

ACTIVIDAD REPRODUCTIVA DE *Nephelomys meridensis* (RODENTIA:
CRICETIDAE) EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA (SANTA
BÁRBARA, SANTANDER)

ANGELA MARIA VILLAMIZAR RAMIREZ

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA

2016

ACTIVIDAD REPRODUCTIVA DE *Nephelomys meridensis* (RODENTIA:
CRICETIDAE) EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA (SANTA
BÁRBARA, SANTANDER)

ANGELA MARÍA VILLAMIZAR RAMÍREZ

Trabajo de grado para obtener el título de
Bióloga

Director

VICTOR HUGO SERRANO CARDOZO
PhD Ciencias biológicas

Codirectora

MARTHA PATRICIA RAMÍREZ PINILLA
PhD Ciencias biológicas

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA

2016

DEDICATORIA

Este trabajo lo dedico a Dios por darme el regalo de la vida, por ser mi guía, por su amor, misericordia y compañía. También, por la creación de la maravillosa naturaleza, de la cual he sido una gran seguidora al punto de decidir estudiarla.

A mi mamá Sara Ramírez Nossa por su amor, compañía y apoyo que siempre me ha dado y me seguirá dando. Además, por ser ese ejemplo de vida tan grande de fortaleza.

A mis hermanos Fernando Villamizar Ramírez y Javier Eduardo Villamizar Ramírez por su compañía y apoyo, por ser parte de esta gran familia.

A Carlos Daniel Pimentel Díaz por ser esa compañía y ese apoyo tan grande que ha sido, así como lo han sido sus buenos consejos, por estar a mi lado siempre en las buenas y en las malas.

A mis amigos que me dejó el grupo Juventud Activa Salvatoriana por ser mis amigos de vida, por preocuparse por mí, por darme todos los momentos felices que hemos pasado.

A mis compañeros de carrera, en especial a Laura Camila Vargas Ramírez, Kristel Jiménez Vado y Christian Fernando Cagua, por ser la gran compañía que han sido, por todos los buenos y felices momentos que pasamos en todas las salidas de campo que tuvimos juntos.

ANGELA MARIA VILLAMIZAR RAMIREZ

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todos los profesores que hicieron parte de mi formación, en especial a mi director Victor Hugo Serrano Cardozo y a mi codirectora Martha Patricia Ramírez Pinilla, por su dirección y apoyo en el transcurso de la realización de este trabajo.

A la Universidad Industrial de Santander y al Grupo de estudios en Biodiversidad por permitirme realizar este trabajo.

A Robinson y Arelis por la agradable estadía que nos dieron durante todo el tiempo de trabajo de campo, personas así se llevan en el corazón y hacen de este mundo algo mucho mejor.

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN.....	13
1. OBJETIVOS.....	16
1.1 OBJETIVO GENERAL.....	16
1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	16
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	17
2.1 ACTIVIDAD REPRODUCTIVA.....	18
2.2 RECURSOS ALIMENTICIOS AMBIENTALES.....	21
2.3 ANÁLISIS DE DATOS.....	22
3. RESULTADOS.....	24
3.1 ACTIVIDAD REPRODUCTIVA.....	27
3.2 CICLO ESTRAL.....	28
3.3 ACTIVIDAD REPRODUCTIVA Y SU RELACIÓN CON LA PRECIPITACIÓN Y RECURSOS ALIMENTICIOS.....	31
4. DISCUSIÓN.....	33

5. CONCLUSIÓN.....39

BIBLIOGRAFÍA.....40

LISTA DE TABLAS

Pág.

Tabla 1. Categorías de edad en machos y hembras de <i>Nephelomys meridensis</i> basadas en el sexo, LCC, peso y descripción del pelaje de los individuos capturados en este estudio.....	19
Tabla 2. Estado reproductivo encontrado en las hembras recapturadas de <i>Nephelomys meridensis</i> durante el muestreo. (**, en esta hembra se presume un estro post-parto).....	24
Tabla 3. Comparación entre sexos en los tamaños corporales (mm) y el peso (g) de los individuos adultos de toda la muestra de <i>Nephelomys meridensis</i> . Se especifica el promedio \pm desviación estándar, los intervalos mayores e inferiores entre paréntesis, la muestra total estudiada entre paréntesis y la probabilidad de significancia (p) de la prueba t-student o su homóloga no paramétrica U de Mann-Whitney. (*, probabilidad significativa).....	27

LISTA DE FIGURAS

Pág.

Figura 1. Peso corporal de individuos adultos e inmaduros (juveniles y sub-adultos) machos y hembras de *Nephelomys meridensis*. Las flechas indican los adultos con menor peso. El área del fondo muestra la precipitación.....26

Figura 2. Proporción de hembras preñadas, lactantes y reproductivas de *Nephelomys meridensis* y promedio de lluvia mensual durante todo el muestreo. Los números encima de las barras denotan el número de hembras en ese mes (capturas y recapturas). Hembras capturadas en estro (estrellas) y en proestro (círculo). Junio no se incluyó pues solo se capturó a 1 individuo.....28

Figura 3. Fases del ciclo estral encontradas en cada hembra de *Nephelomys meridensis* mantenidas en cautiverio. Hembra 1 a 5 sin evidencias de preñez o lactancia, hembra 6 preñada. Hembra recapturada (*); hembra preñada que tuvo estro postparto (**). Se observó un ciclo estral completo para las hembras 4 y 1* (proestro, estro y metaestro o diestro).....30

Figura 4. Fases del ciclo estral a partir de frotis vaginales en hembras de *Nephelomys meridensis*. (A) proestro, (B) estro, (C) metaestro, (D) diestro. Células nucleadas (flecha negra), células cornificadas (triángulo negro) y leucocitos (flecha blanca). Barra de escala 50 μ30

RESUMEN

TÍTULO: ACTIVIDAD REPRODUCTIVA DE *Nephelomys meridensis* (RODENTIA: CRICETIDAE) EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA (SANTA BÁRBARA, SANTANDER)

AUTOR: ANGELA MARÍA VILLAMIZAR RAMÍREZ **

PALABRAS CLAVE: BOSQUE ANDINO, FACTORES AMBIENTALES, *Nephelomys meridensis*, REPRODUCCIÓN.

En este trabajo se estudia el efecto de la precipitación y la disponibilidad de alimentos en la actividad reproductiva anual de una población de *Nephelomys meridensis* en un fragmento de bosque andino de roble en la Cordillera Oriental de Colombia. Mensualmente, desde octubre del 2014 a septiembre del 2015, se establecieron 5 estaciones fijas en un intervalo altitudinal de 2530 a 2657 m; en cada una se ubicaron de manera aleatoria 20 trampas Sherman. La actividad reproductiva se estableció en hembras adultas por el desarrollo de las mamas y la morfología externa de la abertura vaginal; las mismas se categorizaron como preñadas o en lactancia; además se complementó el análisis de la condición reproductiva con el análisis de frotis vaginales realizados a cada hembra con vagina abierta y con la descripción a manera general del ciclo estral de hembras en cautiverio. Las hembras de esta población de *N. meridensis* se reproducen continuamente a lo largo del año. Se encontraron hembras preñadas y en lactancia todos los meses y hembras en estro en varios meses. Se determinó la presencia de estro post-parto tanto en cautiverio como en campo; bajo las condiciones de cautiverio, el ciclo estral puede durar más de 5 días debido a que algunas fases se extienden por más de 2 días. No se encontró una relación entre la frecuencia de hembras reproductivas en cada estado y la variación en el promedio mensual de lluvias, ni tampoco con la variación en la oferta ambiental de alimento (abundancia de artrópodos y frutos de roble). Por tanto, en esta población de *N. meridensis* las hembras tienen un patrón de poliestría no estacional lo que sugiere una oferta ambiental constante de recursos para la reproducción.

* Trabajo de grado.

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director: Víctor Hugo Serrano Cardozo, PhD. Codirectora: Martha Patricia Ramírez Pinilla, PhD.

ABSTRACT

TITLE: REPRODUCTIVE ACTIVITY OF *Nephelomys meridensis* (RODENTIA: CRICETIDAE) IN THE CORDILLERA ORIENTAL OF COLOMBIA (SANTA BARBARA, SANTANDER)

AUTHOR: ANGELA MARÍA VILLAMIZAR RAMÍREZ

KEYWORDS: ANDEAN FOREST, ENVIRONMENTAL FACTORS, *Nephelomys meridensis*, REPRODUCTION.

In this work we studied the effect of rainfall and food availability in the annual reproductive activity of a population of *Nephelomys meridensis* in a fragment of Andean oak forest in the Cordillera Oriental of Colombia. Monthly, from October 2014 to September 2015, 5 fixed stations were established along an altitudinal range of 2530-2657 m, 20 Sherman traps were placed randomly in each station. The reproductive activity was established in adult females by nipples development and the external morphology of the vaginal opening, they were categorized as pregnant or as lactation; besides, the analysis of the reproductive condition was complemented with the analysis of vaginal smears of each female with open vagina and with a general description of the estrous cycle for some females in captivity. The females of this population of *N. meridensis* reproduce continuously throughout the year, females were pregnant and in lactation every month and estrous females in several months. The presence of postpartum estrus both in captivity and in the field was determined; under the conditions of captivity, the estrous cycle can last more than 5 days because some stages are spread over two days. No relationship was found between the frequency of reproductive females in each reproductive state and the monthly average of rainfall nor with the variation in the environmental availability of food (arthropod and oak fruit abundance). Therefore, in this population of *N. meridensis* females have an aseasonal polyestric pattern suggesting a constant offer of environmental resources for reproduction.

* Degree work.

** Science Faculty, Department of Biology. Director: Víctor Hugo Serrano Cardozo, PhD. Codirectora: Martha Patricia Ramírez Pinilla, PhD.

INTRODUCCIÓN

La actividad reproductiva en mamíferos pequeños ha sido documentada mayormente en latitudes de zonas templadas, en donde factores como el fotoperiodo, disponibilidad de recursos, temperatura ambiental y precipitación, influyen en los patrones reproductivos (Bronson, 1985). Sin embargo, en el trópico donde habitan la mayoría de los mamíferos son pocos los estudios realizados, existiendo un gran vacío en el entendimiento de la regulación de la reproducción por factores ambientales en esta zona (Bronson, 2009).

Varios estudios sugieren que la reproducción en roedores tropicales es continua (Lacher, 1992). Por ejemplo en *Oryzomys capito* (Fleming, 1971), *O. nigripes*, *O. trinitatis* (Fonseca y Kierulff, 1989), *Proechimys semispinosus*, *Hoplomys gymnurus* (Alberico y Gonzáles-M, 1993) y *Nyctomys sumichrasti* (Romero y Timm, 2013), entre otros. Sin embargo, existe evidencia de picos reproductivos ya sea en época de mayor o menor precipitación (Lacher, 1992; Bronson, 2009); por ejemplo, *Oryzomys intermedius* y *Trinomys iheringi* tienen el pico reproductivo en época de mayores lluvias y *Nectomys squamipes* se reproduce estacionalmente (Bergallo y Magnusson, 1999); en *Akodon cursor* el pico reproductivo inicia al final de la temporada de lluvias y va hasta el fin de la estación seca (Fonseca y Kierulff, 1989). La actividad reproductiva estacional en roedores tropicales estaría entonces relacionada con la drasticidad de las estaciones de lluvia y sequía y su relación con la disponibilidad de recursos para la reproducción.

El ciclo reproductivo de las hembras, llamado ciclo estral en mamíferos, ha sido bastante estudiado en ratones y ratas de laboratorio (p. ej. en Hubscher et al., 2005; Yener et al., 2007; Caligioni, 2009; Byers et al., 2012; McLean et al., 2012), mientras que en roedores silvestres es poco conocido. Sin embargo, se ha

estudiado bajo condiciones de laboratorio en *Baiomys taylori* (Hudson, 1974) y *Peromyscus californicus* (Gubernick, 1988) entre otros. En Colombia se documentó para *Proechimys chrysaеolus* (Sabogal-Guáqueta et al., 2013), relacionándolo con el comportamiento social. El ciclo estral consiste de cuatro fases denominadas proestro, estro, metaestro y diestro; cada una se distingue por el tipo y cantidad de células del epitelio vaginal, además de la presencia o ausencia de leucocitos (Yener et al., 2007; Byers et al., 2012). El cambio del epitelio en cada fase, se debe a eventos endocrinos específicos que ocurren en el organismo durante el ciclo reproductivo (Caligioni, 2009; McLean et al., 2012).

Nepheleomys meridensis es un roedor que pertenece a la familia Cricetidae y anteriormente al género *Oryzomys* bajo el grupo “*albigularis*”. Según Weksler et al. (2006) este grupo no forma un grupo monofilético e integra un complejo de especies, por lo tanto, indican que debía constituir un nuevo género, el cual denominaron *Nepheleomys*. La especie *N. meridensis* se distribuye desde el noreste de la Cordillera Oriental de Colombia en el departamento de Boyacá hasta el norte de la Sierra de Mérida de Venezuela y se encuentra en elevaciones de 1100 a 4000 m (Percequillo, 2015).

Los individuos del género *Nepheleomys* son terrestres, sociales y nocturnos; se refugian dentro de árboles caídos y en formaciones rocosas cubiertas de musgo, y su alimentación comprende frutos, artrópodos y semillas (Rivas, 1997; Gibson, 2014). No se tienen datos más detallados sobre estos aspectos para la especie.

Para una población de *Nepheleomys meridensis* que habita en un fragmento de bosque andino en la Cordillera Oriental de Colombia se estudia en este trabajo la actividad reproductiva anual de las hembras y la relación que ésta pueda tener con aspectos ambientales que la podrían regular como la precipitación y la oferta de

recursos alimenticios. Este estudio contribuye al conocimiento de la reproducción asociada con factores ambientales en los mamíferos pequeños que habitan bosques de tierras altas en el Neotrópico.

1. OBJETIVOS

1.1 OBJETIVO GENERAL:

Estudiar la actividad reproductiva anual de las hembras de *Nephelomys meridensis* y la relación que ésta pueda tener con aspectos ambientales que la podrían regular como la precipitación y la oferta de recursos alimenticios.

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

- Determinar si la reproducción de *Nephelomys meridensis* es estacional o continua en el año.
- Establecer si existe relación entre la actividad reproductiva y la precipitación de la zona.
- Definir si la actividad reproductiva es influenciada por los recursos alimenticios de la zona de estudio.
- Describir el ciclo estral de las hembras de *N. meridensis*.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo se realizó en un fragmento de bosque andino de roble en la Cordillera Oriental de Colombia a una altitud aproximada de 2600 m, localizado a los 7° 01' 9.9" de latitud norte y 72° 53' 33.6" de longitud oeste en la vereda Esparta del municipio Santa Bárbara, Santander, Colombia. El bosque se caracteriza por presentar gran abundancia del roble *Quercus humboldtii*, seguido de individuos de la familia Clusiaceae y Rubiaceae. El área presenta un régimen de lluvias bimodal, con dos periodos de lluvias altas, de abril a junio y de agosto a noviembre, y dos periodos de lluvias bajas, uno en julio y otro de diciembre a marzo y tiene una precipitación anual aproximada de 1214 mm (Worldclim – Global Climate Data).

Se realizó un muestreo mensual desde octubre de 2014 hasta septiembre de 2015 (excepto febrero). Para cada muestreo se establecieron 5 estaciones fijas separadas cada 25 m, en un intervalo altitudinal desde 2530 a 2657 m, abarcando un área aproximada de 18.427 m². En cada estación se colocaron aleatoriamente 20 trampas Sherman (23x 9x7.7 cm) sobre el suelo, para un total de 100 trampas, las cuales estuvieron activas de 4 a 5 noches consecutivas para cada periodo de muestreo. Cada día fueron cebadas con una mezcla de maní molido, avena en hojuelas, masa de maíz pelado, grasa vegetal y esencia de vainilla, mantecado o banano y revisadas en las horas de la mañana y la tarde.

A cada individuo capturado se le registró el sexo, el peso con una pesola (100 g) y las medidas estándar con un calibrador (± 0.02 mm) [Longitud total (LT), longitud cabeza-cuerpo (LCC), longitud de la cola (LC), longitud de la oreja (LO) y longitud de la pata posterior (LP)]; además, los ratones se marcaron mediante la inyección en el dorso de un micro-chip intradérmico de 5 mm (Biomark®) desinfectado con

solución de yodo. Los animales fueron liberados en el mismo sitio de captura; sin embargo, algunos individuos fueron colectados para corroborar su determinación taxonómica siguiendo la clave propuesta por Percequillo (2015) para el género *Nephelomys*. Estos individuos fueron ingresados a la colección de mastozoología de la Universidad Industrial de Santander.

El esfuerzo de captura se calculó multiplicando el número de trampas instaladas en la zona de estudio por el número de noches de muestreo por mes. Además, se calculó el éxito de captura mediante la fórmula $Ex. C. = (C.T/E.C) \times 100$, donde: Ex. C = éxito de captura, C.T. = número de individuos capturados y E.C = esfuerzo de captura (Steinmann et al., 2003; Gallina et al., 2008).

2.1 ACTIVIDAD REPRODUCTIVA

A partir de las medidas morfológicas del peso y la longitud cabeza-cuerpo (LCC), además de la coloración del pelo dorsal de los individuos capturados en este estudio, se determinaron las tres categorías de edad, adulto, sub-adulto y juvenil (Tabla 1), estas dos últimas se tomaron como categoría de individuos inmaduros.

Tabla 1. Categorías de edad en machos y hembras de *Nephelomys meridensis* basadas en el sexo, LCC, peso y descripción del pelaje de los individuos capturados en este estudio.

Categoría de edad	Sexo	LCC (mm)	Peso (g)	Pelaje dorsal
Adultos	Machos (N=42)	148.1±10.3	73.5±10.8	Abundante y de color marrón con puntas ocre
	Hembras (N=28)	144.4±7.1	64.6±7.9	
Sub-adultos	Machos (N=3)	126.3±3.2	52.6±10.1	Menos abundante y de color marrón con algunas puntas ocre
	Hembras (N=3)	124.6±4.5	45±6.2	
Juveniles	Machos (N=5)	107±6.3	33.8±5.1	Escaso y de color gris oscuro sin puntas ocre
	Hembras (N=10)	106.5±9	34.3±12.4	

La condición reproductiva se estableció solo en hembras adultas mediante la observación de características morfológicas externas como el desarrollo de las mamas y el estado de la vagina (cerrada, abierta o con tapón vaginal), y por el análisis de muestras de frotis vaginales para la determinación de la fase del ciclo estral.

Las hembras adultas fueron categorizadas como preñadas (tapón vaginal o vagina poco abierta con mamas desarrolladas) o en lactancia (vagina abierta con mamas desarrolladas y producción de leche). El tapón vaginal es una mezcla entre el esperma, secreciones de las glándulas sexuales accesorias de los machos y secreciones vaginales que coagula en la vagina formándose un “tapón” de textura seca y relativamente dura; este tapón parece impedir que la hembra sea copulada por otro macho (Benavides y Guénet, 2003). La presencia de tapón vaginal en las hembras fue considerada como un indicativo de cópula reciente.

La obtención de muestras de frotis vaginales se realizó a cada hembra con vagina abierta. Los frotis vaginales se hicieron mediante un lavado vaginal con una micropipeta Accumax Pro (0.1-10 μ l); se introdujo solución salina (4.5 μ l) al 0.9% en el conducto vaginal, se recogió y depositó la muestra en una lámina portaobjetos, la cual se dejó secar a temperatura ambiente y se fijó agregando unas gotas de etanol al 70% dejando secar una vez más a temperatura ambiente. Las muestras así tomadas se tiñeron con eosina y azul de metileno al 10% y se observaron en un microscopio (Nikon Eclipse 55i®) y se fotografiaron con una cámara Canon EOS Rebel XS®. Se realizó un duplicado de cada lavado para procurar tener mejores resultados. Las hembras que no presentaron caracteres morfológicos de preñez o lactancia pero que según su caracterización del epitelio vaginal se encontraron en proestro, estro o metaestro se categorizaron como hembras reproductivas ya que hay una estimulación hormonal para cada fase y un indicativo claro de que son sexualmente receptivas.

Para tratar de determinar el ciclo estral en las hembras de esta población, durante cada mes de muestreo se tomaron 1 o 2 hembras con las vaginas abiertas y 1 macho reproductivo del total de individuos capturados (debido a la baja captura de individuos en algunos meses) y se mantuvieron en cautiverio por un periodo de 4 a 6 días. Cada individuo permaneció por separado en recipientes de plástico transparente (34.5; 24; 24.5 cm), a los que se les adecuó una capa de hojarasca seca en el fondo y se realizaron entre 80 y 90 huecos en la tapa para permitir el flujo de aire. A los individuos se les alimentó con algunos granos de almendras y maní sin sal, además de bellotas de roble pequeñas y se les suministro agua ad libitum. Día por medio se colocó cada hembra junto al macho (sin darles oportunidad de cópula). Terminados los días de cautiverio, los individuos se liberaron en el sitio de captura. Durante la fase de cautiverio, cada día a la misma hora se realizó un frotis vaginal a cada hembra que se trató de la misma manera como se describió arriba.

Las fases del ciclo estral se diferenciaron cualitativamente teniendo en cuenta el tipo de células del epitelio vaginal presentes en cada muestra (Hubscher et al., 2005; Yener et al., 2007; Caligioni, 2009; Byers et al., 2012; McLean et al., 2012), tanto para las hembras en cautiverio como para las capturadas. Después de haber identificado las fases en cada hembra, se pudo determinar sus características y presumir su duración en cautiverio. Adicional al registro y análisis de los frotis vaginales, a cada hembra se le tomaron fotografías (Cámara Nikon Coolpix l330®) a la apertura vaginal para observar cambios de la misma durante el ciclo estral (Byers et al., 2012).

Para los machos adultos se pretendió determinar la actividad reproductiva por la posición de los testículos como ha sido considerado en otros trabajos (machos reproductivos con testículos escrotales y machos no reproductivos con testículos abdominales), como en *Hopломys gymnurus* y *Proechimys semispinosus* por Alberico y González-M (1993) y *Rhipidomys latimanus* por Montenegro-Díaz et al. (1991), entre otros. Sin embargo, los machos se sacaron del análisis ya que se observó la alteración de la posición de los testículos escrotales al ponerse en posición abdominal tras ser manipulados, por lo tanto, se determinó que la posición de los testículos es un indicativo no confiable de su actividad reproductiva.

2.2 RECURSOS ALIMENTICIOS AMBIENTALES

La colecta de recursos alimenticios (artrópodos) se hizo mensualmente; para esto se instalaron trampas de caída en cada estación, conformadas por 10 vasos plásticos de 16 Oz con una mezcla de agua y jabón, durante 96 horas cada mes. Los individuos colectados se almacenaron en alcohol al 70%, posteriormente se identificaron a nivel taxonómico de orden y se pesaron para obtener la biomasa

húmeda, después, se dejaron secar nuevamente para ser pesados y obtener el peso seco (Pesola® M500, 500g d=0.1g).

También se incluyó la evaluación de los recursos alimenticios con relación a la oferta vegetal; para esto se incluyó únicamente el roble *Quercus humboldtii*, al cual se le realizó un seguimiento visual de su fructificación durante el tiempo de muestreo en la zona de estudio.

2.3 ANÁLISIS DE DATOS

Para determinar diferencias significativas en la proporción de sexos para todo el estudio y por cada mes se empleó una prueba binomial con proporción 0.50 (software R v3.2.2) y para establecer si existía diferencia significativa entre la abundancia de machos y hembras a través del tiempo se utilizó un χ^2 . Para evaluar la posible existencia de diferencias significativas entre sexos en los tamaños corporales en los individuos adultos, se compararon 6 variables: el peso corporal y las 5 medidas morfológicas estándar y se determinó mediante una prueba t-student o su homóloga no paramétrica U de Mann-Whitney, según haya sido el caso. Se calculó el índice de dimorfismo sexual para las variables que mostraron diferencias significativas entre machos y hembras sólo para individuos adultos (Schulte-Hostedde 2007).

Además, se determinó si hubo variación significativa en el peso corporal en el tiempo mediante una prueba de Kruskal-Wallis.

Para determinar si hay diferencias significativas entre la cantidad de adultos con respecto a los inmaduros obtenida para todo el periodo de muestreo se utilizó una prueba U de Mann-Whitney y para determinar si había diferencias significativas en su distribución a través del tiempo se usó un χ^2 .

La actividad reproductiva mensual se tomó como el número de hembras preñadas, número de hembras en lactancia y número de hembras reproductivas según la caracterización del epitelio vaginal. Se estableció la existencia de diferencias significativas en la abundancia de hembras preñadas, en lactancia y reproductivas a través del tiempo mediante un Chi^2 .

Para determinar si existía asociación entre los promedios mensuales de precipitación y el promedio mensual de biomasa de artrópodos con la actividad reproductiva se usó una correlación de Spearman (software R v3.2.2; paquete Hmisc). Las pruebas estadísticas U de Mann-Whitney, t-student, Chi^2 y Kruskal-Wallis se realizaron en el software STATISTICA 7.0 (StatSoft, 2004); con probabilidad de significancia menor a 0.05.

3. RESULTADOS

El esfuerzo total de muestreo fue 4.312 trampas/noche, el éxito de captura fue 2.1 % y se capturaron en total 91 individuos en 135 capturas. Los individuos recapturados fueron 17, de los cuales 14 fueron adultos (8 machos y 5 hembras), 1 hembra sub-adulta y 2 hembras juveniles. El número de veces en el que un individuo fue recapturado varió de 1 a 7, siendo los adultos más veces recapturados (1-7) que los inmaduros (1-2). En la tabla 2 se observa el estado en el que se encontraba cada hembra en la captura y la recaptura. Con base en estos datos de recapturas en hembras se presume que el periodo de gestación puede durar entre 28 y 32 días, y que la madurez sexual en hembras puede alcanzarse a los 100 días aproximadamente.

Tabla 2. Estado reproductivo encontrado en las hembras recapturadas de *Nepheleomys meridensis* durante el muestreo. (**, en esta hembra se presume un estro post-parto).

Categoría de edad	# Hembra	Estado reproductivo en la captura	Días transcurridos	Estado reproductivo en la recaptura
Adultas	1	Preñada temprana	27	Preñada tardía
	2	Preñada temprana	27	Preñada tardía
	3	Preñada temprana	32	En lactancia
	4	Estro	26	Estro
	5**	Preñada tardía	27	Preñada tardía
Sub-adulta	6	----	30	Adulta en estro
Juveniles	7	----	47	Adulta preñada temprana
	8	----	65	En lactancia

En todo el periodo de muestreo se obtuvo una mayor captura de adultos (70 individuos, 42 machos y 28 hembras) que de inmaduros (21 individuos, 8 machos y 13 hembras). Así, la captura de adultos respecto de los inmaduros fue significativamente diferente ($U= 9.5$; $p= 0.008$). A través del tiempo se encontraron diferencias significativas, tanto para los adultos ($\chi^2= 45.78$; $p<0.0001$) que se encontraron en mayor proporción entre octubre y marzo, como para los inmaduros ($\chi^2= 23.68$; $p<0.008$), que se encontraron mayormente entre abril y septiembre (Fig. 1).

La proporción de sexos (machos: hembras) para todo el muestreo fue 1:0.82 (50 machos y 41 hembras), sin diferencias significativas ($p= 0.40$, test binomial con proporción 0.50). La abundancia de las hembras se mantuvo constante durante el muestreo ($\chi^2= 7.95$; $p= 0.54$) con una leve disminución en enero, marzo y septiembre; en los machos el número de individuos aumentó entre septiembre y marzo, siendo significativamente diferente en el tiempo ($\chi^2= 20.50$; $p< 0.015$) (Fig. 1). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas de la proporción de sexos en cada mes. El peso promedio mensual a través del tiempo no varió en machos adultos ($H=15.45$; $p= 0.08$), pero si en las hembras adultas ($H= 30.36$; $p= 0.0007$) (Fig. 1).

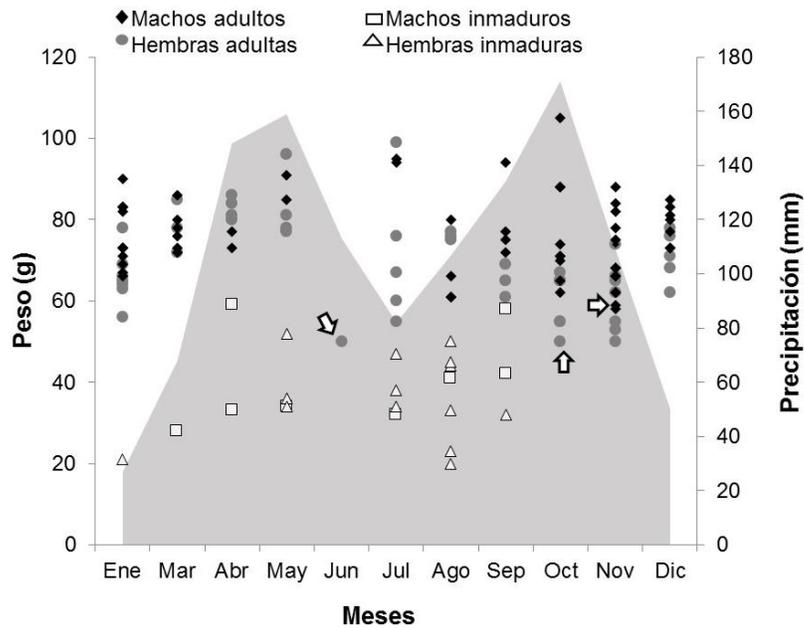


Figura 1. Peso corporal de individuos adultos e inmaduros (juveniles y sub-adultos) machos y hembras de *Nephelomys meridensis*. Las flechas indican los adultos con menor peso. El área del fondo muestra la precipitación.

En cuanto a dimorfismo sexual en los adultos, 3 de las 6 variables analizadas presentaron diferencias significativas, siendo mayores los valores en machos que en hembras el largo total (LT), la longitud de la cola (LC) y el peso (Tabla 3). Sin embargo, sólo se determinó el índice de dimorfismo sexual para el largo de la cola y el peso, ya que la diferencia en el largo total está influenciada por la diferencia ya encontrada para el largo de la cola. El índice de dimorfismo sexual (H: M) con el largo de la cola fue de 0.97 y con el peso fue de 0.88.

Tabla 3. Comparación entre sexos en los tamaños corporales (mm) y el peso (g) de los individuos adultos de toda la muestra de *Nephelomys meridensis*. Se especifica el promedio \pm desviación estándar, los intervalos mayores e inferiores entre paréntesis, la muestra total estudiada entre paréntesis y la probabilidad de significancia (p) de la prueba t-student o su homóloga no paramétrica U de Mann-Whitney. (*, probabilidad significativa).

Variable	Machos adultos	Hembras adultas	p
LT	318 \pm 14.3 (285-346) (n=40)	308 \pm 13.9 (288-331) (n=25)	0.02*
LCC	148.1 \pm 10.3 (134-168) (n=42)	144.4 \pm 7.1 (132-160) (n=28)	0.2
LC	170.6 \pm 8.1 (149-187) (n=40)	165.6 \pm 11 (147-184) (n=25)	0.04*
LO	19.2 \pm 1.6 (15-22.3) (n=42)	19.4 \pm 1.7 (16-22.8) (n=28)	0.42
LP	33.4 \pm 1.5 (30-36) (n=42)	32.7 \pm 1.5 (29-36) (n=28)	0.07
Peso	73.5 \pm 10.8 (58-90) (n=42)	64.6 \pm 7.9 (48-78) (n=28)	0.0004*

3.1 ACTIVIDAD REPRODUCTIVA

Todas las hembras adultas se encontraron reproductivas a lo largo del año, ya sea en preñez (51%), lactancia (20%) o en las fases de estro o proestro del ciclo reproductivo (29%). Se encontraron 7 hembras en estro en los meses de septiembre, noviembre, diciembre y enero, y 1 hembra en proestro en octubre (Fig. 2). En hembras preñadas se observó la fase del metaestro o diestro. En ninguna muestra se observaron espermatozoides.

Se encontraron hembras preñadas durante casi todos los meses excepto en junio, agosto y septiembre, sin diferencias significativas en su distribución a través del

tiempo ($\chi^2= 12.41$; $p < 0.26$). Sin embargo, se observó una mayor proporción de hembras preñadas tardías en abril y mayo, con un peso corporal que osciló entre los 81 y 96 g, mientras que en las demás preñadas del año el peso osciló entre 60 y 75 g. Las hembras en lactancia también se capturaron durante la mayoría del muestreo excepto en abril, mayo y septiembre sin diferencias significativas ($\chi^2= 4.8$; $p < 0.90$), y las hembras reproductivas (según epitelio vaginal) se encontraron entre septiembre y enero siendo significativamente diferente su distribución en el tiempo ($\chi^2= 22.19$; $p < 0.01$) (Fig. 2).

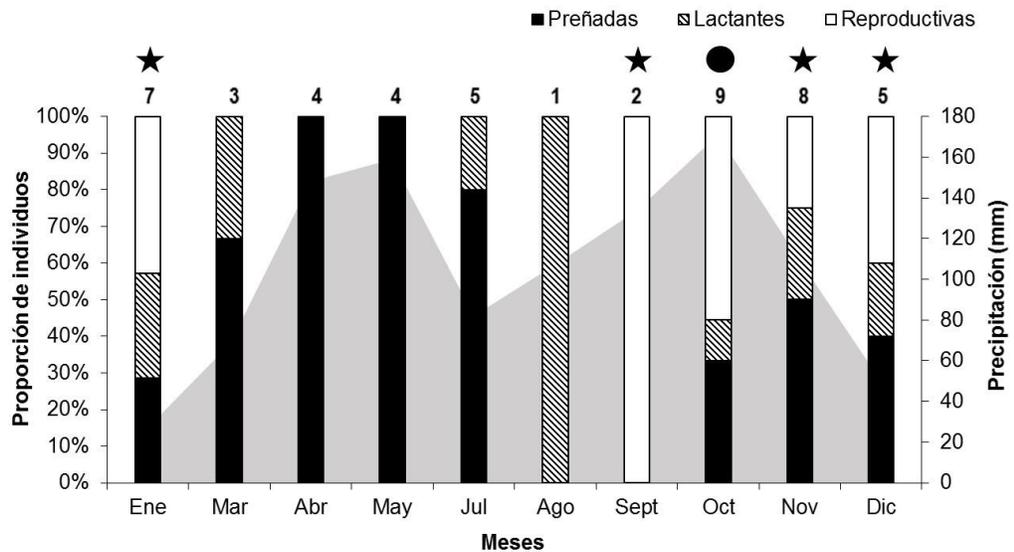


Figura 2. Proporción de hembras preñadas, lactantes y reproductivas de *Nephelomys meridensis* y promedio de lluvia mensual durante todo el muestreo. Los números encima de las barras denotan el número de hembras en ese mes (capturas y recapturas). Hembras capturadas en estro (estrellas) y en proestro (círculo). Junio no se incluyó pues solo se capturó a 1 individuo.

3.2 CICLO ESTRAL

En cautiverio se mantuvieron 9 hembras, de las cuales, 4 estuvieron preñadas (enero, marzo, mayo y julio), y 5 hembras reproductivas (septiembre, noviembre,

diciembre y enero). En estas últimas fue posible observar las diferentes fases que comprenden un ciclo estral (Figs. 3 y 4). Cada fase es claramente distinguible por el tipo y cantidad de células del epitelio vaginal, además, de la presencia o no de leucocitos (Fig. 4).

En el proestro (Fig. 4. A) se encontraron racimos de células nucleadas en su mayoría, éstas pueden ser parabasales, intermedias y superficiales. También se pueden encontrar células anucleadas (cornificadas) en menor proporción. En una hembra en el mes de diciembre se observaron racimos de células nucleadas parabasales y algunos leucocitos, por lo que se consideró un proestro temprano.

En el estro (Fig. 4. B) predominaron racimos de células cornificadas aunque se encontraron algunas células nucleadas superficiales. Se observó un estro temprano en una hembra en el mes de noviembre, ya que se observaron células cornificadas y algunas células nucleadas. En cautiverio esta fase fue la que más se prolongó durando hasta 5 días, seguido del metaestro que duró hasta 2 días. En el mes de marzo una hembra en cautiverio parió 3 crías y al siguiente día se observó la fase del estro en las muestras del frotis, en las cuales se observaron células nucleadas y cornificadas, por lo tanto, se presume un estro posparto (Fig. 3).

El metaestro (Fig. 4. C) se distingue por presentar 3 tipos celulares, células nucleadas y cornificadas en su mayoría y algunos leucocitos, a diferencia del diestro (Fig. 4. D) en el que predominan los leucocitos. La fase de metaestro se prolongó en las hembras preñadas.

Se observó únicamente un ciclo estral completo en 2 hembras, en las que se distinguieron las tres fases básicas del ciclo (proestro, estro y metaestro) (Fig. 3), sin embargo, no se determinó la duración del mismo debido a que no se

mantuvieron suficiente tiempo en cautiverio para observar el inicio del siguiente ciclo.

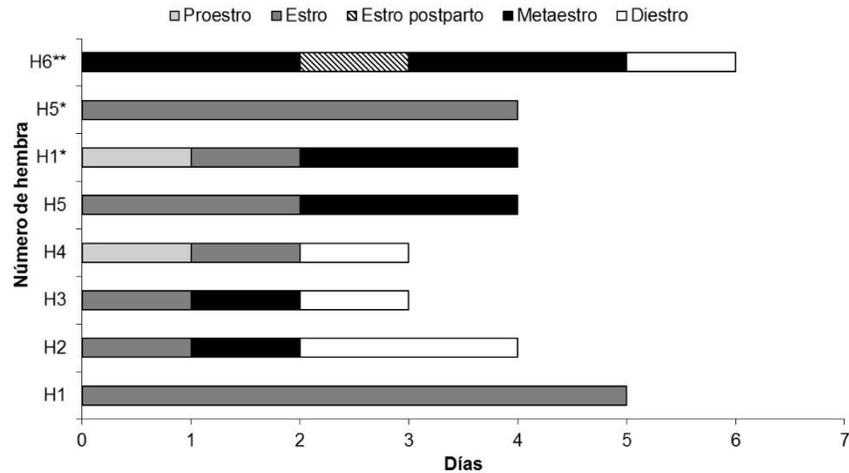


Figura 3. Fases del ciclo estral encontradas en cada hembra de *Nephelomys meridensis* mantenidas en cautiverio. Hembra 1 a 5 sin evidencias de preñez o lactancia, hembra 6 preñada. Hembra recapturada (*); hembra preñada que tuvo estro postparto (**). Se observó un ciclo estral completo para las hembras 4 y 1* (proestro, estro y metaestro o diestro).

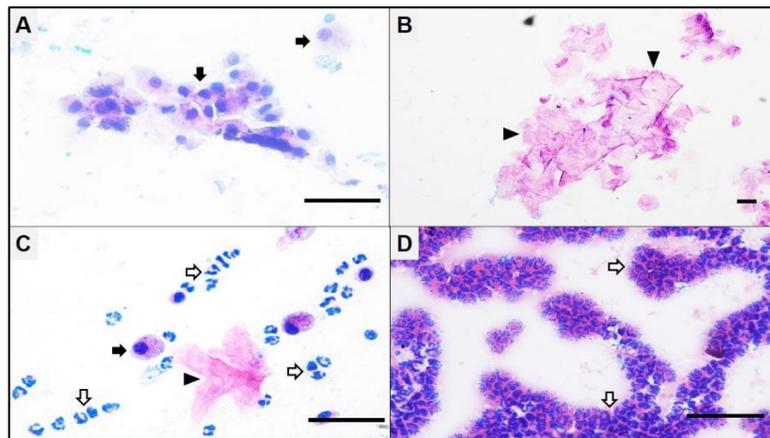


Figura 4. Fases del ciclo estral a partir de frotis vaginales en hembras de *Nephelomys meridensis*. (A) proestro, (B) estro, (C) metaestro, (D) diestro. Células nucleadas (flecha negra), células cornificadas (triangulo negro) y leucocitos (flecha blanca). Barra de escala 50 μ .

Se encontraron claras diferencias en la morfología de la apertura vaginal. Cambios evidentes se observaron entre estro y metaestro-diestro, sin embargo las diferencias entre estas dos últimas no fueron claras. En el estro (Fig. 5. A y B) se observó que la apertura vaginal es amplia y presenta tejido inflamado con estrías en los bordes, mientras que para metaestro-diestro (Fig. 5. C y D), la apertura es pequeña y no presenta inflamación del tejido. No se pudo describir la morfología de la apertura vaginal en la fase del proestro pues no se pudo obtener el registro fotográfico.

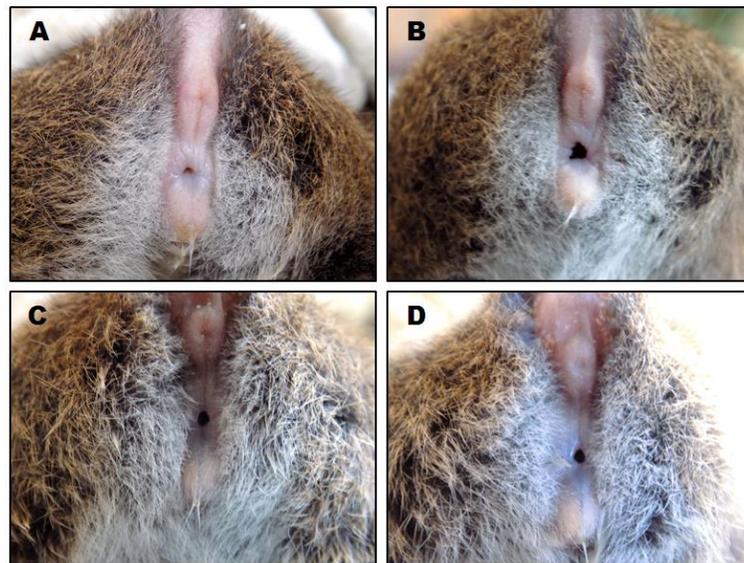


Figura 5. Morfología de la apertura vaginal en las fases del ciclo estral en *Nephelomys meridensis*. (A y B) estro, (C y D) metaestro-diestro.

3.3 ACTIVIDAD REPRODUCTIVA Y SU RELACIÓN CON LA PRECIPITACIÓN Y RECURSOS ALIMENTICIOS

Con relación a la precipitación no se encontró una correlación significativa entre los picos de lluvia y la ocurrencia de hembras preñadas en lactancia y

reproductivas ($r= 0.25$, $p= 0.46$; $r= -0.61$, $p= 0.06$ y $r= -0.04$, $p= 0.9$, respectivamente). No obstante, se observó mayor número de hembras preñadas tardías en abril y mayo, periodo que coincide con un pico de lluvias altas (abril-junio) (Fig. 2). No se observó un patrón de aumento en la proporción de las hembras en lactancia en el año. Las hembras reproductivas se encontraron en el periodo de mayor abundancia de adultos (octubre-marzo), periodo que coincide con el segundo pico de lluvias (agosto-noviembre) seguido de la temporada más seca (diciembre-marzo).

En cuanto a los recursos alimenticios no se observó una correlación significativa entre el peso seco de artrópodos con la frecuencia de hembras preñadas en lactancia y reproductivas ($r= 0.06$, $p= 0.87$; $r= 0.22$, $p= 0.51$ y $r= 0.01$, $p= 0.98$, respectivamente), ni tampoco con el peso húmedo ($r=0.29$, $p=0.39$; $r=-0.01$, $p=0.97$ y $r=-0.29$, $p=0.38$, respectivamente). Asimismo, no se evidenció una relación entre el peso corporal de adultos machos y hembras con la biomasa seca de artrópodos ($r= -0.50$, $p= 0.14$ y $r= -0.09$, $p= 0.80$, respectivamente), ni con la biomasa húmeda ($r= -0.20$, $p= 0.58$ y $r= 0.52$, $p= 0.13$, respectivamente). Sin embargo, se observó un aumento de la biomasa seca de artrópodos en marzo y entre octubre y diciembre.

Con el seguimiento de la fructificación del roble *Quercus humboldtii* en la zona de estudio se encontraron dos picos, uno de abril a junio y el otro de agosto a diciembre, los cuales se encuentran dentro de los dos periodos de lluvias altas (mayo-junio y agosto-noviembre). En el primer pico de fructificación se observaron en mayor proporción las hembras preñadas tardías (abril y mayo). Por otro lado, la mayor abundancia de adultos se observó entre octubre y enero, periodo que se encuentra entre la mitad de un pico de lluvias (agosto-noviembre) altas seguido del periodo más seco del año (diciembre-marzo), y los individuos inmaduros se encontraron en mayor proporción en los meses inmediatamente anteriores.

4. DISCUSIÓN

En este estudio se muestra que la población de *N. meridensis* que habita el fragmento de bosque de roble andino se reproduce continuamente a lo largo del año, sin presentar una relación clara con la variación en la precipitación y oferta de recursos alimenticios.

El seguimiento en campo de los individuos capturados permitió establecer el periodo de gestación aparente (28 y 32 días) y el tiempo aproximado para alcanzar la madurez sexual en hembras (100 días). Este método se ha implementado en otros estudios de roedores tropicales, encontrando tiempos cercanos a los encontrados en este trabajo, como en *Rhipidomys latimanus* (gestación: un mes, madurez: 95 días) (Montenegro-Díaz et al., 1991) y en *Thomasomys laniger* (gestación: 24 días, madurez: 3,5 meses.) (López-Arévalo et al., 1993). Gentile et al. (2000) señalan en un estudio hecho en un área rural de Brasil que la edad de madurez sexual en *Nectomys squamipes* es de 31 a 51 días y en *Akodon cursor* es de 38.8 a 51.2 días, siendo mucho menor a lo reportado aquí para *N. meridensis*.

En cautiverio también se ha estudiado la biología reproductiva de roedores silvestres, encontrando tanto valores cercanos como lejanos a los reportados aquí, como en *Peromyscus californicus* (gestación: 31-33 días, madurez: 44 días) (Gubernick, 1988) y en *Proechimys chrysaеolus* (gestación: 50-60 días) (Sabogal-Guáqueta et al., 2013); así, el periodo de gestación y el tiempo para alcanzar la madurez sexual de cada especie es variable. Para el género *Nephelomys* se conoce el estudio en cautiverio de *Oryzomys albigularis* (actualmente *N. caracolus*) (gestación: 26.65 días, madurez: 26-93 días) (Moscarella y Aguilera, 1999), encontrándose valores cercanos a los reportados aquí para *N. meridensis*.

La mayor captura de individuos adultos que de inmaduros y su distribución desigual a lo largo del año observado en esta población de *N. meridensis*, ha sido visto también en otros trabajos de roedores neotropicales, en los que los adultos presentan una mayor densidad que los inmaduros y su distribución es diferente a través del tiempo (*Rhipidomys latimanus*, Montenegro-Díaz et al., 1991; *Peromyscus mexicanus*, Rojas y Rodríguez, 2007; *Nectomys squamipes*, *Oryzomys intermedius*, *Trinomys iheringi* y *Akodon cursor*, Bergallo y Magnusson, 1999; *Nephelomys caracolus* García et al. 2013). Este patrón de mayor captura de adultos comparado con la baja captura de inmaduros quizás se explique por el rango vital de los juveniles, siendo este más pequeño que el de los adultos, al limitarse a una zona estrecha dentro del rango de la madre, como lo señalan Alberico y Gonzáles-M (1993) para *Hoplomys gymnurus* y *Proechimys semispinosus*. Adicionalmente luego del destete, como ya se observó en nuestra población, el tiempo para alcanzar la madurez sexual es corto, mientras que el tiempo de vida con tamaños y condición reproductiva de adultos es más prolongado y por lo tanto, en un muestreo es más factible capturar adultos que inmaduros.

La proporción de sexos aquí observada para *N. meridensis* se ajusta al esperado al igual que las proporciones en cada mes. Esto puede ser indicativo de que no ha habido presión selectiva hacia uno de los dos sexos. Asimismo, es señalado en otros roedores neotropicales (*Rhipidomys latimanus*, Montenegro-Díaz et al., 1991; *Peromyscus mexicanus*, Rojas y Rodríguez, 2007). En zonas templadas se ha encontrado desviación de la proporción de sexos ya sea hacia los machos o hacia las hembras, tal es el caso de *Salinomys delicatus* (Rodríguez et al., 2012) roedor nativo de Argentina, en el que la proporción de sexos se desvía hacia las hembras. Havelka y Millar (1997) para una población de *Peromyscus maniculatus borealis* (nativo de Norteamérica) encuentran que la proporción de sexos en las camadas fue igual, sin embargo, en los juveniles la proporción se desvió hacia los

machos y presumen que esto puede deberse a la mortalidad que puede ocurrir en los neonatos hasta el destete.

En roedores se ha reportado variación en el patrón de dimorfismo sexual entre géneros, sin embargo, en la mayoría de los casos se observa un sesgo hacia los machos, siendo estos más grandes que las hembras (Schulte-Hostedde 2007), como por ejemplo en *Neotoma mexicana* (Cornely y Baker, 1986). Schulte-Hostedde (2007) indica que se ha relacionado este mayor tamaño corporal en machos con el alto grado de competencia entre machos cuando el sistema de apareamiento es la poliginia como en roedores de desierto de la familia Heteromyidae y en roedores fosoriales de la familia Geomyidae. En pocos grupos se ha reportado tamaños corporales mayores para las hembras (Schulte-Hostedde 2007), tal es el caso de *Salinomys delicatus* (Rodríguez et al., 2012) y *Peromyscus maniculatus* (Schulte-Hostedde et al., 2001), entre otros. En esta población de *N. meridensis* los machos son más grandes que las hembras en la longitud total y el peso. Siendo así, en esta población es muy posible que el sistema de apareamiento es poliginico y los machos compitan por la oportunidad de apareamiento.

En el ciclo estral de roedores bajo condiciones de cautiverio, los cambios de las fases generalmente son diarios, sin embargo, la duración de cada una se puede prolongar por diferentes factores como, la colonia en la que se deposita a la hembra, sea sola, con más hembras o con machos (p. ej. en *Proechimys chrysaolus*, Sabogal-Guáqueta et al., 2013; McLean et al., 2012). La fase del diestro prolongado se presenta en cautiverio en hembras con cese de actividad reproductiva debido a la ausencia de machos, esto es visto en hembras alojadas en colonias de sólo hembras (McLean et al., 2012). En este estudio, las hembras mantenidas en cautiverio mostraron fases prolongadas de estro y metaestro. Esta última fase se extendió en las hembras preñadas, sin cambio de fases aún en presencia diaria de un macho. Durante el embarazo se mantienen continuamente

niveles altos de progesterona producida por el cuerpo lúteo (Mendoza et al., 2013). Caligioni (2009) y McLean et al.(2012) señalan que para poder verificar o ver la duración de un ciclo, se debe hacer un seguimiento con frotis vaginales hasta que se observen 2 o 3 ciclos completos, sin embargo, en este estudio no se pudieron realizar tales seguimientos. No obstante, se infiere que el ciclo puede durar más de 5 días si se tiene en cuenta la duración que puede tener cada fase. Se ha reportado el estudio del ciclo estral de roedores silvestres bajo condiciones de cautiverio. Gubernick (1988) indica que para *Peromyscus californicus* la duración del ciclo estral varía de 5 a 20 días con un promedio de 9 días. Dewsbur et al. (1977) señalan en su estudio que en *Peromyscus leucopus*, *P. eremicus*, *P. californicus*, *P. crinitus*, *P. gossypinus*, *Rattus rattus*, *Onychomys leucogaster*, *Scotinomys teguina* y *Meriones tristrami*, el rango de la duración del ciclo estral está entre 4 y 8 días. El estro postparto que se observó en una hembra en cautiverio tras 12 horas aproximadamente del parto, concuerda con lo señalado en otros roedores en los cuales ocurre tras las 12 a 18 horas después del parto (Dewsbur et al., 1977; Gubernick, 1988).

En este trabajo se ve una evidente relación entre la morfología de la apertura vaginal y la fase del ciclo estral, observándose que la apertura vaginal tuvo claras diferencias entre el estro y el metaestro-diestro. En ratones de laboratorio Byers et al. (2012) encontraron similares resultados. Por lo tanto, ambas herramientas son útiles a la hora de distinguir las diferentes fases del ciclo estral y permiten determinar fácilmente el estado de receptividad de la hembra. Este trabajo es el primero en implementar los análisis del epitelio vaginal como una herramienta útil para evaluar la condición reproductiva de las hembras en roedores silvestres. Este análisis, junto con la observación paralela de la apertura vaginal, permitió detectar receptividad sexual (estro) en hembras que podrían ser consideradas como inactivas. Además, es una herramienta fácil de implementar y mínimamente invasiva.

En este trabajo se reporta un patrón de poliestría continua para una población de *N. meridensis* en un bosque andino de roble ubicado en la Cordillera Oriental de Colombia, siendo este el primer reporte para la especie. A lo largo del año se encontraron hembras preñadas y en lactación según caracteres morfológicos, y en estro según análisis del epitelio vaginal. Además, se demuestra asincronía reproductiva intrasexual pues se observaron hembras en los diferentes estados reproductivos (preñadas, en lactancia y en estro) en un mismo mes y a lo largo del año.

Algunos estudios sugieren que muchos roedores en el trópico se reproducen de forma continua debido a las condiciones favorables del hábitat y a su estrategia oportunista, característica de los roedores que presentan una esperanza de vida corta, madurez sexual rápida, corto periodo de gestación y la presencia de estro postparto (Bronson, 1985; Bronson y Perrigo, 1987; Lacher, 1992; Gentile et al., 2000). Algunas de estas características se determinan a partir de este estudio para la población de *N. meridensis*; el periodo de gestación podría estar entre los 28 y 32 días, la madurez sexual en hembras se podría alcanzar a los 100 días aproximadamente y las hembras siendo poliéstricas continuas pueden tener estro postparto.

Esta es una condición común en roedores neotropicales. *Oryzomys nigripes* y *Oryzomys trinitatisse* reproducen durante todo el año en la selva atlántica de Brasil (Fonseca y Kierulff, 1989). En Panamá, en un bosque húmedo tropical menos estacional que la selva atlántica de Brasil, *Oryzomys capito* se reproduce durante todo el año (Fleming, 1971). En los llanos de Venezuela, que son sabanas estacionalmente inundables con una estación seca que va desde diciembre hasta abril, O'Connell (1982) y Vivas (1986) mencionan que *Oryzomys bicolor* (*Oecomys bicolor*), *Rhipidomys mastacalis* (*Rhipidomys nitela*) y *Zygodontomys brevicauda* se reproducen todo el año. Por último, Romero y Timm (2013) encuentran que, en

bosques húmedos tropicales de tierras bajas de Costa Rica, *Nyctomys sumichrasti* se reproduce durante todo el año.

En Colombia otros roedores igualmente se reproducen continuamente todo el año como en *Rhipidomys latimanus* y *Thomasomys laniger* en bosque altoandino con un régimen de precipitación unimodal (Montenegro-Díaz et al., 1991; López-Arévalo et al., 1993) y *Proechimys semispinosus* y *Hoplomys gymnurus* en un bosque lluvioso con régimen de precipitación igualmente unimodal (Alberico y González-M, 1993).

Sin embargo, para algunos roedores tropicales se reporta un aumento de actividad reproductiva en las estaciones con mayores lluvias y en otros en las estaciones secas, en hábitats donde la estacionalidad de la precipitación es muy marcada e influye en la disponibilidad de recursos (Lacher, 1992; Gentile et al., 2000; Bronson, 2009). Nitikman y Mares (1987), Lacher et al. (1989) y Mares et al. (1989) encuentran que en el Cerrado de Brasil (sabanas con marcada estacionalidad), muchas especies de sigmodóntinos se reproducen estacionalmente, iniciando en la estación seca y terminando en la mitad de la temporada de lluvias (*Akodon cursor*, *A. reinhardti*, *A. cerradensis*, *A. lindbergi*, *Bolomys lasiurus*, *Calomys callosus*, *C. tener*, *Holochilus brasiliensis*, *Oryzomys bicolor* (*Oecomys bicolor*), *O. capito*, *O. chacoensis*, *O. concolor*, *O. fomesi*, *O. nigripes*, *O. subfiavus*, y *Oxymycterus roberti*). En la Selva Atlántica de Brasil, *Akodon cursor* presenta un pico reproductivo que se inicia a finales de la temporada de lluvias hasta el fin de la estación seca (Fonseca y Kierulff, 1989), en Ilha do Cardoso *Oryzomys intermedius* y *Trinomys iheringi* tienen un pico reproductivo en época de mayores lluvias, mientras que *Nectomys squamipes* se reproduce estacionalmente (Bergallo y Magnusson, 1999).

5. CONCLUSIÓN

A pesar de la existencia de un régimen de lluvias bimodal tetraestacional en la zona y variación en la abundancia de artrópodos y de fructificación del roble, como recursos dietarios para esta población de *N. meridensis*, no hay un cese en la reproducción en ningún momento del año, ni cambios en la frecuencia de hembras reproductivas que determinen picos reproductivos. Por lo tanto, los recursos ofrecidos por el ambiente son suficientes para permitir reproducción continua a esta especie.

BIBLIOGRAFÍA

ALBERICO, Michael y GONZÁLEZ-M, Alonso. Relaciones competitivas entre *Proechimys semispinosus* y *Hoplomys gymnurus* (Rodentia: Echimyidae) en el occidente colombiano. En: *Caldasia*. 1993, Vol. 17, No. 2, p. 325-332.

BERGALLO, Helena y MAGNUSSON, William. Effects of Climate and Food Availability on Four Rodent Species in Southeastern Brazil. En: *Journal of Mammalogy*. 1999, Vol. 80, No. 2, p. 472–486.

BENAVIDES, Fernando y GUÉNET, Jean-Louis. Capítulo II Biología y manejo reproductivo del ratón. En: *Manual de genética de roedores de laboratorio Principios básicos y aplicaciones*. Universidad De Alcalá, Madrid, 2003. p. 59-83.

BRONSON, Franklin. Mammalian Reproduction: An ecological perspective. En: *Biology of Reproduction*. 1985, No. 32, p. 1–26.

BRONSON, Franklin. Climate change and seasonal reproduction in mammals. En: *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences*. 2009, No. 364, p. 3331–3340.

BRONSON, Franklin y PERRIGO, Glenn. Seasonal regulation of reproduction in Muroid rodents. En: *American Zoologist*. 1987, No. 27, p. 929–940.

BYERS, Shannon, WILES, Michael, DUNN, Sadie y TAFT, Robert. Mouse estrous cycle identification tool and images. En: *PloS One*. 2012, Vol. 7, No. 4, p. e35538.

CALIGIONI, Claudia. Assessing reproductive status/stages in mice. En: *Current Protocols in Neuroscience*. 2009, Appendix 4.

CORNELY, John y BAKER, Robert. *Neotoma mexicana*. En: Mammalian Species. 1986, No. 262, p. 1-7.

DEWSBURY, Donald, ESTEP, Daniel y LANIER, David. Estrous cycles of nine Muroid rodents. En: Journal of Mammalogy. 1977, No. 58, p. 89-92.

FLEMING, Theodore. Population ecology of three species of neotropical rodents. En: Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan. 1971, No. 143, p. 1-77.

FONSECA, Gustavo y KIERULFF, Maria Cecilia. Biology and natural history of Atlantic Forest small mammals. En: Bulletin of the Florida State Museum. 1989, No. 34, p. 99-152.

HARRELL, Frank y CHARLES, Dupont. Hmisc: Harrell Miscellaneous. R package version 3.17-0. 2015. <http://CRAN.R-project.org/package=Hmisc>

GALLINA, Sonia, GÓNZALES-ROMERO, Alberto y MANSON, Robert. Mamíferos pequeños y medianos. En: Agroecosistemas Cafetaleros de Veracruz Biodiversidad Manejo y Conservación (RH Manson, VH Ortiz, S Gallina y K Mehltreter, eds.). Instituto de Ecología A.C (INECOL) e Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México, 2008. P. 161-180.

GARCÍA, Franger, DELGADO-JARAMILLO, Mariana Isabel, MACHADO Marjorie, AULAR Luis y MÚJICA, Yoiber. Pequeños mamíferos no voladores de un bosque nublado del Parque Nacional Yurubí, Venezuela: abundancias relativas y estructura poblacional. En: Interciencia. 2013, No. 38, p. 719-725.

GENTILE, Rosana, D'ANDREA, Paulo Sergio, CERQUEIRA, Rui y SANTORO, Luana. Population dynamics and reproduction of marsupials and rodents in a Brazilian rural area: a five-year study. En: Studies on Neotropical Fauna and Environment. 2000, No. 35, p. 37–41.

GIBSON, Caitlyn. *Oryzomys albigularis*. 2014, <http://animaldiversity.org>

GUBERNICK, David. Reproduction in the californian mouse, *Peromyscus californicus*. En: Journal of Mammalogy. 1988, Vol. 69, No. 4, p. 857-860.

HAVELKA, Monica y MILLAR, John. Sex ratio of offspring in *Peromyscus maniculatus borealis*. En: Journal of Mammalogy. 1997, No. 78, p. 626-637.

HUBSCHER, Charles, BROOKS, Darlene y JOHNSON, Richard. A quantitative method for assessing stages of the rat estrous cycle. En: Biotechnic and Histochemistry: Official Publication of the Biological Stain Commission. 2005, Vol. 80, No. 2, p. 79–87.

HUDSON, John. The estrous cycle, reproduction, growth, and development of temperature regulation in the pygmy mouse, *Baiomys taylori*. En: Journal of Mammalogy. 1974, No. 55, p. 572-588.

LACHER, Thomas, MARES, Michael y ALHO, Cleber. The structure of a small mammal community in a central Brazilian savanna. En: Advances in Neotropical Mammalogy (KH Redford y JF Eisenberg eds.). Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida, 1989. p. 137-162.

LACHER, Thomas. Ecological Aspects of Reproductive Patterns in South American Small Rodents. En: Reproductive Biology of South American Vertebrates (WC Hamlett, ed.). Springer-Verlag, New York, 1992. P. 283-294.

LOPEZ-AREVALO, Hugo, MONTENEGRO-DIAZ, Olga y CADENA, Alberto. Ecología de los pequeños mamíferos de la Reserva Biológica Carpanta, en la Cordillera Oriental colombiana. En: Studies on Neotropical Fauna and Environment. 1993, Vol. 28, No. 4, p. 193-210.

MARES Michael, BRAUN, Janet y GETTINGER, Donald. Observations on the distribution and ecology of the mammals of the Cerrado grasslands of central Brazil. En: Annals of Carnegie Museum. 1989, No. 58, p. 1-60.

MCLEAN, Ashleigh, VALENZUELA, Nicolas, FAI, Stephen y BENNETT, Steffany. Performing vaginal lavage, crystal violet staining, and vaginal cytological evaluation for mouse estrous cycle staging identification. En: Journal of Visualized Experiments: JoVE. 2012, No. 67, p. 1–6.

MENDOZA, Diana Marcela, SALAZAR, Liliana y BRAVO, Luis Eduardo. Establecimiento de un protocolo de reproducción para la obtención de especímenes murinos embrionarios/fetales. En: Revista de Medicina Veterinaria. 2013, No. 26, p. 79-89.

MONTENEGRO-DÍAZ, Olga, LÓPEZ-ARÉVALO, Hugo y CADENA, Alberto. Aspectos ecológicos del roedor arborícola *Rhipidomys latimanus* Tomes, 1860, (Rodentia: Cricetidae) en el oriente de Cundinamarca, Colombia. En: Caldasia. 1991, Vol. 16, No. 79, p. 565-572.

MOSCARELLA, Rosa Anna y AGUILERA, Michael. Growth and reproduction of *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Sigmodontinae) under laboratory conditions. En: Mammalia. 1999, No. 63, p. 349-362.

NITIKMAN, Leslie Zuhn y MARES, Michael. Ecology of small mammals in a gallery forest of central Brazil. En: *Annals of Carnegie Museum*. 1987, No. 56, p. 75-95.

O'CONNELL, Margaret. Population biology of North and South American grassland rodents: A comparative review. En: *Mammalian Biology in South America* (MA Mares and HH Genoways, eds.). University of Pittsburgh Press, Pittsburgh, Pennsylvania, 1982. P. 167-185.

PERCEQUILLO, Alexandre Reis. Genus *Nephelomys* Weksler, Percequillo, and Voss, 2006. En: *Mammals of South America* (JL Patton, UFJ Pardiñas y G D'Elía, eds.). The University of Chicago Press, Chicago and London, 2015. P. 377-389.

RODRÍGUEZ, Daniela, LANZONE, Cecilia, CHILLO, Verónica, CUELLO, Pablo, ALBANESE, Soledad, OJEDA, Agustina y OJEDA, Ricardo. Historia natural de un roedor raro del desierto argentino, *Salinomys delicatus* (Cricetidae: Sigmodontinae). En: *Revista Chilena de Historia Natural*. 2012, No. 85, p. 13-27.

RIVAS, Belkis. Características morfológicas y ecológicas de *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae) para Venezuela. En: *Memoria. Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*. 1997, No. 57, p. 3–13.

ROMERO, Andrea y TIMM, Robert. Reproductive strategies and natural history of the arboreal Neotropical vesper mouse, *Nyctomys sumichrasti*. En: *Mammalia*. 2013, Vol. 77, No. 4, p. 363–370.

ROJAS, Licia y RODRÍGUEZ, Minor. Ecología poblacional del ratón *Peromyscus mexicanus* (Rodentia: Muridae) en el Parque Nacional Volcán Poás, Costa Rica. En: *Revista de Biología Tropical*. 2007, Vol. 55, No. 3-4, p. 1037-1050.

SABOGAL-GUÁQUETA, Angélica María, MAYORGA-BELTRÁN, Erika Lucia, GALLEGO-GARCÍA, Germán Andreo, BONILLA-PORRAS, Angélica Rocío, BONILLA-RAMÍREZ, Leonardo, NAVARRO-CARBONELL, Doris Elena, DE LOS REYES, Lina María y FRANCIS-TURNER, Liliana. Caracterización del ciclo estral y comportamientos asociados en una población de *Proechimys chrysaeolus* mantenidas en cautiverio. En: Revista Tumbaga. 2013, Vol. 2, No. 8, p. 13-28.

SCHULTE-HOSTEDDE Albrecht, MILLAR, John y HICKLING, Graham. Sexual dimorphism in body composition of small mammals. En: Canadian Journal of Zoology. 2001, No. 79, p. 1016–1020.

SCHULTE-HOSTEDDE, Albrecht. Chapter 10 Sexual size dimorphism in rodents. En: Rodent Societies An Ecological and Evolutionary Perspective (JO Wolff and PW Sherman, eds.). The University of Chicago Press, Chicago and London, 2007. P. 115-128.

STATSOFT, INC. (2004). STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com

STEINMANN Andrea, PROVENSAL, Cecilia y CASTILLO, Ernesto. Módulo IV Métodos de censo de las poblaciones de roedores. En: Serie Enfermedades Transmisibles, Manual de control de roedores en municipios (J Polop, J Priotto, A Steinmann, C Provensal, E Castillo, G Calderón, D Enría, M Sabattini y H Coto, eds.). Fundación mundo sano, Buenos Aires, 2003. P. 29-36.

VIVAS, Antonio. Population biology of *Sigmodon alstoni* (Rodentia:Cricetidae) in the Venezuelan Llanos. En: Revista Chilena de Historia Natural. 1986, No. 59, p. 179-191.

WEKSLER, Marcelo, PERCEQUILLO, Alexandre Reis y VOSS, Robert. Ten New Genera of Oryzomyine Rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). En: American Museum Novitates. 2006, No. 3537.

YENER, Tamer, TUNC, Ayten, ASLAN, Huseyin, AYTAN, Hakan y CALISKAN, Ahmet. Determination of oestrous cycle of the rats by direct examination: how reliable? En: Anatomy, Histology, Embryology. 2007, Vol. 36, No. 1, p. 75–7.