



1973

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"PARTICIPACION DEL MACHO DEL RATON DE LOS VOLCANES (Neotomodon a. alstoni, Merriam 1898) EN LA CIUDAD DE LAS CRIAS"

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A:

DORA MARIA SALAZAR CASTELO

DIRECTOR DE TESIS: DR. JUANA ALBA LUIS DIAZ



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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 esta 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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

...zo a la Dirección General de Bibliotecas de la
UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el
contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Dora María Salazar

Castelo

FECHA: 29 / Noviembre / 2002

FIRMA: [Firma]

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA

Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Participación del macho del
ratón de los volcanes (Neotomodon a. alstoni, Merriam 1898) en el cuidado de
las crías"

realizado por Dora María Salazar Castelo

con número de cuenta 7641922-1 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dra. Juana Alba Luis Díaz

Propietario

Dr. René de Jesús Cárdenas Vázquez

Propietario

M.V.Z. Mario Javier Soriano Bautista

Suplente

M. en C. María Estela Pérez Cruz

Suplente

M.V.Z. Agustín Camona Castro

Consejo Departamental de Biología

DRA. PATRICIA RAMOS MORALES

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

Dedicatorias

A la Universidad Nacional Autónoma de México por los conocimientos y experiencias adquiridas dentro de sus aulas.

A la memoria de mis padres, por sembrar en mí las bases que me han ayudado a lograr lo que hasta hoy soy, con todo mi amor, respeto y admiración les dedico este triunfo que también es suyo.

A mis hermanos, Eva, David, Jorge, Ramón, Felipe, Alejandra, Guadalupe y Patricia, por compartir todos los momentos buenos y malos de nuestras vidas, gracias por estar siempre que los he necesitado, por su ayuda y consejos pero sobre todo por su apoyo.

Con cariño para mis sobrinos.

A mis amigos ,a los cuales no necesito mencionar por estar siempre presentes aceptando y comprendiendo todas mis decisiones buenas o malas pero especialmente por su amistad.

Agradecimientos

A la Dra. Juana Alba Luis Díaz por todo su apoyo, tiempo dedicación y paciencia durante la elaboración de este trabajo de tesis.

Al Maestro MVZ Mario J. Soriano Bautista por su valioso apoyo

Al Dr. René de Jesús Cárdenas Vázquez y M. en C. Ma. Estela Pérez Cruz por su participación en la revisión del presente trabajo y por sus acertadas sugerencias que sin duda lo mejoraron.

Al MVZ Agustín Carmona Castro por su apoyo incondicional en el desarrollo de este trabajo .

A la Bióloga Ma. Isabel Antúnez por su compañerismo y comprensión.

Contenido

Resumen.....	1
Introducción	
1. Generalidades.....	2
1.1. Posición taxonómica	2
1.2. Habitat.....	3
1.3. Biología General	4
2.1. Cuidado de las crías en los mamíferos.....	5
2.2. Mamíferos con crías altricias o precoces.....	6
2.3. Cuidados biparentales	7
2.4. Cuidados paternos	8
2.5. Beneficios de los cuidados paternos	14
3. Bases neuroendócrinas del comportamiento paterno	15
Objetivo General	19
Objetivo Particular	19
Hipótesis	19
Material y Métodos	20
Resultados	21
Discusión	30
Conclusiones	33
Referencias	35

Resumen

Se estudió el comportamiento paterno del ratón de los volcanes (*Neotomodon alstoni alstoni*), en cautiverio. Cada una de las actividades paternas observadas se comparó con la respectiva materna. La conducta paterna de este roedor consiste de abrigo, acicalamiento, olfateo, recuperación de las crías. El abrigo de las crías fue la actividad que tuvo una mayor correlación con la edad de los hijos. Asimismo, el macho de este roedor participó en el mantenimiento y vigilancia del nido. El macho del ratón de los volcanes exhibe todos los componentes de la conducta materna, excepto el amamantamiento. Sin embargo, el macho participa significativamente más que la hembra en el abrigo, acicalamiento y olfateo de las crías. La existencia de cuidados paternos en este roedor sugiere que la especie es monógama, debido a que en los roedores la presencia de esta conducta está evolutivamente asociada al sistema de apareamiento monogámico.

Introducción

Sobre la biología del ratón de los volcanes se han realizado diversas investigaciones en las que se han estudiado parámetros hematológicos, relaciones filogenéticas, ecología, etología y algunas de sus características reproductivas. En el laboratorio se ha establecido que el mejor sistema de apareamiento para este roedor es el monogámico, debido a que con este sistema se obtiene un porcentaje de preñez y sobrevivencia de los hijos significativamente mayor comparado con los sistemas de apareamientos poligámicos. Además, observaciones sobre las interacciones macho-cría durante los primeros 15 días del postparto (Zamora 1995) señalan que el ratón de los volcanes exhibe conducta paterna. Estos primeros hallazgos llevaron a plantear la importancia de realizar un segundo estudio sobre la conducta paterna de este roedor, con la finalidad de observar un número mayor de animales y abarcar un periodo de observación de 30 días.

1. Generalidades de la especie en estudio

1.1. Posición taxonómica

El género *Neotomodon* fue originalmente descrito por Merriam (1898), quien incluyó en este género tres subespecies; *N. alstoni alstoni*, *N. alstoni perotensis* y *N. alstoni orizabae*. Miller y Rhen (1903) lo clasificaron dentro

de la Subfamilia Neotominae de la Familia Muridae. Más tarde Goldman (1910) lo coloca dentro de la Familia Cricetidae. En 1924 se publicó una lista de roedores de Norteamérica en la que se incluyó al Género *Neotomodon* en la Familia Cricetidae, Subfamilia Cricetinae (Miller 1924). Posteriormente, Davis (1944) sugirió que el género *Neotomodon* estaba constituido por una sola especie, *alstoni*, con dos subespecies. Davis y Follansbee (1945) con base en estudios de la morfología somática y craneal corroboraron lo anterior. Hall y Kelson (1959) ubican a *Neotomodon alstoni alstoni* dentro del orden Rodentia, Suborden Miomorpha, Familia Cricetidae y Subfamilia Cricetinae, Género *Neotomodon*, con una sola especie *alstoni* y dos subespecies, *Neotomodon a. alstoni* y *Neotomodon a. perotensis*, las cuales se diferencian por su distribución geográfica. Yates et al. (1979) señalan que *Neotomodon* es cogenérico de *Peromyscus* y que se trata de una especie politípica, Williams y Ramírez-Pulido (1984) concuerdan con lo anterior pero señalan que la especie es monotípica, (*Peromyscus alstoni*). En el presente trabajo se conservó el nombre científico original.

1.2. Habitat

El ratón de los volcanes tiene su área de distribución restringida a las partes más elevadas del Eje Neovolcánico Transversal de México, con un rango altitudinal entre los 2600 y 4500 msnm (Villa 1953), su hábitat está formado por bosque mixto de pino-encino en las partes bajas y pino-abeto en las partes altas. La presencia de gramíneas llamadas comúnmente "zacatón"

es fundamental para la vida de este roedor. Rojas (1984), en un estudio realizado en la Sierra del Ajusco, tomando en cuenta el tipo de vegetación, señala que en esta zona se pueden distinguir los siguientes microhabitats: zacatonal, ecotono-bosque-zacatonal, bosque, ecotono-bosque-pradera y pradera. El ratón de los volcanes comparte estos habitats con varias especies de pequeños mamíferos entre los que se encuentran *Reithrodontomys megalotis saturatus*, *Peromyscus maniculatus labecula*, *Microtus mexicanus mexicanus*, *Peromyscus melanotis melanotis*, siendo *Neotomodon alstoni alstoni* la especie más abundante.

1.3. Biología general

El ratón de los volcanes es un roedor que presenta pelaje abundante y suave en la región abdominal es de color negrusco variando según la edad del animal, la región abdominal es blanquecina y la pectoral de color castaño. Su longitud total varía entre los 149 a 240 mm, la cola es relativamente corta y los ojos son grandes y negros.

Este roedor se reproduce todo el año tanto en el campo como en el laboratorio, alcanza su mayor actividad reproductora en primavera-verano (Chávez 1988, Luis y Granados 1990). Este pico en la actividad reproductora sugiere patrones reproductivos predecibles en respuesta a ambientes predecibles, de tal forma que cuando las condiciones son favorables manifiestan un patrón poliéstrico continuo, y poliéstrico estacional cuando son extremosas. De acuerdo con esto, el patrón reproductivo del ratón de los

volcanes es poliéstrico continuo con picos de actividad reproductora en primavera-verano (Sánchez *et al.* 1989). La madurez sexual en las hembras se presenta a los 49 días, edad a la que se inicia el desarrollo de los primeros folículos antrales preovulatorios. En los machos la madurez sexual se alcanza a los 59 días, edad en la que se observa la presencia de espermatozoides libres en los túbulos seminíferos del testículo (Ortiz *et al.* 1987, 1988). EL ratón de los volcanes es poliéstrico con una duración de su ciclo estral de 4.46 ± 0.4 , con un rango de variación de 3 a 7 días (Olivera 1984). Asimismo, se ha señalado que este roedor presenta estro postparto (Chávez 1988).

Este roedor tiene en promedio tres hijos por camada aunque se han registrado algunas camadas hasta de seis crías (Granados y Luis 1987), sus crías son altricias por lo que nacen desnudas, cubriéndose totalmente de pelo a los 11 días, la abertura de los párpados se efectúa entre 18 y 20 días de vida, el despliegue de las orejas se inicia entre los días tres y cuatro, realizándose la abertura ótica después de los 15 o 17 días. Los incisivos brotan a partir del día 10 de edad y después de los 30 días el animal ya presenta su dentición completa (Martin y Álvarez 1982).

2. 1. Cuidado de las crías en los mamíferos

Durante su evolución los mamíferos desarrollaron diversas estrategias con relación al grado de desarrollo con el que nacen sus crías, lo cual

determina en gran parte los cuidados que la madre o ambos padres proporcionan a su descendencia (Jameson 1978).

Los mamíferos, según el grado de desarrollo con el que nacen sus crías se pueden dividir en dos grupos: los que paren crías altricias y los que paren crías precoces (Vaughan 1988, Jamenson 1978).

2.2. Mamíferos con crías altricias o precoces

Los mamíferos con crías altricias paren hijos desnudos, con los ojos y las orejas cubiertas por membranas, con una locomoción y termorregulación poco desarrolladas. Mientras que los mamíferos con crías precoces paren hijos bien desarrollados, cubiertos de pelo, con los ojos y el canal ótico abiertos y con una locomoción y termorregulación totalmente desarrolladas. Los mamíferos con crías altricias viven bajo condiciones inestables, con abundancia de alimento de tipo estacional o por completo impredecible. Son pequeños y están sujetos a una intensa presión depredadora. Las camadas son numerosas, las crías nacen en los nidos y los periodos de gestación y lactancia son breves. Las crías de los mamíferos altricios se desarrollan con rapidez y alcanzan la madurez sexual en poco tiempo, debido a que su longevidad es muy corta. El lazo entre la madre y el hijo es efimero y la conducta social poco compleja, el ciclo estral es corto y suele ser disparado por interacciones macho-hembra, su densidad poblacional varía de una estación a la otra. Entre los mamíferos altricios se encuentran la musaraña arbórea, los insectívoros, algunos roedores (Vaughan 1988).

Los mamíferos con crías precoces viven en ambientes estables con una alimentación predecible, suelen ser grandes y alcanzan la madurez sexual en edades avanzadas, la mayoría no están sometidos a una intensa presión depredadora, su ciclo estral es largo, la ovulación generalmente es espontánea y la gestación es prolongada, la mayoría sólo tienen una cría, la cual no nace en un nido sino que acompaña a su madre desde su nacimiento. En estos mamíferos el periodo de lactancia es prolongado, lo cual hace más estrecha la relación madre-hijo, que en varias especies puede perdurar toda la vida, su conducta social es compleja y cada individuo puede pasar toda su vida como miembro de un grupo familiar, entre estos mamíferos se encuentran los ungulados, cetáceos y algunos roedores y primates (Vaughan 1988).

2.3. Cuidados biparentales

En los mamíferos los cuidados biparentales son poco comunes, debido a sus estrategias reproductivas. Un desarrollo embrionario que se efectúa dentro del cuerpo materno, aunado a la dependencia alimenticia de los hijos al nacer, exclusivamente de la leche producida por la madre, determinan que la presencia del padre no sea necesaria para la sobrevivencia de los hijos, por lo que el macho generalmente deserta de la pareja después del apareamiento. Sin embargo, en algunos mamíferos el macho permanece con la hembra después del apareamiento y participa en el cuidado de los hijos (Kleiman y Malcolm 1981, Elwood 1983).

2.4. Cuidados paternos

En el sentido amplio el cuidado paterno incluye la preparación del nido o madriguera, cuidado de los huevos o las crías y la alimentación y protección de estas, aún después de haber alcanzado la independencia alimenticia. En un sentido más restringido el cuidado paterno se refiere únicamente al cuidado de los huevos o las crías después de la eclosión o el nacimiento (Clutton-Brock 1991). En las aves y los mamíferos el cuidado de las crías incluye básicamente dos aspectos: proporcionarles calor y alimento, en estos animales el gasto metabólico con relación a la alimentación de los jóvenes es muy alto, por ejemplo, en las aves consiste en buscar y coleccionar el alimento y en los mamíferos en la producción de leche (Clutton- Brock 1991).

La primera observación sobre el comportamiento paterno en los mamíferos se realizó en la mangosta y fue publicada en la revista "Nature" en 1974, causando gran impacto tanto en la comunidad científica como en la comunidad en general (Woodroffe y Vincent 1994). Actualmente se conoce que los machos de varias especies de primates, carnívoros, perisodáctilos, artiodáctilos, insectívoros, quirópteros, lagomorfos y roedores proporcionan cuidados paternos (Elwood 1983).

En los roedores, los cuidados paternos pueden clasificarse en dos categorías: directos e indirectos. Los cuidados directos son las actividades que benefician inmediatamente a las crías, como la provisión de alimento, abrigo, aseo, recuperación de las crías y sociabilización. Los cuidados indirectos los constituyen aquellas actividades que no implican interacciones

padre-hijo, por ejemplo, la adquisición de recursos, defensa del territorio y la construcción y mantenimiento del nido (Kleiman y Malcolm 1981).

En los roedores, la presencia de cuidados paternos está relacionada con el sistema de apareamiento y la organización social (Clutton-Brock y Harvey 1976, Kleiman y Malcolm 1981, Rood 1986). Así, la cantidad de cuidados proporcionados por el macho a sus hijos está positivamente relacionada con la probabilidad de la paternidad, por lo que los cuidados paternos son más comunes en los roedores monógamos que en los promiscuos.

En especies monógamas como el ratón de la pradera (*Microtus ochrogaster*) y el del pino (*Microtus pinetorum*), el macho participa en el cuidado de sus hijos proporcionándoles abrigo, acicalamiento y protección, además exhibe conducta de recuperación de las crías y mantenimiento del nido (Getz y Carter 1980, Getz et al 1981). En *M. ochrogaster* los machos y las hembras contribuyen de igual forma en todos los aspectos relacionados con el cuidado de las crías, excepto en la lactancia. En esta especie, cuando la hembra llega a tener una camada mayor que la del tamaño promedio, el macho puede construir un segundo nido y la camada es dividida, quedándose el macho a cargo de uno de los nidos (Thomas y Birney 1979).

En algunos grupos pequeños de mamíferos las crías son cuidadas en forma cooperativa por la hembra y más de un macho, por ejemplo, en el perro silvestre de Africa *Lycaon pictus*, en los cuales los grupos están constituidos de una hembra y de uno a 10 machos adultos, la hembra lactante y sus hijos dependen por completo del alimento que es traído a la madriguera por los miembros de la manada (Malcolm y Marten 1982, Moehlimann 1988). Mientras

que en las especies promiscuas, como *Microtus montanus*, el cuidado de los hijos está limitado a la hembra (Elwood 1983). La deserción del macho de la pareja es común en los mamíferos, especialmente en los roedores. Sin embargo, en el curso de la evolución, en varias especies de roedores las presiones de selección han favorecido la estrategia de que el macho permanezca con la hembra y proporcione cuidados a su descendencia. En el Género *Gerbillus*, sólo las especies filogenéticamente más avanzadas tienden a presentar comportamiento paterno; así, la deserción del macho de la pareja en los roedores parece ser el sistema de apareamiento primario, y la permanencia en pareja el sistema secundario (Elwood 1983).

Se ha sugerido que una de las causas por las que el macho de los roedores permanece en el grupo social es la de proporcionar cuidados a las crías (Clutton-Brock y Harvey 1976, Crook *et al.* 1976, Kleiman 1977). Sin embargo, Elwood (1983) señala que el proporcionar cuidados paternos no es la causa por la cual el macho permanece con la hembra, sino la consecuencia evolutiva de la permanencia en pareja.

Elwood (1983) menciona algunos factores por los que el macho de los mamíferos, y particularmente el de los roedores podría permanecer con la hembra después del apareamiento:

- 1.- Cuando el macho deserta de la pareja establecida difícilmente puede encontrar a otra hembra con la cual aparearse, debido a que las épocas de reproducción son sincrónicas, así cuando el macho permanece en pareja tiene la oportunidad de aparearse con la misma hembra por segunda ocasión,

debido a que la mayoría de las hembras de los roedores exhiben estro postparto.

2.- Al permanecer el macho con la hembra ambos pueden ganar protección, puesto que en pareja es más fácil detectar la presencia de los depredadores.

3.- Al permanecer el macho en pareja podría beneficiarse en la adquisición del alimento, sobre todo en aquellos medios en los que la fuente de alimento es escasa, debido a que se incrementa la competencia por el recurso y un animal solitario puede ser desplazado fácilmente por una pequeña unidad familiar.

4.- En condiciones ambientales extremas un grupo pequeño de animales tiene más posibilidades de sobrevivir que un individuo solitario, esto es particularmente cierto para los mamíferos pequeños que habitan en regiones con climas fríos, en donde proporcionarse calor unos a otros, reduce la pérdida de energía y aumenta la sobrevivencia.

Estos son algunos de los factores que pueden determinar que el macho permanezca con la hembra o deserte después del apareamiento. Sin embargo, cuando el macho permanece con la hembra pierde la oportunidad de aparearse con otras hembras, por lo que se esperaría que el macho mejorara su éxito reproductivo proporcionando cuidados paternos. Por tanto se espera que cuando el macho permanezca con la hembra haya una fuerte presión de selección hacia la exhibición de cuidados paternos, y esto podría dar más cohesión al grupo social y conducir evolutivamente a grupos sociales más complejos, tales como los sistemas familiares (Elwood 1983).

En condiciones naturales y sólo en algunas especies de roedores, en las que el macho o algún otro miembro de la comunidad participa en el cuidado de las crías, los cuidados que proporcionan a éstas consisten básicamente en :

a.- Provisión del alimento

Los machos de muchas especies almacenan alimento en la madriguera materna, este alimento es utilizado por la hembra durante la lactancia y por las crías cuando adquieren la capacidad de alimentarse por si mismas. Esta conducta puede redundar en beneficios para las crías, debido a que la hembra al no tener que salir a buscar de comer, puede permanecer más tiempo con las crías.

b. Protección

En varias especies de roedores el macho es el encargado de defender a la hembra y a las crías de los depredadores, por ejemplo, los hijos de la marmota blanca con frecuencia juegan fuera de la madriguera, mientras que el macho se mantiene atento para detectar la presencia de los depredadores. Asimismo, protege a las crías de los ataques de otros miembros de la misma especie. En los roedores es frecuente el canibalismo y el infanticidio y en este sentido el macho puede dar protección a su descendencia.

c. Protección a factores ambientales

La mayoría de las crías de los roedores no tienen la capacidad de termorregulación en los primeros días de vida, por lo que en algunas

especies no sólo la hembra proporciona calor sino también el macho. En varias especies de roedores se ha demostrado que una de las principales contribuciones del macho cuando permanece con la hembra durante el periodo de lactancia es mantener la temperatura del nido (Gubernick *et al.* 1989).

d. Construcción del nido o madriguera

En algunas especies de roedores, principalmente en las monógamas, el macho participa en la construcción y mantenimiento del nido o madriguera.

e.- Acicalamiento

En varias especies de roedores el macho participa en el acicalamiento de las crías, estimulando la eliminación de los desechos sólidos.

f.- Recuperación de las crías

En las especies de roedores en las que el macho presenta cuidados paternos, cuando una de las crías llega a salir del nido, el macho la agarra con el hocico y la regresa al nido.

g.- Sociabilidad

En algunos roedores el macho ayuda a los jóvenes a conocer su entorno social y físico, así como la localización de las fuentes de alimento.

Los cuidados paternos varían de acuerdo a las condiciones ecológicas, por ejemplo en *Microtus pennsylvanicus*, los machos participan activamente en el cuidado de las crías en otoño-invierno y en primavera-verano buscan aparearse con otras hembras (Storey y Joyce 1995).

Son pocas las especies de roedores en los que se ha estudiado la existencia de cuidados paternos, a pesar de que este comportamiento puede tener un gran efecto sobre la evolución de la estructura social de estos mamíferos, de ahí la importancia de investigar que otras especies de roedores presentan este comportamiento.

2.5. Beneficios de los cuidados paternos

En los roedores, resulta difícil demostrar los efectos de la participación del macho en el desarrollo y sobrevivencia de los hijos. En el jerbo de Mongolia y el ratón saltamontes, la presencia o ausencia del macho no influye en la sobrevivencia de los hijos cuando los animales son mantenidos en condiciones ambientales óptimas, y el alimento es proporcionado *ad libitum*. Sin embargo, en condiciones naturales la presencia del macho puede tener gran importancia en la sobrevivencia de las crías, principalmente en aquellas especies que habitan zonas donde se alcanzan temperaturas bajo 0 °C y el alimento es escaso. En *Phodopus campbelli*, la presencia del macho durante el periodo de lactancia es importante en la sobrevivencia y crecimiento de los hijos, así como en el mantenimiento de la homeostasis de la hembra (Wynne-Edwards 1998). En el ratón de California, la presencia del padre durante la

lactancia favorece el crecimiento y desarrollo de los hijos. En este roedor las crías que recibieron los cuidados de ambos padres se cubrieron de pelo y abrieron los ojos a una edad más temprana que las que permanecieron sólo con la madre. En otro estudio se señala que en ausencia del macho, las hembras del ratón de California pueden criar camadas de dos hijos, pero no de cuatro cuando el alimento se obtiene corriendo a través de una rueda. Asimismo, cuando las hembras crían solas a sus hijos en ambientes con temperaturas de 8.5 a 10.5 °C, la sobrevivencia de éstos es menor que cuando el padre participa en el cuidado de las crías (Gubernick *et al.* 1993). En el hamster húngaro, las hembras no son capaces de criar a sus hijos en ausencia del macho cuando son mantenidas en ambientes fríos (Wynne-Edwards 1995).

3. Bases neuroendocrinas del comportamiento paterno

Varios estudios sobre el comportamiento materno en los roedores señalan que el inicio de esta conducta depende de factores hormonales y su mantenimiento de la presencia de las crías (Rosenblatt 1992). En la rata y el ratón de laboratorio se ha demostrado que la progesterona puede inhibir el inicio de la conducta materna, mientras que los estrógenos, la prolactina, la oxitocina y los lactógenos placentarios tienen un papel facilitador. Sin embargo, los estudios realizados hasta hoy sobre el inicio y mantenimiento de la conducta paterna en los roedores, señalan que ésta puede depender de factores como el apareamiento, la cohabitación con la hembra preñada, la

presencia de las crías y posiblemente otros estímulos externos aún no determinados. En *Microtus pennsylvanicus*, la cohabitación con la hembra por 24 horas puede inhibir la conducta infanticida del macho y facilitar el despliegue de cuidados paternos, pero el proceso de sensibilización es más rápido cuando las crías están presentes (Gubernick *et al.* 1994). Asimismo, en el jerbo de Mongolia, la cópula y la cohabitación con la hembra facilitan el inicio de la conducta paterna (Brown *et al.* 1995). En el ratón de California, los machos castos tienden a matar a las crías, cuando éstas les son presentadas. Mientras que alrededor del 34% de los machos infanticidas exhibieron comportamiento paterno después de 24 horas de cohabitar con la hembra. Los machos que exhibieron conducta infanticida aun después del apareamiento sólo fueron paternas después del nacimiento de sus hijos. Estos resultados indican que los mecanismos que median la inhibición de la conducta infanticida y el inicio del comportamiento paterno varían entre individuos que tienen similares experiencias sexuales, aunque el significado de tales variaciones aún no ha sido explorado (Gubernick *et al.* 1994).

Varios estudios realizados con el ratón de la pradera sugieren que el área preóptica media, la amígdala, el septo lateral y la base del núcleo de la estria terminalis desempeñan un papel importante en la regulación neural del comportamiento paterno y otras conductas filiativas. En esta especie, varios estudios señalan que la arginina-vasopresina y la oxitocina influyen en el establecimiento de la pareja y el comportamiento paterno; microinyecciones de vasopresina-arginina en el septo lateral de ratones castos induce la exhibición de comportamiento paterno, el cual puede ser inhibido con la

administración de antagonistas de esta hormona. Además, la disminución de fibras inmunoreactivas a la vasopresina-arginina en el septo lateral y el núcleo lateral habenular del macho de este ratón, después del apareamiento y nacimiento de las crías, podría estar reflejando la activación de neuronas sensibles a la vasopresina-arginina, que realzan la respuesta paterna (Bamshad *et al.* 1994).

La oxitocina ha sido implicada en la mediación de varias conductas filiativas, incluyendo el comportamiento paterno; en el ratón de la pradera, la administración de oxitocina en el fluido cerebroespinal de las hembras ocasiona fuertes preferencias por su pareja, lo cual sugiere que esta hormona participa en los mecanismos neuroendocrinos que determinan el establecimiento de la pareja en las especies monógamas y es probable que también participe en la activación de los circuitos neurales involucrados en la regulación del comportamiento paterno. El ratón de la pradera y el de California tienen niveles muy altos de receptores de oxitocina en el núcleo de la estria terminalis y la amígdala, regiones que intervienen en la regulación neural de la conducta paterna (Reburn *et al.* 1999).

La prolactina es otra hormona que podría estar relacionada con la regulación del comportamiento paterno; en el macho del ratón de California, los niveles plasmáticos de esta hormona, cuando está cuidando a las crías, son similares a los de las hembras que están lactando y significativamente

superiores a los de los machos que se mantienen aislados, pero se desconoce si esto es efecto o causa de la conducta paterna. En el macho del jerbo de Mongolia, los niveles plasmáticos de la prolactina no se modifican por efecto de la separación y retorno de las crías, lo que hace suponer que en esta especie la prolactina no interviene en la regulación de la conducta paterna (Brown *et al.* 1995).

Objetivo General

Observar y describir las pautas conductuales que integran la conducta paterna del ratón de los volcanes (*Neotomodon a. alstoni*) desde el nacimiento de los hijos hasta el destete.

Objetivo particular

Determinar los cambios en la frecuencia o duración de las pautas conductuales paternas y correlacionarlas con la edad de los hijos.

Hipótesis

Se espera que la frecuencia y duración de las actividades que integran la conducta paterna del ratón de los volcanes se correlacionen con la edad de las crías.

Material y Métodos

El presente trabajo se realizó con roedores silvestres que fueron capturados en una zona de la Sierra del Volcán Ajusco, ubicada a 1.5 km al SE de Parres, Delegación Tlalpan, México, D. F. Para las capturas se emplearon trampas Sherman plegables para roedores pequeños, las cuales fueron colocadas alrededor de las zonas de cultivo entre las 17 y 18 horas y fueron recogidas al día siguiente entre las 7 y 8 horas, utilizándose como cebo hojuelas de avena.

Los ratones capturados fueron transportados al Bioterio de la Facultad de Ciencias, en donde fueron ectodesparasitados, pesados y marcados. Se colocaron dos individuos del mismo sexo en jaulas de acrílico de (17x 15 x 12 cm) con cama de aserrín. Se mantuvieron a temperatura ambiental (18 a 22 °C) con un fotoperiodo de 14 h de luz y 10 de obscuridad. Se les proporcionó como alimento Nutricubos Purina para roedores pequeños y agua corriente *ad libitum*. Después de un periodo de adaptación de 30 días se realizaron los apareamientos por pareja, permaneciendo el macho con la hembra hasta el destete de las crías.

Las observaciones sobre el comportamiento paterno se realizaron en 19 parejas con sus respectivas crías (familias) de enero a diciembre de 1997. Cada familia fue observada diariamente en su jaula de nidación, durante 30 minutos entre las 2000 y 0200 h, utilizando como fuente de iluminación luz roja. El macho fue depilado en una pequeña porción de la región dorsal para distinguirlo de la hembra. Las observaciones de la

conducta paterna se realizaron en forma directa, permaneciendo el observador a 50 cm de la jaula de nidación.

Se elaboró un etograma de trabajo en el cual se registró el tiempo que el macho y la hembra invirtieron en el abrigo, así como la frecuencia y duración de las siguientes actividades: aseo, olfateo, recuperación de la cría y mantenimiento del nido. Además, también se registró el tiempo que el macho y la hembra permanecieron en el nido, la conducta de vigilancia y el tiempo que la hembra invirtió en el amamantamiento de las crías.

Los datos fueron agrupados en periodos de tres días, debido a que los registros conductuales obtenidos diariamente fueron escasos. El análisis estadístico de los resultados se realizó aplicando una ANOVA de una vía y dos vías con repetición de medidas, la prueba de t Student y regresión lineal simple.

Resultados

En las 19 parejas de ratones observadas, el macho y la hembra del ratón de los volcanes compartieron el mismo nido durante todo el periodo de observación, el cual consistió de una apilamiento de material de nidación (aserrín) con una concavidad central. El macho del ratón de los volcanes exhibió comportamiento paterno durante todo el periodo de lactancia (30 días postparto). Las actividades que constituyen la conducta paterna de este roedor son: abrigo de las crías, acicalamiento, olfateo, recuperación de las crías, mantenimiento y vigilancia del nido.

Durante el periodo de observación los machos invirtieron significativamente más tiempo en el abrigo de las crías que las hembras ($F = 23.2$, d.f. = 1, 10, $p < 0.05$). Las hembras dejaron de abrigo a las crías en el día 27 del postparto, mientras que los machos continuaron exhibiendo esta conducta después del día 30 (Fig. 1). Sin embargo, ambos padres invirtieron considerablemente menos tiempo en el abrigo entre los días 18 y 27. Además, el tiempo invertido en el abrigo por ambos padres disminuyó conforme avanzó el periodo de lactancia (Machos: $F = 12.5$, d. f. = 9, 153, $p < 0.05$; hembras: $F = 4.8$, d. f. = 9, 153, $p < 0.05$), como lo muestra la correlación significativa entre el tiempo de abrigo y la edad de las crías (machos: $r = -0.61$; hembras: $r = -0.44$, $p < 0.05$, Figs. 2 y 3). Los machos y las hembras exhibieron conducta de acicalamiento durante todo el periodo de observación (Fig. 4). Los machos acicalaron a sus crías con una frecuencia más alta que las hembras ($F = 19.2$, d. f. = 1, 9, $p < 0.05$). La frecuencia con la que el macho acicaló a sus crías durante el periodo de lactancia no varió significativamente ($F = 1.2$, d. f. = 9, 154, $p > 0.05$), mientras que para la hembra se registraron variaciones significativas, aunque éstas no mostraron un patrón ($F = 2.8$, d. f. = 9, 154, $p < 0.05$). Aunque no se registraron las frecuencias de acicalamiento por regiones corporales, durante los primeros días de vida (del día uno al 12 o 15) tanto el padre como la madre acicalaron principalmente la región perineal, los cojinetes plantares y la cara. Después de este periodo ya no se observó el acicalamiento de la región perineal, ni los cojinetes plantares y aunque se siguió acicalando la cara, el dorso se convirtió en la principal zona de acicalamiento. El tiempo promedio que el macho (29.2 ± 23.2 s) y la

hembra (29.6 ± 24.1 s) invirtieron en acicalar a sus crías no fue significativamente diferente ($t = -0.23$, d. f. = 643, $p > 0.05$).

La conducta de olfateo de las crías fue exhibida tanto por el macho como por la hembra durante todo el periodo de lactancia (Fig. 5). El macho olfateo con mayor frecuencia a las crías que la hembra ($F = 6.3$, d. f. = 1, 9, $p < 0.05$). La frecuencia con la que el macho y la hembra olfatearon a sus crías no varió a través del periodo de lactancia (machos: $F = 1.3$, d. f. 29, 156, $p > 0.05$, hembras: $F = 1.7$, d. f. = 29, 156, $p > 0.05$). El tiempo promedio que el macho (4.9 ± 3.6 s) y la hembra (4.5 ± 4.9) invirtieron en el olfateo no fue significativamente diferente ($t = 0.73$, d. f. = 290, $p > 0.05$).

El tiempo promedio en el que los machos recuperan a sus crías no difirió significativamente del de la hembra ($F = 1.65$, d.f. = 1, 9, $p > 0.05$). Las variaciones en la frecuencia de recuperación de las crías durante el periodo de lactancia tanto para el macho como para la hembra no fueron significativas (machos: $F = 1.3$, d. f. 9, 157, $p > 0.05$; hembras: $F = 0.8$, d.f. 9, 157, $p > 0.05$).

No se encontraron diferencias significativas entre el macho y la hembra en el mantenimiento del nido ($F = 3.9$, d.f. = 1, 9, $p > 0.05$). La frecuencia con la que el macho participó en el mantenimiento del nido no fue significativamente diferente de la de la hembra ($F = 3.9$, d. f. = 1, 9, $p > 0.05$). No se presentaron variaciones significativas en la frecuencia de esta pauta del comportamiento para la hembra ($F = 0.7$, d. f. = 29, 136, $p > 0.05$). Sin embargo, en el macho estas variaciones si fueron significativas, aunque no se observó ningún patrón ($F = 1.7$, d. f. = 29, 136, $p < 0.05$).

El tiempo promedio que los machos (3.4 ± 6.2 s) y las hembras (3.4 ± 5.3) invirtieron en el mantenimiento del nido no fue significativamente diferente ($t = 0.03$, d. f. = 125, $p > 0.05$). Durante el periodo de observación los machos permanecieron más tiempo en el nido que las hembras ($F = 39.8$, d. f. = 1, 9, $p < 0.05$). El tiempo que las hembras invirtieron en el amamantamiento fue significativamente más corto que el que permanecieron en el nido ($F = 39.6$, d. f. = 1, 9, $p < 0.05$). Los machos que participaron más en el cuidado de los hijos mostraron conductas de subordinación ante las hembras: ante una postura agresiva de la hembra, el macho se dejaba caer hacia atrás, entonces la hembra se subía sobre él y le olfateaba o tocaba la región genital.

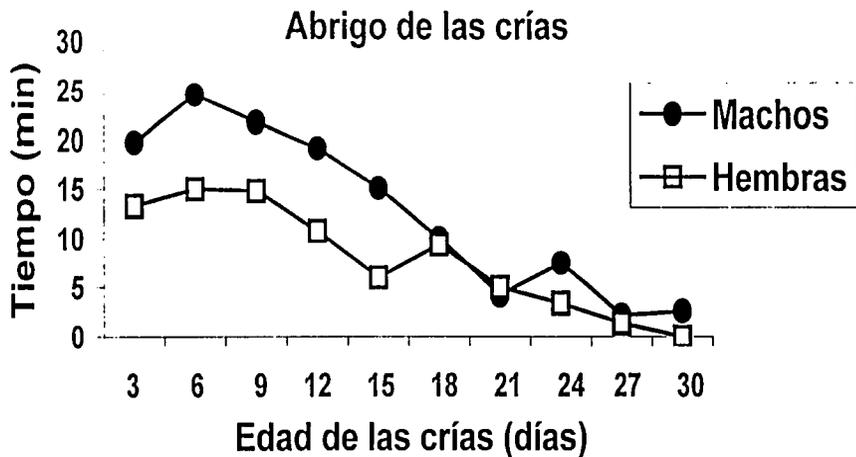


Figura 1. Tiempo promedio invertido en el abrigo por el macho del ratón de los volcanes en un período de observación de 30 minutos. El macho abrigó a las crías significativamente más tiempo que la hembra ($P < 0.05$).

ABRIGO DE LAS CRIAS

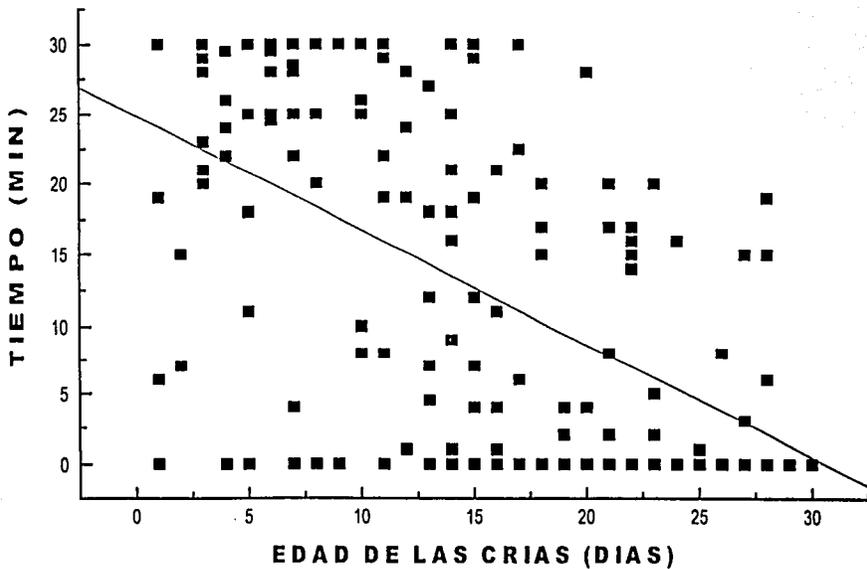


Figura 2. El tiempo que el macho del ratón de los volcanes invirtió en el abrigo se correlacionó inversamente con la edad de las crías ($r = -0.61$, $P < 0.05$).

ABRIGO DE LAS CRIAS

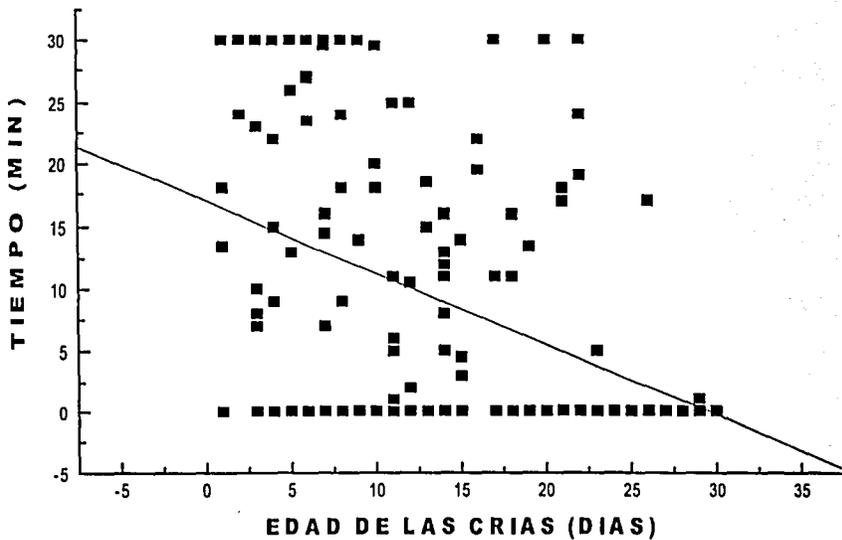


Figura 3. El tiempo que la hembra del ratón de los volcanes invirtió en el abrigo se correlacionó inversamente con la edad de las crías ($r = -0.44$, $P < 0.05$).

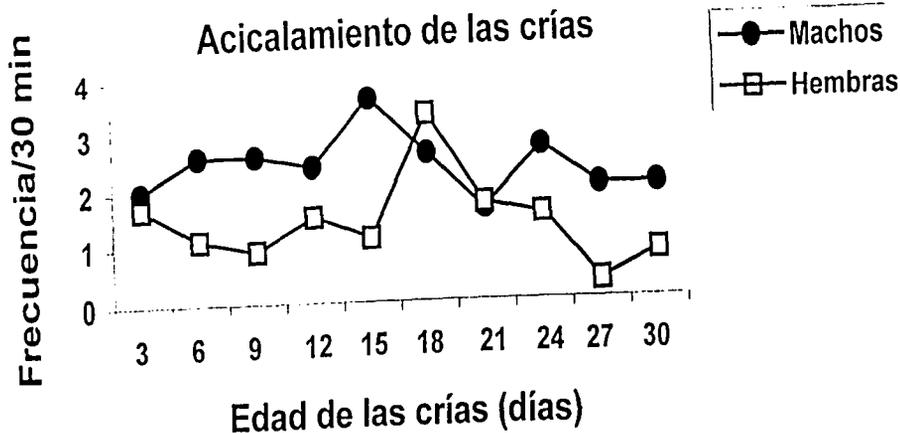


Figura 4. El macho del ratón de los volcanes acicaló a sus crías con una frecuencia significativamente mayor que la hembra ($P < 0.05$).

Olfateo de las crías

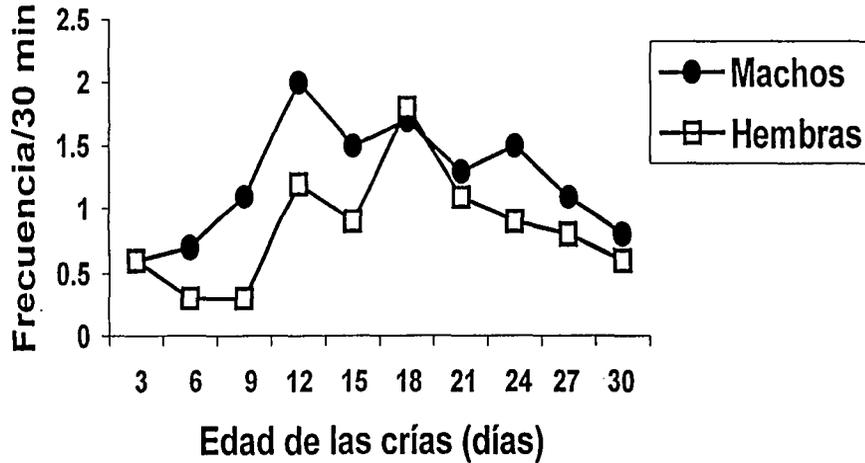


Figura 5. El macho del ratón de los volcanes olfateó a sus crías con una frecuencia significativamente mayor que la hembra ($P < 0.05$).

Discusión

Los resultados mostraron que el macho del ratón de los volcanes, bajo condiciones de laboratorio, proporciona a sus hijos cuidados directos e indirectos a sus crías (Kleiman 1977), tales como el abrigo, olfateo, acicalamiento y recuperación de las crías. Además, también participa en el mantenimiento y vigilancia del nido. Las pautas que de la conducta paterna de este ratón, observadas durante el periodo de lactancia (30 días) son las mismas señaladas por Zamora (1995) para esta especie en los primeros 15 días postparto. Los machos exhiben todos los componentes de la conducta materna, excepto el amamantamiento. Estas pautas de la conducta paterna también han sido observadas en los roedores que presentan cuidados biparentales (Hatfield 1935, Horner 1947, Dudley 1974a, Hatton y Meyer 1973, Fiedler 1973, Elwood 1979, 1983; Gubenick y Alberts 1987; Waring y Perper 1980). Estos resultados explican por qué con el sistema de apareamiento monogámico se obtiene una reproducción más exitosa de este roedor (Granados y Hoth 1989).

Las hembras permanecieron en el nido más tiempo del que invirtieron en el amamantamiento, lo cual sugiere que además, de alimentar a sus hijos realizan otras actividades maternas o descansan.

Se encontraron diferencias en la cantidad de cuidados otorgados por cada padre; los machos invirtieron significativamente más tiempo en el abrigo de las crías que las hembras, esto sugiere que la participación del macho en el abrigo de las crías puede ser de gran importancia en el mantenimiento de

la temperatura de las crías, lo cual en condiciones naturales puede tener un gran valor adaptativo para una especie, que como este roedor, habita en zonas en donde la temperatura frecuentemente desciende bajo 0 °C. En otros estudios se señala que una de las principales contribuciones del macho en el cuidado de las crías es el mantenimiento de la temperatura corporal (Dudley 1974, Elwood y Broom 1978). En el Hamster *Phodopus campbelli*, roedores que son nativos de las frías estepas de Siberia y el Norte de Mongolia, cuando son mantenidos a una temperatura de 23 °C, los machos permanecen solos en el nido con las crías, debido a que las hembras desarrollan hipertermia. La participación del macho en el cuidado de las crías beneficia fisiológicamente a la hembra y ayuda a mantener la temperatura del nido, lo cual es importante en el desarrollo y crecimiento de los hijos (Walton y Wynne-Edwards 1998). Para ambos padres el tiempo invertido en el abrigo se correlacionó negativamente con la edad de las crías, esto pudo deberse a la gradual adquisición de la capacidad de termorregulación de las crías. La cual probablemente se desarrolle entre 18 y 27 días, debido a que este periodo decrece notoriamente el tiempo que los padres invierten en el abrigo.

El macho del ratón de los volcanes participa más que la hembra en el abrigo, acicalamiento y olfateo de las crías, lo cual sugiere, excepto por el amamantamiento, que los machos invierten más tiempo en el cuidado de sus hijos. En *Rattus fuscipes* también se ha observado que los machos participan más que la hembra en el cuidado de las crías (Elwood 1983). El macho del ratón de los volcanes permanece más tiempo en el nido que la hembra, lo cual coincide con lo señalado para *Meriones unguiculatus* (Elwood

1975) y *Mus musculus* (Priestnall y Young 1978). En otras especies como *Peromyscus leucopus*, *Onychomys torridus* (McCarty y Southwick 1977) y los ratones monógamos *Microtus pinetorum* y *M. ochrogaster* (McGuire y Novak 1984, Oliveras y Novak 1986, Solomon 1993) la hembra permanece en el nido más tiempo que el macho. En especies monógamas, como *Peromyscus californicus* el macho proporciona a sus crías una cantidad semejante de cuidados que la hembra (Gubernick y Alberts 1987).

Durante los primeros días de vida se observó que regiones como la perineal, la plantar y cara fueron especialmente acicaladas. Esto quizá se deba a que el acicalamiento esté desempeñando un papel muy importante en el desarrollo de estas regiones, debido a que las crías de este ratón nacen con los ojos cerrados, el pabellón de las orejas fusionado a la cara y los dedos de las manos y patas unidos por membranas interdigitales.

Los ratones de los volcanes que exhibieron conductas de subordinación (Granados *et al.* 1996) ante las hembras fueron más paternas, lo cual sugiere que la posición jerárquica tiene influencia sobre la cantidad de cuidados paternos que proporciona el macho. En otro estudio se ha señalado que los machos subordinados del jerbo de Mongolia tienden a ser más paternas que los dominantes (Elwood y Ostermeyer 1984). Estos resultados podrían estar correlacionados con los niveles de testosterona, hormona que en roedores como el jerbo de Mongolia y *P. campbelli* disminuyen cuando están exhibiendo conducta paterna (Reburn y Wynne-Edwards 1999).

Como la presencia de cuidados paternos ha sido asociada con frecuencia a la monogamia, la existencia de cuidados paternos en el ratón de

los volcanes sugiere que esta especie en condiciones naturales podría ser monógama (Elwood 1983, Kleiman y Malcolm 1981, Wittenberg y Tilson 1980). Las especies monógamas tienden a vivir en medios estables, paren crías altricias, tienen un bajo potencial reproductivo y un lento desarrollo postnatal (Eisenberg 1965, Kleiman 1977). El ratón de los volcanes comparte estas características: habita en un medio relativamente estable, sus crías son altricias, tiene en promedio 3.2 hijos por camada y su desarrollo postnatal es lento, la abertura de los ojos ocurre entre los 18 y 20 días de edad y el destete no puede realizarse antes de los 30 días postparto (Chávez y Villegas 1993, Martín y Álvarez 1982). En el laboratorio se ha observado que el periodo de amamantamiento puede prolongarse hasta los 36 días postparto.

Aunque el ratón de los volcanes tiene una alta predicción hacia la monogamia, debido a la exhibición de cuidados paternos, sólo estudios de campo podrán establecerlo.

Conclusiones

- El macho del ratón de los volcanes, en el cautiverio, participa en el cuidado de las crías durante todo el periodo de lactancia.
- La conducta paterna del ratón de los volcanes está integrada por las siguientes actividades: abrigo, acicalamiento, recuperación de la cría, olfateo, mantenimiento y protección del nido.
- El abrigo de las crías es una de las actividades paternas que más se correlacionó con la edad de los hijos.

- El acicalamiento fue una de las actividades que se mantuvo durante todo el periodo de observación. Sin embargo, durante los primeros 15 días del postparto se acicalaron principalmente la región perineal, los cojinetes plantares y la cara, mientras que después de ese periodo la región dorsal fue la más acicalada.

Referencias

Bamshad, M. M. Novak y G. J. De Vries. 1994. Cohabitation alters vasopressin innervation and paternal behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Physiol. Behav.*, 56 (4): 751-758.

Brown, R. E. , T. Murdoch, P. R. Murphy y W. H. Moger. 1995. Hormonal responses of male gerbils to stimuli from their mate and pups. *Horm. Behav.*, 29:474-491.

Chávez, T. C. 1988. Diversidad y comportamiento poblacional de una comunidad de roedores de la Sierra del Ajusco. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Chávez, C. y R. Villegas. 1993. Demografía y reproducción de *Neotomodon alstoni* en la Sierra del Ajusco, México, en *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (R. A. Medellín y G. Ceballos, eds.), p.317-331, Publicaciones especiales, Asociación Mexicana de Mastozoología, México, D. F., 1:1-157.

Clutton-Brock, T. H. y Harvey P. H. 1976. Evolutionary rules and primates societies, en *Ethology* (P. Bateson y R. A. Hinde, eds.), p. 195-237, Cambridge University Press, Cambridge.

Clutton-Brock, T. H. 1991. The evolution of parental care, (Monographs in behavior and ecology). Princeton University Press, Princeton, New Jersey, p. 12-130.

Crook, J. H., Ellis J. E. y Goss-Custard J. D. 1976. Mammalian social systems: structure and function. *Anim. Behav.*, 24:261-274.

Davis, W. B. 1944. Notes on mexican mammals. *J. Mammal.*, 5(4):261-274.

Davis, W. B. y Foolansbee L. A. 1945. The mexican volcano mouse *Neotomodon*. *J. Mammal.*, 26(4):401-411.

Dudley, D. 1974. Contributions of parental care to the growth and development of the young in *Peromyscus californicus*. *Behav. Biol.*, 11:155-166.

Eisenberg, J. F. 1965. The social organization of mammals. *Handb. Zool.*, 8:1-191.

Elwood, R. W. 1975. Paternal and maternal behaviour of the mongolian gerbil. *Anim. Behav.*, 23: 722-766.

Elwood, R. W. 1979. Maternal and parental behavior of Mongolian gerbil: a correlation study. *Behav. Neur. Biol.*, 25:555-562.

Elwood, R. W. 1983. Parental care in rodents, en *Parental behaviour of rodents* (R. W. Elwood, ed.). p. 235- 257. John Wiley & Sons Ltd, New York.

Elwood, R. W. y Broom D. M. 1978. The influence of litter size and parental behaviour on the development of the Mongolian gerbil pups. *Anim. Behav.*, 26:438-454.

Elwood, R. W. y Ostermeyer M. C. 1984. Infanticide by male and female Mongolian gerbils: ontogeny, causation and function, en *Infanticide: comparative and evolutionary perspectives* (G. Hausfater y S. B. Hardy, eds.) p. 367-386, Aldine, New York, New York.

Fiedler, U. Von. 1973. Observation of the biology of some Gerbillinae (jirds) Especially of *Gerbillus (Dipodillus) dasyrus* in captivity. I. Behav., Z. Saugertierkunde, 38:321-340.

Getz, L. C. Carter. 1980. Social organization in *Microtus orchogaster* populations. The biologist, 62:56-69.

Getz, L. L., C. Carter. Y L. Gavish. 1981 The mating sistem of the prairie vole, *Microtus ochrogaster* field and laboratory evidence for pair bonding. Behav. Ecol. Sociobiol, 8:189-194.

Goldman, E. A. 1910. Revision of the wood rats of the genus *Neotomodon*. N. Amer. Faun., 31:1-124.

Granados, H. y Hoth J. 1989. Estudios sobre la biología del ratón de los volcanes (*Neotomodon alstoni alstoni*). XVI. Comparación de la capacidad reproductora, siguiendo 3 sistemas de apareamiento. Arch. Invest. Méd. (Méx.), 20: 95-105.

Granados, H. y J. Luis. 1987. Estudios sobre la biología del ratón de los volcanes (*N. a. Alstoni*). XI. Investigación comparativa sobre la reproducción de hembras silvestres en el laboratorio, apareadas durante uno y dos ciclos estrales. Arch. Invest. Méd. (Méx.), 18:111-118.

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

Gubernick, D. J. y Alberts. 1987. The biparental care system of the California mouse, *Peromyscus californicus*. J. Comp. Psych., 101: 169-177.

Gubernick, D. J. y J. R. Alberts. 1989. Postpartum maintenance of parental behaviour in biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. *Anim. Behav.*, 37:656-664.

Gubernick, D. J. , K. A. Schneider y L. A. Jeannotte. 1994. Individual differences in the mechanism underlying the onset and maintenance of parental behavior and the inhibition of infanticide in the monogamous biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 34:225-331.

Gubernick, D. J., S. Wright y R. E. Brown. 1993. The significance of father's presence for offspring survival in the monogamous California mouse *Peromyscus californicus*. *Anim. Behav.*, 46:539-546.

Hall, E. R. y Kelson, N. R. 1959. The animals of north america. Vol II. The Ronald Press Co., New York.

Hatfield, D. M. 1935. A natural history study *Microtus californicus*. *J. Mammal.*, 116:261.

Hatton, D. C. y M. E. Meyer. 1973. Paternal behaviour in cactus mice (*Peromyscus eremicus*). *Bull. Psychonom. Soc.*, 2:330, (abstract).

Jameson, E. W. 1978. Vertebrate reproduction. John Willey & Sons, New York, p. 104-109.

Kleiman, D. G. y Malcolm. 1981. The evolution of male parental investment in mammals, en *Parental Care in Mammals* (D. J. Gubernick y P. H. Klopfer, eds.), p. 347-387, Plenum Press, New York.

Kleiman, D. G. 1977. Monogamy in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 52:36-39.

Luis, D. J. y H. Granados 1990. Estudios sobre la biología del ratón de los volcanes2 (*N. a. alstoni*). XXI. Capacidad reproductora de hembras silvestres en 15 apareamientos sucesivos. Arch. Invest. Méd. (Méx.), 21:51-56.

Malcolm, J. R. y K. Marten. 1982. Natural selection and the comunal rearing of pups in african wild dogs (*Lycoan pictus*), Behav. Ecol. Sociobiol., 10:1-13.

Martín, F. Y S. Álvarez. 1982. Crecimiento y desarrollo en el laboratorio de Neotomodon a. Alstoni (Rodentia:Cricetidae). An. Esc. Nat. Cien. Biol. Méx., 26:55-84.

McCarty, R. y Southwick C. 1977. Patterns of parental care in two cricetid rodents, *Onychomys torridus* and *Peromyscus leucopus*. Anim. Behav., 25:945-948.

McGuire, B. A. y Novak M. 1984. A comparison of maternal behaviour in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*), prairie vole (*M. ochrogaster*), and pine vole (*M. pinetorum*) Anim. Behav., 32:1132-1141.

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

Miller, G. S. Jr y J. A. Rhen. 1903. Sistematic results of the estudy of north American land mammals to the clase of the year 1900. Procc. Boston Soc. Nat. Hist., 30(1):1-352.

Miller, G. S. 1924. List of North American recent mammals 1923. Bull. US. Not. Mus., 128(I-XVI):1-673.

NO FA TESIS NO SALE
BIBLIOTECA

Moehlmann, P. 1988. Intraespecific variation in canid mating systems, en Carnivore behaviour, ecology and evolution (Gittleman, J. L., ed.), p. 143-163, Cornell University Press, Ithaca, New York.

Olivera, L. J. 1984. Reproducción de *Neotomodon a. alstoni* (Rodentia:Cricetidae) en condiciones de laboratorio. Tesis de Maestría. UAM Iztapalapa, México.

Oliveras, D. y Novak M. 1986. A comparison of paternal behaviour in the meadow vole *Microtus pennsylvanicus*, the pine vole *M. pinetorum* and prairie vole *M. ochrogaster*. Anim. Behav., 34:519-526.

Ortiz, R., C. Aguilar y H. Granados. 1987. Histología de la madurez gonadal en la hembra del ratón de los volcanes (*Neotomodon alstoni alstoni*). XXX Congr. Nal. Cien. Fisiol. Jalapa, Ver., Resumen A27.

Ortiz, R., C. Aguilar y H. Granados. 1988. Estudios sobre la biología del ratón de los volcanes (*N. a. alstoni*). XVIII. Histología de la madurez testicular. XXXI Congr. Nal. Cien. Fisiol., Querétaro, Qro., Resumen C17.

Priestnall, R. y Young S. 1978. An observational study of caretaking behavior of male and female mice housed together. Devl. Psychobiol. 11:153-170.

Reburn, J. C. Y K. E. Wynne-Edwards. 1999. Hormonal changes in males of a naturally biparental and a uniparental mammal. Horm. Behav., 35:163-176.

Rojas, M. A. 1984. Descripción del microhábitat de cinco especies de ratones en la Sierra del Ajusco. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México.

Rood, J. P. 1986. Ecology and social evolution in the mon geoses, en Ecological aspects of social evolution (Rubenstein D. I. y R. W. Wranghan), p.131-152, Preinceton University Press-Princeton, New York.

Rosenblatt, J. S. 1992. Maternal behavior, en Behavioral Endocrinology (J. B. Becker, S. M. Breedlove y D. Crews, eds.), MIT Press Cambridge.

Thomas, J. A. y E. C. Birney. 1979. Parental care and mating system of the prairie vole *Microtus ochrogaster*. Behav. Ecol. Sociobiol., 5:171-186.

Sánchez, H. C., A. Rojas y C. Chávez. 1989. Fluctuación poblacional del *Neotomodon alstoni alstoni* (Rodentia:Cricetinae). En la Sierra del Ajusco, México, en Ecología Urbana (R. Gio-Argaéz, I. Hernández Ruiz y E. Saénz-Hernández, eds.), p.105-112, Museo Nacional de Historia Natural, México.

Solomon, N. G. 1993. Comparison of parental behavior in male and female prairie voles (*Microtus ochrogaster*). Cand. J. Zool., 71:434.437.

Storey, A. E. y T. L. Joyce. 1995. Pup contact promotes paternal responsiveness in male meadow voles. Anim. Behav. 49:1-10.

Vaughan, T. A. 1988 Mamíferos. 3a. edición, Interamericana. McGraw-Hill, p. 431-487, México.

Villa, R. B. 1953. Mamíferos silvestres del valle de México. An. Inst. Biol.. UNAM, 23:269-492.

Walton, J. M. y Wynne-Edwards K. E. 1998. Paternal care reduces maternal hiperthermia in Djungarian hamsters (*Phodopus campbelli*). *Physiol. Behav.* 63 (1): 41-47.

Waring, A. y Perper T. 1980. Parental behaviour in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) II. Parental interactions. *Anim. Behav.*, 28:331-340.

Williams, S. I. y J. Ramirez-Pulido. 1984. Morphometric variation in the volcano mouse, *Peromyscus (Neotomodon) alstoni* (Mammalia: Cricetidae). *Ann. Carnegie Museum Nat. Hist.*, 53:163-183.

Wittenberger, J. F. y Tilson R. L. 1980. The evolution of monogamy: hypotheses and evidence. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11:197-132.

Woodroffe, R. y A. Vincent. 1994. Mother's little helpers: patterns of male care in mammals. *Trend. Biol. Ecol.* 9:294-297.

Wynne-Edwards, K. E. 1995. Biparental care in Djungarian but not Siberian dwarf hamsters (*Phodopus*). *Anim. Behav.* 50:1571-1785.

Wynne-Edwards, K. E. 1998. parental Evolution of care in *Phodopus* :Conflict between adaptations for survival and adaptations for rapid reproduction. *Amer. Zool.* 38:238-250.

Yates, T. L., R. G. Baker y R. K. Barnett. 1979. Phylogenetic análisis of kariological variation in three genera of peromyscines rodents. *Syst. Zool.*, 28:40-48.

Zamora, G. F. 1995. Estudio del comportamiento paterno en el ratón de los volcanes (*Neotomodon a. alstoni*), Merriam 1898. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.