> | 42.82 | 0.00 | 38.25 | 0.00 |
| <i>Pecari tajacu</i> | 41.18 | 0.00 | 37.40 | 0.00 |

cámaras trampa). Sin embargo, de acuerdo con la prueba de Watson y Wheeler son significativas las diferencias en los patrones de actividad, con excepción de armadillo con jaguar y armadillo y temazate con puma. Se ha sugerido que cuando ambos depredador y presa se encuentran activos es cuando ocurre la caza (Lima 2002; Romero-Muñoz et al. 2010). No obstante, se sabe que los depredadores también cazan de manera oportunista (Emmons 1987). Por otro lado, existe la posibilidad de que los felinos casen cuando la presa no esté activa o cuando los animales se encuentran activos en diferentes horarios (Romero-Muñoz et al. 2010). Algunos estudios inclusive sugieren que ambos depredadores no rigen sus patrones de actividad de acuerdo al de sus presas potenciales y presentan variaciones más notorias en sus ciclos circadianos (Romero-Muñoz et al. 2010; Hernández-Saint Martín et al. 2013) lo cual ocurre en la REEE.

Agradecimientos

A la Reserva Ecológica el Edén, el centro de Investigaciones del Trópico de la Universidad Veracruzana y a K. Cabrero por el apoyo en la realización de la investigación, E. J. Torres, J. Castillo, A. Pacheco, B. Hollingsworth, al personal de la Reserva, a los voluntarios de *Global Vision Internacional* por su apoyo en la logística y trabajo de campo. A CONACyT por la beca 211454 y al Financiamiento del Proyecto Promep 54310009 (UAM-PTC-333).

Literatura Citada

- CARRILLO, E., T. K. FULLER, AND J. SAENZ. 2009. Jaguar (*Panthera onca*) hunting activity: effects of prey distribution and availability. *Journal of Tropical Ecology* 25: 563–567.
- CHÁVEZ, C., H. ZARZA, G. CEBALLOS, AND M. AMÍN. 2007. Ecología poblacional del jaguar y sus implicaciones para la conservación en la Península de Yucatán, Análisis de viabilidad de poblaciones y hábitat del jaguar en México. Pp. 101- 110, in *Conservación y Manejo del Jaguar en México estudios de caso y Perspectivas* (Ceballos, G., C. Chávez, R. List, and H. Zarza, eds.). México, Alianza WWF/telcel, CONABIO, CONANP, EcoCiencias S. C. Ciudad de México, México.
- EMMONS, L. H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20:271-283.
- ESTRADA, G. 2008. Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) en la selva Maya, Centroamerica. *Revista Mexicana de Mastozoología* 12:113-130.
- FEDRIANI, J. M., T. K. FULLER, R. M. SAUVAJOT, AND E. C. YORK. 2000. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecología* 125:258-270.

- FOSTER, R., B. HARMSEM, AND P. DONCASTER.** 2010. Habitat use by sympatric jaguar and puma across a gradient of human disturbance in Belize. *Biotropica* 42:724-731.
- FOSTER, V., P. SARMENTO, R. SOLLMANN, N. TORRES, A. JÁCOMO, N. NEGROES, C. FONSECA, AND L. SILVEIRA.** 2013. Jaguar and puma activity patterns and predator-prey interaction in four Brazilian Biomes. *Biotropica* 45:373-379.
- GÓMEZ, H., R. B. WALACE, G. AYALA, AND R. TEJADA.** 2005. Dry season activity periods of some Amazonian mammals. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40:91-95.
- GÓMEZ-POMPA, A., M. A. LAZCANO BARRERO, A. GÓMEZ-BARRERO, AND C. MACSWINEY.** 2011. La Reserva Ecológica El Edén: Proyecto de Conservación Privada. Pp.92-93 in *Patrimonio Natural de México: Cien Casos de Éxito* (Carabias, J., J. Sarukhán, J. de la Maza, and C. Galindo, eds.). CONABIO. Ciudad de México, México.
- GORDON, C.** 2000. The coexistence of species. *Revista Chilena de Historia Natura* 73:175-198.
- HARMSSEN, B., R. FOSTER, S. SILVER, L. OSTRO, AND P. DONCASTER.** 2011. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology*. 76:320-324.
- HERNÁNDEZ, C.** 2008. Dieta, Uso de Hábitat y patrones de actividad del Puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) en la Selva Maya, Centro América. *Revista Mexicana de Mastozoología* 12:113-130.
- HERNÁNDEZ-SAINT MARTIN, A., O. ROSAS-ROSAS, J. PALACIOS-NÚÑEZ, L. TARANGO-ÁRAMBULA, F. CLEMENTE-SÁNCHEZ, AND A. HOOGESTEIJN.** 2013. Activity patterns of jaguar, puma and their potential prey in San Luis Potosi, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 29:520-533.
- KARANTH, K. U., AND M. E. SUNQUIST.** 2000. Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole, India. *Journal of Zoology* 250:255-265.
- KRONFELD-SCHOR, N., AND T. DAYAN.** 2003. Partitioning of time an ecological resources. *Annual Review of Ecology Evolution Systematics* 34:153-81.
- LAZCANO-BARRERO, M. A., J. MARCH, H. NÚÑEZ, E. RUELAS, A. MUÑOZ-ALONSO, AND R. MARTÍNEZ.** 1992. Inventario faunístico de la Reserva El Edén, Quintana Roo: Una prospección. ECOSFERA A. C. Tuxtla Gutierrez, México.
- LIMA, S. L.** 2002. Putting predators back into behavioral predator-prey interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 17:70-75.
- MORGAN, E.** 2004. Ecological significance of biological clocks. *Biological Rhythm Research* 35:3-12.
- NAVARRO, C. J., J. F. RAMOLINA, AND J. J. PÉREZ.** 2007. El jaguar en Yum Balam y el Norte de Quintana Roo. Pp.123-132, in *Conservación y manejo del jaguar en México: estudio de caso y perspectivas* (Ceballos, G., C. Chávez, R. List, and H. Zarza, eds.). CONABIO-Alianza WWF- Telcel- Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- NÚÑEZ R., B. MILLER, AND F. LINDSEY.** 2002. Ecología del jaguar en la reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. Pp. 107-126, in *Conservación y manejo del jaguar en México: estudio de caso y perspectivas* (Ceballos, G., C. Chávez, R. List, and H. Zarza eds.). CONABIO-Alianza WWF-Telcel- Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- PAVILO, A., Y. DI BLANCO, C. DE ANGELO, AND M. DI BITETTI.** 2009. Protection affects the abundance and activity patterns of puma in the Atlantic forest. *Journal of Mammalogy* 90:963-964.
- RIDOUT, M. S., AND M. LINKIE.** 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural Biological Environmental Statistics* 14:322-337.
- ROMERO-MUÑOZ, A., L. MAFFEI., E. CUÉLLAS, AND A. NOSS.** 2010. Temporal separation between jaguar and puma in the dry forests of southern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 26:303-311.
- SCHOENER, T. W.** 1974. Resources Partitioning in Ecological Communities. *Science* 185:27-39.
- SCOGNAMILLO, D., E. I. MAXIT, M. SUNQUIST, AND J. POLISAR.** 2003. Coexistence of Jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuela Llanos. *Journal of Zoology* 259:269-279.
- SUNQUIT, M. E.** 1981. The social organization of tigers (*Panthera tigris*) in Royal Chitawan National Park, Nepal. *Smithsonian Contributions of Zoology* 339:1-98.
- SUNQUIST, M. E., AND F. SUNQUIST.** 2002. *Wild cats of the world*. University of Chicago Press. Chicago, U. S. A.

- VAN DYKE F. G., R. H. BROCKE, H. G. SHAW, B. B. ACKERMAN, T. P. HEMKER, AND F. G. LINDZEY.** 1986. Reactions of mountain lions to logging and human activity. *Journal of Wildlife Management* 50:95–102.
- ZAR, J. H.** 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. New Jersey, U. S. A.

Submitted: February 11, 2016

Reviewed: July 17, 2016

Accepted: September 15, 2016

Associated editor: Jesús Maldonado

Una nueva especie de ratón campestre, género *Akodon* Meyen, 1833 (Rodentia, Sigmodontinae), de las Yungas centrales del Perú

A new species of grass mouse, genus *Akodon* Meyen, 1833 (Rodentia, Sigmodontinae), from the central Peruvian Yungas

Carlos F. Jiménez^{1*} and Víctor Pacheco^{1,2}

¹ Departamento de Mastozoología, Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Av. Arenales 1256, Jesús María, Lima, Perú. Apartado 140434, Lima 14, Perú. E-mail: cfja_80@yahoo.com (CJA)

² Instituto de Ciencias Biológicas "Antonio Raimondi", Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Av. Venezuela s/n, cuadra 34, Cercado, Lima 11, Perú. Apartado 110058. Lima, Perú.

* Corresponding author

The genus *Akodon* is one of the most abundant and species-rich genus of Neotropical mammals. Its species-level taxonomy has been changing actively since its establishment. Currently, the genus is divided into five groups of species: *aerosus*, *boliviensis*, *cursor*, *dolores*, and *varius*. Most taxonomic studies of the genus *Akodon* have focused on *boliviensis*, *varius*, and *cursor*. Taxa from the *aerosus* group, including *A. orophilus*, remain largely unknown and poorly studied, even when several authors indicate that most species could constitute species complexes. Here we review populations currently assigned to *A. orophilus*; our results allowed the description of a new species of *Akodon*. We carried out a complete and thorough revision of species of the *Akodon aerosus* group from the central Peruvian montane forests. We included external and craniodental characters and morphometric data for our analyses. Multivariate statistics and morphological characterizations were performed in order to find differences between species. A new species of *Akodon* from Peru is described based on combined analyses of cranial morphology and morphometric data. This new species was compared with other taxa from the *aerosus* species group, it is easily distinguishable from congeners by a unique combination of pelage coloration, body size, and cranial morphology. This new species is most likely endemic to montane forests from Huánuco, and its discovery contributes to uncover the real diversity of Peruvian rodents, adding up to nine species of *Akodon* from montane cloud forests. Moreover, it supports the previous hypothesis that montane rodent species are complex species; therefore, further research is necessary.

Keywords: *Akodon aerosus* group; *Akodon orophilus*; Huánuco; montane cloud forest; Peru; taxonomy.

El género *Akodon* es uno de los roedores sigmodontinos más abundantes y diversos del neotrópico. Su taxonomía y sistemática ha ido cambiando desde su conformación. Actualmente, el género está dividido en cinco grupos de especies: *aerosus*, *boliviensis*, *cursor*, *dolores* y *varius*. La mayoría de los estudios realizados se han centrado en especies del grupo *boliviensis*, *varius* y *cursor* mientras taxa del grupo *aerosus*, incluyendo a *A. orophilus*, permanecen pobremente estudiados; a pesar que varios autores indicaron que la mayoría de ellos podrían representar complejo de especies. En el presente estudio, nosotros revisamos poblaciones asignadas a *A. orophilus* del departamento de Huánuco, cuyos resultados nos permite describir una nueva especie. Se realizó una revisión completa y exhaustiva de las especies del grupo *Akodon aerosus* que ocurren en los bosques montanos del centro del Perú, así como comparaciones con otras especies que habitan estos bosques. Se incluyeron los caracteres externos y craneales y datos morfométricos en nuestros análisis. Estadísticas multivariantes y caracterizaciones morfológicas se realizaron con el fin de encontrar las diferencias entre las especies. Una nueva especie de *Akodon* de Perú se describe basándonos en un análisis combinado de datos morfológicos y morfométricos externos y craneodentales. Esta nueva especie es fácilmente distinguible de las otras especies del grupo *aerosus* por una combinación única de coloración del pelaje, tamaño corporal, morfología craneal y caracteres externos. La nueva especie es probablemente endémica a los bosques montanos de Huánuco y su descubrimiento ayuda a revelar la verdadera diversidad de los roedores peruanos en este tipo de región y eleva a nueve las especies de *Akodon* presentes en bosques montanos. Además, se apoya la hipótesis previa que indica que las especies montanas representan complejos de especies; por lo que son necesarias más investigaciones sobre ellas.

Introduction

The genus *Akodon* Meyen, 1833, contains ca. 39 extant species and is one of the most diverse South American genus of rodents. The taxonomy of *Akodon* has been actively changing since it was first established. For instance, the species *A. philipmyersi*, *A. polopi*, and *A. josemariarguedasi* have been recently described ([Pardiñas et al. 2005](#); [Jayat et al. 2010](#); [Jiménez et al. 2013](#)); *A. aliquantulus*, *A. oenos*, and *A. viridescens* were recently synonymized ([Jayat et al. 2010](#); [Pardiñas et al. 2011](#); [D'Elía et al. 2011](#)); finally, other forms like *A. caenosus* were elevated to full species ([Jayat et al. 2010](#)). In addition, two species: *A. latebricola* and *A. bogotensis*, were removed from *Akodon* and allocated to the new genus *Neomicroxus* ([Alvarado-Serrano and D'Elía 2013](#)). Still, other species, like *A. azarae*, *A. budini*, *A. pervalens*, *A. siberiae*, and *A. mimus*, have unclear phylogenetic relationships, suggesting that the radiation of *Akodon* is currently neither fully resolved nor understood.

Previous studies have suggested a monophyletic *Akodon* divided into five main groups of species: *aerosus*, *boliviensis*, *cursor*, *varius*, and *dolores* ([Smith and Patton 2007](#); [Jayat et al. 2010](#); [Coyner et al. 2013](#)), the first two of which occur in Peru. The *Akodon aerosus* clade was first recovered by [Patton and Smith \(1992\)](#) and includes the species *A. aerosus*, *A. mimus*, *A. mollis*, *A. orophilus*, and *A. torques*, all of which are distributed in Peru. Later, this species group was expanded by [Smith and Patton \(2007\)](#) with four additional species (*A. cf. budini*, *A. affinis*, *A. albiventer*, and *A. siberiae*). Both studies supported the monophyly of the group; however, a recent study by [Coyner et al. \(2013\)](#) suggested that this group is paraphyletic and includes members of the *cursor* group. This group is minimally composed of *A. aerosus*, *A. albiventer*, *A. affinis*, *A. mollis*, *A. orophilus*, *A. surdus*, and *A. torques* ([Pardiñas et al. 2015](#)). Meanwhile, studies of the *aerosus* group at the species level are scarce, and issues such as variable chromosome numbers (see [Patton and Smith 1992](#); [Smith and Patton 2007](#)), the taxonomic complexity of some species (e. g., *A. aerosus* [Patton and Smith 1992](#)), and the highly divergent mitochondrial DNA between species (see [Patton and Smith 1992](#); [Smith and Patton 1991](#); [1993](#); [2007](#)) add uncertainty to the taxonomy of the group.

[Patton and Smith \(1992\)](#) and [Smith and Patton \(1993, 2007\)](#), based on a phylogenetic analysis of cytochrome *b* sequences, suggested that *A. orophilus* encompasses more than one species. They reported sequence divergence values between 5 and 10 % between samples from Unchog (Huánuco), Puerta del Monte (San Martín), Leymebamba (Amazonas), and Palca (Junín). Later, [Pacheco et al. \(2012\)](#) described the karyotype of *A. orophilus* based on specimens from Huánuco ($2n = 22$). Later, [Jiménez et al. \(2013\)](#) assigned that karyomorph to a new entity, *A. josemariarguedasi*, assigning the diploid complement $2n = 26$ to *A. orophilus* s. s. from Amazonas. As such, [Jiménez et al. \(2013\)](#) corroborated that *A. orophilus* s. l. is a species group. These authors restricted the distribution of *A. orophilus* to the eastern Andean slopes in Amazonas and northern San Martín departments, while *A. josemariarguedasi* was restricted to the south of the Río Huallaga in Huánuco and Junín departments. More recently, [Coyner et al. \(2013\)](#) proposed the recognition of *A. orientalis* as a distinct species from *A. orophilus* based on some morphological differences and molecular data; however, [Pardiñas et al. \(2015\)](#) retained it as subspecies following previous authors.

In 2001 and 2002, the junior author (VP) led two expeditions to the montane forests of Cordillera de Carpish (Huánuco), and collected *A. orophilus* among other species. We review these specimens and found them different from *A. orophilus* s. s., and other species of *Akodon*. Herein, we describe these species as belonging to a new species of *Akodon* based on an assessment of craniodental and external morphological traits and analysis of morphometric data. We compare this new species with other members of the *A. aerosus* species group based on their close phylogenetic relationships established in previous molecular studies ([Smith and Patton 2007](#); [Jayat et al. 2010](#); [Coyner et al. 2013](#)) and summarized by [Pardiñas et al. \(2015\)](#). Finally, we also highlight the need to protect the Cordillera de Carpish given its high species diversity and endemism ([Parker and O'Neil 1976](#); [Young and Leon 1999](#); [Beltrán and Salinas 2010](#)).

Material and Methods

A total of 44 specimens allocated to *Akodon orophilus* and collected in Huánuco department were examined in this study (Appendix). These specimens are housed in the collection of the Departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru (MUSM). Morphological descriptions and comparisons were based on qualitative external and cranial characters using the terminology of [Voss \(1988\)](#), [Myers et al. \(1990\)](#), [Pacheco \(2003\)](#), and [Jiménez et al. \(2013\)](#); molar cusps and enamel fold terminology follows [Reig \(1977\)](#); capitalized color nomenclature follows [Smithe \(1975\)](#). Age classes were estimated following the criteria of [Myers \(1989\)](#). Comparative measurements were taken from [Jiménez et al. \(2013\)](#) and [Myers and Patton \(1989\)](#).

In addition, we examined specimens of *A. aerosus*, *A. josemariarguedasi*, *A. orophilus s. l.*, *A. torques*, and *A. surdus* (Appendix) for morphological comparisons; these species were chosen for their geographic distribution in eastern montane cloud forest and close phylogenetic relationships (see [Smith and Patton 2007](#); [Jayat et al. 2010](#); [Coyner et al. 2013](#), [Pardiñas et al. 2015](#)). Also included in the comparisons were other species that inhabit cloud forests, such as *A. kofordi*, *A. fumeus*, *A. budini*, and *A. siberiae*; comparisons with these species were based on the descriptions provided by [Myers and Patton \(1989\)](#) and [Pardiñas et al. \(2015\)](#).

For the morphometric characterization, 19 cranial dimensions for 61 specimens of *Akodon* were recorded to the nearest millimeter using digital calipers, following [Luna and Pacheco \(2002\)](#) and [Jiménez et al. \(2013\)](#). These 19 measurements and their abbreviations include: greatest skull length (GSL), condyloincisive length (CIL), condylomolar length (CML), length of orbital fossa (LOF), length of nasals (LN), diastema length (DL), length of incisive foramina (LIF), length of maxillary tooththrow (LM), breadth of incisive foramina (BIF), breadth of rostrum (BR), breadth of palatal bridge (BPB), breadth of first upper molar (BM1), breadth of nasals (BN), least interorbital breadth (LIB), zygomatic breadth (ZB), braincase breadth (BB), breadth of zygomatic plate (BZP), depth of incisor (DI), and height of braincase (HBC). For the multivariate analyses, we used only adult specimens of age classes 4 and 5 and after rejecting the hypothesis of sexual dimorphism by a *t*-test analysis, pooled specimens of both sexes. All 19 measurements were transformed to their natural logarithm to perform a Principal Component Analysis (PCA) on a correlation matrix, in order to assess morphometric variation. A discriminant function analysis (DA) was also carried out to examine the level of discrimination between samples. These analyses and the univariate descriptive analysis for all measurements were conducted with the program SPSS 13.0 for Windows.

Results

Morphometric analyses. The first three principal components of the PCA explained 60.85% of the total variation in the PCA. Loadings of the variables analyzed along components 1, 2, and 3 are shown in Table 1. All variables showed a positive loading on the first axis (except DI), thus indicating a general variation in size where CML, ZB, GSL, CIL, and BR had relatively large loadings. Meanwhile, LIF, DI, and DL (positives) on the second axis, and BZP (negative) on the third, had relatively large loadings. Individual scores for the components (PC1 and PC2) are plotted in Figure 1. Three main groups of specimens can be identified in the scatterplot of PC1 and PC2, one formed by *A. orophilus s. s.* from Amazonas and San Martín departments, *A. josemariarguedasi* and specimens collected in the Cordillera de Carpish (Huánuco department). Specimens of *A. orophilus s. s.* overlap marginally with specimens from the Cordillera de Carpish currently assigned to *A. orophilus*; meanwhile *A. josemariarguedasi* separates completely from *A. orophilus s. s.* and specimens collected at the Cordillera de Carpish currently assigned to *A. orophilus*, confirming the difference in size among these populations (Figure 1). A discriminant function analysis revealed

a significant variation among these three groups (Wilk's lambda = 0.027; $p < 0.000$) and showed a clear separation among them (Figure 1). The first discriminant function accounted for 68.4% of the variance. The most influential variables for the first and second function were BR and BN, respectively. Percentages of misidentifications were low, only one individual from the Cordillera de Carpish (Huánuco department) and *A. orophilus s. s.* were mistakenly identified, while 100% were correctly classified as *A. josemariarguedasi*. These results indicate that the specimens collected in the Cordillera de Carpish, currently assigned to *A. orophilus*, are morphometrically distinct from typical *A. orophilus* and *A. josemariarguedasi*. The mean standard deviation and range of external and cranial measurements of the specimens examined are shown in Table 2. In addition, specimens from Carpish have some morphological peculiarities, such as dark dorsal coloration, narrow parapterygoid fossa, with straight outward edges, long incisive foramina that nonetheless only reaches the protoflexus of M1, and smaller entoconid-hypoconid cusp pair of m1, which differentiates them from *A. orophilus s. s.* and *A. josemariarguedasi*.

Table 1. Loadings of the first three components of a Principal Component Analysis of 19 measurements of *Akodon orophilus s. s.* ($n = 18$), *Akodon josemariarguedasi* ($n = 21$), and *Akodon kotosh* sp. nov. ($n = 22$) of tooth-wear classes 4 and 5. Measurements are defined in Material and Methods.

| Character | Principal Component | | |
|---------------|---------------------|-------|-------|
| | 1 | 2 | 3 |
| CML | 0.87 | 0.08 | -0.01 |
| ZB | 0.81 | -0.08 | -0.02 |
| GSL | 0.80 | 0.31 | -0.19 |
| CIL | 0.76 | 0.48 | -0.03 |
| BR | 0.73 | -0.34 | 0.00 |
| LIB | 0.70 | -0.18 | 0.34 |
| LM | 0.68 | -0.23 | 0.23 |
| BIF | 0.66 | -0.13 | 0.15 |
| BN | 0.65 | 0.17 | 0.30 |
| BB | 0.63 | -0.45 | -0.17 |
| LOF | 0.58 | 0.37 | 0.25 |
| HBC | 0.52 | -0.52 | -0.07 |
| LN | 0.52 | 0.39 | 0.09 |
| BM1 | 0.44 | -0.41 | 0.15 |
| LIF | 0.15 | 0.77 | 0.02 |
| DI | -0.14 | 0.70 | 0.48 |
| DL | 0.40 | 0.57 | -0.44 |
| BZP | 0.26 | 0.08 | -0.73 |
| BPB | 0.60 | -0.11 | -0.12 |
| Eigenvalues | 7.05 | 2.93 | 1.43 |
| % of Variance | 37.11 | 15.45 | 7.51 |
| Cumulative % | 37.83 | 52.56 | 60.08 |

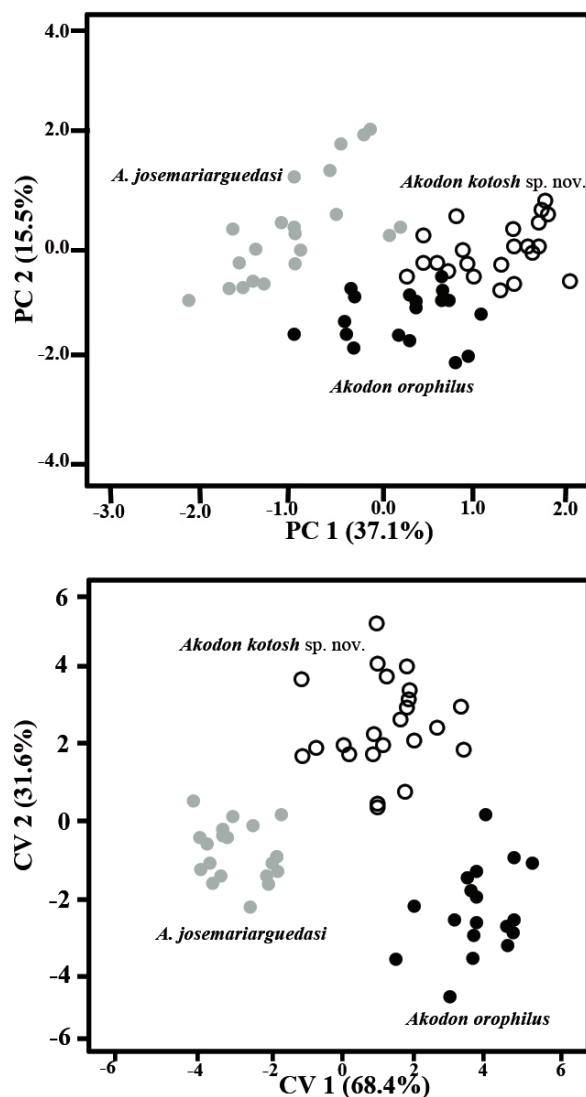


Figure 1. Specimen scores of adult individuals (age classes 4 and 5) of *Akodon kotosh* sp. nov. (white circle, $n = 22$), *Akodon josemariarguedasi* (gray circle, $n = 21$) and *Akodon orophilus* s. s. (black circle, $n = 18$) for principal components 1 and 2 generated from the correlation matrix (top) and for canonical variants extracted from a discriminant function analysis (bottom) of 19 craniodental measurements. The percent of the total variation explained by each axis is indicated.

Discussion

Based on the high level of sequence divergence for the cytochrome *b* gene, [Patton and Smith \(1992\)](#), suggested that *Akodon orophilus* is a complex of species. Subsequent studies ([Smith and Patton 1993; 2007](#)) that included a larger geographic range, analyzing samples from the Peruvian departments of Amazonas, San Martín, Huánuco, and Junín, supported their hypothesis. During our research we have examined specimens assigned to *A. orophilus* from Amazonas, Huánuco, and San Martín, and found morphological (see below) and morphometric differences among them that support the initial hypothesis of [Patton and Smith \(1992\)](#). Taking this information into consideration, and based on our combined analyses of morphology and morphometric data, we propose the recognition of populations from the Cordillera de Carpish (Huánuco department) as a new species, which is described as follows.

***Akodon kotosh* sp. nov.**

Holotype. Adult female (age class 4) deposited at the Museo de Historia Natural of the Universidad Mayor de San Marcos (MUSM 18950), skull removed and cleaned, with tissue sample preserved in alcohol, collected on 15 August 2002 by Marina Villalobos, original field number MVC 115.

Type locality. Peru, Huánuco department, Huánuco province, Chinchao district, Caserío de San Pedro de Carpish, $-9^{\circ} 41.70' S$, $-76^{\circ} 05.28' W$, elevation 2,400 m.a.s.l. (Figure 2).

Paratypes. Four specimens, two males (MUSM 19006, 18998) and two females MUSM (19036, 19023), collected at the type locality in August 2002 and preserved as skulls and skins.

Nomenclature statement. A life science identifier (LSID) number was obtained for the new species *Akodon kotosh*: urn:lsid:zoobank.org:pub:DE7571D4-5F5A-4D4A-87DD-9E8CC2183FB5

Diagnosis. *Akodon kotosh* sp. nov. is distinguished from other species of the *Akodon aerosus* species group by the following combination of characters: large size (TL = 170 to 222 mm; LT = 71.5 to 100 mm), uniform dark olive brown coloration, with dorsal and ventral pelage not countershading, ventral hairs with dark bases; unicolored tail; large and broad skull (GSL = 26.06 to 28.95 mm, ZB = 12.65 to 14.40 mm); broad nasals (BD = 2.95 to 3.72 mm); large incisive foramen (LIF = 5.68 to 6.71 mm); large lacrimals; broad antorbital bridge; wide zygomatic notch being somewhat shallow in depth; conspicuous gnathic process; incisive foramen that extends backward to the protoflexus of the first upper molar M1; broad interorbital region (LIB = 5.13 to 5.68 mm); narrow parapterygoid fossa; small foramen ovale; robust jaw without a prominent capsular process; low-crowned molars; and anterior edge of the masseteric crest placed posterior to procingulum of m1; bilobed m3 with small entoconid/hypoconid cusp pair.

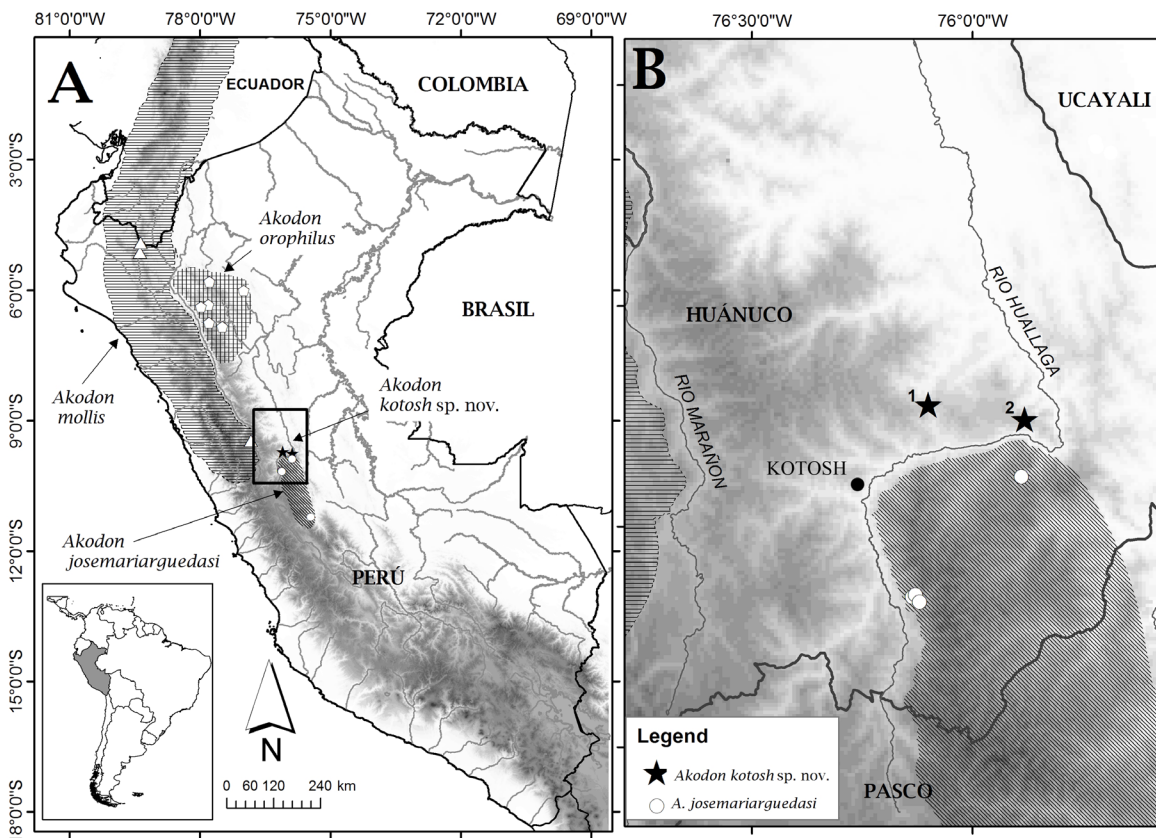


Figure 2. A: Map of Peru showing the distribution of *Akodon orophilus* s. s., *A. josemariarguedasi*, *Akodon mollis*, and *A. kotosh* sp. nov. B: Map of central Peruvian Andes displaying a fraction of the distribution of *A. josemariarguedasi* and the collecting localities of *A. kotosh* sp. nov., 1) Carpish (Type locality), 2) Huanacaure (based on Jiménez *et al.* 2013 and Pardiñas *et al.* 2015).

Description. A large member of the genus *Akodon* (Table 2), the overall color of the dorsum is dark olive brown, fur hairs average about 10.0 mm in length, the base of which is dark gray, the subterminal band is pale brown, and the tip is dark brown. Guard hairs are gray at the base and black at the tip, extending up to 2 mm beyond fur hairs. The venter is olive gray and slightly paler than the dorsum. The chin has a small patch of white hairs (Figure 3). Eyerings are inconspicuous. Forefeet are slightly paler and covered with black or brown-based hairs. The unguis tufts on the manus are white. The hindfeet are covered by dark brown hairs. The unguis tufts of pes are brown or bicolored with white tips. Ears are covered by delicate, short hairs. Mystacial vibrissae are moderately long and reach the ears when bent, some are white and others are black; the submental and interramal vibrissae are white. One to three superciliary vibrissae are present, one of them more conspicuous, and genal-1 is present; both types of vibrissae are black. The tail is short, about 85% of the head-body length, and slightly contrasting in color; the hairs on the dorsal

Table 2. Summary statistics (\bar{X} , standard deviation, range) for 23 external and cranial measurements (in mm) of adult specimens (age classes 4 and 5) of *Akodon orophilus s.s.*, *Akodon kotosh sp. nov.*, and *Akodon josemariarguedasi*. Variables are described in Material and Methods.

| Character | <i>Akodon orophilus s.s.</i> | | | <i>Akodon kotosh sp. nov.</i> | | | <i>Akodon josemariarguedasi</i> | | |
|-----------|------------------------------|------------------|---------------|-------------------------------|------------------|---------------|---------------------------------|------------------|---------------|
| | N | $\bar{X} \pm SD$ | Range | N | $\bar{X} \pm SD$ | Range | N | $\bar{X} \pm SD$ | Range |
| TL | 21 | 187.33 ± 8.88 | 171.00-201.00 | 25 | 198.08 ± 11.68 | 170.00-222.00 | 19 | 192.32 ± 11.91 | 176.00-221.00 |
| LT | 21 | 85.19 ± 7.14 | 74.00-100.00 | 25 | 91.10 ± 6.69 | 71.50-100.00 | 19 | 89.08 ± 7.94 | 75.00-106.00 |
| EAR | 21 | 16.55 ± 1.24 | 14.00-19.00 | 24 | 15.69 ± 1.34 | 14.00-19.00 | 19 | 15.61 ± 1.36 | 12.00-17.00 |
| HF | 21 | 22.76 ± 1.22 | 21.00-25.00 | 23 | 23.96 ± 1.30 | 20.00-25.50 | 19 | 22.84 ± 1.65 | 21.00-27.00 |
| GSL | 22 | 27.04 ± 0.30 | 26.23-27.45 | 33 | 27.48 ± 0.64 | 26.06-28.95 | 23 | 26.81 ± 0.38 | 26.06-27.49 |
| CIL | 22 | 24.55 ± 0.37 | 23.77-25.25 | 33 | 25.05 ± 0.61 | 23.63-26.39 | 23 | 24.47 ± 0.44 | 23.54-25.25 |
| CML | 22 | 16.59 ± 0.31 | 16.05-17.15 | 33 | 16.78 ± 0.38 | 15.95-17.46 | 23 | 16.23 ± 0.24 | 15.72-16.68 |
| LOF | 22 | 8.34 ± 0.18 | 8.06-8.67 | 33 | 8.61 ± 0.28 | 8.22-9.20 | 23 | 8.31 ± 0.17 | 7.97-8.67 |
| LN | 22 | 10.43 ± 0.36 | 9.79-11.22 | 33 | 10.87 ± 0.41 | 10.08-11.92 | 23 | 10.47 ± 0.27 | 9.90-10.85 |
| DL | 22 | 6.83 ± 0.21 | 6.50-7.27 | 32 | 6.98 ± 0.28 | 6.43-7.70 | 23 | 6.87 ± 0.22 | 6.51-7.16 |
| LM | 22 | 4.39 ± 0.17 | 3.97-4.82 | 33 | 4.47 ± 0.14 | 4.10-4.70 | 23 | 4.22 ± 0.11 | 3.93-4.43 |
| LIF | 22 | 5.82 ± 0.28 | 5.28-6.35 | 33 | 6.14 ± 0.25 | 5.68-6.71 | 23 | 6.09 ± 0.25 | 5.61-6.55 |
| BIF | 22 | 2.14 ± 0.12 | 1.98-2.40 | 33 | 2.21 ± 0.15 | 1.89-2.69 | 23 | 1.99 ± 0.11 | 1.72-2.25 |
| BPB | 22 | 2.98 ± 0.14 | 2.78-3.20 | 32 | 2.96 ± 0.19 | 2.65-3.51 | 23 | 2.71 ± 0.21 | 2.38-3.15 |
| BM1 | 22 | 1.26 ± 0.06 | 1.17-1.40 | 32 | 1.29 ± 0.06 | 1.13-1.43 | 23 | 1.22 ± 0.06 | 1.12-1.34 |
| BR | 22 | 4.76 ± 0.21 | 4.25-5.09 | 33 | 4.70 ± 0.29 | 4.20-5.60 | 23 | 4.39 ± 0.16 | 4.07-4.67 |
| BN | 22 | 3.09 ± 0.14 | 2.89-3.32 | 33 | 3.31 ± 0.17 | 2.95-3.72 | 23 | 3.10 ± 0.11 | 2.82-3.30 |
| LIB | 22 | 5.27 ± 0.16 | 5.05-5.63 | 33 | 5.44 ± 0.15 | 5.13-5.68 | 23 | 5.15 ± 0.18 | 4.87-5.48 |
| ZB | 22 | 13.37 ± 0.34 | 12.78-14.07 | 33 | 13.51 ± 0.40 | 12.65-14.40 | 23 | 12.92 ± 0.31 | 12.24-13.40 |
| BB | 22 | 12.28 ± 0.31 | 11.95-13.02 | 33 | 12.23 ± 0.30 | 11.7-13.05 | 23 | 11.90 ± 0.29 | 11.28-12.51 |
| BZP | 22 | 2.08 ± 0.14 | 1.83-2.31 | 32 | 2.04 ± 0.19 | 1.56-2.60 | 23 | 2.03 ± 0.10 | 1.78-2.19 |
| DI | 22 | 1.25 ± 0.05 | 1.14-1.33 | 32 | 1.32 ± 0.04 | 1.23-1.41 | 23 | 1.33 ± 0.05 | 1.27-1.43 |
| HBC | 22 | 8.45 ± 0.27 | 7.80-8.85 | 33 | 8.46 ± 0.24 | 8.01-8.95 | 23 | 8.21 ± 0.12 | 8.04-8.54 |

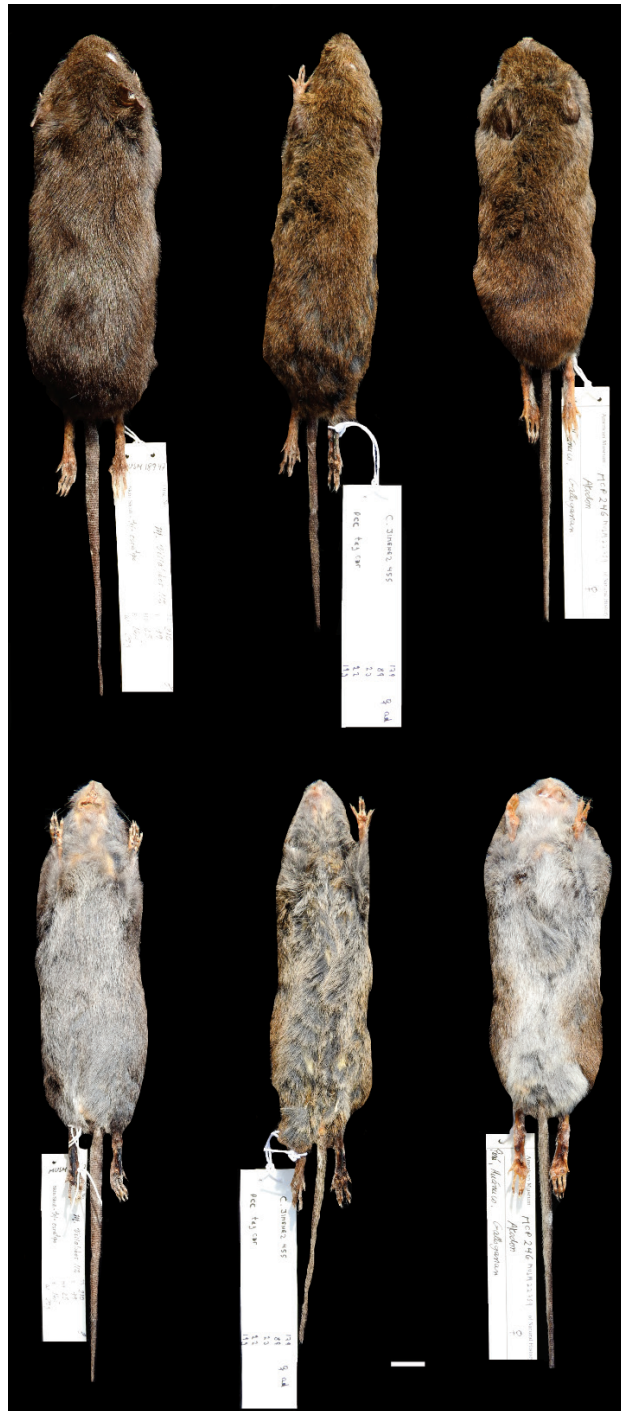


Figure 3. Dorsal and ventral views of museum study-skin of *Akodon kotosh* sp. nov. (MUSM 18947; left), *A. orophilus* s. s. (MUSM 36984; center), and *A. josemariarguedasi* (MUSM 22759; right). Scale bar = 10 mm.

surface are black, while those on the ventral side are white; scales on both sides of the tail are small and black. Dorsal and ventral hairs are over 2 scales in length.

The skull is slightly elongated, with a rounded braincase (Figure 4). The profile of the skull is flat. The rostrum is arched, long, and somewhat broad. The gnathic process is conspicuous. The nasals are long and wide, extending anteriorly beyond the premaxillae, but not expanding beyond the lacrimals posteriorly. The anterior edges of nasals are pointed with posterior margins slightly blunt or somewhat pointed. The premaxilla extends posteriorly slightly behind the nasals. The fronto-parietal suture is somewhat rounded or little rounded in Huanacaure specimens.

Zygomatic notches are wide and moderately deep with rounded borders. Zygomatic arches are robust and anteriorly convergent, and the malar process is thick. Lacrimals are large. Lambdoid ridges are well developed, and the interparietal bone is reduced. The interorbital region is hourglass-shaped without ridges and broad. Incisive foramina extend only to the protoflexus of M1, not reaching the protocone and diverging on the posterior border. The maxillary septum occupies less than half of incisive foramina length. Anterior palatal pits are conspicuous and located at the level of the second upper molar (M2) hypoflexus. Posterior palatal pits are located slightly behind the anterior margin on both sides of the mesopterygoid fossa and are absent in some cases. The mesopterygoid fossa is broader than the parapterygoid fossa at midpoint and has parallel margins, extending anteriorly to the posterior border of the third upper molar (M3) or slightly anterior to it, producing a short palate; its anterior margin is slightly biconcave. The parapterygoid plate is narrow, fenestrated, and divergent with straight external margins. Sphenopalatine vacuities are usually present and slightly developed. Auditory bullae are flask-shaped and intermediate in size, with short and broad Eustachian tubes.

Laterally, the zygomatic plate is moderately broad. The anterior border is generally convex. A distinct masseteric tubercle is present in front of the root of the zygomatic plate. The posterior ascending process of the alisphenoid is always ventral to the squamoso-alisphenoid groove. The tegmen tympani slightly overlaps the posterior process of the squamosal. The dorsal aperture of the ectotympanic ring is either opened or closed. The nasolacrimal foramen is present, its diameter being smaller than or equal in size to M2. The oval foramen and foramen ovale accessorius are usually smaller than M3. The optic foramen is larger than M3. The ethmoid foramen is dorsal to M3. The carotid circulation corresponds to pattern 1 with the sphenofrontal foramen, stapedia foramen, and squamoso-alisphenoid groove present. The postglenoid foramen is large, almost twice the size of the subsquamosal fenestra, and both are rounded. The hamular process is usually thick and curved but thicker and shorter in specimens from Huanacaure. The sphenopalatine foramen is shorter than M2 and mostly closed.

The upper molars are crested, and the main cusps show an alternate arrangement. The anterolabial and anterolingual conules of M1 are approximately equal in size and are divided by a somewhat developed anteromedian flexus. The paraflexus and metaflexus are conspicuous but the anteroflexus and posteroflexus are shallow. The anteroloph, mesoloph, posteroloph, paralophule, parastyle, and mesostyle are present, while the metalophule and mesoflexus are absent. On the lingual side, the protoflexus and hypoflexus are present while the enterostyle is absent. In M2, the protocone, paracone, hypocone, and metacone show a diagonal arrangement; the paraflexus, metaflexus, protoflexus, and hypoflexus are present but the anteroloph, mesoloph, and metalophule are absent; the mesostyle, paralophule, and posteroflexus are present. The posteroloph is poorly defined. M3 has a deep metaflexus, posteroflexus, posteroloph, and hypoflexus. The paracone and protocone are larger than the metacone and hypocone. In some individuals, molars show fossettes that could represent vestigial mesoflexi. In the lower toothrow, the conids of the first lower molar (m1) and second lower molar (m2) are arranged diagonally with the metaconid and entoconid anterior to the protoconid and hypoconid, respectively. In m1, the anteromedian flexid is inconspicuous; the anterolingual conulid is smaller than the anterolabial conulid; the protostylid is well developed and the ectostylid is minute; the posterolophid and posteroflexid are well defined. The second lower molar presents a tiny mesostylid. The third lower molar is eight-shaped and small, with a small posterior lobe corresponding to the entoconid-hypoconid cusp pair (Fig. 5).

The lower jaw is similar to the one observed in other species of *Akodon*, with the mandibular rami somewhat robust. The coronoid process is delicate and falciform, and its dorsal margin lies above the condylar process. The lunar notch is deep and wide and the angular process is robust. The condylar process is moderately long, usually placed at the same level as the angular process.



Figure 4. Holotype (MUSM 18950) of *Akodon kotosh* sp. nov. Scale bar = 10 mm.

The lower incisor alveolus lacks a distinct capsular process; mandibular and mental foramina are present, although reduced. The masseteric tubercle and the lower masseteric crest are highly noticeable. The anterior edge of the masseteric crest is posterior to the procingulum of m1.

Akodon kotosh sp. nov. has 12 thoracic ribs; the vertebral column includes 7 cervical, 12 thoracic, 6 lumbar, 4 sacral, and 28 caudal vertebrae.

Etymology. The term *kotosh* derives from a noun in apposition referring to an archaeological site where a pre-Columbian temple called “*manos cruzadas*” is located. This site is about 5 km from the town of Huánuco. This pre-Columbian culture emerged about 1,800 BC. Kotosh is one of the most important archaeological sites in Huánuco department and is located 30 km southwest of the type locality.

Distribution. *Akodon kotosh* sp. nov. is currently known from two localities only: Caserío San Pedro de Carpish and Huanacaure forest, Cordillera de Carpish, Huánuco department (Figure 2).

Comparisons. *Akodon kotosh* sp. nov. can be differentiated from *A. orophilus* by its darker coloration; longer tail (91.10 mm versus 85.19 mm on average); shorter ears (15.69 mm versus 16.55 mm on

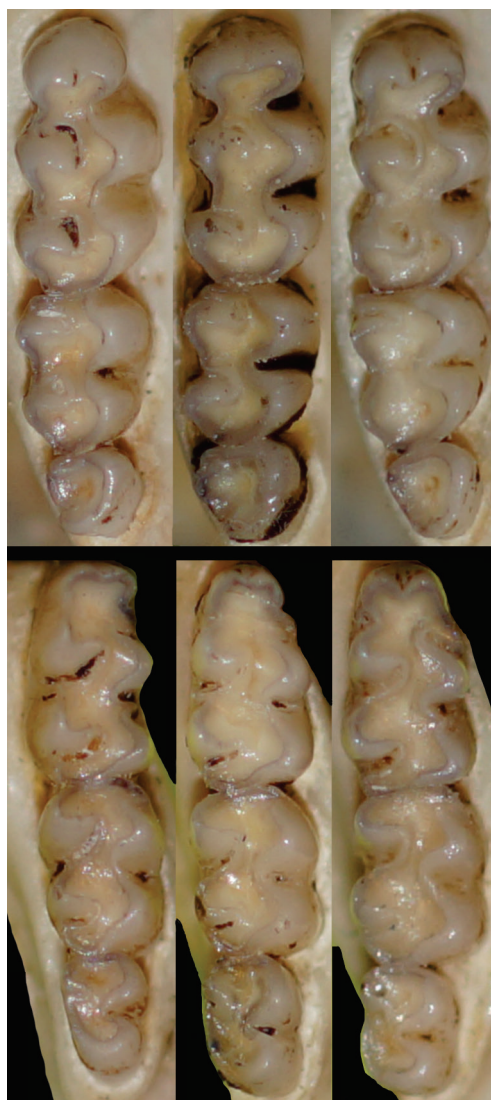


Figure 5. Detailed occlusal views of upper (top) and lower (bottom) right molar series of *Akodon kotosh* sp. nov. (MUSM 18598; left), *A. orophilus* s. s. (MUSM 36583; center), and *A. josemariarguedasi* (MUSM 22750; right).

average); longer (27.48 mm versus 27.04 mm on average) and broader skull (13.51 mm versus 13.37 mm on average); broader nasals (3.31 mm versus 3.09 mm on average) that are more projected anteriorly; longer incisive foramina (6.14 mm versus 5.82 mm on average) reaching the protoflexus of M1; smaller entoconid-hypoconid cusp pair; a conspicuous masseteric tubercle; and a narrower parapterygoid fossa with parallel sides (Figures 5, 6).

Akodon kotosh sp. nov. is distinguishable from *A. josemariarguedasi* by its darker and uniform body pelage; larger hindfoot (23.96 mm versus 22.84 mm on average); longer (27.48 mm versus 26.81 mm on average) and broader skull (13.51 mm versus 12.92 mm on average); nasal projecting little beyond the premaxilla; incisive foramina reaching only to the protoflexus of M1; broader palate (2.96 mm versus 2.71 mm on average); larger molars (4.47 mm versus 4.22 mm on average); broader mesopterygoid fossa with parallel margins; narrower parapterygoid fossa with straight outward edges; and smaller entoconid-hypoconid cusp pair; inconspicuous anteromedian flexus and flexid (Figure 5).

Akodon kotosh sp. nov. differs from *A. torques* by its slightly darker coloration. Nasals are longer (10.87 mm versus 10.65 mm on average) and broader than in *A. torques* (3.31 mm versus 3.07 mm on average); the posterior margin of nasals is less tapered and it does not extend beyond the

lacrimals; the incisive foramen extends backward to the protoflexus of M1. *Akodon kotosh* sp. nov. exhibits a rounded fronto-parietal suture; narrower and longer parapterygoid fossa with straight external borders; and a larger oval foramen and broader zygomatic plate (2.04 mm versus 1.85 mm on average).

Akodon kotosh sp. nov. is distinguishable from *A. aerosus* by its darker coloration; longer tail (91.10 mm versus 87.37 mm on average); deeper zygomatic notch and narrower antorbital bridge; narrower and rectangular zygomatic plate with a convex anterior border (2.04 mm versus 2.22 mm on average); the incisive foramen extends backward only to the protoflexus of M1; smaller oval foramen and indistinct capsular process.

Akodon kotosh sp. nov. is distinguished from *A. surdus* by its more olivaceous tinge, paler toe and longer tail (91.10 mm versus 70.00 mm on average); smaller skull (27.48 mm versus 28.93 mm on average) with shorter (10.87 mm versus 11.43 mm on average) and narrower nasals (3.31 mm versus 3.60 mm on average). It has a more pointed anterior border and a less tapered posterior border; incisive foramina extend backward to the protoflexus of M1; narrower interorbital region (5.44 mm versus 5.52 mm on average); narrower antorbital bridge; narrower and slating zygomatic plate (2.04 mm versus 2.31 mm on average); narrower mesopterygoid; and parapterygoid fossa with straight external borders.

Akodon kotosh sp. nov. markedly differs from *A. budini* by its shorter ears (15.69 mm versus 20.2 mm on average); unicolored tail; less hypsodont molars; shallower zygomatic notch; incisive

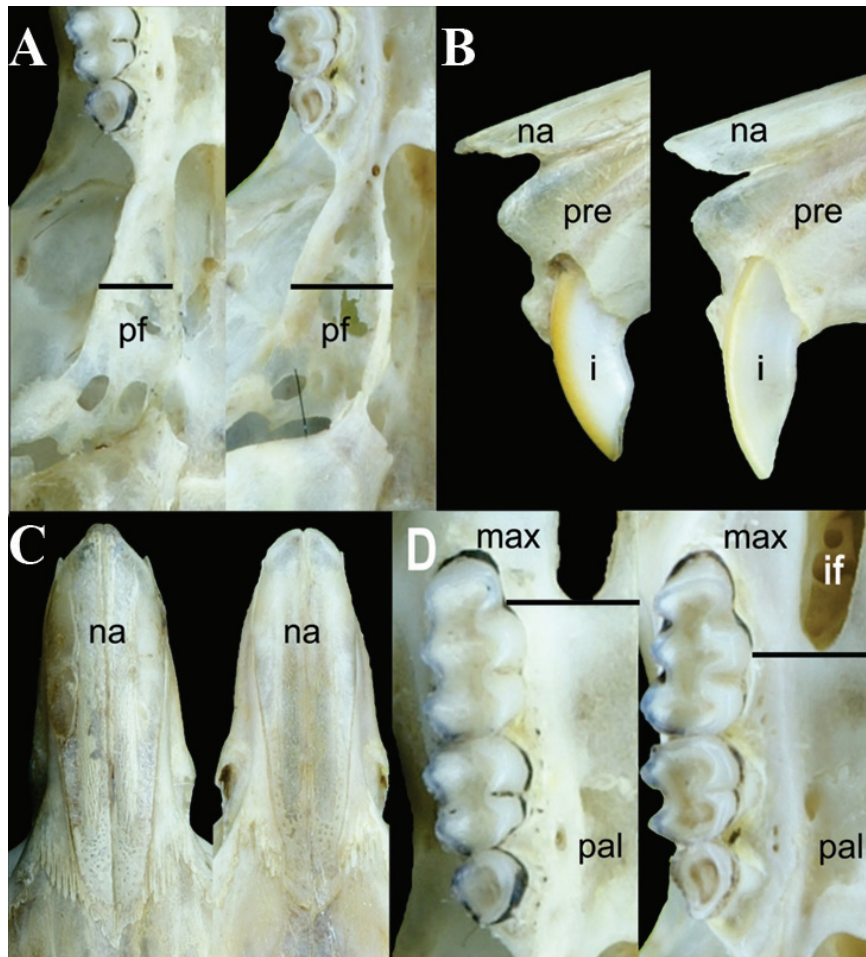


Figure 6. Cranial differences between *Akodon kotosh* sp. nov. (left) and *A. orophilus* s. s. (right). A) Narrower parapterygoid fossa in *Akodon kotosh* sp. nov. B) The nasal bone is projected more anteriorly in *Akodon kotosh* sp. nov. C) Broader nasal bone in *Akodon kotosh* sp. nov. D) Shorter incisive foramen in *Akodon kotosh* sp. nov. if = incisive foramen; max = maxillary; na = nasal; pal = palatine; pf = parapterygoid fossa; pre = premaxillary.

foramen extending backward to the protoflexus of M1; narrower mesopterygoid fossa; broader interorbital region (5.44 mm versus 4.96 mm on average); longer nasal (10.87 mm versus 10.09 mm on average); shorter molars (4.47 mm versus 4.98 mm on average); narrower zygomatic plate (2.04 mm versus 2.36 mm on average); and inconspicuous anteromedian flexid.

Akodon kotosh sp. nov. can be easily distinguished from *A. siberiae* by its shorter ears (15.69 mm versus 18.5 mm on average); shorter dorsal hairs (10 mm versus 12 mm on average); broader interorbital region (5.44 mm versus 5.15 mm on average); shorter molars (4.47 mm versus 4.81 mm on average); shorter incisive foramen (6.14 mm versus 6.37 mm on average) that extends backward to the protoflexus of M1; and narrower mesopterygoid fossa with straight lateral margins.

Two other species occur in montane forests: *Akodon fumeus* and *A. kofordi*. Both belong to the *Akodon boliviensis* species group (*sensu* [Pardiñas et al. 2015](#)). In general, they have a different color pattern with a dark brown dorsum with an olivaceous tone and a buff ventral side; they are smaller in most external and cranial dimensions. Both have a narrower mesopterygoid fossa and interorbital region than *Akodon kotosh* sp. nov.

Natural History. *Akodon kotosh* sp. nov. is sympatric with *Microryzomys minutus*, *Thomasomys notatus*, *T. ischyurus*, and *T. kalinowskii*. No pregnant individuals were found during fieldwork in February, May, or November.

Akodon kotosh sp. nov. inhabits mountain forests above 2,400 m.a.s.l. Carpish is a dense montane forest with trees not exceeding 20 m. Trees are conspicuously covered by epiphytes, mosses, lichens, and bromeliads. The most abundant plant families at Carpish are Orchidaceae, Asteraceae, Melastomataceae, and Rubiaceae ([Beltrán and Salinas 2010](#)).

Remarks. Molecular data for the new species is not available, although sequences are available for specimens previously assigned to *A. orophilus* by [Smith and Patton \(1993; 2007\)](#) that were collected in the nearby areas of Palca (Junín) and Unchog (Huánuco). The first one corresponds to *Akodon josemariarguedasi* and the second could belong to an undescribed species. Based on molecular data and some morphological features, [Coyner et al. \(2013\)](#) indicated that the specimen from Unchog (Huánuco department) belongs to *Akodon orientalis*, a form previously considered a synonym of *A. orophilus*. However, [Jiménez et al. \(2013\)](#) pointed out that there is no morphological difference between *A. orophilus orientalis* and *A. o. orophilus* except that specimens of *orientalis* from Amazonas and northeastern San Martín department are darker; meanwhile, [Pardiñas et al. \(2015\)](#) considered *orientalis* as a subspecies of *orophilus*. For us, this specimen may represent an unnamed species. This specimen exhibits some differences with *A. orophilus*, including a ventral side with whitish hair tips, larger lacrimals, serrated contour of the posterior end of nasal, and a more delicate mandible. Compared to *A. kotosh* sp. nov., the specimen from Unchog has a longer incisive foramen that extends to the protocone of M1, rounded anterior border of the nasal, and a more delicate mandible. In addition, this specimen has a more conspicuous gnathic process, a pointed posterior margin of nasal, shallow zygomatic notches, a long incisive foramen, and inconspicuous antero-palate pits, relative to *A. josemariarguedasi*.

Similarly, populations from five localities in northern Huánuco department (Kenwarajra, Pampa Hermosa, Iscarag, Campamento Provias, and Campamento regional) and two localities in central San Martín (La playa and Los Chochos) were originally allocated to *Akodon orophilus*; however, our more detailed analysis points to an inconclusive status for them due to their high morphological variability. These specimens do not fully agree with the descriptions of *A. josemariarguedasi*, *A. orophilus s. s.*, nor *A. kotosh* sp. nov. For instance, populations from northern Huánuco department have a more yellowish body coloration, square posterior border of the nasal, conspicuous posterior palatal pits, and a larger lacrimal; individuals from San Martín are slightly smaller, with larger lacrimals, a more yellowish rostrum, more conspicuous eyerings, and bicolored hairs on the ventral side of the tail, compared to *A. kotosh* sp. nov., *A. orophilus s. s.*, and *A. josemariarguedasi*. We suggest that molecular analyses could contribute to clarify this complex taxonomic scenario.

After the description of *Akodon kotosh* sp. nov., nine species of *Akodon* are known from the Peruvian montane cloud forests. In addition, our results show that further studies are still needed to clarify the true diversity of *Akodon* inhabiting the Peruvian cloud forest, particularly when other member of the *aerosus* group such as *A. mollis* and *A. aerosus* could encompass more than one species. This is also true for other rodent species that inhabit this kind of forest, which is home to a number of endemic mammal species. For that reason, the establishment of more protected areas is necessary because the montane cloud forests suffer one of the highest rates of species loss ([Gentry 1992](#)) owing to the conversion of forested land and logging.

Acknowledgments

We are very grateful to colleagues in the Departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural for all their support during fieldwork. We would like to thank Ph. D. T. Gregory and L. Sperling for providing valuable suggestions and grammar corrections that helped to improve this contribution. This work was greatly benefited from the comments of two anonymous reviewers. This work was supported by Consejo Superior de Investigación under the multidisciplinary project “Biodiversidad, conservación, impacto ambiental y macrozonificación de los bosques montanos del departamento de Huánuco” and by CONCYTEC through the grant “Fondo concursable Santiago Antúnez de Mayolo 2001”, both granted to VP. Maria Elena Sánchez Salazar contributed to the edition of this manuscript with support of THERYA through a CONACYT grant.

References

- ALVARADO-SERRANO, D., AND G. D’ELÍA. 2013. A new genus for the Andean mice *Akodon latebricola* and *A. bogotensis* (Rodentia: Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy* 94:995–1015.
- BELTRÁN, H., AND I. SALINAS. 2010. Flora vascular y vegetación de los bosques montanos húmedos de Carpish (Huánuco-Perú). *Arnaldoa* 17:107–130.
- COYNER, B. S., J. K. BRAUN, M. A. MARES, AND R. A. VAN DEN BUSSCHE. 2013. Taxonomic validity of species groups in the genus *Akodon* (Rodentia, Cricetidae). *Zoological Scripta* 42:1463–6409.
- D’ELÍA, G., J. P. JAYAT, P. E. ORTIZ, J. SALAZAR-BRAVO, AND U. F. J., PARDIÑAS. 2011. *Akodon polopi* Jayat *et al.*, 2010 is a senior subjective synonym of *Akodon viridescens* Braun *et al.*, 2010. *Zootaxa* 2744:62–64.
- GENTRY A. H. 1992. Diversity and floristic composition of Andean forest of Peru and adjacent countries: implication for their conservation. Pp. 105–118, in *Biogeografía, Ecología, y Conservación del Bosque Montano en el Perú*. (Young, K, and N. Valencia, eds.). *Memorias del Museo de Historia Natural*. Lima, Peru.
- JAYAT, J. P., P. E. ORTIZ, J. SALAZAR-BRAVO, U. F. J PARDIÑAS, AND G. D’ELÍA. 2010. The *Akodon boliviensis* species group (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in Argentina: species limits and distribution, with the description of a new entity. *Zootaxa* 2409:1–61.
- JIMÉNEZ, C. F., V. PACHECO, AND D. VIVAS. 2013. An introduction to the systematics of *Akodon orophilus* Osgood, 1913 (Rodentia: Cricetidae) with the description of a new species. *Zootaxa* 3669:223–242.
- LUNA, L., AND V. PACHECO. 2002. A new species of *Thomasomys* (Muridae: Sigmodontinae) from the Andes of Southeastern Peru. *Journal of Mammalogy* 83:834–842.
- MYERS, P. 1989. A preliminary revision of the *varius* group of *Akodon* (*A. dayi*, *dolores*, *molinae*, *neocenus*, *simulator*, *toba*, and *varius*). Pp. 5–54, in *Advances in Neotropical Mammalogy* (Redford, K. H., and J. F. Eisenberg, eds.). Sandhill Crane Press. Gainesville, U. S. A.
- MYERS, P., AND J. L. PATTON. 1989. A new species of *Akodon* from the cloud forests of eastern Cochabamba Department, Bolivia (Rodentia: Sigmodontinae). *Occasional Papers of the Museum of Zoology, The University of Michigan* 720:1–28.

- MYERS, P., J. L. PATTON, AND M. F. SMITH.** 1990. A review of the *boliviensis* group of *Akodon* (Muridae: Sigmodontinae) with emphasis on Peru and Bolivia. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan* 177:1–89.
- PACHECO, V.** 2003. Phylogenetic analyses of the Thomasomyini (Muroidea: Sigmodontinae) based on morphological data. Ph. D. dissertation. The City University of New York. New York, U. S. A.
- PACHECO, V., J. CORDOVA, AND M. VELÁSQUEZ.** 2012. First karyotypes of *Akodon orophilus* Osgood 1913 and *Thomasomys* sp. (Rodentia: Sigmodontinae) from Huánuco, Perú. *Revista Peruana de Biología* 19:107–110.
- PARDIÑAS, U. F. J., G. D'ELÍA, S. CIRIGNOLI, AND P. SUAREZ.** 2005. A new species of *Akodon* (Rodentia, Cricetidae) from the Northern Campos grasslands of Argentina. *Journal of Mammalogy* 86:462–474.
- PARDIÑAS, U. F. J., P. TETA, G. D'ELÍA, AND G. B. DÍAZ.** 2011. Taxonomic status of *Akodon oenos* (Rodentia, Sigmodontinae), an obscure species from West Central Argentina. *Zootaxa* 2749:47–61.
- PARDIÑAS, U. F. J., P. TETA, D. ALVARADO-SERRANO, L. GEISE, J. P. JAYAT, P. E. ORTIZ, P. R. GONCALVES, AND G. D'ELÍA.** 2015. Genus *Akodon* Meyen, 1833. Pp. 144–204, in *Mammals of South America*, vol. 2: Rodents. (J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas, and G. D'Elía, eds.). The University of Chicago Press. Chicago, U. S. A.
- PARKER, T. A., AND J. P. O'NEIL.** 1976. Introduction to bird finding in Peru: Part II. The Carpish Pass region of the Eastern Andes along the central highway. *Birding* 20:205–216.
- PATTON, J. L., AND M. F. SMITH.** 1992. Evolution and systematics of akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae) of Peru, with emphasis on the genus *Akodon*. Pp. 83–103, in *Biogeografía, Ecología, y Conservación del Bosque Montano en el Perú*. (Young, K, and N. Valencia, eds.). *Memorias del Museo de Historia Natural*. Lima, Peru.
- REIG, O. A.** 1977. A proposed unified nomenclature for the enamelled components of the molar teeth of the Cricetidae (Rodentia). *Journal of Zoology* 181:227–241.
- SMITH, M. F., AND J. L. PATTON.** 1991. Variation in mitochondrial cytochrome b sequence in natural populations of South American akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae). *Molecular Biology and Evolution* 8:85–103.
- SMITH, M. F., AND J. L. PATTON.** 1993. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the Akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society* 50:149–177.
- SMITH, M. F., AND J. L. PATTON.** 2007. Molecular phylogenetics and diversification of South American grass mice, genus *Akodon*. Pp. 827–858, in *The Quintessential Naturalist: Honoring the Life and Legacy of Oliver P. Pearson* (Kelt, D., E. Lessa, J. Salazar-Bravo, and J. L. Patton, eds.). University of California Publications in Zoology. Berkeley, USA.
- SMITHE, F. B.** 1975. *Naturalist's color guide*. New York, U. S. A.
- SPSS Inc.** 2004. *SPSS for Windows*. Release 13.0 SPSS Inc. Chicago, U. S. A.
- Voss, R. S.** 1988. Ichthyomyine rodents (Muroidea): Patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 188:259–493.
- YOUNG, K. R., AND B. LEÓN.** 1999. Peru's humid eastern montane forests: an overview of their physical settings, biological diversity, human use and settlement, and conservation needs. *DIVA Technical Report* 5:1–97.

Submitted: October 13, 2015

Reviewed: December 17, 2015

Accepted: September 14, 2016

Associated editor: Guillermo D'Elia

Appendix

Vouchers of the specimens examined are deposited in Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima (MUSM) and The Field Museum, Chicago (FMNH).

Akodon aerosus ($n = 38$) CUSCO; Carretera Paucartambo-Pillcopata, km 150 -13° 13' 38.3" S, -71° 37' 10.6" W (MUSM 8960-997).

Akodon kotosh sp. nov. ($n = 44$) HUÁNUCO; Chinchao, Carpish -9° 43' 27" S, -76° 6' 02" W (MUSM 18438-439, 18449, 18588, 18598-599, 18604, 18620, 18622, 18625, 18648-650, 18656, 18663, 18665, 18667-678, 18680, 18726, 18945, 18950, 18953, 18986, 18998, 19023, 19044, 19053). Huanacaure -9° 45' 26" S, -75° 52' 53" W (MUSM 36817-832).

Akodon josemariarguedasi ($n = 70$) HUÁNUCO; Ambo, Chaglla -9° 53' 12" S, -75° 53' 22" W (MUSM 17763, 17764, 17769, 17773, 17774, 17776-782, 17784-785, 17787, 17792-793, 17798). Galloganan -10° 09' 32" S, -76° 08' 10" W (MUSM 22747-763). Hatuncucho -10° 9' 16" S, -76° 7' 45" W (MUSM 22764-779). Ichocán -10° 10' 15" S, -76° 07' 12" W (MUSM 36747-765).

Akodon orophilus s. s. ($n = 83$). AMAZONAS: Bongará: Hierba Buena -5° 47' 45" S, -77° 47' 17" W (MUSM 36901-36909, 36965-36969). Chachapoyas: Leymebamba -6° 44' 37" S, -77° 47' 51" W (FMNH 19725, 19727, 19729, MUSM 36983, 36984). San Antonio -6° 19' 48" S, -77° 48' 36" W (MUSM 37005-37034). Luya: Huiquilla -6° 22' 43" S, -77° 58' 45" W (MUSM 25732-25744, 36970-36982). SAN MARTÍN: Mariscal Cáceres: Añazco Pueblo -6° 50' 24" S, -77° 29' 24" W (MUSM 24387-24389). Estación biológica Laurel -6° 41' 24" S, -77° 42' 0" W (MUSM 24390-24392). Moyobamba: Puca Tambo -6° 0' 0" S, -77° 0' 0" W (FMNH 19856).

Akodon surdus ($n = 5$) CUSCO: La Convención: Paltaybamba -13° 1' 9" S, -72° 43' 29" W (USNM 194642) + Idma -12° 52' 60" S, -72° 49' 0" W (USNM 194657). Huadquina -13° 8' 3" S, -72° 36' 25" W (USNM 194663, 194694). Monte Carmelo-Koshiyari -12° 25' 41" S, -72° 2' 36" W (MUSM 36600).

Akodon torques ($n = 22$) CUSCO: Paucartambo: P. V. Acjanaco -13° 11' 47" S, -71° 37' 11" W (MUSM 9042-9048, 9080, 9099, 9112-9114, 9167-9176).

Akodon sp. ($n = 80$) HUÁNUCO: Huacaybamba: Kenwarajra -9° 5' 19" S, -76° 47' 41" W (MUSM 22978-22983). Pampa Hermosa -8° 53' 35" S, -76° 58' 20" W (MUSM 22984-22998). Huamalies. Iscarag -9° 18' 17" S, -76° 35' 35" W (MUSM 22832, 22871). Marañón: Campamento Provias -8° 40' 5.8" S, -76° 58' 9.2" W (MUSM 22920-921). Campamento Regional; -8° 39' 54.7" S, -77° 0' 8.3" W (MUSM 22922-934). SAN MARTÍN; Mariscal Cáceres, La Playa; -7° 38' 41" S, -77° 28' 53" W (MUSM 7541-561). Los Chochos; -7° 33' 50" S, -77° 25' 30" W (MUSM 7622-642).

Plaguicidas organoclorados y anticolinérgicos en ratones silvestres en ecosistemas de humedales costeros del Golfo de México

Organochlorine and anticholinergic pesticides in wild mice from wetland ecosystems of the Gulf of Mexico

Tammy Chi-Coyoc^{1*}, Griselda Escalona Segura¹, Adriana Vallarino Moncada¹, Jorge A. Vargas Contreras², Guillermo E. Castillo Vela¹, Joel Lara Reyna³

¹ El Colegio de la Frontera Sur. Unidad Campeche. Avenida Rancho Polígono 2-A, Ciudad Industrial, Lerma, 24500. San Francisco de Campeche, Campeche, México. E-mail: techi@ecosur.edu.mx (TCC), gescalona@ecosur.mx (GES), avallarinom@gmail.com (AVM), gcastillo@ecosur.mx (GECV).

² Facultad de Ciencias Químico Biológicas. Universidad Autónoma de Campeche. Av. Agustín Melgar S/N entre Calle 20 y Juan de la Barrera. Buenavista, 24039. San Francisco de Campeche, Campeche, México. E-mail: jalbino64@hotmail.com (JAVC).

³ Colegio de Postgraduados. Campus Campeche. Carretera Haltunchen – Edzná, km 17.5, Sihochac. Champotón, Campeche, México. E-mail: jlara@colpos.mx (JLR).

* Corresponding author

Terminos Lagoon area is a highly important economic and biological area, and one of the most important fresh water reservoirs in Mesoamerica. This area has been affected by human activities such as the disposal of pollutants, including pesticides that cause damage among wildlife. Our research evaluated the exposition of three wild rodent species *Oryzomys couesi*, *Peromyscus leucopus*, and *Reithrodontomys gracilis* to organochlorine and anticholinergic pesticides in nine localities of Terminos Lagoon. We collected samples of brain, skeletal muscle, and liver to evaluate organochlorine and anticholinergic pesticides exposure. We measure acetylcholinesterase (AChE) activity as anticholinergic pesticide exposure sign. We found significant differences in acetylcholinesterase activity among localities in brain for two species *O. couesi* and *R. gracilis*, but not for skeletal muscle tissue. We found 20 organochlorine compounds in rodent's liver of which only lindane, aldrin and heptachlor were in amounts suggesting a recent exposure. The AChE inhibition is not enough evidence for anticholinergic pesticide exposure. Recent organochlorine pesticides application and exposition was detected, but sources are unknown, probably atmospheric deposition. Rodent exposure to pesticides could affect negatively its population dynamic. This detrimental effects can reach higher trophic levels because predators biomagnifies some of these compounds.

Key words: Aldrin; AChE inhibition; carbamates; DDT; organophosphorus; Pollution; wild rodents.

El área de Laguna de Términos es de gran importancia económica y biológica y es uno de los reservorios de agua dulce más importantes de Mesoamérica, la cual ha sido impactada por las actividades antrópicas que incorporan contaminantes, entre ellos los plaguicidas, los cuales dañan a la fauna silvestre. Este trabajo evaluó la exposición de tres especies de ratones silvestres *Oryzomys couesi*, *Peromyscus leucopus* y *Reithrodontomys gracilis* a plaguicidas anticolinérgicos y organoclorados en nueve sitios de Laguna de Términos. Se colectaron muestras de cerebro, músculo e hígado. Se midió la actividad de la enzima acetilcolinesterasa en músculo y cerebro como evidencia de la exposición a plaguicidas anticolinérgicos. Se determinaron los compuestos organoclorados y sus concentraciones en muestras de hígado como evidencia de la exposición a los mismos. Se encontraron diferencias en la actividad de la enzima acetilcolinesterasa entre zonas de muestreo en cerebro para *O. couesi* y *R. gracilis* pero no en músculo. Se detectaron 20 compuestos organoclorados en el hígado de los ratones, de los cuales sólo el lindano, el aldrín y el heptacloro se encontraron en cantidades que sugieren una exposición reciente. La inhibición de la actividad de la AChE no es evidencia contundente para la exposición a plaguicidas anticolinérgicos en el área. Se detectó la aplicación y exposición reciente a plaguicidas OC, el pueden ser las deposiciones atmosféricas. La exposición de los ratones a los plaguicidas puede afectar negativamente su dinámica poblacional. Estos efectos perjudiciales pueden alcanzar niveles superiores en las redes tróficas ya que estos compuestos son persistentes y se biomagnifican a través de los niveles superiores de las redes tróficas.

Introducción

Los plaguicidas químicos sintéticos se han empleado desde la segunda mitad del siglo XX como primera opción para controlar insectos plaga y minimizar las pérdidas de las cosechas en todo el mundo. Su uso ha ido en aumento de manera descontrolada de casi 280 mil toneladas en 1964 solo para Estados Unidos hasta más de 2.3 millones de toneladas en 2007 a nivel mundial ([EPA 2011](#)). Como consecuencia del uso indiscriminado de plaguicidas, la salud humana y la ambiental se han visto afectadas por su interacción con la actividad biológica de los organismos benéficos para el ambiente ([González-Castillo et al. 2012](#)). Debido a que estos compuestos no son específicos, pueden causar efectos perjudiciales sobre el ecosistema y el ser humano ([Bouchard et al. 2006](#)) y amenazar el equilibrio ecológico ([Hemingway y Ranson 2000](#)).

Los compuestos organoclorados (OC) fueron los primeros en emplearse ampliamente en el control de insectos plaga por su alta efectividad en eliminarlos, particularmente el DDT ([Snedeker 2001](#)). Sin embargo, este compuesto fue prohibido al descubrir los efectos adversos de su uso tales como la alta capacidad carcinogénica y la alteración de la permeabilidad de la membrana neuronal, características comunes con otros OC. Además, al ser altamente lipofílicos, los OC se bioacumulan en los tejidos grasos y pueden biomagnificarse a través de las redes tróficas hacia los eslabones superiores, por lo cual se pueden detectar los compuestos o sus derivados dentro de los tejidos como evidencia de su exposición ([Albert y Loera 2013](#)). De igual manera, pueden producir a largo plazo disrupción endócrina, al imitar la acción de algunas hormonas como estrógenos y andrógenos debido a la similitud en su estructura química con una hormona endógena, llevando a cabo un efecto biológico similar (agonista) al de la hormona original o bloqueándolo (antagonista; [Salame Méndez et al. 2008](#)). Asimismo, estos compuestos son muy estables química y bioquímicamente, ya que su vida media en el ambiente es superior a los diez años y en muchos casos los productos de degradación parcial de estas sustancias son más estables que el compuesto original, como es el caso del DDT cuya vida media se estima en 10 años, mientras que sus productos de degradación, el DDE y DDD pueden durar en el ambiente por más de 30 años ([Albert y Loera 2013](#)).

Como una alternativa al uso de OC, se han empleado plaguicidas organofosforados (OP) y carbamatos, los cuales son más solubles en agua y poco solubles en lípidos, por lo que no se acumulan en los tejidos grasos y se degradan a una velocidad mayor en el ambiente ([Lartiges y Garrigues 1995](#)). Estos compuestos se consideran anticolinérgicos, es decir, impiden la hidrólisis del neurotransmisor acetilcolina (ACh) en colina y ácido acético por acción de la enzima acetilcolinesterasa (AChE), por lo cual la ACh se acumula en las terminaciones del sistema nervioso central y periférico ([Albert y Loera 2013](#)). De esta manera, se alteran funciones como la termorregulación y el comportamiento (actividad, tiempo de forrajeo, habilidad de aprendizaje y el consumo de agua o alimento), lo cual conlleva a pérdida de peso, problemas en el desarrollo, y bajo éxito reproductivo en aves y mamíferos ([Story y Cox 2001](#)).

Las respuestas biológicas de los vertebrados ante los plaguicidas pueden permanecer por semanas después de que los compuestos se han degradado en el ambiente, por lo que estas respuestas pueden servir como indicadores de su exposición, también llamados biomarcadores de exposición. Los biomarcadores de exposición se definen como respuestas biológicas que permiten detectar y medir una sustancia exógena o sus metabolitos, o el producto de una interacción entre el agente xenobiótico y algunas moléculas o células blanco dentro de un organismo ([van der Oost et al. 2003](#)). Esto permite confirmar y evaluar la exposición de individuos a una sustancia o grupo de sustancias en particular, relacionando la exposición externa y la dosimetría interna ([van der Oost et al. 2003](#)). La actividad de la enzima AChE es uno de los biomarcadores de exposición más usados para evaluar la exposición a plaguicidas anticolinérgicos por ser fácil de medir en laboratorio y poco costoso en comparación con otros métodos ([Walker et al. 2012](#)).

Con el propósito de estimar el impacto de los plaguicidas sobre la fauna silvestre, numerosos estudios han evaluado, bajo condiciones controladas, su efecto sobre animales en laboratorio como peces ([Fulton y Key 2001](#)), roedores ([Astroff y Young 1998](#); [Timofeeva et al. 2008](#); [Roegge et](#)

[al. 2008](#)) y aves ([Fildes et al. 2009](#)), tomando en cuenta el papel de las características inherentes a los organismos como la especie, el sexo y la edad.

Como consecuencia, los efectos sobre la fauna silvestre aún no son comprendidos del todo, ya que existen factores ambientales que juegan roles fundamentales en la cinética de degradación y persistencia de los plaguicidas, que influyen en la exposición de los organismos a los plaguicidas ([Albert y Loera 2013](#)). De igual forma, la manera en la cual los organismos responden a dichos factores y las interacciones con otros organismos, son importantes para elucidar el efecto ecológico de los plaguicidas. Algunas respuestas conductuales asociadas a interacciones interespecíficas como la depredación pueden verse alteradas por la exposición a plaguicidas e impactar a nivel poblacional disminuyendo el número de individuos. Esto debido a que los animales pueden ser más susceptibles a ser capturados o, en el caso de los depredadores, pueden no ser lo suficientemente hábiles para cazar a sus presas. Por otra parte, pueden bioacumular y biomagnificar los plaguicidas, y producir a largo plazo la disminución en el éxito reproductivo ([Fernie y Letcher 2010](#); [Bourgeon et al. 2013](#)).

Debido a que los plaguicidas son transportados largas distancias dependiendo de su persistencia, pueden afectar a organismos que estén alejados de la zona de influencia (como es el caso del DDT aplicado en zonas tropicales y que se ha detectado como DDE en el ártico viajando miles de kilómetros). Además, pueden sufrir transformaciones dependiendo de las características del medio a través del cual son transportados (aire, agua, suelo), la manera en que se aplican y la presencia de cuerpos de agua o de precipitación ([Castro y Yoshida 1971](#), [Ghadiri et al. 1995](#)). Tal es el caso de la temperatura y la salinidad en ambientes acuáticos, mientras que en ambientes terrestres, son de gran importancia la estructura y la química del suelo ([Poissant et al. 2008](#)). Asimismo, las características químicas propias del plaguicida y la vida media están relacionadas con su persistencia en el ambiente, mientras que el tiempo desde la aplicación y la distancia influyen en los productos de degradación detectados en un sitio determinado ([Karpuzcu et al. 2013](#); [Mackay et al. 2014](#)).

Como parte la fauna no dañina que se ve afectada por los plaguicidas se encuentran aquellas especies que habitan en los humedales. Estos ecosistemas son de gran importancia por ser zonas de transición entre los ambientes terrestres y marinos. Fungen como zonas de refugio y crianza para muchas especies, además de ser reservorio de nutrientes y metales que escurren de los ambientes circundantes, y que en cantidades excesivas pueden fungir como contaminantes, a lo cual se suma la descarga de plaguicidas y otros compuestos procedentes de los asentamientos humanos cercanos ([Mitsch y Gosselink 2000](#)).

Entre los organismos que se encuentran en contacto directo con los plaguicidas adsorbidos en el suelo están los mamíferos herbívoros, tal es el caso de los roedores debido a sus hábitos de forrajeo, removiendo el suelo para encontrar u ocultar semillas y depredar raíces y plántulas. Los roedores son importantes ya que fungen como sostén de muchos depredadores, conectando el nivel de los productores primarios con los consumidores secundarios o depredadores en los ecosistemas terrestres ([Chamucero-Santacoloma et al. 2011](#)).

Los humedales del Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos (APFFLT) en Campeche en conjunto con la Reserva de la Biósfera Pantanos de Centla en Tabasco, forman la unidad ecológica costera más importante de Mesoamérica por su productividad natural y biodiversidad ([CONAGUA 2007](#)). Históricamente, la Laguna de Términos ha sido una zona fuertemente impactada por el humano debido al crecimiento poblacional y a las actividades productivas como la agricultura, ganadería y la industria petrolera ([Villalobos 2015](#)). A pesar de que los OC como el DDT dejaron de usarse en México oficialmente desde el año 2000 para el control de vectores de enfermedades como el paludismo y dengue ([SSA 2001](#)), en el área de Laguna de Términos se ha reportado la presencia de compuestos de las familias del diclorodifeniltricloroetano (DDT), endosulfanes, drines, clordanos, isómeros del hexaclorociclohexano (HCHs) y el OP Clorpirifos, tanto en sedimento como en biota acuática, ([Carvalho et al. 2009](#); [Ramírez-Elías et al. 2016](#)) y se ha dejado de lado el conocimiento sobre el impacto de estos compuestos en los organismos terrestres.

Por lo anterior, el presente trabajo tiene como objetivo identificar si existe una exposición reciente a plaguicidas OC y anticolinérgicos en tres especies de ratones (*Oryzomys couesi*, *Peromyscus leucopus* y *Reithrodontomys gracilis*), esto, a través de determinar y cuantificar los plaguicidas OC acumulados en el hígado, y de caracterizar y comparar la actividad de la enzima acetilcolinesterasa (AChE) en músculo esquelético y cerebro como efecto de la exposición a plaguicidas anticolinérgicos (OP y carbamatos) en diferentes zonas del APFFLT.

Materiales y métodos

Área de estudio. El APFFLT se localiza al suroeste de México, en la costa del estado de Campeche y comprende parte de los municipios de Carmen, Palizada y Champotón. Es parte del complejo ecológico de la planicie costera que controla los procesos deltaicos del sistema de ríos Grijalva-Usumacinta, que es el de mayor volumen de descarga de agua dulce y sedimentos terrígenos hacia el mar en todo el país. El clima es tropical húmedo y la precipitación anual va de 1,100 a 2,000 mm. Se presentan tres temporadas, lluvias (junio a septiembre), secas (febrero a mayo) y nortes (octubre a enero; [CONAGUA 2007](#)).

El trabajo de campo se llevó a cabo de febrero a agosto de 2015 en nueve sitios del APFFLT: Rancho Nohan, Rancho R1 y Tixchel, Aguacatal, Las Bodegas, La Toza, Los Corralitos, San Román, La Leona/Nicté-Ha (Figura 1).

Captura de roedores. En cada sitio de muestreo la captura se realizó con 100 trampas Sherman cebadas con una mezcla de avena-semillas de girasol-vainilla dispuestas cada una a 10 m dentro de una cuadrícula de 100 x 100 m ([Jones y Teeling 2006](#)). Se eligieron individuos adultos de *Oryzomys couesi*, *Peromyscus leucopus* y *Reithrodontomys gracilis* por ser abundantes en el área y

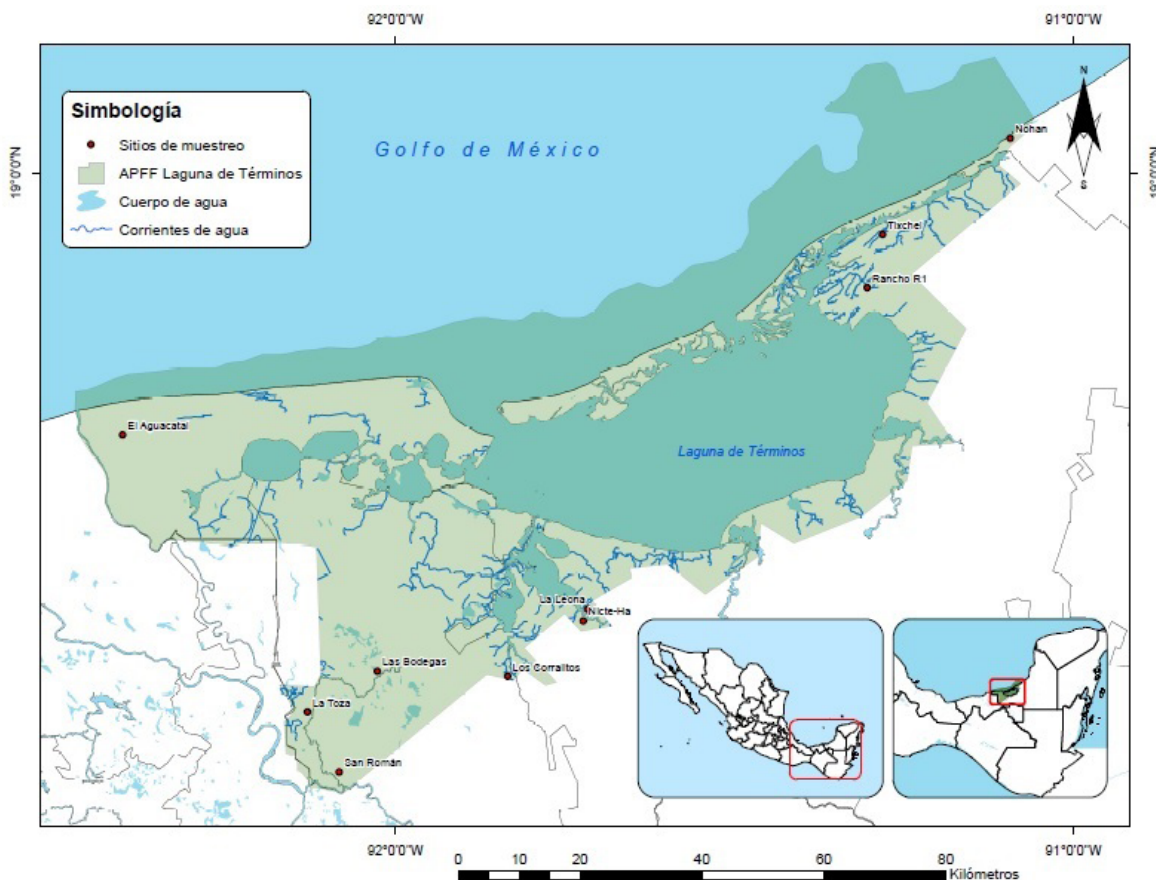


Figura 1. Distribución de los sitios de muestreo en El Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos en Campeche. Los sitios muestreados fueron Rancho Nohan, Tixchel, Rancho R1, El Aguacatal, La Leona/Nicté-Ha, Los Corralitos, Las Bodegas, San Román y La Toza.

debido a que no se encuentran bajo algún estado de protección ([SEMARNAT 2010](#); [IUCN 2015](#)). Se identificaron hasta especie con el apoyo de guías de campo ([Reid 2009](#); [Álvarez-Castañeda et al. 2015](#)) y se tomaron las medidas morfométricas convencionales (longitud total, longitud de la cola, longitud de la pata trasera, longitud de la hendidura de la oreja, masa, sexo y edad). Estos organismos se sacrificaron siguiendo el método de eutanasia por dislocación cervical ([SAGARPA 2014](#)) para tomar muestras de cerebro, de músculo esquelético e hígado, los cuales fueron congelados a una temperatura de -20 a -4 °C hasta el momento de su análisis en laboratorio.

Trabajo de Laboratorio. La determinación de la actividad de la enzima AChE en cerebro y músculo esquelético se hizo siguiendo el método de [Ellman et al. \(1961\)](#), adaptado a un microensayo ([Campoy et al. 1992](#)). La proteína se determinó con el método de [Bradford \(1976\)](#). A partir de los valores de proteínas se procedió a estimar la actividad de la acetilcolinesterasa (AChE) mediante el método de [Ellman et al. \(1961\)](#).

Para la determinación de los compuestos OC, las muestras de hígado se homogenizaron y secaron con sulfato de sodio, la extracción se realizó mediante el método Soxhlet en cloruro de metileno:hexano (1:1; [EPA 1996](#)). Se empleó un cromatógrafo de gases Varian 3800 con un detector de captura de electrones con fuente de ^{63}Ni , con columna cromatográfica capilar HT8 (60 m x 0.25 mm; 25 μm film thickness) (SGE Analytical Science, USA). El cálculo de las áreas de los picos se realizó con el programa Star Chromatography Workstation versión 6. La identificación y cuantificación de los plaguicidas OC se realizó con un estándar cuya mezcla de compuestos (SUPELCO 47426-U CLP Organochlorine Pesticide Mix) fueron: alfa, beta, gamma y delta-HCH, heptacloro, epóxido de heptacloro, α -endosulfán, β -endosulfán, endosulfán sulfato, dieldrín, aldrín, endrín, endrín aldehído, p,p'-DDD, p,p'-DDE y p,p'-DDT.

Todos los análisis de laboratorio se realizaron bajo la supervisión del Jaime Rendón von Osten en el Laboratorio de Ecotoxicología del Instituto de Ecología, Pesquerías y Oceanografía del Golfo de México (EPOMEX) de la Universidad Autónoma de Campeche.

Análisis de datos. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa InfoStat/S Versión 2016e. Se analizaron 20 individuos de *R. gracilis* (seis hembras y 14 machos); 23 *O. couesi* (cuatro hembras y 18 machos) y 14 *P. leucopus* (seis hembras y ocho machos). El área de estudio se dividió en dos zonas para el análisis de la actividad de la enzima AChE: la zona de ríos que incluye los sitios La Leona/Nicte-Ha, Los Corralitos, Las Bodegas, La Toza y San Román; y la zona de costa que incluye los sitios Nohan, Tixchel, Rancho R1 y El Aguacatal. Se realizaron análisis de U de Mann-Whitney para comparar la actividad de la AChE en músculo esquelético, en cerebro y entre sexos, entre zonas en *O. couesi* y *R. gracilis*. La actividad de esta enzima para *P. leucopus* sólo se reportó debido a que se encontró únicamente en la zona de costa ([Quinn y Keough 2007](#)).

Las concentraciones de plaguicidas determinados en las muestras de hígado se compararon entre especies y sitios mediante análisis de ANOVA mixto ([Quinn y Keough 2007](#)). Los resultados de los plaguicidas se agruparon en familias con el mismo peso molecular o de acuerdo a sus productos de degradación como se muestra a continuación:

$$\Sigma\text{DDT} = \text{p,p'-DDT} + \text{p,p'-DDD} + \text{p,p'-DDE}$$

$$\Sigma\text{Endosulfanes} = \alpha\text{-Endosulfán} + \beta\text{-Endosulfán} + \text{Endosulfán Sulfato}$$

$$\Sigma\text{HCH} = \alpha\text{-HCH} + \beta\text{-HCH} + \gamma\text{-HCH (lindano)} + \delta\text{-HCH}$$

$$\Sigma\text{Aldrines} = \text{Aldrín} + \text{Dieldrín}$$

$$\Sigma\text{Endrines} = \text{Endrín} + \text{Endrín aldehído} + \text{Endrín cetona}$$

$$\Sigma\text{Heptacloros} = \text{Heptacloro} + \text{Epóxido de Heptacloro}$$

$$\Sigma\text{Clordanos} = \text{trans-Clordano} + \text{cis-Clordano}$$

Metoxicloro

Además, se determinó la temporalidad de la exposición a los plaguicidas mediante el cálculo de la proporción que ocupan los productos de degradación e isómeros presentes en los plaguicidas de grado técnico, con respecto al total de las concentraciones de cada tipo de plaguicida, expresadas

como sumatorias (Σ). Así, si la proporción de los productos de degradación e isómeros en el hígado corresponde a la proporción que contienen los plaguicidas de grado técnico con respecto a la sumatoria del plaguicida (Σ), se consideró un indicio de que la exposición a alguno de los compuestos encontrados ha ocurrido en un tiempo menor a la vida media del compuesto, por lo tanto es reciente.

Resultados

Actividad de la enzima AChE. No se encontraron diferencias significativas en la comparación entre sexos para ninguna de las tres especies. Para *O. couesi* no se encontraron diferencias significativas en la actividad de la AChE en músculo esquelético entre zonas ($U = 71, p = 0.84$). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en la actividad de la AChE en cerebro entre zonas ($U = 63, p = 0.03$; Tabla 1, Figura 2).

De manera similar, para *R. gracilis* no se encontraron diferencias significativas en la actividad de la AChE en músculo esquelético entre zonas ($U = 83, p = 0.45$), mientras que en la actividad de la AChE en cerebro sí se encontraron diferencias significativas ($U = 47, p = 0.03$). En tanto *P. leucopus* se registró una actividad promedio de AChE en cerebro de 26.35 ± 5.87 ng nmoles/min/mL, y en músculo fue 5.52 ± 1.52 ng nmoles/min/mL (Tabla 3).

Plaguicidas OC en ratones. Se detectaron 20 compuestos OC entre los que se encuentran las familias de DDT, drines, clordanos, heptacloros, metoxicloro, isómeros de HCH y endosulfán (Tabla 4). En las concentraciones de las sumas de plaguicidas en hígado de ratón se encontró que las concentraciones varían por sitio para las sumas de cada familia de compuestos OC, pero la especie y la interacción entre la especie y el sitio no influyeron de manera significativa en esta variación (Tabla 5).

Los OC Σ DDTs, Σ HCHs y Σ Endrín fueron los de mayor concentración en los ratones del área de estudio con promedios de $876.6 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$, $546.1 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$ y $451.9 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$ respectivamente. Los sitios con más OC fueron La Leona/Nicte-Ha, Rancho Nohan y San Román con más de quince compuestos. Por otra parte en Aguacatal se encontraron cuatro compuestos: heptacloro, metoxicloro, α -HCH y β -HCH, en Lo Corralitos se detectaron tres compuestos: heptacloro, metoxicloro y α -HCH, en La Toza se encontraron dos compuestos: endosulfán sulfato y β -HCH, mientras que en el sitio Las Bodegas no se detectaron plaguicidas (Tabla 4).

Los integrantes de la familia del DDT estuvieron presentes en cinco sitios de los nueve muestreados siendo más abundantes en los sitios La Leona/Nicte-Ha, San Román y Tixchel en donde se observaron proporciones de $\text{DDT}/\Sigma\text{DDT} > 0.75$, en comparación con las proporciones $\text{DDE}/\Sigma\text{DDT} < 0.1$ y $\text{DDE}/\Sigma\text{DDT} < 0.15$. En Rancho R1 se presentaron proporciones de $\text{DDT}/\Sigma\text{DDT} = 0.32$, $\text{DDE}/\Sigma\text{DDT} = 0.43$ y $\text{DDE}/\Sigma\text{DDT} = 0.24$, mientras en Tixchel las proporciones fueron $\text{DDT}/\Sigma\text{DDT} = 0.96$ y $\text{DDE}/\Sigma\text{DDT} = 0.03$ (Tabla 4).

La familia de los endosulfanes estuvo presente en seis sitios. En La Leona/Nicte-Ha se observaron la proporciones $\alpha\text{-Endosulfán}/\Sigma\text{Endosulfanes} = 0.26$, $\beta\text{-Endosulfán}/\Sigma\text{Endosulfanes} = 0.54$, en San Román se encontró $\alpha\text{-Endosulfán}/\Sigma\text{Endosulfanes} = 0.11$ $\beta\text{-Endosulfán}/\Sigma\text{Endosulfanes} = 0.72$ y Sulfato de Endosulfán/ $\Sigma\text{Endosulfanes} = 0.16$ y en la Toza se detectó únicamente el sulfato de endosulfán. Por otra parte, en Tixchel sólo se encontró $\beta\text{-Endosulfán}$, en tanto que en R1 sólo se detectó el sulfato de endosulfán, y en Tixchel se detectó el $\beta\text{-Endosulfán}$ (Tabla 4, Figura 5).

Tabla 1. Resultado de la prueba U de Mann Whitney en la comparación de la actividad de la enzima AChE en músculo esquelético y cerebro de *Oryzomys couesi* entre zonas.

| Tejido | Zona | Estadístico H | GI | P |
|---------------------|---------------|---------------|-----------------|------|
| Músculo esquelético | Ríos vs Costa | 71 | n1 = 8, n2 = 15 | 0.84 |
| Cerebro | Ríos vs Costa | 63 | n1 = 8, n2 = 15 | 0.03 |

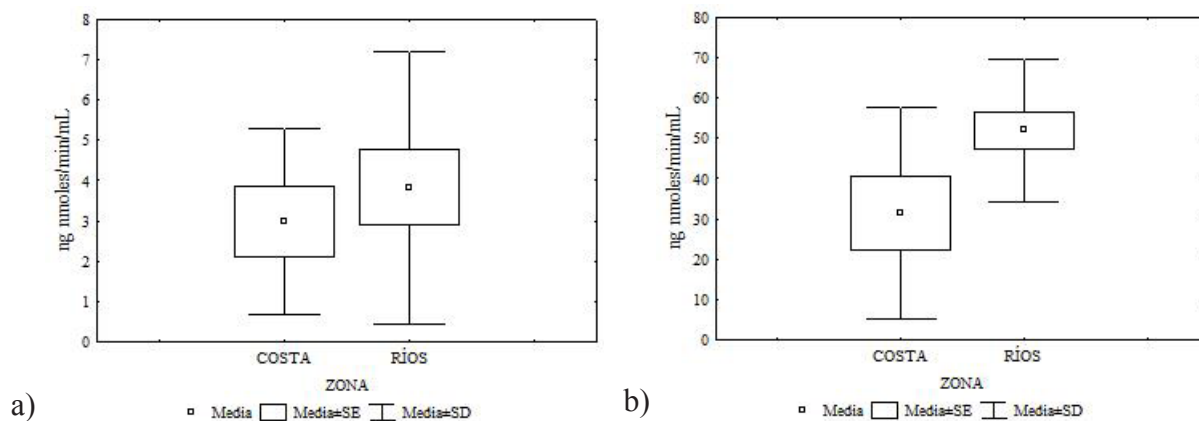


Figura 2. Actividad de la AChE en músculo (a) y cerebro (b) en *Oryzomys couesi* por zona.

Los HCHs se encontraron en todos los sitios. Se observaron proporciones de α -HCH/ Σ HCH = 0.06, β -HCH/ Σ HCH = 0.22, γ -HCH/ Σ HCH = 0.18 y δ -HCH/ Σ HCH = 0.31 en La Leona/Nicte-Ha. En San Román se observaron proporciones de α -HCH/ Σ HCH = 0.14, β -HCH/ Σ HCH = 0.25, γ -HCH/ Σ HCH = 0.25 y δ -HCH/ Σ HCH = 0.33. En Corralitos se detectó sólo α -HCH y en La Toza β -HCH. En Rancho R1 predominó el lindano con proporción γ -HCH/ Σ HCH = 0.44, en Rancho Nohan predomina el β -HCH/ Σ HCH = 0.72, en Tixchel las proporciones fueron δ -HCH/ Σ HCH = 0.46 y γ -HCH/ Σ HCH = 0.38, y en Aguacatal se encontraron proporciones de α -HCH/ Σ HCH = 0.66 y β -HCH/ Σ HCH = 0.33 (Tabla 4, Figura 5).

Los drines estuvieron en las siguientes proporciones: Aldrín/ Σ Aldrín = 0.25, Dieldrín/ Σ Aldrín = 0.69 en La Leona/Nicte-Ha, En Rancho R1 y Tixchel sólo se encontró aldrín, En Rancho R1 y San Román sólo se encontró endrín cetona, y sólo en Rancho Nohan se detectó endrín en proporción de Endrín/ Σ Endrín = 0.3 (Tabla 4, Figura 5).

Los heptacloros se encontraron en ocho de los nueve sitios con proporciones de Heptacloro/ Σ Heptacloro > 0.8 y Epóxido de heptacloro/ Σ Heptacloro < 0.2 (Tabla 4).

Los clordanos se encontraron cuatro de los nueve los sitios. En La Leona/Nicte-Ha se observaron proporciones de trans-Clordano/ Σ Clordanos = 0.57 y cis-Clordano/ Σ Clordanos = 0.42, en San Román las proporciones fueron trans-Clordano/ Σ Clordanos = 0.27 y cis-Clordano/ Σ Clordanos = 0.72, y en Rancho Nohan se observaron proporciones de trans-Clordano/ Σ Clordanos = 0.3 y cis-Clordano/ Σ Clordanos = 0.69 (Tabla 4, Figura 5).

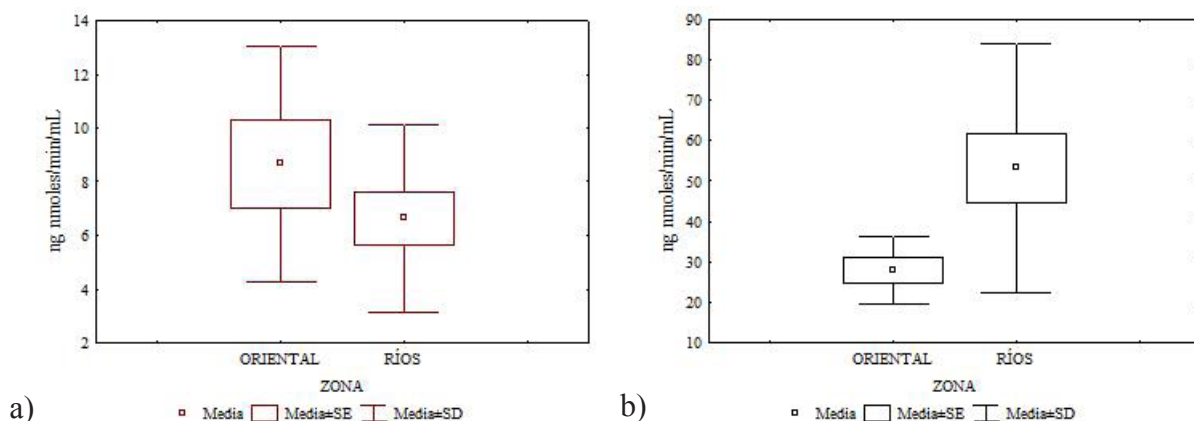


Figura 3. Actividad de la AChE en músculo (a) y cerebro (b) en *Reithrodontomys gracilis* por zona.

Tabla 2. Resultado de la prueba U de Mann Whitney en la comparación de la actividad de la enzima AChE en músculo esquelético y cerebro de *Reithrodontomys gracilis* entre zonas.

| Tejido | Zona | Estadístico H | GI | P |
|---------------------|---------------|---------------|-----------------|------|
| Músculo esquelético | Ríos vs Costa | 83 | n1 = 7, n2 = 13 | 0.45 |
| Cerebro | Ríos vs Costa | 47 | n1 = 7, n2 = 13 | 0.03 |

Discusión y conclusiones

Inhibición de la AChE. La actividad de las colinesterasas es uno de los procesos metabólicos más susceptibles de ser alterados, de manera inmediata, en presencia de plaguicidas OP y carbámicos. Es por ello que su cuantificación se emplea como un instrumento para determinar la exposición a dichos compuestos, aún después de que éstos se han degradado en el ambiente (Depledge y Fossi 1994). Sin embargo, se ha reportado que esta enzima se puede inhibir ante la presencia de grandes cantidades de metales pesados como Cd²⁺, Hg²⁺, Pb²⁺, así como sulfato de cobre y cloruro de cadmio, y productos de la combustión de hidrocarburos (Payne et al. 1996).

Para el área de Laguna de Términos se encontró evidencia de la disminución en la actividad de la enzima AChE en cerebro en *O. couesi* y *R. gracilis* únicamente en cerebro, en donde la menor actividad se observó en la zona de costa a pesar de que en la zona de ríos hay una fuerte actividad agrícola y uso de plaguicidas OP, particularmente por las plantaciones arroceras en las que se emplean compuestos como clorpirifos etil, monocrotofos y malatión contra insectos plaga como la chinche café (*Oevalus insularis*), el gusano soldado (*Spodoptera frugiperda*) y otros gusanos defoliadores o cortadores como el gusano cabezón (*Telicota* sp.) y el gusano medidor (*Trichoplusia* sp.; Orona-Castro 2008). También es empleado paratión para combatir otras plagas como la mosca de la fruta (*Anastrepha* sp.), trips (*Selenothrips rubrocinctus*) y escamas (*Coccus mangiferae*), así como el carbamato carbofurán para el control de barrenadores (*Xiloborus* sp., *Apate* sp. y *Batocera* sp.) (Tucuch Cauich et al. 2005, Reyes-Montero 2014).

En la zona de costa hay poca actividad agrícola entre la que destaca el cultivo de chile (*Capsium annuum*) en donde se emplean los OP malatión y metamidofos para el control de plagas (Botello et al. 1998). No obstante, la actividad preponderante es la extracción de hidrocarburos, la cual podría estar exponiendo a los ratones a metales pesados y a productos de combustión de hidrocarburos, los cuales en grandes cantidades pueden estar influyendo en la inhibición de la AChE (Payne et al. 1996).

Además, la inhibición diferencial de la AChE en cerebro y músculo puede deberse a la presencia de la enzima BChE predominantemente en el músculo esquelético, la cual ha demostrado tener un efecto protector frente a la intoxicación por OP en roedores como ratas y cobayas, así como en primates al hidrolizar a la acetilcolina auxiliando en la transmisión del impulso nervioso (Raveh et al. 1997; Allon et al. 1998; Mehrani 2004).

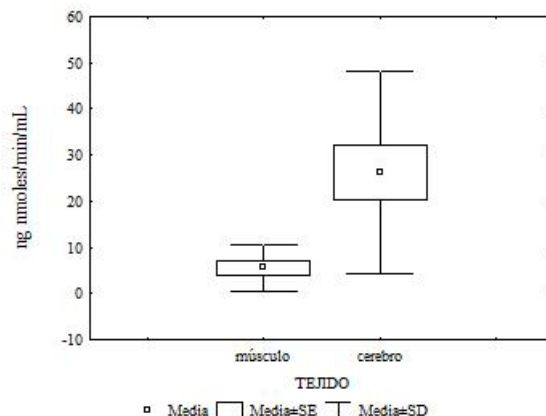


Figura 4. Actividad de la AChE en músculo (a) y cerebro (b) en *Peromyscus leucopus* en la zona de costa.

Tabla 3. Actividad enzimática en músculo esquelético y cerebro de las tres especies de roedores evaluados.

| Especie | Zona | Tejido | Media | SE |
|--------------------|-------|------------|-------|------|
| <i>O. couesi</i> | Costa | Músculo e. | 3 | 0.94 |
| | | Cerebro | 31.46 | 9.24 |
| | Ríos | Músculo e. | 3.83 | 0.87 |
| | | Cerebro | 52.09 | 4.56 |
| <i>R. gracilis</i> | Costa | Músculo e. | 8.68 | 0.97 |
| | | Cerebro | 27.9 | 3.22 |
| | Ríos | Músculo e. | 6.64 | 1.66 |
| | | Cerebro | 53.72 | 8.57 |
| <i>P. leucopus</i> | Costa | Músculo e. | 5.52 | 1.52 |
| | | Cerebro | 26.35 | 5.87 |

Para el género *Peromyscus* se cuenta con valores de referencia de otras especies como *P. maniculatus*, cuya actividad de AChE cerebral en condiciones de laboratorio fue de 7.931 $\mu\text{mol}/\text{ACh}$ hidrolizada/min/g de cerebro en machos y de 7.731 $\mu\text{mol}/\text{ACh}$ hidrolizada/min/g en hembras (Block et al. 1993), mientras que la actividad de la misma especie en ejemplares silvestres fue cercano a 9.2 $\mu\text{mol}/\text{ACh}$ hidrolizada/min/g de cerebro (Block et al. 1999). Además, Block et al. (1993) reporta que, en vida silvestre, la actividad de la AChE en *P. maniculatus* y *P. leucopus* no son estadísticamente diferentes.

De igual manera, Andrade-Herrera (2011) reportó valores de actividad promedio de AChE en músculo de 5.134 nmoles/min/mL en *P. difficilis* y de 6.579 nmoles/min/mL en *P. melanotis*. En este trabajo *P. leucopus* tuvo una actividad promedio máxima en músculo de 16.26 ng nmoles/min/mL de proteína, mientras que en cerebro fue de 65.90 ng nmoles/min/mL de proteína, valores por encima de lo reportado para otras especies del mismo género.

Sin embargo, se debe tomar en cuenta que los organismos de diferentes especies e incluso de la misma, pueden tener variaciones en sus respuestas a los estímulos ambientales como consecuencia de las adaptaciones regionales, e incluso, especies provenientes de los mismos sitios de colecta pueden presentar respuestas diferenciales entre las condiciones de laboratorio y en vida silvestre (Dell'Omo et al. 2003). Las colinesterasas pueden verse afectadas por factores naturales

Tabla 5. Resultados del ANOVA mixto para contrastar el efecto de los factores sitio y especie sobre la sumas de los plaguicidas organoclorados, en donde sólo se muestran los resultados del factor sitio por tener un efecto significativo en la variabilidad de todos los plaguicidas. Un asterisco (*) indica una $P < 0.05$, dos asteriscos (**) indican un $P < 0.001$,

| Plaguicida | Variable | Efecto | GI Efecto | MS Efecto | GI Error | MS Error | F | p |
|----------------------|----------|--------|-----------|-----------|----------|-----------|-------|----|
| Σ DDT | Sitio | Fijo | 7 | 1961640 | 42 | 249476.30 | 7.86 | ** |
| Σ Endosulfan | Sitio | Fijo | 7 | 569276.2 | 42 | 40309.59 | 14.12 | ** |
| Σ HCH | Sitio | Fijo | 7 | 1301731 | 42 | 80065.07 | 16.25 | ** |
| Σ Drines | Sitio | Fijo | 7 | 78822.65 | 42 | 11285.51 | 6.98 | ** |
| Σ Endrin | Sitio | Fijo | 7 | 244085.7 | 42 | 99324.44 | 2.46 | * |
| Σ Heptacloro | Sitio | Fijo | 7 | 290284.0 | 42 | 18248.46 | 15.91 | ** |
| Σ Clordano | Sitio | Fijo | 7 | 77801.79 | 42 | 11106.83 | 7.01 | ** |
| Σ Metoxicloro | Sitio | Fijo | 7 | 2977363 | 42 | 182558.1 | 16.31 | ** |

Tabla 4. Concentración de plaguicidas organoclorados (ng.g⁻¹ peso seco) en hígado por especie y sitio.

| Plaguicida /Sitio | <i>Oryzomys couesi</i> | | | | | | <i>Peromyscus leucopus</i> | | | <i>Reithrodontomys gracilis</i> | | | |
|-----------------------|------------------------|--------|--------|--------|--------|---------|----------------------------|--------|--------|---------------------------------|--------|--------|--------|
| | AG | R1 | RNH | TIX | COR | NTH/LEO | SR | RNH | TIX | R1 | BDG | SR | TOZA |
| pp' DDD | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 30.9 | < 4.62 | 781.1 | 107.8 | 82.1 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 |
| pp' DDE | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 400.7 | 13.4 | 72.5 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 |
| pp' DDT | < 4.62 | < 4.62 | 54.1 | 974.4 | < 4.62 | 4234.8 | 64.2 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 2293.3 | < 4.62 |
| ΣDDT | < 4.62 | < 4.62 | 54.1 | 1005.3 | < 4.62 | 5416.7 | 185.3 | 154.6 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 2293.3 | < 4.62 |
| α-Endosulfan | < 4.62 | < 4.62 | 61.7 | < 4.62 | < 4.62 | 831.8 | 22.0 | 102.5 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 |
| β-Endosulfan | < 4.62 | < 4.62 | 14.7 | 15.8 | < 4.62 | 2067.7 | 139.0 | 162.7 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 |
| Endosulfan Sulfato | < 4.62 | 4.1 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 93.7 | 31.5 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 15.5 |
| ΣEndosulfan | < 4.62 | 4.1 | 76.4 | 15.8 | < 4.62 | 2899.5 | 254.8 | 296.7 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 15.5 |
| α-HCH | 35.6 | < 4.62 | < 4.62 | 12.0 | 12.0 | 541.6 | 41.8 | 5.4 | 3.9 | 50.2 | < 4.62 | 14.9 | < 4.62 |
| β-HCH | 17.6 | < 4.62 | 23.5 | 11.8 | < 4.62 | 1284.4 | 47.1 | 47.6 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 120.4 | 33.1 |
| γ-HCH | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 52.6 | < 4.62 | 901.2 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 67.7 | < 4.62 | 33.3 | < 4.62 |
| δ-HCH | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 63.3 | < 4.62 | 1651.5 | 14.3 | < 4.62 | < 4.62 | 35.8 | < 4.62 | 72.2 | < 4.62 |
| ΣHCH | 53.2 | < 4.62 | 23.5 | 139.7 | 12.0 | 4378.7 | 103.2 | 53.0 | 3.9 | 153.6 | < 4.62 | 240.8 | 33.1 |
| Aldrin | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 5.5 | < 4.62 | 274.2 | < 4.62 | 29.5 | < 4.62 | 3.9 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 |
| Dieldrin | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 803.2 | 54.9 | 116.1 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 |
| ΣAldrin | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 5.5 | < 4.62 | 1077.3 | 54.9 | 145.6 | < 4.62 | 3.9 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 |
| Endrin | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 588.3 | 2.6 | 88.5 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 |
| Endrin aldehído | < 4.62 | < 4.62 | 41.1 | 32.4 | < 4.62 | 407.3 | < 4.62 | 93.0 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 2.4 | < 4.62 |
| Endrin cetona | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 13.3 | < 4.62 | 937.6 | 8.8 | 108.6 | < 4.62 | 1267.4 | < 4.62 | 1359.2 | < 4.62 |
| ΣEndrin | < 4.62 | < 4.62 | 41.1 | 45.7 | < 4.62 | 1933.3 | 11.4 | 290.0 | < 4.62 | 1267.4 | < 4.62 | 1361.7 | < 4.62 |
| Heptacloro | 39.8 | 7.1 | 83.1 | 98.1 | 40.6 | 1683.6 | 53.0 | 244.3 | 6.4 | 103.6 | < 4.62 | 233.9 | < 4.62 |
| Epóxido de Heptacloro | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 401.8 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 |
| ΣHeptacloros | 39.8 | 7.1 | 83.1 | 98.1 | 40.6 | 2085.4 | 53.0 | 244.5 | 6.4 | 103.6 | 0.0 | 233.9 | < 4.62 |
| trans-Clordano | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 610.0 | 14.1 | 20.7 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 |
| cis-Clordano | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 459.2 | 37.2 | 95.7 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 |
| ΣClordanos | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | 1069.2 | 51.3 | 116.4 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 | < 4.62 |
| Metoxicloro | 35.5 | 62.2 | 329.1 | 174.7 | 136.8 | 6708.0 | 248.7 | 1018.3 | 116.3 | 373.1 | 0.0 | 1200.6 | < 4.62 |

como la genética, la edad, el género, el estado reproductivo, la regulación endocrina e incluso los ritmos circadianos y épocas climáticas, el estado nutricional y de salud de los organismos, la temperatura o la presencia en el medio de metales o biotoxinas (Roberts *et al.* 1988, Alves-Amaral *et al.* 2010). Por ello, la evaluación de la AChE como biomarcador específico para la exposición a plaguicidas OP debe complementarse con otros biomarcadores de exposición que puedan dar más información sobre los riesgos que representa los plaguicidas OP.

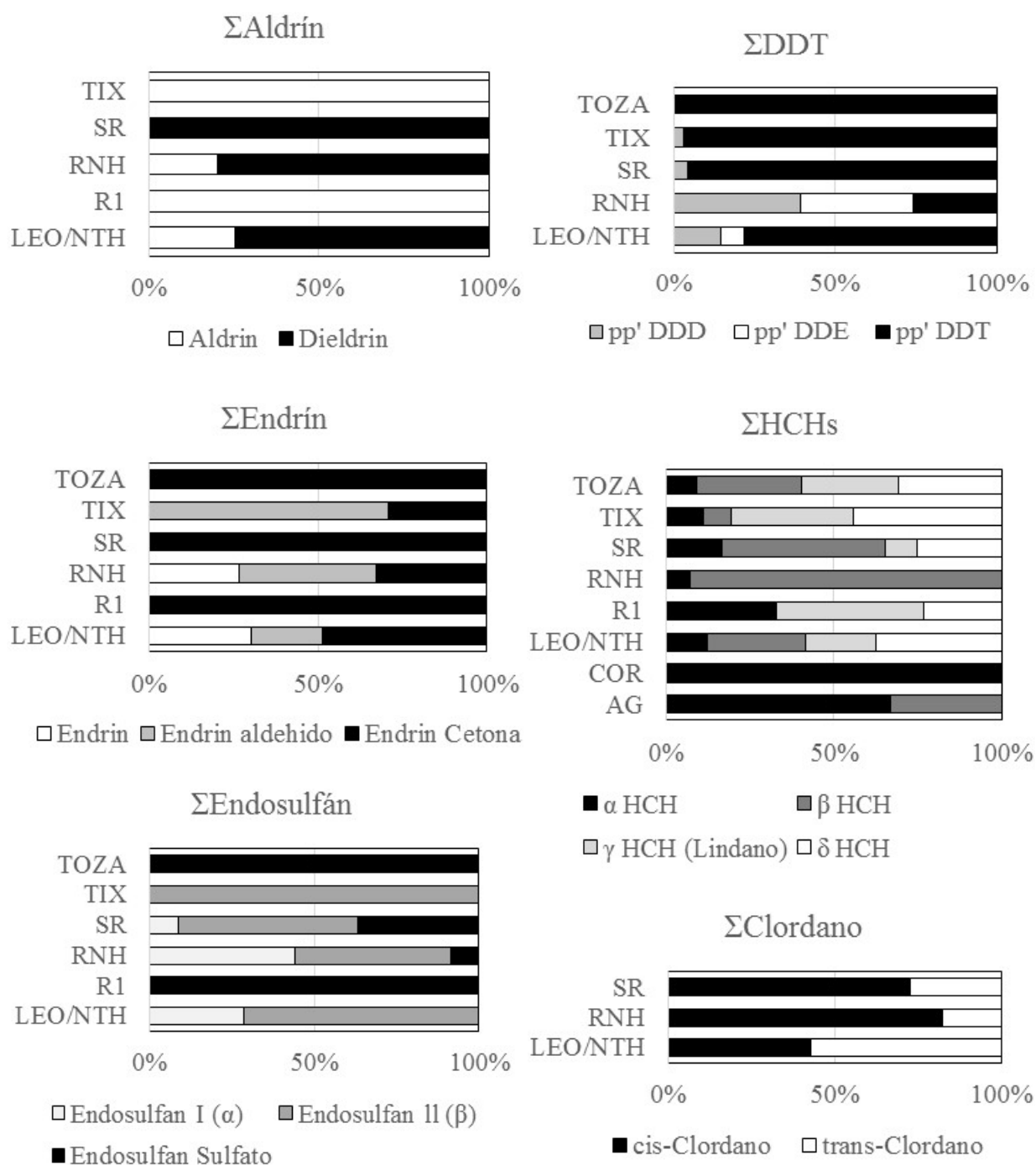


Figura 5. Proporción que ocupan los productos de degradación e isómeros de cada familia de plaguicida por sitio

Compuestos OC en ratones. En este trabajo, las mayores concentraciones de plaguicidas OC se observaron en los ratones de Leona/Nicte-Ha con concentraciones de $\Sigma\text{DDT} = 5416.7 \text{ ng.g}^{-1}$, $\Sigma\text{Endosulfán} = 2899.5 \text{ ng.g}^{-1}$, $\Sigma\text{HCH} = 4378.7 \text{ ng.g}^{-1}$, $\Sigma\text{Aldrín} = 1077.3 \text{ ng.g}^{-1}$, $\Sigma\text{Endrín} = 1933.3 \text{ ng.g}^{-1}$, y $\Sigma\text{Heptacloro} = 2085.4 \text{ ng.g}^{-1}$.

En peces de sitios cercanos a esta área en el sistema Palizada del Este, [Díaz-González et al. \(2005\)](#) reportan concentraciones de $\Sigma\text{DDT} = 928.8 \text{ ng.g}^{-1}$, $\Sigma\text{Endosulfán} = 11.3 \text{ ng.g}^{-1}$, $\Sigma\text{HCH} = 12.56 \text{ ng.g}^{-1}$, $\Sigma\text{Aldrín} = 52.2 \text{ ng.g}^{-1}$, $\Sigma\text{Endrín} = 1686.3 \text{ ng.g}^{-1}$, $\Sigma\text{Heptacloro} = 44.01 \text{ ng.g}^{-1}$. De manera similar, en ostras y peces de zonas aledañas en Laguna del Este, evaluadas por [Carvalho et al. \(2009\)](#) se detectaron compuestos OC pero en concentraciones aún menores, del orden de picogramos.

Esta disminución en las concentraciones de OC en organismos acuáticos del área puede indicar que los compuestos están poco disponibles ya que se sedimentan junto con las partículas orgánicas a las que se unen por adsorción. En contraste, los organismos terrestres se encuentran en contacto directo con los plaguicidas que se adhieren a la materia orgánica del suelo y puede permanecer por más tiempo.

Para la mayoría de los plaguicidas detectados en el hígado de los ratones, los productos de degradación se encuentran concentrados en mayor proporción indicando mayor exposición de los ratones a dichas sustancias y sugieren que ha transcurrido mucho tiempo desde la última vez que fueron aplicados. Sin embargo, en los sitios La Leona/Nicte Ha, San Román y Tixchel, la proporción p,p'-DDT/ Σ DDT fue mayor a 0.75, mientras las de p,p'-DDE/ Σ DDT y p,p'-DDD/ Σ DDT fueron menores a 0.25, lo que podría sugerir una exposición reciente al p,p'-DDT ya que este compuesto ocupa del 60-80 % del DDT de grado técnico. Sin embargo, la proporción alta de p,p'-DDT no necesariamente es signo de una aplicación reciente del plaguicida DDT como tal, ya que el producto de su degradación, el p,p'-DDE, tiene mayor volatilidad (hasta ocho veces más que el DDT) y podría estar menos disponible al contacto con los organismos, y por consiguiente se puede bioacumular menos (ATSDR 2002a), por lo que las concentraciones de DDT pueden ser los remanentes de la aplicación intensiva de este compuesto en las campañas de control de vectores en los 90s.

Por otra parte, desde el 2014 la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural Pesca y Alimentación (SAGARPA) ha implementado en Campeche el uso del plaguicida organoclorado dicofol en la estrategia para el control del ácaro rojo de las palmas (*Raoiella indica* Hirst) en los municipios de Carmen y Palizada, al igual que para el control de plagas del limón como el ácaro blanco (*Polyphagotar senomuslatus*) y el arador o negrilla del fruto. El dicofol de grado técnico puede contener p,p'-DDT y p,p'-DDE como impurezas, explicando la presencia de estos compuestos (ATSDR 2002a).

En ratones, se han observado alteraciones en hígado como alargamiento de las células y túbulos centrales a partir de 0.25 a 0.5 mg/kg/día. El nivel de efecto adverso observable más bajo (LOAEL por sus siglas en inglés) para el DDT en ratones se estima en 0.5 mg/kg/día para efectos en el desarrollo neuronal, impidiendo la habituación de los organismos (ATSDR 2002a). En este estudio se encontraron concentraciones máximas equivalentes a Σ DDT = 2.3 mg/kg en San Román y Σ DDT = 5.4 mg/kg en La Leona/Nicte-Ha, lo lleva a suponer que los roedores silvestres pueden presentar las alteraciones antes mencionadas en la células hepáticas y en el sistema nervioso.

Otro compuesto que se encontró en proporciones altas en ratones es el HCH. Este suele ser más abundante en su isómero α -HCH en los ambientes acuáticos y en la atmósfera, mientras que el isómero β -HCH, el isómero más hidrofóbico y estable, se encuentra mayormente asociado a suelos, tejidos y fluidos animales, similar al isómero γ -HCH (Walker 1999). En contraste, se encontró en mayor concentración el isómero α -HCH en el hígado de ratones de los sitios Aguacatal y Los Corralitos, y el γ -HCH en Rancho R1, lo cual podría indicar una aplicación reciente de HCHs en los sitios antes mencionados, ya que el lindano de grado técnico que se emplea en el control de plagas es una mezcla de varios isómeros del HCH, en donde el α -HCH ocupa del 60-70% con una vida media de 20 a 50 días, y el γ -HCH (el único con acción insecticida) con una vida media de 20 semanas comprende del 6-10% (ATSDR 2005). El lindano se emplea como tratamiento para el control de plagas durante la germinación de semillas y en el proceso y el control de ácaros y pulgas en el ganado.

En ratas, el LOAEL en una exposición crónica para el α -HCH a dosis de 0.8 mg/kg/día por más de 107 semanas produce efectos en hígado, mientras para el β -HCH es de 0.18 mg/kg/día por 13 días para efectos en el hígado. Para el γ -HCH, el LOAEL en ratones para inmunotoxicidad es de 6.25 mg/kg/día durante cinco semanas (ATSDR 2005). Además, en un estudio realizado por Srivastava y Raizada (2000) se observó que la exposición a dosis de 13.1 mg/kg/día en la época de apareamiento produce una disminución en la viabilidad de las crías. En este trabajo se encontraron concentraciones máximas de α -HCH equivalentes a 0.54 mg/kg, concentraciones de β -HCH de 1.28 mg/kg y γ -HCH con 0.9 mg/kg en La Leona/Nicte-Ha, lo cual sugiere que estos compuestos pueden no estar causando efectos hepáticos o reproductivos negativos en las poblaciones de roedores silvestres.

El aldrín de grado técnico está conformado en más del 90 % de aldrín, 3.5 % de isodrin y el 6 % restante se reparte entre más de diez compuestos diferentes, y el principal producto de degradación de este compuesto es el dieldrin el cual en suelos tropicales puede desaparecer hasta en un 90 % en un mes, mientras que en zonas templadas puede permanecer hasta cinco años ([ATSDR 2002b](#)). Las proporciones Aldrín/ Σ Aldrín = 1 en Rancho R1 y Tixel indican que han estado expuestos únicamente a esa sustancia y no a otros productos de degradación, por lo que se asume la exposición relativamente reciente de este OC, ya que el aldrín se metaboliza rápidamente en el organismo y en el ambiente hacia dieldrin, el cual se bioacumula y biomagnifica ([Kloskowski et al. 1981](#)). El principal uso del aldrín fue en el control de termitas, sin embargo, no parece haber alguna fuente local de este OC por lo que podría estar poniéndose en contacto con los organismos mediante deposiciones atmosféricas.

El LOAEL para la toxicidad en el desarrollo embrionario de ratones, el aldrín se estima en 2 mg/kg/día, en tanto que de 2 – 4 mg/kg/día al final de la gestación produce un aumento en el umbral de convulsiones por shock electroconvulsivo cerebral, y una exposición aguda a 25 mg/kg produce crías con patas palmeadas ([ATSDR 2007](#)). En este trabajo se encontró una concentración máxima equivalente a Σ Aldrín = 1.07 mg/kg en el sitio La leona/Nicte-Ha la cual puede no estar causando un efecto observable en los roedores silvestres.

El Heptacloro también se encontró en proporciones de Heptacloro/ Σ Heptacloro > 0.75 en todos los sitios, indicando la exposición relativamente reciente de los organismos a dicho compuesto. Esto debido a que el heptacloro de grado técnico está integrado por más del 70 % de Heptacloro ([ATSDR 2007](#)), por lo cual se encuentra acumulado en grandes proporciones en comparación con la proporción Epóxido de heptacloro/ Σ Heptacloro que apenas alcanza 0.24 en el sitio La Leona/Nicte-Ha. No se encontró evidencia del uso local de este compuesto por lo que podría encontrarse debido a las deposiciones atmosféricas.

En ratones, el LOAEL en una exposición perinatal aguda en ratas a Heptacloro es de 0.03 mg/kg/día con efectos en el desarrollo de los sistemas nervioso e inmune. En ratas macho, una exposición durante 70 días a 0.65 mg/kg/día disminuye el número de espermatozoides en el epidídimo e incrementa su reabsorción, mientras en hembras la exposición a 1.8 mg/kg/día disminuye la fertilidad y aumenta la resorción de oocitos. También se puede observar lesión hepática, hepatitis, hepatomegalia y necrosis en una exposición aguda de 5-10 mg/kg/día de Heptacloro, en tanto que los daños neurológicos se pueden observar en una exposición aguda a 7mg/kg/día ([ATSDR 2007](#)). En este trabajo se detectaron las mayores concentraciones equivalentes a Σ Heptacloro = 0.24 mg/kg en Rancho Nohan y Σ Heptacloro = 2.1 mg/kg para el sitio La Leona/Nicte-Ha, con lo que los sistemas, nervioso, inmune y reproductivo reproductivos pueden verse afectados y podría repercutir en el éxito reproductivo de los roedores silvestres de estos sitios.

Los plaguicidas antes mencionados presentan evidencia de aplicación reciente. Sin embargo, la [CICOPLAFEST \(2004\)](#) categoriza al lindano (HCHs) y al DDT como de uso restringido ya que solamente las instancias de gobierno como la Secretaría de Salud tienen permitido su uso para campañas sanitarias como el control de vectores de enfermedades. De manera similar, el aldrín se encuentra bajo la categoría de uso prohibido, categorías bajo la cual han permanecido estos plaguicidas desde 1991. Por otra parte, el heptacloro no ha sido registrado como plaguicida en México, por lo que su comercio y uso no están permitidos, en tanto que su uso en el área de estudio no está reportado.

Implicaciones para la conservación. Como se ha descrito previamente, los ratones del APFFLT están expuestos a una gran cantidad de plaguicidas derivadas de las actividades agrícolas como los compuestos OP y Carbamatos, así como OC y sus productos de degradación, los cuales se han concentrado y acumulado en el hígado y posiblemente en otros tejidos.

En el presente trabajo no se puede hablar de una evidencia específica de la exposición a plaguicidas OP ya que la inhibición de la actividad de la enzima AChE en músculo y cerebro no fue contundente para la zona de ríos con mayor actividad agrícola y por consiguiente una mayor aplicación de compuestos OP y carbamatos. Se deben tomar en cuenta fuentes adicionales de contaminación las cuales podrían estar influyendo en la inhibición de la AChE como lo son los metales pesados, producto de la extracción de hidrocarburos en la zona costera, en donde se

observó menor actividad enzimática. Cabe mencionar que los mecanismos que compensan la inhibición de la AChE, como la actividad de la butirilcolinesterasa, puede estar ayudando a los roedores a compensar los efectos de la exposición a plaguicidas anticolinérgicos, evitando los efectos anticolinérgicos como la dificultad de termoregular y la el riesgo a enfermedades neurológicas, lo cual los puede hacer más susceptibles a la depredación ([Albert y Loera 2005](#); [Timofeeva et al. 2008](#); [Roegge et al. 2008](#)).

En el caso de los plaguicidas OC, aunque fueron pocos los encontrados en concentraciones por encima del LOAEL, no hay que dejar de lado los posibles efectos adversos a largo plazo. Estos compuestos son altamente bioacumulables debido a que son muy solubles en grasa, lo que les permite unirse a las moléculas lipídicas y permanecer en el tejido graso hasta que se utiliza, momento en el cual los plaguicidas se liberan y producen efectos tóxicos. Como consecuencia se puede producir desde estrés oxidativo, alteraciones en la estructura de las células en órganos internos o pueden fungir como disruptores endócrinos impidiendo la maduración de los gametos hasta la masculinización o feminización de los individuos, además de ser teratogénicos e incluso cancerígenos ([Gupta et al. 2009](#)).

La alteración en las respuestas de los ratones ante los cambios ambientales y las interacciones con otros organismos pueden repercutir de manera directa en la composición, estructura y dinámica poblacional al aumentar las tasas de depredación y disminuir la fertilidad cambiando la dinámica de las poblaciones silvestres ([Block et al. 1999](#)). Además, los plaguicidas concentrados en los roedores se biomagnifican hacia los niveles superiores de la red trófica, con lo cual los depredadores también se ven afectados de diferentes maneras. Uno de los ejemplos más claros se observó en la década de los 60s en las aves rapaces a partir de la disminución del grosor del cascarón de los huevos como consecuencia de la aplicación del DDT ([Ratcliffe 1970](#); [Jiménez et al. 2007](#)).

La información obtenida en este trabajo es un panorama general de uno de los eslabones más bajos de la red trófica que puede impactar de manera importante en el nivel superior o a incluso al ecosistema. Es recomendable realizar un monitoreo de los efectos de los plaguicidas sobre los ratones y la fauna que se asocia a ellos en el área de Laguna de Términos mediante el uso de biomarcadores de exposición para determinar los efectos individuales a corto plazo, así como realizar censos, que en conjunto pueden ayudar a comprender los cambios en las estructuras poblacionales a largo plazo.

En este contexto, es importante que las instancias de gobierno encargadas de regular en materia de plaguicidas como son SAGARPA, SEMARNAT y la Secretaría de Salud impulsen la implementación y seguimiento de las estrategias ya existentes de regulación y vigilancia en la distribución y uso de plaguicidas. Dichas acciones deben seguirse particularmente para algunos OC que se encuentran prohibidos o son de uso restringido de acuerdo a las leyes federales como lo son el lindano, aldrín y heptacloro, y que se han encontrado de manera reiterada por diferentes estudios en el área de Laguna de Términos, incluyendo el presente trabajo, y que se encuentran prohibidos o restringidos por las leyes Federales. Además, en el caso de los compuestos anticolinérgicos como los OP y carbamatos que se encuentran permitidos, es crucial que se respeten las dosis y frecuencias recomendadas para el control de plagas en los diferentes cultivos, ya que en muchos casos las aplicaciones se realizan sin tomar en cuenta estos parámetros, afectando a la fauna hacia la cual no van dirigidos dichos compuestos. Lo anterior es fundamental en áreas de importancia biológica como las áreas naturales protegidas como el Área de Protección de Flora y Fauna Laguna de Términos, ya que es uno de los principales reservorios de agua dulce del país y además cuenta con una gran biodiversidad terrestre y acuática que es ampliamente aprovechada por los habitantes de poblados inmersos en dicha zona.

Adicionalmente, es fundamental impulsar el desarrollo de alternativas de producción que no incluyan el uso de plaguicidas sintéticos. Dentro de estas alternativas se encuentra el control biológico de plagas bien diseñado y el uso de compuestos naturales que puedan degradarse con mayor rapidez que a largo plazo producen efectos adversos menores en el ambiente. La agricultura orgánica y el policultivo son opciones que pueden ser benéficas al aumentar la diversidad de especies vegetales y pueden contribuir en la restauración el suelo.

Agradecimientos

A CONACyT por el apoyo otorgado a G. Escalona Segura (21467) y en particular por la beca para la realización de los estudios de maestría. A la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad por financiar el proyecto 'Inventario de aves y mamíferos en humedales de Laguna de Términos y Pantanos de Centla en Tabasco y Campeche (LH009)' y a los integrantes de este proyecto por su valioso apoyo en campo. A J. Rendón por facilitar las instalaciones del Laboratorio de Ecotoxicología del Instituto EPOMEX perteneciente a la Universidad Autónoma de Campeche.

Literatura citada

- ALBERT, L. A., AND R. LOERA.** 2013. Química y Ecotoxicología de los Insecticidas. Pp 178–179, in Golfo de México Contaminación e Impacto Ambiental: Diagnóstico y Tendencias, segunda edición. (Botello A V, J. Rendón-von Osten, G. Gold-Bouchot, and C. Agraz eds.). Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología. Campeche, México.
- ALLON, N. L. RAVEH, E. GILAT, E. COHEN, J. CRUNWALD, AND Y. ASHANI.** 1998. Prophylaxis against Soman Inhalation Toxicity in Guinea Pigs by Pretreatment Alone with Human Serum Butyrylcholinesterase. *Toxicological Sciences* 43:121-128.
- ÁLVAREZ-CASTAÑEDA, S. T., T. ÁLVAREZ, AND N. GONZÁLEZ-RUIZ.** 2015. Guía para la identificación de los mamíferos de México en campo y laboratorio, primera edición. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Asociación Mexicana de Mastozoología A. C. Ciudad de México, México.
- ALVES-AMARAL, G., M. PIRES-OLIVEIRA, A. L. ANDRADE-LOPES, T. CHIAVEGATTI, AND R. OLIVEIRA GODINHO.** 2010. Gender-related differences in circadian rhythm of rat plasma acetyl- and butyrylcholinesterase: Effects of sex hormone withdrawal. *Chemico-Biological Interactions* 186:9–15.
- ANDRADE-HERRERA, M.** 2011. Evaluación del efecto de la contaminación atmosférica en dos especies del género *Peromyscus* (Rodentia: Muridae) que cohabitan en el Parque Nacional Desierto de los Leones. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa
- ASTROFF, A. B., AND A. D. YOUNG.** 1998. The relationship between maternal and foetal effects following maternal organophosphate exposure during gestation in the rat. *Toxicology and Industrial Health* 14:869–89.
- ATSDR.** 2002a. Toxicological profile for DDT, DDT, DDE, and DDD. 403.
- ATSDR.** 2002b. Toxicological profile for aldrin/dieldrin. 303.
- ATSDR.** 2005. Toxicological profile for alfa-, beta-, gamma- y delta-hexachlorocyclohexane. 325.
- ATSDR.** 2007. Toxicological Profile for Heptachlor and Heptachlor Epoxide. 158.
- BLOCK E, T. LACHER, AND R. KENDALL.** 1993. Effect of the organophosphate pesticide Encounter in laboratory deer mice *Peromyscus maniculatus*. *Environmental Toxicology and Chemistry* 12:377–383.
- BLOCK E. K., T. E. LACHER, L. W. BREWER, G. P. COBB, AND R. J. KENDALL.** 1999. Population Responses of *Peromyscus* Resident in Iowa Cornfields Treated with the Organophosphorus Pesticide COUNTER. *Ecotoxicology* 8:189–200.
- BOTELLO, A. V., J. L. ROJAS-GALAVIZ, J. BENÍTEZ, AND D. ZÁRATE-LOMELÍ.** 1998. Golfo de México, Contaminación e Impacto Ambiental: Diagnóstico y Tendencias. Programa Sectorial De Medio Ambiente 1998-2005. Gobierno del Estado de Campeche. Secretaria de Ecología. Universidad Autónoma de Campeche, Epomex Serie Científica 5. Campeche, México.
- BOUCHARD, M., G. CARRIER, R. C. BRUNET, P. DUMAS, AND N. NOISEL.** 2006. Biological monitoring of exposure to organophosphorus insecticides in a group of horticultural greenhouse workers. *The Annals of Occupational Hygiene* 50:505–515
- BOURGEON, S., E. H. K. LEAT, R. W. FURNESS, K. BORGA, S. A. HANSEN, AND J. O. BUSTNES.** 2013. Dietary versus maternal sources of organochlorines in top predator seabird chicks: an experimental approach. *Environmental Science and Technology* 47:5963–70.

- BRADFORD, M. M.** 1976. A Rapid and Sensitive Method for the Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein-Dye Binding. *Analytical Biochemistry* 72:248–254.
- CAMPOY, F. J., J. CABEZAS-HERRERA, AND C. J. VIDAL.** 1992. Interaction of acetylcholinesterase with *Lens culinaris* agglutinin reveals differences in glycosylation of molecular forms in sarcoplasmic reticulum membrane subfractions. *The Journal of Neuroscience* 33:568–578.
- CARVALHO, F. P., J. VILLENEUVE, C. CATTINI, J. RENDON, AND J. M. DE OLIVIERA.** 2009. Pesticide and PCB residues in the aquatic ecosystems of Laguna de Términos, a protected area of the coast of Campeche, Mexico. *Chemosphere* 74:988–995.
- CASTRO F., AND T. YOSHIDA.** 1971. Degradation of Organochlorine Insecticides in Flooded Soils in the Philippines. *Journal of Agriculture and Food Chemistry* 19:1168–1170.
- CHAMUCERO-SANTACOLOMA, J. C., E. TRUJILLO-TRUJILLO, AND D. A. JIMENEZ-CARVAJAL.** 2011. La biodiversidad y el papel de los ingenieros de ecosistemas en su mantenimiento. *Momentos de Ciencias* 8:8–15.
- CICOPLAFEST.** 2004. Catálogo de plaguicidas. Comisión Intersecretarial para el Control del Proceso y Uso de Plaguicidas, Fertilizantes y Sustancias Tóxicas. Ciudad de México, México.
- CONAGUA.** 2007. Regiones Hidrológicas, escala 1:250000. República Mexicana. Ciudad de México, México.
- DELL'OMO, G., M. G. PLESKACHEVA, D. P. WOLFER, H. P. LOPP, AND R. F. SHORE.** 2003. Comparative effects of exposure to an organophosphate pesticide on locomotor activity of laboratory mice and five species of wild rodents. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 70:138–45.
- DEPLEDGE, M. H., AND M. C. FOSSI.** 1994. The role of biomarkers in environmental assessment (2). *Invertebrates Ecotoxicology* 3:161–172
- DÍAZ-GONZÁLEZ, G., A. V. BOTELLO, AND G. PONCE-VELEZ.** 2005. Plaguicidas Organoclorados en Pastos y Peces de los Sistemas Candelaria-Panlau y Palizada del Este Laguna de Términos, Campeche. Pp. 207–223, in Golfo de México. Contaminación e Impacto Ambiental: Diagnóstico y Tendencias (Botello A. V., J. von Osten, G. Gold-Bouchot, and C. Agraz-Hernández, eds.). Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto Nacional de Ecología. Campeche, México.
- ELLMAN, G. L., K. D. COURTNEY, V. J. ANDRES, AND R. M. FEATHERSTONE.** 1961. A new and rapid colorimetric determination of acetylcholinesterase activity. *Biochemical Pharmacology* 7:88–95.
- EPA.** 1996. SW-846 Test Method 3540C: Soxhlet Extraction. *Journal of Chemical Information and Modeling*.
- EPA.** 2011. Pesticides Industry Sales and Usage. 2006 and 2007 Market Estimates. Biological and Economic Analysis Division, Office of Pesticide Programs, Office of Chemical Safety and Pollution Prevention.
- FERNIE, K. J., AND R. J. LETCHER.** 2010. Historical contaminants, flame retardants, and halogenated phenolic compounds in peregrine falcon (*Falco peregrinus*) nestlings in the Canadian Great Lakes Basin. *Environmental Science and Technology* 44:3520–3526.
- FILDES, K., J. K. SZABO, L. ASTHEIMER, M. HOOPER, AND W. A. BUTTERMAN.** 2009. Plasma cholinesterase characteristics in native Australian birds: significance for monitoring avian species for pesticide exposure. *Emu: Austral Ornithology* 109:41–47.
- FULTON, M. H., AND P. B. KEY.** 2001. Acetylcholinesterase inhibition in estuarine fish and invertebrates as an indicator of organophosphorus insecticide exposure and effects. *Environmental Toxicology and Chemistry* 20:37–45.
- GHADIRI, H., C. W. ROSE, AND D. W. CONNELL.** 1995. Degradation of Organochlorine pesticides in soils under controlled environment and outdoor conditions. *Journal of Environmental Management* 43:141–151.
- GONZÁLEZ-CASTILLO, M., C. N. AGUILAR, AND R. RODRÍGUEZ-HERRERA.** 2012. Control de insectos-plaga en la agricultura utilizando hongos entomopatógenos: retos y perspectivas. *Revista Científica la Universidad Autónoma de Coahuila* 4:42–45.
- GUPTA, R. K., S. MEACHUM, I. HERNÁNDEZ-OCHOA, J. PERETZ, H. YAO, AND J. A. FLAWS.** 2009. Methoxychlor inhibits growth of antral follicles by altering cell cycle regulators. *Toxicology and Applied Pharmacology* 240:1–7.

- HEMINGWAY, J., AND H. RANSON.** 2000. Insecticide resistance in insect vectors of human disease. *Annual Review of Entomology* 45:371–391.
- IUCN.** 2015. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015-4. <<http://www.iucnredlist.org>>. Accessed 19 Nov 2015
- JIMÉNEZ, B., B. MERIO, E. ABAD, J. RIVERA, AND K. OLIE.** 2007. Evaluation of organochlorine compounds (PCDDs, PCDFs, PCBs and DDTs) in two raptor species inhabiting a mediterranean island in Spain. *Environmental Science and Pollution Research* 2:61–68.
- JONES, G., AND E. C. TEELING.** 2006. The evolution of echolocation in bats. *Trends in Ecology and Evolution* 21:149–56.
- KARPUZCU, M. E., D. L. SEDLAK, AND W.T. STRINGFELLOW.** 2013. Biotransformation of chlorpyrifos in riparian wetlands in agricultural watersheds: Implications for wetland management. *Journal of Hazardous Material* 244-245:111–120.
- KLOSKOWSKI R., I. SCHEUNERT, AND W. KLEIN Y F KORTE.** 1981. Laboratory screening of distribution, conversion and mineralization of chemicals in the soil-plant-system and comparison to outdoor experimental data. *Chemosphere* 10:1089–1100.
- LARTIGES S. B., AND P. P. GARRIGUES.** 1995. Degradation Kinetics of Organophosphorus and Organonitrogen Pesticides in Defferent Waters under various Environmental Conditions. *Environmental Science and Technology* 29:1246-1254.
- LIU, B., L. L. McCONNELL, AND A. TORRENTS.** 2001. Hydrolysis of chlorpyrifos in natural waters of the Chesapeake Bay. *Chemosphere* 44:1315–1323.
- MACKAY, D., J. P. GIESY, AND K. R. SOLOMON.** 2014. Fate in the environment and long-range atmospheric transport of the organophosphorus insecticide, chlorpyrifos and its oxon. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology* 231:35-76.
- MEHRANI, H.** 2004. Protective effect of polyurethane immobilized human butyrylcholinesterase against parathion inhalation in rat. *Environmental Toxicology and Pharmacology* 16:179-185.
- MITSCH, W. J., AND J. G. GOSSELINK.** 2000. The value of wetlands: importance of scale and landscape setting. *Ecological Economics* 35:25–33
- ORONA-CASTRO, F.** 2008. Tecnología de producción de arroz. Inofap-SAGARPA.
- PAYNE, J. R., A. MATHIEU, W. MELVIN, AND L. L. FANCEY.** 1996. Acetylcholinesterase, and Old Biomarker with a New Future? Field Trails in Assosiation with Two Urban Rivers and a Paper Mill in Newfoundland. *Marine Pollution Bulletin* 32:225-231.
- POISSANT, L., C. BEAUVAIS, P. LAFRANCE, AND C. DEBLOIS.** 2008. Pesticides in fluvial wetlands catchments under intensive agricultural activities. *Science of the Total Environment* 404:182–195.
- QUINN, G. P., AND M. J. KEOUGH.** 2007. *Experimental design and data analysis for biologists*, sexta edición. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.
- RAMÍREZ-ELÍAS, M. A., A. V. CÓRDOVA-QUIROZ, J. G. CERÓN-BRETÓN, R. M. CERÓN-BRETÓN, J. RENDÓN-VON OSTEN, AND J. H. CORTÉS-SIMÓN.** 2016. Dichloro-diphenyl-trichloroethane (DDT) and endosulfan in sediments of Sabancuy Lagoon, Campeche, Mexico. *Open Journal of Ecology* 6:22–31.
- RATCLIFFE, D. A.** 1970. Changes Attributable to Pesticides in Egg Breakage Frequency and Eggshell Thickness in Some British Birds. *Journal of Applied Ecology* 7:67-115.
- RAVEH, L., E. GRAUER, J. GRUNWALD, E. COHEN, AND Y. ASHANI.** 1997. The Stoichiometry of Protection against Soman and VX Toxicity in Monkeys Pretreated with Human Butyrylcholinesterase. *Toxicology and Applied Pharmacology* 145:43-53.
- REID, F.** 2009. *A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico*, segunda edición. Oxford University Press. Oxford, United Kindom.
- REYES-MONTERO, J. A.** 2014. Tecnología para la producción de mango en alta densidad de plantación. Colegio de postgraduados. Campeche, México.

- ROBERTS, D. K., N. J. SILVEY, AND E. M. BAILEY.** 1988. Brain Acetylcholinesterase Activity Recovery Following Acute Methyl Parathion Intoxication in Two Feral Rodent Species: Comparison to Laboratory Rodents. *Bulletin of Environmental Contaminations and Toxicology* 41:26-35.
- ROEGGE, C. S., O. A. TIMOFEEVA, AND F. J. SEIDLER.** 2008. Developmental diazinon neurotoxicity in rats: later effects on emotional response. *Brain Research Bulletin* 75:166–72.
- SALAME MÉNDEZ, A., F. MÉNDEZ, G. AGUIRRE, AND H. SERRANO.** 2008. Disrupción endocrina de la diferenciación sexual. *ContactoS* 70:43–49.
- SAGARPA.** 2014. Norma Oficial Mexicana NOM-033-SAG/ZOO-2014. Métodos para dar muerte a los animales domésticos y silvestres. *Diario Oficial de la Federación, Segunda Sección.* Ciudad de México, México.
- SEMARNAT.** 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental– Especies nativas de México de flora y fauna silvestres – Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio – Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación, Segunda Sección.* Ciudad de México, México.
- SNEDEKER, S. M.** 2001. Pesticides and Breast Cancer Risk: A Review of DDT, DDE, and Dieldrin. *Environmental Health Perspectives* 109:35-47.
- SRIVASTAVA, M. K., AND R. B. RAIZADA.** 2000. A limited three-generation reproduction study on hexachlorocyclohexane (HCH) in rats. *Food and Chemical Toxicology* 38:195-201.
- SSA.** 2001. Programa de Acción: Enfermedades Transmitidas por Vector. Secretaría de Salud. Ciudad de México, México.
- STORY, P., AND M. COX.** 2001. Review of the effects of organophosphorus and carbamate insecticides on vertebrates. Are there implications for locust management in Australia? *Wildlife Research* 28:179–193.
- TIMOFEEVA, O. A., C. S. ROEGGE, F. J. SEIDLER, T. A. SLOTKIN, AND E. D. LEVIN.** 2008. Persistent cognitive alterations in rats after early postnatal exposure to low doses of the organophosphate pesticide, diazinon. *Neurotoxicol Teratol* 30:38–45.
- TUCUCH CAUICH, F. M., A. PALACIOS PÉREZ, R. KU NAAL, AND C. GUZMÁN ESTRADA.** 2005. Manejo del cultivo de mango en el estado de Campeche. 45.
- VAN DER OOST, R., J. BEYER, AND N. P. E. VERMEULEN.** 2003. Fish bioaccumulation and biomarkers in environmental risk assessment : A review. *Environmental Toxicology and Pharmacology* 13:57–149
- VILLALOBOS, G. J.** 2015. Conservación y manejo del Área de Protección de Flora y Fauna “Laguna de Términos” (1994-2015). Pp. 1-20, in *Aspectos socioambientales de la región de la laguna de Términos, primera edición.* Campeche. Universidad Autónoma de Campeche. Campeche, México.
- WALKER, K.** 1999. Factors influencing the distribution of lindane and other hexachlorocyclohexanes in the environment. *Environmental Science and Technology.* 33:4373–4378.
- WALKER, C. H., R. M. SIBLY, S. P. HOPKIN, AND D. B. PEAKALL.** 2012. *Principles of Ecotoxicology,* cuarta edición, CRC Press. Boca de Raton, U.S.A.
- WILLIS, G. H, J. F. PARR, S. SMITH, AND B. R. CARROLL.** 1972. Volatilization of dieldrin from fallow soil as affected by different soil water regimes. *Journal of Environmental Quality* 1:193–196.

Submitted: June 20, 2016

Reviewed: July 3, 2016

Accepted: September 14, 2016

Associated editor: Lia Mendez

**Primeros registros de leucismo en ocho especies
de mamíferos pequeños (Mammalia: Rodentia)**

First records of leucism in eight species of small mammals (Mammalia: Rodentia)

Jorge Brito¹ and Karla Valdivieso-Bermeo^{1, 2*}

¹ Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales del Instituto Nacional de Biodiversidad, División de Mastozoología. Calle Rumipamba 341 y Av. De Los Shyris. Casilla postal 17-07-8976. Quito, Ecuador. E-mail: jorgeyakuma@yahoo.es (JB).

^{1, 2} Universidad Internacional del Ecuador, Escuela de Biología Aplicada. Km. 3 Av. Simón Bolívar. Casilla postal 17-21-1948. Quito, Ecuador. E-mail: kae_valdivieso@outlook.com (KVB).

* Corresponding author

Leucism is a partial hypopigmentary congenital disorder that indicates low levels of genetic diversity and is considered to be an unusual trait in wild populations. In continental America, few cases of abnormal coloration in vertebrates have been recorded. This feature can increase the selective pressure on individuals who have it, and can result from population isolation which, in turn, could act as an alarming indicator of environmental change. This condition has not been reported previously in genera of small rodent such as *Akodon*, *Nephelomys*, *Thomasomys*, *Trasandinomys* and *Mesomys*. Therefore, the aim of this note is to report 38 cases of leucism found in eight rodent species for the first time: *Akodon mollis* (n = 7), *Nephelomys albigularis* (n = 7), *N. moerex* (n = 18), *Trasandinomys talamancae* (n = 2), *Thomasomys auricularis* (n = 1), *T. taczanowskii* (n = 1), *T. paramorum* (n = 1) and *Mesomys hispidus* (n = 1).

Key words: Ecuador; leucism; Rodentia.

El leucismo es un desorden hipopigmentario congénito, que refleja bajos niveles de diversidad genética y es considerado inusual en poblaciones silvestres. Pocos son los casos que han sido registrados de coloraciones anómalas en vertebrados para el continente americano. Esta característica puede incrementar la presión selectiva en los individuos que la presentan, pudiendo darse por aislamiento poblacional que a su vez podría actuar como un indicador de cambios ambientales. Esta condición nunca había sido reportada en los géneros de roedores pequeños: *Akodon*, *Nephelomys*, *Thomasomys*, *Trasandinomys* y *Mesomys*. Por lo tanto el objetivo de la presente nota es dar a conocer por primera vez 38 casos de leucismo para ocho especies de roedores: *Akodon mollis* (n = 7), *Nephelomys albigularis* (n = 7), *N. moerex* (n = 18), *Trasandinomys talamancae* (n = 2), *Thomasomys auricularis* (n = 1), *T. taczanowskii* (n = 1), *T. paramorum* (n = 1) y *Mesomys hispidus* (n = 1).

© 2016 Asociación Mexicana de Mastozoología, www.mastozoologiamexicana.org

Introduction

Abnormal coloration in mammals and other animals is considered as a hypopigmentary congenital disorder that reflects low genetic diversity levels; these chromatic aberrations are expressed mainly as albinism and leucism (Phillips 1954; Bensch *et al.* 2000). Leucism is expressed as the almost total decoloration of certain parts of the body, but preserving the typical color of eyes, nails and skin (Bensch *et al.* 2000; Miller 2005). The occurrence of leucism is associated with factors such as pollution, environmental alterations (Moller and Mousseau 2001), low-quality diet (Owen and Shimmings 1992; Peles *et al.* 1995), or follicular damage (Phillips 1954; Hafner and Hafner 1987). Individuals with leucism are more frequent in small and isolated populations due to inbreeding, which causes recessive alleles to be expressed (Holyoak 1978; Bensch *et al.* 2000).

Leucism is relatively rare in small mammals (Steen and Sonerud 2012), with only 18 cases of abnormal colorations reported in the American continent for the order Rodentia (Appendix 1). In South America, the genera *Akodon*, *Nephelomys* and *Thomasomys*, all of which include a wide variety

of species, as well as *Transandinomys* and *Mesomys*, with fewer species, are taxa for which albinism and leucism in wild specimens have not been previously reported.

In Ecuador only two cases of color aberrations in small mammals are known, one albino *Vampyrum spectrum* specimen (Brito and Leon 2014) and one *Carollia perpicillata* specimen with leucism (Boada and Tirira 2010); information on these conditions for other mammals is unknown. This note reports the first cases of leucism for several species of Ecuadorian rodents distributed mainly to the southwest and other areas of the country.

Materials and Methods

The study included several field trips to eight sites in 2015. The study area comprises the Cordillera de Chilla, southeastern Ecuador, between 2,434 m (-79.501° W, -3.625° S) and 3,668 m (-79.469° W, -3.063° S). The study sites include natural habitats with human interventions: montane forests (visually dominated by *Polylepis* sp, *Ocotea* sp and several Melastomataceae species); and moorland shrub (visually dominated by *Stipa* sp, *Calamagrostis* sp and several shrub species of Asteraceae). The field work was framed within the project "Guide to the mammals of the El Oro province".

The systematic methodology for capturing small mammals consisted in the use of live traps (Sherman and Tomahawk). One hundred traps (90 Sherman and 10 Tomahawk traps, the latter interspersed every two and three stations) were arranged in transects of 15 and 25 stations, each station with two and six traps, usually with a separation of approximately 10 m between stations. The trapping effort was 1,650 trap-nights. The bait used was a mixture of oats flavored with vanilla and coconut essence. The reference specimens are deposited in the Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales, Instituto Nacional de Biodiversidad (DMMECN). Additionally, a review of the mammal collection of DMMECN was conducted in search of specimens with this anomaly.

Results

A total of 170 rodent specimens belonging to 11 species were captured in Cordillera de Chilla. In all, nine individuals (5.3 %) had leucism (Figure 1). Thirty nine individuals of the genus *Akodon* were captured, six (15.4 %) of which showed leucism. In the case of *Nephelomys* and *Thomasomys* (with 27 and 57 specimens captured, respectively), two (7.1 %) and one (1.8 %) individuals showed this condition. All specimens were captured in areas with native vegetation.

As regards the revision of voucher specimens (DMMECN), 29 showed leucism (Table 1); these belong to two families, five genera and seven species. Cricetids (Figure 2) of the genus *Nephelomys* ($n = 23$) accounted for most cases, while *Akodon* ($n = 1$), *Transandinomys* ($n = 2$), *Thomasomys* ($n = 2$), and *Mesomys* ($n = 1$) exhibited leucism to a lesser extent.

The sum of leucism records in Cordillera de Chilla plus the voucher specimens amounts to 38 individuals of eight species: *Akodon mollis* ($n = 7$), *Nephelomys albigularis* ($n = 7$), *N. moerex* ($n = 18$), *Transandinomys talamancae* ($n = 2$), *Thomasomys auricularis* ($n = 1$), *T. taczanowskii* ($n = 1$), *T. paramorum* ($n = 1$), and *Mesomys hispidus* ($n = 1$).

Discussion

In southwestern Ecuador, Cordillera de Chilla is considered as an important bridge for the passage of wild animals between the Pacific slope, the Andes and the Amazon (Krabbe 2008); however, in the last decades natural habitats have been fragmented, with forests and moors being replaced by pasture and large areas of pine plantations. Today there are only small isolated remnants along the borders of ravines and rocky walls. Even the small ravine forests still existing are being disturbed by livestock that invades these areas to feed on herbs and tree bark. This situation is likely influencing the emergence of species with leucism, in agreement with Holyoak (1978), Bensch et al. (2000) and Lopucki and Mróz (2010), who state that the frequency of occurrence

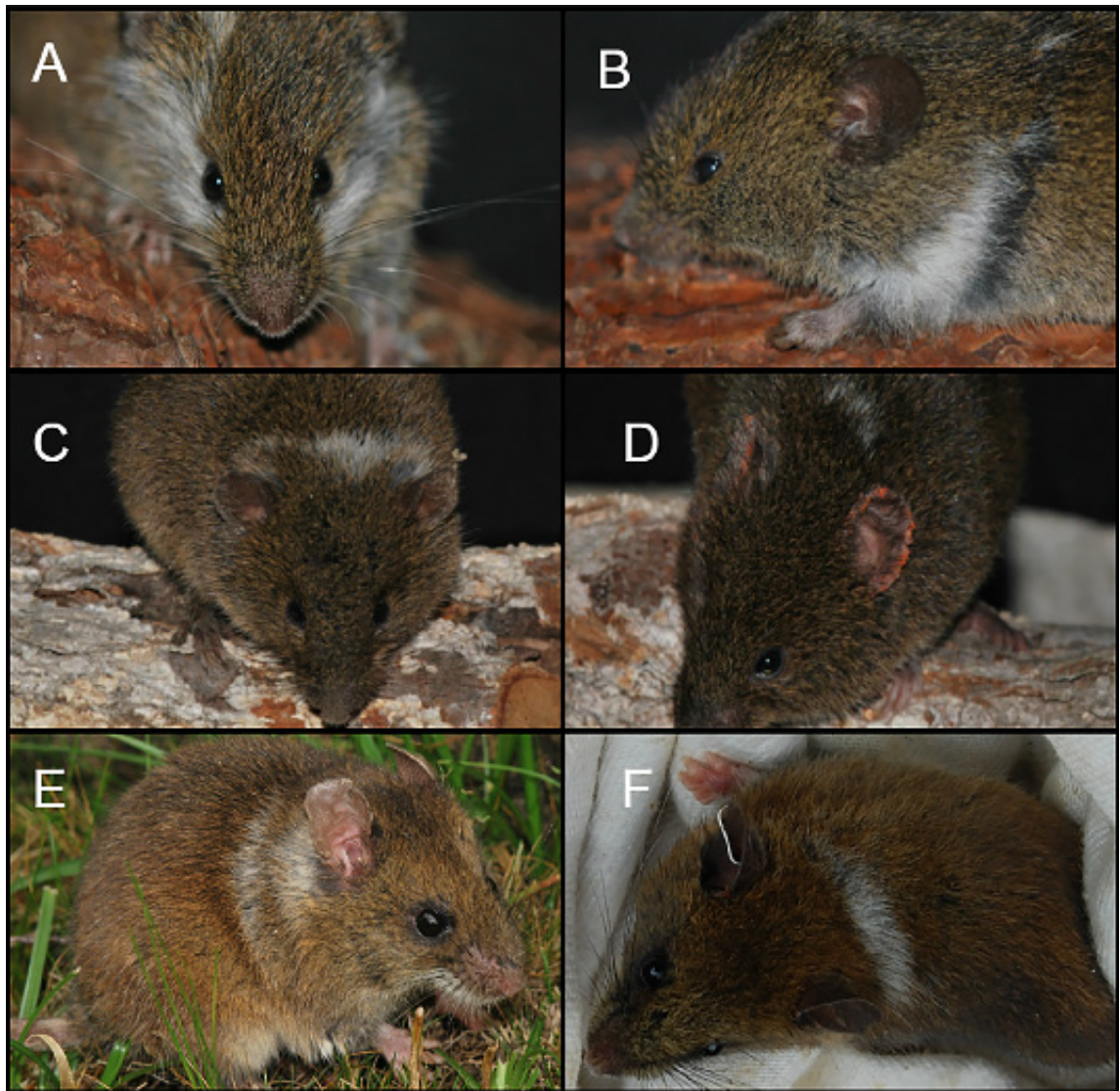


Figure 1. Rodents with leucism recorded in Cordillera de Chilla, southwestern Ecuador: A = *Akodon mollis* (DMMECN 4,847); B = *A. mollis* (DMMECN 4,849); C = *A. mollis* (DMMECN 4,833); D = *A. mollis* (DMMECN 4,845); E = *Thomasomys taczanowskii* (DMMECN 4,822); *Polylepis* forest in northern Ecuador: F = *Thomasomys paramorum* (not collected). Photographs J. Brito.

of Individuals with atypical colorations in a wild population is affected mainly by the isolation of populations.

The fragmentation of natural habitats in Cordillera de Chilla could be preventing gene flow between rodent populations, even in *Akodon mollis*, a terrestrial species that inhabits forests and moorland shrub, and which is usually tolerant to habitat modification. However, *N. albigularis*, a terrestrial rodent, and *T. taczanowskii* a rodent of semi-arboreal habits, both associated only with forests, also showed leucism, although in smaller numbers.

The present is the first report of leucism in eight rodent species of Ecuador. The museological reviews, field reports and studies on population genetics will contribute to understand the existence of spatial and temporal patterns, or demonstrate the indirect causes of these aberrations in natural populations.

Acknowledgments

We thank the Provincial Autonomous Government of El Oro for funding the project "Guide to the Mammals of El Oro province". Thanks also to R. Garcia, J. Curay, M. Noboa, A. Pilatasig, R. Bravo,

C. Garzón, G. Pozo and H. Román for their support in field work. The study was conducted under a scientific authorization granted by the Ministry of the Environment of El Oro, N° 005-IC-FLO-FAU-DPAEO-MAE. This manuscript was translated by Maria Elena Sánchez Salazar with support of THERYA through a CONACYT grant.

Table 1. Localities of Ecuadorian rodents with leucism reported in this contribution.

| Species | Province/Locality | Long. | Lat. | Alt. | Voucher (DMMECN) |
|--------------------------------|--|----------|---------|-------|---------------------------------|
| <i>Akodon mollis</i> | Azuay, El Cajas | -79.0872 | -3.1797 | 4,000 | 0077 |
| | El Oro, Cerro de Arcos | -79.4694 | -3.0630 | 3,668 | 4726-27 |
| | El Oro, Payana | -79.6152 | -3.5044 | 3,044 | 4833 |
| | El Oro, Shiñinguro | -79.5933 | -3.4777 | 3,178 | 4845,4847, 4849 |
| | Imbabura, Cotacachi | -78.6677 | 0.3108 | 1,756 | 3420 |
| <i>Nephelemys albigularis</i> | El Oro, Chivatuco | -79.5011 | -3.625 | 2,434 | 4847 |
| | El Oro, Yacuvíñay | -79.7113 | -3.5749 | 2,473 | 4903 |
| | Morona Santiago, Parque Nacional Sangay | -78.4968 | -2.1898 | 3,300 | 1521 |
| | Pichincha, Calacalí | -78.5354 | 0.0030 | 2,240 | 3524, 3528 |
| | Pichincha, Nanegalito | -78.7005 | 0.0628 | 1,740 | 2525 |
| <i>Nephelemys moerex</i> | Cotopaxi, San Francisco de las Pampas | -79.0051 | 0.4179 | 2,050 | 1085 |
| | Pichincha, Calacalí | -78.5354 | 0.0030 | 2,240 | 2545 |
| | Pichincha, Lloa | -78.5836 | -0.2497 | 3,387 | 2551, 2725-26, 2739, 2733, 2737 |
| | Pichincha, Nanegalito | -78.7005 | 0.0628 | 1,740 | 2816, 2824, 2826 2846, 4397 |
| | Pichincha, Nono | -78.6678 | -0.1329 | 2,800 | 2484, 2538-39, 2541 |
| | Pichincha, Reserva Pahuma | -78.7005 | 0.0628 | 1,740 | 2482 |
| <i>Transandinomys talamaca</i> | Pichincha, Minas, | -78.4343 | 0.1670 | 1,820 | 2583-84 |
| <i>Thomasomys auricularis</i> | Azuay, El Cajas | -79.2355 | -2.7872 | 4,000 | 0071 |
| <i>Thomasomys taczanowskii</i> | El Oro, Chilla Cocha | -79.6252 | -3.5005 | 3,315 | 4822 |
| <i>Thomasomys paramorum</i> | Carchi, Bosque de <i>Polylepis</i> | -77.0052 | 0.2309 | 3,650 | Not collected |
| <i>Mesomys hispidus</i> | Sucumbíos, Reserva Ecológica Cofán-Bermejo | -77.9822 | 0.7154 | 375 | 3486 |

Literature cited

- BENSCH, S. B., HANSSON, D. HASSELQUIST, AND B. NIELSEN.** 2000. Partial albinism in a semi-isolated population of Great Reed Warblers. *Hereditas* 133:167–170.
- BENTON, A.** 1953. An unusual concentration of albino muskrats. *Journal of Mammalogy* 34:262.
- BOADA, C., AND D. G. TIRIRA.** 2010. First record of partial albinism (leucism) in *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae) in Ecuador. *Chiroptera Neotropical* 16:755-766.
- BOWMAN, J., AND R. M. CURRAN.** 2000. Partial albinism in the red-backed vole, *Clethrionomys gapperi*, from New Brunswick. *Northeastern Naturalist* 7:181–182.
- BRITO, J., AND C. LEÓN.** 2014. Primer caso de albinismo en *Vampyrum spectrum* (Chiroptera: Phyllostomidae) para Ecuador. *Mammalogy Notes* 1:14-15.
- BURNET, W. L.** 1925. Dichromatism and albinism in *Thomomys clusius*. *Journal of Mammalogy* 6:129.
- CADEMARTORI, C. V., AND S. M. PACHECO.** 1999. Registro de albinismo em *Delomys dorsalis* (Hensel, 1872) (Cricetidae, Sigmodontinae). *Biociencias* 7:195–197.

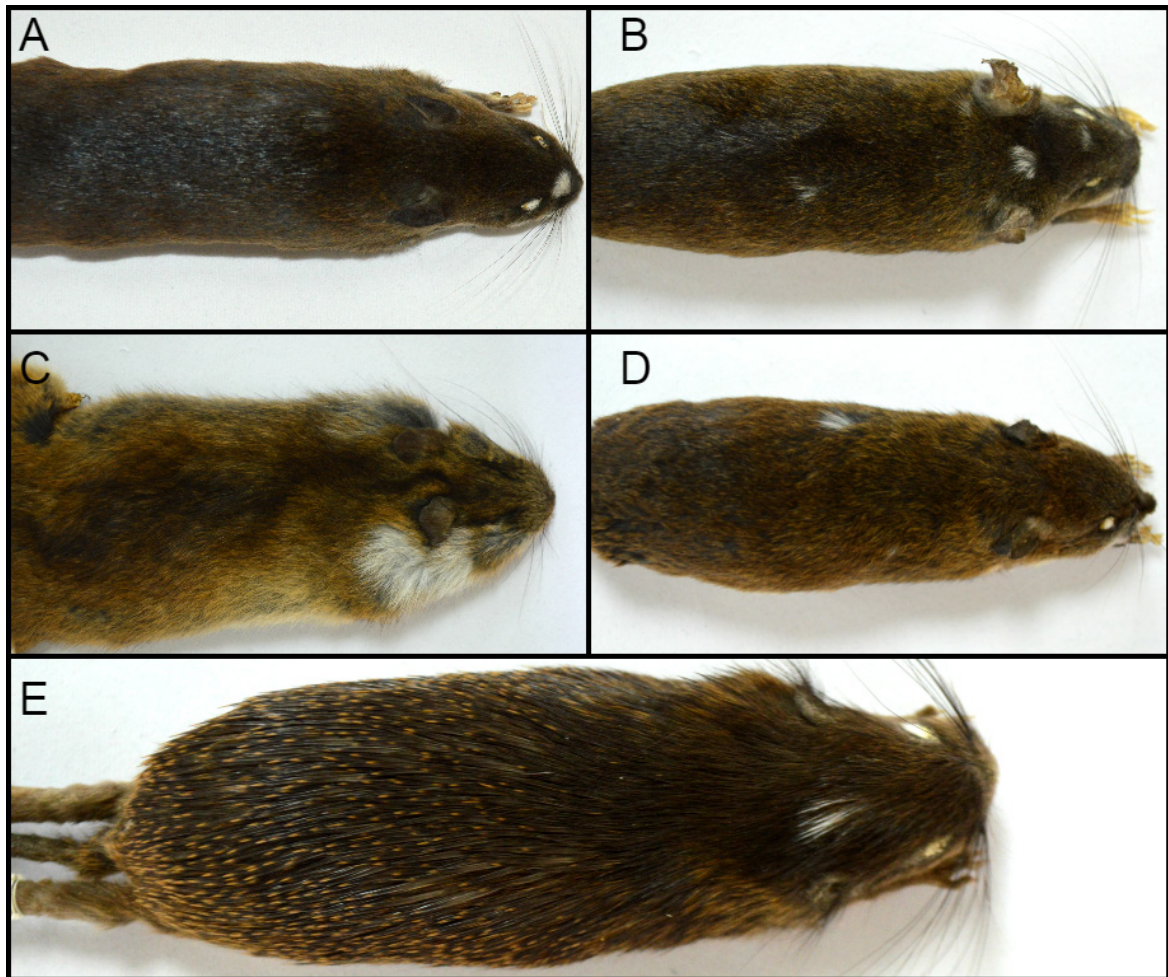


Figure 2. Voucher specimens with leucism: A = *Nephelomys albigularis* (DMMECN 3,624), B = *N moerex* (DMMECN 2,824), C = *Thomasomys auricularis* (DMMECN 71), D = *Transandinomys talamacaе* (DMMECN 2,584) and E = *Mesomys hispidus* (DMMECN 3,486). Photographs K. Valdivieso-Bermeo.

- CAMARGO, I., E. RÍOS, C. CORNEJO-LATORRE, AND S. T. ÁLVAREZ-CASTAÑEDA.** 2014. First Record of Leucism in the Genus *Peromyscus* (Mammalia: Rodentia). *Western North American Naturalist* 74:366–368.
- EGOSCUE, H. J.** 1958. Albinism in the western harvest mouse. *Journal of Mammalogy* 39:306.
- EGOSCUE, H. J., AND T. J. LEWIS.** 1968. An albino long-tailed pocket mouse from Utah. *Journal of Mammalogy* 49:319.
- GUILLES, C.** 1997. Sightings of albino, or albinistic, chipmunks. *Northeastern Naturalist* 4:47-49.
- HAFNER, M., AND D. HAFNER.** 1987. Geographic distribution of two Costa Rican species of *Orthogeomys*, with comments on dorsal pelage marking in the Geomyidae. *Southwestern Naturalist* 32:5–11.
- HOLYOAK, D. T.** 1978. Variable albinism of the flight feathers as an adaptation of recognition of individual birds in some Polynesian populations of *Acrocephalus warblers*. *Ardea* 66:112–117.
- JANNETT, F. J., JR.** 1981. Albinism and its inheritance in populations of the montane vole. *Journal of Heredity* 72: 144-146.
- KRABBE, N.** 2008. Arid valleys as dispersal barriers to high-Andean forest birds in Ecuador. *Cotinga*, 29:28-30.
- LOPUCKI, R., AND I. MRÓZ.** 2010. Cases of colouration anomalies in small mammals of Poland and reasons for their incidence. *Annales UMCS, Biologia* 65:67–76.
- MARTÍNEZ, C. M., R. BAUTISTA AND M. VERONA.** 2013. Albinismo platinado en *Liomys pictus* (Mammalia: Heteromyidae). *Therya* 4:641–645
- MILLER, J. D.** 2005. All about albinism. *Missouri Conservationist* 66:5–7.
- MOLLER, A. P., AND T. A. MOUSSEAU.** 2001. Albinism and phenotype of Barn Swallows. *Evolution* 55:2097–2104.
- NEAL, B.** 1964. Albino Harris ground squirrels at Ohio, Arizona. *Southwestern Naturalist* 9:104–105.

- OLIVEIRA, S. V.** 2009. Albinismo parcial em cutia *Dasyprocta azarae* (Lichtenstein, 1823) Rodentia, Dasyproctidae, no sul do Brasil. *Biotemas* 22:243–246.
- OWEN, M., AND P. SHIMMINGS.** 1992. The occurrence and performance of leucistic Barnacle Geese, *Branta leucopsis*. *Ibis* 134:22–26.
- PARSONS, G. J., AND S. BONDRUP-NIELSEN.** 1995. Partial albinism in an island population of meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, from Nova Scotia. *Canadian Field-Naturalist* 109:263–264.
- PELES, J. D., M. F. LUCAS, AND G. W. BARRETT.** 1995. Population dynamics of agouti and albino meadow voles in high-quality, grassland habitats. *Journal of Mammalogy* 76:1013–1019.
- PESSÔA, A. L., AND S. F. REIS.** 1995. Coat color variation in *Proechimys albispinus* (Geoffroy, 1838) (Rodentia, Echimyidae). *Boletim do Museu Nacional, Nova Série Zoologia* 361:1–5.
- PHILLIPS, A. R.** 1954. The cause of partial albinism in a Great-tailed Grackle. *Wilson Bulletin* 66:66.
- RAMIREZ, O. E., AND M. ARANA.** 2005. Albinism in the Andean leaf-eared mouse, *Phyllotis andium* (Rodentia, Cricetidae). *Mastozoología Neotropical* 12:269–270.
- SCHANTZ, V. S.** 1960. Record of an albino pine vole. *Journal of Mammalogy* 41:129.
- STEEN, R., AND G. A. SONERUD.** 2012. A bank vole (*Myodes glareolus*) with complete leucismo captured by a Eurasian kestrel (*Falco tinnunculus*) in Norway. *Annales Zoologici Fennici* 49:306–308.
- TURKOWSKI, F. J., AND W. S. PARKER.** 1967. Albino round-tailed ground squirrel in Arizona. *Southwestern Naturalist* 12:197–198.
- WHITMAN, J. S.** 2009. Complete albinism in a Northern Red-backed Vole, *Myodes rutilus*, in Alaska. *Canadian Field Naturalist* 123:167–168.

Submitted: May 19, 2016

Reviewed: August 19, 2016

Accepted: September 7, 2016

Associated editor: Lia Méndez

Appendix 1

Records of rodents with chromatic aberrations in the American continent.

| Rodentia | Country | Condition | Source |
|----------------------------------|---------|----------------------|--|
| Sciuridae | | | |
| <i>Ammospermophilus harrisi</i> | USA | Albinism | Neal 1964 |
| <i>Citellus</i> sp | USA | Albinism | Turkowski y Parker 1967 |
| <i>Tamias striatus</i> | USA | Albinism | Guiles 1997 |
| Geomyidae | | | |
| <i>Thomomys</i> sp | USA | Albinism and Leucism | Burnet 1925 |
| Heteromidae | | | |
| <i>Liomys pictus</i> | Mexico | Albinism | Martínez-Colonel <i>et al.</i> 2013 |
| <i>Perognathus</i> sp | USA | Albinism | Egoscue and Lewis 1968 |
| Cricetidae | | | |
| <i>Akodon mollis</i> | Ecuador | Leucism | This study |
| <i>Clethrionomys gapperi</i> | Canada | Leucism | Bowman and Curran 2000 |
| <i>Delomys dorsalis</i> | Brazil | Albinism | Cademartori and Pacheco 1999 |
| <i>Microtus montanus</i> | USA | Albinism | Jannett 1981 |
| <i>Microtus pennsylvanicus</i> | USA | Albinism and Leucism | Peles <i>et al.</i> 1995; Parsons and Bondrup-Nielsen 1995 |
| <i>Microtus pinetorum</i> | USA | Albinism | Schantz 1960 |
| <i>Myodes rutilus</i> | USA | Albinism | Whitman and Jackson 2009 |
| <i>Nephelomys albigularis</i> | Ecuador | Leucism | This study |
| <i>Nephelomys moerex</i> | Ecuador | Leucism | This study |
| <i>Ondatra zibethicus</i> | USA | Albinism | Benton 1953 |
| <i>Peromyscus fraterculus</i> | Mexico | Leucism | Camargo <i>et al.</i> 2014 |
| <i>Phyllotis andium</i> | Peru | Albinism | Ramirez and Arana 2005 |
| <i>Reithrodontomys megalotis</i> | USA | Albinism | Egoscue 1958 |
| <i>Thomasomys auricularis</i> | Ecuador | Leucism | This study |
| <i>Thomasomys paramorum</i> | Ecuador | Leucism | This study |
| <i>Thomasomys taczanowskii</i> | Ecuador | Leucism | This study |
| <i>Transandinomys talamancae</i> | Ecuador | Leucism | This study |
| Dasyproctidae | | | |
| <i>Dasyprocta azarae</i> | Brasil | Leucism | Oliveira 2009 |
| Echimyidae | | | |
| <i>Mesomys hispidus</i> | Ecuador | Leucism | This study |
| <i>Trinomys albispinus</i> | Brasil | Leucism | Pessôa and Reis 1995 |

Nuevo registro de la Rata Cangrejera de Stolzmann *Ichthyomys stolzmanni* (Rodentia: Cricetidae) en Ecuador

New record of Stolzmann's crab-eating rat *Ichthyomys stolzmanni* (Rodentia: Cricetidae) in Ecuador

Jorge Brito^{1*}, Germán Tenecota² y Glenda M. Pozo-Zamora¹

¹ Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales del Instituto Nacional de Biodiversidad, División de Mastozoología. Calle Rumipamba 341 y Avenida de Los Shyris, Quito 17-07-8976, Ecuador. E-mail: jorgeyakuma@yahoo.es (JB), glenda.pozo@yahoo.es (GMPZ)

² Guardaparque del Parque Nacional Sangay, zona baja. Macas, Ecuador. E-mail: german.tenecota@ambiente.gob.ec

* Corresponding author

Stolzmann's crab-eating rat *Ichthyomys stolzmanni* is known from six localities, two of those in the eastern slopes of Ecuador and four in southeastern Peru. We recorded a male specimen in the Jurumbuno River, on the eastern slopes of Ecuador at the province of Morona Santiago. We described the body and cranial characteristics, which are within the range known for the species, except that the tail is bicolored to the medial portion and the rear half is uniformly dark. The digestive tract contained traces of insects (*Corydalus* sp.), shrimps (*Macrobrachium* sp.), and isopods (*Artystone trisibia*); the latter parasitizes fish, and this is the first report of this parasite in the diet of *I. stolzmanni*. Our record in the Jurumbuno River is the third locality in Ecuador for the species studied, 40 years after its previous capture.

Key words: distribution; Ichthyomyini; Sangay National Park; southeastern Ecuador.

Registramos un individuo macho en el río Jurumbuno, en la vertiente oriental del Ecuador, provincia de Morona Santiago. Describimos características corporales y craneanas, éstas se encuentran dentro del intervalo conocido para la especie, exceptuando la cola que es bicolor hasta la parte medial y la mitad posterior uniformemente oscura. El tracto digestivo contenía restos de insectos (*Corydalus* sp.), camarones (*Macrobrachium* sp.), e isópodos (*Artystone trisibia*), éste último parasita a peces y es encontrado por primera vez en la dieta de *I. stolzmanni*. Nuestro registro, en el río Jurumbuno, representa la tercera localidad en Ecuador luego de 40 años de su última captura.

© 2016 Asociación Mexicana de Mastozoología, www.mastozoologiamexicana.org

Introduction

The genus *Ichthyomys* encompasses four species of cricetid rodents adapted to the semi-aquatic life, which occur only in the Neotropics, from Panama to southern Peru, including northeastern Venezuela. The species of the genus *Ichthyomys* inhabit lowland and montane forests, and moors, in an altitudinal range of 214 to 3,526 m a.s.l., along streams, springs or artificial water courses such as ditches ([Voss 1988](#); [Pacheco and Ugarte-Núñez 2011](#); [García et al. 2012](#); [Santillán and Segovia 2013](#); [Voss 2015](#)). The genus feeds preferentially on shrimp, crabs, insect larvae, semi-aquatic cockroaches and fish ([Thomas 1893](#); [Voss et al. 1982](#); [Pacheco and Ugarte-Núñez 2011](#); [Santillán and Segovia 2013](#)). Similarly, this rodent may be preyed upon by nocturnal birds of prey ([Brito et al. 2015](#)).

Ichthyomys stolzmanni is known only from two localities in the eastern slope of Ecuador ([Anthony 1923](#); [Voss 1988](#); [Tirira 2011](#)) and four from southeastern Peru ([Thomas 1893](#); [Voss 1988](#); [Pacheco and Ugarte-Núñez 2011](#)). The latest collection for Ecuador was carried out by A. Gardner in 1976 in Sabanilla, province of Zamora Chinchipe ([Pacheco 2003](#); [Tirira 2007](#)). This specimen was determined ([Pacheco 2003](#)) as *Ichthyomys hydrobates*. However, Tirira (pers. comm.), based on the review of this specimen (USNM 513625, young male) that shows a markedly bicolored tail and was collected east of the Andes ([Voss 2015](#)), identified this specimen as *I. stolzmanni*.

Historically, *I. stolzmanni* grouped two subspecies: *I. s. orientalis* inhabiting northern Ecuador, and *I. s. stolzmanni* from southern Peru (Cabrerá 1961; Voss 1988). Only a single subspecies is currently recognized (Pacheco and Ugarte-Núñez 2011), because no phenotypic characteristics differentiate them, a proposal followed by Voss (2015).

In the present work we report a new locality for *I. stolzmanni*, which also implies an additional report 40 years after the previous collection in Ecuador, being the first reference for the province of Morona Santiago. The morphological and cranial measures of the specimen collected are reported, and the palmar and plantar structures are described; additionally, the stomach contents of this specimen are mentioned. The information about the characters described may be useful for future taxonomic, phylogenetic and ecological studies, while contributing relevant data to the protection of this poorly known species.

Materials and Methods

One specimen of *I. stolzmanni* was collected by Germán Tenecota on 29 March 2016, at Jurumbuno river ($-2^{\circ} 06' 55.32'' S$, $-78^{\circ} 07' 12.76'' W$, 1,300 m), Nueva Alianza sector, buffer zone of the Sangay National Park, province of Morona Santiago, Ecuador (Figure 1). The collection area belongs to the Eastern Subtropical plains (Albuja *et al.* 2012), in the Upano-Zamora ichthyogeographic zone (Barriga 2012). In the collection site, the Jurumbuno river measures approximately 12 m wide by 1 m deep (Figure 2). The specimen was caught with a 20-pound net with 20-mm mesh-size. Several fish species have been captured in the same site, including sardines (*Astyanax* spp.), curundas (*Lebiasina elongata*), bocachicos (*Prochilodus nigricans*), preñadillas (*Astroblepus festae*), carachamas (*Chaetostoma breve*), barbudos (*Rhamdia quelen*), viejas (*Aequidens tetramerus*) and chuis (*Crenicichla* sp; F. Anaguano-Yancha, unpublished data).

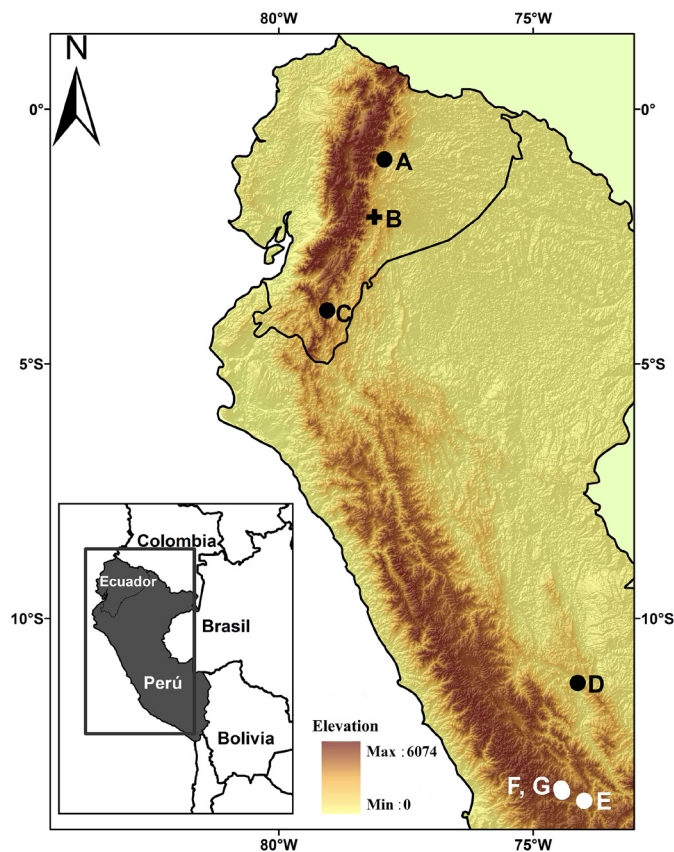


Figure 1. Record localities of *Ichthyomys stolzmanni*; Ecuador: A = Tena, B = Jurumbuno river, C = Sabanilla (Anthony 1923; Voss 1988; Tirira 2007; this study); Peru: D = Chanchamayo, E = Ayacucho, F = The Bagrecito, G = Arizona (Thomas 1983; Pacheco and Ugarte-Núñez 2011).

Figure 2. View of Jurumbuno river (1,300 m), habitat of *Ichthyomys stolzmanni* in Ecuador.



The reference specimen was deposited in the Mastozoology Division of the Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales, Quito, Ecuador (DMMECN 4,914), from which the skull was removed and cleaned with dermestid larvae; the body was preserved in 75 % alcohol. Cranial measures were taken with a digital gauge to the nearest 0.1 mm. The measures, body and cranial features were recorded following [Voss \(1988\)](#). Food items in the stomach contents were identified with a magnifying glass (Leica EZ4HD) at 35x.

Table 1. Measures of *Ichthyomys stolzmanni* specimens from Ecuador and Peru.

| | Ecuador | | Peru |
|----------------------------------|--------------|-----------------------------|--|
| | DMMECN 4,914 | (Anthony 1923; Voss 1988) | (Thomas 1898; Pacheco and Ugarte-Núñez 2011) |
| Age | 5/c/a | 3-5/o, f/a | 2/o/a, 4/?/a, 2/o/a |
| Sex | Males | 4 males 2 females | 2 females 1 undetermined |
| Head-body length | 160 | – | – |
| Tail length | 185 | – | 177 |
| Hind foot length | 41 | 39.3 ± 0.52 (39 – 40) 6 | 39 ± 1.41 (38 – 40) 2 |
| Ear length | 11 | 9.8 ± 0.45 (9 – 10) 5 | 10 ± 0 (10 – 10) 2 |
| Condyle-incisor length | 35.4 | 33.6 ± 1.27 (32.2 – 35.2) 6 | 29.87 ± 4.57 (26.64 – 33.1) 2 |
| Diastema length | 9.2 | 8.7 ± 0.44 (8.1 – 9.1) 6 | 8.45 ± 1.31 (7.03 – 9.61) 3 |
| Upper molar series | 4.3 | 4.4 ± 0.05 (4.3 – 4.4) 6 | 4.03 ± 0.32 (3.81 – 4.4) 3 |
| Incisive foramen length | 6.5 | 6.6 ± 0.19 (6.3 – 6.8) 6 | 6.15 ± 0.59 (5.47 – 6.5) 3 |
| Incisor apex width | 2.2 | 2.2 ± 0.08 (2.1 – 2.3) 6 | 1.92 ± 0.23 (1.66 – 2.1) 3 |
| Incisive foramen width | 1.8 | 2.0 ± 0.16 (1.8 – 2.2) 6 | 2.29 ± 0.23 (2.02 – 2.44) 3 |
| Palate width | 2.9 | 3.0 ± 0.21 (2.7 – 3.3) 6 | 2.90 ± 0.41 (2.49 – 3.3) 3 |
| Nasal length | 12.3 | 11.3 ± 0.44 (10.9 – 12.1) 6 | 10.41 ± 1.34 (8.88 – 11.35) 3 |
| Nasal width | 4.1 | 3.9 ± 0.23 (3.6 – 4.2) 6 | 3.85 ± 0.45 (3.34 – 4.2) 3 |
| Least interorbital constriction | 4.8 | 4.4 ± 0.29 (4.0 – 4.8) 6 | 4.84 ± 0.14 (4.74 – 5) 3 |
| Bizygomatic width | 16.8 | 16.2 ± 0.61 (15.4 – 17.0) 6 | 16 |
| Cranial width | 13.8 | 14.3 ± 0.16 (14.1 – 14.6) 6 | 13.45 ± 1.06 (12.07 – 14.2) 2 |
| Zygomatic plate width | 1.5 | 1.5 ± 0.15 (1.3 – 1.7) 6 | 1.28 ± 0.21 (1.04 – 1.4) 3 |
| Upper first molar width | 1.4 | 1.6 ± 0.05 (1.5 – 1.6) 6 | 1.49 ± 1.10 (1.41 – 1.6) 3 |
| Upper incisor length | 6.1 | 5.9 ± 0.40 (5.4 – 6.4) 5 | 5.51 ± 0.82 (4.56 – 6) 3 |
| Upper incisor depth | 1.9 | 1.9 ± 0.12 (1.8 – 2.1) 6 | 1.71 ± 0.33 (1.34 – 1.98) 3 |
| Width between occipital condyles | 9.7 | 9.0 ± 0.17 (8.8 – 9.2) | 8.96 ± 0.76 (8.42 – 9.5) 2 |
| Weight in grams | 140 | | |

Results

The main body and cranial measures of the *I. stolzmanni* specimen from the Jurumbuno river (Table 1) are within the range known for the species (Voss 1988; Pacheco and Ugarte-Núñez 2011). The specimen DMMECN 4,914 shows a narrow skull and interorbital region, with obvious supraorbital foramen, carotid circulation pattern 3 (*sensu* Voss 1988), presence of the orbicular apophysis of the malleus (Figure 3) and leg longer than 39.0 mm, all of which being diagnostic characters for this species (Voss 1988, 2015).



Figure 3. Dorsal (above), ventral (center) and lateral (bottom) view of the skull of *Ichthyomys stolzmanni* (DMMECN 4,914). Bar = 10 mm.

Externally, the specimen shows the following features: coat with a dark brown color dorsally and whitish with yellowish shades ventrally (Figure 4); pectoral region with a dark brown strip; thick and short mystacial whiskers that do not surpass the shoulder when bended backwards. The tail, longer than the head-body length, is thick, robust and densely covered with hairs, dark brown dorsally, while ventrally it is whitish to the medial region and dark brown distally (Figure 4). The hairs at the tip of the tail protrude 7.0 mm.



Figure 4. Front and lateral (above), dorsal (center) and ventral (bottom) view of the head of *Ichthyomys stolzmanni* (DMMECN 4,914); head-body length 160 mm.

The front leg is medium-sized and thin; it has five fingers with claws, with the thumb being shortened with a short and rounded claw. The remaining fingers are relatively short, with enlarged and curved claws. Tufts of nail hairs cover 40 % of the claws in the hands. The metacarpal region is whitish with long dark brown hairs. The palmar surface shows five pads: the thenar and hypothenar pads are enlarged and separated by a small space; the three interdigital pads share a similar size, approximately 50 % of the thenar pad size (Figure 5).

The hind leg is relatively long and wide, with short nail tufts that cover 30 % of the claws. The dorsal region of the foot is white, with short and medium black hairs, most noticeable at the outer edge. The dorsal surface of the phalanges is white with black hairs. Five plantar pads are present; the thenar tubercle is well developed and the hypothenar is absent. There is a wide space between the thenar pad and the first interdigital pad. Plantar surfaces are tuberculate. Digits are relatively short and wide. The outer edges of the foot and digits are bordered by fringes of hairs that measure 2.5 mm long. There are poorly developed interdigital membranes between fingers I - II and IV - V, while those between fingers II - III and III - IV grow beyond the first interphalangeal joint (Figure 5). The stomach and digestive tract contained remains of an arthropod (*Corydalus* sp.), a shrimp (*Macrobrachium* sp.) and an isopod (*Artystone trisibia*).



Figure 5. Palmar view of the right front leg (left) and plantar view of the right hind leg (right) of *Ichthyomys stolzmanni* (DMMECN 4,914). Bar = 10 mm.

Discussion

Traditionally, the population of *I. stolzmanni* of Ecuador was considered as a single subspecies, *I. s. orientalis*, that differs from the typical Peruvian form based on the metacarpal coloration (e. g., [Cabrera 1961](#); [Voss 1988](#)). However, the *I. stolzmanni* specimen (DMMECN 4,914) collected at the Jurumbuno river, although matching the majority of cranial and body characters reported by [Voss \(1988\)](#), differs from the specimens previously reported for Ecuador ([Anthony 1923](#); [Voss 1988](#)) and Peru ([Thomas 1893](#); [Voss 1988](#); [Pacheco and Ugarte-Núñez 2011](#); [Voss 2015](#)), which show a markedly bicolored tail. The specimen examined (DMMECN 4,914) has a bicolored tail to the medial part, while the posterior half is uniformly dark (a character not previously recorded in *Ichthyomys*). Other species of *Ichthyomys* (*I. hydrobates*, *I. pittieri* and *I. tweedii*) usually show a uniformly dark tail. Additional specimens should be collected from localities to fill the gap of nearly 1,000 kilometers between the Ecuadorian and Peruvian localities, in order to assess within- and between-population variation patterns in tail coloration.

The stomach contents of *I. stolzmanni* from the Jurumbuno river evidenced the presence of insects, shrimp and isopods; this finding is partly consistent with the stomach content reported for other specimens of this species ([Voss et al. 1982](#); [Voss 1988](#); [Santillán and Segovia 2013](#)). The finding of the isopod *Artystone trisibia* in the stomach content of the rat is unusual, as these organisms in the Jurumbuno river are parasites that have been reported inside benthic fish ([Anaguano-Yancha and Brito 2015](#); Anaguano-Yancha and Brito in prep.); however, the stomach contents of the rat showed no evidence of fish. In southern Peru, *I. stolzmanni* feeds on fish and often preys on trout cultures ([Pacheco and Ugarte-Núñez 2011](#)). However, in the locality reported here, despite its proximity to tilapia culture ponds, local people are unaware of the predation of their fish by the rat, although they mention attacks by the water opossum (*Chironectes minimus*).

In Ecuador, the known distribution of *I. stolzmanni* was limited to only two localities, the provinces of Napo and Zamora Chinchipe ([Anthony 1923](#); [Voss 1988](#); [Pacheco 2003](#); [Tirira 2007](#)). The specimen reported here represents the third locality for Ecuador and the first for the province of Morona Santiago, 40 years after the previous collection.

Ichthyomys stolzmanni is considered to be a rare and little known rat due to the conventional sampling methods used to date ([Pacheco and Ugarte-Núñez 2011](#)). *I. stolzmanni* is poorly represented in scientific collections and its distribution is little known. For this reason, and given that the knowledge about non-flying small mammals in Ecuador is still fragmented, further sampling efforts are needed in the eastern foothills of the country, an area considered as an important diversity and endemism zone ([Myers et al. 2000](#); [Prado et al. 2014](#); [Maestri and Patterson 2016](#)).

Acknowledgments

We are grateful to D. Tirira and J. Ugarte-Núñez, who provided information and photographs of *I. stolzmanni*. C. Reyes collaborated in the design of Figure 1. D. Padilla identified part of the stomach contents. G. D'Elía and two anonymous reviewers made valuable comments that improved the quality of the manuscript. The collection was approved by the research license N°. 05-2014-I-B-DPMS/MAE granted by the Ministry of Environment of Morona Santiago. This manuscript was translated by Maria Elena Sánchez Salazar with support of THERYA through a CONACYT grant.

Literature Cited

- ALBUJA, L., A. ALMENDÁRIZ, R. BARRIGA, L. D. MONTALVO, F. CÁCERES, AND J. L. ROMÁN.** 2012. Fauna de Vertebrados del Ecuador. Instituto de Ciencias Biológicas, Escuela Politécnica Nacional. Quito, Ecuador.
- ANAGUANO-YANCHA, F., AND J. BRITO.** 2015. Parasitismo de *Riggia* sp. (Isopoda: Cymothoidae) en dos especies de peces *Chaetostoma* sp. y *Rhamdia quelen* del suroriente del Ecuador. *Avances en Ciencias e Ingenierías* 7:B13-B16.
- ANTHONY, H. E.** 1923. Preliminary report on Ecuadorean mammals. *American Museum Novitates* 55:1–14.
- BARRIGA, R.** 2012. Lista de peces de agua dulce e intermareales del Ecuador. *Revista Politécnica* 30:83-119.
- BRITO, J., H. ORELLANA-VÁSQUEZ., H. CADENA-ORTIZ., R. VARGAS., G. POZO-ZAMORA, AND J. CURAY.** 2015. Mamíferos pequeños en la dieta de la lechuza *Tyto alba* (Strigiformes: Tytonidae) en dos localidades del occidente de Ecuador, con ampliación distribucional de *Ichthyomys hydrobates* (Rodentia: Cricetidae). *Papéis Avulsos de Zoología* 55:261-268.
- CABRERA, A.** 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 4:309–732.
- GARCÍA, F. J., M. MACHADO, M. I. DELGADO-CASTILLO, L. AULAR, AND Y. MÚJICA.** 2012. Nuevo registro de *Ichthyomys pittieri* (Rodentia: Cricetidae) para la Cordillera de la Costa Central de Venezuela con notas sobre su historia natural y distribución. *Mastozoología Neotropical* 19:303-309.
- MAESTRI, R., AND B. D. PATTERSON.** 2016. Patterns of species richness and turnover for the South American rodent fauna. *PLoS ONE* 11:1-18.
- MYERS, N., R. A. MITTERMEIER, C. G. MITTERMEIER, G. A. B. DA FONSECA, AND J. KENT.** 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- PACHECO, V.** 2003. Phylogenetic analyses of the Thomasomyini (Muroidea: Sigmodontinae) based on morphological data. PhD. dissertation. The City University New York. New York, U. S. A.
- PACHECO, V., AND J. UGARTE-NÚÑEZ.** 2011. New records of Stolzmann's fish-eating rat *Ichthyomys stolzmanni* (Cricetidae, Sigmodontinae) in Peru: A rare species becoming a nuisance. *Mammalian Biology* 76:657-661.
- PRADO, J. R., P. G. G. BRENNAND, L. P. GODOY, G. S. LIBARDI, E. F. ABREU-JÚNIOR, P. R. O. ROTH, E. A. CHIQUITO, AND A. R. PERCEQUILLO.** 2014. Species richness and areas of endemism of Oryzomyine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae) in South America: an NDM/VNDM approach. *Journal of Biogeography* 42:540-551.

- SANTILLÁN, V., AND E. SEGOVIA.** 2013. Primer registro de la rata cangrejera de Tweedy *Ichthyomys tweedii* (Sigmodontinae: Ichthyomyini) en la provincia del Azuay, Ecuador. *Mastozoología Neotropical* 20:421-424.
- THOMAS, O.** 1893. On some mammals from central Peru. *Proceedings Zoological Society of London* 23:333–341.
- TIRIRA, D.** 2007. Guía de campo de los Mamíferos del Ecuador. Ediciones Murciélago Blanco. Quito, Ecuador.
- TIRIRA, D. (ED.).** 2011. Libro Rojo de los mamíferos del Ecuador, segunda edición. Fundación Mamíferos y Conservación, Pontificia Universidad Católica del Ecuador y Ministerio del Ambiente del Ecuador, publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 8. Quito, Ecuador.
- VOSS, R. S., J. L. SILVA, AND J. A. VALDES.** 1982. Feeding behavior and diets of Neotropical water rats, genus *Ichthyomys* Thomas, 1893. *Zeitschrift fur Saugetierkunde* 47:364–369.
- VOSS, R.** 1988. Systematics and Ecology of Ichthyomyne Rodents (Muroidea): Patterns of morphological Evolution in a small Adaptive Radiation. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 188:259- 493.
- VOSS, R. S.** 2015. Tribe *Ichthyomyini* Vorontsov, 1959. Pp: 279-291, en *Mammals of South America. Volume 2, Rodents.* (Patton, J. L., U. F. J. Pardiñas, y G. D'Elía, eds.). The University of Chicago Press. Chicago, U. S. A.

Submitted: May 30, 2016

Reviewed: July 18, 2016

Accepted: August 28, 2016

Associated editor: Guillermo D'Elía

Primeros registros de *Balaenoptera edeni* (Cetartiodactyla: Balaenopteridae) en la costa de Oaxaca, México

First records of *Balaenoptera edeni* (Cetartiodactyla: Balaenopteridae) in the coast of Oaxaca, Mexico

Francisco Villegas-Zurita^{1*}, Fátima Castillejos-Moguel², Susana Cabrera-Núñez² y Raúl Fernando Ramírez-Barragán²

¹ Instituto de Ecología, Universidad del Mar. Ciudad Universitaria, Puerto Ángel, Oaxaca. 70902. México. E-mail: fvillegas@angel.umar.mx.

² Mamíferos Marinos de Oaxaca Biodiversidad y Conservación A. C. Carretera a Zipolite km 1, 70902. Puerto Ángel, Oaxaca, México. E-mail: mmobidic@hotmail.com

*Corresponding author

To date, few studies have focused on the Bryde's whale, *Balaenoptera edeni*, one of the eight species comprising the family Balaenopteridae. This species can be distinguished from other rorquals by the presence of three parallel longitudinal ridges on top of the rostrum, whereas other rorquals possess only one. The potential distribution of this species in the Mexican Pacific is thought to extend south from 26° N, along the coast of Mexico from Baja California to the border with Guatemala. Our knowledge about this species in the Mexican South Pacific is limited, particularly off the coast of Oaxaca where no previous sightings have been reported. The sightings were recorded during oceanic trips to monitor humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) migrations off the central coast of Oaxaca, Mexico, between December 2011 and January 2012. The observation platforms were 6 m fiberglass boats with a 60 hp outboard engine. The geographical coordinates were registered with a handheld GPS; also recorded were sea surface temperature and the behavior of rorqual specimens. The initial species identification was based on the presence of three parallel longitudinal ridges on the head, and was subsequently corroborated by comparing the photographs and video taken during the sightings with field guides. Four separate rorqual sightings were documented between 1.3 and 7.1 km from the coast of Estacahuite, Zipolite, and Ventanilla, Oaxaca, Mexico. Two sightings involved groups with calves; during one sighting, three killer whales, *Orcinus orca*, were also observed, although neither predatory behavior nor other interaction occurred. The behaviors observed included breaches by calves, surface activity, and slow and erratic movements with sudden changes of direction in response to the presence of the research boat. During surface exhalations, one individual produced vocalizations that were audible at the surface. The presence of *B. edeni* off the central coast of Oaxaca, Mexico, may be associated with the oceanographic characteristics and high productivity of the Gulf of Tehuantepec. All behaviors observed during the sightings were typical of the species, including evasive maneuvers and sudden changes of direction with respect to the boat. The fortuitous recording of audible vocalizations clearly recognizable from the research boat during surface exhalations is remarkable. These sightings are the first reports of *B. edeni* for the state of Oaxaca and the Mexican South Pacific. Thus, there is a clear need to increase intensive, long-term monitoring efforts in order to better understand the ecological implications and other aspects related to the presence of the Bryde's whale and other marine mammals in the region. Future research should focus on assessing the spatial and temporal occurrence of *B. edeni* in this region.

Key words: Bryde's whale; central coast of Oaxaca; distribution; mexican south Pacific; sightings.

El rorqual tropical *Balaenoptera edeni*, es probablemente la especie menos estudiada de las ocho que comprende la familia Balaenopteridae. Puede identificarse por la presencia de tres quillas paralelas situadas en la región dorsal de la boca, a diferencia de otros rorcuales que poseen solo una. En el Pacífico mexicano su distribución potencial puede extenderse hacia el sur a los 26 °N, desde Baja California, a lo largo de la costa continental de México hasta la frontera con Guatemala. En la región del Pacífico Sur mexicano el conocimiento sobre la especie es limitado, particularmente en la costa de Oaxaca se carecía de registros. Los avistamientos se registraron durante navegaciones para el monitoreo de la migración de ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en la Costa Central de Oaxaca, entre diciembre de 2011 y enero de 2012. Las observaciones fueron hechas desde embarcaciones de fibra de vidrio de seis m de eslora y motor fuera de borda de 60 hp. Se registraron las coordenadas con GPS de mano, temperatura superficial del mar y comportamientos. La identificación de la especie fue corroborada por la presencia de las tres quillas paralelas en el rostro, empleando el material fotográfico y de video tomado durante los avistamientos y consultado en guías de campo. Se documentaron cuatro avistamientos entre 1.3 y 7.1 km de la costa, frente a las costas de Estacahuite, Zipolite y Ventanilla. En dos avistamientos se observaron grupos con crías y en uno se observó el encuentro con un grupo de tres orcas *Orcinus*

orca sin mostrar interacción ni conducta depredatoria hacia los rorcuales. Los comportamientos registrados en la superficie fueron saltos de cría, actividad en superficie, desplazamiento lento y errático con cambios repentinos para evadir la embarcación. Además, en un individuo se documentó la emisión de sonidos audibles en superficie durante los soplos. La presencia de *B. edeni* en la zona costera de Oaxaca, puede estar asociada a las características oceanográficas y a la alta productividad del Golfo de Tehuantepec. Los comportamientos registrados fueron característicos de la especie, ya que en todos los avistamientos se mostraron evasivas hacia la embarcación con cambios repentinos en su dirección. Lo relevante en este reporte fue el registro fortuito de vocalizaciones audibles durante las respiraciones en superficie, las cuales se escucharon claramente desde la embarcación. La importancia de estos registros radica en que son los primeros reportes de *B. edeni* para el estado de Oaxaca y la región del Pacífico Sur mexicano. Lo anterior, hace evidente la necesidad de incrementar los esfuerzos de monitoreo de forma intensiva y de largo plazo, tendientes a conocer aspectos ecológicos de los mamíferos marinos y en especial de la especie, su posible presencia a lo largo del año en las costas de Oaxaca y los factores que determinan su ocurrencia espacial y temporal en esta región.

© 2016 Asociación Mexicana de Mastozoología, www.mastozoologiamexicana.org

Introduction

The Bryde's whale, *Balaenoptera edeni* (Anderson, 1879), is probably the least studied baleen whale; it is listed in the Data Deficient (DD) risk category of the International Union for the Conservation of Nature's Red List (IUCN 2016), and is classified as a species subject to special protection (Pr) in the Mexican Official Standard NOM-059-SEMARNAT-2010 (DOF 2010). It can be identified by the presence of three parallel longitudinal ridges on top of the rostrum, unlike other rorquals, which possess a single ridge (Jefferson *et al.* 1993; Carwardine 2002). The prominence of these ridges is variable and difficult to observe from a research boat at sea; for this reason, this species was misidentified as either the sei whale (*B. borealis*; Jefferson *et al.* 1993) or other species such as the fin whale (*B. physalus*) and the antarctic minke whale or southern minke whale (*B. bonaerensis*; Niño-Torres *et al.* 2011). It has a relatively small, elongated and slim body that measures up to 14.6 m (Reeves *et al.* 2002). The pectoral fins are relatively short and with a pointed tip, and the dorsal fin is prominent and falcate, located at about two thirds of the total body length (Carwardine 2002; Reeves *et al.* 2002). The body coloration pattern is variable, being black-bluish dorsally and white or yellowish ventrally (Guerrero-Ruiz *et al.* 2006; Niño-Torres *et al.* 2011).

The Bryde's whale has a pan-tropical distribution between 40° N and 40° S, or delimited by the 20 °C isotherm, and can be seen near the coast and in areas of high productivity (Carwardine 2002; Guerrero-Ruiz *et al.* 2006). In the North Pacific, it is found from California to Central America, and in the Mexican Pacific its potential distribution may extend south to 26°N, from Baja California along the continental coast of Mexico to the border with Guatemala (Urbán and Flores 1996; Urbán and Guerrero-Ruiz 2008). Some authors have suggested the existence of two populations in the Gulf of California: a resident one, of which calves have been observed throughout the year, and another one associated with the Eastern Tropical Pacific population (Tershy *et al.* 1990; Niño-Torres *et al.* 2011). In the Mexican South Pacific, the knowledge about the species is scarce, particularly for the coast of Oaxaca, where the presence of this species has not been previously recorded.

During oceanic trips for monitoring the migration of the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) in the Central Coast of Oaxaca, conducted by Mamíferos Marinos de Oaxaca Biodiversidad y Conservación Asociación Civil (MMOBiDiC AC) and Universidad del Mar, four sightings of *B. edeni* were recorded between December 2011 and January 2012. The observation platforms used were 6 m fiberglass boats with a 60 hp outboard engine. *B. edeni* was first identified based on the presence of the three ridges on top of the rostrum using the photographs and videos taken during the sightings, and comparing the morphological characteristics with the descriptions by Reeves *et al.* (2002).

The first two sightings occurred on 10 December 2011 (Figure 1), the first record being at 12:01 hours, 7.1 km off Estacahuite bay (15° 36' 43.4" N, -96° 26' 28.8" W), where a single specimen was

observed moving slowly to the southeast and breaching on two occasions. Later, a mother and a calf were sighted at 13:07 h, 1.3 km off Estacahuite ($15^{\circ} 39' 27.06''$ N, $-96^{\circ} 26' 47.7''$ W), also moving slowly to the southeast. In both sightings, the local sea surface temperature was 26°C .

On 27 January 2012, two additional sightings were recorded. The first occurred at 8:21, 4.4 km from Roca Blanca island, in front of Zipolite beach (Figure 1). Five individuals were observed, including a calf ($15^{\circ} 36' 54.1''$ N, $-96^{\circ} 31' 52.0''$ W); sea surface temperature was 26°C . The individuals displayed an active surface behavior along with erratic movements to the northwest, evading the observation platform with sudden changes of direction. In this occasion, three individuals of *Orcinus orca* (a calf and two females: an adult and a juvenile) were observed moving in the opposite direction to the group of Bryde's whales and five meters apart from them. Although there are reports of killer whales (*Orcinus orca*) hunting Bryde's whales in the Gulf of California (Silber et al. 1990), neither interactions nor predatory behaviors were noticed during the sighting reported here, as both groups moved away from one another in their respective directions. The second sighting was of a mother with a calf, at 9:56, 4.7 km off Ventanilla beach ($15^{\circ} 37' 57.4''$ N, $-96^{\circ} 36' 35.6''$ W), moving slowly with erratic movements to the southeast. Both individuals displayed an active surface behavior and evaded the boat; the calf performed two full-body breaches belly up (one of which was partially recorded on video). During the sighting, the emission of vocalizations or sounds by the mother were recorded on video on three occasions, after surface breathing, which were clearly audible from the boat and lasted approximately one second.

It has been suggested that the occurrence and displacement of this rorqual are influenced by prey availability, which in turn is affected by environmental variability; in the Gulf of California, a larger number of rorquals have been observed in La Niña cold conditions that facilitate the migration of sardines into the Gulf (Salvadeo et al. 2011). Its presence in the coastal area of Oaxaca may be associated with the oceanographic characteristics and high productivity that prevail in the Gulf of Tehuantepec, which define this region as a center of high biological activity (Ortega-García et al. 2000). In addition, the anchovy, a prey consumed by the Bryde's whale, (Guerrero-Ruiz et al. 2006), has been reported as one of the most abundant species, both in number and in weight, in the Gulf of Tehuantepec at the beginning of the dry season (winter-spring), when Tehuano winds give rise to upwelling events and a significant drop of sea surface temperature (Ayala-Duval et al. 1988).

On the other hand, the behaviors recorded were typical of the species, since in all sightings rorquals evaded the boat with sudden changes of direction. A remarkable fact was the fortuitous record of audible vocalizations during surface breaths, which were clearly heard from the boat.

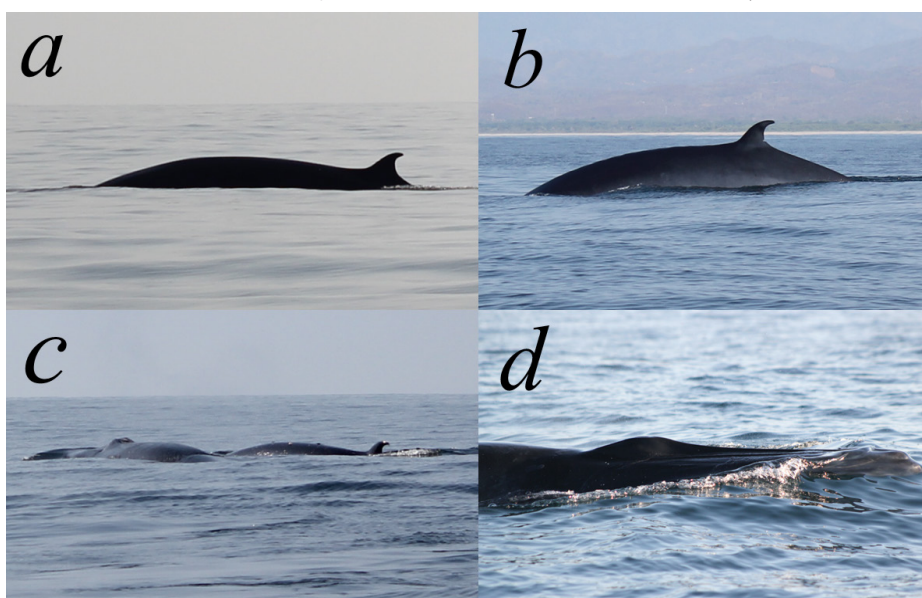


Figure 1. *Balaenoptera edeni* individuals recorded between December 2011 and January 2012 in the central coast of Oaxaca. *a* and *b* show adult specimens; *c*, a mother and a calf, and *d*, the parallel lateral ridges on top of the rostrum that is characteristic of the species.

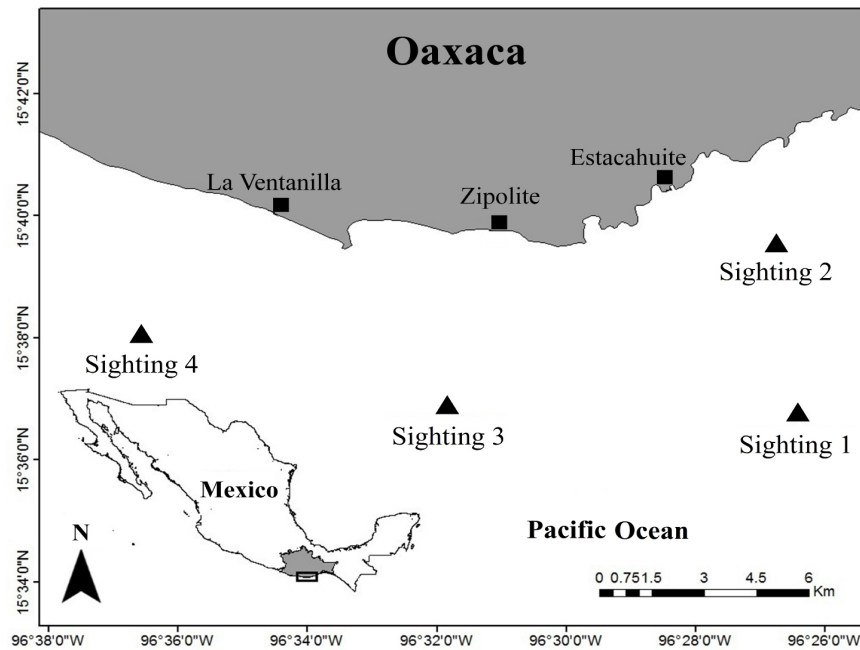


Figure 2. Distribution of the sightings of *Balaenoptera edeni* in the central coast of Oaxaca between December 2011 and January 2012.

These records are relevant for being the first reports of *B. edeni* for the state of Oaxaca, particularly since studies on the Bryde's whale in the Mexican Pacific are scarce and the effort has focused on very specific areas of the north and west zones. These findings point to the need to conduct intensive long-term monitoring in the Mexican South Pacific, aimed at investigating ecological aspects of marine mammals, in particular focusing on the Bryde's whale, its presence throughout the year in the Pacific coast of Oaxaca, and the factors that determine its spatial and temporal occurrence in this region.

The authors would like to thank UMAR for financing the project 2IE1207, to MMOBiDiC A. C., and ALIAM S. A. de C. V. for their contribution to financing the ocean trips of the Programa Permanente de Monitoreo de Mamíferos Marinos de la Costa Central de Oaxaca. Thanks also to the volunteers who participated during the ocean trips of the program. Finally, to the anonymous reviewers who provided valuable comments to improve the manuscript. This manuscript was translated by Maria Elena Sánchez Salazar with support of THERYA through a CONACYT grant.

Literature Cited

- AYALA-DUVAL, E., M. C. MALDONADO-MONROY, J. A. BECERRIL-MARTÍNEZ, D. T. GARCÍA-TAMAYO, C. JUAREZ-ORTIZ, J. BLAS-CABRERA, V. BARRIOS-OROZCO, J. A. HUETA-GONZALEZ, AND A. ALMARAZ-GOMEZ.** 1988. Distribución de algunos componentes del ictioplancton y su relación con la biomasa zooplanctónica. Pp. 93-102, in *El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos* (Tapia-García M., ed.). Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Ciudad de México, México.
- CARWARDINE, N.** 2002. *Whales, dolphins and porpoises*. Second edition, Dorling Kindersley. New York, U. S. A.
- DOF.** 2010. NOM-059-SEMARNAT-2010: Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestre-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la federación 30 de diciembre de 2010.
- GUERRERO-RUIZ, M., J. URBÁN-RAMÍREZ, AND L. ROJAS.** 2006. *Las ballenas del golfo de California*. Instituto Nacional de Ecología (INE). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Ciudad de México, México.

- IUCN.** 2016. *Balaenoptera edeni*. The International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. Red list of threatened species. Consultado el 14 de marzo de 2013 en: <http://www.iucnredlist.org/details/2476/0>
- JEFFERSON, T. A., S. LEATHERWOOD, AND M. A. WEBBER.** 1993. FAO species identification guide. Marine mammals of the world. Rome, Italy.
- NIÑO-TORRES, C. A., J. URBÁN-RAMÍREZ, AND O. VIDAL.** 2011. Mamíferos Marinos del Golfo de California: Guía ilustrada. Publicación especial No. 2, Alianza WWF México-Telcel. Ciudad de México, México
- ORTEGA-GARCÍA, S., J. A. TRIGEROS-SALMERÓN, R. RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ, S. LLUCH-COTA, AND H. VILLALOBOS.** 2000. El Golfo de Tehuantepec como un centro de Actividad Biológica y su importancia en las pesquerías. Pp. 335-356 in, BAC: Centro de Actividades Biológicas del Pacífico Mexicano (Lluch-Belda D., J. Elorduy-Garay S. Lluch-Cota y G. Ponce-Díaz, eds.) CIBNOR, CICIMAR, CONACYT. La Paz, México.
- REEVES, R. R., B. S. STEWARD, P. J. CLAPHAM, AND J. A. POWELL.** 2002. Guide to Marine Mammals of the World. Alfred A. Knopf. New York, U. S. A.
- SALVADEO, C. J., S. FLORES-RAMÍREZ, A. GÓMEZ-GALLARDO, C. MACLEOD, D. LLUCH-BELDA, S. JAUME-SCHINKEL, AND R. J. URBÁN.** 2011. El rorcual de Bryde (*Balaenoptera edeni*) en el suroeste del Golfo de California: Su relación con la variabilidad de ENOS y disponibilidad de presas. Ciencias Marinas 37:215-225.
- SILBER, G., M. W. NEWCOMER, AND H. PÉREZ.** 1990. Killer whales (*Orcinus orca*) attack and kill a Bryde's whale (*Balaenoptera edeni*). Canadian Journal of Zoology 68:1603-1606
- TERSHEY, B., R. BREESE, AND C. S. STRONG.** 1990. Abundance, seasonal distribution and population composition of balaenopterid whales in the Canal de Ballenas, Gulf of California, Mexico. Reports of the International Whaling Commission. Species 12:369-375.
- URBÁN, R., J., AND M. GUERRERO-RUIZ.** 2008. Ficha técnica de *Balaenoptera edeni*. In Conocimiento biológico de las especies de mamíferos marinos, incluidas en la Norma Oficial Mexicana 059-SEMARNAT-2001 (Urbán R J, ed.). Universidad Autónoma de Baja California Sur. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. CK009. La Paz, México.
- URBÁN, R., J., AND S. R. FLORES.** 1996. A note on Bryde's whales (*Balaenoptera edeni*) in the Gulf of California, Mexico. Reports of the International Whaling Commission 46:453-457.

Submitted: April 18, 2016

Reviewed: August 15, 2016

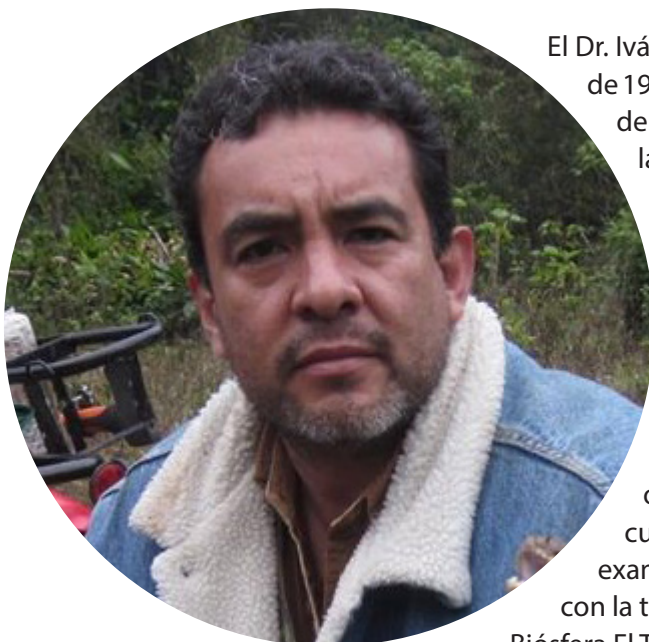
Accepted: August 26, 2016

Associated editor: Juan Pablo Gallo

In Memoriam:

Dr. Iván Lira-Torres

(1971-2016)



El Dr. Iván Lira-Torres nació en la ciudad de México en julio de 1971. Realizó sus estudios básicos en la misma ciudad de México hasta llegar al nivel de licenciatura. Estudió la carrera de Médico Veterinario Zootecnista, en la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, de la UNAM, su examen profesional lo presentó el 29 de enero de 1999, con la tesis "Identificación de endoparásitos en *Tapirus bairdii* en la reserva de la Biosfera La Sepultura y el Zoológico Regional Miguel Álvarez del Toro, Chiapas, México. Sus estudios de Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Naturales y Desarrollo Rural con orientación en Conservación de Biodiversidad, los cursó en el Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Su examen de grado lo presentó el 28 de enero del 2002, con la tesis "Ecología del *Tapirus bairdii* en la Reserva de la Biósfera El Triunfo (Polígono I), Chiapas, México.

Su última escala de preparación académica la hizo en el Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, del Instituto Politécnico Nacional, dentro del programa doctoral de Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales. El título de su tesis fue "Impacto de la cacería de subsistencia y ganadería extensiva en las poblaciones de carnívoros y sus presas en la Selva Zoque, Oaxaca", y su presentación y defensa la realizó el 3 de julio del 2014.

Durante su vida académica Iván Lira, realizó diversas estancias de estudio y preparación en varias instituciones del país. Siempre vimos en Iván una persona impaciente por aprender más, por lo que siempre que veía una oportunidad de aprender o aplicar sus conocimientos no dudaba en hacerlo. Varias fueron las estancias que realizó: En el Zoológico San Juan de Aragón, en la ciudad de México, en el Aviario "Xaman-Ha" en Quintana Roo, en el Zoológico Regional Miguel Álvarez del Toro (ZOOMAT), en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas y en el herpetario de la Facultad de Ciencias de la UNAM, entre otros más. Cursó alrededor de 17 talleres y cursos de actualización en diversas áreas de la medicina veterinaria y manejo y conservación de fauna silvestre. Presentó más de 30 trabajos en simposios y congresos nacionales e internacionales.

Como docente, el Ivan, inicio en el año de 1992, siendo asistente técnico del médico veterinario zootecnista titular en el Zoológico de San Juan de Aragón, en la Ciudad de México. A partir de ese momento, impartió alrededor de 20 cursos de: especialización, a nivel licenciatura y posgrado. Dirigió un poco más de 12 proyectos de investigación financiados por instituciones como: Instituto de Biología de la UNAM, Instituto de Historia Natural y Ecología del Gobierno de Chiapas, Secretaría

del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), Tapir specialist group, Idea wild y la World Wildlife Found (WWF), entre otras más.

Fue miembro de diferentes organizaciones como el grupo de especialistas en tapires de la Comisión de sobrevivencia de especies de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN/SSC; Species survival comisión)/Tapir specialist group, de los subcomités Técnicos Consultivos Nacionales para la Conservación y Recuperación del Jaguar (*Panthera onca*) y para la conservación y recuperación del tapir y pecarí de labios blancos. Al grupo de especialistas



Fig. 1. Imagen del trabajo realizado con tapires en La Fortaleza, al norte de los Chimalapas, Oaxaca.

en pecaríes (México), al de especialistas en tapir centroamericano (México), al de expertos para la conservación del jaguar y otros felinos silvestre (México) y por supuesto formo parte de la Asociación Mexicana de Mastozoología (AMMAC).

Iván fue uno de los primeros conservacionistas en México en estudiar tapires por su gran interés y cariño que les tenía (Figura 1). Asistió a varios de los Simposios del jaguar en el siglo XXI. Realizó varios estudios y publicaciones de esta carismática especie (Figura 2). A lo largo de su carrera profesional. Trabajó como médico veterinario (Zoológico de San Juan de Aragón), consultor (WWF), curador (UMAR), investigador (UMAR), profesor (UNAM, UNICACH, UMAR), asesor (UNAM) y recientemente contratado como investigador de tiempo completo en la Universidad Autónoma de Tamaulipas (noviembre de 2015).

Publicó más de 45 trabajos en revistas nacionales e internacionales, así como en libros especializados y de divulgación. A Iván siempre le interesó que se leyera su trabajo sin importar la calidad de la revista. Se preocupó por que la gente común y los comuneros de las regiones donde trabajo tuvieran información de primera mano para el conocimiento y conservación de sus recursos. Prueba de ellos son las publicaciones que hizo en forma de guía científica para dar

a conocer la presencia de diversos grupos de mamíferos en regiones como la Sierra Madre de Oaxaca, la Selva Zoque y la Sierra Madre del Sur, todas en el estado de Oaxaca.

Durante muchos años, se sintió comprometido con la conservación de la fauna silvestre en México, su trabajo no sólo se centró en tapires y jaguares, sino que trabajó con varias especies como venados, puma, ocelotes, pecaríes, tortugas, serpientes y cocodrilos, entre otros más (Figura 3). Durante su estancia postdoctoral en el Laboratorio de Fauna Silvestre de la Universidad Autónoma de Nuevo León trabajó con diversos temas con oso negro (Figura 4).

Entre las áreas que fueron de su interés podemos mencionar: manejo de vida silvestre, biología y medicina de la conservación, programas de manejo y rescate de fauna silvestre en MIAs, manejo de áreas naturales protegidas, educación ambiental, monitoreo de biodiversidad, ecología de poblaciones, asistencia técnica y desarrollo rural, capacitación en comunidades.

Iván fue un ser humano apasionado y comprometido con la vida silvestre, la investigación y la enseñanza. Para todos los que estuvimos cerca de él, como familia, amigos, profesores, lo recordaremos con un enorme cariño.

Iván formó parte de mi vida, primero como un colega, después como mi alumno y al final como un gran amigo. Su paso por el CIIDIR, Oaxaca, del Instituto Politécnico Nacional tuvo varios contratiempos, pero al final logró con entusiasmo, cariño y perseverancia obtener el grado de Doctor en Ciencias. Cuando lo conocí, en el VII Congreso de Mastozoología celebrado en San Cristóbal de las Casas en el año 2002, me platicó de muchos de los proyectos que tenía. Quería continuar con sus estudios de posgrado y me preguntó sobre las posibilidades de trabajar en Oaxaca. Tuvieron que pasar cerca de ocho años para que él pudiera llegar al CIIDIR. Iniciamos con un proyecto sobre tapires, después lo cambiamos a jaguares, finalmente y viendo la cantidad de datos que se tenían optamos por analizar el efecto de la cacería de subsistencia y ganadería extensiva de los carnívoros en la zona norte de la selva alta perennifolia de los Chimalapas en el estado de Oaxaca.

Cada visita de Iván a Oaxaca se convertía en un remolino de actividades, en unas pocas horas tenía el equipo preparado y funcionando, listo para salir a la selva donde siempre había gente que lo recibiría con cariño y dispuestos a sudar y mojarse con el trabajo de



Fig. 2. Imagen obtenida del trabajo de fototrampeo que formó parte de su tesis doctoral en la Fortaleza al norte de los Chimalapas, Oaxaca.



Fig. 3. Actividades de campo realizadas con diversos grupos faunísticos.

campo. Siempre me conto de sus aventuras y deseos de explorar, era muy arrebatado y quería hacer todo rápido. Creo que esas ganas por aprender y conocer más de la naturaleza le vencían.

Tuve la suerte de ser su amigo, platicamos durante todas sus visitas a Oaxaca, de sus problemas y alegrías. Conocí al ser humano, al amigo, siempre dispuesto a ayudarme, terminé recibiendo consejos y enseñanzas de Iván. Quedaron pendientes datos por publicar, quedaron pendientes visitas a la selva, quedaron pendientes muchas pláticas. Mi equipo de trabajo, lo recordará como mi hijo académico prodigo (**MB-S**).

Tuve la fortuna de conocer al Iván Lira Torres en el 2014, cuando se encontraba buscando donde establecerse como investigador después de haber concluido su Doctorado. Fue así que al conocer sobre la trayectoria de Iván y sobre su interés de trabajar en manejo de fauna silvestre, con énfasis en grandes mamíferos, que le ofrecí una estancia postdoctoral en nuestro laboratorio en la Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL). De esta manera, Iván se integró a nuestro equipo de trabajo y rápidamente nos demostró su gran compromiso, experiencia y disponibilidad de trabajar en manejo y conservación de fauna silvestre (Figura 5). Durante este breve tiempo pudimos colaborar en temas

de investigación con oso negro, coyote, jaguar, venado cola blanca y ocelote en diversas áreas de estudio en el noreste de México. Asimismo, Iván trabajó también ampliamente en el entrenamiento de estudiantes de licenciatura y posgrado de manera formal en la UANL, así como en el entrenamiento de personal técnico de diferentes dependencias de gobierno y de productores agropecuarios en temas de manejo de conflictos entre fauna silvestre y actividades humanas. Durante su desarrollo profesional Iván siempre mostró su gran disponibilidad de compartir sus conocimientos con los demás, pero sobre todo siempre nos demostró su gran calidez humana. Finalmente en 2015 Iván concluyó su estancia Postdoctoral en nuestro laboratorio para integrarse como Maestro Investigador en el Instituto de Ecología Aplicada de la Universidad Autónoma de Tamaulipas, desde donde seguimos trabajando como colaboradores muy cercanos y tenía proyectos de investigación en curso. Principalmente generando información muy importante sobre la ecología del jaguar y ecología de enfermedades con oso negro en el corredor biológico de la Sierra



Figura 4. Entre las últimas especies a las cuales dedico su conocimiento y esfuerzo para conservar fue el oso negro en el norte del país.



Fig. 5. Equipo de trabajo en manejo de oso negro, El Manzano, Sgo. Nuevo León (20-IV-2015).

Madre Oriental en los estados de Nuevo León y Tamaulipas. Nunca olvidaré las palabras de Iván cuando me platicó que su doctor le recomendaba que tratara de buscar un trabajo que no involucrara el pasar tanto tiempo en el campo, a lo cual Iván me decía que él estaba consciente de los riesgos pero que él no cambiaría su trabajo porque era lo que él amaba hacer y lo que le daba sentido a su vida. Iván con su gran entusiasmo por su trabajo y con su preparación y experiencia se encontraba al inicio de una gran carrera como investigador y conservacionista, preocupado siempre por nuestros recursos naturales y por la formación de recurso humano, por lo que su inesperada partida deja un gran hueco difícil de llenar. Para todos quienes tuvimos la oportunidad de trabajar con Iván es una obligación el honrar su memoria haciendo lo que él siempre hizo con gran pasión y compromiso, es decir, trabajar por la conservación **(RC-T)**.

Miguel Briones-Salas¹ y Rogelio Carrera-Treviño²

¹ Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAX.), IPN. Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, 71230. Oaxaca, México. E-mail: miguelbrionessalas@hotmail.com (MB-S).

² Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Nuevo León, Campus Ciencias Agropecuarias, Francisco Villa s/n, Col. Ex-Hacienda "El Canadá", Escobedo, 66050. Nuevo León, México. E-mail: rogeliocarrera@hotmail.com (RC-T).