

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS
FACULTAD DE CIENCIAS PURAS Y NATURALES
CARRERA DE BIOLOGÍA



VARIACIÓN EN RASGOS REPRODUCTIVOS DE ROEDORES A
DIFERENTES ELEVACIONES EN LOS ANDES BOLIVIANOS

Tesis de post - grado para la obtención del título de maestría terminal en Biología de:

Susana Gabriela Revollo Cadima

Tutora: Adriana Rico Cernohorska PhD.

La Paz, Bolivia
2020

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS
FACULTAD DE CIENCIAS PURAS Y NATURALES
CARRERA DE BIOLOGÍA

Tesis de post - grado

Variación en rasgos reproductivos de roedores a diferentes elevaciones en los andes bolivianos

Por: Susana Gabriela Revollo Cadima

Tutora

Adriana Rico Cernohorska Ph.D.

Tribunales

Kazuya Naoki Ph.D.

Jorge Salazar - Bravo, Ph.D.

Directora de Carrera

Adriana Rico Cernohorska Ph.D.

La Paz, Bolivia
2020

A mi familia, que me brinda un apoyo incondicional y sincero. A mis padres, los dos seres que me impulsaron en cada paso de mi vida, pero sobre todo a ti papá mi estrella guía y mi ángel protector. A mis amigos por sus consejos y apoyo a cada paso de la elaboración de la tesis y la maestría. A mis docentes por todas sus enseñanzas.

Índice

Resumen	6
1. Introducción	7
2. Métodos	9
a. Descripción de los pisos	10
b. Trabajo de laboratorio.....	11
c. Análisis estadístico	12
3. Resultados.....	13
4. Discusión.....	21

Resumen

La reproducción de las especies animales está regulada por la estructura de los hábitats que dependen del clima y temperatura. En las zonas montañosas, la elevación es una variable importante porque a mayor altura los recursos podrían ser de menor calidad y/o cantidad, siendo estos más estacionales; por tanto, la competencia a mayor altitud puede ser mayor que a altitudes menores; por lo que el crecimiento, la sobrevivencia y la reproducción podrían tener costos energéticos distintos. Por lo tanto, se esperaría que la reproducción sea energéticamente más costosa a mayores altitudes. El conocimiento que se tiene de la reproducción de los roedores en Bolivia es pobre, por lo que en este estudio se caracteriza los patrones reproductivos de cinco géneros de roedores cricétidos, los cuales se agruparon en tres: Género *Akodon*, género *Oligoryzomys* y grupo *Oryzomys* (con tres géneros, *Hylaeamys*, *Euryoryzomys* y *Nephelomys*), distribuidos a diferente elevación de la Cordillera Central de los Andes Bolivianos, en dos periodos del año (seca y transición a seca). El trabajo fue realizado con animales colectados en proyectos previos. Para determinar las diferencias en tiempo y esfuerzo reproductivo entre los animales que viven a diferente elevación, se tomaron en cuenta tres variables dependientes: Número de hembras preñadas, tamaño de camada y tamaño de testículos, y tres variables independientes: Elevación, época y género/grupo. Los datos fueron analizados con GLM, mostrando que las variables tienen diferencia en la importancia para cada variable dependiente y varía según género/grupo. Por tanto, todas las variables son importantes para las características reproductivas que muestran éxito en la reproducción. La diferencia encontrada entre

los géneros y, hembras y machos se podría deber a la diferencia en el ambiente y las necesidades de recursos de los genera de roedores.

1. Introducción

La reproducción de las especies animales está regulada por el clima y la temperatura, que a su vez afectan las características del hábitat, la estructura de la vegetación, los recursos alimentarios y el refugio (Morgan et al., 2000; Cameron y Scheel, 2001; Rohling et al., 2005; Bumrungsri et al., 2007; Guidobono, 2013). En las zonas de montaña, una variable importante es la elevación (Bumrungsri et al., 2007). A mayor elevación, debido a la temperatura más baja y la diferencia más marcada entre las épocas, los recursos variarán según la época y serán más bajos en cantidad y calidad, por lo que la competencia será más alta: entonces el crecer, sobrevivir y la reproducirse será más costoso (Rezende et al., 2005). Por esa razón, una respuesta adaptativa en zonas de mayor elevación, será tener camadas más pequeñas (Le Louarn y Janeau, 1975; Millar e Innes, 1985; Willan, 1990; Janeau y Aulagnier, 1997; Liao et al., 2010; Happold, 2011), restringidas a ciertas épocas del año y brindar más atención parental (Wynne-Edwards, 1998; Rezende et al., 2005; Bears et al., 2008). Por otro lado, a elevación es más bajas, donde las temperaturas son más altas, la disponibilidad de recursos alimentarios es más alta durante todo el año (Murphy, 1992); entonces, los animales pueden tener camadas más grandes en número y / o tamaño por año (Happold, 2011).

Bolivia es un país tropical con montañas de gran elevación en la parte oeste; entonces, el hábitat, la comida y el refugio estarán influenciados por la elevación, lo que también afectará la época reproductiva y el tamaño de la camada (número y tamaño) (Mills et al., 1992; Gentile et al., 2000; Guidobono, 2013; Rocha et al., 2017)

Aparte de observaciones generales sobre algunas especies de roedores, en Bolivia no hay estudios que reporten estudios comparativos y sistemáticos del comportamiento reproductivos (épocas de reproducción y tamaños de camada, por ejemplo) y menos aún que intenten relacionar estos con características ambientales. Este conocimiento es importante porque muchas especies de roedores brindan servicios ecosistémicos importantes, desde la dispersión de semillas y polinización, hasta la modificación física del ambiente al formar galerías que mejoran la calidad del suelo; pero también son un importante recurso alimenticio, al ser la base de la cadena alimentaria. Algunas especies de roedores pueden ser plagas y vectores de enfermedades; por tanto, conocer y comprender su biología reproductiva es importante para comprender la fluctuación de sus poblaciones, y poder trabajar planes de control de plagas y alerta de zoonosis.

En ese sentido, el objetivo de este estudio es caracterizar los patrones reproductivos en especies de dos agrupaciones tribales en la subfamilia Sigmodontinae: Akodontini y Oryzomyini, distribuidos a diferente elevación de la Cordillera Central de los Andes de Bolivia, y en dos épocas del año que corresponden en rasgos generales a las épocas seca y de transición a seca. Los géneros estudiados son *Akodon* (*A. aerosus* y *A. dayi*), *Oligoryzomys* (*O. microtis*,

O. occidentalis y *O. destructor destructor*), *Hylaeamys* (*H. perenensis*), *Euryoryzomys* (*E. nitidus*) y *Nephelomys* (*N. levipes*)

2. Métodos

Las especies estudiadas provienen de los proyectos: PBE4 I (2014) y II (2017), Diversidad de Cotapata (2007 - 2008), Ipiri (2013), Palos Blancos (2015) y Sara Ana (2015), todos ellos realizados en el norte de La Paz. Las muestras utilizadas se encuentran conservadas en alcohol al 96% en laboratorios de la Universidad Mayor de San Andrés, desde su fecha de colecta. Ninguna de las muestras fue procesada antes de estar en alcohol. Los animales se dividieron en dos grupos según su elevación de captura, grupo uno de 215 a 1300 metros sobre el nivel del mar y grupo dos encima de 1300 metros sobre el nivel del mar. Esta división fue realizada en base a las características de vegetación presentes en las diferentes zonas, basado en los Sectores Biogeográfico descritos por Navarro y Maldonado (2002). Las características de cada agrupación se explican más adelante. En el primer grupo, las especies estudiadas son: *Akodon dayi* (n = 57 individuos), *Oligoryzomys microtis* (n = 350), *Hylaeamys perenensis* (n = 50) y *Euryoryzomys nitidus* (n = 150); mientras que en el segundo están: *Akodon aerosus* (n = 32), *A. mimus* (n = 70), *Oligoryzomys occidentalis* (n = 23), *O. destructor destructor* (n = 10) y *Nephelomys levipes* (n = 24).

Para realizar las comparaciones estadísticas se agruparon las especies por géneros en el caso de *Akodon* y *Oligoryzomys*, mientras que para el caso de *E.*

nitidus, *H. perenensis* y *N. levipes*, la agrupación denominada grupo “*Oryzomys*” se debió a sus características externas y de tamaño corporal.

Para caracterizar los estados y patrones reproductivos, trabajamos con las medidas y características reproductivas de las bases de datos originales de cada proyecto. Entre las medidas utilizadas se encuentran las medidas morfométricas estándar: longitud total, longitud de la cola, longitud del cuerpo, longitud de la pata trasera derecha, longitud de la oreja derecha y peso.

a. Descripción de los pisos

Entre 150 y 1300 metros sobre el nivel del mar, se encuentra el Sector Biogeográfico Amazónico de las estribaciones andinas, el clima es cálido casi todo el año con cortos períodos fríos, las estaciones lluviosas normalmente son largas y producen alta humedad. Esas características producen bosques con un alto nivel de dosel, diferentes estratos, gran diversidad de plantas, diferentes recursos para diversos animales. Por encima de 1300 m.s.n.m., está el Sector Biogeográfico de las Yungas de Beni; donde la temperatura disminuye a medida que aumenta la altitud, posee alta humedad y bajas temperaturas, especialmente en la noche. De manera general, el dosel es bajo, el número de estratos es similar al anterior Sector y presenta una gran diversidad de plantas, (Navarro y Maldonado, 2002). Este sector, abarca cuatro zonas ecológicas, que van desde picos nevados (5.600 m) hasta bosques montanos húmedos (1.300 m). La parte más alta de donde se ha capturado animales se llama Páramo Yungueño (entre 3.600 y 4.200 m en pendientes empinadas), seguido de Bosque Nublado (2.400 y 3.400 m) y Bosque

de Yungas (1.300 y 2.400 m). En ambos sectores, los recursos alimenticios cambian a lo largo del año generando una dinámica en la composición de la fauna y la flora.

b. Trabajo de laboratorio

Se realizó una evaluación de la edad de los roedores, mediante la observación del desgaste dentario según Myers y Patton (1989), con la finalidad de generar dos categorías de edad a fin de separar a los individuos juveniles, que aún no hayan llegado a la madurez sexual. De esta manera se tiene la primera categoría llamada Juveniles (incluidas las categorías de edad 1: tercer molar sin erupción, y edad 2: tercer molar presente, pero sin desgaste) y el segundo, llamado adultos (con edad 3: desgaste mínimo del tercer molar y presencia de pliegues internos de los primeros dos molares; edad 4: desgaste de los tres molares, observando los pliegues internos; y edad 5: desgaste en los tres molares, sin la presencia de pliegues molares). Para determinar estas categorías, utilizamos un estereomicroscopio.

Proporción de los testículos: A todos los especímenes machos colectados se midió el largo del testículo (en mm) sin epidídimo (medido con un vernier LINIO modelo PIERECAL), debido a que los especímenes presentaban las gónadas aplanadas debido al efecto deshidratante del alcohol. El dato obtenido se dividió por la raíz cubica del peso. Se usaron sólo los datos de los machos adultos.

Reproducción en las hembras: para determinar el número de hembras preñadas se determinó la presencia o ausencia de fetos y el tamaño de la camada, es decir el número de fetos (Ibañez y Moreno, 1992; Mills et al., 1992; Gentile et al.,

2000; Alves et al., 2002; Mallmann et al., 2011). No se pudieron observar las cicatrices uterinas debido a que las muestras estaban preservadas en alcohol.

c. Análisis estadístico

Para determinar si los patrones reproductivos en los géneros *Akodon* y *Oligoryzomys* y en géneros del "grupo *Oryzomys*", se ven afectados por tres variables independientes que son épocas del año (seco y de transición a seco), elevación (baja y alta) en la Cordillera Central de los Andes de Bolivia y género, se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM)

En el caso de las hembras, de cada especie presentes en diferente elevación y para ambas estaciones, determinamos: 1) Número de hembras preñadas y 2) el tamaño de la camada. Mientras que, para los machos, determinaremos la proporción del largo de los testículos, según el peso por especie a diferente elevación y en ambas estaciones.

Para el número de hembras preñadas, se trabajó con una distribución binomial. Para el tamaño de la camada, tomando en cuenta sólo hembras gestantes, utilizamos una distribución de Poisson con enlace logarítmico. Para las características de los machos, se sacó la proporción entre el largo de los testículos y la raíz cubica del peso y con este dato se realizó el GLM con una distribución beta (normal). En todos los casos se incluyó la interacción entre las tres variables.

Para la distribución binomial y poisson se usó la función "*glm*" para el caso de las hembras y tamaño de camada; para el caso de los machos se usó la función "*betareg*" del paquete "BETAREG". Para la elección de los mejores modelos se usó el criterio de información Akaike con la corrección para muestras pequeñas (AICc),

usando la función “*dredge*” del paquete “MuMin” y la clasificación por peso. Todo fue realizado en Rstudio con R versión 3.6.0.

3. Resultados

Número de hembras preñadas.

El modelo mostró que el número de hembras preñadas está influenciado por las tres variables (tabla 1), con una importancia similar para las tres variables. El mejor modelo tiene la interacción entre género y época.

En el caso del género *Akodon* (n=173), la época es más importante que la elevación para determinar la preñez, registrándose una mayor cantidad de hembras preñadas en la época de transición en ambos pisos, a comparación de la mitad de las hembras evaluadas preñadas a menor elevación. Para el género *Oligoryzomys* (n=188) la preñez está influenciada por ambas variables; presentándose una inversión en la frecuencia de hembras preñadas entre las épocas dependiendo de la elevación. Sin embargo, es en la época de transición y a menor elevación, donde más de la mitad de las hembras evaluadas estaban preñadas, mientras que en la época de transición y a mayor elevación únicamente el 10% de las hembras estaban preñadas. Para el grupo “*Oryzomys*” (n=156), la elevación es la variable más importante, observando más del 50% de las hembras evaluadas preñadas en lugares bajos; y para estos sitios, la época de transición presentó mayor frecuencia de hembras preñadas (más del 65%) (Fig. 1).

Table 1. GLM binomial para todas las hembras preñadas

Modelo	Época	Elevación	Género	Época*Género	Época*Elevación	Elevación*Género	AICc	Delta	Weight
1	+	+	+	+			449,6	0,00	0,408
2		+	+	+	+		450,3	0,72	0,285
3	+	+	+				452,3	2,68	0,107
4	+	+	+	+		+	453,2	3,62	0,067
5	+	+	+	+	+	+	454,1	4,54	0,042
6	+	+	+		+		454,3	4,73	0,038
....									
Nulo							485,9	36,35	0,000

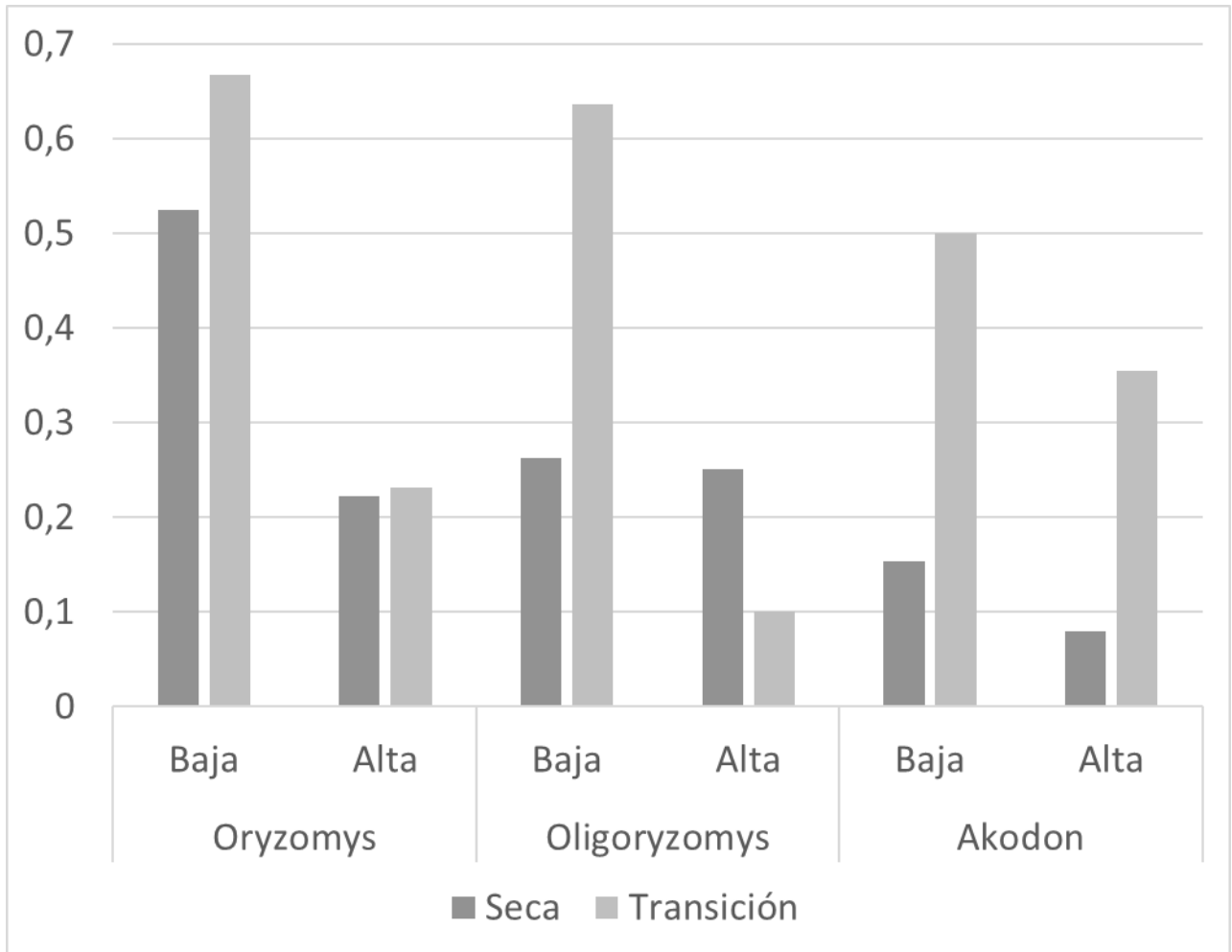


Figura 1. Abundancia relativa de hembras preñadas a diferente elevación por época de estudio.

Tamaños de camada

En el caso del número de fetos por hembra, el modelo nulo muestra que ninguna de las variables tiene una fuerte relación con la variable dependiente, la época y elevación llegan a ser variables importantes, pero no determinantes (Tabla 3).

Para el género *Oligoryzomys* (63 hembras preñadas) se registraron más hembras preñadas a baja elevación y en época seca, siendo tres fetos el número más frecuente (44 %). La camada más grande se dio en tierras bajas en época de

transición. Para el género *Akodon* (n = 19) se presentó lo contrario, es decir que se registró una mayor frecuencia de hembras preñadas (con dos crías; 31,6%; y con tres; 15,79%) a mayor elevación y en época de transición (Fig. 2). La camada más grande se dio en tierras altas en época seca. Para el grupo "*Oryzomys*" (n = 64) a bajas elevaciones la camada más frecuente con tres fetos (31,7%) se dio en época seca. Las camadas mas grades fueron en tierras bajas en las dos épocas.

Table 2. GLM Poisson para el tamaño de la camada

Modelo	Época	Elevación	Género	Época*Género	Época*Elevación	Elevación*Género	AICc	Delta	Weight
Nulo							424,4	0,00	0,287
2		+					425,6	1,26	0,153
3	+						425,8	1,49	0,137
4	+	+					426,3	1,96	0,108
5	+	+			+		426,8	2,40	0,086
6			+				427,1	2,71	0,074

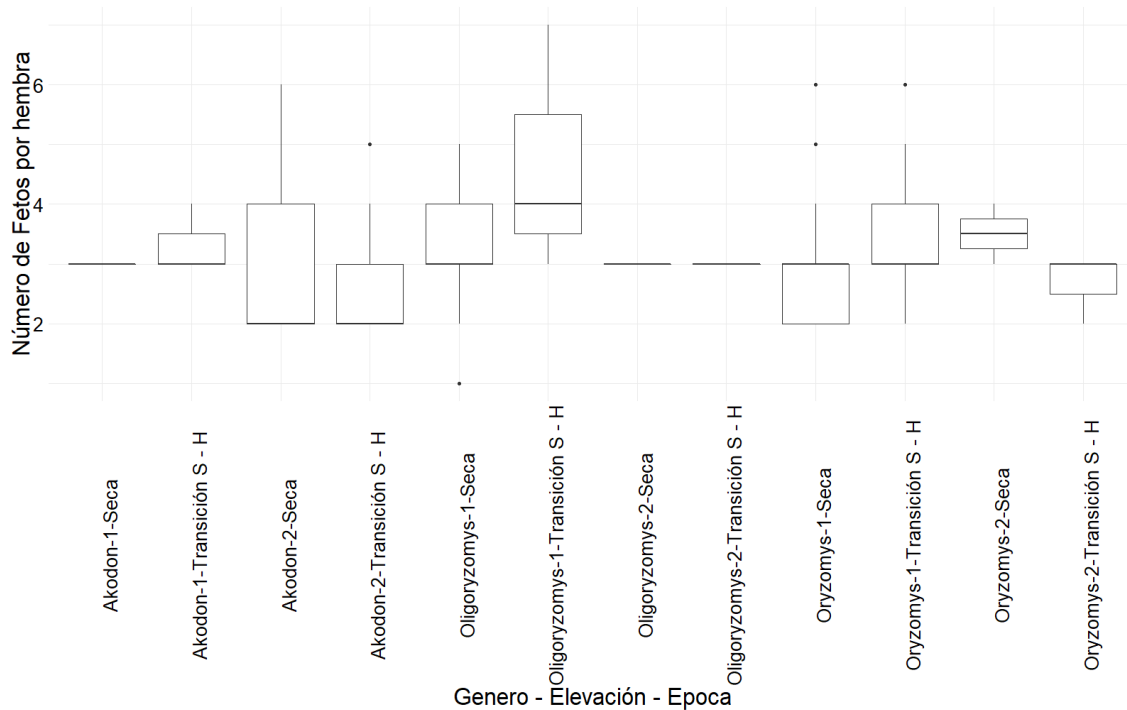


Figura 2. Número de hembras preñadas según el tamaño de camada. La elevación está expresada por números, 1: baja y 2: alta

Proporción testicular de los machos

Para la proporción de los testículos, las tres variables independientes están presentes en el mejor modelo (Tabla 3) con una importancia similar, al igual que las interacciones entre género – época y género - elevación. Para el grupo “*Oryzomys*” (n=168), la variable más importante es la elevación, sobre todo para época seca (Fig. 3), donde los testículos de menor tamaño se registraron a mayor elevación y en época seca. Para el género *Oligoryzomys* (n=246), tanto la elevación como la época afectarían el tamaño de los testículos (Fig. 3), donde los testículos son más grandes a baja elevación; y sólo a bajas elevaciones se tienen testículos más grandes en la época de transición. En el caso del género *Akodon* (n=116), el tamaño

de los testículos no está determinado por ninguna variable, aunque el tamaño de los testículos varía dependiendo de la elevación y de la estación de manera inversa (Fig. 3).

Table 3. GLM Gaussiana para el largo de los testículos

Modelo	Época	Elevación	Género	Época*Género	Época*Elevación	Elevación*Género	AICc	Delta	Weight
1	+	+	+	+		+	-1291,9	0,00	0,728
2		+	+	+	+	+	-1289,7	2,12	0,258
3	+	+	+			+	-1284,0	1,82	0,015
4	+	+	+		+	+	-1281,9	9,92	0,005
5		+	+			+	-1273,7	18,19	0,000
....									
Nulo							-1193,6	98,24	0,000

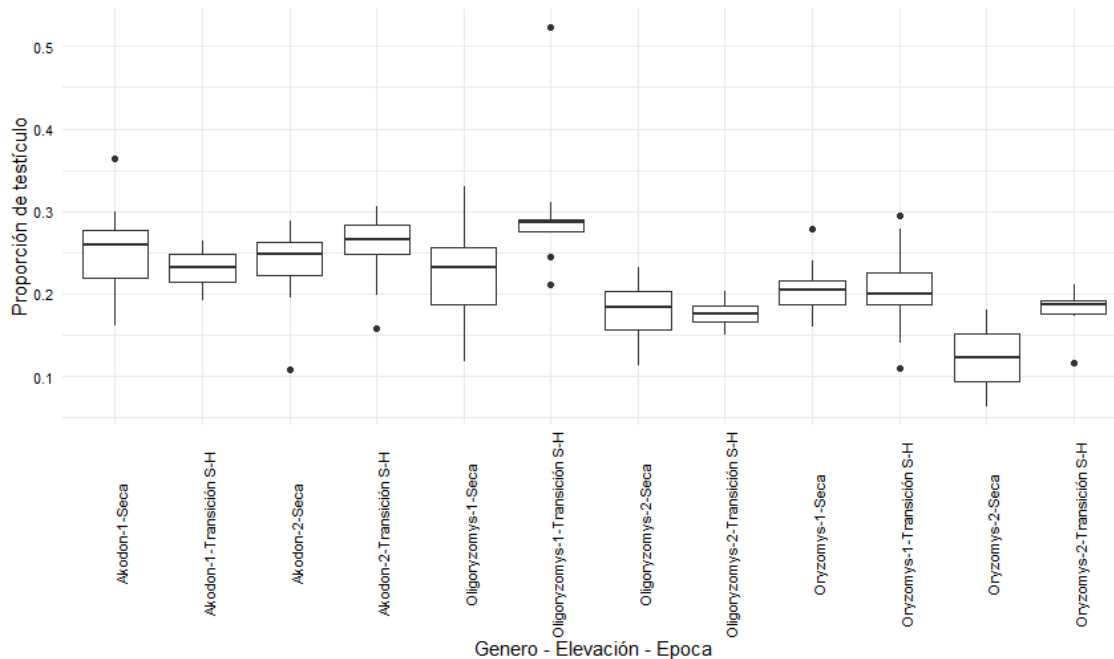


Figura 3. Proporción de testículos según la raíz cubica del peso en mm. Donde la elevación está expresada por números, 1: baja y 2: alta

4. Discusión

En el presente estudio se pudo determinar que la elevación y la época del año afectan los patrones reproductivos; tanto en hembras, como en machos; y este efecto varía según los grupos estudiados. Esto se puede deber a que las características ambientales cambian con la elevación y por tanto con la época. Por tanto, los recursos disponibles para los animales varían, proporcionándoles cantidades diferentes de energía, la cual, deberán equilibrar para los procesos metabólicos, modificando sus estrategias reproductivas. El efecto del género se puede deber a las estrategias particulares de cada especie para adaptarse a sus hábitats.

Estas variaciones observadas, para el caso de elevación, pueden ser una respuesta a la cantidad y/o calidad del recurso presente; de la cual dependería la

energía necesaria para la reproducción, siendo ésta menor a mayores elevaciones (Carnegie et al., 2011; Sassi et al., 2017). Así, a elevaciones menores la cantidad y la diversidad de recursos a lo largo del año es mayor y más constante, dando mejores posibilidades para tener mayor cantidad de eventos de reproducción (*Oligoryzomys* y grupo “*Oryzomys*”) y camadas más grandes (*Oligoryzomys*); lo que podría verse reflejado en el crecimiento de los testículos en la época de reproducción (*Oligoryzomys*).

Por otro lado, hubiese sido ideal tener mayor cantidad de especímenes colectados para abarcar todas las estaciones del año, y determinar el efecto de la estación en los eventos reproductivos. Sin embargo, con los datos obtenidos de las dos estaciones trabajadas, se pudo evidenciar una mayor cantidad de hembras preñadas en los géneros *Oligoryzomys* y *Akodon* durante la época de transición, así como camadas más numerosas. Si bien se vio una tendencia de tener camadas más numerosas en la época de transición, esta variable no fue determinante, aunque podría serlo al aumentar esfuerzo de captura a todas las épocas del año. Además, al igual que en el caso de elevación, una mayor actividad reproductivos podría verse reflejada en el crecimiento de los testículos, como en el **caso** de *Oligoryzomys*. De esta manera, también se esperaría un incremento en la frecuencia de hembras preñadas para la época húmeda, y una disminución para la transición húmeda - seca, debido a la mejora en las condiciones ambientales desde la época transición seca – húmeda a la húmeda, que causaría una mayor y/o mejor cantidad de recursos para reproducirse (Messina y Fox, 2001). Los resultados obtenidos en el tamaño de camada pueden deberse a que la esta variable es más

dependiente a otras características, como rasgos particulares a cada especie, lo que debe ser indagado a mayor profundidad.

Ya de manera particular, analizando los resultados por género, para el caso del género *Akodon*, en la época de transición, existe mayor cantidad de hembras preñadas, posiblemente por la mayor cantidad de recursos para las hembras en esta época (González-Chávez et al., 2017); además, los machos presentaron testículos más grandes, lo que puede ser resultado de la presencia de hembras receptivas. Sin embargo, el mayor tamaño de los testículos también puede ser un reflejo del tipo de sistemas de reproducción de la especie, donde se puede presentar en especies con alta competencia intrasexual, donde los machos tendrán testículos más grandes (Liao et al., 2011) para generar mayor cantidad de esperma y tener más posibilidades de fecundar a las hembras en el momento del apareamiento. No se conoce la estrategia reproductiva de las especies de *Akodon* estudiadas en este trabajo, y es algo aún pendiente de determinar. Por otro lado, un resultado interesante, fue el registrar mayor variación en el tamaño de las camadas (Fig. 2) en lugares de mayor elevación, aún a pesar de haber registrado la camada con el mayor número de fetos a baja elevación. Sí bien estadísticamente no existe un efecto significativo de la elevación sobre el número fetos, la variación en el tamaño de la camada podría deberse a las características del hábitat y las características anatómicas y morfológicas de la especie (Fig- 2). Por ejemplo, en lugares bajos, donde se encuentra *Akodon dayi*, existe mayor variación en el estrato vegetal, por lo que se necesitaría ser “más ligero para poder trepar” (ya que es un género de cola y patas traseras cortas, más adaptadas para correr que trepar) o para poder correr al nivel del suelo (Veloso et al., 2004). De esta manera, sería importante que

el número de fetos sea bajo (tres por camada). Por otro lado, en los lugares de mayor elevación el tamaño de la camada fue más variable, donde se encuentran *A. aerosus* (camadas de 2 a 5 fetos) y *A. mimus* (camadas de 2 fetos). Esto puede deberse al tamaño corporal de estas especies. *Akodon aerosus*, es un poco más grande que *A. mimus*, según las tendencias que se dan en los mamíferos, se esperaría que especies de mayor tamaño corporal presenten camadas con menor número de fetos (Carranza, 2002, Happold, 2011; Jiang et al., 2015, Sassi et al., 2017). En este trabajo no se ve de manera clara esta relación, ya que *A. minus*, la especie más pequeña, tiene en promedio camadas más pequeñas. Lo que se puede deber a que *A. mimus* es la especie que vive a mayor elevación y esto podría dar una explicación a este resultado. Sin embargo, es posible que, al trabajar con un mayor tamaño poblacional, se puedan tener tendencias más claras.

Para el género *Oligoryzomys*, la cantidad de hembras preñadas y el tamaño de testículos varían según la época y la elevación; así, las características ambientales y las características intrínsecas de cada especie, son importantes para comprender su reproducción. *Oligoryzomys microtis* (especie de tierras bajas) tiene un mayor número de hembras preñadas en época de transición (83,7%) que en época seca (16,2%); mientras que para las especies de altura (*O. occidentalis* y *O. destructor destructor*), el número de hembras preñadas fue muy baja, registrándose solamente dos hembras preñadas, una de cada especie para cada época. Con relación a tierras bajas, la mayor proporción de hembras preñadas y mayor cantidad de fetos por camada en época de transición, puede deberse a la variación en la disponibilidad de alimento, como semillas/granos de las diferentes plantas presentes en las diferentes épocas. Así *O. microtis*, tiene camadas de uno a tres

fetos en época seca; mientras en época de transición de cuatro a siete, respaldando la importancia de la cantidad de nutrientes para el embarazo (González-Chávez et al., 2017). Esto también se evidencia con el tamaño de los testículos, que a baja elevación fueron en promedio de mayor tamaño en época de transición, sin presentar esta diferencia entre estaciones a mayores elevaciones. Así, a baja elevación, esto puede ser una respuesta al cambio en la cantidad y/o calidad de recursos (no solo alimenticios, sino también de disponibilidad de hembras) debido a la época (Jiang et al., 2015), mostrando que en época de transición presentan más competencia intrasexual (Liao et al., 2011) al haber más hembras receptivas. Esto generaría una mayor cantidad de espermatozoides para tener mayores posibilidades de fecundar a más hembras y asegurar la paternidad (Zebunuto et al., 2002).

Las diferencias observadas entre los géneros *Akodon* y *Oligoryzomys*, se pueden deber a la calidad de nutrientes y diferencias en hábitos alimenticios y, a que la energía puede ser destinada a otras actividades de sobrevivencia (González-Chávez et al., 2017).

Por último, la variación en la elevación y época, que provocan un cambio en las características de vegetación y microhábitat; así como las características propias de las especies dentro del grupo *Oryzomys*, son también importantes para comprender su reproducción; encontrándose una mayor proporción de hembras preñadas y testículos de mayor tamaño a baja elevación. Para el género *Nephelomys*, que se encuentra por encima de los 1.300 msnm (mayor elevación), sólo se observa una diferencia en el tamaño de testículos entre las épocas. No existe diferencia en el número de hembras preñadas para este género, siendo para ambas épocas bastante baja (menos del 25% de todas las hembras), en

comparación con los otros dos géneros (por encima del 50%). Esto se puede deber a que el número de hembras analizado para el género *Nephelomys* fue bajo, en comparación a las especies de tierras bajas.

Para los géneros de baja elevación (*Euryoryzomys* e *Hylaeamys*), también hubo mayor proporción de hembras preñadas en época seca, y estas hembras tuvieron, en promedio camadas un poco más numerosas, para ambas épocas. Al igual que con los otros géneros, esto se daría como respuesta al cambio en la cantidad y/o calidad de recursos a medida se va a la época húmeda.

Para el caso de los machos, en el género *Nephelomys* se ve una gran variabilidad en el tamaño de los testículos durante la época seca, pero en época de transición se reduce bastante esta variabilidad; siendo los testículos más grandes en la época de transición que durante la época seca. Nuevamente, esto puede reflejar una mayor competencia intrasexual durante esta época (Liao et al., 2011); aunque la frecuencia de hembras preñadas en época seca y de transición es prácticamente la misma, como ya se explicó más arriba. Por su parte, para los géneros de tierras bajas (*Euryoryzomys* e *Hylaeamys*), el tamaño de los testículos no varía entre las épocas, y el número de hembras preñadas en ambas épocas es mayor del 50%. Esto indicaría que la cantidad de recursos para los machos de estos géneros tiene menor variación entre épocas, por lo que se genera menor competencia (Jiang et al., 2015); tanto de recursos de alimentación, como de la disponibilidad de hembras; o que el sistema de apareamiento podría evitar la competencia intrasexual. Esto es algo que se desconoce de estas especies, y más estudios son necesarios para entender el tipo de sistema de reproducción.

Las diferencias observadas entre los géneros y entre las especies dentro de un mismo género también pueden deberse a la masa corporal de los animales, que es una característica importante para la reproducción (Happold, 2011), y la plasticidad de los mamíferos (Hansen y Boonstra, 2000). Pero también se puede deber a la dieta de los animales y los requerimientos de nutrientes para el embarazo (González-Chávez et al., 2017) y el clima, que afecta las características del hábitat (Messina Y Fox, 2001).

Para comprender mejor qué características podrían afectar la reproducción en las hembras, es importante incorporar otros factores que pueden tener un efecto sobre el mismo, como el entorno o las características morfológicas y fisiológicas de los individuos, como el peso, la longitud corporal y la dieta (cantidad y calidad), y así poder entender mejor las diferencias observadas entre estos géneros. La masa corporal es una característica que podría explicar mejor la reproducción (Happold, 2011; Jiang et al., 2015) y la dieta podría aclarar la cantidad de fetos por hembra (González-Chávez et al., 2017). Ambas características dependerán de los hábitats y la composición de los recursos.

Además de incluir estos factores externos, en el caso de las hembras, se deben considerar otros datos importantes a ser registrados durante el trabajo de campo, como la presencia del tapón vaginal, que se da en el momento que la hembra está preñada, y la cantidad de heridas en los cuernos uterinos, ya que es la única forma, en una hembra no preñada, para determinar si es activa reproductivamente en el momento de la colecta.

En el caso de los machos, el tamaño de los testículos es una medida de las inversiones en reproducción masculina y dependerá de los recursos y la actividad

reproductiva, la cual puede verse afectada por el gradiente de temperatura y la estacionalidad (Jiang et al., 2015), y por la presencia de hembras receptivas (Zebunuto et al. 2002). Sin embargo, como el tamaño de los testículos puede estar relacionado con el tamaño corporal y, para evitar el efecto de la isometría, se realizó una corrección mediante la obtención de la proporción de los mismos con el peso del cuerpo. Es importante tomar las medidas de los testículos directamente durante el trabajo de campo (largo y ancho), y no trabajar con la información de la posición de los testículos (escrotado o abdominal) ya que en estudios realizados por Boiani y colaboradores (2008), se determinó que este dato, obtenido en campo, presenta una variación en la cantidad de machos reproductivamente activos, dando un dato erróneo de los periodos de reproducción de las especies; producto del estrés producido al animal en el momento de la manipulación (que puede descender los testículos). Además, para estudios de reproducción en machos también es importante tomar una muestra del epidídimo para estudios de espermatozoides. El material espermático de animales en alcohol debe ser comparado con material fresco para determinar si el material en alcohol da datos confiables.

Según Moore y Price (1948), en general, el sistema reproductivo en los machos podría verse más afectado por la elevación más que en las hembras; porque encontraron una mayor degradación del tejido testicular a mayor altura. Sin embargo, en los grupos estudiados, se pudo determinar que la elevación y la época del año tienen un efecto tanto sobre las hembras como los machos. Para determinar mejor estos efectos, se debe realizar estudios con variables independientes como el tamaño de los individuos, su dieta y/o el tipo de sistema reproductivo, del cual no se conoce

casi nada; además de variables climáticas y cantidad de recursos. Para el tamaño de la camada es importante incrementar el número de muestras en lugares de altura para poder realizar comparaciones más profundas.

Finalmente, y aunque varios puntos de la discusión son especulativos debido a la falta de información en este tema, podemos concluir que el cambio de recursos a través de las estaciones puede ser más relevante a medida que aumenta la elevación, afectando la cantidad de energía destinada a la reproducción. Por todo esto, es importante continuar con estudios de la reproducción de los roedores, sobre todo con datos más finos; tanto del ambiente como de los individuos en el momento de la colecta, lo que dará una mejor comprensión de la fluctuación de las poblaciones de roedores; y de esta manera poder realizar control de las poblaciones de roedores que puedan ser un problema para la salud humana o la agricultura, en épocas y lugares determinados.

Referencias

Alves, P.C., H. Gonçalves, M. Santos y A. Rocha. 2002. Reproductive biology of the Iberian hare, *Lepus granatensis*, in Portugal. *Mammalian Biology*. 67: 358-371.

Bears, H., K. Martin y G.C. White. 2008. Breeding in high-elevation habitat results in shift to slower life-history strategy within a single species. *Journal of Animal Ecology*. 78: 365–375.

Boiani, L., N. Berois y G. D'Elía². 2008. Annual male reproduction cycle of a hantavirus reservoir, the long-tailed mouse *Oligoryzomys flavescens* (Rodentia; Cricetidae, Sigmodontinae) from Uruguay. *Mastozoología Neotropical*, 15(1):23-32.

Bumrungsri, S., W. Bumrungsri y P.A. Racey. 2007. Reproduction in the short-nosed fruit bat in relation to environmental factors. *Journal of Zoology*. 272: 73-81.

Cameron, G. y D. Scheel. 2001. Getting Warmer: Effect of global climate change on distribution of rodents in Texas. *Journal of Mammalogy*. 82: 652-680.

Carnegie, S.D., L.M. Fedigan y A.D. Melin. 2011. Reproductive seasonality in female capuchins (*Cebus capucinus*) in Santa Rosa (Area de Conservación Guanacaste), Costa Rica. *International Journal of Primatology*. 32: 1076–1090.

Carranza J. 2002. La evolución del cuidado parental. En: Soler Cruz. M. (ed.) Evolución la base de la Biología. Pp: 193 - 212

Gentile, R., P.S. D`Andrea, R. Cerqueira y L.S. Maroja. 2000. Population dynamics and reproduction of marsupials and rodents in a Brazilian rural area: a five-year study. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 35: 1-9.

González-Chávez, B., V. Rojas-Díaz y L. Cruz-Bernate. 2017. Demographic Parameters of the Silky Shrew-Opossum *Caenolestes fuliginosus* (Paucituberculata, Caenolestidae) along an Elevación inal Gradient in the Cordillera Central of the Colombian Andes. *Journal of Mammal Evolution*. doi: 10.1007/s10914-017-9417-6.

Guidobono, J. S. 2013. Dinámica poblacional de roedores en agroecosistemas y su relación con variables ambientales. Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área Ciencias Biológicas.

Happold, D.C.D. 2011. Reproduction and ontogeny of *Mastacomys fuscus* (Rodentia: Muridae) in the Australian Alps and comparisons with other small mammals living in alpine communities. *Mammalian Biology*. 76: 540–548.

Ibañez, C. y S. Moreno. 1982. Ciclo reproductor de algunos cricétidos (Rodentia, Mammalia) de los Llanos de Apure (Venezuela). *Actas VIII Cong. Latinoam. Zool. Tomo I*: 471-480.

Janeau, G. y S. Aulagnier. 1997. Snow vole – *Chionomys nivalis* (Martins 1842). *Journal of Mountain Ecology*. 4: 1–11.

Le Louarn, H. y G. Janeau. 1975. Répartition de biologie du Campagnol des Neiges *Microtus nivalis* Martins dans la région de Brianç. *Mammalia*. 39: 589– 604

Liao, W., M. Cai, J. Chen, J. Huang, F. Liu, C. Jiang, y Y. Gao. 2010. Hypobaric hypoxia causes deleterious effects on spermatogenesis in rats. *Reproduction*. 139: 1031–1038.

Liao, W.B. y X. Lu. 2011. Variation in body size, age and growth in a subtropical treefrog (*Rhacophorus omeimontis*) along an elevación inal gradient in western China. *Ethology Ecology & Evolution*. 23: 248-261.

Mallmann, A.S., M. Finokiet, A.C. Dalmoso, G.L. Melo, V.L. Ferreira y N.C. Caceres. 2011. Dinâmica populacional e reprodução de pequenos mamíferos de uma Floresta Estacional do Maciço do Urucum, oeste do Pantanal, Brasil. *Neotropical Biology and Conservation*. 6(2): 94-102.

Messina, F.J. y C.W. Fox. 2001. Offspring size and number. In *Evolutionary ecology: concepts and case studies*: 113–127. Fox, C.W., Roff, D.A. & Fairbairn, D.J. (Eds). New York: Oxford University Press.

Millar, J.S. y D.G.L. Innes. 1985. Breeding by *Peromyscus maniculatus* over an elevational gradient. *Canadian Journal of Zoology*. 63: 124–129.

Mills, J.N., B. A. Ellis, K.T. McKee, J.I. Maiztegui y J.E. Childs. 1992. Reproductive characteristics of rodent assemblages in cultivated regions of central Argentina. *Journal of Mammalogy*. 73(3): 515-526.

Morgan, E., J.H. Brown y R.R. Parmenter. 2000. Rodents, plants, and precipitation: Spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos*. 88: 470-482.

Murphy, E.C. 1992. The effects of natural increase in food supply on a wild population of house mice. *New Zealand Journal of Ecology*. 16(1): 33-40.

Myers, P. y L. Patton. 1989. A new species of *Akodon* from the cloud forests of eastern Cochabamba Department, Bolivia (Rodentia: Sigmodontinae). *Occasional papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*: 72(1): 1-28.

Navarro G. y Maldonado M. 2002. Geografía ecológica de Bolivia: Vegetación y ambientes acuáticos. Ed. Centro de Ecología Simón I. Patiño, Santa Cruz, Bolivia.

Rezende, E.L, F.R. Gomes, C.K. Ghalambor, G.A. Russell y M.A. Chappell. 2005. An evolutionary frame of work to study physiological adaptation to high elevación es. *Revista Chilena de História Natural*: 78: 323-336.

Rocha, C.R., R. Ribeiro y J. Marinho-Filho. 2017. Influence of temporal variation and seasonality on population dynamics of three sympatric rodents. *Mammalian Biology*. 84: 20 – 29.

Rohling, I., V.M. Guedes, A.P. Lima y W.E. Magnusson. 2005. Spatially explicit population dynamics in a declining population of the tropical rodent, *Bolomys lasiurus*. *Journal of Mammalogy*. 86(4): 677–682.

Sassi, P.L., J. Menéndez y M.F. Cuevas. 2017. Geographic variation in life-history traits: factors shaping energy investment in reproduction in a highland dwelling rodent. *Journal of Zoology*. doi:10.1111/jzo.12523

Veloso, C., R.A. Vásquez y L.A. Ebensperger. 2004. Antecedentes sobre biología reproductiva de los roedores silvestres chilenos. In: A. Iriarte, S. Tala, B. González, B. Weksler M., A.R. Percequillo & R.S. Voss (eds.) *Cría en cautividad de fauna chilena*. pp. 377-383.

Willan, K. 1990. Reproductive biology of the southern African ice rat. *Acta Theriologica*. 35: 39–51.

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

Zebunuto R.R., A.I. Vassallo y C. Busch. 2002. Social and reproductive behavior of the subterranean solitary rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae) in a seminatural enclosure. *Revista chilena de historia natural* 75(1): 165-177.