



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Relación socio-espacial interespecífica de
Peromyscus difficilis con roedores de un ensamble
en el volcán La Malinche

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Edmundo Jacob Huerta Hernández

Director

Dr. Jorge Vázquez Pérez

Tlaxcala, Tlax.

Octubre, 2018



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Relación socio-espacial interespecífica de
Peromyscus difficilis con roedores de un ensamble
en el volcán La Malinche

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Edmundo Jacob Huerta Hernández

Comité Tutorial

Dr. Jorge Vázquez Pérez
Dr. Amando Bautista Ortega
Dr. Alberto González Romero

Tlaxcala, Tlax.

Octubre, 2018

Este trabajo se realizó bajo la dirección del Dr. Jorge Vázquez Pérez. Se agradece el apoyo otorgado por el Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, al Centro Tlaxcala Biología de la Conducta y la Estación Científica La Malinche UATX-UNAM. Se contó con el apoyo del Dr. Daniel González Tokman y el M. en C. Fernando Aguilar Montiel para el análisis estadístico de los datos y de la Dra. María Luisa Martínez Rodríguez, el Dr. Alberto González Romero y el Dr. Eduardo Aguilera Miller para la edición de esta tesis.

Se contó con el financiamiento del Consejo Nacional de Ciencia (Beca 780021) y Tecnología, del proyecto PFCE 2017 y del Cuerpo Académico Ecología y Evolución UATLX-CA-227.



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Secretaría de Investigación Científica y Posgrado
Posgrado en Ciencias Biológicas



POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS

COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
PRESENTE

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que **Edmundo Jacob Huerta Hernández** realiza para la obtención del grado de Maestro en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es: **“Relación socio-espacial interespecífica de *Peromyscus difficilis* con roedores de un ensamble en el volcán La Malinche”**.

Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

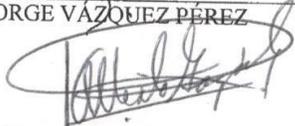
ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., SEPTIEMBRE 14 DE 2018



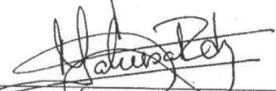
DR. JORGE VÁZQUEZ PÉREZ



DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA



DR. ALBERTO GONZÁLEZ ROMERO



DRA. MARÍA LUISA MARTÍNEZ RODRÍGUEZ



DR. EDUARDO FELIPE AQUILERA MILLER



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado bajo la Norma:
ISO 9001:2015-NMX-CC-9001-IMNC-2015



Agradecimientos

Al director de tesis Dr. Jorge Vázquez Pérez, por todo su apoyo durante la maestría y por darme la oportunidad de trabajar en su equipo de investigación.

A los miembros del Comité Tutorial y jurado evaluador Dr. Amando Bautista Ortega, Dr. Alberto González Romero, Dra. María Luisa Martínez Rodríguez y Dr. Eduardo Aguilera Miller.

A mis profesores por todos los consejos y comentarios que hicieron para mi progreso a ser mejor profesionista.

A los silvestres por su amistad y hacer más amena mi estadía en Tlaxcala.

A Fernando, Javier y Luis Enrique por su valioso apoyo en el trabajo de campo.

A mi hijo y mis padres, por motivarme a seguir con mis estudios, por su amor y apoyo incondicional con todos mis planes. Son el pilar más grande en mi vida.

Dedicatoria

A Jacob, mi hijo

A mis padres

A mis hermanos

Resumen

Los ensambles pueden variar espacial y temporalmente a medida que los individuos reaccionen a los cambios de los factores bióticos y abióticos que los rodean, ya que son determinados por los recursos disponibles y por la competencia interespecífica. La competencia interespecífica es un factor de gran importancia en la determinación de la distribución espacial y abundancia de pequeños mamíferos. La distribución espacial de los organismos se considera como fundamental en el funcionamiento, dinámica y el mantenimiento de la estructura de las comunidades. Se considera que la organización espacial puede estar fuertemente influenciada por la conducta y procesos de interacción social. Los encuentros agonísticos entre las especies potencialmente dominantes conductualmente son consecuencia de la competencia por recursos, lo que tiene como resultado la formación jerarquías de dominancia. En los ensambles de roedores, se ha observado que uno de los factores que regulan la organización espacial es la presencia de especies dominantes. Se sabe que especies de roedores de talla grande y de comportamiento dominante segregan espacialmente a especies subordinas. Dentro del Parque Nacional La Malinche (PNLM) se han identificado 13 especies de roedores, entre los cuales, *Peromyscus difficilis* es un ratón de talla grande y abundante en los ensambles que conforma. Cohabita con hasta ocho especies por lo que es de interés conocer cómo influye la conducta agonística en la organización espacial de los ensambles de ratones. Dadas las características que comparte *P. difficilis* con especies que se consideran dominantes en ensambles, se puede inferir que la conducta agonística de esta especie regula la organización espacial del ensamble de ratones del que forma parte. Por lo anterior, el objetivo de este estudio fue determinar la relación socio-espacial interespecífica de *Peromyscus difficilis* en un ensamble de ratones en el Volcán La Malinche. Para esto se realizaron trampeos de noviembre de 2016 a febrero de 2018 en una zona de bosque de pino-encino dentro del PNLM en dos sitios de una hectárea, utilizando trampas Sherman. Para determinar la distancia espacial, se identificó el centro de actividades de cada individuo y se compararon las distancias mínimas entre centros de actividad. Para la evaluación de la conducta agonística y la dominancia conductual se realizaron confrontaciones entre diadas de *P. difficilis* y sus heteroespecíficos del ensamble, en una arena neutral. Se analizaron conductas de ataque, amenaza, aproximación y retirada mediante el conteo de

frecuencias. *Peromyscus difficilis* fue encontrado con *N. alstoni*, *P. melanotis*, *M. mexicanus* y *R. fulvescens*. La distancia lineal mínima entre *P. difficilis* y *P. melanotis* y *R. fulvescens* es mayor que con *M. mexicanus* y *N. alstoni*. Las especies con las que cohabita *P. difficilis* muestran diferencias en la conducta agonística, *P. melanotis* y *R. fulvescens* desplegaron mayor frecuencia de ataques y retiradas que *M. mexicanus* y *N. alstoni*, mientras que este último mostró mayor frecuencia de aproximaciones y menor frecuencia de retiradas ante *P. difficilis*. *Peromyscus difficilis* tuvo mayor porcentaje de victorias ante *P. melanotis* y *R. fulvescens* y menor porcentaje contra *N. alstoni*, lo cual coincidió con una mayor frecuencia de retiradas por *P. difficilis* ante *N. alstoni*. La relación espacial de *P. melanotis* y *R. fulvescens* ante *P. difficilis* puede ser explicada por la conducta agonística, pero no explica la cercanía entre *P. difficilis* y *N. alstoni*. En conclusión, *P. difficilis* no regula en su totalidad la organización espacial del ensamble de roedores por medio de la conducta agonística. Se deben relacionar más factores del sitio y características biológicas de las especies de ratones que no se han explorado en el Volcán La Malinche.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	1
1. ANTECEDENTES	5
2. JUSTIFICACIÓN.....	8
3. HIPÓTESIS.....	9
4. OBJETIVOS	9
4.1. Objetivo general.....	9
4.2. Objetivos particulares	9
5. METODOLOGÍA.....	10
5.1. Sitio de estudio.....	10
5.2. Especie de estudio.....	12
5.3. Captura de roedores	13
6.4. Determinación de la distancia espacial entre de los centros de actividad de <i>Peromyscus difficilis</i> y el resto de especies de ratones del ensamble.....	15
6.5. Registro y análisis de conducta agonística interespecífica	16
6.3. Determinación de la dominancia conductual interspecífica de <i>Peromyscus difficilis</i>	17
7. RESULTADOS	20
7.1. Distancia espacial interespecífica entre centros de actividad de <i>Peromyscus difficilis</i> .	22
7.2. Conducta agonística interespecífica ante <i>Peromyscus difficilis</i> de los roedores con los que conformó el ensamble.....	24
7.3. Dominancia conductual interespecífica de <i>Peromyscus difficilis</i>	32
7.4. Conducta agonística interespecífica de <i>Peromyscus difficilis</i> ante especies de roedores que conformaron el ensamble.....	34
8. DISCUSIÓN	43
8.1. Composición del ensamble de ratones en el sitio de estudio.....	44

8.2. Relación espacial interespecífica de <i>Peromyscus difficilis</i> en el ensamblaje de roedores.	45
8.3. Conducta agonística interespecífica de <i>Peromyscus difficilis</i> en el ensamble de roedores	47
8.4. Dominancia conductual interespecífica	49
8.5. Relación entre la conducta agonística, dominancia y la distancia espacial interespecífica.....	51
9. CONCLUSIONES.....	53
10. REFERENCIAS	54

1. INTRODUCCIÓN

Una comunidad ecológica son asociaciones de poblaciones de organismos, cuyas características están influenciadas por las interacciones entre las poblaciones y el medio físico donde habitan (Ricklefs y Miller 2000). En ecología, pocas veces se trabaja a una comunidad completa. Los estudios se enfocan en componentes de la comunidad. Para esto es importante usar un término que se utilice en lugar de comunidad, como ensamblaje o ensamble (Ramírez y Gutiérrez-Fonseca 2016). Ensamblaje es una parte de una comunidad seleccionada desde un punto de vista taxonómico y funcional (Ramírez y Gutiérrez-Fonseca 2016). Por su parte ensamble se define como un conjunto de especies relacionadas filogenéticamente que habitan en un tiempo y lugar determinado dentro de un ecosistema, en el que interactúan entre ellos de una forma específica. En el que es necesario clarificar los componentes que se van a estudiar: grupo taxonómico, recurso explotado y área geográfica (Ramírez y Gutiérrez-Fonseca 2016). La organización y estructura de los ensambles no es azarosa, sino que representan subconjuntos estructurados de diversidad regional (Brown 2000, Badii y cols. 2014). Los ensambles pueden variar espacial y temporalmente a medida que los individuos reaccionen a los cambios de los factores bióticos y abióticos que los rodean, ya que están determinados por los recursos disponibles y por la competencia interespecífica por dichos recursos (Zalapa y cols. 2012).

La distribución espacial de los organismos se considera como un factor que juega un papel fundamental en el funcionamiento, dinámica y el mantenimiento de la estructura de las comunidades (Maestre y Escudero 2006). Debido a que es una de las propiedades más características de las especies. La distribución espacial varía dependiendo factores ambientales, disponibilidad de recursos y de las expresiones del comportamiento a nivel individual (Badii, y cols. 2011). La distribución espacial de los organismos tiene un efecto regulador en el ambiente, además caracteriza la proximidad como una variable adaptativa que usan los animales para defensa, reproducción y alimentación (Jiménez-Taboada 2015). Se considera que la organización espacial puede estar fuertemente influenciada por la conducta y procesos de interacción social (Blondel y cols. 2009).

Otro factor considerado como el mecanismo clave en la organización de los ensambles es la competencia interespecífica (Diamond 1975, Brown y cols. 2000), ya que puede ser determinante en la distribución y abundancia de pequeños mamíferos, desde una gran escala geográfica a una escala de microhábitat (Courtalon y cols. 2003). Como consecuencia de la competencia por recursos, se pueden conformar relaciones agonísticas que dan como resultado jerarquías de dominancia (Hernández 2018), teniendo como resultado la exclusión o segregación espacial, de especies subordinadas en los microhábitats por parte de especies dominantes por medio de conductas agonísticas (Korytko y Vessey 1991, Fa y cols. 1996). Las especies socialmente dominantes a menudo pueden interferir en la apropiación de los recursos de otras especies resultando una marcada dominancia numérica, abundancia relativa desigual y uso de espacio diferencial entre las especies que conforman el ensamble (Bilenca y Kravetz, 1995).

En los ensambles de roedores, se ha observado que un factor que regula la organización espacial es la presencia de especies dominantes. Tales especies restringen la distribución de otras especies subordinadas, desplazándolas hábitats de baja calidad (Bowers y cols. 1987, Courtalon y cols. 2003). La dominancia conductual en roedores está asociada a la talla de los individuos, donde los más pesados son dominantes sobre los más ligeros (Abu Baker y Patterson 2010; Schoener, 1983; Brown y Munger, 1985). Si las especies competidoras prefieren el mismo tipo de hábitat, la segregación espacial es propiciada por la exclusión de especies subordinadas de los hábitats referidos (Abramsky y cols. 1991; Rosenzweig, 1981).

Una herramienta utilizada para analizar qué factores influyen en la organización de ensambles es el análisis de la conducta agonística de los individuos. La conducta agonística es una compleja interacción social que está regulada por múltiples factores biológicos y sociales. Esta conducta ancestral es común en la mayoría de especies animales, relacionado con el conflicto entre miembros de la misma o diferente especie (Giammanco y cols. 2005). Utilizado principalmente como medio para la supervivencia de los individuos, ya sea para la obtención de alimento, agua y otros recursos, además para la conquista y defensa de territorios o mejorar el estatus social, (Soria y cols. 2008). En roedores, la conducta agonística puede ser clasificadas

en defensiva (como huidas, posturas erguidas y vocalizaciones) y ofensiva (como ataques, mordidas, amenazas y persecuciones) (Alleva 1993, Miczek y cols. 2001). Es considerada como estereotipada en ratas y ratones, y generalmente no es producto de aprendizaje (Courtalon y cols 2003), aunque autores sugieren que las experiencias previas pueden afectar el resultado de encuentros agonísticos durante el desarrollo de los individuos (Alleva 1993). La conducta agonística en roedores puede evaluarse adecuadamente a través de encuentros inter e intraespecíficos bajo condiciones controladas, confrontando pares de individuos denominados diadas entre individuos de diferentes especies, grupos sociales o tallas (Alleva 1993, Courtalon y cols. 2003). En condiciones de laboratorio, el comportamiento agonístico se considera como evidencia de competencia interespecífica (Courtalon y cols 2003).

La Faja volcánica Transmexicana (FVT) es una de las zonas de mayor importancia de mamíferos y uno de los principales centros de endemismo en México (Fa y Morales 1993). Se considera que los bosques templados albergan una alta riqueza de especies y densidad de roedores (Galindo y Krebs 1997, Brown 2001, Ceballos y Arroyo-Cabrales 2012). El volcán La Malinche se ubica dentro de la FVT, entre los estados de Tlaxcala y Puebla. La gran importancia del Parque Nacional La Malinche (PNLM), localizado en este volcán, radica en que está destinado a la protección y conservación de sus recursos naturales y al mantenimiento de flora y fauna (Ruiz-Soberanes y Gómez-Álvarez 2010).

Dentro del PNLM se han registrado 13 especies de roedores, hay una especie de la familia Heteromyidae del género *Heteromys* y el resto de la familia Cricetidae, las cuales incluyen a seis especies del género *Peromyscus*, cuatro de *Reithrodontomys*, una de *Microtus*, una de *Neotoma* y una monotípica *Neotomodon alstoni* (Fernández, 2005; Ruiz-Soberanes y Gómez-Álvarez 2010). Ninguna especie está incluida en alguna categoría de protección dentro la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT, 2010). Sin embargo, cinco son endémicas a nuestro país, *Peromyscus difficilis*, *P. levipes*, *P. melanotis*, *Reithrodontomys chrysopsis* y *Neotomodon alstoni* (Ceballos y Arrollo-Cabrales 2012). Todas las especies de roedores mencionadas conforman ensambles que parecen variar respecto al área de estudio, lo cual se hace evidente por las siete especies encontradas en zonas con altitud no arriba de los 2900m, entre dos y cuatro

en la zona alpina (Ruiz-Soberanes y Gómez- Álvarez 2010, Talavera 2006) o hasta ocho en hábitats de bosque de pino y asociaciones de *Pinus-Abies-Quercus* (Ruiz-Soberanes y Gómez-Álvarez 2010). Algunos ensambles de roedores están conformados de tres a ocho especies y la talla de las especies varía entre los 165mm (*Reithrodontomys fulvescens*) a los 300mm (*Neotoma mexicana*) (Vázquez y cols 2014).

Peromyscus difficilis ha sido registrado en áreas adyacentes al bosque de *Pinus-Abies-Quercus* y zonas de cultivo en el PNLN. Conformar ensambles con *P. maniculatus*, *P. melanotis* y *R. fulvescens*, en donde es la especie más abundante y de mayor talla respecto a sus heteroespecíficos. *P. difficilis* no se ha encontrado con especies de talla similar o ligeramente mayor, como *N. alstoni*. (Talavera 2006, Aguilar 2018). Estas condiciones sugieren que *P. difficilis* puede ser una especie que influya en la conformación de los ensambles de roedores, siendo la conducta agonística sobre especies subordinadas un factor que regule la organización espacial interespecífica. Por lo tanto, en el presente trabajo se evaluó si la conducta agonística de *P. difficilis* puede explicar la segregación espacial interespecífica en un ensamble de ratones.

1. ANTECEDENTES

El estudio de los ensambles de roedores se ha realizado principalmente en ambientes desérticos (Zalapa y cols 2012). Dichos estudios han contribuido al conocimiento de los diversos factores que explican patrones y procesos que caracterizan la coexistencia entre especies. Como ejemplo de tales estudios están los de estructura del hábitat, las características del nicho (M'Closkey y Fieldwick 1975, Aragón et al 2009), los gremios tróficos, la afinidad taxonómica, el tamaño del cuerpo (M'Closkey 1978, Bowers y Brown 1982, Glendinning, y Brower 1990), la competencia interespecífica (Fox y Brown 1993), la dominancia, la conducta agnóstica (Korytko y Vassey 1991, Fa y cols 1996) y la distribución espacial (Vázquez y Álvarez-Castañeda 2012).

La organización espacial en roedores es influenciada por factores ambientales (Vázquez 2012). Se ha encontrado el patrón de distribución de una comunidad roedores alrededor de madrigueras la rata canguro (*Dipodomys merriami*) es dinámico, donde la heterogeneidad de la vegetación puede influir en la distribución espacial a nivel local en el patrón de la relación espacial interespecífico (Vázquez 2012). Por otro lado, otros estudios sugieren que la segregación espacial en comunidades desérticas de roedores que la talla corporal es un factor que influyente (Abu Baker y Patterson 2010; Schoener, 1983; Brown y Murger, 1985). Por ejemplo, en comunidades conformadas por *Dipodomys merriami*, especie pequeña, es abundante en elevaciones bajas, mientras que *D. panamintinus*, especie de mayor tamaño, es abundante en elevaciones altas. Ambas especies se distribuyen en áreas distintas conforme a sus requerimientos dependiendo el tamaño que tiene cada especie (Stevens y Tello, 2009). En especies que prefieren el mismo tipo de hábitat, la segregación espacial es propiciada por la exclusión de especies subordinadas de los hábitats referidos (Abramsky y cols. 1991; Rosenzweig, 1981).

Se sugiere que la organización espacial de roedores, la distribución y coexistencia intra e interespecífica se encuentra determinadas por diferencias morfológicas (Aragón y cols. 2009) y la dominancia conductual de una especie (Bowers y cols 1987, Courtoloun 2003).

Estudios han tratado de explorar si la segregación espacial está relacionada con patrones de comportamiento agonístico, han descrito experimentalmente *Akodon azarae* es más agresiva sobre *Calomys laucha* en los enfrentamientos intra e interpecíficos, ambas especies se encuentran segregadas a diferentes zonas en el hábitat, siendo *A. azarae* más abundante. La dominancia sobre *C. laucha* puede ser más frecuente en pruebas experimentales debido a que una es más grande en masa corporal que la otra (Courtalon y cols 2003). Hernández (2018) encontró que en ensambles de ratones del PNLM la proximidad espacial interespecífica es definida por las especies. Identificó que las especies que se encontraron a mayor distancia entre sí, *Neotomodon alstoni* y *P. melanotis*, son las que presentaron mayor frecuencia conductas agonísticas que entre las especies que se encontraron a menor distancia, *N. alstoni* y *Reithrodontomys fulvescens*. Resultado similar a lo encontrado por Tlapa-Haro (2014) con roedores en ambientes insulares, donde el patrón de proximidad espacial interespecífico varía dependiendo de las especies, encontrándose que los heterómidos entre ellos están en mayor proximidad espacial que con especies de cricétidos.

Por otra parte, Fa y cols. (1996) analizaron si la conducta agonística es un factor determinante en la abundancia y distribución de ensambles de ratones en pastizales, suponiendo que *N. alstoni* como la especie de talla grande, con mayor abundancia y de amplia distribución es la conductualmente dominante sobre *Microtus mexicanus*, *P. melanotis* y *R. megalotis*. Encontrando que la conducta agonística de las especies analizadas no explica la distribución en la comunidad, por lo que sugieren que la organización en este ensamble puede estar influenciada por la selección de microhábitat de cada especie.

En el Parque Nacional la Malinche, *Peromyscus difficilis* es considerada una especie de talla grande y es la más abundante en los ensambles en los que se encuentra. Ha sido registrada compartiendo hábitat con especies de menor talla como *P. maniculatus*, *P. melanotis* y *R. fulvescens* (Talavera 2006, Aguilar 2018). Dadas las características que comparte *P. difficilis* con especies que se consideran dominantes en ensambles, se puede inferir que la conducta agonística de esta especie tiene un papel importante en la organización espacial del ensamble de ratones del que forma parte. Algunos estudios realizados en la

Malinche en diferentes hábitats y en el gradiente altitudinal permiten inferir que los ensambles de pequeños mamíferos están estructurados por diferentes especies de tallas distintas lo cual podría reflejar diferentes tipos de organización espacial como resultado de las interacciones agresivas entre las especies (Ruiz-Soberanes y Gómez-Álvarez 2010; Talavera, 2006).

2. JUSTIFICACIÓN

La mayoría de los estudios sobre comunidades y ensambles de roedores han sido realizados en zonas áridas y han abarcado el reparto de recursos desde un punto de vista del nicho trófico, temporal y espacial relacionando la estructura con la dominancia de las diferentes especies y el microhábitat en los que viven, pero poco se ha estudiado el papel que juegan las interacciones agonísticas en la estructura espacial de los ensambles.

Recientemente se ha encontrado que los ensambles de roedores están constituidos por diferentes gremios tróficos, las especies tienen una distribución no azarosa y se propone a la vegetación como el factor ecológico responsable para su formación. No obstante, los procesos que permiten la conformación y mantenimiento de los ensambles de las poblaciones de pequeños mamíferos son poco entendidos. Analizar cómo interactúan las especies en el espacio nos puede permitir comprender de mejor manera la organización, patrones y procesos en los ensambles de roedores.

3. HIPÓTESIS

Si *Peromyscus difficilis* regula la organización espacial del ensamble de roedores entonces la segregación espacial del resto de especies será promovida por el despliegue de conductas agonísticas interespecíficas.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general

Determinar la relación socio-espacial interespecífica de *Peromyscus difficilis* en un ensamble de ratones en el Volcán La Malinche.

4.2. Objetivos particulares

- Determinar la distancia espacial interespecífica entre centros de actividad de *P. difficilis* con respecto a las especies del ensamble.
- Comparar la conducta agonística interespecífica de los roedores que coexisten con *P. difficilis*
- Determinar la dominancia social interespecífica de *P. difficilis*.
- Evaluar si la dominancia conductual explica la relación espacial interespecífica de *P. difficilis* con respecto a las especies del ensamble.

5. METODOLOGÍA

5.1. Sitio de estudio

El sitio de estudio se encuentra ubicado al oeste del municipio de Ixtenco, Tlaxcala en el predio conocido como “Cañada Grande” en el Parque Nacional La Malinche (PNLM) (Figura 1). El PNLM Se ubica en la zona centro-oriente de México formando parte de la Faja Volcánica Transmexicana (López-Domínguez y Acosta 2004). Se considera la montaña aislada más importante del país, ya que es uno de los principales centros de biodiversidad y endemismos de mamíferos en México (Ruiz-Soberanes y Gómez-Álvarez 2010).

Para este trabajo establecimos dos cuadrantes de una hectárea cada uno y se ubicaron entre 2800 y 3000 msnm, localizados en las coordenadas 19°14'16.87"N, 97°58'38.50"O; 19°14'13.91"N, 97°58'38.68"O, con una separación de 150 m entre sí, con una pendiente menor a los 30° cada una. El clima es semifrío subhúmedo, con una temperatura anual entre los 4 y 12 °C. La precipitación media anual oscila entre los 800 y 1000 mm, con 100 a 120 días de heladas moderadas a fuertes en invierno. La vegetación presente es bosque de pino, teniendo como géneros predominantes *Pinus*, *Abies*, *Quercus* y *Alnus*, y pequeños parches de zacatonal de alta montaña (López-Domínguez y Acosta, 2004; Ruiz-Soberanes y Gómez-Álvarez, 2010) (Figura 2).

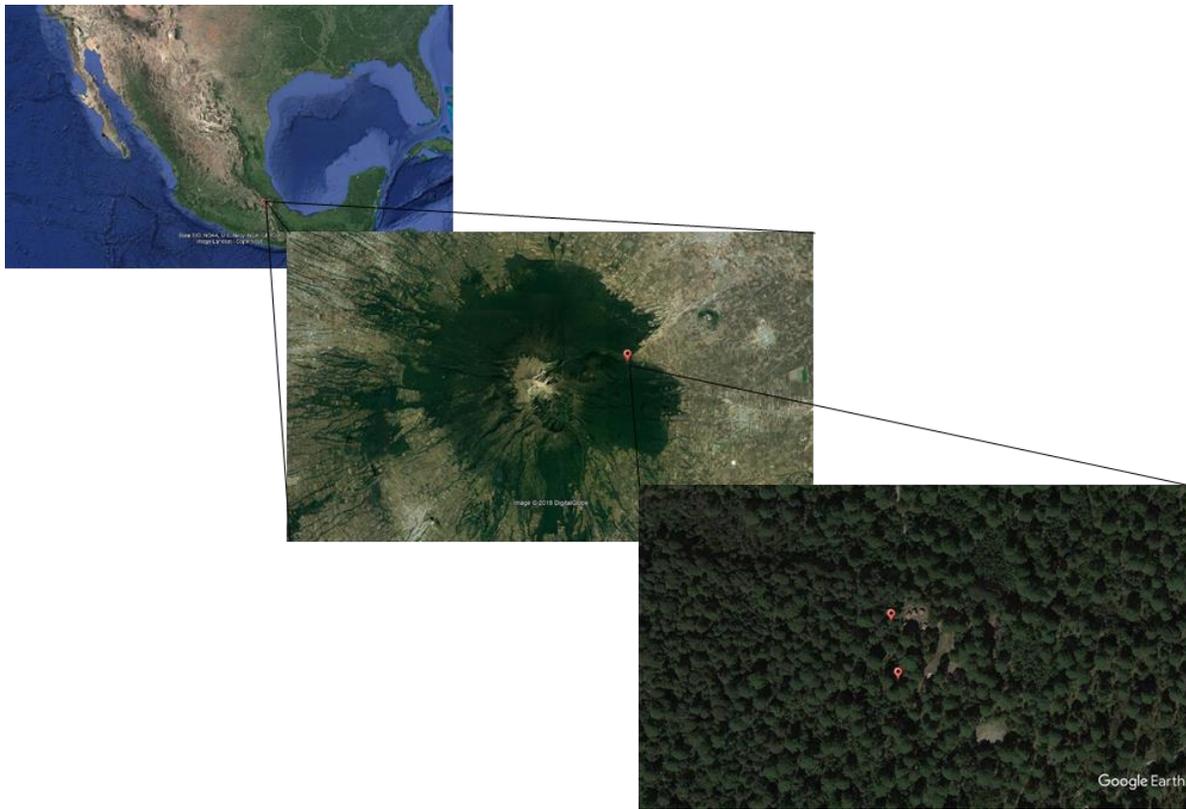


Figura 1. Sitios de estudio ubicados dentro del Parque Nacional La Malinche. (Imágenes tomadas de Google Earth).



Figura 2. Vegetación característica del sitio de estudio.

5.2. Especie de estudio

Peromyscus difficilis es un roedor conocido como ratón coludo, de las rocas o zacatecano que pertenece a la familia Cricetidae. Es un ratón de tamaño medio dentro del género *Peromyscus*: longitud total de 180 a 260 mm, cola vertebral 91 a 145 mm, pata 22 a 26 mm, oreja 17 a 28 mm y peso de 24 a 32g (Chávez-Tovar y Ceballos 2005). Su coloración es variante: pardo grisáceo, pardo amarillento y pardo ocráceo, con el vientre blanco sobre fondo gris y costados amarillentos. Su cola es bicolor y de mayor longitud que su cuerpo (Fernández y cols. 2010). Es una especie semi-arborícola con locomoción escansorial. Es granívoro e insectívoro. Habita en grietas de rocas, troncos, huecos de árboles y, generalmente tiene más de una madriguera. Este ratón puede vivir en una amplia variedad de hábitats, desde colinas secas y áridas hasta bosques montañosos (Fernández y cols. 2010; Figura 3).



Figura 3. *Peromyscus difficilis*. (Foto tomada por Jacob Huerta).

Peromyscus difficilis se reproduce principalmente desde junio hasta diciembre. Las hembras pueden tener de 1 a 3 partos por temporada reproductiva, en el que tienen un promedio de 3 crías por camada y su temporada de crianza se extiende hasta primavera (Fernández y cols. 2010). Su densidad poblacional varía de 27 a 58.4 individuos por hectárea, aunque ésta depende de la zona del país en la que se encuentre esta especie. En la parte central

del país, la densidad parece permanecer baja durante todo el año. (Chávez-Tovar y Ceballos. 2005; Fernández y cols. 2010).

Este roedor es una especie endémica de México distribuida a lo largo de la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental y Eje Neovolcánico Transversal (Fernández y cols. 2010). En el centro de México se han encontrado formando ensambles con *Baiomys taylori*, *Heteromys irroratus*, *Peromyscus melanotis*, *P. boylii*, *P. truei*, *Reithrodontomys chrysopsis*, *R. megalotis*, *R. sumichrasti*, *Neotomodon alstoni* y *Microtus mexicanus*. Es una especie poco abundante, sin embargo, no se encuentra en riesgo de extinción (Chávez-Tovar y Ceballos. 2005; Fernández y cols. 2010).

5.3. Captura de roedores

Para la captura de ratones empleamos el método de captura-marcaje-recaptura. En primer lugar, se establecieron dos cuadrantes, en cada cuadrante se colocó una cuadrícula de 100 estaciones de captura con una separación de 10 m entre cada estación. En cada estación de captura colocamos una trampa Sherman de aluminio (23 x 9 x 7.5 cm) cebada con avena (Romero-Almaráz y cols. 2007; Figura 4). Las salidas al campo para capturar ratones fueron quincenales, desde septiembre de 2017 a febrero de 2018.

Las trampas las colocamos entre las 17:00 a las 19:00 h y las revisamos en la misma noche entre las 21:00 y las 22:00 h y a la mañana siguiente a las 07:00 h. Cada estación de captura lo georreferenciamos con un GPS (Garmin Dakota 10), para calcular posteriormente el centro de actividad.



Figura 4. Trampa Sherman colocada en el sitio de estudio.

6.3. Manipulación de ratones

Todos los individuos capturados los llevamos al laboratorio de la Estación Científica La Malinche para manipulación. Cada individuo capturado por primera vez lo marcamos con una o varias muescas en las orejas según el número que le correspondiera, esto para su posterior identificación. A cada individuo le registramos las medidas morfométricas estándar (largo total, cola vertebral, oreja y pata derecha trasera, mm) (Hall 1981), el peso corporal (g), el sexo, y la condición reproductiva (Figura 5). Para identificar a nivel de especie utilizamos guías de campo y claves taxonómicas (Álvarez-Castañeda y cols. 2015). Para este estudio solo utilizamos machos adultos y hembras no reproductivas.



Figura 5. Individuo de *Microtus mexicanus* procesado dentro de la Estación Científica La Malinche.

6.4. Determinación de la distancia espacial entre de los centros de actividad de *Peromyscus difficilis* y el resto de especies de ratones del ensamble.

Para determinar la distancia espacial de cada uno de los ratones en los ensambles primero determinamos el centro de actividad. Con las capturas y recapturas de cada uno de los individuos calculamos su centro de actividad trazando un polígono formado con todas las estaciones donde fue capturado y georreferenciado, para esto utilizamos el software QGIS 2.18.14 y Map Source 6.16.6. El centro del polígono de cada individuo lo consideramos su centro de actividad. Conociendo los centros de actividad de cada individuo calculamos la distancia mínima lineal de *P. difficilis* con respecto a los individuos de las especies de ratones dentro del ensamble, el software que utilizamos fue la extensión dmatrix_en.avx para ArcView 3.3 (ArcView 2001).

6.5. Registro y análisis de conducta agonística interespecífica

Después de manipular a los ratones procedimos a realizar la conducta agonística. Para esto, conformamos diadas de ratones con los machos y las hembras adultos del mismo ensamble. Las diadas fueron las siguientes: *N. alstoni* con *P. difficilis* (*N.als* - *P.dif*), *M. mexicanus* con *P. difficilis* (*M.mex* - *P.dif*), *P. melanotis* con *P. difficilis* (*P.mel* - *P.dif*) y *R. fulvescens* con *P. difficilis* (*R.f* - *P.d*), en las diadas no consideramos el sexo. Una vez conformadas las diadas los pasamos a una arena de observación circular de policarbonato corrugado de 86 cm de radio y 70 cm de alto, con una división removible y una cama de aserrín (Jiménez-Taboada, 2015). Los registros conductuales los realizamos entre las 21:00 y las 02:00 h. que corresponden con el período de mayor actividad de las especies. Las conductas agonísticas las registramos con una videocámara Handicam SONY® HDR-CX330 fija a un trípode, usando luz roja (12 v) para evitar interferir con la actividad nocturna de los animales. Antes de las confrontaciones mantuvimos a los ratones dentro de las trampas con avena como alimento a temperatura ambiente, hasta realizar los encuentros.

Antes de empezar las grabaciones, los ratones los mantuvimos dentro de la arena de observación por un periodo de 10 minutos para su habituación, separados por una división del mismo material que la arena de observación. Pasado este tiempo retiramos la división y en ese momento se empezó a grabar. De las conductas agonísticas que analizamos fueron las ofensivas o de agresión (ataque, persecución y aproximación) y las defensivas o de sumisión (retirada), según Wolff y cols. 1983 (Tabla 1). Estas conductas las analizamos con el software Solomon coder beta versión 17.03.22.

Tabla 1. Descripción de las conductas agonísticas analizadas en las confrontaciones (Wolff y cols. 1983).

CONDUCTA AGONÍSTICA		DESCRIPCIÓN
Ofensivas	Aproximación	Orientación y movimiento de uno de los animales hacia su oponente que provoca una respuesta ofensiva o defensiva en este último.
	Ataque	Embestida repentina hacia el oponente, lo que resulta en contacto.
	Persecución	El individuo focal sigue rápidamente a su oponente en retirada.
Defensivas	Retirada	Escape rápido como resultado de una aproximación ofensiva, un ataque o una persecución del oponente.

6.3. Determinación de la dominancia conductual interspecífica de *Peromyscus difficilis*

Primero analizamos la conducta agonística de *P. difficilis* contra los ratones de las otras especies del ensamble. Formamos las diadas donde la especie focal siempre fue *P. difficilis*, las conductas analizadas fueron las mismas descritas arriba. Las diadas fueron: *P. difficilis* con *N. alstoni* (*P.dif* – *N.als*), *P. difficilis* con *M. mexicanus* (*P.dif* – *M.mex*), *P. difficilis* con *P. melanotis* (*P.dif* – *P.mel*) y *P. difficilis* con *R. fulvescens* (*P.dif* – *R.ful*). Para determinar la dominancia calculamos el número de encuentros ganados por *P. difficilis* ante su respectivo contrincante, para este criterio nos basamos en la metodología de Wolff y cols. 1983 y Glendinning y Brower 1990 con algunas modificaciones (Tabla 2).

Tabla 2. Criterio de resultado de las confrontaciones para la determinación del individuo dominante (Wolff y cols. 1983 y Glendinning y Brower 1990).

RESULTADO CONFRONTACIÓN	CRITERIO
Ganador o dominante	Individuo con el mayor número de ataques, aproximaciones y persecuciones
Empate	Ambos individuos tuvieron mismo número de ataques, aproximaciones y persecuciones
Sin agresión	Ninguno individuo exhibió conducta agonística

6.4. Análisis estadísticos

La distancia mínima a la que se encontraron los individuos de *P. difficilis* de otros individuos de distintas especies fue analizada con un modelo mixto. La significancia de los factores fijos se calculó a partir de pruebas de razón de verosimilitud entre el modelo global y la del modelo sin cada una de las variables: especies que cohabita con *P. difficilis*, sexo de *P. difficilis* y sexo de especies que cohabita *P. difficilis*. Las diferencias entre pares de especies fueron evaluadas por medio de contrastes. Todos los análisis se realizaron en RStudio versión 1.0.136 utilizando los paquetes nlme, MASS (Rstudio team 2016). Debido a que el mismo individuo focal se registró múltiples veces se consideró a la identidad del individuo focal como un efecto aleatorio. Debido a que se encontraron varianzas heterogéneas por especie, se especificaron distintas estructuras de varianza mediante la función varIdent en el paquete nlme. La presencia de outlier se verificó mediante distancias de Cook, pero no se encontró ninguno. La normalidad de residuales se verificó mediante una gráfica de valores ajustados contra residuales estandarizados.

Para el análisis de la conducta agonística como parámetro se contabilizó la frecuencia de ocurrencia de cada una de las conductas agonísticas seleccionadas (Fa y cols. 1996). Cada una de las frecuencias de las conductas agonísticas desplegadas por los roedores fueron analizadas estadísticamente con un modelo lineal generalizado mixto. La significancia de los factores fijos se calculó a partir de pruebas de razón de verosimilitud entre el modelo global y la el modelo sin cada uno de las variables: especies contrincantes y temporada climática. Debido a que el mismo individuo focal se registró múltiples veces se consideró a la identidad del individuo focal como un efecto aleatorio. Todos los análisis se realizaron en RStudio versión 1.0.136 utilizando los paquetes lme4, MASS (Rstudio team 2016).

Las frecuencias de los eventos de dominancia conductual de *P. difficilis* sobre las otras especies de ratones fueron analizadas estadísticamente con un modelo lineal generalizado mixto. La significancia de los factores fijos se calculó a partir de pruebas de razón de verosimilitud entre el modelo global y la el modelo sin cada uno de las variables. Debido a que el mismo individuo focal se registró múltiples veces se consideró a la identidad del individuo focal como un efecto aleatorio. El análisis se realizó en Rstudio versión 1.0.136 utilizando los paquetes lme4, MASS (Rstudio team 2016).

7. RESULTADOS

Se realizaron trampeos durante 16 meses, de noviembre de 2016 a febrero de 2018, en los cuales se capturaron e identificaron un total de 169 individuos de roedores pertenecientes a cinco especies, las cuales fueron *Peromyscus difficilis*, *Neotodon alstoni*, *P. melanotis*, *Microtus mexicanus* y *Reithrodontomys fulvescens*. El ensamble se caracterizó por tener una mayor abundancia relativa de *P. difficilis* y de baja abundancia de *P. melanotis* y *M. mexicanus* (Tabla 3). Debido a esto, se seleccionó un sitio extra con un ensamble que tuviera a *P. melanotis* y *M. mexicanus* para completar la muestra para el análisis de la conducta agonística. En este sitio se identificaron 3 especies de ratones *P. melanotis*, *M. mexicanus* y *R. fulvescens* (Tabla 4).

Tabla 3. Frecuencia total y abundancia relativa (Ai) de individuos capturados en los sitios de muestreo por especie, edad y sexo.

Especie	Machos		Hembras		Total	Ai (%)
	Juveniles	Adultos	Juveniles	Adultas		
<i>Microtus mexicanus</i>		4		2	6	3.5
<i>Neotomododon alstoni</i>	3	17	3	15	38	22.5
<i>Peromyscus difficilis</i>	6	33	8	50	97	57.4
<i>Peromyscus melanotis</i>	1	14	2	5	22	13
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>		3	1	2	6	3.5

Tabla 4. Frecuencia total y abundancia relativa (A_i) de individuos capturados en el sitio extra por especie, edad y sexo.

Especie	Machos		Hembras		Total	A_i (%)
	Juveniles	Adultos	Juveniles	Adultas		
<i>Microtus mexicanus</i>		6		1	7	35
<i>Peromyscus melanotis</i>		1		2	3	15
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>		7		3	10	50

7.1. Distancia espacial interespecífica entre centros de actividad de *Peromyscus difficilis*.

La distancia mínima entre centros de actividad de para *P. difficilis* y el resto de las especies del ensamble fue caracterizada por una mayor proximidad entre individuos de la misma especie de *P. difficilis*, seguida por las diadas de *P. difficilis* y las especies *N. alstoni*, *M. mexicanus*, *P. melanotis* y *R. fulvescens* (Figura 6). Se encontraron diferencias significativas en las distancias mínimas de todos los pares de especies, excepto entre *P. difficilis*-*P. melanotis* y *P. difficilis*-*R. fulvescens*, que se encontraron a una distancia mínima similar respecto a individuos de *P. difficilis* (Tabla 5).

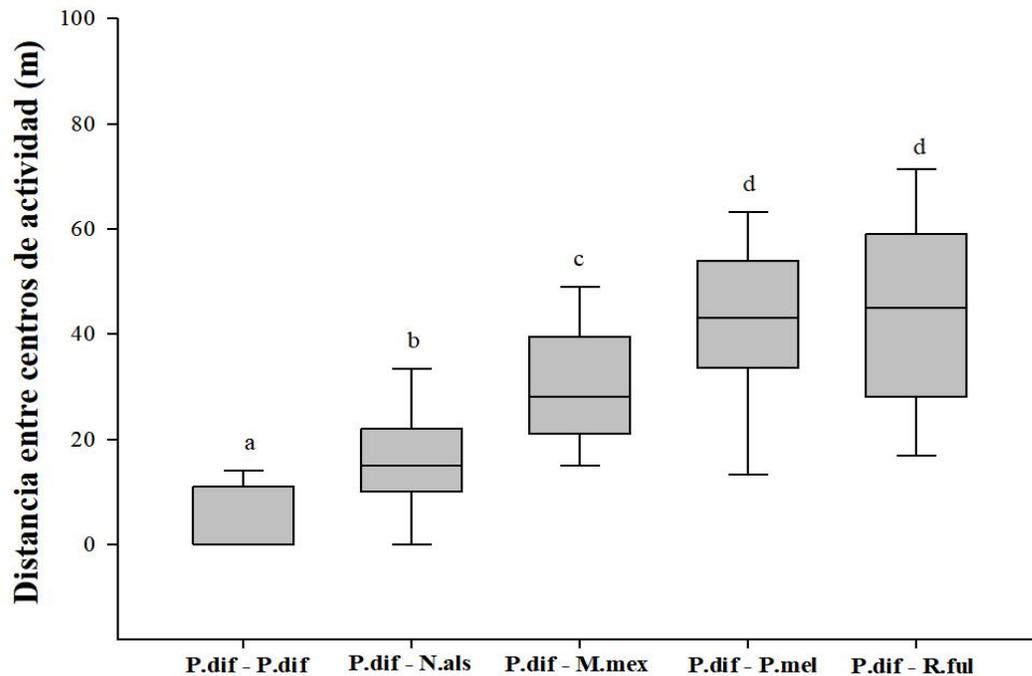


Figura 6. Distancia mínima entre los individuos *P. difficilis* y los individuos de la misma o de otras especies en el Volcán La Malinche, México. *P. difficilis* - *P. difficilis* (*P. dif.-P. dif.*), *P. difficilis* - *P. melanotis* (*P.dif-P. mel*), *P. difficilis* - *N. alstoni* (*P. dif-N. als*), *P. difficilis* - *M. mexicanus* (*P.dif-M. mex*) y *P. difficilis* - *R. fulvescens* (*P. dif-R. ful*). Las letras muestran diferencias significativas al emplear la prueba de contrastes.

Tabla 5. Resultados de los contrastes de las distancias de individuos de las diadas *P. difficilis* - *P. difficilis* (*P. dif.-P. dif.*), *P. difficilis* - *P. melanotis* (*P.dif-P. mel*), *P. difficilis* - *N.alstoni* (*P. dif-N. als*), *P. difficilis* - *M. mexicanus* (*P.dif-M. mex*) y *P. difficilis* - *R. fulvescens* (*P. dif-R. ful*). [Se muestra t=valor del estadístico y se considera $P<0.05$ como valor significativo].

Especie	<i>P. dif-P. dif</i>	<i>P. dif-P. mel</i>	<i>P. dif-N. als</i>	<i>P. dif-M. mex</i>	<i>P. dif-R. ful</i>
<i>P. dif-P. dif</i>		t=12.40, P<0.001	t=8.11, P<0.001	t=8.42, P<0.001	t=18.40, P<0.001
<i>P. dif-P. mel</i>			t=3.66, P<0.001	t=14.88, P<0.001	t=0.46, P=0.643
<i>P. dif-N. als</i>				t=14.2, P<0.001	t=11.76, P<0.001
<i>P. dif-M. mex</i>					t=5.13, P<0.001
<i>P. dif-R. ful</i>					

Tabla 6. Resultados del modelo mixto para evaluar la distancia a la que se encontraron los individuos de *P. difficilis* y las otras especies y sexos en el Volcán La Malinche, México. [Valor significativo $P<0.05$].

Variable	L.Ratio	P
Especies	301.394	<0.001
Sexo <i>P.diff</i>	0.065	0.798
Sexo contrincante	0.038	0.844

7.2. Conducta agonística interespecífica ante *Peromyscus difficilis* de los roedores con los que conformó el ensamble

Se realizaron un total de 63 encuentros entre individuos de *P. difficilis* ante los roedores con los que conformó el ensamble. De entre los cuales fueron *N. alstoni* - *P. difficilis* (21 encuentros), *P. melanotis* - *P. difficilis* (15 encuentros), *R. fulvescens* - *P. difficilis* (15 encuentros) y *M. mexicanus* - *P. difficilis* (12 encuentros).

Todas las especies de roedores exhibieron la conducta de ataque ante *P. difficilis*. La conducta de ataque fue realizada en mayor frecuencia por la especie *P. melanotis*, seguida de *R. fulvescens*, *N. alstoni* y *M. mexicanus*. Los resultados del GLM mostraron que el factor especie influye sobre la frecuencia de ataque ($P < 0.001$), pero no el factor temporada climática ($P = 0.248$) (Tabla 7). La prueba de contrastes mostró que *R. fulvescens*, *N. alstoni* y *P. melanotis* desplegaron mayor frecuencia de ataques ante *P. difficilis* comparado a *M. mexicanus* ($P = 0.001$ en todos los casos) y *P. melanotis* desplegó mayor frecuencia de ataque que *N. alstoni* ($P < 0.01$) (Tabla 8; Figura 7).

Tabla 7. Resultados del GLM para evaluar el efecto de las especies contrincantes y la temporada climática sobre la frecuencia de ocurrencia de ataque desplegadas contra *P. difficilis* en Volcán La Malinche, México. [Valor significativo $P < 0.05$].

Variable	X ²	P
Especies	34.879	< 0.001
Temporada climática	1.333	0.248

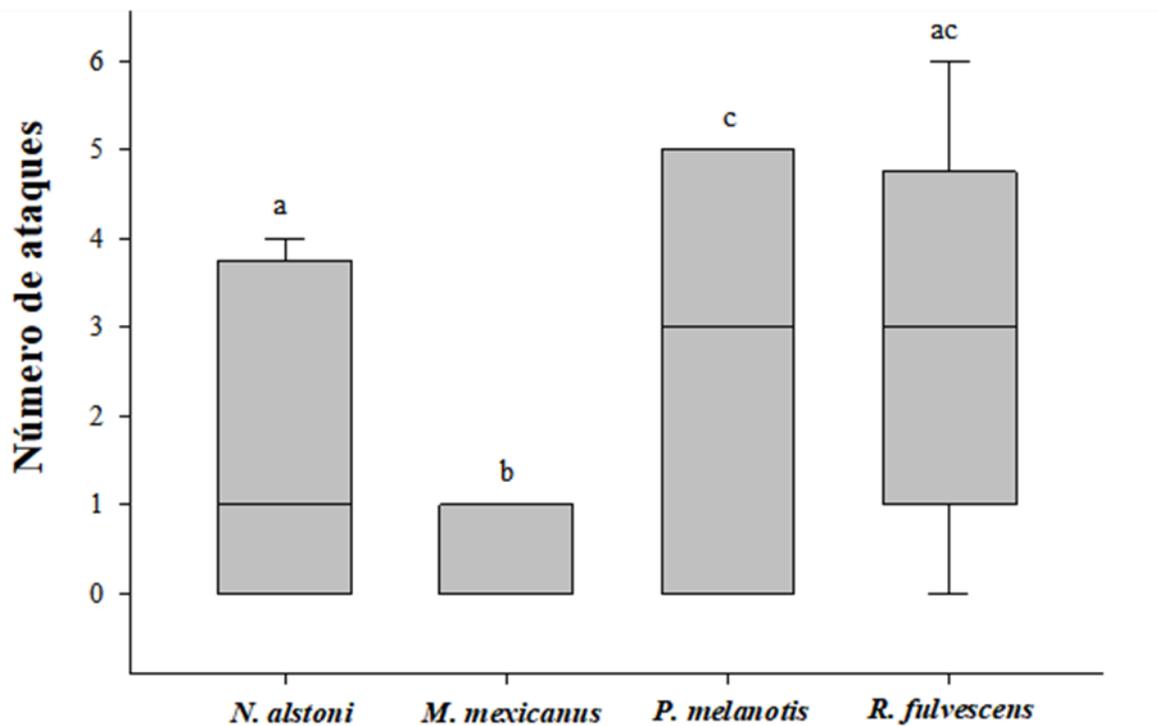


Figura 7. Frecuencia de ocurrencia de la conducta de ataque desplegada por las otras especies de ratones contra *P. difficilis*. Las letras muestran diferencias significativas al emplear la prueba de contrastes.

Tabla 8. Resultados de los contrastes de la conducta de ataque de las diadas *R. fulvescens* - *P. difficilis* (*R. ful-P. dif*), *P. melanotis* - *P. difficilis* (*P. mel- P.dif*), *N.alstoni* - *P. difficilis* (*N.als-P.dif*), *M. mexicanus* - *P. difficilis* (*M. mex-P. dif*). [Valor significativo $P < 0.05$].

Especie	<i>R. ful-P. dif</i>	<i>P. mel- P.dif</i>	<i>N.als-P.dif</i>	<i>M. mex-P. dif</i>
<i>R. ful-P. dif</i>		$t=1.32, P=0.17$	$t=1.29, P=0.19$	$t=3.75, P<0.001$
<i>P. mel- P.dif</i>			$t=3.14, P<0.01$	$t=4.59, P<0.001$
<i>N.als-P.dif</i>				$t= 2.86, P<0.001$
<i>M. mex-P. dif</i>				

Todas las especies de roedores exhibieron la conducta de aproximación ante *P. difficilis*. La frecuencia de ataque hacia *P. difficilis* fue desplegada en mayor número de veces por la especie *N. alstoni*, seguida de *P. melanotis*, *M. mexicanus* y *R. fulvescens*. Los resultados del GLM mostraron que el factor especie influye sobre la frecuencia de ocurrencia de aproximación ($P < 0.001$), pero no el factor temporada climática ($P = 0.241$) (Tabla 9). La prueba de contrastes mostró que *N. alstoni* mostró con mayor frecuencia la conducta de aproximaciones ante *P. difficilis* ($P < 0.001$) comparado a las otras especies (Tabla 10; Figura 8).

Tabla 9. Resultados del GLM para evaluar el efecto de las especies y la temporada climática sobre la frecuencia de ocurrencia de aproximación desplegadas contra *P. difficilis*. [Valor significativo $P < 0.05$].

Variable	X²	P
Especies	13.688	< 0.001
Temporada climática	0.841	0.359

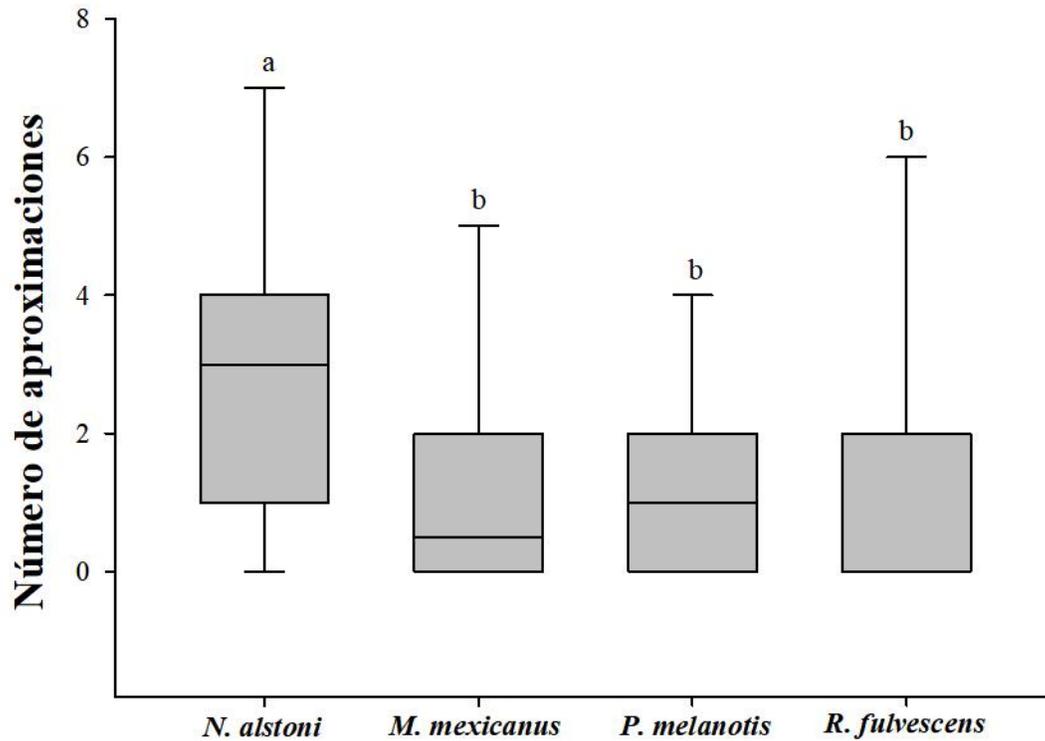


Figura 8. Frecuencia de ocurrencia de la conducta de aproximación desplegada de especies de ratones contra *P. difficilis*. Las letras muestran diferencias significativas al emplear la prueba de contrastes.

Tabla 10. Resultados de los contrastes de la conducta de aproximación de de las diadas *R. fulvescens* - *P. difficilis* (*R. ful-P. dif*), *P. melanotis* - *P. difficilis* (*P. mel- P.dif*), *N.alstoni* - *P. difficilis* (*N.als-P.dif*), *M. mexicanus* - *P. difficilis* (*M. mex-P. dif*). [Valor significativo $P < 0.05$].

Espece	<i>R. ful-P. dif</i>	<i>P. mel- P.dif</i>	<i>N.als-P.dif</i>	<i>M. mex-P. dif</i>
<i>R. ful-P. dif</i>		$t=0.15, P=0.87$	$t=2.80, P<0.001$	$t=1.97, P=59$
<i>P. mel- P.dif</i>			$t=2.66, P<0.001$	$t=3.89, P=0.69$
<i>N.als-P.dif</i>				$t=2.10, P<0.01$
<i>M. mex-P. dif</i>				

Todas las especies de roedores exhibieron la conducta de persecución ante *P. difficilis*. La conducta de persecución fue realizada en mayor frecuencia por *N. alstoni*, seguida de *P. melanotis*, *R. fulvescens* y *M. mexicanus*. Los resultados del GLM mostraron que el factor especie influye sobre la frecuencia de persecución ($P < 0.001$), pero no el factor temporada climática ($P = 0.433$) (Tabla 11). La prueba de contrastes mostró que existen diferencias significativas de la frecuencia de persecución hacia *P. difficilis* entre las diferentes especies, excepto entre *M. mexicanus* y *R. fulvescens* ($P = 0.23$) (Tabla 12; Figura 9).

Tabla 11. Resultados del GLM para evaluar el efecto de las especies y la temporada climática sobre la frecuencia de ocurrencia de persecución desplegadas contra *P. difficilis*. [Valor significativo $P < 0.05$].

Variable	X²	P
Especies	80.32	< 0.001
Temporada climática	0.614	0.433

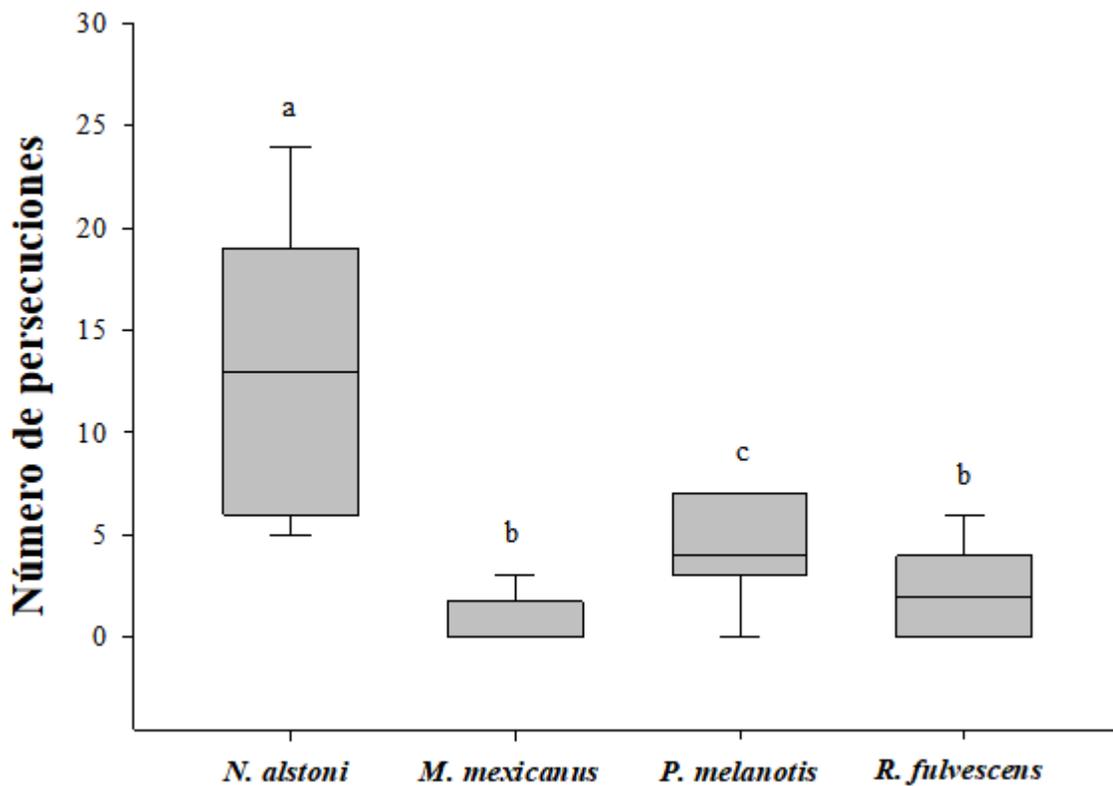


Figura 9. Frecuencia de ocurrencia de la conducta de aproximación desplegada de especies de ratones contra *P. difficilis*. Las letras muestran diferencias significativas al emplear la prueba de contrastes.

Tabla 12. Resultados de los contrastes de la conducta de persecución de las diadas *R. fulvescens* - *P. difficilis* (*R. ful-P. dif*), *P. melanotis* - *P. difficilis* (*P. mel- P.dif*), *N.alstoni* - *P. difficilis* (*N.als-P.dif*), *M. mexicanus* - *P. difficilis* (*M. mex-P. dif*). [Valor significativo $P < 0.05$].

Espece	<i>R. ful-P. dif</i>	<i>P. mel- P.dif</i>	<i>N.als-P.dif</i>	<i>M. mex-P. dif</i>
<i>R. ful-P. dif</i>		$t=3.12, P<0.01$	$t=9.40, P<0.001$	$t=1.83, P=0.23$
<i>P. mel- P.dif</i>			$t=7.21, P<0.001$	$t=3.12, P<0.001$
<i>N.als-P.dif</i>				$t=7.75, P<0.001$
<i>M. mex-P. dif</i>				

Todas las especies de roedores exhibieron la conducta de retirada al menos una ocasión ante *P. difficilis*. La conducta de retirada fue realizada en mayor frecuencia por *P. melanotis* y *R. fulvescen*, seguida de *N. alstoni*, y *M. mexicanus*. Los resultados del GLM mostraron que el factor especie influye sobre la frecuencia la conducta de retirada ($P < 0.001$), pero no el factor temporada climática ($P = 0.984$) (Tabla 13). La prueba de contrastes mostró que las especies *P. melanotis* y *R. fulvescens* desplegaron la misma frecuencia de retiradas ante *P. difficilis* ($P = 0.19$) y en mayor frecuencia comparado a *N. alstoni* y *M. mexicanus* (Tabla 14; Figura 10).

Tabla 13. Resultados del GLM para evaluar el efecto de las especies y la temporada climática sobre la frecuencia de ocurrencia de retirada desplegadas contra *P. difficilis*. [Valor significativo $P < 0.05$].

Variable	X²	P
Especies	79.883	<0.001
Temporada climática	4.999	0.984

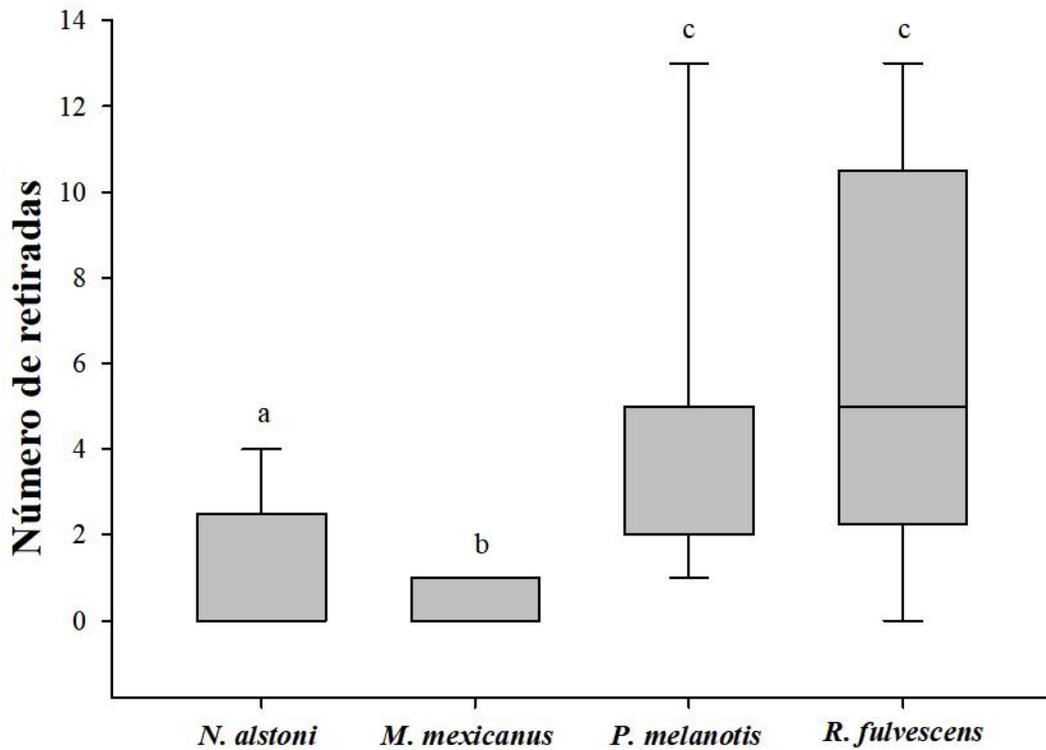


Figura 10. Frecuencia de ocurrencia de la conducta de retirada desplegada de especies de ratones contra *P. difficilis*. Las letras muestran diferencias significativas al emplear la prueba de contrastes.

Tabla 14. Resultados de los contrastes de la conducta de retirada de las diadas *R. fulvescens* - *P. difficilis* (*R. ful-P. dif*), *P. melanotis* - *P. difficilis* (*P. mel- P.dif*), *N.alstoni* - *P. difficilis* (*N.als-P.dif*), *M. mexicanus* - *P. difficilis* (*M. mex-P. dif*). [valor significativo $P < 0.05$].

Especie	<i>R. ful-P. dif</i>	<i>P. mel- P.dif</i>	<i>N.als-P.dif</i>	<i>M. mex-P. dif</i>
<i>R. ful-P. dif</i>		t=1.29 P=0.19	t=4.50, P<0.001	t=3.75, P<0.001
<i>P. mel- P.dif</i>			t=5.78, P<0.001	t=4.32, P<0.001
<i>N.als-P.dif</i>				t=3.24, P<0.001
<i>M. mex-P. dif</i>				

7.3. Dominancia conductual interespecífica de *Peromyscus difficilis*

Se realizaron un total de 64 confrontaciones de interespecíficas, en las cuales se determinó a los individuos ganadores de cada diada y por cada especie confrontada (figura 11). La determinación de dominancia conductual interespecífica se obtuvo con el número de victorias por cada individuo de cada especie. Se encontró que *P. difficilis* ganó el 66.7% de sus en sus encuentros contra *R. fulvescenes*, el 53% contra *P. melanotis*, el 33.3% contra *M. mexicanus* y 2 empates, y el 28.6% contra *N. alstoni* y un empate (Tabla 15). Los resultados del GLM mostraron que los factores especies contrincantes ($P=0.398$) y temporada climática ($P=0.404$) no influyen en la dominancia de *P. difficilis* (Tabla 16).

Tabla 15. Resultados del GLM para evaluar el efecto de las especies contrincantes y la temporada climática sobre la dominancia conductual de *P. difficilis*. [Valor significativo $P<0.05$].

Variable	X ²	P
Especies contrincantes	2.957	0.398
Temporada climática	0.695	0.404

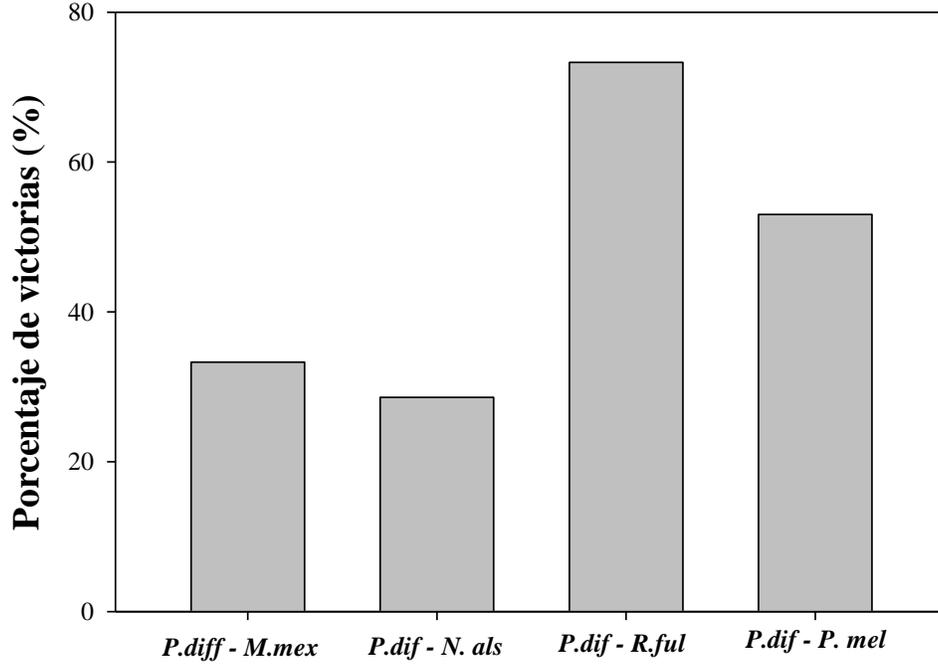


Figura 11. Porcentaje de dominancia conductual de *P. difficilis* ante especies de ratones que conforma el ensamble. Las letras muestran diferencias significativas al emplear la prueba de contrastes.

Diadas	Sexo	No. de individuos	No. de victorias	Ataques	Aproximación	Persecución	Retirada	% de dominancia
<i>P. diff</i>	Aleat.	15	7	24	109	26	111	53%
<i>P. mel</i>	Aleat.	15	6	60	21	71	92	47%
<i>P. diff</i>	Aleat.	21	6	24	131	21	238	28.6%
<i>N. als</i>	Aleat.	21	13	46	58	261	45	71.4%
<i>P. diff</i>	Aleat.	12	4	6	19	0	33	33.3%
<i>M. mex</i>	Aleat.	12	6	9	19	9	4	50%
<i>P. diff</i>	Aleat.	15	11	15	75	19	87	73.3%
<i>R. fulv</i>	Aleat.	15	4	39	15	42	77	26.6%

Tabla 16. Número de victorias y número de conductas agonísticas exhibidas por las diadas de *P. difficilis* contra *P. melanotis*, *N. alstoni*, *M. mexicanus* y *R. fulvescens*.

7.4. Conducta agonística interespecífica de *Peromyscus difficilis* ante especies de roedores que conformaron el ensamble.

Peromyscus difficilis exhibió la conducta de ataque al ante todas las especies de roedores que conformaron el ensamble. La conducta de ataque fue realizada ataque fue mayor contra *P. melanotis* y *N. alstoni* comparado contra *R. fulvescens* y *M. mexicanus* (Figura 12). Se encontró mayor frecuencia de ataque en la temporada de lluvias que de secas comparada con la de lluvias (Figura 13). Los resultados del GLM mostraron que el factor especies contrincantes no influye sobre la frecuencia de ataque ($P=0.301$), pero el factor temporada climática si tiene efecto sobre la frecuencia de ataque ($P<0.001$) (Tabla 17). La prueba de contrastes mostró que *P. difficilis* despliega la misma frecuencia de ataques ante otras especies.

Tabla 17. Resultados del GLM para evaluar el efecto de las especies contrincantes y la temporada climática sobre la frecuencia de ocurrencia de ataque desplegadas por *P. difficilis*. [Valor significativo $P<0.05$].

Variable	X ²	P
Especies contrincantes	3.5833	0.301
Temporada climática	17.567	<0.001

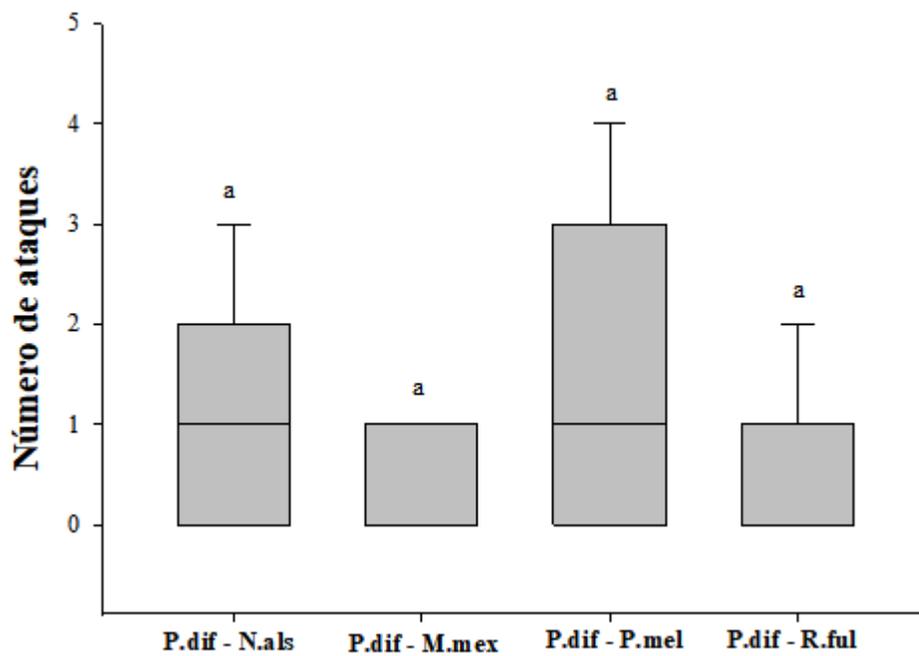


Figura 12. Frecuencia de ocurrencia de la conducta de ataque desplegada por *P. difficile* ante las especies de ratones que conforma el ensamble. Las letras muestran diferencias significativas al emplear la prueba de contrastes.

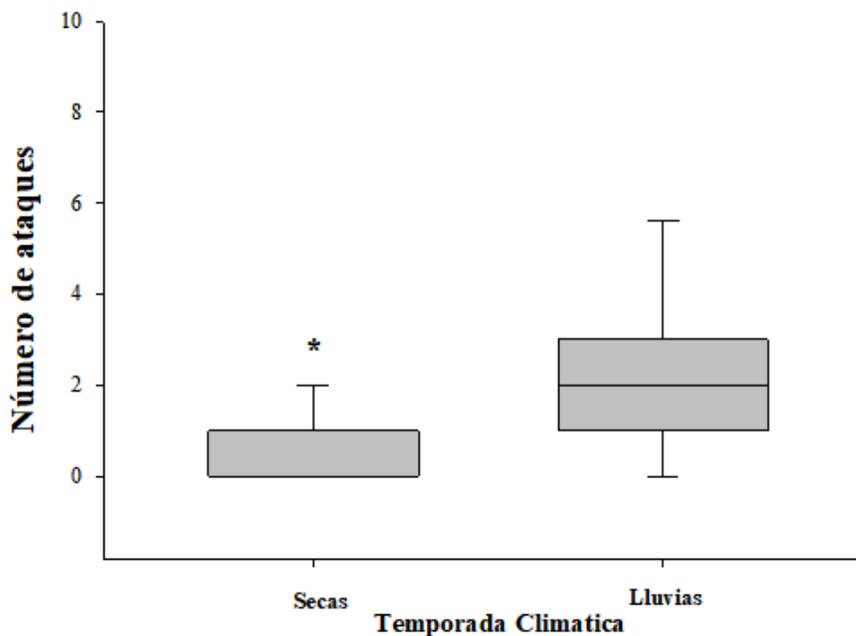


Figura 13. Frecuencia de ocurrencia de la conducta de ataque desplegada por *P. difficile* en dos temporadas climáticas.

Peromyscus difficilis exhibió la conducta de aproximación ante todas las especies de roedores que conformaron el ensamble. La conducta de aproximación fue realizada en mayor frecuencia por las especies *P. melanotis*, *R. fulvescens* y *N. alstoni*, seguida de *M. mexicanus*. Los resultados del GLM mostraron que el factor especies contrincantes influye sobre la frecuencia de ocurrencia de aproximación ($P < 0.001$), pero no el factor temporada climática ($P = 0.094$) (Tabla 18). La prueba de contrastes mostró que *P. difficilis* se aproxima con misma frecuencia ante *P. melanotis*, *R. fulvescens* y *N. alstoni* que contra *M. mexicanus* (Tabla 19; Figura 14).

Tabla 18. Resultados del GLM para evaluar el efecto de las especies contrincantes y la temporada climática sobre la frecuencia de ocurrencia de aproximación desplegadas por *P. difficilis* en Volcán La Malinche, México. [Valor significativo $P < 0.05$].

Variable	X ²	P
Especies contrincantes	39.678	<0.001
Temporada climática	2.7937	0.094

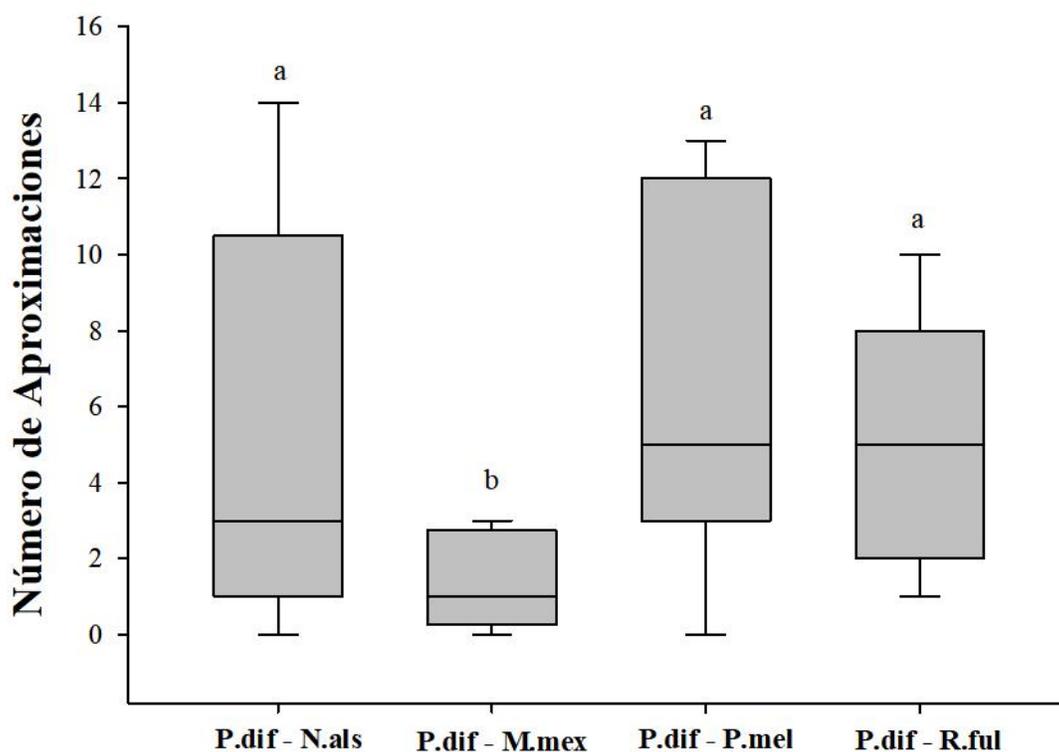


Figura 14. Frecuencia de ocurrencia de la conducta de aproximación desplegada de *P. difficilis* ante las especies de ratones que conforma el ensamble. Las letras muestran diferencias significativas al emplear la prueba de contrastes.

Tabla 19. Resultados de los contrastes de la conducta de aproximación de las diadas *P. difficilis* – *R. fulvescens* (*P. dif-R. ful*), *P. difficilis* - *P. melanotis* (*P.dif-P. mel*), *P. difficilis* - *N.alstoni* (*P. dif-N. als*) y *P. difficilis* – *M. mexicanus* (*P.dif-M. mex*). [valor significativo $P < 0.05$].

Espece	<i>P. dif-R. ful</i>	<i>P.dif-P. mel</i>	<i>P. dif-N. als</i>	<i>P.dif-M. mex</i>
<i>P. dif-R. ful</i>		t=1.489, P=0.137	t=0.894, P=0.396	t=4.045, P<0.001
<i>P.dif-P. mel</i>			t=0.955, P=0.340	t=5.297, P<0.001
<i>P. dif-N. als</i>				t=4.834, P<0.001
<i>P.dif-M. mex</i>				

Peromyscus difficilis exhibió la conducta de persecución de contra la mayoría de las especies de ratones que conforma el ensamble, excepto ante *M. mexicanus*. La conducta de persecución fue realizada en misma frecuencia ante *P. melanotis*, *R. fulvescens* y *N. alstoni*. La prueba de contrastes mostró que *P. difficilis* despliega la conducta de persecución con misma frecuencia ante todas las especies (Figura 15). Se encontró mayor frecuencia de aproximaciones en temporada de lluvias que de secas (Figura 16). Los resultados del GLM mostraron que el factor especies contrincantes no influye sobre la conducta de persecución ($P=0.236$), el factor temporada climática si tiene efecto sobre la frecuencia de persecución ($P<0.01$) (Tabla 20). Para los análisis estadísticos no se consideraron la diadas de *P. difficilis* - *M. mexicanus*.

Tabla 20. Resultados del GLM para evaluar el efecto de las especies contrincantes y la temporada climática sobre la frecuencia de ocurrencia de persecución desplegadas por *P. difficilis*. [Valor significativo $P<0.05$].

Variable	X²	P
Especies contrincantes	2.256	0.236
Temporada climática	6.668	<0.01

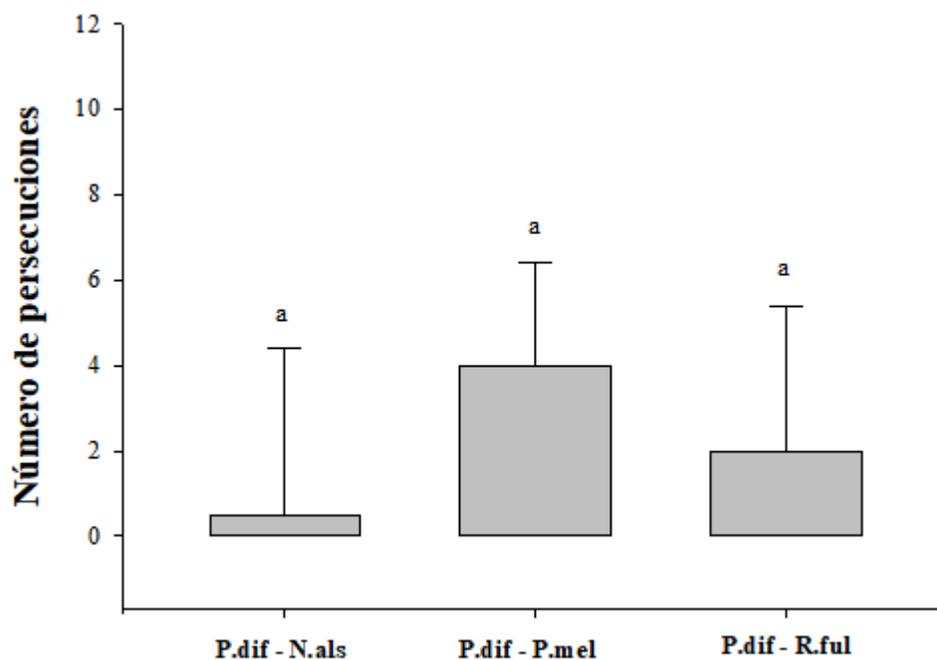


Figura 15. Frecuencia de ocurrencia de la conducta de aproximación desplegada de *P. difficilis* ante las especies de ratones que conforma el ensamble. Las letras muestran diferencias significativas al emplear la prueba de contrastes.

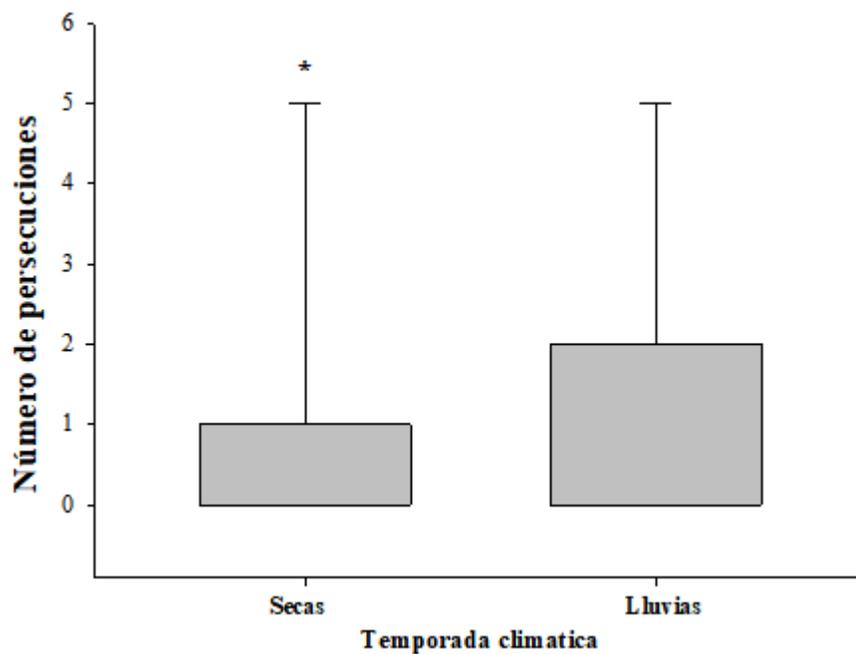


Figura 16. Frecuencia de ocurrencia de la conducta de persecución desplegada por *P. difficilis* en temporada de secas y lluvias. El asterisco muestra diferencias significativas.

Peromyscus difficilis exhibió la conducta de retirada ante todas las especies de ratones que conforma el ensamble. La conducta de retirada fue realizada en mayor frecuencia ante *N. alstoni*, seguida por *P. melanotis*, *R. fulvescens* y *M. mexicanus*. Los resultados del GLM mostraron que el factor especies contrincantes influye sobre la frecuencia de retirada ($P < 0.001$), además, el factor temporada climática tiene efecto sobre la frecuencia de retirada ($P < 0.01$) (Tabla 21). La prueba de contrastes encontró que *P. difficilis* desplegó mayor frecuencia de retiradas ante *N. alstoni* y que la frecuencia de retirada es diferente ante cada especie (Tabla 22; Figura 17).

Tabla 21. Resultados del GLM para evaluar el efecto de las especies contrincantes y la temporada climática sobre la frecuencia de ocurrencia de retirada desplegadas por *P. difficilis*. [Valor significativo $P < 0.05$].

Variable	X²	P
Especies contrincantes	58.565	<0.001
Temporada climática	6.823	<0.01

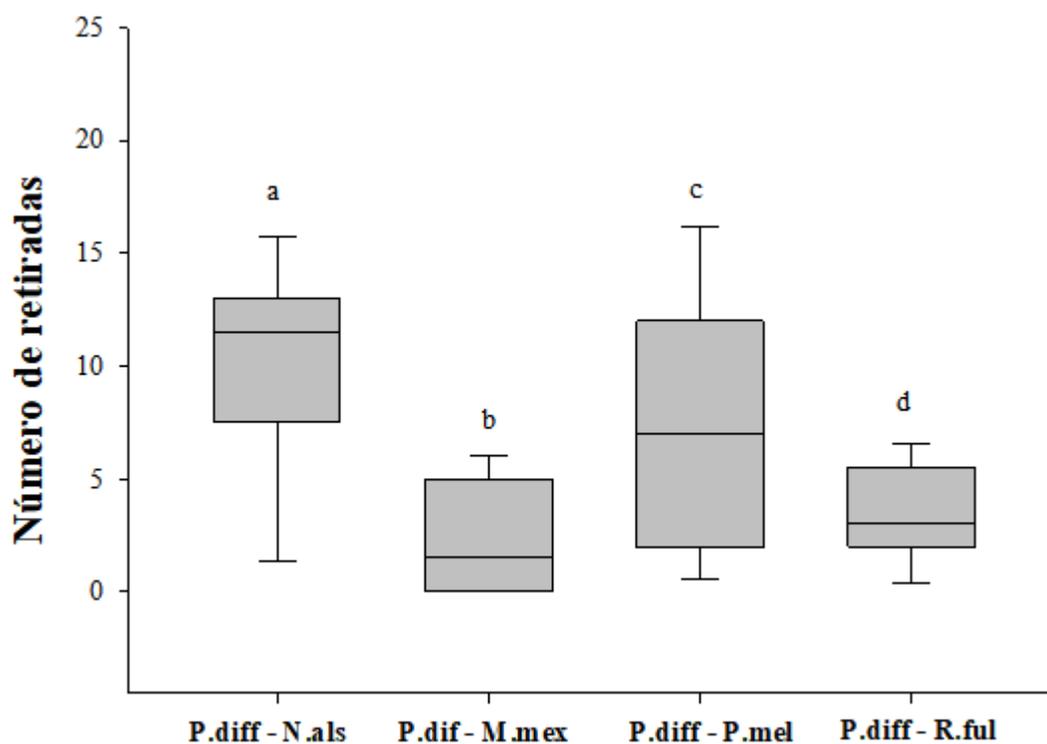


Figura 17. Frecuencia de ocurrencia de la conducta de retirada desplegada de *P. difficile* ante las especies de ratones que conforma el ensamble. Las letras muestran diferencias significativas al emplear la prueba de contrastes.

Tabla 22. Resultados de los contrastes de la conducta de retirada de las diadas *P. difficile* – *R. fulvescens* (*P. dif-R. ful*), *P. difficile* - *P. melanotis* (*P. dif-P. mel*), *P. difficile* - *N.alstoni* (*P. dif-N. als*) y *P. difficile* – *M. mexicanus* (*P. dif-M. mex*). [valor significativo $P < 0.05$]

Especie	<i>P. dif-R. ful</i>	<i>P. dif-P. mel</i>	<i>P. dif-N. als</i>	<i>P. dif-M. mex</i>
<i>P. dif-R. ful</i>		t=1.957, P<0.05	t=4.037, P<0.01	t=2.775, P<0.001
<i>P. dif-P. mel</i>			t=2.637, P<0.01	t=4.676, P<0.001
<i>P. dif-N. als</i>				t=6.644, P<0.001
<i>P. dif-M. mex</i>				

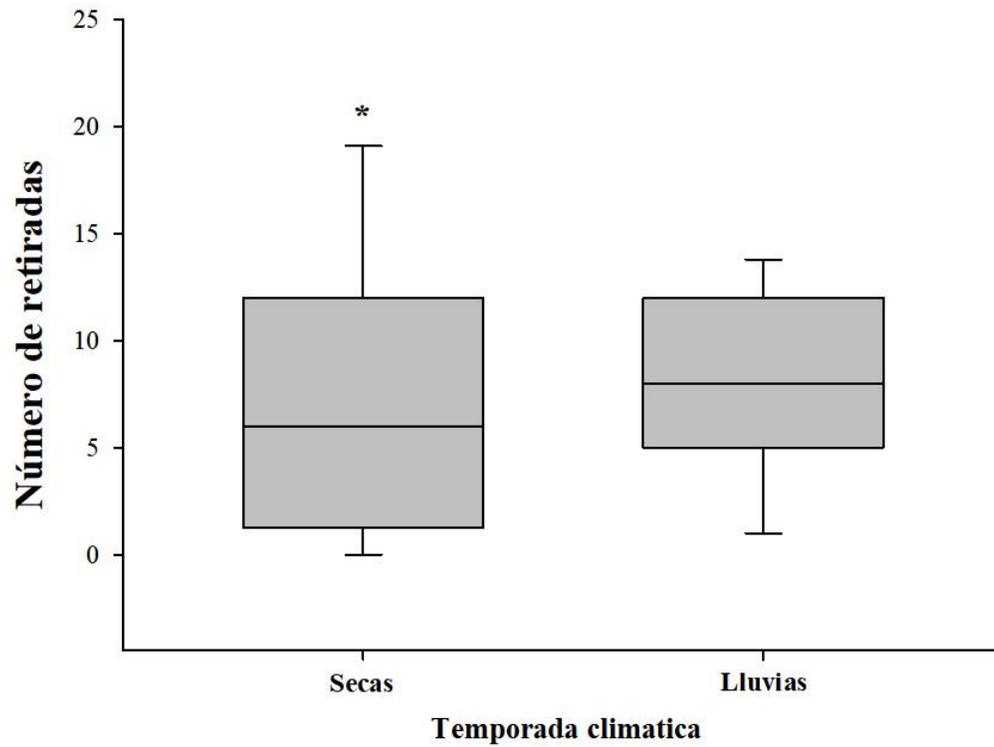


Figura 18. Frecuencia de ocurrencia de la conducta de retirada de *P. difficile* exhibida en temporada de secas y lluvias.

8. DISCUSIÓN

En este estudio se analizó el papel de *Peromyscus difficilis* en la organización espacial y social de un ensamble de roedores del bosque templado. Conforme a los objetivos particulares planteados, los principales resultados encontrados en el presente estudio son: el ensamblaje de roedores fue conformado por 5 especies, siendo *P. difficilis* el más abundante y encontrándose con *N. alstoni*, una especie de talla similar con la que no había sido registrada en un mismo ensamblaje. La distancia espacial es influida por las especies que conforman el ensamblaje de ratones. *Peromyscus difficilis* se encuentra a menor distancia de una especie de talla similar que de especies de talla más pequeña. La conducta agonística de las especies con las que cohabita *P. difficilis* varía en número de frecuencias dependiendo de que especie se enfrente. *N. alstoni* exhibió mayor frecuencia de aproximaciones y persecuciones ante *P. difficilis*. *P. melanotis* y *R. fulvescens* exhiben mayor frecuencia de ataques y retiradas ante *P. difficilis*. *M. mexicanus* exhibió menor frecuencia de conductas agonísticas ante *P. difficilis*, en la mayoría de los casos sin interacciones durante las confrontaciones. *Peromyscus difficilis* es aparentemente dominante ante *P. melanotis* y *R. fulvescens*, y es subordinado ante *M. mexicanus* y *N. alstoni*. *P. difficilis* exhibe la misma frecuencia de ataque, aproximación y persecución ante las especies de ratones con las que cohabita y despliega mayor frecuencia de retiradas ante *N. alstoni*. La segregación espacial de las especies de talla pequeña ante *P. difficilis* puede ser explicada por la dominancia de *P. difficilis* sobre estas especies, pero no explica la cercanía entre *P. difficilis* y *N. alstoni*, debido a la dominancia de *N. alstoni* sobre *P. difficilis*.

8.1. Composición del ensamble de ratones en el sitio de estudio

En total se identificaron 5 especies de ratones en los sitios de muestreo, lo que es un menor número de especies en un ensamble dentro de bosques de pino-encino en el PNLM comparando con lo encontrado por Aguilar (2018) con ensambles hasta de 9 especies y Hernández (2018) con ensambles hasta de 10 especies. Esta riqueza de especies puede deberse a las diferencias de vegetación entre los sitios de muestreo, ya que van desde pastizales, bosques de pino encino, zonas de ecotono y zonas de cultivo. Se sabe que los ensambles de mamíferos pequeños son distintos y diversos debido a la vegetación de cada sitio (Aragón y cols 2009). Por otro lado, la perturbación creada por los visitantes del PNLM puede influir en la baja diversidad de especies, ya que el sitio de muestreo se encuentra dentro de un área donde se realizan actividades recreativas. Se considera que la perturbación de los hábitats puede influir en la distribución y desplazamiento de las especies (Aragón y cols 2009).

Peromyscus difficilis fue la especie con mayor abundancia en los sitios de muestreo, donde predomina el bosque de pino-encino. Esto se puede deber porque estos ratones suelen tener mayores densidades poblaciones en ambientes con mayor humedad, además ha sido asociado a bosques de pino-encino en regiones del centro de México (Fernández y cols 2010). *Neotomodon alstoni*, fue la segunda especie con mayor abundancia, se pudieron coleccionar dentro del bosque de pino-encino y los pequeños parches de pastizal que se encontraban en el sitio. En estudios previos realizados en el PNLM, esta especie se encuentra muy poco o no se encuentra en los mismos ensambles con *P. difficilis* (Talavera 2006, Aguilar 2018). Esta abundancia se puede atribuir a que *N. alstoni* se les relaciona mayormente a zonas de pastizal o zacatonal, donde se han registrado altas densidades poblaciones (Fa y cols 1996, Talavera 2006). Para el caso de *P. melanotis*, su abundancia es similar a otros registros en el PNLM (Hernández 2018, Osorio 2018), esta especie solo se puede encontrar en zonas de bosques mesófilos o bosques de coníferas con zacatonal dentro la Faja Neovolcanica Transmexicana (Álvarez-Castañeda 2005). *Microtus mexicanus* obtuvo baja abundancia, la cual puede ser explicada ya que la especie se asocia a zonas donde predominan los pastizales o camellones que bordean terrenos de cultivo en el PNLM (González y Cervantes 2005, Talavera 2006). *Reithrodontomys fulvecens* es otra especie que se relaciona principalmente a zonas de pastizal, su baja abundancia coincide con

otros reportes del centro de México y el sur de Estados Unidos (Spencer y Cameron 1982, Sánchez y Oliva 2005). La composición del ensamble es similar a lo encontrado en un bosque de encino-pino cerca de Milpa Alta, Ciudad de México con las especies *Reithrodontomys chrysopsis*, *R. megalotis*, *R. Sumichrasti*, *P. melanotis*, *Neotoma mexicana* y *Microtus mexicanus*. (Fernández y cols 2010).

8.2. Relación espacial interespecífica de *Peromyscus difficilis* en el ensamblaje de roedores.

La relación espacial interespecífica de *P. difficilis* respecto a las especies con las que cohabita varió dependiendo de la especie. Los resultados mostraron que existe una mayor segregación espacial entre *P. difficilis* con especies de menor talla, las cuales fueron *M. mexicanus*, *P. melanotis*, y *R. fulvescens*. Además, *P. difficilis* se encuentra a menor distancia de una especie de talla similar que fue *N. alstoni*. Este resultado es contrario a lo observado en estudios en ambientes desérticos, donde especies de roedores de talla similar están separados espacialmente debido a la competencia interespecífica (Bowers y Brown 1982).

Nuestros resultados también contrastaron con lo obtenido por Hernández (2018) para el PNLN; en donde encontró que ratones de talla diferente (*N. alstoni* y *R. fulvescens*) se encuentran a una menor distancia espacial entre sí que con especies de talla similar (*N. alstoni* y *P. melanotis*). Se propone que la organización de los roedores y su coexistencia se encuentra determinada por las diferencias morfológicas y por la masa corporal de los individuos (Aragón y cols. 2009). En el caso de la organización espacial entre *P. difficilis* y las especies con las que comparte habitat en el PNLN puede estar explicado por otros factores como la mayor proximidad espacial entre *P. difficilis* y *N. alstoni* que especies con talla distinta y puede ser explicada por sus hábitos alimenticios diferentes. Es considerado que la plasticidad de la dieta omnívora de *N. alstoni*, permite el traslape de sus ámbitos hogareños con otras especies, haciendo que exista la posibilidad que no compitan directamente por el mismo alimento (Glendinning, y Brower 1990).

En el caso de la distancia espacial que se encontró entre *P. difficilis* y *P. melanotis*, así como entre *P. difficilis* y *R. fulvescens*, ésta puede ser explicada por la similitud de la dieta de cada especie, la cual está basada en el consumo de semillas e insectos (Alvarez-Castañeada 2005, Castro-Campillo y cols. 2005, Sánchez y Oliva 2005). La dieta de *M. mexicanus* es basada en el consumo de tallos y hojas (González y Cervantes 2005), pero se sabe que puede llegar a alimentarse de insectos (Bower y cols 1985). Esas características de la dieta podrían inducir una competencia por el recurso alimenticio con *P. difficilis*. Se sabe que cuando los organismos utilizan recursos similares como el alimento, los individuos de las especies en competencia no interactúan directamente o evitan la confrontación directa por tales recursos (Sinclair y cols 2005).

Se considera, que la organización espacial del ensamblaje se puede deber a la competencia entre los gremios tróficos a los que pertenece cada especie (Zalapa y cols 2012). Además, puede ser explicada por la regla de ensamblaje por gremio de Fox (1987). Dicha regla predice que cada especie que habite a un ensamblaje debe pertenecer a un ensamble funcional diferente y en el caso de que más de una especie pertenezca a un mismo gremio trófico debe haber un factor que las separe, que puede ser la separación de nichos (Zalapa y cols 2012). La competencia interespecífica, afecta la probabilidad de que especies en diferentes grupos funcionales difieran lo suficiente en la utilización de los recursos, para poder coexistir en el mismo espacio (Fox y Brown 1993). Los resultados encontrados para la relación espacial en este ensamblaje de ratones parecen estar explicados por la competencia por los recursos entre los gremios a los que pertenece cada especie.

8.3. Conducta agonística interespecífica de *Peromyscus difficilis* en el ensamble de roedores

Los resultados evidenciaron que las especies con las que comparte habitat *P. difficilis* responden de forma distinta en la frecuencia de las conductas agonísticas frente a *P. difficilis*, sugiriendo que la conducta agonística es especie-específica, también ya mencionado por Fa y cols (1996) y Hernández (2018). Algunas especies como *N. alstoni*, *P. melanotis* y *R. fulvescens* fueron más reactivas en la frecuencia de las conductas agonísticas, mientras que en el caso de *M. mexicanus* parece ser proactiva debido a que muestra baja frecuencia de las conductas agonísticas.

La frecuencia de las conductas de aproximación y persecución fueron desplegadas en mayor frecuencia por *N. alstoni*. Se sabe que *N. alstoni* muestra bajo nivel de agresividad y frecuencia de conductas agonísticas interespecíficas (Fa y cols 1996). También, se ha encontrado que *N. alstoni* muestra baja frecuencia de conductas agresivas ante especies como *P. melanotis*, *R. fulvescens* y *M. mexicanus* a pesar de que son de menor talla (Hernández 2018). Sin embargo, no había sido confrontado con especies de talla similar. Por lo que se podría esperar un mayor despliegue de conductas agonísticas entre estas especies. En ese sentido, nuestros resultados son consistentes con tal supuesto. Además, esta especie obtuvo la frecuencia más baja de retiradas ante *P. difficilis*, sugiriendo que incluso podría ser una especie dominante sobre *P. difficilis*.

Para el caso de *P. melanotis* y *R. fulvescens*, estas especies desplegaron la mayor frecuencia de ataques contra *P. difficilis*. Este resultado es similar a otros estudios conductuales, donde en enfrentamientos interespecíficos *P. melanotis* y *R. fulvescens* son los ratones que atacan con mayor frecuencia a contrincantes de mayor talla (Fa y cols 1996, Hernández 2018). Adicionalmente, ambas especies obtuvieron el mayor número de retiradas contra *P. difficilis*. Esto puede ser explicado como que la conducta de ataque desplegada sea más bien una conducta defensiva, lo cual podría ser explicado por la elevada frecuencia de retiradas exhibida. Serna (1994) menciona que conductas las agonísticas son exhibidas dependiendo de la información que el individuo necesite transmitir. En el caso de los ataques, pueden ser simples herramientas mediante las cuales los individuos intolerantes son capaces de desplazar a oponentes peligrosos.

Tal es el caso de *P. melanotis*, quien es considerada como una especie agresiva cuando defiende su territorio (Fa y cols 1996, Alvarez-Castañeda 2005). Pero se ha encontrado que no es una especie dominante contra especies de talla mayor como *P. aztecus* y *M. mexicanus* (Glending y Bower 1990). Algo similar a *P. melanotis* parece ser exhibido por *R. fulvecens* ante especies de talla mayor. En otros estudios se ha encontrado que *R. fulvecens* y *P. melanotis* fueron quienes atacaron en mayor frecuencia a una especie de talla grande como *N. alstoni* (Hernández 2018). Estos resultados indican que estas dos especies (*R. fulvecens* y *P. melanotis*) exhiben una conducta agonística defensiva, a pesar de que podrían ser subordinadas a *P. difficilis*.

Microtus mexicanus fue la especie menos reactiva ante *P. difficilis*. Esto es similar a lo encontrado por Glending y Bower 1990 y Fa y cols. (1996), donde los despliegues de conducta agonística de *M. mexicanus* eran poco frecuentes o el individuo se mantenía en una esquina de la arena, evitando las confrontaciones. En este estudio se encontró una situación similar, donde los individuos se mantenían estáticos en un lugar de la arena circular. Se ha encontrado que la conducta agresiva en el género *Microtus* depende de las especies contrincantes. Se ha identificado dominancia conductual de la especie *M. pensylvanicus* sobre *P. polionotus* (Beaningger 1972). En ese caso, la ausencia de esta conducta en la presente confrontación podría deberse a que *P. difficilis* no es de importancia competitiva para *M. mexicanus* y una posibilidad es porque de por sí, no están juntos. La baja frecuencia de conductas agonísticas entre *M. mexicanus* y *P. difficilis* podría ser explicadas por los diferentes horarios de actividad. *Microtus mexicanus* (Fa y cols. 1996) es considerada una especie diurna y *P. difficilis* es nocturno (Fernández 2010). Las diferencias en el patrón de actividad diaria permitirían una reducción de la competencia y encuentros directos entre las especies. Adicionalmente, durante los encuentros identificamos que *M. mexicanus* emite vocalizaciones cuando su contrincante (*P. difficilis*) se aproxima. En individuos del género *Microtus*, las vocalizaciones son consideradas como una señal defensiva para mantener la distancia contra su contrincante (Beaningger 1972). Es probable que las vocalizaciones sean más importantes para *M. mexicanus* con la finalidad de evitar confrontaciones agresivas. Sin embargo, las vocalizaciones no fue posible evaluarlas.

8.4. Dominancia conductual interespecífica

El análisis de la dominancia social interespecífica de *P. difficilis* no permitió identificar que las diferencias en la dominancia fueran significativas ($P=0.398$). No obstante, a que la proporción de encuentros ganados varió alrededor del 30 % entre el mayor (*N. alstoni*) y la menor (*R. fulvescens*) proporción de encuentros ganados. Es importante señalar que ante ninguna especie *P. difficilis* logró obtener el 100 % de victorias en sus confrontaciones. Sin embargo, al analizar de forma independiente cada conducta evaluada, se pudo identificar que se relaciona la dominancia con la conducta de retirada. Se encontró que las especies que desplegaron mayor frecuencia de la conducta de retirada son las que tuvieron menor proporción de victorias en el análisis de dominancia, tal es el caso de *P. difficilis* (28.6%) ante *N. alstoni* y *R. fulvescens* (26.6%) ante *P. difficilis*.

Para determinar la dominancia conductual se analizó la conducta de *P. difficilis* para observar si existen diferencias de la conducta agonística ante cada especie contrincante. Se encontró que no existen diferencias significativas en el despliegue de las conductas de ataque ($P=0.301$) y persecuciones ($P=0.236$) de *P. difficilis* hacia sus contrincantes. En el caso de la conducta de ataque con una frecuencia muy baja, coincide con lo encontrado por otro estudio, en el cual mencionan que se puede tener un probable error metodológico con las condiciones a las que se tienen resguardados a los individuos, ya que esto puede modificar su conducta (Courtalon y cols 2003). *Peromyscus difficilis* desplegó la conducta de retirada en mayor frecuencia que *N. alstoni*. Esto es resultado de mayor frecuencia de persecuciones y aproximaciones por parte de *N. alstoni* ante *P. difficilis*. Por otra parte, las interacciones contra *M. mexicanus* fueron escasas, esto debido a las vocalizaciones y a la falta de movimiento por parte de esta especie, resultado ya discutido anteriormente. Se ha observado que entre cada especie confrontada en este estudio presenta diferencias en la frecuencia de cada conducta analizada, lo que sugiere que *P. difficilis* despliega conductas agonísticas ofensivas por igual ante cada especie, al menos en condiciones controladas.

Como predicción se esperaba que *P. difficilis* como especie de talla grande y de mayor abundancia en el ensamble, sería dominante ante sus heteroespecíficos de talla menor que con los de talla mayor o similar. Se encontró que *P. difficilis* fue dominante sobre *P. melanotis* y *R. fulvescens*. Este resultado sugiere que la dominancia conductual está asociada a la talla de los individuos, donde los más pesados son dominantes sobre los ligeros (Abu Baker y Patterson 2010, Brown y Murger 1985, Courtalon y cols 2003).

Se identificó que *N. alstoni* fue dominante sobre *P. difficilis*, este resultado no se había reportado para esta especie. En estudios anteriores *N. alstoni* no era dominante ante otras especies de ratones (Fa y cols 1996, Hernández 2018). Se sugiere que la diversidad de tamaños entre las especies de roedores en los ensambles permite su coexistencia, en donde especies de talla similar coexisten raramente en el mismo ensamble para evitar competencia (Bowers y Brown 1982, Eccard y Ylonen 2003). Por lo que el traslape de las poblaciones de estas especies de talla grande podría explicar la agresión de *N. alstoni* sobre *P. difficilis*.

En el caso de *P. difficilis* y *M. mexicanus* se encontró como especie dominante a *M. mexicanus*. Este resultado no es suficiente para poder explicar si realmente existe dominancia de una especie sobre otra, debido a que se contabilizó en baja frecuencia de conductas agonísticas durante las confrontaciones, sin embargo, en otros estudios se ha encontrado casos de dominancia y mayor frecuencia de conductas agonísticas de especies del género *Microtus* sobre *Peromyscus* (Baenninger 1972, Glendinning y Bower 1990, Alvarez-Castañeda 2004). Courtalon y cols (2003), mencionan que las variaciones de resultados entre estudios en la determinación de la dominancia dependen de las condiciones bajo las cuales se realizan las interacciones por lo que el resultado pudo deberse a las condiciones experimentales y la metodología escogida para determinación de la dominancia escogidas para el presente estudio.

8.5. Relación entre la conducta agonística, dominancia y la distancia espacial interespecífica

En el presente estudio se esperaba que los individuos de *P. difficilis* modularían la organización espacial del ensamble de roedores por medio de su conducta agonística. Los resultados obtenidos evidenciaron una mayor segregación espacial de *P. difficilis* respecto *P. melanotis* y *R. fulvescens*. A su vez se observó que la relación conductual de *P. difficilis* hacia estas especies fue más agresiva. Las especies de *P. melanotis* y *R. fulvescens* coincidieron que son las de menor talla respecto al resto de especies del ensamble y quienes desplegaron en mayor frecuencia conductas defensivas ante *P. difficilis* sugiriendo que son socialmente subordinadas. Una situación inversa fue observada en la relación socio-espacial de *P. difficilis* y *N. alstoni*, donde ambas especies fueron las más próximas espacialmente y donde hubo un mayor despliegue de conductas sumisas de *P. difficilis* ante *N. alstoni*. Contrario a lo que esperábamos, ambas especies fueron de talla similar, la relación conductual es más agresiva, pero hay una reducida o escasa segregación espacial. La dominancia de *N. alstoni* sobre otra especie no había sido reportada en otros estudios, pero se puede inferir que la conducta de esta especie se ve influenciada con la especie que se encuentra y por una mayor competencia interespecífica (Hernández 2018). En el caso de la co-ocurrencia de las poblaciones de estas especies, puede estar regulada por la utilización del hábitat arbóreo por *P. difficilis*. Se sabe que esta especie es semi-arborícola (Fernández y cols 2010). Además, se considera que los hábitats arbóreos son de gran importancia para el género *Peromyscus* cuando se encuentran en traslape con otros géneros, como *Microtus*. Los hábitats arbóreos son utilizados como sitios de anidación lo cual facilita la simpatria local entre roedores (M'Closkey y Fieldwick 1975). Otro factor que puede permitir la cercanía entre estas especies es la diferencia de la dieta, ya que se considera a *N. alstoni* como omnívoro oportunista (Glendinning y Bower 1990, Fa y cols 1996) y a *P. difficilis* como insectívoro y granívoro (Chavez-Tovar y Ceballos 2005, Fernández y cols 2010). Sin embargo, se necesita conocer las dietas de las especies en los sitios de muestreo para confirmar esto.

En cuanto a la dominancia de *P. difficilis* sobre *P. melanotis* y *R. fulvescens*, este resultado sugiere que la conducta agonística contra especies de talla menor puede estar

influyendo en una mayor distancia espacial interespecífica. La diferencia entre tallas (Alleva 1993) y las similitudes en la dieta (insectívora y granívora) de estas especies (Álvarez-Castañeda 2005, Sanchez y Oliva 2005, Fernandez y cols 2010), son factores que aumentan la agresión entre las especies, teniendo como resultado mayor territorialidad de un roedor sobre otro (Wolf y cols 1983). Sin embargo, como observación personal, la mayoría de los individuos de *P. melanotis*, *R. fulvescens* y *M. mexicanus* fueron capturados en la zona con mayor cobertura de zacatonal en el sitio de muestreo, por lo que su baja abundancia y mayor distancia a la que se encuentran con *P. difficilis* también puede estar asociada a la preferencia de microhábitat y requerimientos alimenticios de cada especie (M'Closkey y Fieldwick 1975).

En conclusión, la conducta socio-espacial de *P. difficilis* no explica completamente la organización espacial del ensamblaje de roedores en el Parque Nacional La Malinche. Sin embargo, las especies de roedores respondieron de forma distinta a la presencia de *P. difficilis* y en el caso de las especies de menor talla respecto a *P. difficilis* parecen mantener una segregación espacial mediada por la conducta agonística. Especies como *M. mexicanus* parecen responder de forma neutral a la presencia de *P. difficilis*, mientras que especies de mayor talla como *N. alstoni* parece ser dominante sobre *P. difficilis*, pero no muestran una aparente segregación espacial, al menos desde esta perspectiva. Es necesario continuar con estudios que permitan conocer más de las reglas que determinan los ensambles de roedores en bosques como el Parque Nacional La Malinche, donde se puedan analizar y relacionar la dieta, preferencia de hábitat y conducta inter e intraespecíficos para poder llegar a conclusiones más acertadas.

9. CONCLUSIONES

-La distancia espacial interespecífica es definida por la identidad de las especies. Existe mayor segregación espacial de *P. difficilis* con especies de talla menor (*M. mexicanus*, *R. fulvescens* y *P. melanotis*) y se encuentra más próxima espacialmente una especie de talla similar (*N. alstoni*).

- La frecuencia de las conductas agonísticas es diferente entre las especies analizadas. Las especies de talla pequeña desplegaron conductas que se consideran como defensivas o de subordinación ante *P. difficilis*. La especie de talla similar a *P. difficilis* desplegó mayor frecuencia de conductas agonísticas. El análisis de dominancia permitió observar relaciones de dominancia-subordinación interespecífica. Los resultados sugieren que especies de talla mayor son dominantes sobre *P. difficilis* y las especies de talla menor subordinadas a *P. difficilis*.

-La conducta agonística y la dominancia de *P. difficilis* no pueden explicar por si sola la relación espacial entre las especies de ratones de un ensamble. Se deben relacionar más factores del sitio y características biológicas de las especies de ratones que no se han explorado en el Volcán La Malinche.

10. REFERENCIAS

Abramsky Z, Rosenzweig ML y Pearshow PR. 1991. The shape of gerbil isocline measured using principles of optimal habitat selection. *Ecol.* 72 (1): 329-340.

AbuBaker M y Patterson BD. 2010. Patterns in the local assembly of Egyptian rodent faunas: Areography and species combinations. *Mamm Biol.* 75: 510–522.

Aguilar F. 2018. Influencia de la diversidad de micromamíferos sobre la diversidad y abundancia de sifonápteros en un bosque templado. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Aleva E. 1993. Assessment of Aggressive Behavior in Rodents. *Meth Neuro.* 14: 111-137.

Álvarez-Castañeda ST. 2005. *Peromyscus melanotis*. *Mamm Spec.* 764: 1-4.

Álvarez-Castañeda ST, Álvarez T y González-Ruiz N. 2015. Guía para identificar los mamíferos de México (Keys for identifying mexican mammals). AMMAC, CIB. Guadalajara, México. 528 pp.

Aragón EE, Garza A y Cervantes FA. 2009. Estructura y organización de los ensambles de roedores de un bosque de la Sierra Madre Occidental, Durango, México. *Rev Chil Hist Nat.* 82: 523-542.

ArcView GIS version 3.3. 2001. Environmental System Research Institute Inc, ESRI. California, United States.

Badii MH, Guillen A, Cerna E y Landeros J. 2011. Spatial Dispersion: The Essential Prerequisite for Sampling. *Inter Jour Good Consc.* 6(1):40-71.

Beanninger LP. 1972. Aggression between weanling *Peromyscus* and *Microtus*. *Anim Behav.* 21: 335-337.

Bilenca DN y Kravetz FO. 1995. Patrones de abundancia relativa en ensambles de pequeños roedores, de la región pampeana. *Ecol Aust.* 5: 21-30.

Bower MA y Brown JH. 1992. Structure in a Desert Rodent Community: Use of Space around *Dipodomys spectabilis* Mounds. *Oecol.* 92 (2): 242-249.

Blondel DV, Pino J y Phelps SM. 2009. Space use and social structure of Long-Tailed Singing Mice (*Scotinomyx xerampelinus*). 30:715-723.

Bowers MA, Thompson DB y Brown JH. 1987. Spatial organization of desert rodent community: food addition and species removal. *Oecologia* 72 :77-82

Bowers MA. Y Brown JH. 1982. Body size and While the occurrence of interspecific competition has coexistence in desert rodents: chance or community been demonstrated unequivocally in both heteromyids and structure?. *Ecol.* 63:361–367.

Brown JH. 2001. Mammals on mountainsides: Elevation patterns of diversity. *Glob Ecol Biogeo.* 10: 101-109.

Brown JH, Fox BJ y Kelt DA. 2000. Assembly Rules: Desert Rodent Communities Are Structured at Scales from Local to Continental. *Amer Soci Natur.* 156: 314-321.

Brown JH y Munger JC. 1985. Experimental manipulations of a desert rodent community: food addition and species removal. *Ecol.* 66: 1545-1563.

Brower LP, Horner BE, Marty MA, Moffitt CM y Villa-R B. 1985. Mice (*Peromyscus maniculatus*, *P. spicilegus*, and *Microtus mexicanus*) as Predators of Overwintering Monarch Butterflies (*Danaus plexippus*) in Mexico. *Biot Assoc Trop Biol Cons.* 17: 89-99.

Castro-Campillo A, Martínez-Coronel M, Aguilera U y Ramírez-Pulido J. 2005. *Peromyscus Melanotis*. En: Ceballos G y G Oliva. (Eds). Los mamíferos silvestres de México. México. CONABIO-Fondo de Cultura Económica. Pp 754-755.

Ceballos G y Arroyo-Cabrales J. 2012. Lista actualizada de los mamíferos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología Nueva época.* 2: 27-80. En: Ceballos G y G Oliva. (Eds). Los mamíferos silvestres de México. México. CONABIO-Fondo de Cultura Económica. 986 p.

Chavez-Tovar JC y Ceballos G. 2005. *Peromyscus difficilis*. En: Ceballos G y G Oliva. (Eds). Los mamíferos silvestres de México. México. CONABIO-Fondo de Cultura Económica. 986 p.

Courtalon P, Dolcemascolo A, Troiano V, Álvarez MR y Busch M. 2003. Inter and intraspecific relationships in *Akodon azarae* and *Calomys laucha* (Rodentia, Sigmodontinae) in pampean agroecosystems. *Jour. Neot. Mamm.* 10: 27-39.

Diamond JD. 1975. Assembly of species communities. En: Cody ML y Diamond JD. (Eds). *Ecology and evolution of communities.* Harvard University Press, Cambridge. United States. 342-444 pp.

Eccard JA y Ylonen H. 2003. Interspecific competition in small rodents: from populations to individuals. *Evol. Ecol.* 17: 423-440.

Fa JE y Morales LM. 1993. Mammals of Mexico: prioritizing diversity. En: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds). *Biological Diversity of Mexico: origins and distribution.* Oxford University Press, New York. 319-361 pp.

Fa JE, Sánchez-Cordero V y Mendez A. 1996. Interspecific agonistic behaviour in small mammals in a Mexican high-elevation grassland. *J Zool Lond.* 293: 396-401.

Fernández JA. 2005. Mamíferos. Conservación del Parque Nacional Malinche. en: J.A. Fernández, J.C. López-Domínguez (Eds) Biodiversidad del Parque Nacional Malinche, Tlaxcala, México. Coordinación General del estado de Tlaxcala. 223 pp.

Fernández JA, García-Campusano F y Hafner MS. 2010. *Peromyscus difficilis* (Rodentia: Cricetidae). *Mamm Spec.* 42(869): 220-229.

Fox BJ y Brown JH. 1993. Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities. *Oik.* 67:358-370.

Galindo C y Krebs CJ. 1997. Habitat structure and demographic variability of a habitat specialist: The rock mouse (*Peromyscus difficilis*). *Rev Mex Mast.* 2: 72-89.

Giammanco M, Tabacchi, G, Giammanco, S, Di Majo D, La Guardia M. 2005. Testosterone and aggressiveness. *Med Sci Monit.* 11: 136-145.

Glendinning JL y Brower. 1990. Feeding and Breeding Responses of Five Mice Species to Overwintering Aggregations of the Monarch Butterfly. *Jour Anim Ecol.* 59: 1091-1112.

Gómez-Ugalde RM. 2003. Efectos de la contaminación atmosférica en poblaciones de pequeños roedores silvestres (*Microtus mexicanus*, *Peromyscus melanotis* y *Peromyscus difficilis*) en Mexico, D.F. Tesis de doctorado. Universitat de Barcelona.

González MG y Cervantes FA. 2005. *Microtus mexicanus*. En: Ceballos G y G Oliva. (Eds). Los mamíferos silvestres de México. México. CONABIO-Fondo de Cultura Económica. Pp 659-660.

Granados H, Luis J, Carmona A, Espinosa G y Arenas T. 1996. Comportamiento Agresivo del macho del ratón de los volcanes *Neotomodon alstoni* (Rodentia: Cricetidae). Rev Biol Trop. 44: 861-865.

Hall RE. 1981. The mammals of North America. 2nd edition. A Wiley-Interscience publication. 1051p.

Hang-Kawang L y Pimm SL. 1993. The assembly of ecological communities: a minimalist approach. Jour Anim Ecol. 62:749-765.

Hernández K. 2018. Evaluación de la relación socio-espacial interespecífica del ratón de los volcanes para detectar efectos de la perturbación ambiental en La Malinche, Tlaxcala. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Korytko AI y Vassey SH. 1991. Agonistic and spacing behaviour in White-footed mice, *Peromyscus leucopus*. Anim Beav. 42: 913-919.

Jiménez-Taboada N. 2015. Distribución socio-espacial de los volcanes (*Neotomodon alstoni*) en La Malinche, Tlaxcala, México. Universidad Autónoma de Tlaxcala. Tesis de Licenciatura.

López-Domínguez JC y Acosta R. 2004. Descripción del Parque Nacional La Malinche. En: Fernández JA, López-Domínguez JC (Eds) Biodiversidad del Parque Nacional Malinche, Tlaxcala, México. Coordinación General del estado de Tlaxcala. 4 pp.

Maestre FT y Escudero A. 2008. Introducción. En: Maestre FT, Escudero A y Bonet A. (Eds). Introducción al Análisis Espacial de Datos en Ecología y Ciencias Ambientales. Dykinson SL. Madrid, España. 1-33 pp.

M'Closkey RT. 1978. Niche separation and assembly in four species of Sonoran Desert rodent. *Amer Natu.* 112:683-694

M'Closkey RT y Fieldwick B. 1975. Ecological separation of sympatric rodents (*Peromyscus* and *Microtus*). *Jour Mamm.* 56(1): 119-128.

Miczek KA, Maxson, SC, Fish, EW, Faccidomo S. 2001. Aggressive behavioral phenotypes in mice. *Behav Bra Resea.*125: 167-181.

Osorio LE. 2018. Respuesta aversiva de dos especies de roedores a olores de perros en el volcán La Malinche. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Tlaxcala.

QGIS Development Team. 2017. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.

RStudio Team (2016). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA.

Ramírez A y Gutiérrez-Fonseca PE. 2016. Sobre ensambles y ensamblajes ecológicos – respuesta a Monge Nájera. *Rev Biol Trop.* 64: 817-819.

Ricklefs RE y Miller GL. 2000. *Structure of the Community.* (Eds). Ecology. W.H. Freeman and Company. United States. 539 pp.

Rosenzweig ML. 1981. A theory of habitat selection. *Ecol.* 62:327-335.

Ruiz-Soberanes JA y Gómez-Álvarez G. 2010. Estudio mastofaunístico del Parque Nacional Malinche, Tlaxcala, México. *Therya.* 1: 97–110.

Sánchez O y Oliva G. 2005. *Reithrodontomys Fulvescens*. En: Ceballos G y G Oliva. (Eds). Los mamíferos silvestres de México. México. CONABIO-Fondo de Cultura Económica. Pp 780-781.

SEMARNAT. 2010. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Publicada el 30 de diciembre de 2010 en el Diario Oficial de la Federación. Texto vigente.

Senar JC. 1994. Interacción social, comunicación agonística y jerarquías sociales. En: Carranza J. (Eds). Etología: Introducción a la ciencia del Comportamiento. España. Universidad de Extremadura. Pp. 216-225

Sinclair ARE, Fryxell JM, Caughley G. 2005. Wildlife Ecology, Conservation and Management. United States of America, Blackwell Publishing. 450 p.

Schoener TW. 1983. Field experiments on interspecific competition. Amer Natu.122: 240-285.

Soria F, Pérez MI, Flores ME, Feria A. 2008. Papel de la serotonina en la conducta agresiva. Rev Mex Neuro. 9: 480-489.

Spencer SR y Cameron GN. 1982. *Reithrodontomys fulvescens*. Mamm Spe. 174: 1-7.

Stevens RD y Tello JS. 2009. Micro- and macrohabitat associations in Mojave desert rodent communities. Jour Mamm. 90: 388-403.

Talavera LA. 2006. Distribución de los roedores del volcán La Malinche, Tlaxcala. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana.

Tlapa-Haro A. 2014. Organización espacial de los individuos de una comunidad de roedores en la Isla San José, golfo de California. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Vázquez PJ. 2012. Distribución de madrigueras de la rata canguro *Dipodomys merriami insularis* y su relación con la distribución espacial de la comunidad de roedores en la Isla San José, Baja California Sur, México. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

Vázquez J, Rodríguez-Martínez L, Tlapa A y Taboada N. 2014. Distribución socio-espacial de roedores de talla pequeña en La Malinche. Pp. 229-237. En: Martínez-Gómez M, Lucio RA y Rodríguez-Antolín J. (Eds). Biología del Comportamiento: Aportaciones desde la Fisiología. Universidad Autónoma de Tlaxcala. Tlaxcala, México. 301 pp.

Zalapa S, Guerrero S, Badii M y Cervantes FA. 2012. Variación espacial del ensamble de pequeños mamíferos de tres áreas de bosque tropical subcaducifolio en la costa norte de Jalisco, México. Pp. 117-127. En: Cervantes FA y Ballesteros-Barrera C. Estudios sobre la Biología de Roedores Silvestres Mexicanos. IBUNAM-Universidad Autónoma Metropolitana. México. 280 pp.