



## Nota

# EFECTO DE ADULTOS EN EL ESTABLECIMIENTO DE JUVENILES DE *Calomys musculinus* (RODENTIA: SIGMODONTINAE)

Ailin Austrich, Andrea R. Steinmann, Florencia Bonatto  
y Daniela Gómez

Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, Agencia Postal N° 3, 5800 Río Cuarto, Córdoba, Argentina [correspondencia: Ailin Austrich <[ailinaustrich@hotmail.com](mailto:ailinaustrich@hotmail.com)>].

**RESUMEN.** Bajo la hipótesis de que en poblaciones de clausura los individuos reproductivamente activos de *Calomys musculinus* excluyen juveniles de su mismo sexo, se probaron las siguientes predicciones: 1) el grado de solapamiento entre áreas de acción (AA) de adultos y juveniles del mismo sexo será menor que aquel registrado entre adultos y juveniles del sexo opuesto; 2) los juveniles se establecerán fuera del AA de adultos de su mismo sexo. Nuestros resultados apoyaron parcialmente la hipótesis, el efecto sexo-específico de adultos reproductivamente activos quedó de manifiesto en el establecimiento de machos juveniles respecto al AA de adultos de su mismo sexo.

**ABSTRACT.** Effect of adults in the establishment of juvenile *Calomys musculinus* (Rodentia: Sigmodontinae). Under the hypothesis that in enclosure populations reproductively active individuals of *Calomys musculinus* exclude juveniles of the same sex, we test the predictions that: 1) home range overlap degree is lower between adults and juveniles of the same sex; 2) juveniles do not establish within the home range of adults of their same sex. Our results partially support the hypothesis; although reproductively active adults affected the establishment of juveniles, this effect was clearly sex-specific as regards the spatial location of juvenile in relation to adult male home ranges.

**Palabras clave:** Competencia. Dispersión. Establecimiento. Roedores.

**Key words:** Competition. Dispersion. Establishment. Rodent.

La dispersión de juveniles es un proceso comportamental clave con importantes consecuencias sobre la estructura genética, demografía y evolución de las poblaciones animales (Bowler y Benton, 2005) y resulta fundamental para comprender aspectos epidemiológicos, de manejo y conservación de vida silvestre

(Clobert et al., 2001). En mamíferos la competencia intra-sexual por los recursos o pareja es, entre otros, un factor muy importante que puede afectar la motivación de los juveniles a dispersarse o mantener la filopatría (Lidicker y Stenseth, 1992). En roedores, si las hembras compiten por recursos y los machos por parejas

reproductivas, la presencia de un progenitor en el área de acción natal afecta a las crías de su mismo sexo, inhibiendo su establecimiento o su reproducción (Eccard et al., 2002; Selonen y Hanski, 2010). En aquellas especies donde las hembras son el sexo territorial, la presencia de la madre o de la orina de otras hembras reproductivas, conducen a la exclusión de hembras juveniles (Hurst y Beynon, 2004; Sommaro et al., 2009). En especies promiscuas, en las cuales el recurso espacio reproductivo frecuentemente es un factor limitante para las hembras, las madres expulsan a sus hijas de sus áreas de acción (Wolff y Macdonald, 2004; Steinmann et al., 2009).

*Calomys musculinus* es una de las especies más abundantes del ensamble de pequeños mamíferos que habitan los agroecosistemas del sur de la provincia de Córdoba, Argentina (Simone et al., 2010). Este roedor sigmodontino ha sido estudiado principalmente por ser reservorio del virus Junín, agente etiológico de la Fiebre Hemorrágica Argentina (Mills y Childs, 1998). Considerando que el desplazamiento de los individuos afecta la tasa y patrón de la transmisión de enfermedades (Lonner et al., 2008), el estudio del efecto de los adultos en el uso del espacio de los juveniles de *C. musculinus* adquiere relevancia. Esta especie presenta un patrón de abundancia con ciclos estacionales extremos, con un pico en el verano tardío o principios del otoño y bajos números en invierno y comienzo de la primavera (Sommaro et al., 2010). Estos autores proponen que durante la época de mayor densidad poblacional los machos adultos de *C. musculinus* son mutuamente intolerantes entre ellos y están expuestos a una presión de selección social que conduce a la dispersión de juveniles de su mismo sexo. *Calomys musculinus* es una especie promiscua en la cual las hembras son el sexo territorial (Steinmann et al., 2009). Además, a través de su comportamiento de espaciamento, las hembras reproductivamente activas limitan el tamaño de la población reproductiva (Sommaro et al., 2010). Las hembras tienen un periodo de gestación de 20-21 días y cada una puede producir en promedio 6 crías por camada y 5 camadas durante su vida (Buzzio y Castro-Vazquez, 2002). Además, muestran una alta

frecuencia de celo postparto, lo cual implica que una nueva preñez se solapa con la lactancia de la camada producida previamente (Buzzio y Castro-Vazquez, 2002). Las crías se destetan a los 20 días de edad y a partir de los 30 días pueden alcanzar su madurez sexual (Sommaro et al., 2009; Coda et al., 2011). Todas estas características revelan a *C. musculinus* como una especie altamente prolífica.

Estudios realizados en *C. musculinus* por Steinmann et al. (2006a, 2006b) indicaron que al principio de período reproductivo la presencia de los padres afecta el uso del espacio de sus crías. Bajo la hipótesis de que los individuos adultos excluyen de sus áreas de acción a los juveniles de su mismo sexo, el objetivo de este estudio fue poner a prueba las siguientes predicciones: 1) el grado de solapamiento entre áreas de acción de adultos y juveniles del mismo sexo será menor que el registrado entre adultos y juveniles del sexo opuesto; y 2) los juveniles se establecerán fuera de las áreas de acción de los adultos de su mismo sexo.

Los datos utilizados en este trabajo corresponden a marzo y abril de 2003, pico de densidad poblacional anual, y forman parte de un estudio sobre el uso del espacio de *C. musculinus* realizado en poblaciones de clausura (Steinmann et al., 2005). Las tres clausuras de 0.25 ha cada una se localizan en un pastizal natural de la reserva Bosque Autóctono "El Espinal" (33° 10' S, 64° 20' W), provincia de Córdoba, Argentina, y presentan las mismas especies vegetales y semejantes porcentajes de cobertura vegetal, características del hábitat natural de *C. musculinus*.

Cada población fundadora estuvo compuesta por 6 parejas reproductivas y sus respectivas crías de entre 33 y 38 días de edad (5-6 crías por pareja). A principio de diciembre de 2002 los animales fueron liberados en el interior de cada clausura luego de ser pesados y marcados. Las condiciones demográficas iniciales de las clausuras fueron similares entre sí, con una densidad poblacional total de 166 individuos por hectárea ( $\pm 2.8$  individuos) y una tasa sexual (macho/ hembra) de 0.99. En cada clausura se ubicó una grilla de captura-marcado-recaptura (CMR) de 10 x 6 trampas de captura viva tipo Sherman, equidistantes a 6 metros una de otra

y cebadas con una mezcla de pasta de maní y grasa vacuna. Las sesiones de trampeo fueron mensuales y tuvieron una duración de 8 noches. Los animales capturados fueron marcados, pesados y medidos, registrándose además el sexo y estado reproductivo. Para este estudio y considerando lo propuesto por Sommaro et al. (2009), se distinguieron individuos adultos con evidencia de actividad reproductiva (machos con testículos escrotales que registraron un peso > 16.5 g y hembras con vagina abierta, mamas visibles o evidencia de preñez, que registraron un peso > 16.5 g) y juveniles sin evidencia de actividad reproductiva (machos con testículos abdominales que registraron un peso menor o igual a 16.5 g y hembras con vagina cerrada que registraron un peso menor o igual a 16.5 g).

Para estudiar el efecto de los adultos sobre el establecimiento de los juveniles se analizaron los porcentajes de solapamiento (PS) intra e intersexuales entre adultos y juveniles y la localización espacial de las primeras capturas de los juveniles (PC), respecto al área de acción de los adultos. Para estudiar los PS se estableció la configuración (CAA) y el tamaño de las áreas de acción (TAA) de adultos y juveniles. Para la CAA los sitios exactos de captura fueron ubicados sobre un gráfico de papel y unidos entre sí siguiendo el Método de Franja de Bondad de Ajuste (Stickel, 1954). El TAA se calculó mediante el método de Davis (1962), modificado. Para la estimación de áreas de acción de adultos se utilizaron individuos que registraron entre 6 y 8 capturas en cada sesión de muestreo. Debido a que los juveniles registraron un bajo número de recapturas, para estimar su área de acción se siguió el método propuesto por Jones (1989), que estima su tamaño a partir de la primera y última captura y asume además que estas identifican la dirección del movimiento. Los PS entre las áreas de acción de hembras adultas y juveniles (HA-hj), hembras adultas y machos juveniles (HA-mj), machos adultos y hembras juveniles (MA-hj) y machos adultos y juveniles (MA-mj), se calcularon siguiendo la metodología propuesta por Batzli y Henttonen (1993). Para estudiar la localización espacial de las PC respecto al área de acción de los adultos se consideró solo la primera captura registrada por cada macho y hembra juvenil

durante el estudio, identificando aquellas PC registradas en una trampa ubicada fuera del área de acción de un macho o hembra adulta (Jones, 1989) y expresándolas como un porcentaje del total de PC.

Para analizar el PS de juveniles originalmente se planteó utilizar modelos lineales mixtos con el fin de examinar las relaciones entre la variable respuesta (PS) y las variables explicativas sexo del adulto y del juvenil (ambos factores fijos con dos niveles). En el análisis se incluyeron como factores aleatorios clausura y sesión de trampeo, ya que las estimaciones de PS se registraron para los individuos en cada clausura y en los dos meses estudiados. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas ( $P > 0.05$ ) entre los modelos que incluyeron diferente estructura de factores aleatorios y aquellos modelos que solo incluyeron factores fijos. Por esta razón, se agruparon los datos de las 3 clausuras y de las 2 sesiones de trampeo. Se realizó un ANOVA bi-factorial, en donde el sexo del adulto y sexo del juvenil fueron los factores. Debido a que la igualdad de varianzas es el supuesto más importante que subyace al análisis de la varianzas, el mismo se comprobó utilizando la Prueba de Bartlett (Crawley, 2007). En caso de no cumplirse este supuesto la variable respuesta fue transformada con raíz cuadrada. Para analizar la localización espacial de las PC respecto a los adultos se realizó una Prueba de Proporciones de una cola.

En marzo y abril se capturaron 309 individuos diferentes, 134 adultos (80 hembras y 54 machos) y 175 juveniles (73 hembras y 102 machos). Se obtuvieron 116 mediciones de PS entre áreas de acción de adultos y juveniles: 58 entre hembras adultas y juveniles (25 HA-hj y 33 HA-mj) y 58 entre machos adultos y juveniles (25 MA-hj y 33 MA-mj). En general, los juveniles no superaron el 10% de solapamiento sobre el área de acción de los adultos (**Fig. 1**). El PS promedio entre hembras adultas respecto a hembras juveniles y machos juveniles fue de 4.4% ( $DE \pm 9.3\%$ ) y 3.9% ( $DE \pm 5.9\%$ ), respectivamente (**Fig. 1a**). Para los machos adultos, los PS promedio fueron de 5.2% ( $DE \pm 8.2\%$ ) y 3.1% ( $DE \pm 5.6\%$ ) para hembras y machos juveniles, respectivamente (**Fig. 1b**). Debido a que se cumplió el supuesto de homogeneidad

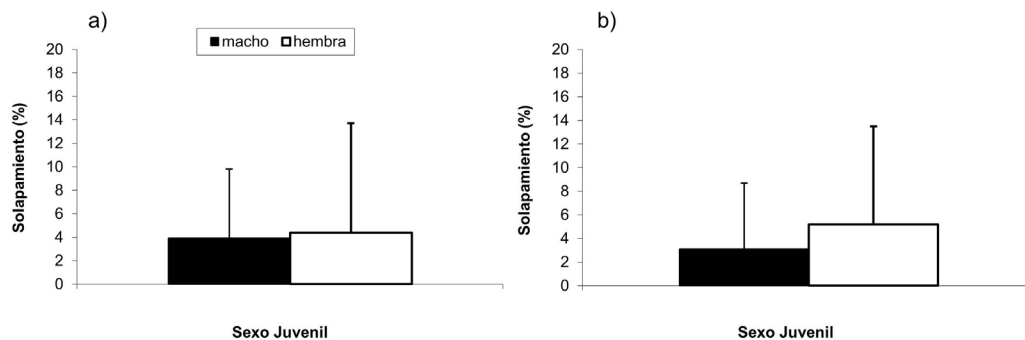


Fig. 1. Porcentajes de solapamiento de las áreas de acción de machos y hembras juveniles sobre las áreas de acción de a) hembras adultas y b) machos adultos de *Calomys musculinus* (Media + DE).

de varianzas, la variable respuesta no fue transformada. No hubo diferencias estadísticamente significativas en la interacción entre los dos factores ( $F=0.324$ ; g.l. = 1;  $N=116$ ;  $p=0.570$ ) ni para cada factor independiente (sexo juveniles:  $F=0.898$ , g.l.= 1;  $N=116$ ;  $p=0.345$ ; sexo adultos:  $F=0.000$ , g.l.=1;  $N=116$ ;  $p=0.995$ ). Los resultados de la localización espacial de las PC respecto a las áreas de acción de los adultos se muestran en la **Tabla 1**. Los resultados de la Prueba de Proporciones mostraron que si bien no se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre la ubicación espacial de las PC respecto a las hembras adultas ( $p=0.167$ ), existieron diferencias significativas respecto al área de acción de los machos adultos ( $p=0.001$ ). Así, los machos juveniles registraron un mayor porcentaje de PC fuera del área de los machos adultos (20.1%) que las hembras juveniles (**Tabla 1**).

Si bien respecto a los PS no se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas entre el sexo de los adultos y el de los juveniles, los valores promedio obtenidos en este estudio ( $<5\%$ ) indican que la presencia de adultos afecta el establecimiento de los juveniles de ambos sexos. Si consideramos que un valor de solapamiento igual o menor a 10% es indicativo de un comportamiento de evitación (Batzli y Henttonen, 1993), nuestros resultados sugieren que tanto machos como hembras adultas de

*C. musculinus* excluyen activamente a los juveniles de ambos sexos de sus áreas de acción.

En muchas especies de roedores la territorialidad de las hembras actúa como una estrategia de defensa del nido para prevenir infanticidio (Coda et al., 2011), o de monopolización del alimento (Ostfeld, 1990). Si bien la presencia de hembras adultas territoriales de *C. musculinus* no interfiere en la maduración sexual de las juveniles, sí lo hace con respecto a la adquisición de sus propios espacios reproductivos (Sommaro et al., 2009; Steinmann et al., 2009). *Calomys venustus* ha sido descrita como una especie promiscua-poligínica cuyas hembras adultas, al igual que

**Tabla 1**

Porcentajes correspondientes a la localización espacial de las primeras capturas (PC) de machos (mj) y hembras juveniles (hj) de *Calomys musculinus*, registradas fuera de las áreas de acción (AA) de hembras y machos adultos, en poblaciones de clausura.

Sexo adulto	Nº de PC	PC fuera del AA de adultos
Hembra	102 mj	89.2 %
	73 hj	83.6 %
Macho	102 mj	87.2 %
	73 hj	67.1 %

las de *C. musculus*, exhiben comportamiento territorial respecto a otras hembras (Priotto et al., 2002). En un estudio de dispersión natal realizado al principio del período reproductivo en poblaciones de clausura de *C. venustus*, Priotto et al. (2004) encontraron que, si bien en general las distancias de dispersión de los juveniles fueron mayores con relación al área de acción de las madres, las de las hembras juveniles resultaron aún mayores. Estos autores relacionaron la dispersión natal desviada hacia las hembras con el hecho de que estas se incorporan a la población reproductiva más rápidamente que los machos. Así, la temprana competencia local por espacios reproductivos exclusivos entre hembras juveniles de *C. venustus* y sus madres territoriales conduce a la dispersión natal de las primeras. Según Getz et al. (2005), la distancia de establecimiento de machos y hembras juveniles se halla relacionada al momento de su ingreso a la población reproductiva. En este estudio, la ausencia de diferencias en el PS y PC de hembras (potenciales competidoras por el recurso espacio reproductivo; Steinmann et al., 2009) y machos juveniles (potenciales infanticidas como estrategia de aprovechamiento de celo post-parto; Coda et al., 2011), respecto al área de acción de hembras adultas, podría deberse a que en esta especie la edad a la cual los juveniles alcanzan la madurez sexual es similar (Buzzio y Castro-Vazquez, 2002). Debido a que este estudio se llevó a cabo 3 meses después de la liberación en clausura de las poblaciones fundadoras, las relaciones de parentesco entre los individuos no se conocían. De esta manera, la gran variabilidad respecto a los valores de solapamiento registrados entre adultos y juveniles de *C. musculus*, más allá de la variación comportamental individual (Réale et al., 2007; Smith y Blumstein, 2008), podría estar reflejando al mismo tiempo respuestas comportamentales relacionadas con el parentesco y la edad de los individuos. Así, aunque la competencia intrasexual y la evitación de infanticidio sean el estímulo que desencadena la exclusión de juveniles

por parte de los adultos, es probable que la edad y el parentesco afecten la intensidad del comportamiento de exclusión.

Las PC variaron en relación al sexo del adulto dueño del área de acción respecto a la cual se registraron. La distribución de las localizaciones espaciales de los juveniles reflejó una exclusión sexo-específica: los machos adultos excluyeron preferentemente de sus áreas de acción a machos juveniles. En *C. musculus*, donde la ausencia de cuidado parental hace que las hembras receptivas se constituyan en el recurso clave para los machos (Laconi y Castro-Vazquez, 1998), esta exclusión se explica a partir de la competencia intra-sexual por el recurso hembra. Según Clutton-Brock (1989), en poblaciones abiertas, el comportamiento de dispersión de los machos juveniles disminuye la competencia intra-sexual por apareamiento. Bond y Wolff (1999) encontraron que, además de la disponibilidad de hembras reproductivas, otro factor importante que puede limitar el éxito reproductivo de los machos es el número de machos competidores con los cuales interactúan. En *Akodon azarae*, otra especie de sigmodontino que junto a *C. musculus* y *C. venustus* cohabitan los agroecosistemas pampeanos (Gomez et al. 2011), Bonatto et al. (2012, 2013) observaron que en períodos de alta densidad poblacional la competencia intrasexual por hembras receptivas conduce a la evitación espacial entre machos sexualmente maduros y activos. Esto explica la exclusión de machos juveniles por parte de machos adultos con experiencia reproductiva registrada en este estudio.

Nuestros resultados apoyan parcialmente nuestra hipótesis ya que no se cumplió la primera predicción; el efecto sexo-específico de los adultos reproductivamente activos solo quedó de manifiesto con relación a la ubicación espacial de las PC. Un futuro estudio en el cual se generen poblaciones experimentales de *C. musculus*, compuestas por individuos con relaciones de parentesco e historia de vida conocidas, permitirían profundizar nuestro conocimiento sobre la dispersión natal de esta especie.

**Agradecimientos.** Este trabajo fue realizado con subsidios del Consejo Nacional de Investigación Científica y Técnica (CONICET) y de la Secretaría de Ciencia y Técnica (SECyT), Universidad Nacional de Río Cuarto.

## LITERATURA CITADA

- BATZLI G y H HENTTONEN. 1993. Home range and social organization of the singing vole (*Microtus miurus*). *Journal of Mammalogy* 74:868-878.
- BONATTO F, D GOMEZ, A STEINMANN y J PRIOTTO. 2012. Mating strategies of Pampean mouse males. *Animal Biology* 62:381-396.
- BONATTO F, J CODA, D GOMEZ, J PRIOTTO y A STEINMANN. 2013. Inter-male aggression with regard to polygynous mating system in Pampean grassland mouse, *Akodon azarae* (Cricetidae: Sigmodontinae). *Journal of Ethology* 31:223-231
- BOND M y JO WOLFF. 1999. Does access to females or competition among males limit male home-range size in a promiscuous rodent? *Journal of Mammalogy* 80:1243-1250.
- BOWLER DE y TG BENTON. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews* 80:205-225.
- BUZZIO O y A CASTRO-VAZQUEZ. 2002. Reproductive Biology of the corn mouse, *Calomys musculinus*, a Neotropical Sigmodontine. *Mastozoología Neotropical* 9:135-158.
- CLUTTON-BROCK TH. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings the Royal of Society London* 236, 339-372.
- CODA JA, JW PRIOTTO y AR STEINMANN. 2011. Behavioral counter-strategies against infanticide in corn mouse females, *Calomys musculinus*. *Mastozoología Neotropical* 18:207-215.
- CLOBERT J, E DANCHIN, AA DHONDT y JD NICHOLS. 2001. Dispersal. Eds: Clobert J, Danchin E, Dhondt A. A, Nichols J. D. Oxford University Press.
- CRAWLEY MJ. 2007. *The R book*. John Wiley and Sons, Inglaterra.
- DAVIS D. 1962. *Analysis of rodent populations*. Pennsylvania State University, Estados Unidos.
- ECCARD JA, I KLEMMME, TJ HORNE y H YLÖNEN. 2002. Effects of competition and season on survival and maturation of young bank vole females. *Evolutionary Ecology* 16:85-99.
- GETZ LL, MK OLI, JE HOFMANN, B MCGUIRE y A OZGUL. 2005. Factors influencing movement distances of two species of sympatric voles. *Journal of Mammalogy* 86:647-654.
- GOMEZ D, L SOMMARIO, A STEINMANN, M CHIAPPERO y J PRIOTTO. 2011. Movement distances of two species of sympatric rodents in linear habitats of central Argentine agro-ecosystems. *Mammalian Biology* 76:58-63.
- HOSSET KS, JF LE GALLIARD y G GUNDERSEN. 2009. Demographic responses to a mild winter in enclosed vole populations. *Population Ecology* 51:279-288.
- HURST JL y RJ BEYNON. 2004. Scent wars: the chemobiology of competitive signalling in mice. *BioEssays* 26:1288-1298.
- JONES WT. 1989. Dispersal distance and the range of nightly movements in Merriam's kangaroo rats. *Journal of Mammalogy* 70:27-34.
- LACONI MR y A CASTRO-VAZQUEZ. 1998. Precopulatory fighting and other aggressive interactions during mating encounters in the corn mouse, *Calomys musculinus* (Muridae, Sigmodontinae). *Mastozoología Neotropical* 5:5-12.
- LIDICKER WZ, JR y NC STENSETH. 1992. To disperse or not to disperse: Who does it and Why? Pp. 21-33, en: *Small mammals as a model* (NC Stenseth y WZ Lidicker Jr., eds.). Chapman & Hall, Ltd, Londres.
- LONNER BN, RJ DOUGLASS, AJ KUENZI y K HUGHES. 2008. Seroprevalence against sin nombre virus in resident and dispersing deer mice. *Vector-borne and Zoonotic Diseases* 8:433-441.
- MILLS JN y JE CHILDS. 1998. Ecologic studies of rodent reservoirs: their relevance for human health. *Emerging Infectious Diseases* 4:529-537.
- OSTFELD RS. 1990. The ecology of territoriality in small mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 5:411-415.
- PRIOTTO JW, AR STEINMANN y JJ POLOP. 2002. Factors affecting home range size and overlap in *Calomys venustus* (Muridae: Sigmodontinae) in Argentine agroecosystems. *Mammalian Biology* 67:97-104.
- PRIOTTO JW, AR STEINMAN, MC PROVENSAL y JJ POLOP. 2004. Juvenile dispersal in *Calomys venustus* (Muridae: Sigmodontinae). *Acta Oecologica* 25:205-210.
- RÉALE D, SM READER, D SOL, PT MCDUGALL y NJ DINGEMANSE. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82:291-318.
- SELONEN V e IK HANSKI. 2010. Movements of dispersing flying squirrels in relation to siblings and parents. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64:1019-1027.
- SIMONE I, F CAGNACCI, C PROVENSAL y J POLOP. 2010. Environmental determinants of the small mammal assemblage in an agroecosystem of central Argentina: The role of *Calomys musculinus*. *Mammalian Biology* 75:496-509.
- SMITH B y D BLUMSTEIN. 2008. Fitness consequences of personality a meta-analysis. *Behavioral Ecology* 19:448-455.
- SOMMARIO L, D GOMEZ, A STEINMANN y J PRIOTTO. 2009. Sexual maturation and reproductive activity of spring-born females corn mice, *Calomys musculinus*, in absence of adults. *Mastozoología Neotropical* 16:403-410.
- SOMMARIO L, AR STEINMANN, M CHIAPPERO y JW PRIOTTO. 2010. Effect of high density on the short term *Calomys musculinus* spacing behaviour: A fencing experiment. *Acta Oecologica* 36:343-348.
- STEINMANN A, J PRIOTTO, L SOMMARIO y J POLOP. 2006a. Spacing behaviour of juvenile corn mice, *Calomys musculinus* at the beginning of the breeding period, in absence of adult males. *Acta Oecologica* 29:305-310.

- 
- STEINMANN A, J PRIOTTO, L SOMMARO y J POLOP. 2006b. The influence of adult female absence on the spacing behaviour of juvenile corn mice, *Calomys musculinus*: A removal experiment. *Annales Zoologici Fennici* 43:366-372.
- STEINMANN A, J PRIOTTO y J POLOP. 2009. Territorial behaviour in corn mice, *Calomys musculinus* (Muridae, Sigmodontinae) with regard to mating system. *Journal of Ethology* 27:1-58.
- STICKEL L. 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *Journal of Mammalogy* 35:1-5.
- WOLFF JO y DW MACDONALD. 2004. Promiscuous females protect their offspring. *Trends in Ecology and Evolution* 19:127-134.