

UCH-FC
Doc-ebe
B362
C.1

**DIMORFISMO SEXUAL Y CONDUCTA REPRODUCTIVA EN
EL MARSUPIAL CHILENO *THYLAMYS ELEGANS*: UNA
APROXIMACIÓN ECOLÓGICA Y EVOLUTIVA**



Tesis
Entregada A La
Universidad De Chile
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos
Para Optar Al Grado De

Doctor en Ciencias con Mención en Ecología Y Biología Evolutiva

Facultad De Ciencias

Por

ENRIQUE ALONSO BAZÁN LEÓN

Enero, 2015

Director de Tesis: Dr. Rodrigo Vásquez

Co-director de Tesis: Dr. David Véliz

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato

Enrique Alonso Bazán León

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día **04 de Noviembre del 2014**

Director de Tesis:

Dr. Rodrigo Vásquez



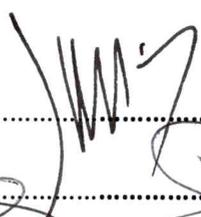
Co-Director de Tesis

Dr. David Véliz




Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Javier Simonetti



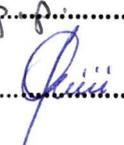
Dr. Elie Poulin



Dr. Mauricio Canals



Dra. Verónica Quirici



Dedicado a mi hijo, Renato Alonso



ENRIQUE ALONSO BAZÁN LEÓN

Enrique, mejor conocido como “Kike”, es un biólogo peruano egresado de la Universidad Peruana Cayetano Heredia. Llegó a Chile a inicios del 2008 para continuar su crecimiento profesional en el Magíster en Ciencias Biológicas de la Universidad de Chile, y posteriormente en el Doctorado en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva en la misma universidad y con el mismo tutor, guía y amigo, el Dr. Rodrigo Vásquez. La línea de investigación de Kike está dirigida a estudiar las causas y consecuencias ecológicas y evolutivas asociadas al dimorfismo sexual y la conducta reproductiva de pequeños mamíferos, con especial interés en marsupiales de América.

Agradezco inmensamente a todos aquellos que pasaron y que aun forman parte del “yaca team”: Nicolette Thompson, Carolina Fernández, Amanda Alfonso, Matías Flores, Rita Sepúlveda, Jocelyn Rojas, Janina Cisterna, Pamela Espíndola, Bárbara Torres, Carolina Giménez y Rodrigo Araya; a los integrantes del laboratorio de Ecología Terrestre (Universidad de Chile) quienes colaboraron de manera desinteresada en el trabajo de campo y laboratorio: Yanina Poblete, María José Herrera, María José Frugone, Laura Carrillo, Laura Pérez, Víctor Gutiérrez, Esteban Botero, Gabriel Castaño, Carolina Saavedra, Pablo Veas, Cristóbal Venegas, Nasrim Butler, Milena Andrews, Dra. Verónica Quirici, Gabriela Soto, Rocío Pozo, Camila Sanfuentes, Gustavo Bizama, Loreto Castillo y Ronny Zúñiga; a mi cotutor el Dr. David Véliz y a los integrantes de su laboratorio, quienes me apoyaron, aconsejaron y ofrecieron un ambiente de trabajo grato para realizar parte de esta tesis; a Pablo Muñoz y Noemí Rojas quienes participaron activamente en el desarrollo de los análisis genéticos; al Dr. Ramiro Bustamante por proporcionarme de equipos de laboratorio; al Dr. Claudio Veloso por facilitarme trampas de captura; a Esteban Botero quien me ayudo enormemente en los análisis espaciales; a la Dra. Mónica Saldarriaga y Dres. Marco Méndez y Cristian Ibáñez por su colaboración en los análisis filogenéticos y de método comparado; a Gabriel Castaño por aquellas extensas charlas sobre “selección sexual”; al grupo de almuerzo del lab.: Alicia, Milén, Ramiro, Gustavo, Rodrigo, Camila, Pancho, por aquellas eternas conversaciones de política, futbol y religión; a todos mis amigos y compañeros, muchos de ellos recién nombrados, con quienes compartí momentos gratos durante todos estos años, como

Ricardo, Antonio, Paola, Andrés, Ilenia, Ivania y Constanza; y a los compañeros del fútbol con quienes aún compartimos hasta el “tercer tiempo”. También quisiera agradecer de manera especial a mi tutor, el Dr. Rodrigo Vásquez, quien confió en mi desde un principio, incluso antes de conocerme, y quien me dio la oportunidad de crecer como profesional y persona junto a él, y además, quién proporcionó el financiamiento, materiales, equipos e instalaciones necesarias para esta investigación. Agradecer a mi comisión revisora de tesis, los Dres. Javier Simonetti, Elie Poulin, Mauricio Canals y Dra. Verónica Quirici; al Dr. Mauricio Lima (Pontificia Universidad Católica de Chile) por compartir desinteresadamente la base de datos del estudio a largo plazo realizado en el segundo capítulo. Agradezco al administrador de la Estación Experimental Agronómica Germán Greve Silva, el profesor Marcelo Orellana por el apoyo al momento de tramitar los permisos de ingreso a Rinconada de Maipú. Quisiera agradecer a mi beca de doctorado MECESUP-0803, a los proyectos FONDECYT-Chile 1090794 y 1140548 (RAV) y al Instituto de Ecología y Biodiversidad (ICM120 P05-002 y PFB-23-CONICYT, Chile). Además, agradecer a Camila, que no solo me ayudó en los terrenos y experimentos, sino que también por el cariño y todo el apoyo al momento de las amanecidas analizando datos y escribiendo la tesis, y a mi hijo amado, Renato, quien se convirtió en mi motor y me da las fuerzas para seguir esforzándome. Por último, agradecer especialmente a mis padres y toda mi familia, quienes siempre me dieron su amor y apoyo, sin ellos no lo hubiera logrado.

Gracias a todos, colegas, amigos y familiares.

ÍNDICE DE MATERIAS

Lista de tablas	viii
Lista de figuras	xi
Lista de anexos	xvi
Resumen	1
Abstract	4
Introducción general	6
CAPÍTULO I. Evolución del dimorfismo sexual en tamaño corporal en marsupiales americanos y nuevos hallazgos sobre sus relaciones filogenéticas	12
Resumen	13
Abstract	15
Introducción	17
Materiales y métodos	23
Resultados	28
Discusión	36
CAPÍTULO II. Variación temporal del dimorfismo sexual en tamaño corporal, razón de sexos operacional e intensidad de la competencia intrasexual	43
Resumen	44
Abstract	45
Introducción	46
Materiales y métodos	49
Resultados	57
Discusión	76
CAPÍTULO III. Ecología espacial intra- e intersexual y su relación con la estrategia de apareamiento	82
Resumen	83
Abstract	84
Introducción	85
Materiales y métodos	87
Resultados	90
Discusión	99

CAPÍTULO IV. Sistema de apareamiento genético	104
Resumen	105
Abstract	106
Introducción	107
Materiales y métodos	110
Resultados	113
Discusión	119
CAPÍTULO V. Dimorfismo sexual, preferencia de pareja y competencia intrasexual: la oportunidad para la selección sexual	124
Resumen	125
Abstract	127
Introducción	129
Materiales y métodos	135
Resultados	150
Discusión	167
Discusión general	174
Anexos	180
Referencias	189

LISTA DE TABLAS

CAPÍTULO I. Evolución del dimorfismo sexual en tamaño corporal en marsupiales americanos y nuevos hallazgos sobre sus relaciones filogenéticas

Tabla 1. Valores de la mediana de las PP en la reconstrucción bayesiana del SSD. En paréntesis se muestran el rango de valores de la HPD (95%).

CAPÍTULO II. Variación temporal del dimorfismo sexual en tamaño corporal, razón de sexos operacional e intensidad de la competencia intrasexual

Tabla 1. Resultados del análisis del éxito de captura, abundancia y densidad poblacional de *Thylamys elegans* entre sexos, estación y año del estudio a corto plazo (2012 – 2013). Los datos de abundancia representan las medias con su respectivo error estándar, mientras que la densidad está representada como el número de individuos por hectárea. Así mismo, el éxito de captura está expresado como el número de individuos capturados cada 100 unidades trampa.

Tabla 2. Resultado del análisis estadístico para masa corporal de *Thylamys elegans* entre sexos y año por estación para el estudio a largo plazo (1999 – 2006).

Tabla 3. Resultado del análisis estadístico para masa corporal de *Thylamys elegans* entre sexos y años por estación para el estudio a corto plazo (2012 – 2013).

Tabla 4. Número de hembras y machos capturados (n_m y n_h) utilizados en el estudio a largo plazo (1999 – 2006) por estación y año, con sus respectivos pesos (W_m y W_h). Se muestran los valores de SSD.

Tabla 5. Número de hembras y machos capturados (n_m y n_h) y utilizados para el estudio a corto plazo (2012 – 2013) por estación y año, con sus respectivos pesos (W_m y W_h). Se muestran los valores de SSD.

Tabla 6. Razón de ganancia de peso (WGR) para machos (M) y hembras (H), y los resultados prueba binomial para el OSR del estudio a largo plazo (1999 – 2006). El número de machos y hembras considerados para estos análisis están representados por n_M y n_H , respectivamente. Se destacan las probabilidades significativas.

Tabla 7. Razón de ganancia de peso (WGR) para machos (M) y hembras (H), y los resultados prueba binomial para el OSR del estudio a corto plazo (2012 – 2013). El número de machos y hembras considerados para estos análisis están representados por n_M y n_H , respectivamente. Se destacan las probabilidades significativas.

Tabla 8. Resultados estadísticos para el SSD entre estaciones.

Tabla 9. Comparación múltiple del SSD entre estaciones ($SC = 0,011$, $gl = 23,000$).

Tabla 10. Resultados del análisis de series de tiempo para el SSD y precipitaciones del estudio a largo plazo (1999 – 2006). Los valores muestran las autocorrelaciones (ACF) con sus respectivos errores estándar (EE). Se resaltan las correlaciones con altos valores de AIC (SSD: AIC R2 = -101,61, AIC R4 = -98,82; Precipitaciones: AIC R2 = 94,14, AIC R4 = 90,33).

CAPÍTULO III. Ecología espacial intra- e intersexual y su relación con la estrategia de apareamiento

Tabla 1. Características del ámbito de hogar entre sexo, temporada y método. Los valores muestran las medias del área en metros² (m²) y hectáreas (ha).

Tabla 2. Resultados del análisis estadístico para el ámbito de hogar de los individuos de *Thylamys elegans* entre sexo y temporada. Se incluyen los resultados de ambos métodos, polígono mínimo convexo (MPC) y media armónica (MA) al 75% y 90%.

Tabla 3. Correlaciones entre el tamaño corporal (peso) y el ámbito de hogar de los machos durante temporada pre-reproductiva y reproductiva.

Tabla 4. Resultados del análisis estadístico para el área de sobreposición entre temporada y sexo (GLZ: distribución gamma, función de enlace “identity”).

CAPÍTULO IV. Sistema de apareamiento genético

Tabla 1. Secuencias de los partidores y sus características para cinco loci de microsatélites.

Tabla 2. Número de individuos capturados en los periodos reproductivos y número de crías con madre y padre identificados, con al menos uno, y sin padres identificados.

Tabla 3. Resultados del análisis de proporción de camadas con múltiple paternidad en los dos periodos reproductivos.

Tabla 4. Resultados del análisis de proporción de medios hermanos y hermanos completos en los dos periodos reproductivos.

CAPÍTULO V. Dimorfismo sexual, preferencia de pareja y competencia intrasexual: la oportunidad para la selección sexual

Tabla 1. Resultado del análisis estadístico para los experimentos de marcaje urinario del primer ensayo entre temporada y tamaño de machos.

Tabla 2. Resultado del análisis estadístico para los experimentos de marcaje urinario del primer ensayo entre tamaño de machos y el experimento con su respectivo control.

Tabla 3. Resultado del análisis estadístico para los experimentos de preferencia de pareja del 2013 del primer ensayo entre temporada y tamaño de machos.

Tabla 4. Resultado del análisis estadístico para los experimentos de preferencia de pareja del segundo ensayo entre temporada y tamaño de machos.

Tabla 5. Resultado de las medidas calculadas del tamaño corporal y el éxito reproductivo de hembras y machos del monitoreo a corto plazo (capítulo 2). Datos muestran el número de individuos (n), media (\bar{X}), varianza (s^2), desviación estándar (DE), coeficiente de variación (CV) y la oportunidad para la selección absoluto y relativo (I abs. y I rel.).

Tabla 6. Resultado de las medidas calculadas de los rasgos y su correspondiente éxito de apareamiento. Datos muestra el número de individuos (n), media (\bar{X}), varianza (s^2), desviación estándar (DE), coeficiente de variación (CV) y la oportunidad para la selección absoluto y relativo (I abs. y I rel.).

Tabla 7. Resultados de la correlación entre el tamaño corporal y el éxito reproductivo de hembras y machos.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I. Evolución del dimorfismo sexual en tamaño corporal en marsupiales americanos y nuevos hallazgos sobre sus relaciones filogenéticas

Figura 1. Árbol concatenado de caracteres no moleculares y moleculares generado por Voss y Jansa (2009). *Marmosa robinsoni* fue revalidado posteriormente como *M. isthmica* (véase Rossi y col. 2010). Los círculos ubicados en los nodos resueltos indican las frecuencias de “bootstrap” del análisis de máxima verosimilitud (ML) y probabilidad *a posteriori* del análisis de inferencia Bayesiana (IB). La mitad izquierda corresponde a ML, donde: blanco = $\leq 50\%$, gris = $50\% - 75\%$, y negro $\geq 75\%$. Mientras que, la mitad derecha corresponda a IB, donde blanco indica probabilidades $< 0,95$ y negro $\geq 0,95$.

Figura 2. Árbol conceso rescatado de la reconstrucción filogenética con 82 especies de opossum y seis grupos externos. Los círculos negros observados en los nodos representan una probabilidad *a posteriori* (PP) mayor al 95%. Por simplicidad no se muestran las especies del grupo externo.

Figura 3. Árbol conceso rescatado de la reconstrucción filogenética con 57 especies de marsupiales americanos y seis grupos externos. Los círculos representan la PP de ser monomórfico (blanco) o dimórfico (negro), mientras que las estrellas sólidas al final de las especies indican presencia de dimorfismo. Los números ubicados en los nodos indican el número de clado (e.g., C1 = Clado 1) (véase Tabla 1). Por simplicidad no se muestran las especies del grupo externo.

Figura 4. Relación entre la tasa de ganancia y pérdida de SSD. La línea roja segmentada representa la relación 1:1 de ambas tasas, mientras que la línea continua indica la correlación entre ambas tasas. Se muestran los promedios de las tasas con su respectivo error estándar.

CAPÍTULO II. Variación temporal del dimorfismo sexual en tamaño corporal, razón de sexos operacional e intensidad de la competencia intrasexual

Figura 1. Diferencias de masa corporal entre machos y hembras observado en invierno entre los años del estudio a largo plazo (1999 – 2006). La línea sólida con cuadrados corresponde a los machos, mientras que la línea segmentada con círculos representa a

las hembras (datos muestran las medias \pm 2 EE, n = 151).

Figura 2. Diferencias de la masa corporal entre machos y hembras entre estaciones, considerando todos los años del estudio a largo plazo (1999 – 2006). La línea sólida con cuadrados corresponde a los machos, mientras que la línea segmentada con círculos representa a las hembras. Los tamaños de muestra están indicados en la tabla 6 (datos muestran las medias \pm 2 EE).

Figura 3. Masa corporal (g) de machos y hembras para todas las estaciones, considerando ambos años del estudio a corto plazo (2012 – 2013). La línea continua con cuadrados corresponde a los machos, mientras que la línea segmentada con círculos representa a las hembras. Los tamaños de muestra están indicados en la tabla 7 (datos muestran las medias \pm 2 EE).

Figura 4. Diferencias del SSD entre estaciones para el estudio a largo plazo (1999 - 2006). Los tamaños de muestra están indicados en la tabla 4 (Datos muestran los valores reales de SSD de los años estudiados, mientras que las líneas representan las medias con su respectivo intervalo de confianza [95%], n = 443).

Figura 5. Diferencias del SSD entre estaciones para el estudio a corto plazo (2012 - 2013). Los tamaños de muestra están indicados en la tabla 5 (Datos muestran los valores reales de SSD de los años estudiados).

Figura 6. Correlación entre el SSD y OSR del estudio a largo plazo (1999 – 2006). Los diamantes representan el rango de años evaluados y la línea sólida representa la tendencia de la correlación. Ambos índices fueron transformados usando logaritmo natural para estandarizarlos.

Figura 7. Representación gráfica del SSD en respuesta de las precipitaciones estacionales de los años evaluados en el estudio a largo plazo (1999 – 2006). La línea sólida con diamantes representan el SSD y las barras sólidas representan las precipitaciones. Las letras en el eje Estación/Año corresponden a las estaciones: primavera (P), verano (V), otoño (O) e invierno (I) (Datos muestran los valores totales de las precipitaciones y SSD por estación y año, n = 443).

CAPÍTULO III. Ecología espacial intra- e intersexual y su relación con la estrategia de apareamiento

Figura 1. Estimaciones del ámbito de hogar de los individuos de *Thylamys elegans* obtenida por el método MPC entre temporada y sexo. La línea continua con cuadrados

corresponde a los machos, mientras que la línea segmentada con círculos representa a las hembras. Los tamaño de la muestra se detallan en el texto (datos muestran las medias ± 2 EE).

Figura 2. Estimaciones de ámbito de hogar de los individuos de *Thylamys elegans* obtenida por el método MA al 75% (a) y 90% (b) entre temporada y sexo. La línea continua con cuadrados corresponde a los machos, mientras que la línea segmentada con círculos representa a las hembras. Los tamaño de la muestra se detallan en el texto (datos muestran las medias ± 2 EE).

Figura 3. Relación entre el ámbito de hogar medido con MPC y el número de localizaciones de hembras y machos de *Thylamys elegans* en: a. temporada pre-reproductiva (n = 16) y b. temporada reproductiva obtenida (n = 14). La línea continua con cuadrados corresponde a los machos, mientras que la línea segmentada con círculos representa a las hembras (datos muestran las medias ± 2 EE).

Figura 4. Porcentaje de área de sobreposición entre temporada y sexo. La línea continua con cuadrados corresponde a la comparación macho-macho, la línea punteada con círculos a la comparación hembra-hembra y la línea segmentada con triángulos a la comparación macho-hembra. Los tamaño de la muestra se detallan en el texto (datos muestran las medias ± 2 EE).

CAPÍTULO IV. Sistema de apareamiento genético

Figura 1. Fotografía de una hembra de *Thylamys elegans* con 15 crías adheridas a sus glándulas mamarias. Foto capturada en la temporada reproductiva del 2012.

Figura 2. Frecuencia de camadas que exhibieron múltiple paternidad (número de machos asignados como padres). Las barras blancas con líneas diagonales representan la temporada reproductiva 2011-2012, las barras negras la temporada 2012-2013 y las barras grises representan ambas temporadas reproductivas.

Figura 3. Frecuencia de machos asignados como padres que exhibieron múltiple paternidad (número de crías). Las barras blancas con líneas diagonales representan la temporada reproductiva 2011-2012, las barras negras la temporada 2012-2013 y las barras grises representan ambas temporadas reproductivas.

CAPÍTULO V. Dimorfismo sexual, preferencia de pareja y competencia intrasexual: la oportunidad para la selección sexual

Figura 1. Arena experimental diseñada para evaluar la competencia entre machos. Los números representan: (1) zona de exclusión, donde no existe orina del macho opositor, (2) zona de contacto, donde la orina del macho opositor se encuentra esparcida, y (3) zona de interacción, donde existe orina del macho opositor y donde el macho puede interactuar directamente con la hembra en la jaula.

Figura 2. Representación gráfica del laberinto en "Y". Los números representa: (1) zona neutral, (2) zona de indecisión, (3) zonas de preferencia, y (4) zonas de interacción directa.

Figura 3. Tiempo de permanencia en (a) zona de contacto, (b) zona de interacción y (c) zona de contacto más zona de interacción entre tamaño de machos y el experimento con su respectivo control. Los resultados corresponden a los experimentos de competencia entre machos por marcaje urinario durante temporada reproductiva. Las columnas claras muestran los machos "pequeños" y las columnas oscuras los machos "grandes" (datos muestran las medias \pm 2 EE, n = 36 para el control, n = 42 para el experimento).

Figura 4. Tiempo de permanencia de la hembra en la zona de preferencia y zona de interacción entre los dos tratamientos de machos durante temporada reproductiva del 2009. Las columnas claras representan los machos "pequeños" y las columnas oscuras los machos "grandes" (datos muestran las medias \pm 2 EE, n = 27).

Figura 5. Tiempo de permanencia de la hembra en la zona de interacción entre temporada y tamaño de machos de los experimentos del 2013. La letra "a" indica el primer ensayo y la "b" el segundo ensayo. Las columnas claras representan los machos "pequeños" y las columnas oscuras los machos "grandes" (datos muestran las medias \pm 2 EE, n = 150 temporada no reproductiva, n = 136 para temporada reproductiva).

Figura 6. Correlación entre el tamaño corporal y el éxito reproductivo de las hembras durante los periodos reproductivos (a) 2011-2012, (b) 2012-2013, y (c) ambos periodos.

Figura 7. Correlación entre el tamaño corporal y el éxito reproductivo de los machos durante los periodos reproductivos (a) 2011-2012, (b) 2012-2013, y (c) ambos periodos.

Figura 8. Correlación entre el rasgo (peso) y el éxito de apareamiento (tiempo de preferencia de las hembras) de los machos durante temporada reproductiva.

Figura 9. Correlación entre el rasgo (ámbito de hogar) y el éxito de apareamiento

(número de hembras dentro del área de los machos) de los machos durante temporada reproductiva.

LISTA DE ANEXOS

CAPÍTULO I. Evolución del dimorfismo sexual en tamaño corporal en marsupiales americanos y nuevos hallazgos sobre sus relaciones filogenéticas

Anexo 1. Listado de las 112 especies de marsupiales americanos reportadas hasta la actualidad, pertenecientes a las tres familias reconocidas. La tabla muestra la presencia (si), ausencia (no) o falta de información (ND) del SSD por especie, el sexo al cual se encuentra sesgado el SSD (M = machos, H = hembras), el rasgo de tamaño corporal considerado para determinar la ausencia/presencia de SSD y la referencia bibliográfica de cada estudio en particular.

RESUMEN

El dimorfismo sexual en tamaño corporal (SSD) sesgado hacia machos es una característica predominante en la mayoría de especies de mamíferos, y a menudo se sugiere que uno de los dos mecanismos de selección sexual (intra- e inter) sería la causa última del SSD, aunque se desconoce si ambos mecanismos interactúan simultáneamente en la evolución del SSD en mamíferos. La expresión del SSD modulada por selección sexual en mamíferos, generalmente está asociada con la razón de sexos operacional (OSR), el sistema de apareamiento (predominantemente la poliginia o poliginandria) y las conductas espaciales, como el ámbito de hogar, por lo tanto, el grado de SSD en una población generará un efecto significativo y diferencial sobre el éxito reproductivo de ambos sexos. Sin embargo, si bien la selección sexual es la principal explicación del SSD en una población, la evolución del SSD podría estar mediada por un efecto filogenético entre especies emparentadas. Considerando el SSD sesgado hacia machos en el marsupial chileno *Thylamys elegans* en temporada reproductiva, y en otras especies de marsupiales poligínicas, vivas y extintas, es de esperar que: (i) el SSD sea un rasgo ancestral en marsupiales americanos pero que no exista un efecto filogenético sobre su evolución, (ii) se observe SSD sesgado hacia machos durante temporada reproductiva, (iii) la OSR esté sesgada hacia machos, (iv) los machos exhiban mayores ámbitos de hogar que las hembras durante temporada

reproductiva, (v) *T. elegans* exhiba un sistema de apareamiento poligínico o poliginándrico, y (vi) los dos mecanismos de selección sexual modulen la evolución del SSD, confiriéndole una ventaja en el éxito reproductivo. En el presente estudio se infirió sobre la evolución del SSD en los marsupiales americanos. Además, se evaluó el ámbito de hogar de machos y hembras y se caracterizó genéticamente el sistema de apareamiento. Finalmente, el efecto de la competencia entre machos y la preferencia de las hembras por parejas sobre el tamaño corporal de los machos, y la dirección de la selección sexual sobre el tamaño corporal y el ámbito de hogar de *Thylamys elegans*. Los resultados no mostraron un efecto filogenético en la evolución del SSD en los marsupiales americanos, sugiriendo que la evolución del SSD estaría asociada a factores ecológicos propios de la especie y del ambiente (OSR, ámbito de hogar, sistema de apareamiento), y potencialmente modulada por selección sexual. Así mismo, se observó un sesgo significativo del SSD y la OSR hacia los machos durante temporada reproductiva, y una fuerte correlación positiva con el grado de SSD, sugiriendo un efecto de la competencia entre machos sobre tamaño corporal. Además, el ámbito de hogar de los machos fue mayor que el de las hembras durante temporada reproductiva, y exhibieron un sistema de apareamiento poliginándrico con múltiple paternidad. Las hembras tuvieron preferencias por machos de mayor tamaño corporal, evidenciando que la selección intersexual estaría modulando el SSD en *T. elegans*. El tamaño corporal de los machos estuvo correlacionado positivamente con el éxito reproductivo y modulado por la preferencia de parejas. Finalmente, el ámbito de hogar

de los machos se correlacionó positivamente con el éxito de apareamiento y estuvo modulado por la competencia "scramble" entre machos.

Palabras claves. Opossum, pequeños mamíferos, poligamia, selección intrasexual, selección intersexual

ABSTRACT

Sexual size dimorphism (SSD) biased towards males is a predominant feature in most mammals, and is often suggested that one of the two sexual selection mechanisms, namely, intra-sexual competition and mate choice, would be the ultimate cause of SSD. Nevertheless, it is unknown whether both mechanisms interact simultaneously on SSD evolution in mammals. The expression of SSD is associated with the operational sex ratio (OSR), the mating system (polygyny or polygynandry) and spatial behaviors (home range); therefore, SSD degree generates a significant differential effect on reproductive success in both sexes. However, while sexual selection and mating strategies are related to the evolution of SSD within a population, the evolution of SSD could be mediated by a phylogenetic effect between related species. Considering the male-biased SSD in the Chilean marsupial *Thylamys elegans* as well as in other living and extinct polygynous marsupials, it is expected that: (i) the SSD is an ancestral trait in American marsupials but without a phylogenetic effect on SSD (ii) there is SSD skewed towards males in breeding season, (iii) the OSR is skewed towards males, (iv) the males exhibit larger home ranges than females in breeding season, (v) *T. elegans* exhibits a polygynous or polygynandrous mating system, and (vi) the two mechanisms of sexual selection are modulating the SSD biased toward males, conferring an advantage in reproductive success. I infer the evolution of SSD in an American marsupial's phylogeny. Besides, I assessed the home range of males and females, and genetic

mating system and its relation to the reproductive success of males were assessed. Finally, I assessed the effect of male competition and female mate choice on male body size, and the direction of sexual selection on body size and home range. Results did not show a phylogenetic effect on SSD evolution in American marsupials, suggesting that SSD evolution would be associated with ecological factors on species and environment (OSR, home range, mating system), and modulated by sexual selection. Besides, the results showed a significant SSD and OSR biased towards males and a strong positive correlation with SSD degree, suggesting an effect of male competition on body size. Also, home range of males was larger than in females, and exhibited a polygynandrous mating system with multiple paternities. Females had higher preferences for larger males, suggesting that intersexual selection would modulate the SSD in *T. elegans*. Body size of males was positively correlated with reproductive success and modulated for female mate choice. Finally, home range of males was positively correlated with mating success and modulated by scramble competition among males.

Keywords. Mouse-opossum, small mammals, polygamy, intrasexual selection, intersexual selection

INTRODUCCIÓN GENERAL

La teoría de selección sexual fue propuesta en un inicio para explicar la significancia adaptativa de los rasgos conspicuos no directamente reproductivos observados en machos de diferentes especies (Darwin 1871). Darwin (1871) describe dos mecanismos de selección sexual: (i) la competencia entre machos por acceder a hembras reproductivas, y, (ii) la preferencia de las hembras por machos reproductivos. Actualmente estos dos mecanismos de selección sexual son conocidos como selección intrasexual y selección intersexual, respectivamente (Anderson 1994).

Los dos mecanismos de selección sexual han sido descritos como las fuerzas evolutivas últimas que modulan el dimorfismo sexual en mamíferos (Clutton-Brock 1989, 1991, Clutton-Brock y Parker 1995, Clutton-Brock y McAuliffe 2009). El dimorfismo sexual en tamaño corporal ("sexual size dimorphism" o SSD) sesgado hacia machos es el rasgo sexual secundario predominante en la mayoría de especies de mamíferos (Lindenfors y col. 2007, Clutton-Brock y McAuliffe 2009). Por ejemplo, el SSD sesgado hacia los machos ha sido documentado en muchas especies de marsupiales de Oceanía (e.g., Clinchy y col. 2004, Foster y Taggart 2008, Glen y col. 2009) y América (e.g., Ryser 1992, Loretto y Vieira 2005, véase también Astúa 2010). La evidencia sugiere que el SSD es una consecuencia de la preferencia de las hembras por

machos de mayor tamaño corporal (Trivers 1972, Williams 1975, Cote y Hunte 1989) y de la competencia entre machos, donde aquellos de mayor tamaño corporal serán más competitivos y tendrán mayor acceso a hembras (Clutton-Brock y Harvey 1977, Smuts y Smuts 1993, Clutton-Brock y Parker 1995). En ese sentido, la variabilidad del tamaño corporal intra- e intersexual confieren una ventaja en el éxito reproductivo de hembras y machos, otorgando una oportunidad para que la selección sexual actúe (Clutton-Brock y Parker 1995, Nelson 1995, Kappeler 1997, Gray y Hurst 1998, Alberts y col. 2006, Clutton-Brock y McAuliffe 2009). Sin embargo, el efecto de los mecanismos intra- e intersexuales sobre rasgos fenotípicos suelen ser estudiadas de forma aislada, y solamente existe evidencia de ambos mecanismos de selección sexual actuando sobre el mismo fenotipo en algunas especies de peces y aves (Berglund y col. 1986, Bisazza y col. 1989, Kodric-Brown 1996, Berglund y Rosenqvist 2001, Aspbury y Basolo 2002, Basolo 2004, Hudman y Gotelli 2007). Por lo tanto, estudiar el efecto de los dos mecanismos de selección sexual simultáneamente sobre el tamaño corporal en mamíferos podría enriquecer nuestro entendimiento sobre las estrategias reproductivas en diferentes especies.

El SSD sesgado hacia machos generalmente se encuentra asociado a otros rasgos poblacionales y conductuales. Por ejemplo, en especies que exhiben SSD sesgado hacia machos es común observar un sesgo hacia los machos en la proporción de sexos operacional (“operational sex ratio” - OSR), lo cual sugiere que la competencia

entre machos es más intensa, y donde solo aquellos machos de mayor calidad tendrán mayor probabilidad de acceder a hembras (véase Emlen y Oring 1977, Kvarnemo y Ahnesjö 1996, Mitani y col. 1996, Clutton-Brock y McAuliffe 2009). De igual manera, la poliginia (donde un macho se aparea con múltiples hembras en una temporada reproductiva [Clutton-Brock 1989]) se ha descrito como el sistema de apareamiento predominante en mamíferos, reportándose en más del 94% de especies (véase Clutton-Brock 1989, 1991, Clutton-Brock y McAuliffe 2009). Una explicación frente a ello, es que las hembras al ser las encargadas de la gestación y lactancia (Orians 1969), su éxito reproductivo dependerá del tiempo y energía que dedique a su descendencia (Clutton-Brock y Vincent 1991), mientras que el éxito reproductivo de los machos estará usualmente limitado por el número de apareamientos (Trivers 1972). Por lo tanto, la poliginia es reconocida como uno de los factores que influye sobre el SSD a través de la selección sexual (e.g., Jackson y Skinner 1998, Weckerly 1998, Isaac y Johnson 2003, Vanpé y col. 2008). Por otro lado, la conducta territorial de los machos con hembras incluidas dentro de su ámbito de hogar es una característica de competencia intrasexual (e.g., Ryser 1992, Loretto y Vieira 2005, Lane y col. 2009, Marmet y col. 2012), la cual favorece que machos de mayor tamaño corporal defiendan territorios o hembras a través de contiendas, marcaje químico, o posean mayores ámbitos de hogar (e.g., Ryser 1992, Jackson y Skinner 1998, Loretto y Vieira 2005, Fuxjager y col. 2010, Jordan y col. 2011a, b). En muchos casos, es común observar una relación positiva entre el SSD, el ámbito de hogar y el éxito reproductivo de los machos. Por ejemplo, se

ha descrito en algunas especies de marsupiales que los machos tendrán ámbitos de hogar más amplios que el de las hembras, y que las hembras estarán incluidas dentro de estos ámbitos de hogar (e.g., Ryser 1992, Shimmin y col. 2002, Clinchy y col. 2004, Fisher y Cockburn 2005, Glen y col. 2009). Además, es común observar un alto grado de sobreposición de los ámbitos de hogar de las hembras y un bajo grado de sobreposición entre machos, como indicador de competencia intrasexual en mamíferos que favorece el dimorfismo sexual en tamaño corporal y ámbito de hogar (e.g., Lane y col. 2009, Marmet y col. 2012).

Por otro lado, si bien la evidencia muestra que la selección sexual modularía la evolución del SSD en las poblaciones de diferentes especies de mamíferos (véase Blanckenhorn 2005, Lindenfors y col. 2007), la evolución del SSD en un taxón determinando podría estar modulada por factores filogenéticos resultantes de las relaciones evolutivas entre especies emparentadas, y no por factores ecológicos intrínsecos de cada especie o del ambiente donde habitan (Clutton-Brock y col. 1977, Pérez-Barbería y col. 2002). Por ejemplo, en muchas especies de marsupiales americanos se ha reportado SSD sesgado hacia machos en especies actuales (e.g., Pine y col. 1985, Ventura y col. 1998, Cerqueira y Lemos 2000, López-Fuster y col. 2000, 2002, Lemos y Cerqueira 2002, Steiner y Catzefflis 2003, Astúa 2010, Bazán-León 2011) y extintas (Ladeveze y col. 2011), pero no existen estudios que hayan evaluado la evolución del SSD en este grupo de mamíferos. Por lo tanto, es indispensable incluir

análisis macro evolutivos con la finalidad de evaluar que fuerzas evolutivas (macro o micro) estarían actuando sobre la evolución de un rasgo en particular.

Thylamys elegans (Waterhouse 1838), es un pequeño marsupial nocturno que habita en áreas de matorral semi-árido mediterráneo y en zonas áridas, con poblaciones que se distribuyen desde la III región (Bazán-León 2011) hasta la VIII región de Chile (Muños-Pedrerros y Yañez 2009). Aunque la mayoría de estudios realizados en *T. elegans* se han enfocado en aspectos eco-fisiológicos (e.g., Sabat y col. 1995, Bozinovic y col. 2005) y filogeográficos (e.g., Meynard y col. 2002, Palma y col. 2002), se desconoce sobre la conducta reproductiva de esta especie, al igual que en todos los marsupiales presentes en Chile. Bazán-León (2011), observó que individuos machos de *T. elegans* de diferentes poblaciones, poseían, significativamente, mayor tamaño corporal que las hembras (aprox. 20% más), y mostraban una alta varianza intrasexual en dicho rasgo en temporada pre-reproductiva, sin embargo, se desconoce si existe un efecto de la temporada reproductiva sobre este rasgo.

Considerando que es frecuente observar SSD asociado a la OSR, ámbito de hogar y la poliginia en marsupiales actuales y extintos, se espera que en el marsupial sexualmente dimórfico en tamaño corporal, *Thylamys elegans*: (i) el SSD sea un rasgo ancestral en marsupiales americanos, (ii) no exista un efecto filogenético sobre la evolución del SSD en marsupiales americanos, (iii) se observe SSD sesgada hacia machos durante temporada reproductiva, (iv) la OSR se encuentre sesgada hacia

machos y correlacionada con el SSD, como evidencia de la intensidad de la selección, (v) los machos posean mayores ámbitos de hogar que las hembras durante temporada reproductiva y bajo grado de sobreposición entre machos, como evidencia de competencia intrasexual, (vi) los machos tengan descendencia con más de una hembra durante temporada reproductiva evidenciando un sistema de apareamiento polígnico, o en su defecto que las hembras también tengan descendencia con más de un macho evidenciando un sistema de apareamiento poliginándrico, (vii) los dos mecanismos de selección sexual estén modulando el SSD sesgado hacia machos, confiriéndole una ventaja en el éxito reproductivo, (viii) el tamaño corporal en machos les confiera una ventaja diferencial en el éxito reproductivo, y (ix) el ámbito de hogar en machos les confiera una ventaja diferencial en el éxito reproductivo.

El presente trabajo representa el primer estudio realizado en marsupiales donde se evalúa la dirección de la selección sexual, considerando los dos mecanismos, sobre el tamaño corporal y la competencia intrasexual sobre el ámbito de hogar. Además, representa el primer estudio en marsupiales sudamericanos que describe el sistema de apareamiento genético, y que reconstruye la historia evolutiva del SSD en marsupiales americanos.

CAPITULO I

**Evolución del dimorfismo sexual en tamaño corporal en
marsupiales americanos y nuevos hallazgos sobre sus relaciones
filogenéticas**



RESUMEN

El dimorfismo sexual en tamaño corporal (SSD) en mamíferos juega un papel importante a nivel ecológico y evolutivo. Diversos estudios han evaluado las causas y consecuencias de la evolución del SSD en mamíferos, coincidiendo todos en que la selección sexual y los sistemas de apareamiento estarían modulando la evolución del SSD. Sin embargo, pocos estudios han descartado si la evolución del SSD tiene un componente filogenético, y en ninguno de los casos, se han incluido especies pertenecientes a taxa ancestrales de mamíferos, lo cual podría enriquecer nuestro entendimiento sobre la evolución del SSD en este grupo. En el presente estudio se reconstruyó el estado ancestral del ancestro común más reciente de los marsupiales americanos pertenecientes a 57 especies de los tres órdenes (Didelphimorphia, Paucituberculata y Microbiotheria), y se calcularon las tasas de ganancia y pérdida de dimorfismo. Además, se construyó la filogenia más extensa hasta ahora disponible de los marsupiales americanos, incluyendo 82 de las 112 especies vivientes. Los resultados muestran similares probabilidades de observar monomorfismo o dimorfismo en el carácter del ancestro común más reciente de los marsupiales americanos. Así mismo, la tasa de ganancia de SSD fue mayor a la tasa de pérdida, lo cual sugiere una evolución de monomorfismo a dimorfismo en marsupiales. Además, se observó una baja señal filogenética del SSD en marsupiales, sugiriendo que la evolución del SSD ha sido

independiente de las relaciones filogenéticas de las especies, y que este podría ser explicado considerando la influencia de la selección sexual y los sistemas de apareamiento de cada especie.

Palabras claves. Mouse-opossum, Metatheria, Didelphidae, método comparado, pequeños mamíferos.

ABSTRACT

Sexual size dimorphism (SSD) in mammals plays an important ecological and evolutionary role. Several studies have evaluated the causes and consequences of SSD evolution in mammals, agreeing that sexual selection and mating systems modulate the evolution of SSD. However, few studies have discarded whether the evolution of SSD has a phylogenetic component, and no previous comparative study has included species belonging to Metatherian, ancestral taxa of mammals, which could enrich our understanding of SSD evolution. In this study the ancestral state of the most recent common ancestor of American marsupials belonging to 57 species from three orders (Didelphimorphia, paucituberculata and Microbiotheriia) was reconstructed. In addition, the largest American marsupials phylogeny was constructed, including 82 of the 112 living species. The results show similar probabilities to observe monomorphism or dimorphism in the most recent common ancestor character of American marsupials. Also, the rate gain of SSD was greater than the rate of loss, suggesting an evolution from monomorphic species to dimorphic species in marsupials. Besides, the low phylogenetic signal of SSD in marsupials suggest that the SSD evolution has been independent of the phylogenetic relationships of marsupial species, and that this could be explained by interaction between sexual selection and mating systems of each species.

Keywords. Mouse-opossum, Metatheria, Didelphidae, comparative method, small mammals

INTRODUCCIÓN

Una característica común en la mayoría de especies de mamíferos es la presencia de dimorfismo sexual en tamaño corporal (SSD) sesgado hacia machos (Alexander y col. 1979, Weckerly 1998, Lindenfors y col. 2007, Clutton-Brock y McAuliffe 2009), siendo la selección sexual la causa última de su evolución (Darwin 1871, Trivers 1972, Charnov 1992). Las causas y consecuencias del SSD han sido ampliamente estudiadas en diferentes especies de mamíferos (véase Blanckenhorn 2005, Lindenfors y col. 2007), y se han reportado asociaciones directas entre el SSD y diferentes rasgos y estrategias que incrementan el éxito reproductivo de machos y hembras (e.g., diferentes sistemas de apareamiento). Por ejemplo, en especies monomórficas en tamaño corporal la monogamia es predominante (Andersson 1994), mientras que, en especies con SSD sesgado hacia machos es predominante la poliginia (e.g., Clutton-Brock y col. 1977, Cabana y col. 1982, Andersson 1994, Gowaty y Buschhaus 1998, Pérez-Barberia y col. 2002). Sin embargo, aunque el dimorfismo y monomorfismo juegan un papel importante a escala ecológica en mamíferos, pocos estudios han evaluado simultáneamente si la evolución interespecífica del SSD en un taxón determinando estaría modulada por factores filogenéticos resultantes de las relaciones evolutivas entre especies emparentadas o por factores ecológicos intrínsecos de cada especie o del ambiente donde habitan (Clutton-Brock y col. 1977,

Pérez-Barberia y col. 2002).

Los mamíferos están divididos en tres grandes grupos: prototerios, metaterios o marsupiales, y euterios o placentarios. En términos evolutivos, los prototerios representan el grupo basal de los mamíferos, y los euterios el grupo más reciente (Wilson y Reeder 2005). Sin embargo la ausencia de información en relación a rasgos sexuales secundarios en los prototerios, sumada a la condición de grupo ancestral de los marsupiales en relación a los placentarios y su elevada riqueza de especies vivas, convierten a los marsupiales en un grupo sugerente para realizar una evaluación de la evolución del SSD.

Los marsupiales actuales están distribuidos geográficamente en Oceanía y América. Dentro de los marsupiales americanos se han descrito más de 100 especies vivas, las cuales están clasificadas en tres órdenes: i) Didelphimorphia, compuesta por una sola familia (Didelphidae) que incluye aproximadamente 95 especies, ii) Paucituberculata, que incluye tres géneros y seis especies de una sola familia (Caenolestidae), y iii) Microbiotheria, que contiene una familia monotípica (Microbiotheriidae), con una sola especie viva, *Dromiciops gliorides* (Wilson y Reeder 2005, Gardner 2008, Voss y Jansa 2009). Los marsupiales americanos, excepto los representantes de los órdenes Paucituberculata y Microbiotheria que están más emparentado evolutivamente con los marsupiales de Oceanía, son el grupo ancestral de los metaterios (Meredith y col. 2008). Los tamaños corporales, visto en masa

corporal, varían entre especies y familias. La familia Didelphidae comprende especies con un mayor rango de peso, la cual varía entre los 10 g (en los géneros *Monodelphis* e *Hyladelphys*) y los 2000 g (género *Didelphis*). Por su parte, los representantes de las familias Caenolestidae y Microbiotheriidae presentan pequeños tamaños corporales (con 25-50 g y ± 27 g, respectivamente) (Wilson y Reeder 2005, Voss y Jansa 2009, Astúa 2010). En ese sentido, en muchas especies de marsupiales americanos se ha reportado SSD (e.g., Pine y col. 1985, Ventura y col. 1998, Cerqueira y Lemos 2000, López-Fuster y col. 2000, 2002, Lemos y Cerqueira 2002, Steiner y Catzefflis 2003, Astúa 2010, Bazán-León 2011), y en el 100% de los casos estudiados, los machos son de mayor tamaño corporal que las hembras (véase Lew y col. 2006, Astúa 2010, Rossi y col. 2010, Pavan y col. 2012). Ladeveze y col. (2011) reportaron el primer hallazgo de SSD sesgado hacia machos en un marsupial americano extinto (*Pucadelphys andinus*) del Terciario, sugiriendo que el SSD sesgado hacia machos es un carácter ancestral en opossum. Sin embargo, existe una estrecha relación entre los sistemas de apareamiento y los rasgos sexuales secundarios (Sunquist y col. 1987, Ryser 1992, Mitani y col. 1996, Loretto y Vieira 2005, Vanpé y col. 2008, Issac y Jhonson 2013). En ese sentido, se han documentado algunos casos de monogamia social y poliginandria con múltiple paternidad en marsupiales de Oceanía (Lanzenby-Cohen y Cockburn 1988, Rudd 1994, Quinn 1995, Winter 1996, Fisher y Owens 2000, Martin 2000, Runcie 2000, Pope y col. 2005, Martin y col. 2007, Glen y col. 2009, Jackson y Skinner 2010), incluso, casos de poliandria y flexibilidad del sistema de apareamiento (Henry y Craig 1984, Craig 1985,

Goldingay y Kavanagh 1990, Wooller y col. 2000). Por lo tanto, es probable que diferentes sistemas de apareamiento estén asociados con la expresión de monomorfismo o dimorfismo sexual dependiente de las características ecológicas de las poblaciones de diferentes especies y sus ambientes.

Por otro lado, para realizar estudios comparativos de la evolución de un rasgo en particular, es necesario que la filogenia del grupo a estudiar esté resuelta. A la fecha, se reconocen 18 géneros y alrededor de 100 especies en la familia Didelphidae, tres géneros y seis especies de la familia Caenolestidae, y un género con una especie en la familia Microbiotheriidae (Gardner 2008, Voss y Jansa 2009). En los últimos 25 años, han incrementado los estudios filogenéticos, intra- e inter género, basados en caracteres morfológicos (e.g., Flores 2009) moleculares (e.g., Palma y Spotorno 1999, Jansa y Voss 2000, Nilsson y col. 2004, Steiner y col. 2005), y combinando diferentes caracteres (e.g., Voss y Jansa 2003, 2009, Voss y col. 2005). El estudio filogenético más completo en los marsupiales americanos, que incluye una revisión amplia de la historia taxonómica y sistemática del grupo, fue realizado por Voss y Jansa (2009), quienes incluyeron 44 especies de una sola familia (Didelphidae). Sin embargo, la hipótesis filogenética propuesta por dichos autores presenta algunos clados con bajo poder resolutivo (Fig. 1), lo cual no permite establecer las relaciones filogenéticas dentro de tres clados que involucran a dos o más géneros, en particular, (i) la posición de *Cryptonanus* como grupo hermano de *Gracilinanus* (ii) la posición de *Tlacuatzin*

canescens dentro del clado de *Monodelphis* y *Marmosa*; y (iii) la posición de *Glironia* en relación a *Caluromys*, *Caluromysiops* y el clado que abarca al resto de géneros (Fig. 1). Además, no se resuelven las relaciones filogenéticas inter-específicas dentro de tres géneros, *Thylamys*, *Gracilinanus* y *Monodelphis* (Fig. 1). Si bien la hipótesis filogenética de Voss y Jansa (2009) es la que incluye el mayor número de especies a la fecha, considera únicamente representantes de la familia Didelphidae como grupo interno. Aunque algunos estudios han incluido en su filogenia especies de las familias Caenolestidae y Microbiotheriidae (e.g., Palma y Spotorno 1999, Nilsson y col. 2004, Meredith y col. 2008), ninguna de esas filogenias incluye más de 14 especies de marsupiales americanos, ni representantes de todos los géneros. En resumen, las hipótesis filogenéticas hasta ahora conocidas no incluyen a especies de las tres familias de marsupiales americanos, y aquellas que si las incluyen, consideran un número bajo de especies, una razón por la cual las relaciones evolutivas observadas entre algunos géneros de marsupiales americanos no han sido resueltas.

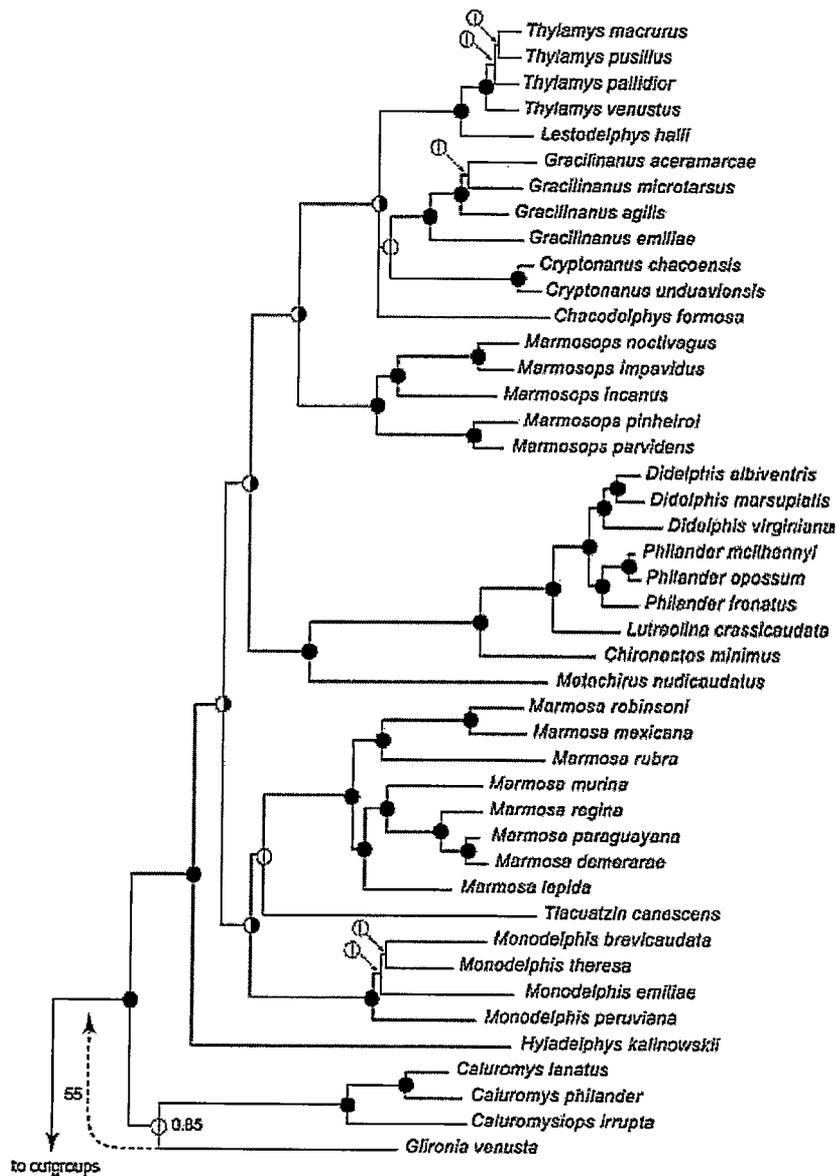


Figura 1. Árbol concatenado de caracteres no moleculares y moleculares generado por Voss y Jansa (2009). *Marmosa robinsoni* fue revalidado posteriormente como *M. isthmica* (véase Rossi y col. 2010). Los círculos ubicados en los nodos resueltos indican las frecuencias de “bootstrap” del análisis de máxima verosimilitud (ML) y probabilidad *a posteriori* del análisis de inferencia Bayesiana (IB). La mitad izquierda corresponde a ML, donde: blanco = $\leq 50\%$, gris = $50\% - 75\%$, y negro $\geq 75\%$. Mientras que, la mitad derecha corresponda a IB, donde blanco indica probabilidades $< 0,95$ y negro $\geq 0,95$.

En conclusión, y considerando que se ha registrado SSD y monomorfismo en diferentes especies vivas de opossum, y la existencia de registro fósil que sugiere la ancestría del dimorfismo sexual en tamaño corporal, es de esperar que: (i) el ancestro común de los opossum presente SSD y exista una dirección evolutiva o transición hacia especies con SSD, (ii) que no se observe un efecto filogenético sobre la evolución del SSD, evidenciando que factores ecológicos propios de cada especie y su ambiente estarían modulando la evolución del SSD. Para evaluar estas hipótesis se estimó el estado de carácter ancestral del SSD (presencia o ausencia) en los principales grupos monofiléticos, incluyendo el ancestro común más reciente de los opossum. Además, se propone una filogenia en la cual se incluyan 71 de las 107 especies descritas en la actualidad, pertenecientes a las tres familias de marsupiales americanos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Base de datos del SSD

Se elaboró un listado de todas las especies de marsupiales americanos descrito hasta la actualidad. Para ello se utilizó como base la clasificación de marsupiales reconocida actualmente (Gardner 2008). A partir de ella, se efectuó una búsqueda

bibliográfica para complementar el listado de especies (Wilson y Reeder 2005, Lew y col. 2006, Flores y col. 2008, Solari y Pine 2008, Voss y Jansa 2009, Lim y col. 2010, Solari 2010, Rossi y col. 2010, Díaz-N y col. 2011, Pavan y col. 2012, Solari y col. 2012, Voss y col. 2012, 2013). Posteriormente, se realizó una revisión de bibliográfica, proveniente de libros, guías y artículos científicos, para recopilar información sobre el SSD en las especies de marsupiales americanos listadas. Se consideró la masa corporal, el largo total y medidas del cráneo como medidas morfológicas del tamaño corporal para estimar el SSD (Gardner 1973, Pine 1981, Bergallo y Cerqueira 1994, Graipel y col. 1996, Ventura y col. 1998, 2002, Hershkovitz 1999, Richard-Hansen y col. 1999, Cerqueira y Lemos 2000, Patton y col. 2000, Lemos y col. 2001, Costa y col. 2003, Solari 2003, Carmignotto y Monfort 2006, Lew y col. 2006, Cáceres y col. 2007, Astúa 2010, Rossi y col. 2010, Bazán-León 2011, Franco y col. 2011, Pavan y col. 2012). Cabe mencionar que, debido a que las unidades de medida del tamaño corporal varían entre estudios diferentes, se consideró al SSD como una variable discreta y dicotómica (presencia/ausencia) para elaborar la matriz de estados de carácter utilizada en la estimación del carácter ancestral.

Análisis filogenético

Las relaciones filogenéticas entre las especies de marsupiales americanos fueron establecidas mediante el algoritmo de Inferencia Bayesiana en el programa MrBayes v3.0B4 (Ronquist y Huelsenbeck 2003). Dada la ausencia de datos moleculares

para algunas especies, la matriz fue construida en base a 82 secuencias de diferentes especies publicadas en el GenBank (excluyendo al grupo externo) (véase Anexo 1). Se utilizaron dos fragmentos de los genes Interphotoreceptor Retinoid Binding Protein (IRBP) y Citocromo b (*Cytb*). El grupo externo fue conformado por las siguientes seis especies, *Zaglossus bruijni*, *Dasyops novemcinctus*, *Ornithorhynchus anatinus*, *Tachyglossus aculeatus*, *Lemur catta* y *Mus musculus*, de acuerdo al estudio realizado por Nilsson y col. (2004).

Se realizaron particiones de los datos para ambos genes debido a que actualmente hay evidencia que los modelos complejos de evolución de secuencias pueden extraer señales filogenéticas adicionales de los datos, especialmente donde la saturación en la sustitución de pares de bases es común (Castoe y col. 2004, 2005). Por consiguiente, en los análisis fueron utilizados diferentes modelos de evolución de secuencias para particiones biológicamente relevantes de los datos. En el caso de genes que codifican para proteínas, las particiones más relevantes son la primera, la segunda y la tercera posición del codón, las cuales presentan patrones diferentes de evolución de secuencias (Wüster y col. 2007). El programa MrModeltest v2.2 (Nylander 2004) fue usado para seleccionar el modelo de evolución de secuencias más apropiado para cada partición de datos. Este programa considera solamente los modelos de sustitución nucleotídica que están disponibles actualmente en MrBayes v3.04b. Los modelos se seleccionaron de acuerdo al criterio de información Akaike (Bos y Posada 2005).

En el análisis bayesiano, cada simulación de cadenas de Markov, utilizando el método de Montecarlo (MCMC), fue hecho por duplicado y se corrieron 20×10^6 generaciones con cuatro cadenas de Markov (una fría y tres calientes). Los parámetros entre particiones fueron separados (cada partición tiene su propio conjunto de parámetros) y se asumió que las particiones evolucionan bajo diferentes tasas, usando el comando "ratepr = variable". Los métodos MCMC dependen de la convergencia de las cadenas de Markov en su distribución estacionaria. Una vez que se estabilizaron los valores de probabilidad posterior (PP) de la cadena de Markov, se descartaron las muestras iniciales previas a la estabilización de la probabilidad ("burn in" = 2000 árboles). A partir de este punto los árboles fueron muestreados cada 1000 generaciones. Se computó el consenso de mayoría (50%) incluyendo componentes combinables e información sobre el largo de las ramas para todos los árboles muestreados posterior a la estacionalidad de las búsquedas. Los nodos retenidos en al menos 95% de las muestras (i.e., PP) fueron considerados bien soportados.

Para la estimación del estado de carácter ancestral del SSD, se construyó una filogenia con 57 especies de marsupiales americanos, que corresponden a las especies que tenían registro bibliográfico sobre la presencia/ausencia de SSD (véase Anexo 1), excluyendo a *Caenolestes convelatus*, debido a que el segmento amplificado presentaba pocos sitios informativos (código GenBank: KF418782). Se utilizó el algoritmo Bayesiano con los mismos parámetros de reconstrucción filogenética

descritos previamente. Además, se seleccionaron al azar 500 árboles utilizando el programa BayesTrees v1.3.

Estimación del estado de carácter ancestral del SSD

Para este análisis, se utilizaron los 500 árboles seleccionados previamente al azar, obtenidos de la filogenia construida con 57 especies de marsupiales americanos. La evolución del SSD se estimó usando el modelo multiestado del programa BayesTraits v2.0 (Pagel y col. 2004). Basado en una aproximación bayesiana, se realizaron 10010000 de iteraciones mediante MCMC, se muestrearon los parámetros cada 100 iteraciones y se descartó el primer 10% de los parámetros. Dado que se evaluó el proceso de cambio de un carácter categórico y dicotómico, el SSD en la matriz de caracteres se consideró como 0 = ausencia de SSD y 1 = presencia de SSD. Se utilizó la distribución "beta" de los parámetros del modelo evolutivo ("priors"), y se estimó la tasa de ganancia (q_{01}) y pérdida (q_{10}), el promedio de cada tasa, y adicionalmente, se realizó una prueba de signos para muestras pareadas para determinar estadísticamente si existe un sesgo hacia alguna de las tasas estimadas. Además, se realizaron correlaciones de Pearson entre las tasas de ganancia y pérdida, y entre la razón de ambas tasas y el "likelihood" de los árboles. Esta última correlación tuvo el objetivo de evaluar si la razón de cambio del SSD está asociada a la topología del árbol filogenético, y en consecuencia, inferir en la señal filogenética del SSD (véase Lutzoni y col. 2001). Finalmente, se calculó el ancestro común más reciente (MRCA),

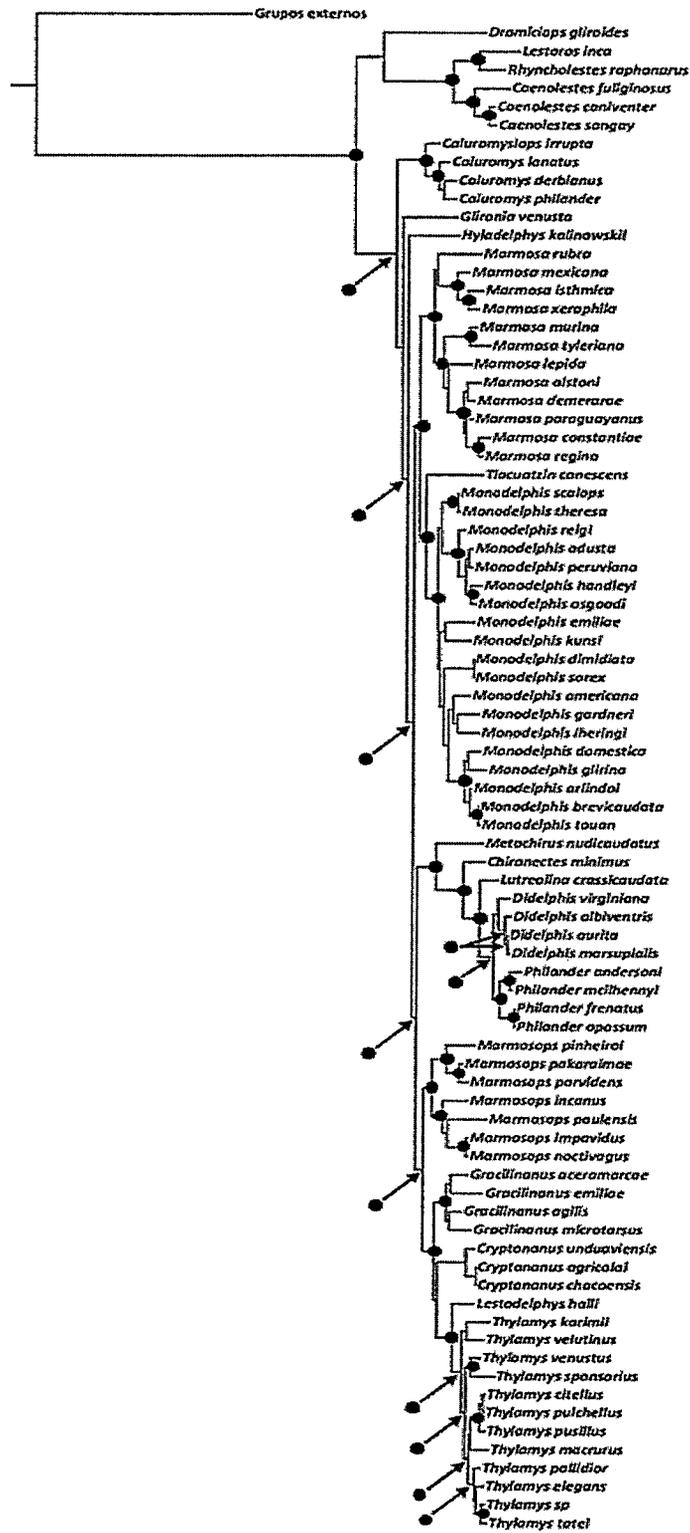
reconstruyendo el carácter ancestral del SSD de la raíz, y de los nodos de los clados de interés (principalmente grupos monofiléticos formados por las especies de un mismo género). Los resultados del BayesTraits fueron analizados en el programa Tracer v1.5.

RESULTADOS

Se registraron un total de 112 especies de marsupiales americanos, las cuales corresponden a 18 géneros y 104 especies de la familia Didelphidae, tres géneros y siete especies de la familia Caenolestidae, y un género y una especie de la familia Microbiotheriidae (véase Anexo 1). De las 112 especies, en 39 de ellas se reporta dimorfismo en al menos una medida de tamaño corporal, en todos los casos, sesgado hacia los machos, en 29 especies se reportó monomorfismo en tamaño corporal, y en 44 especies se desconocía sobre el SSD (Anexo 1). Cabe mencionar, que de las 68 especies de marsupiales americanos donde se encontró información sobre monomorfismo o dimorfismo, solo 57 fueron incluidas en el análisis de reconstrucción ancestral del SSD (véase metodología), donde 34 de ellas fueron dimórficas y 23 monomórficas.

En relación a la reconstrucción filogenética, el alineamiento final de los genes

concatenados fue de 1916 pares de bases, 1158 de IRBP y 758 de *Cytb*. Entre los taxa que conformaron el grupo interno, se contabilizaron 726 sitios variables, 544 sitios informativos para parsimonia y 182 "singletons". En la filogenia obtenida que incluía a 82 especies de marsupiales americanos, se recuperaron dos clados principales: Clado A compuesto por los representantes de los órdenes Paucituberculata y Microbiotheria (*Dromiciops gliroides*), y el Clado B compuesto por las especies del orden Didelphimorphia (Fig. 2). Los valores de probabilidad a posteriori (PP) fueron mayores a 0,95 para los principales clados que incluyen dos o más géneros, excepto: i) el nodo que incluye a *Glironia venusta* con la familia Didelphidae (exceptuando el clado de *Caluromysiops* y *Caluromys* que tiene una posición más ancestral), ii) el nodo que agrupa a *Cryptonanus*, *Lestodelphys* y *Thylamys*, y iii) el nodo que comprende a *Dromiciops gliroides*, *Caenolestes fuliginosus*, *Lestoros inca* y *Rhyncholestes raphanurus* (Fig. 2). Se define a *Tlacuatzin canescens* como especie hermana del género *Monodelphis*, y el género *Cryptonanus* como grupo hermano del clado conformado por *Lestodelphys halli* y *Thylamys*, aunque con un valor de probabilidad *a posteriori* (PP) por debajo del 0,95 (Fig. 2). A nivel intra-género, se observan probabilidades *a posteriori* inferiores a 0,95 en algunos nodos, principalmente en los géneros *Monodelphis*, *Gracilinanus*, *Cryptonanus* y *Thylamys*. Por otro lado, el árbol generado en la reconstrucción filogenética de 57 especies de marsupiales americanos, presenta una topología y resolución de clados similar al árbol de 82 especies de marsupiales americanos (Fig. 3).



Clado A

Clado B

Figura 2. Árbol conceso rescatado de la reconstrucción filogenética con 82 especies de opossum y seis grupos externos. Los círculos negros observados en los nodos representan una probabilidad a posteriori (PP) mayor al 95%. Por simplicidad no se muestran las especies del grupo externo.

Por otro lado, se encontraron similares PP de observar presencia o ausencia de SSD en el ancestro común más reciente (raíz), al igual que nueve clados previamente seleccionados (Tabla 1, Fig. 3). Sin embargo, en 11 clados los intervalos de probabilidad al 95% (HPD) no se superponen, observando en los clados 5, 6, 9, 10 y 15 una mayor probabilidad de que el ancestro sea monomórfico, mientras que, en los clados 11, 12, 13, 14, 17 y 18 se observa mayor probabilidad de presentar dimorfismo (Tabla 1, Fig. 3).

Tabla 1. Valores de la mediana de las PP en la reconstrucción bayesiana del SSD. En paréntesis se muestran el rango de valores de la HPD (95%).

	PP (0) Monomorfismo	PP (1) Dimorfismo
Raíz	0,52 (0,32-0,73)	0,48 (0,27-0,73)
Clado 1	0,50 (0,32-0,64)	0,50 (0,36-0,68)
Clado 2	0,50 (0,23-0,71)	0,50 (0,29-0,76)
Clado 3	0,45 (0,10-0,74)	0,55 (0,26-0,89)
Clado 4	0,60 (0,40-0,87)	0,40 (0,12-0,59)
†Clado 5	0,89 (0,74-0,99)	0,11 (0,02-0,26)
†Clado 6	0,83 (0,62-0,95)	0,17 (0,02-0,38)
Clado 7	0,47 (0,12-0,73)	0,53 (0,27-0,88)
Clado 8	0,57 (0,38-0,81)	0,43 (0,19-0,62)
†Clado 9	0,72 (0,53-0,91)	0,28 (0,08-0,46)
†Clado 10	0,77 (0,57-0,95)	0,23 (0,04-0,43)
†Clado 11	0,32 (0,11-0,49)	0,68 (0,51-0,89)
†Clado 12	0,39 (0,12-0,54)	0,61 (0,46-0,88)
†Clado 13	0,36 (0,19-0,48)	0,64 (0,52-0,81)
†Clado 14	0,07 (0,12-0,54)	0,93 (0,81-0,99)
†Clado 15	0,70 (0,46-0,92)	0,3 (0,08-0,54)
Clado 16	0,42 (0,16-0,6)	0,58 (0,39-0,84)
†Clado 17	0,36 (0,16-0,51)	0,64 (0,49-0,84)
†Clado 18	0,35 (0,14-0,54)	0,65 (0,46-0,85)
Clado 19	0,74 (0,53-0,92)	0,26 (0,07-0,46)

† Clados donde se observaron mayores probabilidades de ser monomórfico o dimórfico, con HPD que no se superponen.

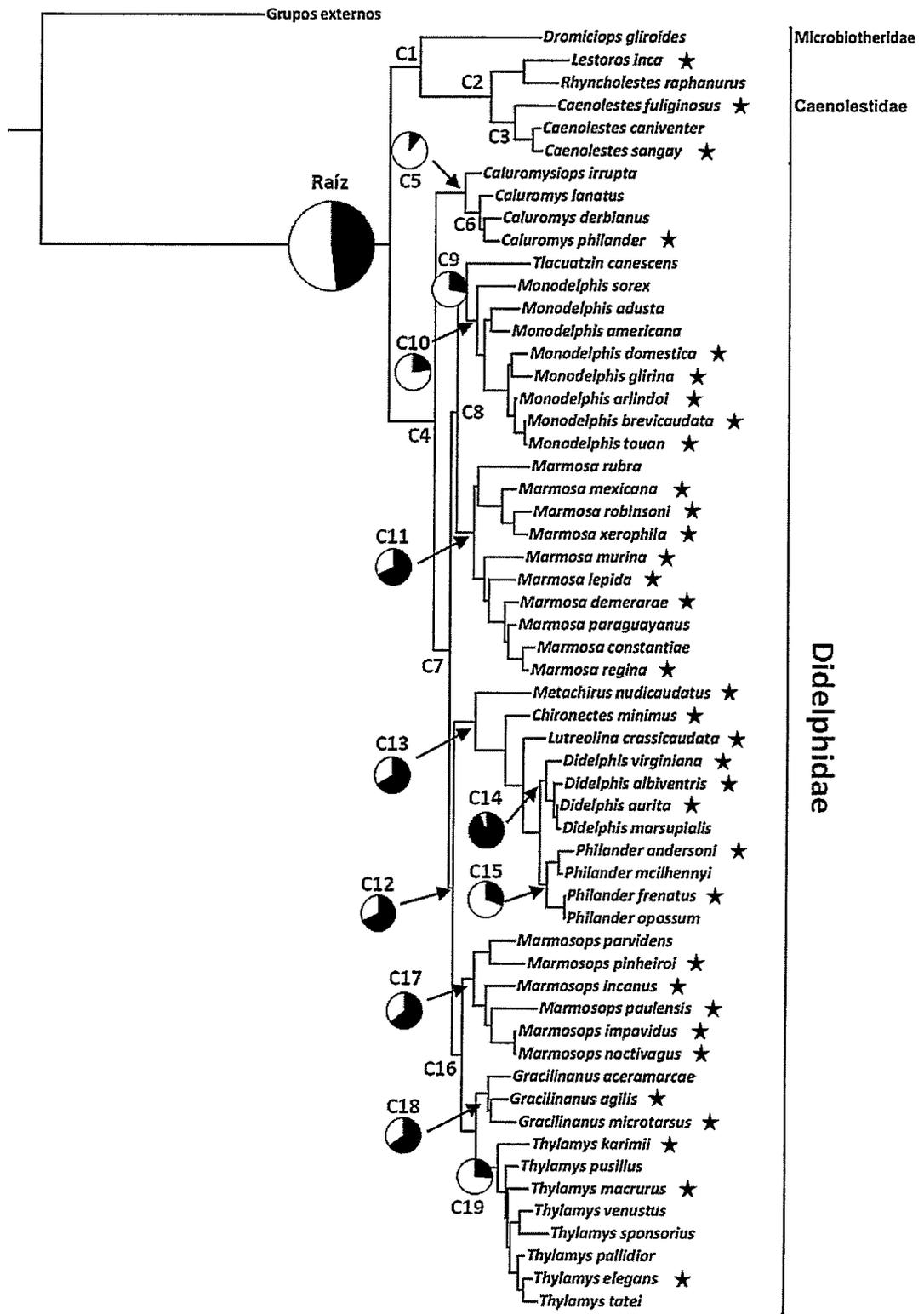


Figura 3. Árbol conceso rescatado de la reconstrucción filogenética con 57 especies de marsupiales americanos y seis grupos externos. Los círculos representan la PP de ser monomórfico (blanco) o dimórfico (negro), mientras que las estrellas sólidas al final de las especies indican presencia de dimorfismo. Los números ubicados en los nodos indican el número de clado (e.g., C1 = Clado 1) (véase Tabla 1). Por simplicidad no se muestran las especies del grupo externo.

Finalmente, la tasa de ganancia de SSD fue mayor a la tasa de pérdida ($q01 = 4,78$, HDP = 2,14 - 8,02 y $q10 = 3,59$, HDP = 1,54 - 6,05) (Fig. 4), mientras que, el promedio de la razón de las tasas (pérdida/ganancia), con su respectivo error estándar, es $1,37 \pm 0,02$, lo cual está bajo la línea diagonal 1:1 y sesgado hacia la ganancia de SSD. Estos resultados estuvieron respaldado estadístico con la prueba de signos ($t = 20$, $p > 0,001$) (Fig. 4). La correlación de las tasas de pérdida y ganancia de SSD en los árboles fue positiva, observándose que las mayores tasas de pérdida de SSD están asociadas con las mayores tasas de ganancia de SSD ($r = 0,5$, $p < 0,001$, Fig. 4). Mientras que, la razón de las tasas (pérdida/ganancia) es independiente de la topología del árbol filogenético ($r = 0,13$, $p = 0,14$).

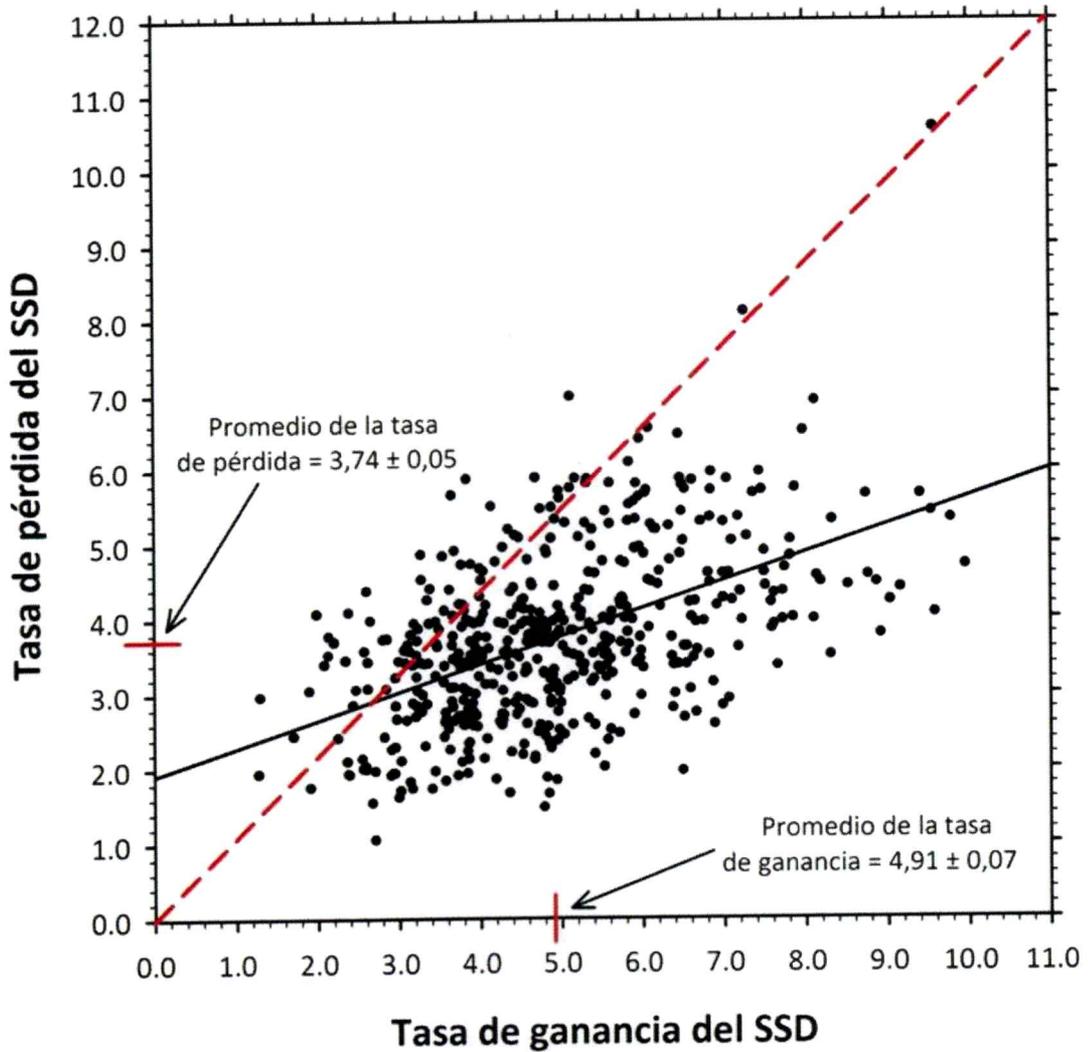


Figura 4. Relación entre la tasa de ganancia y pérdida de SSD. La línea roja segmentada representa la relación 1:1 de ambas tasas, mientras que la línea continua indica la correlación entre ambas tasas. Se muestran los promedios de las tasas con su respectivo error estándar.

DISCUSIÓN

Evolución del SSD en marsupiales americanos

La reconstrucción ancestral del SSD mostró similares probabilidades de que el ancestro común de los marsupiales americanos haya sido monomórfico o dimórfico. No obstante, en la reconstrucción ancestral de los clados internos, se puede observar que en aquellos clados con mayor número de especies incluidas, en relación a la filogenia de 82 especies de marsupiales americanos, existe una alta probabilidad de observar un sesgo hacia el monomorfismo o dimorfismo (Fig. 3). En ese sentido, los nodos de los Clados 5 (géneros *Caluromysiops* y *Caluromys*), 9 (géneros *Tlacuatzin* y *Monodelphis*), 10 (género *Monodelphis*), 15 (género *Philander*) y 19 (género *Thylamys*), mostraron mayores probabilidades de ser monomórficos. Mientras que los Clados 11 (género *Marmosa*), 14 (género *Didelphis*), 17 (género *Marmosops*) y 18 (género *Gracilinanus*) presentaron mayores probabilidades de ser dimórficos. Además, el Clado 13, que incluye a los Clados 14 y 15, y las especies *Lutreolina crassicaudata*, *Chironetes minimus* y *Metachirus nudicaudatus*, y el Clado 12, que incluye los Clados 13 y 16, también mostraron mayores probabilidades de ser dimórficos. Cabe señalar que el carácter ancestral del Clado 4, que agrupa a todas las especies de la familia Didelphidae, mostró un 60% de probabilidad de ser monomórfico aunque con valores de HPD que se

sobreponen (Tabla 1). Este hallazgo podría ser un indicador de que la condición ancestral de las especies pertenecientes al orden Didelphimorphia, pudo ser la monomorfía en tamaño corporal, y que a partir de esta condición evolucionó el SSD en cierto clados.

Por otro lado, la baja asociación entre la razón de las tasas de ganancia y pérdida de SSD y la topología del árbol filogenético, indica una baja señal filogenética del SSD en marsupiales americanos, sugiriendo que la evolución del SSD ha sido independiente de las relaciones filogenéticas de las especies. Además, la tasa de ganancia incrementa a medida que incrementa la tasa de pérdida (la ganancia incrementa 1,3 veces más que la pérdida), lo cual sugiere que, de haber sido monomórfico el ancestro común de los Didelphidae o incluso de los marsupiales americanos en general, existió una evolución hacia el dimorfismo durante la diversificación de los marsupiales en América. Dada la ausencia de un efecto filogenético en los resultados del presente estudio, es probable que el patrón evolutivo observado pudiera estar relacionado con cambios en el ambiente o colonización de nuevos hábitats durante la diversificación de los marsupiales americanos, resultando en la adaptación de diferentes estrategias reproductivas, dependientes de las variables ecológicas propias de cada hábitat diferente. En efecto, la evolución del SSD en marsupiales americanos se podría explicar a escala ecológica. Es reconocido que la selección sexual es la causa última de la selección de tamaños corporales grandes en

mamíferos (Darwin 1871, Trivers 1972, Charnov 1992, Andersson 1994). Sin embargo, los mecanismos de evolución del SSD a través de selección sexual, están asociados a las estrategias reproductivas de cada especie, específicamente, con los sistemas de apareamiento (Emlen y Oring 1977, Andersson 1994, Carson 2003, Shuster 2009). Por ejemplo, en especies donde los machos compiten intensamente por acceder a hembras reproductivas, o donde las hembras muestran preferencias por categorías de machos en particular, la poliginia o poliginandria es esperada y consecuentemente se favorece el SSD (véase Clutton-Brock y McAuliffe 2009). A su vez, los sistemas de apareamiento están determinados por factores ecológicos (potencial ambiental para la poligamia [EPP]) y filogenéticos (habilidad para capitalizar el EPP) (Emlen y Oring 1977). En ese sentido, la distribución temporal de las parejas reproductivas y la distribución espacial de los recursos en un hábitat en particular (generalmente asociada a las parejas reproductivas), jugarían un papel importante sobre los sistemas de apareamiento, y por ende, sobre los mecanismos de selección sexual. En consecuencia, la evolución del SSD en marsupiales americanos podría estar determinada por factores ecológicos endógenos de las especies y del ambiente donde habitan, lo cual ha sido corroborado en otros taxa de mamíferos (véase e.g., Jarman 1974, Mitani y col. 1996, Pérez-Barberia y col. 2002). Por otra parte, aunque se desconoce si existe una correlación entre la habilidad para capitalizar el EPP y el SSD en marsupiales americanos, los resultados sugieren que no existe un efecto filogenético sobre el SSD, por lo cual, se puede inferir en que la habilidad para capitalizar el EPP no es un rasgo que se haya fijado en las

especies de marsupiales americanos.

A la luz de los resultados, es importante mencionar que en el análisis de reconstrucción ancestral del carácter no fueron incluidas 55 especies de marsupiales americanos, debido a que no presentaron ADN almacenado en el GenBank y/o que la presencia/ausencia de SSD no ha sido documentada. Además, no se incluyeron especies de marsupiales oceánicos, los cuales están más emparentados filogenéticamente con los marsupiales americanos de las familias Paucituberculatidae y Microbiotheridae. Por lo cual, considerando la ausencia de muchas especies de marsupiales americanos y oceánicos en el presente estudio, la reconstrucción del carácter ancestral del ancestro común más reciente (raíz, Fig. 3) representa un estudio preliminar, pero no menos importante, de la historia evolutiva del SSD en marsupiales americanos. Estudios a futuro deberían centrar su interés en evaluar aspectos morfológicos-conductuales relacionados a las conductas reproductivas de las especies de marsupiales americanos, y así incluir en los análisis de reconstrucción ancestral del carácter un mayor número de especies de marsupiales americanos y oceánicos, y otorgar una mirada más completa sobre la evolución del SSD en los marsupiales.

Comentarios sobre las relaciones filogenéticas en marsupiales americanos

La topología del árbol filogenético obtenida es congruente con el análisis filogenético realizado por Voss y Jansa (2009). Sin embargo, se definen algunas

relaciones evolutivas, no resueltas en filogenias anteriores: (I) Se define con altos valores de PP la posición de *Tlacuatzin canescens* como especie hermana del clado *Monodelphis* (Fig. 2), la cual no se definía en las filogenias de Voss y col. (2005), Flores (2009) y Solari (2010), e incluso fue ubicada como especie hermana del género *Marmosa*, aunque sin soporte (Voss y Jansa 2009). (II) En el clado *Marmosa*, la inclusión de *M. xeróphila* y *M. constantiae* en el análisis filogenético, en relación a estudios anteriores (Jansa y Voss 2000, Voss y col. 2004, 2005, Flores 2009, Voss y Jansa 2003, 2009), reagrupa y resuelve las relaciones filogenéticas dentro del género. En ese sentido, *M. isthmica* (sinónimo de *M. robinsoni*), agrupada con *M. mexicana* en estudios anteriores (Voss y col. 2004, 2005, Voss y Jansa 2003, 2009), forma un grupo monofilético con *M. xeróphila*, las cuales a su vez, forman un clado bien soportado con *M. mexicana* (Fig. 2). Junto a estas tres especies se agrupa *M. rubra* como especie hermana, pero con bajos valores de PP, sin embargo, las filogenias de Voss y Jansa (2003, 2009) agrupan a *M. rubra*, *M. mexicana* y *M. isthmica* con altos valores de soporte (Fig. 1), apoyando los resultados del presente estudio. Por otro lado, con la inclusión de *M. constantiae*, esta especie se agrupa, con altos valores de PP, con *M. regina*, formando un grupo monofilético bien soportado con *M. paraguayanus*, *M. demerarae*, *M. alstoni*, aunque con poca resolución entre estas cinco especies dentro del clado (Fig. 2). Este resultado es apoyado por Voss y Jansa (2003, 2009), quienes obtienen una topología similar del clado conformado por las especies del género *Marmosa*, pero con mejores PP. (III) El clado conformado por las especies del género

Marmosops presenta una topología similar a la filogenia de Voss y Jansa (2009), aunque la inclusión de *M. pakaraimae* y *M. paulensis* en el presente estudio, reordenan algunas relaciones filogenéticas dentro del grupo. En el caso de *M. pakaraimae*, esta especie se agrupó con *M. parvidens*, las cuales a su vez, se posicionaron como grupo hermano de *M. pinheiroi* (Fig. 2) (previamente agrupada con *M. parvidens* [Voss y Jansa 2009]). Por otro lado, *M. paulensis* se posicionó como especie hermana del clado *M. impavidus* y *M. noctivagus*, pero con bajos valores de PP. Además, estas tres especies forman un grupo monofilético bien soportado con *M. incanus* (Fig. 2). Cabe mencionar, que la filogenia obtenida en este estudio, no se puede comparar con la filogenia de Voss y col. (2004), enfocada específicamente en nueve especies de *Marmosops*, debido a que cinco secuencias (de diferentes especies) utilizadas en dicho estudio, no se encuentran disponibles en el GenBank.

Por otro lado, el grupo monofilético conformado por los clados *Philander* y *Didelphis*, junto con las especies *Lutreolina crassicaudata*, *Chironectes minimus* y *Metachirus nudicaudatus*, mostraron topología similar a las observadas en otros estudios, con altos valores de PP, al igual que el clado conformado por *Caluromys* *irrupta* y las especies del género *Caluromys* (Jansa y Voss 2000, Voss y col. 2004, 2005, Flores 2009, Voss y Jansa 2009). Así mismo, la topología del clado *Thylamys*, fue similar a las filogenias propuestas por Giarla y col. (2010) y Palma y col. (2014), quienes realizaron un análisis filogenético extenso en el género *Thylamys*. Así mismo, el clado

conformado por las especies de la familia Caenolestidae, agrupa a *Caenolestes caniventer* y *C. sangay* como grupo hermano de *C. fuliginosos*, los cuales a su vez forman un grupo monofilético con *Lestoros inca* y *Rhyncholestes raphanurus*. Estos resultados son similares los propuestos por Ojala-Barbour y col. (2013). Finalmente, al igual que las filogenias de Jansa y Voss (2000), Voss y col. (2004, 2005), Flores (2009), Voss y Jansa (2009) y Solari (2010), el presente estudio no resuelve las relaciones filogenéticas dentro de los clados *Gracilinanus* y *Monodelphis*, ni la posición de *Glironia venusta* (Jansa y Voss 2000, Voss y Jansa 2003, 2009, Flores 2009)

La filogenia propuesta en el presente estudio representa un aporte en las relaciones evolutivas de los marsupiales americanos. La inclusión de un mayor número de taxa dio como resultado una filogenia similar a la propuesta en estudios previos, además, de resolver la posición de *Tlacuatzin canescens* y reordenar y resolver los clados conformados por los géneros *Marmosa* y *Marmosops*. Estudios a futuro deberían incluir más y nuevos genes, con la finalidad de enriquecer nuestro conocimiento sobre las relaciones filogenéticas de los marsupiales americanos.

CAPITULO II

**Variación temporal del dimorfismo sexual en tamaño corporal,
razón de sexos operacional e intensidad de la competencia
intrasexual**

RESUMEN

El dimorfismo sexual en tamaño corporal (SSD) sesgado hacia machos es una característica predominante en la mayoría de especies de mamíferos, y a menudo tiene relación directa con la selección sexual. Estudios recientes sugieren un marcado SSD sesgado hacia machos durante la temporada pre-reproductiva en el marsupial *Thylamys elegans*. Sin embargo, se desconoce si este fenotipo se mantiene durante la temporada reproductiva. Usando una base de datos de un estudio poblacional de *T. elegans* a largo plazo (1999 - 2006) y una a corto plazo (2012-2013), se evaluó el SSD y su variación intra- e interanualmente. Además, se calculó la razón de sexos operacional (OSR), como un indicador de intensidad de competencia entre machos (selección intrasexual). Los resultados de los estudios poblacionales de largo y corto plazo muestran SSD sesgado hacia machos en todas los años de estudio, con una variación estacional en relación a las precipitaciones. Así mismo, el grado de OSR mostró un sesgo significativo hacia los machos en la mayoría de años, y una fuerte correlación positiva con el grado de SSD. Estos resultados son consistentes con la teoría de selección sexual, la cual predice que el SSD sesgado hacia machos es un resultado de la competencia entre machos.

Palabras claves. Dinámica reproductiva, sistema de apareamiento, selección de pareja, masa corporal

ABSTRACT

Sexual size dimorphism (SSD) biased towards males is a predominant feature in most mammals and often appears to be related to sexual selection. Recent studies have suggested male-biased SSD in the marsupial *Thylamys elegans* during the pre-breeding season; however it is unknown whether this pattern is observed in the breeding season, and whether sexual selection is behind the male-biased SSD in this specie. Using the databases from two population studies of *T. elegans* in Chile (long-term: 1999-2006 and short-term: 2012-2013, respectively), the SSD and its intra- and inter-annual variation were evaluated. The operational sex ratio (OSR) as an indicator of intensity of male competition (intrasexual selection) was calculated. The results show SSD biased towards males in all years of study from both two databases, with seasonal variation in relation to rainfall. Moreover, the degree of OSR showed a significant bias towards males in most years, and a strong positive correlation with the degree of SSD. These results are consistent with sexual selection theory which predicts that male-biased SSD is a result of male competition.

Keywords. Breeding dynamic, mating system, female preferences, body mass

INTRODUCCIÓN

El dimorfismo sexual en tamaño corporal (SSD) es característico en la mayoría de especies de mamíferos, observándose machos al menos 10% más grandes que las hembras (Lindenfors y col. 2007, Clutton-Brock y McAuliffe 2009). La evidencia empírica y teórica sugiere que la selección sexual es la principal fuerza evolutiva que opera sobre el SSD (Darwin 1871, Trivers 1972, Charnov 1992), y que la competencia entre machos explicarían el SSD en mamíferos (véase Clutton-Brock y McAuliffe 2009). Por ejemplo, en mamíferos es común observar un sesgo hacia los machos en la razón de sexos operacional (“operational sex ratio” – OSR), sugiriendo que la competencia entre machos por el acceso a un número limitado de hembras reproductivas es más intenso (véase Clutton-Brock y Harvey 1977, Emlen y Oring 1977, Smuts y Smuts 1993, Andersson 1994, Clutton-Brock y McAuliffe 2009).

En ese sentido, el SSD sesgado hacia machos ha sido propuesto en muchas especies de marsupiales, tanto de Oceanía (Clinchy y col. 2004, Foster y Taggart 2008, Glen y col. 2009) como de Sud-América (véase Ryser 1992, Cáceres 2003, Loretto y Vieira 2005, 2008 Cáceres y col. 2007, Rodrigues y col. 2010). En efecto, el 50-60% de las especies de marsupiales, pertenecientes a los tres órdenes vivientes en América (Didelphimorphia, Paucituberculata y Microbiotheria), presentan dimorfismo sexual en el tamaño del cráneo sesgado hacia los machos (véase Astúa 2010).

Por otro lado, aunque existe evidencia empírica y teórica que sugieren a la selección sexual como causa última del SSD, existen algunos factores que podrían estar determinando el grado de SSD dentro de una población. En ese sentido, es conocido que la OSR provee una medida empírica de intensidad de competencia entre machos (véase Emlen y Oring 1977). A medida que el grado de desbalance de la OSR incrementa, mayor será la fuerza de la selección, por lo tanto el grado de SSD incrementará con el grado de la OSR (Mitani y col. 1996). Por otra parte, considerando que el SSD depende de la proporción de los tamaños corporales de hembras y machos, es probable que algunas condiciones ambientales, asociadas con la disponibilidad de alimento, afecten el tamaño corporal promedio dentro de una población (véase Emlen y Oring 1977), y en consecuencia se observe una variación estacional del SSD.

Thylamys elegans presenta una marcada estacionalidad reproductiva que ocurre a finales del invierno y se extiende hasta inicios de la primavera (Agosto - Septiembre) (Meserve y Le Boulengé 1987, Lima y col. 2001). Al igual que otras especies de pequeños mamíferos del Mediterráneo chileno, la estacionalidad reproductiva de *T. elegans* es dependiente del incremento de la producción primaria, la cual es una respuesta de las precipitaciones durante el invierno (Jaksic y col. 1997, Lima y col. 1999, 2001). Bazán-León (2011) documentó diferencias asociadas al sexo en la masa corporal de una población de *T. elegans*, observando machos de mayor tamaño que las hembras. Si bien este resultado representa un hallazgo relevante en términos ecológicos y evolutivos para esta especie, el mencionado estudio se realizó en

temporada pre-reproductiva (previo al inicio de las precipitaciones). Por lo tanto, es necesario evaluar si el SSD, observado en temporada pre-reproductiva en *T. elegans*, se observa también en temporada reproductiva, sugiriendo su probable relación con la conducta sexual, y evaluar si el SSD varía estacionalmente como una respuesta de las precipitaciones.

En resumen, la evidencia sugiere una relación significativa entre el SSD sesgado hacia los machos y la competencia intrasexual en mamíferos, y específicamente en marsupiales. Considerando esto, se espera que en *Thylamys elegans*: i) exista SSD en temporada reproductiva, y ii) exista un sesgo hacia los machos en la OSR y que consecuentemente la competencia entre machos sea más intensa. Por otra parte, la variación estacional en la disponibilidad de alimento, dependiente de las precipitaciones, afectan los tamaños corporales promedio de hembras y machos de una población, por lo tanto, se espera que en *T. elegans*: iii) el grado de SSD varíe estacionalmente como respuesta a las precipitaciones, y iv) el grado de SSD sea mayor en temporada reproductiva como respuesta a las precipitaciones.

El presente trabajo representaría el primer estudio realizado en marsupiales americanos que tiene como objetivo evaluar si el SSD es una respuesta de la intensidad de la selección intrasexual. Además, sería el primer estudio en marsupiales que evalúe si el SSD varía estacionalmente en relación a las precipitaciones como indicador de disponibilidad de recursos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y trabajo de campo

Este estudio se realizó en la Estación Experimental Agronómica Germán Greve Silva, perteneciente a la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, la cual se encuentra ubicada en Rinconada de Maipú (0324850 E y 6293003 S, 520 m s.n.m.), Región Metropolitana. La zona está dominada por vegetación de tipo matorral esclerófilo (Luebert y Pliscoff 2006) y se encuentra localizada en la ladera este de la Cordillera de los Andes, en el valle central de Chile.

Se utilizaron dos bases de datos provenientes de dos monitoreos de largo y corto plazo realizados en diferentes años pero en la misma área: (1) el monitoreo a largo plazo se realizó entre septiembre de 1998 y mayo del 2007 (datos proporcionados por M. Lima). En el área de estudio se construyó una grilla de 10 x 10 estaciones de captura (100 en total), distanciadas cada 10 metros y abarcando un área aproximada de 8.100 m². En cada estación de captura se instaló sobre el suelo una trampa para captura viva tipo Sherman (8 x 9 x 22 cm). El monitoreo se realizó una vez al mes y consistió de cuatro noches consecutivas de captura. Las trampas fueron revisadas y cerradas al amanecer de cada día de captura, y activadas durante la tarde utilizando avena como cebo. Los individuos capturados fueron pesados, marcados con un crotal

metálico numerado y liberados en el mismo lugar de captura. (2) El monitoreo a corto plazo se realizó entre septiembre del 2011 y enero 2014. Los monitoreos se realizaron cada 45 días aproximadamente, procurando no coincidir con las fases de luna llena (véase Vásquez 1996), y cada evaluación tuvo una duración de cinco noches consecutivas (véase Woodman y col. 1995). Se construyeron 16 transectos paralelos, con dirección norte-sur, separados cada 20-30 metros, aproximadamente. Además, se construyeron cinco transectos en paralelo con dirección este-oeste, de los cuales tres se ubicaron al sur de los 16 transectos previamente mencionados y dos al norte. Cada uno de los transectos estuvo conformado por 20 estaciones de captura distanciadas cada 20 metros. La disposición espacial de este grupo de trampas asemejaba una grilla, con un total de 420 estaciones de captura y abarcó un área aproximada de 152.000 m² (15,2 ha) que permitió evaluar la dinámica reproductiva y la OSR. Finalmente, 50 metros al noreste del conjunto de transectos recién mencionados, en una pequeña quebrada dominada por especies arbóreas, se construyeron cuatro transectos paralelos y separados cada 15 metros. Cada transecto constó de 10 trampas separadas cada 10 metros, abarcando un área aproximada de 5.000 m². Todos los transectos fueron ubicados en aquellas zonas donde existía mayor probabilidad de capturar a la especie, es decir, zonas de matorral denso y de alta humedad (e.g., fondos de quebrada), donde los individuos puedan acceder a alimento de mayor cantidad y calidad (i.e., insectos y larvas) y donde los individuos puedan esconderse de los depredadores (véase Simonetti 1989). En total, se colocaron 460 estaciones de captura,

donde se instaló, dentro de un tubo de PVC para evitar la depredación por depredadores naturales, una versión modificada de trampa plegable para captura viva tipo Sherman (22 x 9 x 8 cm, largo x ancho x alto). Las trampas fueron revisadas y cerradas al amanecer de cada día de colecta, y activadas al atardecer con aproximadamente 10 g de una mezcla de avena, atún y plátano (en proporción: cuatro latas de atún (marca Acuenta), 1 Kg de avena (marca Jumbo), y 4 plátanos). Los individuos capturados fueron medidos, pesados y marcados con un crotal metálico numerado, siguiendo los protocolos convencionales descritos en Díaz y col. (1998). Además, de cada individuo, se obtuvo una pequeña biopsia de tejido proveniente de la oreja, la cual se fijó en alcohol al 70% para los análisis genéticos, y finalmente fueron liberados en el mismo lugar de captura.

Estimación de la densidad poblacional y éxito de captura

La abundancia poblacional de *Thylamys elegans* se estimó con el método de Captura-Marcaje-Recaptura (Nichols y Pollock 1983, Hopkins y Kennedy 2004). Los análisis fueron realizados en el programa MARK versión 7.2 (White y Burnham 1999, Cooch y White 2008), utilizando el modelo de máxima verisimilitud de poblaciones cerradas (Otis y col. 1978). Por su parte, la densidad fue calculada dividiendo la abundancia por el área de muestreo visto en hectáreas (Quirici y col. 2010). Además, se calculó el éxito de captura estacional utilizando la fórmula propuesta por Simonetti (1986):

$$TS = \frac{A \times 100}{(TU - NA)},$$

donde *TS* es el éxito de captura expresado como animales capturados cada 100 unidades de trampas, *A* es el número de individuos capturados de la especie(s) de interés, *NA* es el número de trampas no disponibles utilizadas por otros pequeños mamíferos, *TU* es el número de unidades trampa donde:

$$TU = P \times I \times N,$$

siendo *P* el número de intervalos de trampeo (usualmente una noche), *I* el largo del intervalo de trampeo y *N* el número de trampas utilizadas en el monitoreo.

Debido al bajo número de capturas y recapturas por monitoreo obtenidas del estudio a largo plazo, el cálculo de la abundancia y densidad poblacional y del éxito de captura se realizó únicamente utilizando los datos del monitoreo a corto plazo.

Cálculo de las variables del estudio (SSD, WGR, OSR y disponibilidad de alimento)

Para los siguientes análisis solo se considerarán años completos para ambas bases de datos, osea de 1999 al 2006 para el estudio a largo plazo y del 2012 al 2013 para el estudio a corto plazo.

Se consideró el peso como medida del tamaño corporal para el estudio a largo plazo, mientras que, para el estudio a corto plazo se consideraron dos medidas morfológicas para calcular el tamaño corporal: el peso, medido en gramos, y el índice de masa corporal (IMC). El IMC fue calculado con la fórmula convencional:

$$\text{IMC} = \frac{\text{peso (g)}}{\text{largo total}^2 \text{ (cm)}}$$

El SSD de ambas medidas fue estimado como la razón entre el peso o el IMC promedio de los machos y el peso o IMC promedio de las hembras. Aunque se ha discutido ampliamente el uso de razones como medida del SSD, para propósitos de este estudio intra-específico, la razón es una medida apropiada (véase Ranta y col. 1994). Cabe mencionar, que los individuos adultos fueron excluidos de los análisis en temporada de reclutamiento (verano), con la finalidad de no interferir en el peso promedio de los reclutas. Así mismo, cuatro individuos recién destetados y capturados durante la temporada post-reproductiva (finales de la primavera) no fueron considerados en los análisis para no interferir con el peso promedio de los adultos post-reproductivos.

Por otro lado, la OSR, definida como la razón de machos y hembras activos sexualmente en un tiempo dado (Emlen y Oring 1997), se calculó mediante la fórmula

original de la OSR propuesta por Emlen (1976), calculada como la razón de machos maduros y hembras receptivas en temporada reproductiva. En ese sentido, la temporada reproductiva fue considerada desde mediados de agosto (finales de invierno) hasta mediados de octubre (inicios de primavera) (véase Lima y col. 2001). Cabe mencionar que en todas las temporadas reproductivas de los años analizados solo se encontraron machos de un año de edad y hembras de uno o dos años. En todos los casos, las mismas hembras adultas fueron encontradas en temporada post-reproductiva con tejido lácteo presente, la cual es evidencia de lactancia. En consecuencia, considerando que los machos no sobreviven al segundo año (datos no publicados) y que todas las hembras se habrían apareado, es probable que la OSR calculada en cada estación reproductiva refleje la OSR real de machos y hembras en esta población. La edad de las hembras (uno o dos años) durante temporada de pre-reproductiva y reproductiva fue detectada a través de algunas características morfológicas visibles: (i) las hembras de dos años poseen tamaños corporales que superan los 35 g (entre 10 y 15 g más que lo observado en hembras pre- y reproductivas), (ii) protuberancia en la zona inferior ventral del cuerpo que inicia en la base de la cola y se extiende hasta la cloaca, (iii) pérdida de pelo, particularmente en la zona dorsal del cuerpo, (iv) pérdida de algunos dientes, particularmente los incisivos, y (v) coloración amarillenta con tintes rojizos del pelaje en zona la ventral en relación al pelaje blanco de las hembras de primer año.

Adicionalmente, y considerando que los resultados muestran un incremento de

peso de los machos mayor en relación a las hembras, se estimó una razón de ganancia de peso ("weight gain ratio" – WGR) de machos y hembras por cada año, la cual definí como la razón entre el peso promedio de un sexo en particular en temporada reproductiva y el peso promedio del mismo sexo en temporada de reclutamiento. De esta manera se evaluó si el incremento de masa corporal de los individuos de un mismo sexo, desde juveniles hasta adultos reproductivos, era mayor en machos que en hembras.

Finalmente, se utilizaron las precipitaciones como indicador de la disponibilidad de alimento en un año determinado (Luebert y Plissock 2006). Cabe mencionar que la disponibilidad de alimento tiene una respuesta desfasada en relación a las precipitaciones (Luebert y Plissock 2006). En ese sentido, es común observar en climas mediterráneos que las precipitaciones se concentren entre junio y agosto, y un incremento de la productividad primaria a partir de mediados de agosto (Luebert y Plissock 2006). La base de datos de las precipitaciones entre los años 1998 y 2007 fue obtenida de www.meteochile.gob.cl. Las precipitaciones para cada año fueron calculadas como la suma de precipitaciones mensuales (medida en milímetros) observadas desde primavera del año anterior hasta invierno del siguiente año.

Análisis estadísticos

Debido a que la mayoría de las variables evaluadas en este estudio (e.g., peso, SSD) no siguieron una distribución normal, se utilizaron pruebas de permutaciones.

Todos los análisis fueron realizados utilizando el programa estadístico R (R Core Team 2014).

El efecto del sexo, la estación y el año sobre el peso de los individuos se evaluó mediante ANDEVAs de una vía y factorial basado en permutaciones con 100.000 réplicas. Adicionalmente, se hicieron pruebas de Tukey HSD para cada variable. De la misma manera, se realizaron ANDEVAs de una vía y factorial basados en permutaciones con 100.000 replicas, con sus respectivas pruebas de Tukey HSD, para evaluar las diferencias del SSD entre estación y años.

Para determinar si la OSR observada en los diferentes años del estudio estaba sesgada significativamente hacia los machos, se realizó una prueba binomial de una cola. Además, con la finalidad de evaluar si existe una relación entre el SSD y la OSR, como medida de la intensidad de la competencia entre machos (Mitani y col. 1996), se correlacionaron los valores de SSD de una temporada reproductiva de un año en particular con los valores de OSR de la temporada reproductiva del año anterior. Para ello se utilizó una prueba de correlaciones de Pitman basado en permutaciones con 100.000 replicas. Dado el bajo número de años en el monitoreo a corto plazo (dos), este análisis se realizó con los datos provenientes del estudio a largo plazo.

Finalmente, para evaluar si el SSD y las precipitaciones están autocorrelacionados temporalmente, se realizó un análisis de series de tiempo con un modelo ARIMA estacionario de movimiento aleatorio ("moving average") con una

función de autocorrelación simple (ACF) para tiempos t-1, t-2, t-3 y t-4, correspondientes a las cuatro estaciones del año. Para este análisis se utilizó el programa estadístico R (R Core Team 2014).

RESULTADOS

Se capturaron 269 machos y 174 hembras en los ocho años del monitoreo a largo plazo (1999 – 2006), mientras que un total de 103 machos 86 hembras fueron capturados en el monitoreo a corto plazo (2012 – 2013). El éxito de captura de hembras y machos fue similar en la mayoría de estaciones/año, observándose en invierno el mayor éxito de captura para los dos años de monitoreo (Tabla 1). Así mismo, los machos mostraron mayor abundancia y densidad poblacional en relación a las hembras, observándose mayores densidades en invierno para ambos años de monitoreo (Tabla 1).

Tabla 1. Resultados del análisis del éxito de captura, abundancia y densidad poblacional de *Thylamys elegans* entre sexos, estación y año del estudio a corto plazo (2012 – 2013). Los datos de abundancia representan las medias con su respectivo error estándar, mientras que la densidad está representada como el número de individuos por hectárea. Así mismo, el éxito de captura está expresado como el número de individuos capturados cada 100 unidades trampa.

Estación - Año	Éxito de captura		Abundancia		Densidad	
	M	H	M	H	M	H
Verano 2012	0,4	0,4	$7,1 \pm 0,4 e-4$	$8,1 \pm 0,6 e-4$	0,5	0,5
Otoño 2012	0,6	0,2	$5 \pm 0,1 e-6$	$2 \pm 0,1 e-6$	0,3	0,1
Invierno 2012	2,1	0,8	$14,4 \pm 0,06$	$4,5 \pm 0,08$	0,9	0,3
Primavera 2012	0,1	0,4	-	-	-	-
Verano 2013	1,8	1,5	$13 \pm 0,1 e-6$	$10 \pm 0,2 e-4$	0,8	0,7
Otoño 2013	0,9	0,4	$7 \pm 0,9 e-24$	$2 \pm 0,1 e-6$	0,5	0,1
Invierno 2013	1,2	1,2	$14 \pm 0,1 e-6$	$8 \pm 0,3 e-5$	0,9	0,5
Primavera 2013	0,4	0,6	-	-	-	-

Los individuos juveniles fueron capturados únicamente durante el verano, mientras que sub-adultos y adultos reproductivos fueron capturados en otoño e invierno, respectivamente (Tablas 4 y 5). Hembras lactantes fueron capturadas en primavera, mientras que, durante el periodo del estudio a corto plazo solo fueron capturadas cuatro hembras adultas después de la temporada reproductiva de un año en particular, mientras que ningún macho adulto fue capturado después de la temporada reproductiva.

Las dos variables consideradas en el presente estudio, peso e IMC, mostraron

una alta correlación positiva entre ellas ($n = 206$, $r = 0,89$, $p < 0,001$), por lo cual se utilizó el peso para los siguientes análisis.

No se encontraron diferencias del peso entre sexos en ninguna de las estaciones al compararlas entre los años de estudio para las dos bases de datos (véase Tabla 2 y 3). Sin embargo, se observó que en invierno, existe una variación interanual en el peso, donde los machos siempre mostraron mayor masa corporal que las hembras para el estudio a largo plazo (Tabla 1, Fig. 1). El peso entre sexos varió estacionalmente al considerar todos los años para ambas bases de datos (Tabla 1 y 2), mostrando altos valores en invierno y primavera (Fig. 2 y 3). Además, en todas las estaciones, los machos fueron más grandes que las hembras, y estas diferencias estuvieron particularmente marcadas en invierno (Tabla 4 y 5, Fig. 2 y 3).

Tabla 2. Resultado del análisis estadístico para masa corporal de *Thylamys elegans* entre sexos y año por estación para el estudio a largo plazo (1999 – 2006).

Estación	Efecto	gl	SC	CM	p
Verano	Sexo	1	201,74	201,74	< 0,001
	Año	1	3,29	3,29	0,473
	Sexo*Año	1	0,00	0,00	1,00
	Residuales	83	457,51	5,51	
Otoño	Sexo	1	1474,5	1474,5	< 0,001
	Año	1	0,2	0,2	0,922
	Sexo*Año	1	41,6	41,6	0,516
	Residuales	155	3571,5	23,04	
Invierno	Sexo	1	5250,3	5250,3	< 0,001
	Año	1	582,9	582,9	< 0,001
	Sexo*Año	1	69,2	69,2	0,136
	Residuales	158	8557,2	54,2	
Primavera	Sexo	1	26,81	26,81	< 0,001
	Año	1	407,97	407,97	0,31
	Sexo*Año	1	0,08	0,08	0,92
	Residuales	12	362,21	30,18	
Todos los años	Sexo	1	5753,7	5753,7	< 0,001
	Estación	1	13431,4	13431,4	< 0,001
	Sexo*Estación	1	1625,5	1625,5	< 0,001
	Residuales	448	16117	36,0	

Tabla 3. Resultado del análisis estadístico para masa corporal de *Thylamys elegans* entre sexos y años por estación para el estudio a corto plazo (2012 – 2013).

Estación	n	Efecto	Gl	SC	CM	p
Verano	75	Año	1	38,38	38,38	0,049
		Sexo	1	319,9	319,9	< 0,001
		Año*Sexo	1	2,89	2,89	0,764
		Residuales	71	620,05	8,73	
Otoño	32	Año	1	35,49	35,49	0,118
		Sexo	1	196,45	196,45	< 0,001
		Año*Sexo	1	0,59	0,59	0,921
		Residuales	28	358,29	12,8	
Invierno	75	Año	1	451,4	451,4	0,043
		Sexo	1	2205,4	2205,4	< 0,001
		Año*Sexo	1	13,5	13,5	0,495
		Residuales	71	4788,4	67,44	
Primavera	24	Año	1	308,72	308,72	0,002
		Sexo	1	484,91	484,91	< 0,001
		Año*Sexo	1	15,25	15,25	0,491
		Residuales	20	592,49	29,62	
Todos los años	206	Estación	1	7672,5	7672,5	< 0,001
		Sexo	1	2318,5	2318,5	< 0,001
		Estación*Sexo	1	479,5	479,5	< 0,001
		Residuales	198	7359,4	37,17	

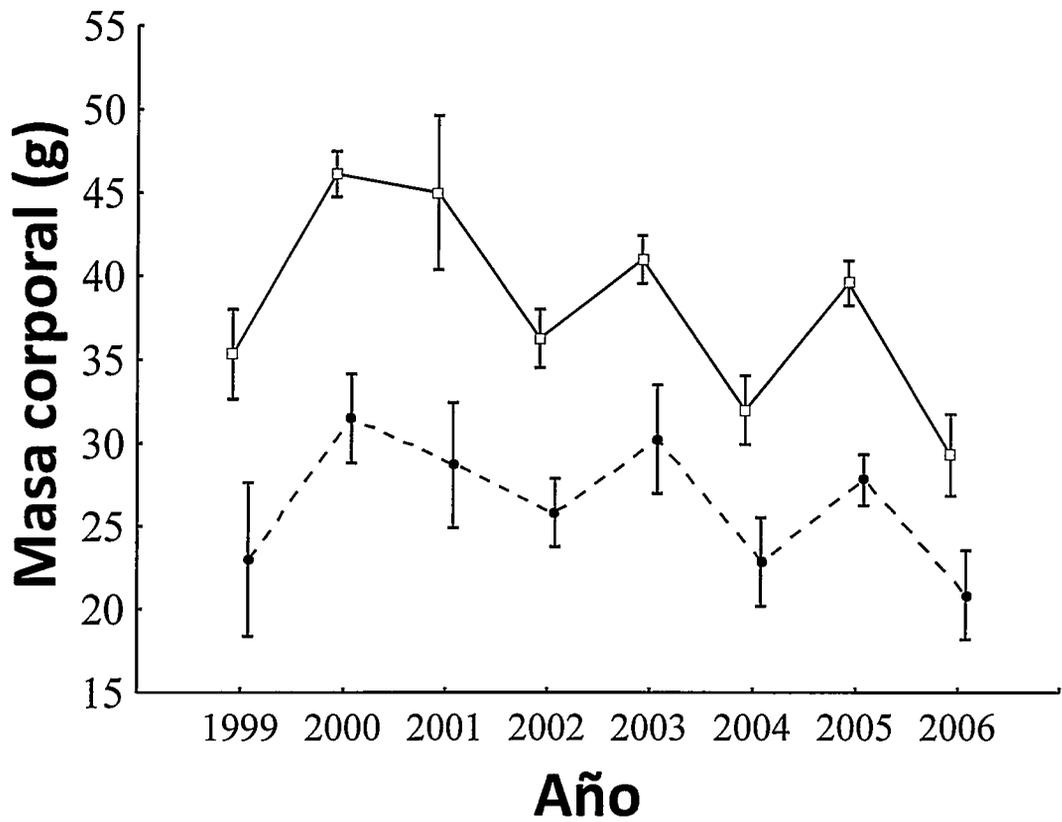


Figura 1. Diferencias de masa corporal entre machos y hembras observado en invierno entre los años del estudio a largo plazo (1999 – 2006). La línea sólida con cuadrados corresponde a los machos, mientras que la línea segmentada con círculos representa a las hembras (datos muestran las medias \pm 2 EE, n = 151).

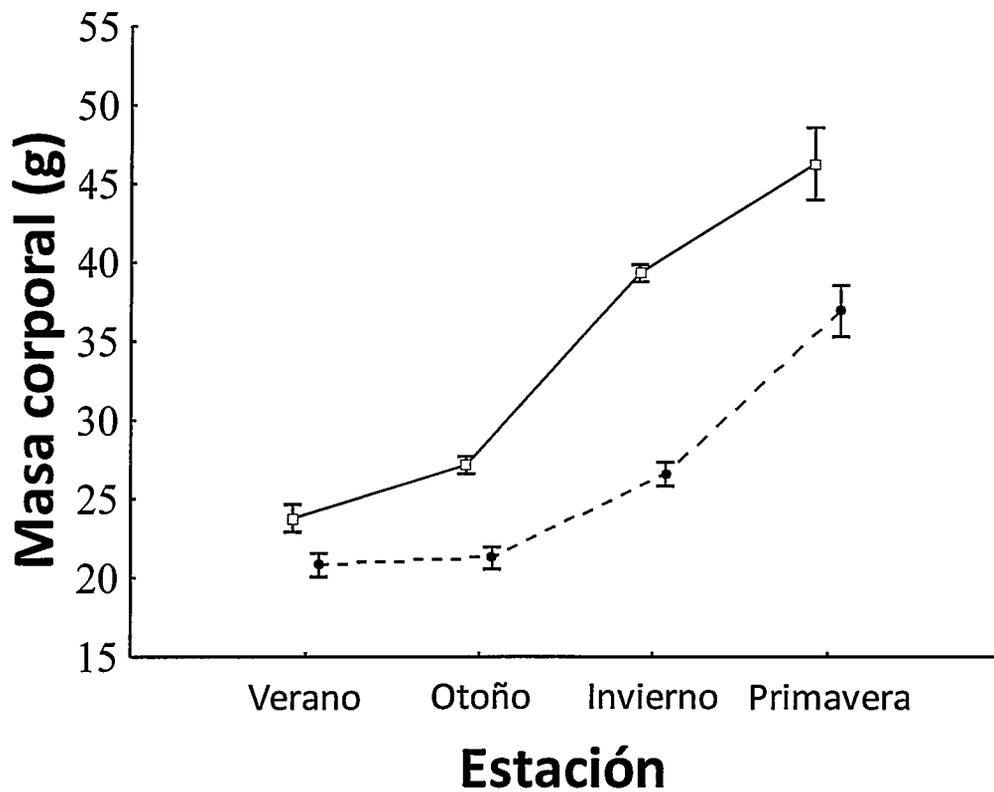


Figura 2. Diferencias de la masa corporal entre machos y hembras entre estaciones, considerando todos los años del estudio a largo plazo (1999 – 2006). La línea sólida con cuadrados corresponde a los machos, mientras que la línea segmentada con círculos representa a las hembras. Los tamaños de muestra están indicados en la tabla 6 (datos muestran las medias \pm 2 EE).

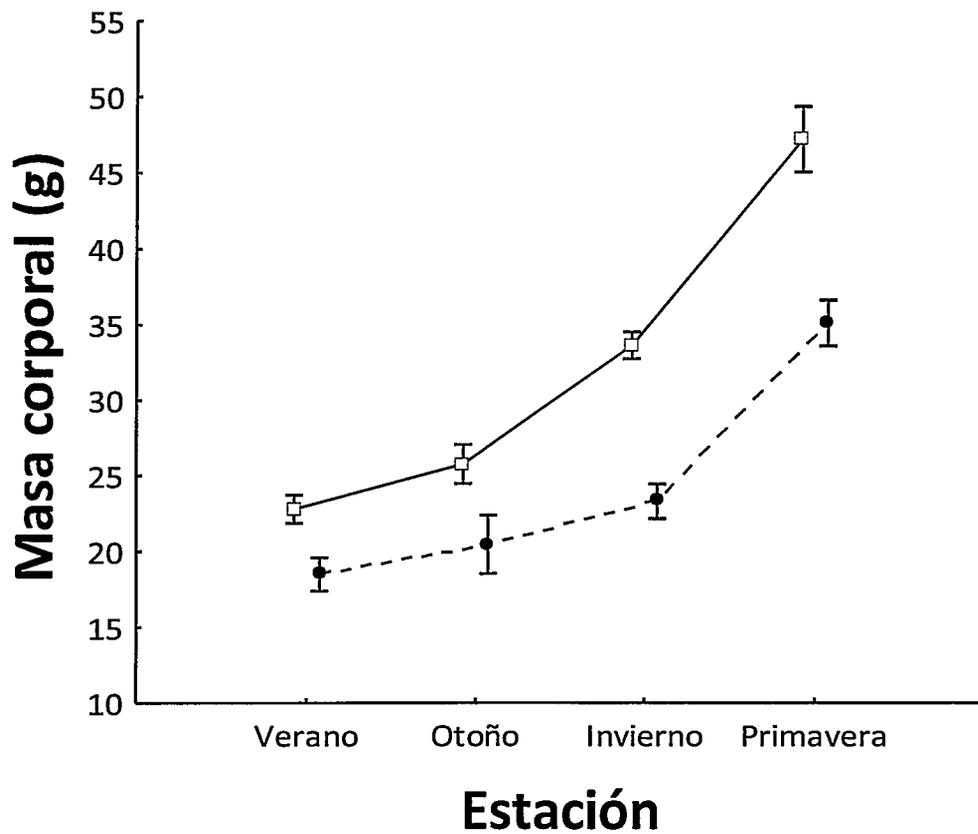


Figura 3. Masa corporal (g) de machos y hembras para todas las estaciones, considerando ambos años del estudio a corto plazo (2012 – 2013). La línea continua con cuadrados corresponde a los machos, mientras que la línea segmentada con círculos representa a las hembras. Los tamaños de muestra están indicados en la tabla 7 (datos muestran las medias \pm 2 EE).

Tabla 4. Número de hembras y machos capturados (n_m y n_h) utilizados en el estudio a largo plazo (1999 – 2006) por estación y año, con sus respectivos pesos (W_m y W_h). Se muestran los valores de SSD.

Estación / Año	Verano			Otoño			Invierno			Primavera			Temporada reproductiva												
	n_m	W_m	n_h	W_h	SSD	n_m	W_m	n_h	W_h	SSD	n_m	W_m	n_h	W_h	SSD	n_m	W_m	n_h	W_h	SSD					
1999	7	23,8	5	21,5	1,1	3	26,3	2	21,5	1,2	15	35,3	5	23	1,5	1	40	1	37	1,1	12	45,8	4	31,4	1,5
2000	5	22,6	2	20	1,1	14	28,1	8	20,1	1,4	18	46,1	4	31,5	1,5	2	46,5	2	36,8	1,3	14	49,8	3	35,8	1,4
2001	10	23,6	11	20,9	1,1	16	28,2	5	22,8	1,2	5	45	7	28,7	1,6	3	43,8	2	35	1,2	5	39,8	6	33,8	1,2
2002	5	23,1	5	20,5	1,1	18	26	13	19,8	1,3	16	36,3	6	25,8	1,41	2	45,8	3	37,3	1,2	15	42,4	4	32,8	1,3
2003	2	27	1	23	1,2	15	31,8	10	22,7	1,4	15	44	6	30,3	1,4	1	46,5	2	37,6	1,2	13	48,6	3	34,7	1,4
2004	2	24,5	8	19,8	1,2	18	23,9	12	21	1,1	8	32	5	22,8	1,4	1	47	2	30,5	1,5	7	39,3	4	31,3	1,2
2005	16	23,6	8	21	1,1	4	29,5	4	23,5	1,3	18	39,6	7	27,8	1,4	2	49	2	35,8	1,4	14	44,9	3	33,6	1,3
2006	8	24,1	7	20,9	1,1	8	26,6	9	22,3	1,2	10	29,3	6	20,8	1,4	1	51	4	41	1,2	8	41,3	5	35,8	1,1
TOTAL	55	24	47	20,9	1,1	96	27,6	63	21,7	1,3	105	38,5	46	26,3	1,5	13	46,2	18	36,4	1,3	88	44	32	33,7	1,3

Tabla 5. Número de hembras y machos capturados (n_m y n_h) y utilizados para el estudio a corto plazo (2012 – 2013) por estación y año, con sus respectivos pesos (W_m y W_h). Se muestran los valores de SSD.

Estación/ Año	VERANO				OTOÑO				INVIERNO				PRIMAVERA							
	n_m	W_m	n_h	W_h	SSD _w	n_m	W_m	n_h	W_h	SSD _w	n_m	W_m	n_h	W_h	SSD _w	n_m	W_m	n_h	W_h	SSD _w
2012	5	20,4	5	17,2	1,2	7	24,3	3	18,5	1,3	26	31,0	10	18,5	1,5	1	36,0	5	29,5	1,2
2013	39	23,1	26	18,7	1,2	15	26,4	7	21,3	1,2	20	37,1	19	24,8	1,5	7	48,9	11	37,7	1,3
TOTAL	44	22,8	31	18,5	1,2	22	25,8	10	20,5	1,3	46	33,6	29	23,3	1,4	8	47,3	16	35,1	1,3

Además se observó que la WGR de machos fue mayor que el de las hembras en la mayoría de los años estudiados para las dos bases de datos (Tablas 6 y 7).

Tabla 6. Razón de ganancia de peso (WGR) para machos (M) y hembras (H), y los resultados prueba binomial para el OSR del estudio a largo plazo (1999 – 2006). El número de machos y hembras considerados para estos análisis están representados por n_M y n_H , respectivamente. Se destacan las probabilidades significativas.

Año	WGR				Prueba binomial _{OSR}				
	n_M	WGR _M	n_H	WGR _H	n_M	n_H	OSR	Z	P
1999	19	1,9	9	1,5	12	4	3	1,75	0,041
2000	19	2,2	5	1,8	14	3	4,7	2,43	0,015
2001	15	1,7	17	1,6	5	6	0,8	0,00	0,777
2002	20	1,8	9	1,6	15	4	3,7	2,29	0,022
2003	15	1,8	4	1,5	13	3	4,3	2,25	0,024
2004	9	1,6	12	1,6	7	4	1,7	0,60	0,548
2005	30	1,9	11	1,6	14	3	4,7	2,43	0,015
2006	16	1,7	12	1,6	8	5	1,6	0,56	0,575
TOTAL	143	1,8	79	1,6	88	32	2,7	5,02	<0,001

Tabla 7. Razón de ganancia de peso (WGR) para machos (M) y hembras (H), y los resultados prueba binomial para el OSR del estudio a corto plazo (2012 – 2013). El número de machos y hembras considerados para estos análisis están representados por n_M y n_H , respectivamente. Se destacan las probabilidades significativas.

Año	WGR				Prueba binomial OSR				
	n_M	WGR_M	n_H	WGR_H	n_M	n_H	OSR	Z	P
2012	31	1,5	15	1,2	26	10	2,6	2,5	0,006
2013	59	1,6	45	1,3	20	19	1,1	0	0,50
TOTAL	90	1,5	60	1,3	46	29	1,6	1,62	0,05

Adicionalmente, se determinó que el peso de los machos en temporada reproductiva mostró altos valores de varianza (s^2) en relación a las hembras, pero con valores similares del coeficiente de variación (CV) para ambos sexos considerando todos los ocho años del estudio a largo plazo: $s^2_m = 72,6$; $s^2_h = 32,6$; $CV_m = 21,68$; $CV_h = 21,42$. Por otro lado, en el estudio a corto plazo se pudo determinar que el peso de los machos en temporada reproductiva mostró altos valores de varianza (s^2) y del coeficiente de variación (CV) en los dos años de estudio: 2012 = $s^2_{machos} = 82,09$; $s^2_{hembras} = 3,77$; $CV_{machos} = 29,24$; $CV_{hembras} = 10,53$, y 2013 = $s^2_{machos} = 92,22$; $s^2_{hembras} = 32,87$; $CV_{machos} = 25,88$; $CV_{hembras} = 23,15$.

En relación al dimorfismo sexual, se encontró que en todas las estaciones y años para ambas bases de datos, el SSD del peso estuvo sesgado hacia los machos (valores superiores a 1) (Tablas 4 y 5). Además, se observa una variación estacional del SSD en

las dos bases de datos, las cuales siguen una tendencia parabólica, mostrando un incremento de verano a invierno y decreciendo nuevamente en primavera (Fig. 4 y 5).

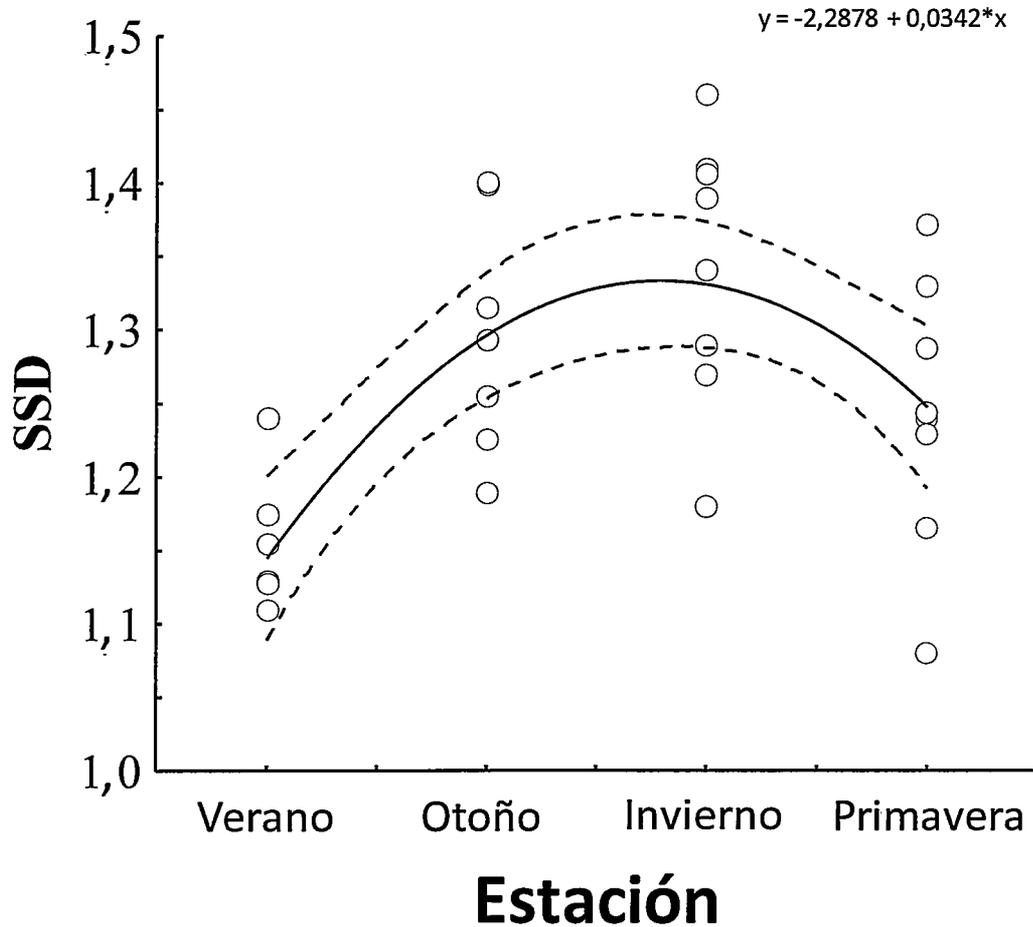


Figura 4. Diferencias del SSD entre estaciones para el estudio a largo plazo (1999 - 2006). Los tamaños de muestra están indicados en la tabla 4 (Datos muestran los valores reales de SSD de los años estudiados, mientras que las líneas representan las medias con su respectivo intervalo de confianza [95%], n = 443).

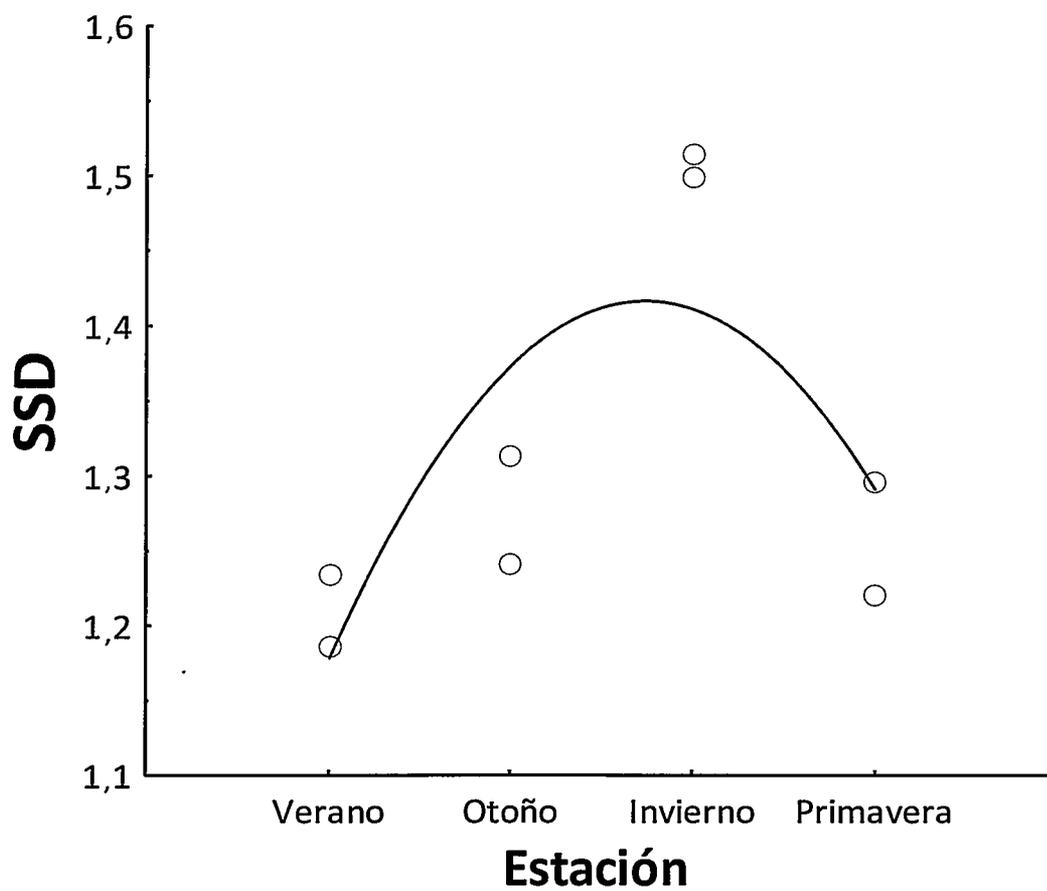


Figura 5. Diferencias del SSD entre estaciones para el estudio a corto plazo (2012 - 2013). Los tamaños de muestra están indicados en la tabla 5 (Datos muestran los valores reales de SSD de los años estudiados).

Aunque no se pudo realizar ningún análisis estadístico para comprar el SSD en temporada reproductiva entre años para el estudio a largo plazo, es posible observar algunos años con mayores valores de SSD (Tablas 4 y 5). Así mismo, se observaron altos valores de SSD en invierno y primavera, pero sin diferencias significativas entre ellos (Tabla 8 y 9). Cabe mencionar que estos análisis no se pudieron realizar en la base de datos del estudio a corto plazo debido a que éste solo incluyó dos años de monitoreo.

Tabla 8. Resultados estadísticos para el SSD entre estaciones.

Efecto	Gl	SC	CM	p
Estación	1	0,143	0,143	0,008
Residuales	25	0,441	0,018	

Tabla 9. Comparación múltiple del SSD entre estaciones (SC = 0,011, gl = 23,000).

Estación	Verano	Otoño	Invierno	Primavera
Verano		0,272	> 0,001	0,294
Otoño	0,272		0,007	0,989
Invierno	> 0,001	0,007		0,074
Primavera	0,294	0,989	0,074	

Por otro lado, la OSR muestra un sesgo significativo hacia los machos en cinco de los ocho años del estudio a largo plazo (Tabla 2), mientras que, la OSR mostró un sesgo significativo hacia los machos solo en el año 2012 del estudio a corto plazo (Tablas 6 y 7). Además, la OSR y SSD anual se correlacionaron positivamente en el estudio a largo plazo ($r = 0,807$; $p = 0,01$) (Fig. 6).

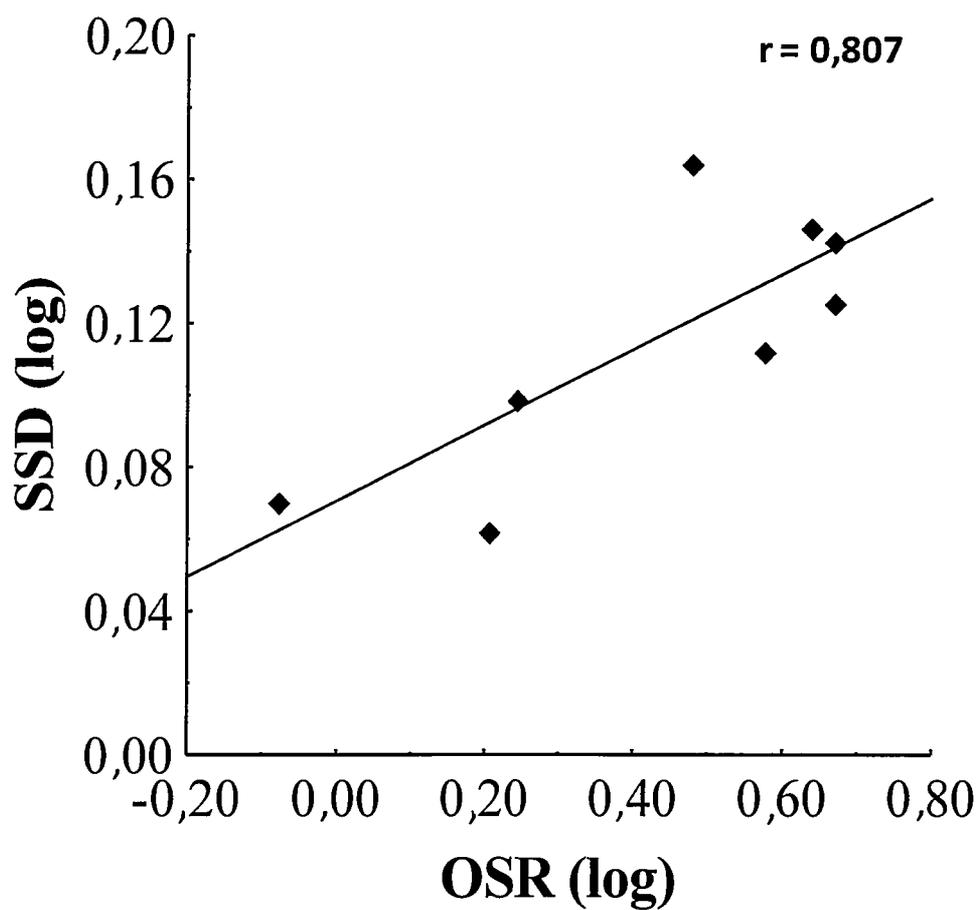


Figura 6. Correlación entre el SSD y OSR del estudio a largo plazo (1999 – 2006). Los diamantes representan el rango de años evaluados y la línea sólida representa la tendencia de la correlación. Ambos índices fueron transformados usando logaritmo natural para estandarizarlos.

Finalmente, se observaron altos valores de precipitaciones en otoño e invierno entre los años 1999 y 2006. Aunque los años con altos valores de precipitaciones no se corresponden con los valores más altos de SSD, es posible observar una respuesta desfasada del SSD a las precipitaciones estacionales (Fig. 7). Estos resultados son apoyados por los análisis de series de tiempo, los cuales muestran que tanto la SSD como las precipitaciones están autocorrelacionados temporalmente para los tiempos $t-2$ (R_2) y $t-4$ (R_4) (Tabla 10).



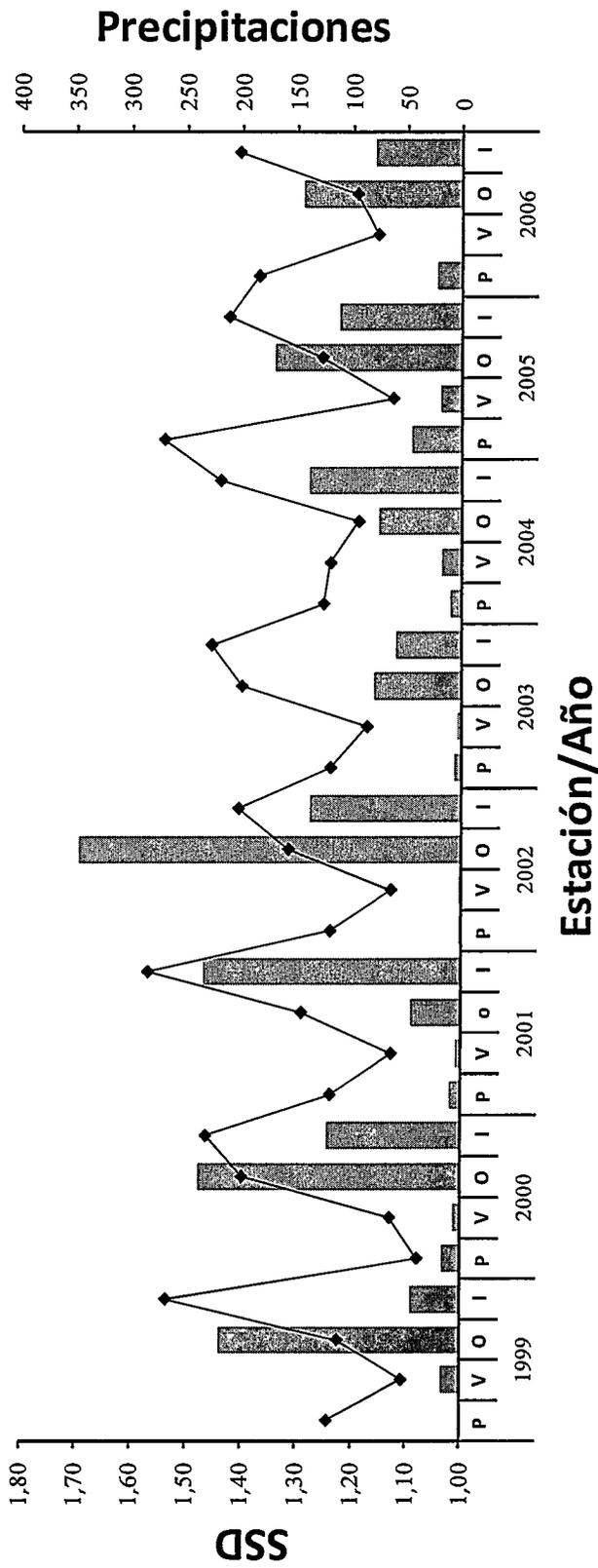


Figura 7. Representación gráfica del SSD en respuesta de las precipitaciones estacionales de los años evaluados en el estudio a largo plazo (1999 – 2006). La línea sólida con diamantes representan el SSD y las barras sólidas representan las precipitaciones. Las letras en el eje Estación/Año corresponden a las estaciones: primavera (P), verano (V), otoño (O) e invierno (I) (Datos muestran los valores totales de las precipitaciones y SSD por estación y año, n = 443).

Tabla 10. Resultados del análisis de series de tiempo para el SSD y precipitaciones del estudio a largo plazo (1999 – 2006). Los valores muestran las autocorrelaciones (ACF) con sus respectivos errores estándar (EE). Se resaltan las correlaciones con altos valores de AIC (SSD: AIC R2 = -101,61, AIC R4 = -98,82; Precipitaciones: AIC R2 = 94,14, AIC R4 = 90,33).

Variables		R1	R2	R3	R4	Intercepto
SSD		-0,07	-0,77	-0,04	0,69	0.82
	EE	0,18	0,17	0,18	0,11	0.01
Precipitaciones		-0,19	-0,76	-0,26	0,87	3.04
	EE	0,17	0,11	0,17	0,1	0.09

DISCUSIÓN

Tamaño corporal y variación temporal del SSD

De acuerdo a lo esperado, los machos presentaron mayor peso que las hembras en todas las estaciones y años evaluados para las dos bases de datos (Fig. 1, 2 y 3). Aunque la diferencia en el peso entre hembras y machos es siempre significativa en cada estación, existe un incremento en el peso de ambos sexos desde la temporada de reclutamiento (juveniles) hasta la temporada reproductiva (adultos) (Fig. 2 y 3), coincidiendo con la estructura etaria de la especie durante el año, donde los juveniles

son encontrados en verano y los adultos en invierno y primavera, lo cual corresponde a los bajos y altos valores de masa corporal observadas en este estudio. Este resultado es consistente con el estudio de Lima y col. (2001), quienes proponen un patrón de dinámica etaria y poblacional de *Thylamys elegans* similar a lo observado en el presente estudio. Una dinámica similar también ha sido propuesta en estudios realizados en otras especies de marsupiales americanos tropicales de la misma familia (Cáceres y Monteiro-Filho 2001, Morales-Júnior y Chiarello 2005, Martins y col. 2006). Por otro lado, los machos mostraron mayor tamaño corporal que las hembras desde juveniles, lo que podría indicar dimorfismo sexual en la inversión parental sesgada hacia los machos desde su nacimiento (véase Fisher 1930, Trivers y Willard 1973).

Así mismo, las diferencias estacionales del tamaño corporal se acentúan durante la temporada reproductiva (invierno), observándose una ganancia de peso mayor en machos que en hembras (Fig. 2 y 3), lo cual se refleja en los altos valores de WGR vistos en los machos en relación a las hembras (Tablas 6 y 7). Al contrastar este resultado con la dinámica de pesos observada en machos y hembras, se puede observar una concordancia, sugiriendo que la ganancia de peso promedio de machos (de juveniles a adultos reproductivos) está reflejada en la variación temporal del SSD y sus altos valores en la estación reproductiva (Fig. 4 y 5). Además, el tamaño corporal mostró altos valores de variación, lo cual, junto a los altos valores de SSD en temporada reproductiva, sugieren un efecto de la reproducción sobre el tamaño corporal de los machos, y abre la oportunidad para que la selección sexual actúe (véase Anderson

1994, Kraaijeveld-Smit y col. 2003, Weber y col. 2007, Clutton-Brock y McAuliffe 2009). Todos estos resultados coinciden en ambas bases de datos, reflejando un patrón similar en la dinámica estacional del tamaño corporal en *Thylamys elegans*. Cabe mencionar, que la correlación significativa observada entre el peso y el IMC del estudio a corto a plazo, respaldan los resultados obtenidos del estudio a largo plazo, donde únicamente se consideró el peso como variable de tamaño corporal, obteniendo los mismos resultados.

Por otro lado, el SSD y las precipitaciones estuvieron autocorrelacionadas temporalmente (Tabla 10), sugiriendo que las variaciones oscilatorias temporales de estas dos variables tienen memoria estacional (Fig. 7). De acuerdo a lo esperado, las diferencias estacionales en el grado de SSD durante este estudio mostraron una respuesta desfasada en relación a las precipitaciones estacionales (Fig. 7), sugiriendo que el incremento de la productividad primaria (visto en términos de la disponibilidad de alimento) posterior a las precipitaciones (Luebert y Pliscoff 2006) estarían modulando la dinámica de SSD intra-anualmente. Otros estudios han sugerido que la disponibilidad de alimento modula la dinámica estacional de la masa corporal en diferentes especies de mamíferos (Loison y col. 1999, Weladji y col. 2002). Sin embargo, no existen estudios que hayan demostrado que esta dinámica del peso pueda afectar el SSD estacionalmente. Estos resultados podrían tener implicancias ecológicas y evolutivas. Considerando la fuerte relación entre SSD y los sistemas de apareamiento (Darwin 1871, Emlen y Oring 1977, Alexander y col. 1979, Lindenfors y

col. 2007), modulados por selección sexual (véase Andersson 1994, Clutton-Brock y McAuliffe 2009), aquellos factores que afecten negativamente el grado de SSD en un año dado (e.g., ENSO) o muchos años consecutivos (e.g., sequías a largo plazo), podrían afectar las estrategias de apareamiento y tener repercusiones en términos poblacionales (véase Morrow y Fricke 2004, Quader 2005). Sin embargo, este escenario también abre la posibilidad de generar y direccionar nuevas preguntas relacionadas con la flexibilidad de las estrategias de apareamiento de una especie determinada en relación a las condiciones ambientales y demográficas (Henry y Craig 1984, Craig 1985, Goldingay y Kavanagh 1990, Weir y col. 2011), y su capacidad adaptativa frente a condiciones ambientales adversas.

La OSR y la fuerza de la selección intrasexual

Los resultados muestran que la OSR está sesgada significativamente hacia los machos en seis de los 10 años estudiados, considerando ambas bases de datos (Tablas 6 y 7). La razón observada en aquellos años con diferencias significativas es de al menos 2,5 machos por hembra en temporada reproductiva, sugiriendo que la OSR sesgada hacia los machos es un indicador de competencia por apareamiento en términos de intensidad y del papel de los sexos (Clutton-Brock y Parker 1992, Kvarnemo y Ahnesjö 1996, Mitani y col. 1996, Jones y col. 2004).

Debido a que el presente estudio se realizó a nivel intra-específico, y que en la literatura no se encuentran estudios que hayan evaluado la OSR en otras especies

emparentadas, es imposible determinar si los niveles de OSR observados en *Thylamys elegans* son altos o bajos. Aunque existe información de la OSR en otras especies de mamíferos, la comparación con estas debería considerar algunos aspectos ecológicos y evolutivos, desconocidos para la mayoría de especies, tales como la tasa potencial reproductiva (PRR) de cada especie, el sistema de apareamiento, y las relaciones filogenéticas, entre otros (Mitani y col. 1996). No obstante, muchos estudios han evaluado el efecto del grado de la OSR sobre la selección sexual y las estrategias de apareamiento (Kvarnemo y Ahnesjö 1996, Mitani y col. 1996). En este sentido, la OSR es uno de los principales predictores de la competencia por apareamiento en términos de intensidad y rol de los sexos (Kvarnemo y Ahnesjö 1996). En efecto, numerosos estudios intra- e inter-específicos han evaluado la importancia de la OSR como un indicador de intensidad de la competencia entre machos (Mitani y col. 1996) y su efecto sobre el desarrollo de los rasgos sexuales secundarios (Jones y col. 2004). Cabe señalar que algunos estudios han demostrado que no siempre la fuerza de la competencia está relacionada positivamente con la OSR, y que existen casos donde no afecta la dirección evolutiva de los rasgos sexuales secundarios (e.g., Head y col. 2008). Sin embargo, en el presente estudio, se puede observar una fuerte asociación entre los grados de OSR y SSD (Fig. 6), sugiriendo que en años donde el grado de OSR es alto, la intensidad de la competencia incrementaría, reflejándose en altos valores de SSD del siguiente año, lo cual es respaldado por otros estudios en mamíferos (Clutton-Brock y Parker 1992, Mitani y col. 1996, Jones y col. 2004).

Estudios a futuro deberían incluir la estimación de la OSR y el SSD en otras especies de marsupiales emparentadas para evaluar si el grado de OSR en diferentes especies está directamente relacionado con el grado de SSD (i.e., Mitani y col. 1996). Además, con el objetivo de clarificar el papel de la OSR sobre el tamaño corporal y la estrategia de apareamiento en *Thylamys elegans* y el consecuente efecto sobre la intensidad de la selección sexual, se sugiere evaluar la disponibilidad y distribución espacial de los recursos (Clutton-Brock y Parker 1992, Kvarnemo y Ahnesjö 1996), como factor importante que afecta el grado de OSR.

En resumen, este capítulo muestra evidencia de que el SSD observado en *Thylamys elegans* podría ser una consecuencia de la intensidad de la competencia entre machos en temporada reproductiva, y que la variación intra-anual del SSD estaría sujeta a las precipitaciones (disponibilidad de alimento). Sin embargo, es necesario medir el éxito reproductivo de los machos considerando ambos mecanismos de selección sexual, y calcular un estimador de selección sexual (e.g., la oportunidad para la selección) y su potencial efecto sobre el SSD visto en *T. elegans*.

CAPITULO III

Ecología espacial intra- e intersexual y su relación con la estrategia de apareamiento

RESUMEN

La variación intraespecífica, intra- e intersexual, del ámbito de hogar puede estar determinado por la distribución espacial y temporal de machos y hembras reproductivas. En mamíferos, particularmente en marsupiales, es común observar dimorfismo sexual en ámbito de hogar sesgado hacia machos y favorecido por la competencia intrasexual, el cual se encuentra estrechamente relacionado con el mayor tamaño corporal de los machos y sistemas de apareamiento poligínicos. En el presente estudio se evaluó el ámbito de hogar de hembras y machos y el grado de sobreposición del ámbito de hogar de hembras-hembras, machos-machos y machos-hembras como medidas de competencia. Para ello se realizó un análisis de telemetría durante temporada pre-reproductiva y reproductiva. Los resultados muestran un efecto de la temporada reproductiva sobre el dimorfismo sexual en ámbito de hogar sesgado hacia los machos. Además, se observa una baja sobreposición entre machos así como entre hembras, pero sin efecto de la temporada. Los resultados sugieren un efecto de la temporada reproductiva sobre el ámbito de hogar favorecido por competencia de tipo "scramble".

Palabras claves: patrón de movimiento, conducta espacial, rango de acción, selección sexual

ABSTRACT

Intraspecific variation (intra – and intersexual) of the home range is determined by the spatial and temporal distribution of males and reproductive females. In mammals, particularly in marsupials, the sexual dimorphism in home range biased towards males and favored by intrasexual competition is common, which is closely related to body size of males and polygynous mating systems. In the present study, I evaluated the home range of males and females and the overlap degree of home range of female-female, male-male and male-female as measures of male competition. For this, a telemetry analysis was performed during pre-breeding and breeding season. The results show an effect of breeding season on sexual dimorphism in home range biased towards males. In addition, a low overlap between male-male as well as female-female was observed, and no effect of breeding season. These results suggest an effect of the breeding season on home range of males driven by scramble competition.

Keywords: movement pattern, spatial behaviour, range areas, sexual selection

INTRODUCCIÓN

El sistema de apareamiento de una especie o población en particular está determinado por la distribución espacial y temporal de los machos adultos y las hembras receptivas (Emlen y Oring 1977, Davies 1991, Reynolds 1996). La distribución espacial de machos y hembras dependerá de la distribución de los recursos en el ambiente y del conflicto entre sexos sobre la maximización de su propio éxito reproductivo (Trivers 1972, Emlen y Oring 1977, Whitehead 1995).

La variación intraespecífica, intra e intersexual, del ámbito de hogar entre los individuos de una población en particular puede estar asociada a diversos factores, tales como, la distribución espacial y temporal del alimento (e.g., Quirici y col. 2010), la conducta reproductiva (e.g., Cooper y Randall 2007) y la densidad poblacional (e.g., Fontúrbel y col. 2010), entre otros. En este sentido, el patrón de movimiento o uso del espacio de machos y hembras es una característica común en estrategias de competencia entre machos (e.g., Clutton-Brock 1989, Nelson 1995, Kappeler 1997, Lane y col. 2009, Marmet y col. 2012). En efecto, cuando los recursos y/o hembras son económicamente defendibles por los machos a través de enfrentamientos, es común observar que la población exhiba poliginia por defensa de territorio o por defensa de hembras, mientras que, cuando los recursos o hembras no son económicamente defendibles por los machos, es común observar una concentración espacial de machos

asociado a sistemas de apareamiento poligínicos tipo "lek", donde los enfrentamientos entre machos suelen ser infrecuentes (Clutton-Brock 1989, Lazenby-Cohen y Cockburn 1988, Fisher y col. 2011). Otra estrategia observada en ausencia de recursos o hembras defendibles, es la poliginia de tipo competencia "scramble" (Clutton-Brock 1989, Davies 1991), donde es común observar conductas de machos errantes ("roving males"), los cuales poseen ámbitos de hogar mayores al de las hembras, y donde su éxito de apareamiento dependerá de la capacidad de encontrar el mayor número de hembras fértiles en un área determinada (Clutton-Brock 1989, Whitehead 1990, 1994). Por lo tanto, estos estudios indican que el patrón de movimiento y uso del espacio también es un indicador de competencia intrasexual en mamíferos (e.g., Ryser 1992, Loretto y Vieira 2005, Lane y col. 2009, Marmet y col. 2012).

Por otro lado, en marsupiales existe evidencia de una relación entre el tamaño corporal de los machos y su ámbito de hogar (Lee & Cockburn 1985, Ryser 1992, Radford et al. 1998, Taylor et al. 2000, Cáceres 2003), la cual es común en especies de marsupiales de Oceanía y América donde se ha documentado la poliginia (marsupiales oceánicos: Clinchy y col. 2004, Foster y Taggart 2008, Glen y col. 2009; marsupiales americanos: Ryser 1992, Cáceres 2003, Loretto y Vieira 2005). En ese sentido, y considerando la presencia de SSD sesgado hacia machos y favorecido por la competencia entre machos de *Thylamys elegans* (véase capítulo 2), es de esperar que:

- i) los machos de *T. elegans* exhiban ámbitos de hogar más extensos al de las hembras durante temporada reproductiva, sugiriendo una relación directa con el sistema de

apareamiento, ii) el ámbito de hogar entre hembras exhiba una marcada sobreposición y que dos o más hembras estén incluidas dentro del ámbito de hogar de los machos, evidenciando la defensa de territorio y/o hembras por parte de los machos, iii) el ámbito de hogar de los machos no muestre sobreposición, sugiriendo la competencia por contienda entre machos por acceder a hembras, o en su defecto iv) el ámbito de hogar entre machos exhiba una marcada sobreposición, evidenciando una competencia de tipo “scramble” entre machos.

En el presente estudio, se caracterizó el ámbito de hogar intra- e intersexual de *Thylamys elegans*. Además, se evaluó el efecto de la temporada reproductiva sobre el ámbito de hogar y su potencial relación con la competencia intrasexual.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y telemetría

La telemetría se realizó en la localidad de Rinconada de Maipú, descrita previamente en el capítulo 2.

Con la finalidad de estimar la distribución espacial, intra- e intersexual entre temporadas, como medida adicional para evaluar la competencia intrasexual (véase

Mills y col. 2006), se realizaron seguimientos por telemetría de hembras y machos durante la temporada pre-reproductiva y reproductiva del año 2013. Para ello, en el mismo lugar de estudio descrito (Rinconada de Maipú), se capturaron 20 individuos adultos de ambos sexos por estación (10 de cada sexo), los cuales fueron equipados con un transmisor de tipo collar BD-2C (Holohil System Ltd.) de 2,1 g de peso (menos del 10% del peso de los individuos). Luego de instalar los transmisores, los individuos fueron liberados en el mismo lugar de captura. Debido a la poca vida de la batería de los transmisores, producto del bajo tamaño de estos mismo, la telemetría se inició tres días después de instalados (tiempo para que los individuos se acostumbren al transmisor), y el monitoreo duró seis días consecutivos. Para ello se utilizaron receptores de radio-telemetría LA 12-Q (para transmisores sintonizados entre las frecuencias 150,000 - 151,999 MHz; AVM Instrument Co.) y antenas de mano de tres elementos Yagi (AVM instrument Co.). La recopilación de la información consistió en acercarse aproximadamente a menos de un metro de distancia de cada individuo y tomar las coordenadas geográficas de su ubicación utilizando un GPS (GARMIN e-Trex 10). Debido a la actividad nocturna de la especie, y con la finalidad de evitar la autocorrelación temporal de los datos, los seguimientos se realizaron entre tres y cuatro horas después del anochecer (es decir, a las 20:00 h, 00:00 h, 03:00 h y 06:00 h aproximadamente) (véase Fontúrbel y col. 2010). Una vez finalizado los seis días de seguimiento, los individuos fueron recapturados para proceder a retirarles el transmisor e inactivarlo.

Utilizando los puntos de ubicación geográfica obtenidas del GPS, se estimó el ámbito de hogar de hembras y machos, durante temporada pre-reproductiva y reproductiva, utilizando los métodos de Mínimo Polígono Convexo (MPC) al 100% y de Media Armónica (MA) al 75% y 90% (véase Agüero y Simonetti 1988, Rodrigues y col. 2010). Utilizando el programa ArcGIS 9.3 (ESRI 2011), se proyectaron los puntos de ubicación geográfica a coordenadas planas usando el sistema WGS 1984 UTM Zona 19S, y así, posteriormente, trasladados al programa BIOTAS 2.0 para estimar el ámbito de hogar. Utilizando el ámbito de hogar de cada individuo a través del método MPC 100%, se construyeron las curvas de saturación del ámbito de hogar promedio de hembras y machos en temporada pre-reproductiva y reproductiva (Quirici y col. 2010).

Finalmente, utilizando las áreas obtenidas del MPC y el programa BIOTAS 2.0, se calculó la proporción (%) de sobreposición de las áreas entre machos, entre hembras y entre machos y hembras durante temporada pre-reproductiva y reproductiva.

Análisis estadísticos

Debido a la ausencia de normalidad de las variables utilizadas en el presente capítulo, el efecto del sexo y la temporada sobre el área de los individuos se evaluó mediante ANDEVAS factoriales basado en permutaciones con 100.000 replicas. Además, con la finalidad de evaluar si el área calculada por el MPC al 100% y la MA al 75% y 90% están correlacionados, se realizó una prueba de correlaciones de Pitman basado en permutaciones con 100.000 réplicas. De igual manera, utilizando la misma

prueba de correlaciones se evaluó la relación entre el peso y el área de los machos durante temporada pre-reproductiva y reproductiva.

Por otro lado, debido a que la variable de sobreposición de los individuos se describe como una proporción, se utilizó un modelo generalizado/no generalizado (GLZ) para evaluar el efecto del sexo y la temporada sobre el porcentaje de sobreposición. Para ello se utilizó un GLZ con distribución gamma y función de enlace "identity". Este análisis se realizó en el programa estadístico Statistica 8.0.

RESULTADOS

Se muestran resultados de los análisis de telemetría correspondientes a cinco hembras y 11 machos, y seis hembras y ocho machos para las temporadas pre-reproductiva y reproductiva, respectivamente. Los resultados mostraron diferencias estacionales e intra- e intersexuales del ámbito de hogar (Tabla 1).

Tabla 1. Características del ámbito de hogar entre sexo, temporada y método. Los valores muestran las medias del área en metros² (m²) y hectáreas (ha).

Temporada	Sexo	MPC 100% m ² (ha)	MA 75% m ² (ha)	MA 90% m ² (ha)
Pre-reproductiva	Macho	5026,2 (0,50)	5894,4 (0,59)	22540,4 (2,25)
	Hembra	3047,7 (0,30)	4991,5 (0,49)	14322,2 (1,43)
Reproductiva	Macho	25053,2 (2,50)	17699,6 (1,77)	102053,2 (10,21)
	Hembra	3810,6 (0,38)	3977,4 (0,39)	15488,2 (1,55)

Por otro lado, los resultados del análisis de telemetría de hembras y machos, muestran que el ámbito de hogar estimado con los dos métodos (MPC y MA) no difiere entre sexos durante la temporada reproductiva. Sin embargo, durante la temporada reproductiva, el ámbito de hogar de los machos es significativamente mayor que el de las hembras (Tabla 2, Fig. 1 y 2).

Tabla 2. Resultados del análisis estadístico para el ámbito de hogar de los individuos de *Thylamys elegans* entre sexo y temporada. Se incluyen los resultados de ambos métodos, polígono mínimo convexo (MPC) y media armónica (MA) al 75% y 90%.

Método	n	Efecto	GI	SC	CM	p
MPC	30	Sexo	1	919829639	919829639	0,002
		Temporada	1	747082924	747082924	< 0,001
		Sexo*Temporada	1	641802524	641802524	< 0,001
		Residuales	26	1576929298	60651127	
MA 75%	30	Sexo	1	372178074	372178074	0,006
		Temporada	1	196189690	196189690	0,049
		Sexo*Temporada	1	277714993	277714993	0,028
		Residuales	26	1542308044	59319540	
MA 90%	30	Sexo	1	1,54E+10	1,54E+10	0,009
		Temporada	1	1,12E+10	1,12E+10	0,027
		Sexo*Temporada	1	1,05E+10	1,05E+10	0,031
		Residuales	26	5,73E+10	2,20E+09	

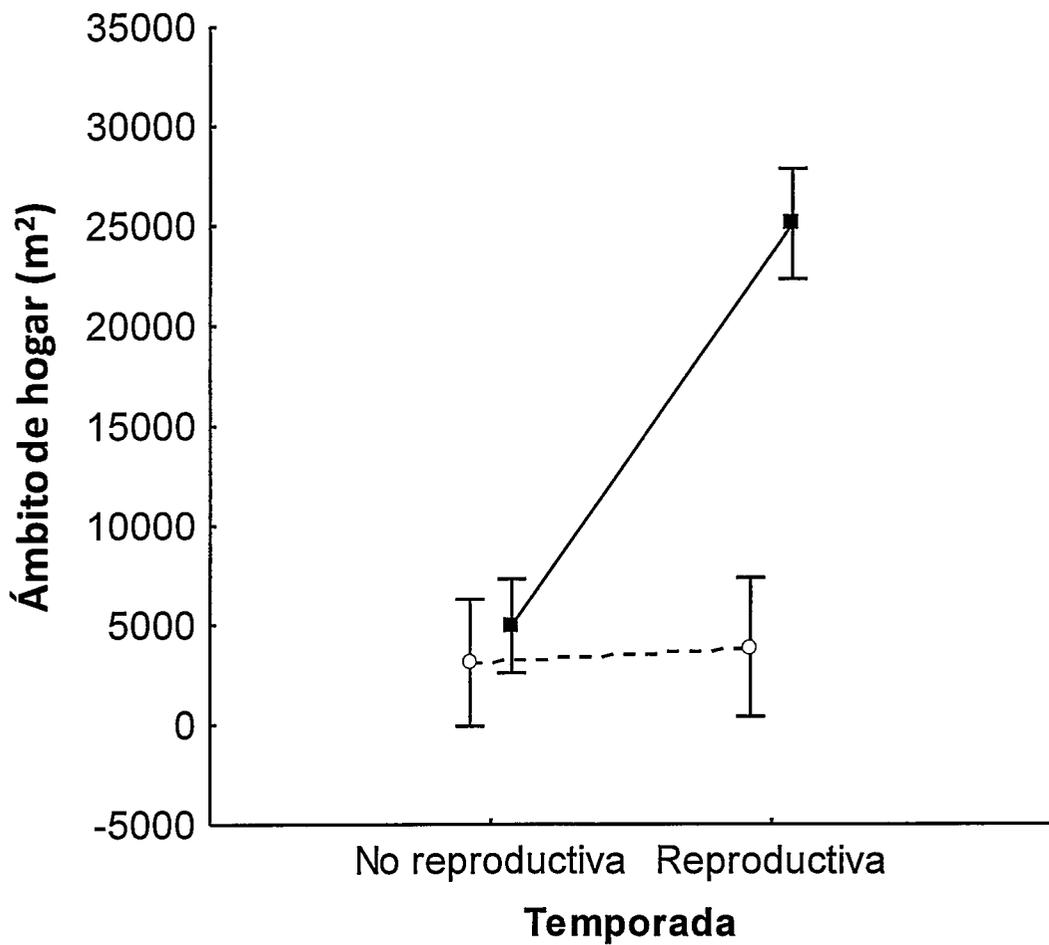


Figura 1. Estimaciones del ámbito de hogar de los individuos de *Thylamys elegans* obtenida por el método MPC entre temporada y sexo. La línea continua con cuadrados corresponde a los machos, mientras que la línea segmentada con círculos representa a las hembras. Los tamaño de la muestra se detallan en el texto (datos muestran las medias \pm 2 EE).

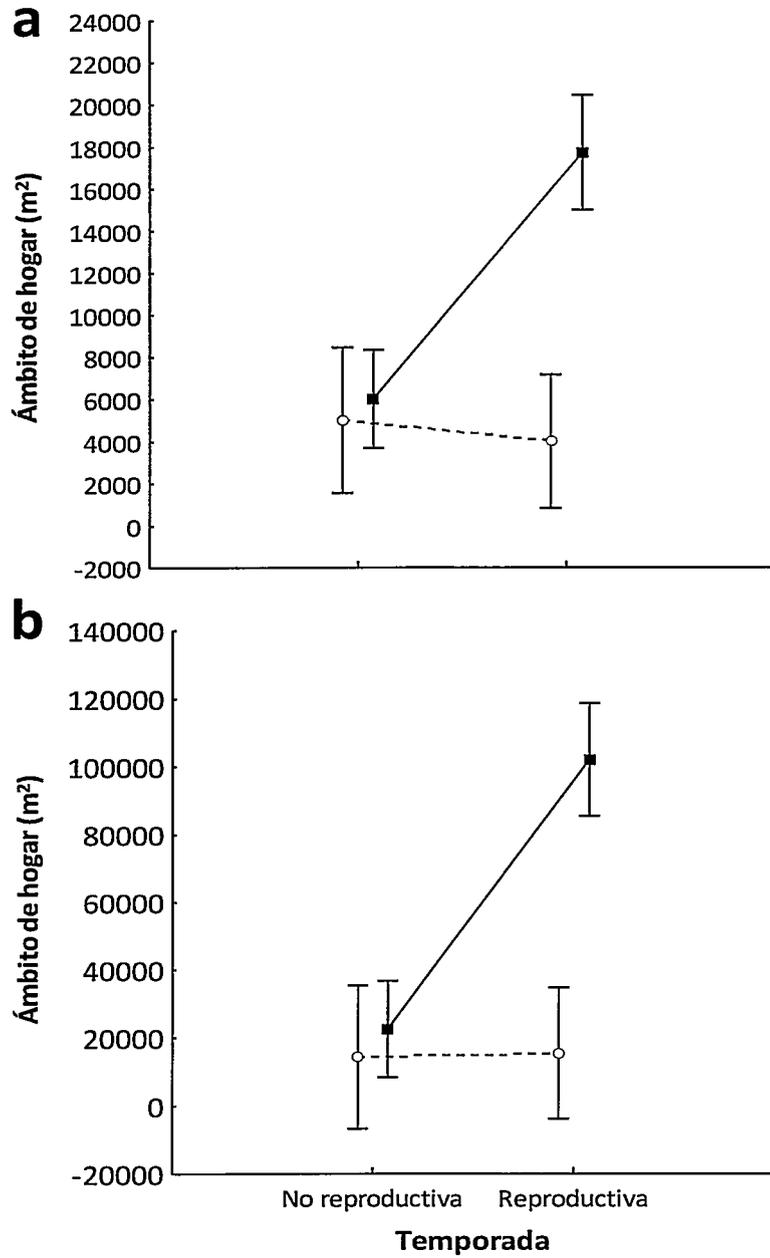


Figura 2. Estimaciones de ámbito de hogar de los individuos de *Thylamys elegans* obtenida por el método MA al 75% (a) y 90% (b) entre temporada y sexo. La línea continua con cuadrados corresponde a los machos, mientras que la línea segmentada con círculos representa a las hembras. Los tamaño de la muestra se detallan en el texto (datos muestran las medias \pm 2 EE).

Las curvas de saturación muestran que hembras y machos, en ambas temporadas, llegan a la asíntota del ámbito de hogar (Fig. 3).

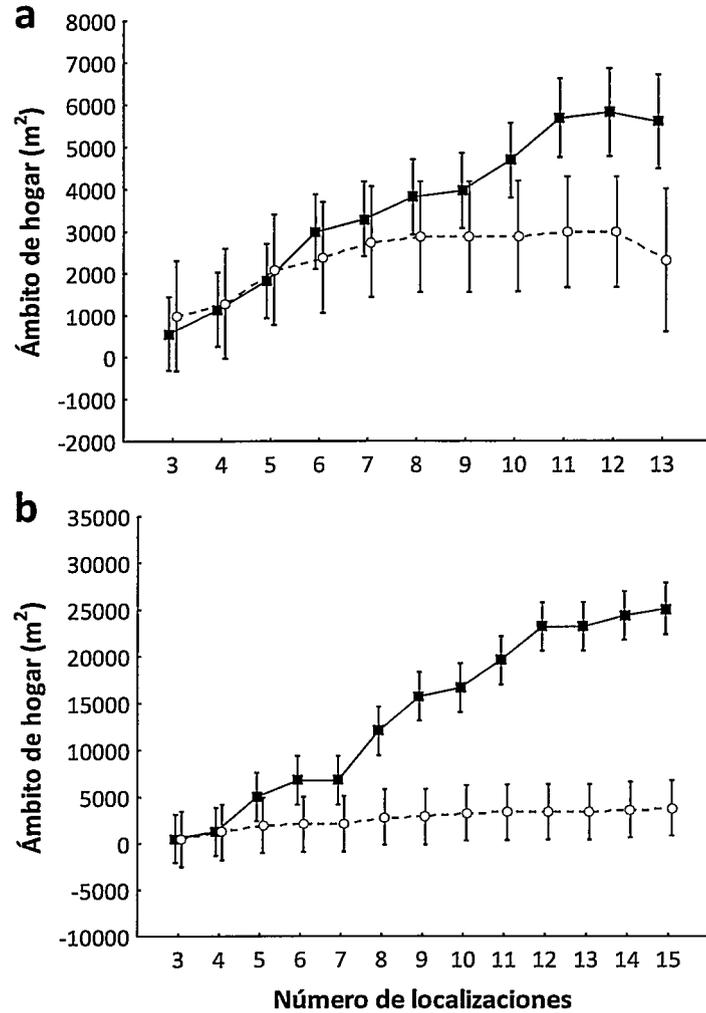


Figura 3. Relación entre el ámbito de hogar medido con MPC y el número de localizaciones de hembras y machos de *Thylamys elegans* en: a. temporada pre-reproductiva (n = 16) y b. temporada reproductiva obtenida (n = 14). La línea continua con cuadrados corresponde a los machos, mientras que la línea segmentada con círculos representa a las hembras (datos muestran las medias \pm 2 EE).

Además, se observó una correlación positiva entre el ámbito de hogar estimado por ambos métodos: MPC – MA 75% = n = 19, r = 0,84, p < 0,0001; MPC – MA 90% = n = 19, r = 0,78, p < 0,0001, por lo cual, los resultados de sobreposición de áreas y éxito reproductivo mostrado corresponderán a las áreas obtenidas por el método MPC. En ese sentido, el ámbito de hogar mostró ser un rasgo sexualmente dimórfico en temporada reproductiva (índice del dimorfismo en ámbito de hogar = 6,57), con altos valores de varianza (s^2) y del coeficiente de variación (CV) para los machos: $s^2 = 189755186 \text{ m}^2$ y CV = 54,98.

El ámbito de hogar de los machos no mostró una correlación con el tamaño corporal en temporada pre-reproductiva ni reproductiva (Tabla 3).

Tabla 3. Correlaciones entre el tamaño corporal (peso) y el ámbito de hogar de los machos durante temporada pre-reproductiva y reproductiva.

Temporada	Variables	n	r	p
Pre-reproductiva	Ámbito de hogar y Peso	11	0,322	0,334
Reproductiva	Ámbito de hogar y Peso	8	-0,476	0,233

Los análisis de sobreposición no muestran diferencias en el porcentaje de área sobrepuesta entre macho-macho, hembra-hembra y macho-hembra durante temporada no reproductiva (Tabla 4 y Fig. 4). Así mismo, en temporada reproductiva se observa que el área de sobreposición entre macho-hembra fue mayor, aunque sin diferencias con la temporada no reproductiva (Tabla 4 y Fig. 4).

Tabla 4. Resultados del análisis estadístico para el área de sobreposición entre temporada y sexo (GLZ: distribución gamma, función de enlace "identity").

Efecto	Gl	Wald Stat.	p
Intercepto	1	37,76605	<0,001
Temporada	1	0,81466	0,366
Sexo	2	15,73613	<0,001
Temporada*Sexo	2	1,79436	0,477

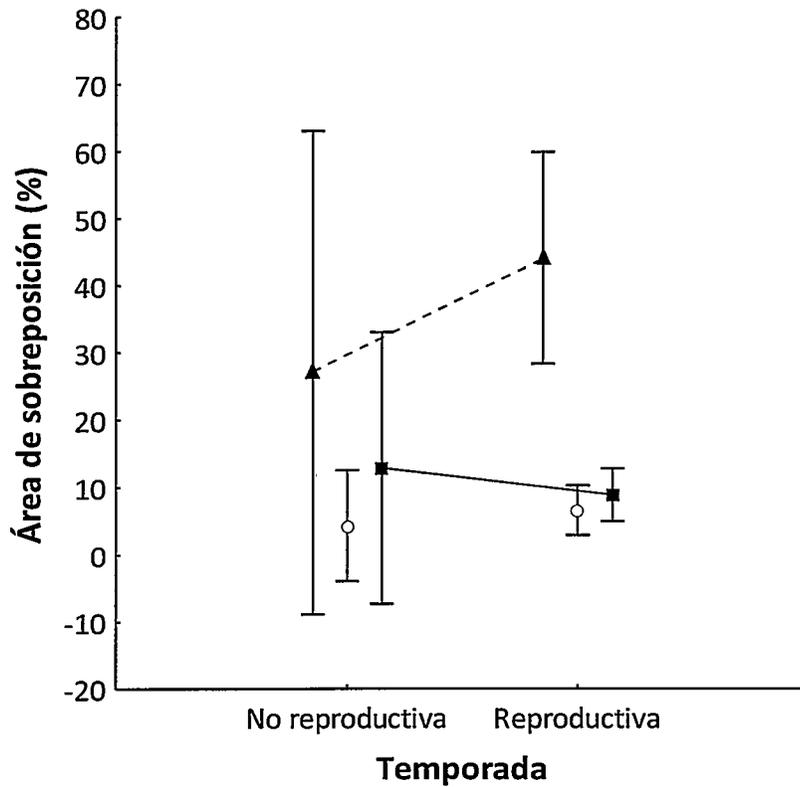


Figura 4. Porcentaje de área de sobreposición entre temporada y sexo. La línea continua con cuadrados corresponde a la comparación macho-macho, la línea punteada con círculos a la comparación hembra-hembra y la línea segmentada con triángulos a la comparación macho-hembra. Los tamaño de la muestra se detallan en el texto (datos muestran las medias \pm 2 EE).

DISCUSIÓN

Ecología espacial y el sistema de apareamiento social

El ámbito de hogar en *Thylamys elegans* mostró diferencias intra- e intersexuales entre estaciones (Fig. 1 y 2). Temporalmente, las hembras no difieren en su conducta espacial entre temporada pre-reproductiva y reproductiva, mientras que, en machos se observa una variación temporal con diferencias intra- e intersexuales. Al comparar el ámbito de hogar de machos y hembras, no se observaron diferencias durante la temporada pre-reproductiva. Sin embargo, durante temporada reproductiva los machos pueden llegar a expandir sus áreas de movimiento al menos cinco veces más que el de los machos en temporada pre-reproductiva y de las hembras en temporada reproductiva. El patrón de movimiento observado en *T. elegans* es similar al de otras especies de marsupiales americanos que exhiben poliginia social (Ryser 1992, Gentile y Cerqueira 1995, Cáceres 2003, Loretto y Vieira 2005), para las cuales se ha propuesto a la competencia entre machos como estrategia de apareamiento y mecanismo de selección de sexual sobre el ámbito de hogar. La ausencia de correlación entre el ámbito de hogar y el tamaño corporal de los machos de *T. elegans*, sumado al dimorfismo sexual de esta conducta espacial en temporada reproductiva, refleja que el ámbito de hogar podría ser favorecido positivamente por selección sexual, independientemente del tamaño corporal.

Por otro lado, el análisis de sobreposición del ámbito hogar, indica que el porcentaje de sobreposición del área entre hembras no difiere del porcentaje de sobreposición del área entre machos, y que además, no existe un efecto de la temporada (Fig. 4). Este resultado sugiere que las hembras no se encuentran agrupadas espacialmente en relación a los machos durante la temporada reproductiva, y que por lo tanto, es esperable que las hembras no sean económicamente defendibles (Ims 1988). En ese sentido, la competencia "scramble" es esperada entre machos de *Thylamys elegans*, como se ha reportado en otras especies de pequeños mamíferos (Kappeler 1997, Lane y col. 2009, Marmet y col. 2012). Además, los resultados apoyan la hipótesis de que los machos tienden a desplazarse grandes distancias durante la estación reproductiva en búsqueda de hembras fértiles (Nelson 1995, Kappeler 1997, Fisher y Lara 1999, Haythornthwaite y Dickman 2006), expandiendo su ámbito de hogar incluso cinco veces más que las hembras, quienes tenderían a mantener el tamaño de sus ámbitos de hogar a lo largo del año. Por lo tanto, aquellos machos que posean ámbitos de hogar más extensos, serán más competitivos sexualmente, incrementando su éxito de apareamiento en relación a sus conespecíficos con ámbitos de hogar más pequeños (e.g., Lane y col. 2009, Marmet y col. 2012).

La distribución espacial de las hembras, las cuales no están concentradas (menos del 10% de sobreposición), rechaza la hipótesis de un sistema de apareamiento poligínico social en *Thylamys elegans* (véase Emlen y Oring 1977). En este sentido, la distribución espacial de los machos con aparente competencia intrasexual de tipo

“scramble” con machos errantes, podría sugerir un sistema de apareamiento social poliginándrico o promiscuo. Sin embargo, es necesario realizar análisis genéticos de paternidad para poner a prueba esta hipótesis.

*Ámbito de hogar de *Thylamys elegans**

Considerando el método MPC, utilizado en otros estudios con especies emparentadas a *T. elegans* (e.g., Sunquist y col. 1987, Pires y Fernandez 1999, Rodrigues y col. 2010), las hembras muestran ámbitos de hogar que varían entre 0,30 y 0,39 ha, mientras que los machos exhiben ámbitos de hogar que varían entre 0,5 y 2,5 ha, dependiendo de la temporada. Estudios de radio-telemetría en otras especies de la misma familia también sugieren diferencias del área utilizada entre sexos. Por ejemplo, en *Didelphis marsupialis*, el área promedio de los machos es 122,7 ha, mientras que el de las hembras es 11,3 ha (Sunquist y col. 1987). De igual manera, en *Micoureous demerarae* se observan áreas que varían entre 0,10 y 2,45 ha para machos, y 0,1 y 1,1 ha para hembras (Pires y Fernandez 1999), mientras que en *Gracilinanus microtarsus*, el ámbito de hogar de machos varía entre 0,16 y 0,38 ha y el de las hembras entre 0,17 y 0,15 ha (Rodrigues y col. 2010). En Chile, *Dromiciops gliroides* exhibe áreas similares a *T. elegans* que varían entre 0,60 y 2,23 ha, sin embargo, estas no difieren entre sexos (Fontúrbel y col. 2010). La presencia de dimorfismo o monomorfismo en el ámbito de hogar de estas especies de marsupiales podría estar relacionada al sistema de apareamiento (poliginia o promiscuidad) que cada especie presenta y al SSD (Ryser

1992, Loretto y Vieira 2005). En efecto, se ha propuesto poliginia en *G. microtarsus*, *M. demerarae* y *D. marsupialis*, y exceptuando *D. marsupialis*, en todos los casos, el SSD es marcado. El caso contrario ocurre en *D. gliroides*, donde no se observa SSD. Estos resultados son consistentes con *T. elegans*, quien exhibe SSD y una aparente poliginia social (véase capítulo 1).

En relación a los métodos para estimar el ámbito de hogar, es conocido que los métodos mínimo polígono convexo (MPC) al 100% y media armónica (MA) al 75% suelen ser conservadores al calcular el ámbito de hogar de los individuos de una especie, mientras que, el área calculada a través de la MA al 95% podría incluir áreas de visita de baja frecuencia que lleguen a ser consideradas como parte de su ámbito de hogar (Burt 1943, Powell y Mitchell 2012). En ese sentido, el ámbito de hogar ha sido definido como “aquella área recorrida por un individuo en sus actividades normales de recolección de alimento, apareamiento y cuidado de los juveniles. Aquellas ocurrencias ocasionales fuera de esta área, como exploración del entorno, no deben ser consideradas como parte del área de distribución” (Traducción libre de Burt (1943), pag. 352). Esta definición parece ajustarse a las áreas conservadoras que entregan los métodos MPC (100%) y MA (75%). Sin embargo, nuevas perspectivas en la definición de ámbito de hogar han sido propuestas, donde la inclusión de aquellas áreas poco visitadas forman parte del ámbito de hogar de un individuo, y donde la interpretación biológica del estudio determinará su importancia (Powell y Mitchell 2012). Considerando esto, el ámbito de hogar calculado en el presente estudio a través del

MPC (100%) y MA (75%) podría representar aquella área visitada con mayor frecuencia y donde invierten la mayor cantidad de tiempo y energía para explotar los recursos necesarios. Mientras que, el área calculada por la MA (90%), la cual triplica las áreas calculadas por los otros dos métodos, pueden otorgar un mejor entendimiento de la conducta reproductiva de la especie. En ese sentido, aquellas visitas temporales a áreas poco frecuentadas o nuevas para machos y hembras en temporada reproductiva, podrían ocasionalmente terminar en encuentros reproductivos cortos con miembros del sexo opuesto, e incrementar su éxito de apareamiento. En efecto, aquellos machos de *T. elegans* que tuvieron ámbitos de hogar más grandes, tuvieron contacto con un mayor número de hembras, razón por la cual, determinar el ámbito de hogar incluyendo zonas infrecuentes es de mucha relevancia en términos del éxito reproductivo y de la estrategia de apareamiento de las especies.

CAPITULO IV

Sistema de apareamiento genético

RESUMEN

El 94% de las especies de mamíferos exhiben un sistema de apareamiento poligínico. El dimorfismo sexual en tamaño corporal y ámbito de hogar sesgado hacia machos en temporada reproductiva y la razón de sexos operacional (OSR) sesgado hacia machos, son característicos de sistemas de apareamiento poligínicos. En *Thylamys elegans* se ha descrito previamente SSD, ámbito de hogar y OSR sesgado hacia machos, al igual que otros marsupiales poligínicos, por lo cual es de esperar que *T. elegans* exhiba poliginia genética. En el presente estudio se determinó el sistema de apareamiento genético de *T. elegans* utilizando la asignación de paternidad. Los resultados muestran un sistema de apareamiento poliginándrico con múltiple paternidad en *T. elegans*, abriendo la oportunidad para que la competencia espermática ocurra.

Palabras claves. Poligamia, poliginandria, múltiple apareamiento, semelparí.

ABSTRACT

More than 94% of mammal species display polygynous mating systems with a characteristic sexual size dimorphism, sexual home range dimorphism and an operational sex ratio (OSR) biased towards males. The SSD and OSR biased toward males have been previously described for *Thylamys elegans*, as well as other polygynous marsupials, therefore it was expected that *T. elegans* displays genetic polygyny. I studied the genetic mating system of *T. elegans* using paternity allocation. Results showed a polygynandrous mating system with multiple paternities in *T. elegans*, providing the opportunity for sperm competition to occur.

Keywords. Polygamy, polygynandry, multiple breeding, semelpary.

INTRODUCCIÓN

La mayoría de de especies de mamíferos conocidos en la actualidad son consideradas poligínicas (más del 94%) (véase Clutton-Brock 1989, 1991, Clutton-Brock y McAuliffe 2009). Una explicación frente a ello, es que las hembras son totalmente responsables de la gestación y lactancia (Orians 1969), por lo tanto el éxito reproductivo de una hembra estará limitado por los recursos y el tiempo que dedique a su descendencia (Clutton-Brock y Vincent 1991), mientras que el éxito reproductivo de los machos estará usualmente limitado por el número de apareamientos (Trivers 1972). En efecto, se han documentado numerosos estudios que describen el sistema de apareamiento en mamíferos, y la mayoría de éstos describen el sistema de apareamiento en base a aproximaciones ecológicas, morfológicas y/o conductuales (e.g., razón de sexos operacional [OSR], dimorfismo sexual, cuidado parental, conducta espacial, entre otros) (Sunquist y col. 1987, Ryser 1992, Mitani y col. 1996, Loretto y Vieira 2005, Vanpé y col. 2008, Issac y Jhonson 2013). Por ejemplo, en marsupiales se ha documentado dimorfismo sexual en tamaño corporal (SSD) sesgado hacia los machos asociado a la poliginia (e.g., Sunquist 1987, Ryser 1992, Clinchy y col. 2004, Loretto y Vieira 2005, Foster y Taggart 2008). Esta evidencia sugiere que el SSD sesgado hacia machos en *Thylamys elegans*, (Bazán-León 2011) y la OSR sesgada hacia machos (véase capítulos 1 y 2), son características que describen un sistema de apareamiento

poligínico. Sin embargo, en las últimas décadas, con la implementación de herramientas genéticas en el campo de la ecología, muchas especies de vertebrados, previamente categorizadas dentro de un sistema de apareamiento en particular, exhiben un sistema de apareamiento genético diferente (e.g., Fisher y Owens 2000, Martin y col. 2007, Glen y col. 2009, Jackson y Skinner 2010). En efecto, se han documentado muchos casos de múltiple paternidad en marsupiales oceánicos (e.g., Lazenby-Cohen y Cockburn 1988, Fisher y Owens 2000, Kraaijeveld-Smit y col. 2002a, b, 2003, Holleley y col. 2006, Glen y col. 2009) y un caso en marsupiales americanos (Beasley y col. 2010). Por lo tanto, es indispensable incluir análisis genéticos (e.g., asignación de paternidad) para determinar el sistema de apareamiento de *T. elegans*.

Por otro lado, numerosos estudios en mamíferos sugieren que las hembras muestran preferencias de apareamiento por machos de mayor tamaño corporal (véase Weckerly 1998, Fisher y Lara 1999, Fisher y Cockburn 2005, Weber y col. 2007). Las hembras generalmente seleccionarán aquellos machos que les otorguen mayor protección y/o acceso a recursos, así como también beneficios genéticos a su descendencia, incrementando el éxito reproductivo de ellas mismas y/o de sus crías (e.g., Weber y col. 2007, Marmet y col. 2012). De igual manera, aquellos machos de mayor tamaño corporal verán incrementado su éxito reproductivo debido a que son preferentemente seleccionados por un mayor número de hembras (véase Weckerly 1998, Fisher y Cockburn 2005). En ese sentido, es común observar una relación positiva entre el tamaño corporal de los machos y su éxito de reproductivo, sugiriendo que la

preferencia de pareja (selección intersexual) estaría generando selección direccional hacia machos de mayor tamaño corporal (véase Anderson 1994, Weckerly 1998, Fisher y Lara 1999, Kraaijeveld-Smit y col. 2002a, b, 2003, Fisher y Cockburn 2005, Holleley y col. 2006, Clutton-Brock y McAuliffe 2009). Considerando que los resultados obtenidos en los capítulos 1 y 2 de esta tesis sugieren que las hembras de *Thylamys elegans* muestran preferencias por machos de mayor tamaño corporal durante temporada reproductiva, por lo cual existiría una relación entre el tamaño corporal y el éxito de apareamiento de los machos (véase capítulo 2). Si bien esta relación fue cuantificada en laboratorio, es importante determinar si esta relación se mantiene al medir el éxito reproductivo (número de crías) en vida silvestre.

Considerando que el SSD y la OSR sesgada hacia machos en *Thylamys elegans* son características comunes de sistemas de apareamiento poliginicos de mamíferos, se espera que: (i) los machos tengan descendencia con más de una hembra durante la temporada reproductiva de un año en particular, evidenciando poliginia genética en la especie, o en su defecto (ii) machos y hembras tengan descendencia con más de una pareja durante la temporada reproductiva de un año en particular, evidenciando un sistema de apareamiento poliginándrico en la especie.

El presente estudio es el primero en marsupiales sudamericanos que determina el sistema de apareamiento genético utilizando asignación de paternidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Monitoreo y área de estudio

A partir de los muestreos realizados estacionalmente en Rinconada de Maipú para el capítulo 2, se obtuvieron pequeñas biopsias de orejas fijadas en etanol al 70% (Kraaijeveld-Smit y col. 2002a) de *Thylamys elegans*.

Aislamiento de ADN y genotipificación de microsatélites

El ADN de las muestras de oreja preservadas en etanol fue extraído utilizando el método de extracción de sales descrito por Aljanabi y Martinez (1997). Considerando que no existían microsatélites descritos para la especie, se realizó una secuenciación masiva del genoma en un 454 Titanium FLX obteniéndose 40Mbp de un largo promedio de 300bp. Esta secuenciación masiva se realizó en el Centro Genómico Chileno (OMICS-Solutions, Chile). Se realizó búsqueda de repeticiones di y tetra con el programa Primer 5 obteniéndose 350 posibles microsatélites con sus respectivos partidores. Se utilizó el criterio de seleccionar las di y tetra repeticiones que presentaron al menos 10 repeticiones, elemento que nos permite asegurar presencia de polimorfismo entre poblaciones. Se sintetizaron 30 pares de partidores, y utilizando electroforesis en gel de agarosa se determinó cuales eran los más polimórficos. Cabe mencionar que este resultado es preliminar, y que en el futuro se realizarán pruebas para describir nuevos

partidores. Posteriormente, con el fin de evaluar el polimorfismo en un secuenciador automático, los partidores inversos ("reverse") de cada par de microsátélites fueron marcados con fluorescencia.

La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) consistió en amplificar mezclas de 12 μL que contienen 100 ng de ADN, 0,25 μM de cada partidor, 100 μM de cada dNTP, 2 mM de MgCl_2 , 1,25 μL x 10 de tampón de PCR, 2 μL de BSA y 0,5 U de Taq polimerasa platinum (Invitrogen). Las condiciones del PCR en el termociclador consistió de un paso inicial de desnaturalización de 3 min a 95°C, seguido por 35 ciclos que consistieron en 30 s a 95°C, 30 s de temperatura de anillamiento específica, 1 min 30 s a 72°C, y finalmente un paso de 72°C por 5 min de elongación. Las temperaturas óptimas de anillamiento estuvieron entre 50°C y 55°C (Tabla 1). Los productos PCR obtenidos fueron genotipificados en el servicio de secuenciación de la Pontificia Universidad Católica de Chile, usando LIZ 500 como estándar (Applied Biosystems).

Diversidad genética y asignación de paternidad

Se calcularon las desviaciones esperadas de Hady-Weinberg (HWE) y el déficit de heterocigotos (F_{is}) usando el programa GENETIX (Belkhir y col. 1996).

Por otro lado, debido a que se capturó solo una hembra con crías durante las tres temporadas reproductivas de muestreo, se realizó un análisis de asignación de paternidad de las crías capturadas e identificadas durante una temporada de

reclutamiento en particular con los individuos adultos capturados la temporada reproductiva previa (e.g., Whitcomb y col. 2014, Yue y Hong 2014). Aquellas crías asignadas a una madre en particular durante la misma temporada reproductiva fueron consideradas como parte de la misma camada. Para ello se utilizó el programa PASOS 1.0 ("Parental Allocation of Singles in Open Systems") (Duchesne y col. 2005), el cual permite realizar análisis de similitud alélica de organismos considerados como "padres" e individuos considerados como "progenie". A través de un algoritmo basado en máximo de verosimilitud se asigna padres e hijos en una situación donde es posible no conocer a todos los padres posibles de la población.

Análisis de datos

A partir de los genotipos de padres e hijos obtenidos desde los tres años de muestreo, se estimó la proporción de camadas con múltiple paternidad y camadas con un solo padre. Además se utilizó la fórmula $n(n-1)/2$ para calcular el total de parentescos de las crías (hermanos completos y medios hermanos, "sibs") y hermanos completos ("full sibs") en una camada en particular (véase Burland y col. 2001). La diferencia entre el total de "sibs" y "full sibs" resultó en el total de medios hermanos ("half sibs") (Burland y col. 2001).

RESULTADOS

Se determinó que solo cinco de los 30 pares partidores eran polimórficos y con amplificaciones fiables. Los análisis muestran que dos partidores no se encuentran en equilibrio de Hardy-Weingberg, mostrando valores significativos de déficit de heterocigotos (Tabla 1).

Tabla 1. Secuencias de los partidores y sus características para cinco loci de microsatélites.

Locus	Secuencia del partidor (5'-3')	Repet.	T _m (°C)	N	Ho/He	Fis	N _A
Thy17	F: TACCTATGTATCTGGTACTGG R: TACCTATGTATCTGGTACTGG	(GT) ₇	50	188	0,755/ 0,488	-0,545*	4
Thy15	F: AATATATGATCATAGTGTGGG R: AATATATGATCATAGTGTGGG	(TG) ₈	55	164	0,982/ 0,755	-0,298*	7
Thy121	F: TGTGTTTAGAAAATCCTCTCTA R: TGTGTTTAGAAAATCCTCTCTA	(CA) ₁₄	55	134	0,716/ 0,752	0,058	6
Thy123	F: TACATCACAGGTTACATAGGT R: TACATCACAGGTTACATAGGT	(TAA) ₁₀	55	90	0,144/ 0,135	-0,061	4
Thy127	F: TCAGTAAATGAGCTAGAGAAG R: TCAGTAAATGAGCTAGAGAAG	(TTTG) ₇	55	182	0,423/ 0,461	0,086	3
POBLACIÓN	-	-	-		0,604/ 0,519	-0,159	24

T_m temperatura de anillamiento, N número de individuos analizados, N_A número de alelos; * p < 0,01 para desviaciones significativas del HWE (Ho/He), evaluado después de 3000 permutaciones.

Se capturaron 10 individuos adultos y 35 individuos juveniles entre los periodos reproductivos 2011 y 2012, mientras que en los periodos reproductivos 2012 y 2013 se capturaron 35 adultos y 77 juveniles (Tabla 2). Así mismo, la media de crías por camada/hembra en ambos periodos reproductivos fue $5,3 \pm 0,9$ EE ($n = 18$), encontrándose camadas entre 1 y 15 crías. Cabe mencionar que no se incluyeron los resultados correspondientes al periodo reproductivo 2013 y 2014, ya que el esfuerzo de captura en temporada de reclutamiento fue menor al de las temporadas anteriores.

Tabla 2. Número de individuos capturados en los periodos reproductivos y número de crías con madre y padre identificados, con al menos uno, y sin padres identificados.

Periodo	Total machos	Total hembras	Total crías	Crías con dos padres identificados	Crías con un padre identificado	Crías sin padres identificados
2011 – 2012	4	6	35	15	11	9
2012 – 2013	22	13	77	71	5	1
Ambos periodos	26	19	112	86	16	10

La única hembra capturada con crías tuvo 15 fetos adheridos a sus glándulas mamarias (Fig. 1).

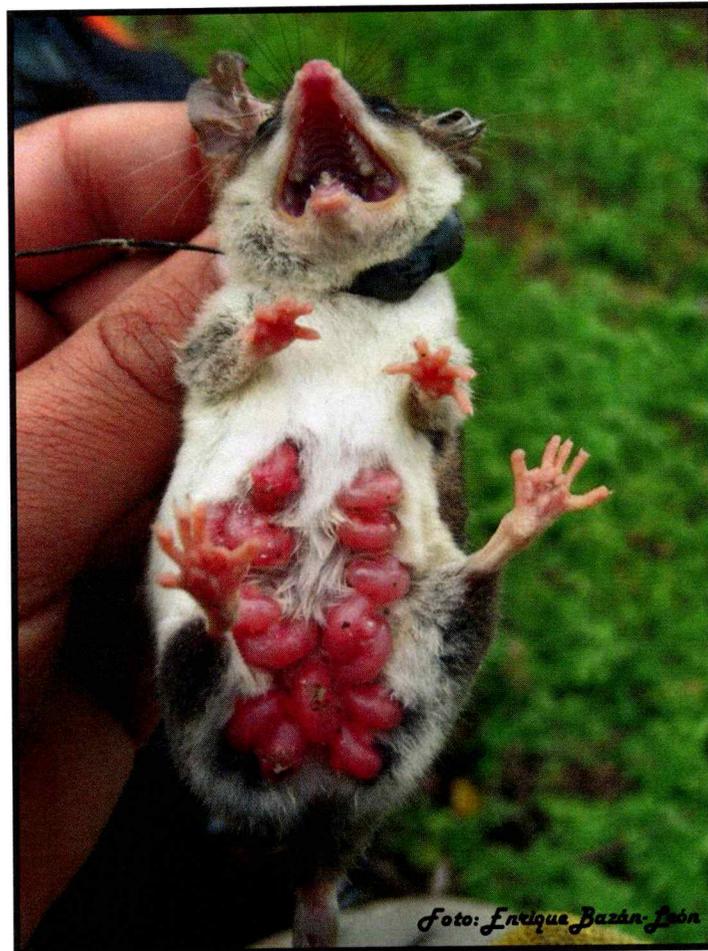


Figura 1. Fotografía de una hembra de *Thylamys elegans* con 15 crías adheridas a sus glándulas mamarias. Foto capturada en la temporada reproductiva del 2012.

Por otro lado, los análisis de paternidad considerando los dos periodos reproductivos muestran un total de 18 camadas, de las cuales el 83,33% exhibieron múltiple paternidad (Tabla 3), y el 98,71% fueron medios hermanos (Tabla 4).

Tabla 3. Resultados del análisis de proporción de camadas con múltiple paternidad en los dos periodos reproductivos.

Periodo	Total camadas	Total camadas con múltiple paternidad	Total camadas con múltiple paternidad %	Total camadas sin múltiple paternidad	Total camadas sin múltiple paternidad %
2011 - 2012	6	4	66,67	2	33,33
2012 - 2013	12	11	91,67	1	8,33
Ambos periodos	18	15	83,33	3	16,67

Tabla 4. Resultados del análisis de proporción de medios hermanos y hermanos completos en los dos periodos reproductivos.

Periodo	Total parentesco de las crías	Hermanos completos	Proporción de hermanos completos (%)	Medios hermanos	Proporción de medios hermanos (%)
2011 - 2012	253	26	10,28	227	89,72
2012 - 2013	2628	33	1,26	2595	98,74
Ambos periodos	4560	59	1,29	4501	98,71

Además, la media del número mínimo de padres en una camada fue: (i) 2011–2012 = $1,8 \pm 0,3$ EE, (ii) 2012–2013 = $4,2 \pm 0,6$ EE, y (iii) ambos periodos = $3,4 \pm 1,1$ EE. En ese sentido, 14 camadas mostraron tener entre 3 y 4 padres machos por camada, mientras que una sola camada mostró tener 8 padres machos. De las 18 camadas en total, solo tres camadas tuvieron un solo padre (Fig. 2). Así mismo, 11 machos tuvieron entre 1 y 2 crías, mientras que 10 machos tuvieron entre 4 y 7 crías. Finalmente, dos machos llegaron a tener hasta 13 y 15 crías (Fig. 3).

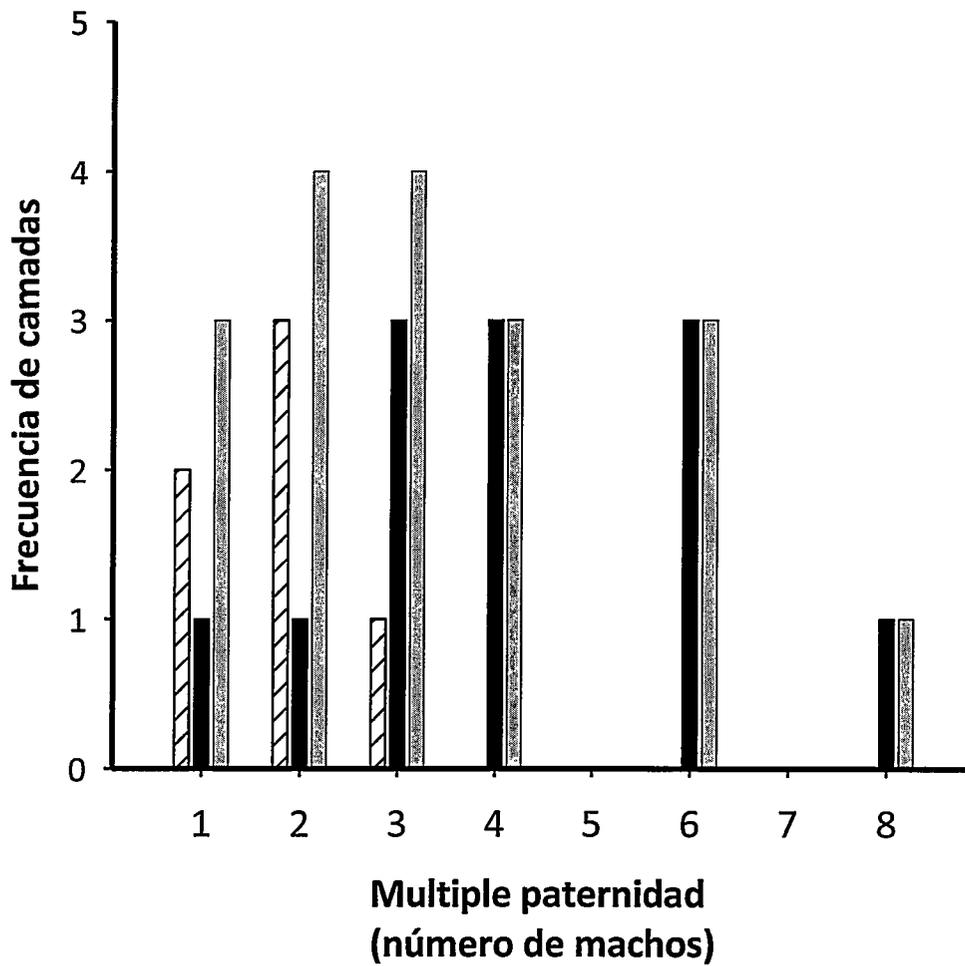


Figura 2. Frecuencia de camadas que exhibieron múltiple paternidad (número de machos asignados como padres). Las barras blancas con líneas diagonales representan la temporada reproductiva 2011-2012, las barras negras la temporada 2012-2013 y las barras grises representan ambas temporadas reproductivas.

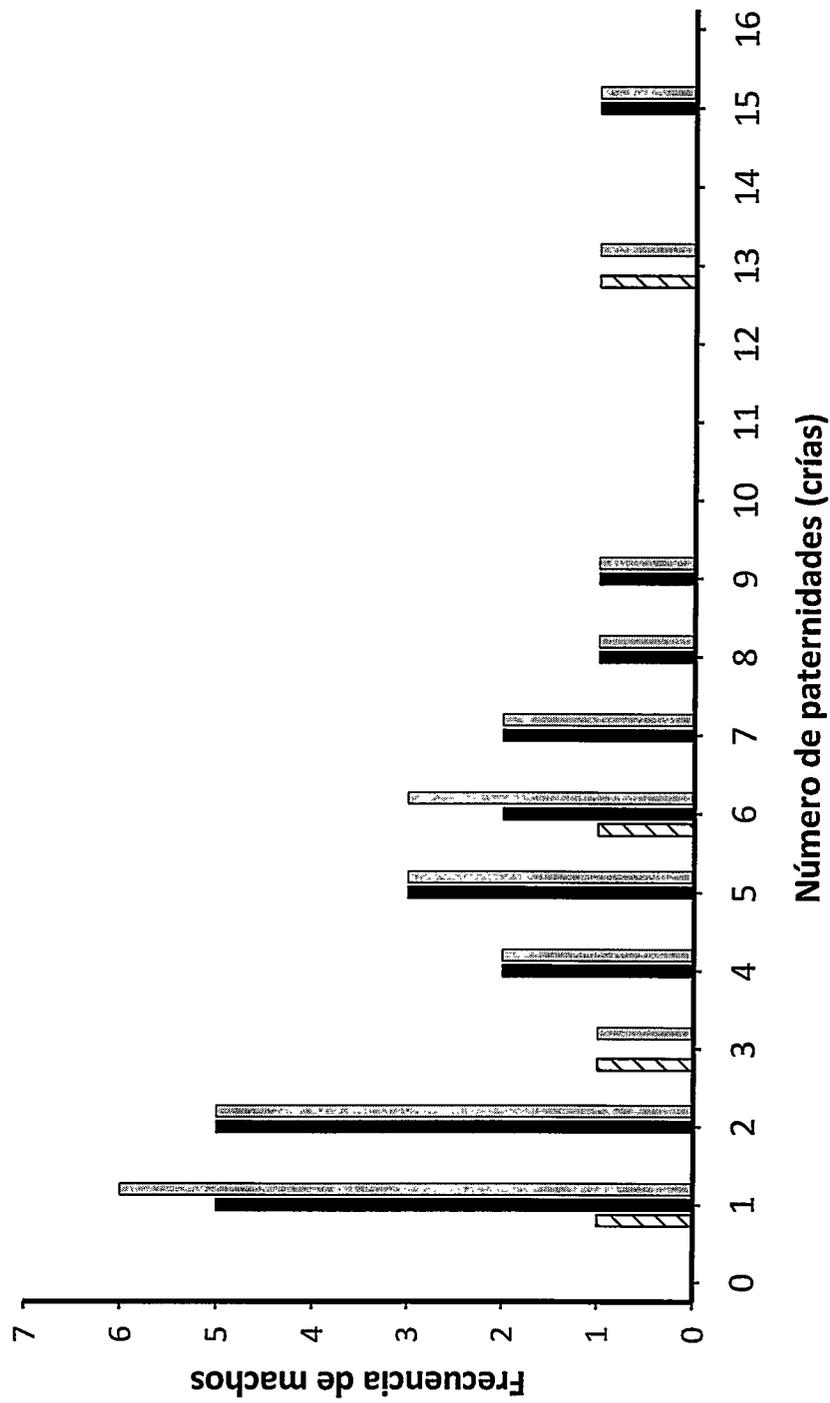


Figura 3. Frecuencia de machos asignados como padres que exhibieron múltiple paternidad (número de crías). Las barras blancas con líneas diagonales representan la temporada reproductiva 2011-2012, las barras negras la temporada 2012-2013 y las barras grises representan ambas temporadas reproductivas.

DISCUSIÓN

Poliginandría genética y múltiple paternidad

Los análisis de paternidad muestran que el 83,3% de las camadas de *Thylamys elegans* exhiben múltiple paternidad (Tabla 3), con un promedio de $3,4 \pm 1,1$ EE machos por camada (Fig. 2 y 3), y donde el 98,7% de las crías son medios hermanos (Tabla 4). El número promedio de machos por camada en el presente estudio es mayor que el observado en otras especies de pequeños mamíferos donde se ha propuesto una fuerte promiscuidad (e.g., Holleley y col. 2006, Waser y DeWoody 2006, Glen y col. 2009, Beasley y col. 2010). Por ejemplo, en los marsupiales oceánicos *Antechinus stuartii* y *Dasyurus maculatus* se observó en promedio $2,7 \pm 0,1$ EE y $1,8 \pm 0,3$ machos por camada, respectivamente (Holleley y col. 2006, Glen y col. 2009), mientras que en el marsupial americano *Didelphis virginiana*, este valor es de $1,4 \pm 0,1$ machos por camada (Beasley y col. 2010). De igual manera, los estudios de Holleley y col. (2006) y Glen y col. (2009) proponen que el 92% y 66,7% de las camadas exhiben múltiple paternidad, respectivamente. En relación a *D. virginiana*, el 24% de las camadas presentaron múltiple paternidad, lo cual apoya los resultados encontrados en *T. elegans*, sugiriendo un sistema de apareamiento poliginándrico con múltiple paternidad en la población de Rinconada de Maipú. Cabe mencionar que, aquellos

estudios de múltiple paternidad en marsupiales oceánicos (e.g., Lazenby-Cohen y Cockburn 1988, Fisher y Owens 2000, Kraaijeveld-Smit y col. 2002a, b, 2003, Holleley y col. 2006, Glen y col. 2009) y americanos (Beasley y col. 2010), sugieren un sistema de apareamiento promiscuo asociado a la selección sexual. Sin embargo, la promiscuidad está definida como la ausencia de un patrón de apareamiento, y por ende, en una reproducción azarosa, el efecto de la selección sexual sería nulo (Emlen y Oring 1977, Clutton-Brock 1989). En ese sentido, la teoría de sistemas de apareamiento actual carece de un estudio (teórico y/o empírico) que sintetice y parametrice las condiciones que limitan los diferentes sistemas de apareamiento, particularmente aquellas que diferencien entre la promiscuidad y la poliginandria.

La múltiple paternidad ha sido reportada en muchas especies de marsupiales, sugiriendo que el múltiple apareamiento de la hembra es un aspecto importante en la ecología de este grupo de mamíferos (Taylor y col. 2000, Wooller y col. 2000, Kraaijeveld y col. 2002a, Holleley y col. 2006, Alistair y col. 2009, Beasley y col. 2010). Se han propuesto algunas hipótesis para explicar el múltiple apareamiento de las hembras. Algunas de ellas proponen que esta conducta minimizaría el infanticidio de los machos (Ebensperger 1998, Wolff y Macdonald 2004), aumentaría la diversidad genética de las camadas (Kraaijeveld y col. 2002a), incrementaría la diversidad genética dentro de las camadas (Madsen y col. 1992, Tregenza y Wedell 2000), o incrementaría la compatibilidad genética entre los gametos de los padres (Kraaijeveld y col. 2002a, b). Sin

embargo, la semelparía de los machos en algunas especies de marsupiales oceánicos (Bradley y col. 1980, Kraaijeveld y col. 2003) y americanos (Pine y col. 1985, Lorini y col. 1994, Martins y col. 2006, Leiner y col. 2008) podría ser la principal explicación de por qué las hembras se reproducirían con más de un macho durante la temporada reproductiva (Lazenby-Cohen y Cockburn 1988, Kraaijeveld y col. 2003, Holleley y col. 2006). Estudios preliminares en *T. elegans* sugieren que los machos no sobreviven una segunda temporada reproductiva a diferencia de algunas hembras (incluyendo periodos de estudio entre los años 1998 – 2007 y 2011 – 2013), incluso aquellos machos que mueren durante la temporada post-reproductiva presentan mayor densidad de úlceras estomacales en comparación con las hembras (E. Bazan-León, datos nos publicados). Considerando además la semelparía del macho en otras especies de la misma familia (Pine y col. 1985, Lorini y col. 1994, Martis y col. 2006, Leiner y col. 2008), es probable que *T. elegans* presente semelparía sesgada hacia los machos, lo cual podría explicar que las hembras se apareen con más de un macho en temporada reproductiva. Así, el apareamiento múltiple de las hembras en *T. elegans* podría representar una estrategia para disminuir el riesgo de aparearse con un único macho infértil o con un macho que se haya apareado en más de una oportunidad, disminuyendo su capacidad espermática y en consecuencia el éxito reproductivo de ellas mismas (Taggart y Temple-Smith 1991, Kraaijeveld y col. 2002a, Holleley y col. 2006).

Oportunidad para la competencia espermática

La presencia de paternidad múltiple dentro de una camada y la capacidad de una hembra de almacenar esperma de diferentes machos son características que sugieren la competencia espermática en una especie (véase Gomendio y col. 1998, Kraaijeveld y col. 2002b, Holleley y col. 2006, Glen y col. 2009, Fisher y col. 2013). En dos especies de marsupiales, *Antechinus agilis* y *A. stuartii*, se ha reportado una limitación espermática en los machos previo al inicio de la temporada reproductiva (Kerr y Hedger 1983, Shimmin y col. 2000), lo que podría significar un riesgo de infertilidad en las hembras, y otorgando una oportunidad a la promiscuidad de las hembras (Taggart y Temple-Smith 1991). Así mismo, el incremento en tamaño del escroto durante la temporada reproductiva también es evidencia de competencia espermática en estas especies (Glen 2008). Por otra parte, un estudio realizado por Fisher y col. (2013), sugiere que la semelparidad parcial en mamíferos, principalmente en marsupiales, es controlada por la competencia espermática, y que este escenario competitivo se intensifica en especies insectívoras con periodos cortos de apareamiento y con una marcada estacionalidad reproductiva (véase Fisher y col. 2013). En ese sentido, aunque se desconoce acerca de la capacidad de la hembra de *Thylamys elegans* para almacenar esperma, al igual que en otras especies de marsupiales americanos, ciertas características observadas en *T. elegans*, como: (i) la múltiple paternidad, (ii) el incremento en el tamaño del escroto de los machos durante temporada reproductiva,

el cual se encuentra correlacionado positivamente con el tamaño corporal (véase capítulo 2), (iii) la marcada estacionalidad reproductiva (Lima y col. 2001), (iv) la alimentación preferentemente insectívora (Glanz y Meserve 1982), y (v) la aparente semelparía parcial (E. Bazan-León, datos no publicados), son evidencia de que los machos de *T. elegans* podrían exhibir competencia espermática.

En conclusión, el presente estudio sugiere que *Thylamys elegans* exhibe un sistema de apareamiento genético poliginándrico, y que la múltiple paternidad podría abrir una oportunidad para que la competencia espermática actúe. Además, el múltiple apareamiento de la hembra podría ser explicada por la aparente semelparía parcial sesgada hacia machos.

CAPITULO V

Dimorfismo sexual, preferencia de pareja y competencia

intrasexual: la oportunidad para la selección sexual

RESUMEN

El dimorfismo sexual en tamaño corporal (SSD) y el ámbito de hogar sesgado hacia machos son características predominantes en mamíferos. A menudo se sugiere que uno de los dos mecanismos de selección sexual sería la causa última del dimorfismo sobre ambos rasgos, aunque se desconoce si ambos mecanismos interactúan simultáneamente. En el presente estudio se evaluó la oportunidad para la selección sobre el tamaño corporal del marsupial sexualmente dimórfico, *Thylamys elegans*, considerando ambos mecanismos intra- e intersexual actuando simultáneamente. Además, se evaluó si la oportunidad para selección sobre el ámbito de hogar considerando la competencia intrasexual. Para ello se realizaron experimentos en laboratorio de competencia entre machos y preferencia de pareja de las hembras, como medidas de selección sexual para evaluar el éxito de apareamiento sobre el tamaño corporal. Además, como medida de competencia entre machos, se calculó el éxito de apareamiento del ámbito de hogar considerando los resultados del capítulo 3. Finalmente, se calculó el éxito reproductivo de machos y hembras considerando los resultados de asignación de paternidad del capítulo 4. Los resultados las hembras tienen preferencias por machos de mayor tamaño corporal, mientras que los machos no mostraron conductas territoriales dependientes del tamaño corporal. Además, se observó que el éxito de apareamiento de los machos estuvo correlacionado

positivamente con el tamaño corporal, favorecido por selección intersexual, y con el ámbito de hogar, favorecido por la competencia intrasexual entre machos. Estos hallazgos no apoyan la hipótesis de que los dos mecanismos de selección sexual puedan actuar simultáneamente sobre el mismo rasgo. Sin embargo, los resultados sugieren que la selección sexual direccional sería la fuerza evolutiva que modula el dimorfismo sexual en el tamaño corporal y el ámbito de hogar. Finalmente, la fuerza de la selección sexual sobre un rasgo conductual (ámbito de hogar) y un rasgo morfológico (tamaño corporal) fue similar, y moderadamente alta en relación a estudios previos similares.

Palabras claves. Rango de acción, conducta sexual, estrategias de apareamiento, selección intersexual, selección intrasexual

ABSTRACT

Sexual dimorphism on body size and home range biased towards males are predominant features in mammals. It is often suggested that the two sexual selection mechanisms would be the ultimate cause of dimorphism, although it is unknown if both mechanisms interact simultaneously. In the present study I assessed the opportunity for selection on body size of sexually dimorphic marsupial, *Thylamys elegans*, considering both, intra- and intersexual mechanisms. Laboratory trials of male competition and female mate choice were conducted as measures of sexual selection to assess the mating success on the body size. Furthermore, as measure of male competition, I calculated the mating success on the home range of males and females, considering the results from chapter 3. Finally, I calculated the reproductive success of males and females considering the paternity allocation results from chapter 4. Trials revealed that females have higher preference for larger male, while males did not show territorial behaviors dependent on body size. Besides, male relative mating success was positively correlated with body size (favored by intersexual preferences) and home range (favored by intrasexual competition among males). These findings do not support the hypothesis that both two mechanisms of sexual selection could favor simultaneously the same trait. However, results suggest that directional sexual selection is an evolutionary force that modulates sexual dimorphism in body size and

home range. Finally, the strength of sexual selection on a behavioral trait (home range) and on a morphological trait (body size) was similar, and moderately high in relation to similar previous studies.

Keywords. Movement range, sexual behavior, mating strategies, intrasexual selection, intersexual selection

INTRODUCCIÓN

Darwin (1871) describe dos modos de selección sexual: (i) la competencia directa entre individuos de un mismo sexo (generalmente machos) para acceder a parejas reproductivas del sexo opuesto, y, (ii) la preferencia de apareamiento de las hembras por machos reproductivos. La competencia intrasexual es el mecanismo predominante de selección sexual en mamíferos (véase Clutton-Brock y Parker 1995, Nelson 1995, Kappeler 1997, Gray y Hurst 1998, Alberts y col. 2006, Clutton-Brock y McAuliffe 2009), la cual favorece el desarrollo de rasgos que incrementan el éxito competitivo y reproductivo de los machos (Clutton-Brock y Parker 1995, Alberts y col. 2006). Existen muchas razones para suponer que la competencia intrasexual es más frecuente en mamíferos. Por ejemplo, en la mayoría de mamíferos se observan sistemas de apareamiento poligínicos, donde la monogamia social y el cuidado parental por parte de los machos son relativamente raros, ocurriendo en menos del 5% de las especies (véase Clutton-Brock 1989, 1991, Boness y col. 1993, Kappeler 1997, Jackson y Skinner 1998). También es común observar un sesgo hacia los machos en la proporción de sexos operacional (OSR) de muchas especies de mamíferos, lo cual sugiere que la competencia entre machos es más intensa, en donde solamente aquellos machos de alta calidad tendrían mayor probabilidad de acceder a hembras (véase Anderson 1994, Mitani y col. 1996, Clutton-Brock y McAuliffe 2009).

Sin embargo, aunque la competencia entre machos es una característica que define a muchos sistemas reproductivos de mamíferos, es probable que el efecto de la preferencia de pareja de las hembras sobre el éxito reproductivo de los machos esté subestimado (Small 1989). En efecto, numerosos estudios en mamíferos han evidenciado que las hembras tienen preferencias de apareamiento por categorías particulares de machos, que incluyen atributos tales como el estatus de dominancia, fertilidad, desarrollo de armamento, despliegue vocal y/o odorífero, y compatibilidad genética, entre otros (véase Horne y Ylönen 1996, Weber y col. 2007, Clutton-Brock y McAuliffe 2009, Cutrera y col. 2012). En especies donde la preferencia de pareja ocurre, las hembras generalmente seleccionan aquellos machos que pueden otorgarles mayor protección y acceso a recursos, así como también beneficios genéticos a su descendencia, incrementando la adecuación biológica de ellas mismas y/o de sus crías (véase Anderson 1994, Weber y col. 2007, Clutton-Brock y McAuliffe 2009, Cutrera y col. 2012). Por lo tanto, la preferencia de las hembras, también juega un papel importante en el éxito reproductivo de los machos. Sin embargo, es difícil distinguir entre el éxito reproductivo generado por la preferencia de pareja de las hembras y la competencia entre machos (Clutton-Brock y col. 1993, Horne y Ylönen 1996). En efecto, en muchos casos las hembras muestran preferencia por tipos de hábitat en particular, mientras que, territorios de mayor calidad serán defendidos por machos más competitivos (Rubenstein 1986, Rosser 1992), observándose una correlación positiva entre el éxito reproductivo y el rasgo del macho. Sin embargo, esto no es evidencia de

que la hembra prefiera una categoría particular de machos (Clutton-Brock y col. 1993, 1996). Para ello es necesario manipular el rasgo de los machos y poner a prueba si aquello afecta la preferencia de las hembras y el éxito reproductivo de los machos. Debido a que la realización de experimentos de este tipo en poblaciones naturales presenta importantes problemas logísticos, la preferencia de pareja de las hembras en mamíferos se ha estudiado ampliamente con animales en cautiverio, principalmente en pequeños mamíferos, donde los efectos de la competencia entre machos se puede excluir (e.g. Gosling y Roberts 2001a, b).

Las interacciones intra- e intersexuales son factores importantes en la conducta sexual de los animales, sin embargo, éstas suelen ser estudiadas de forma aislada. Se ha propuesto que los mecanismos intrasexuales e intersexuales son complementarios, sugiriendo que ambos podrían favorecer el mismo rasgo (Hudman y Gotelli 2007), y que incluso, el éxito durante la competencia intrasexual podría ser un indicador de calidad para la hembra (Bisazza y col. 1989, Kodric-Brown 1996). Sin embargo, esta hipótesis ha sido evaluada únicamente en peces y aves (Berglund y Rosenqvist 2001, Berglund y col. 1986, Aspbury y Basolo 2002, Basolo 2004). Aunque la complementariedad de la competencia intrasexual y la preferencia de la hembra nunca se ha puesto a prueba en mamíferos, Trillmich y Wolf (2008) y Pörschmann y col. (2010) sugieren que el león marino (*Zolaphus wolfebaeki*) utilizaría ambos mecanismos. Por lo tanto, estudiar ambos modos de selección simultáneamente en una especie de

mamífero, podría enriquecer nuestro entendimiento sobre las estrategias reproductivas en diferentes especies, y determinar si ambas interacciones, la competencia entre machos y la preferencia de las hembras, actúan sobre un mismo fenotipo.

El dimorfismo sexual en tamaño corporal (SSD) y en ámbito de hogar son considerados los principales rasgos sexuales secundarios en mamíferos (Ralls 1977, Andersson 1994), y la selección sexual es la principal fuerza que genera esta diferenciación (Darwin 1871, Clutton-Brock y col. 1977, 1980, Ralls 1977, Alexander y col. 1979, Payne 1984, Ryser 1992, Andersson 1994, Loretto y Vieira 2005, Lane y col. 2009, Marmet y col. 2012). Esto es comúnmente explicado en mamíferos debido a que las hembras son consideradas más discriminativas que los machos debido a que ellas invierten más energía en la producción de gametos, gestación, lactancia y cuidado parental (Bateman 1948, Trivers 1972). Por lo tanto, el dimorfismo sexual en tamaño y/o ámbito de hogar sesgado hacia machos en mamíferos, puede ser consecuencia de la preferencia de las hembras por machos que exhiban señales honestas que incrementen el fitness de las hembras y de sus crías, por ejemplo machos más grandes (e.g., Cote y Hunte 1989, Weber y col. 2007, Cutrera y col. 2012) y/o que tengan mayores ámbitos de hogar (e.g., Loretto y Vieira 2005, Lane y col. 2009, Marmet y col. 2012). Así mismo, los machos, al ser considerados mayoritariamente indiscriminantes, se aparearán con cada hembra disponible (Williams 1975, Parker 1983, Ridley 1983),

y por ello, el dimorfismo sexual en tamaño y ámbito de hogar sesgado hacia los machos también son considerados como una consecuencia de la competencia intrasexual por el acceso a hembras (Clutton-Brock y Harvey 1977, Smuts y Smuts 1993, Clutton-Brock y Parker 1995). La evidencia sugiere que el dimorfismo sexual en tamaño corporal y ámbito de hogar sesgado hacia machos son una consecuencia de la preferencia de la hembra y la competencia intrasexual. Sin embargo, no existen estudios en mamíferos que hayan evaluado los dos mecanismos de selección sexual actuando simultáneamente sobre estos dos rasgos.

El SSD y OSR sesgado hacia los machos en *Thylamys elegans* sugieren una relación causal entre la selección sexual y el desarrollo del SSD (capítulo 2). Sin embargo, se desconoce si existe un efecto de la preferencia de pareja y/o de la competencia entre machos sobre el SSD, y si el SSD incrementa el éxito de apareamiento y reproductivo de los individuos. Considerando lo expuesto anteriormente se espera que en *T. elegans*: i) los machos de mayor tamaño corporal exhiban conductas más competitivas por el acceso a las hembras que machos de menor tamaño corporal, confiriéndoles mayor éxito de apareamiento y otorgando una oportunidad para que la selección direccional intrasexual actúe, ii) los machos de mayor tamaño corporal sean preferidos por las hembras, confiriéndoles mayor éxito de apareamiento y otorgando una oportunidad para que la selección direccional intersexual actúe, y iii) el tamaño corporal de los machos se relacione positivamente

con el éxito reproductivo (número de crías [capítulo 4]), evidenciando que la selección sexual direccional estaría modulando el SSD observado en *T. elegans*. Finalmente, el efecto de la temporada reproductiva sobre el dimorfismo sexual en ámbito de hogar sesgado hacia machos (capítulo 3), sugiere que la selección sexual, particularmente la competencia entre machos, estaría actuando sobre este rasgo, por lo tanto se espera que en *T. elegans*: iv) el ámbito de hogar se correlacione positivamente con el éxito de apareamiento, otorgando una oportunidad para que la selección direccional intrasexual actúe.

El presente trabajo representa el primer estudio realizado en marsupiales americanos que tiene como objetivo evaluar si el tamaño corporal y el ámbito de hogar confieren un éxito de apareamiento diferencial entre machos, lo cual otorgaría una oportunidad para que la selección sexual actúe. Además, es el primer estudio en mamíferos que evalúe, simultáneamente, las interacciones intra- e intersexuales operando sobre un mismo rasgo, el tamaño corporal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Captura de individuos y mantención en cautiverio

Se realizaron dos grupos de experimentos de selección sexual en diferentes años (2009 y 2013) y se utilizaron individuos capturados en la misma zona de estudio descrita en el capítulo 2. Para los experimentos del 2009, se capturaron y llevaron a cautiverio 18 machos y 10 hembras de *Thylamys elegans* durante mayo del 2009 para realizar experimentos durante temporada reproductiva (agosto - septiembre del 2009). Así mismo, para los experimentos del 2013, se capturaron y trasladaron a cautiverio 24 machos y 15 hembras durante abril del 2013 (previo al inicio de la temporada pre-reproductiva), y 18 machos y 18 hembras durante junio del 2013 (previo al inicio de la temporada reproductiva). Con la finalidad de observar si existe un efecto de la temporada reproductiva sobre las conductas asociadas a la selección sexual, los experimentos fueron realizados en temporada pre-reproductiva (junio 2013) y temporada reproductiva (agosto – invierno 2013). Todos los individuos capturados en el 2009 y 2013 fueron adultos de la misma edad, nacidos en la misma temporada reproductiva del año 2008 y 2012, respectivamente. En cautiverio, todos los individuos del 2009 y 2013 fueron colocados en jaulas individuales de 30 x 20 x 15 cm (largo x ancho x alto) y con un sustrato de viruta. Hembras y machos fueron ubicados en

ambientes separados y alimentados con comida para gato (marca Whiskas para primeros meses), atún desmenuzado en conserva (marca Acuenta), frutas (plátano y manzana) y agua *ad libitum*. Usando temporizadores de luz, se mantuvo el fotoperiodo similar a las condiciones naturales, controlando la cantidad de horas de luz por día, dependiendo de la estación. Así mismo, se controló el promedio estacional de temperatura utilizando un climatizador (otoño 23° C, invierno 18 ° C).

Variables del tamaño corporal

Para realizar los experimentos de selección sexual del 2009, se utilizó el peso como medida de tamaño corporal de los machos, mientras que para realizar los experimentos del 2013, se calcularon dos variables de tamaño corporal de los machos: el peso (medido en gramos) y el índice de masa corporal (IMC). Las dos medidas fueron descritas previamente en el capítulo 2. Además, para el 2013, se midió el volumen del saco testicular como medida morfo-fisiológica de nivel de testosterona, la cual juega un papel importante en la expresión de rasgos sexuales secundarios en mamíferos (véase Preston y col. 2012). El volumen del saco testicular fue medido utilizando la fórmula para un elipsoide (véase Rose y col. 1997):

$$\text{Volumen testicular} = \frac{4}{3} \pi \times \frac{L}{2} \times \frac{b1}{2} \times \frac{b2}{2}$$

donde L corresponde al largo y b_1 y b_2 a los anchos del elipsoide. El volumen fue medido en mm^3 .

Experimentos de selección sexual

Para realizar los experimentos de selección sexual, se manipuló la masa corporal (peso) de los individuos en cautiverio. El peso de las hembras se mantuvo similar al promedio observado en vida silvestre en el presente estudio, es decir, 2009: 26 g en temporada reproductiva y 2013: 20 g en temporada pre-reproductiva y 25 g en temporada reproductiva, mientras que los machos fueron divididos en dos tratamientos en cada temporada para el 2009 y 2013. En el primer tratamiento, llamado "grandes", los machos fueron sobrealimentados para mantener un peso cercano al máximo observado en vida silvestre durante cada temporada, es decir, 2009: 63 g en temporada reproductiva, y 2013: 41 g en temporada pre-reproductiva y 65 g en temporada reproductiva. El peso del segundo tratamiento de machos, llamado "pequeños", fue mantenido cercano al mínimo observado durante cada temporada, es decir, 2009: 20 g en temporada reproductiva, y 2013: 21 g en temporada pre-reproductiva y 24 g en temporada reproductiva. Posteriormente, se formaron parejas de machos utilizando un individuo del tratamiento "grandes" y otro del tratamiento "pequeños". Para ello, se construyó una distribución de peso observado en cautiverio,

procurando tener parejas con machos presentes en ambos extremos de la distribución. Además, se calculó una razón de peso entre machos “grandes” y “pequeños”, procurando que todas las parejas, independientemente de sus pesos, mantuvieran una razón de peso similar, de 1,5 en temporada pre-reproductiva, y de 2,0 en temporada reproductiva para el 2009 y 2013, que es la razón de pesos entre machos y hembras observadas en otras especies de marsupiales de similar tamaño (Kraaijeveld-Smit y col. 2002a). Cabe mencionar que para los experimentos del 2013 se siguió la misma metodología para conformar las parejas de machos considerando las otras dos medidas del tamaño corporal descritas anteriormente (IMC y volumen testicular), obteniendo las mismas parejas que las conformadas utilizando el peso.

Por otro lado, previo al inicio de los experimentos, se evaluó el estatus de estro de las hembras cada dos días (Fisher y Cockburn 2005). Para este procedimiento, se colocó una gota de orina de cada hembra sobre una lámina portaobjetos. Posteriormente, la gota de orina fue teñida con azul de metileno y se colocó una laminilla sobre la muestra para observar las células epiteliales presentes (Shimmin y col. 2000). Para este proceso se utilizó un microscopio óptico con un aumento de 40x. De esta manera, se controló que durante la temporada pre-reproductiva las células epiteliales presenten forma no-cornificadas y con núcleo visible, evidenciando un estatus de anestro y/o disestro (hembras no receptivas sexualmente). En temporada reproductiva, se controló que las células epiteliales estuviesen cornificadas y

anucleares, como evidencia de hembras en estado de estro o receptivas (Shimmin y col. 2000, Fisher y Cockburn 2005).

Dada la conducta nocturna de la especie (Muños-Pedrerros y Yañez 2009), todos los experimentos se realizaron durante la noche. La habitación donde se desarrollaron los experimentos fue equipada con cámaras de video (Sony Handycam 460) conectadas a un ordenador donde se grabaron los experimentos realizados. Esta habitación fue iluminada utilizando una luz roja para grabar los videos y ayudar a la visión de los investigadores, procurando generar una mínima interferencia a los animales. Con esta premisa, se desarrollaron dos tipos de experimentos para evaluar el efecto de cada mecanismo de selección sexual sobre las medidas de tamaño corporal:

1. Competencia macho-macho

Estos experimentos se realizaron únicamente para el año 2013 durante temporada pre-reproductiva (junio 2013) y reproductiva (agosto – septiembre 2013). Para ello se utilizó como arena experimental una caja metálica de 75 x 75 x 50 cm. Esta caja fue pintada de blanco al interior, con la finalidad de generar contraste con la coloración oscura del dorso de los individuos de *Thylamys elegans*. Además, al interior de esta caja, se colocó una jaula de malla metálica de 25 x 11 x 13,5 cm, ubicada al centro de una de las paredes de la caja (véase Fig. 1), donde se ubicó a una hembra de *T. elegans*. La arena se dividió en tres zonas: i) zona de exclusión, que corresponde a la

zona más alejada de la hembra, ii) zona de contacto, que corresponde a la zona alrededor de la hembra donde se colocó la orina de uno de los machos, y iii) zona de interacción, donde los machos podían tener contacto directo con la hembra en la jaula (Fig. 1). Además, para fines estadísticos, se considero como cuarta zona la suma de la zona de contacto y la zona de interacción.

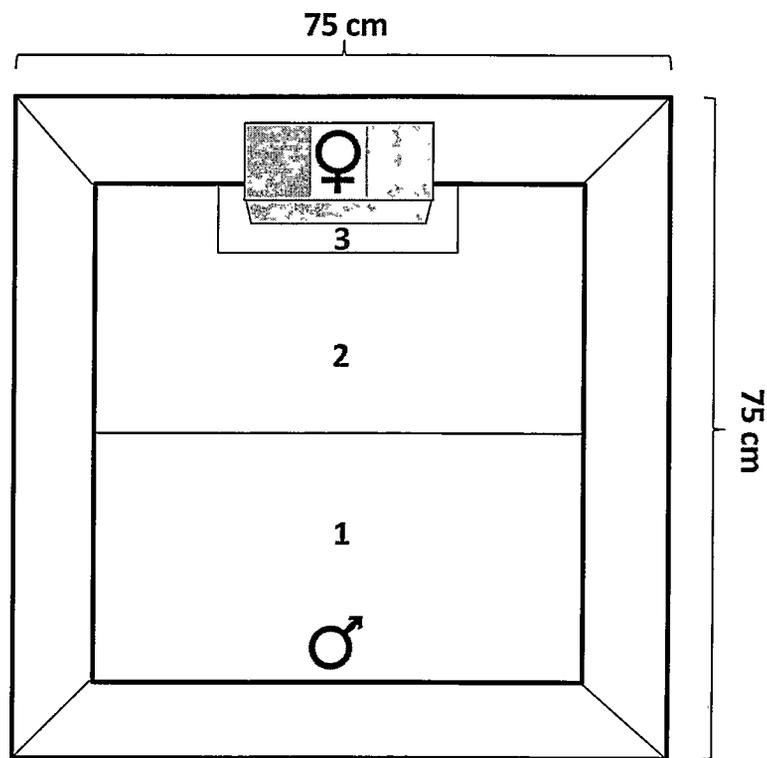


Figura 1. Arena experimental diseñada para evaluar la competencia entre machos. Los números representan: (1) zona de exclusión, donde no existe orina del macho opositor, (2) zona de contacto, donde la orina del macho opositor se encuentra esparcida, y (3) zona de interacción, donde existe orina del macho opositor y donde el macho puede interactuar directamente con la hembra en la jaula.

Se formaron 12 parejas de machos en la temporada pre-reproductiva, las cuales fueron asignadas aleatoria y equitativamente a cuatro hembras, seleccionadas previamente al azar, mientras que, en la temporada reproductiva, se formaron nueve parejas de machos asignadas a tres hembras.

Para evaluar el efecto de la competencia macho-macho sobre las diferentes medidas de tamaño corporal, se desarrolló un experimento de tipo marcaje urinario con acceso a una hembra (véase Fuxjager y col. 2010). Dos semanas previas al inicio de estos experimentos, se cambió el sustrato de viruta de las jaulas de los machos por una capa de papel absorbente blanco (simulando el color de la arena) con la finalidad de recuperar muestras de orina. Durante esas semanas, se trasladaron, diariamente, hembras al ambiente donde se encontraban los machos con el objetivo de incentivar una potencial conducta de marcaje de territorio con orina por parte de los machos (siguiendo el protocolo de Fuxjager y col. 2010). Un día previo al inicio de estos experimentos, se retiró el papel absorbente, y con ayuda de luz ultravioleta se recortaron aquellas zonas marcada con orina (véase Fuxjager y col. 2010). Se procuró que los recortes de orina de todos los machos mantuvieran un tamaño y forma similar, los cuales fueron posteriormente conservados de manera independiente, en bolsas de cierre hermético hasta el momento de su uso.

El diseño de este experimento consistió en colocar una hembra dentro de la jaula metálica ubicada dentro de la arena (Fig. 2). Inmediatamente después, se

seleccionó una pareja de machos y se esparcieron los recortes de papel absorbente con orina de uno de ellos (es decir, con ausencia física de este animal en el experimento) en aquella mitad de la arena donde se encontraba la jaula con la hembra. De esta forma, se buscaba recrear un escenario natural, y común en mamíferos de marcaje de territorio con hembras presentes (véase Andersson 1994, Jordan y col. 2011a, b). Posteriormente, utilizando una caja acrílica transparente, se colocó durante un minuto, en la pared opuesta a la hembra, al otro macho de la pareja seleccionada. Transcurrido el minuto, se liberó al macho y se retiró la caja para dar inicio al experimento, el cual duró 20 minutos. Terminado el experimento, se retiró al macho y los recortes con orina, y se realizó el mismo procedimiento para el otro macho. La arena fue limpiada con alcohol al 96%, para eliminar desechos orgánicos y olores residuales antes del inicio del siguiente experimento (véase Villavicencio y col. 2009). El orden temporal en el que los machos de un determinado tratamiento (“grandes” o “pequeños”) fueron utilizados fue determinado al azar. Seis días después de terminados los experimentos, se realizaron los experimentos correspondiente a los controles, donde se mantuvieron las mismas condiciones pero en ausencia de la hembra. Finalizados los controles, se realizó un segundo ensayo correspondiente a una réplica idéntica de cada experimento, incluido el control.

Se midieron dos variables dependientes: (i) tiempo de permanencia, que corresponde al tiempo invertido por el macho en cada una de las áreas demarcadas en

la arena, y (ii) frecuencia de visitas, el número de visitas que el macho realiza en cada una de las áreas demarcadas en la arena. Estas variables fueron consideradas como medidas indirectas de éxito de apareamiento de los machos evaluados.

2. Preferencia de la hembra

Estos experimentos se realizaron durante temporada reproductiva 2009 y durante las temporadas pre-reproductiva y reproductiva del 2013. Para evaluar la preferencia de las hembras por machos de diferente tamaño corporal, se utilizó un laberinto cerrado en forma de "Y", el cual fue fabricado con acrílico transparente y con un fondo blanco para generar contraste con el color oscuro del dorso de los individuos. El laberinto estuvo conformado por tres cajas posicionadas equidistantes entre sí y unidas por tres brazos (véase Weber y col. 2007, Villavicencio y col. 2009, Cutrera y col. 2012). La caja posicionada en la base del laberinto fue destinada para cada hembra experimental, mientras que las cajas de los extremos se destinaron para los machos, sobre los cuales la hembra experimental expresaría preferencia (véase Fig. 2). Cabe mencionar que las cajas de los machos poseían una doble puerta hacia el interior del laberinto, una primera puerta con orificios ubicados homogéneamente, la cual permitía el contacto olfativo, visual y táctil parcial entre machos y hembras, y una segunda puerta sólida y pintada de color negro para evitar el contacto entre ellos. El laberinto estuvo equipado con un sistema de ventilación ubicado en la zona exterior de las cajas destinadas para los machos, diseñado especialmente para que la hembra reciba las

señales olfativas de ambos machos (Fig. 2). Además, el laberinto se dividió en cuatro zonas virtuales para evaluar el comportamiento de las hembras (Fig. 2): (1) zona neutral, donde la hembra no mantiene contacto con los machos; (2) zona de indecisión, donde la hembra tiene contacto visual y olfativo con los machos pero no muestra preferencia por ninguno de los dos tratamientos; (3) zonas de preferencia, donde la hembra tiene preferencia por un macho con el cual tiene contacto visual y olfativo; y (4) zonas de interacción directa, donde la hembra puede mantener contacto visual, olfativo y táctil parcial con el macho seleccionado. Además, se consideró una quinta área conformada por la zona de preferencia y la zona de interacción directa (Fig. 2).

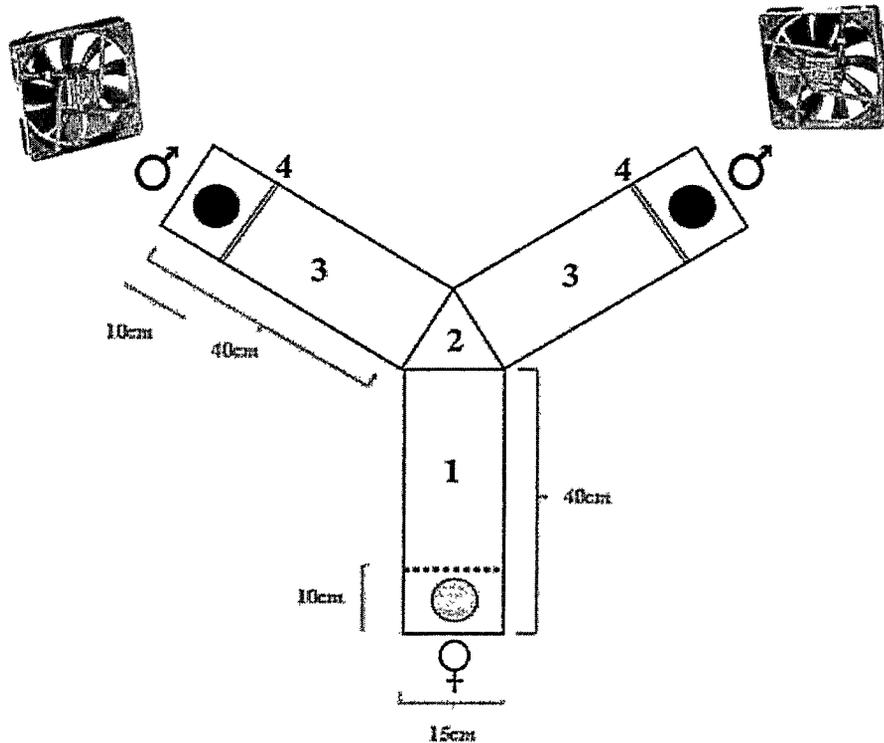


Figura 2. Representación gráfica del laberinto en “Y”. Los números representa: (1) zona neutral, (2) zona de indecisión, (3) zonas de preferencia, y (4) zonas de interacción directa.

Con la finalidad de que las hembras exploren y se acostumbren al laberinto, un día previo al inicio de los experimento, las hembras fueron colocadas dentro de este durante una hora, sin presencia de los machos.

El diseño del experimento consistió en colocar una hembra dentro de la caja ubicada en la base del laberinto y una pareja de machos en los extremos de la “Y” durante un minuto, con la finalidad de disminuir sus niveles de estrés durante la

manipulación (Fig. 2). Transcurrido este tiempo, se retiró la puerta sólida de los machos y se mantuvo la puerta con orificios. Simultáneamente, se liberó a la hembra y se encendió el sistema de ventilación del laberinto con el objetivo de que las hembras mantengan contacto visual, táctil parcial y olfativo con los machos. La velocidad del viento de este sistema es bajo y solamente está diseñado para que el flujo de odorante sea constante en velocidad y dirección para cada brazo del laberinto (véase Villavicencio y col. 2009). El tiempo de experimentación fue de 15 minutos. Las hembras fueron sometidas a experimentación con diferentes parejas de machos. La arena fue limpiada y pulverizada con alcohol al 96%, para eliminar desechos orgánicos y olores residuales antes del inicio del siguiente experimento. La posición de las cajas de los machos (extremo izquierdo o derecho del laberinto), fue determinada al azar, con la finalidad de eliminar la existencia de algún sesgo en la preferencia de las hembras por un extremo en particular del laberinto. Además, dos días después de los experimentos, se realizó una réplica idéntica de cada experimento, para eliminar el sesgo en la preferencia de una hembra en un día en particular.

Durante el experimento, se midieron dos variables: (i) tiempo de permanencia, que corresponde al tiempo invertido por la hembra en la zona de preferencia, la zona de interacción y la suma de ambas zonas, y (ii) frecuencia de visitas, correspondiente al número de veces que una hembra visita la zona de preferencia, la zona de interacción y la suma de ambas zonas. Estas variables fueron consideradas como medidas indirectas

de éxito de apareamiento de los machos evaluados.

Éxito de apareamiento, éxito reproductivo y la oportunidad para la selección sexual

Para calcular el éxito de apareamiento considerando el tamaño corporal, se utilizaron los resultados provenientes de los experimentos de selección sexual como una medida indirecta del éxito de apareamiento de los machos. Para el caso de los experimentos de competencia intrasexual, el éxito de apareamiento fue calculado como el tiempo que los machos permanecen cerca a la hembra con marcaje urinario de otro macho, mientras que, para el caso de los experimentos de preferencia de pareja, el éxito de apareamiento de los machos fue calculado como el tiempo que una hembra permanece junto a un macho en particular. Así mismo, para calcular el éxito de apareamiento considerando el ámbito de hogar, se utilizaron los resultados provenientes de los análisis de telemetría obtenidos en el capítulo 3. Para ello, el éxito de apareamiento de los machos se calculó como medida indirecta el número de hembras dentro del ámbito de hogar de un macho en particular (análisis de sobreposición realizado en el capítulo 3) (e.g., Lane y col. 2009, Marmet y col. 2012).

Por otro lado, el éxito reproductivo de machos y hembras, considerando el tamaño corporal, fue calculado como el número de crías asignados a machos y hembras (e.g., Holleley y col. 2006, Kraaijeveld-Smit y col. 2003) observados en el capítulo 4.

Finalmente, se midió la oportunidad para la selección que fue calculado mediante la varianza estandarizada del éxito reproductivo (I) (Arnold y Wade 1984a, b). Este estimador fue utilizado para medir las medidas indirectas del éxito de apareamiento relativo anual de machos (I_m) y hembras (I_f) y para medir la medida directa del éxito reproductivo anual de machos (I_m) y hembras (I_f). Para evaluar la variación en el éxito de apareamiento y reproductivo relativo, también se calculó la razón de la oportunidad para la selección sexual de los 2 sexos (I_m / I_f) (Vanpé y col. 2008). Es importante mencionar la distinción entre éxito reproductivo relativo anual (i.e., número promedio de crías de un individuo dividido por la media poblacional) y éxito de apareamiento relativo anual (i.e., número anual promedio de potenciales cópulas de un sexo en particular dividido por la media poblacional). En el presente estudio se estimaron las dos medidas como estimadores de la oportunidad para la selección. Además, se estimó el promedio, la varianza y el coeficiente de variación del peso y el ámbito de hogar evaluados en el capítulo 2 y 3, respectivamente.

Análisis estadísticos

Debido a que la mayoría de variables evaluadas en este estudio no siguieron una distribución normal, se utilizaron distintas pruebas de permutaciones. Estos análisis fueron realizados utilizando el programa estadístico R (R Core Team 2014).

En relación a los experimentos de selección sexual del 2013, se realizaron

ANDEVAs factoriales basados en permutaciones con 100.000 replicas para evaluar el efecto del tamaño corporal de los machos (“grandes” o “pequeños”) y la temporada reproductiva sobre el tiempo de permanencia y frecuencia de visitas de los machos en las zonas de contacto e interacción con la hembra, correspondiente al experimento de competencia por marcaje urinario, y el tiempo de permanencia y frecuencia de visitas de las hembras en las zonas de preferencia e interacción con los machos, correspondiente a experimento de preferencia de pareja. Debido a que cada experimento y su réplica correspondiente difirieron significativamente, ambos ensayos fueron analizados de forma independiente. En relación a los experimentos del 2009, se utilizó una transformación logarítmica de los datos y se realizó una prueba “t-student” para muestras independientes, con la finalidad de comparar el tiempo invertido por las hembras con ambos tratamientos de machos y en consecuencia, su preferencia.

Por último, con la finalidad de evaluar si los rasgos de los machos (peso y ámbito de hogar) están correlacionados con sus correspondientes medidas de éxito de apareamiento y reproductivo relativo anual durante la temporada reproductiva, se realizó una prueba de correlaciones de Pitman basado en permutaciones con 100.000 replicas.

RESULTADOS

Los experimentos de selección intrasexual mostraron inicialmente que, en al menos el primer ensayo, los machos "grandes" permanecen más tiempo en la zona de contacto y zona de interacción con la hembra que los machos "pequeños" durante temporada reproductiva, mientras que los machos "pequeños" frecuentaron en mayor oportunidad la zona de exclusión durante la temporada reproductiva (Tabla 1). Además, tanto machos "grandes" como "pequeños" permanecen más tiempo en zona de interacción con la hembra durante temporada reproductiva, pero ambos sexos a la vez invierten mayor tiempo en la zona de contacto durante la temporada no reproductiva (Tabla 1). Sin embargo, ninguno de los resultados encontrados en el primer ensayo difieren de los del control (Tabla 2, Fig. 3), excepto la frecuencia de visitas de los machos "pequeños" a la zona de exclusión durante temporada no reproductiva, que fue mayor que lo observado en el control (Tabla 2). En el segundo ensayo no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las variables.



Tabla 1. Resultado del análisis estadístico para los experimentos de marcaje urinario del primer ensayo entre temporada y tamaño de machos.

Variable	n	Efecto	GI	SC	CM	p
Tiempo permanencia zona de exclusión	42	Temporada	1	8016	8016	0,466
		Tamaño	1	18732	18732	0,143
		Temporada* Tamaño	1	6385	6385	0,396
		Residuales	38	357430	9406	
Frecuencia de visitas zona de exclusión	42	Temporada	1	1276	1276	0,050
		Tamaño	1	2188	2188	0,016
		Temporada* Tamaño	1	1189	119	0,037
		Residuales	38	13558	357	
Tiempo permanencia zona de contacto	42	Temporada	1	256090	256090	0,002
		Tamaño	1	13429	13429	0,643
		Temporada* Tamaño	1	3008	3008	0,726
		Residuales	38	930243	24480	
Frecuencia de visitas zona de contacto	42	Temporada	1	25132	25132	0,784
		Tamaño	1	15367	15367	1,000
		Temporada* Tamaño	1	30256	30256	0,564
		Residuales	38	1366459	35959	
Tiempo permanencia zona de interacción	42	Temporada	1	361703	361703	0,002
		Tamaño	1	14373	14373	0,726
		Temporada* Tamaño	1	32240	32240	0,418
		Residuales	38	1301263	34244	
Frecuencia de visitas zona de interacción	42	Temporada	1	37752	37752	0,643
		Tamaño	1	35535	35535	0,346
		Temporada* Tamaño	1	35867	35867	0,203
		Residuales	38	1300951	34236	
Tiempo permanencia zona de contacto + zona de interacción	42	Temporada	1	9095	9095	0,563
		Tamaño	1	55588	55588	0,017
		Temporada* Tamaño	1	15554	15554	0,116
		Residuales	38	320928	8445	
Frecuencia de visitas zona de contacto + zona de interacción	42	Temporada	1	124489	124489	0,281
		Tamaño	1	97639	97639	0,843
		Temporada* Tamaño	1	150628	150628	0,843
		Residuales	38	5302478	139539	

Tabla 2. Resultado del análisis estadístico para los experimentos de marcaje urinario del primer ensayo entre tamaño de machos y el experimento con su respectivo control.

Variable	n	Efecto	Gl	SC	CM	p
Tiempo permanencia zona de exclusión	36	Tamaño	1	31093	31093	0,1419
		Tratamiento	1	52299	52299	0,0810
		Tamaño*Tratamiento	1	672	672	0,7647
		Residuales	32	362350	11323	
Frecuencia de visitas zona de exclusión	36	Tamaño	1	1034	1034	0,1113
		Tratamiento	1	2584	2584	0,0124
		Tamaño*Tratamiento	1	633	633	0,2633
		Residuales	32	13091	409	
Tiempo permanencia zona de contacto	36	Tamaño	1	3490	3490	0,5213
		Tratamiento	1	12	12	1,0000
		Tamaño*Tratamiento	1	3668	3668	0,4082
		Residuales	32	412809	12900	
Frecuencia de visitas zona de contacto	36	Tamaño	1	3490	3490	0,8431
		Tratamiento	1	12	12	1,0000
		Tamaño*Tratamiento	1	3668	3668	0,9412
		Residuales	32	412809	12900	
Tiempo permanencia zona de interacción	36	Tamaño	1	62159	62159	0,2525
		Tratamiento	1	3199	3199	0,2892
		Tamaño*Tratamiento	1	10249	10249	0,5542
		Residuales	32	132143	41295	
Frecuencia de visitas zona de interacción	36	Tamaño	1	74165	74165	0,0238
		Tratamiento	1	33367	33367	0,8627
		Tamaño*Tratamiento	1	37636	37636	0,9412
		Residuales	32	128489	40153	
Tiempo permanencia zona de contacto + zona de interacción	36	Tamaño	1	36191	36191	0,2046
		Tratamiento	1	30763	30763	0,4622
		Tamaño*Tratamiento	1	26181	26181	0,2744
		Residuales	32	619141	19348	
Frecuencia de visitas zona de contacto + zona de interacción	36	Tamaño	1	262485	262485	0,0688
		Tratamiento	1	100912	100912	0,8039
		Tamaño*Tratamiento	1	114019	114019	0,6154
		Residuales	32	5266203	164569	

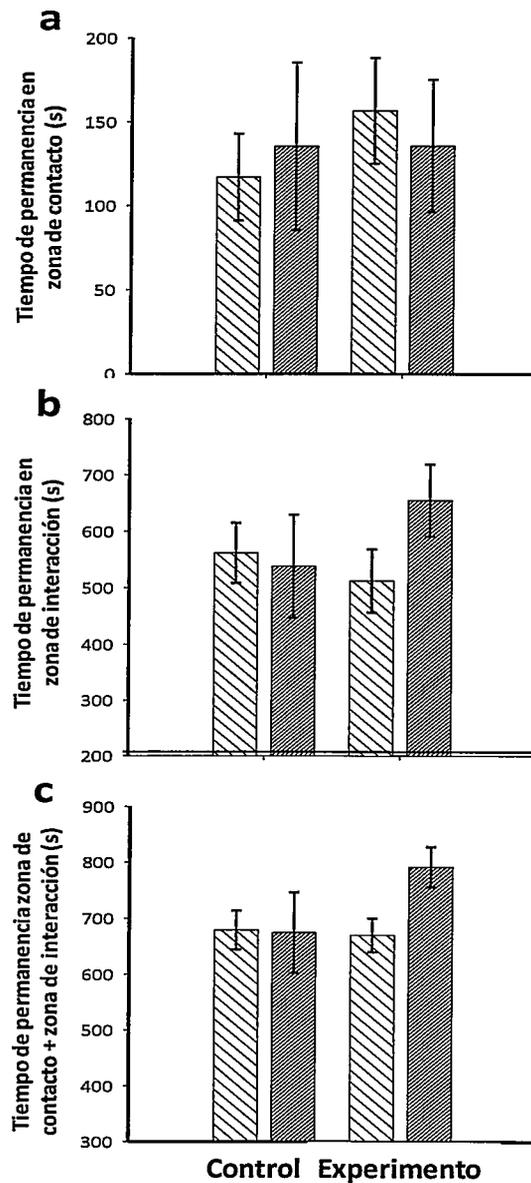


Figura 3. Tiempo de permanencia en (a) zona de contacto, (b) zona de interacción y (c) zona de contacto más zona de interacción entre tamaño de machos y el experimento con su respectivo control. Los resultados corresponden a los experimentos de competencia entre machos por marcaje urinario durante temporada reproductiva. Las columnas claras muestran los machos “pequeños” y las columnas oscuras los machos “grandes” (datos muestran las medias ± 2 EE, $n = 36$ para el control, $n = 42$ para el experimento).

En relación a los experimentos de preferencia de pareja, los resultados de los experimentos del 2009 muestran que las hembras invierten más tiempo (visto en segundos) en zonas de preferencia e interacción directa de los machos de mayor tamaño corporal durante temporada reproductiva (tratamiento “grandes”: media = 662575,1 y DE = 206942,5; tratamiento “pequeños”: media = 483514,2, DE = 162555,5; $t = -2,595$, $p = 0,032$) (Fig. 4)).

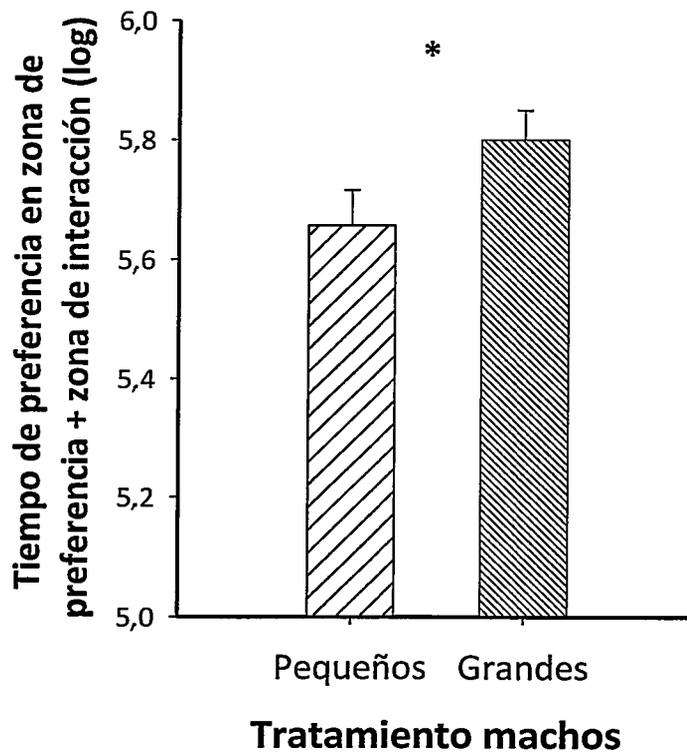


Figura 4. Tiempo de permanencia de la hembra en la zona de preferencia y zona de interacción entre los dos tratamientos de machos durante temporada reproductiva del 2009. Las columnas claras representan los machos “pequeños” y las columnas oscuras los machos “grandes” (datos muestran las medias \pm 2 EE, $n = 27$).

Así mismo, en relación a los experimentos de de preferencia de pareja del 2013, el primer ensayo mostró que las hembras permanecen más tiempo en la zona de interacción con machos “grandes” que machos “pequeños” durante la temporada reproductiva, mientras que, las hembras frecuentan más y permanecen más tiempo la zona de preferencia durante temporada no reproductiva, independiente del tamaño de los machos (Tabla 3). El segundo ensayo mostró que las hembras permanecen más tiempo en la zona de preferencia y zona de interacción durante la temporada no reproductiva independiente del tamaño de los machos. Sin embargo, consistentemente con los resultados del primer ensayo, las hembras invierten más tiempo en la zona de interacción durante la temporada reproductiva, aunque sin diferencias significativas entre el tamaño de los machos (Tabla 4, Fig. 5).

Tabla 3. Resultado del análisis estadístico para los experimentos de preferencia de pareja del 2013 del primer ensayo entre temporada y tamaño de machos.

Variable	n	Efecto	GI	SC	CM	p
Tiempo permanencia zona de preferencia	286	Temporada	1	325853	325853	<0,001
		Tamaño	1	37303	37303	0,180
		Temporada*Tamaño	1	25196	25196	0,270
		Residuales	282	8208741	29109	
Frecuencia de visitas zona de preferencia	286	Temporada	1	7680,00	7680,00	0,004
		Tamaño	1	558,00	558,00	0,353
		Temporada*Tamaño	1	145,00	145,00	0,804
		Residuales	282	329439,00	1168,20	
Tiempo permanencia zona de interacción	286	Temporada	1	317904,00	317904,00	0,014
		Tamaño	1	251555,00	251555,00	0,050
		Temporada*Tamaño	1	65826,00	65826,00	0,129
		Residuales	282	15769559,00	55920,00	
Frecuencia de visitas zona de interacción	286	Temporada	1	355,00	355,00	0,909
		Tamaño	1	22,00	22,00	1,000
		Temporada*Tamaño	1	2284,00	2284,00	0,177
		Residuales	282	268932,00	953,60	
Tiempo permanencia zona de preferencia + zona de interacción	286	Temporada	1	49,00	49,00	1,000
		Tamaño	1	95119,00	95119,00	0,444
		Temporada*Tamaño	1	9571,00	9571,00	0,824
		Residuales	282	19507656,00	69176,00	
Frecuencia de visitas zona de preferencia + zona de interacción	286	Temporada	1	11339,00	11339,00	0,095
		Tamaño	1	802,00	802,00	0,377
		Temporada*Tamaño	1	1279,00	1279,00	1,000
		Residuales	282	886335,00	3134,00	

Tabla 4. Resultado del análisis estadístico para los experimentos de preferencia de pareja del segundo ensayo entre temporada y tamaño de machos.

Variable	n	Efecto	Gl	SC	CM	p
Tiempo permanencia zona de preferencia	286	Temporada	1	57455	57455	0,0905
		Tamaño	1	69413	69413	0,1588
		Temporada*Tamaño	1	40998	40998	0,0921
		Residuales	282	8916172	29154	
Frecuencia de visitas zona de preferencia	286	Temporada	1	3110900	3110900	0,0791
		Tamaño	1	3071000	3071000	0,0649
		Temporada*Tamaño	1	201900	201900	1,0000
		Residuales	282	361055300	116710	
Tiempo permanencia zona de interacción	286	Temporada	1	14507300	14507300	0,0568
		Tamaño	1	1731900	1731900	0,4137
		Temporada*Tamaño	1	3948400	3948400	0,5217
		Residuales	282	2116776700	7506300	
Frecuencia de visitas zona de interacción	286	Temporada	1	53800	53800	0,2170
		Tamaño	1	6900	6900	0,6667
		Temporada*Tamaño	1	131600	131600	0,1082
		Residuales	282	26071600	95644	
Tiempo permanencia zona de preferencia + zona de interacción	286	Temporada	1	20500	20500	0,9804
		Tamaño	1	8543000	8543000	0,2880
		Temporada*Tamaño	1	483500	483500	1,0000
		Residuales	282	1952052800	6922200	
Frecuencia de visitas zona de preferencia + zona de interacción	286	Temporada	1	7109600	7109600	0,0168
		Tamaño	1	7032100	7032100	0,0084
		Temporada*Tamaño	1	791100	791100	0,5412
		Residuales	282	504895800	1790400	

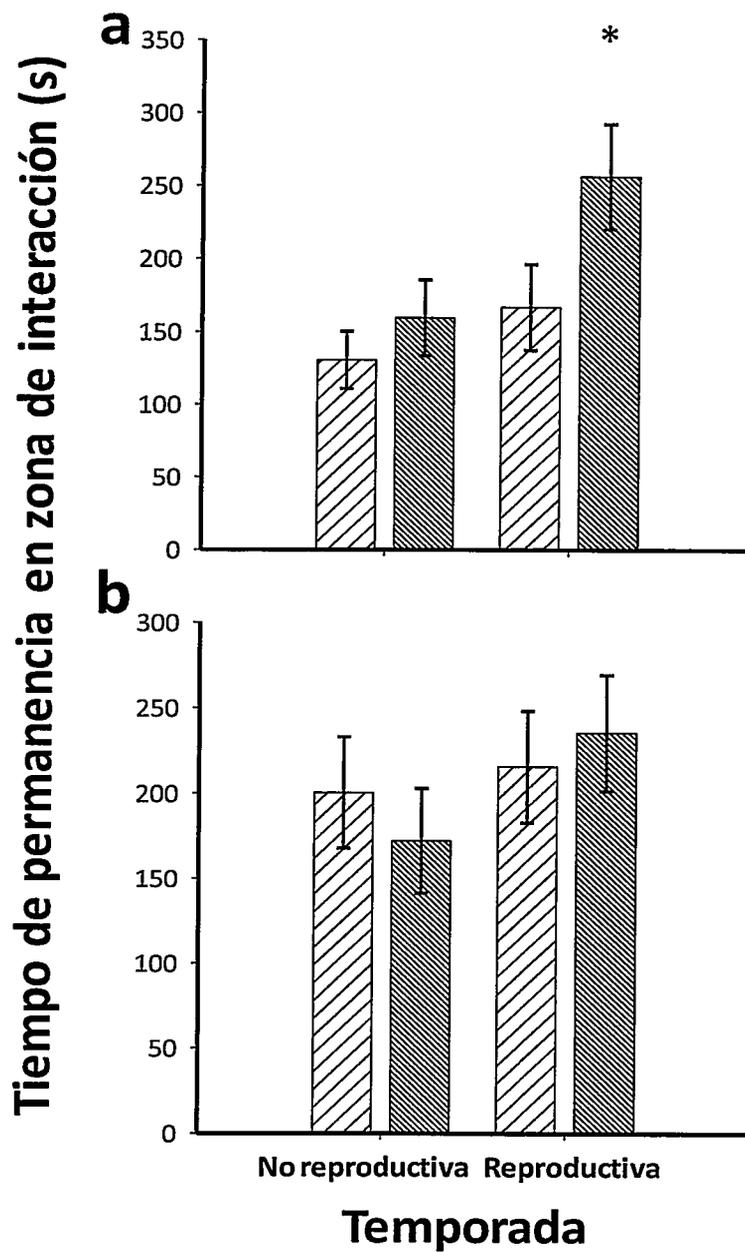


Figura 5. Tiempo de permanencia de la hembra en la zona de interacción entre temporada y tamaño de machos de los experimentos del 2013. La letra "a" indica el primer ensayo y la "b" el segundo ensayo. Las columnas claras representan los machos "pequeños" y las columnas oscuras los machos "grandes" (datos muestran las medias \pm 2 EE, n = 150 temporada no reproductiva, n = 136 para temporada reproductiva).

Por otro lado, el tamaño corporal en machos proveniente del monitoreo a corto plazo (2011 – 2013) (véase capítulo 2) mostró valores de varianza y de coeficiente de variación más altos que las hembras en los dos periodos reproductivos (Tabla 5). De igual manera, la oportunidad para la selección sexual del éxito reproductivo en machos fue mayor que el de las hembras para todos los periodos reproductivos (Tabla 5), mientras que la razón entre I_m e I_h mostró diferencias en el éxito reproductivo para el tamaño corporal en los dos periodos reproductivos (2011-2012 = 1,84; 2012-2013 = 1,74; ambos periodos = 1,68).

Tabla 5. Resultado de las medidas calculadas del tamaño corporal y el éxito reproductivo de hembras y machos del monitoreo a corto plazo (capítulo 2). Datos muestran el número de individuos (n), media (\bar{X}), varianza (s^2), desviación estándar (DE), coeficiente de variación (CV) y la oportunidad para la selección absoluto y relativo (I abs. y I rel.).

Medida	2011 - 2012				2012 - 2013				Todos los periodos			
	Tamaño corporal		Éxito reproductivo		Tamaño corporal		Éxito reproductivo		Tamaño corporal		Éxito reproductivo	
	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H	M	H
n	4	6	4	6	22	13	22	13	26	19	26	19
\bar{X}	42,75	32,83	4,50	3,83	33,68	19,46	3,36	5,62	35,06	23,68	3,54	5,05
s^2	14,92	4,17	29,67	11,77	63,51	4,44	12,05	19,26	66,07	44,89	13,86	16,83
DE	3,86	2,04	5,45	3,43	7,97	2,11	3,47	4,39	8,13	6,70	3,72	4,10
CV	9,03	6,22	121,04	89,48	23,66	10,82	103,21	78,15	23,19	28,29	105,21	81,20
I abs.	-	-	1,47	0,80	-	-	1,07	0,61	-	-	1,11	0,66
I rel.	-	-	1,49	0,81	-	-	1,22	0,70	-	-	1,26	0,75

Mientras que las medidas indirectas de éxito de apareamiento consideradas en este estudio, tanto para los experimentos de preferencia de pareja del 2013 (tiempo de permanencia de las hembras en la zona de interacción de los machos en temporada reproductiva), como para el análisis de sobreposición de área de los machos (número de hembras incluidas en las áreas de los machos en temporada reproductiva), mostraron altos valores de varianza y del coeficiente de variación y de la oportunidad para la selección sexual (Tabla 6). Así mismo, la razón de I_m e I_h mostró diferencias en el éxito de apareamiento de ambos sexos para el ámbito de hogar ($I_m / I_h = 2,46$).

Tabla 6. Resultado de las medidas calculadas de los rasgos y su correspondiente éxito de apareamiento. Datos muestra el número de individuos (n), media (\bar{X}), varianza (s^2), desviación estándar (DE), coeficiente de variación (CV) y la oportunidad para la selección absoluto y relativo (I abs. y I rel.).

Medida	Ámbito de hogar (m ²)		Éxito de apareamiento (ámbito de hogar)		Tamaño corporal (g)		Éxito de apareamiento (tamaño corporal)	
	M	H	M	H	M	H	M	H
n	8	6	8	6	8	18	8	-
\bar{X}	25053,25	3810,58	3,12	4,17	37,1	24,763	211,56	-
s^2	189755186	2949420,54	2,98	2,17	92,22	32,871	74887,41	-
DE	13775,16	1717,39	1,72	1,47	9,60	5,7334	273,34	-
CV	54,98	45,07	55,26	35,33	25,88	23,153	129,34	-
I abs.	-	-	0,30	0,12	-	-	1,67	-
I rel.	-	-	1,43	0,58	-	-	-	-

En relación al éxito reproductivo de las hembras, este mostró una correlación positiva con el tamaño corporal únicamente en el periodo reproductivo 2011 – 2012 (Tabla 7, Fig. 6), mientras que en los machos se observó una correlación significativa entre el tamaño corporal y el éxito reproductivo en el periodo 2012 – 2013 y en ambos periodos (Tabla 7, Fig. 7).

Tabla 7. Resultados de la correlación entre el tamaño corporal y el éxito reproductivo de hembras y machos.

Periodo	Sexo	n	R	p
2011 - 2012	Hembra	6	-0,36	0,74
	Macho	4	0,96	0,06*
2012 - 2013	Hembra	13	0,83	<0,001
	Macho	22	0,76	<0,001
Ambos periodos	Hembra	19	-0,37	0,56
	Macho	26	0,66	<0,001

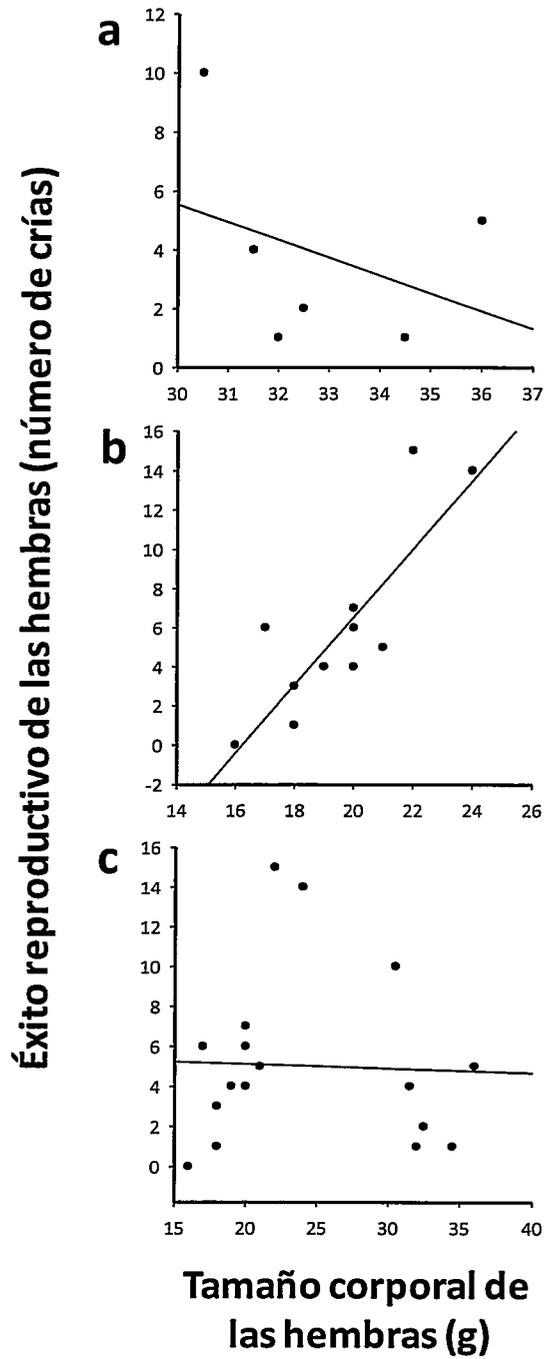


Figura 6. Correlación entre el tamaño corporal y el éxito reproductivo de las hembras durante los periodos reproductivos (a) 2011-2012, (b) 2012-2013, y (c) ambos periodos.

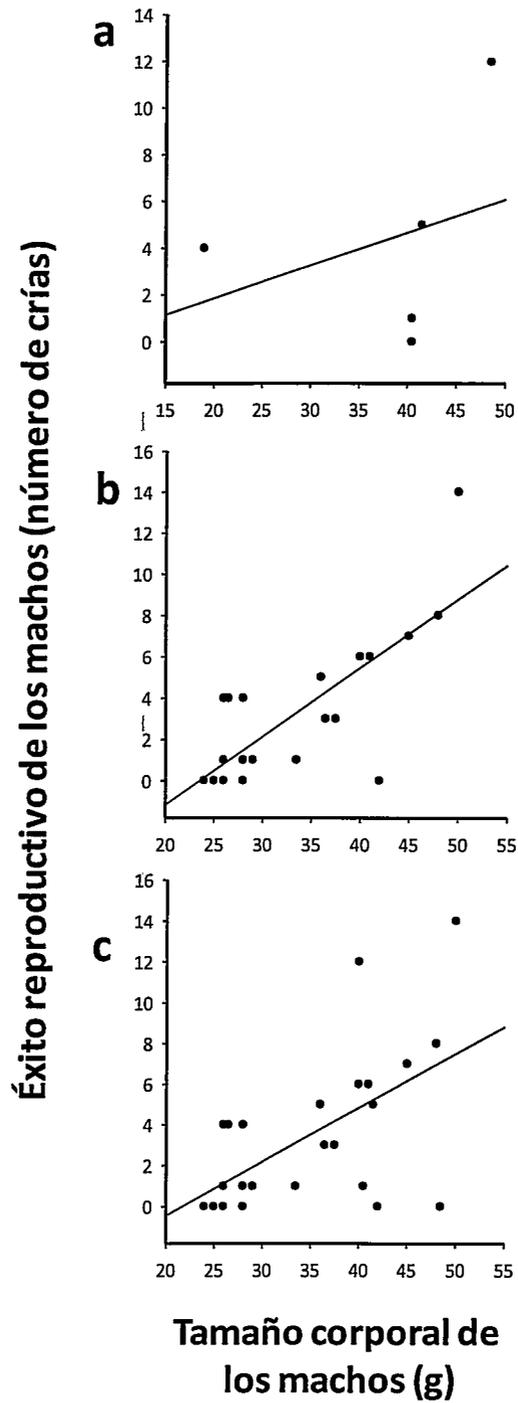


Figura 7. Correlación entre el tamaño corporal y el éxito reproductivo de los machos durante los periodos reproductivos (a) 2011-2012, (b) 2012-2013, y (c) ambos periodos.

Finalmente, el éxito de apareamiento mostró una correlación positiva con los dos rasgos evaluados entre machos: i) tamaño corporal machos (g) – Tiempo de preferencia de las hembras por machos (s): $n = 8$, $r = 0,74$, $p = 0,034$; y ii) ámbito de hogar machos (m^2) – Número de hembras con áreas incluidas (total o parcialmente) en el área de los machos: $n = 8$, $r = 0,64$, $p = 0,052$ (Fig. 8 y 9). Debido a que no se evaluó el éxito de apareamiento para la hembra en los experimentos de preferencia de pareja del 2013, el éxito de apareamiento relativo no pudo ser calculado para estos experimentos.

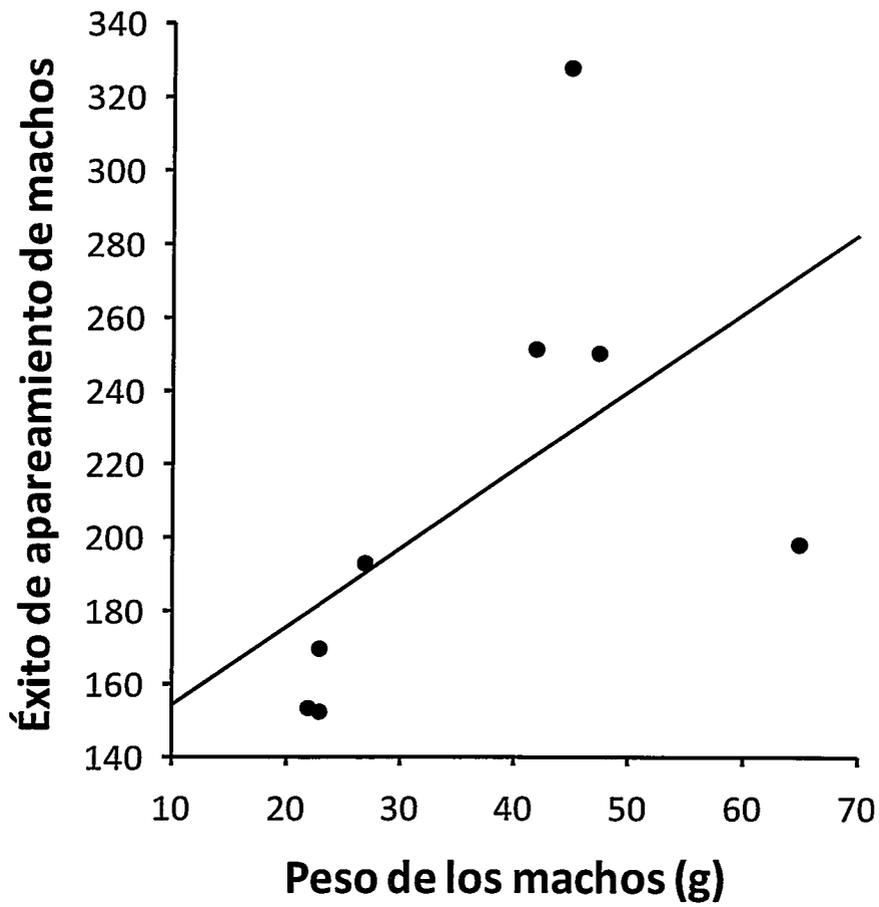


Figura 8. Correlación entre el rasgo (peso) y el éxito de apareamiento (tiempo de preferencia de las hembras) de los machos durante temporada reproductiva.

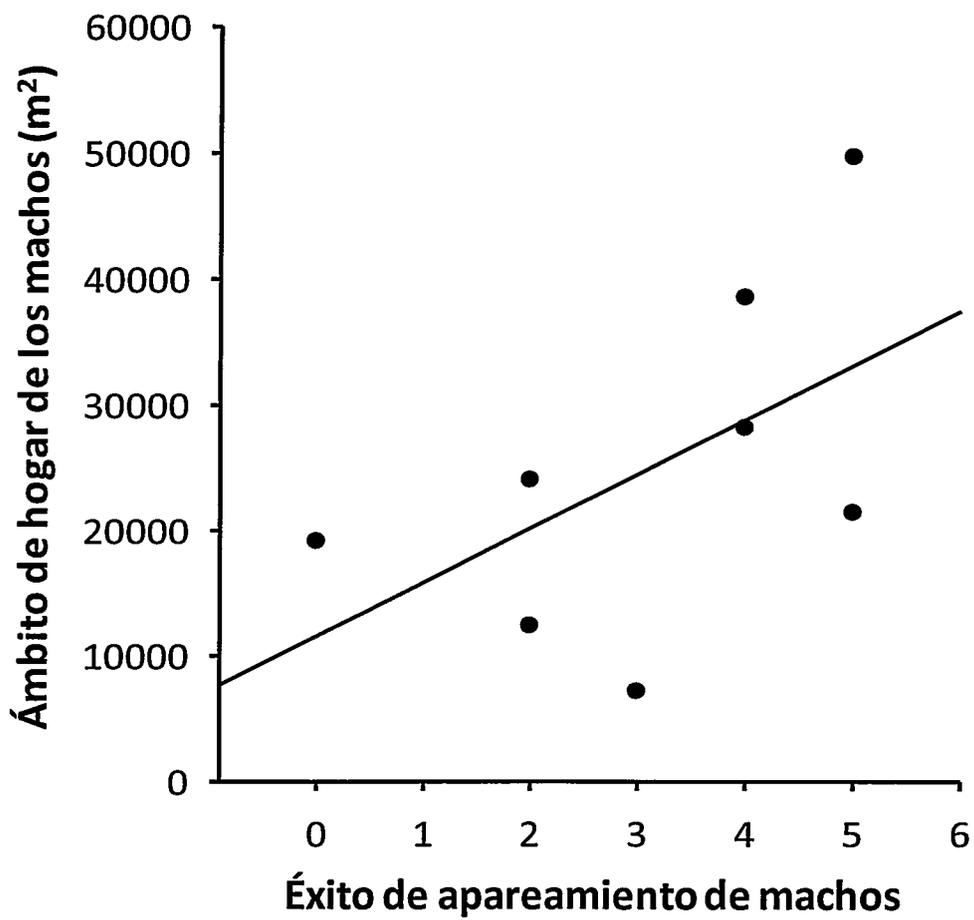


Figura 9. Correlación entre el rasgo (ámbito de hogar) y el éxito de apareamiento (número de hembras dentro del área de los machos) de los machos durante temporada reproductiva.

DISCUSIÓN

Ausencia de territorialidad entre machos

En los experimentos de competencia intrasexual, el tamaño corporal no tuvo efecto sobre las conductas territoriales de los machos frente al marcaje urinario (Fig. 3). Sin embargo, la ausencia de territorialidad no implica exclusivamente la ausencia de competencia entre machos (Lane y col. 2009). En mamíferos, el marcaje por olor de los machos es considerado un regulador de la defensa de territorio o defensa de hembras (véase Andersson 1994, Fuxjager y col. 2010), lo cual es frecuente en grandes mamíferos (Jordan y col. 2011a, b) y algunos pequeños mamíferos, como roedores y marsupiales (Ralls 1971, Gray y Hurts 1998, Fuxjager y col. 2010). Por lo general, el marcaje por olor está asociado a competencia "contest", donde machos más competitivos monopolizan el acceso a territorios de mayor calidad o de hembras reproductivas, con la finalidad de incrementar su éxito reproductivo (Clutton-Brock 1989, Andersson 1994, Lane y col. 2009). Por el contrario, en especies donde la monopolización de territorios y/o hembras no son económicamente viables, es más probable de observar competencia "scramble" entre machos (Ims 1988, Murphy 1998, Lane y col. 2009). En la competencia "scramble" los recursos limitados son compartidos entre los competidores, aunque usualmente algunos competidores acceden a menos

recursos, o en su defecto, no tienen acceso a ellos (véase Nicholson 1954, Kappeler 1997, Parker 2000, Lane y col. 2009, Clutton-Brock y Huchard 2013). Si bien los resultados obtenidos de los experimentos de marcaje urinario no permiten afirmar que los machos de *Thylamys elegans* presentan competencia "scramble", el sesgo significativo hacia los machos en la OSR, evidencia de competencia entre machos, sumado a la ausencia de competencia "contest", abren la posibilidad a que los machos de *T. elegans* exhiban competencia "scramble" (Kappeler 1997, Lane y col. 2009, Clutton-Brock y Huchard 2013).

Selección intrasexual sobre el ámbito de hogar y éxito de apareamiento

La oportunidad para la selección sobre el ámbito de hogar de los machos fue mayor en relación a las hembras, y similar a otros dos estudios realizados en pequeños mamíferos (i.e., Lane y col. 2009: $I_m = 1,52$, Marmet y col. 2012: $I_m = 1,51$). Por otra parte, la varianza de la razón entre I_m / I_f fue de 2,46. En especies polígamas o promiscuas, se espera que la I_f sea menor que la I_m (Clutton-Brock 1988, Venpé y col. 2007). Los resultados apoyan esta predicción, y aunque los valores de la oportunidad para la selección de rasgos conductuales son bajos comparados con rasgos morfológicos de otras especies altamente dimórficas (véase Clutton-Brock y col. 1988), la razón de I_m e I_f en *T. elegans* (2,46), se acerca a la encontrada en el ciervo rojo (*Cervus elaphus*) ($I_m / I_f = 2,69$). Además, el éxito de apareamiento de los machos se correlacionó positivamente con el ámbito de hogar (Fig. 9), sugiriendo que la

competencia intrasexual podría ser el mecanismo de selección sexual que esté actuando sobre el ámbito de hogar de los machos en *T. elegans*. Algunos estudios en mamíferos han propuesto a la competencia intrasexual para explicar esta conducta espacial dimórfica sexualmente en otros pequeños mamíferos (e.g., Nelson 1995 en el roedor *Microtus agrestes*, Kappeler 1997 en el lemur *Mirza coquereli*, Fisher y Lara 1999 en el marsupial *Onychogalea fraenata*). Sin embargo, únicamente dos estudios realizados en las ardillas *Tamiasciurus hudsonicus* y *Tamias sibiricus* cuantificaron el efecto de la selección sexual sobre un rasgo conductual (Lane y col. 2009, Marmet y col. 2012), encontrado resultados similares al observado en el presente estudio.

Selección intersexual sobre el tamaño corporal y el éxito de apareamiento

Los resultados del presente estudio corroboran que las hembras de *Thylamys elegans* muestran preferencias por machos de mayor tamaño corporal durante temporada reproductiva, tanto para los experimentos del 2009 como para los del 2013 (Fig. 4 y 5). Cabe mencionar, que en el presente estudio, se consideraron dos medidas de tamaño corporal (peso e IMC) y una morfo-fisiológica (volumen del saco testicular), y para las tres medidas, los resultados no difirieron. Aunque la preferencia de la hembra por machos de *T. elegans* de mayor tamaño es consistente solo con un estudio en marsupiales (Radford y col. 1998), esta conducta ha sido reportada frecuentemente otras especies de mamíferos (e.g., Preston y col. 2005, Weber y col. 2007), sugiriendo que la selección sexual podría actuar sobre el tamaño corporal. En efecto, el tamaño

corporal en *T. elegans* muestra altos valores del coeficiente de variación en los machos en relación a las hembras durante temporada reproductiva (Tabla 6), sugiriendo una varianza diferencial en este rasgo. Además, la oportunidad para la selección sobre el tamaño corporal de los machos de *T. elegans* ($I_m = 1,67$) fue moderada en relación a otros estudios en marsupiales australianos (e.g., Holleley y col. 2006: *Antechinus stuartii* $I_m = 1,41$; y Kraaijeveld-Smit y col. 2003: *A. agilis* $I_m = 0,96$ y $1,68$ para dos años distintos). Cabe mencionar que valores iguales a cero en I_m deberían representar sistemas de apareamiento monógamos y con ausencia de dimorfismo sexual, mientras que valores moderados y altos de I_m , sugieren altos grados de poliginia (e.g., valores entre 5 a 50 observados en pinnípedos; Boness y col. 1993). La ausencia de información sobre el éxito de apareamiento de las hembras para los experimentos de preferencia de pareja, no permite evaluar si existe efecto diferencial de la oportunidad para la selección sexual entre machos y hembras. Sin embargo, los análisis muestran una fuerte correlación entre el éxito de apareamiento de los machos (tiempo de preferencia de las hembras por machos) y el tamaño corporal de los machos durante temporada reproductiva (Fig. 8), sugiriendo que la selección intersexual podría ser el mecanismo de selección sexual que está actuando sobre SSD sesgado hacia machos en *T. elegans*. Este resultado es respaldado por otros estudios en marsupiales (Kraaijeveld-Smit y col. 2003, Holleley y col. 2006), quienes proponen que el tamaño corporal de los machos otorga un incremento en su éxito de apareamiento.

El éxito reproductivo y la dirección de la selección sexual sobre el tamaño corporal

Los elevados valores del coeficiente de variación de los machos en relación a las hembras durante temporada reproductiva (Tabla 5) son evidencia de que el tamaño corporal podría otorgar diferencias en el éxito reproductivo de los machos (véase Weckerly 1998, Fisher y Cockburn 2005). Además, la oportunidad para la selección sobre el tamaño corporal de los machos ($I_m = 1,26$) fue moderada en relación a otros estudios en marsupiales (e.g., *A. stuartii* $I_m = 1,41$ [Holleley y col. 2006], y *A. agilis* $I_m = 1,68$ [Kraaijeveld-Smit y col. 2003]). Si bien se han descrito valores de I_m entre 5 y 50 para especies con alto grado de poliginia (Boness y col. 1993), los valores observados para *T. elegans* indican una fuerza moderada de la selección sexual en relación a otras especies de marsupiales (Holleley y col. 2006, Kraaijeveld-Smit y col. 2003). Por otra parte, la varianza de la razón entre I_m / I_f fue 1,68, lo cual apoya la predicción que en especies promiscuas la I_f debe ser menor que la I_m (Clutton-Brock 1988, Venpé y col. 2007). Finalmente, los resultados mostraron una correlación entre el éxito reproductivo de los machos y el tamaño corporal al considerar ambos periodos reproductivos (Fig. 7), mientras que en las hembras, no se observa correlación (Fig. 6). Estos resultados sugieren que el tamaño corporal diferencial entre los machos otorga un incremento diferencial en su éxito reproductivo, donde la selección intersexual direccional sería la fuerza evolutiva que estaría favoreciendo machos de mayor tamaño corporal (Darwin 1971, Ralls 1977, Lande 1980, Kraaijeveld-Smit y col. 2003, Holleley y

col. 2006).

En resumen, los hallazgos encontrados en el presente estudio sugieren que el SSD estaría fuertemente correlacionado con el éxito de apareamiento relativo anual en machos y modulado por selección intersexual direccional. Por su parte, el dimorfismo sexual en ámbito de hogar estaría correlacionado positivamente con el éxito de apareamiento relativo anual y modulado por selección intrasexual direccional, lo cual es consistente con estrategias de apareamiento de competencia "scramble". Interesantemente, la fuerza de la selección sexual sobre ambos rasgos, morfológico y conductual, fue similar y moderada en relación a estudios previos en pequeños mamíferos. Aunque son necesarios más estudios para apoyar esta conclusión, estudios como los de Lane y col. (2009), Marmet y col. (2012) y el presente estudio sugieren que aunque la selección sexual no resulte en adaptaciones conspicuas llamativas, principalmente en rasgos morfológicos de los machos, la fuerza de la selección sexual será similar sobre rasgos conductuales.

Además, la evidencia obtenida de los experimentos de selección sexual sugieren que la preferencia de la hembra en *T. elegans*, al igual que en otros mamíferos, juega un papel importante en la fuerza de la selección sexual sobre el desarrollo de los rasgos sexuales secundarios (véase Clutton-Brock y McAuliffe 2009), y particularmente, podría estar afectando el SSD sesgado hacia machos. Debido a la ausencia de competencia intrasexual basado en marcaje urinario, no se comprueba la hipótesis de que ambos

mecanismos de selección sexual estarían actuando complementariamente sobre el SSD en *T. elegans*. Sin embargo, estudios a futuro deberían incluir experimentos conductuales específicos para determinar el tipo de competencia intrasexual que podrían estar exhibiendo los machos de esta especie, o en su defecto, confirmar la ausencia de ella.

DISCUSIÓN GENERAL

La reconstrucción ancestral del SSD mostró similares probabilidades de que el ancestro común de los marsupiales americanos haya sido monomórfico o dimórfico. Así mismo, las tasas de ganancia sugieren que la evolución hacia especies dimórficas durante la diversificación de los marsupiales en América, aunque la baja señal filogenética del SSD en marsupiales americanos, sugiere que la evolución del SSD fue independiente de las relaciones filogenéticas entre las especies (véase capítulo 1). Los resultados sugieren que la evolución del SSD observado pudiese estar relacionada con patrones microevolutivos, como la selección sexual, y que cambios en el ambiente o la colonización de nuevos hábitats habrían resultado en la adaptación de diferentes estrategias reproductivas, dependientes de las variables ecológicas propias de cada hábitat (Emlen y Oring 1977, Andersson 1994, Carson 2003, Shuster 2009), o de características de cada especie (e.g., Jarman 1974, Mitani y col. 1996, Pérez-Barbería y col. 2002). Así mismo, la filogenia propuesta en el presente estudio resolvió la posición de *Tlacuatzin canescens* y reordenó y resolvió los clados conformados por los géneros *Marmosa* y *Marmosops*, significando un aporte en las relaciones evolutivas de los marsupiales americanos.

De acuerdo a lo esperado, los machos presentaron mayor tamaño corporal que

las hembras en todas las estaciones y años de los dos periodos de monitoreo (estudio a largo plazo: septiembre de 1998 a mayo de 2007 y estudio a corto plazo: septiembre de 2011 a enero 2014) (véase capítulo 2). Además, en ambos periodos, se observa un patrón en la ganancia de tamaño corporal desde juveniles hasta adultos. Esto coincide con la estructura etaria de la especie durante el año, donde los juveniles son encontrados en verano y los adultos en invierno y primavera. Este resultado es consistente con el estudio de Lima y col. (2001), quienes proponen un patrón de dinámica etaria y poblacional de *Thylamys elegans* similar al observado en el presente estudio, y en otras especies de marsupiales americanos (véase Cáceres y Monteiro-Filho 2001, Morales-Júnior y Chiarello 2005, Martins y col. 2006).

De igual manera, el SSD sesgado hacia machos fue mayor en todas las estaciones y años de los dos periodos de estudio, observando un efecto de la temporada reproductiva sobre el SSD, sugiriendo que, al igual que en otras especies de mamíferos (véase Clutton-Brock 1991, Andersson 1994, Clutton-Brock y McAuliffe 2009), el SSD juega un papel importante en la conducta reproductiva de *Thylamys elegans* (véase capítulo 2). Además, aunque en el periodo 2011 y 2014 no fue posible comparar la variación interanual del SSD en relación a la disponibilidad de recursos, es probable que los cambios del SSD sigan el mismo patrón, y estén modulados por las precipitaciones, como se observó entre los años 1998 y 2007. Este resultado tiene implicancias importantes, ya que aquellos factores que afecten negativamente el grado

de SSD en un año dado (e.g., ENSO) o muchos años consecutivos (e.g., sequías a largo plazo), podrían afectar la conducta reproductiva y tener repercusiones en términos poblacionales (véase Morrow y Fricke 2004, Quader 2005).

Por otro lado, el efecto positivo de la temporada reproductiva sobre el ámbito de hogar de los machos en *Thylamys elegans* (véase capítulo 3) y la ausencia de conductas territoriales (véase capítulo 5) entre machos sugieren competencia “scramble”, donde aquellos machos con mayor ámbito de hogar tendrán acceso a un mayor número de hembras receptivas durante temporada reproductiva (Nelson 1995, Kappeler 1997, Fisher y Lara 1999, Haythornthwaite y Dickman 2006). Este patrón de movimiento observado en *T. elegans* es similar al de otras especies de marsupiales americanos (Ryser 1992, Gentile y Cerqueira 1995, Cáceres 2003, Loretto y Vieira 2005), para las cuales se ha propuesto a la competencia entre machos como estrategia de apareamiento y mecanismo de selección de sexual sobre el ámbito de hogar. Además, considerando la distribución espacial de machos y hembras, se rechaza la hipótesis de poliginia social en *T. elegans*, abriendo la posibilidad de observar poliginandría o promiscuidad social en la especie. Adicionalmente, se observó un sesgo hacia los machos de la OSR en siete de los 10 años de estudio en total (véase capítulo 2). En ese sentido, es probable que aquellos años donde la OSR estuvo sesgada hacia machos, la competencia “scramble” haya sido más intensa, influyendo sobre el ámbito de hogar de los machos. Además, los altos valores de variación del ámbito de hogar de

los machos y su relación con el éxito de apareamiento sugieren que la selección intrasexual direccional estaría actuando sobre este rasgo conductual, como se ha descrito en otras dos especies de mamíferos (i.e., Lane y col. 2009, Marmet y col. 2012).

Por otro lado, los resultados muestran una fuerte poliginandria con múltiple paternidad en *Thylamys elegans*, donde el 83,3% de las camadas exhibieron múltiple paternidad y el 98,7% de las crías son medio hermanos (véase capítulo 4). Estos resultados son consistentes con otros estudios en marsupiales de Oceanía y América (e.g., Holleley y col. 2006, Waser y DeWoody 2006, Glen y col. 2009, Beasley y col. 2010), donde se ha sugerido una relación entre el múltiple apareamiento de las hembras y la selección sexual. Es probable que el apareamiento múltiple de las hembras en *T. elegans* represente una estrategia para disminuir el riesgo de aparearse con un único macho infértil, afectando el éxito reproductivo de ellas mismas (Taggart y Temple-Smith 1991, Kraaijveld y col. 2002a, Holleley y col. 2006), y otorgando una oportunidad para que la competencia espermática actúe en *T. elegans* (e.g., Gomendio y col. 1998, Kraaijveld y col. 2002b, Holleley y col. 2006, Glen y col. 2009, Fisher y col. 2013).

Los experimentos de preferencia de pareja realizados en cautiverio en los años 2009 y 2013 (véase capítulo 5) muestran que las hembras tienen preferencias por machos de mayor tamaño corporal *Thylamys elegans*, lo cual es consistente con otros

hallazgos en pequeños mamíferos (no marsupiales) y otros taxa (véase Clutton-Brock y McAuliffe 2009). Además, la variación del tamaño corporal de los machos y su correlación con el éxito de apareamiento y reproductivo, vía preferencia de pareja, sugieren que la selección intersexual direccional estaría modulando la evolución de machos de mayor tamaño corporal. Estos resultados son consistentes con otros estudios en marsupiales de Oceanía, donde se cuantificó la oportunidad de la selección sexual, con valores similares a los observados en el presente estudio (por ejemplo, para *Thylamys elegans* obtuvimos un valor de $I_m = 1,67$; y otros estudios indican valores similares, como e.g., *Antechinus stuartii* $I_m = 1,41$ en Holleley y col. (2006); y *A. agilis* $I_m = 1,68$ en Kraaijeveld-Smit y col. (2003)).

En conclusión, el presente trabajo sugiere que la selección intersexual direccional sería la fuerza última que regula la evolución del SSD en *T. elegans*, mientras que la selección intrasexual direccional estaría modulando el dimorfismo sexual en ámbito de hogar sesgado hacia machos. Además, la fuerza de la selección sexual sobre el tamaño corporal y el ámbito de hogar estarían influenciados por un sistema de apareamiento poliginándrico, donde los machos exhibirían competencia “scramble” por acceder al mayor número de hembras y las hembras seleccionarían machos de mayor tamaño corporal para aparearse. Adicionalmente, la paternidad múltiple exhibida en *T. elegans* podría abrir una oportunidad para que la competencia espermática actúe, sugiriendo selección pre-copulatoria y post-copulatoria para esta

especie. Finalmente, la evolución del SSD en marsupiales americanos podría estar determinada por atributos propios de cada especie y del ambiente donde habitan, como serían los sistemas de apareamiento, la OSR y la distribución temporal y espacial de los recursos, respectivamente.

ANEXOS

Anexo 1. Listado de las 112 especies de marsupiales americanos reportadas hasta la actualidad, pertenecientes a las tres familias reconocidas. La tabla muestra la presencia (sí), ausencia (no) o falta de información (ND) del SSD por especie, el sexo al cual se encuentra sesgado el SSD (M = machos, H = hembras), el rasgo de tamaño corporal considerado para determinar la ausencia/presencia de SSD y la referencia bibliográfica de cada estudio en particular.

Familia	Género	Especie	SSD	Sexo	Medida de tamaño corporal	Referencia bibliográfica	Número de acceso del Genbank	
							Cytb	IRBP
Dasypodidae	<i>Dasyopus</i>	<i>novemcinctus</i> ^a	-	-	-	-	AF493819	-
Lemuridae	<i>Lemur</i>	<i>catta</i> ^a	-	-	-	-	AF175960	AJ313470
Muridae	<i>Mus</i>	<i>musculus</i> ^a	-	-	-	-	AP014541	AB125808
Ornithorhynchidae	<i>Ornithorhynchus</i>	<i>anatinusa</i> ^a	-	-	-	-	HQ379908	-
Tachyglossidae	<i>Tachyglossus</i>	<i>aculeatus</i> ^a	-	-	-	-	AJ303116	-
Tachyglossidae	<i>Zaglossus</i>	<i>bruijini</i> ^a	-	-	-	-	NC_006364	-
Microbiotheriidae	<i>Dromiciops</i>	<i>gliroides</i>	No	-	-	Astúa 2010; Hershkovitz 1999; Franco y col. 2011	AF102815	FJ159323
Caenolestidae	<i>Caenolestes</i>	<i>caniventer</i>	No	-	-	Astúa 2010	KF418780	-
Caenolestidae	<i>Caenolestes</i>	<i>condorensis</i>	ND	-	-	-	-	-
Caenolestidae	<i>Caenolestes</i>	<i>convelatus</i> ^f	Si	M	Cráneo y	Astúa 2010	-	-

Caenolestidae	<i>Caenolestes</i>	<i>fuliginosus</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010	AJ628370	-
Caenolestidae	<i>Caenolestes</i>	<i>sangay</i>	Si	M	Diferentes medidas	Ojala-Barbour y col. 2013	KF418781	-
Caenolestidae	<i>Lestoros</i>	<i>inca</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010	KF418779	-
Caenolestidae	<i>Rhyncholestes</i>	<i>raphanurus</i>	No	-	-	Astúa 2010	NC_005829	AY243440
Didelphidae	<i>Caluromys</i>	<i>derbianus</i>	No	-	-	Astúa 2010	JF489138	-
Didelphidae	<i>Caluromys</i>	<i>lanatus</i>	No	-	-	Astúa 2010	U34664	AF257690
Didelphidae	<i>Caluromys</i>	<i>philander</i>	Si	M	Cráneo	Astúa 2010	AJ628362	AY233766
Didelphidae	<i>Caluromysiops</i>	<i>irrupta</i>	No	-	-	Astúa 2010	-	AF257675
Didelphidae	<i>Chacodelphys</i>	<i>formosa</i>	ND	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Chironectes</i>	<i>minimus</i>	Si	-	-	Astúa 2010; Lemos y col. 2001; Richard-Hansen y col. 1999	AJ628363	AF257679
Didelphidae	<i>Cryptonanus</i>	<i>agricolai</i>	ND	-	-	-	-	KF313984
Didelphidae	<i>Cryptonanus</i>	<i>chacoensis</i>	ND	-	-	-	GQ911596	AY957494
Didelphidae	<i>Cryptonanus</i>	<i>guahybae</i>	ND	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Cryptonanus</i>	<i>ignitus</i>	ND	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Cryptonanus</i>	<i>unduaviensis</i>	ND	-	-	-	HM583366	AY957493

Didelphidae	<i>Didelphis</i>	<i>albiventris</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010; Cerqueira y Lemos 2000; Gardner 1973; Lemos y Cerqueira 2002.	U34667	AF257683
Didelphidae	<i>Didelphis</i>	<i>aurita</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010; Cerqueira y Lemos 2000; Gardner 1973; Lemos y Cerqueira 2002	GU112886	-
Didelphidae	<i>Didelphis</i>	<i>imperfecta</i>	No	-	-	Astúa 2010; Ventura y col. 2002	-	-
Didelphidae	<i>Didelphis</i>	<i>marsupialis</i>	No	-	-	Astúa 2010; Ventura y col. 2002	HM589701	AF257708
Didelphidae	<i>Didelphis</i>	<i>pernigra</i>	No	-	-	Astúa 2010; Ventura y col. 2002	-	-
Didelphidae	<i>Didelphis</i>	<i>virginiana</i>	Si	M	Cráneo	Astúa 2010; Cerqueira y Lemos 2000;	HM589699	AF257678
Didelphidae	<i>Gironia</i>	<i>venusta</i>	ND	-	-	-	U34666	AF257688
Didelphidae	<i>Gracilinanus</i>	<i>aceramarcae</i>	No	-	-	Astúa 2010	HQ622162	AY957488
Didelphidae	<i>Gracilinanus</i>	<i>agilis</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010; Costa y col. 2003	KF313981	AY957490
Didelphidae	<i>Gracilinanus</i>	<i>dryad</i>	ND	-	-	-	-	-

Didelphidae	<i>Gracilinanus</i>	<i>emiliae</i>	ND	-	-	-	-	HM583367	AY957486
Didelphidae	<i>Gracilinanus</i>	<i>marica</i>	ND	-	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Gracilinanus</i>	<i>microtarsus</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula; cola, tarso y largo de la oreja	Astúa 2010; Costa y col. 2003	KF313982	AF257687	
Didelphidae	<i>Hyladelphys</i>	<i>kalinowskii</i>	ND	-	-	-	-	DQ112325	
Didelphidae	<i>Lestodelphys</i>	<i>halli</i>	ND	-	-	-	HM583364	AF257710	
Didelphidae	<i>Lutreolina</i>	<i>crassicaudata</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010; Graipel y col. 1996; Lemos y col. 2001	AJ628364	AF257685	
Didelphidae	<i>Marmosa</i>	<i>andersoni</i>	ND	-	-	-	-	-	
Didelphidae	<i>Marmosa</i>	<i>isthmica</i> ^b	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010; Rossi y col. 2010	HM106354	AY233775	
Didelphidae	<i>Marmosa</i>	<i>lepida</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Rossi y col. 2010	HM106378	AF257681	
Didelphidae	<i>Marmosa</i>	<i>mexicana</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010	HM106360	AY233771	
Didelphidae	<i>Marmosa</i>	<i>murina</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010	AJ487001	AY233772	
Didelphidae	<i>Marmosa</i>	<i>quichua</i>	ND	-	-	-	-	-	
Didelphidae	<i>Marmosa</i>	<i>rubra</i>	No	-	-	Astúa 2010; Rossi y col. 2010	HM106366	AY233776	

Didelphidae	<i>Marmosa</i>	<i>tyleriana</i>	ND	-	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Marmosa</i>	<i>xerophila</i>	Si	M	Diferentes medidas	Rossi y col. 2010	HM106348	-	-
Didelphidae	<i>Marmosa</i> ^c	<i>alstoni</i>	ND	-	-	-	JN887135	-	-
Didelphidae	<i>Marmosa</i> ^c	<i>constantiae</i>	No	-	-	Astúa 2010	HM106369	-	-
Didelphidae	<i>Marmosa</i> ^c	<i>demerarae</i>	Si	M	Cráneo	Astúa 2010; Patton y col. 2000	U34674	AF257693	AF257693
Didelphidae	<i>Marmosa</i> ^c	<i>paraguayanus</i>	No	-	-	Astúa 2010	EF587308	AY233778	AY233778
Didelphidae	<i>Marmosa</i> ^c	<i>phaeus</i>	No	-	-	Astúa 2010	-	-	-
Didelphidae	<i>Marmosa</i> ^c	<i>regina</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula; largo total	Astúa 2010; Patton y col. 2000	U34675	AY233780	AY233780
Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>bishopi</i> ^b	ND	-	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>crasens</i>	ND	-	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>creightoni</i> ^b	ND	-	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>dorothea</i>	ND	-	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>fuscatus</i> ^b	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010	-	-	-
Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>handleyi</i>	ND	-	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>impavidus</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010	U34670	AF257698	AF257698

Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>incanus</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010	KC954771	AY233785
Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>invictus</i>	No	-	-	Astúa 2010; Pine 1981	-	-
Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>juninensis</i>	ND	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>neblina^B</i>	ND	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>noctivagus</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010	AJ606421	AF257704
Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>ocellatus^B</i>	No	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>pakaraimae</i>	ND	-	-	-	KC954770	-
Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>parvidens</i>	No	-	-	Astúa 2010; Pine 1981	KC954761	AF257680
Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>paulensis</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010	KC954772	-
Didelphidae	<i>Marmosops</i>	<i>pinheiroi</i>	Si	M	Cráneo	Astúa 2010	KC954766	-
Didelphidae	<i>Metachirus</i>	<i>nudicaudatus</i>	Si	M	Mandíbula	Astúa 2010	U34672	AF257707
Didelphidae	<i>Monodelophipis</i>	<i>adusta</i>	No	-	-	Astúa 2010	U34677	-
Didelphidae	<i>Monodelophipis</i>	<i>americana</i>	No	-	-	Astúa 2010	HQ651776	-
Didelphidae	<i>Monodelophipis</i>	<i>arindoii</i>	Si	M	Cráneo	Pavan y col. 2012	HQ454151	-
Didelphidae	<i>Monodelophipis</i>	<i>brevicaudata</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010; Bergallo y Cerqueira 1994; Ventura y col. 1998	HM998566	AY233782

Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>dimidiata</i>	ND	-	-	-	HQ651778	GQ119619
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>domestica</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010; Bergallo y Cerqueira 1994; Ventura y col. 1998	HQ651773	GQ119622
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>emiliae</i>	ND	-	-	-	DQ385833	AF257692
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>gardneri</i> ^d	ND	-	-	-	HM998597	-
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>glirina</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010; Pavan y col. 2012	HM998559	-
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>handleyi</i>	ND	-	-	-	DQ386632	-
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>iheringi</i>	ND	-	-	-	GU112935	-
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>kunsi</i>	ND	-	-	-	HM998582	GQ119621
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>osgoodi</i>	ND	-	-	-	HM998587	-
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>palliolata</i>	Si	M	Cráneo	Pavan y col. 2012	-	-
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>peruviana</i>	ND	-	-	-	HM998590	-
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>reigi</i>	ND	-	-	-	FJ810211	-
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>ronaldi</i>	ND	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>rubida</i>	ND	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>sanctaerosae</i>	ND	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>scalops</i>	ND	-	-	-	HM998560	-
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>sorex</i>	No	M	-	Astúa 2010	HM998591	-
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>theresa</i>	ND	-	-	-	HM998594	AV233783

Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>touan</i>	Si	M	Cráneo	Pavan y col. 2012	HQ454159	-
Didelphidae	<i>Monodelophis</i>	<i>unistriata</i>	ND	-	-	-	-	-
Didelphidae	<i>Philander</i>	<i>andersoni</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010	JQ388605	-
Didelphidae	<i>Philander</i>	<i>frenatus</i>	Si	M	Cráneo y mandíbula	Astúa 2010	GU112942	AY233787
Didelphidae	<i>Philander</i>	<i>deltae</i>	Si	M	Diferentes medidas	Lew y col. 2006	-	-
Didelphidae	<i>Philander</i>	<i>mcilhennyi</i>	No	-	-	Astúa 2010	JQ388613	AF257697
Didelphidae	<i>Philander</i>	<i>mondolfii</i>	Si	M	Diferentes medidas	Lew y col. 2006	-	-
Didelphidae	<i>Philander</i>	<i>opossum</i>	No	-	-	Astúa 2010; Lemos y col. 2001; Richard-Hansen y col. 1999.	U34679	AY233789
Didelphidae	<i>Philander</i>	<i>olrogj</i>	No	-	-	Flores y col. 2008	-	-
Didelphidae	<i>Thylamys</i>	<i>venustus</i>	No	M	-	Astúa 2010	HM583499	AY233791
Didelphidae	<i>Thylamys</i>	sp ^e	ND	-	-	-	HM583420	-
Didelphidae	<i>Thylamys</i>	<i>citellus</i>	ND	-	-	-	HM583374	-
Didelphidae	<i>Thylamys</i>	<i>elegans</i>	Si	-	-	Astúa 2010; Carmignotto y Monfort 2006; Solari 2003	HM583380	-

Didelphidae	<i>Thylamys</i>	<i>karimii</i>	Si	M	Cráneo	Astúa 2010	EF051700	-
Didelphidae	<i>Thylamys</i>	<i>macrurus</i>	Si	M	-	Cáceres y col. 2007	HM583383	AY957491
Didelphidae	<i>Thylamys</i>	<i>pallidior</i>	No	-	-	Astúa 2010; Carmignotto y Monfort 2006; Solari 2003	HM583413	AF257689
Didelphidae	<i>Thylamys</i>	<i>puchellus</i>	ND	-	-	-	HM583369	-
Didelphidae	<i>Thylamys</i>	<i>pusillus</i>	No	-	-	Astúa 2010	HM583419	AY957489
Didelphidae	<i>Thylamys</i>	<i>sponsorius</i>	No	-	-	Astúa 2010	HM583446	-
Didelphidae	<i>Thylamys</i>	<i>tatei</i>	No	-	-	Astúa 2010	HM583449	-
Didelphidae	<i>Thylamys</i>	<i>velutinus</i>	ND	-	-	-	HM583451	-
Didelphidae	<i>Tlacuatzin</i>	<i>canescens</i>	No	-	-	Astúa 2010	HM106340	AY233768

^a Especies del grupo externo.

^b Ex-*Marmosa robinsoni*, revalidada como *Marmosa isthmica* (véase Rossi 2005, Rossi y col. 2010).

^c Ex-género *Micoureus* (véase Voss y Jansa 2009).

^d Espécimen de *Monodelphis* etiquetado como *Monodelphis* sp en GenBank (número de acceso HM998597) (véase Solari 2010, Solari y col. 2012).

^e Espécimen de *Thylamys* perteneciente a poblaciones genéticamente diferenciadas de sus congéneres, pero aun no descrita como especie nueva (véase Giarla y col. 2010).

^f Especie no incluida en el análisis filogenético por presentar un fragmento de ADN con pocos sitios informativos.

^g Especies del género *Marmosops* incluidas en el análisis filogenético de Voss y col. (2004), pero las secuencias no se encuentran disponibles en el GenBank.

REFERENCIAS

- Agüero, T. Y Simonetti, J.A. 1988. Home range assessment: a comparison of five methods. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 61: 223-229.
- Alberts, S.C., Buchan, J.C. Y Altmann, J. 2006. Sexual selection in wild baboons: from mating opportunities to paternity success. *Anim. Behav.*, 72: 1177-1196.
- Alexander, R.D., Hoogland, J.L., Howard, R.D., Noonan, K.M. Y Sherman, P.W. 1979. Sexual dimorphism and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates and humans. En N.A. Chagnon y W. Irons (eds), *Evolutionary Biology and Human Social Behavior: An Anthropological Perspective*. pp. 402-435. Duxbury Press, North Scituate, Mass.
- Alistair, S.G., Cardoso, M.J., Dickman, C.R. Y Firestone, K.B. 2009. Who's your daddy? Paternity testing reveals promiscuity and multiple paternity in the carnivorous marsupial *Dasyurus maculates* (Marsupialia: Dasyuridae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 96: 1-7.
- Aljanabi, S.M. Y Martinez, I. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic. Acids Res.*, 25: 4692-4693.
- Whitcomb, A.C., Banks, M.A. Y O'Malley, C.G. 2014. Influence of immune-relevant genes on mate choice and reproductive success in wild-spawning hatchery-reared and wild-born coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 71: 1000-1009.
- Anderson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Arnold, S.J. Y Wade, M.J. 1984a. On the measurement of natural and sexual selection: Theory. *Evolution*, 38: 709-719.
- Arnold, S.J. Y Wade, M.J. 1984b. On the measurement of natural and sexual selection: Applications. *Evolution*, 38: 720-734.
- Aspbury, A.S. Y Basolo, A.L. 2002. Repeatable female preferences, mating order and mating success in the poeciliid fish, *Heterandria formosa*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 51: 238-244.

- Astúa, D. 2010. Cranial sexual dimorphism in New World marsupials and a test of Rensch's rule in Didelphidae. *J. Mammal.*, 91: 1011-1024.
- Basolo, A.L. 2004. Variation between and within the sexes in body size preferences. *Anim. Behav.*, 68: 75-82.
- Bateman, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2: 349-368.
- Bazán-León, E.A. 2011. Ecología parasitaria de dos especies de pequeños mamíferos de Chile, *Abrothrix olivaceus* y *Thylamys elegans* (Didelphimorphia: Didelphidae). Tesis de Magister, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Chile.
- Beasley, J.C., Beatty, W.S., Olson, Z.H. Y Rhodes Jr, O.E. 2010. A genetic analysis of the Virginia opossum mating system: Evidence of multiple paternity in a highly fragmented landscape. *J. Heredity*, 101: 368-373.
- Belkhir, K., Borsa, P., Chikhi, L., Raufaste, N. Y Bonhomme, F. 1996. GENETIX 4.05, Windows software for population genetics. Montpellier, France: Laboratoire Génome, populations, interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II.
- Bergallo, H.G., Y Cerqueira, R. 1994. Reproduction and growth of *Monodelphis domestica* in Northeastern Brazil. *J. Zool.*, 232: 551-563.
- Berglund, A., Bisazza, A. Y Pilastro, A. 1996. Armaments and ornaments: An evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biol. J. Linn. Soc.*, 58: 385-399.
- Berglund, A. Y Rosenqvist, G. 2001. Male pipefish prefer dominant over attractive females. *Behav. Ecol.*, 12: 402-406.
- Bisazza, A., Marconato, A. Y Marin, G. 1989. Male competition and female choice in *Padogobius martensi* (Pisces, Gobiidae). *Anim. Behav.*, 38: 406-413.
- Blanckenhorn, W.U. 2005. Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology*, 111: 977-1016.
- Boness, D.J., Bowen, W.D. Y Francis, J.M. 1993. Implications of DNA fingerprinting for mating systems and reproductive strategies of pinnipeds. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 66: 61-93.
- Bos, D., Y Posada, D. 2005. Using models of nucleotide evolution to build phylogenetic trees. *Develop. Comp. Immun.*, 29: 211-227.

- Bozinovic, F., Ruiz, G. Y Rosenmann, M. 2005. Energetics, thermoregulation and torpor in the chilean mouse-opossum *Thylamys elegans* (Didelphidae). *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 78: 199–206.
- Bradley, A.J., McDonald, I.R. Y Lee A.K. 1980. Stress and mortality in a small marsupial (*Antechinus stuartii* Macleay). *Gener. Comp. Endocrin.*, 40: 188–200.
- Burland, T.M., Barratt, E.M, Nichols, R.A. Y Racey, P.A. 2001. Mating patterns, relatedness and the basis of natal philopatry in the brown long-eared bat, *Plecotus auritus*. *Mol. Ecol.*, 10: 1309-1321.
- Burt, W.H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mammal.*, 24: 346-352.
- Cabana, G., Frewin, A., Peters, R.H. Y Randal, L. 1982. The Effect of Sexual Size Dimorphism on variations in Reproductive Effort of Birds and Mammals. *Am. Nat.*, 120: 17-25.
- Cáceres, N. Y Monteiro-Filho, E.L.A. 2001. Food habits, home range and activity of *Didelphis aurita* (Mammalia, Marsupialia) in a forest fragment of southern Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna E.*, 36: 85-92.
- Cáceres, N., Napoli, R., Lopes, W., Casella, J. Y Gazeta, G. 2007. Natural history of the marsupial *Thylamys macrurus* (Mammalia, Didelphidae) in fragments of savannah in southwestern Brazil. *J. Nat. Hist.*, 41: 1979-1988.
- Cáceres, N.C. 2003. Use of space by the opossum *Didelphis aurita* Wied-Neiwied (Mammalia, Marsupialia) in a mixed forest fragment of southern Brazil. *Rev. Brasil. Zool.*, 20: 315-322.
- Carson, H.L. 2003. Mate choice theory and the mode of selection in sexual populations. *PNAS*, 100: 6584-6587.
- Castoe, T.A., Doam, T.M. Y Parkinson, C.L. 2004. Data partitions and complex models in Bayesian analysis: the phylogeny of gymnophthalmid lizards. *Syst. Biol.*, 53: 448-469.
- Castoe, T.A., Sasa, M.M. Y Parkinson, C.L. 2005. Modeling nucleotide evolution at the mesoscale: The phylogeny of the Neotropical pitvipers of the *Porthidium* group (Viperidae: Crotalinae). *Mol. Phyl. Evol.*, 37: 881-898.

Cerqueira, R. Y Lemos, B. 2000. Morphometric differentiation between Neotropical black-eared opossums, *Didelphis marsupialis* and *D. aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammalia*, 64: 319-327.

Charnov, E.L. 1983 *Sex allocation*. Princeton University Press.

Clinchy, M., Taylor, A.C., Zanette, L.Y., Krebs, C.J. Y Jarman, P.J. 2004. Body size, age and paternity in common brushtail possums (*Trichosurus vulpecula*). *Mol. Ecol.*, 13: 195-202.

Clutton-Brock, T.H. 1988. Reproductive success. En T.H. Clutton-Brock (ed), *Reproductive Success: Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. pp 472-485. University of Chicago Press, Chicago (IL).

Clutton-Brock, T.H. 1989. Female transfer and inbreeding avoidance in social mammals. *Nature*, 337: 70-71.

Clutton-Brock, T.H. 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press, Princeton (NJ).

Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. Y Guinness, F.E. 1988. Reproductive success in male and female red deer. En T.H. Clutton-Brock (ed), *Reproductive Success: Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. pp 325-343. University of Chicago Press, Chicago (IL).

Clutton-Brock, T.H., Deutsch, J.C. Y Nefdt, R.J.C. 1993. The evolution of ungulate leks. *Anim. Behav.*, 46: 1121-1138.

Clutton-Brock, T.H., Hiraiwa-Hasegawa, M. Y Robertson, A. 1989. Mate choice on fallow deer leks. *Nature*, 340: 463-465.

Clutton-Brock, T.H. Y Harvey, P.H. 1977. Primate ecology and social organization. *J. Zool.*, 183: 1-39.

Clutton-Brock, T.H. Y Parker, G.A. 1995. Sexual coercion in animal societies. *Anim. Behav.* 49: 1345-1365.

Clutton-Brock, T.H. Y Vincent, A.C.J. 1991. Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature*, 351: 58-60.

Clutton-Brock, T.H. Y Huchard, E. 2013. Social competition and its consequences in females mammals. *J. Zool.*, 289: 151-171.

Clutton-Brock, T.H. Y McAuliffe, K. 2009. Female mate choice in mammals. *Quart. Rev. Biol.*, 84: 3-27.

Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. Y Guinness, F.E. 1986. Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Anim. Behav.*, 34: 460-471.

Clutton-Brock, T.H., Harvey, P.H. Y Rudder, B. 1977. Sexual dimorphism, socioeconomic sex ratio and body weight in primates. *Nature*, 269: 797-800.

Cooch, E. Y White, G. 2008. Program Mark: a gentle introduction. 7th ed., <http://www.phidot.org/software/mark/index.html>.

Cooper, L.D. Y Randall, J.A. 2007. Seasonal changes in home ranges of the giant kangaroo rat (*Dipodomys unguis*): a study of flexible social structure. *J. Mammal.*, 88: 1000-1008.

Costa, L.P., Leite, Y.L.R. Y Patton J.L. 2003. Phylogeography and systematic notes on two species of gracile mouse opossums, genus *Gracilinanus* (Marsupialia, Didelphidae). *Proc. Biol. Soc. Washington*, 116: 275-292.

Cote, I.M. Y Hunte, W. 1989. Male and female mate choice in the redlip blenny: why bigger is better. *Anim. Behav.*, 38: 78-88.

Craig, S.A. 1985. Social organization, reproduction and feeding behaviour of a population of yellow-bellied gliders, *Petaurus australis* (Marsupialis: Petauridae). *Aust. Wildl. Res.*, 12: 1-18.

Crowley, P.H., Travers, S.E., Linton, M.C., Cohn, S.L., Sih, A. Y Sargent, R.C. 1991. Mate density, predation risk, and the seasonal sequence of mate choices: a dynamic game. *Am. Nat.*, 137: 567-596.

Cutrer, A.P., Fanjul, M.S. Y Zenuto, R.R. 2012. Females prefer good genes: MHC-associated mate choice in wild and captive tuco-tucos. *Anim. Behav.*, 83: 847-856.

Darwin, CH. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray London, UK.

Davies, N.B. 1991. Mating systems. En: J.R. Krebs y N.B. Davies (eds), *Behavioural ecology*. pp 263-294. Blackwell, Oxford.

Díaz M., Flores, D. Y Barquez, R. 1998. Instrucciones para la preparación y conservación de Mamíferos. Programa de Investigaciones de Biodiversidad Argentina

(PIDBA). Publicaciones especiales N°1, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán y CONICET. Tucumán, Argentina.

Díaz-N, J.F., Gómez-Laverde, M. Y Sánchez-Giraldo, C. 2011. Rediscovery and redescription of *Marmosops handleyi* (Pine, 1981) (Didelphimorphia: Didelphidae), the least known Andean slender mouse opossum. *Mastozool. Neotrop.*, 18: 45-61.

Duchesne, P., Castric, T., Y Bernatchez, L. 2005. PASOS (parental allocation of singles in open systems): a computer program for individual parental allocation with missing parents. *Mol. Ecol. Notes*, 5: 701–704.

Ebensperger, L.A. 1998. Strategies and counterstrategies to infanticide in mammals. *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.*, 73: 321-346

Emlen, S.T. 1976. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 283: 283–313.

Emlen, S.T. Y Oring, L.W. 1977. Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems. *Science*, 197: 215-223.

ESRI. 2011. ArcGIS Desktop: Release 9.3. Redlands, CA: Environmental Systems, Research Institute.

Fisher, D.O. Y Cockburn, A. 2005. The large-male advantage in brown antechinuses: female choice, male dominance, and delayed male death. *Behav. Ecol.*, 17: 164–171.

Fisher, D.O. Y Owens, I.P.F. 2000. Female home range size and the evolution of social organization in macropod marsupials. *J. Anim. Ecol.*, 69: 1083–1098.

Fisher, D.O., Dickman, C.R. Jones, M.E. Y Blomberg, S.P. 2013. Sperm competition drives the evolution of suicidal reproduction in mammals. *PNAS*, 110: 17910-17914.

Fisher, D.O., Nuske, S., Green, S., Seddon, J.M. Y McDonald, B. 2011. The evolution of sociality in small, carnivorous marsupials: the lek hypothesis revisited. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 65: 593-605.

Fisher, D.O. Y Lara, M.C. 1999. Effects of body size and home range on access to mates and paternity in male bridled naitail wallabies. *Anim. Behav.*, 58: 121–130.

Fisher, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford.

- Flores, D.A. 2009. Phylogenetic analyses of postcranial skeletal morphology in *didelphid marsupials*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 320: 1-81.
- Flores, D.A., Barquez, R.M. Y Díaz, M.M. 2008. A new species of *Philander* Brisson, 1762 (Didelphimorphia, Didelphidae). *Mammal. Biol.*, 73: 14-24.
- Fonturbel, F.E., Silva-Rodríguez, E.A., Cárdenas, N.H. Y Jiménez, J.E. 2010. Spatial ecology of monito del monte (*Dromiciops gliroides*) in a fragmented landscape of southern Chile. *Mammal. Biol.*, 75: 1-9.
- Foster, W.K. Y Taggart, D.A. 2008. Generation of sex ratio biases in the red-tailed phascogale (*Phascogale calura*). *Reprod. Fertil. Dev.*, 20: 275–280.
- Franco, M., Quijano, A. Y Soto-Gamboa, M. 2011. Communal nesting, activity patterns, and population characteristics in the near threatened monito del monte, *Dromiciops gliroides*. *J. Mammal.*, 92: 994-1104.
- Fuxjager, M.J., Montgomery, J.L., Becker, E.A. Y Marler, C.A. 2010. Deciding to win: interactive effects of residency, resources and “boldness” on contest outcome in white-footed mice. *Anim. Behav.*, 80: 921-927.
- Gardner, A.L. 1973. The systematic of the genus *Didelphis* (Marsupialia: Didelphidae) in North and Middle America. *Special Publications of Museum of Texas Tech University*, 4: 1-81.
- Gardner, A.L. 2008. *Mammals of South America: Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. Chicago University Press, Chicago.
- Gentile, R. Y Cerqueira, R. 1995. Movement patterns of five species of small mammals in a Brazilian Restinga. *J. Trop. Ecol.*, 11: 671-677.
- Giarla, T.C., Voss, R.S. Y Jansa, S.A. 2010. Species limits and phylogenetic relationships in the didelphid marsupial genus *Thylamys* based on mitochondrial DNA sequences and morphology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 346: 1–67.
- Glanz, W.E. Y Meserve, P.L. 1982. An ecological comparison of small mammal communities in California and Chile. En C.E. Conrad y W.C. Oechel (eds), *Dynamics and management of mediterranean-type ecosystems*. pp 220-226. Gen. Tech. Rep. PSW 58, USDA.
- Glen, A.S., Cardoso, M.J., Dickman. C.R. Y Firestone. K.B. 2009. Who's your daddy?

Paternity testing reveals promiscuity and multiple paternity in the carnivorous marsupial *Dasyurus maculatus* (Marsupialia: Dasyuridae). *Biol. J. Linn. Soc. Lond.*, 96: 1-7.

Glen, A.S. 2008. Population attributes of the spotted-tailed quoll (*Dasyurus maculatus*) in north-eastern New South Wales. *Aust. J. Zool.*, 56: 137-142.

Goldingay, R.L. Y Kavanagh, R.P. 1990. Sociology of the yellow-bellied glider (*Petaurus australis*) at Waratah Creek, New South Wales. *Aust. J. Zool.*, 38: 327-341.

Gomendio, M., Harcourt, A.H. Y Roldan, E.R.S. 1998. Sperm competition in mammals. En T.R. Birkhead y A.P. Møller, *Sperm Competition and Sexual Selection*. pp 667-756. Academic Press, San Diego, California.

Gosling, L.M. Y Roberts, S.C. 2001a. Scent-marking by male mammals: cheat-proof signals to competitors and mates. *Adv. Stud. Behav.*, 30: 169-217.

Gosling L.M. Y Roberts S.C. 2001b. Testing ideas about the function of scent marks in territories from spatial patterns. *Anim. Behav.*, 62: F7-F10.

Gowaty, P.A. Y Buschhaus, N. 1998. Ultimate causation of aggressive and forced copulation in birds: female resistance, the CODE hypothesis, and social monogamy. *Am. Zool.*, 38: 207-225.

Graipel, M., Miller, P.R.M. Y Ximenez, A. 1996. Contribucao a identificao e distribuicao das subespecies de *Lutreolina crassicaudata* (Desmarest) (Marsupialia, Mammalia). *Rev. Bras. Biol.*, 13: 781-790.

Gray, S.J. Y Hurts, J.L. 1998. Competitive behaviour in an island population of house mice, *Mus musculus*. *Anim. Behav.*, 56: 1291-1299.

Haythornthwaite, A.S. Y Dickman, C.R. 2006. Distribution, abundance, and individual strategies: a multi-scale analysis of dasyurid marsupials in arid central Australia. *Ecography*, 29: 285-300.

Head, M.L., Lindholm, A.K. Y Brooks, R. 2008. Operational sex ratio and density do not affect directional selection on male sexual ornaments and behavior. *Evolution*, 62: 135-144.

Henry, S.R. Y Craig, S.A. 1984. Diet, ranging behaviour and social organization of the yellow-bellied glider in Victoria. En A.P. Smith y I.D. Hume (eds), *Possums and Gliders*.

pp. 331–341. Surrey Beatty, Sydney.

Hershkovitz, P. 1999. *Dromiciops gliroides* Thomas, 1894, last of the Microbiotheria (Marsupialia), with a review of the family Microbiotheriidae. *Field. Zool.*, 93: 1–60.

Holekamp, K.E. Y Smale, L. 2000. Feisty females and meek males: reproductive strategies in the spotted hyena. En K. Wallen y J.E. Schneider, *Reproduction in Context: Social and Environmental Influences on Reproductive Physiology and Behavior*. pp 257–285. MIT Press, Cambridge.

Holleley, C.E., Dickman, C.R., Crowther, M.S. Y Oldroyd, B.P. 2006. Size breeds success: multiple paternity, multivariate selection and male semelparity in a small marsupial, *Antechinus stuartii*. *Mol. Ecol.*, 15: 3439–3448.

Hopkins, H.L. Y Kennedy, M.L. 2004. An assessment of indices of relative and absolute abundance for monitoring populations of small mammals. *Wildlife Soc. Bull.*, 32: 1289–1296.

Horne, T. J. Y Ylönen, H. 1998. Heritabilities of dominance-related traits in male bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Evolution*, 52: 894–899.

Hudman, S.P. Y Gotelli, N.J. 2007. Intra- and intersexual selection on male body size are complimentary in the fathead minnow (*Pimephales promelas*). *Behaviour*, 144, 1065–1086.

Ims, R.A. 1988. Spatial clumping of sexually receptive females induces space sharing among male voles. *Nature*, 335, 541–543.

Isaac, J.L. Y Johnson, C.N. Sexual dimorphism and synchrony of breeding: variation in polygyny potential among populations in the common brushtail possum, *Trichosurus vulpecula*. *Behav. Ecol.*, 6: 818–822.

Jaksic, F.M., Silva, S.I., Merserve, P.L. Y Gutiérrez, J.R. 1997. A long-term study of vertebrate predator responses to an El Niño ENSO disturbance in western South America. *Oikos*, 78: 341–354.

Jackson, T.P. Y Skinner, J.D. 1998. The role of territoriality in the mating system of the springbok *Antidorcas marsupialis*. *T. Roy. Soc. S. Afr.*, 53: 271–282.

Jansa, S.A., Y Voss, R.S. 2000. Phylogenetic studies on didelphid marsupials I. Introduction and preliminary results from nuclear IRBP gene sequences. *J. Mammal.*

Evol., 7: 43-77.

Jarman, P.J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48: 215-267.

Johnson, R.P. 1973. Scent marking in mammals. *Anim. Behav.*, 21: 521-535.

Jones, A.G., Arguello, J.R. Y Arnold, S.J. 2004. Molecular parentage analysis in experimental newt populations: the response of mating system measures to variation in the operational sex ratio. *Am. Nat.*, 164: 444-456.

Jordan, N.R., Manser, M.B., Mwanguhya, F., Kyabulima, S., Rüedi, P. Y Cant, M.A. 2011a. Scent marking in wild banded mongooses: 1. Sex-specific scents and overmarking. *Anim. Behav.*, 81: 31-42.

Jordan, N.R., Mwanguhya, F., Furrer, R.D., Kyabulima, S., Rüedi, P. Y Cant, M.A. 2011a. Scent marking in wild banded mongooses: 2. Intrasexual overmarking and competition between males. *Anim. Behav.*, 81: 43-50.

Kappeler, P.M. 1997. Intrasexual selection in *Mirza coquereli*: evidence for scramble competition polygyny in a solitary primate. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 41: 115-127.

Kerr, J.B. Y Hedger, M.P. 1983. Spontaneous spermatogenic failure in the marsupial mouse *Antechinus stuartii* Macleay (Dasyuridae: Marsupialia). *Aust. J. Zool.*, 31: 445-466.

Kodric-Brown, A. 1996. Role of male-male competition and female choice in the development of breeding colouration in pupfish (*Cyprinodon pecosensis*). *Behav. Ecol.*, 7: 431-437.

Kraaijeveld-Smit, F.J.L., Ward, S.J. Y Temple-Smith, P.D. 2002a. Multiple paternity in a field population of a small carnivorous marsupial, the agile antechinus, *Antechinus agilis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 52: 84-91.

Kraaijeveld-Smit, F.J.L., Ward, S.J., Temple-Smith Y Paetkau, D. 2002b. Factors influencing paternity success in *Antechinus agilis*: last-male sperm precedence, timing of mating and genetic compatibility. *J. Evol. Biol.*, 15: 100-107.

Kraaijeveld-Smit, F.J.L., Ward, S.J. Y Temple-Smith, P.D. 2003 Paternity success and the direction of sexual selection in a field population of a semelparous marsupial, *Antechinus agilis*. *Mol. Ecol.*, 12: 475-484.

- Kvarnemo, C. Y Ahnesj, I. 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *TREE*, 11: 404-408.
- Ladeveze, S., De Muizon, C., Beck, R.M.D., Germain, D. Y Céspedes-Paz, R. 2011. Earliest evidence of mammalian social behaviour in the basal Tertiary of Bolivia. *Nature*, 474: 83-86.
- Lande, R. 1980 Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. *Evolution*, 34: 292-305.
- Lane, J.E., Boutin, S., Gunn, M.E. Y Coltman, D.W. 2009. Sexually selected behaviour: red squirrel males search for reproductive success. *J. Anim. Ecol.*, 78: 296-304.
- Lazenby-Cohen, K.A., Cockburn, A. 1988. Lek promiscuity in a semelparous mammal, *Antechinus stuartii* (Marsupialia: Dasyuridae)? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 22: 195–202.
- Leiner, N.O., Setz, E.Z.F. Y Silva, W.R. 2008. Semelparity and factors affecting the reproductive activity of the Brazilian slender opossum (*Marmosops paulensis*) in southeaster Brazil. *J. Mammal.*, 89: 153-158.
- Lemos, B. Y Cerqueira, R. 2002. Morphological differentiation in the white-eared opossum group (Didelphidae: *Didelphis*). *J. Mammal.*, 83: 354–369.
- Lemos, B., Marroig, G. Y Cerqueira, R. 2001. Evolutionary rates and stabilizing selection in large-bodied opossum skulls (Didelphimorphia: Didelphidae). *J. Zool. (Lond.)*, 255: 181–189.
- Lew, D., Pérez-Hernández, R. Y Ventura, J. 2006. Two New Species of *Philander* (Didelphimorphia, Didelphidae) from Northern South America. *Journal of Mammalogy* 87: 224-237.
- Lim, B.K., Engstrom, M.D., Patton, J.C. Y Bickham, J.W. 2010. Molecular phylogenetics of Reigi's short-tailed opossum (*Monodelphis reigi*) and its distributional range extension into Guyana. *Mammal. Biol.*, 75: 287-293.
- Lima, M., Marquet, P.A. Y Jaksic, F.M. 1999. El Niño events, precipitation patterns, and rodent outbreaks are statistically associated in semiarid Chile. *Ecography*, 22: 213-218.
- Lima, M., Stenseth, N.C., Yoccoz, N.G. Y Yaksic, F.M. 2001. Demography and population dynamics of the mouse opossum (*Thylamys elegans*) in semiarid Chile:

seasonality, feedback structure and climate. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 268: 2053-2064.

Lindenfors, P., Gittleman, J.L. Y Jones, K.E. 2007. Sexual size dimorphism in mammals. En D.J. Fairbairn, W.U. Blanckenhorn y T. Székely (eds), *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. pp 16–26. Oxford University Press, New York.

Loison, A., Gaillard, J.M., Pelabon, C. Y Yoccoz, N.G. 1999. What factors shape sexual size dimorphism in ungulates? *Evol. Ecol. Res.*, 1: 611–633.

López-Fuster, M., Salazar, M., Pérez-Hernández, R. Y Ventura, J. 2002. Craniometrics of the orange mouse opossum *Marmosa xerophila* (Didelphimorphia: Didelphidae) in Venezuela. *Acta Theriol.*, 47: 201-209.

López-Fuster, M., Pérez-Hernández, R., Ventura, J. Y Salazar, M. 2000. Effect of environment on skull-size variation in *Marmosa robinsoni* in Venezuela. *J. Mammal.*, 81: 829-837.

Loretto, D. Y Vieira, M.V. 2005. The effects of reproductive and climatic seasons on movements in the black-eared opossum (*Didelphis aurita* wied-neuwied, 1826). *J. Mammal.*, 86: 287-293.

Loretto, D. Y Vieira, M.V. 2008. Use of space by the marsupial *Marmosops incanus* (Didelphimorphia, Didelphidae) in the Atlantic Forest, Brazil. *Mammal. Biol.*, 73: 255-261.

Lorini, M.L., Oliveira, J.A. Y Persson, V.G. 1994. Annual age structure and reproductive patterns in *Marmosa incana* (Lund, 1841) (Didelphidae, Marsupialia). *Mammal. Biol.*, 59: 65-73.

Luebert, F. Y Plischoff, P. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria.

Lutzoni, F., Pagel, M. Y Reeb, V. 2001. Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. *Nature*, 411: 937–940.

Madsen, T., Shine, R., Loman, J. Y Hakansson, T. 1992. Why do female adders copulate so frequently? *Nature*, 355: 440–441.

Marmet, J., Pisanu, B., Chapuis, J-L., Jacob, G. Y Baudry, E. 2012. Factors affecting male and female reproductive success in a chipmunk (*Tamias sibiricus*) with a

scramble competition mating system. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 66: 1449-1457.

Martins, E.G., Bonato, V., Da Silva, C.Q. Y Reis, S.F. 2006a. Seasonality in reproduction, age structure and density of the gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado. *J. Trop. Ecol.*, 22: 461-468.

Meredith, R.W., Westerman, M., Case, J.A. Y Springer, M.S. 2008. A phylogeny and timescale for marsupial evolution based on sequences for five nuclear genes. *J. Mammal. Evol.*, 15: 1-26.

Meserve, P.L. Y Le Boulengé, E. 1987. Population dynamics and ecology of small mammals in the northern Chilean semi-arid region. *Field Zool.*, 39: 413-431.

Meynard, A., Palma, R. Y Rivera-Milla, E. 2002. Filogeografía de las llacas del género *Thylamys* (Marsupialia, Didelphidae) en base a secuencias del gen mitocondrial citocromo b. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 75: 299-306.

Mills, S.C., Grapputo, A., Koskela, E. Y Mappes, T. 2007. Quantitative measure of sexual selection with respect to the operational sex ratio: a comparison of selection indices. *Proc. R. Soc. B*, 274: 143-150.

Mitani, J.C., Gros-Louis, J. Y Richards, A.F. 1996. Sexual Dimorphism, the Operational Sex Ratio, and the Intensity of Male Competition in Polygynous Primates. *Am. Nat.*, 147: 966-980.

Moraes-Junior, E.A. Y Chiarello, A.G. 2005. A radio tracking study of home range and movements of the marsupial *Micoureus demerarae* (Thomas) (Mammalia, Didelphidae) in the Atlantic forest of south-eastern Brazil. *Rev. Brasil. Zool.*, 22: 85-91.

Morrow, E.H. Y Fricke, C. 2004. Sexual selection and the risk of extinction in mammals. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 271: 2395-2401.

Muñoz-Pedreros A. Y Yáñez J. 2009. Mamíferos de Chile. CEA ediciones, Chile.

Murphy, C.G. 1998. Interaction-independent sexual selection and the mechanisms of sexual selection. *Evolution*, 52: 8-18.

Nelson, J. 1995. Intrasexual competition and spacing behaviour in male field voles, *Microtus agrestis*, under constant female density and spatial distribution. *OIKOS*, 73: 9-14.

Nichols, J.D. Y Pollock, K.H. 1983. Estimation methodology in contemporary small mammals capture-recapture studies. *J. Mammal.*, 64: 253–260.

Nicholson, A.J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Aust. J. Zool.*, 2: 9-65.

Nilsson, M., Arnason, R., Spencer, P.B.S. Y Janke, A. 2004. Marsupial relationships and a timeline for marsupial radiation in South Gondwana. *Gene*, 340: 189-196.

Nylyer, J.A.A. 2004. MR. MODELTEST (VERSION 2). Evolutionary Biology Centre, Uppsala University.

Ojala-Barbour, R., Pinto, C.M., Brito, J., Albuja, L., Lee, T., Y Patterson, B. 2013. A new species of shrew-opossum (Paucituberculata: Caenolestidae) with a phylogeny of extant caenolestids. *J. Mammal.*, 94: 967-982.

Orians, G. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *Am. Nat.*, 103: 589-603.

Otis, D.L., Burnham, K.P., White, G.C. Y Anderson, D.R. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62: 1–135.

Pagel, M., Meade, A. Y Barker, D. 2004. Bayesian estimation of ancestral states on phylogenies. *Syst. Biol.*, 53: 673-684.

Palma, R.E., Rivera-Milla, E., Yates, T.L., Marquet, P.A. Y Meynard, A. 2002. Phylogenetic and biogeographic relationships of the mouse opossum *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae) in southern South America. *Mol. Phyl. Evol.*, 25: 245-253.

Palma, E.R. Y Spotorno, A.E. 1999. Molecular Systematics of Marsupials Based on the rRNA 12S Mitochondrial Gene: The Phylogeny of Didelphimorphia and of the Living Fossil Microbiotheriid *Dromiciops gliroides* Thomas. *Mol. Phyl. Evol.*, 13: 525-535.

Palma, E.R., Boric-Bargetto, D., Jayat, J.P., Flores, D.A., Zeballos, H., Pacheco, V., Cancino, R.A., Alfaro, F.D., Rodriguez-Serrano, Y Pardinias, U.F.J. 2014 Molecular phylogenetics of mouse opossums: new findings on the phylogeny of *Thylamys* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Zool. Scr.*, 43: 217-234.

Parker, G.A. 1983. Mate quality and mating decisions. En P. Bateson (ed), *Mate Choice*. pp 141-166. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Parker, G.A. 2000. Scramble in behaviour and ecology. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 355: 1637-1645.
- Patton, J.L., Da Silva, M.N.F. Y Malcolm, J.R. 2000. Mammals of the rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 244: 1-172.
- Pavan, S.E., Rossi, R.V Y Schneider, H. 2012. Species diversity in the *Monodelphis breviceaudata* complex (Didelphimorphia: Didelphidae) inferred from molecular and morphological data, with the description of a new species. *Zool. J. Linn. Soc.*, 165: 190-223.
- Payne, R.B. 1984. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. *Ornithol. Monogr.*, 33: 1-53.
- Perez-Barberia, F.J., Gordon, I.J. Y Page, M.L. 2002. The origins of sexual dimorphism in body size in ungulates. *Evolution*, 56: 1276-1285.
- Pierce, J.D., Dewsbury, D.A. 1991. Female preferences for unmated versus mated males in two species of voles (*Microtus ochrogaster* and *Microtus montanus*). *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 105: 165-171.
- Pine, H.R. 1981. Reviews of the mouse opossums *Marmosa parvidens* Tate and *Marmosa invicta* Goldman (Mammalia: Marsupialia: Didelphidae) with description of a new species. *Mammalia*, 45: 55-70.
- Pine, R.H., Rice, J.E., Bucher, J.E. Tank JR., D.H. Y Greenhall, A.M. 1985. Labile pigments and fluorescent pelage in didelphid marsupials. *Mammalia*, 49: 249-256.
- Pires, A.S. Y F.A.S. Fernandez. 1999. Use of space by the marsupial *Micoureus demerarae* en small Atlantic forest fragments in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 279-290.
- Pörschmann, U., Trillmich, F., Mueller, B. Y Wolf, J.B.W. 2010. Male reproductive success and its behavioural correlates in a polygynous mammal, the Galápagos sea lion (*Zalophus wollebaeki*). *Mol. Ecol.*, 19: 2574-2586.
- Powell, R.A Y Mitchel, M.S. 2012. What is a home range? *J. Mammal.*, 93: 948-958.
- Preston, B.T, Stevenson, I.R., Pemberton, J.M., Coltman, D.W. Y Wilson, K. 2005. Male mate choice influences female promiscuity in Soay sheep. *Proc. R. Soc. B*, 282: 365 -

373.

Preston, B.T., Stevenson, I.R., Lincoln, G.A., Monfort, S.L., Pilkington, J.G. Y Wilson, K. 2012. Testes size, testosterone production and reproductive behaviour in a natural mammalian mating system. *J. Anim. Ecol.*, 81: 296-305.

Quader, S. 2005. Mate choice and its implications for conservation and management. *Anim. Behav.*, 89: 1220-1229.

Quirici, V., Castro, R.A., Ortiz-Tolhuysen, L., Chesh, A.S., Burger, J.R., Miranda, E., Córtez, A., Hayes, L.D. Y Ebensperger, L.A. 2010. Seasonal variation in the range areas of the diurnal rodent *Octodon degus*. *J. Mammal.*, 91: 458-466.

R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Radford, S.L., Croft, D. Y Moss, G.L. 1998. Mate choice in female red-necked pademelons, *Thylogale thetis* (Marsupialia : Macropodoidea). *Ethology*, 104: 217-231.

Ralls, K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *Am. Nat.*, 111: 917-938.

Ranta, E., Laurila, A. Y J. Elmberg. 1994. Reinventing the wheel: analysis of sexual dimorphism in body size. *Oikos* 71: 313-321.

Reynolds, J. 1996. Animal breeding systems. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 68-72.

Richard-Hansen, C., Vié, J.C., Vidal, N. Y Kéravec, J. 1999. Body measurements on 40 species of mammals from French Guiana. *J. Zool.*, 247: 419-428.

Ridley, M. 1983. *The Explanation of Organic Diversity*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Rodrigues, F., L. Dominici, E. Guimaraes Y S. Furtado dos Reis. 2010. Growth and home range size of the gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia: Didelphidae) in Brazilian cerrado. *J. Trop. Ecol.*, 26: 185-192.

Ronquist, F., Y Huelsenbeck, J.P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19: 1572-1574.

Rose, R.W., Nevison, C.M. Y Dixon, A.F. 1997. Testes weight, body weight and mating systems in marsupials and monotremes. *J. Zool. Lond.*, 243: 523-531.

- Rosser, A.M. 1992. Resource distribution, density, and determinants of mate access in puku. *Behav. Ecol.*, 3: 13-24.
- Rossi, R.V, Voss, R. Y Lunde, D. 2010. A revision of the didelphid marsupial genus *Marmosa*. Part 1. The species in Tate's 'mexicana' and 'mitis' sections and other closely related forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 334: 1-81.
- Rubenstein, D.I. 1986. Ecology and sociality in horses and zebras. En D.I. Rubenstein y R.W. Wrangham (eds), *Ecological Aspects of Social Evolution*. pp 282–302. Princeton University Press, Princeton.
- Ryser, J. 1992. The mating system and male mating success of the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*) in Florida. *J. Zool.*, 228: 127-139.
- Sabat, P., Bozinovic, F. Y Zambrano, F. 1995. Role of dietary substrates on intestinal disaccharidases, digestibility, and energetics in the insectivorous mouse-opossum (*Thylamys elegans*). *J. mammal.*, 76: 603-611.
- Simonetti, J.A. 1986. On the assessment of trapping success. *Acta Theriologica*, 31: 171-175.
- Shimmin, G.A., Taggart, D.A. Y Temple-Smith, P.D. 2000. Sperm competition and genetic diversity in the agile antechinus (Dasyuridae: *Antechinus agilis*). *J. Zool.*, 252: 343–350.
- Shimmin, G.A., Taggart, D.A. Y Temple-Smith, P.D. 2002. Mating behaviour in the agile antechinus *Antechinus agilis* (Marsupialia: Dasyuridae). *J. Zool.*, 258: 39–48.
- Shuster, S.M. 2009. Sexual selection and mating systems. *PNAS*, 106: 10009–10016.
- Simonetti, J.A. 1989. Microhabitat use by small mammals in central Chile. *OIKOS*, 56: 309-318.
- Small, M.F. 1989. Female choice in nonhuman primates. *Yearb. Phys. Anthropol.*, 32: 103–127.
- Smuts, B.B. Y Smuts R.W. 1993. Male aggression and sexual coercion of females in nonhuman primates and other mammals: evidence and theoretical implications. *Adv. Stud. Anim. Behav.*, 22: 1–63.
- Solari, S. 2003. Diversity and distribution of *Thylamys* (Didelphidae) in South America, with emphasis on species from the western side of the Andes. En M.E. Jones, C.R.

Dickman y M. Archer (eds), *Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials*. pp 82–101. CSIRO Press, Melbourne.

Solari, S. 2010. A molecular perspective on the diversification of short-tailed opossums (*Monodelphis*: Didelphidae). *Mastozool. Neotrop.*, 17 : 317-333.

Solari, S., Y Pine, R.H. 2008. Rediscovery and redescription of *Marmosa (Stegomarmosa) andersoni* Pine (Mammalia: Didelphimorphia: Didelphidae), an endemic Peruvian mouse opossum, with a reassessment of its affinities. *Zootaxa*, 1567: 59-71.

Solari, S., Pacheco, V., Vivar, E. Y Emmons, L.E. 2012. A new species of *Monodelphis* (Mammalia: Didelphimorphia: Didelphidae) from the montane forests of central Perú. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 125: 295–307.

Steiner, C., Y Catzefflis, F.M. 2003. Mitochondrial diversity and morphological variation of *Marmosa murina* (Didelphidae) in French Guiana. *J. Mammal.*, 84: 822–831.

Steiner, C., Tilak, M., Douzery, E.J.P. Y Catzefflis, F.M. 2005. New DNA data from a transthyretin nuclear intron suggest an Oligocene to Miocene diversification of living South America opossums (Marsupialia: Didelphidae). *Mol. Phyl. Evol.*, 35: 363–379.

Sunquist, M.E., Austand, S.N. Y Sunquist, F. 1987. Movement patterns and home range in the common opossum (*Didelphis marsupialis*). *J. Mammal.*, 68: 173-176.

Taggart, D.A. Y Temple-Smith, P.D. 1991. Transport and storage of spermatozoa in the female reproductive tract of the brown marsupial mouse, *Antechinus stuartii* (Dasyuridae). *J. Reprod. Fert.*, 93, 97-110.

Taylor, A.C., Cowan, P.E., Fricke, B.L. Y Cooper, D.W. 2000. Genetic analysis of the mating system of the common brushtail possum (*Trichosurus vulpecula*) in New Zealand farmland. *Mol. Ecol.*, 9: 869-879.

Tregenza, T. Y Wedell, N. 2000. Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: invited review. *Mol. Ecol.*, 9: 1013–1027.

Trillmich, F. Y Wolf, J.B.W. 2008. Parent–offspring and sibling conflict in Galapagos fur seals and sea lions. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 62: 363–375.

Trivers, R. 1972. Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (ed), *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. pp 139-179. Aldine Press, Chicago.

- Trivers, R.L. Y Willard, D.E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179: 90-92.
- Vanpé, C., Kjellander, P., Galan, M., Cosson, J.F., Aulagnier, S., Liberg, O. Y Hewison, A.J.M. 2008. Mating system, sexual dimorphism, and the opportunity for sexual selection in a territorial ungulate. *Behav. Ecol.*, 19: 309-316.
- Vásquez, R.A. 1996. Patch utilization by three species of Chilean rodents differing in body size and mode of locomotion. *Ecology*, 77: 2343-2351.
- Ventura, J., Salazar, M., Pérez-Hernández, R. Y López-Fuster, M.J. 2002. Morphometrics of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in Venezuela. *J. Mammal.*, 83: 1087-1096.
- Ventura, J., Pérez-Hernández, R. Y López-Fuster, M.J. 1998. Morphometric assessment of the *Monodelphis breviceaudata* group (Didelphimorphia: Didelphidae) in Venezuela. *J. Mammal.*, 79: 104-117.
- Villavicencio, C.P., Márquez, I.N., Quispe, R. Y Vásquez R.A. 2009. Familiarity and phenotypic similarity influence kin discrimination in the social rodent *Octodon degus*. *Anim. Behav.*, 78: 377-384.
- Voss R.S., Lim, B.K., Diaz, J.F. Y Jansa, S.A. 2013. A new species of *Marmosops* (Marsupialia: Didelphidae) from the Pakaraima Highlands of Guyana, with remarks on the origin of the endemic Pantepuí mammal fauna. *Am. Mus. Nov.*, 3778: 1-27.
- Voss, R.S., Y Jansa, S.A. 2003. Phylogenetic studies on didelphid marsupials II. Nonmolecular data and new IRBP sequences: Separate and combined analyses of didelphine relationships with denser taxon sampling. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 276: 1-82.
- Voss, R.S., Y Jansa, S.A. 2009. Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 322: 1-177.
- Voss, R.S., Lunde, D.P. Y Jansa, S.A. 2005. On the contents of *Graciliananus* Gardner and Creighton, 1989, with the description of a previously unrecognized clade of small didelphid marsupials. *Am. Mus. Nov.*, 3482: 1-34.
- Voss, R.S., Yensen, E. Y Tarifa, T. 2004. An introduction to *Marmosops* (Marsupialia: Didelphidae), with the description of a new species from Bolivia and notes on the

- taxonomy and distribution of other Bolivian congeners. *Am. Mus. Nov.*, 3466: 1–40.
- Voss, R.S., Pine R.H. Y Solari, S. 2012. A new species of the didelphid marsupial genus *Monodelphis* from eastern Bolivia. *Am. Mus. Nov.*, 3740: 1–14.
- Waser, P.M. Y DeWoody, J.A. 2006. Multiple paternity in a philopatric rodent: the interaction of competition and choice. *Behav. Ecol.*, 17: 971–978.
- Weber, D.M., Millar, J.S. Y Neff, B.D. 2007. Male reproductive success and female preference in bushy-tailed woodrats (*Neotoma cinerea*): do females prefer males in good physical conditions? *Can. J. Zool.*, 85: 169-176.
- Weckerly, F.W. 1998. Sexual-size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. *J. Mammal.*, 79: 33-52.
- Weir, L.K., Grant, J.W.A. Y Hutchings, J.A. 2011. The influence of operational sex ratio on the intensity of competition for mates. *Am. Nat.*, 177: 167-176.
- Weladji, R.B., Klein, D.R., Holand, Ø. Y Mysterud, A. 2002. Comparative response of reindeer/caribou and other northern ungulates to climatic variability. *Rangifer*, 22: 33-50.
- White, G.C. Y Burnham, K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46 (Suppl.): 120–138.
- Whitehead, H. 1990. Rules for roving males. *J. Theor. Biol.*, 145: 355-368.
- Whitehead, H. 1994. Delayed competitive breeding in roving males. *J. Theor. Biol.*, 166: 127-133.
- Whitehead, H. 1995. Investigating structure and temporal scale in social organizations using identified individuals. *Behav. Ecol.*, 6: 199-208.
- Williams, G.C. 1975. *Sex and Evolution*. Princeton University Press, New Jersey.
- Wilson, D.E., Y Reeder, D.M. 2005. *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Wolff, J.O. Y Macdonald, D.W. 2004. Promiscuous females protect their offspring. *TREE*, 19: 127–134.
- Woodman, N., Slade, N.A., Tim, R.M. Y Schmidt, C.A. 1995. *Mammalian community*

structure in lowland, tropical Peru, as determined by removal trapping. Zool. J. Linn. Soc. Lond., 113: 1-20.

Wooller, R.D., Richardson, K.C., Garavanta, C.A.M., Saffer, V.M., Bryant, K.A. 2000. Opportunistic breeding in the polyandrous honey possum, *Tarsipes rostratus*. Aust. J. Zool., 48: 669–680.

Wüster, W., Crookes, S., Ineich, I., Mané, Y., Pook, C.E., Trape, J.F. Y Broadley, D.G. 2007. The phylogeny of cobras inferred from mitochondrial DNA sequences: Evolution of venom spitting and the phylogeography of the African spitting cobras (Serpentes: Elapidae: *Naja nigricollis* complex). Mol. Phyl. Evol., 45: 437–453.

Yue, G.H. Y Hong, X.J. 2014. Practical Considerations of Molecular Parentage Analysis in Fish. J. World Aquac. Soc., 45: 89-103.