

12

Zej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
ZARAGOZA

ORGANIZACION SOCIAL DEL RATON DE LOS
VOLCANES, Neotomodon a. alstoni (RODENTIA:
CRICETINAE), EN FUNCION DE SU CONDUCTA
AGONISTICA

TESIS PROFESIONAL

PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A :

ALBERTO MENDEZ MENDEZ



Mexico, D. F.

1988

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

CONTENIDO

RESUMEN	1
INTRODUCCION	3
ANTECEDENTES	6
DESCRIPCION DEL GENERO <u>Neotomodon</u>	7
DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO	9
HIPOTESIS	13
OBJETIVOS	14
MATERIALES Y METODOS	15
RESULTADOS	19
DISCUSION	34
CONCLUSIONES	42
LITERATURA CITADA	44

RESUMEN

En este trabajo se describen las características del sistema de organización social en una población del ratón de los volcanes, *Neotomodon s. alstoni*. Dichas características fueron obtenidas a partir del estudio experimental de su conducta agonística en condiciones seminaturales. La zona de estudio, localizada en la Sierra del Ajusco D. F. en el eje neovolcánico, es un bosque de pino substituido en parte por pastizal alpino.

Se realizaron trapeos mensuales de Noviembre de 1986 a Diciembre de 1987, llevándose un registro demográfico. La composición por edades, la actividad reproductora y el tamaño de la población fueron relacionados con la conducta agresiva. Esta se observó en encuentros de parejas en una arena neutral y fué el indicador de la dominancia.

Los adultos fueron más agresivos que los juveniles, sobre todo entre los machos, y los individuos en actividad reproductora en ambos sexos fueron dominantes sobre los no reproductivos. Estas relaciones fueron más frecuentes durante la reproducción y no tuvieron relación directa con el tamaño de la población.

Los resultados obtenidos sugieren que *M. alstoni* es territorial, que se reproduce bajo un sistema poligámico, y que durante los periodos de mayor actividad reproductora los elementos subordinados se dispersan hacia otras áreas.

La semejanza entre la conducta social observada en *M. alstoni* y la reportada para diferentes especies de peromiscinos de zonas templadas y subárticas con los que se halla filogenéticamente emparentado demuestra que; por encima de las presiones ecológicas, se ha mantenido entre estas poblaciones la continuidad de su relación filogenética.

I N T R O D U C C I O N

Un aspecto por demás interesante en el contexto ecológico de los mamíferos es el que se refiere a las diferentes formas de organización social de sus poblaciones. La estructura social adquiere además una gran importancia por su papel primario en la regulación poblacional, en la que actúa como una instancia más inmediata que el medio y sus recursos (Tamarin 1983). En la naturaleza existe un orden diverso de sistemas sociales que pueden ser caracterizados por parámetros tales como el tamaño promedio de los grupos, los patrones individuales y grupales de dispersión, y las relaciones interindividuales de conducta (Fleming, 1979). Dichas relaciones conforman una serie que incluye desde las actitudes propias del cortejo, el apareamiento y el cuidado parental, hasta aquellas de carácter agonístico, es decir, de manifiesta agresión entre individuos.

El comportamiento agonístico, en una población determinada, confiere ventajas competitivas a aquellos elementos que lo exhiben en mayor grado, permitiendo a estos ocupar una posición social dominante sobre sus conespecíficos menos consecuentes o menos predisuestos para la agresión (animales muy jóvenes, muy viejos, o con facultades disminuidas). Wilson (1975) considera que la agresión es una mezcla de distintos patrones de conducta que

tienen diferentes funciones y que es causada por contingencias ambientales externas (apiñamiento, encuentros de animales fuera de sus grupos, y cambios estacionales); considerando también al aprendizaje y a los cambios endócrinos como factores causales.

La conducta agonística se ha estudiado ampliamente en roedores de zonas templadas y subárticas, destacándose su relación con diversos elementos de su dinámica poblacional. De este modo, se han podido conocer los rasgos de sus respectivos sistemas sociales. En géneros como *Microtus*, *Clethrionomys*, y *Peromyscus*, entre otros, se ha visto que hay relaciones de dominancia entre los miembros de una población, y que estas se mantienen por medio de la agresión; sobre todo hacia elementos extraños al grupo (Eisenberg, 1968; Bedford y Hellack, 1978). La agresión tiene relación directa con la madurez sexual y la edad (Christian, 1971; Petticrew y Gadleir, 1974; Novak, 1983), y es una causa importante de la dispersión y la inhibición reproductiva de los subordinados; incidiendo también en su sobrevivencia (Viittala, 1971; Gipps, 1981; Gale, 1983). La conducta varía entre los periodos reproductivos y los no reproductivos a través del tiempo (Gadleir, 1965; Healey, 1967; Webster y Brooks, 1981), y tiene un efecto determinante sobre la distribución espacial de los organismos y las poblaciones (Metzgar, 1971; 1979; Mihok, 1979).

Por otro lado, los cambios en la densidad poblacional promueven variaciones en el patrón de comportamiento agonístico (Krebs, 1970; Turner e Iverson, 1973), el cual también es modificado por las condiciones del hábitat (Sullivan, 1977; Halpin

y Sullivan, 1978) y puede presentar diferencias entre sexos de una misma especie (Eisenberg, 1963; Krebs, et. al., 1976; Mihok, 1976). Se sabe también que los organismos agresivos a nivel intraespecífico pueden no serlo cuando interactúan con otras especies y viceversa (Getz, 1962; Rose y Spevak, 1970).

Basados en estudios sobre territorialidad, Wolff, Freeberg, y Dueser (1983); Wolff y Lundy (1985); y Wolff (1985a, b) han sintetizado un modelo de conducta en ratones del género *Peromyscus*. De acuerdo con éste, la organización social en *P. leucopus* y *P. maniculatus* se encuentra definida por relaciones de dominancia intraespecífica asociadas a una territorialidad competitiva. El ámbito hogareño es mayor en machos que en hembras y los patrones de dispersión son resultado de agresión intrasexual. En los periodos de alta densidad poblacional aumenta la sobreposición de las áreas de actividad, provocando que también aumente la agresividad; sobre todo de parte de los adultos hacia los juveniles.

El presente estudio ha tenido como propósito conocer las características del sistema de organización social del ratón de los volcanes, *Neotomodon alstoni alstoni*, a partir de sus manifestaciones conductuales, partiendo de la base de que la agresividad es un indicador de la posición social. Los resultados obtenidos serán comparados con el modelo anteriormente descrito para verificar si las conclusiones de Wolff, et. al. (op. cit.) son reproducibles en este pequeño mamífero endémico del eje neovolcánico de México.

A N T E C E D E N T E S

Neotomodon fue descrito en 1898 por Merriam C. H., quien lo define como un grupo intermedio entre los géneros Microtus y Peromyscus. En 1910, basado en sus afinidades dentarias con los cricétidos, Goldman lo incluyó en esta familia (Cricetidae). Davis (1944), y Follansbee (1945) determinaron para este género una especie y dos subespecies. Su distribución geográfica ha sido estudiada por Goldman y More (1946), Villa (1953), Hall y Kelson (1959), y Ramirez Pulido (1967); hallándose en los estados de México, Michoacan, Puebla, y Veracruz, y al sur del Distrito Federal. Su reproducción y desarrollo en condiciones de laboratorio ha sido determinada por Estrada (1978), Zarco (1981), y por Martin y Ticul (1982). La ontogenia de los molares de Neotomodon fue descrita por Guzmán en 1969. Los estudios citogenéticos de N. a. alstoni se han realizado en 1972 y 1974 (Uribe), y 1973 (Uribe, et. al.). En cuanto a su filogenia, Yates, et. al. (1979) lo considera congénere de Peromyscus por sus homologías cromosomales. Barrera (1968) y Hentzchel (1977) dieron a conocer su relación con ectoparásitos y comensales que hospedan. Esquivel (1975) hace un estudio comparativo de la musculatura cráneo-cervical entre N. a. alstoni y P. b. levipes, mostrando su estrecho parentezco. Otro estudio anatómico es el de Montoya

(1973), quien se avoca a la morfología del aparato reproductor. Sánchez-Cordero en 1981 determinó para *N. a. alstoni* y otros roedores el patrón demográfico y reproductivo en la sierra del Ajusco. Cansla (1981), y Cansla y Sánchez-Cordero (1984) determinan en el campo el patrón del área de actividad de esta especie.

DESCRIPCION DEL GENERO Neotomodon

Medidas externas: 176-223 mm.; 78-105 mm.; 23-25 mm.; 19-23 mm. Orejas largas y tempranamente desnudas; pelo suave, denso; tubérculos plantares 6; mamas 6. Cráneo ancho; caja cerebral fuertemente abovedada, pequeña; zigomata ampliamente extendidas; placa zigomática extendida anteriormente; foramina incisiva larga, amplia. Molares enraizados, masivos (casi desproporcionadamente largos); plano-coronado, pesadamente esmaltado. M1 y M2 similares, cada uno tiene tres curvas y dos ángulos hundidos externos reentrantes, dos curvas internas, y un ángulo reentrante superficial interno; M3 en forma de estaca. El patrón de esmalte cambia marcadamente con el desgaste. Con desgaste sobre M1 solo el último interior y los ángulos reentrantes por fuera persisten. En

N2 solo persiste el ángulo posterior externo.

La descripción anterior fue publicada por Hall y Kelson en 1959. Dichos autores ubican al género Neotomodon dentro del orden Rodentia, suborden Myomorpha, familia Cricetidae, y subfamilia Cricetinae. Incluyen una especie, N. alstoni, con dos subespecies: N. a. alstoni y N. a. perotensis.

En N. alstoni (ratón de los volcanes) las partes superiores son grisáceas a grisáceas pulimentadas, algunas veces (estacionalmente) con café; las partes inferiores blancas, frecuentemente con pelo pectoralmente desteñido; cola suavemente bicoloreada, oscuro arriba, blanco abajo (Hall y Kelson, op. cit.).

DESCRIPCION DE LA ZONA DE ESTUDIO

Políticamente la zona de estudio pertenece a la delegación Tlalpan del Distrito Federal. Se halla ubicada en los 19° 07' latitud norte y 99° 12' longitud oeste, a una altitud de 3000 m. sobre el nivel del mar (Fig. 1). El acceso a esta área es por la carretera federal México-Guerravaca, a la altura del Km 43, en la localidad conocida como "La Cima". La población más cercana, Parres, se encuentra a tres Km. de distancia sobre la misma carretera.

Clima

Presenta un clima del tipo C (w2) (h) (b) i. El más húmedo de los templados subhúmedos con lluvias en verano, cociente P/T mayor de 55. Porcentaje de lluvia invernal menor de 5 de la anual. Verano fresco largo, temperatura media del mes más caliente entre 6.5 y 22 °C, y del mes más frío entre 3 y 18 °C. Isothermal. (DETENAL, 1982).

Vegetación

Como en todo el eje volcánico transversal, la zona de estudio es una área de gran concentración de pinares, aunque ya mermeados por el impacto de la presión demográfica (Rzedowski, 1978). Las especies arbóreas presentes son *Pinus montezumae*, *P. radiata*, *P. hartwegii*, *P. patula*, y *Supressus* sp. Gran parte de la zona se halla cubierta de pastizal antropógeno del tipo zacatonal alpino, formado por gramíneas altas que crecen en extensos macollos. Las especies típicas son *Eestuca amplissima*, *Mulenberglia macrura* y *Stipa* sp.

Geología

Cenozóico superior volcánico. Principalmente rocas volcánicas del Plioceno superior a reciente, entre las que predominan lavas, brechas, y tobas basálticas y andosíticas de la serie Chichinautzin (Carta geológica de México, 1976).

Topografía

El terreno es poco accidentado, existen solo algunos pequeños montículos rocosos con una delgada capa de suelo. En el límite sur de la zona se encuentra, en una elevación de aproximadamente 200m, la estación meteorológica "La Cima". La

altitud aumenta en dirección NO con una pendiente poco pronunciada, apenas apreciable dentro de los límites del área de estudio.

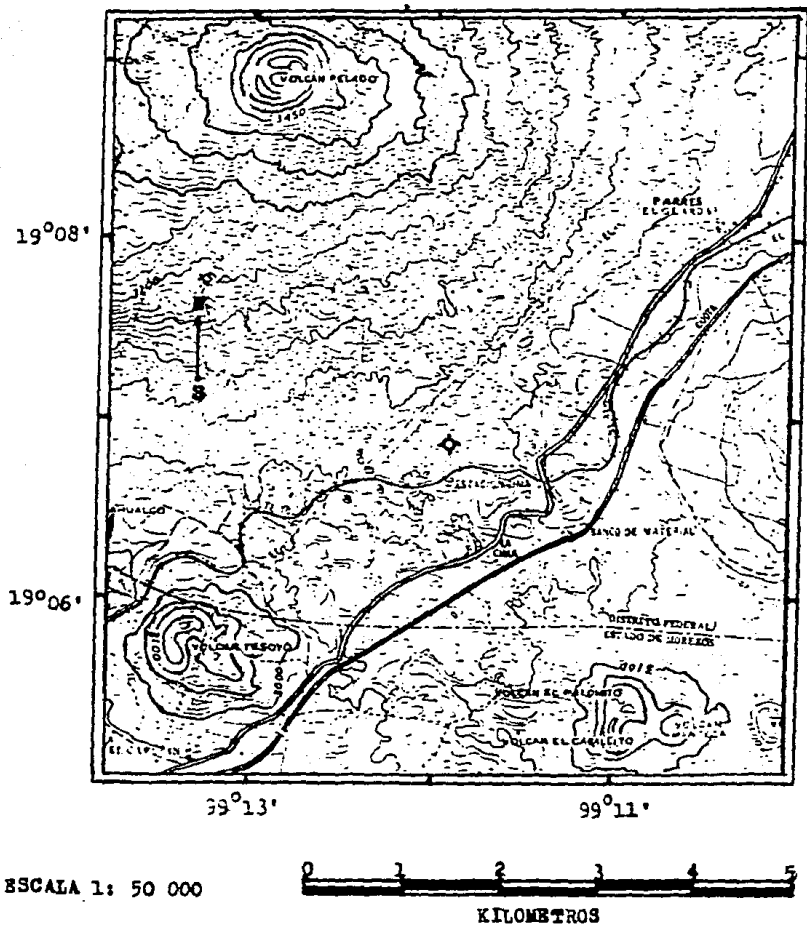


FIG: 1 Localización de la zona de estudio
(Inst. Nal. de Est. Geo. e Inf. 1984)

HIPOTESIS

Si el modelo de Wolff et. al. en Peromyscus es aplicable a Neotomodon a. alstoni se espera entonces que, considerando la agresividad como un indicador de la posición social se cumplan para esta especie las siguientes predicciones:

1. Los individuos adultos forman la clase de edad dominante de la población, habiendo también entre estos, relaciones de dominancia-subordinación donde los más agresivos son los dominantes. Dichas relaciones son más intensas en machos que en hembras.

2. las diferencias en posición social se acentúan durante los periodos reproductivos debido a la mayor sobreposición territorial y se hacen menos notorias en los periodos no reproductivos.

3. las relaciones intrasexuales de dominancia-subordinación varían directamente con los cambios en el tamaño poblacional, haciéndose más evidentes durante los valores altos de este.

OBJETIVOS

Objetivo general

Conocer la organización social de Neotomodon a. alstoni tomando como base su conducta agonística en condiciones seminaturales.

Objetivos particulares

1. Determinar el ciclo de agresión en machos y hembras, y evaluar su relación con la edad, la reproducción, y el tamaño poblacional.

2. Establecer con base en su relación con estos parámetros el papel de la agresividad como determinante del sistema social en N. a. alstoni, así como las características de dicho sistema.

3. Confrontar los resultados obtenidos en este estudio con los trabajos de Wolff (op. cit.) en Peromyscus de zonas templadas.

MATERIALES Y METODOS

Los muestreos se llevaron a cabo en una área de aproximadamente 2500 m². Se ubicó en esta un cuadrante con 90 estaciones de trapeo señaladas con estacas de aluminio en arreglo de 5 x 18 con cinco metros de separación entre ellas. Se utilizaron trampas de aluminio tipo Sherman con medidas 75 x 70 x 230 mm, cebadas con una mezcla de crema de cacahuete, hojuelas de avena, y esencia de vainilla. Se trapeó durante cuatro noches mensualmente, y durante los meses de mayor actividad reproductiva se trapeó durante dos noches más. Las trampas se colocaban por la tarde y se recogían en la mañana del día siguiente registrando los siguientes datos: número de trampa, especie, sexo, longitud total, de la cola, de la pata trasera, de la oreja, peso, tipo de pelaje (viejo o nuevo; con o sin muda), presencia de ectoparásitos, y condición reproductiva, es decir, posición y tamaño de los testículos en los machos, y presencia de embriones, desarrollo mamario, y estado de la vagina en las hembras. Los ejemplares se marcaron por ectomización de falanges (Martof, 1953).

Con base en los datos de colecta los ratones fueron clasificados como juveniles cuando tuvieron un peso menor de 20 g y no presentaron actividad reproductora, y como adultos cuando su peso fue mayor o igual a 20 g, presentando o no actividad

reproductora. La condición reproductiva se obtuvo por observación de rasgos externos, considerándose como elementos reproductivos (R) los machos con testículos descendidos y las hembras con perforación vaginal, gestantes, o lactantes; y como elementos no reproductivos (NR) a los machos con testículos abdominales y las hembras con vagina cerrada, sin embriones, y con desarrollo mamario pequeño.

Las pruebas de comportamiento se llevaron a efecto en una arena neutral de acrílico transparente de 45 x 45 cm de área y 35 cm de altura. La conducta se observó en encuentros por parejas de animales del mismo sexo. Se probaron las siguientes combinaciones:

Macho adulto (R) - Macho adulto (NR)

Macho adulto - Macho juvenil

Hembra adulta (R) - Hembra adulta (NR)

Hembra adulta - Hembra juvenil

Los ratones de la pareja probada se colocaron en sucesión rápida en lados opuestos de la arena de pruebas. La observación de los actos conductuales se realizó durante 15 minutos. La elección de los actos registrados estuvo basada al igual que la determinación del resultado en Wolff, Freeberg, y Dueser (op. cit.).

Las conductas registradas fueron:

Aproximación ofensiva (AO)

Orientación y movimiento de un animal hacia su oponente provocando una respuesta ofensiva o defensiva de este último.

Ataque (A)

Un lance repentino hacia un oponente habiendo contacto.

Persecución (P)

Seguimiento rápido tras un animal en retiro.

Retiro (R)

Escape rápido resultante de un ataque o aproximación ofensiva por el oponente.

Determinación del resultado:

Dominante

El animal con el mayor número total de ataques, aproximaciones ofensivas, y persecuciones fue considerado dominante.

Empate

Ambos animales tuvieron el mismo número de retiros y/o.

conductas agresivas (la agresión incluye aproximaciones ofensivas, ataques, y persecuciones en las que un animal intenta desplazar a su oponente).

No agresión

Cuando ningún animal exhibió alguna agresión hacia el otro, la interacción fue declarada no agresiva.

Una vez concluidas las pruebas, los ratones fueron regresados a sus trampas y liberados después en el mismo sitio en que fueron capturados.

El tamaño de la población se obtuvo por el método del número mínimo de animales vivos conocido (NMA) (Hilborn, et. al 1976). Este método considera a todos los animales capturados y marcados en la colecta más aquellos capturados en colectas subsecuentes, y que habían sido marcados en colectas anteriores.

R E S U L T A D O S

Las colectas se llevaron al cabo de Noviembre de 1986 a diciembre de 1987 y los registros de la conducta agonística cubrieron los periodos de invierno, primavera, verano, y otoño de este último año. Se efectuaron un total de 240 encuentros de parejas entre animales de diferentes edades y distinta condición reproductiva. De estos, 89 presentaron agresión y 151 fueron no agresivos (Fig. 2). Se realizaron además 25 encuentros entre individuos no reproductivos en los que no hubo agresión.

De los encuentros con agresión nueve se decidieron como empates y en los 80 restantes se dió la dominancia de uno de los elementos y la consecuente subordinación del otro. Estos resultados pueden verse en el cuadro 1, en el que aparece también la frecuencia por minuto de las conductas individuales en encuentros de 10 y 15 minutos. Se observó por pruebas de Chi-cuadrada que no hubo diferencia significativa en el número de conductas dominantes y sumisivas exhibidas entre sexos, entre clases de edad, y entre elementos reproductivos y no reproductivos. Sin embargo, los juveniles nunca dominaron a los adultos en algún encuentro y los reproductores tuvieron una dominancia significativamente mayor que la esperada sobre los no

reproductores.

Hembras y machos reproductivamente activos dominaron 23.5 y 28.5% de sus encuentros respectivamente, no habiendo diferencia significativa entre ambos sexos ($\chi^2 = 1.0$, G. L. = 1, $P > 0.1$). Los adultos por su parte, dominaron a los juveniles en 33% de los encuentros en hembras y en 59% de los encuentros en machos. En este caso sí hubo diferencia significativa intersexual ($\chi^2 = 7.35$, G. L. = 1, $P < 0.005$).

En la fig. 3 pueden apreciarse las variaciones en la agresión y en la actividad reproductora ocurridas en la población durante su estudio. El periodo reproductivo se extendió de Abril a Septiembre con picos en Mayo y Julio, en tanto que el número de encuentros agresivos alcanzó sus valores máximos en Julio y Agosto. Resulta fácil observar que la reproducción y la agresión guardaron una relación directa.

La actividad reproductora y el nivel de agresión tuvieron tanto en hembras (Fig. 4) como en machos (Fig. 5) una evolución paralela a través del tiempo. En hembras la actividad reproductora descendió de 60% en el periodo Diciembre-Noviembre (otoño) a 40% en febrero (invierno). En este mes la agresión no se produjo, y su valor se mantuvo en cero hasta bien entrada la primavera (mayo). La actividad reproductora comenzó a incrementarse en Abril (75%), y de manera gradual llegó en junio a 100%. En este mes la agresión

comenzó a manifestarse (10%). Los valores más altos se observaron durante el verano, con 100% en Julio y Agosto para la actividad reproductora y 50 y 46% de encuentros con agresión en Julio y Agosto respectivamente. En Septiembre se inició un descenso que para Octubre (inicio del otoño) había llevado a 25% la actividad reproductora y a 30% la agresión. En Noviembre hubo un aumento en la reproducción (66.5%), mientras que la agresión continuó disminuyendo (5%). En Diciembre (final del otoño) cesó la actividad reproductora y no hubo agresión en los encuentros.

En machos la actividad reproductora descendió de 60% a 30% en el paso de otoño a invierno donde la agresión fue de cero. Para la siguiente colecta, en primavera (Abril), la actividad reproductora se incrementó en 20% y la agresión se presentó en 14.3 % de los encuentros. Ambos parámetros continuaron aumentando hasta Mayo y tuvieron un ligero descenso en Junio. Al igual que en las hembras los valores máximos se presentaron en el verano, en Julio para la actividad reproductora (71%) y en Agosto para el nivel de agresión (80%). A partir de estos valores la reproducción comienza a decrecer al igual que la agresión (Septiembre). Esta tendencia continuó en los meses siguientes, hasta caer ambos en Diciembre (final del otoño) a cero.

Los niveles de agresión también pudieron relacionarse con los diferentes estados reproductores de los individuos. En la Fig. 6 se observa que en hembras los valores altos se presentaron cuando la reproducción estuvo en su punto más alto, es decir,

cuando la mayor parte o bien la totalidad de estas se encontraron en actividad reproductiva. El principio de la agresión coincidió con la aparición de hembras gestantes y fué en aumento conforme se llegaba a la etapa de lactancia de tal modo que, cuando en la población coexistieron elementos en diferentes estados reproductores se incrementaron las relaciones agonísticas. Esto ocurrió al final de la primavera (Junio) y durante la mayor parte del verano (Julio y Agosto). No se colectaron hembras gestantes o receptoras al iniciarse el otoño (Octubre), en cambio se encontraron nuevamente animales sin actividad sexual y algunas que aún se hallaban en lactancia. Aunque en Noviembre hubo evidencias de reproducción tardía, para Diciembre todas las hembras colectadas fueron inactivas y no mostraron agresión entre ellas.

En machos la reproducción y los estados reproductores tuvieron una relación similar a la descrita en hembras. Aquí también se incrementó la agresión cuando la proporción de elementos reproductivamente activos fué mayor que la de los elementos inactivos (Fig. 7).

Características más detalladas sobre la intensidad de la agresión pueden apreciarse en las Figs. 8 (hembras) y 9 (machos). Se nota en ambas una aparición sucesiva de las conductas. En los primeros encuentros con carácter agonístico solo se registraron aproximaciones ofensivas y retiros. En los meses siguientes se sumaron los ataques primero y posteriormente las persecuciones,

dibujandose un patrón bien definido de la intensidad.

En machos la agresión se intensificó a partir de Mayo y su grado más alto lo adquirió en Agosto y Septiembre, cuando en los encuentros se presentaron las cuatro conductas consideradas. En hembras la mayor intensidad se observó durante los meses de Julio y Agosto.

La relación entre la conducta agonística de N. alstoni y las variaciones en el tamaño de su población está representada en la Fig. 10. En Noviembre y Febrero en número mínimo de animales vivos conocido fué de 23 y 21 respectivamente, y el porcentaje de agresión fué cero. En Abril la población disminuyó a 10 individuos y la agresión fué de 7.70%. En Mayo la población aumentó a 23 individuos y la agresión llegó a 27%. Ambos descendieron ligeramente en Junio. Los valores más altos de agresión se registraron en Julio (60%) y Agosto (58%), en tanto que el tamaño poblacional descendió a 17 individuos en Julio y a 5 en Agosto. En estos meses la relación se hizo marcadamente inversa. En Septiembre el nivel de agresión bajó a 32% y a 31% en Octubre, continuando este descenso a 5% y cero en Noviembre y Diciembre respectivamente, mientras el número de individuos en el Área fué de 12 en Noviembre y de 9 en Diciembre.

PARAJA	TOTAL DE ENCUENTROS	ENCUENTROS CON DOMINANCIA	APROXIMACIONES OFENSIVAS	ATAQUES	PERSECUCIONES	RETROS	P
HA R HA NR	102	29 7	0.17 (0.09) 0.17 (0.10)	0.19 (0.11) 0.13 (0.06)	0.18 (0.11) 0.06 (0)	0.08 (0.02) 0.15 (0.11)	0.0001
HA HJ	17	10 0	0.15 (0.05) 0.10 (0)	0.10 (0) 0	0 0	0 0.15 (0.07)	0.001
HA R HA NR	106	25 4	0.23 (0.12) 0.13 (0.07)	0.23 (0.17) 0.15 (0.11)	0.06 0	0.08 (0.02) 0.11 (0.05)	0.00004
HA HJ	15	5 0	0.26 (0.11) 0.13 (0.05)	0.17 (0.15) 0.10	0.10 (0) 0	0 0.10 (0)	0.0312

CUADRO 1 Número de conductas dominantes y sumisivas mostradas por N. alstoni en los encuentros de parejas en los cuales se hizo una decisión dominante/sucordinado. Las conductas están mostradas como frecuencia/minuto (desviación estándar). El nivel de significancia para la probabilidad de dominancia del primer elemento de la pareja se obtuvo por estadística binomial. HA=macho adulto, MJ=macho juvenil, HA=hembra adulta, HJ=hembra juvenil, R=reproductivo (a), NR=no reproductivo (a).

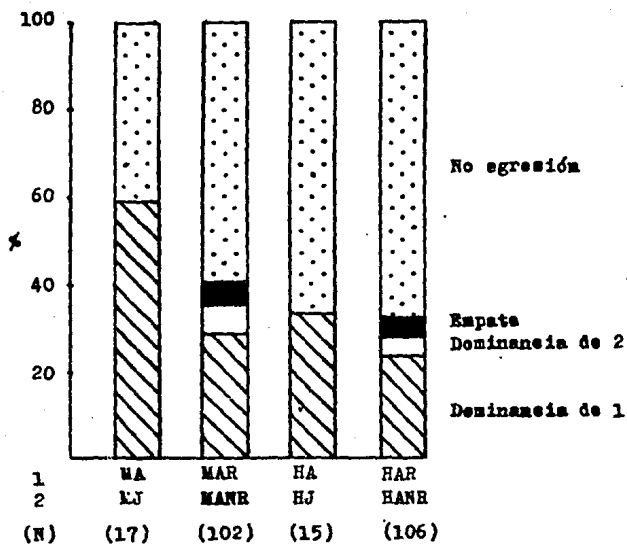


FIG. 2 Porcentaje de resultados con dominancia, empate, y no agresión en 240 encuentros intraspecificos de parejas en *N. alstoni*. (N)= Número de encuentros

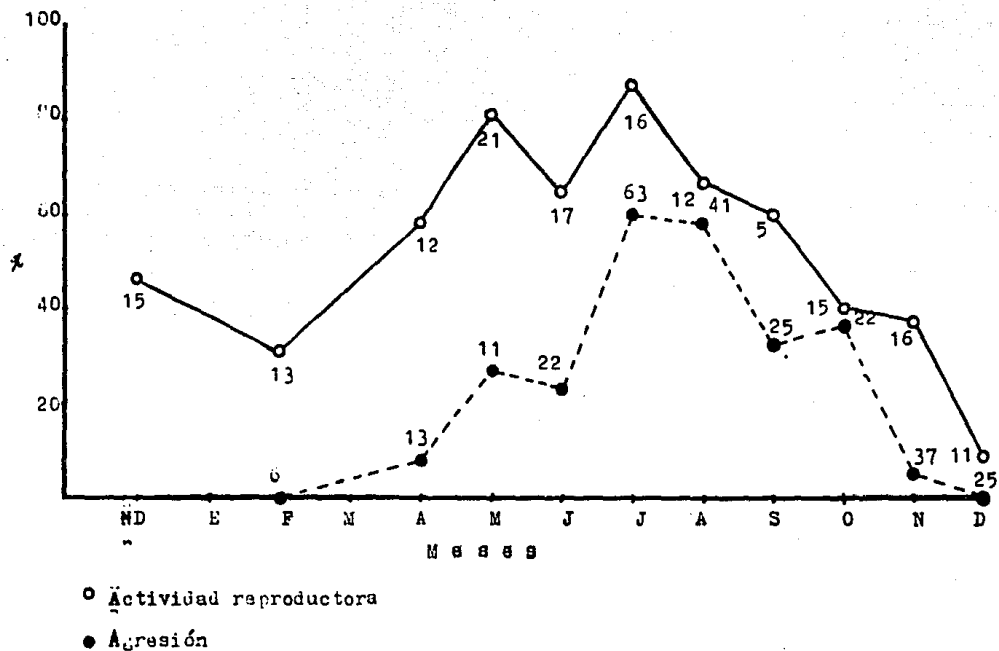
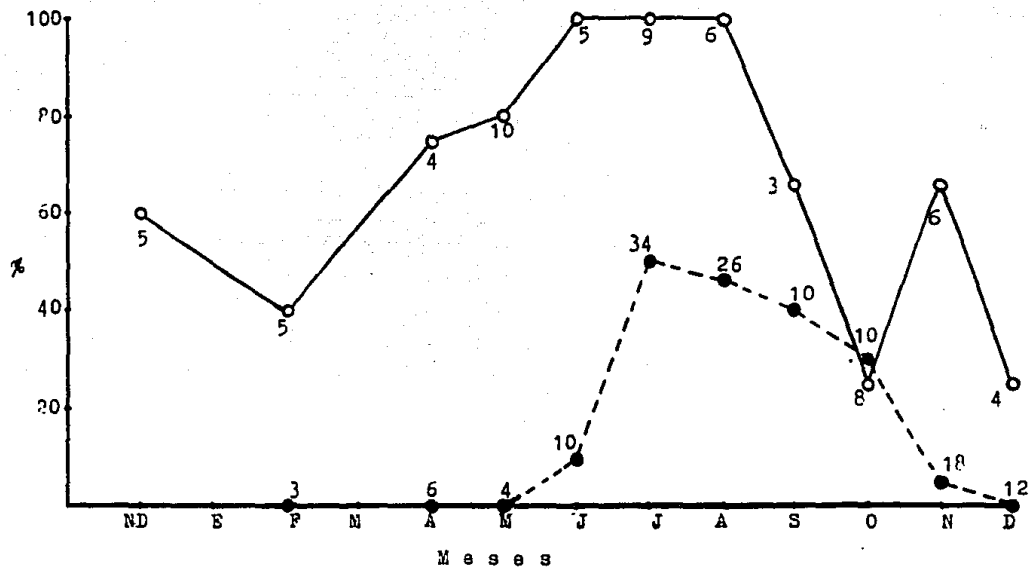


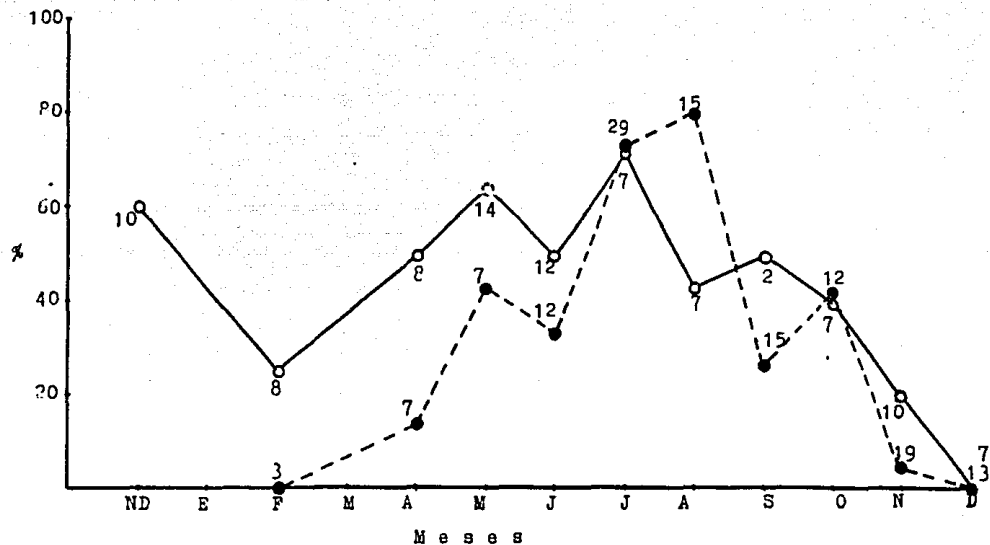
FIG. 3 Agresión (% de encuentros) y actividad reproductora en la población. Los números en la gráfica corresponden al tamaño de muestra: en agresión, número de encuentros; en actividad reproductora, número de individuos.



○ Actividad reproductora

● Agresión

FIG. 4 Agresión (% de encuentros) y actividad reproductora en hembras. Los números en la gráfica corresponden al tamaño de muestra: en agresión, número de encuentros; en actividad reproductora, número de individuos.



○ Actividad reproductora

● Agresión

FIG. 5 Agresión (% de encuentros) y actividad reproductora en machos. Los números en la gráfica corresponden al tamaño de muestra: en agresión, número de encuentros; en actividad reproductora, número de individuos.

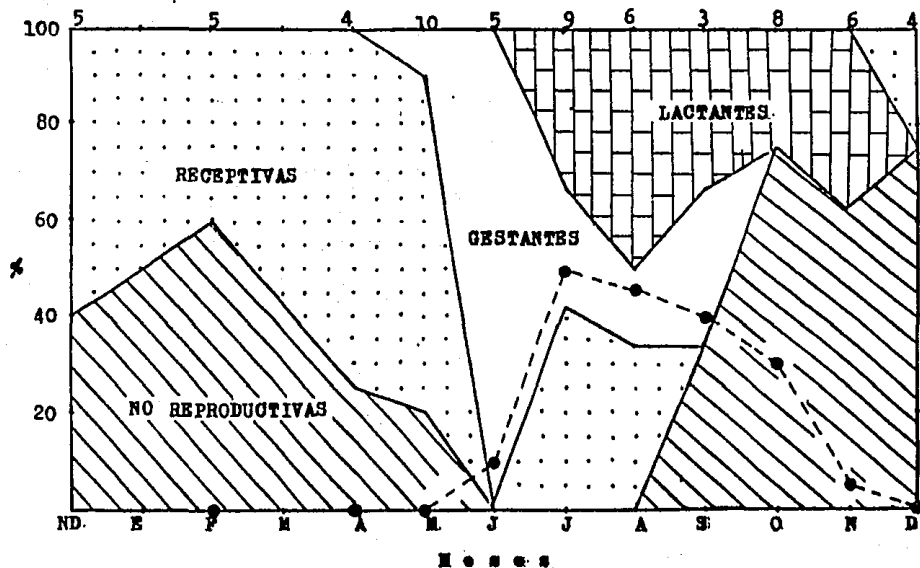


FIG. 6 Agresión (●) y diferentes estados reproductores en las hembras. Los números arriba de la gráfica corresponden al tamaño de muestra.

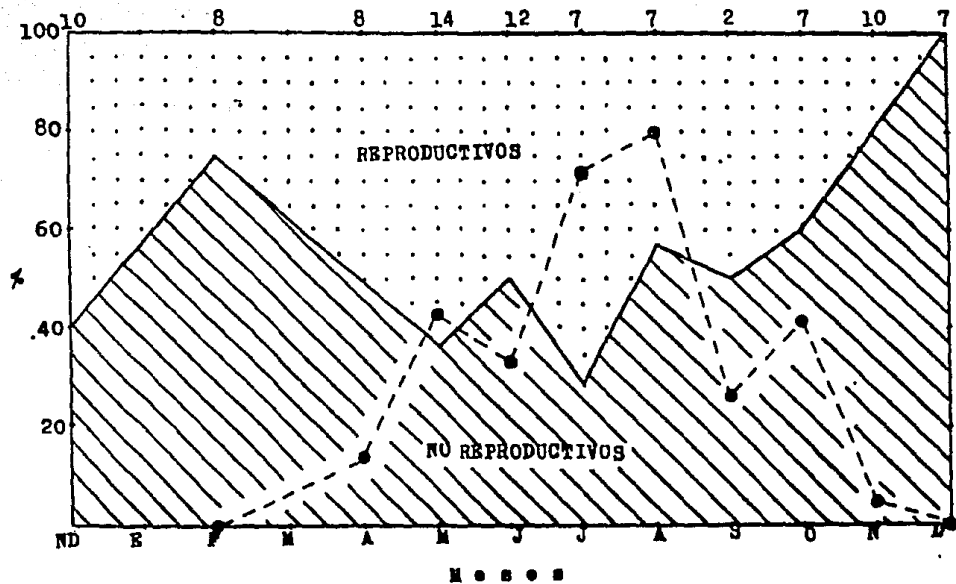


FIG. 7 Agresión (●) y diferentes estados reproductores en los machos. Los números arriba de la gráfica corresponden al tamaño de muestra.

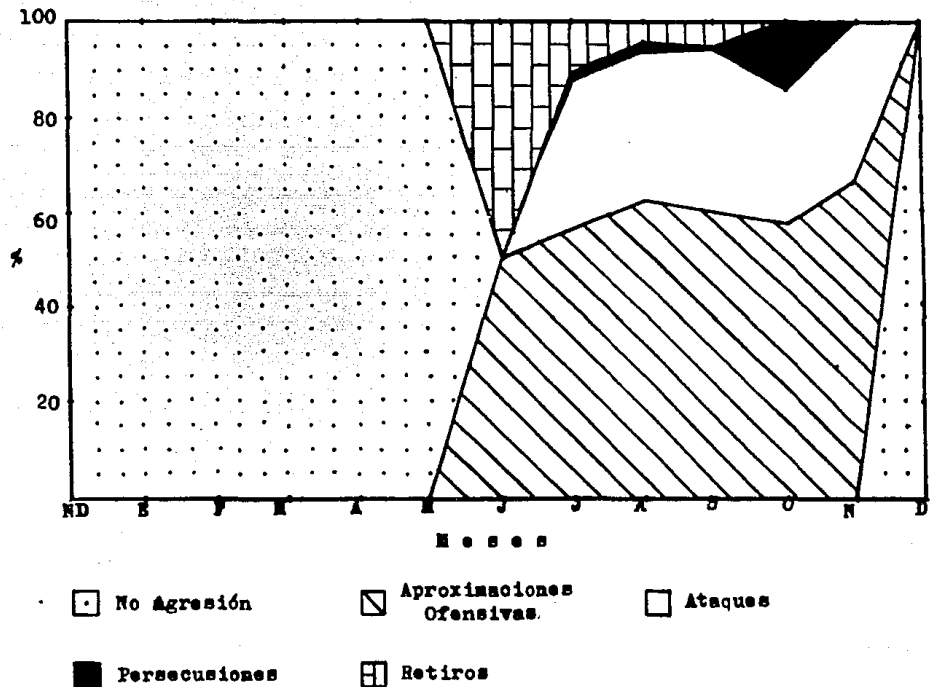


FIG. 8 Conductas dominantes y sumisivas en hembras. Los valores corresponden a las frecuencias relativas (%).

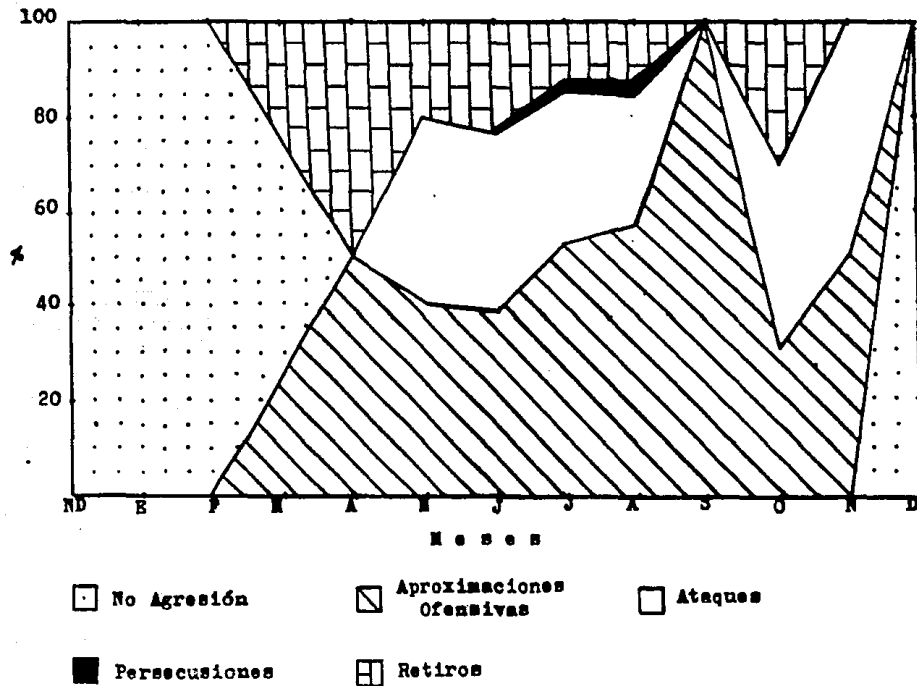
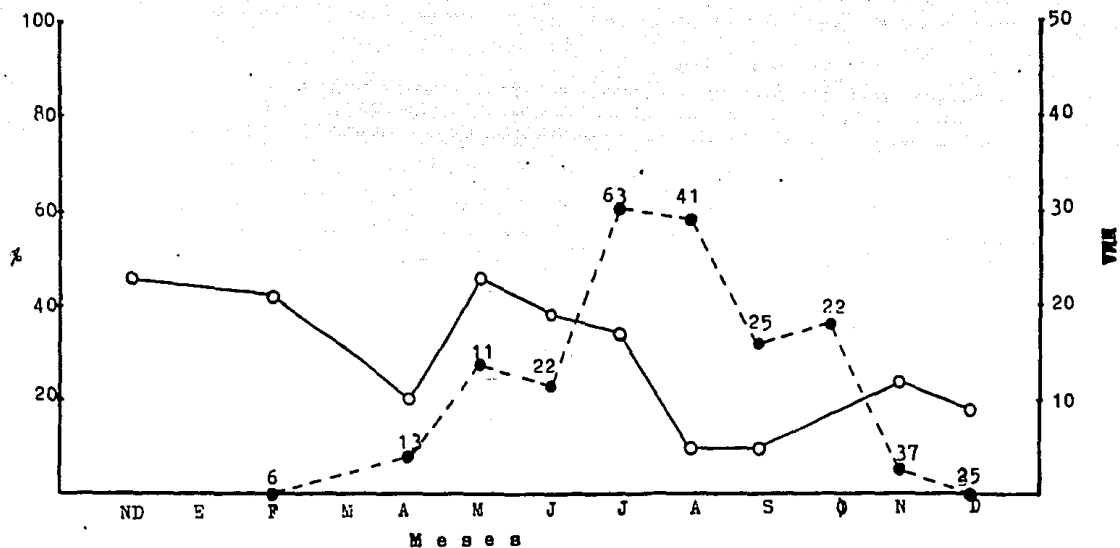


FIG. 9 Conductas dominantes y sumisivas en machos. Los valores corresponden a las frecuencias relativas (%).



○ Número Mínimo de Animales Vivos (NMA)

● Agresión

FIG. 10 Agresión (% de encuentros) y tamaño poblacional (Número Mínimo de Animales Vivos). Los números en la gráfica corresponden al número de encuentros.

DISCUSION

Neotomodon a. alstoni exhibió un patrón de conducta agonística de carácter estacional. Las relaciones dominancia-subordinación no fueron permanentes a lo largo del año, sino que se hallaron limitadas a los periodos de primavera tardía y verano. Por otro lado, si se considera la proporción de encuentros con agresión con respecto al total de pruebas puede apreciarse que dicha conducta no es precisamente de una alta frecuencia dentro del grupo y que se manifiesta solo bajo condiciones especiales, inherentes a la dinámica misma de la población. En otras palabras: si bien las manifestaciones agresivas estuvieron asociadas en términos individuales con la edad y la madurez reproductiva, su mayor intensidad y su frecuencia más alta se presentaron sincrónicamente con el periodo de mayor actividad reproductora de la población.

El hecho de no haber diferencia significativa en el número de conductas dominantes y sumisivas entre sexos, edades, y grupos de distinta condición reproductiva, sugiere que aproximaciones ofensivas, ataques, persecuciones, y retiros, deben surgir de manera aleatoria en un encuentro dado y que ninguna de tales conductas es privativa de algún grupo sexual, etario, o

reproductivo en particular. Resultados similares fueron obtenidos por Wolff, Freeberg, y Dussler (1983) cuando en ciertos territorios previamente ubicados probaron a los residentes en encuentros con visitantes (intrusos), en poblaciones de ratón ciervo (Peromyscus maniculatus) y de ratón de patas blancas (Peromyscus leucopus) de los bosques de Virginia E. U. Sin embargo, ellos no hacen comentarios específicos al respecto.

La agresión estuvo asociada en forma evidente al comportamiento reproductivo de la población, y fué un rasgo más común en los elementos reproductores que en los no reproductores. Lo anterior lleva a suponer que dicha conducta se acentúa en los individuos con la madurez sexual, y que se manifiesta cuando llega el momento de la reproducción. Es decir, que la reproducción es la causa inmediata de la conducta agresiva en Neotomodon.

Estudios demográficos en P. maniculatus de la Columbia Británica Can. efectuados por D. Fairbairn (1977, 1978) mostraron una desaparición considerable de individuos durante la estación reproductiva, lo que provocó un descenso en el tamaño poblacional en este periodo. Ella atribuyó este descenso a la dispersión de machos subordinados provocada por la conducta agresiva de los elementos reproductivos y a la muerte de algunas hembras que se reproducen tempranamente. Anteriormente Savidge (1974 a, b) había reportado que la agresión por hembras reproductivas promueve la dispersión; y más recientemente Galindo y Krebs (1987) han

argumentado una mayor importancia de la conducta de las hembras en la regulación poblacional. Ambos trabajos se refieren a P. maniculatus.

Analizando de manera conjunta las relaciones agresión-reproducción y agresión-tamaño poblacional obtenidas en este estudio, se puede esperar que el fenómeno de causa-efecto que Fairbairn (op. cit..) describió en P. maniculatus ocurra con bastante similitud en N. alstoni. Aquí la conducta agresiva fué más frecuente en el periodo de reproducción, mientras que el tamaño de la población tuvo sus valores más bajos. Análogamente, en épocas no reproductivas la agresión fué mínima y el número poblacional se incrementó. Debe ser válido por lo tanto, atribuir los descensos en el número de organismos a la emigración causada por presiones sociales, entendiéndose como tales las relaciones agonísticas entre los miembros de la población. No se descarta, claro, la mortalidad in situ como mecanismo alternativo en el control de las densidades

Los encuentros agresivos entre adultos machos y juveniles machos en N. alstoni se caracterizaron por la dominancia total de los primeros. Este mismo comportamiento fué observado en P. maniculatus por Sadleir (1965) en un estudio que incluyó manipulación demográfica (remoción de adultos en el campo) y pruebas de laboratorio con los animales capturados. Sus resultados sostienen que la sobrevivencia y el reclutamiento de los juveniles

están limitadas por la agresión por parte de los adultos, sobre todo en épocas reproductivas. Estudios posteriores han apoyado esta afirmación (Healey 1967; Petticrew y Sadleir 1974; Halpin 1981). Un mecanismo de regulación demográfica igual o bastante parecido debe operar en el ratón de los volcanes, no solo por la mencionada convergencia de conductas, sino también porque la fluctuación de sus poblaciones sigue un patrón muy similar a las de los peromiscinos de regiones septentrionales a las que aquí se ha hecho referencia (Cansla y Sánchez-Cordero 1984).

Los resultados de este estudio mostraron que, en términos cuantitativos, la dominancia de hembras adultas sobre hembras juveniles fué menos severa que la de machos adultos sobre machos juveniles. Esto sin embargo, en ningún momento niega la importancia que la conducta agonística de las hembras debe tener en la conformación y el mantenimiento de la estructura social. De hecho, hay trabajos que demuestran el relevante papel que las hembras tienen en el control del reclutamiento de juveniles (Metzgar, 1971), de su sobrevivencia (Galindo y Krebs op. cit.), y en la dispersión de estos (Savidge op. cit.); apoyando la hipótesis de que machos y hembras no difieren en su conducta agresiva hacia los juveniles (Halpin op. cit.; Halpin y Sullivan 1978). En algún momento incluso, se ha reportado una mayor agresión por parte de las hembras (Ferkin 1987). Es por tanto recomendable verificar si su diferencia con respecto a los machos sigue siendo significativa con tamaños de muestra mayores,

tratando ante todo de hacerlo en condiciones lo más cercanas que sea posible al ambiente natural de los animales.

Considerando que el comportamiento espacial de *Neotomodon* se caracteriza por una relación directa entre la actividad reproductora y el tamaño del área de actividad (Canela y Sánchez-Cordero op. cit.), resulta obvio que la agresión debe tener como objetivo primario la defensa, y en determinado momento la expansión territorial individual. La congruencia entre relaciones espaciales y relaciones agonísticas no solo prueba que ambos, hembras y machos son territoriales, sino que además hace posible caracterizar otros aspectos del sistema social, tales como estrategias de reproducción y de dispersión.

Las variaciones en el nivel de agresión, en complemento con el patrón del área de actividad parecen indicar que *Neotomodon* se reproduce bajo un sistema poligámico. Si los machos son los primeros en manifestar agresión quizá se deba a una competencia inicial por las hembras, ya que estas aumentan su agresividad un poco más tarde; más de acuerdo con su estado reproductivo que con una competencia por parejas machos.

Comunmente se sabe que para cualquier individuo (hembra o macho) la posesión de un territorio representa por una parte el abastecimiento alimentario, y por otra, el acceso a un mayor número de parejas; lo que aumenta su probabilidad de reproducirse

y mantener su genotipo en la población. Esto apoya la idea de que los animales subordinados tienden a dispersarse, sobre todo si la dispersión se visualiza como un rasgo adaptativo, producto de selección individual; es decir, que aquellos individuos cuya aptitud es baja en el área que habitan deben emigrar hacia otros sitios donde puedan maximizarla, aportando además el material para la evolución en estos nuevos lugares (Bekoff 1977; Fairbairn 1978).

Si la agresión en *N. alstoni* es reflejo de la conducta territorial, y esta a su vez responde a necesidades reproductivas, los elementos subordinados (en su mayoría juveniles destetados y adultos sexualmente inactivos) deben salir de la población. Este fenómeno se promueve con el fin de mantener una cierta estructura poblacional durante la reproducción, limitando el número de hembras y de machos (Nadeau et. al. 1981). Una información más completa sobre los mecanismos de dispersión debe ser obtenida por experimentación demográfica, sobre todo retirando a los elementos dominantes de algunas áreas para comparar la sobrevivencia y el reclutamiento en ellas con los procesos naturales en áreas control.

Otro factor importante que justifica la agresión como mecanismo de defensa territorial es el aumento de las necesidades energéticas de cada individuo durante los eventos reproductivos. Se ha observado por análisis de contenido estomacal que *N. alstoni*

mantiene durante todo el año una dieta que se basa principalmente en hojas y tallos de pequeñas herbáceas, y que durante el periodo de reproducción consume además grandes cantidades de polen, ya que la floración en el Área ocurre también en esta época (Prieto 1987). Siendo el polen un alimento más completo que la hierba resulta evidente que es el encargado de cubrir la demanda energética de la reproducción, por lo que se convierte en un recurso limitante y objeto de defensa contra otros individuos de la especie. La importancia del alimento sobre la población puede evaluarse también por estudios que contemplen algún tipo de suplemento en la dieta común, o bien alguna limitación provocada esta.

Retomando las hipótesis que sirvieron de base a este estudio, ha quedado de manifiesto que, en términos generales, los rasgos del sistema social de Peromyscus conjuntados por Wolff et. al. (1983), Wolff y Lundy (1985), y Wolff (1985 a, b) y los obtenidos en este estudio para Neotomodon, son los mismos. Existió solo una divergencia parcial en el postulado de que la dominancia y subordinación intrasexuales varían de manera directa con el tamaño de la población, ya que esta predicción solo fue válida durante los periodos en los que no hubo actividad reproductora.

Al igual que las hipótesis de trabajo, también el análisis de los resultados partió de la comparación entre las poblaciones

de Neotomodon alstoni en la región central de México y las poblaciones de Peromyscus sp. en las zonas templadas y subárticas de los Estados Unidos y Canadá. Esta comparación tiene motivos importantes desde el punto de vista evolutivo, ya que desde la primera vez que se describió a Neotomodon (Merriam 1898) se le atribuyó una estrecha relación filogenética con Peromyscus; y recientemente se le ha ubicado como una especie más -Peromyscus alstoni- dentro de este género (Williams et. al. 1965).

En este sentido, se considera que Neotomodon se originó de un peromiscino que en un momento determinado, probablemente durante la última glaciación, abandonó su lugar de origen emigrando hacia el sur, hasta colonizar un hábitat nuevo y diferente de donde ahora es endémico: el eje neovolcánico en México.

Dado el aislamiento geográfico de Neotomodon con respecto a sus congéneres del norte, cabría esperar que la diferencia entre las presiones ambientales que cada uno recibe operasen en favor de la divergencia de sus conductas y sistemas sociales. Esto sin embargo no ocurre, y la marcada similitud hallada a través de este trabajo sugiere que la evolución del ratón de los volcanes, hasta ahora, ha sido mediada más bien por una continuidad filogenética que por una respuesta ecológica.

CONCLUSIONES

Las conductas agresivas entre las clases de edad y entre grupos de distinta condición reproductiva en ambos sexos no varían en términos cualitativos. La dominancia y la subordinación por lo tanto, se definieron por la frecuencia de manifestaciones ofensivas o defensivas que cada individuo mostró en los encuentros de parejas.

Los adultos reproductivamente activos componen la clase dominante sobre los juveniles y sobre otros adultos sin actividad reproductora, lo mismo entre machos que entre hembras.

Las relaciones agonísticas (dominancia-subordinación) se hacen más frecuentes durante los periodos reproductivos.

Los cambios en el tamaño de la población se presentan más como una consecuencia que como una causa de la agresión.

Al final de la primavera y durante el verano la composición poblacional se desvía en favor de los adultos sexualmente activos, y el número de individuos disminuye debido a la dispersión de subordinados; este comportamiento responde a necesidades

reproductivas. La dispersión es un aspecto que requiere ser tratado en estudios aparte, y se recomienda la manipulación demográfica como método de trabajo.

N. alstoni es una especie de conducta territorial, sobre todo durante los eventos reproductivos. Esto parece indicar la existencia de una estrategia poligámica.

La necesidad de cubrir una mayor demanda energética durante la reproducción, sumada a la estacionalidad de algunas fuentes alimenticias como el polen, también actúa como factor causante de la agresión y la territorialidad.

La dinámica social de *N. alstoni* es bastante similar a la observada en las poblaciones de *Peromyscus* sp de los Estados Unidos y Canadá, no obstante que las condiciones ambientales en que vive son diferentes. Esta igualdad confirma la estrecha relación filogenética que existe entre *Peromyscus* y *Neotomodon*.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

L I T E R A T U R A C I T A D A

BARRERA, A. 1968. Distribución cliserial de los sifonáptera del volcán Popocatepetl, su interpretación biogeográfica. An. Inst. Biol. U. N. A. M., Mexico 39, se. Zool., (1): 35-100

BEDFORD, M. V. y J. J. HELLACK. 1970. Comparison of neighbor recognition in two species of deer mice (Peromyscus). J. Mammal., 59: 339-346

BEKOFF, M. 1977. Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioral phenotypes. Amer. Natur. 11: 715-732

CANELA, R. M. 1981. Ambito hogareño del ratón de los volcanes Neotomodon a. alstoni (Rodentia: Cricetinae) en la Sierra del Ajusco. Tesis U. N. A. M. Fac. Ciencias

----- y SANCHEZ-CORDERO. 1984. Patrón del Área de actividad del ratón de los volcanes Neotomodon a. alstoni (Rodentia: Cricetinae). An. Inst. Biol. U. N. A. M., México 55, ser. Zool. (2): 285-306

CARTA TOPOGRAFICA. Ciudad de México. 1984. S. P. P. Inst. Nal. Est. Geo. Inf.

CHRISTIAN, J. J. 1971. Fighting, maturity, and population density in Microtus pennsylvanicus. J. Mammal. 52: 556-566

COMITE DE LA CARTA GEOLOGICA DE MEXICO. 1976. Carta geológica de México. 4a ed.

DAVIS, W. B. 1944. Notes of Mexican mammals. J. Mammal. 25: 370-403

----- y L. A. FOLLANSBEE. 1945. The Mexican volcano mouse Neotomodon. J. Mammal. 26: 401-411

DETENAL. 1982. Carta de climas, zona centro

EISENBERG, J. F. 1963. The intraespecific social behavior of some cricetine rodents of the genus Peromyscus. Amer. Midland Nat. 69: 240-246

----- 1968. Behavior patterns. En: Biology of Peromyscus. J. A. King (ed). 451-490

ESQUIVEL, M. P. 1975. Estudio de la musculatura craneal y cervical en el ratón de los volcanes Neotomodon alstoni (Merriam, 1898). Tesis profesional. Fac. Ciencias U. N. A. M.

----- 1980. Estudio comparativo de la musculatura craneo-cervical de Neotomodon alstoni alstoni (Davis, 1944) y Peromyscus boylii levipes (Osgood, 1907), (Rodentia: Cricetinae). An. Inst. Biol. U. N. A. M. México 51, ser. Zool. (1): 525-562

ESTRADA, L. L. 1978. Estudio sobre la reproducción del ratón de los volcanes (Neotomodon a. alstoni) silvestre nacido en el laboratorio (F1 y F2). Tesis profesional. Fac. Ciencias U. N. A. M.

FAIRBAIN, D. J. 1977. The spring decline in deer mice: death or dispersal? Can. J. Zool. 55: 84-92

----- 1978. Dispersal of deer mice, Peromyscus maniculatus. Proximal causes and effects on fitness. Oecologia (Berl.) 32: 171-193

FERKIN, M. H. 1987. Parental care and social interactions of captive plateau mice. Peromyscus melanophrys. J. Mammal. 68: 266-274

FLMING, T. H. 1970. Life-history strategies. En: The ecology of small mammals. Chapman and Hall (eds), 63-127

GALINDO, C. y C. J. KRERS. 1987. Population regulation in deer mice: the role of females. T. Anim. Ecol., 56: 11-23

GETZ, L. L. 1962. Aggressive behavior of the meadow and prairie voles. *J. Mammal.* 43: 351-350

GALE, R. H. 1963. Effects in inbreeding and social factors on the reproduction of young female Peromyscus maniculatus bairdii. *J. Mammal.*, 64:

OIPPS, J. H. W. 1781. Behavior of bank voles, Clethrionomys glareolus, in the field. *J. Mammal.* 62: 382-384

GOLDMAN, E. A. y R. T. MOORE. 1946. The biotic provinces of Mexico. *J. Mammal.* 26: 347-360

GUZMAN, G. L. 1969. Variación ontogenética de los molares del ratón de los volcanes Neotomodon alstoni (Rodentia: Cricetidae). Tesis profesional, Fac. Ciencias U. N. A. M.

HALL, F. R. y K. R. KELSON. 1959. The mammals of North America, Vol. II. Ronald Press Co. New York.

HALPIN, T. W. y T. P. SULLIVAN. 1978. Social interaction in island and mainland population of the deer mouse, Peromyscus maniculatus. *J. Mammal.*, 57: 395-401

HEALFY, M. C. 1967. Aggression and self-regulation of population

size in deer mice. *Ecology*, 40: 377-392

HENTZCHEL, A. E. 1979. Biología del pseudoescorpión *Dinocheirus* sp. asociado a *Neotomodon alstoni* (Mammalia: Rodentia). Tesis profesional. Fac. Ciencias U. N. A. M.

HILBORN, R., J. A. REDFIELD, y C. J. KREBS. 1976. On the reliability of enumeration for mark and recapture census of voles. *Can. J. Zool.* 54: 1019-1024

INSTITUTO NACIONAL DE ESTADISTICA, GEOGRAFIA, E INFORMATICA. 1984. Carta topográfica de la ciudad de México

KREBS, C. J. 1970. *Microtus* population biology: behavioral changes associated with the population cycle in *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*. *Ecology*, 51: 34-51

-----, I. WINGATE, J. LEDUC, J. A. REDFIELD, M. TAITT, y R. HILBORN. 1976. *Microtus* population biology: Dispersal in fluctuating populations in *M. townsendii*. *Can. J. Zool.*, 54: 79-95

MARTIN, E. F. y S. A. TICUL. 1982. Crecimiento y desarrollo en el laboratorio de *Neotomodon alstoni* (Rodentia: Cricetidae). *An. Esc. Nal. Cienc. Biol. I. P. N., Mexico*, 26: 55-84

MARTOF, B. S. 1950. Territoriality in the green frog *Rana*

Rana clematis. Ecology, 34: 165-174

MERRIAM, C. H. 1898. A new genus (Neotomodon) and three new species of murine rodents from the mountains of southern Mexico. Proc. Biol. Soc. Washington, 12: 127-129

METZGAR, L. H. 1971. Behavioral population regulation in the woodmouse, Peromyscus leucopus. The Amer. Midl. Nat., 06: 434-448

----- 1979. Dispersion patterns in a Peromyscus population. J. Mammal. 60: 129-145

MINK, S. 1976. Behavior of subarctic redbacked voles (Clethrionomys gapperi athabascas). Can. J. Zool., 54: 1932-1945

----- 1979. Behavioral structure and demography of subarctic Clethrionomys gapperi and Peromyscus maniculatus. Can. J. Zool., 57: 1520-1535

MONTOYA, C. G. 1978. Morfología del aparato reproductor masculino de Neotomodon alstoni Merriam 1898 (Mammalia: Cricetidae). Tesis profesional. Fac. Ciencias U. N. A. M.

MADEAU, J. H., R. T. LOMBARDI, y R. H. TAMARIN. 1981. Population structure and dispersal of Peromyscus leucopus on Muskeget island. Can. J. Zool. 59: 793-797

NOVAK, J. M. 1983. Multiple captures of Peromyscus leucopus: Social behavior in a small rodent. J. Mammal., 64: 710-713

PETTICREW, R. C., y R. M. F. S. SADLEIR. 1974. The ecology of deer mouse Peromyscus maniculatus in a coastal coniferous forest. I. population dynamics. Can. J. Zool., 48: 385-389

PRIETO, R. M. 1987. Hábitos alimenticios y reproducción de Neotomodon alstoni. Memorias del X Congreso Nacional de Zoología. Tabasco, México.

ROSE, R. K. y A. M. SPEVAK. 1978. Aggressive behavior in two sympatric microtine rodents. J. Mammal., 213-216

RZEDOWSKI, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México. 432 pag.

SADLEIR, R. M. F. S. 1965. The relationship between agonistic behavior and population changes in the deer mouse Peromyscus maniculatus (Wagner). J. Anim. Ecol., 34: 331-352

SANCHEZ-CORDERO, V. 1980. Patterns of demography and reproduction in a rodent community in central Mexico. Tesis Maestría. Univ. Michigan, E. U. A.

SAVIDGE, I. R. 1974 a. Social factors in the dispersal of deer mice (Peromyscus maniculatus) from their natal site. Amer. Midl. Natur. 91: 395-405

----- 1974 b. Maternal aggressiveness and litter survival in deer mice (Peromyscus maniculatus bairdii) Amer. Midl. Nat. 91: 447-451

SULLIVAN, T. P. 1977. Demography and dispersal in island and mainland populations of the deer mouse, Peromyscus maniculatus. Ecology, 58: 964-978.

TAMARIN, R. H. 1980. Animal population regulation through behavioral interactions. en Advances in the study of mammalian behavior. Eisenberg and Kleiman eds. pages. 698-720

TURNER, B. N. y S. L. IVERSON. 1973. The annual cycle of aggression in male Microtus pennsylvanicus, and its relation to population parameters. Ecology, 54: 967-981

URIBE, A. M. 1972. Estudios citogenéticos en Neotomodon a. alstoni. Tesis profesional. Fac. Ciencias U. N. A. M.

-----, F. A. LAGUARDA, J. P. ROMERO, y P. SCAGLIA. 1973. Chromosome analysis and meiotic behavior of Neotomodon alstoni. Mamm. Chrons. Newsletter, 14: 12-13

-----, 1974. Cytogenetic analysis of Neotomodon a. alstoni.

Cytology, 39: 347-442

VIITTALA, J. 1977. Social organization in cyclic subarctic populations of the voles Clethrionomys rufocanus (Sund) and Microtus agrestis (L.) Ann. Zool. Fennici, 14: 53-93

VILLA, P. R. 1953. Mamíferos silvestres del valle de México. An. Inst. Biol. U. N. A. M., 23 (1-2): 267-492

WEBSTER, A. R., y R. J. BROOKS. 1981. Social behavior of Microtus pennsylvanicus in relation to seasonal changes in demography. J. Mammal. 62: 737-751

WILLIAMS, S. L., J. RAMIREZ PULIDO, y R. J. BAKER, 1985. Peromyscus alstoni. Mammalian species No. 242: 1-4

WILSON, E. O. 1975. Sociobiology: The new synthesis. Belknap, Cambridge (Massachusetts)

WOLFF, M. M. FREEDBERG, Y R. D. DUESER. 1983. Interspecific territoriality in two sympatric species of Peromyscus (Rodentia: Cricetidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 12: 237-242

-----, y K. I. LUNNY. 1985. Intrafamilial dispersion patterns in white-footed mice, Peromyscus leucopus. Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 381-384

-----, 1985 a. Comparative population ecology of *Peromyscus leucopus* y *E. maniculatus*. Can. J. Zool., 63: 1548-1555

-----, 1985 b. The effects of density, food, and interspecific interference on home range size in *Peromyscus leucopus* and *P. maniculatus*. Can. J. Zool., 63: 2657-2662

YATES, T. L., R. J. BAKER, y R. K. BARNETT, 1979. Phylogenetic analysis of karyological variation in three genera of peromyscine rodents. Syst. Zool., 28: 40-48

ZARCO, P. B. L. 1981. Estudio sobre el crecimiento del ratón de los volcanes (*Neotomodon alstoni* nacido en el laboratorio (F1 y F2). Tesis profesional U. N. A. M.