



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTONOMA METROPOLITANA
Unidad Iztapalapa

**Aspectos ecológicos y fisiológicos de la reproducción e historia de vida del
ratón de orejas oscuras, *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Cricetidae), en
latitudes medias.**

TESIS

Que para obtener el grado de
Maestro en Biología

PRESENTA

Gustavo Eugenio Mancera Jaime

Diciembre 2022

Co-directores:

Dra. Aurora Alondra Castro Campillo
Dr. Pablo Arturo Salame Méndez

Asesora:

Dra. Zamira Anahí Ávila Valle

La Maestría en Biología de la
Universidad Autónoma Metropolitana
pertenece al Padrón de
Posgrados de Calidad del CONACyT.

El jurado designado por la

División de Ciencias Biológicas y de la Salud

de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

Gustavo Eugenio Mancera Jaime

El día 19 de diciembre del año 2022

Comité Tutorial y Jurado:

Directora: Dra. A. Alondra Castro Campillo _____

Director. Dr. P. Arturo Salame Méndez _____

Asesora: Dra. Zamira Ávila Valle _____

Sinodal: Dr. José Ramírez Pulido _____

Sinodal: Dr. Héctor Fernando Serrano _____

Sinodal: Dr. Jorge I. Servín Martínez _____

Declaración de originalidad

El (La) que suscribe **Gustavo Eugenio Mancera Jaime**, alumno (a) del **posgrado Maestría en Biología**, de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa y autor(a) de la tesis o idónea comunicación de resultados titulada: **“Aspectos ecológicos y fisiológicos de la reproducción e historia de vida del ratón de orejas oscuras, *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Cricetidae), en latitudes medias.**

Declaro que:

1. La tesis o idónea comunicación de resultados que presento ante la **Comisión de la Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa** para lo obtención del grado de **Maestro en Biología** es de mi autoría y original creación, producto del resultado de mi trabajo de investigación personal e individual; el cual cuenta con las correspondientes citas textuales del material bibliográfico utilizado y con el debido otorgamiento de los créditos autorales.
2. En la tesis o idónea comunicación de resultados no he reproducido párrafos completos; ilustraciones, fotografías, diagramas, cuadros y tablas, sin otorgamiento del crédito autoral y fuente correspondiente.
3. En consecuencia, relevo de toda responsabilidad a la Universidad Autónoma Metropolitana de cualquier demanda o reclamación que llegara a formular alguna persona física o moral que se considere con derecho sobre la tesis o idónea comunicación de resultados, respondiendo por la autoría y originalidad de la misma, asumiendo todas las consecuencias económicas y jurídicas si ésta no fuese de mi creación.

La presente declaración de originalidad se firma en la Ciudad de México el **19 de Diciembre del 2022.**

Atentamente

Gustavo Eugenio Mancera Jaime

Nombre y firma del alumno

Este documento debe ser firmado con tinta azul y debe anexarse copia en la tesis o idónea comunicación de resultados (tesina, reporte, etc.), el documento original será conservado por el Coordinador del Posgrado.

Dedicatoria

Esta tesis se la dedico a mis padres, María Eugenia Jaime y Gustavo Mancera Romo, sin ellos no sería la persona que soy. Agradezco su confianza, cariño, apoyo, respeto y amor. Les agradezco los valores que me inculcaron para poder realizar este trabajo con satisfacción. Nunca olvidaré la familia que me acogió por todos estos años, siempre estarán en mi corazón y todo lo que realice será en su nombre, llevaré sus apellidos con honor y con mucho orgullo.

A mi hermana, Viviana Mancera, mi ejemplo a seguir desde pequeño, mi súper heroína, gracias por todos los consejos que me diste, por compartir tu sabiduría y tu amor conmigo. Gracias a mi hermana Violeta Mancera, la estrella que me guio en el camino del amor y el respeto, este trabajo también te lo dedico de aquí hasta el cielo donde siempre nos proteges.

Nancy Chávez, te agradezco por cambiar mi vida, gracias por ser la compañera de vida y por darme siempre aliento cuando más lo necesitaba. Akane Mancera, el motivo para nunca rendirme y siempre sacarme una sonrisa cuando más lo necesitaba; hija mía, espero que este trabajo sea una guía en tu futuro profesional.

Agradecimientos

Dra. A. Alondra Castro Campillo, nunca me cansaré de agradecerle la formación profesional y personal que me brindó. Le agradezco la confianza, tiempo, apoyo, respeto, los consejos y la amistad que me otorgó durante los años en que trabajé con usted. Llevaré en alto y con orgullo ser alumno suyo.

Al Dr. P. Arturo Salame Méndez, le agradezco sus comentarios puntuales y enseñanzas tan acertadas, ya que me permitieron entender los temas desde distintos puntos de vista y con mayor profundidad. Gracias por compartir su trabajo y los datos que fueron la base para la realización de esta tesis.

A la Dra. Zamira Anahí Ávila Valle, gracias por confiar en mí y en mi trabajo, por asesorarme puntualmente en temas y aspectos que lo enriquecieron. También agradezco al Dr. JoséRamírez Pulido, al Dr. Héctor Serrano y al Dr. Jorge Ignacio Servín Martínez por ser parte de mi jurado, pues con su reconocida trayectoria académica y gran conocimiento contribuyeron a mejorar el escrito de esta tesis.

Le estoy fielmente agradecido a la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, que siempre será mi Casa Abierta al Tiempo.

Agradezco a la Coordinación de la Maestría en Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, por aceptarme en su programa de estudios, así como al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgarme el apoyo económico durante mis estudios (CVU 1080028).

Resumen

Se describen el patrón reproductivo, así como algunos aspectos de la historia de vida, del ratón de orejas oscuras *Peromyscus melanotis*, desde un punto de vista ecofisiológico con datos disponibles sobre su endocrinología y ecología reproductivas, tanto en hembras como en machos, de la especie. La información se obtuvo de individuos capturados en vida libre en bosques templados de latitud media, dentro de los Parques Nacionales Desierto de los Leones y Cumbres del Ajusco; estos especímenes nunca fueron mantenidos bajo condiciones de laboratorio.

Se exploró el comportamiento de todos los datos endócrino-reproductivos (hormonas esteroides sexuales, HES: progesterona, androstendiona, testosterona y estradiol) y los datos ecológicos poblacionales y reproductivos, mediante estadística estándar, junto con pruebas para normalidad y homocedasticidad en cada sexo. Posteriormente, se realizaron análisis de varianza simples (ANOVA) con sus respectivas pruebas *post-hoc* (o sus equivalentes no- paramétricos), conforme a la hipótesis nula de no diferencias para comprobar diferencias significativas entre grupos conformados *ad hoc* (e. g., grupos etarios, estaciones del año), de acuerdo con las preguntas de investigación, utilizando el contenido circulante en plasma de las HES en los machos y su valor intragonadal en las hembras. En los machos también se realizaron Análisis de Regresión Múltiple (ARM) para determinar la contribución del volumen testicular (VT), la edad (AC), la estación del año (Szn), las horas de luz solar (HLS) y la temperatura ambiental (T°) sobre el contenido circulante en plasma de HES; también se valoró el efecto de esas variables sobre el VT. Estos análisis se complementaron con correlaciones

pareadas simples entre las HES y el VT, así como entre cada una con las condiciones ambientales.

Al integrar los resultados de todos los análisis realizados, junto con datos obtenidos previamente, se pudo concluir que los cambios en el fotoperiodo y la temperatura regulan procesos endocrinos reproductivos en machos de diferentes edades. Asimismo, se determinó el patrón y biotransformación de las HES en diferentes etapas de la vida reproductiva de las hembras (ciclo estral, preñez y lactancia). Los análisis mostraron que los adultos jóvenes (III) y maduros (IV) tienen mayor participación durante el óptimo reproductivo de la especie en el verano; por ende, el mayor esfuerzo reproductivo recae sobre estas edades (*e. g.*, pérdida de peso corporal en los machos a costa del peso testicular; aumento de hembras preñadas y lactantes). Sin embargo, también se corroboró que durante el invierno los adultos viejos (V) se reproducen más que los otros adultos de manera consistente. Existe una clara evidencia de que en *Peromyscus melanotis*, la transición desde la pubertad hacia la madurez sexual involucra cambios endócrinos desde los subadultos (II) hacia los adultos jóvenes (III) en la producción de HES, involucrando la regularización del ciclo testicular en los machos y la regularización del ciclo estral en las hembras, a través de la maduración del eje hipotálamo-hipófisis-gónada. Distintos indicios en este y otros estudios del grupo apuntan hacia una asociación monógama en la especie: a) los niveles de testosterona indican que los machos no muestran comportamientos de agresividad durante los eventos implicados con la reproducción; b) es posible que exista cuidado biparental de las crías (*e. g.*, participación del macho); c) falta de un dimorfismo sexual secundario. La edad a la primera cópula puede ocurrir en los juveniles (I) en ambos sexos; sin embargo, el esfuerzo reproductivo empieza a ser más consistente en

los subadultos (edad II) y es definitivamente más significativo entre los adultos jóvenes (III) y maduros (IV), sin que desaparezca en los viejos (V). El promedio por camada en la especie en una latitud media es de 3.2 crías con valores extremos de 1 a 5 crías. Las hembras son capaces de estar lactando y gestando de manera sincrónica, así como de estar listas para la reproducción en tiempos muy cortos. La especie es dioica con proporción de sexos (hembras/machos) 1:1.1, vivípara, iterópara, poliéstrica continua.

Finalmente, se espera que esta tesis aporte temas para futuras investigaciones sobre los patrones reproductivos de otras especies del género *Peromyscus* y otras especies de ratones y ratas silvestres, en las cuales se destaque la importancia de relacionar los datos fisiológicos con los ecológicos para una mejor interpretación de sus historias de vida. Asimismo, se espera que esta contribución incentive a la realización de estudios sobre la ecología y biología reproductivas en especímenes capturados en vida libre, junto con los que se puedan realizar de estas especies bajo condiciones controladas.

Abstract

The reproductive pattern, as well as some aspects of the life history, of the Black-eared mouse, *Peromyscus melanotis*, are described from an ecophysiological point of view with available data on its reproductive endocrinology and ecology, both in males and females. The information was obtained from individuals captured in the wild in mid-latitude temperate forests, within the Desierto de los Leones and Cumbres del Ajusco National Parks; these specimens were never kept under laboratory conditions.

The behavior of all endocrine-reproductive data (sex steroid hormones, HES: progesterone, P₄; androstenedione, A; testosterone, T; estradiol, E₂), as well as population and reproductive ecological data were explored, using standard statistics together with normality and homoscedasticity tests in each sex. Subsequently, paired comparisons (simple analyzes of variance, ANOVA or non-parametric tests followed by post-hoc tests) were performed under no differences-null hypothesis to verify significant differences between *ad hoc* groups (*e. g.*, age categories, seasons of the year), according to the research questions, using the circulating plasma contents of HES in males and its intragonadal concentrations in females. In males, multiple regression analysis (ARM) was also performed to determine the contribution of testicular volume, age category, season of the year, sunlight hours, and environmental temperature on the circulating plasma contents of HES; the effect of these variables on testicular volume was also assessed. These analyzes were complemented with simple pairwise correlations between HES and testicular size, as well as between each other and environmental conditions.

By integrating the results of all analyzes carried out here, together with previously obtained data, it was possible to conclude that changes in photoperiod and temperature regulate reproductive endocrine processes in males of different ages. Likewise, the pattern and biotransformation of HES at different events of the reproductive life of females (estrous cycle, pregnancy and lactation) was determined and described. Overall for the species, analyzes showed that young (III) and mature (IV) adults have a greater participation during the reproductive optimum of the species in the summer; therefore, the greatest reproductive effort falls on these age categories (*e. g.*, body weight loss at the expense of testicular weight in males; increase in number of pregnant and lactating females). However, it was also confirmed that during winter, old adults (V) consistently reproduce more than the other adults. There is clear evidence that in *Peromyscus melanotis*, transition from puberty to sexual maturity involves endocrine changes from subadults (II) to young adults (III) in HES production, including regularization of the testicular cycle in males and regularization of the estrous cycle in females, through the maturation of the hypothalamic-pituitary-gonadal axis. Different indications in this and other studies of the research group, point towards a monogamous association in the species: a) the testosterone levels indicate that the males show no aggressive behavior during the displays involved with reproduction; b) possibly, there is biparental care of the young (*e. g.*, participation of both sexes); c) lack of conspicuous secondary sexual dimorphism. Age at first copulation can occur in juveniles (I) in both sexes; however, reproductive effort begins to be more consistent in subadults (age II) and is definitely more significant among young (III) and mature (IV) adults, without disappearing in old ones (V). The average per litter in the species in a mid-latitude is 3.2 pups with extreme values of 1 to 5 pups. Females are capable of lactating and gestating synchronously, as well as being ready for

reproduction in a very short time. The species is dioecious with a 1:1.1 sex ratio (females/males), viviparous, and iteroparous with continuous polyestrous.

Índices

Índice general

La Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Postgrados de Calidad del CONACyT	i
Jurado	ii
Declaración de originalidad	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos	v
Resumen	vi
Abstract	ix
Índices	
Índice general	xii
Índice de cuadros	xvi
Índice de figuras	xxi
Índice de anexos	xxvi
Estructura de la tesis	1
Capítulo 1. Aspectos generales	3
Introducción	3
Ecología evolutiva, historias de vida y reproducción.	3
Antecedentes	6
Estudios previos en el Género <i>Peromyscus</i> Gloger, 1841.	6
<i>Peromyscus melanotis</i> .	10
¿Qué se sabe sobre la biología reproductiva de <i>Peromyscus melanotis</i> ?	15
Justificación	18
Materiales y Métodos	20
Área de estudio.	20
Pregunta general de investigación	24
Hipótesis y naturaleza del estudio.	26

Objetivo general.	27
Objetivos particulares.	27
Capítulo 2. Análisis del efecto estacional y etario entre hormonas esteroides sexuales circulantes, el volumen testicular y dos condiciones ambientales en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> (Rodentia: Cricetidae).	29
Introducción	29
Preguntas de investigación	30
Hipótesis	31
Objetivo general	32
Objetivos particulares	33
Materiales y métodos	33
Resultados	39
Comparaciones poblacionales entre los contenidos de HES por categoría de edad o por estación del año.	39
Comparaciones estacionales-ontológicas del contenido circulante de las HES.	42
Comparaciones en el patrón del VT ontológico y estacional	44
Comparaciones estacionales intraetarias del VT.	46
Comparaciones intraestacionales interetarias del VT	48
Comparaciones estacionales en las variables abióticas (HLS, T°).	50
Efecto de las variables abióticas sobre los contenidos circulantes de HES.	50
Efecto de las variables independientes y de las HES sobre el VT.	51
Efectos estacionales u ontogenéticos de las variables independientes sobre el contenido de HES en plasma.	53
Efecto estacional u etario de las variables independientes sobre el VT.	55
Correlaciones entre cada una de las HES circulantes, el volumen testicular y las variables abióticas, conforme a la categoría de edad y la estación del año.	56
Correlaciones intraetarias intraestacionales para el VT y las condiciones abióticas.	58
Discusión	58
Capítulo 3. Evaluación intragonadal de hormonas esteroides sexuales durante el ciclo estral, gestación y lactancia en <i>Peromyscus melanotis</i> (Rodentia: Cricetidae).	66

Introducción	66
Preguntas de investigación	71
Hipótesis	71
Objetivo general	72
Materiales y Métodos	72
Resultados	75
Comparaciones entre las HES dentro de cada etapa del ciclo estral en <i>Peromyscus melanotis</i> .	75
Comparaciones de la concentración particular de cada HES entre las etapas del ciclo estral en hembras adultas de <i>Peromyscus melanotis</i> .	77
Comparaciones de las HES entre las etapas de la gestación y la lactancia en hembras adultas de <i>Peromyscus melanotis</i> .	79
Discusión	82
 Capítulo 4. Patrón reproductivo ecológico del ratón de orejas oscuras, <i>Peromyscus melanotis</i>, en un bosque templado de latitud media.	 89
Introducción	89
Objetivo general	92
Objetivos particulares	92
Material y métodos	93
Resultados	100
Estructura poblacional con base en las capturas.	100
Longitud total del cuerpo (LOTO).	103
Hembras	103
Comparaciones poblacionales interestacionales e interetarias de LOTO en hembras	103
Comparaciones intraestacionales interetarias de LOTO en hembras	105
Machos	107
Comparaciones poblacionales interestacionales e interetarias de LOTO en machos	107
Comparaciones intraestacionales interetarias de LOTO en machos.	109
Peso corporal (PESO).	111
Hembras	111
Comparaciones poblacionales interestacionales e interetarias del PESO	111

en hembras	
Comparaciones intraestacionales interetarias del PESO en hembras.	113
Machos	115
Comparaciones poblacionales interetarias del PESO y del PEMO en machos.	115
Comparaciones poblacionales interestacionales del PESO y del PEMO en machos	117
Comparaciones intraestacionales interetarias del PESO y del PEMO en machos	117
Aspectos reproductivos	121
Hembras	121
Estado de la apertura vaginal (EAV)	121
Frecuencias poblacionales interestacionales o interetarias del EAV	121
Frecuencias intraestacionales intraetarias del estado de la apertura vaginal (EV)	123
Gestación	125
Frecuencias poblacionales interestacionales o interetarias de hembras gestantes (G) y no-gestantes (NG)	125
Frecuencias intraestacionales interetarias de hembras G y NG	127
Tipo de gestación por el número y tipo de implantes encontrados en total y en cada útero (UI, UD)	129
Patrones estacionales	130
Patrones etarios.	131
Patrones etarios intraestacionales.	133
Comparaciones para el total de implantes entre el UI y el UD.	135
Lactancia	137
Ciclo ovárico: folículos, cuerpos blancos, cuerpos rojos y cuerpos lúteos	138
Folículos en el OD y en el OI	140
Comparaciones del número de folículos entre el OD y el OI	141
Cuerpos ováricos rojos (CR), lúteos (CL) y blancos (CB)	142
Conteo intraestacional interetario de cuerpos ováricos	149
Comparaciones del número de CB, CR y CL entre el OD y el OI	154
Ciclo estral (CE)	156
Machos	161

Volumen testicular (VT)	161
Comparaciones anuales poblacionales interetarias del VT, conforme a su posición.	161
Comparaciones intraetarias del VT según la posición de las gónadas.	165
Comparaciones poblacionales interestacionales del VT, conforme a su posición	164
Comparaciones intraestacionales del VT, conforme a su posición	170
Comparaciones estacionales interetarias del VT sin tomar en cuenta la posición	171
Comparaciones intraestacionales interetarias del VT, conforme a su posición	173
Discusión	176
Conclusiones	186
Ficha reproductiva	188
Literatura citada	190
Anexos	215

Índice de Cuadros

Capítulo 1. Aspectos generales

Cuadro 1.1. Resumen de las características estudiadas sobre diferentes aspectos de la historia de vida y patrón reproductivo (PR) en diversas especies de <i>Peromyscus</i> y sus aliados, junto con factores que los afectan.	7
---	---

Capítulo 2. Análisis del efecto estacional y etario entre hormonas esteroides sexuales circulantes, el volumen testicular y dos condiciones ambientales en machos de *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Cricetidae).

Cuadro 2.1. Comparaciones estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$ en negritas) del contenido circulante anual de tres hormonas esteroides sexuales en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> de un bosque templado de latitudes medias. Las pruebas <i>post-hoc</i> pareadas de Tukey muestran diferencias estadísticamente significativas entre medias como $A < B < C$; las letras iguales indican ausencia de diferencias significativas.	40
---	----

Cuadro 2.2. Comparaciones etarias para la concentración anual promedio de tres hormonas esteroides sexuales en el plasma de machos de <i>Peromyscus melanotis</i> , capturados en bosques templados de latitudes medias. Los datos después del punto y coma indican una segunda serie de ANOVA entre los machos adultos y viejos, ya que no se capturaron machos juveniles durante el invierno. Ver simbología en Cuadro 2.1.	40
Cuadro 2.3. Comparaciones del contenido circulante de tres hormonas esteroides sexuales, conforme a la categoría etaria en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> , procedentes de bosques templados de latitud media. Ver simbología en Cuadro 2.1.	42
Cuadro 2.4. Comparaciones para el patrón anual del volumen testicular en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> , capturados en bosques templados de latitud media y arreglados en tres categorías etarias por su fisiología reproductiva. Ver simbología en Cuadro 2.1.	46
Cuadro 2.5. Comparaciones intraestacionales interetarias del volumen testicular entre machos de <i>Peromyscus melanotis</i> , provenientes de bosques templados de latitud media. Ver simbología en Cuadro 2.1.	48
Cuadro 2.6. Variables predictivas que afectan la concentración en plasma de tres hormonas esteroides sexuales (HES) en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> , capturados en vida libre dentro de un bosque templado de latitud media. Se usó un modelo lineal en los análisis de regresión múltiple (ARM), incluyendo la contribución (variables independientes) de: el tipo de hormona esteroide sexual (T_HES), la categoría de edad (AC), la estación del año (Szn), el volumen testicular (VT) y la interacción entre las horas de luz solar y latemperatura ambiental (HLS-T°). Como variables dependientes se utilizaron las tres HES en conjunto (Todas) o por separado (P ₄ , progesterona; A, androstendiona; T, testosterona). En las pruebas <i>t</i> de Student, los valores significativos de $p \leq 0.05$ están en negritas.	51
Cuadro 2.7. Variables que predicen o afectan el volumen testicular (VT, variable dependiente) en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> , capturados en un bosque templado de latitud media. En los análisis de regresión múltiple (ARM) para un modelo lineal, se incluyó el efecto de estas variables independientes: las hormonas esteroides sexuales (HES), su tipo (T_HES), en conjunto (Todas) o por separado (P ₄ , progesterona; A, androstendiona; T, testosterona), la categoría de edad (AC), la estación del año (Szn; ARM_1) o no (ARM_2) y la interacción entre las horas de luz solar y la temperatura ambiental (HLS-T°). En las pruebas de Student (<i>t</i>), los valores significativos de $p \leq 0.05$ están en negritas.	52
Cuadro 2.8. Efecto de las variables predictivas (Variable) sobre los cambios en la concentración circulante de un precursor y dos andrógenos (variables dependientes) en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> , capturados en un bosque templado de latitudes medias. Los análisis de regresión múltiple (ARM) para un modelo lineal se desarrollaron por estación del año (1. ARM Estacionales) o por categoría de edad (2. ARM Etarios) e incluyeron como variables independientes el efecto de: la concentración plasmática de cada una de las tres hormonas esteroides sexuales (precursor: progesterona, P ₄ ; andrógenos: androstendiona, A, testosterona, T); la categoría de edad (AC) o la estación (Szn), según el caso; el volumen testicular (VT) y la interacción entre las horas de luz solar y la temperatura ambiental (HLS-T°). En cada ARM se muestran los datos en negritas de las variables predictivas que resultaron estadísticamente significativas en las pruebas de Student (últimas dos columnas); la ausencia de variables estadísticamente significativas se denota con “Ninguna”.	54

Cuadro 2.9. Correlaciones estacionales paramétricas (<i>r</i> de Pearson) y no paramétricas (<i>rs</i> de Spearman) entre cada una de las tres hormonas esteroides sexuales y el volumen testicular (VT), las horas de luz solar (HLS), la temperatura ambiental (T°) y la interacción entre esas dos condiciones (HLS-T°) en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> de tres categorías etarias. El nivel de significancia en las pruebas <i>t</i> de Student es así: * = $p \leq 0.05$; ** $p \leq 0.001$. El nivel de la correlación (<i>r</i> y <i>rs</i>) es: 0.0-0.10 = insignificante; 0.11-0.39 = débil; 0.40-0.69 = moderado; 0.70-0.89 = fuerte; 0.90-1.00 = muy fuerte (ver métodos, Capítulo 1).	57
---	----

Capítulo 3. Evaluación intragonadal de hormonas esteroides sexuales durante el ciclo estral, gestación y lactancia en *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Cricetidae).

Cuadro 3.1. Etapas del ciclo estral en roedores múridos a partir de información de diferentes fuentes (<i>e. g.</i> , Heape 1900, Allen 1922, Champlin <i>et al.</i> 1973, Mandl 1951), así como otros nombres asignados a las etapas del ciclo estral.	70
---	----

Cuadro 3.2. Comparaciones pareadas entre la concentración ovárica de cuatro hormonas esteroides sexuales (HES; P ₄ , progesterona; A, androstendiona, T, testosterona; E ₂ , estradiol) dentro de cada etapa del ciclo estral en hembras adultas de <i>Peromyscus melanotis</i> capturadas en vida libre. Los valores entre paréntesis corresponden a los grados de libertad. Por debajo y arriba de la diagonal se muestran los respectivos valores de F y significancia (en cursivas; los valores significativos, $p \leq 0.05$, están en negritas).	75
--	----

Cuadro 3.3. Comparaciones de la concentración intraovárica de la misma hormona esteroide sexual (HES) entre las cuatro etapas del ciclo estral (Pro, proestro; Est, estro; Met, metaestro; Die, diestro) en hembras silvestres, adultas de <i>Peromyscus melanotis</i> . Simbología como en el Cuadro 3.2. Por razones de espacio, se han omitido los grados de libertad que variaron en cada prueba pareada.	77
--	----

Cuadro 3.4. Comparaciones entre la concentración intraovárica de cuatro hormonas esteroides sexuales (HES; P ₄ , progesterona; A, androstendiona, T, testosterona; E ₂ , estradiol) en hembras adultas de <i>Peromyscus melanotis</i> dentro de cada etapa de su gestación (1 y 2) y durante la lactancia. Simbología como en el Cuadro 3.2; los grados de libertad entre paréntesis.	80
--	----

Cuadro 3.5. Comparaciones de la concentración intraovárica de cada una de cuatro Hormonas Esteroides Sexuales (HES) entre las dos etapas de la gestación (G1 y G2) en hembras adultas de <i>Peromyscus melanotis</i> . Simbología como en el Cuadro 3.2.	81
---	----

Capítulo 4. Patrón reproductivo ecológico del Ratón de Orejas Oscuras, *Peromyscus melanotis*, en un bosque templado de latitud media.

Cuadro 4.1. Aspectos analizados del patrón reproductivo ecológico en hembras y machos del ratón de orejas oscuras, <i>Peromyscus melanotis</i> , capturados en bosques templados de latitud media.	98
---	----

Cuadro 4.2. Número de individuos de <i>Peromyscus melanotis</i> analizados en este estudio, arreglados por sexo y edad. Los totales en las columnas aluden a los números poblacionales anuales por categoría etaria y los totales en las filas son los números poblacionales por estación del año.	100
Cuadro 4.3. Comparaciones poblacionales de la longitud total del cuerpo (LOTO) en hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> , arregladas por categorías etarias. Encima de la diagonal, están los valores de <i>p</i> (cursivas; las negritas indican diferencias estadísticamente significativas, $p \leq 0.05$). Debajo de la diagonal están los valores de las respectivas pruebas <i>post hoc</i> .	104
Cuadro 4.4. Comparaciones intraestacionales interetarias estadísticamente significativas para la longitud total del cuerpo (LOTO) en hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> , capturadas en vida libre dentro de bosques templados de latitud media.	105
Cuadro 4.5. Comparaciones poblacionales paramétricas y no paramétricas de la longitud total del cuerpo (LOTO) en una muestra de machos de <i>Peromyscus melanotis</i> arreglados por categoría etaria.	109
Cuadro 4.6. Comparaciones intraestacionales interetarias estadísticamente significativas de LOTO en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> de diferentes categorías de edad.	109
Cuadro 4.7. Comparaciones poblacionales no paramétricas estadísticamente significativas para el peso corporal promedio (PESO) en hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> , arregladas por categorías etarias.	112
Cuadro 4.8. Comparaciones estacionales estadísticamente significativas del peso corporal promedio (PESO) entre hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> arregladas por categorías etarias.	113
Cuadro 4.9. Comparaciones poblacionales paramétricas y no paramétricas del peso corporal completo (PESO) y modificado (PEMO) sin el peso testicular en una muestra de machos de <i>Peromyscus melanotis</i> , arreglados por categorías etarias. Los valores de <i>p</i> en cursivas destacan las diferencias estadísticamente significativas con negritas.	116
Cuadro 4.10. Comparaciones poblacionales paramétricas y no paramétricas del peso corporal modificado sin el peso testicular (PEMO) en una muestra de machos de <i>Peromyscus melanotis</i> , arreglados por estaciones del año.	118
Cuadro 4.11. Comparaciones estacionales estadísticamente significativas entre las categorías de edad (I, juveniles; II, subadultos; adultos: jóvenes, III; maduros, IV; viejos, V) de los pesos corporales completo (A. PESO) y modificado sin el peso testicular (B. PEMO) en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> que habitan en un bosque templado de latitud media.	119
Cuadro 4.12. Estado estacional de la vagina en hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> , procedentes de bosques templados de latitud media. Se muestran los conteos poblacionales (Total) y de hembras con la vagina cerrada (VC) o abierta (VA), mostrando sus respectivos porcentajes intraestacionales (misma estación, % T) e interestacionales (entre estaciones, % E), así como la proporción entre ellas (VC:VA).	122
Cuadro 4.13. Números y porcentajes (%) interestacionales para las hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> que presentaron la vagina cerrada (VC) o abierta (VA) dentro de cada estación del año, conforme a su categoría etaria (I-V); también se muestra la proporción intraestacional VC:VA en cada categoría etaria.	124

Cuadro 4.14. Frecuencias estacionales de hembras gestantes (G) y no gestantes (NG) en <i>Peromyscus melanotis</i> , procedentes de bosques templados de latitud media. Se muestran también los conteos poblacionales (Total), junto con sus respectivos porcentajes intraestacionales (% T) e interestacionales (% E), así como la proporción entre ellas (G:NG).	126
Cuadro 4.15. Números y porcentajes (%) interestacionales de hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> gestantes (G) y no gestantes (NG) dentro de cada estación del año, conforme a su categoría etaria (I-V); también se muestra la proporción intraestacional G:NG en cada categoría etaria.	128
Cuadro 4.16. Números y porcentajes (%) de implantes por su tipo, en hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> capturadas en bosques de latitud media. Se indican el número total en ambos cuernos uterinos o por su posición (útero izquierdo, UI; útero derecho, UD) y el porcentaje correspondiente, así como la proporción UI:ID. Los datos se arreglan para toda la muestra (Todos), por estaciones del año (Pr, primavera; Ve, verano; Ot, otoño; In, invierno) y por categorías etarias (II, subadultas; adultas: III, jóvenes; IV, maduras; V, viejas). Se omiten datos de hembras juveniles (I), donde sólo una presentó dos botones en el UD durante la primavera.	130
Cuadro 4.17. Número y porcentaje (%) de hembras lactantes de <i>Peromyscus melanotis</i> , capturadas en bosques templados de latitud media, a nivel poblacional y conforme a la estación del año o la categoría etaria (II, subadultas; adultas: III, jóvenes; IV, maduras y V, viejas).	138
Cuadro 4.18. Conteos estacionales (A) y por categoría etaria (B) del número de folículos en general (Total), o en cada gónada (OI, ovario izquierdo; OD, ovario derecho), junto con sus porcentajes (%) respectivos y proporciones (OI:OD), en hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> , procedentes de bosques templados de latitud media.	139
Cuadro 4.19. Número de cuerpos ováricos a nivel estacional (A) o etario (B), de acuerdo con su tipo en toda la muestra (Total), en el ovario izquierdo (OI) y en el ovario derecho (OD), junto con sus respectivos porcentajes interestacionales (%) y proporciones interováricas (OI:OD) en hembras silvestres de <i>Peromyscus melanotis</i> , capturadas en bosques templados de latitud media. Los datos están arreglados por estaciones del año (A) y por categorías etarias (B).	143
Cuadro 4.20. Número de cuerpos ováricos según su tipo (CR, cuerpos rojos; CL, cuerpos lúteos; CB, cuerpos blancos) por estación (P, primavera; V, verano; O, otoño; I, invierno) con sus porcentajes interestacionales (%) en cada ovario (OI, OD) y sus proporciones (Razón) interovárica y entre tipos de cuerpos en hembras silvestres de <i>Peromyscus melanotis</i> de distintas categorías etarias, capturadas en bosques templados de latitud media.	147
Cuadro 4.21. Número de hembras silvestres de <i>Peromyscus melanotis</i> en alguna etapa del ciclo estral (Pro, proestro; Est, estro; Met, metaestro; Die, diestro) y anestro (Ane), conforme a la estación del año (A), junto con sus porcentajes (%) interestacionales y de acuerdo con su categoría etaria (B), junto con sus porcentajes interetarios.	156
Cuadro 4.22. Números y porcentajes (%) de hembras silvestres de <i>Peromyscus melanotis</i> en alguna etapa del ciclo estral (Pro, proestro; Est, estro; Met, metaestro; Die, diestro) y en	158

anestro (Ane), arregladas por categorías etarias y estaciones del año (P, primavera, V, verano; O, otoño, I, invierno). Los guiones indican que no se capturaron hembras en esa categoría y los ceros (0) que no presentaron la condición.	
Cuadro 4.23. Comparaciones etarias (categorías I-V) estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$) para el volumen testicular (mm^3) entre machos de <i>Peromyscus melanotis</i> procedentes de un bosque templado de latitud media.	162
Cuadro 4.24. Comparación intraetaria del volumen testicular (VT) en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> , conforme a la posición de las gónadas.	165
Cuadro 4.25. Comparaciones estacionales estadísticamente significativas del volumen testicular (mm^3) entre machos de <i>Peromyscus melanotis</i> que habitan en un bosque templado de latitud media. Por debajo de la diagonal están los respectivos estadísticos y por encima en cursivas, los valores de p , donde las diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$) se denotan con negritas.	167
Cuadro 4.26. Comparaciones intraestacionales estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$) del volumen testicular, conforme a su posición (VTA, abdominal; VTE, escrotal) en una muestra de machos de <i>Peromyscus melanotis</i> , procedentes de un bosque templado de latitud media.	170
Cuadro 4.27. Comparaciones estadísticamente significativas intraestacionales del volumen testicular (VT), sin tomar en cuenta la posición gonadal, entre machos de <i>Peromyscus melanotis</i> de cinco categorías etarias (juveniles, I; subadultos, II; adultos jóvenes, III; adultos maduros, IV; adultos viejos, V).	172
Cuadro 4.28. Comparaciones intraestacionales estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$) del volumen testicular (VT), conforme a la posición de las gónadas (VTA, abdominal; VIT, intermedio; VTE, escrotal) entre machos de <i>Peromyscus melanotis</i> de cinco diferentes categorías etarias (juveniles, I; subadultos, II; adultos jóvenes, III; adultos maduros, IV; adultos viejos, V).	174

Índice de figuras

Capítulo 1. Aspectos generales

Figura 1.1. <i>Peromyscus melanotis</i> . A. Ejemplar adulto exhibiendo el pelaje característico de la especie (fotografía cortesía del Dr. Arturo Salame). B. Vista lateral del cráneo de la especie (ejemplar 7696; Colección de Mamíferos de la UAM-I; fotografía de Dra. Zamira Ávila Valle).	10
Figura 1.2. A. Distribución del grupo de especies <i>maniculatus</i> (Greenbaum <i>et al.</i> 2019:563); nótese la superposición geográfica entre <i>P. melanotis</i> y <i>P. m. labecula</i> en nuestro país. B. Distribución de <i>Peromyscus melanotis</i> (Álvarez-Castañeda 2005:2).	12
Figura 1.3. A) Ubicación de la localidad de estudio (rombo rojo) en el Parque Nacional Cumbres del Ajusco (PNCA); B) Aspecto de la vegetación en la localidad del PNCA donde se observa su vegetación; C) Temperatura y precipitación en el PNCA; las barras azules	22

representan la temporada de lluvias y las barras amarillas la temporada de secas.

Figura 1.4. A) Ubicación de la localidad de estudio (circulo rojo) en el Parque Nacional Desierto de los Leones (PNDL); B) Aspecto de la vegetación en la localidad del PNDL (cortesía del Dr. Salame-Méndez); C) Temperatura y precipitación en el PNDL(barras como en la Fig. 1.3C). 23

Capítulo 2. Análisis del efecto estacional y etario entre hormonas esteroides sexuales circulantes, el volumen testicular y dos condiciones ambientales en machos de *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Cricetidae).

Figura 2.1. Climogramas del área de estudio. Las barras son la precipitación (Pr), las líneas discontinuas con círculos son las horas de luz solar y las líneas continuas con triángulos son la temperatura ambiente. Los doce meses del año, desde marzo (M) hasta febrero (F), están arreglados en trimestres por estación térmica (P, primavera; V, verano; O, otoño; I, invierno). *Fuentes:* Datos de precipitación (P) y temperatura (T°) tomados de García (2004); datos de la duración del día tomados de la página de timeanddate.com, para “Ajusco volcán, Ciudad de México” y promediando el mismo mes de los años 2010 y 2011. 34

Figura 2.2. Comparaciones del contenido promedio entre un precursor (P₄, progesterona) y dos andrógenos (A, androstendiona; T, testosterona) en machos de *Peromyscus melanotis*, capturados en bosques templados de latitud media. Se contrasta la concentración entre las hormonas esteroides sexuales (HES) por población (**a**), por categoría etaria (**b**; 1, Juveniles; 2, Adultos; 3, Viejos) y durante los meses en que fue capturada la categoría etaria (**c**). En las comparaciones, los puntos representan las medias y los bigotes la desviación estándar (DE). 42

Figura 2.3. Comparación de los contenidos circulantes por estación de progesterona, androstendiona y testosterona en machos del ratón ciervo de orejas oscuras (*Peromyscus melanotis*) de tres categorías de edad (1, juveniles; 2, adultos; 3, viejos), procedentes de un bosque templado de latitud media. 45

Figura 2.4. Patrones de cambio del volumen testicular en *Peromyscus melanotis* de bosques templados de latitud media, ordenados por: **a.** Su captura en todo el año o por estaciones; **b.** Población o categorías etarias en todo el año. 46

Figura 2.5. Cambios estacionales intraetarios del volumen testicular promedio en machos de *Peromyscus melanotis*, capturados en bosques templados de latitud media. 48

Figura 2.6. Comparaciones intraestacionales interetarias (Juv, juveniles; Adu, adultos; Old, viejos) del volumen testicular promedio (VT) entre machos de *Peromyscus melanotis*, provenientes de bosques templados de latitud media. 49

Figura 2.7. Comparaciones de los valores promedio de dos variables abióticas, indicadoras de cambio estacional (Primavera, Verano, Otoño, Invierno) en las condiciones del hábitat en 50

un bosque templado de latitud media: **a.** Duración del fotoperiodo en horas de luz solar (HLS); **b.** Temperatura ambiental (T°).

Capítulo 3. Evaluación intragonadal de hormonas esteroides sexuales durante el ciclo estral, gestación y lactancia en *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Cricetidae).

Figura 3.1. Comparación de la concentración intraovárica de cuatro hormonas esteroides sexuales (P₄, progesterona; A, androstendiona; T, testosterona; E₂, estradiol) en hembras silvestres, adultas de *Peromyscus melanotis* durante las cuatro etapas de su ciclo estral. En las comparaciones, los puntos representan las medias y los bigotes el error estándar (EE). **76**

Figura 3.2. Comparaciones en hembras adultas de *Peromyscus melanotis* para la concentración ovárica promedio de cada hormona esteroide sexual (HES; P₄, progesterona; A, androstendiona; T, testosterona; E₂, estradiol) entre las etapas del ciclo estral (**A**, proestro, estro, metaestro, diestro) y entre las dos etapas de la preñez (**B**, Gestación 1 y Gestación 2). Simbología como en Fig. 3.1. **79**

Figura 3.3. Comparación de la concentración intraovárica de cuatro hormonas esteroides sexuales (HES: P₄, progesterona; A, androstendiona; T, testosterona; E₂, estradiol) en hembras de *Peromyscus melantois* durante las dos etapas de la gestación (G1-2) y en la lactancia. Simbología como en Fig. 3.1. **81**

Figura 3.4. A. Comparación cualitativa de la producción intraovárica de progesterona (P₄, rojo) y estradiol (E₂, verde) en un ciclo estral no exitoso y uno exitoso (ocurre la gestación) en roedores; los datos para rata de laboratorio (líneas de tonos azules arriba, adaptadas desde McNaught y Callander, 1975); abajo se muestra lo obtenido aquí para hembras adultas de *Peromyscus melanotis*, capturadas en vida libre dentro de un bosque templado. **B.** Contenido intraovárico de cuatro HES (P₄, progesterona; A, androstendiona; T, testosterona; E₂, estradiol) en hembras adultas de *Peromyscus melanotis* durante un ciclo estral no exitoso (etapas: proestro, estro, metaestro y diestro) y un ciclo exitoso donde ocurrió fecundación durante la cópula y terminó en gestación (G1-2) y lactancia. **88**

Capítulo 4. Patrón reproductivo ecológico del ratón de orejas oscuras, *Peromyscus melanotis*, en un bosque templado de latitud media.

Figura 4.1. Proporción de sexos por estación y edad en *Peromyscus melanotis*. Se muestran las respectivas frecuencias poblacionales anuales y etarias estacionales. **101**

Figura 4.2. Proporciones estacionales etarias dentro y entre los sexos (hembras, izquierda; machos, derecha). Las categorías etarias (juveniles, I; subadultos, II; adultos: jóvenes, III; maduros, IV; viejos, V) inician desde los tonos más claros con los juveniles hasta los más **102**

oscuros con los viejos en el sentido de las manecillas del reloj.

Figura 4.3. Comparaciones poblacionales del promedio (puntos) con su error estándar (bigotes) para la longitud total del cuerpo (LOTO) entre hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> arregladas por estaciones del año y por categorías etarias (I-V, ver Fig. 4.2).	104
Figura 4.4. Comparaciones para la longitud total del cuerpo (LOTO) entre hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> arregladas por categorías etarias (I-V, ver Fig. 4.2) dentro de cada estación del año. Ver simbología en Fig. 4.3.	107
Figura 4.5. Comparaciones poblacionales entre la longitud total del cuerpo (LOTO) en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> arreglados por estaciones del año (A) y por categorías etarias I-V (B). Ver simbología en Fig. 4.3.	108
Figura 4.6. Comparaciones para la longitud total del cuerpo (LOTO) en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> , arreglados por categorías etarias (I-V, ver Fig. 4.2), dentro de cada estación del año. Ver simbología en Fig. 4.3.	111
Figura 4.7. Comparaciones entre el peso corporal (PESO) en hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> . Ver simbología en Fig. 4.3.	112
Figura 4.8. Comparaciones entre el peso corporal (PESO) en hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> , arregladas por categorías etarias (I-V) dentro de cada estación del año. Ver simbología en Fig. 4.3.	115
Figura 4.9. Comparaciones poblacionales para el peso corporal completo (A. PESO) y modificado (B. PEMO) sin el peso testicular en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> , arreglados por categorías etarias (I-V ver Fig. 4.2). Simbología como en Fig. 4.3.	117
Figura 4.10. Comparaciones poblacionales del peso corporal completo (A. PESO) y modificado sin el peso testicular (B. PEMO) en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> arreglados por estaciones del año. Ver simbología en Fig. 4.3.	118
Figura 4.11. Comparaciones interetarias intraestacionales del peso corporal completo (PESO) y modificado sin el peso testicular (PEMO) en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> ,provenientes de bosques templados de latitud media. Ver simbología en Fig. 4.3.	121
Figura 4.12. Número de hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> con la vagina cerrada (VC) o abierta (VA) en las muestras recolectadas en bosques templados de latitud media, arregladas por estación (A) o categoría etaria (B: I-V, ver Fig. 4.2).	122
Figura 4.13. Número de hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> capturadas en bosques templados de latitud media con la vagina cerrada (VC) o abierta (VA), conforme a su categoría etaria (I-V, ver Fig. 4.2) dentro de cada estación del año.	125

Figura 4.14. Número de hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> gestantes (G) y no gestantes (NG), conforme a la estación del año (A) y categorías etarias (B: I-V, ver Fig. 4.2).	126
Figura 4.15. Número de hembras gestantes (G) y no gestantes (NG) de <i>Peromyscus melanotis</i> capturada en un bosque templado de latitud media, arregladas por categorías etarias (I-V, ver Fig. 4.2) en cada estación del año.	129
Figura 4.16. Distribución porcentual de implantes por su tipo, en todas las hembras preñadas de <i>Peromyscus melanotis</i> , conforme a: A. La muestra general, B. Estaciones del año (B) y C. Categorías etarias (C: I-V ver Fig. 4.2).	131
Figura 4.17. Distribución de implantes por su tipo en cada cuerno uterino (UI, útero izquierdo; UD, útero derecho) en las hembras preñadas de <i>Peromyscus melanotis</i> , de acuerdo con su categoría etaria en cada estación del año. Las gráficas de la izquierda corresponden a los conteos y las de la derecha a la proporción porcentual de tipos de implantes. Nótese que las primeras no están a la misma escala.	135
Figura 4.18. Comparaciones para el número promedio de implantes entre el útero izquierdo (UI) y el derecho (UD) en hembras preñadas de <i>Peromyscus melanotis</i> , incluyendo toda la muestra (A), las categorías etarias (B-E: I-V, ver Fig. 4.2) y por estaciones del año (F-I). Ver simbología en Fig. 4.3.	136
Figura 4.19. Frecuencia de hembras lactantes en <i>Peromyscus melanotis</i> , arregladas por estaciones del año (A-B) y por categorías de edad (C-D). Los gráficos a la izquierda son conteos y a la derecha porcentajes.	138
Figura 4.20. Producción por categorías etarias (I-V, ver Fig. 4.2) en las estaciones del año (A-D) de folículos en los ovarios izquierdo (OI) y derecho (OD) en hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> , capturadas en vida libre dentro de bosques templados de latitud media.	141
Figura 4.21. Comparaciones entre el número de folículos del ovario izquierdo (OI) y el derecho (OD) en toda la muestra de hembras de <i>Peromyscus</i> , tanto a nivel estacional (A) como por categorías etarias (B). Ver Fig. 4.3 para simbología.	142
Figura 4.22. Distribución estacional (A-B) y etaria (C-D) de cuerpos ováricos según su tipo en hembras silvestres de <i>Peromyscus melanotis</i> , capturadas en bosques templados de latitud media. Las gráficas de la derecha (A, C) representan conteos y a la izquierda (B, D), porcentajes.	144
Figura 4.23. Número de cuerpos lúteos (amarillos), rojos y blancos en el ovario izquierdo (OI) y el derecho (OD) de hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> que habitan en un bosque templado de latitud media. Los datos están arreglados por categorías etarias (I-V, ver Fig. 4.2) dentro de las estaciones del año.	150
Figura 4.24. Comparaciones para el número promedio de cuerpos blancos, rojos y lúteos (amarillos), entre el ovario izquierdo (OI) y el derecho (OD) en todas las hembras silvestres de <i>Peromyscus melanotis</i> , capturadas en bosques de latitud media, de acuerdo con la estación del año (A) y la categoría etaria (B). Ver simbología en Fig. 4.3	155
Figura 4.25. Número de hembras de <i>Peromyscus melanotis</i> en distintas etapas del ciclo estral,	157

conforme a la estación del año (A) y la categoría etaria (B: I-V, ver Fig. 4.2).	
Figura 4.26. Frecuencias de hembras silvestres de <i>Peromyscus melanotis</i> de diferentes categorías etarias (I-V, ver Fig. 4.2) en las distintas etapas del ciclo estral (CE: Proestro, Estro, Metaestro, diestro) y en anestro.	160
Figura 4.27. Comparaciones del volumen testicular entre machos de <i>Peromyscus melanotis</i> arreglados en cinco categorías etarias (I-V, ver Fig. 3.2). Comparación general del volumen testicular (VT, A) y comparaciones conforme a la posición del testículo (B. volumetesticular abdominal, VTA; C. intermedia, VTI; D. Escrotal, VTE). Nótese que la escala de VTE es más grande. Ver simbología en Fig. 4.3.	164
Figura 4.28. Comparaciones intraetarias del volumen testicular (mm ³), conforme a la posición de las gónadas (Abdominal, VTA; Intermedia, VTI; Escrotal, VTE) en machos de <i>Peromyscus melanotis</i> . Nótese que sólo en los adultos jóvenes (C) y viejos (E) hubo diferencias estadísticamente significativas; las escalas son distintas entre los gráficos. Ver simbología en Fig. 4.3.	166
Figura 4.29. Número total de machos de <i>Peromyscus melanotis</i> capturados por estaciones del año, mostrando cuántos de ellos tenían los testículos en posición intermedia (VTI), abdominal (VTA) y escrotal (VTE).	167
Figura 4.30. Comparaciones del volumen testicular (VT) en toda la muestra de machos de <i>Peromyscus melanotis</i> a nivel general (toda la muestra anual) o arreglados por estaciones del año (P, primavera; V, verano; O, otoño; I, invierno), conforme a la posición de las gónadas (VTA, abdominal; VTI, intermedia; VTE, escrotal). Nótese que las escalas son distintas. Ver Fig. 4.3 para simbología.	170
Figura 4.31. Comparaciones pareadas entre el volumen testicular abdominal (VTA) y el escrotal (VTE) en toda la muestra de machos de <i>Peromyscus melanotis</i> por estación del año (P, primavera; V, verano; O, otoño; I, invierno). Ver simbología en Fig. 4.3.	171
Figura 4.32. Comparaciones del volumen testicular (VT) entre machos de <i>Peromyscus melanotis</i> arreglados en cinco categorías etarias (I-V, ver Fig.4.2) dentro de cada estación del año, sin tomar en cuenta la posición testicular. Simbología como en Fig. 4.3.	173
Figura 4.33. Comparaciones intraestacionales del volumen testicular entre machos de <i>Peromyscus melanotis</i> arreglados en cinco categorías etarias (I-V, ver Fig. 4.2), conforme a la posición testicular (VTA, abdominal; VIT, intermedio; VTE, escrotal. Ver simbología en Fig. 4.3.	176

Índice de Anexos

Anexo A. Capítulo 2.	214
Estadística descriptiva y pruebas de normalidad de Shapiro-Wilks.	214
Comportamiento anual poblacional y ontogenético de las HES	214

Comportamiento estacional de las HES.	216
Comportamiento estacional de las HES, conforme a las categorías de edad	217
Comportamiento poblacional anual y estacional del volumen testicular (VT).	219
Comportamiento estacional del VT, conforme a la categoría de edad.	220
Comportamiento estacional de las variables abióticas HLS y T°.	221
Anexo B. Capítulo 3.	222
Comportamiento de las HES en las etapas del ciclo estral en <i>Peromyscus melanotis</i> .	222
Comportamiento de las HES en las dos etapas de la gestación y en la lactancia en hembras adultas de <i>Peromyscus melanotis</i> .	223
Anexo C. Capítulo 4.	225
Patrones poblacionales interestacionales e interetarios de LOTO en hembras	225
Patrones intraestacionales interetarios de LOTO en hembras	226
Patrones poblacionales interestacionales e interetarios de LOTO en machos	227
Patrones intraestacionales interetarios de LOTO en machos	228
Patrones poblacionales interestacionales e interetarios del PESO en hembras	229
Patrones intraestacionales interetarios del PESO en hembras	230
Patrones poblacionales interetarios del peso corporal completo (PESO) y modificado (sin el peso testicular, PEMO) en machos	231
Patrones poblacionales interestacionales del PESO y del PEMO en machos	231
Patrones intraestacionales interetarios del PESO y del PEMO en machos	232
Patrones poblacionales e interetarios del VT, según su posición (VTA, VTI, VTE) en machos	234
Patrones poblacionales interestacionales del VT en general y por su posición	235

(VTI, VTA, VTE)

Patrones estacionales intraetarios del VT sin tomar en cuenta la posición testicular **237**

Patrones intraestacionales intraetarios del VT, conforme la posición testicular (VTA, VTI, VTE) **238**

ESTRUCTURA DE LA TESIS

Esta tesis se conforma en capítulos para abordar los objetivos planteados; por ende, cada uno cuenta con su propia estructura, siguiendo las indicaciones de la Comisión de la Maestría en Biología para la Generación 2020, mientras que la literatura citada completa, se integra al final. La estructura de esta tesis es como sigue:

Capítulo 1. Aspectos generales. Planteamiento general del estudio que incluye Introducción, Antecedentes, Justificación, Preguntas de investigación, Naturaleza del estudio e hipótesis, Objetivos (general y particulares) y el Área de estudio.

Capítulo 2. Evaluación estacional y etaria del contenido circulante de tres hormonas esteroides sexuales y el volumen testicular en machos de *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Cricetidae), así como el análisis del efecto de variables bióticas y abióticas. Examina en machos de diferentes edades de *Peromyscus melanotis*, capturados en vida libre en bosques templados de latitud media, si las fluctuaciones estacionales del fotoperiodo (horas de luz solar, HLS) y/o de la temperatura ambiental (T°) afectan los cambios estacionales del contenido circulante en plasma de tres hormonas esteroides sexuales (HES: progesterona, P₄; androstendiona, A; testosterona, T) o del volumen testicular (VT), además de evaluar si la concentración de las HES y el VT se afectan entre sí.

Capítulo 3. Evaluación intraovárica de cuatro hormonas esteroides sexuales durante el ciclo estral, gestación y lactancia en hembras adultas de *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Cricetidae). Describe y compara en hembras silvestres de *Peromyscus melanotis*, el contenido intraovárico de HES (P₄, A, T y estradiol E₂) dentro y entre las cuatro etapas del

ciclo estral (proestro, estro, metaestro y diestro), así como entre la primera (G1) y segunda (G2) mitades de su gestación y lactancia. Se aporta por primera vez que esta información para la G2 y, especialmente, para la lactancia.

Capítulo 4. Patrón reproductivo-ecológico del ratón de orejas oscuras *Peromyscus melanotis* en un bosque templado de latitud media. Analiza bajo un enfoque ecológico, datos asociados con su historia de vida y su ecología poblacional, obtenidos desde capturas en vida libre, para integrar el patrón reproductivo en hembras y machos de *P. melanotis*.

CAPÍTULO 1. ASPECTOS GENERALES

INTRODUCCIÓN

Ecología evolutiva, historias de vida y reproducción.

En el marco general de la teoría evolutiva, la ecología evolutiva aborda procesos al nivel poblacional (y comunitario), abocándose al estudio de variaciones espaciotemporales bajo un enfoque ecológico-evolutivo, así como a las implicaciones que tales variaciones tienen sobre la población. Dentro de la ecología evolutiva, las historias de vida se visualizan como los patrones de administración de tiempo y energía que dedica un individuo, población o especie a actividades prioritarias, relacionadas con el crecimiento (aumento de biomasa), mantenimiento (funcionamiento y sobrevivencia) y reproducción (dejar descendencia para perpetuar su especie), durante su ciclo de vida, respectivamente (Ricklefs 1990, Stearns 1997). Por ende, la historia de vida de una especie, contiene elementos que conforman su patrón reproductivo (Cole 1954, Stearns 1997), tales como el tamaño al nacer (gasto e inversión reproductiva, esperanza de vida), el tamaño y la edad a los que cierta especie alcanza a la madurez (factibilidad de perpetuación de su acervo genético), el tamaño y peso de la camada (calidad), la inversión reproductiva de los progenitores (cuidado parental) por la edad y tamaño de las crías, el dimorfismo sexual etario (ampliación del nicho de la especie), la proporción de sexos (modelo reproductivo) y el ciclo reproductivo (frecuencia, estacionalidad). En su forma clásica (Roff 1992, Stearns 1997), la teoría concibe modelos de optimización que resumen la evolución general de las características de las historias de vida, fuertemente relacionados con el ciclo de vida de un organismo, población o especie (Stearns 2000). El estudio de la historia

de vida en una especie (Stearns 2000), también implica considerar el efecto del medio ambiente sobre la reproducción de individuos de diferentes edades (factores extrínsecos) y sus propias limitaciones especie-específicas (factores intrínsecos).

Para asegurar las tres actividades prioritarias de su perpetuación (crecer, mantener su biomasa y reproducirse), todos los seres vivos necesitan energía y nutrientes como recursos extrínsecos. Sin embargo, como la disponibilidad y el acceso a tales recursos suelen estar limitados en la naturaleza, la selección natural ha favorecido dinámicas intra e interespecíficas para que cada organismo asigne lo necesario entre estas tres actividades prioritarias, lo cual se refleja en la resultante historia de vida de la especie (Ricklefs 1990, Shefferson 2010, Fabian y Flatt 2012). Si lo hace "bien", la especie estará maximizando su adecuación (*e. g.*, aumentará sus descendientes a la siguiente generación); por ende, la selección natural irá incrementando la frecuencia de las características que le aseguran una distribución más eficiente de los recursos (optimización), hasta que éstas se fijen en la población (Shefferson 2010, Fabian y Flatt 2012, Rye *et al.* 2016). Esta repartición de recursos limitados involucra compensaciones en la forma en que los recursos se adquieren y asignan al crecimiento, supervivencia y reproducción. La descripción y el análisis de las compensaciones entre distintos rasgos, permite ubicar cuáles combinaciones pueden maximizar la adecuación de una especie y por ello son medulares en el estudio de las historias de vida (Stearns 2000). El estudio de las historias de vida trata de explicar cómo son los mecanismos causantes de las compensaciones en una población de cierta especie, así como las limitaciones que se pueden derivar de la expresión de rasgos morfológicos (*e. g.*, aumento de peso como crecimiento o para soportar el esfuerzo y desgaste reproductivos; recrudescencia testicular sintonizada con la época de celo

como indicador del óptimo reproductivo; peso de la hembra fuera y dentro de la gestación como indicador del esfuerzo y desgaste reproductivos).

En resumen, la reproducción destaca como un evento muy importante en el ciclo de vida de una especie por su papel en la evolución de las poblaciones. Sin embargo, debido a su limitación tanto por factores intrínsecos como extrínsecos, algunas especies pueden reproducirse continuamente a lo largo de su vida (iteróparas) y otras sólo una vez (semélparas); asimismo, el número de descendientes producidos en un evento reproductivo puede variar tanto entre los individuos de una población como entre las diferentes etapas de la vida de un mismo individuo (Begon *et al.* 2006). Las especies con reproducción sexual tienden a limitar este esfuerzo reproductivo tanto por la inversión de energía como por el desgaste físico que implican el hallazgo y selección de una pareja, así como por los despliegues ceremoniales previos a la cópula, los cuales podrían incluir lucha intraespecífica por el territorio de apareamiento y por la pareja o parejas (Emlen y Oring 1977, Gould y Grant- Gould 1989, Davies 1991, Carranza 1994, Sanz 2002). Además, para que ocurra la reproducción y se perpetúen las poblaciones, los individuos deben sobrevivir hasta llegar a la edad reproductiva. Tanto la supervivencia como la reproducción involucran interacciones ecológicas interpoblacionales y con el medio donde habita la especie (Begon *et al.* 2006), incluyendo tanto los efectos de condiciones abióticas ambientales (*e. g.*, cambios temporales del fotoperiodo y la temperatura), como de interacciones interespecíficas (*e. g.*, ciclos fenológicos de la vegetación como ítems alimentarios disponibles y accesibles para los herbívoros; relaciones interespecíficas de competencia, depredación o mutualismo con otras especies). Todo esto esculpe la historia de vida dentro del ciclo de vida de una especie, a

través de la selección natural, ya que ésta juega un papel decisivo para fijar características hereditarias que contribuyen a modelar actividades prioritarias de la particular historia de vida de una especie, entre las que derivan su patrón y ciclo reproductivos (Ricklefs 1990, Shefferson 2010, Fabian y Flatt 2012, Rye *et al.* 2016). En particular, la descripción de estas características conforma el patrón reproductivo ecológico de la especie, el cual contribuye al conocimiento de su perpetuación y éxito reproductivo. En este estudio se abordan diferentes aspectos fisiológicos y morfológicos reproductivos para describir el patrón reproductivo en poblaciones silvestres del ratón de orejas oscuras, *Peromyscus melanotis*, procedentes de bosques templados de latitud media, los cuales contribuyen a modelar su historia de vida.

ANTECEDENTES

Estudios previos en el Género *Peromyscus* Gloger, 1841.

El Género *Peromyscus* (lat., *pero* = “bota” + *gr.*, *mys* = “ratón”), abarca las especies de ratones silvestres conocidas como ratones ciervo, llamadas así porque el patrón de su pelaje es más oscuro en el dorso y claro en el vientre, como el de un ciervo. En este Género, el patrón reproductivo y la historia de vida han sido documentados (Cuadro 1.1), mediante varios estudios de campo y de laboratorio, encontrándose una amplia variedad en los patrones reproductivos y de desarrollo (Bedford y Hoekstra 2015). Por toda esta variación interespecífica en las historias de vida, así como por la información que se tiene sobre sus historias naturales, el Género *Peromyscus* es un importante pilar para el conocimiento de la biología en mamíferos (Bedford y Hoekstra 2015). Estos ratones silvestres conforman un grupo particularmente valioso para estudiar la evolución de las compensaciones en las

historias de vida entre especies estrechamente relacionadas o no; entre las poblaciones de especies que habitan en una amplia gama de condiciones ecológicas, incluyendo desde áreas desérticas hasta viviendas urbanas; así como entre especies sintópicas no tan cercanamente relacionadas, además de que el Género incluye la gama completa de sistemas de apareamiento en los mamíferos (Drickamer y Bedford 1973).

Cuadro 1.1. Resumen de las características estudiadas sobre diferentes aspectos de la historia de vida y patrón reproductivo (PR) en diversas especies de *Peromyscus* y sus aliados, junto con factores que los afectan.

Rasgos del PR	Condiciones que afectan los rasgos	Especies (cita)
Tamaño de camada, duración de gestación, lactancia y parto. Patrón de desarrollo postnatal (parto-destete; duración de gestación, lactancia; días post-parto hasta apertura de ojos, levantamiento de pinas, erupción de incisivos, destete, desarrollo motor). Peso al nacer, tiempo para alcanzar la mitad del peso del adulto o el peso completo. Proporción de sexos. Tamaño especie-específico (medidas somáticas; al nacimiento y duración hasta la mitad o al tamaño adulto). Muda al pelaje adulto. Menarquía (perforación vaginal y primer estro).	Proporción de sexos, densidad poblacional; factores ambientales y disponibilidad de recursos en su hábitat (datos especie-específicos)	<i>P. polionotus lucubrans</i> , <i>P. p. rhoadsi</i> , <i>P. p. sugriseus</i> , <i>P. maniculatus artemisiae</i> , <i>P. m. bairdii</i> , <i>P. m. blandus</i> , <i>P. m. gambeli</i> , <i>P. m. osgoodi</i> , <i>P. m. rufinus</i> , <i>P. leucopus leucopus</i> , <i>P. l. noveboracensis</i> , <i>P. gossypinus gossypinus</i> , <i>P. crinitus pergracilis</i> , <i>P. truei truei</i> , <i>P. t. gilberti</i> , <i>P. megalops auritus</i> , <i>P. eremicus eremicus</i> , <i>P. californicus californicus</i> , <i>P. c. parasiticus</i> , <i>P. floridanus</i> , <i>P. [SIC Megadontomys] thomasi thomasi</i> (Layne 1968)
Edad a la reproducción. Edad de la hembra en su primera camada. Número de camadas a lo largo de la vida de la hembra. Número de crías por camada. Número y edad de crías destetadas por camada.	Fotoperiodo Clima Edad Estaciones	<i>P. leucopus</i> , <i>P. maniculatus bairdii</i> , <i>P. m. gracilis</i> , <i>P. polionotus</i> , <i>P. crinitus</i> , <i>P. eremicus</i> , <i>P. floridanus</i> , <i>p. californicus</i> , <i>P. thomasi</i> <i>P. difficilis</i> , <i>P. melanophrys</i> (Drickamer y Bedford 1973)

Número de camadas a lo largo de la vida de la hembra. Número de hembras adultas no preñadas en la población. Número de juveniles que no intervienen en la reproducción de la población.	Temporadas pluviales	<i>P. leucopus noveboracensis</i> <i>P. maniculatus gracilis</i> (Drickamer 1978)
Macho: Presencia de espermatozoides en la cauda del epidídimo. Aspecto de vesículas seminales. Desarrollo de la próstata. Tamaño de testículos. Hembra: Tamaño del útero. Implantaciones. Cicatrices placentarias. Presencia de cuerpos lúteos. Presencia y ausencia de embriones.	Temporadas pluviales	<i>P. leucopus</i> (Cornish y Bradshawy 1978)
Peso del adulto. Requisitos energéticos. Longevidad. Peso relativo al nacer (peso al nacer / peso del adulto). Tamaño de la camada. Peso relativo del embrión (tamaño de la camada x el peso al nacer de cada producto / masa adulta). Edad al abrir los ojos. Edad al destete. Tasa de crecimiento (peso al destete – masa al nacer) / (edad del destete). Edad del primer estro.	Edad	<i>P. [SIC Megadontomys] thomasi, P. megalops, P. melanocarpus, P. mexicanus, P. perfulvus, P. californicus, P. yucatanicus, P. gossypinus, P. floridanus, P. truei, P. maniculatus blandus, P. m. artemisia, P. m. bairdii, P. leucopus, P. hooperi, P. eremicus, P. polionotus, P. crinitus</i> (Modi 1984)
Desarrollo gonadal.	Temporadas Latitud Fotoperiodo Disponibilidad de alimento	<i>P. maniculatus</i> (Nelson et al. 1996)
Hembras: Vagina perforada. Duración de la gestación. Número de críos por camada. Machos: Crecimiento escrotal. Tamaño de testículos. Presencia de espermatozoides en la cauda del epidídimo.	Fotoperiodo Disponibilidad de alimento Depredadores Clima	<i>P. yucatanicus</i> (Lackey 1976)

Presencia de espermatozoides móviles.		
Hembra: Edad de la hembra al parir. Tamaño de la camada. Presencia de tapones vaginales. Duración de la gestación. Críos: Desgaste de la camada (número de crías nacidas - crías destetadas). Tamaño y peso de las crías al nacer. Edad al abrir los ojos. Ambos sexos: Edad al alcanzar la madurez. Edad al alcanzar la madurez sexual. Dimorfismo sexual. Acicalamiento. Machos: Efecto Coolidge (poligamia vs. monogamia)* Número de eyaculaciones por cópula. Cuidado paterno de las crías. Presencia de un escroto.	Monogamia o poligamia	<i>P. leucopus</i> , <i>P. maniculatus</i> , <i>P. polionotus</i> , <i>P. californicus</i> , <i>P. eremicus</i> . (Jašarević <i>et al.</i> 2013)

* El efecto Coolidge es una respuesta observada en mamíferos, en la cual un animal, después de haberse apareado repetidas veces, hasta el punto de dejar de responder a los avances de los individuos del otro sexo, recupera la excitación si de repente aparece un animal nuevo, con el que no se ha emparejado previamente (Rojas-Hernández y Juárez 2015, Ventura-Aquino *et al.* 2016).

En general, en estos trabajos, la historia de vida se refiere al ritmo de desarrollo y la distribución del esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida (Clutton-Brock 1984, 1989, Stearns 1989) y las principales características consideradas (Bielby *et al.* 2007) incluyen: a) tiempo desde la edad del destete hasta que se reproduce (duración del desarrollo postnatal); b) compensaciones en la calidad de la camada (cantidad y tamaño de las crías), medida por el peso del crío al nacer. Cuando se encuentra inversión paterna en el cuidado de los críos en una especie, se hipotetiza que tal inversión puede influir en la evolución de la historia de vida de la hembra, permitiendo específicamente su retraso para entrar en reproducción y producir menos crías que serán de mayor calidad (mayor peso al nacer), con relación a especies cercanas sin tal comportamiento del macho (Clutton-Brock 1991).

Por otro lado, en una revisión (Layne 1968) de los patrones de crecimiento y aspectos reproductivos de varias especies de *Peromyscus*, bajo un enfoque demográfico (ver Cuadro 1.1), se obtuvieron evidencias de cómo la proporción de sexos y la densidad poblacional, así como los factores ambientales y la disponibilidad de recursos, afectaban la maduración somática y sexual de las especies, interpretando sus hallazgos en términos de la relación entre el tamaño de la especie y el hábitat. En el caso de *P. melanotis*, se propuso que su descripción ontológica debía ser muy parecida a la de *P. polionotus* (Layne 1968).

***Peromyscus melanotis*.**



Figura 1.1. *Peromyscus melanotis*. A. Ejemplar adulto exhibiendo el pelaje característico de la especie (cortesía del Dr. Arturo Salame). B. Vista lateral del cráneo de la especie (ejemplar 7696; Colección de Mamíferos de la UAM-I; fotografía de Dra. Zamira Ávila Valle).

Peromyscus melanotis, el ratón de orejas oscuras, descrito en 1897 por J. A. Allen y Chapman, se distingue dentro del Género por su pequeño tamaño (132 - 175 mm de longitud total), su corta cola, claramente bicolor, que es igual o más corta que la longitud conjunta de la cabeza y el tronco, por el mechón de pelo negro en la base de sus pinas, característica de donde deriva su apelativo específico (orejas oscuras), así como por la ancha franja dorsal de pelaje más

oscuro que se extiende desde la frente y a lo largo del lomo hasta la rabadilla (Figura 1A). Su sedoso pelaje bicolor, es ocráceo oscuro o claro sobre el dorso, costados y extremidades, mientras que en toda el área ventral, desde la mandíbula, el cuerpo y las extremidades son blancos. Las orejas más oscuras que el pelaje dorsal, presentan un borde blanco y sus ojos saltones están rodeados por un oscuro anillo periorbital estrecho. Su cráneo es globoso (Figura 2B), especialmente porque su bóveda es convexa y porque la región rostral es comparativamente más corta y delgada (Hall 1981, Hoffmeister 1986, Osgood 1904, 1909, Martínez-Coronel *et al.* 1991, Ramírez Ruiz y Castro Campillo 2004), haciendo que el cráneo adulto asemeje la apariencia del cráneo juvenil en el Género.

El ratón de orejas oscuras, forma parte del grupo de especies *maniculatus* (gr. *manicula* = manitas; *maniculātōs* adj. acusativo = “que tiene o que porta manitas”) y se ha propuesto que probablemente corresponda a un linaje que quedó como un primer aislado periférico, ancestral (Blair 1950, Lawlor 1974), el cual evolucionó de manera independiente, desde una cepa central de pre-*maniculatus*, en respuesta al efecto de las glaciaciones pleistocénicas (Greenbaum *et al.* 2019). De hecho, análisis recientes del grupo *maniculatus*, confirman que *P. melanotis* es la especie más basal del grupo con bandas cromosómicas, DNAm y microsatélites conservados, los cuales se reflejan en su distribución central (Greenbaum *et al.* 2019).

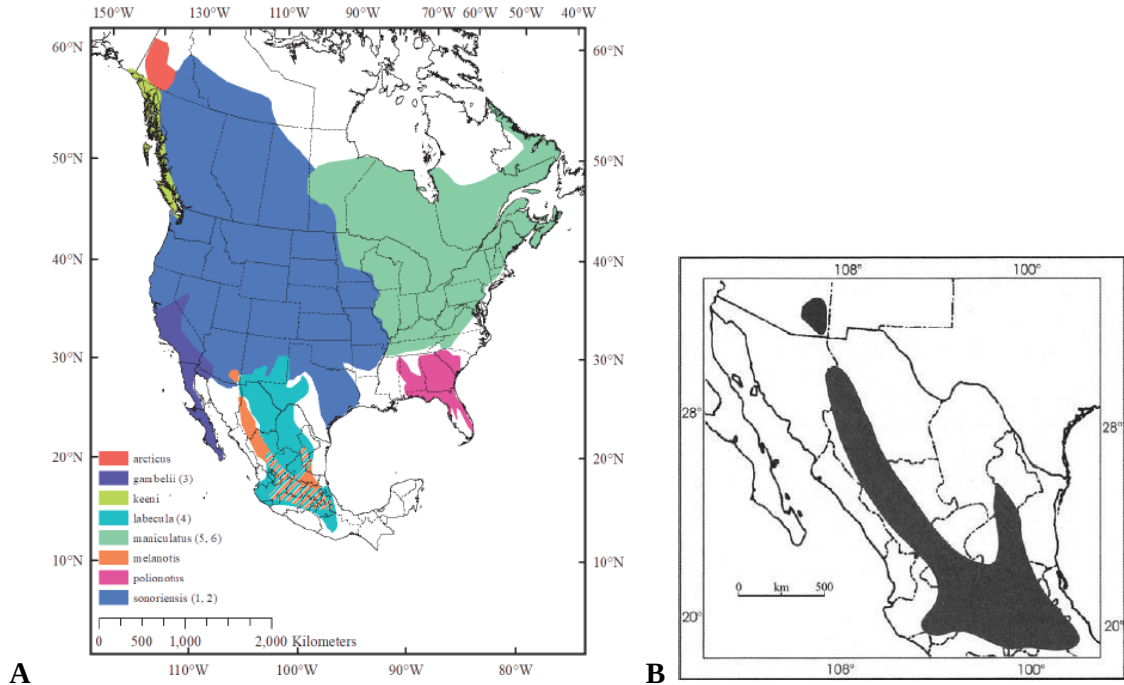


Figura 1.2. A. Distribución del grupo de especies *maniculatus* (Greenbaum *et al.* 2019:563); nótese la superposición geográfica entre *P. melanotis* y *P. m. labecula* en nuestro país. B. Distribución de *Peromyscus melanotis* (Álvarez-Castañeda 2005:2).

En México (Fig. 2A), su distribución se superpone ampliamente con la de *P. maniculatus labecula*, subespecie con la cual es difícil distinguirlo por la gran similitud en sus caracteres morfométricos (Bowers *et al.* 1973). Sin embargo, cuando estas especies son sintópicas, exhiben cierto gradiente ecológico o desplazamiento de hábitat, ya que *P. melanotis* habita en las zonas altas y boscosas, mientras que *P. m. labecula* lo hace en áreas más abiertas como pastizales primarios (zacatonales alpinos) o secundarios con algunos árboles salpicados aquí y allá (Hall y Villa 1949, Hooper 1957, Ceballos y Galindo 1985, Carleton 1989, Fa *et al.* 1990, Ramírez-Pulido *et al.* 2001). Si bien no existen medidas distintivas que las separen *per se*, el cráneo de *P. melanotis* tiene una bóveda craneal ligeramente más ancha y redondeada, la constricción interorbitaria es más estrecha, la muesca precigomática es menos prominente, la

bula auditiva es ligeramente más pequeña y el rostro es claramente más largo y delgado; esto último hace que su abertura nasal sea más estrecha (Osgood 1909). En el campo, además de un rostro más fino, la ancha franja dorsal oscura y el mechón de pelos oscuros en la base de la oreja de *P. melanotis*, ayudan a distinguirla de *P. m. labecula*, la cual también suele tener un patrón de pelaje más claro, especialmente en áreas abiertas.

Se considera a *P. melanotis* como cuasiendémica de México (Figura 2B) porque existen unas cuantas poblaciones disjuntas en las zonas montañosas del Sur de Arizona, mientras que la mayor parte de su distribución es en nuestro país (Bowers *et al.* 1973, Bowers 1974, Martínez-Coronel *et al.* 1991 y Álvarez-Castañeda 2005; pero Hall 1981, Hoffmeister 1986, Ramírez-Pulido y Müdespacher 1987, Ramírez-Pulido *et al.* 2001 la consideraron endémica). En México, su hábitat corresponde a bosques templados de coníferas (*Pinus* spp., *Abies religiosa*) solas o con latifoliadas (bosques mixtos) en las zonas altas de las Sierras Madres Occidental y Oriental, así como en la Faja Transvolcánica Mexicana (Ramírez-Pulido *et al.* 2001, Álvarez-Castañeda 2005, Navarro-Frías *et al.* 2007, García-Mendoza *et al.* 2018). En la Sierra Madre Occidental, donde no coincide con *P. m. labecula* (Figura 2A), ocupa también áreas subalpinas de pastizal más abiertas, entre los 2600-2900 msnm (*e. g.*, Coahuila, Baker 1956). En la Faja Transvolcánica Mexicana, se le ha capturado entre los 1,760-3,960 m, aunque en sintopía con *P. m. labecula*, suele distribuirse por encima de los 2,500 m (Ramírez-Pulido *et al.* 2001).

Siendo una especie cursorial rastrera, más que escandente o trepadora por las proporciones de su cola y cuerpo (Horner 1954, Glazier 1980, Smartt y Lemen 1980, Kingsley *et al.* 2016), el microhábitat de *P. melanotis* en el área de estudio es el sotobosque con cubierta

vegetal de arbustos y herbáceas, los cuales forman parte de su dieta y le sirven de refugio ante depredadores aviares; en este microhábitat también son importantes los tocones, troncos y ramas caídos, ya que los usa como senderos, para ocultarse y para escapar de sus depredadores (De la Cruz-Argüello y Castro Campillo 2015). Puede construir sus propias madrigueras en el suelo o apropiarse temporalmente de las de otros peromyscinos, pero también usa huecos en los árboles o troncos caídos (De la Cruz-Argüello y Castro Campillo 2015). A pesar de su pequeño tamaño, el ratón de orejas negras defiende su territorio en contra de especies más grandes como *Neotomodon alstoni*, especialmente en sus microhábitats preferidos, aunque la superposición del ámbito hogareño es baja (Fa *et al.* 1996). En las áreas de estudio de este trabajo, se han reportado fluctuaciones temporales de su densidad poblacional en donde pareciera desaparecer cuando las condiciones son más adversas (*e. g.*, menor temperatura y humedad, Castro-Campillo *et al.* 2008). Este comportamiento parece estar asociado con un metabolismo intermediario más alto, lo que hace particularmente sensible a *P. melanotis* frente a los cambios ambientales del área de estudio (Vergara-Huerta y Ramírez-Pulido 2009). También se ha reportado una segregación espaciotemporal en el uso del microhábitat con su congénere *P. difficilis felipensis*, dependiendo de las características y los cambios estacionales del hábitat, lo cual les permite coexistir (De la Cruz-Argüello y Castro Campillo 2015, De la Cruz-Argüello *et al.* 2019).

El ratón de orejas oscuras es de hábitos crepusculares y nocturnos, así como de hábitos omnívoros con la mayor parte de su dieta formada por materia vegetal, incluyendo néctar, partes blandas y duras de las plantas, semillas, así como insectos (Fa *et al.* 1996). En los bosques templados del presente trabajo, es probable que también consuma hongos en la

temporada lluviosa como su congénere sintópico, *P. difficilis felipensis* (Peralta-Juárez y Castro-Campillo 2015). También se ha reportado la ingesta principalmente de abdómenes de mariposas monarca (*Danaus plexippus*) que yacen en el suelo (Glendinning *et al.* 1988, Glendinning y Brower 1990, Glendinning 1992, 1993), especie que contiene cardenólidos (ouabaína, digoxina y digitoxina). Finalmente, en la valoración de indicadores de metabolismo intermediario (IMI) en las localidades de estudio para este proyecto (Vergara-Huerta y Ramírez-Pulido 2009), se encontró que independientemente de la edad y el sexo, los niveles circulantes (plasma) de glucosa, triacilglicéridos y colesterol son significativamente más altos durante el otoño-invierno (*e. g.*, mayor captación y uso potencial de energía rápida desde carbohidratos, IMI glucosa, y de reserva en lípidos, IMI triglicéridos, IMI colesterol), mientras que tiene mayor eliminación (excretas) de estos IMI durante la primavera-verano. Por otro lado, tanto en plasma como en excretas, la urea (IMI del metabolismo proteico), presentó niveles superiores en la primavera-verano. Aparentemente, la temperatura es la variable ambiental que actúa como principal factor regulador de la concentración de IMI (Vergara-Huerta y Ramírez-Pulido 2009).

¿Qué se sabe sobre la biología reproductiva de *Peromyscus melanotis*?

Se han resumido los datos que se tienen sobre la reproducción de *P. melanotis*, a partir de varias fuentes y en localidades distintas a las áreas de estudio del presente trabajo (Álvarez-Castañeda 2005). El tamaño promedio de la camada va de 3.7-3.8 embriones (Veracruz, Puebla y/o Estado de México, Davis 1944; Coahuila, Baker 1956), con un máximo de 5 crías. En cautiverio (Bowers 1974), el tamaño promedio de la camada varió de 3.5 crías en 23 camadas (Durango, México) a 3.8 crías en 17 camadas (Ciudad de México). Se han registrado

(Coahuila, Baker 1956; Veracruz, Puebla y/o Estado de México, Davis 1944; Morelos, Álvarez-Castañeda 1996; Valle de México, Villa 1953) hembras preñadas (número de embriones entre paréntesis, cuando fue disponible) en enero (3), abril (4), mayo, julio (3.5, rango 1-5), agosto (5) y noviembre (2), pero sólo en Morelos se reportó presencia de hembras lactantes en noviembre (Álvarez-Castañeda 1996) y de juveniles en junio y julio para Veracruz, Puebla y/o Estado de México (Davis 1944).

No se ha publicado la descripción del tracto reproductivo de la hembra (Álvarez-Castañeda 2005), pero a partir de datos documentados (Linzey y Layne 1969), se sabe que el aparato reproductivo del macho es similar al de *P. maniculatus*, excepto que en *P. melanotis* existen cuatro conductos prostáticos ventrales laterales, lo que supera el número presente en los especímenes examinados de la primera especie; ambas especies tienen dos conductos prostáticos ventrales mediales. El bulbo del pene está ligeramente bifurcado. Las medidas (mm) de un tracto reproductivo masculino fueron: longitud y anchura testicular, 8.0 x 5.7; longitud del conducto deferente, 12.0; longitud de la uretra, 21; longitud y anchura de: la glándula ampular, 2.5 x 3.0; glándula vesicular, 9.7 x 3.3, próstata anterior, 5.5 x 2.0; próstata dorsal, 4.0 x 2.3; próstata ventral, 2.5 x 2.5; bulbo uretral, 3.0 x 4.3. La longitud testicular promedio (Álvarez-Castañeda 1996) de cuatro machos capturados en noviembre fue de 7.2 (6.0-10.0), aunque no se consignó la edad, ni se indicó si las medidas se tomaron durante la época reproductiva o no (*i. e.*, el tracto reproductivo está mucho más reducido fuera de la época reproductiva).

La morfología del espermatozoide de *P. melanotis* es indistinguible de la de *P. maniculatus* (Bowers *et al.* 1973) y en conjunto, comparados con los de otros *Peromyscus* (Linzey y Layne

1974), los espermatozoides de ambas especies tienen una cabeza un poco más larga y ancha, ensanchada en la zona medial que se adelgaza gradualmente hasta la estrecha base del anzuelo o gancho; el gancho, fuertemente recurvado, se extiende por el dorso desde la mitad hasta 2/3 de la longitud de la cabeza; la fijación de la pieza intermedia varía de casi central a muy excéntrica. Las mediciones promedio $\pm$ EE de 10 espermatozoides de un macho de *P. melanotis* fueron: longitud de la cabeza, 5.3 ± 0.07 ; ancho de la cabeza, 3.1 ± 0.08 ; longitud de la pieza intermedia, 16.7 ± 0.10 ; longitud de la cola, 51.3 ± 0.71 (Linzey y Layne 1974).

Además se tiene información publicada por el grupo de trabajo sobre la ecofisiología reproductiva de *P. melanotis*, a partir de la biosíntesis intragonadal, el contenido circulante e intragonadal de hormonas esteroideas sexuales (HES), así como la descripción histomorfológica de las gónadas en ambos sexos con relación a la producción de gametos (Salame-Méndez *et al.* 2003a, 2003b, 2004, 2005, 2008, 2018, 2019, Castro-Campillo *et al.* 2012), fluctuaciones poblacionales (Castro-Campillo *et al.* 2008) y uso del espacio por los sexos, conforme a la edad (De la Cruz-Argüello *et al.* 2019, 2020, 2021). La información ha sido obtenida de individuos en vida libre, capturados en las mismas localidades para el presente estudio. Otros análisis no publicados sobre la especie incluyen un servicio social acerca de la producción de progenie, gestación, lactancia en las hembras, además del ciclo testicular y otros aspectos morfológicos en machos, tanto en su época reproductiva como fuera de ésta (Díaz-Porras *et al.* 2002). Al anterior se agregan tesis de maestría sobre el patrón de crecimiento y dimorfismo craneal (Ramírez-Ruiz y Castro-Campillo 2004), el metabolismo intermediario de la especie (Vergara-Huerta y Ramírez-Pulido 2009), el efecto de contaminantes (Andrade-Herrera *et al.* 2011) y el uso del espacio (De la Cruz-Argüello y

Castro Campillo 2015). Cabe señalar que cuando en estos estudios se han hecho comparaciones ontológicas, se ha utilizado el patrón de desgaste de los dientes molariformes (*sensu* Hoffmeister 1951), para establecer cinco categorías o grupos etarios (I-V), mientras que con el análisis fisiológico de HES el número se redujo a tres categorías etarias (1-3), las cuales pueden ser más idóneas para los análisis de la historia de vida de la especie, puesto que corresponden a etapas reproductivas más claras en cuanto a su maduración sexual e inicio de actividad reproductiva, a partir de la pubertad; su fecundidad durante la madurez sexual, a partir de su esteroidogénesis para producción de gametos y HES; senescencia, a partir de la disminución fisiológica de lo anterior (Dr. Salame, comunicación personal, seminario de investigación I, trimestre 20-P). Cabe mencionar que todos estos estudios se han realizado en localidades de latitud media con climas templados isotérmicos (García 2004) y en la mayoría de los trabajos ecofisiológicos sobre factores intrínsecos y extrínsecos que pueden afectar el ciclo reproductivo de *P. melanotis*, la temporalidad se ha analizado bajo los cambios en la marcha de la temperatura ambiente (estaciones), mientras que las temporadas pluviales han sido más informativas acerca de desplazamientos espacio-temporales del ambiente en los estudios sobre su microdistribución ecológica, ya que los cambios fenológicos de la vegetación (recursos alimentarios) pueden regular el óptimo reproductivo de la especie.

JUSTIFICACIÓN

Lackey (1978) resalta la necesidad de desarrollar estudios sobre la ecología y biología reproductivas en el Género *Peromyscus* para: a) ampliar los estudios de especies con distribución amplia (como *P. melanotis*); b) realizar descripciones sobre la reproducción, crecimiento y desarrollo, junto con análisis de su variación estacional y ambiental; c) hacer

mediciones del coste energético que estas especies emplean para aumentar sus tasas de reproducción en términos de su supervivencia, crecimiento y desarrollo, ya que de esta manera se obtendrá información acerca de cómo mejoran su adecuación y se ajustan a los cambios del medio. Por cuanto al ratón de orejas oscuras, a pesar de su alta frecuencia a lo largo de su distribución (Davis 1944, Álvarez-Castañeda 2005), se desconoce su patrón reproductivo, especialmente desde los enfoques ecológico y ecofisiológico, así como muchos aspectos de su historia de vida para confirmar lo que se ha propuesto (*e. g.*, Layne 1968 en la sección anterior; Cuadro 1.1). Al respecto, determinar distintos aspectos de su ciclo reproductivo y de su historia de vida resulta importante para establecer cuáles de ellos son evolutivamente basales a la gama de patrones presentes en el Género *Peromyscus* (Greenbaum *et al.* 2019).

Los datos dispersos con los que se cuenta, tanto a nivel de bases de datos como de trabajos publicados, servicio social y tesis, serán integrados en el patrón reproductivo de *P. melanotis*. En esta contribución, debido a la pandemia COVID-19, se excluyen los aspectos demográficos que necesariamente requieren trabajo de campo (*e. g.*, captura-recaptura con marcaje) para hacer el seguimiento demográfico y poder construir una tabla de vida (*e. g.*, duración de ciertas etapas, tasas de sobrevivencia y mortalidad). Pero como ya se mencionó, al integrar toda la información documental y la generada por el grupo de trabajo sobre la reproducción de *P. melanotis*, aquí se exploran y analizan, mediante análisis cuantitativos, distintos aspectos de su historia de vida, incluyendo cambios endócrinos en la reproducción de la especie, así como la relevancia de los grupos etarios, las estaciones del año y de un par de condiciones ambientales (horas de luz solar, temperatura ambiental) sobre su reproducción en la zona de estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

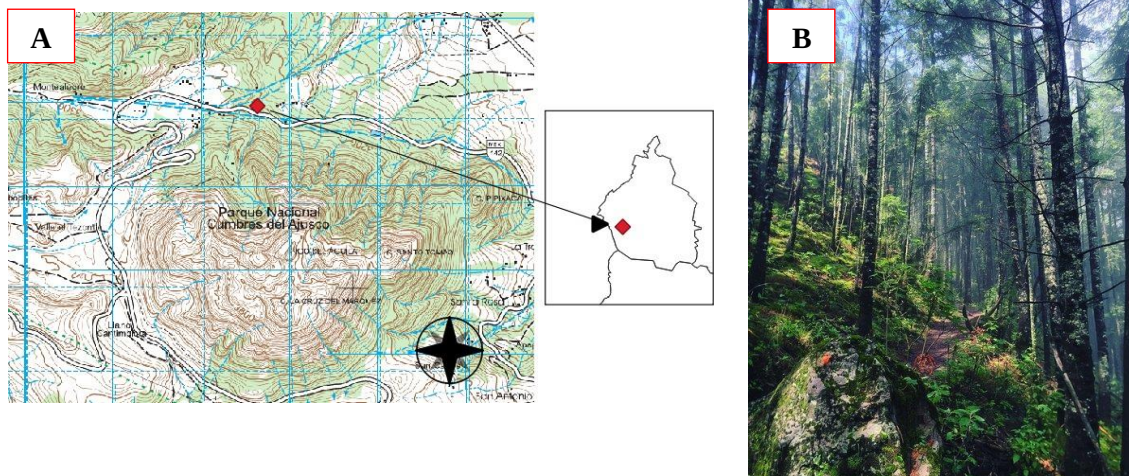
Es importante resaltar que este estudio se basó en información obtenida desde bases de datos del grupo de investigación, ya que no fue posible hacer trabajo de laboratorio o de campo, ni examinar material biológico de la colección mastozoológica de la UAM-I, en virtud del aislamiento decretado por la pandemia COVID-19 en la UAM desde el 23 de marzo, 2020, hasta el 11 de julio, 2022. En los siguientes capítulos se detallan los particulares de la configuración de las bases de datos utilizadas y los análisis estadísticos realizados, conforme a la temática particular. Los procedimientos para el trabajo de campo y del trabajo de laboratorio de esta sección en los siguientes capítulos, han sido detallados en tesis dirigidas y artículos publicados por el grupo de investigación y por ello sólo se resume lo más relevante en un formato para su publicación, o se citan las fuentes respectivas. En este capítulo sólo se menciona información general sobre el área de estudio.

Área de estudio.

Todos los ratones fueron obtenidos en los bosques templados al WSW de la Ciudad de México en los Parques Nacionales “Cumbres del Ajusco” (PNCA) y “Desierto de los Leones” (PNDL); ambas localidades pertenecen a las Serranías de la Cuenca de México en el Eje Volcánico Transversal. Aparentemente, las diferencias relativas en la vegetación y el clima entre ambos parques han favorecido que *P. melanotis* sea más abundante en el PNCA (Castro- Campillo *et al.* 2008). A continuación, se mencionan las características de cada localidad.

Parque Nacional “Cumbres del Ajusco” (PNCA). Se localiza al SW del Valle de México dentro de la Sierra del Ajusco y se continúa al Sur con la Sierra de Chichinautzin (Figura 3A).

Su clima (Figura 1.3C) corresponde *sensu* García (2004) a templado subhúmedo del tipo C(w1)(w)(b')i': las temperaturas altas van de abril a septiembre (media = 15 ± 2 °C) y las temperaturas bajas van de noviembre a febrero (media = 11 ± 1 °C); las lluvias ocurren de mayo a octubre (media = 152 ± 22 mm) y el estío de noviembre a abril (media = 16 ± 11 mm). La localidad específica de muestreo se ubica entre los kilómetros 19 a 25 de la carretera panorámica del Ajusco ($19^{\circ} 13' 49''$ N, $99^{\circ} 15' 19''$ W) entre los 2800 a 3500 msnm. La vegetación (Figura 1.3B) corresponde a bosque templado con plantas estacionales y pastos amacollados (Rzedowski 1978) en donde se distinguen los siguientes estratos: a) estratoarbóreo constituido por bosque de oyamel (*Abies religiosa*) y encino (*Quercus* sp.) y por bosque mixto de pino-encino (*Pinus* sp. – *Quercus* sp.); b) sotobosque con pastos de gramíneas amacolladas (*Muhlenbergia* sp, *Festuca* sp.) o zacatonal, así como abundantes arbustos, principalmente de *Senecio* sp. y *Salix* sp., además de abundantes plantas estacionales que incluyen compuestas, rosáceas y solanáceas, entre otras; c) estrato rasante conformado por musgos, líquenes y hongos.



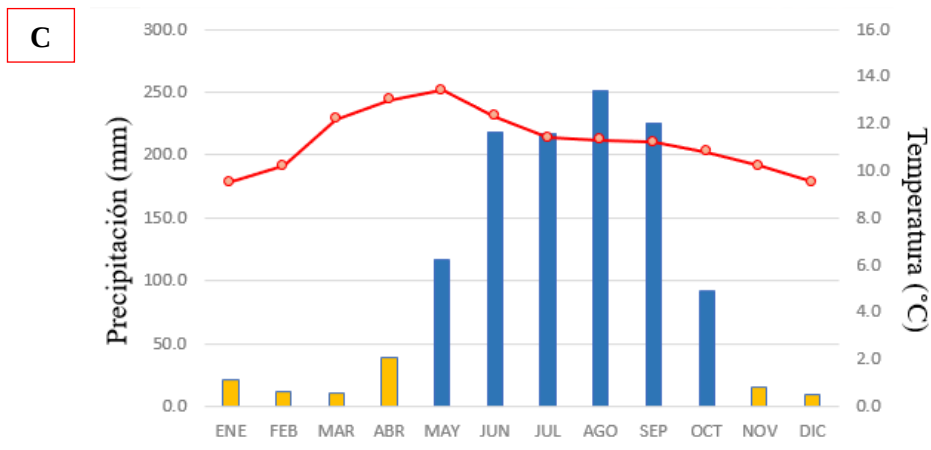


Figura 1.3. A) Ubicación de la localidad de estudio (rombo rojo) en el Parque Nacional Cumbres del Ajusco (PNCA); B) Aspecto de la vegetación en la localidad del PNCA donde se observa su vegetación; C) Temperatura y precipitación en el PNCA; las barras azules representan la temporada de lluvias y las barras amarillas la temporada de secas

Parque Nacional “Desierto de los Leones” (PNDL). Forma parte de la Sierra de las Cruces, localizada al W del Valle de México, siendo esta serranía una continuación de la Sierra del Ajusco (Figura 1.4A). El clima (Figura 1.4B), *sensu* García (2004), es templado subhúmedo del tipo C(w2)(w’)(b’)*ig*: las temperaturas altas van de abril a julio (media = 12.6 ± 6 °C) y las temperaturas bajas de diciembre a febrero (media = 8.1 ± 2 °C); las lluvias ocurren de mayo a agosto (media = 235 ± 30 mm) y el estío de diciembre a febrero (media = 12 ± 4 mm). La localidad específica de recolecta se ubica en la Delegación Álvaro Obregón ($19^{\circ} 18' 17''$ N, $99^{\circ} 19' 14''$ W), entre los 2180 y 3200 msnm. La vegetación (Figura 1.4B) también corresponde a bosque templado (Rzedowski 1978) con los siguientes estratos: a) estratoarbóreo constituido por bosque de pino-oyamel (*Pinus* sp.- *Abies religiosa*) y por bosquemixto de coníferas-encinos (*Pinus* sp – *Quercus* sp.); b) sotobosque que incluye un estrato arbustivo (*Senecio* sp. y *Salix* sp.) y uno herbáceo (*i. e.*, compuestas, rosáceas y solanáceas),

sin que abunde el zacatonal; c) estrato rasante con abundantes musgos, hongos y algunos líquenes sobre las piedras.

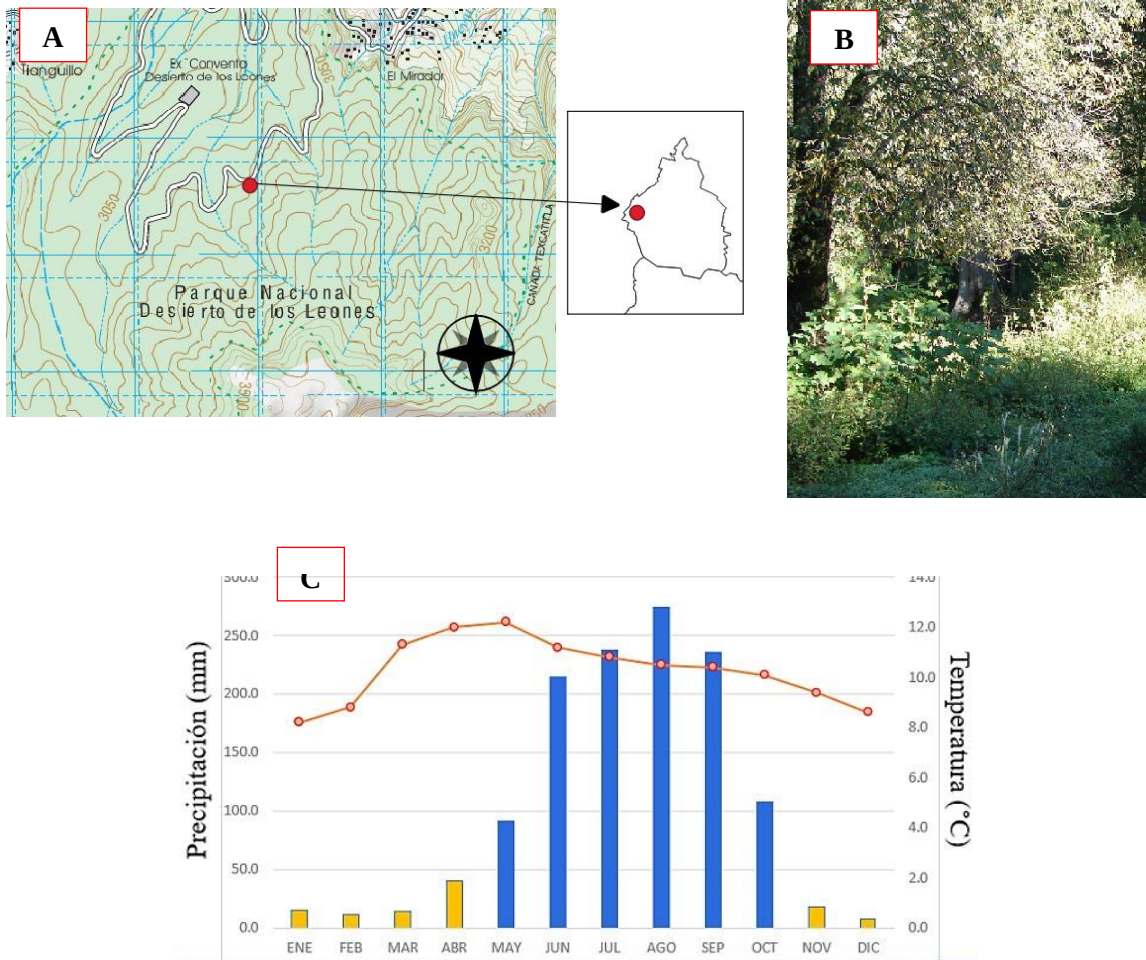


Figura 1.4. A) Ubicación de la localidad bajo estudio (circulo rojo) en el Parque Nacional Desierto de los Leones (PNDL); B) Vegetación de la localidad en el PNDL (cortesía del Dr. Salame-Méndez); C) Grafica de la temperatura y precipitación en el PNDL (barras como en la Fig. 1.3C).

PREGUNTA GENERAL DE INVESTIGACIÓN

De una manera general e incluyente con respecto de los datos y recursos accesibles, la pregunta principal en este estudio es la siguiente:

- ¿Cómo es el patrón reproductivo de *Peromyscus melanotis*, desde un punto de vista ecofisiológico, considerando evidencias sobre su endocrinología reproductiva relacionadas con diferentes aspectos de su historia de vida?

Donde:

“Patrón reproductivo” (PR), se refiere a la descripción y caracterización de los perfiles, eventos y/o procesos abordados sobre su morfología reproductiva (anatomía, histomorfología), producción y contenido de hormonas esteroides sexuales y de suecología reproductiva, considerando el patrón anual o los cambios a lo largo de las estaciones del año, a nivel poblacional o del grupo de edad en cada sexo. El término también se relaciona con la caracterización modal (tipo de iteroparidad uni, bi, o polimodal) del ciclo reproductivo de la especie en el área de estudio, a partir de las frecuencias de hembras gestantes y/o lactantes, así como de machos con testículosrecrudescentes escrotales. Finalmente, el término también abarca los eventos involucrados en la reproducción (*e. g.*, ciclos testicular, ovárico, estral; gestación; lactancia).

“Historia de vida” (HV) involucra la descripción de características que le permitan a la especie hacer un uso adecuado de sus recursos, considerando aspectos tanto intrínsecos como extrínsecos de los que se podrían derivar relaciones de compensación. Al documentar lo

posible sobre la reproducción en *P. melanotis*, la propia teoría de historias de vida aporta patrones e hipótesis de referencia (*e. g.*, fecundidad e inversión parental con respecto del costo energético y la calidad de las crías; modelos de selección sexual; papeles compartidos o diferentes en los sexos para el cuidado parental. Ver Cuadro 1.1).

“Enfoque ecofisiológico” implica la interacción o el efecto de cambios espaciotemporales en el ambiente (*e. g.*, estaciones del año, efecto del fotoperiodo y temperatura ambiental) que pueden afectar de alguna manera el ciclo reproductivo de la especie (tanto a nivel ecológico como fisiológico). El término también se relaciona con los aspectos mencionados en el “patrón reproductivo”, pero a la luz de la fisiología endocrino-reproductiva de hormonas esteroides sexuales (HES).

Para responder esa pregunta general, es necesario abordar preguntas específicas como las siguientes para generar una caracterización del patrón reproductivo de *P. melanotis*:

- ¿Cuál es su patrón reproductivo a nivel poblacional en el área de estudio, a lo largo de un ciclo anual?
- ¿Cómo son los patrones de las hormonas esteroides sexuales (HES) en hembras y machos de la especie a lo largo del año?
- ¿Cuál es la contribución de los grupos de edad para la perpetuación de la especie (*e. g.*, tamaño de la camada en hembras de distinta edad; niveles circulantes de andrógenos en machos de distinta edad)?
- ¿Cómo es el patrón reproductivo en cada sexo (*e. g.*, ciclo estral, gestación, lactancia; recrudescencia testicular, producción de HES)?

- ¿Existe algún efecto de los cambios temporales en variables ambientales como el fotoperiodo y la T°, sobre la temporalidad del patrón reproductivo en la zona de estudio (factores extrínsecos)?
- ¿Existe algún efecto de las HES sobre el volumen de los testículos o viceversa (factores intrínsecos)?

A lo largo de los capítulos de este estudio, se irán planteando preguntas específicas para la descripción del patrón reproductivo del ratón de orejas oscuras, *Peromyscus melanotis*, desde los dos diferentes enfoques involucrados: ecofisiología de HES y parámetros poblacionales relacionados con la reproducción de la especie.

NATURALEZA DEL ESTUDIO E HIPÓTESIS

Siguiendo a Hernández *et al.* (2010), este es un estudio **sintético** (integrativo), **no experimental** (no se ha manipulado nada para observar respuestas), **transversal**, el cual se plantea para caracterizar algunos aspectos particulares de la historia de vida que coadyuven a describir el patrón reproductivo de *Peromyscus melanotis*. Para ello se utilizan datos reproductivos tanto endócrinos como morfológicos, así como datos ambientales, considerando toda la población o varias categorías de edad en cada sexo; así como datos a lo largo de todo el año, o por estaciones en localidades de bosque templado, ubicadas en latitudes medias. Por su nivel de profundización, es una **investigación descriptiva** que integra, de la manera más completa posible, el patrón reproductivo de *Peromyscus melanotis* con las evidencias morfológicas, fisiológicas y ecológicas que se pudieron recabar. Se usaron **datos cualitativos**

y **cuantitativos**, así como análisis correlacionales, dependiendo del tema que se abordó en cada capítulo.

En un estudio descriptivo como es el caso de la caracterización del patrón reproductivo de *Peromyscus melanotis* con datos cualitativos, integrados en frecuencias (*e. g.*, análisis de los datos y estadística descriptiva), no es necesario plantear hipótesis (Suárez-Íñiguez 2005, Hernández-Sampieri *et al.* 2006). Sin embargo, al usar datos cuantitativos en los capítulos correspondientes para comparar (medias, medianas) o correlacionar variables, para predecir comportamientos, o para entender la relación entre una o más variables independientes (efecto) y las variables dependientes (respuesta), se mencionan las hipótesis respectivas (*e. g.*, enfoque explicativo de investigación, método correlacional; Hernández *et al.* 2010).

OBJETIVO GENERAL

Integrar el patrón reproductivo de *Peromyscus melanotis* de la manera más completa posible con datos fisiológicos, morfológicos y ecológicos, así como de los aspectos de su historia de vida que se tienen y que se generaron en este estudio.

OBJETIVOS PARTICULARES.

- a.** Describir el patrón reproductivo de *Peromyscus melanotis* a nivel poblacional y por categorías etarias en el área de estudio, a lo largo de un ciclo anual y por estaciones del año.
- b.** Establecer de manera cualitativa cuál es la contribución para la perpetuación de la especie por los grupos de edad (esfuerzo reproductivo) con base, por ejemplo, en una mayor

producción de HES (machos), mayor tamaño de la camada (hembras), la frecuencia de individuos sexualmente activos, entre otros.

- c.** Analizar el perfil de HES asociado con el patrón reproductivo en cada sexo.
- d.** Determinar si existe algún efecto de variables ambientales como la temperatura ambiental y el fotoperiodo sobre la temporalidad del patrón reproductivo en la zona de estudio.

**Capítulo 2. Análisis del efecto estacional y etario entre hormonas esteroides sexuales
circulantes, el volumen testicular y dos condiciones ambientales en machos de
Peromyscus melanotis (Rodentia: Cricetidae).**

INTRODUCCIÓN

La influencia de las condiciones ambientales del hábitat, inducen a los roedores peromyscinos (King 1968) y heterominos (Genoways y Brown 1993), a presentar uno o dos picos en su dinámica reproductiva poblacional, dependiendo de la estación del año (Bronson 1989, Merritt *et al.* 2001). Estos patrones modales iteróparos se han descrito mediante el registro espaciotemporal en machos del tamaño y la posición testicular (*i. e.*, recrudescientes escrotados o no-recrudescientes inguinales; Boiani *et al.* 2008) y/o de la presencia de hembras preñadas o con evidencias de lactancia (Lee 2004). Aunque estos registros son importantes para inferir patrones en la biología reproductiva de los roedores silvestres en vida libre, es necesario recopilar también evidencia directa sobre su endocrinología reproductiva, ya que pasan por diversos cambios fisiológicos durante su ciclo de vida; *e. g.*, cambios ontogenéticos relacionados con la producción y acción de las hormonas esteroides sexuales (HES; Ruiz- Cortés 2012, Acconcia y Marino 2018). Es así que la producción, secreción y acción de andrógenos (*e. g.*, testosterona, T), están relacionadas con la ontogenia (edad) de los individuos y con su biología reproductiva (Dohle *et al.* 2003, Hirschenhauser y Oliveira 2006, Ojeda y Urbanski 1994). Por ejemplo, en individuos sexualmente maduros, un aumento del contenido de andrógenos puede estar relacionado con el tamaño de los testículos y/o con las condiciones abióticas ambientales, tales como el fotoperiodo y la temperatura (Bronson y Heideman 1994).

Trabajos previos del grupo han encontrado que la síntesis intratesticular ontogenética de testosterona, tiene un perfil estacional con una magnitud interespecífica diferencial en dos especies sintópicas de *Peromyscus*, capturadas en vida libre dentro de un bosque templado de latitud media (Salame-Méndez *et al.* 2004, 2005, 2019). En este capítulo primero se describen y analizan los cambios estacionales del volumen testicular (VT) y de la concentración circulante en plasma de tres hormonas esteroides sexuales (HES) en machos de *Peromyscus melanotis* de diferentes categorías de edad (juveniles, adultos y viejos), capturados en vida libre dentro de un bosque templado de latitud media. Las HES incluyen como representativos un progestágeno (progesterona, P₄) precursor de andrógenos, así como androstendiona (A) y testosterona (T). En segundo lugar, se evalúa si la variación estacional de dos variables abióticas (duración del fotoperiodo en horas de luz solar, HLS; temperatura ambiental en °C, T°) influye sobre la concentración de las HES y el VT, tanto a nivel poblacional como ontogenético, además de analizar también si el nivel circulante de las HES afecta el VT y viceversa.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Para contribuir al conocimiento del patrón reproductivo ecofisiológico de los machos del ratón de orejas negras, *Peromyscus melanotis*, las preguntas de investigación incluyen dos aspectos:

1. Acerca de los cambios etarios y estacionales, ¿existen diferencias en el perfil de la concentración circulante en plasma de las hormonas esteroides sexuales (HES) y/o en el patrón del volumen testicular (VT) en las siguientes situaciones?:

- 1.1. En la población (categorías etarias juntas) entre las distintas estaciones del año (patrón interestacional).
 - 1.2. Entre las distintas categorías etarias (interetaria) con todas las estaciones juntas (patrón anual).
 - 1.3. Interetarias en la misma estación del año (intraestacional).
 - 1.4. Interestacionales en la misma categoría etaria (intraetarias).
2. Acerca de posibles factores fisiológicos (HES, VT) y abióticos (fotoperiodo como horas de luz solar, HSL; temperatura ambiental, T°) que contribuyen a los cambios estacionales en la concentración en plasma de las HES y el VT, ¿existe alguna relación predictiva entre los cambios estacionales de esas condiciones ambientales sobre los cambios estacionales de las variables biológicas y entre ellas como se menciona a continuación?
 - 2.1. ¿Los cambios estacionales de HLS y/o de T° en el hábitat pueden contribuir a predecir los patrones estacionales y/u ontológicos de la concentración de HES y/o del VT?;
 - 2.2. ¿La concentración circulante en plasma de HES puede predecir los cambios estacionales en el tamaño del VT y/o viceversa?
 - 2.3. En su caso, ¿cómo son las relaciones entre los cambios estacionales de las variables abióticas con el perfil estacional de la concentración de las HES y del patrón del VT en cada categoría de edad?

HIPÓTESIS

Acerca de los cambios debidos a la categoría de edad y/o a las estaciones del año:

a. Si los cambios estacionales y/o la categoría etaria influyen en la concentración circulante en plasma de las HES y/o el VT de los machos de *Peromyscus melanotis*, entonces existirán diferencias significativas entre los respectivos valores promedio de los grupos bajo análisis (e. g., grupos etarios, 1-3; grupos estacionales 1-4).

Acerca de factores fisiológicos y abióticos que contribuyen a los cambios estacionales en la concentración en plasma de las HES y/o del VT a nivel poblacional o por categoría etaria:

b. Si la concentración de HES en plasma, en conjunto o de manera individual, afecta al VT y/o viceversa y si la estación del año, a través de los cambios en la duración de las HSL y/o de la T°, afectan la concentración en plasma de las HES, en conjunto o por separado y/o al tamaño del VT, entonces existirá...

b.1. un efecto estadísticamente significativo de esas variables fisiológicas y/o abióticas sobre el contenido circulante de las tres HES, en conjunto e individual, y/o del VT.

b.2. una correlación significativa entre la concentración de las HES y/o del VT con las variables fisiológicas y/o abióticas.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar si existe y cómo es la relación entre los cambios estacionales en el contenido circulante en plasma de un precursor y dos andrógenos representativos de HES y en el patrón de cambio del VT con respecto de las fluctuaciones estacionales en una o ambas variables abióticas (fotoperiodo, HLS; temperatura ambiental, T°) en machos de diferentes edades de

Peromyscus melanotis, capturados en vida libre dentro de un bosque templado de latitud media.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Evaluar si existen diferencias significativas en el patrón anual y/o estacional de la concentración circulante de HES y del VT en machos de tres categorías edad (juveniles, adultos y viejos).
- Determinar si existe algún efecto de las variables fisiológicas entre sí (concentración circulante de HES; VT) y/o de las variables abióticas (SHL, T°), representativas de los cambios estacionales en el área de estudio sobre las primeras (variables dependientes), tanto al nivel poblacional como de la categoría etaria.
- Establecer si existe y cómo es la relación entre las variables fisiológicas (HES, VT) y entre las variables abióticas (HLS, T°) con las primeras, conforme a la categoría y la estación del año.

MATERIALES Y MÉTODOS

Datos ambientales del área de estudio. La localidad de estudio se ubica a 0.85 Km al norte y 3.5 Km al oeste de Ecuamil, Alcaldía Álvaro Obregón, Ciudad de México. Esta localidad se encuentra a 3180 msnm dentro de un bosque templado mixto en el Parque Nacional Cumbres del Ajusco (PNCA; más información en el Capítulo 1). La temperatura ambiental (T°) y la duración de las horas luz (HLS) se registraron *in situ* en el área de colecta, durante la captura de machos del ratón de orejas negras, *Peromyscus melanotis*; además, algunos datos generales del área de trabajo se obtuvieron de recursos web (timeanddate.com). Estos datos se combinan

en los climogramas de la figura 2.1 para mostrar el comportamiento anual del fotoperiodo y del clima (precipitación, temperatura) en el área de estudio. El promedio de HLS en el área es 12.5 h, con duración más larga durante junio y julio (13-13.5 h) y más corta en diciembre (10.3 h); después de subir desde el invierno y la primavera, hacia el verano, la nubosidad de las lluvias ocasiona una fuerte caída en las HLS. Las lluvias que abarcan de la primavera a la mitad del otoño, son más intensas en agosto y septiembre, mientras que las secas van de finales del otoño a los primeros dos meses de la primavera. La temperatura aumenta en la primavera desde las secas a las lluvias, para sufrir una fuerte caída con las lluvias del verano, la cual es menos pronunciada hasta septiembre, pero vuelve a desplomarse del otoño hacia el invierno.

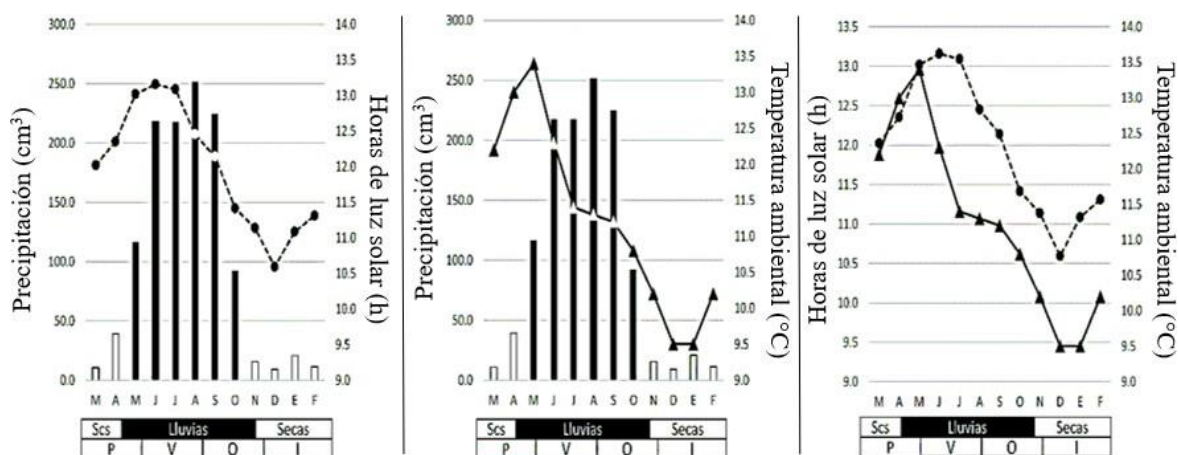


Figura 2.1. Climogramas del área de estudio. Las barras son la precipitación (Pr), las líneas discontinuas con círculos son las horas de luz solar y las líneas continuas con triángulos son la temperatura ambiente. Los doce meses del año, desde marzo (M) hasta febrero (F), están arreglados en trimestres por estación térmica (P, primavera; V, verano; O, otoño; I, invierno). *Fuentes:* Datos de precipitación (P) y temperatura (T°) tomados de García (2004); datos de la duración del día tomados de la página de timeanddate.com, para “Ajusco volcán, Ciudad de México” y promediando el mismo mes de los años 2010 y 2011.

Obtención y procesamiento de material biológico. La captura fue mensual y selectiva durante un bienio usando trampas Sherman® (8 x 9 x 23 cm), cebadas con hojuelas de avena y sin reemplazo, mediante Permiso de Recolector Científico de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Los ratones fueron trasladados el mismo día de su captura al laboratorio de Mamíferos de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa (UAM-I) para su procesamiento; todas las manipulaciones *in vivo* y la muerte de los ratones, por dislocación cervical, se realizaron de acuerdo con normas humanitarias internacionales para el bienestar animal (NRC 2011), aprobadas por la Comisión de Ética de la DCBS-UAMI. A cada ejemplar se le registraron *post-mortem* sus medidas somáticas convencionales (Kunz *et al.* 1996, Ramírez- Pulido *et al.* 1989). La obtención de plasma se realizó *post-mortem* luego de abrir la caja torácica de cada ratón y obtener sangre por punción cardíaca que se vertió en tubos Eppendorf con EDTA. Los tubos se centrifugaron a 3000 rpm x g x 5 min a temperatura ambiente; el plasma se transfirió a nuevos tubos Eppendorf y se almacenaron a -20 °C hasta la cuantificación de las hormonas esteroides sexuales (HES). La valoración circulante (plasma) de HES [progesterona (P₄) y de los andrógenos androstendiona (A) y testosterona (T)] se hizo *sensu* Salame-Méndez *et al.* (2005, 2018) y el volumen testicular (VT) se determinó *sensu* Castro-Campillo *et al.* (2012). Todos los ratones fueron preparados como ejemplares óseos de referencia (*e. g.*, esqueleto completo o cráneo *sensu* Ramírez-Pulido *et al.* 1989) para ser alojados en la Colección de Mamíferos de la UAM-I. Después de que los cráneos fueron limpiados, los 89 ratones macho capturados se asignaron a una de cinco categorías de edad, de acuerdo con el desgaste de la superficie oclusal de los dientes molariformes (Hoffmeister 1951, Castro-Campillo *et al.* 2012): I, juveniles, n = 7; II, subadultos, 10; III, adultos jóvenes,

27; IV, adultos maduros, 26; V, adultos viejos, 19. Posteriormente, se les reasignó a una de tres categorías etarias (CE1-3) con base en criterios de fisiología reproductiva *sensu* Salame-Méndez *et al.* (2004): CE 1: Juveniles, capaces de reproducirse con muy baja frecuencia (n = 17, incluye inmaduros I y púberes II); CE 2: Adultos, machos reproductivamente activos (n = 53, incluye adultos III y IV); CE 3: Viejos, individuos senescentes, todavía reproductivamente activos (n = 19, incluye adultos V).

Análisis estadístico. Para las abreviaturas de algunas de las variables se usaron sus nombres en inglés para facilitar su publicación en ese idioma. Se conjuntaron los datos de las variables biológicas (HES y VT) y ambientales (HLS y T°), considerando a todos los machos en la muestra (poblacional) o por AC (age category, etario: 1 = juveniles, 2 = adultos, 3 = viejos); conjuntando las estaciones del año (anual) o por separado (estacional); o bien, haciendo la combinación necesaria entre la AC y la estación (season, Szn), según el tipo de análisis. Para el arreglo estacional de los datos, se agruparon los meses del año en trimestres: marzo a mayo, primavera (spring, Spr, 1); junio-agosto, verano (summer, Sum, 2); septiembre-noviembre, otoño (fall, Fll, 3) y diciembre-febrero, invierno (winter, Win, 4). La concentración de HES ([HES]: P₄, A y T) en plasma (en conjunto o por separado) y el VT se consideraron como variables dependientes, excepto cuando se abordó el efecto fisiológico de una (v.independiente) sobre la otra (v. dependiente). Las variables independientes grupo o clasificatorias incluyeron la edad (AC 1-3), la estación (Szn 1-4) y el tipo de HES (T_HES, *e. g.*, en conjunto o por separado: 1 = P₄, 2 = A, 3 = T), según el tipo de análisis. Asimismo, el fotoperiodo (HLS) y la temperatura ambiental (T°) se consideraron variables abióticas

independientes, ya que son indicadoras de cambios en las condiciones estacionales en el hábitat (*e. g.*, efecto de sus cambios estacionales sobre la [HES] y sobre el VT).

De los análisis exploratorios de los datos (biológicos: HES, VT; abióticos: HLS, T°), se obtuvo la estadística estándar (media, M, $\pm$ desviación estándar, DE; error estándar, EE; valores mínimo-máximo; Min-Max; coeficiente de variación, CV; mediana, MDN y percentiles, 25% y 75%). Asimismo, se realizaron pruebas para normalidad y homocedasticidad (W de Shapiro-Wilks, S-W); dependiendo de los resultados de las pruebas de S-W en cada variable, se utilizaron procedimientos paramétricos (media) y no paramétricos (mediana) en los análisis posteriores; sin embargo, cuando ambas pruebas arrojaron las mismas agrupaciones, solo se reportan las primeras por ser estadísticamente más robustas. Los resultados de esta exploración de datos se muestran en el Anexo A.

Para comprobar diferencias significativas entre los grupos por variable clasificatoria, utilizando la hipótesis nula de no diferencias, se usaron análisis de varianza simples (ANOVA) para medias iguales, seguidos por pruebas *post hoc* de Tukey-Kramer; o bien de Kruskal-Wallis para medianas iguales, seguidas por pruebas *post hoc* de Mann-Whitney (M-W, valor de U).

Para evaluar cualquier contribución significativa de cada variable independiente sobre la [HES] circulante, se realizaron varias series de cuatro análisis de regresión múltiple (ARM), incorporando como variables predictivas (x_n): T_HES (1-3, o 1, 2, 3), AC (1-3), Szn (1-4), VT, HLS y T°. La primera serie consistió en un ARM cuya variable dependiente fue el conjunto de las tres HES, seguida de tres ARM para cada HES por separado. Debido a los resultados preliminares, las variables abióticas (HLS, T°) se sometieron a un análisis del factor

de inflación de la varianza (VIF, puntuación > 10) y al examen del número de condición de los valores propios en las correlaciones centradas (> 1000), lo cual evidenció colinealidad severa entre ellas, lo que sumado a la alta correlación entre ellas, podría afectar los supuestos generales del ARM. Para resolver el problema, se estableció una nueva variable abiótica de interacción (HSL-T°), multiplicando los valores correspondientes en cada observación (individuo). Igualmente, dado que la variable Szn como tal, no mostró una contribución significativa en ninguno de los ARM, se excluyó, realizándose una segunda serie de ARM como se describió antes. Cuando se utilizó el VT como variable dependiente, se incluyeron entre las variables predictivas el T_HES, la [HES] conjunta o por separado (P₄, A, T), junto con AC, Szn y HLS-T° en una serie de cuatro ARM, respectivamente. Luego, se realizó otra serie de cuatro ARM excluyendo Szn. También se realizó una serie de ARM por estaciones del año para evaluar el efecto de la variable abiótica de interacción (HLS-T°), la AC y el VT sobre la concentración plasmática de cada hormona. Este procedimiento se repitió en otra serie de ARM para el VT como variable dependiente y sumando cada HES dentro de las variables independientes. Finalmente, se realizó una serie de ARM por categoría de edad para evaluar el efecto del VT, la Szn y la interacción HLS-T° sobre la concentración de cada HES, así como otra serie de ARM para evaluar el efecto de cada HES, la Szn y la interacción HLS-T° sobre el VT.

Para determinar cualquier posible correlación entre la [HES] y el tamaño del VT, así como entre la primera y cada condición ambiental (HLS, T°) o la interacción entre ellas (HLS-T°); o bien entre el VT y las variables abióticas (por separado o su interacción), se realizaron las pruebas pareadas de correlación de Pearson (medias) o de Spearman (medianas), según la

categoría etaria y la estación, seguidas de las pruebas *t* de Student para la asociación entre variables. El nivel de correlación se clasificó *sensu* Schober *et al.* (2018) en: 0.0-0.10 = insignificante; 0.11-0.39 = débil; 0.40-0.69 = moderado; 0.70-0.89 = fuerte; 0.90-1.00 = muy fuerte. Todos los análisis estadísticos se realizaron con los algoritmos contenidos en los paquetes estadísticos, NCSS® (Hintze 2007) y PAST (Hammer *et al.* 2001) bajo un nivel de significancia de $\alpha \leq 0.05$.

RESULTADOS

Comparaciones poblacionales entre los contenidos de HES por categoría de edad o por estación del año.

Todos los ANOVA para contenidos circulantes anuales revelaron diferencias estadísticamente significativas entre las concentraciones promedio de las HES ($p \leq 0.0001$, Cuadro 2.1, Figura 2.2a.1). En los ratones jóvenes, los contenidos circulantes de todas las HES fueron claramente diferentes, siendo A la hormona con menos concentración, seguida por P₄, mientras que la concentración de T triplicó la de A y duplicó la de P₄. A nivel poblacional (todos los machos), así como también en los machos viejos y adultos, los contenidos de P₄ y A no mostraron diferencias significativas entre sí, pero el contenido de T fue claramente diferente y triplicó al de esos esteroides.

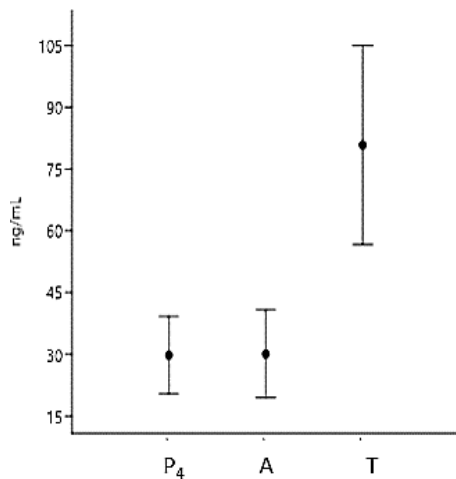
Cuadro 2.1. Comparaciones estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$ en negritas) del contenido circulante anual de tres hormonas esteroides sexuales en machos de *Peromyscus melanotis* de un bosque templado de latitudes medias. Las pruebas *post-hoc* pareadas de Tukey muestran diferencias estadísticamente significativas entre medias como $A < B < C$; las letras iguales indican ausencia de diferencias significativas.

		Poblacional		Juveniles		Adultos		Viejos	
		Anual		Primavera-Otoño		Primavera-Invierno		Primavera-Invierno	
ANOVA	F	292.2		191.0		482.2		222.5	
	<i>p</i>	1.18E-67		1.40E-23		1.63E-67		8.44E-27	
	<i>gl</i>	2, 264, 266		2, 48, 50		2, 156, 158		2, 54, 56	
Medias + Pruebas <i>post-hoc</i>									
Progesterona		29.8	A	23.8	B	33.6	A	24.7	A
Androstendiona		30.1	A	17.2	A	35.3	A	27.2	A
Testosterona		80.8	B	47.0	C	97.0	B	66.2	B

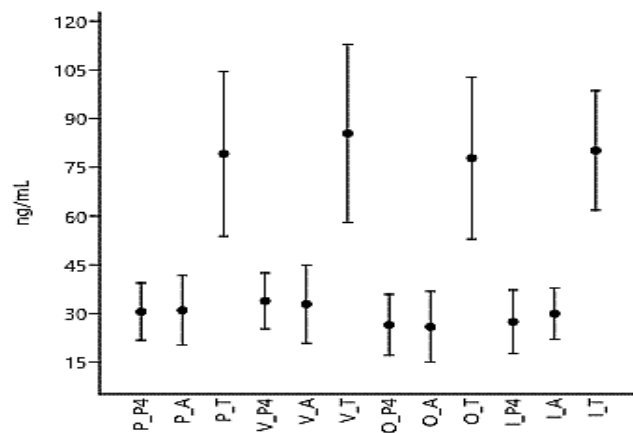
Al comparar los contenidos circulantes de la misma HES dentro de cada categoría de edad, todos los ANOVA resultaron altamente significativos ($p \leq 0.001$, Cuadro 2.2, Figura 2.2b). De marzo a noviembre, los machos juveniles y viejos tenían contenidos circulantes similares del precursor de andrógenos (P₄), mientras que los machos adultos mostraron contenidos circulantes más altos. Durante este período, las diferencias estadísticas en el contenido circulante promedio de los dos andrógenos (A, T), fueron significativas entre todas las categorías de edad, siendo los machos juveniles los que tuvieron la menor concentración (Figura 2.2c.1), mientras que en los machos viejos aumentó y en los adultos fue todavía más alta. En todas las comparaciones etarias anuales, los machos adultos tuvieron un contenido estadísticamente mayor en cada HES con relación a los viejos (Cuadro 2.2, Figura 2.2c.2).

Cuadro 2.2. Comparaciones etarias para la concentración anual promedio de tres hormonas esteroides sexuales en el plasma de machos de *Peromyscus melanotis*, capturados en bosques templados de latitudes medias. Los datos después del punto y coma indican una segunda serie de ANOVA entre los machos adultos y viejos, ya que no se capturaron machos juveniles durante el invierno. Ver simbología en Cuadro 2.1.

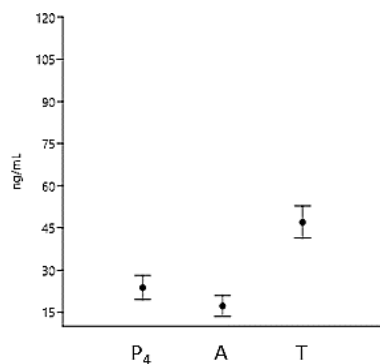
Periodo anual		Primavera-Otoño (todas las categorías de edad); Primavera-invierno (adultos y viejos)					
Grados de libertad		2, 65, 67; 1, 70, 71					
		Progesterona		Androstendiona		Testosterona	
ANOVA	F	15.5; 13.7		41.3; 11.75		143.3; 67.1	
	p	3.23E-06; 4.31E-04		2.61E-12; 0.001022		1.50E-24; 8.05E-12	
Medias + Pruebas <i>post-hoc</i> para la "U" de Mann-Whitney							
Juveniles		23.8	A	17.2	A	47.0	A
Viejos		24.7	A	27.2	B	66.2	B
Adultos		33.6	B	35.3	C	97.0	C



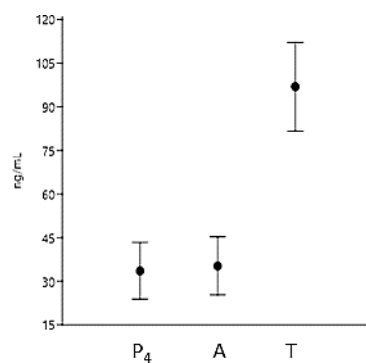
a.1. Poblacional anual



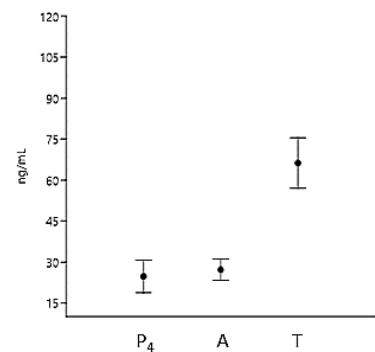
a.2. Poblacional estacional



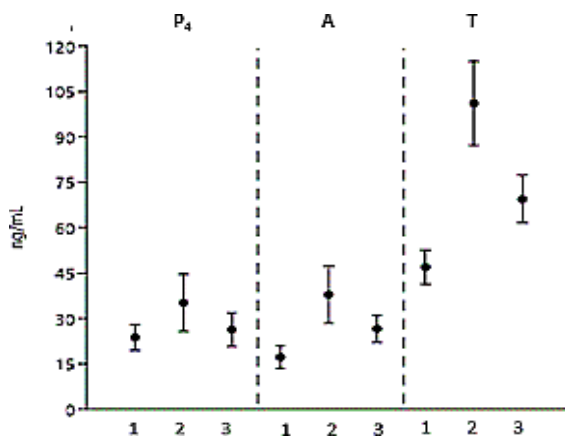
b.1. Juveniles



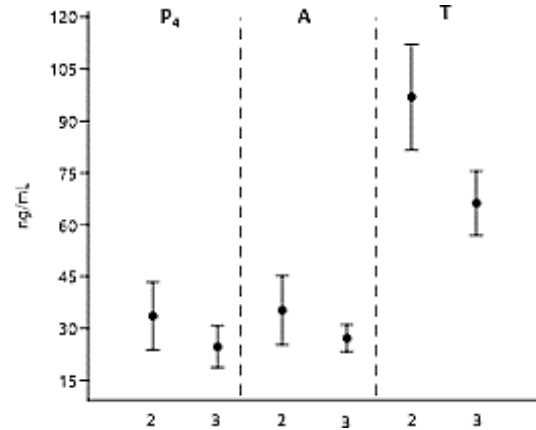
b.2. Adultos



b.3. Viejos



c.1. Marzo-noviembre, todas las edades



c.2. Enero-diciembre (adultos y viejos)

Figura 2.2. Comparaciones del contenido promedio entre un precursor (P₄, progesterona) y dos andrógenos (A, androstendiona; T, testosterona) en machos de *Peromyscus melanotis*, capturados en bosques templados de latitud media. Se contrasta la concentración entre las hormonas esteroides sexuales (HES) por población (a), por categoría etaria (b; 1, Juveniles; 2, Adultos; 3, Viejos) y durante los meses en que fue capturada la categoría etaria (c). En las comparaciones, los puntos representan las medias y los bigotes la desviación estándar (DE).

Comparaciones estacionales-ontológicas del contenido circulante de las HES.

Las comparaciones en ANOVA para los contenidos de HES dentro de cada estación por categoría etaria se mantuvieron altamente significativas ($p \leq 0.001$, Cuadro 2.3). Los machos juveniles mostraron el mismo patrón, independientemente de la estación (primavera-otoño), con menor contenido circulante de A, seguido por P₄ y T. Los machos adultos y viejos mostraron el mismo patrón en casi todas las estaciones, siendo la concentración de A y P₄ similar, mientras que la de T se incrementó mucho en las pruebas paramétricas *a posteriori*; sin embargo, en las pruebas no paramétricas *a posteriori* de invierno, la concentración de las tres HES fue estadísticamente diferente en los machos viejos, siendo $A < P_4 < T$.

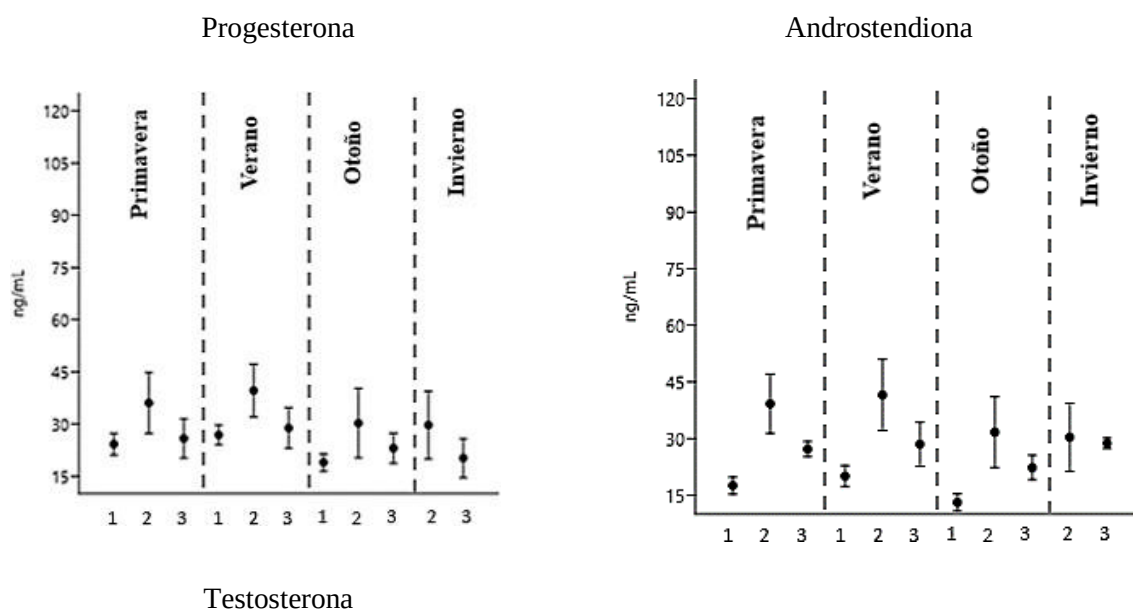
Cuadro 2.3. Comparaciones del contenido circulante de tres hormonas esteroides sexuales, conforme a la categoría etaria en machos de *Peromyscus melanotis*, procedentes de bosques templados de latitud media. Ver simbología en Cuadro 2.1.

		Primavera		Invierno		Otoño		Invierno	
Juveniles									
ANOVA	F	111.3		106.7		169.0		--	
	p	1.79E-08		1.05E-10		1.62E-09		--	
	gl	2, 12, 14		2, 18, 20		2, 12, 14		--	
Medias + Pruebas <i>post-hoc</i> para la "U" de Mann-Whitney									
Androstendiona		17.5	A	20.0	A	13.1	A	--	
Progesterona		24.2	B	26.9	B	19.0	B	--	
Testosterona		46.3	C	50.8	C	42.5	C	--	
Adultos									
ANOVA	F	161.3		174.0		146.2		136.6	
	p	8.88E-17		3.12E-19		5.21E-18		7.99E-20	
	gl	2, 30, 32		2, 36, 38		2, 36, 38		2, 45, 47	
Medias + Pruebas <i>post-hoc</i> para la "U" de Mann-Whitney									
Progesterona		36.1	A	39.6	A	30.2	A	29.7	A
Androstendiona		39.2	A	41.5	A	31.7	A	30.3	A
Testosterona		101.1	B	107.9	B	94.3	B	87.3	B
Viejos									
ANOVA	F	90.45		113.3		106.5		64.3	
	p	4.27E-09		1.62E-08		2.06E-05		3.87E-07	
	gl	2, 15, 17		2, 12, 14		2, 6, 8		2, 12, 14	
Medias + Pruebas <i>post-hoc</i> para la "U" de Mann-Whitney									
Progesterona		25.9	A	28.8	A	23.0	A	20.2	A, A
Androstendiona		27.2	A	28.5	A	22.3	A	28.7	A, B
Testosterona		66.3	B	75.6	B	65.2	B	57.4	B, C

En las comparaciones etarias estacionales de los contenidos circulantes de cada HES (Figura 2.3), la mayoría de los ANOVA fueron altamente significativos ($p \leq 0.001$); la única excepción fue la prueba de invierno para A ($p = 0.42$, $F = 0.67$). Cuando se agruparon las tres categorías etarias (primavera-otoño), los machos juveniles y viejos no fueron significativamente diferentes, pero los machos adultos que tuvieron una concentración

estadísticamente más alta fueron diferentes a los dos anteriores en primavera y verano. Durante el otoño, los machos juveniles se segregaron de los adultos porque los machos viejos no eran significativamente diferentes a ninguno de ellos.

En el invierno, el contenido circulante de P₄ fue significativamente mayor en los machos adultos que en los machos viejos, cuando se excluyó un valor atípico significativo de un macho adulto. Durante la primavera, el contenido circulante de A fue significativamente diferente entre todas las categorías de edad, pero siguió el patrón antes mencionado para P₄ en verano y otoño (Figura 2.3). Los machos adultos tuvieron una concentración de A significativamente más alta que los viejos en invierno. Finalmente, los contenidos circulantes de T siempre fueron diferentes entre las tres categorías de edad con la menor concentración exhibida por los machos juveniles, seguidos por los viejos, mientras que la cantidad circulante de T fue mayor en los machos adultos (Figura 2.3).



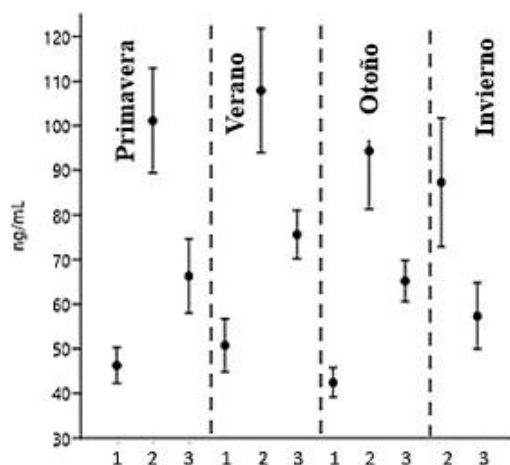


Figura 2.3. Comparación de los contenidos circulantes por estación de progesterona, androstendiona y testosterona en machos del ratón ciervo de orejas oscuras (*Peromyscus melanotis*) de tres categorías de edad (1, juveniles; 2, adultos; 3, viejos), procedentes de un bosque templado de latitud media.

Comparaciones en el patrón del VT ontológico y estacional

Tanto los ANOVA como las pruebas de Kruskal-Wallis fueron significativos en las comparaciones del VT entre las categorías etarias, agrupando datos estacionales (anual), así como en las comparaciones entre cambios estacionales del VT en toda la población (categorías etarias juntas; Cuadro 2.4; Figura 2.4). En el primer análisis, las pruebas *post hoc* mostraron que el promedio del VT fue significativamente mayor en los machos juveniles que en las otras dos categorías de edad, las cuales no tuvieron diferencias significativas entre ellas. Las pruebas *post hoc* que agruparon a todos los machos para detectar cambios estacionales del VT en la población, mostraron que el aumento de los testículos fue significativamente más alto en primavera, pero especialmente durante el verano, en comparación con el otoño y el invierno; de hecho, el VT promedio no fue significativamente diferente en primavera-verano ni en otoño-invierno.

Cuadro 2.4. Comparaciones para el patrón anual del volumen testicular en machos de *Peromyscus melanotis*, capturados en bosques templados de latitud media y arreglados en tres categorías etarias por su fisiología reproductiva. Ver simbología en Cuadro 2.1.

Comportamiento poblacional anual del volumen testicular					
a. Por categoría de edad			b. Por estación del año		
	F	7.0		F	17.34
ANOVA	<i>p</i>	0.00153	ANOVA	<i>p</i>	7.18E-09
	<i>gl</i>	2, 86, 88		<i>gl</i>	3, 83, 88
Medias + Pruebas <i>post-hoc</i> para la "U" de Mann-Whitney					
Juveniles	215.8	B	Primavera	170.7	B
Adultos	117.0	A	Verano	218.9	B
Viejos	143.2	A	Otoño	98.3	A
			Invierno	61.6	A

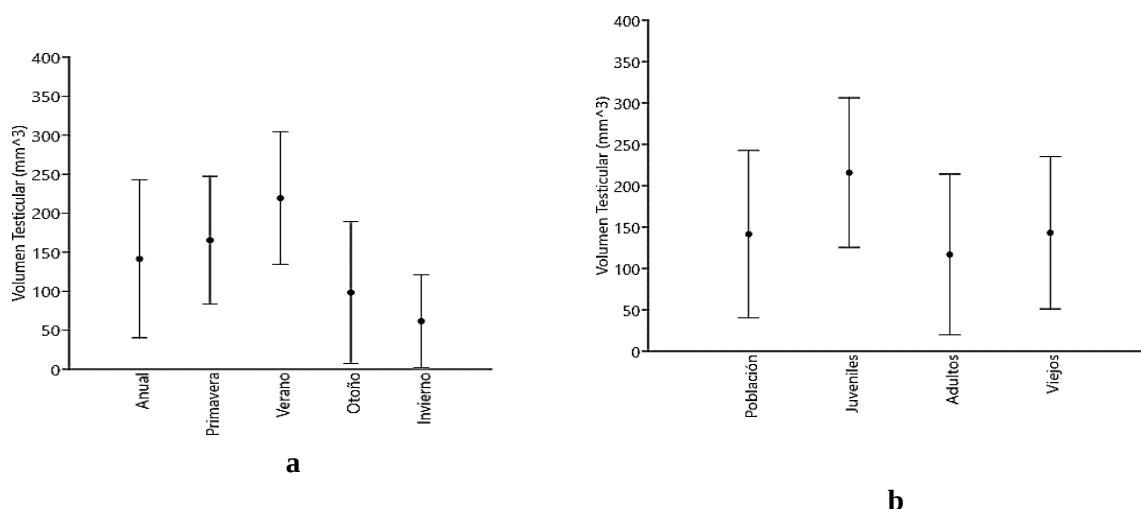
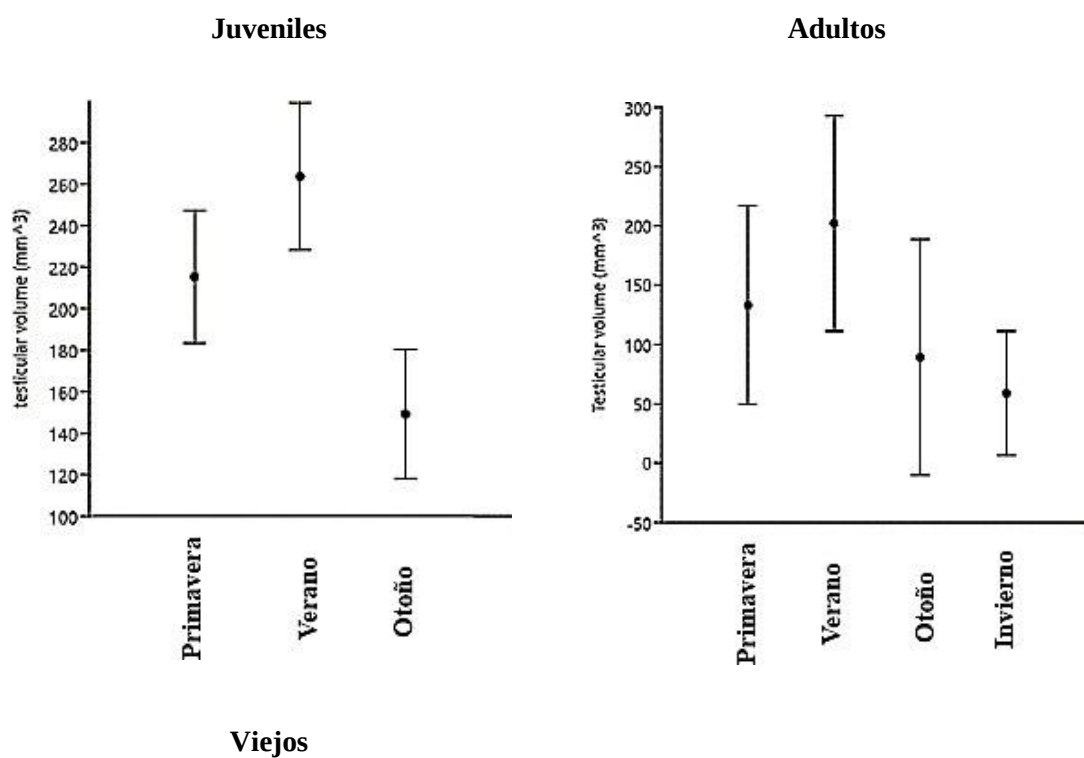


Figura 2.4. Patrones de cambio del volumen testicular en *Peromyscus melanotis* de bosques templados de latitud media, ordenados por: **a.** Su captura en todo el año o por estaciones; **b.** Población o categorías etarias en todo el año.

Comparaciones estacionales intraetarias del VT.

Todas las categorías etarias tendieron a obtener valores más altos en el VT durante la primavera-verano que en el otoño-invierno (Figura 2.5). En los machos juveniles, todas las

pruebas *post hoc* resultaron en un VT promedio más alto en primavera-verano contra el VT promedio del otoño ($F = 2.9$, $p = 0.09$). El VT comenzó a aumentar en la primavera en los machos adultos hasta alcanzar su máximo valor en el verano, luego disminuye hacia el otoño y tiene sus valores menores en el invierno; sin embargo, por la amplia dispersión de los datos (DE), sólo hubo diferencias estadísticamente significativas entre el verano y el invierno ($F = 8$, $p = 0.0002$). En cambio, los machos viejos tuvieron una separación más clara entre el mayor VT de primavera-verano contra el menor VT de otoño-invierno ($F = 7$, $p = 0.004$).



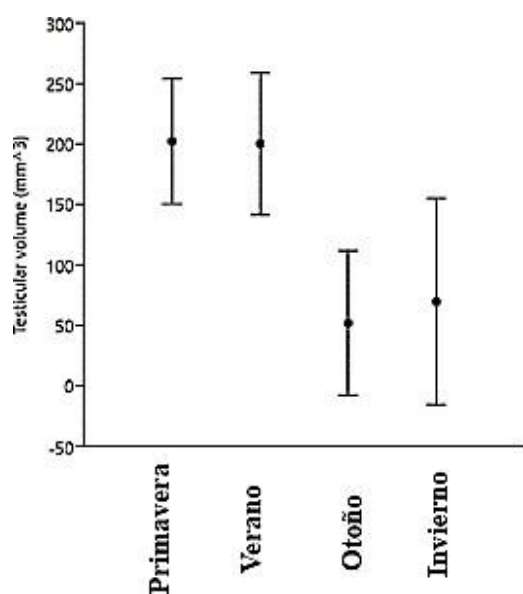


Figura 2.5. Cambios estacionales intraetarios del volumen testicular promedio en machos de *Peromyscus melanotis*, capturados en bosques templados de latitud media.

Comparaciones intraestacionales interetarias del VT

Aunque ninguna de las pruebas mostró diferencias significativas en el volumen VT en la misma estación entre cualquier par de categorías etarias, debido a la gran dispersión de datos (Cuadro 2.5, Figura 2.6), hubo ciertas tendencias. En primavera, los machos viejos tuvieron el VT promedio más pequeño. En verano, los machos juveniles tuvieron el mayor VT promedio. En otoño, el VT promedio de todas las categorías etarias pareció tener un patrón discontinuo con mayor tamaño en los juveniles, seguidos por los viejos y los adultos, respectivamente. En invierno, el VT promedio fue mayor en los machos adultos que en los machos viejos.

Cuadro 2.5. Comparaciones intraestacionales interetarias del volumen testicular entre machos de *Peromyscus melanotis*, provenientes de bosques templados de latitud media. Ver simbología en Cuadro 2.1.

		Volumen Testicular			
		Primavera	Verano	Otoño	Invierno
ANOVA	F	2.874	1.289	1.265	0.1209
	p	0.08117	0.2956	0.3061	0.7319
	gl	2, 19, 21	2, 22, 24	2, 18, 20	1, 19, 20

Medias + Pruebas <i>post-hoc</i> para la "U" de Mann-Whitney								
Juveniles	215.4	A	263.7	A	149.2	A	--	
Viejos	133.2	A	202.2	A	89.4	A	59	A
Adultos	202.3	A	200.4	A	52	A.	69.8	A

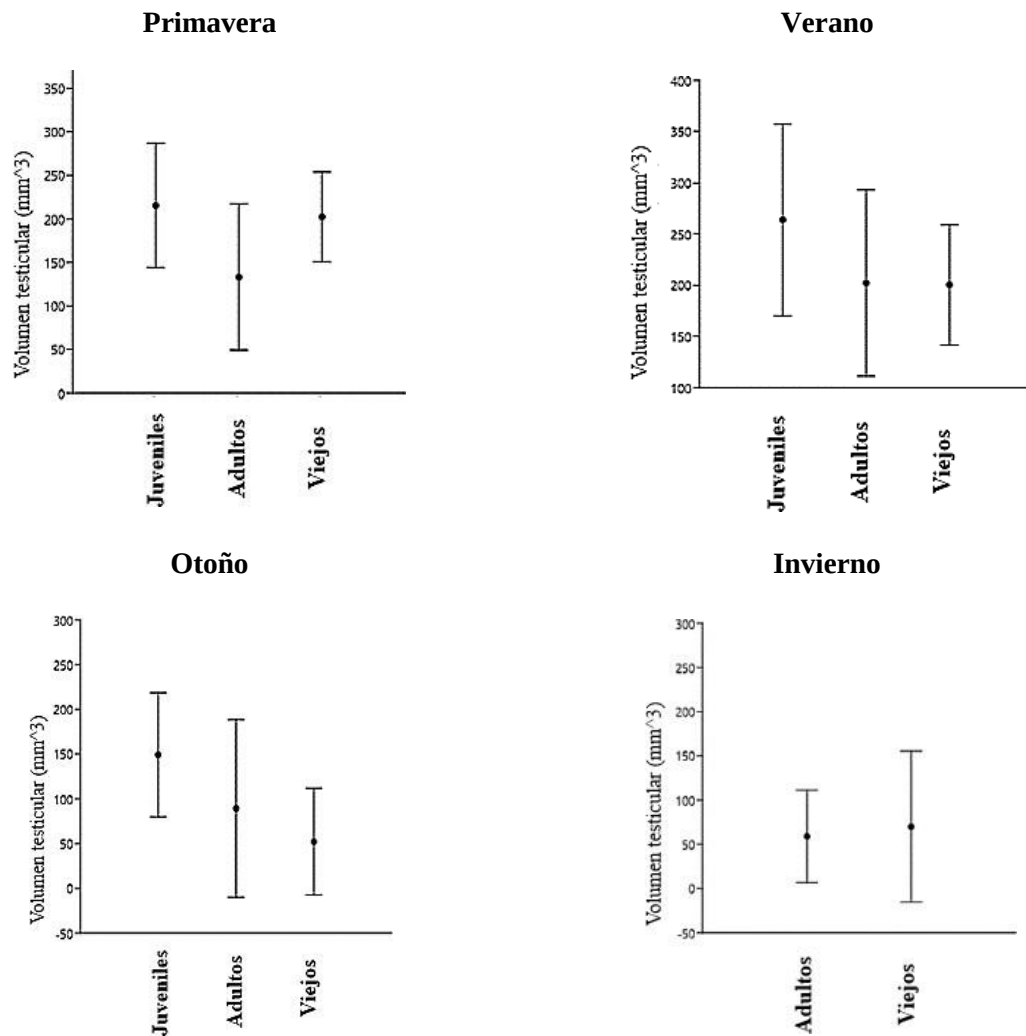
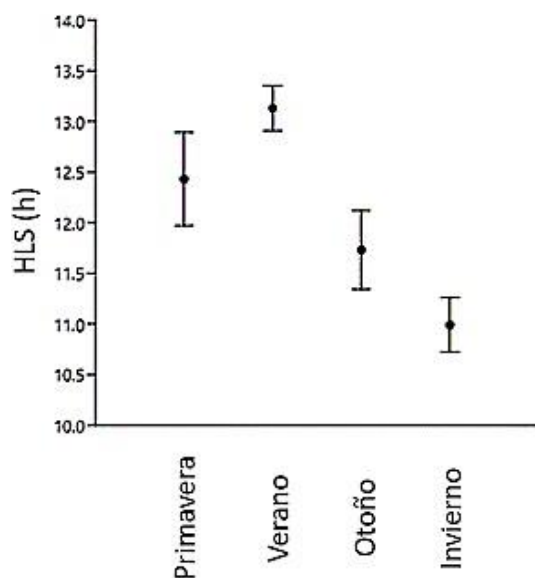


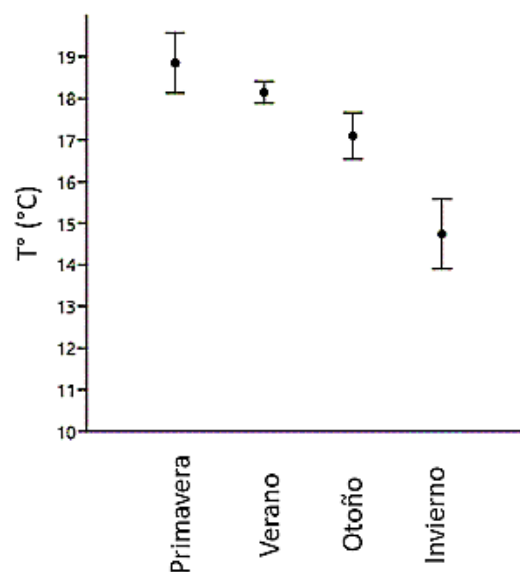
Figura 2.6. Comparaciones intraestacionales interetarias (Juv, juveniles; Adu, adultos; Old, viejos) del volumen testicular promedio (VT) entre machos de *Peromyscus melanotis*, provenientes de bosques templados de latitud media.

Comparaciones estacionales en las variables abióticas (HLS, T°).

Las diferencias entre los promedios estacionales de las variables abióticas resultaron altamente significativas ($p \leq 0.001$, HLS, $F = 161.8$; $T^\circ = 179.5$; Figura 2.7) y las pruebas *post hoc* revelaron diferencias significativas entre todos los valores promedio por estación del año. En las horas de luz solar (HLS), el patrón mostró un aumento desde la primavera hasta un pico en el verano, seguido de una disminución en el otoño que fue aún mayor en el invierno (Figura 2.7a). Dada su desviación estándar (DE), las diferencias en HLS ocurren entre el verano (fotoperiodo más largo) y el invierno (fotoperiodo más corto) contra todas las otras estaciones, mientras que la DE en la primavera se superpone con el otoño. Por su parte, la temperatura ambiental (T°), tuvo un patrón de disminución desde sus valores más altos en primavera hasta sus valores más bajos en invierno (Figura 2.7b); por su DE, los valores más altos en primavera-verano, se separaron de los valores más bajos en otoño-invierno.



a



b

Figura 2.7. Comparaciones de los valores promedio de dos variables abióticas, indicadoras de cambio estacional (Primavera, Verano, Otoño, Invierno) en las condiciones del hábitat en un bosque templado de latitud media: **a.** Duración del fotoperiodo en horas de luz solar (HLS); **b.** Temperatura ambiental (T°).

Efecto de las variables abióticas sobre los contenidos circulantes de HES.

En los análisis de regresión múltiple (ARM) para un modelo lineal (Cuadro 2.6), incluyendo a las hormonas esteroides sexuales (HES) como variables dependientes (y) y como variables predictivas (x_n) al tipo de HES, la categoría etaria (AC), la estación (Szn), el volumen testicular (VT) y la variable de interacción entre las dos condiciones ambientales (fotoperiodo y temperatura ambiental, HLS-T°), la R^2 representó 55.24% de variación en el modelo y sólo disminuyó a 55.19% cuando se excluyó la estación (Szn). En las pruebas t de Student para estos dos modelos, las variables predictivas del nivel de concentración de HES en plasma fueron el tipo de HES, AC, HLS-T° y VT. En los ARM para progesterona, P_4 , la R^2 fue 17.11% con Szn y de 16.82% sin ella; en ambos análisis las variables predictivas fueron VT y HLS-T°. En los ARM para androstendiona, A, la R^2 fue 15.51% con Szn, y las variables contribuyentes fueron AC y VT; al excluir Szn, la R^2 fue de 15.45% y se agregó el HLS-T° a las variables predictivas mencionadas. Finalmente, en los ARM para testosterona, T, la R^2 fue 12.69% con Szn y la única variable predictiva fue VT, mientras que al excluir Szn, la R^2 fue 12.47%, agregándose el HLS-T° al VT.

Cuadro 2.6. Variables predictivas que afectan (predictivas) la concentración en plasma de tres hormonas esteroides sexuales (HES) en machos de *Peromyscus melanotis*, capturados en vida libre dentro de un bosque templado de latitud media. Se usó un modelo lineal en los análisis de regresión múltiple (ARM), incluyendo la contribución (variables independientes) de: el tipo de hormona esteroide sexual (T_HES), la categoría de edad (AC), la estación del año (Szn), el volumen testicular (VT) y la interacción entre las horas de luz solar y la temperatura ambiental (HLS-T°). Como variables dependientes se utilizaron las tres HES en conjunto (Todas) o por separado (P_4 , progesterona; A,

androstendiona; T, testosterona). En las pruebas *t* de Student, los valores significativos de $p \leq 0.05$ están en negritas.

		ARM_1 (con estación)				ARM_2 (sin estación)			
		Todas	P ₄	A	T	Todas	P ₄	A	T
R²		0.55	0.17	0.15	0.12	0.55	0.16	0.15	0.12
<u>Variables predictivas (t de Student)</u>									
T_HES	t	17.40				17.42			
	p	(0.00)		Excluida		(0.00)		Excluida	
AC	t	2.01	0.06	2.54	1.81	1.99	0.03	2.55	1.80
	p	(0.41)	(0.94)	(0.012)	(0.07)	(0.04)	(0.97)	(0.012)	(0.07)
Szn	t	0.53	0.54	0.26	0.45				
	p	(0.59)	(0.58)	(0.79)	(0.64)			Excluida	
VT	t	-3.25	-0.38	-2.25	-2.61	-3.25	-3.10	-2.26	-2.61
	p	(0.001)	(0.002)	(0.026)	(0.01)	(0.001)	(0.002)	(0.026)	(0.01)
HLS-T°	t	2.42	2.85	1.84	1.66	3.32	4.03	2.73	2.16
	p	(0.015)	(0.005)	(0.06)	(0.09)	(0.001)	(0.0001)	(0.007)	(0.03)

Efecto de las variables independientes y de las HES sobre el VT.

En todos los ARM cuando el volumen testicular (VT) era la variable dependiente (Cuadro 2.7), las variables predictivas fueron las HES en conjunto o por separado y la interacción HLS-T°. En el ARM con las HES agrupadas, la R² fue 55% con la estación (Szn) y 39% sin ella; en cambio, en los ARM de cada HES, la R² se mantuvo igual con o sin la Szn (P₄ = 43%; A = 40%; T = 41%).

Cuadro 2.7. Variables que predicen o afectan el volumen testicular (VT, variable dependiente) en machos de *Peromyscus melanotis*, capturados en un bosque templado de latitud media. En los análisis de regresión múltiple (ARM) para un modelo lineal, se incluyó el efecto de estas variables independientes: las hormonas esteroideas sexuales (HES), su tipo (T_HES), en conjunto (Todas) o por separado (P₄, progesterona; A, androstendiona; T, testosterona), la categoría de edad (AC), la estación

del año (Szn; ARM_1) o no (ARM_2) y la interacción entre las horas de luz solar y la temperatura ambiental (HLS-T°). En las pruebas de Student (*t*), los valores significativos de $p \leq 0.05$ están en negritas.

		ARM_1 (con estación)				ARM_2 (sin estación)			
		Todas	P ₄	A	T	Todas	P ₄	A	T
R²		0.55	0.43	0.40	0.41	0.39	0.43	0.40	0.41
<u>Variables predictivas (<i>t</i> de Student)</u>									
HES	<i>t</i>	-3.25	-3.1	-2.25	-2.61	-3.25	-3.1	-2.26	-2.61
	<i>p</i>	-0.001	-0.002	-0.02	-0.01	-0.001	-0.002	-0.02	-0.01
T_HES	<i>t</i>	2.36		Excluida		2.36		Excluida	
	<i>p</i>	-0.01				-0.01			
AC	<i>t</i>	-2.09	-1.36	-0.76	-0.87	-2.12	-1.38	-0.78	-0.89
	<i>p</i>	-0.03	-0.17	-0.44	-0.38	-0.03	-0.16	-0.43	-0.37
Szn	<i>t</i>	0.27	0.26	0.15	0.21			Excluida	
	<i>p</i>	-0.78	-0.79	-0.87	-0.82				
HLS-T°	<i>t</i>	6.59	4.24	3.87	3.87	12.08	7.54	7.08	7.04
	<i>p</i>	-2.38E-10	-0.000055	-0.0002	-0.0002	0	-4.67E-11	-3.72E-10	-4.48E-10

Efectos estacionales u ontogenéticos de las variables independientes sobre el contenido de HES en plasma.

Con la excepción del verano, la serie de ARM por cada estación del año (1. ARM Estacionales, Cuadro 2.8) mostró que los contenidos circulantes de cada HES fueron afectados significativamente por una o más variables independientes. En la primavera, los contenidos plasmáticos de P₄ fueron afectados por el VT y los de A por la interacción de las condiciones HLS-T°. En el otoño, también la HLS-T° afectó la concentración circulante de las tres HES, mientras que la AC también afectó la concentración plasmática de los dos andrógenos (A, T). En el invierno, los contenidos circulantes de P₄ y T fueron afectados por la AC, además de que este andrógeno también fue afectado por el VT.

Cuadro 2.8. Efecto de las variables predictivas (Variable) sobre los cambios en la concentración circulante de un precursor y dos andrógenos (variables dependientes) en machos de *Peromyscus melanotis*, capturados en un bosque templado de latitudes medias. Los análisis de regresión múltiple (ARM) para un modelo lineal se desarrollaron por estación del año (1. ARM Estacionales) o por categoría de edad (2. ARM Etarios) e incluyeron como variables independientes el efecto de: la concentración plasmática de cada una de las tres hormonas esteroides sexuales (precursor: progesterona, P₄; andrógenos: androstendiona, A, testosterona, T); la categoría de edad (AC) o la estación (Szn), según el caso; el volumen testicular (VT) y la interacción entre las horas de luz solar y la temperatura ambiental (HLS-T°). En cada ARM se muestran los datos en negritas de las variables predictivas que resultaron estadísticamente significativas en las pruebas de Student (últimas dos columnas); la ausencia de variables estadísticamente significativas se denota con “Ninguna”.

1. ARM Estacionales					
	Hormona	R²	Variable	t de Student	Valor p
Primavera	P ₄	0.4779	VT	-2.73	0.013
	A	0.4476	SHL-T°	-2.15	0.044
	T	0.3952	Ninguna	--	--
Verano	P ₄	0.1935	Ninguna	--	--
	A	0.2603	Ninguna	--	--
	T	0.2450	Ninguna	--	--
Otoño	P ₄	0.4210	SHL-T°	3.17	0.005
	A	0.4939	AC	2.11	0.049
			SHL-T°	3.30	0.004
			AC	2.31	0.033
	T	0.4367	SHL-T°	2.6291	0.017
	P ₄	0.4004	AC	-2.1103	0.049
Invierno	A	0.1959	Ninguna	--	--
	T	0.6689	AC	-4.898	0.0003
			VT	-2.14	0.046

2. ARM Etarios					
Edad	Hormona	R²	Variable	t de Student	Valor p
Juveniles	P ₄	0.3051	Ninguna	--	--
	A	0.2913	Ninguna	--	--
	T	0.0878	Ninguna	--	--
Adultos	P ₄	0.2461	SHL-T°	2.72	0.0090
	A	0.2882	SHL-T°	2.732	0.0087
	T	0.3620	SHL-T°	3.67	0.0006
	P ₄	0.6064	Szn	2.29	0.0368
			SHL-T°	3.98	0.0012
Viejos	A	0.2365	Ninguna	--	--
	T	0.7119	Szn	3.18	0.006
			SHL-T°	5.13	0.0001

En la serie de ARM por categoría de edad (2. ARM Etarios, Cuadro 2.8), no hubo efecto de ninguna de las variables predictivas sobre las concentraciones circulantes de HES en el plasma de los ratones juveniles. En los ratones adultos, todas las HES solo se vieron muy afectadas por la interacción HLS-T°. Finalmente, en los ratones viejos, las concentraciones de P₄ y T fueron afectadas por HLS-T° y por la estación (Szn).

Efecto estacional o etario de las variables independientes sobre el VT.

En cuanto al efecto estacional sobre el VT de cada HES y de las otras dos variables independientes (AC, HLS-T°), solo la P₄ resultó ser estadísticamente significativa durante la primavera (prueba *t* de Student = -2.73, valor *p* = 0.013) y la T durante el invierno (prueba *t* de Student = -2.14, valor *p* = 0.046). Es decir, las variables predictivas AC, HLS-T° y A no tuvieron un efecto estadísticamente significativo sobre el VT en ninguna de las estaciones;

Asimismo, la concentración de ninguna HES afectó al VT durante el verano o el otoño. Cuando los ARM se realizaron por categoría de edad y por cada HES, solo HLS-T° tuvo un efecto significativo sobre el VT de los machos adultos en las respectivas pruebas como sigue: a) con P₄: R², 0.3051; *t* de Student, 2.82 y valor *p* = 0.007; b) con A: 0.2757; 2.57 y 0.013; c) con T: 0.2820; 2.68 y 0.01.

Correlaciones entre cada una de las HES circulantes, el volumen testicular y las variables abióticas, conforme a la categoría de edad y la estación del año.

Con base en las correlaciones paramétricas de Pearson, se obtuvieron algunos resultados estadísticamente significativos en las categorías etarias, conforme a la estación del año (Cuadro 2.9). Los machos juveniles no tuvieron correlaciones significativas entre ninguna de las variables en ninguna estación del año. Esta independencia entre la concentración circulante de cualquiera de las HES con respecto del VT, las HLS y la T°, sólo ocurrió en las pruebas paramétrica para la primavera en las otras dos categorías etarias. En el verano, los machos viejos mostraron una fuerte correlación positiva entre la concentración en plasma de P₄ y A con las condiciones abióticas examinadas, tanto por separado (HLS, T°) como en interacción (HLS-T°), respectivamente. En esta estación, los machos adultos también mostraron correlaciones positivas, pero moderadas, entre la concentración circulante de los dos andrógenos (A, T) con las mismas condiciones abióticas. En el otoño, solo en los machos adultos se obtuvieron fuertes correlaciones positivas entre el contenido en plasma de cada HES y las condiciones abióticas por separado o en interacción. Finalmente, en el invierno, solo los machos viejos mostraron una correlación negativa muy fuerte entre la concentración en plasma de P₄ y el VT.

Por otro lado, las correlaciones no paramétricas de Spearman arrojaron mayor número de resultados estadísticamente significativos (Cuadro 2.9). En la primavera, los machos viejos tuvieron una fuerte correlación positiva entre el contenido circulante de cada HES y las condiciones abióticas (HLS, T°; HLS-T°). En esta estación, los machos adultos mostraron una correlación moderada negativa entre las tres HES y las HLS; esta asociación se mantuvo con la interacción de las variables abióticas (HLS-T°) en los dos andrógenos (A, T), pero se convirtió en una correlación fuerte y muy significativa con P₄. En el verano, la concentración en plasma de cualquier HES con las condiciones ambientales (HLS, T°; HLS-T°) fue positiva moderada en los machos adultos, pero en los juveniles la correlación fue negativa y fuerte con [P₄]. En el otoño los machos adultos mostraron correlaciones fuertes, positivas y muy significativas entre el contenido circulante de cada HES y las variables abióticas (HLS, T°; HLS-T°) y esta misma categoría de edad continuó con las mismas correlaciones positivas, pero ahora moderadas durante el invierno.

Cuadro 2.9. Correlaciones estacionales paramétricas (r de Pearson) y no paramétricas (r_s de Spearman) entre cada una de las tres hormonas esteroides sexuales y el volumen testicular (VT), las horas de luz solar (HLS), la temperatura ambiental (T°) y la interacción entre esas dos condiciones (HLS-T°) en machos de *Peromyscus melanotis* de tres categorías etarias. El nivel de significancia en las pruebas t de Student es así: * = $p \leq 0.05$; ** $p \leq 0.001$. El nivel de la correlación (r y r_s): 0.0-0.10 = insignificante; 0.11-0.39 = débil; 0.40-0.69 = moderado; 0.70-0.89 = fuerte; 0.90-1.00 = muy fuerte. (ver métodos, Capítulo 1).

		Progesterona		Androstendiona		Testosterona	
		Pearson	Spearman	Pearson	Spearman	Pearson	Spearman
Estación	Variable	r	r_s	r	r_s	r	r_s
Adultos ($n = 11$)							
Primavera	HLS	-0.314	-0.643*	-0.433	-0.643*	-0.433	-0.643*
	SHL-T°	-0.519	-0.854**	-0.450	-0.643*	-0.398	-0.643*

Verano	Viejos (<i>n</i> = 6)						
	HLS, T°	0.754	0.828*	0.78	0.828*	0.799	0.828*
	SHL-T°	0.754	0.828*	0.78	0.828*	0.799	0.828*
	Juveniles (<i>n</i> = 7)						
	HLS, T°	-0.725	-0.866*	-0.683	-0.722	-0.688	-0.722
	SHL-T°	-0.725	-0.866*	-0.683	-0.722	-0.688	-0.722
	Adultos (<i>n</i> = 13)						
	HLS, T°	0.53	0.566*	0.601*	0.582*	0.595*	0.582*
	SLT-T°	0.53	0.566*	0.601*	0.582*	0.596*	0.582*
	Viejos (<i>n</i> = 5)						
	HLS, T°	0.882*	0.671	0.882*	0.671	0.789	0.671
	HLS-T°	0.879*	0.671	0.879*	0.671	0.789	0.671
	Adultos (<i>n</i> = 13)						
	HLS, T°	0.741**	0.878**	0.797**	0.878**	0.853**	0.899**
Otoño	SHL-T°	0.743**	0.878**	0.799**	0.878**	0.853**	0.899**
	Adultos (<i>n</i> = 16)						
	HLS, T°	0.386	0.548*	0.433	0.579*	0.414	0.564*
	SHL-T°	0.390	0.548*	0.436	0.579*	0.419	0.564*
Invierno	Viejos (<i>n</i> = 5)						
	VT	-0.930*	-0.154	-0.575	-0.154	-0.863	-0.154

Correlaciones intraetarias intraestacionales para el VT y las condiciones abióticas.

Solo los ratones adultos mostraron correlaciones de Pearson significativas ($p < 0.05$), positivas y moderadas entre el volumen testicular (VT) y una o las dos variables abióticas en dos de las estaciones del año. En primavera el VT se correlacionó con las HLS ($r = 0.613$), mientras que en el verano lo hizo con esa variable (HLS, $r = 0.497$) y la T ° ($r = 0.479$). No se obtuvo

ninguna correlación significativa (paramétrica o no) entre el VT y la interacción de las dos condiciones ambientales analizadas (HLS-T°) en ninguna estación del año.

DISCUSIÓN

Se tiene evidencia de que el estrés fisiológico derivado de factores abióticos y bióticos impacta la biología reproductiva de los ratones silvestres del género *Peromyscus* y de otras especies en condiciones controladas. Por ejemplo, en machos adultos de *Peromyscus californicus* bajo condiciones de laboratorio, la escasez de agua como simulación de la sequía estival, limitó más su reproducción efectiva por estrés hídrico que el fotoperiodo y la accesibilidad a los alimentos (Nelson *et al.* 1995). Sin embargo, otros estudios han demostrado el impactopositivo o negativo sobre la fisiología reproductiva de los herbívoros debido a la presencia de fitoquímicos en los alimentos (Berger *et al.* 1977, Kaneko 1978, Vajda y Norris 2006, Bernhoft 2010), incluyendo roedores y murciélagos silvestres (Kunz y Hosken 2009; Salame- Méndez *et al.* 2012). Los resultados de este trabajo evidencian la importancia de los cambios estacionales del fotoperiodo (horas de luz solar), en combinación con la temperatura ambiental, sobre la distinta concentración circulante de hormonas esteroides sexuales (HES) en el plasma de machos silvestres del ratón de orejas oscuras *Peromyscus melanotis* de distintas categorías etarias, capturados en un bosque templado de latitud media. Las diferencias encontradas sugieren que los cambios ambientales del fotoperiodo y la temperaturaregulan los procesos endocrinos gonadales en la especie, a nivel estacional. Esta relación ya seha documentado en otras especies (*e. g.*, King 1968 diferentes capítulos para especies del género *Peromyscus*, Genoways y Brown 1993 para heterómidos, Merrit *et al.* 2001 para seis

especies de micromamíferos, Trainor *et al.* 2006 para cinco especies de *Peromyscus* y Bales y Hostler 2011 para diferentes roedores).

En *P. melanotis*, la testosterona, un potente andrógeno, se mantuvo mucho más concentrada y fue significativamente mayor que las otras dos hormonas (progesterona y androstendiona). Como se ha documentado en la literatura, se puede inferir que esa alta concentración de testosterona circulante está participando en diferentes procesos reproductivos en los machos de *P. melanotis*, tales como la espermiogénesis (Vornberger *et al.* 1994), la conducta sexual (Mani *et al.* 1994) y la manifestación de los caracteres sexuales secundarios (*e. g.*, acción masculinizante, Schultz y Wilson 1974). La testosterona circulante presentó sus promedios más altos durante el verano, lo cual fue aún más evidente para los ratones adultos (AC 2) que son los machos más reproductivamente activos, indicando un pico u óptimo reproductivo, como ya se ha reportado para la producción de hormonas esteroides en los testículos de esta especie (Salame-Méndez *et al.* 2004). Sin embargo, cabe mencionar que las concentraciones de testosterona entre las categorías etarias no mostraron un patrón consistente de diferencias estadísticas interestacionales, sino que el andrógeno se mantuvo en niveles constantes. Aunque a nivel estacional, la síntesis y el contenido de testosterona fueron bajos durante el otoño e invierno, en estudios anteriores se ha demostrado que en ambas estaciones hay individuos con testículos escrotales que producen andrógenos siendo detectables sus concentraciones intragonadales y circulantes, además de que tienen espermatogénesis completa y espermatozoides en el epidídimo (Salame -Méndez *et al.* 2004, 2005, 2008), lo cual soporta que la espermatogénesis persiste, incluso cuando la concentración intratesticular de testosterona sea baja (*e. g.*, Cunningham y Huckins 1979, Zhang *et al.* 2003, Spaliviero *et al.*

2004). Las evidencias aquí mostradas y la información de estudios previos (Castro-Campillo *et al.* 2012, Salame-Méndez *et al.* 2004, 2005, 2008, 2018) en conjunto, indican que, en la población estudiada del bosque templado de latitud media, los machos de *P. melanotis* tienen la capacidad de reproducirse a lo largo de todo el año, aunque el óptimo reproductivo ocurre en el verano. En relación con eso, si bien los factores ambientales tuvieron un impacto sobre los procesos endócrinos para la testosterona, solamente durante el otoño e invierno, como existieron diferencias significativas entre la concentración en plasma de esta hormona entre la primavera-verano y el otoño-invierno, esto concuerda con lo descrito para la síntesis testicular (Salame-Méndez *et al.* 2004, 2008) y las concentraciones intratesticulares y circulantes de HES (Castro-Campillo *et al.* 2012, Salame-Méndez *et al.* 2005, 2018) en la especie.

La segunda variable con mayor efecto sobre la concentración de HES en plasma fue la categoría etaria, lo cual coincide con estudios previos en la especie sobre el perfil ontogenético de producción intratesticular (y espermatogénesis), en donde se observó una correlación positiva entre estas variables (Salame-Méndez *et al.* 2004, 2005). Aquí los análisis de regresión múltiple anuales y poblacionales evidenciaron que la categoría etaria tuvo un efecto sobre la androstendiona (precursor de la testosterona). Asimismo, al agrupar los datos por categorías etarias, se demostró un efecto de las condiciones ambientales sobre las tres hormonas en los adultos. Es decir, en esta categoría etaria, donde los individuos claramente tienen un mayor aporte en el esfuerzo reproductivo y en la perpetuación de la especie (Anderson 1989, Kunz *et al.* 1996), hubo un mayor efecto del fotoperiodo y la temperatura sobre la esteroidogénesis, promoviendo la producción y circulación de HES que participan en la biología reproductiva de los machos de *P. melanotis*. Otra evidencia de la relevancia de la

categoría etaria sobre el patrón fisiológico reproductivo de la especie, la aportaron los andrógenos (A y T), ya que los adultos mostraron los valores más altos mientras que los juveniles tuvieron los más bajos. Es decir, esto soporta que en los machos juveniles donde ocurre el cambio hacia la pubertad (Salame-Méndez *et al.* 2003a, 2004), con los consecuentes cambios fisiológicos y etológicos asociados, el contenido de A y T en plasma podría estar ejerciendo actividad anabólica relacionada, por ejemplo, con la estimulación del crecimiento corporal, así como con la modulación del desarrollo muscular (Joubert y Tobin 1995, Sauerwein y Meyer 1989) y óseo (Kasperk *et al.* 1990, Corvoll *et al.* 1992). Mientras que, a partir de la pubertad, estos andrógenos cambiarán hacia su actividad androgénica (*e. g.*, masculinización, conducta sexual), ya que, es en la etapa juvenil cuando se inicia la producción de andrógenos (Russell *et al.* 1987).

Por cuanto, a la relación de las variables abióticas y la edad con la concentración en plasma de progestágenos, la progesterona mostró un perfil particular con la menor cantidad circulante al nivel poblacional, lo cual implica su rápida biotransformación en andrógenos u otras hormonas esteroides (Lipsett 1986). Sin embargo, cabe mencionar que la progesterona también tiene un papel importante, aunque todavía poco estudiado, en el comportamiento y la fisiología masculina (Phelps *et al.* 1998, Wagner 2006, Bychowski y Auger 2012). En la muestra de *P. melanotis* analizada, la concentración circulante de progesterona también estuvo afectada por la categoría de edad, ya que los adultos se diferenciaron estadísticamente de los juveniles y viejos, siendo los últimos los que tuvieron la menor concentración. Como los progestágenos participan en la agresividad del comportamiento de apareamiento sexual (Andersen y Tufik 2006, Frye 2011), su baja concentración en los machos viejos podría

indicar que la participación de progesterona no es necesaria porque no son tan sexualmente agresivos como los adultos; sin embargo, una explicación alternativa es que la menor concentración de P_4 se debe a que es más metabolizada hacia la producción de andrógenos por el tejido intersticial de los testículos. El efecto de las variables abióticas y la edad, también se observó cuando la P_4 fue la única hormona donde se obtuvo una relación con los factores ambientales en los juveniles. En el verano la asociación fue fuerte, pero negativa, lo que puede indicar que al disminuir posteriormente el fotoperiodo y/o la temperatura ambiental, los juveniles tienden a tener concentraciones altas de P_4 en plasma. Como en esta edad aún no se tiene una conexión ontogenéticamente integrada (“madura”) del sistema hipotálamo-hipófisis- gónada, se puede concluir que la relación negativa entre las condiciones abióticas y la P_4 , durante la temporada de reproducción (verano), se debe a otros factores (*e. g.*, alimentación). La fuerte correlación positiva y contrastante entre la P_4 y las variables abióticas en los ratones viejos durante la primavera, también soporta lo anterior porque en ellos el sistema hipotálamo-hipófisis-gónada “maduro” ya tiene tiempo establecido, así que los factores ambientales parecen tener un efecto sobre su reproducción.

Con los resultados anteriores se comprueba que los cambios estacionales del fotoperiodo y la temperatura actúan como variables extrínsecas con repercusión notable sobre el ciclo reproductivo de la especie. Asimismo, se demostró la importancia de la actividad sexual de la hormona testosterona. Por cuanto, a las variables intrínsecas, también se encontró un efecto significativo del volumen testicular sobre las HES. Los cambios observados en el volumen testicular (VT) permiten entender el proceso de recrudescencia testicular, el cual está muy asociado a la función endocrina de los testículos en su ciclo, lo que a su vez se puede

determinar, evaluando el contenido de HES en la sangre (Bentley 1998, Norris 1997, Aire 2007). En la muestra analizada de *P. melanotis*, el mayor tamaño promedio de los testículos ocurrió en el verano, seguido de la primavera; de hecho, el VT asociado de estas dos estaciones se segregó por su mayor medida del VT asociado en otoño e invierno. Este resultado es acorde con el perfil para la producción y contenido gonadal de las HES reportado en estudios anteriores (Castro-Campillo *et al.* 2012, Salame-Méndez *et al.* 2004, 2005, 2008, 2018).

El efecto del volumen testicular sobre la concentración en plasma de las HES no es un efecto de relación órgano-función, ya que no se encontró un valor positivo estadísticamente significativo en la correlación de la testosterona con la gónada; de hecho, solo se encontró correlación en el invierno entre la progesterona y el VT en los machos viejos. Se ha documentado que un exceso de P_4 ejerce un efecto de retroalimentación negativa sobre el eje hipotálamo-hipófisis-gónada en los ratones viejos de otras especies, provocándoles hipogonadismo (Gruenewald *et al.* 1992, 1994); es decir, el aumento de P_4 puede provocar la interrupción de la secreción de LH y FSH y, por ende, reducción de la espermiogénesis y el subsecuente menor tamaño gonadal. En *P. melanotis*, el efecto del VT sobre las tres hormonas sexuales, fue más claro a nivel anual, más que estacional o etario, ya que, con la partición de los datos en esos subgrupos, también aumentó la dispersión en el perfil estacional y ontogenético de la variable. Cuando el VT se manejó como variable dependiente en la relación VT-HES, las hormonas esteroideas sexuales tuvieron un efecto muy significativo sobre el volumen testicular, lo cual está muy relacionado con la actividad esteroideogénica gonadal de

los ratones adultos de *Peromyscus melanotis*, reflejada por el contenido circulante de T y los cambios asociados del VT (Salame-Méndez *et al.* 2018).

Estudios bajo condiciones de laboratorio con ratones adultos del género *Peromyscus*, han relacionado el ciclo circadiano con el tamaño y fisiología de los testículos (Demas y Nelson 1998, Young *et al.* 2000, Trainor *et al.* 2006). Como sería de esperar, aquí también se constató que el VT solo es afectado por las variables abióticas en los machos adultos de *P. melanotis*, capturados en vida libre, particularmente con una asociación moderada y positiva con el fotoperiodo, sólo durante la primavera. Si a eso se suma que, en las otras dos edades, el efecto estacional de las condiciones abióticas sobre el VT no fue claro, se puede decir que en general para la especie, estos factores extrínsecos ambientales no afectan el VT. Es decir, con los resultados aquí mostrados y los de trabajos anteriores (v. gr., Salame-Méndez *et al.* 2018), se constata que la función endócrina gonadal de *P. melanotis* depende de las condiciones ambientales (factores extrínsecos), mientras que eso no parece ser el caso para el VT. Más aun, en este estudio se observó que aunque el VT de *P. melanotis* disminuyó en los meses más fríos (otoño-invierno), se siguieron detectando valores circulantes de testosterona, lo que aunado a la espermatogénesis y la presencia de gametos en el epidídimo durante estas estaciones (Salame-Méndez *et al.* 2008), se puede concluir que los cambios estacionales del VT se deben más bien a factores intrínsecos tales como las HES, en especial la testosterona, que actúan sobre el ciclo testicular, que a estímulos ambientales abióticos, extrínsecos.

Capítulo 3. Evaluación intragonadal de hormonas esteroides sexuales durante el ciclo estral, gestación y lactancia en *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Cricetidae).

INTRODUCCIÓN

La reproducción de los roedores, como en otros órdenes de mamíferos, está relacionada con la función gonadal, la cual incluye la gametogénesis, así como la producción y concentración de hormonas, entre las que destacan las hormonas esteroides. Las hormonas esteroides regulan diferentes procesos de la biología reproductiva en ambos sexos (van Tienhoven 1983, Ruiz-Cortés 2012) y se clasifican, tanto por sus características fisicoquímicas como por su función en hormonas esteroides sexuales (HES: progestágenos, andrógenos, estrógenos) y corticoesteroides (mineralocorticoides y glucocorticoides).

Las HES son producidas principalmente por los tejidos gonadales de ambos sexos (Holst *et al.* 2004, Pawluski *et al.* 2009) y participan en varios procesos de la reproducción sexual (Henricks 1991, Ruiz-Cortés 2012), siendo usualmente sus hormonas representativas la progesterona (P_4) para los progestágenos, la testosterona (T) y la androstendiona (A) para los andrógenos, y el estradiol (E_2) para los estrógenos. En las hembras adultas, de acuerdo con la etapa reproductiva que cursen y la concentración que alcancen, las HES tienen distintas funciones reproductivas. Por ejemplo, la P_4 contribuye a la implantación del embrión en el endometrio y participa en el mantenimiento de la gestación (Short 1961, Porter 1970); el E_2 estimula la ruptura del folículo durante el proceso de ovulación y también promueve la proliferación de células endometriales para futuras implantaciones (Austin y Short 1978). Por su parte, la T puede participar en la aromatización a E_2 durante la esteroidogénesis o en el

comportamiento agresivo de las hembras durante el apareamiento o el cuidado materno (Chapman *et al.* 1998 en *Mus musculus*, Beehner *et al.* 2005 en babuinos *Papio* sp., French *et al.* 2013 en varios mamíferos, incluyendo a *P. californicus*). Además, en forma consistente con la vía $\Delta 4$ que predomina en la esteroidogénesis de los roedores (Lipsett 1986, Henricks 1991, Salame-Méndez *et al.* 2004), los progestágenos son precursores de andrógenos, mientras que éstos últimos son a su vez, precursores de estrógenos; *e. g.*, la P_4 puede biotransformarse en A y ésta en T, la cual se aromatiza a E_2 .

Los ovarios, en donde se producen las HES, son órganos con función gametogénica y endocrina. La primera función implica el proceso ovogenético para el desarrollo de folículos (foliculogénesis), la ovulación y el desarrollo del cuerpo lúteo (luteogénesis). La función endocrina es la producción y concentración tanto de HES como de hormonas glicoproteicas (inhibinas y activina; Suzuki *et al.* 1987, Findlay *et al.* 2001, Welt y Schneyer 2001), la cual, a su vez, se relaciona con etapas particulares del ciclo estral.

Para la caracterización del ciclo estral en hembras continuamente ciclantes (*e. g.*, ciclo estral no exitoso porque no sucede la fecundación), se ha establecido una correlación muy precisa entre los cambios histológicos del tracto reproductivo y los ovarios, mediante el frotis vaginal exfoliativo (FVE; rata albina, *Rattus norvegicus*, Allen 1922; ratón albino, *Mus musculus*, Long y Evans 1922). Además, otros estudios (Gorbman *et al.* 1983, Hebel y Stromberg 1986, Freeman 1994, Bentley 1998, Ajayi y Akhigbe 2020) han permitido caracterizar el ciclo estral en roedores de laboratorio (*R. norvegicus* y *M. musculus*) con las etapas de diestro, proestro, estro y metaestro (Cuadro 3.1). Asimismo, se ha correlacionado la concentración plasmática de P_4 , E_2 , prolactina (PRL) y gonadotropinas (hormona folículo

estimulante, FSH; hormona luteinizante, LH) con las etapas del ciclo estral en *Rattus norvegicus*, a través del FVE (Smith *et al.* 1975); un extracto considerando sólo a las HES es como sigue:

Estadio I o de luteólisis (duración aproximada de 12 h). Comienza la maduración folicular y abarca el diestro y el proestro temprano; el contenido plasmático de E_2 duplicó al de P_4 .

Estadio II o de folículos maduros (ca. 15 h). Va desde el proestro tardío hasta el estro temprano. La P_4 fue tres veces menor que el E_2 ($P_4 \lll E_2$).

Estadio III u ovulación (ca. 6-48 h). Ocurre hacia el final del estro (desde alrededor de la segunda mitad hasta la etapa tardía) y en el metaestro. En la relación hormonal, $P_4 < E_2$.

Estadio IV o foliculogénesis (ca. 60 h). Comienza al final del metaestro y continúa hasta el diestro. La relación hormonal puede ser $P_4 \geq E_2$ o $P_4 < E_2$.

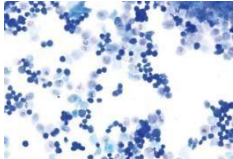
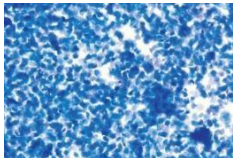
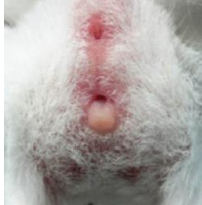
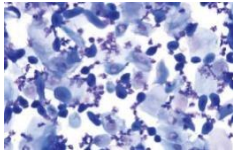
Cabe destacar que entre los estadios III y IV, se produce la *fase lútea*, donde la concentración de P_4 duplica la del E_2 ($P_4 \gg E_2$).

Por otro lado, cuando ocurre la fecundación de uno o más óvulos, se interrumpe el ciclo estral, dando lugar a la gestación y lactancia (*e. g.*, ciclo estral exitoso). Durante la gestación se producen y secretan HES en los ovarios; *e. g.*, el cuerpo lúteo produce principalmente P_4 para mantener el embarazo temprano (Niswender *et al.* 1994). Asimismo, tanto los progestágenos como los estrógenos regulan la producción de leche durante la gestación y la lactancia (Griffin y Ojeda 1992, Hill *et al.* 2008).

El estudio de los eventos endocrinos en especies silvestres de roedores se ha llevado a cabo principalmente en condiciones experimentales (*e. g.*, Galea *et al.* 1995, *Microtus*

pennsylvanicus; Eleftheriou 1968 y Cushing 2016, *Peromyscus* sp; Good *et al.* 2003, *P. polinotus*). En algunas especies silvestres también se ha descrito el ciclo del ovario (*e. g.* Bradley y Terman 1979, *P. maniculatus bairdi*; Olivera *et al.* 1986, *Peromyscus* [SIC, ahora *Neotomodon*] *alstoni*; Almeida *et al.* 2001, *Meriones unguiculatus*) y la actividad de las hembras en etapas particulares del ciclo estral con relación al ritmo circadiano (Cushing 1985, *P. m. bairdii*), pero sin considerar alguna estimación endocrina. Los resultados de estos estudios son sin duda importantes, pero no documentan las condiciones fisiológicas o neuroendocrinas de roedores silvestres en vida libre. Por tanto, es necesario realizar estudios ecofisiológicos *in situ* que contemplen valoraciones endocrinas sobre algunos procesos de la biología reproductiva en hembras de roedores silvestres. De hecho, hasta ahora todavía son escasos los estudios que describen la producción y/o el contenido de HES dentro del ciclo estral y la gestación (Nubbemeyer 1999 para *Microtus arvalis*; Salame-Méndez *et al.* 2003b para *P. melanotis*; 2005 para *P. difficilis*), mientras que no existen trabajos que documenten estos aspectos durante la segunda etapa de la preñez ni en lactancia.

Cuadro 3.1. Etapas del ciclo estral en roedores mridos a partir de informacin de diferentes fuentes (*e. g.*, Heape 1900, Allen 1922, Champlin *et al.* 1973, Mandl 1951), as como otros nombres asignados a las etapas del ciclo estral.

Etapas	Otros nombres	Perodo de:	Citologa	Frotis vaginales	Aspecto de la vagina
<i>Proestro</i>	Diestro tardo Diestro II Proestro temprano	Desarrollo folicular posterior a la regresin del cuerpo lteo que termina con el estro.	Densidad baja y moderada de clulas. Clulas epiteliales nucleadas acidfilas.		Abertura vaginal amplia y tejidos hmedos y de color rosado-rojizo. 
<i>Estro</i>	Calor, celo	Receptividad sexual.	Densidad moderada y alta de clulas cornificadas con ncleos; casi sin leucocitos. Con grandes clulas epiteliales basfilas.		Como en proestro, pero con menos humedad y con un rosa ms claro y brillante. Tejido vaginal y vulva hinchados; vaginal abierta. 
<i>Metaestro</i>	Metaestro I Estro tardo Diestro I Diestro temprano	Desarrollo inicial del cuerpo lteo.	Densidad moderada y alta de clulas. Hay leucocitos; pocas clulas cornificadas y clulas basfilas.		Vagina no muy abierta, no hinchada, plida y seca. 
<i>Diestro</i>	Metaestro II Diestro II Diestro tardo	Maduracin del cuerpo lteo.	Densidad celular baja y moderada. Leucocitos polimorfonucleares caractersticos; algunas clulas basfilas nucleadas; clulas vacuoladas ocasionales.		Apertura vaginal pequea o cerrada, hinchazn no evidente; tejido seco de color azul-prpura; membranas de la mucosa cerradas. 

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Para contribuir al conocimiento de la ecofisiología y endocrinología del patrón reproductivo en las hembras adultas del ratón de orejas negras, *Peromyscus melanotis*, se abordaron dos preguntas que en este capítulo:

1. ¿Existen diferencias en el contenido inter-hormonal de hormonas esteroides sexuales(HES), representativas de la función ovárica (*e. g.*, progesterona, P₄, como progestágeno; androstendiona, A, y testosterona, T, como andrógenos precursores de estrógenos y estradiol, E₂, como representante de estrógenos), dentro de cada etapa de su ciclo estral (proestro, estro, metaestro, diestro), ¿las dos etapas de su gestación (gestación 1 y 2) y en la lactancia?;
2. ¿Existen diferencias en el contenido intraovárico de cada HES (P₄, A, T, E₂) entre las etapas del ciclo estral (proestro, estro, metaestro, diestro)? o ¿entre las dos etapas de la gestación y la lactancia?

HIPÓTESIS

Las diferencias estadísticamente significativas en la concentración intragonadal de las HES (P₄, A, T, E₂), permitirán documentar eventos bioquímico-fisiológicos que ocurren durante el ciclo estral, gestación y lactancia en hembras adultas de *Peromyscus melanotis* capturadas en vida libre, para documentar las funciones gametogénica y endocrina de sus ovarios como sigue.

1. Si se encuentran diferencias entre las concentraciones de las HES consistentes con su papel de precursoras y productos dentro de las etapas del ciclo estral, de las etapas de

la gestación y en la lactancia, entonces se podrán hacer inferencias acerca de su biotransformación (*e. g.*, progestágenos → andrógenos → estrógenos).

2. Si existen diferencias significativas en la concentración de la misma HES entre las etapas del ciclo estral y entre las etapas de la gestación y la lactancia, entonces se podrán inferir sus funciones reguladoras en los cambios morfológicos y citológicos involucrados, con base en lo documentado para especies de laboratorio.

OBJETIVO GENERAL

Describir el perfil del contenido intraovárico de HES durante el ciclo estral, la gestación y la lactancia en hembras adultas del ratón de orejas oscuras, *P. melanotis*, capturadas en vida libre, las cuales nunca fueron mantenidas bajo condiciones controladas en un bioterio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Captura y procesamiento de las hembras de *Peromyscus melanotis*. Las hembras fueron recolectadas vivas durante más de cuatro años en dos Parques Nacionales cercanos a la Ciudad de México: Cumbres del Ajusco (PNCA) y Desierto de los Leones (PNDL). La captura fue selectiva, usando trampas Sherman (Talahassi, FL, EEUU), cebadas con hojuelas de avena. El mismo día de la captura, las hembras fueron trasladadas al Laboratorio de Mamíferos de la UAM-Iztapalapa (UAMI) y sacrificadas por dislocación cervical. La manipulación y muerte de las hembras se realizaron de acuerdo con estándares internacionales que fueron aprobados por la Comisión de Ética de DCBS, UAMI. Se determinaron las medidas somáticas convencionales *post mortem* y los esqueletos completos fueron preparados como ejemplares de referencia (Ramírez-Pulido *et al.* 1989) para ser depositados en la Colección de Mamíferos

de la UAMI. Sólo se utilizaron hembras adultas que fueron reconocidas por el patrón del pelaje característico de la especie y por el examen *post mortem* del grado de desgaste de la superficie oclusal en los dientes molariformes *sensu* Hoffmeister (1951).

Se hizo un frotis vaginal exfoliativo (FVE) *post mortem* a cada hembra para determinar la etapa del ciclo estral en que se encontraba, siguiendo a Olivera *et al.* (1986). Durante la disección se recabó el número y tipo de implantaciones en cada cuerno uterino (derecho, izquierdo), considerándose su presencia como gestación positiva. Por su longitud mayor, las implantaciones podían ser desde un punto reconocible (implante, 1mm); un embrión en sus primeras etapas de desarrollo, rodeado por sus membranas circundantes (botón de implantación, 2-5 mm); un embrión (6-14 mm) o un feto (con diferenciación sexual, 15-25 mm); en los dos últimos se tomó la longitud desde la coronilla hasta la rabadilla luego de retirar las membranas circundantes. Se separó a las hembras fueron en dos etapas gestacionales *sensu* Layne (1968), conforme a la longitud total del producto: a) primera etapa (gestación 1, G1), si las implantaciones medían entre 1-10 mm (implantes, botones y embriones); b) segunda etapa (gestación 2, G2), cuando medían ≥ 11 mm (embriones y fetos). Además, se consideró como lactantes a las hembras que presentaban tejido lácteo subcutáneo, pezones desarrollados y alopecia alrededor. El ovario izquierdo de cada hembra se congeló y el derecho se usó para análisis adicionales.

Contenido intraovárico de hormonas esteroideas sexuales. Los ovarios izquierdos de las hembras adultas fueron homogenizados por sonicación y la concentración de proteínas se determinó *sensu* Groves *et al.* (1968). La extracción del contenido total de esteroideos sexuales en cada homogenizado se realizó por duplicado con éter dietílico. La evaluación de los

contenidos de progesterona (P₄), androstendiona (A), testosterona (T) y estradiol (E₂), se hizo por duplicado mediante ensayo inmunoabsorbente ligado a enzimas (ELISA), utilizando kits comerciales (DRG Instruments Inc.® Frauenberg, Marburg. Alemania), con las instrucciones en el manual del fabricante. La concentración de cada HES se determinó a partir de un espectrofotómetro (Microplate Reader, MR 600, Dynatech Product®, Chantilly, VA. EE.UU.). La especificidad del anticuerpo de hormona y la linealidad descrita por el fabricante del kit fue validada, probando las soluciones de las hormonas ahí proporcionadas, así como de las soluciones previamente purificadas de P₄, A, T y E₂ (Sigma Labs. ®, Santa Fe, NM, EE.UU.).

Análisis estadísticos. Se obtuvo la estadística descriptiva y pruebas de normalidad de Shapiro-Wilks para el análisis previo de los datos de la concentración de las cuatro HES en las hembras adultas de *Peromyscus melanotis*. Los resultados de estos análisis se muestran en el Anexo B.

Se utilizaron análisis de varianza (ANOVA) simples pareados para comparar la concentración promedio entre las cuatro HES, conforme a la agrupación de los datos; *i. e.*, a) dentro de cada etapa del ciclo estral (grupos: proestro, Pro; estro, Est; metaestro, Met; diestro, Die); b) dentro de cada etapa de gestación (G1, G2) y c) dentro de la lactancia (Lac). Luego se comparó por separado el contenido de cada HES entre las etapas del ciclo estral y entre las de la gestación y lactancia. Todos los cálculos se realizaron en PAST (Hammer *et al.* 2001) con una significancia de $\alpha \leq 0.05$.

RESULTADOS

*Comparaciones entre las HES dentro de cada etapa del ciclo estral en *Peromyscus melanotis*.*

Los ANOVA mostraron que la menor concentración de A ([A]) fue significativamente diferente a las demás HES (Cuadro 3.2, Figura 3.1), las cuales no difirieron entre sí durante el proestro. En el estro continuó la segregación de la [A], seguida por la [T] que también fue estadísticamente menor a la [P₄] y el [E₂], mientras que las dos últimas no se diferenciaron entre sí. En el metaestro, sólo la P₄ se distinguió de las otras tres HES por su mayor concentración. Por último, en el diestro, no hubo diferencias estadísticas entre ningún par de HES.

Cuadro 3.2. Comparaciones pareadas entre la concentración ovárica de cuatro hormonas esteroides sexuales (HES; P₄, progesterona; A, androstendiona; T, testosterona; E₂, estradiol) dentro de cada etapa del ciclo estral en hembras adultas de *Peromyscus melanotis* capturadas en vida libre. Los valores entre paréntesis corresponden a los grados de libertad. Por debajo y arriba de la diagonal se muestran los respectivos valores de F y de significancia (*cursivas*, valores significativos, $p \leq 0.05$, en negritas).

Proestro ANOVA (1,8,9)					Estro (1,6,7)				
	P ₄	A	T	E ₂		P ₄	A	T	E ₂
P ₄		0.03	<i>0.15</i>	<i>0.44</i>	P ₄		0.002	0.025	<i>0.07</i>
A	6.83		0.002	0.02	A	26		0.01	0.0001
T	2.44	18.05		<i>0.64</i>	T	8.67	11.15		0.0007
E ₂	0.63	7.61	0.23		E ₂	4.51	79.07	40.02	
Metaestro (1,10,11)					Diestro (1,8,9)				
	P ₄	A	T	E ₂		P ₄	A	T	E ₂
P ₄		0.004	0.0005	0.0004	P ₄		<i>0.68</i>	<i>0.32</i>	<i>0.46</i>
A	13.24		<i>0.09</i>	<i>0.10</i>	A	0.17		<i>0.52</i>	<i>0.71</i>
T	24.47	3.48		<i>0.79</i>	T	1.082	0.45		<i>0.78</i>
E ₂	25.93	3.12	0.07		E ₂	0.58	0.14	0.07	

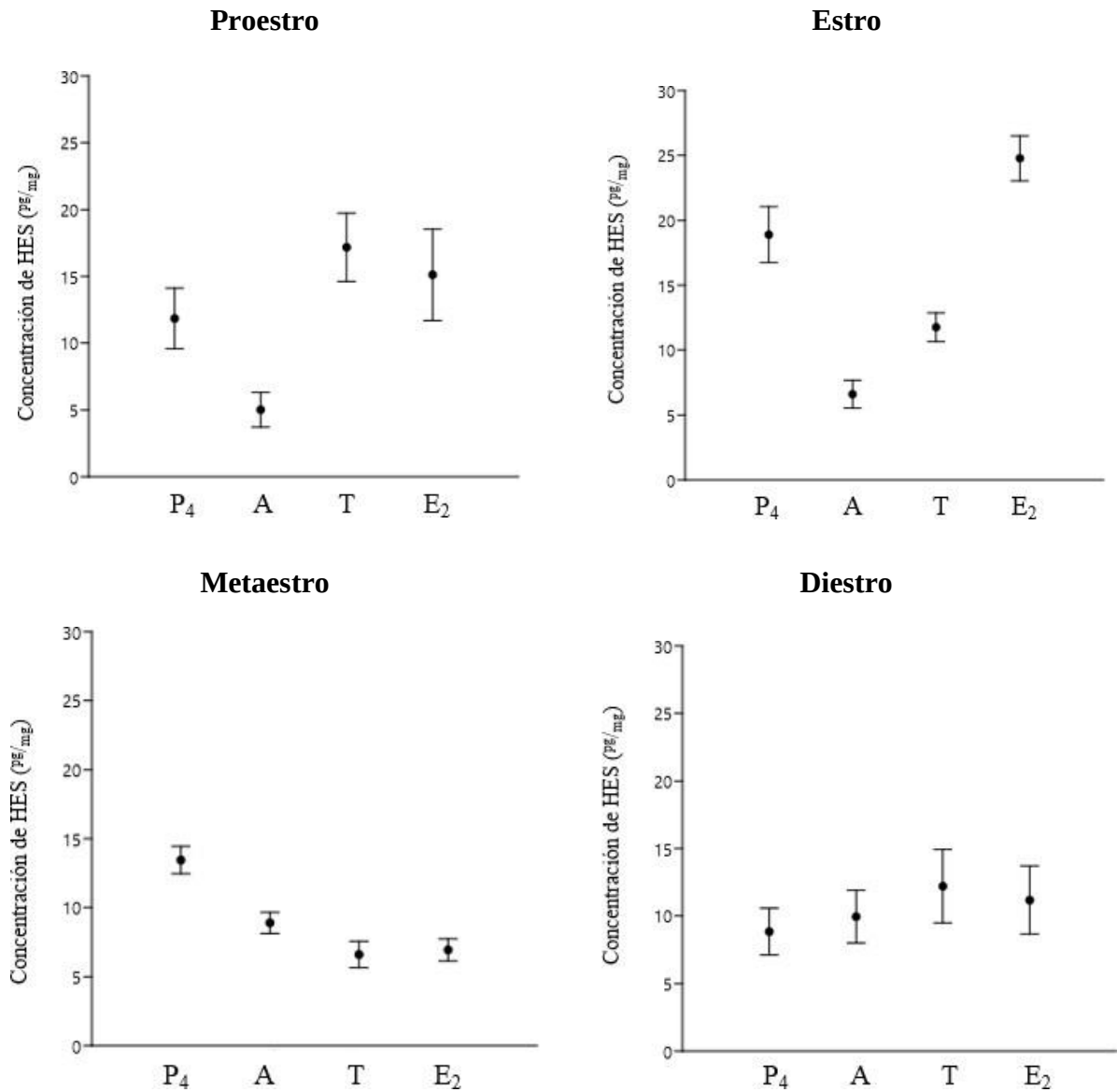


Figura 3.1. Comparación de la concentración intraovárica de cuatro hormonas esteroides sexuales (P₄, progesterona; A, androstendiona; T, testosterona; E₂, estradiol) en hembras silvestres, adultas de *Peromyscus melanotis* durante las cuatro etapas de su ciclo estral. En las comparaciones, los puntos representan las medias y los bigotes el error estándar (EE).

Comparaciones de la concentración particular de cada HES entre las etapas del ciclo estral en hembras adultas de *Peromyscus melanotis*.

Todas las HES mostraron diferencias estadísticamente significativas en la concentración promedio entre una o más etapas del ciclo estral (Cuadro 3.3, Figura 3.2A). La P₄ no mostró diferencias estadísticamente significativas en el proestro contra las demás etapas del ciclo estral, pero sí entre las últimas, siendo significativamente más concentrada durante el estro, luego en el metaestro y en el diestro. La A solo mostró diferencias entre su concentración más baja durante el proestro y una concentración más alta en el metaestro. La T significativamente más baja del metaestro, se diferenció de la concentración mayor en el estro y especialmente del máximo valor en el proestro. También el E₂ fue significativamente más bajo en el metaestro que se distinguió de una concentración más alta en el proestro y especialmente en el máximo durante el estro; de hecho también la baja concentración durante el diestro fue diferente de la alta concentración del estro.

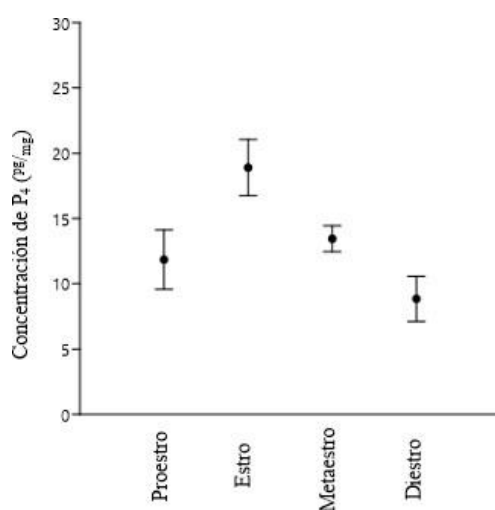
Cuadro 3.3. Comparaciones de la concentración intraovárica de la misma hormona esteroide sexual (HES) entre las cuatro etapas del ciclo estral (Pro, proestro; Est, estro; Met, metaestro; Die, diestro) en hembras silvestres, adultas de *Peromyscus melanotis*. Simbología como en el Cuadro 3.2. Por razones de espacio, se han omitido los grados de libertad que variaron en cada prueba pareada.

Etapas	Progesterona					Androstendiona			
	Pro	Est	Met	Die		Pro	Est	Met	Die
Pro		0.06	0.50	0.32	Pro		0.39	0.02	0.06
Est	4.9		0.03	0.007	Est	0.8		0.11	0.20
Met	0.5	6.7		0.03	Met	7.2	3.2		0.60
Die	1.1	13.5	5.8		Die	4.4	1.9	0.3	

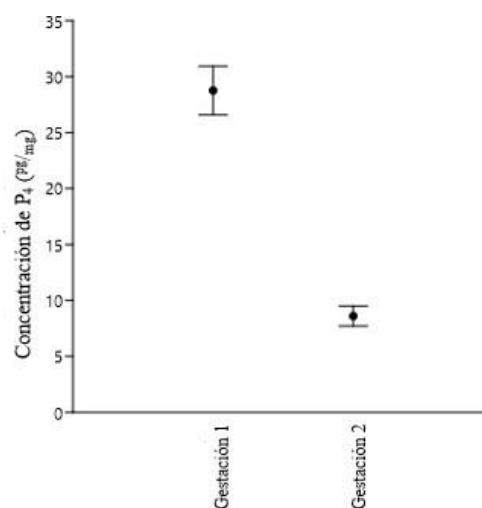
Testosterona					Estradiol				
	Pro	Est	Met	Die		Pro	Est	Met	Die
Pro		0.11	0.002	0.21	Pro		0.053	0.03	0.38
Est	3.15		0.008	0.89	Est	5.4		5.9E-06	0.004
Met	17.4	12.0		0.06	Met	6.5	109.8		0.11
Die	1.8	0.01	4.4		Die	0.8	17.6	3.01	

1. Ciclo estral

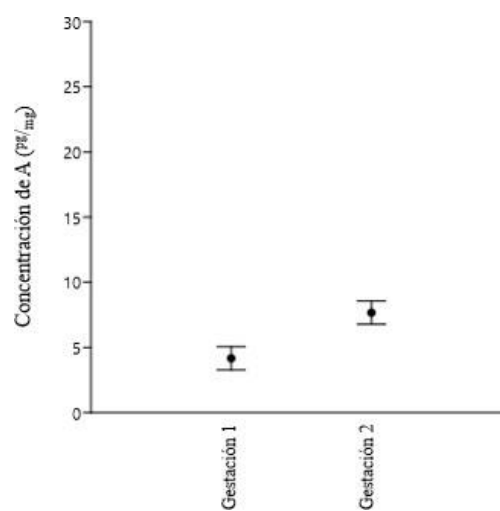
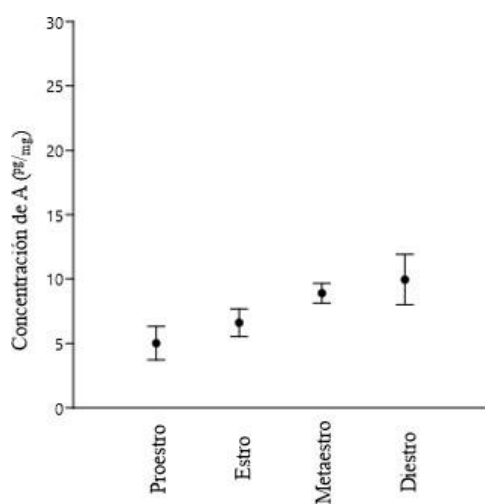
Progesterona



2. Gestación



Androstendiona



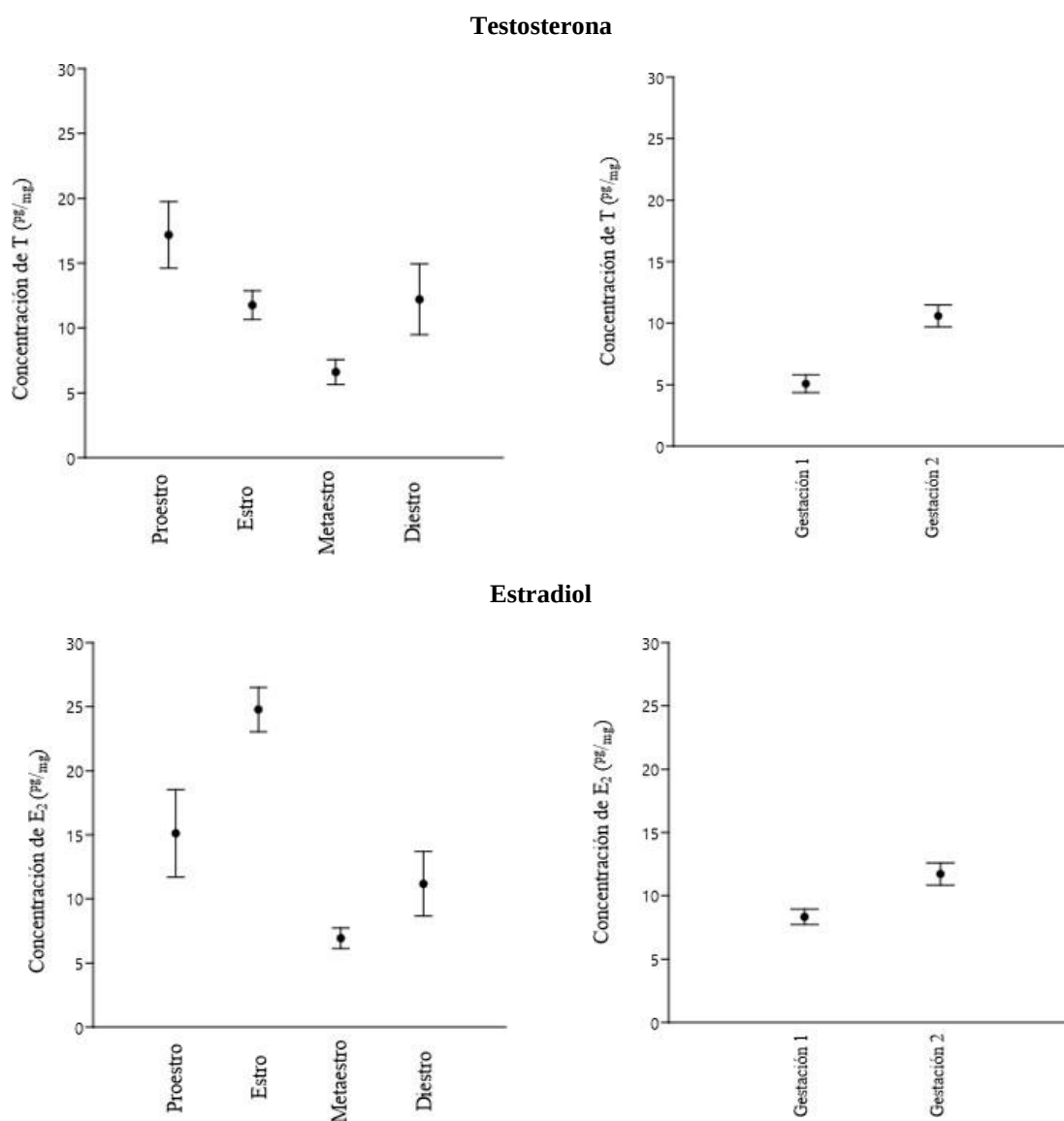


Figura 3.2. Comparaciones en hembras adultas de *Peromyscus melanotis* para la concentración ovárica promedio de cada hormona esteroide sexual (HES; P₄, progesterona; A, androstendiona; T, testosterona; E₂, estradiol) entre las etapas del ciclo estral (**A**, proestro, estro, metaestro, diestro) y entre las dos etapas de la preñez (**B**, Gestación 1 y Gestación 2). Simbología como en Fig. 3.1.

Comparaciones de las HES entre las etapas de la gestación y la lactancia en hembras adultas de Peromyscus melanotis.

Durante la primera etapa de la gestación (G1), los ANOVA mostraron similitud estadística en la concentración intraovárica de los dos andrógenos (T y A), mientras que los otros pares de HES tuvieron diferencias estadísticamente significativas entre sí (Cuadro 3.4, Figura 3.3). Para la segunda etapa de la gestación (G2) y la lactancia (Lac), las diferencias ocurrieron entre los mismos pares de HES: P₄ vs. E₂, T vs. A y A vs. E₂.

Cuadro 3.4. Comparaciones entre la concentración intraovárica de cuatro hormonas esteroideas sexuales (HES; P₄, progesterona; A, androstendiona, T, testosterona; E₂, estradiol) en hembras adultas de *Peromyscus melanotis* dentro de cada etapa de su gestación (1 y 2) y durante la lactancia. Simbología como en el Cuadro 3.2; los grados de libertad entre paréntesis.

Gestación 1 (1,12,13)					Gestación 2 (1,10,11)			
	P ₄	A	T	E ₂	P ₄	A	T	E ₂
P ₄		2.20E-07	2.50E-07	1.00E-06		0.46	0.14	0.03
A	109.4		0.44	0.002	0.06		0.04	0.008
T	106.9	0.6		0.004	2.5	5.5		0.38
E ₂	82	15	12.1		6.2	10.7	0	
Lactancia (1,12,13)								
	P ₄	A	T	E ₂				
P ₄		0.06	0.27	0.02				
A	4.3		0.007	0.0007				
T	1.3	10.4		0.15				
E ₂	6.5	20.3	2.3					

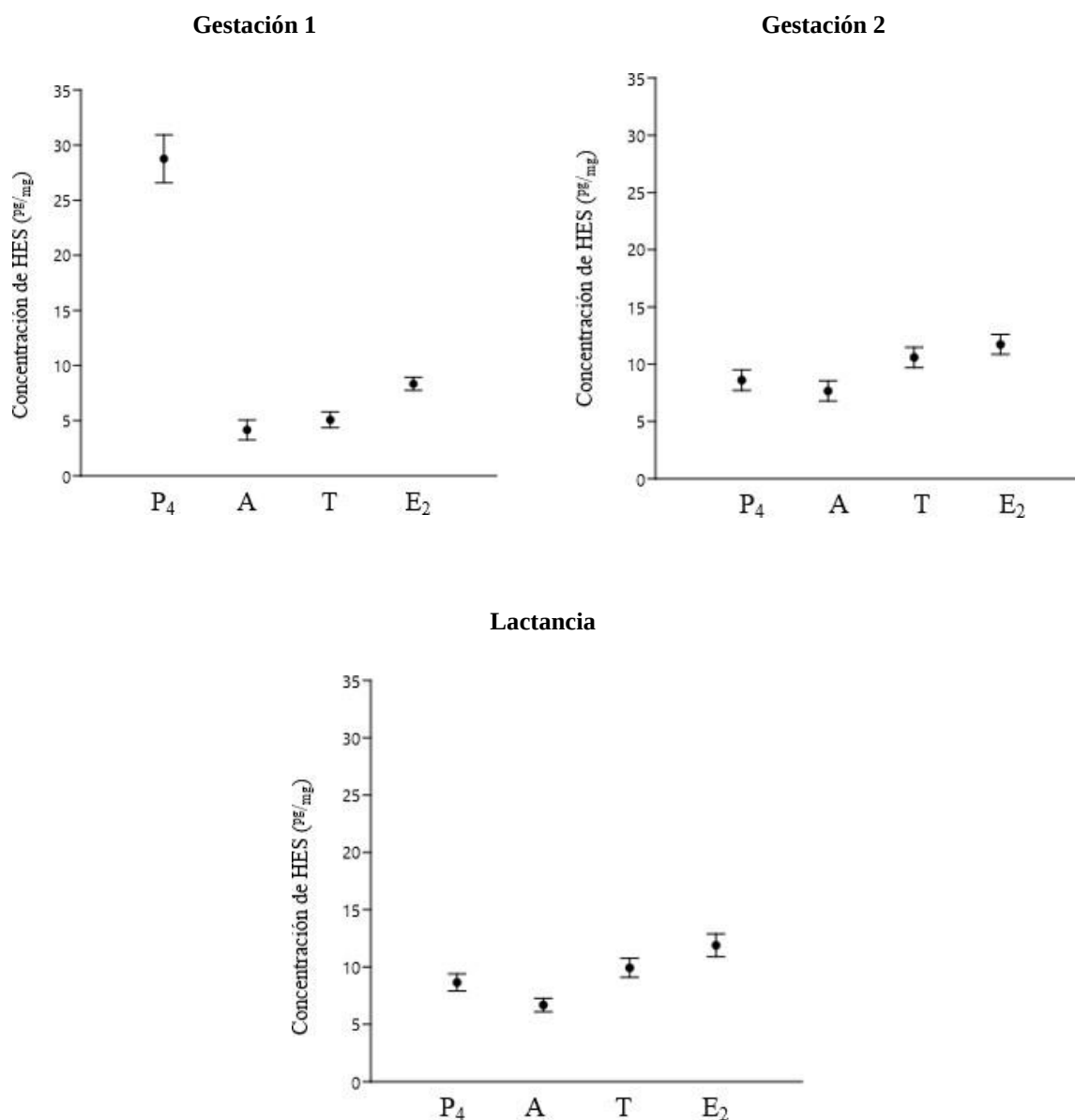


Figura 3.3. Comparación de la concentración intraovárica de cuatro hormonas esteroides sexuales (HES: P₄, progesterona; A, androstendiona; T, testosterona; E₂, estradiol) en hembras de *Peromyscus melanocephalus* durante las dos etapas de la gestación (G1-2) y en la lactancia. Simbología como en Fig. 3.1

Los ANOVA para comparar las dos etapas de la gestación mostraron diferencias entre las concentraciones de cada una de las HES (Cuadro 3.5, Figura 3.2B).

Cuadro 3.5. Comparaciones de la concentración intraovárica de cada una de cuatro Hormonas Esteroides Sexuales (HES) entre las dos etapas de la gestación (G1 y G2) en hembras adultas de *Peromyscus melanotis*. Simbología como en el Cuadro 3.2.

Etapa	Progesterona		Androstendiona	
	G1	G2	G1	G2
G1		6.12E-06		0.01
G2	64.88		7.61	

Etapa	Testosterona		Estradiol	
	G1	G2	G1	G2
G1		0.0004		0.007
G2	23.82		10.69	

DISCUSIÓN

La población estudiada del ratón ciervo de orejas oscuras, *Peromyscus melanotis*, habita en un microhábitat de bosque templado donde predominan herbáceas presentes todo el año o estacionales. Los cambios fenológicos (reverdecimiento, floración, fructificación y senescencia) de estas plantas están ligados a las temporadas pluviales de lluvias y secas (De la Cruz-Argüello *et al.* 2019, 2020), ofreciendo distintos ítems alimenticios que se encuentran accesibles y disponibles de manera diferencial, pero con mayor diversidad y abundancia durante las lluvias del verano y otoño (*e. g.*, para el PNDL ver Morales-Medina y Castro- Campillo 2010 y Peralta-Juárez y Castro-Campillo 2015). Aunque que se pueden capturar individuos de *P. melanotis* reproductivamente activos durante todo el año, por un lado, la concentración de HES en los machos indica que el óptimo reproductivo para la especie en estos bosques templados de latitud media, ocurre en el verano (Salame-Méndez *et al.* 2019), mientras que también hay una mayor frecuencia de hembras gestantes y lactantes capturadas

en esa estación (Castro-Campillo *et al.* 2008). A lo anterior se suman los presentes resultados para la determinación del contenido intraovárico de cuatro HES durante cada etapa del ciclo estral y la gestación, así como en la lactancia en hembras adultas de *P. melanotis* en vida libre, los cuales aportan evidencias endocrinas sobre la fisiología reproductiva en poblaciones de latitud media.

El patrón resultante en hembras adultas de *P. melanotis* del contenido intraovárico de P_4 , A, T y E_2 , junto con su producción durante su ciclo estral, es congruente con lo descrito tanto para roedores de laboratorio (Gorbman *et al.* 1983, Freeman 1994, Bentley 1998, McLean *et al.* 2012, Ajayi y Akhigbe 2020) como para *Peromyscus difficilis* en vida libre (Salame- Méndez *et al.* 2005). En el proestro, la etapa de desarrollo folicular posterior a la regresión del cuerpo lúteo (Klein 2014), que se considera la primera etapa anabólica del ciclo (McLean *et al.* 2012), el aumento del E_2 está relacionado con la maduración y desarrollo de los folículos antrales en el ovario (principal tejido productor de este estrógeno; Gorbman *et al.* 1983, Findlay *et al.* 2009). El E_2 también es la HES indicadora en el proestro del inicio del "celo" o "calor" (estro), el cual a su vez es el preámbulo del comportamiento sexual de apareamiento. La falta de diferencias significativas entre la concentración de E_2 y T, indica un activo proceso de aromatización del andrógeno para su biotransformación en E_2 (Norman y Litwack 1997, Simpson *et al.* 2005). Este patrón hormonal durante el proestro es consistente con lo descrito para otras especies (Smith *et al.* 1975 y Freeman 1994 para rata de laboratorio; McLean *et al.* 2012 para ratón de laboratorio; Salame-Méndez *et al.* 2005 para *P. difficilis*). Durante el proestro, las hembras adultas de *P. melanotis* mostraron los valores más altos de A (aunque sin diferencias significativas con las demás etapas del ciclo estral), pero con una concentración

significativamente más baja que la de las otras HES. Tal comportamiento de la concentración de A soporta más su función como precursor para la biosíntesis de T durante el ciclo estral de las hembras adultas de *P. melanotis*, que como una hormona *per se*.

Durante el estro o periodo de receptividad sexual (Klein 2014), los niveles de E₂ se mantuvieron altos, debido a lo mencionado para el proestro. Sin embargo, durante esta etapa sí hubo diferencias estadísticamente significativas entre la concentración de T y E₂, indicando una disminución en la aromatización. Asimismo, se presentó una concentración elevada de P₄, ya que esta hormona, junto con el E₂, estimula la receptividad (lordosis) y la proceptividad (conducta de apareamiento) durante el periodo de calor (Tennent *et al.* 1980). De hecho, en los ANOVA por hormona, la concentración distintivamente más alta de P₄, así como la segunda concentración más pequeña de T, ocurrieron durante el estro. Es posible entonces que en condiciones silvestres, *P. melanotis* no exhiba el comportamiento agresivo durante el encuentro sexual que ha sido observado en *Mus musculus* de laboratorio, en el cual las altas concentraciones de T asociadas llegan a inhibir la reproducción (Chapman *et al.* 1998).

Durante el metaestro (metaestro temprano o metaestro o diestro I), la etapa que sigue al final del estro (estro tardío), puede ocurrir la ovulación. Si sobreviene la ovulación, entonces durante el metaestro ocurre la fase lútea; es decir, la formación y actividad endocrina de los cuerpos lúteos que son el principal tejido productor de P₄ (Niswender y Nett 1988, Braden *et al.* 1994). En consecuencia, durante el metaestro de *P. melanotis* hubo una gran concentración de P₄ en el ovario, la cual incluso se distinguió estadísticamente de las otras HES. Después de la ovulación y la consecuente formación de cuerpos lúteos, la P₄ también participa en los cambios del endometrio para una posible implantación (Salame-Méndez *et al.* 2003b), además

de que estimula el desarrollo del sistema alveolar de las glándulas mamarias para la producción y secreción de leche (Austin y Short 1978, Imagawa *et al.* 1994, Lamote *et al.* 2004). La alta producción de P_4 en *P. melanotis*, constatada aquí durante el metaestro, confirma con lo encontrado en un estudio previo en *P. difficilis* (Salame-Méndez *et al.* 2005). A eso se suma que en el presente estudio, las hembras adultas de *P. melanotis* alcanzaron la segunda concentración más baja para el estrógeno, otra característica del metaestro, donde la concentración de E_2 suele ser baja (Walmer *et al.* 1992, Pritchett y Taft 2007).

Durante el diestro comienza el periodo de maduración del cuerpo lúteo (Klein 2014), lo cual implica que al inicio del ciclo estral, el E_2 tenga niveles bajos en el ovario (McLean *et al.* 2012). Sin embargo, para el final del diestro, esta hormona alcanza niveles muy altos, lo que provoca un rápido crecimiento de los folículos y el engrosamiento del revestimiento uterino (Pritchett y Taft 2007). Al respecto, la muestra de *P. melanotis* podría haber estado en el diestro temprano, pues hubo una disminución de P_4 , indicando el proceso de luteólisis y el incremento lento de E_2 .

Si ocurre la fecundación durante el estro, la hembra se convierte en gestante. En la primera etapa de la gestación (G1), la función endócrina del cuerpo lúteo es muy activa, especialmente en la producción de P_4 , lo cual fue verificado con la elevada concentración de esta hormona en *P. melanotis* (también en los ANOVA por etapas) con respecto de las otras tres HES. Este patrón también se ha documentado en especies de laboratorio (ratón: Pedersen y Peters 1971; rata: Meyer y Bruce 1979, Gibori *et al.* 1982, Miyauchi y Midgley 1990), en la especie silvestre de estudio (Salame-Méndez *et al.* 2003b), así como en *Microtus arvalis* (Nubbemeyer 1999). La P_4 participa en el mantenimiento de la preñez durante las primeras etapas

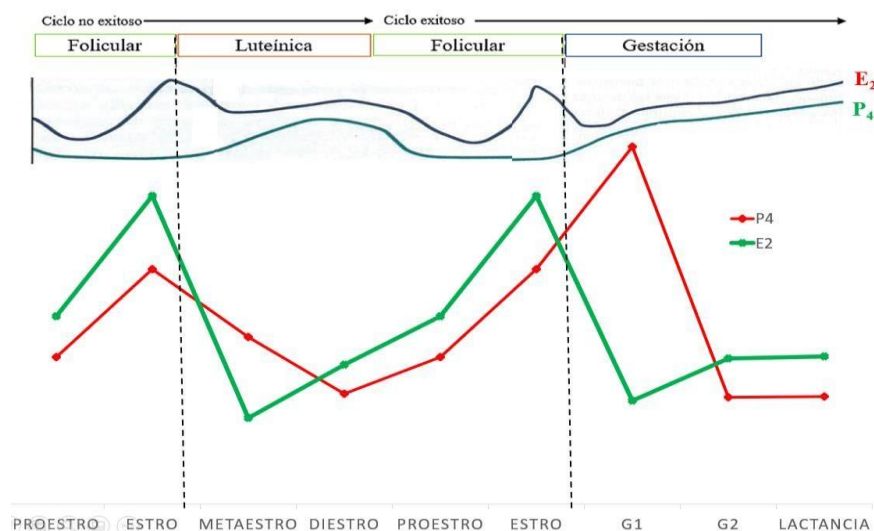
embrionarias (Niswender *et al.* 1994, Senger 2006), ya que interviene en la relajación del miometrio, la quiescencia decidual y el cierre cervical (Csapo 1956).

En la segunda etapa de la gestación (G2), la P₄ comenzó a disminuir, mientras que el E₂ aumentó, aun cuando su concentración no fue estadísticamente diferente en *P. melanotis*. Este patrón indica que el desarrollo fetal está por terminar, ya que el E₂ es un potente agente uterotrópico que promueve el crecimiento del miometrio y el flujo sanguíneo en esta membrana, la membrana decidua y el cuello uterino (Albrecht *et al.* 2000). El E₂ también estimula progresivamente la secreción en el hipotálamo de prolactina durante la segunda etapa de la gestación (van Tienhoven 1983, Griffin y Ojeda 1992, Hill *et al.* 2008).

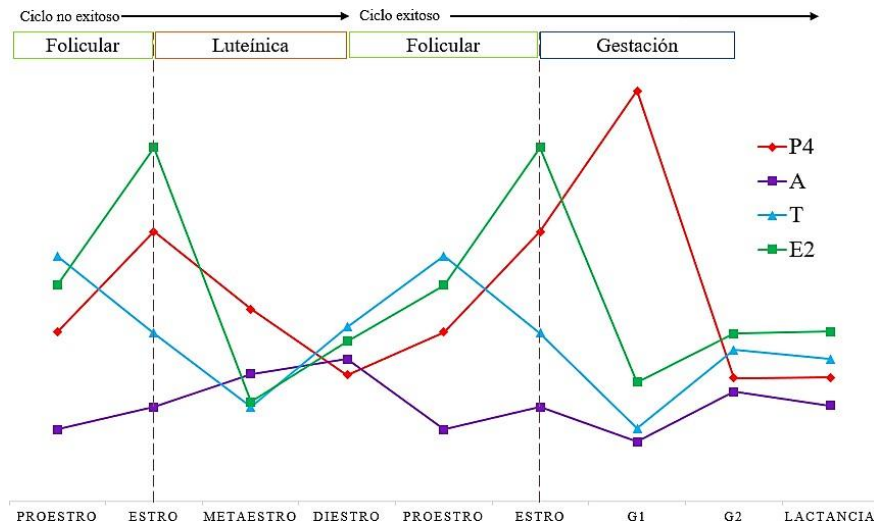
En la lactancia, aunque el E₂ fue estadísticamente superior a las otras tres hormonas en *P. melanotis*, este estrógeno junto con la P₄ y la prolactina, estimulan el tejido mamario, el crecimiento de los conductos lactógenos, así como la síntesis de carbohidratos (*e. g.*, lactosa) y proteínas (*e. g.*, caseína) que componen la leche (Griffin y Ojeda 1992, Lamote *et al.* 2004, Hill *et al.* 2008). De hecho, los resultados de la concentración intraovárica de HES durante lactancia, permitieron corroborar que en las hembras adultas de *P. melanotis* se lleva a cabo la producción de P₄ y de E₂, lo cual está relacionada a su vez con la producción de leche.

En conclusión, el contenido intraovárico de HES (progesterona, androstendiona, testosterona y estradiol) en hembras silvestres, adultas de *Peromyscus melanotis*, durante su ciclo estral, gestación y lactancia fue consistente con los eventos fisiológicos involucrados y descritos para roedores de laboratorio, como se puede observar en la Figura 3.4A, donde los picos del E₂ se alcanzan en el estro, mientras que la P₄ aumenta en el diestro. Por cuanto a la biotransformación de las HES en *P. melanotis* (Figura 3.4B), la concentración intraovárica de

las cuatro HES, cuando no ocurre la fecundación (ciclo no exitoso), se mantiene baja en el metaestro y comienza a aumentar durante el diestro, proestro para alcanzar su pico más alto durante el estro. Sin embargo, cuando al estro le sigue una gestación (ciclo exitoso), durante la primera etapa ocurre un aumento significativo de la P₄ y una disminución del E₂. A medida que progresa la gestación, en su segunda etapa ocurre una disminución de la P₄, mientras que las demás HES aumentan progresivamente y, lo mismo ocurre en la lactancia. Esta información referida a tres etapas de la fisiología reproductiva de *P. melanotis*, constituye una de las primeras evidencias descritas para hembras adultas de roedores silvestres en vida libre.



A. Comparativo con *Rattus*



B. Biotransformación en *P. melanotis*

Figura 3.4. A. Comparación cualitativa de la producción intraovárica de progesterona (P₄, rojo) y estradiol (E₂, verde) en un ciclo estral no exitoso y uno exitoso (ocurre la gestación) en roedores; los datos para rata de laboratorio (líneas de tonos azules arriba, adaptadas desde McNaught y Callander, 1975); abajo se muestra lo obtenido aquí para hembras adultas de *Peromyscus melanotis*, capturadas en vida libre dentro de un bosque templado. **B.** Contenido intraovárico de cuatro HES (P₄, progesterona; A, androstendiona; T, testosterona; E₂, estradiol) en hembras adultas de *Peromyscus melanotis* durante un ciclo estral no exitoso (etapas: proestro, estro, metaestro y diestro) y un ciclo exitoso donde ocurrió fecundación durante la cópula y terminó en gestación (G1-2) y lactancia.

CAPÍTULO 4. Patrón reproductivo ecológico del Ratón de Orejas Oscuras, *Peromyscus melanotis*, en un bosque templado de latitud media.

INTRODUCCIÓN

El estudio del patrón reproductivo de una especie involucra tanto su biología como su ecología reproductivas. La biología reproductiva abarca el estudio de los caracteres morfofuncionales implicados en la perpetuación de la especie (Angelini y Ghiara 1984). Por su parte, para la ecología reproductiva, muy ligada con la ecología poblacional, también es necesario conocer las características ambientales del lugar donde habitan las especies, ya que de ello dependerá el esfuerzo reproductivo (ER) que deban realizar (Williams 1966, Gadgil y Bossert 1970). Es decir, el presupuesto de energía es dedicado a la reproducción, en lugar de invertirlo en el crecimiento del cuerpo o en otros aspectos que impliquen gasto energético, a lo largo de la vida de un individuo o en los ciclos poblacionales de una especie bajo determinadas condiciones ambientales. Por ende, las estrategias reproductivas que facilitan la reproducción de la especie son parte de su historia de vida. El estudio de estas estrategias o tácticas reproductivas (visualizadas en el pasado como patrones reproductivos), se basó en tres interrogantes principales, considerando su historia de vida (Pianka 1976): 1) ¿Cuánto presupuesto (*e. g.*, energía, tiempo, esfuerzo) invertir en un acto involucrado en la reproducción?; 2) ¿cuánto de ese presupuesto dedicar a la progenie? y 3) ¿cuándo reproducirse? En general, actualmente los patrones reproductivos reflejan la forma en que cierta especie reparte su gasto energético a lo largo de su historia de vida.

Cabe señalar que no se tiene un acuerdo general de lo que debe involucrar el patrón reproductivo bajo un enfoque ecológico, tanto en los mamíferos como en otros vertebrados, porque su estudio se ha abordado desde diferentes perspectivas, destacando distintas

características reproductivas. Entre las varias vertientes del enfoque ecológico del patrón reproductivo (May y Rubenstein 1985, Naranjo 1995, Carranza 1996, Zortéa 2003, Waller y Verdi 2016, Ruiz-Ramoni *et al.* 2017), destacan aspectos poblacionales, así como el presupuesto y gasto energético (historias de vida) involucrados, tales como la frecuencia y proporción de sexos, los cambios en la longitud total y el peso corporal a lo largo de la vida, el peso entre los sexos y el peso antes/después de la estación reproductiva, la anatomía de sus aparatos reproductivos y sus cambios (*e. g.*, desarrollo ontogenético; cambios entre la época reproductiva y no reproductiva), las interacciones intra e intersexuales durante el comportamiento sexual, el cuidado parental (presupuesto parental invertido en las crías), la frecuencia de los eventos reproductivos a lo largo de la vida, el número de crías al nacer y la proporción de sexos por camada, entre otros. También se han analizado parámetros relacionados con las hembras como son la proporción de gestantes contra no-gestantes y de no-lactantes contra lactantes y post-lactantes (Villa C *et al.* 1997, Zortéa 2003, Ruiz-Ramoni *et al.* 2017). En los machos, la atención se ha dirigido a la proporción de los que se asumen en estado reproductivo (*e. g.*, con testículos escrotales y recrudescentes; Zortéa 2003, Ruiz-Ramoni *et al.* 2017), contra los no reproductivos (*e. g.*, con testículos inguinales o abdominales y no recrudescentes). Finalmente, otro aspecto importante en el enfoque ecológico concierne a la estructura y calidad del hábitat (*e. g.*, temporalidad en la accesibilidad y disponibilidad de recursos), así como los factores abióticos ambientales (*e. g.*, estacionalidad térmica y/o pluvial, accesibilidad y disponibilidad de ítems alimentarios) que las condicionan y que inciden en sus cambios (Mateos-Quesada y Carranza 2000).

Dada la falta consensuada de un concepto general y como una manera para abordar todos los aspectos observables en un patrón reproductivo dentro del enfoque ecológico, algunos autores lo perciben como sinónimo de ciclo reproductivo (Naranjo 1995) y otros más solo lo consideran como la cantidad de ciclos estrales que pueda tener cierta especie en un año (Zortéa 2003); es decir, el patrón reproductivo se refiere a las modalidades reproductivas de semelparidad e iteroparidad (Badii *et al.* 2013). Sin embargo, dentro de una visión más integrativa, un patrón reproductivo ecológico también puede concebirse como las “tácticas” (o estrategias) y parámetros reproductivos que permiten a una población superar la influencia de los factores ambientales a los que está sometida, de tal manera que sea capaz de dejar descendencia, lo que, a su vez, resulte en la mejora del crecimiento poblacional y supervivencia de la especie en el tiempo (Waller y Verdi 2016). Al visualizar así los patrones reproductivos ecológicos como fundamentales para mejorar la aptitud de un individuo, una población o una especie, resulta de suma importancia documentar diferentes parámetros, como los mencionados arriba en la especie de interés, ya que así se pueden establecer explicaciones adaptativas para analizar su historia de vida (van Noordwijk y van Schaik 2000).

En este capítulo se documentan ese tipo de características y se analizan varios eventos reproductivos en poblaciones de *Peromyscus melanotis*, con el objetivo general de describir su patrón reproductivo ecológico en vida libre. Para ello se examinan por separado en hembras y machos de *P. melanotis*, evidencias morfológicas del estado reproductivo, tanto a nivel poblacional como por categorías etarias y a lo largo de todo el año o por estaciones, con el fin de describir los patrones reproductivos de cada sexo y de toda la especie. Los resultados se suman a los análisis de evidencias ecofisiológicas presentados en los dos capítulos anteriores

para entender las estrategias que utilizan las poblaciones esta especie de micromamífero que medran en bosques templados de latitud media.

OBJETIVO GENERAL

Describir el patrón reproductivo ecológico en poblaciones silvestres del ratón de orejas oscuras, *Peromyscus melanotis*, que habitan en bosques templados de latitud media, con base en datos disponibles y recabados a lo largo del tiempo por el grupo de trabajo, sobre caracteres y eventos reproductivos poblacionales y ontogenéticos, anuales o estacionales, tanto en hembras como machos y en la especie.

OBJETIVOS PARTICULARES

A nivel anual o por estaciones del año y a nivel poblacional (toda la muestra) o por categorías etarias, se contemplan los siguientes objetivos particulares para documentar las características implicadas en el patrón reproductivo ecológico de *Peromyscus melanotis* como sigue:

En ambos sexos:

- Analizar por separado las diferencias en el peso corporal y la longitud total del cuerpo (posibles indicadores de esfuerzo reproductivo) con relación a hembras y machos reproductivamente activos o no.
- Integrar el patrón ecológico reproductivo con los datos de machos y hembras a nivel anual y estacional en el área de estudio.

En las hembras:

- Analizar si existen diferencias en:

- a. El peso corporal entre hembras gestantes y no-gestantes.
 - b. La frecuencia del número de implantes por su tipo y posición entre los cuernos uterinos.
 - c. El número de folículos y cuerpos ováricos por su tipo y posición entre los cuernos uterinos.
 - d. Los aspectos anteriores entre distintas categorías de edad
- Documentar el ciclo estral mediante las frecuencias de hembras en las diferentes etapas.

En los machos:

- Analizar si existen diferencias entre:
- a. El peso corporal completo y el peso modificado sin el peso testicular.
 - b. El volumen testicular, considerando la posición de las gónadas (abdominal, intermedia, escrotal).

MATERIAL Y MÉTODOS

Captura de ejemplares. Para este estudio sólo se usaron bases de datos de ejemplares de referencia, alojados en la Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana. (UAMI) en los años 1995-2000. Los ratones de la especie *Peromyscus melanotis* fueron seleccionados con base en el patrón del pelaje y las proporciones del cuerpo (Castro-Campillo *et al.* 2005, 2014), mediante captura *in vivo* en el campo con 120 trampas Sherman plegables de aluminio (7.62x8.89x22.86 cm; Tallahassee, FL, USA), cebadas con hojuelas de avena (Granvita® o Quaker®). Las trampas fueron colocadas en transectos banda a cada lado de senderos, brechas, cauces secos de ríos o dentro de la vegetación, separadas entre

sí por 5 m (Castro-Campillo *et al.* 2008). La puesta se hizo al caer la tarde y la recogida al salir el sol del siguiente día; para evitar hipotermia a los animales en la época de lluvias y de frío, se cubrieron las trampas con una bolsa de plástico sin cerrar y se les introdujeron 3-5 torundas de algodón (Farmacia del Ahorro®, México). Luego de la captura, los ratones fueron inmediatamente trasladados al Laboratorio de Mamíferos de la UAMI en donde se les mató por dislocación cervical.

Sexado, preparación de ejemplares de referencia y asignación de categoría etaria. Los cadáveres de los ratones fueron separados por sexo, considerando la mayor distancia entre el ano y la papila genital en los machos que en las hembras (Seton 1920, Crossland *et al.* 2014). Se tomaron las medidas somáticas convencionales (Ramírez-Pulido *et al.* 1989) de cada ratón (LOTO, longitud total del cuerpo; LOCV, longitud de la cola vertebral; LOPA, longitud de la pata trasera derecha; LOOR, longitud de la oreja; PESO, peso corporal); las longitudes fueron recabadas con un calibrador mecánico con puntas (Helios, Alemania) hasta el 0.01 mm y el peso (g) con una balanza digital (Ohaus, New Jersey, USA). La piel y/o el material óseo de los ratones fueron preparados como ejemplares de referencia en la UAMI *sensu* Ramírez-Pulido *et al.* (1989).

Los cráneos ya limpios de los ratones fueron marcados con su sexo y número de catálogo (Ramírez-Pulido *et al.* 1989) y para su posterior asignación a una categoría etaria, se revisó el estado de desgaste de la superficie oclusal de los dientes molariformes (Hoffmeister (1951), obteniéndose cinco categorías etarias (AC): juveniles (1, I); subadultos (2, II); adultos jóvenes (3, III); adultos maduros (4, IV); los adultos viejos (5, V). También se consideró el patrón del pelaje y su aspecto, así como la proporción de la cabeza con el cuerpo: AC1-2, su pelaje es

gris plúmbeo con mucho entrepelo y de aspecto lanoso, pero los juveniles tienen menor tamaño y su cabeza es más grande con relación al resto del cuerpo (sin contar la cola). Adultos(AC3-5): pelaje con el patrón característico de la especie (Castro-Campillo *et al.* 2005, 2014), en AC3 y 4, la coloración es viva y brillante, los primeros pueden presentar mudas, mientras que, en la AC5, el pelaje ha perdido brillo y puede verse maltratado; en general, los adultos 4y 5 son más grandes que los adultos 3.

Obtención de datos reproductivos. Los cadáveres de los ejemplares fueron examinados para recabar datos sobre el aspecto y grado de desarrollo en cada sexo de los genitales externos por observación simple y de los internos por disección (Díaz Porras *et al.* 2002), así como otros datos relacionados con su estado reproductivo. Más abajo se detallan los datos reproductivos recabados para cada sexo.

Bases de datos. Las bases de datos utilizadas incluyen, entre otros, el número identificador del ejemplar (número del preparador o de catálogo), especie, edad y sexo. Localidad de procedencia (Parque Nacional Cumbres del Ajusco, PNCA; Parque Nacional Desierto de los Leones, PNDL), dirección (rosa de los vientos) y distancia (km), altitud (m), coordenadas geográficas (N, W). Fecha de colecta (día, mes, año) y estación (primavera, trimestre marzo- mayo; verano, junio-agosto; otoño, septiembre-noviembre; invierno, diciembre-febrero). Medidas somáticas (LOTO, LOCV, LOPA, LOOR, PESO). Datos reproductivos para ambos ocada sexo como sigue:

Ambos. Frecuencia por conteo de hembras o machos en el año (población), por estación (estacional) y por categoría etaria (AC); por estación sin AC o por AC y estación. Asimismo,

se analizaron la longitud total del cuerpo (LOTO) y el peso corporal (PESO) para determinar posibles diferencias entre las categorías etarias y temporalidad.

Hembras. Aspecto de la vagina (AV: abierta, VA; cerrada, VC). Las hembras con VC, se consideraron inactivas, cuando tampoco presentaban signos de gestación o lactancia; con la VA, se consideraron como receptivas; también se consideraron casos de menor frecuencia en hembras con: a) tapones vaginales (cópula reciente) y b) vagina sangrante, mamas desarrolladas y evidencias de cicatrices uterinas (parto reciente). Presencia y tipo de productos de gestación en cada útero (izquierdo UI; derecho, UD): a) un punto resaltado reconocible (implante, 1-3 mm); b) embriones en etapas de desarrollo temprano, cubiertos por sus membranas embrionarias (botones de implantación, 4-5 mm); c) embriones más desarrollados desprovistos de sus membranas (6-14 mm), o d) fetos descubiertos (con diferenciación sexual, 15-25 mm); e) cicatrices uterinas (puntos blancos sin volumen, 1 mm). Para el tamaño del producto (mm), se tomó la longitud en a y b como el diámetro mayor sin retirar las membranas embrionarias; en c y d la distancia desde la coronilla hasta la rabadilla, después de remover las membranas embrionarias. Las hembras gestantes (G) fueron las que tenían productos a-d y las no gestantes (NG), carecían de ellos. Aspecto de las mamas (pezón inconspicuo, poco desarrollado, desarrollado), alopecia alrededor de las mamas y presencia y grado del desarrollo de tejidos lácteo y graso, detrás de las mamas. Las hembras lactantes (Lac) tenían una combinación de alopecia, mamas y tejido lácteo desarrollados; las no-lactantes (NL), carecían de lo anterior; las post-lactantes (PL) podían tener alopecia y mamas desarrolladas o poco desarrolladas, pero con tejido lácteo reducido, sin leche o sustituido por tejido graso. También se recabó el tipo y número de folículos (desarrollados o no) en cada ovario (izquierdo, OI;

derecho OD), así como de cuerpos ováricos: a) cuerpos blancos (CB, cuerpos antrales, en etapas de crecimiento y maduración); b) cuerpos rojos (CR, evidencia de ovulación) y cuerposlúteos (CL, amarillos, cicatrización y evidencia de secreción de hormonas esteroides sexuales, ver Capítulo 3). Etapas del ciclo estral (CE: proestro, Pro; estro, Est; metaestro, Meta; diestro, Die; anestro, Ane, abarca la gestación y lactancia sin evidencia de ciclicidad estral).

Machos. Se calculó el volumen testicular (VT) en cada posición (VTI, intermedia entre el escroto y la ingle; VTA, abdominal o inguinal; VTE, dentro del escroto o escrotal) con la fórmula para un esferoide prolato con un eje longitudinal ligeramente mayor (a, longitud del testículo, mm) al eje transversal (b, anchura del testículo, mm), mediante la fórmula $\frac{4}{3} \times \pi b^2 a$ ($\pi = 3.14$), utilizando una calculadora digital *ad hoc* (EasyCalculation.com). Luego el VT en mm^3 se convirtió a peso testicular (PETE) en cm^3 para usar una relación volumen, capacidad, masa ($1 \text{ cm}^3 = 1 \text{ mL} = 1 \text{ g}$) y convertirlo a unidades de peso (Santillana s/a, citado por Sector Matemática en red). Para obtener peso corporal modificado (PEMO, sin los testículos), el PETE obtenido se duplicó (peso de las dos gónadas) y se sustrajo del peso corporal completo (PESO).

Aspectos analizados. Se consideraron criterios de diferentes fuentes para describir el patrón reproductivo ecológico del ratón de orejas oscuras, *Peromyscus melanotis*, utilizando los datos disponibles en las bases del grupo de trabajo (Cuadro 4.1). Los análisis con los sexos juntos o por separado, se hicieron de manera poblacional (toda la muestra sin considerar laAC) o por AC (I-V); a nivel anual (todo el año) o por estaciones del año; o en combinación (AC + estacional).

Cuadro 4.1.

Aspectos analizados del patrón reproductivo ecológico en hembras y machos del ratón de orejas oscuras, *Peromyscus melanotis*, capturados en bosques templados de latitud media.

Aspectos analizados en todo el año o en sus estaciones, tanto a nivel poblacional como por categoría etaria.	Hembras	Machos
Estructura poblacional (categorías etarias con su proporción de sexos)	✓	✓
Descripción del aparato reproductor en individuos reproductivamente activos e inactivos (hembras: VA, VC; G, NG, Lac, NL. Machos: VT y posición (VTA, VTI, VTE; PETE).	✓	✓
Longitud total del cuerpo (LOTO, etiqueta de la piel o catálogo de preparación)	✓	✓
Peso corporal en general (PESO, etiqueta de la piel o catálogo de preparación)	✓	✓
Peso modificado (machos: PEMO, sin el peso testicular).		✓
Número de folículos (con su grado de desarrollo) y de cuerpos ováricos (CB, CR, CL)	✓	
Número de crías (por tipo de producto y posición uterina, UI:UD).	✓	
Número de hembras lactantes (Lac: con alopecia, pezones y tejido lácteo desarrollados).	✓	
Proporción de hembras gestantes (G:NG) y lactantes (Lac:NL).	✓	
Edad promedio de la hembra a la primera camada (AC + VA + G)	✓	
Aspecto de la abertura vaginal y proporciones (VA:VC).	✓	
Ciclo estral (edad al primer estro, AC menor + VA; hembras ciclantes: conteos en proestro, estro, metaestro y diestro; hembras en anestro: G, Lac).	✓	
Proporción de machos reproductivos en función de los no-reproductivos (MR:MNR) por el volumen testicular (VT) y su posición (abdominal o inguinal, intermedia, escrotal: VTA:VTI:VTE).		✓

Análisis estadísticos. Se reorganizaron las bases de datos originales en grupos de datos para realizar conteos; *e. g.*, por estación del año y/o categoría etaria en ambos sexos o por separado para LOTO, PESO y PEMO; por condición reproductiva, por la localización de las evidencias

reproductivas (UI:UD; OI:OD; VTI:VTA:VTE). A todos los datos arreglados por algún grupo en cada sexo, se les calculó la estadística descriptiva estándar (ver Anexos, n = tamaño de la muestra; M , media; DE , desviación estándar; EE , error estándar calculado a partir de 9999 remuestreos con reemplazo (bootstrap); valores mínimo (min) y máximo (max); CV , coeficiente de variación (%); Mdn , Mediana; 25%, primer cuartil; 75%, tercer cuartil; SK (skewness), sesgo; KU , curtosis). Asimismo, se probó la normalidad de los datos en los grupos generados con la prueba de Shapiro-Wilk (W). Los resultados de esta exploración de datos se muestran en el Anexo C.

Dependiendo de la comparación de interés para establecer diferencias entre grupos, los datos se agruparon *ad hoc* y se corrieron análisis pareados simples, paramétricos (medias: ANOVA + pruebas *post hoc* de Tukey-Kramer, Q) y/o no paramétricos (medianas: pruebas de Kruskal-Wallis o $K-W$ + pruebas *post hoc* de Mann-Whitney o $M-W$, U). Todos estos análisis y gráficos se corrieron en el programa PAST (Hammer *et al.* 2001) a un nivel de $\alpha \leq 0.05$. De manera cualitativa, un nivel de α entre 0.05 y 0.01, se consideró significativo; < 0.01 y hasta 0.001, muy significativo; más allá de eso, altamente significativo (≤ 0.0001). En algunos casos se sigue la citación $\#. \#E-0\#$, la cual indica el número de ceros que tiene un dígito distinto a cero antes del punto decimal (*e. g.*, $1.5E-08 = 0.000000015$). Para los resultados de pruebas paramétricas se usaron gráficos de punto (media) y bigotes (EE), con un intervalo de confianza del 95%. Para explorar valores atípicos (outliers) visualmente, también se construyeron diagramas de caja y bigotes (mediana y percentiles) en PAST, que no se muestran y, asimismo, se construyeron diagramas en Excel (Ver. 365, Microsoft).

RESULTADOS

Estructura poblacional con base en las capturas.

En total, se analizaron 310 ejemplares (149 hembras, H; 161 machos, M) de *Peromyscus melanotis*, a nivel poblacional y por categorías etarias, así como a nivel anual y por estaciones del año (Cuadro 4.2, Figura 4.1). La proporción de sexos (H:M), sin tomar en cuenta la categoría etaria, fue de 1:1.1, para toda la muestra (población) en todo el año. A nivel poblacional, considerando las estaciones del año, la proporción de sexos fue de 1:1.1 en primavera, 1:1 en el verano; 1.1:1 en el otoño y 1:1.25 en el invierno. Por categorías etarias al nivel poblacional, la proporción de sexos fue de 1.4:1 en los juveniles (I), 1.3:1 en los subadultos (II), 0.93:1 en los adultos jóvenes, 0.84:1 en los adultos maduros y 0.59:1 en los viejos.

Cuadro 4.2. Número de individuos de *Peromyscus melanotis* analizados en este estudio, arreglados por sexo y edad. Los totales en las columnas aluden a los números poblacionales anuales por categoría etaria y los totales en las filas son los números poblacionales por estación del año.

A. Hembras						
	Juveniles	Subadultas	Jóvenes	Adultas Maduras	Viejas	Total
	I	II	III	IV	V	
Primavera	2	4	17	5	4	32
Verano	2	13	16	14	3	48
Otoño	2	7	16	5	3	33
Invierno	1	4	20	8	3	36
Total	7	28	69	32	13	149

B. Machos						
	Juveniles	Subadultos	Jóvenes	Adultos Maduros	Viejos	Total
	I	II	III	IV	V	
Primavera	2	4	13	11	6	36
Verano	1	11	14	16	6	48
Otoño	1	6	17	4	4	32

Invierno	1	1	30	7	6	45
Total	5	22	74	38	22	161

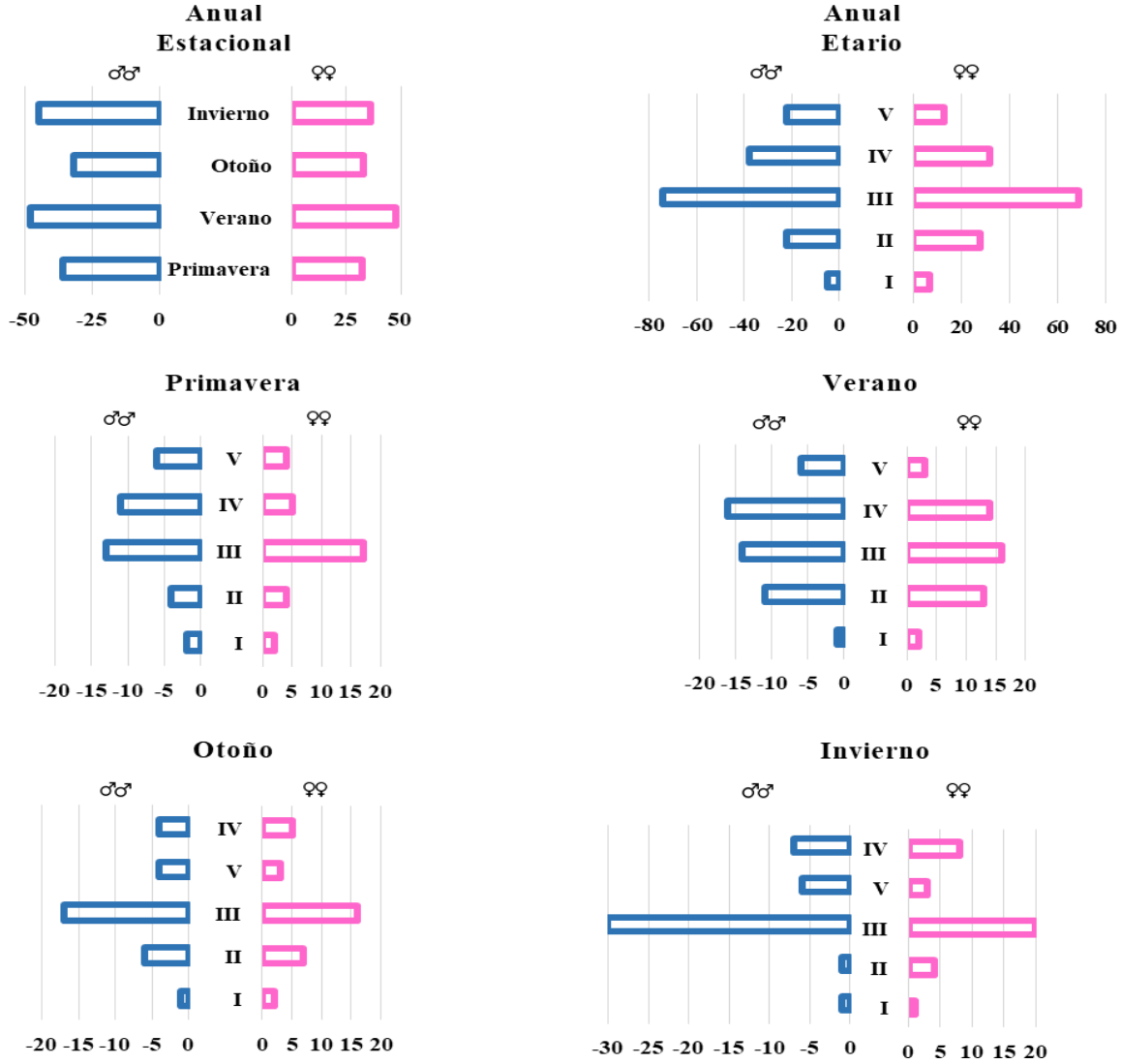


Figura 4.1. Proporción de sexos por estación y edad en *Peromyscus melanotis*. Se muestran las respectivas frecuencias poblacionales anuales y etarias estacionales.

En el arreglo por estación y categoría de edad (Cuadro 4.2, Figura 4.1), la proporción de sexos (H:M) entre los juveniles (I) fue de 1:1 en la primavera, 2:1 en el verano y otoño y 1:1 en el invierno. En los subadultos (II), 1:1 en la primavera, 1.2:1 en el verano, 1.2:1 en el otoño y 1:4 en el invierno. En los adultos jóvenes (III), la proporción de sexos tendió a ser

ligeramente mayor en hembras que en machos en la primavera (1.3:1) y en el verano (1.1:1), pero cambió a lo contrario en el otoño (1:1.1) y, especialmente en el invierno (1:1.5). En los adultos maduros (IV) predominaron los machos en la primavera (1:2.2) y en el verano (1:1.1), pero eso se invirtió a 2.5:1 en el otoño y a 1.1:1 en el invierno, respectivamente.

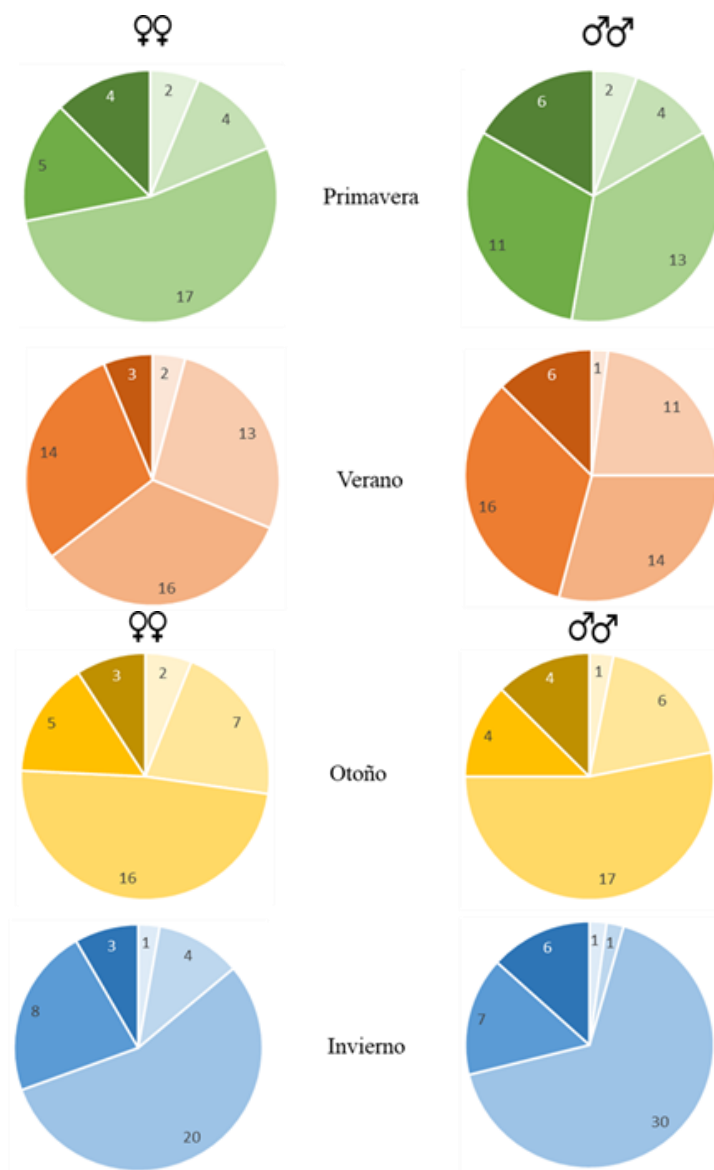


Figura 4.2. Proporciones estacionales etarias dentro y entre los sexos (hembras, izquierda; machos, derecha). Las categorías etarias (juveniles, I; subadultos, II; adultos: jóvenes, III; maduros, IV; viejos,

V) inician desde los tonos más claros con los juveniles hasta los más oscuros con los viejos en el sentido de las manecillas del reloj.

En la estructura anual de edades, el 46% de la muestra total correspondió a adultos jóvenes (III), 23% a los adultos maduros (IV), 16% a subadultos (II), 11% a viejos (V) y sólo el 4% a juveniles (I). La proporción de la categoría etaria más numerosa (III) contra los juveniles (III:I) fue de 1:11.5, con los viejos (III:V) 4.2:1, con los subadultos (III:II) 3:1 y con los adultos maduros (III:IV) 2:1. Cuando se consideran en cada sexo, la edad a nivel estacional (Figura 4.2), en la primavera, el otoño y, especialmente, en el invierno, es más evidente el predominio de los adultos jóvenes (III) sobre las otras edades en la captura. Así, durante la primavera la captura de individuos III contra la de individuos de otras categorías etarias fue, respectivamente para hembras (H) y machos (M) como sigue: juveniles (III:I) H = 8.5:1, M = 6.5:1; subadultos (III:II) H = 4.3:1, M = 3.3:1; adultos maduros (III:IV) H = 3.4:1, M = 1.2:1; viejos (III:V) H = 4.3:1, M = 2.2:1. En el otoño: III:I, H = 8:1 y M = 14:1; III:II, H = 1.2:1 y M = 1.3:1; III:IV, H = 3.2:1 y M = 4.3:1; III:V, H = 5.3:1 y M = 4.3:1. En el invierno: III:I casi no se atraparon juveniles, H = 20:1 y M = 30:1; III:II, H = 5:1 y M = 30:1; III:IV, H = 2.5:1 y M = 4.3:1; III:V, H = 6.7:1 y M = 5:1. En cambio, el comportamiento fue distinto durante el verano porque aumentó la captura de subadultos (II) y adultos maduros (IV): III:I, H = 8:1 y M = 14:1; III:II, H = 1.2:1 y M = 1.3:1; III:IV, H = 1.1:1 y M = 1.1:1; III:V, H = 5.3:1 y M = 2.3:1.

Longitud total del cuerpo (LOTO).

Hembras

Comparaciones poblacionales interestacionales e interetarias de LOTO en hembras

Ninguna comparación (paramétrica o no paramétrica) mostró diferencias estadísticamente significativas en la longitud total del cuerpo (LOTO) para la agrupación estacional de las hembras (ANOVA: $F = 1.4$, $p = 0.23$; $gl = 3, 144, 147$; Kruskal-Wallis, K-W: $H(X^2) = 2.61$, $p = 0.45$; Figura 4.3A).

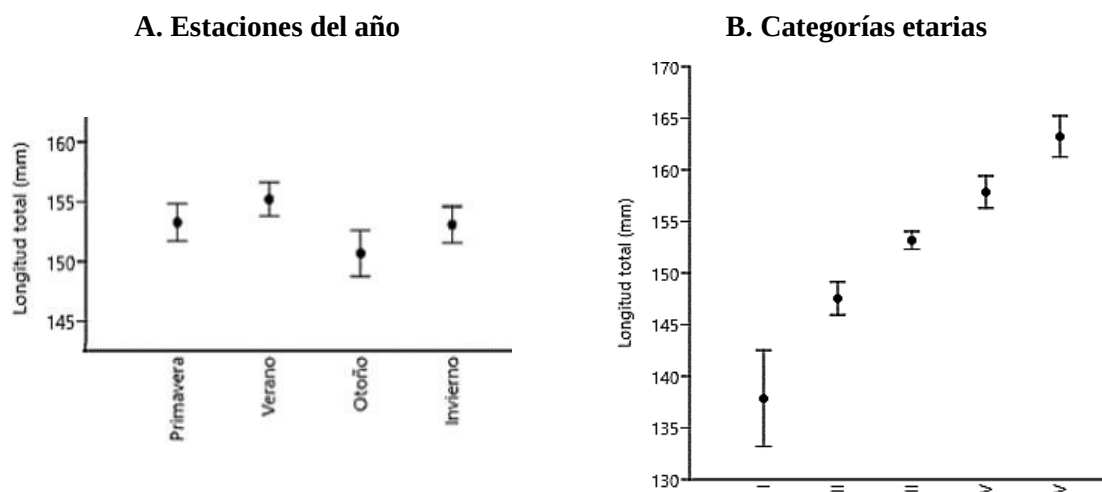


Figura 4.3. Comparaciones poblacionales del promedio (puntos) con su error estándar (bigotes) para la longitud total del cuerpo (LOTO) entre hembras de *Peromyscus melanotis* arregladas por estaciones del año y por categorías etarias (I-V, ver Fig. 4.2).

En las hembras agrupadas por categorías etarias (Cuadro 4.3, Figura 4.3B), casi todas las edades se segregaron entre sí por diferencias estadísticamente significativas en LOTO, tanto en las pruebas paramétricas (ANOVA) como no paramétricas (Kruskal-Wallis). Las pruebas *post hoc* de Tukey-Kramer (T-K) mostraron similitud entre las adultas III y IV, así como entre las IV y las V. En cambio, las pruebas *post hoc* de Mann-Whitney (M-W) solo mostraron similitud entre las hembras I y II.

Cuadro 4.3. Comparaciones poblacionales de la longitud total del cuerpo (LOTO) en hembras de *Peromyscus melanotis*, arregladas por categorías etarias. Encima de la diagonal, están los valores de p (cursivas; las negritas indican diferencias estadísticamente significativas, $p \leq 0.05$). Debajo de la diagonal están los valores de las respectivas pruebas *post hoc*.

ANOVA ($F = 17.54$; $p = 9.88E-12$; $gl = 4, 143, 147$)					
I	II	III	IV	V	

Juveniles (I)			0.04	4.0E-05	1.9E-07	3.9E-09
Subadultos (II)	4.02			0.02	2.0E-05	3.8E-07
Adultos jóvenes (III)	6.8	4.4			0.06	0.0006
Adultos maduros (IV)	8.4	7.0	3.8			0.2
Adultos viejos (V)	9.5	8.2	5.8	2.9		
Kruskal-Wallis ($H(X^2) = 43.86, p = 6.55E-09$)						
	I	II	III	IV	V	
Juveniles (I)		0.06	0.0007	0.0004	0.0005	
Subadultos (II)	52.5		0.003	5.6E-05	3.7E-05	
Adultos jóvenes (III)	50.5	582.5		0.002	0.0001	
Adultos maduros (IV)	15.0	176.0	679.5		0.05	
Adultos viejos (V)	1.0	34.5	140.5	128.5		

Comparaciones intraestacionales interetarias de LOTO en hembras

No se encontró ninguna diferencia estadísticamente significativa en LOTO entre las hembras de *P. melanotis* durante la primavera (ANOVA: $F = 0.6157$; $p = 0.655$; $gl = 4, 27, 31$; K-W: $H(X^2) = 3.12$, $p = 0.53$; ver Figura 4.4A). En el verano (Cuadro 4.4A; Figura 4.4B), las hembras viejas (V) y maduras (IV) se segregaron de las juveniles (I) y subadultas (II) por su mayor longitud corporal en las pruebas paramétricas, mientras que en las no paramétricas estas dos edades también se segregaron de las adultas jóvenes (III), las cuales a su vez se separaron de las juveniles (I) más pequeñas. En el otoño (Cuadro 4.4B; Figura 4.4C), las subadultas (II) se separaron de todas las adultas (III-V) por su menor tamaño en todas las pruebas, mientras que en las pruebas paramétricas, las juveniles (I) se separaron de todas las otras categorías etarias (II-V), aunque en las no paramétricas sólo se separaron de las adultas III. En el invierno (Cuadro 4.4C; Figura 4.4D), las hembras viejas con mayor LOTO se separaron de todas las otras (II-IV) en las pruebas paramétricas; en cambio, en las pruebas no paramétricas sólo se segregaron de las adultas III y IV (sólo mostraron tendencia a separarse de las hembras II). En las pruebas no paramétricas, las subadultas (II) también se segregaron de las adultas jóvenes (III).

Cuadro 4.4. Comparaciones intraestacionales interetarias estadísticamente significativas para la longitud total del cuerpo (LOTO), en hembras de *Peromyscus melanotis*, capturadas en vida libre dentro de bosques templados de latitud media.

A. Verano					
ANOVA (F = 9.786; p = 1.10E-05; gl = 4, 42, 46)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.66	0.10	0.004	0.003
Subadultas (II)	1.9		0.16	0.0002	0.002
Adultas jóvenes (III)	3.6	3.3		0.08	0.08
Adultas maduras (IV)	5.4	5.8	3.7		0.81
Adultas viejas (V)	5.6	5.6	3.7	1.5	
Kruskal-Wallis (H (X²) = 22.11, p = 0.00018)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.2	0.04	0.03	0.14
Subadultas (II)	5.0		0.06	0.0004	0.01
Adultas jóvenes (III)	1.0	57.0		0.02	0.01
Adultas maduras (IV)	0.0	18.0	53.0		0.21
Adultas viejas (V)	0.0	0.0	1.0	10.5	
B. Otoño					
ANOVA (F = 15.83; p = 6.95E-07; gl = 4, 28, 32)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.002	5.8E-06	1.7E-06	6.3E-06
Subadultas (II)	6.0		0.03	0.004	0.01
Adultas jóvenes (III)	9.1	4.3		0.40	0.50
Adultas maduras (IV)	9.7	5.6	2.6		1.0
Adultas viejas (V)	9.0	4.9	2.3	0.1	
Kruskal-Wallis (H (X²) = 16.51, p = 0.002)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.06	0.03	0.08	0.15
Subadultas (II)	0.0		0.02	0.009	0.02
Adultas jóvenes (III)	0.0	20.0		0.1	0.14
Adultas maduras (IV)	0.0	1.0	19.5		0.76
Adultas viejas (V)	0.0	0.0	10.5	6.0	
C. Invierno					
ANOVA (F = 5.39; p = 0.004; gl = 3, 31, 34)					
	II	III	IV	V	
Subadultas (II)		0.33	0.31		0.002
Adultas jóvenes (III)	2.4		1.0		0.01
Adultas maduras (IV)	2.5	0.4			0.04
Adultas viejas (V)	5.6	4.7	4.0		
Kruskal-Wallis (H (X²) = 11.45, p = 0.009)					
	II	III	IV	V	
Subadultas (II)		0.05	0.12		0.052
Adultas jóvenes (III)	14.0		0.242		0.01
Adultas maduras (IV)	6.5	56.5			0.04
Adultas viejas (V)	0.0	1.5	1.5		

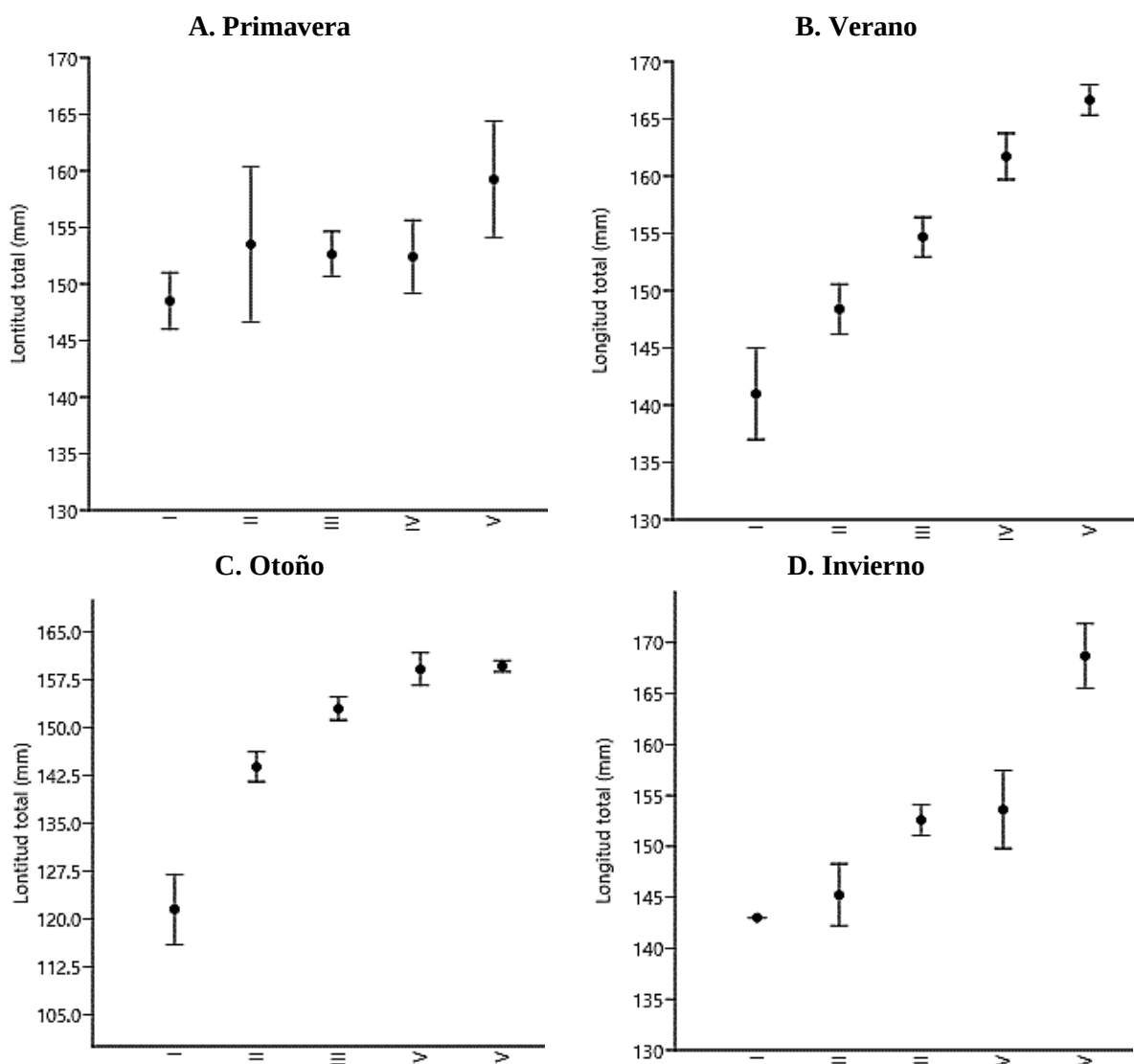


Figura 4.4. Comparaciones para la longitud total del cuerpo (LOTO) entre hembras de *Peromyscus melanotis* arregladas por categorías etarias (I-V, ver Fig. 4.2) dentro de cada estación del año. Ver simbología en Figura 4.3.

Machos

Comparaciones poblacionales interestacionales e interetarias de LOTO en machos

Ninguna prueba paramétrica o no-paramétrica junto con sus respectivas comparaciones pareadas *post hoc*, resultó estadísticamente significativas (Figura 4.5A) al comparar los promedios anuales de la longitud total del cuerpo (LOTO) en las muestras poblacionales por

estación de los machos de *P. melanotis* (ANOVA: $F = 0.58$, $p = 0.63$, $gl = 3, 157, 160$; K-W: $H(X^2) = 1.84$, $p = 0.60$). La LOTO sólo mostró una tendencia general, no estadísticamente significativa, a ser más grande en la primavera-verano contra el otoño-invierno.

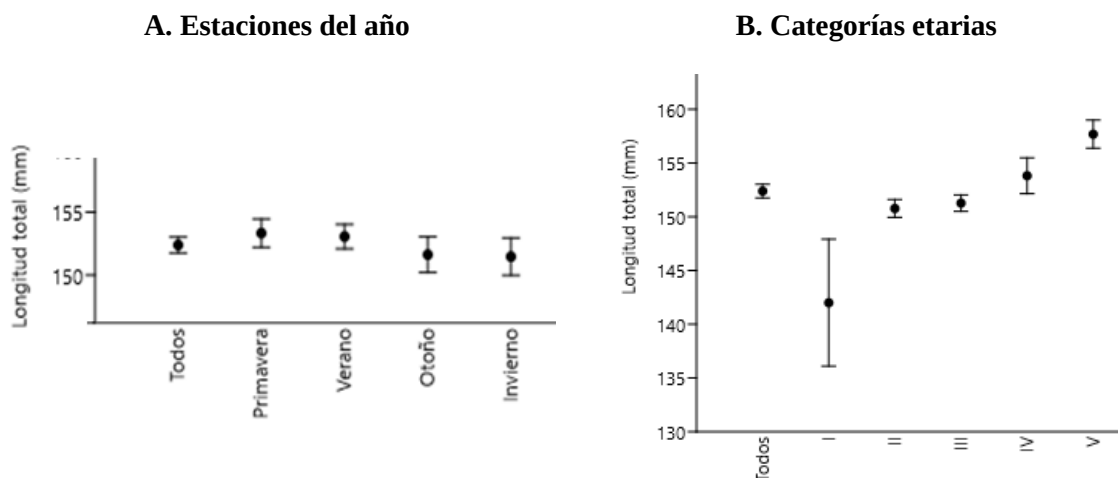


Figura 4.5. Comparaciones poblacionales entre la longitud total del cuerpo (LOTO) en machos de *Peromyscus melanotis* arreglados por estaciones del año (A) y por categorías etarias I-V (B). Ver simbología en Fig. 4.3.

En cambio, cuando los machos de *P. melanotis* se arreglaron por categorías etarias, sin considerar las estaciones del año, las pruebas mostraron diferencias estadísticamente significativas (Cuadro 4.5, Figura 4.5B). Los machos viejos (V) se distinguieron por su mayor tamaño de los demás, excepto de los adultos maduros (IV). En las pruebas paramétricas *post hoc*, los juveniles (I) también fueron estadísticamente más pequeños que los adultos IV. En las pruebas no paramétricas, esto último sólo quedó en tendencia, pero los subadultos (II) y los adultos jóvenes (III) se segregaron de los adultos maduros (IV) por su menor tamaño. Los juveniles, subadultos y adultos jóvenes (I, II, III), no se distinguieron entre ellos por la dispersión de sus datos en LOTO.

Cuadro 4.5. Comparaciones poblacionales paramétricas y no paramétricas de la longitud total del cuerpo (LOTO) en una muestra de machos de *Peromyscus melanotis* arreglados por categoría etaria.

ANOVA (F = 6.13; p = 0.00013; gl = 4, 156, 160)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.13	0.06	0.01	0.0004
Subadultos (II)	3.3		0.99	0.56	0.02
Adultos jóvenes (III)	3.8	0.4		0.44	0.005
Adultos maduros (IV)	4.7	2.1	2.4		0.31
Adultos viejos (V)	6.0	4.3	5.0	2.7	
Kruskal-Wallis (H (X²) = 25.89, p = 3.15E-05)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.09	0.08	0.05	0.01
Subadultos (II)	28.0		0.56	0.006	0.0001
Adultos jóvenes (III)	98.5	746.5		0.009	0.0001
Adultos maduros (IV)	44.0	238.5	979.0		0.06
Adultos viejos (V)	16.0	77.0	373.0	294.0	

Comparaciones intraestacionales interetarias de LOTO en machos.

Durante la primavera (Cuadro 4.6A, Figura 4.6A), las pruebas paramétricas separaron a los machos juveniles (I) de las otras edades por su menor LOTO, mientras que la prueba de M-W mostró la diferencias entre adultos jóvenes (III) y viejos (V). En el verano (Cuadro 4.6B, Figura 4.6B), solo las pruebas no paramétricas mostraron diferencias entre la LOTO más grande de los adultos maduros (IV) con relación a los subadultos (II) y adultos jóvenes (III). En el otoño ninguna prueba mostró diferencias estadísticamente significativas entre las edades (ANOVA: F = 0.81; p = 0.49; gl = 3, 27, 30; K-W: H (X²) = 3.47, p = 0.32); ver Figura 4.6C).

En el invierno (Cuadro 4.6C; Figura 4.6D), los machos viejos (V) se separaron los otros adultos (III y IV) por su mayor tamaño.

Cuadro 4.6. Comparaciones intraestacionales interetarias estadísticamente significativas de LOTO en machos de *Peromyscus melanotis* de diferentes categorías de edad de diferentes categorías de edad.

A. Primavera					
ANOVA (F = 4.85; p = 0.003; gl = 4, 31, 35)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.04	0.02	0.008	0.001

Subadultos (II)	4.2			1.0	0.99	0.57
Adultos jóvenes (III)	4.6	0.2			0.92	0.227
Adultos maduros (IV)	5.2	0.6	1.2			0.61
Adultos viejos (V)	6.1	2.1	3.1	2.0		
Kruskal-Wallis (H (X²) = 9.77, p = 0.04)						
	I	II	III	IV	V	
Juveniles (I)		0.2472	0.05	0.095		0.06
Subadultos (II)	1.0		0.49	0.74		0.11
Adultos jóvenes (III)	1.0	19.5		0.37		0.02
Adultos maduros (IV)	2.0	19.0	55.5			0.14
Adultos viejos (V)	0.0	4.0	12.5	18.0		
B. Verano						
ANOVA (F = 3.04; p = 0.03; gl = 3, 43, 46)						
	II	III	IV	V		
Subadultos (II)			1.00	0.12		0.40
Adultos jóvenes (III)	0.004			0.08		0.80
Adultos maduros (IV)	3.3	3.5				0.99
Adultos viejos (V)	2.2	2.3	0.33			
Kruskal-Wallis (H (X²) = 9.77, p = 0.01)						
	II	III	IV	V		
Subadultos (II)			0.80	0.003		0.10
Adultos jóvenes (III)	72.0			0.04		0.20
Adultos maduros (IV)	27.0	61.5				0.91
Adultos viejos (V)	16.5	26.0	46.0			
C. Invierno						
ANOVA (F = 3.43; p = 0.04; gl = 2, 40, 42)						
	III	IV	V			
Adultos jóvenes (III)			0.56			0.09
Adultos maduros (IV)	1.5					0.04
Adultos viejos (V)	3.1	3.587				
Kruskal-Wallis (H (X²) = 6.63, p = 0.03)						
	III	IV	V			
Adultos jóvenes (III)			0.70			0.01
Adultos maduros (IV)	94.5					0.11
Adultos viejos (V)	29.0	9.5				

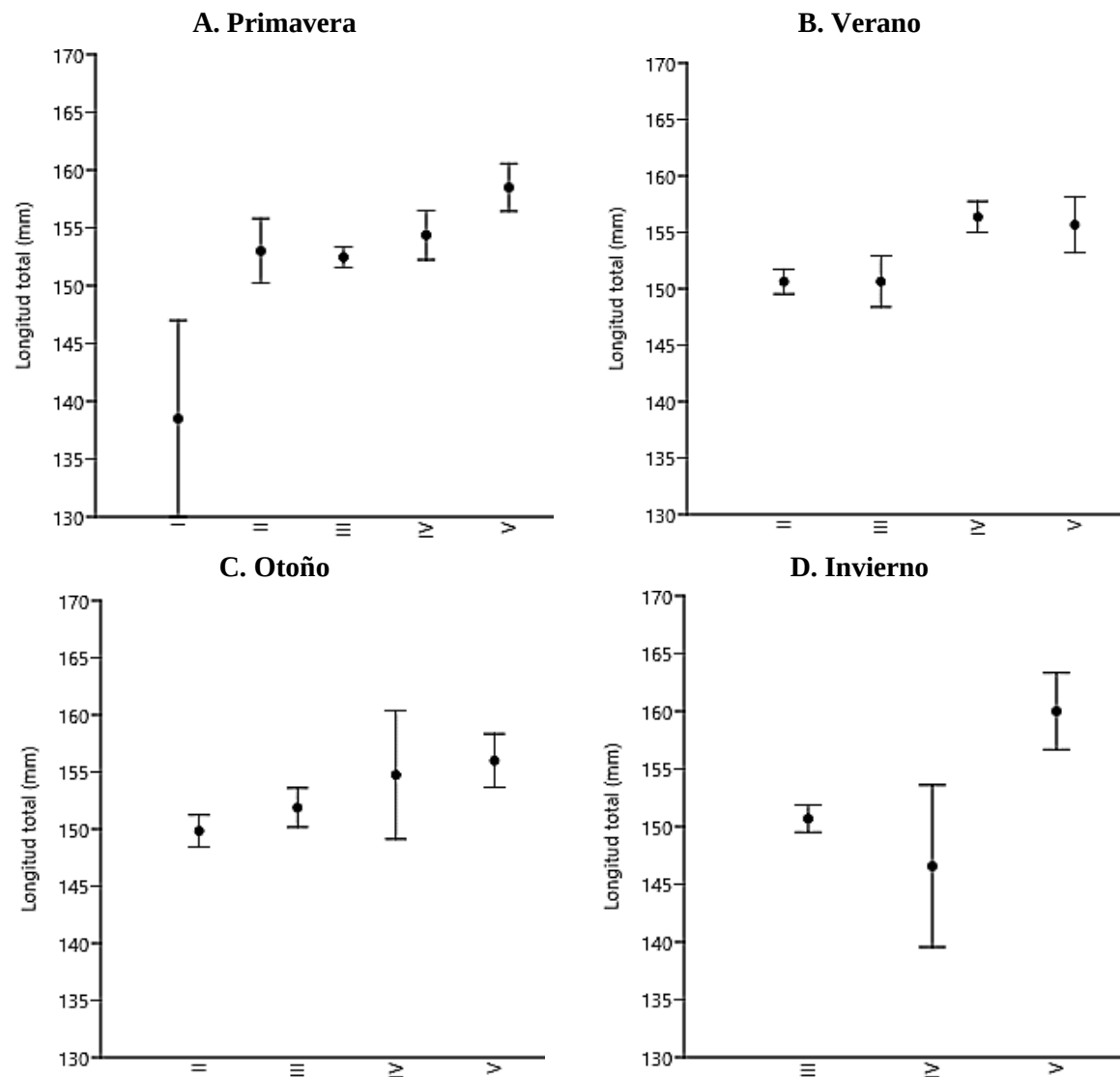


Figura 4.6. Comparaciones para la longitud total del cuerpo (LOTO) en machos de *Peromyscus melanotis*, arreglados por categorías etarias (I-V, ver Fig. 4.2), dentro de cada estación del año. Ver simbología en Fig. 4.3.

Peso corporal (PESO).

Hembras

Comparaciones poblacionales interestacionales e interetarias del PESO en hembras

En la muestra poblacional de las hembras agrupadas por estaciones, no hubo diferencias estadísticamente significativas entre ningún par de estaciones (ANOVA: $F = 1.24$; $p = 0.29$; $gl = 3, 145, 148$. K-W: $H(X^2) = 2.87$, $p = 0.41$; ver Figura 4.7A).

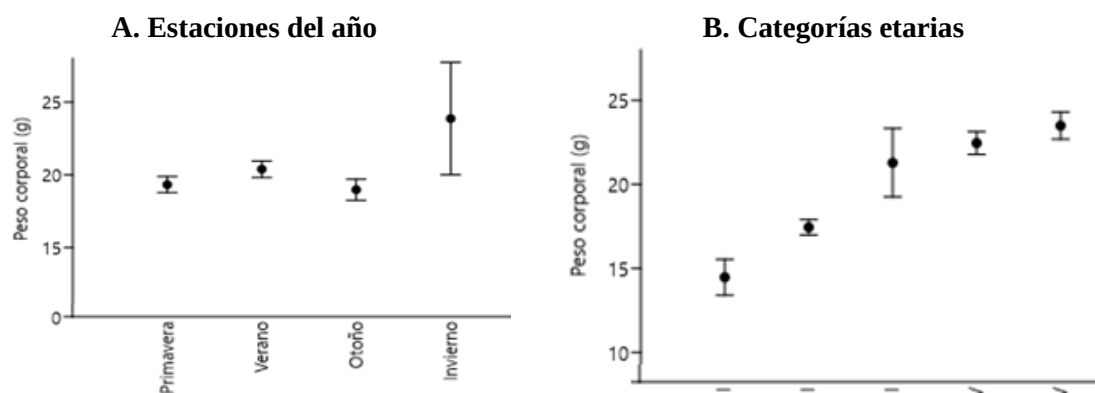


Figura 4.7. Comparaciones para el peso corporal (PESO) entre hembras de *Peromyscus melanotis*. Ver simbología en Figura 4.3.

En los datos de PESO para las hembras arregladas por categoría etaria (Cuadro 4.7, Figura 4.7B), las pruebas paramétricas no mostraron diferencias estadísticas (ANOVA: $F = 1.41$; $p = 0.23$; $gl = 4, 144, 148$), pero las pruebas no paramétricas mostraron diferencias estadísticamente significativas entre el PESO de la mayoría de las edades, excepto entre las adultas maduras (IV) y las viejas (V).

Cuadro 4.7. Comparaciones poblacionales no paramétricas estadísticamente significativas para el peso corporal promedio (PESO) en hembras de *Peromyscus melanotis*, arregladas por categorías etarias.

	Kruskal-Wallis ($H(X^2) = 54.03, p = 5.15E-11$)				
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.01	0.0004	4.5E-05	0.0004
Subadultas (II)	36.0		0.02	1.2E-07	6.0E-06
Adultas jóvenes (III)	43.5	663.5		5.2E-05	0.0002
Adultas maduras (IV)	0.0	90.5	549.5		0.21
Adultas viejas (V)	0.0	20.0	151.5	157.0	

Comparaciones intraestacionales interetarias del PESO en hembras.

No hubo diferencias estadísticas interetarias (Figura 4.8D) en las hembras de *Peromyscus melanotis* por el peso corporal (PESO) en ninguna prueba durante la primavera (ANOVA: $F = 1.22$, $p = 0.32$, $gl = 4, 27, 31$. K-W: $H(X^2) = 6.90$, $p = 0.14$; ver Figura 4.8A). Para el verano (Cuadro 4.8A; Figura 4.8B), todas las pruebas mostraron diferencias de PESO entre casi todas las edades, excepto en las pruebas paramétricas entre las juveniles (I) y las subadultas (II) o entre las adultas maduras (IV) y las viejas (V), mientras que en las no-paramétricas se sumó la excepción entre las juveniles (I) y las viejas y (V). En el otoño (Cuadro 4.8B; Figura 4.8C), todas las pruebas mostraron diferencias entre las subadultas (II) y las adultas maduras (IV) o con las primeras y las viejas (V); además, las pruebas paramétricas mostraron diferencias entre las juveniles (I) con todas las adultas (III-V), mientras que las no-paramétricas también indicaron diferencias entre adultas jóvenes (III) y las viejas (V). Para el invierno (Cuadro 4.8C, Figura 4.8D), las pruebas paramétricas no revelaron diferencias estadísticas (ANOVA: $F = 0.17$, $p = 0.90$, $gl = 3, 31, 34$), pero las pruebas no-paramétricas mostraron diferencias estadísticamente significativas entre el menor PESO de las subadultas (II) contra el mayor PESO de las adultas maduras (IV); cabe mencionar que en las comparaciones del PESO también fueron casi estadísticamente significativas entre las hembras viejas (V) con las subadultas (II) y con las adultas jóvenes (III).

Cuadro 4.8. Comparaciones estacionales estadísticamente significativas del peso corporal promedio (PESO) entre hembras de *Peromyscus melanotis* arregladas por categorías etarias.

A. Verano					
ANOVA ($F = 16.78$, $p = 2.3E-08$, $gl = 4, 43, 47$)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		1.00	0.42	0.003	0.004
Subadultas (II)	0.3		0.03	9.0E-08	7.0E-05

Adultas jóvenes (III)	2.6	4.2		0.0006	0.012
Adultas maduras (IV)	5.5	10.0	6.3		0.92
Adultas viejas (V)	5.3	7.2	4.8	1.2	

Kruskal-Wallis ($H(X^2) = 28.72, p = 8.9E-06$)

	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.67	0.06	0.03	0.15
Subadultas (II)	10.0		0.02	1.1E-05	0.011
Adultas jóvenes (III)	2.0	52.5		0.0012	0.03
Adultas maduras (IV)	0.0	0.0	33.5		0.45
Adultas viejas (V)	0.0	0.0	4.0	14.5	

B. Otoño

ANOVA ($F = 6.56, p = 0.0007, gl = 4, 28, 32$)

	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.31	0.04	0.006	0.0015
Subadultas (II)	2.8		0.53	0.07	0.015
Adultas jóvenes (III)	4.3	2.2		0.41	0.08
Adultas maduras (IV)	5.4	3.9	2.5		0.83
Adultas viejas (V)	6.1	4.9	3.7	1.5	

Kruskal-Wallis ($H(X^2) = 28.72, p = 8.9E-06$)

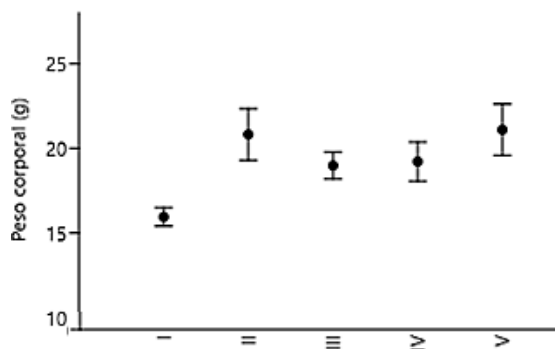
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.16	0.06	0.08	0.14
Subadultas (II)	1.0		0.16	0.006	0.02
Adultas jóvenes (III)	2.0	34.5		0.16	0.03
Adultas maduras (IV)	0.0	0.0	22.5		0.13
Adultas viejas (V)	0.0	0.0	4.0	2.0	

C. Invierno

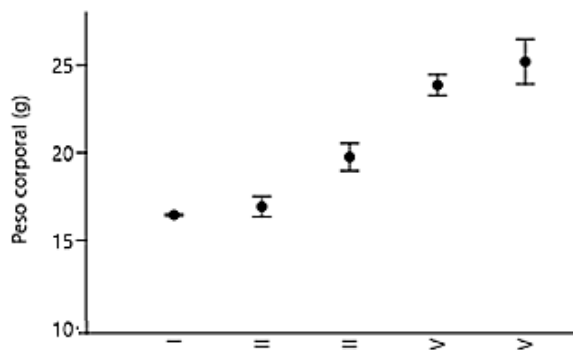
Kruskal-Wallis ($H(X^2) = 9.67, p = 0.02$)

	II	III	IV	V
Subadultas (II)		0.28	0.014	0.052
Adultas jóvenes (III)	25.5		0.11	0.055
Adultas maduras (IV)	1.0	48.0		0.08
Adultas viejas (V)	0.0	8.5	3.0	

A. Primavera



B. Verano



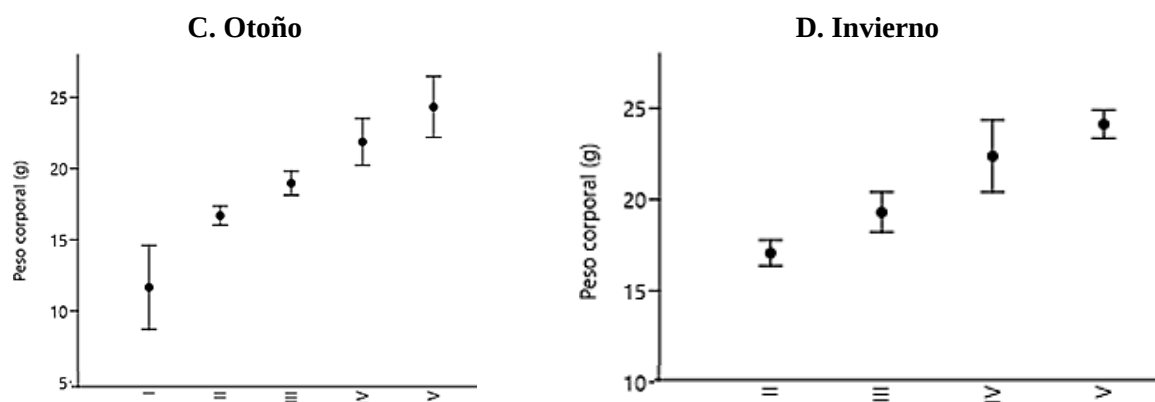


Figura 4.8. Comparaciones entre el peso corporal (PESO) en hembras de *Peromyscus melanotis*, arregladas por categorías etarias (I, juveniles; II, subadultas; III, adultas jóvenes; IV, adultas maduras; V, adultas viejas) dentro de cada estación del año. Ver simbología en Figura 4.3.

Machos

Comparaciones poblacionales interetarias del PESO y del PEMO en machos.

Cuando se consideró la muestra poblacional anual, tanto las pruebas paramétricas para medias iguales el ANOVA ($F = 34.27$; $p = 1.2E-08$, $gl = 1, 319, 320$; Tukey-Kramer, T-K: $Q = 8.3$; $p = 1.2E-08$) como las pruebas no paramétricas para medianas iguales (Kruskal-Wallis ($H(X^2) = 45.6824$; $p = 1.4E-11$; Mann-Whitney, M-W: $U = 72361$ $p = 1.4E-11$) indicaron diferencias estadísticamente significativas entre los promedios del peso corporal completo (PESO) y el peso modificado (PEMO), respectivamente (Cuadro 4.9, Figura 4.9), mostrando una clara disminución cuando se sustrajo el peso de los testículos.

En la comparación anual entre el PESO o el PEMO de las categorías etarias, todas las pruebas (paramétricas, no paramétricas) también mostraron diferencias estadísticamente significativas entre al menos un par de categorías etarias (Cuadro 4.9). En los análisis para el PESO (Cuadro 4.9A, Figura 4.9A), las pruebas *post hoc* de T-K revelaron que los machos viejos (V) fueron significativamente más pesados que de todos los demás, excepto por los

adultos maduros (IV), los cuales también fueron significativamente más pesados que los machos juveniles (I). Las pruebas *post hoc* de M-W indicaron diferencias significativas entre de todas las categorías etarias con un aumento progresivo del PESO desde los juveniles (I) hasta los adultos viejos (V). Cuando se sustrajo el peso testicular, en el PEMO (Cuadro 4.9B, Figura 4.9B), sólo los adultos viejos (V) se segregaron de los adultos maduros (IV) en las pruebas paramétricas, pero en las pruebas no-paramétricas los viejos (V) se segregaron de los juveniles (I) y subadultos (II).

Cuadro 4.9. Comparaciones poblacionales paramétricas y no paramétricas del peso corporal completo (PESO) y modificado (PEMO) sin el peso testicular en una muestra de machos de *Peromyscus melanotis*, arreglados por categorías etarias. Los valores de *p* en cursivas destacan las diferencias estadísticamente significativas con negritas.

A. Peso corporal completo, PESO (g)					
ANOVA (F = 7.93, <i>p</i> = 7.6E-06, <i>gl</i> = 4, 156, 160)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.59	0.11	0.03	4.1E-04
Subadultos (II)	2.0		0.45	0.07	1.1E-04
Adultos jóvenes (III)	3.4	2.4		0.56	1.1E-03
Adultos maduros (IV)	4.2	3.7	2.1		0.10
Adultos viejos (V)	6.0	6.4	5.6	3.5	
Kruskal-Wallis (H (X²) = 35.75, <i>p</i> = 3.2E-07)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.04	0.02	0.007	0.003
Subadultos (II)	22.0		0.02	0.0004	1.3E-05
Adultos jóvenes (III)	72.0	556.5		0.006	6.7E-05
Adultos maduros (IV)	23.0	188.0	958.5		0.03
Adultos viejos (V)	7.5	56.0	356.5	279.5	
B. Peso corporal modificado, PEMO (g)					
ANOVA (F = 4.088, <i>p</i> = 0.002, <i>gl</i> = 4, 155, 159)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.98	0.62	1.00.	0.18
Subadultos (II)	1.4		0.56	1.00	0.06
Adultos jóvenes (III)	2.7	2.3		0.43	0.38
Adultos maduros (IV)	2.5	1.9	0.3		0.03
Adultos viejos (V)	4.5	5.1	4.1	3.9	
Kruskal-Wallis (H (X²) = 11.96, <i>p</i> = 0.02)					
	I	II	III	IV	V

Juveniles (I)			0.30	0.11	0.29	0.05
Subadultos (II)	38.0			0.12	0.63	0.008
Adultos jóvenes (III)	106.0	635.0			0.18	0.06
Adultos maduros (IV)	65.0	376.0	1152.0			0.01
Adultos viejos (V)	23.0	128.0	601.0	237.0		

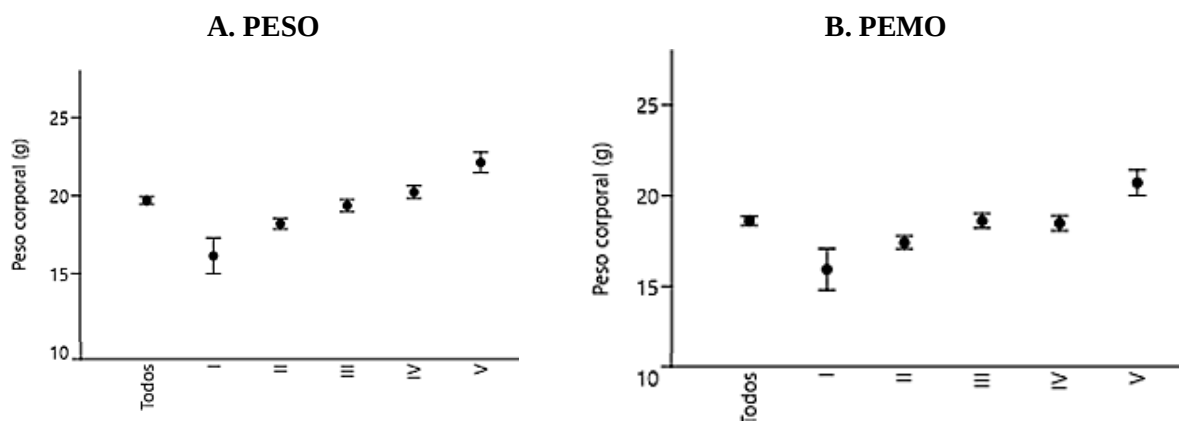


Figura 4.9. Comparaciones poblacionales para el peso corporal completo (A. PESO) y modificado (B. PEMO) sin el peso testicular en machos de *Peromyscus melanotis*, arreglados por categorías etarias (I-V ver Fig. 4.2). Simbología como en Fig. 4.3.

Comparaciones poblacionales interestacionales del PESO y del PEMO en machos

Ninguna comparación estacional (ANOVA: $gl = 3, 157, 160$; $F = 1.62$, $p = 0.19$; K-W: $H(X^2) = 2.83$; $p = 0.43$) para el peso corporal completo (PESO), sin considerar las categorías etarias, arrojó diferencias en los machos de *Peromyscus melanotis*, aun cuando hubo cierta tendencia a disminuir desde la primavera hasta el otoño y un claro aumento en el invierno (Figura 10A). El peso corporal modificado sin el peso testicular (PEMO), básicamente mostró el patrón mencionado (Cuadro 4.10, Figura 4.10B), pero las pruebas paramétricas y no-paramétricas indicaron que el mayor PEMO alcanzado en invierno, se distinguió del promedio en el verano, mientras que con respecto del otoño hubo una tendencia casi estadísticamente significativa a diferenciarse en las pruebas *post hoc* de M-W.

Cuadro 4.10. Comparaciones poblacionales paramétricas y no paramétricas del peso corporal modificado sin el peso testicular (PEMO) en una muestra de machos de *Peromyscus melanotis*, arreglados por estaciones del año.

Peso corporal modificado, PEMO (g)								
ANOVA (g. 1, 3, 156, 159) (F = 3.243; p = 0.02367)					Kruskal-Wallis (H(X ²) = 9.83; p = 0.02008)			
	P	V	O	I	P	V	O	I
Primavera (P)		0.94	0.89	0.22		0.54	0.59	0.15
Verano (V)	0.8		0.99	0.04	795.5		0.97	0.02
Otoño (O)	1.0	0.3		0.05	514.5	739.5		0.052
Invierno (I)	3.7	3.8	3.7		657.5	771.5	513.0	

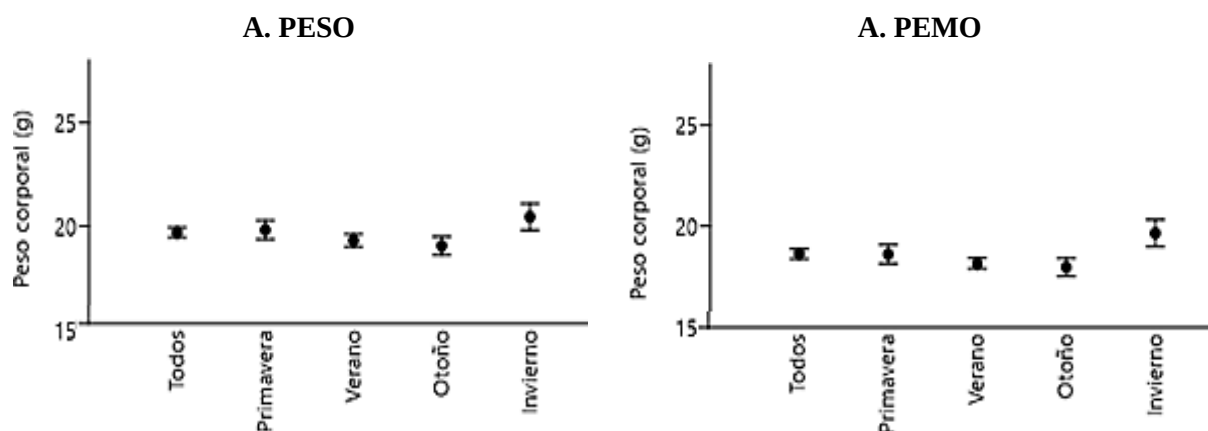


Figura 4.10. Comparaciones poblacionales del peso corporal completo (A. PESO) y modificado sin el peso testicular (B. PEMO) en machos de *Peromyscus melanotis* arreglados por estaciones del año. Ver simbología en Fig. 4.3.

Comparaciones intraestacionales interetarias del PESO y del PEMO en machos

Las diferencias interetarias estadísticamente significativas de los pesos corporales completo (PESO) y modificado (PEMO) para la misma estación del año se muestran en el Cuadro 4.11 y la figura 4.11, las cuales ocurrieron en el PESO, más que en el PEMO. En la primavera, sólo los machos juveniles (I) se distinguieron de los viejos (V) por su menor PESO en las pruebas paramétricas (Cuadro 4.11A, Figura 4.11A). En el verano (Cuadro 4.11A, Figura 4.11B), Todas las pruebas distinguieron, por su PESO significativamente menor, a los subadultos (II)

de los adultos maduros (IV) y de los viejos (V), así como a los adultos jóvenes (III) de los adultos maduros (IV); además, en las pruebas no paramétricas, los subadultos (II) también tuvieron menor PESO que los adultos III. En el otoño (Cuadro 4.11A, Figura 4.11C), ambos tipos de pruebas separaron el mayor PESO de los viejos (V) contra el de los subadultos (II) y las pruebas no-paramétricas también separaron a los viejos (V) de adultos jóvenes (III). En el invierno (Cuadro 4.11A, Figura 4.11D), sólo las pruebas no paramétricas separaron el mayor PESO de los viejos (V) de los otros adultos (III y IV). En el PEMO, la única diferencia estadísticamente significativa también ocurrió en el invierno (Cuadro 4.11B, Figura 4.11D), donde los viejos (V) promediaron más pesados y se segregaron de los adultos III.

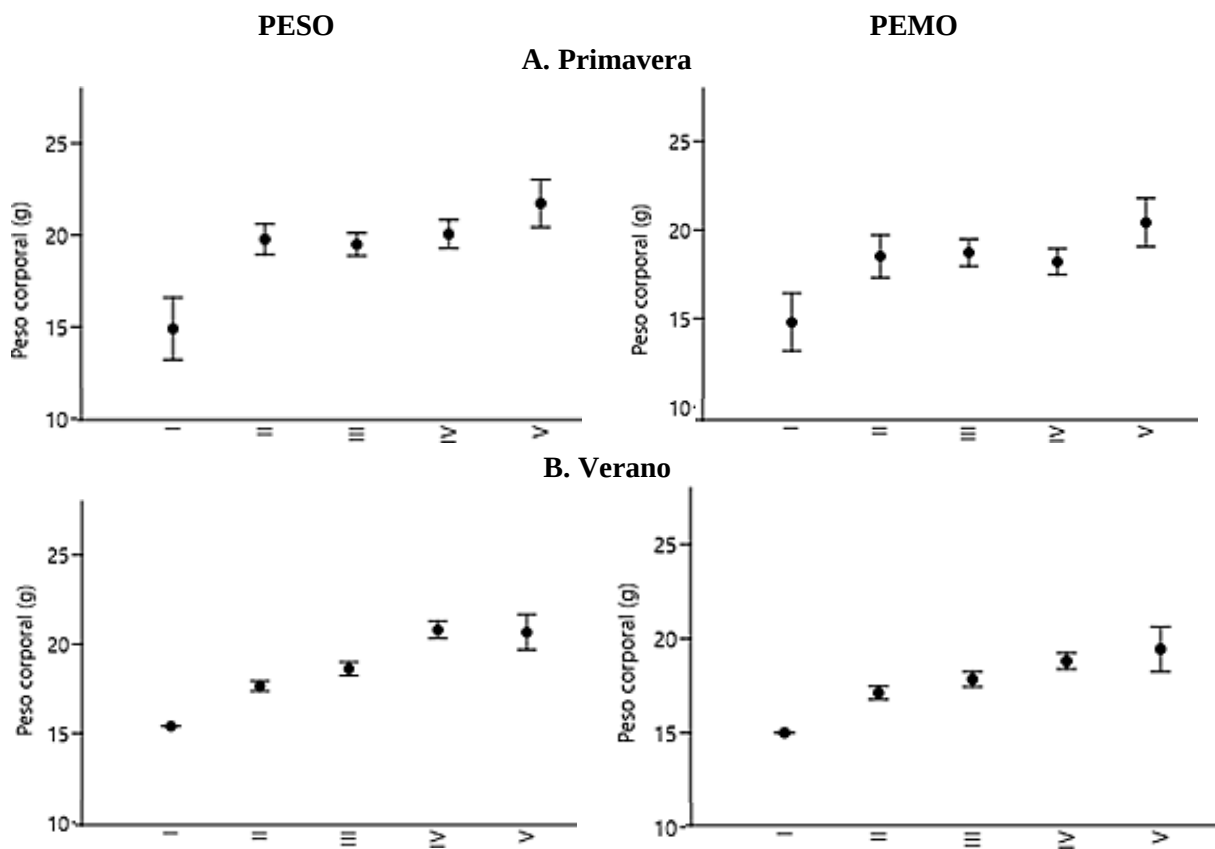
Cuadro 4.11. Comparaciones estacionales estadísticamente significativas entre las categorías de edad (I, juveniles; II, subadultos; adultos: jóvenes, III; maduros, IV; viejos, V) de los pesos corporales completo (A. PESO) y modificado sin el peso testicular (B. PEMO) en machos de *Peromyscus melanotis* que habitan en un bosque templado de latitud media.

A. Peso completo, PESO (g)											
Primavera						Verano					
ANOVA: 4, 31, 35; 2.947; 0.036						ANOVA: 3, 43, 46; 9.863; 4.5E-05					
	I	II	III	IV	V		I	II	III	IV	V
I		0.18	0.13	0.08	0.02	I					
II	3.2		0.99	0.99	0.74	II			0.48	1.1E-04	0.0051
III	3.5	0.3		0.98	0.38	III		2.0		0.0051	0.07
IV	3.8	0.3	0.8		0.67	IV		6.8	5.0		1.00
V	4.8	1.7	2.6	1.9		V		5.0	3.5	0.2	
Verano						Otoño					
Kruskal-Wallis: 20.25; 1.5E-04						ANOVA: 3, 27, 30; 2.754; 0.062					
	I	II	III	IV	V		I	II	III	IV	V
I						I					
II			0.03	2.4E-04	0.021	II			0.56	0.86	0.04
III		37.5		1.4E-03	0.06	III		1.9		1.00	0.15
IV		13.0	35.0		0.88	IV		1.1	0.3		0.26
V		9.5	19.0	45.5		V		1.0	3.1	2.7	
Otoño						Invierno					
Kruskal-Wallis: 7.154; 0.067						Kruskal-Wallis: 8.626; 0.013					
	I	II	III	IV	V		I	II	III	IV	V
I						I					
II			0.16	0.46	0.025	II					

III	30.5			0.96	0.044	III		0.44	0.005
IV	8.0	33.0			0.19	IV	84.5		0.032
V	1.0	11.0	3.0			V	24.0	5.5	

B. Peso modificado, PEMO (g)

Invierno									
Kruskal-Wallis: 4.292; 0.117									
	I	II	III	IV	V				
I									
II									
III				0.94	0.04				
IV			99.0		0.20				
V			99.0	11.5					



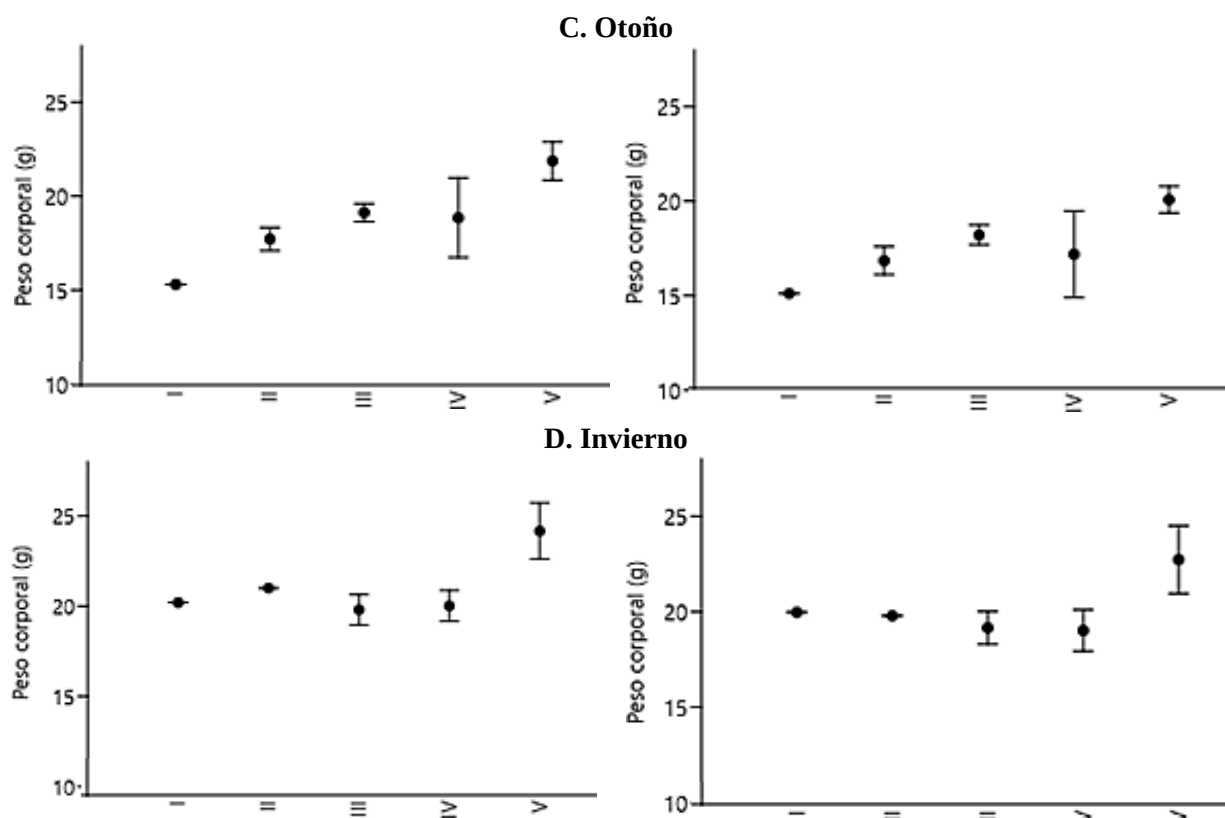


Figura 4.11. Comparaciones interetarias intraestacionales del peso corporal completo (PESO) y modificado sin el peso testicular (PEMO) en machos de *Peromyscus melanotis*, provenientes de bosques templados de latitud media. Ver simbología en Fig. 4.3.

Aspectos reproductivos

Hembras

Estado de la apertura vaginal (EAV)

Frecuencias poblacionales interestacionales o interetarias del EAV. Cuadro 4.12 muestra los datos sobre la apertura vaginal (AV: vagina cerrada, VC; vagina abierta, VA) en 138 hembras de *Peromyscus melanotis*, tanto en las estaciones del año como por categoría etaria. La proporción VC:VA para el total las hembras fue semejante, pero esto cambió en los arreglos por estación o por edad (Cuadro 4.12, Figura 4.12). En el otoño (Cuadro 4.12A,

Figura 4.12A) predominaron las hembras con VA, mientras que las hembras con VC predominaron en la primavera y en el invierno, siendo la proporción VC:CA igual durante el verano. En la agrupación por categorías etarias (Cuadro 4.12B, Figura 4.12B), excepto por las hembras viejas (V) con una proporción un poco mayor de VC y de las adultas maduras (IV) con la misma proporción de VA:VC. En las edades restantes (Cuadro 4.12, Figura 4.12B), la relación de hembras con VC, respecto de aquellas con VA, fue cuadruplicada en las hembras juveniles (I) y casi duplicada en las subadultas (II), pero sólo fue un poco mayor en las adultas jóvenes (III).

Cuadro 4.12. Estado estacional de la vagina en hembras de *Peromyscus melanotis*, procedentes de bosques templados de latitud media. Se muestran los conteos poblacionales (Total) y de hembras con la vagina cerrada (VC) o abierta (VA), mostrando sus respectivos porcentajes intraestacionales (misma estación, % T) e interestacionales (entre estaciones, % E), así como la proporción entre ellas (VC:VA).

	Total	VC	% T	% E	VA	% T	% E	VC:VA
A. Por estación del año								
Primavera	37	22	59.5	32.8	15	40.5	21.1	1.5:1
Verano	44	22	50	32.8	22	50	31	1:1
Otoño	31	8	25.8	11.9	23	74.2	32.4	1:3
Invierno	26	15	57.7	22.4	11	42.3	15.5	1.4:1
Total	138	67	48.6	99.9	71	51.4	100	1:1.1
B. Por categoría etaria								
Juveniles (I)	5	1	20	1.5	4	5.6	80	1:4
Subadultas (II)	26	10	38.5	14.9	16	22.5	61.5	1:1.6
Adultas jóvenes (III)	68	31	45.6	46.3	37	52.1	54.4	1:1.2
Adultas maduras (IV)	30	20	66.7	29.8	10	14.1	33.3	1:1
Adultas viejas (V)	9	5	55.5	7.5	4	5.6	44.4	1.25:1
Total	138	67	48.6	100	71	99.9	51.4	1:1.1

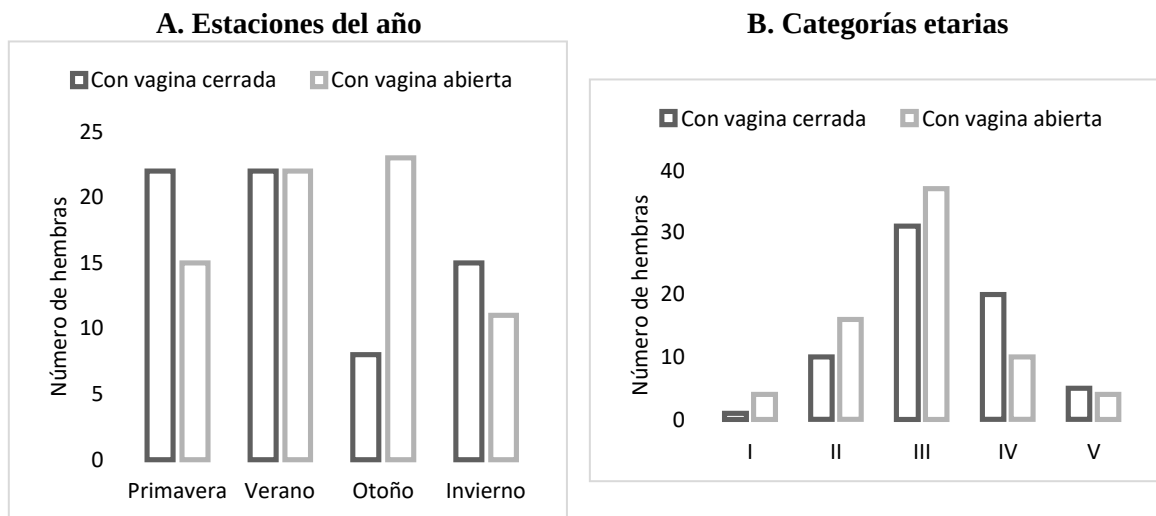


Figura 4.12. Número de hembras de *Peromyscus melanotis* con la vagina cerrada (VC) o abierta (VA) en las muestras recolectadas en bosques templados de latitud media, arregladas por estación (A) o categoría etaria (B: I-V, ver Fig. 4.2).

Frecuencias intraestacionales intraetarias del estado de la apertura vaginal (EV). El Cuadro 4.13 y la figura 4.13 muestran a las 138 hembras agrupadas por categoría etaria dentro de cada estación del año. Solo hubo una hembra juvenil (I) con VC en la primavera y dos con VA en el verano y el otoño, respectivamente; no se capturaron estas hembras en el invierno. En la primavera sólo se capturaron hembras subadultas (II) con VA, en el verano y el otoño las hembras con VA prácticamente duplicaron a las hembras con VC y en el invierno solo mostraron VC. En las adultas jóvenes (III) de la primavera predominaron ligeramente las de VC, en el verano la proporción VC:VA fue igual, mientras que las que tenían VC casi triplicaron a las hembras con VA en el otoño o casi las duplicaron en el invierno. En las hembras adultas maduras (IV) de la primavera, las que tenían VA triplicaron a las de VC y en el verano casi las duplicaron; mientras que esto se invirtió ligeramente en el otoño ($VC < VA$), en el invierno nuevamente por cada hembra con VA, seis tenían VC. En la primavera, las hembras adultas viejas (V) con VC triplicaron a las hembras con VA; todas las del verano

mostraron VC y todas las del otoño VA; en el invierno no se obtuvieron datos para las hembras V.

Cuadro 4.13. Números y porcentajes (%) interestacionales para las hembras de *Peromyscus melanotis* que presentaron la vagina cerrada (VC) o abierta (VA) dentro de cada estación del año, conforme a su categoría etaria (I-V); también se muestra la proporción intraestacional VC:VA en cada categoría etaria.

	VC	%	VA	%	VC:VA
Juveniles (I)					
Primavera	1	100	0	0	1:0
Verano	0	0	2	50	0:2
Otoño	0	0	2	50	0:2
Invierno	0	0	0	0	0:0
Total	1	100	4	100	1:4
Subadultas (II)					
Primavera	0	0	3	18.7	0:3
Verano	5	50	9	56.2	1:1.8
Otoño	2	20	4	25	1:2
Invierno	3	30	0	0	3:0
Total	10	100	16	99.9	1:1.6
Adultas jóvenes (III)					
Primavera	15	48.4	10	27	1.5:1
Verano	6	19.3	6	16.2	1:1
Otoño	4	12.9	11	29.7	1:2.75
Invierno	6	19.3	10	27	1:1.6
Total	31	99.9	37	99.9	1:1.2
Adultas maduras (IV)					
Primavera	3	15	1	10	3:1
Verano	9	45	5	50	1.8:1
Otoño	2	10	3	30	1:1.5
Invierno	6	30	1	10	6:1
Total	20	100	10	100	2:1
Adultas viejas (V)					
Primavera	3	60	1	25	3:1
Verano	2	40	0	0	2:0
Otoño	0	0	3	75	0:3
Invierno	0	0	0	0	0:0
Total	5	100	4	100	1.25:1

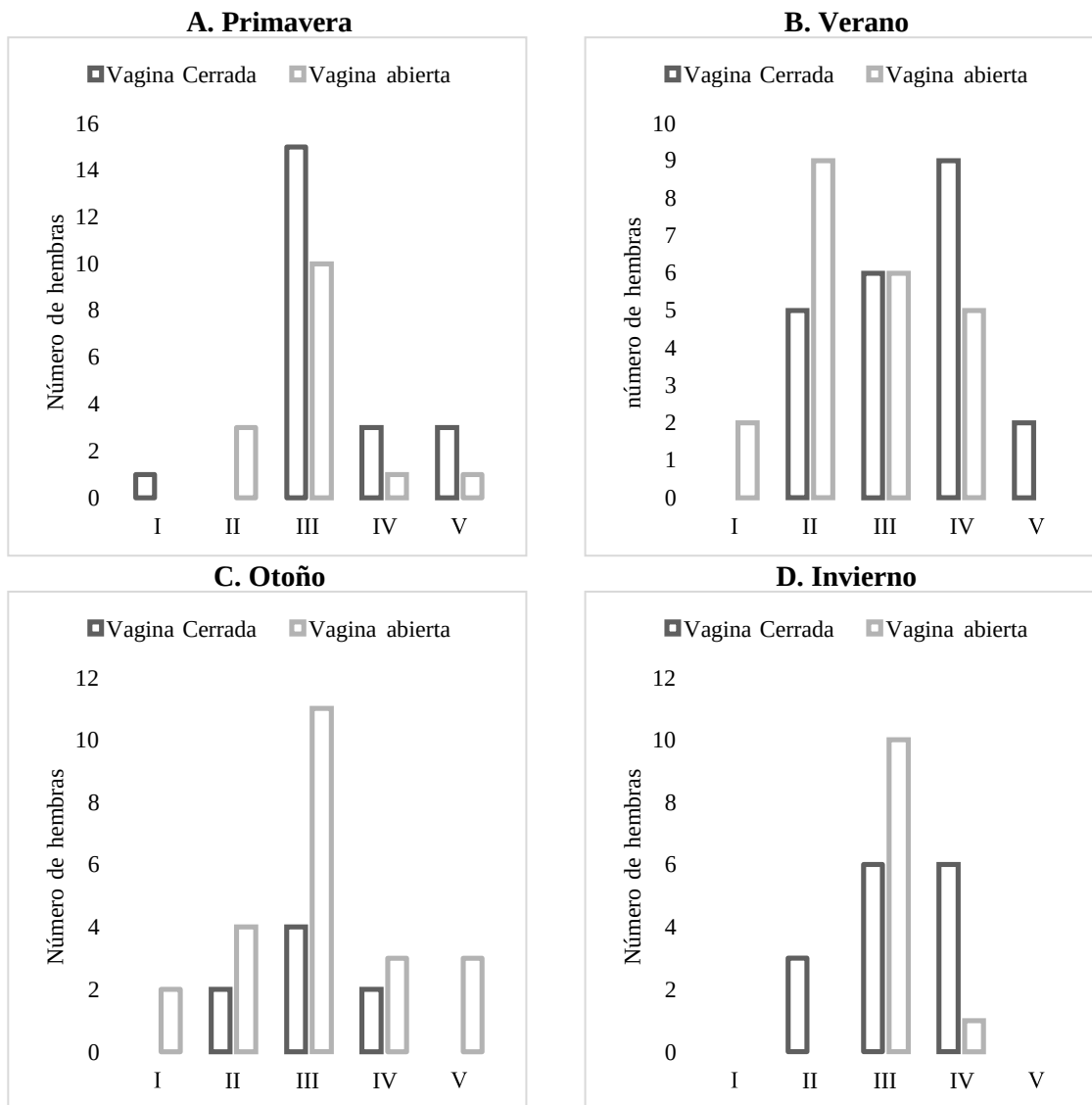


Figura 4.13. Número de hembras de *Peromyscus melanotis* capturadas en bosques templados de latitud media con la vagina cerrada (VC) o abierta (VA), conforme a su categoría etaria (I-V, ver Fig. 4.2) dentro de cada estación del año.

Gestación

Frecuencias poblacionales interestacionales o interetarias de hembras gestantes (G) y no-gestantes (NG). El Cuadro 4.14 muestra el número de hembras gestantes (G) o no gestantes (NG) de *Peromyscus melanotis*, capturadas en vida libre en bosques de latitud media. Del total

de las 149 hembras capturadas, tres cuartas partes no mostraron evidencias de preñez. Al agruparlas por estación (Cuadro 4.14A, Figura 4.14A), el mayor número de hembras G ocurre durante el verano, pero la proporción G:NG favorece ligeramente a las hembras NG. Con un número cada vez menor de hembras G siguen la primavera y el otoño, pero en la primera estación las hembras NG duplicaron a las G y en la segunda las triplicaron, respectivamente. En el invierno solamente hubo dos hembras G que fueron casi duplicadas por las hembras NG. En la agrupación por categorías etarias (Cuadro 4.14B, Figura 14B), las adultas jóvenes (III) y maduras (IV) tuvieron un mayor número de hembras G que las otras categorías etarias (I, II, V). Pero si se considera el porcentaje de hembras G vs. NG, en las juveniles (I) y subadultas (I) las primeras solo fueron una quinta parte y en las adultas III casi una tercera parte, mientras que en las adultas IV se elevaron a casi el 70% y en las viejas (V) al 85.7%.

Cuadro 4.14. Frecuencias estacionales de hembras gestantes (G) y no gestantes (NG) en *Peromyscus melanotis*, procedentes de bosques templados de latitud media. Se muestran también los conteos poblacionales (Total), junto con sus respectivos porcentajes intraestacionales (% T) e interestacionales (% E), así como la proporción entre ellas (G:NG).

	Total	G	% T	% E	NG	% T	% E	G:NG
A. Por estaciones del año								
Primavera	32	10	31.3	25.6	22	68.7	20.0	1:2.2
Verano	48	19	39.6	48.7	29	60.4	26.4	1:1.5
Otoño	33	8	24.3	20.5	25	75.7	22.7	1:3.1
Invierno	36	2	5.6	5.1	34	94.4	30.9	1:1.7
Total	149	39		100	110		100	1:2.8
B. Por categoría de edad								
Juveniles (I)	7	1	14.3	2.6	6	85.7	5.4	1:6
Subadultas (II)	28	4	14.3	10.2	24	85.7	21.8	1:6
Adultas jóvenes (III)	69	15	21.7	38.5	54	78.3	49.1	1:3.6
Adultas maduras (IV)	32	13	40.6	33.3	19	59.4	17.3	1:1.5
Adultas viejas (V)	13	6	46.2	15.4	7	53.8	6.4	1:1.2
Total	149	39		100	110		100	1:2.8

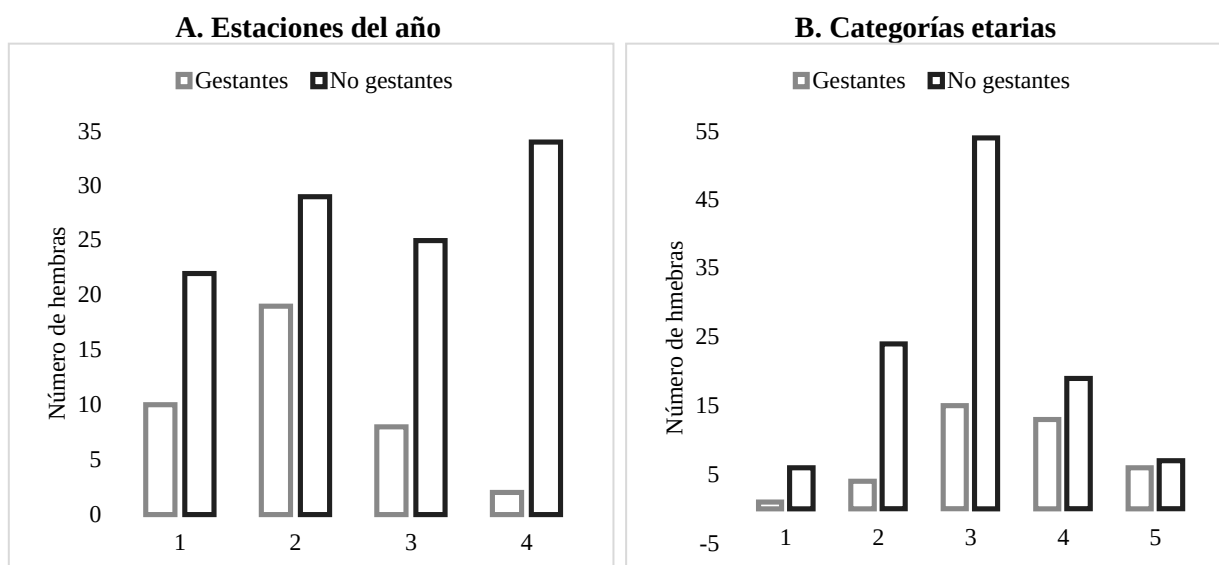


Figura 4.14. Número de hembras de *Peromyscus melanotis* gestantes (G) y no gestantes (NG), conforme a la estación del año (A) y categorías etarias (B: I-V, ver Fig. 4.2).

Frecuencias intraestacionales interetarias de hembras G y NG. En el Cuadro 4.15 y la figura 4.315, se muestran las frecuencias de hembras gestantes (G) y no gestantes (NG) en la muestra de *Peromyscus melanotis*, arregladas por categoría etaria dentro de cada estación del año. La proporción G:NG en la primavera para hembras juveniles (I) fue igual (Figura 4.15A), mientras que sólo se capturaron NG en verano, otoño e invierno (Figura. 4.15B-D). En la primavera y el verano (Figura 4.15A-B) las hembras subadultas (II) NG triplicaron a las G, mientras que en las otras dos estaciones no hubo G (Figura 4.15C-D). En las adultas jóvenes (III), las NG triplicaron a las G en primavera (Figura. 4.15A), en el verano la proporción fue igual (Figura 4.15B), en el otoño de cada ocho hembras, sólo una estaba G y en el invierno, de cada 21, sólo una lo estaba. En las adultas maduras (IV) de primavera hubo una G en cinco hembras (Figura 4.15A), en el verano la proporción G:NG fue semejante pero ligeramente

sesgada hacia las segundas, en el otoño todas las hembras IV capturadas eran G (Figura 4.15C) y en el invierno, de cada ocho hembras sólo una era G. Las hembras viejas (V) de la primavera triplicaron a las NG y en el verano las duplicaron, mientras que en el otoño el patrón se invirtió con dos NG por cada tres hembras (Figura 4.15C) y no se presentaron hembras G en el invierno (Figura 4.15D).

Cuadro 4.15. Números y porcentajes (%) interestacionales de hembras de *Peromyscus melanotis* gestantes (G) y no gestantes (NG) dentro de cada estación del año, conforme a su categoría etaria (I-V); también se muestra la proporción intraestacional G:NG en cada categoría etaria.

Estaciones	G	%	NG	%	G:NG
Juveniles (I)					
Primavera	1	100	1	16.7	1:1
Verano	0	0	2	33.3	0:1
Otoño	0	0	2	33.3	0:2
Invierno	0	0	1	16.7	0:1
Total	1	100	6	100	1:6
Subadultas (II)					
Primavera	1	25	3	12.5	1:3
Verano	3	75	10	41.7	1:3.3
Otoño	0	0	7	29.2	0:7
Invierno	0	0	4	16.6	0:4
Total	4	100	24	100	01:06
Adultas jóvenes (III)					
Primavera	4	26.7	13	24.1	1:3.25
Verano	8	53.3	8	14.8	1:1
Otoño	2	13.3	14	25.9	1:7
Invierno	1	6.7	19	35.2	1:19
Total	15	100	54	100	1:3.6
Adultas maduras (IV)					
Primavera	1	7.7	4	21	1:4
Verano	6	46.1	8	42.1	1:1.33
Otoño	5	38.5	0	0	
Invierno	1	7.7	7	36.8	1:7
Total	13	100	19	99.9	1.5:1
Adultas viejas (V)					
Primavera	3	50	1	14.3	3:1
Verano	2	33.3	1	14.3	2:1

Otoño	1	16.7	2	28.6	1:2
Invierno	0	0	3	42.8	0:3
Total	6	100	7	100	1:1.2

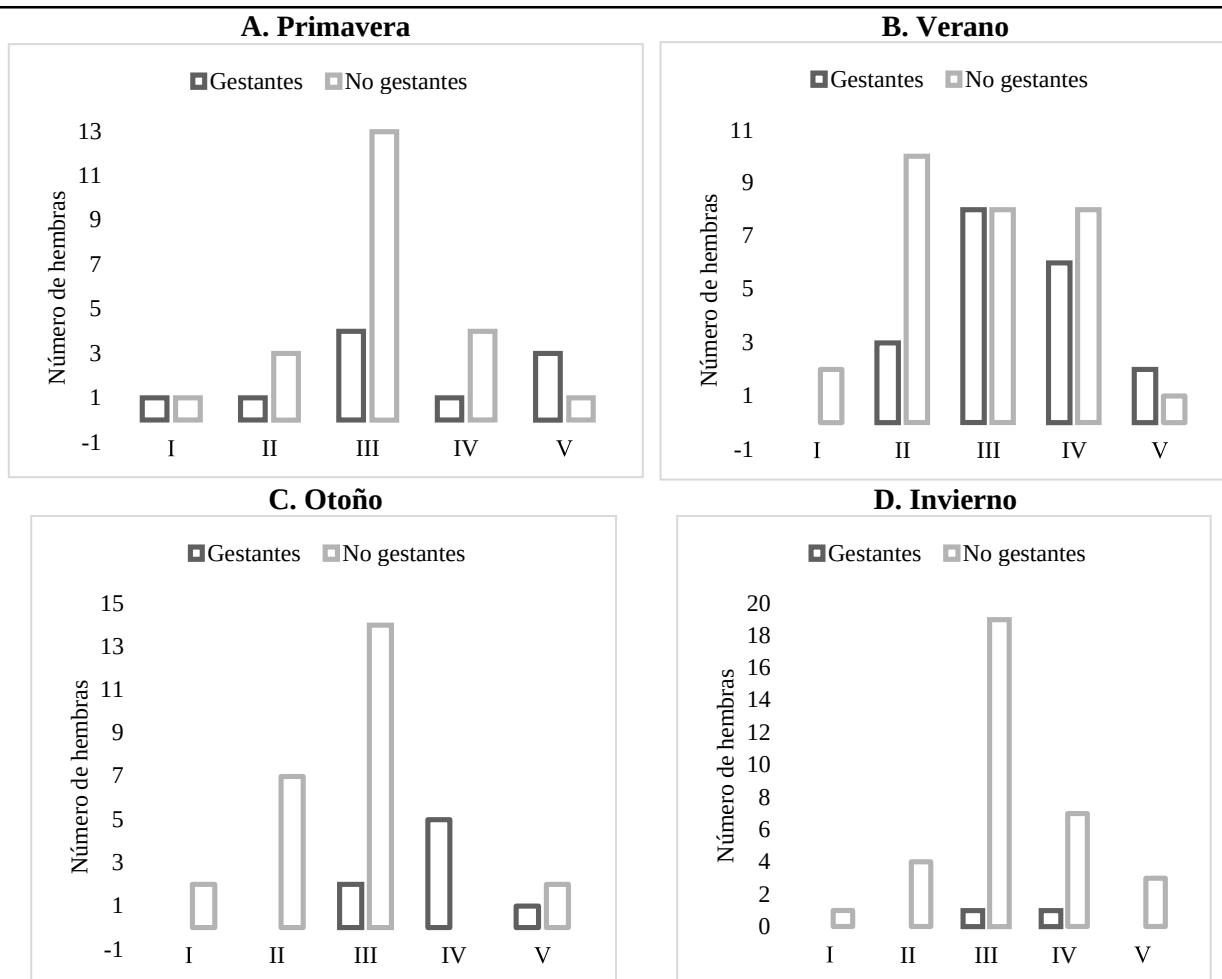


Figura 4.15. Número de hembras gestantes (G) y no gestantes (NG) de *Peromyscus melanotis* capturada en un bosque templado de latitud media, arregladas por categorías etarias (I-V, ver Fig. 4.2) en cada estación del año.

Tipo de gestación por el número y tipo de implantes encontrados en total y en cada útero (UI, UD). El Cuadro 4.16 presenta como fueron encontrados 125 implantes en los cuernos uterinos o úteros de las hembras de *Peromyscus melanotis* por su tipo (botones, embriones, fetos y cicatrices). En términos generales, considerando nivel de desarrollo de la gestación hasta el parto, los botones corresponden a gestación temprana, los embriones a gestación en desarrollo y los fetos al término de la gestación, mientras que las cicatrices indicarían parto.

En general, los implantes presentaron cierto sesgo en su posición, a favor del UD (Figura 4.16A), excepto por las cicatrices que predominaron en el UI. En toda la muestra, en los 54 implantes del UI y en los 71 implantes del UD, el predominio fue botones (gestación temprana) > fetos (gestación a término) > embriones (gestación en desarrollo) > cicatrices (partos).

Patrones estacionales. Un poco más del 20% de todos los implantes de las hembras de *Peromyscus melanotis* (Cuadro 4.16, Figura 4.16B), ocurrió en la primavera, luego aumentó al 50% en el verano para disminuir nuevamente al 20% en el otoño y seguir disminuyendo hasta casi un 5% en el invierno. Por tipo de implante, los botones (gestación inicial) predominaron en verano, seguidos por primavera, otoño e invierno. Los embriones (gestación en desarrollo) predominaron en primavera y verano, disminuyeron en otoño y no ocurrieron en invierno. Los fetos (gestación a término) predominaron en el verano, seguidos por el otoño y luego por la primavera e invierno con un porcentaje semejante. Sólo se encontraron cicatrices (partos) en el verano y especialmente en el otoño.

Cuadro 4.16. Números y porcentajes (%) de implantes por su tipo, en hembras de *Peromyscus melanotis* capturadas en bosques de latitud media. Se indican el número total en ambos cuernos uterinos o por su posición (útero izquierdo, UI; útero derecho, UD) y el porcentaje correspondiente, así como la proporción UI:ID. Los datos se arreglan para toda la muestra (Todos), por estaciones del año (Pr, primavera; Ve, verano; Ot, otoño; In, invierno) y por categorías etarias (II, subadultas; adultas: III, jóvenes; IV, maduras; V, viejas). Se omiten datos de hembras juveniles (I), donde sólo una presentó dos botones en el UD durante la primavera.

	Todas	%	UI	%	UD	%	UI:UD	Pr	%	UI	%	UD	%	UI:UD
Botones	54	43.2	23	42.6	31	43.7	1:1.35	11	40.7	6	46.1	5	35.7	1.2
Embriones	26	20.8	9	16.6	17	23.9	1:1.9	12	44.4	5	38.5	7	50	1.4
Fetos	34	27.2	15	27.8	19	26.8	1:1.27	4	14.8	2	15.4	2	14.3	1:1
Cicatrices	11	8.8	7	13	4	5.6	1.74:1	0	0	0	0	0	0	--
Suma	125	100	54	100	71	100	1:1.3	27	99.9	13	100	14	100	1:1.1
	Ve	%	UI	%	UD	%	UI:UD	Ot	%	UI	%	UD	%	UI:UD

Botones	32	50	12	48	1:20	51.3	1:1.7	9	32.1	4	30.8	5	33.3	1:1.25
Embriones	11	17.2	3	12	8	20.5	1:2.7	3	10.7	1	7.7	2	13.3	1:2
Fetos	17	26.6	6	24	11	28.2	1:1.8	9	32.1	5	38.5	4	26.7	1.25:1
Cicatrices	4	6.2	4	16	0	0	4:0	7	25	3	23	4	26.7	1:1.3
Suma	64	100	25	100	39	100	1:1.6	28	99.9	13	100	15	100	1:1.15
	In	%	UI	%	UD	%	UI:UD	II	%	UI	%	UD	%	UI:UD
Botones	2	33.3	1	33.3	1	33.3	1:1	12	54.5	7	58.3	5	50	1.4:1
Embriones	0	0	0	0	0	0	--	4	18.2	0	0	4	40	0:4
Fetos	4	66.7	2	33.7	2	66.7	1:1	4	18.2	3	25	1	10	3:1
Cicatrices	0	0	0	0	0	0	--	2	9.1	2	16.7	0	0	2:0
Suma	6	100	3	67	3	100	1:1	22	100	12	100	10	100	1.2:1
	III	%	UI	%	UD	%	UI:UD	IV	%	UI	%	UD	%	UI:UD
Botones	19	61.3	6	50	13	68.4	1:2.2	9	17.3	4	19	5	16.1	1:1.25
Embriones	5	16.1	2	16.7	3	15.8	1:1.5	11	21.2	4	19	7	22.6	1:1.75
Fetos	7	22.6	4	33.3	3	15.8	1.33:1	23	44.2	8	38.1	15	48.4	1:1.9
Cicatrices	0	0	0	0	0	0	--	9	17.3	5	23.8	4	12.9	1.25:1
Suma	31	100	12	100	19	100	1:1.6	52	100	21	99.9	31	100	1:1.5
	V	%	UI	%	UD	%	UI:UD							
Botones	12	66.7	6	66.7	6	66.7	1:1							
Embriones	6	33.3	3	33.3	3	33.3	1:1							
Fetos	0	0	0	0	0	0	--							
Cicatrices	0	0	0	0	0	0	--							
Suma	18	100	9	100	9	100	1:1							

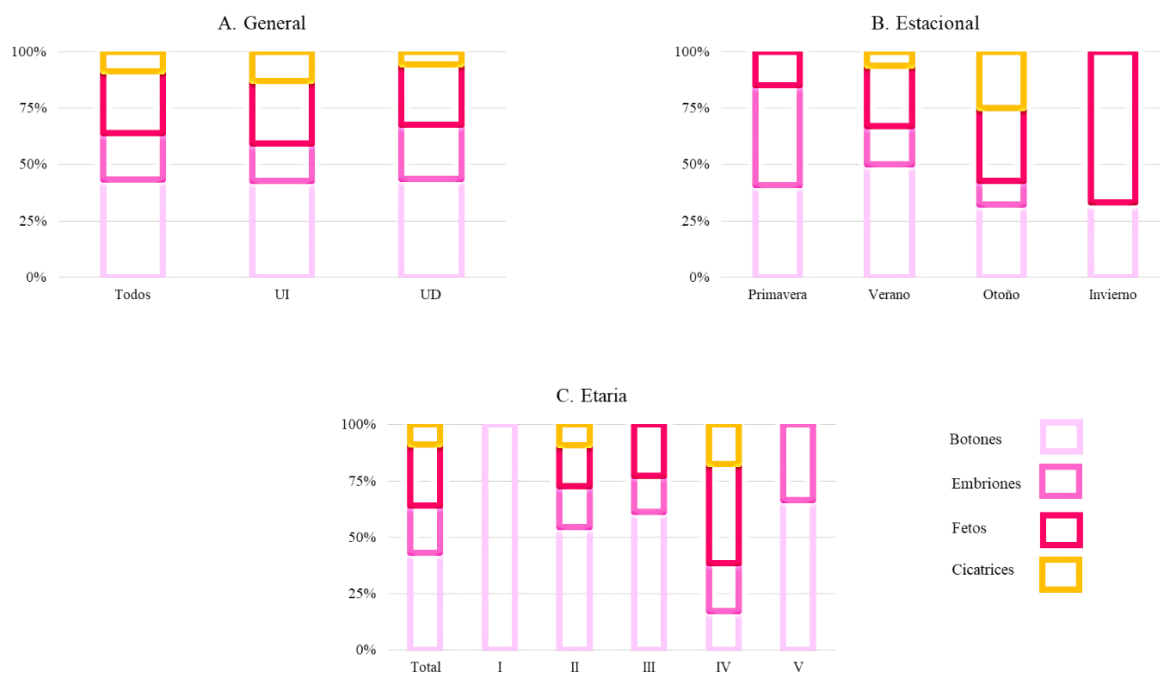


Figura 4.16. Distribución porcentual de implantes por su tipo, en todas las hembras preñadas de *Peromyscus melanotis*, conforme a: A. La muestra general, B. Estaciones del año (B) y C. Categorías etarias (C: I-V ver Fig. 4.2).

En la primavera predominaron la gestación temprana (botones) y en desarrollo (embriones), seguidas por unas cuantas gestaciones a término (fetos) y no hubo partos (cicatrices); este patrón fue semejante entre los cuernos uterinos (UD: embriones > botones > fetos; UI: botones > embriones > fetos). En la proporción del tipo de implante en los cuernos uterinos (UI:UD), durante la primavera, predominaron los botones y embriones en el UD (*e. g.*, inicio y desarrollo de la gestación), mientras que no hubo sesgo hacia alguno de los cuernos en la gestación a término (fetos). En el verano predominaron los botones, fetos, embriones y cicatrices, o sea, se iniciaron más gestaciones, seguidas por las gestaciones a término, gestaciones en desarrollo y los partos; sin embargo, el patrón difirió un poco entre los cuernos uterinos (UI: botones > fetos > cicatrices > embriones; UD: botones > fetos > embriones, no hubo cicatrices). En las proporciones UI:UD predominaron los embriones, fetos y botones en

el UD y las únicas cicatrices, como se mencionó, estuvieron en el UI. En el otoño, predominaron tanto los botones como los fetos (gestaciones tempranas y a término), seguidos por cicatrices y embriones (partos y gestación en desarrollo), pero este patrón general difirió entre los cuernos uterinos (UI: fetos > botones > cicatrices > embriones; UD: botones = fetos

= cicatrices > embriones). En las proporciones UI:UD, los implantes predominantes en el UI sólo fueron los fetos (gestación a término), mientras que las cicatrices, botones y embriones lo hicieron en el UD (*e. g.*, partos y gestaciones tempranas y en desarrollo). En el invierno no se presentaron gestaciones en desarrollo (embriones) ni partos (cicatrices) en ninguno de los cuernos uterinos, mientras que predominaron las gestaciones a término (fetos) sobre las gestaciones tempranas (botones), tanto en general como en cada cuerno uterino, en los cuales la proporción de gestaciones tempranas y a término fue la misma (botones = fetos).

Patrones etarios. En los implantes de las hembras de *Peromyscus melanotis* por categorías etarias (Cuadro 4.16, Figura 4.16C), solo se encontró una hembra juvenil (I) en gestación temprana con dos botones de implantación en el UD, durante la primavera. En las subadultas (II), el 50% fueron gestaciones tempranas (botones), seguidas por casi un 20% respectivo de gestaciones en desarrollo (embriones) y a término (fetos) y por un 10% para partos (cicatrices); en estas hembras, todos los embriones se localizaron en el UD y todas las cicatrices en el UI, variando el patrón entre los cuernos uterinos (UI: botones > fetos > cicatrices; UD: botones > embriones > fetos) y en la proporción UI:UD, predominaron las cicatrices, fetos y botones en el UI, pero los embriones lo hicieron en el UD. En general y en el UI de las adultas jóvenes (III), predominaron las gestaciones tempranas (botones), gestaciones a término (fetos) y en desarrollo (embriones), no hubo partos (cicatrices), pero en

el UD fue botones > embriones = fetos. En las proporciones UI:UD, salvo por los fetos predominantes en el UI, todo lo demás predominó en el UD (botones, embriones, y fetos). En las adultas maduras (IV), se encontró mayor porcentaje de gestaciones a término (fetos) que de gestaciones en desarrollo (embriones) y que gestaciones tempranas o partos (mismo porcentaje de botones y cicatrices); lo cual difirió entre los cuernos uterinos (UI: fetos > cicatrices > botones o embriones; UD: fetos > embriones > botones > cicatrices). La proporción de implantes UI:UD general favoreció al UD (fetos > embriones > botones), mientras que las cicatrices fueron más comunes en el UI. En las hembras viejas (V) no se encontraron gestaciones a término ni partos (fetos y cicatrices), siendo que las gestaciones tempranas (botones) duplicaron a las gestaciones en desarrollo (embriones), lo cual se repitió en cada cuerno uterino y, por ende, las proporción UI:UD respectivas tuvieron sesgo.

Patrones etarios intraestacionales. Se pudo apreciar el avance estacional de las distintas etapas de la gestación y partos entre hembras de *Peromyscus melanotis* de diferentes categorías etarias (Cuadro 4.16, Figura 4.17). Si se agrupan por los tipos de implantes (botones, embriones y fetos), hubo una disminución de registros, conforme las hembras eran más jóvenes. Sólo en la primavera se registraron hembras preñadas en las cinco categorías etarias (I-V). El verano fue la última estación con registro de subadultas (II) preñadas, mientras que el otoño lo fue para las adultas jóvenes (III), ya que en el invierno sólo se encontraron adultas preñadas de las edades IV y V. Estas dos últimas (IV y V) presentaron implantes en todas las estaciones del año.

En la primavera, la única juvenil (I) preñada, estaba en una fase más temprana de gestación (botones). En esta estación, las subadultas (II) también presentaron botones y un mayor avance

con embriones, lo cual continuó en el verano, llegando inclusive a los partos (cicatrices). Las adultas jóvenes (III) presentaron todas las etapas de gestación (botones, embriones y fetos) en primavera y verano, pero sólo las etapas más tempranas (botones) y tardías (fetos) de gestación en el otoño. Las adultas maduras (IV) presentaron gestación más temprana (botones) en el verano, otoño e invierno, un avance hacia gestación intermedia (embriones) en la primavera, verano y otoño, gestación a término en el otoño y partos en el verano y otoño. Las viejas (V) presentaron gestaciones más tempranas (botones) en todas las estaciones, gestación intermedia (embriones) de primavera a otoño y gestación a término (fetos) en el invierno.

Comparaciones para el total de implantes entre el UI y el UD.

Ninguna prueba paramétrica o no paramétrica mostró diferencias estadísticamente significativas en el número de implantes entre los cuernos uterinos (UI, útero izquierdo; UD, útero derecho) a nivel poblacional anual (Figura 18A; $F = 0.41$, $p = 0.54$; K-W: $H(X^2) = 0.02$, $p = 0.88$), ni por categorías de edad (Figura 18B-E; II, subadultas: $F = 0.06$, $p = 0.80$; K-W: $H(X^2) = 0.02$, $p = 0.88$; III, adultas jóvenes: $F = 0.31$, $p = 0.59$; K-W: $H(X^2) = 0.20$, $p = 0.88$; IV, adultas maduras: $F = 0.87$, $p = 0.38$; K-W: $H(X^2) = 0.52$, $p = 0.45$; V, adultas viejas: $F = 0.0$, $p = 1.0$; K-W: $H(X^2) = 0.0$, $p = 1.0$), ni por estaciones del año (Figura 18F-I; Primavera: $F = 0.01$, $p = 0.9$; K-W: $H(X^2) = 0.02$, $p = 0.88$; Verano, $F = 0.57$, $p = 0.47$; K-W: $H(X^2) = 0.33$, $p = 0.56$; Otoño: $F = 0.22$, $p = 0.64$; $H(X^2) = 0.18$, $p = 0.65$; Invierno: $F = 0.0$, $p = 1.0$; K-W: $H(X^2) = 0.0$, $p = 1.0$).

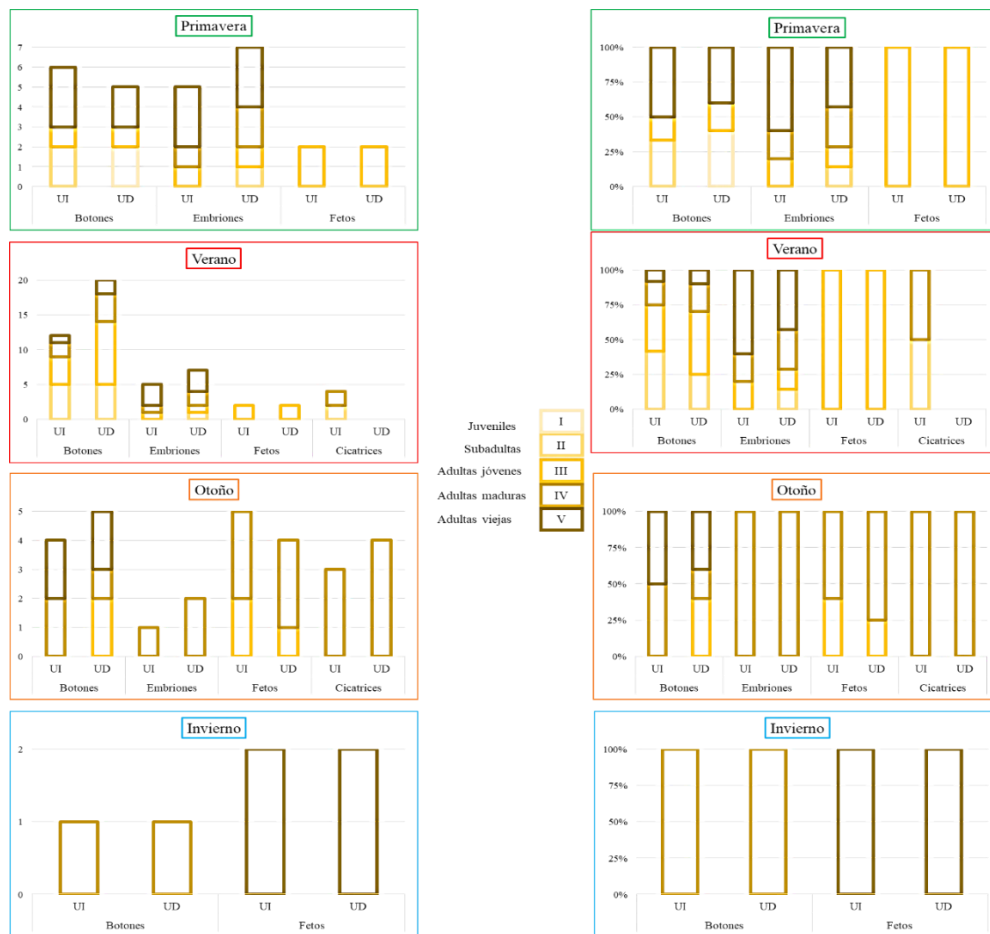
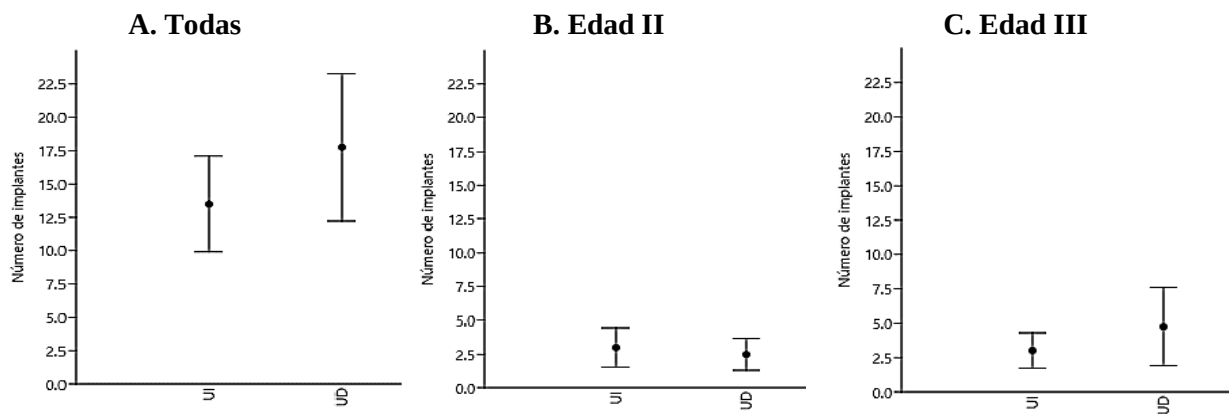


Figura 4.17. Distribución de implantes por su tipo en cada cuerno uterino (UI, útero izquierdo; UD, útero derecho) en las hembras preñadas de *Peromyscus melanotis*, de acuerdo con su categoría etaria en cada estación del año. Las gráficas de la izquierda corresponden a los conteos y las de la derecha a la proporción porcentual de tipos de implantes. Nótese que las primeras no están a la misma escala.



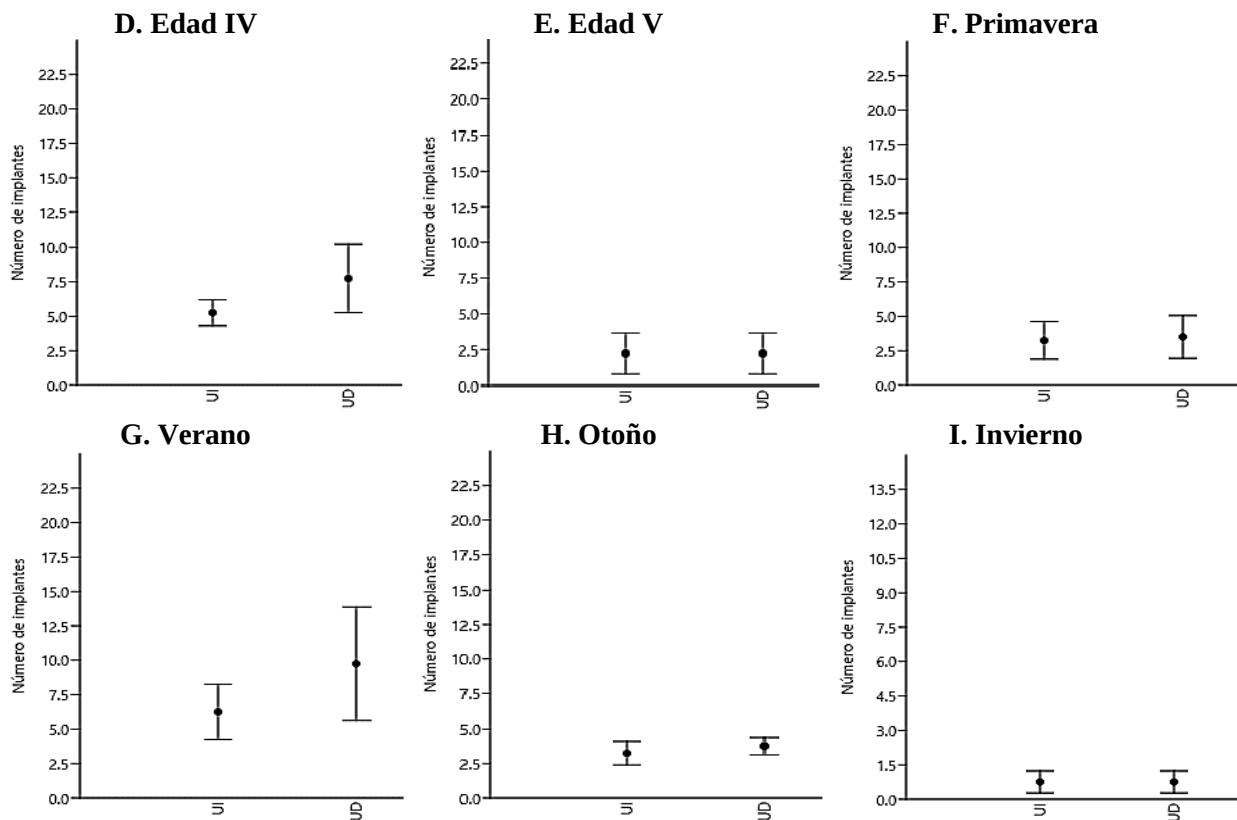


Figura 4.18. Comparaciones para el número promedio de implantes entre el útero izquierdo (UI) y el derecho (UD) en hembras preñadas de *Peromyscus melanotis*, incluyendo toda la muestra (A), las categorías etarias (B-E: I-V, ver Fig. 4.2) y por estaciones del año (F-I). Ver simbología en Fig. 4.3.

Lactancia

En la muestra poblacional de las hembras de *Peromyscus melanotis*, capturadas en bosques templados de latitud media, se encontraron 16 hembras lactantes (Cuadro 4.17, Figura 4.19). A nivel estacional (Cuadro 4.17, Figura 4.19A-B), sólo hubo una hembra lactante en la primavera, mientras que el 50% de ellas ocurrió en el verano, pero esa cantidad disminuyó a casi una tercera parte del total en el otoño y sólo hubo otras dos más en el invierno. La captura de hembras lactantes disminuyó a medida que aumentó su categoría etaria (Cuadro 4.17, Figura 4.19C-D), con más capturas de subadultas (II) lactantes que de adultas jóvenes (III),

maduras (IV) y, especialmente, de viejas (V). La hembra lactante de la primavera era una subadulta (II), en el verano se capturaron hembras lactantes de cualquier edad (II-V), en el otoño sólo adultas III y viejas (V) y en el invierno sólo una adulta IV.

Cuadro 4.17. Número y porcentaje (%) de hembras lactantes de *Peromyscus melanotis*, capturadas en bosques templados de latitud media, a nivel poblacional y conforme a la estación del año o la categoría etaria (II, subadultas; adultas: III, jóvenes; IV, maduras y V, viejas).

	II	III	IV	V	Suma
Primavera	1				1
Verano		5	2	2	9
Otoño			3	1	4
Invierno		1	1		2
Suma	1	6	6	3	16

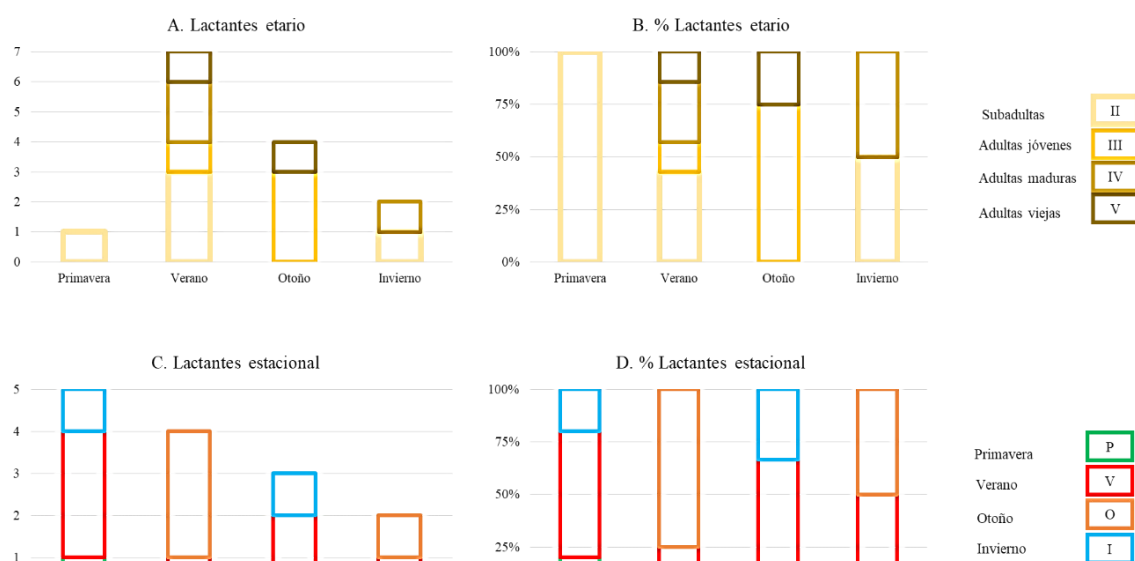


Figura 4.19. Frecuencia de hembras lactantes en *Peromyscus melanotis*, arregladas por estaciones del año (A-B) y por categorías de edad (C-D). Los gráficos a la izquierda son conteos y a la derecha porcentajes.

Ciclo ovárico: folículos, cuerpos blancos, cuerpos rojos y cuerpos lúteos

Folículos en el OD y en el OI. El registro a simple vista o con microscopio estereoscópico de folículos en los ovarios, integra estas fases: a) los pequeños folículos visibles, pero no desarrollados, corresponden a folículos primordiales; b) los folículos en desarrollo incluyen folículos primarios y pre-antrales; c) los folículos desarrollados son los folículos antrales. En general, se observaron 109 folículos en el ovario izquierdo (OI) y 112 en el derecho (OD), los cuales cuando se agruparon por estación (Cuadro 4.18A), fueron más abundantes en el verano seguidos en orden decreciente por los del invierno, otoño y primavera. En el OI el número de folículos en orden descendente correspondió a verano > invierno-primavera > otoño, pero en el OD el arreglo fue verano > invierno > otoño > primavera. En las proporciones OI:OD, el número de folículos sólo predominó en el OI en la primavera, en el verano fue igual y en el otoño e invierno, predominó en el OD.

Al agrupar a las hembras por categorías etarias (Cuadro 4.18B), en general y en cada gónada (OI, OD), las adultas jóvenes (III) tuvieron el mayor número de folículos y casi duplicaron el de la segunda edad con más folículos (subadultas, II); luego siguieron las adultas maduras con casi un 30% menos de folículos y a partir de ellas, las adultas viejas (V) y, especialmente las juveniles (I), tuvieron casi dos veces menos folículos. Excepto por las juveniles (I) donde fue a la inversa, y por las adultas maduras (IV) donde fue igual, la proporción folicular OI:OD favoreció ligeramente al OD en las otras categorías etarias (viejas, V; subadultas, II; adultas maduras, IV).

Cuadro 4.18. Conteos estacionales (A) y por categoría etaria (B) del número de folículos en general (Total), o en cada gónada (OI, ovario izquierdo; OD, ovario derecho), junto con sus porcentajes (%)

respectivos y proporciones (OI:OD), en hembras de *Peromyscus melanotis*, procedentes de bosques templados de latitud media.

A. Folículos por estaciones del año							
	Total	%	OI	%	OD	%	OI:OD
Primavera	46	20.8	27	24.8	19	17	1.4:1
Verano	66	29.9	33	30.3	33	29.4	1: 1
Otoño	53	24	22	20.1	31	27.7	1: 1.4
Invierno	56	25.3	27	24.8	29	25.9	1: 1.1
Total	221	100	109	100	112	100	

B. Folículos por categoría etaria							
	Total	%	OI	%	OD	%	OI:OD
Juveniles (I)	10	4.5	6	5.5	4	3.6	1.5:1
Subadultas (II)	52	23.5	25	22.9	27	24.1	1:1.1
Adultas jóvenes (III)	103	46.6	51	46.8	52	46.4	1:1
Adultas maduras (IV)	38	17.2	19	17.4	19	17	1:1
Adultas viejas (V)	18	8.1	8	7.3	10	8.9	1:1.3
Total	221	99.9	109	99.9	112	100	

En la agrupación intraestacional interetaria (Figura 4.20), las adultas jóvenes (III) tuvieron el mayor número de folículos en todas las estaciones, mientras que las juveniles (I, primavera-invierno) y las viejas (V, verano-otoño) tuvieron el menor número de folículos. Las juveniles (I) sólo registraron folículos en primavera y otoño con la misma cantidad. De mayor a menor, el número de folículos entre las categorías etarias fue: subadultas (II), otoño > verano > invierno > primavera; adultas III, verano > invierno > otoño > primavera; adultas IV, verano > otoño > invierno > primavera; viejas (V), invierno > primavera > otoño y no registraron folículos en verano. En primavera, predomina el número de folículos en el OI en todas las edades. En el verano es en el OD en las hembras II y IV, pero en las hembras III es en el OI. En el otoño, predominan los folículos en el OD entre las edades, salvo por las hembras I con el mismo número de folículos en ambos ovarios. En invierno, los ovarios tienen el mismo número de folículos en las hembras adultas (III-V), pero en las subadultas (II) predomina el OD.

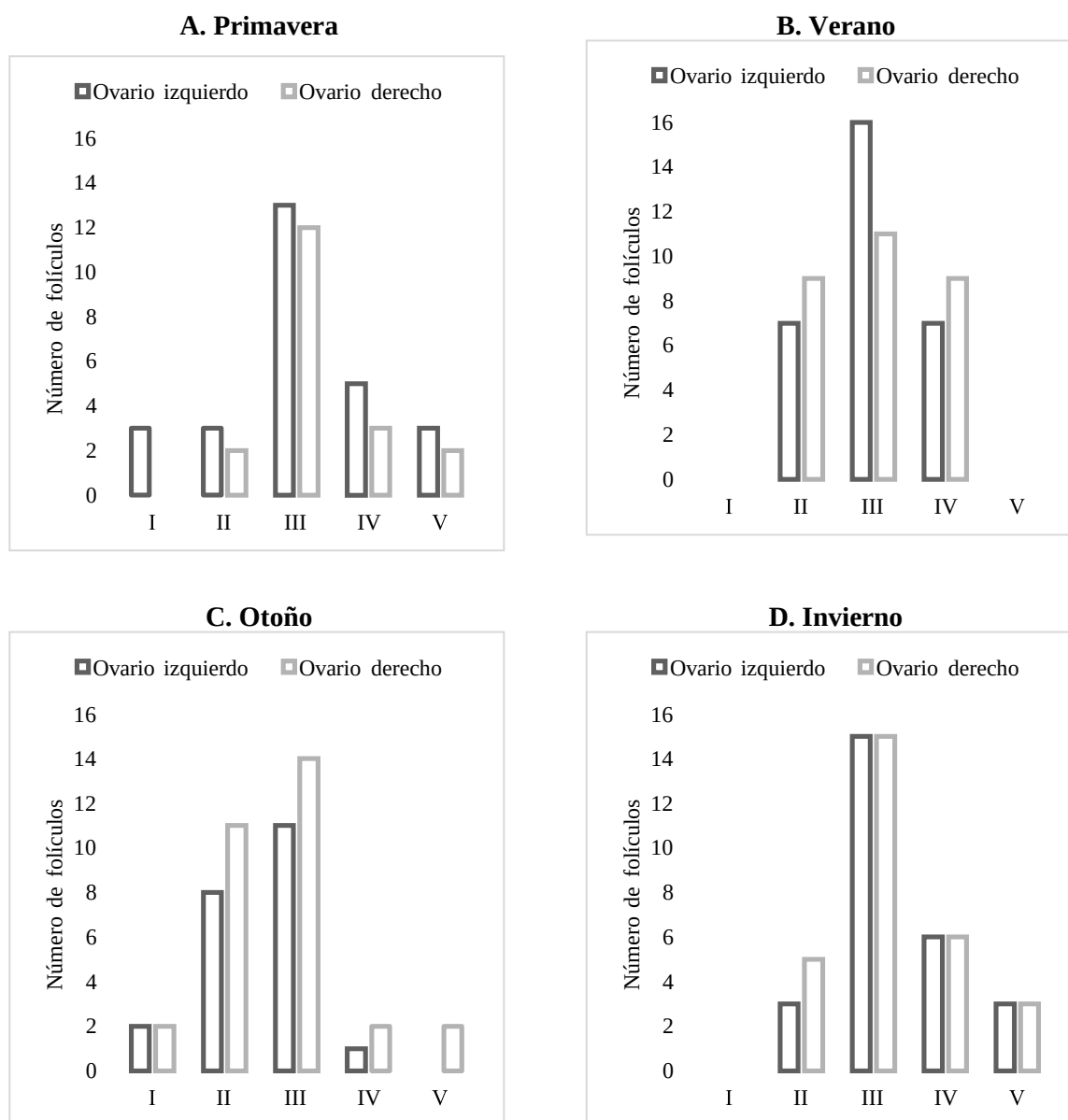


Figura 4.20. Producción por categorías etarias (I-V, ver Fig. 4.2) en las estaciones del año (A-D) de folículos en los ovarios izquierdo (OI) y derecho (OD) en hembras de *Peromyscus melanotis*, capturadas en vida libre dentro de bosques templados de latitud media.

Comparaciones del número de folículos entre el OD y el OI

Ninguna prueba (paramétrica, no paramétrica) mostró diferencias estadísticamente significativas (Figura 4.21) entre el número de folículos en el ovario izquierdo (OI) y el ovario derecho (OD) en las hembras de *P. melanotis*, ni por estaciones del año (ANOVA: $F = 0.03$, p

= 0.85; K-W: $H(X^2) = 0.18$; $p = 0.66$), ni por categorías etarias (ANOVA: $F = 0.0025$, $p = 0.96$; K-W: $H(X^2) = 0.08$; $p = 0.77$).

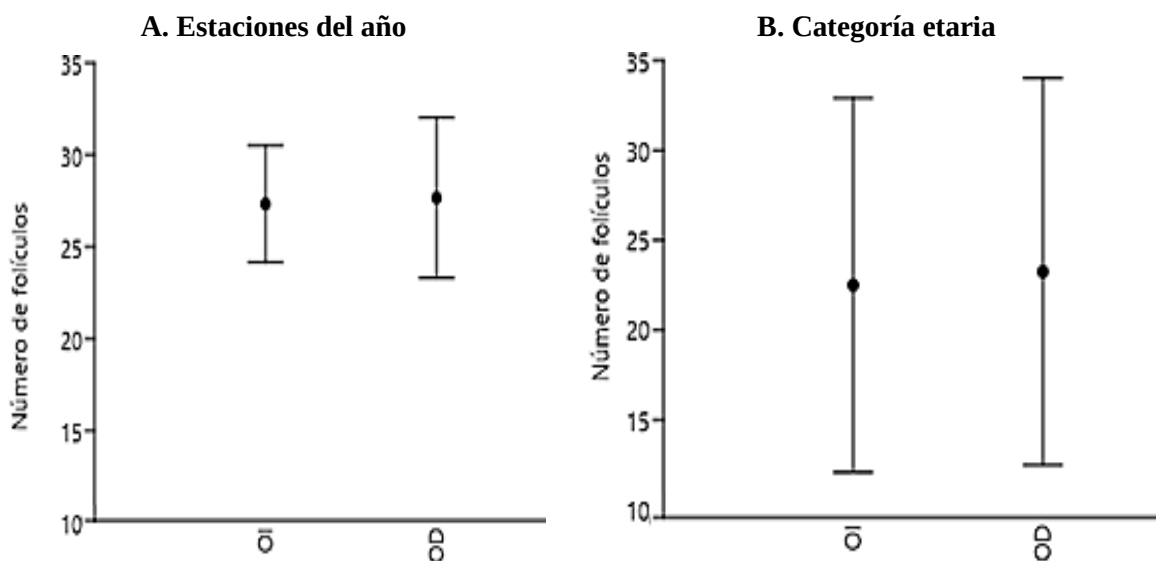


Figura 4.21. Comparaciones entre el número de folículos del ovario izquierdo (OI) y el derecho (OD) en toda la muestra de hembras de *Peromyscus*, tanto a nivel estacional (A) como por categorías etarias (B). Ver Fig. 4.3 para simbología.

Cuerpos ováricos rojos (CR), lúteos (CL) y blancos (CB). Después de la fase folicular, donde se promueve el crecimiento de los folículos desde primordiales hasta antrales (metaestro, diestro y proestro), se pudieron distinguir distintos tipos de cuerpos ováricos, a simple vista o con microscopio estereoscópico, a partir del estro (ovulación) y de las fases que siguieron en las hembras ciclantes de *Peromyscus melanotis* (Cuadro 4.19, Figura 4.22). En la distribución estacional y etaria de cuerpos ováricos, en general, los cuerpos rojos (CR) corresponden al complejo cúmulo-ovocito (CCO) con alta irrigación sanguínea, siendo folículos maduros por ser o ya estar ovulados (ruptura del cúmulo), los cuales son indicadores de la ovulación durante el estro. Los cuerpos lúteos (CL) revelan post-ovulación (fase luteinizante que va del metaestro al proestro) con la formación de cicatrices uterinas amarillas, las cuales producen

hormonas esteroides sexuales (HES: *e. g.*, estradiol, E₂, para el engrosamiento del endometrio, junto con progesterona, P₄, para el bloqueo de GnRH en hipotálamo y mayor crecimiento del endometrio). Los cuerpos blancos (CB) son las cicatrices ováricas reducidas de los CL que han perdido su capacidad para producir HES y, por ende, son indicadores del término del ciclo ovárico (folículos, cuerpos, cicatrices).

Cuadro 4.19. Número de cuerpos ováricos a nivel estacional (A) o etario (B), de acuerdo con su tipo en toda la muestra (Total), en el ovario izquierdo (OI) y en el ovario derecho (OD), junto con sus respectivos porcentajes interestacionales (%) y proporciones interováricas (OI:OD) en hembras silvestres de *Peromyscus melanotis*, capturadas en bosques templados de latitud media. Los datos están arreglados por estaciones del año (A) y por categorías etarias (B).

	Total	%	OI	%	OD	%	OI:OD
A. Por estaciones del año							
Cuerpos rojos (CR)							
Primavera	16	23.5	2	7.7	14	33.3	1:7
Verano	29	42.6	14	53.8	15	35.7	1:1.1
Otoño	23	33.8	10	38.5	13	31	1:1.3
Invierno	0	0	0	0	0	0	--
Total	68	100	26	100	42	100	1:1.6
Cuerpos lúteos (CL)							
Primavera	35	24.1	15	19.2	20	29.9	1:1.3
Verano	62	42.8	39	50	23	34.3	1.7:1
Otoño	29	20	16	20.5	13	19.4	1.2:1
Invierno	19	13.1	8	10.2	11	16.4	1:1.4
Total	145	100	78	100	67	100	1.2:1
Cuerpos blancos (CB)							
Primavera	9	17.6	5	27.8	4	12.1	1.25:1
Verano	22	43.1	5	27.8	17	51.5	1:3.4
Otoño	4	7.8	0	0	4	12.1	0:4
Invierno	16	31.4	8	44.4	8	24.2	1:1
Total	51	100	18	100	33	100	1:1.8
B. Por categorías etarias							
Cuerpos rojos (CR)							
Juveniles (I)	0	0	0	0	0	0	--
Subadultas (II)	6	11.8	2	11.1	4	12.2	1:2
Adultas jóvenes (III)	21	41.2	7	38.9	14	42.4	1:2
Adultas maduras (IV)	24	47	9	50	15	45.4	1:1.7

Adultas viejas (V)	0	0	0	0	0	0	
Total	51	100	18	100	33	100	1:1.8
Cuerpos lúteos (CL)							
Juveniles (I)	3	2.1	0	0	3	4.5	1:1
Subadultas (II)	39	26.9	24	30.8	15	22.4	1.6:1
Adultas jóvenes (III)	44	30.3	24	30.8	20	29.8	1.2:1
Adultas maduras (IV)	46	31.7	24	30.8	22	32.8	1.1:1
Adultas viejas (V)	13	9	6	7.7	7	10.4	1:1.2
Total	145	100	78	100	67	100	1.2:1
Cuerpos blancos (CB)							
Juveniles (I)	0	0	0	0	0	0	--
Subadultas (II)	6	11.8	2	11.1	4	12.2	1:2
Adultas jóvenes (III)	21	41.2	7	38.9	14	42.4	1:2
Adultas maduras (IV)	24	47	9	50	15	45.4	1:1.7
Adultas viejas (V)	0	0	0	0	0	0	--
Total	51	100	18	100	33	100	1:1.8

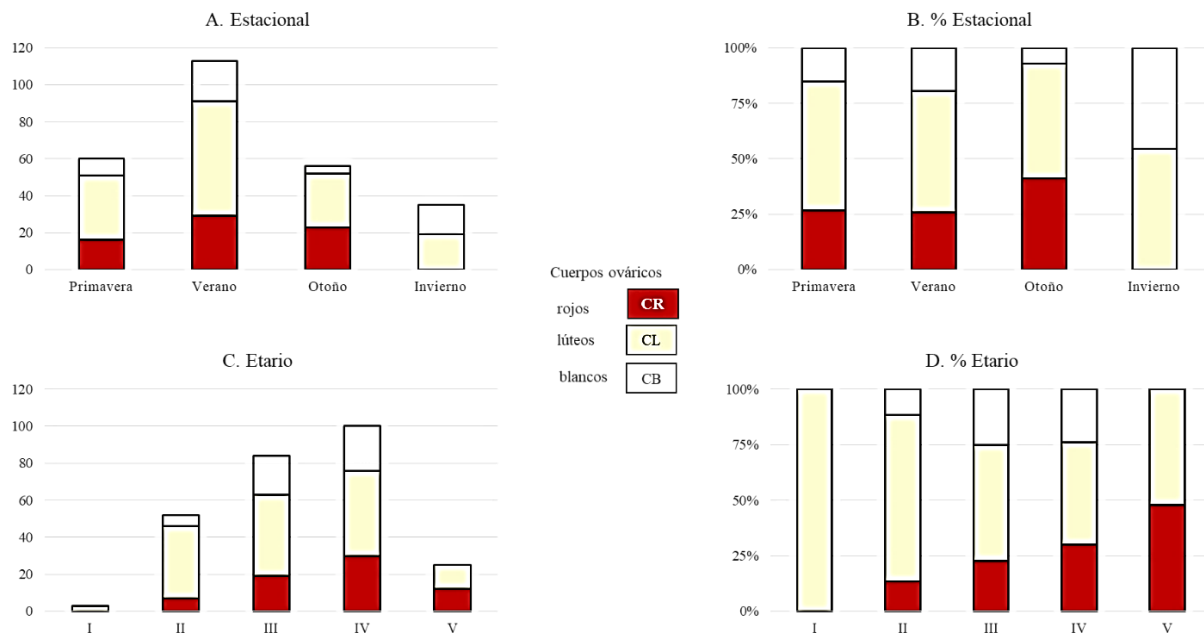


Figura 4.22. Distribución estacional (A-B) y etaria (C-D) de cuerpos ováricos según su tipo en hembras silvestres de *Peromyscus melanotis*, capturadas en bosques templados de latitud media. Las gráficas de la derecha (A, C) representan conteos y a la izquierda (B, D), porcentajes.

Cuerpos rojos (ovulación). Los 68 cuerpos rojos (CR) encontrados en la muestra total de hembras silvestres de *Peromyscus melanotis* (Cuadro 4.19) e indicadores de ovulación, predominaron más en el ovario derecho que en el izquierdo (OD, n = 42; OI, n = 26). Por estaciones del año (Cuadro 4.19A, Figura 4.22A-B), las hembras presentaron ovulaciones (CR) de mayor a menor cantidad en verano > otoño > primavera; no se encontró ninguno CR en el invierno. El patrón general se repitió en el OI, pero en el OD la primavera siguió al verano. En la proporción OI:OD, siempre predominaron las ovulaciones (CR) en el OD, especialmente en primavera. Entre las categorías etarias (Cuadro 19B, Figura 22C-D), no se encontraron juveniles (I) ni en las adultas viejas (V) ovulando (CR), mientras que en las edades restantes, el número de CR aumentó con la edad y prácticamente tuvieron el doble de ovulaciones en el OD que en el OI. En las subadultas (II) se observó una escasa cantidad de CR, la cual fue triplicada en las adultas jóvenes (III) y las adultas maduras (IV) mostraron un número todavía ligeramente mayor que las últimas.

Cuerpos lúteos (post-ovulación). Se registró un total de 145 cuerpos lúteos (CL) en las hembras de *P. melanotis*, predominando su número en el OI sobre el OD (Cuadro 4.19, Figura 4.22). A nivel estacional (Cuadro 4.19A, Fig. 4.22A-B), e indicando mayor cantidad de producción de E₂ y P₄ durante la fase luteinizante, el orden de mayor a menor número de CL fue verano > primavera > otoño > invierno. La proporción OI:OD de CL favoreció al OD en invierno y primavera y al OI en verano y otoño. Entre las categorías etarias (Cuadro 4.19B, Figura 4.22C-D), las adultas maduras (IV) tuvieron mayor número de CL, seguidas de cerca por las adultas jóvenes (III) y luego por las subadultas (II), mientras que las adultas viejas (V) tuvieron un número tres veces menor que las últimas y las juveniles (I) cuatro veces menos

que las viejas. En las hembras I, la cantidad de CL fue igual en ambos ovarios, mientras que en las hembras II-IV, los CL predominaron en el OI en orden decreciente, conforme aumentó la edad, pero en las adultas viejas (V) hubo cierta tendencia hacia el OD.

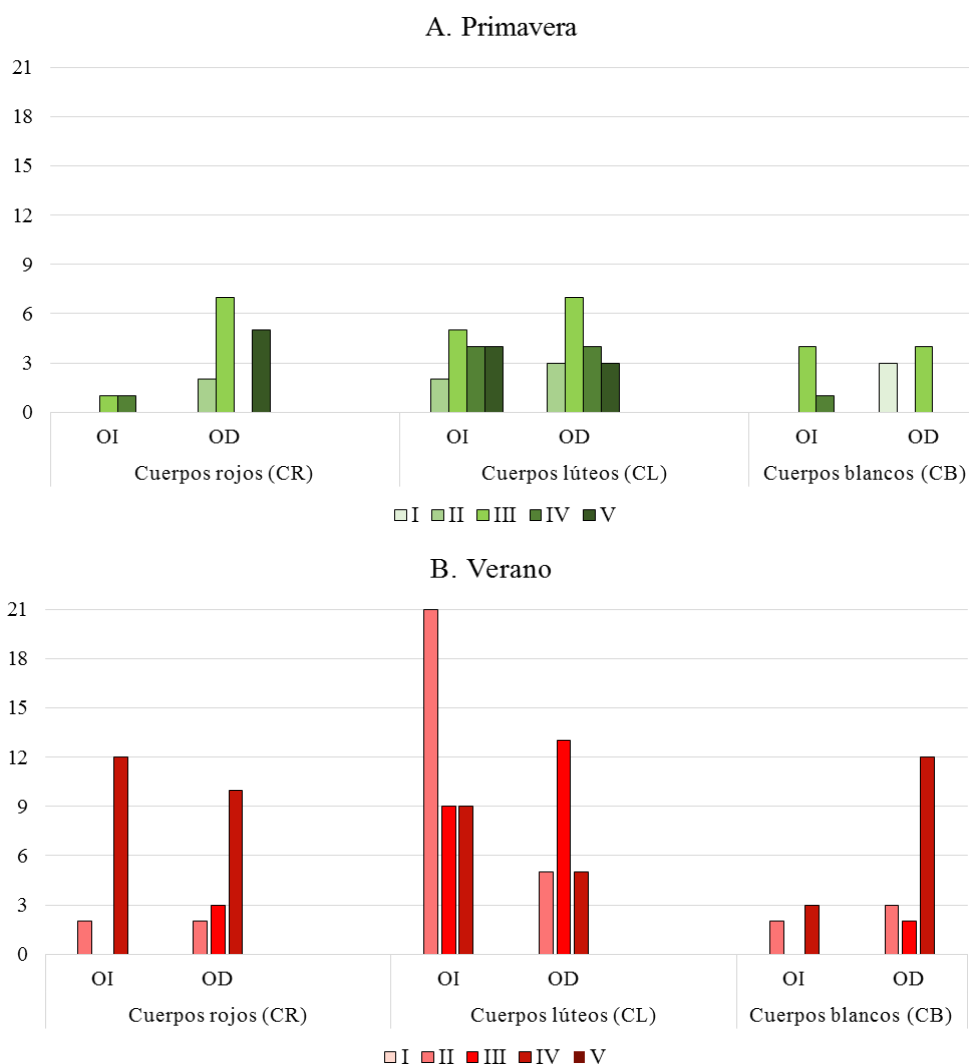
Cuerpos blancos (cicatrices). Se encontraron 51 cuerpos blancos (CB) en la muestra de hembras silvestres de *P. melanotis* (Cuadro 4.19) con cierta tendencia general a que su número en el OD duplicara el del OI. Las estaciones (Cuadro 4.19A, Figura 4.22A-B) arregladas de mayor a menor cantidad de CB fueron verano > otoño > primavera > invierno, con una disminución del doble hacia las dos últimas. En primavera el OI tuvo ligeramente más CB que el OD, en el verano el OD triplicó los CB del OI y en el otoño sólo hubo CB en el OD, mientras que en invierno la proporción fue igual entre los ovarios. En las categorías etarias (Cuadro 4.19B, Figura 4.22C-D), no se encontraron CB en las juveniles (I) ni en las adultas viejas (V). Entre las otras categorías etarias, los CB predominaron en el OD y su producción aumentó con la edad: IV > III > II; las últimas con tres veces menos de CB).

Cuadro 4.20. Número de cuerpos ováricos según su tipo (CR, cuerpos rojos; CL, cuerpos lúteos; CB, cuerpos blancos) por estación (P, primavera; V, verano; O, otoño; I, invierno) con sus porcentajes interestacionales (%) en cada ovario (OI, OD) y sus proporciones (Razón) interovárica y entre tipos de cuerpos en hembras silvestres de *Peromyscus melanotis* de distintas categorías etarias, capturadas en bosques templados de latitud media.

	Ovario izquierdo (OI)						Ovario derecho (OD)						Razón OI:OD			Razón CR:CL: CB
	CR	%	CL	%	CB	%	CR	%	CL	%	CB	%	CR	CL	CB	
Juveniles (I)																
P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	3	0	0	0	0:3	0:0:3
V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
O	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Suma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	3	0	0	0	0:3	0:0:3
Subadultas (II)																
P	0	0	2	8.3	0	0	2	40	3	30	0	0	0:2	1:1.5	0	1:2.5:0
V	2	100	21	87.5	2	100	2	40	5	50	3	75	1:1	4.2:1	1:1.5	1:6.5:1. 25
O	0	0	0	0	0	0	1	20	1	10	1	25	0:1	0:1	0:1	1:1:1
I	0	0	1	4.2	0	0	0	0	1	10	0	0	0	1:1	0	0:1:0
Suma	2	100	24	100	2	100	5	100	10	100	4	100	1:2.5	2.4:1	2:0	1.2:5.5: 1
Adultas jóvenes (III)																
P	1	33.3	5	20.8	4	57	7	43.7	7	25.9	4	28.6	1:7	1:1.4	1:1	1:1.4:1
V	0	0	9	37.5	0	0	3	18.7	13	48.1	2	14.3	0:3	1:1.4	0:2	1.5:11:1
O	2	66.7	8	33.3	0	0	6	37.5	6	22.2	3	21.4	1:3	1.3:1	0:3	2.7:4.7: 1
I	0	0	2	8.3	3	43	0	0	1	3.7	5	35.7	0	2:1	1:1.7	0:1:2.7
Suma	3	100	24	99.9	7	100	16	100	27	99.9	14	100	1:5.3	1:1.1	2:0	1:2.7:1. 1

							Adultas maduras (IV)											
P	1	6.2	4	16.7	1	11	0	0	4	17.4	0	0	1:0	1:1	1:0	1:8:1		
V	12	75	9	37.5	3	33	10	71.4	5	21.7	12	80	1.2:1	1.8:1	1:4	1.6:1:1. 1		
O	3	18.7	6	25	0	0	4	28.6	5	21.7	0	0	1:1.3	1.2:5	0	1:1.6:0		
I	0	0	5	20.8	5	56	0	0	9	39.1	3	20	0	1:1.8	1.7:1	0:1.7:1		
Suma	16	100	24	100	9	100	14	100	23	99.9	15	100	1.1:1	1.04:1	1:1.7	1.25:3:1		
							Adultas viejas (V)											
P	0	0	4	66.7	0	0	5	71.4	3	75	0	0	0:5	1.3:1	0	1:1.4:0		
V	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
O	5	100	2	33.3	0	0	2	28.6	1	25	0	0	2.5:1	02:01	0	2.3:1:0		
I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
Suma	5	100	6	100	0	0	7	100	4	100	0	0	1:1.4	1.5:1	0	1.2:1:0		

Conteo intraestacional interetario de cuerpos ováricos. El Cuadro 4.20 y la figura 4.23 muestran la distribución de los cuerpos rojos (CR), lúteos (CL) y blancos (CB) en cada ovario (OI, OD) para cada categoría etaria (I-V) por estaciones del año; en el primero se muestran los datos para cada ovario (OI, OD), para el total, así como sus respectivos porcentajes y proporciones entre los tipos de cuerpos.



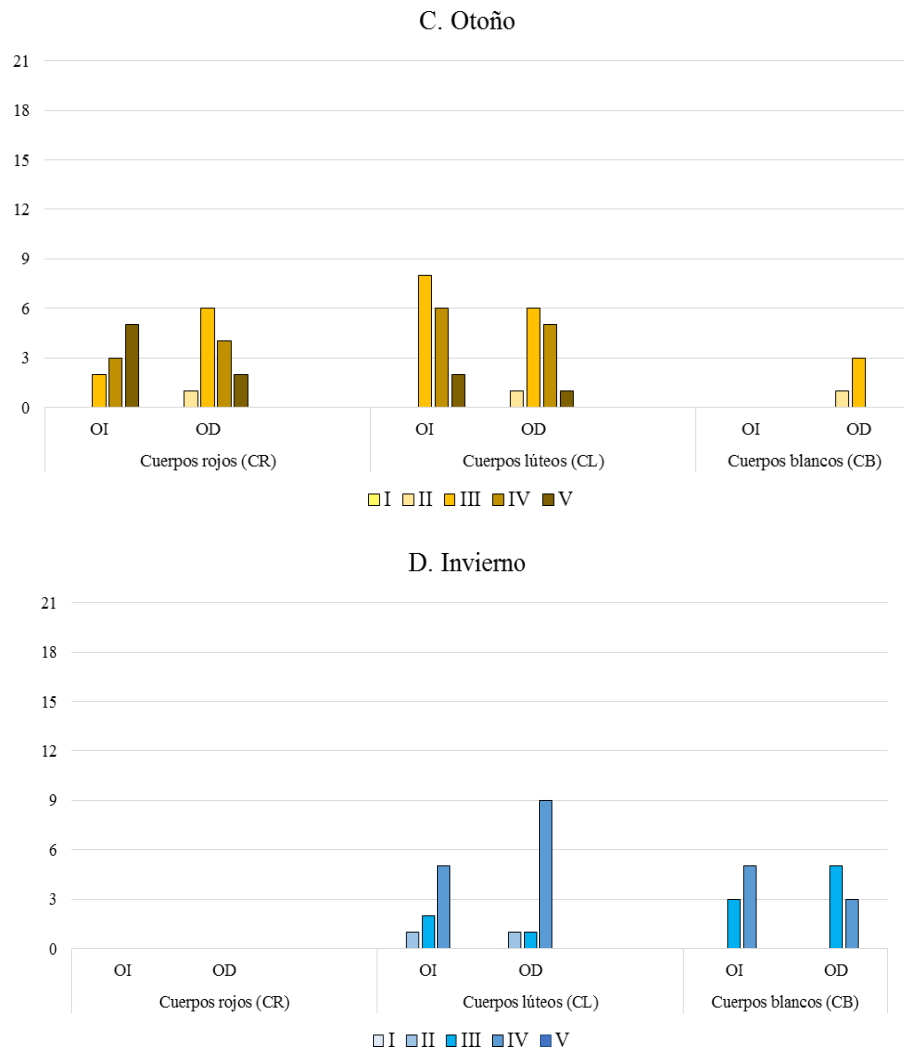


Figura 4.23. Número de cuerpos lúteos (amarillos), rojos y blancos en el ovario izquierdo (OI) y el derecho (OD) de hembras de *Peromyscus melanotis* que habitan en un bosque templado de latitud media. Los datos están arreglados por categorías etarias (I-V, ver Fig. 4.2) dentro de las estaciones del año.

Durante la primavera (Cuadro 4.20, Figura 4.23A), sólo se encontró evidencia de término de la fase luteinizante por un CB en el OD en las juveniles (I). En las subadultas (II), sólo se encontraron CR (maduración del complejo de cúmulo del ovocito, CCO; ovulación) en el OD, donde también hubo un 50% más de CL que en OI, siendo estos cuerpos los que predominaron sobre los otros (fase luteinizante con producción de E_2 y P_4) y no se registraron CB o cicatrices en ningún ovario.

En las adultas jóvenes (III), los CR (CCO, ovulaciones) fueron mucho más abundantes en el OD, también los CL (fase luteinizante) fueron un poco más frecuentes en ese ovario y hubo el mismo número de CB (cese de producción de hormonas) en ambos ovarios. En esta categoría etaria predominaron los $CL > CR > CB$. En las adultas maduras (IV), sólo se encontraron evidencias de ovulación por un CR y de cese de producción de hormonas esteroides sexuales (HES) por un CB en el OI, respectivamente, mientras que los CL fueron más abundantes y se registraron con el mismo número en ambos ovarios. En las hembras viejas (V), sólo el OD mostró evidencias de ovulación (CR) y el OI tuvo un poco más de CL (fase luteinizante con producción de E_2 y P_4). En estas hebras V, no se encontraron cicatrices o CB (cese de producción de HES) en ninguno de los ovarios y los CL abundaron un poco más que los otros cuerpos.

En el verano (Cuadro 4.20, Figura 4.23B), ambos ovarios tuvieron la misma cantidad de evidencias de ovulación (CR) en las hembras II, la fase luteinizante (CL) fue mucho más abundante, particularmente en el OI, y las cicatrices que indican cese de producción de HES (CB) fueron un poco más abundantes en el OD. En las adultas III, el OD mostró mayor número de evidencias de ovulación (CR) y, especialmente, de luteinización (CL) en OD que en el OI, mientras que las cicatrices ováricas no secretoras de HES (CB) fueron iguales en ambos ovarios. En estas adultas jóvenes los cuerpos ováricos en orden descendente fueron $CL > CR > CB$. En las adultas maduras (IV) predominaron los CR y CL en el OI y los CB en el OD, teniendo más evidencias de ovulación (CR) que de otra etapa del ciclo ovárico. No se registraron cuerpos ováricos en las hembras viejas (V).

En el otoño (Cuadro 4.20, Figura 4.23C), las subadultas (II) no presentaron ningún tipo de cuerpo ovárico en el OI, mientras que en el OD los CL abundaron más que los CR (*e. g.*, más hembras en fase luteinizante que en ovulación) y no hubo evidencias de terminaciones del ciclo ovárico (cicatrices no secretoras, CB). En general las adultas jóvenes (III) mostraron mayor evidencia de encontrarse en fase luteinizante (CL más numerosos). En el OI de estas hembras, los CL fueron mucho más numerosos que los CR (fase luteinizante > ovulaciones) y no tuvieron CB; en cambio en su OD, el número de cuerpos en ovulación (CR) y en fase luteinizante (CL) fue el mismo y sólo una tercera parte correspondió al término del ciclo ovárico con cicatrices no secretoras (CB). En las hembras maduras (IV), como en las anteriores, predominó la fase luteinizante (CL); las evidencias de ovulación (CR) y de luteinización (CL) tendieron a ser más abundantes en el OD y no se registraron cicatrices no secretoras (CB) en ningún ovario. En cambio, en las adultas viejas (V), los CR (ovulaciones) y CL (fase luteinizante) fueron más abundantes en el OI, pero como en las anteriores, también predominaron las que estaban en fase luteinizante (CL) y tampoco mostraron CB (cicatrices al término del ciclo ovárico).

Para el invierno (Cuadro 4.20, Figura 4.23D), sólo se registraron hembras subadultas (II) en fase luteinizante con la misma proporción de CL en sus dos ovarios. Tanto en las adultas III como IV, predominaron las cicatrices no secretoras (CB) en el OI y las evidencias de luteinización (CL) en el OD, mientras que no se registraron hembras de estas categorías etarias en ovulación (CR) y como en otras estaciones, los CL fueron más abundantes. En esta estación, no se registraron cuerpos ováricos en las hembras V.

De acuerdo con los porcentajes interestacionales intraetarios por tipo de cuerpo ovárico (Cuadro 4.20), en las hembras II, todas las ovulaciones (CR) del OI ocurrieron sólo en el verano, pero en el OD hubo el mismo número de ovulaciones para la primavera y el verano, las cuales se redujeron a la mitad en el otoño. En todas las estaciones hubo hembras II en fase luteinizante, pero los CL predominaron en el verano en ambos ovarios. En el OD, donde abundaron mucho más los CL, su número fue seguido por la primavera y luego por otoño- invierno; en cambio en el OI, sólo se registraron dos en primavera y otro más en invierno, pero no hubo en otoño. Las hembras II con cicatrices en el OI que ya no secretaban HES (CB) sólo ocurrieron en el verano, mientras que en el OD, el 75% también ocurrió en esa estación y el 25% restante en el otoño.

En las adultas jóvenes (III), las ovulaciones (CR) del OI fueron el doble en el otoño que en la primavera, mientras que en el OD las ovulaciones decrecieron de primavera a verano y aumentaron de nuevo en otoño. Ocurrieron hembras III en fase luteinizante (CL) en todas las estaciones, más en el verano y menos en el invierno. En el OI el arreglo de mayor a menor porcentaje fue verano > otoño > primavera > invierno y en el OD fue verano > primavera > otoño > invierno. En estas hembras, las evidencias de término de ciclo ovárico con cicatrices no secretoras de HES (CB) en el OI ocurrieron sólo en primavera e invierno, pero en el OD ocurrieron todo el año (invierno > primavera > otoño > verano).

En las adultas maduras (IV), el 75% de las ovulaciones (CR) en el OI fueron en el verano, seguidas por el otoño (ca. 20%) y el resto en la primavera; en el OD, las ovulaciones también predominaron en el verano (ca. 70%) sobre el otoño (ca. 30%). La fase de luteinización (CL) en el OI también predominó en el verano, seguida por el otoño, invierno y primavera; en el

OD esta fase predominó en el invierno, verano-otoño y primavera. Un poco más de la mitad de las evidencias del término del ciclo ovárico (CB) en el OI ocurrieron en el invierno, después la tercera parte de todas ellas fue en el verano y sólo un poco más del 10% en la primavera; en cambio, en el OD el 80% ocurrió en el verano y el 20% en el invierno.

Finalmente, en las adultas viejas (V), todas las evidencias de ovulación (CR) en el OI fueron en el otoño, mientras que en el OD un poco más del 70% ocurrió en la primavera y un poco menos del 30% en el otoño. Solo se registraron CL en la primavera que duplicaron a los del otoño en el OI y los triplicaron en el OD. En las hembras viejas no se encontraron evidencias de CB en sus ovarios.

Comparaciones del número de CB, CR y CL entre el OD y el OI

Ninguna de comparación, ya fuese por estación o categoría etaria, resultó en diferencias estadísticamente significativas en el número de cuerpos ováricos por su tipo, entre el ovario izquierdo (OI) y el derecho (OD) en las hembras de *P. melanotis* (Figura 4.24). Los ANOVA con los mismos grados de libertad (1, 6, 7) y las pruebas de Kruskal-Wallis, en las comparaciones estacionales resultaron respectivamente como sigue: cuerpos rojos (CR): $F = 0.68$, $p = 0.43$ y $H(X^2) = 0.75$, $p = 0.38$; cuerpos lúteos (CL): $F = 0.14$, $p = 0.71$ y $H(X^2) = 0.0$, $p = 1.0$; cuerpos blancos (CB): $F = 0.62$, $p = 0.45$ y $H(X^2) = 0.27$, $p = 0.59$. Asimismo, en las pruebas por categoría etaria los resultados fueron: CR: $F = 0.61$, $p = 0.45$ y $H(X^2) = 0.69$, $p = 0.39$; CL: $F = 0.11$, $p = 0.73$ y $H(X^2) = 0.53$, $p = 0.45$; CB: $F = 0.62$, $p = 0.45$ y $H(X^2) = 0.27$, $p = 0.59$.

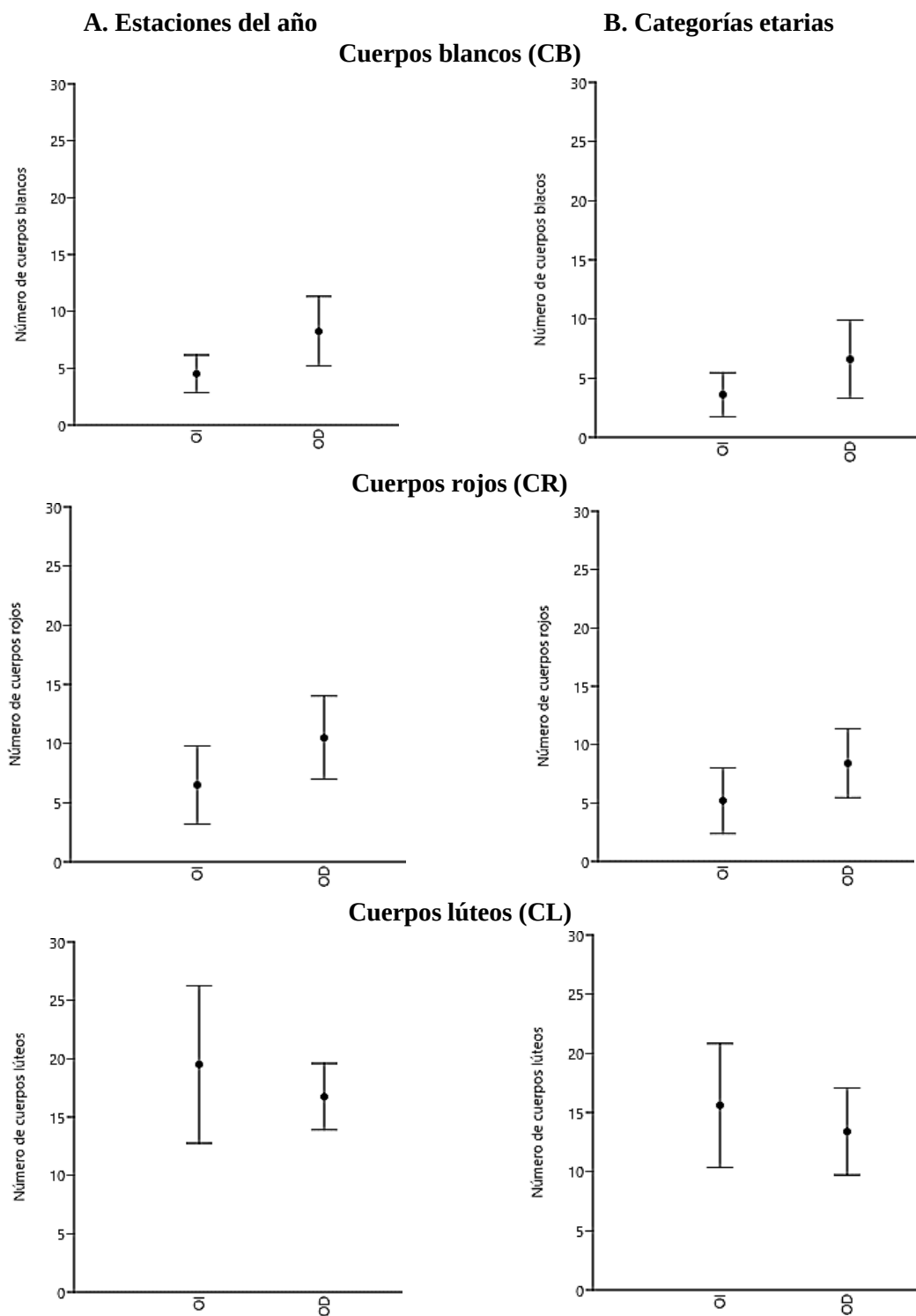


Figura 4.24. Comparaciones para el número promedio de cuerpos blancos, rojos y lúteos (amarillos), entre el ovario izquierdo (OI) y el derecho (OD) en todas las hembras silvestres de *Peromyscus melanotis*, capturadas en bosques de latitud media, de acuerdo con la estación del año (A) y la categoría etaria (B). Ver simbología en Fig. 4.3.

Ciclo estral (CE). En la muestra de *Peromyscus melanotis* se obtuvo un total de 104 hembras con información relativa a las etapas del ciclo estral (CE), incluyendo el anestro (*e. g.*, por gestación, lactancia y/o edad avanzada), las cuales se presentan, junto con sus respectivos porcentajes interestacionales e interetarios, arregladas por estaciones del año (incisos A) y por categorías etarias (incisos B) en el Cuadro 4.21 y la figura 4.25.

Cuadro 4.21. Número de hembras silvestres de *Peromyscus melanotis* en alguna etapa del ciclo estral (Pro, proestro; Est, estro; Met, metaestro; Die, diestro) y anestro (Ane), conforme a la estación del año (A), junto con sus porcentajes (%) interestacionales y de acuerdo con su categoría etaria (B), junto con sus porcentajes interetarios.

	Pro	%	Es	%	Met	%	Die	%	Ane	%
A. Por estaciones del año										
Primavera	6	18.1	2	15.4	5	29.4	4	18.2	4	21.1
Verano	6	18.1	5	38.4	5	29.4	10	45.4	5	26.3
Otoño	12	36.4	5	38.4	4	23.5	5	22.7	5	26.3
Invierno	9	27.3	1	7.7	3	17.6	3	13.6	5	26.3
Total	33	99.9	13	99.9	17	99.9	22	99.9	19	100
B. Por categorías etarias										
Juveniles (I)	2	6.1	-	0	1	5.9	-	0	0	0
Subadultas (II)	6	18.1	4	30.8	1	5.9	7	31.8	1	5.3
Adultas jóvenes (III)	13	39.4	8	61.5	10	58.8	10	45.5	12	63.1
Adultas maduras (IV)	10	30.3	0	0	3	17.6	3	13.6	3	15.8
Adultas viejas (V)	2	6.1	1	7.7	2	11.8	2	9.1	3	15.8
Total	33	100	13	100	17	100	22	100	19	100

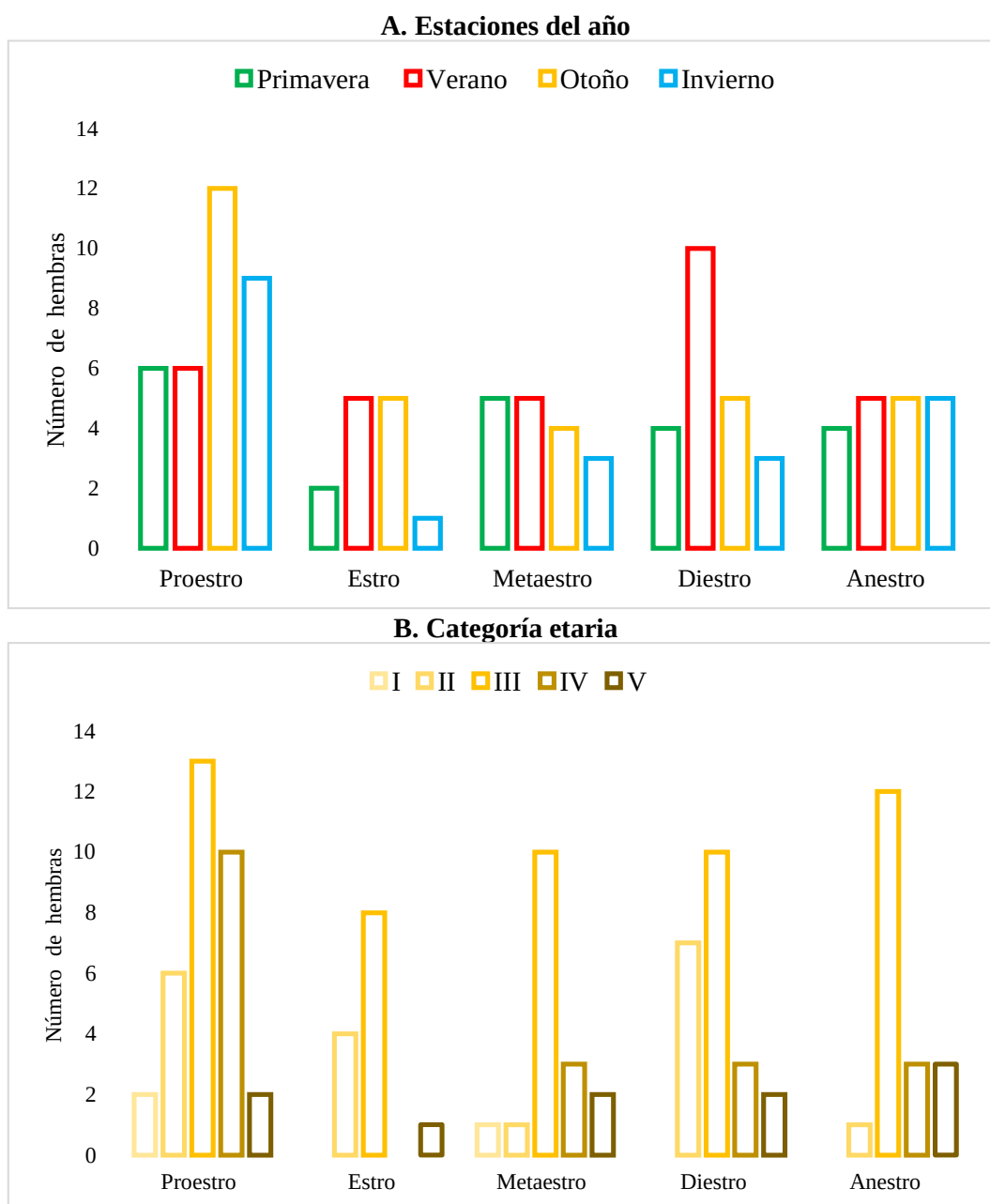


Figura 4.25. Número de hembras de *Peromyscus melanotis* en distintas etapas del ciclo estral, conforme a la estación del año (A) y la categoría etaria (B: I-V, ver Fig. 4.2).

En las estaciones del año (Cuadro 4.22A, Figura 4.25A), hubo mayor frecuencia de hembras en proestro en otoño, seguida por el invierno, mientras que la menor frecuencia fue en primavera-verano con el mismo número. Las hembras en estro fueron más frecuentes durante verano-otoño, luego disminuyeron a la mitad en primavera y fueron escasas en

invierno. El mayor número de hembras en metaestro ocurrió durante primavera-verano, luego en otoño y solo unas cuantas en el invierno. Las hembras en diestro del verano duplicaron a las del otoño, al cual siguieron las de la primavera y el invierno. Las hembras en anestro se presentaron en igual número en verano-otoño-invierno, siendo menor su cantidad en la primavera.

Entre las categorías etarias, (Cuadro 4.22B, Figura 4.25B), las adultas III predominaron en todas las etapas del ciclo estral y del anestro con un número mucho mayor que las otras, salvo por el proestro. En el proestro siguieron las adultas IV, las subadultas (II) y al final tanto las juveniles (I) como las adultas viejas (V). En el estro, siguieron las hembras II y una adulta V. En el metaestro, siguieron las adultas IV, las V, después una juvenil (I) y una subadulta (II), respectivamente. En el diestro, siguieron las subadultas (II), las adultas IV y las V. En el anestro, siguieron tanto las adultas IV como las V y luego una hembra II.

Cuadro 4.22. Números y porcentajes (%) de hembras silvestres de *Peromyscus melanotis* en alguna etapa del ciclo estral (Pro, proestro; Est, estro; Met, metaestro; Die, diestro) y en anestro (Ane), arregladas por categorías etarias y estaciones del año (P, primavera, V, verano; O, otoño, I, invierno). Los guiones indican que no se capturaron hembras en esa categoría y los ceros (0) que no presentaron la condición.

	Pro	%	Est	%	Met	%	Die	%	Ane	%
Juveniles (I)										
P	--	--	--	--	1	100	--	--	--	--
V	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
O	2	100	--	--	--	--	--	--	--	--
I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	2	100	0	0	1	100	0	0	0	0
Subadultas (II)										
P	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
V	3	37.5	4	100	1	50	3	60	--	--
O	3	37.5	--	--	1	50	2	40	1	100
I	2	25	0	--	0	0	0	0	0	0
Total	8	100	4	100	2	100	5	100	1	100

Adultas jóvenes (III)										
P	5	31.2	2	28.6	2	28.6	3	30	4	26.7
V	2	12.5	1	14.3	2	28.6	4	40	3	20
O	5	31.2	4	57.1	1	14.3	2	20	3	20
I	4	25	0	0	2	28.6	1	1	5	33.3
Total	16	99.9	7	100	7	100.1	10	91	15	100
Adultas maduras (IV)										
P	1	20	--	--	1	20	--	--	--	--
V	1	20	--	--	2	40	3	60	2	100
O	1	20	1	100	2	40	--	--	--	--
I	2	40	--	--	--	--	2	40		
Total	5	100	1	100	5	100	5	100	2	100
Adultas viejas (V)										
P	--	--	--	--	1	50	1	50	--	--
V	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
O	1	50	--	--	--	--	1	50	1	100
I	1	50	1	100	1	50	--	--	--	--
Total	2	100	1	100	2	100	2	100	1	100

Cuando se arreglaron los datos las categorías etarias dentro de cada estación del año (Cuadro 4.22, Figura 4.26), sólo hubo un par de hembras juveniles (I) en proestro durante el otoño y una en metaestro en la primavera. No se capturaron hembras subadultas (II) con datos de CE en primavera, pero las que estaban en proestro fueron más abundantes durante el verano-otoño que en el invierno. Todas las hembras II en estro, se capturaron en verano. Hubo una subadulta en metaestro durante el verano y otra en otoño. Entre las hembras II en diestro, hubo una más en verano que en primavera. Sólo se capturó una subadulta en anestro en otoño.

Las adultas jóvenes III presentaron datos para todas las etapas del CE en todas las estaciones del año. Hubo más adultas III en proestro tanto en la primavera como en el otoño, seguidas por el invierno y al final por el verano. La mayoría de las adultas jóvenes en estro ocurrió en el otoño, luego en primavera y en verano.

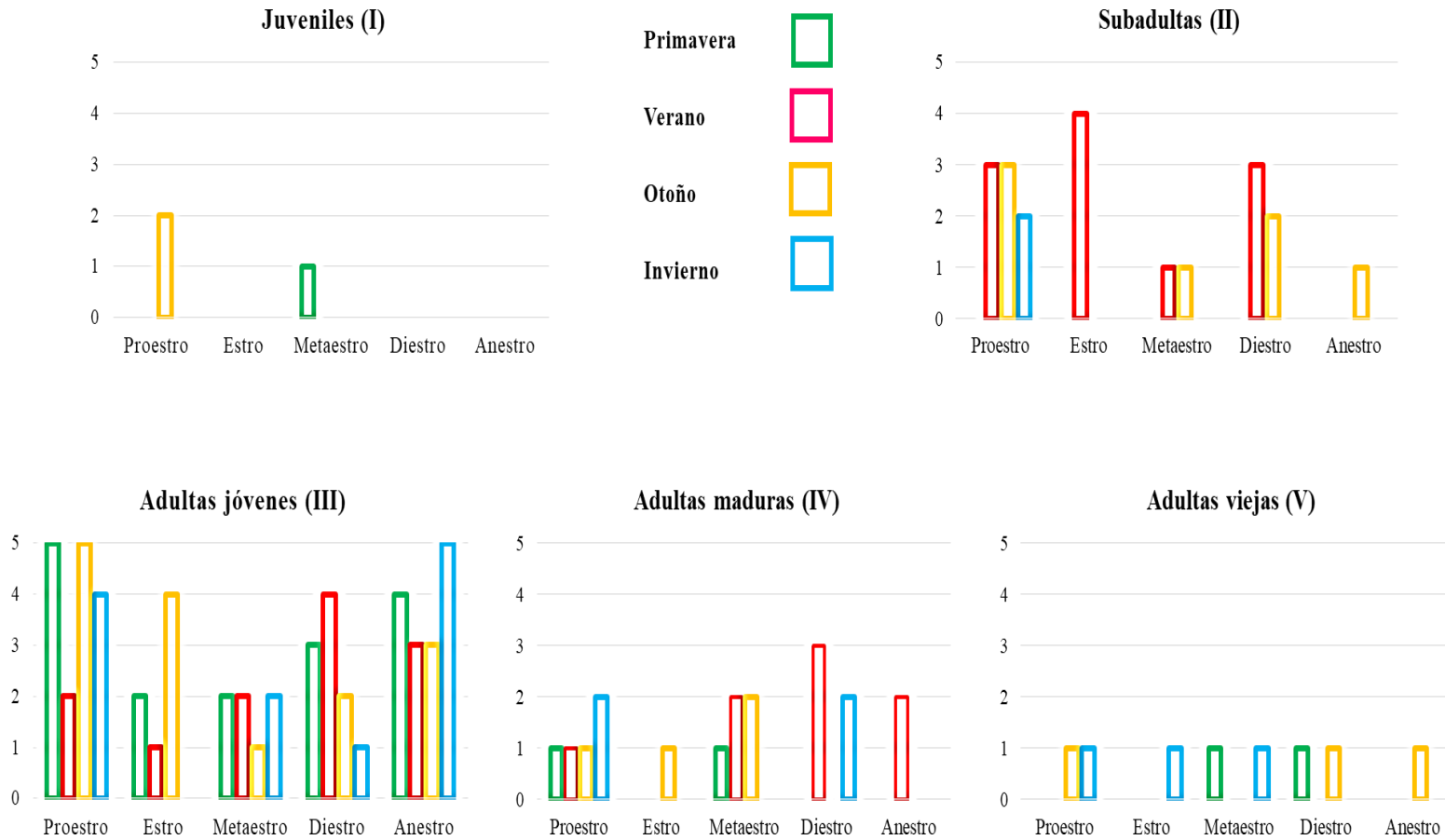


Figura 4.26. Frecuencias de hembras silvestres de *Peromyscus melanotis* de diferentes categorías etarias (I-V, ver Fig. 4.2) en las distintas etapas del ciclo estral (CE: Proestro, Estro, Metaestro, diestro) y en anestro.

Hubo más hembras III en metaestro con el mismo número en primavera, verano y otoño, mientras otra más se capturó en invierno. Las adultas jóvenes en diestro abundaron más en el verano, luego en la primavera, otoño e invierno. La mayoría de las adultas III en anestro, se capturó durante el invierno, seguidas por la primavera y el verano-otoño.

Dos hembras adultas maduras (IV) en proestro, se capturaron durante el invierno y solo una en cada una de las otras estaciones. La única hembra IV en estro se capturó en otoño. Hubo un par de adultas maduras en metaestro tanto en verano como en otoño, respectivamente, y una sola en la primavera. Se capturaron más hembras IV en diestro en el otoño que en el invierno. Todas las adultas maduras que estaban en anestro fueron del verano.

En las hembras adultas viejas (V), se encontró una en proestro en otoño y otra más en invierno. Solo hubo una hembra V en estro en invierno. Las dos adultas V en metaestro fueron de primavera e invierno, respectivamente, mientras que las dos en diestro fueron de primavera y de otoño. La única hembra vieja en anestro ocurrió en el otoño.

Machos

Volumen testicular (VT)

Comparaciones anuales poblacionales interetarias del VT, conforme a su posición.

La comparación anual interetaria del volumen testicular (VT) en los machos de *Peromyscus melanotis* (Cuadro 4.23, Figura 4.27), arrojó diferencias estadísticamente significativas por el mayor tamaño alcanzado en los adultos maduros (IV) y en los viejos (V), los cuales se distinguieron de todas las demás edades, pero no entre sí. El VT de los subadultos (II) fue

similar al de los adultos jóvenes (I) y ambos alcanzaron un tamaño intermedio, mientras que los juveniles (I) tuvieron un menor VT en general, pero no difirieron de las siguientes dos categorías de edad (II-III).

Sólo algunos machos presentaron testículos en posición intermedia (VTI), incluyendo a un adulto maduro (IV) y unos cuantos subadultos (II) y adultos jóvenes (III); ni los juveniles (I) ni viejos (V), tuvieron los testículos en esa posición. Ninguna comparación entre las categorías etarias II y III resultó estadísticamente significativa (ANOVA = *gl*, 1, 4, 5; $F = 0.7624$, $p = 0.43$; Kruskal-Wallis = $(H(X^2) = 0.4821$, $p = 0.48$). En cambio, las comparaciones del VT entre las categorías etarias por su posición abdominal (VTA) y escrotal (VTE), resultaron en diferencias estadísticamente significativas (Figura 4.27B, D). Los testículos con mayor volumen en posición VTA ocurrieron en los adultos maduros (IV), los cuales fueron significativamente mayores a los de los juveniles (I) y adultos jóvenes (III); asimismo, el mayor VT de los machos viejos (V), los separó de los machos maduros (IV; Cuadro 4.23B, Figura 4.27B). En las pruebas paramétricas para los testículos escrotales (VTE), se repitió el patrón mencionado para los adultos IV, mientras que los viejos (V) se distinguieron de los juveniles (I); en cambio, las pruebas no paramétricas respectivas, revelaron un mayor número de diferencias interetarias (Cuadro 4.23C, Figuras 4.27D). Todos los adultos (III-V) se distinguieron de los juveniles (I); además, los adultos IV se distinguieron de los subadultos (II) y de los adultos III, mientras que los machos viejos (V) también se distinguieron de los machos III.

Cuadro 4.23. Comparaciones etarias (categorías I-V) estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$) para el volumen testicular (mm^3) entre machos de *Peromyscus melanotis* procedentes de un bosque templado de latitud media. Los datos están agrupados por categorías etarias (I-V).

A. Comparación anual interetaria					
ANOVA ($F = 15.57$; $p = 9.97E-11$, $gl = 4, 155, 159$)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.52	0.49	1.0E-05	0.011
Subadultos (II)	2.2		1.0	1.4E-05	0.043
Adultos jóvenes (III)	2.3	0.2		1.4E-09	0.0034
Adultos maduros (IV)	6.3	7.1	9.7		0.3
Adultos viejos (V)	4.6	4.0	5.1	2.6	
Kruskal-Wallis ($H(X^2) = 44.89$, $p = 3.89E-09$)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.06	0.08	7.2E-04	0.006
Subadultos (II)	24.5		0.74	2.1E-05	0.02
Adultos jóvenes (III)	97.0	776.5		4.2E-09	0.003
Adultos maduros (IV)	5.5	136.0	431.0		0.11
Adultos viejos (V)	10.5	145.0	473.5	305.0	
B. Testículos en posición abdominal (VTA)					
ANOVA ($F = 9.11$, $p = 5.73E-06$, $gl = 4, 69, 73$)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.6	0.9	0.006	0.9
Subadultos (II)	1.9		0.8	0.1	0.9
Adultos jóvenes (III)	1.2	1.5		2.2E-06	1.0
Adultos maduros (IV)	5.0	3.4	8.1		0.003
Adultos viejos (V)	1.1	1.2	0.1	5.3	
Kruskal-Wallis ($H(X^2) = 16.43$, $p = 0.002387$)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.4	0.3	0.02	0.2
Subadultos (II)	4.0		0.5	0.15	0.9
Adultos jóvenes (III)	40.5	89.5		0.0002	0.6
Adultos maduros (IV)	2.5	19.0	105.5		0.02
Adultos viejos (V)	4.5	16.0	140.0	17.0	
C. Testículos en posición escrotal (VTE)					
ANOVA ($F = 6.22$; $p = 0.0003$, $gl = 4, 63, 67$)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.8	0.3	0.01	0.03
Subadultos (II)	1.6		0.9	0.06	0.1
Adultos jóvenes (III)	2.8	1.3		0.009	0.09
Adultos maduros (IV)	4.7	3.9	4.9		1.0
Adultos viejos (V)	4.3	3.4	3.6	0.6	

	Kruskal-Wallis ($H(X^2) = 19.68, p = 5.3E-04$)				
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.48	0.05	0.02	0.03
Subadultos (II)	2.00		0.4	0.03	0.09
Adultos jóvenes (III)	3.5	39.0		2.8E-04	0.03
Adultos maduros (IV)	0.0	12.5	109.5		0.7
Adultos viejos (V)	0.0	11.5	112.0	134.0	

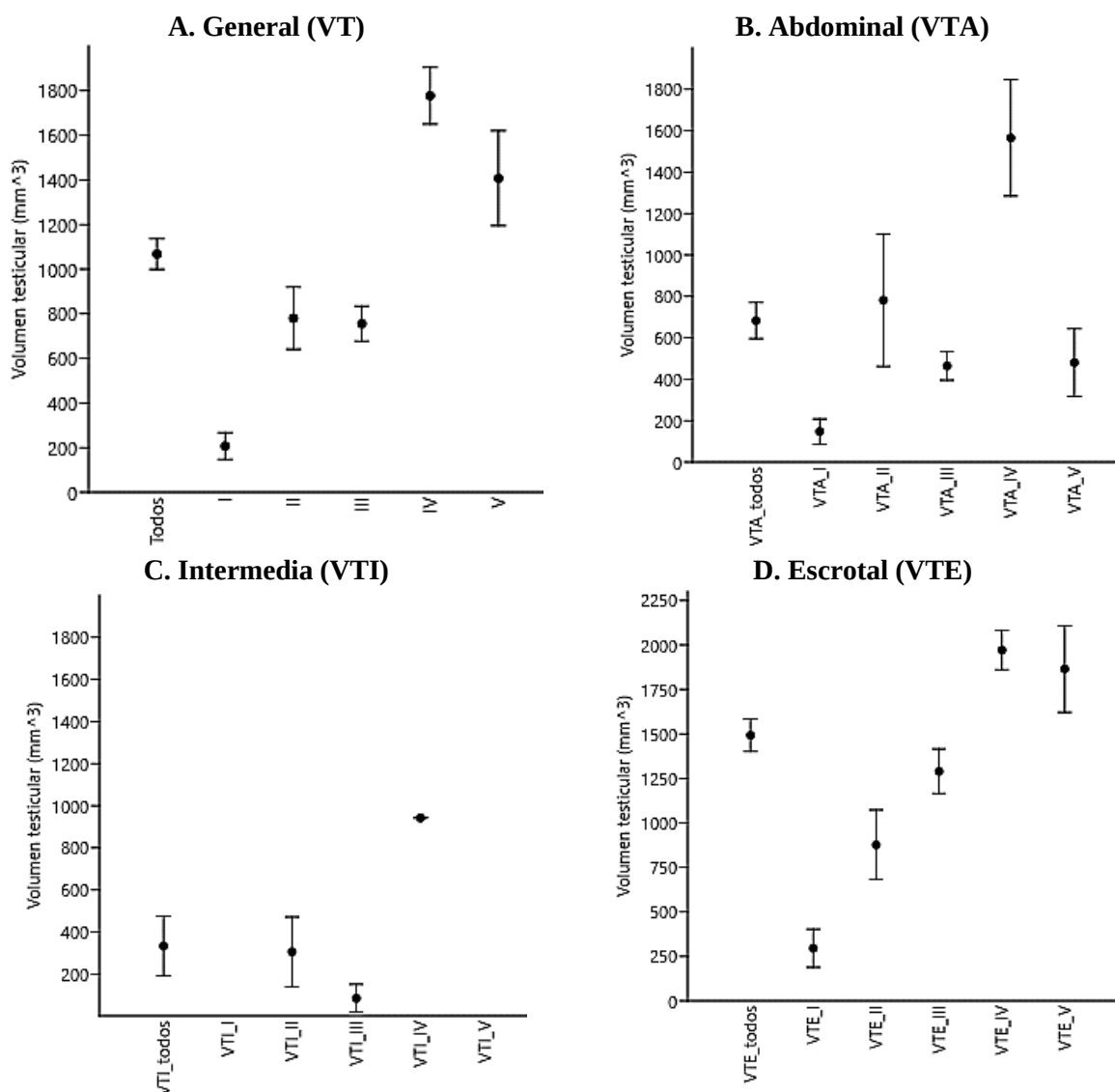


Figura 4.27. Comparaciones del volumen testicular entre machos de *Peromyscus melanotis* arreglados en cinco categorías etarias (I-V, ver Fig. 3.2). Comparación general del volumen testicular (VT, A) y comparaciones conforme a la posición del testículo (B. volumen testicular abdominal, VTA; C. intermedia, VTI; D. Escrotal, VTE). Nótese que la escala de VTE es más grande. Ver simbología en Fig. 4.3.

Comparaciones intraetarias del VT según la posición de las gónadas.

Ni los machos juveniles (I: $gl = 1, 3, 4$; $F = 1.748$, $p = 0.28$), ni los adultos maduros (IV: $gl = 1, 33, 34$; $F = 2.345$; $p = 0.14$) tuvieron diferencias significativas entre el VT promedio por su posición abdominal (VTA) o escrotal (VTE). Tampoco los machos subadultos (II) tuvieron diferencias significativas entre el VTA, VTI y VTE ($gl = 2, 10, 12$; $F = 0.9757$, $p = 0.41$). En el Cuadro 4.24 y la figura 4.28 se muestran las comparaciones estadísticamente significativas del VT por su posición en los machos de las categorías etarias III (adultos jóvenes) y V (adultos viejos).

Cuadro 4.24. Comparación intraetaria del volumen testicular (VT) en machos de *Peromyscus melanotis*, conforme a la posición de las gónadas.

ANOVA (gl; F; p)	2, 71, 73; 21.59; 4.7E-08			1, 19, 20; 14.24; 0.0013	
	Adultos jóvenes (III)			Adultos viejos (V)	
	VTA	VTI	VTE	VTA	VTE
Abdominal (VTA)		0.6	6.0E-08		0.001
Intermedio (VTI)	1.4		0.008	--	--
Escrotal (VTE)	8.9	4.3		5.3	
Kruskal-Wallis (X^2; p)	29.01; 4.7E-07			10.53; 0.0011	
	Adultos jóvenes (III)			Adultos viejos (V)	
	VTA	VTI	VTE	VTA	VTE
Abdominal VTA		0.1	2.6E-07		0.001
Intermedio (VTI)	16.0		0.03	--	--
Escrotal (VTE)	165.5	1.0		5.5	

Comparaciones poblacionales interestacionales del VT, conforme a su posición

El Cuadro 4.25 muestra los resultados estadísticamente significativos de las comparaciones paramétricas y no-paramétricas, mientras que la figura 4.30 muestra los valores promedio con su error estándar en todas las comparaciones. En la muestra general, las pruebas no paramétricas segregaron el menor VT alcanzado en el invierno del mayor VT registrado tanto en la primavera como en el verano (Cuadro 4.25A, Figura 4.30A); también hubo ciertatendencia no significativa del VT a disminuir de primavera a otoño, hasta que ocurre un desplome en invierno. Cuando se compararon las tres posiciones testiculares en el verano (Cuadro 4.25B, Figura 4.30C), las pruebas no-paramétricas segregaron el mayor volumen

testicular escrotal (VTE) del abdominal (VTA). Todas las pruebas para el VT en las tres posiciones resultaron estadísticamente significativas durante otoño, pero mientras que el ANOVA y sus pruebas *post hoc*, sólo segregaron el menor volumen testicular intermedio (VTI) del mayor VTE, en las no paramétricas tanto el VTE como el VTA fueron distintivamente mayores al VTI.

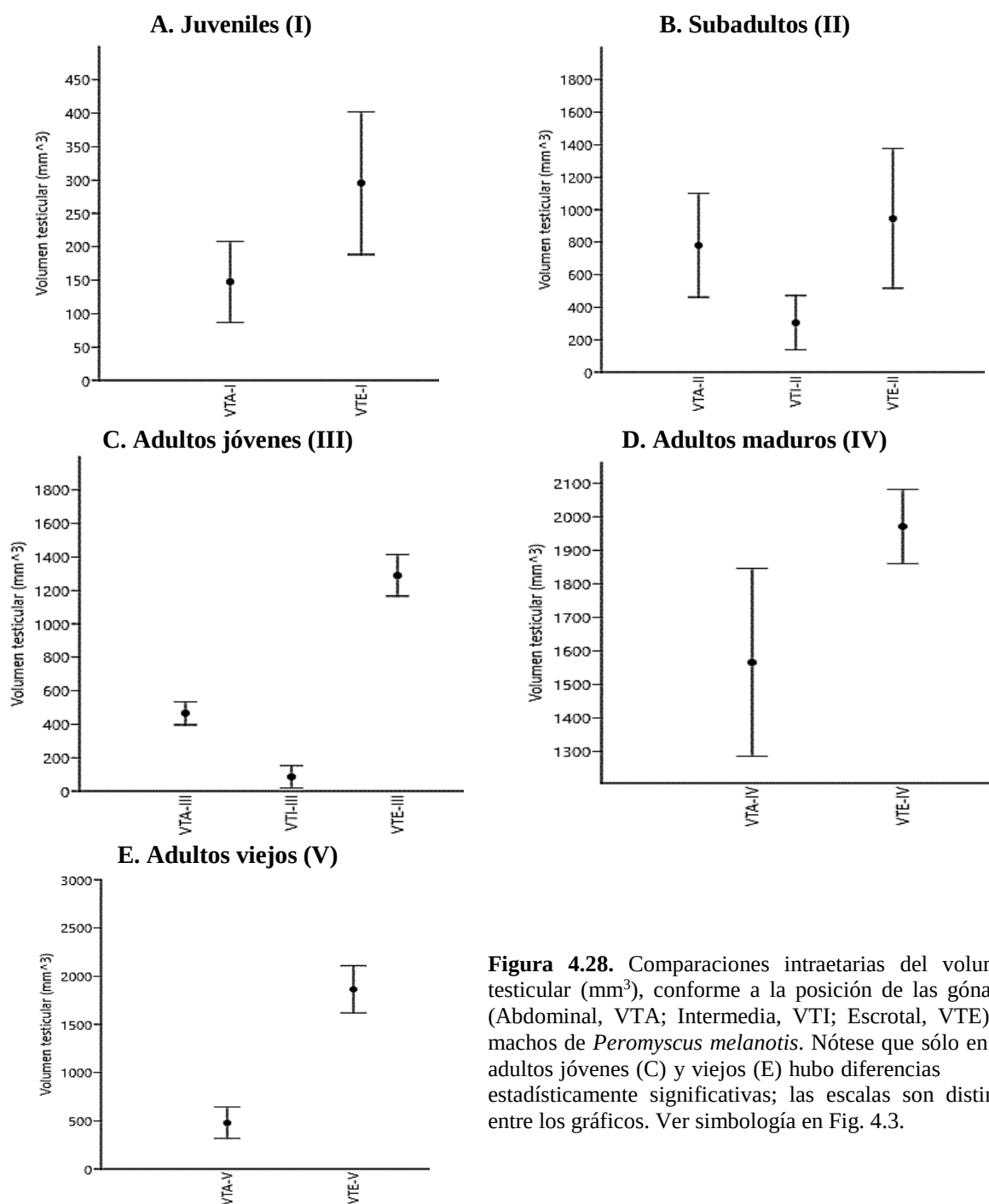


Figura 4.28. Comparaciones intraetarias del volumen testicular (mm³), conforme a la posición de las gónadas (Abdominal, VTA; Intermedia, VTI; Escrotal, VTE) en machos de *Peromyscus melanotis*. Nótese que sólo en los adultos jóvenes (C) y viejos (E) hubo diferencias estadísticamente significativas; las escalas son distintas entre los gráficos. Ver simbología en Fig. 4.3.

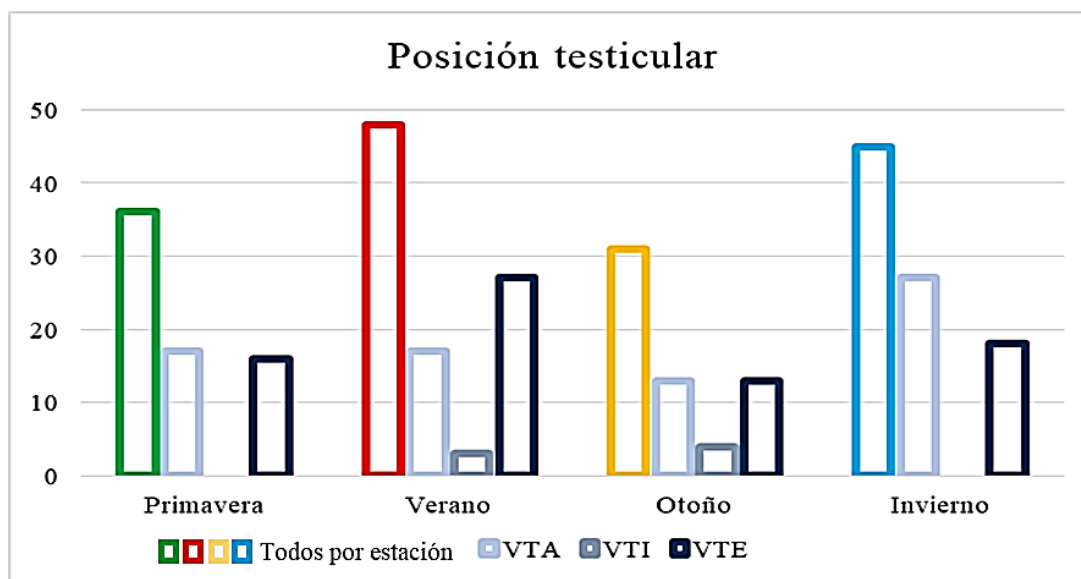


Figura 4.29. Número total de machos de *Peromyscus melanotis* capturados por estaciones del año, mostrando cuántos de ellos tenían los testículos en posición intermedia (VTI), abdominal (VTA) y escrotal (VTE).

Cuadro 4.25. Comparaciones estacionales estadísticamente significativas del volumen testicular (mm^3) entre machos de *Peromyscus melanotis* que habitan en un bosque templado de latitud media. Los datos están agrupados en estaciones del año. Por debajo de la diagonal están los respectivos estadísticos y por encima en cursivas, los valores de p , donde las diferencias estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$) se denotan con negritas.

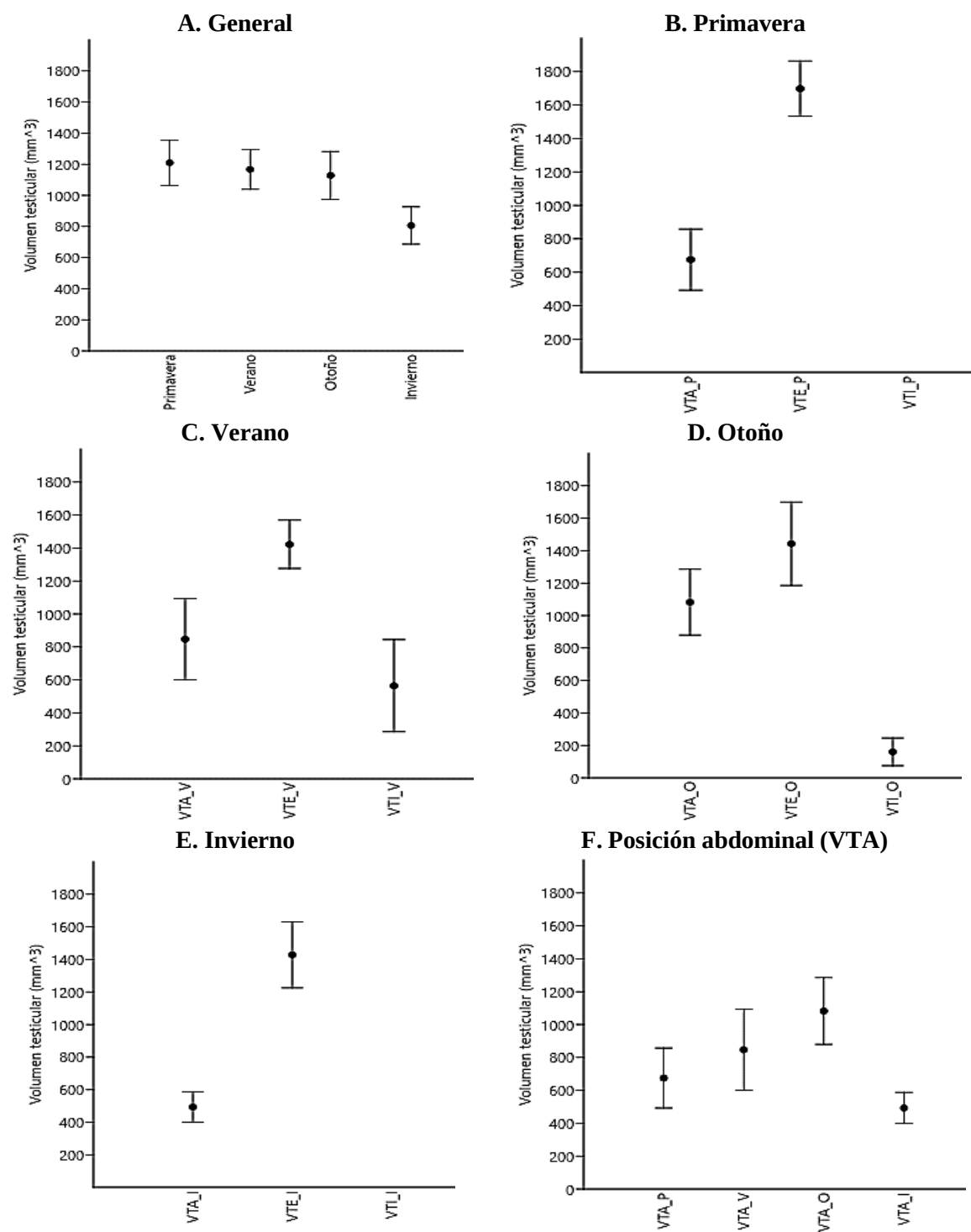
A. Volumen testicular (VT) en general					B. VTI, VTA, VTE Verano			
Kruskal-Wallis (H(X ²) = 7.09; p = 0.068)					Kruskal-Wallis (H(X ²) = 7.5; p = 0.0233)			
	P	V	O	I		VTI	VTA	VTE
Primavera (P)		0.75	0.61	0.02	VTI		0.83	0.07
Verano (V)	829.0		0.77	0.03	VTA	23.0		0.02
Otoño (O)	517.0	715.0		0.06	VTE	13.5	131.5	
Invierno (I)	575.0	801.0	520.5					

C. VTI, VTA, VTE Otoño				C. VTI, VTA, VTE Otoño			
ANOVA (g. l. 2, 27, 29) (F = 4.06; p = 0.03)				Kruskal-Wallis (H(X ²) = 8.54; p = 0.014)			
	VTI	VTA	VTE		VTI	VTA	VTE
VTI		0.12	0.022	VTI		0.01	0.01
VTA	2.9		0.48	VTA	3.0		0.24
VTE	4.0	1.6		VTE	4.0	61.5	

D. Volumen testicular Abdominal					D. Volumen testicular Abdominal			
ANOVA (g. l. 3, 70, 73) (F = 3.08; p = 0.033)					Kruskal-Wallis (H(X ²) = 9.72; p = 0.02)			
	P	V	O	I				
Primavera (P)		0.9	0.4	0.6		0.93	0.06	0.02
Verano (V)	1.0		0.8	0.18	141.5		0.77	0.02
Otoño (O)	2.2	1.2		0.03	66.0	76.0		0.001
Invierno (I)	1.8	2.9	4.0		176.5	177.0	65.5	

Cuando se compararon los volúmenes testiculares en posición abdominal (VTA) entre todas las estaciones del año, todas las pruebas fueron estadísticamente significativas, demostrando que, en esa posición, el tamaño testicular se reduce claramente en el invierno; además hubo una tendencia no significativa hacia el aumento desde la primavera al otoño. Una revisión de la figura 4. 37E muestra como el VTA aumenta de la primavera al otoño y se desploma en el invierno, pero si se inicia desde el invierno, el VTA aumenta notoriamente hacia la primavera para luego hacerlo paulatinamente de ahí hasta su máximo tamaño en el otoño. Por su parte, el volumen testicular escrotal (VTE, Figura 4.30F) se mantiene sin mayores cambios del verano al invierno, para aumentar notoriamente en la primavera.

Adicionalmente, la figura 4.30C muestra tendencias no significativas hacia: a) el aumento desde la posición intermedia y abdominal hasta la escrotal en el verano; b) mayor volumen en la primavera contra los volúmenes desde el verano al invierno en las pruebas paramétricas y no-paramétricas del VTE (Figura 4.30F); c) la disminución para el cambio de VTI desde el verano hacia el otoño (Figura 4.30G).



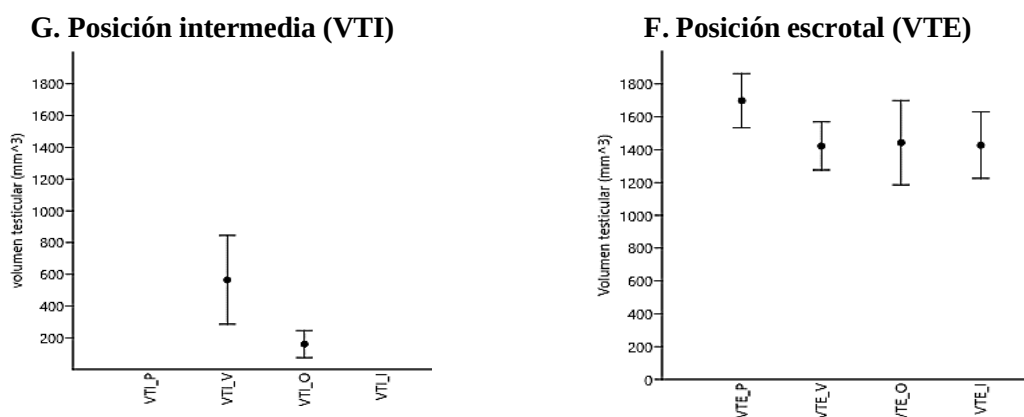


Figura 4.30. Comparaciones del volumen testicular (VT) en toda la muestra de machos de *Peromyscus melanotis* a nivel general (toda la muestra anual) o arreglados por estaciones del año (P, primavera; V, verano; O, otoño; I, invierno), conforme a la posición de las gónadas (VTA, abdominal; VTI, intermedia; VTE, escrotal). Nótese que las escalas son distintas. Ver Fig. 4.3 para simbología.

Comparaciones intraestacionales del VT, conforme a su posición

Todas las comparaciones entre el volumen testicular abdominal (VTA) y el escrotal (VTE), evidenciaron que el segundo fue distintivamente más grande que el primero, excepto en el otoño, donde no hubo diferencias estadísticamente significativas (Cuadro 4.26). En la figura 4.31, se aprecia cómo estas diferencias son más evidentes durante el invierno, la primavera y el verano, respectivamente.

Cuadro 4.26. Comparaciones intraestacionales estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$) del volumen testicular, conforme a su posición (VTA, abdominal; VTE, escrotal) en una muestra de machos de *Peromyscus melanotis*, procedentes de un bosque templado de latitud media.

VTA vs. VTE Primavera (P)					
ANOVA (gl 1, 33, 34; F = 17.4; $p = 0.0002$)			K-W ($H(X^2) = 12.7$; $p = 3.5E-04$)		
	VTA_P	VTE_P		VTA_P	VTE_P
VTA_P		0.0002	VTA_P		3.7E-04
VTE_P	5.9		VTE_P	45	
VTA vs. VTE Verano (V)					
ANOVA (gl 1, 42, 43; F = 4.59; $p = 0.0381$)			K-W ($H(X^2) = 5.58$; $p = 0.01774$)		
	VTA_V	VTE_V		VTA_V	VTE_V
VTA_V		0.04	VTA_V		0.02
VTE_V	3.03		VTE_V	131.5	
VTA vs. VTE Invierno (I)					

ANOVA (gl 1, 43, 44; F = 29.57; p = 2.4E-06)			K-W (H(X ²) = 20.73; p = 5.0E-06)		
	VTA_I	VTE_I		VTA_I	VTE_I
VTA_I		2.4E-06	VTA_I		5.3E-06
VTE_I	7.7		VTE_I	46.5	

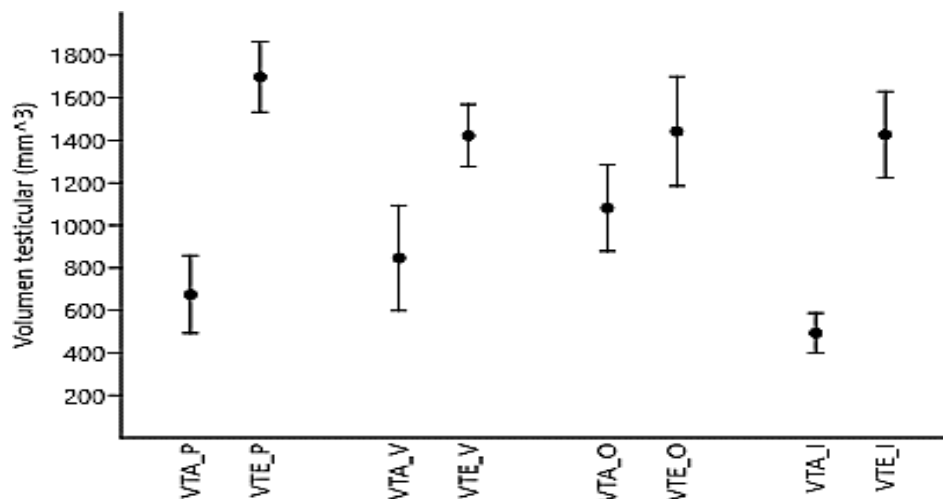


Figura 4.31. Comparaciones pareadas entre el volumen testicular abdominal (VTA) y el escrotal (VTE) en toda la muestra de machos de *Peromyscus melanotis* por estación del año (P, primavera; V, verano; O, otoño; I, invierno). Ver simbología en Fig. 4.3.

Comparaciones estacionales interetarias del VT sin tomar en cuenta la posición

Durante la primavera (Cuadro 4.27A, Figura 4.32A), las pruebas paramétricas y no paramétricas mostraron diferencias estadísticas interetarias entre el mayor VT de los adultos maduros (IV) sobre los adultos jóvenes (III) y los machos juveniles (I). En el verano (Cuadro 4.27B, Figura 4.32B), ambas pruebas distinguieron el mayor volumen testicular (VT) de la edad IV contra el VT de los subadultos (II) y adultos jóvenes (III), mientras que las no paramétricas además separaron a los machos IV de los más viejos (V). Para el otoño (Cuadro 4.27B, Figura 4.32B), nuevamente todas las pruebas mostraron un mayor VT en la edad IV contra la edad III, aunque el ANOVA no tuvo un valor de *p* significativo. En invierno (Cuadro

4.27D, Figura 4.32D), no hubo diferencias interetarias estadísticamente significativas (ANOVA: $gl = 2, 40, 42$; $F = 2.75$, $p = 0.07$; Kruskal-Wallis: $H(X^2) = 3.2$, $p = 0.19$).

Cuadro 4.27. Comparaciones estadísticamente significativas intraestacionales del volumen testicular (VT), sin tomar en cuenta la posición gonadal, entre machos de *Peromyscus melanotis* de cinco categorías etarias (juveniles, I; subadultos, II; adultos jóvenes, III; adultos maduros, IV; adultos viejos, V) dentro de cada estación del año.

A. Primavera					
ANOVA ($gl = 4, 31, 35$; $F = 4.24$, $p = 0.007$)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.40	0.76	0.04	0.30
Subadultos (II)	2.5		0.79	0.66	1.00
Adultos jóvenes (III)	1.7	1.6		0.01	0.59
Adultos maduros (IV)	4.3	1.9	5.0		0.62
Adultos viejos (V)	2.8	0.2	2.1	2.0	
Kruskal-Wallis ($H(X^2) = 13.14$, $p = 0.01$)					
	I	II	III	IV	V
Juveniles (I)		0.10	0.10	0.04	0.09
Subadultos (II)	0.0		0.28	0.18	1.0
Adultos jóvenes (III)	3.0	16.0		0.003	0.27
Adultos maduros (IV)	0.0	11.5	19.5		0.26
Adultos viejos (V)	0.5	11.5	26.0	21.5	
B. Verano					
ANOVA ($gl = 3, 43, 46$; $F = 13.58$, $p = 2.28E-06$)					
	II	III	IV	V	
Subadultos (II)		0.78	5.7E-06	0.17	
Adultos jóvenes (III)	1.3		4.8E-05	0.51	
Adultos maduros (IV)	8.1	7.2		0.08	
Adultos viejos (V)	3.0	2.0	3.4		
Kruskal-Wallis ($H(X^2) = 22.62$, $p = 4.5E-05$)					
	II	III	IV	V	
Subadultos (II)		0.23	0.0001	0.06	
Adultos jóvenes (III)	54.5		0.0001	0.15	
Adultos maduros (IV)	12.5	20.5		0.02	
Adultos viejos (V)	13.5	24.0	17.0		
C. Otoño					
ANOVA ($gl = 3, 26, 29$; $F = 3.78$, $p = 0.22$)					
	II	III	IV	V	

Subadultos (II)			1.0	0.08	0.25
Adultos jóvenes (III)	0.2			0.05	0.18
Adultos maduros (IV)	3.6	3.9			0.88
Adultos viejos (V)	2.7	2.9	1.0		
Kruskal-Wallis (H (X ²) = 7.91, p = 0.04)					
	II	III	IV	V	
Subadultos (II)		0.97	0.052	0.16	
Adultos jóvenes (III)	50.0		0.03	0.09	
Adultos maduros (IV)	1.0	4.0		0.72	
Adultos viejos (V)	5.0	14.5	4.5		

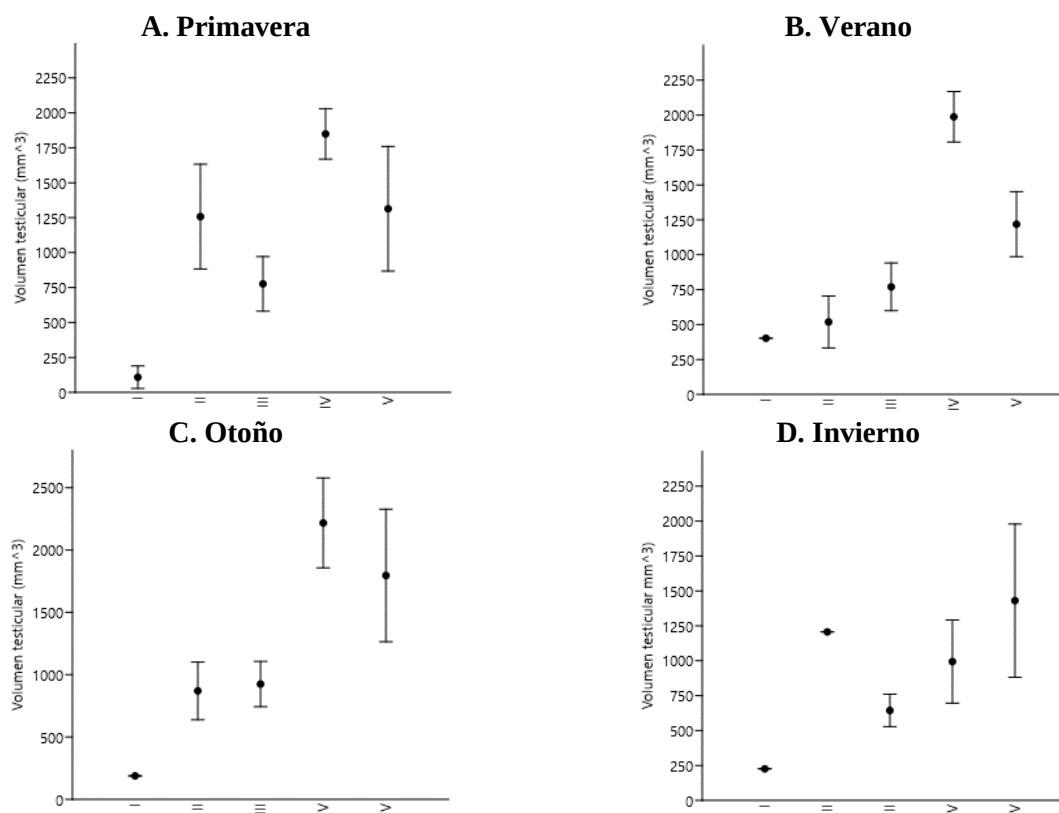


Figura 4.32. Comparaciones del volumen testicular (VT) entre machos de *Peromyscus melanotis* arreglados en cinco categorías etarias (I-V, ver Fig.4.2) dentro de cada estación del año, sin tomar en cuenta la posición testicular. Simbología como en Fig. 4.3.

Comparaciones intraestacionales interetarias del VT, conforme a su posición

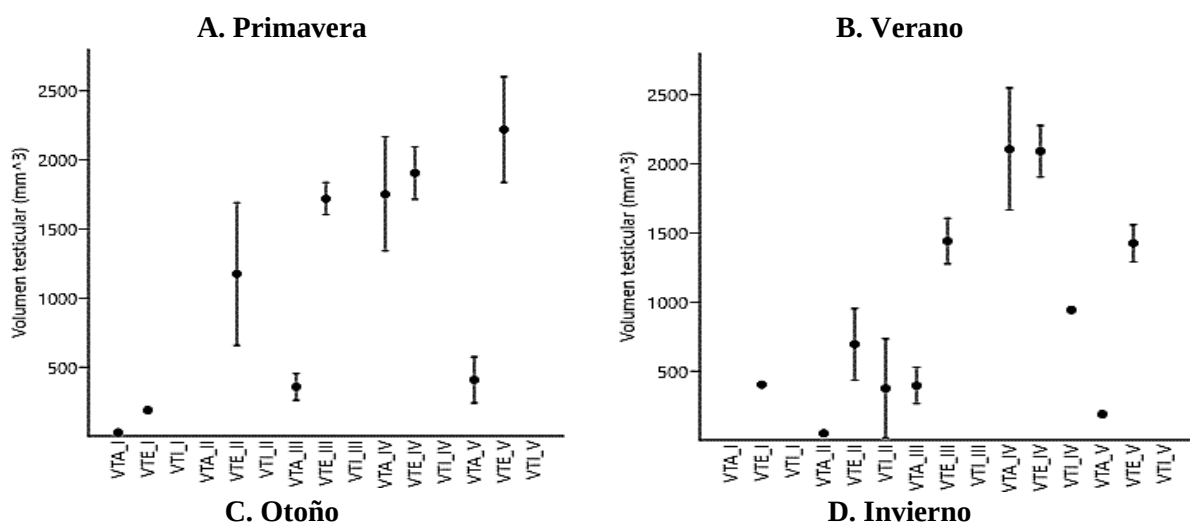
En primavera todas las pruebas mostraron diferencias significativas (Cuadro 4.28A, Figura 4.33A) en entre el mayor VTA (posición abdominal) de la edad IV contra los respectivos VTA

de las edades III y V. En el verano (Cuadro 4.28B, Figura 4.33B) también hubo diferencias estadísticamente significativas del VTA entre las edades IV y III, así como en el VTE entre las edades IV y II, donde las segundas tuvieron menor volumen testicular. En el otoño (Figura 4.33C) no hubo diferencias estadísticamente significativas entre el VT de las edades II y III en ninguna posición (a) VTI, ANOVA: $gl = 1, 2, 3$; $F = 0.69$, $p = 0.49$; K-W: $H(X^2) = 0.6$, $p = 0.43$; b) VTA, ANOVA: $gl = 1, 9, 10$; $F = 0.84$, $p = 0.38$; K-W: $H(X^2) = 1.26$, $p = 0.26$), como tampoco las hubo entre el VTE de las edades III-V (ANOVA: $gl = 2, 10, 12$; $F = 0.95$, $p = 0.42$; K-W: $H(X^2) = 2.56$, $p = 0.27$). Finalmente, tampoco en el invierno (Figura 4.33D) hubo diferencias interetarias estadísticamente significativas para el VT ninguna posición testicular entre las edades III-V (a) VTA, ANOVA: $gl = 2, 23, 25$; $F = 0.64$, $p = 0.53$; K-W: $H(X^2) = 2.03$, $p = 0.36$; b) VTE, ANOVA: $gl = 2, 14, 16$; $F = 2.27$, $p = 0.14$; K-W: $H(X^2) = 3.3$, $p = 0.18$).

Cuadro 4.28. Comparaciones intraestacionales estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$) del volumen testicular (VT), conforme a la posición de las gónadas (VTA, abdominal; VIT, intermedio; VTE, escrotal) entre machos de *Peromyscus melanotis* de cinco diferentes categorías etarias (juveniles, I; subadultos, II; adultos jóvenes, III; adultos maduros, IV; adultos viejos, V).

A. Primavera			
ANOVA ($gl = 2, 13, 15$; $F = 13.0$, $p = 7.9E-04$)			
	VTA_III	VTA_IV	VTA_V
VTA_III		7.30E-04	0.99
VTA_IV	7.0		0.006
VTA_V	0.2	5.3	
Kruskal-Wallis ($H(X^2) = 8.54$, $p = 0.013$)			
	VTA_III	VTA_IV	VTA_V
VTA_III		0.007	0.78
VTA_IV	0.0		0.05
VTA_V	11.5	0.0	
B. Verano			
ANOVA ($gl = 1, 12, 13$; $F = 22.0$, $p = 0.0005$)			
	VTA_III	VTA_IV	
VTA_III		5.20E-04	
VTA_IV	6.6		
Kruskal-Wallis ($H(X^2) = 7.47$, $p = 0.005$)			

		VTA_III	VTA_IV	
VTA_III			0.007	
VTA_IV	2.0			
ANOVA ($gl = 3, 22, 25$; $F = 9.04$, $p = 0.0004$)				
	VTE_II	VTE_III	VTE_IV	VTE_V
VTE_II		0.11	0.0001	0.12
VTE_III	3.4		0.16	1.0
VTE_IV	7.4	3.1		0.14
VTE_V	3.3	0.1	3.2	
Kruskal-Wallis ($H(X^2) = 13.04$, $p = 0.004$)				
	VTE_II	VTE_III	VTE_IV	VTE_V
VTE_II		0.07	0.006	0.07
VTE_III	6.0		0.02	0.91
VTE_IV	5.5	5.5		0.02
VTE_V	6.0	12.5	5.0	



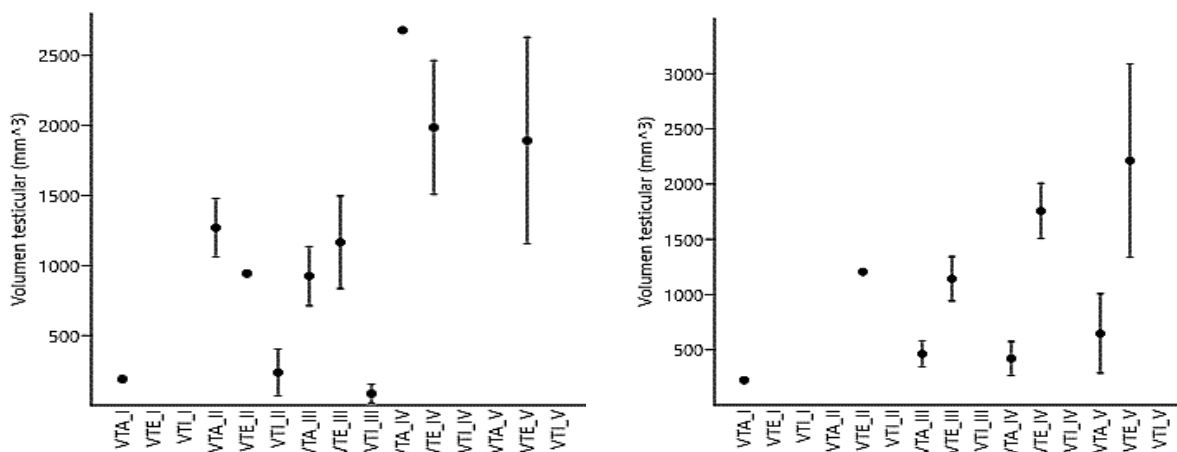


Figura 4.33. Comparaciones intraestacionales del volumen testicular entre machos de *Peromyscus melanotis* arreglados en cinco categorías etarias (I-V, ver Fig. 4.2), conforme a la posición testicular (VTA, abdominal; VIT, intermedio; VTE, escrotal. Ver simbología en Fig. 4.3.

DISCUSIÓN

Aunque se esperaba una mayor cantidad de machos ($n = 161$) que hembras ($n = 149$), la estructura poblacional del ratón de orejas oscuras, *Peromyscus melanotis* por cuanto a la proporción de sexos fue similar (H:M = 1:1.1) en las localidades de estudio. Esto sugiere que la especie está en un equilibrio evolutivo estable *sensu* Fisher (1930; ver también Otto 2021) y que los sexos comparten sus roles por cuanto al cuidado parental y la defensa del territorio. Esto mismo se observó con otra especie congénica del grupo *maniculatus*, *P. polionotus*, en la cual se encontró una proporción de 1:1 en los individuos adultos (Smith 1967) y se demostró que es monógama con los sexos compartiendo roles similares en el cuidado parental (*e. g.*, Blair 1951, Bendesky *et al.* 2017). En contraste, *P. maniculatus* de regiones norteadas no muestra un claro comportamiento de cuidado parental por parte de los machos (Horner 1947) y dentro de su estructura poblacional predominan los machos en muchos casos (*e. g.* Burt 1940, Kaufman y Kaufman 1982a, 1982b).

En cuanto a las medidas somáticas analizadas, los promedios tanto para la longitud total del cuerpo (LOTO) como para el peso corporal (PESO) de la muestra estudiada, quedaron incluidos dentro del respectivo intervalo mencionado para la especie (LOTO = 132-175 mm y PESO = 17-28 g; Hall y Kelson 1959, Álvarez-Castañeda 2005, Castro-Campillo *et al.* 2005, 2014). Sin embargo, no parece haber evidencia de dimorfismo sexual, ya que, en promedio las hembras sólo fueron 0.8 mm más largas que los machos (LOTO, 153.3 mm vs. 152.5 mm) y sólo pesaron 1 g más que ellos (PESO, 20.7 g vs. 19.7 g). En un estudio con poblaciones de *P. melanotis* de la Faja Transvolcánica Mexicana (Martínez-Coronel *et al.* 1991), tampoco se encontró dimorfismo sexual en LOTO (y en otras variables somáticas y craneales) para las categorías etarias I y II, pero sí un dimorfismo sexual secundario, altamente significativo, entre las categorías etarias de los adultos (jóvenes III, $p = 0.0004$; maduros, IV, $p = 0.0001$; viejos, V, $p = 0.002$), en función de que las hembras fueron más grandes, promediando 5.53 mm más que los machos. Para explicar este dimorfismo sexual [secundario], Martínez-Coronel *et al.* (1991) utilizaron varios argumentos de otros autores: (a) que resulta de la actividad reproductiva, siempre que sea más aparente entre los adultos (edades reproductivas) que entre juveniles (Xia y Millar 1987) y (b) que bajo las condiciones ambientales de las latitudes altas (o altitudes elevadas), se favorece el acopio de biomasa en las hembras (mayor tamaño), debido a la energía que dedican a sus funciones reproductivas (*e. g.*, gestación, lactancia) *sensu* Levenson 1990). En las poblaciones de latitudes medias analizadas aquí, es necesario analizar si la tendencia no significativa de las hembras a ser solo ligeramente más largas que los machos, podría ser suficiente para que obtengan suficiente reserva energética en su biomasa que les permita cumplir con ese coste metabólico para la gestación y lactancia. De hecho, en la muestra analizada, las hembras gestantes (G) promediaron mayor peso (22.4 g vs.

20.1 g) y longitud corporal (LOTO, 151 mm vs. 159 mm) que las hembras no gestantes (NG). Finalmente, otro argumento es que el dimorfismo del tamaño entre los sexos, puede ser resultado de la selección natural, si las condiciones del hábitat promueven cambios en la estructura poblacional para evitar la competencia intraespecífica, lo cual favorece una ampliación del nicho ecológico de la especie cuando los sexos muestran una partición en el uso del hábitat (Bowers y Smith 1979, Slatkin 1984, Schoener 1986, Xia y Millar 1987). Sin embargo, en un estudio no publicado del grupo de trabajo (De la Cruz-Argüello y Castro Campillo 2015), se atraparon adultos de distinto sexo junto con juveniles de uno o ambos sexos, lo cual, si se trata de grupos familiares, estaría apoyando el cuidado biparental, el monomorfismo y posiblemente también la monogamia en *P. melanotis*. Con relación a esto, se ha observado que, en el área de estudio, ambos sexos de *P. melanotis* tienen un comportamiento gregario inter e intrasexual (De la Cruz-Argüello *et al.* 2019), el cual parece estar más asociado con un hábitat que mantiene una alta cobertura vegetal y una rica diversidad de especies (plantas, hongos, insectos); de hecho, cuando ocurre la más alta disponibilidad de recursos alimentarios, también se establece su época reproductiva (De la Cruz-Argüello *et al.* 2021). Para abundar sobre lo anterior, es necesario realizar estudios específicos sobre la dieta en *P. melanotis* con el objetivo de establecer si existen diferencias intersexuales y/o interetarias como en *P. difficilis felipensis*, la otra especie de peromyscino en el área de estudio, *sensu* Peralta-Juárez y Castro Campillo (2015), así como estudios genéticos para haplotipos familiares en los grupos de adultos con juveniles de *P. melanotis*, atrapados en conjunto.

En los análisis poblacionales y estacionales de cada sexo, hubo mayor presencia de adultos jóvenes (III) de *P. melanotis*, lo cual soporta la idea de que los individuos en esta edad salen más de sus madrigueras en busca de alimento y quizás también de pareja, esto último especialmente en la estación reproductiva, aumentando así la probabilidad de ser atrapados (Lidicker 1975, Gaines y McClenaghan 1980, Becerra-Jiménez 2003). Entre los adultos jóvenes, la proporción H:M fue de 0.93:1, similar a lo encontrado al nivel poblacional. En cuanto a las frecuencias de captura en las estaciones del año, durante el verano y a nivel poblacional, hubo mayor abundancia de individuos de los dos sexos con una proporción 1:1, lo cual coincide con el pico reproductivo ecofisiológico observado en la especie (Salame- Méndez *et al.* 2004, 2005). Cabe resaltar que en el verano también se encontró el mayor promedio de LOTO en ambos sexos, sugiriendo que son los individuos de mayor tamaño, los que participan con mayor frecuencia en el óptimo reproductivo estival.

Por otro lado, el mayor PESO promedio ocurrió durante el invierno, lo cual podría estar relacionado de manera ecofisiológica con las condiciones del área de estudio, ya que durante el otoño ocurre un mayor número de ítems alimenticios (*e. g.*, hongos, plantas en distintos estados fenológicos) debido a las lluvias (*e. g.*, Morales-Medina y Castro Campillo 2010, Peralta-Juárez y Castro Campillo 2015) y, por ende, los ratones pueden obtener un reservorio energético de lípidos que se refleja en su mayor peso corporal que les permite soportar el cambio hacia el frío seco del invierno y la disminución de recursos alimentarios (Randall *et al.* 2002, Moyes y Schulte 2007).

Se sabe que los patrones reproductivos dependen de las condiciones ambientales (May y Rubenstein 1985). Por ejemplo, en las hembras, la disponibilidad de recursos alimentarios

puede afectar el tamaño y el peso y por ende también la edad de su primera reproducción, el tamaño de la camada y la proporción de sexos (Langvatn *et al.* 1996). El estado de la apertura vaginal permite saber si una hembra de cierta edad ya tuvo cópula (vagina abierta, VA) o no (vagina cerrada, VC) con relación al esfuerzo reproductivo interetario (e. g., cuál categoría etaria presenta mayor frecuencia de VA). Asimismo, también se ha utilizado para estableceren qué etapa del ciclo estral se encuentra una hembra (Allen 1922, Clark 1938, Layne 1968, Champlin *et al.* 1973), para asociar el dato con su disponibilidad reproductiva. En la muestra poblacional de *P. melanotis*, la proporción VC:VA fue 1:1.1; *i. e.*, un poco más de la mitad había tenido cópula, estaba en periodo de calor o estaba próxima a éste. En el otoño la proporción VC:VA fue 1:3, mientras que hubo un mayor número de hembras III con VA en todas las estaciones.

Aunado a lo anterior, la proporción de hembras gestantes vs. no gestantes (G:NG = 1:3.8) aporta un 25% de hembras que contribuyen a la perpetuación de la especie (esfuerzo reproductivo), especialmente de edad III y en el verano. Sin embargo, la hembra juvenil (I) gestante de la primavera, indica que en vida libre puede haber una primera cópula desde esa edad en *Peromyscus melanotis*, lo cual se soporta más con las cinco hembras I encontradas con la VA; es decir, que puede haber una pubertad precoz y esas hembras entrarían al esfuerzo reproductivo de la especie en su primera oportunidad y no hasta la segunda estación reproductiva de su vida (Layne 1968). Sin embargo, es a partir de la categoría etaria II (subadultas) cuando empieza a ser más significativa la aportación al esfuerzo reproductivo de la especie en la zona, ya que un 38% de estas hembras presentaron VA (10 de 26), ocho en

proestro y cuatro en estro, lo que evidencia que a esta edad las hembras ya están fisiológicamente listas para una gestación exitosa.

El número de implantes en los cuernos uterinos proporciona información sobre diferencias en el tamaño de la camada entre las categorías etarias y/o estaciones del año. Las comparaciones entre los úteros izquierdo (UI) y derecho (UI) no resultaron en diferencias estadísticamente significativas, aunque si hubo una tendencia a un mayor número de implantes en el segundo. En el verano, la mayoría de las hembras tuvo presencia de algún tipo de implante, siendo botones (gestación temprana) y fetos (cercanía de parto) los más frecuentes y nuevamente fueron las adultas jóvenes (III) quienes tuvieron mayor número de implantes. En general para la muestra de *Peromyscus melanotis* en el presente estudio, se encontró un promedio de 3.2 productos por camada, lo cual concuerda con otros estudios donde se ha reportado un promedio de 3.5-3.8, con un máximo de 5 embriones, para poblaciones nortenas de la especie (Davis 1944, Baker 1956, Álvarez-Castañeda 2005), mientras que también se han reportado 3.8 neonatos en zonas cercanas a la localidad del presente estudio (Bowers 1974). En los datos por estación, se obtuvo una media de 3.5 en el otoño, la cual es mayor a la media para toda la muestra (3.2). Esto concuerda con lo observado en otras especies de *Peromyscus*, donde el tamaño de la camada llega a ser mayor, conforme la temporada de reproducción está llegando a su fin (Borell y Ellis 1934, Brown 1966, Dapson 1979, Sadleir 1974). Por otro lado, mientras que en algunos estudios no se ha demostrado que el tamaño de la camada varíe con la edad de la hembra (Millar 1982, 1985), en la muestra de *P. melanotis* del presente estudio, se observó cierta tendencia a que las adultas viejas (V) alcanzaran un mayor promedio de camada con 3.83.

Con respecto a la edad de la hembra a la primera camada, ya se mencionó la única hembra juvenil (I) con dos botones, mientras que las subadultas (II) tuvieron un total de 22 implantes y una camada promedio de 3.25. Entonces, si bien es posible que haya hembras juveniles de *P. melanotis* que ya pueden tener una primera camada, el aumento de hembras gestantes (G) ocurre a partir de la edad II que son subadultas o púberes. Martínez-Coronel *et al.* (1991), también mencionan que encontraron hembras II preñadas y lactantes, entonces es posible que las hembras púberes de *P. melanotis* sean reclutadas tempranamente en el esfuerzo reproductivo de la población, aunque sean las adultas (III-V) sobre quienes recaiga un mayor esfuerzo (*e. g.*, número de intentos de cópula, de cópulas exitosas, hembras preñadas, entre otros) y éxito reproductivos (*e. g.*, mayor tamaño de camada, mayor supervivencia de los críos al destete, a la edad reproductiva y a que tengan sus propias crías).

En la muestra analizada de *Peromyscus melanotis*, con la hembra juvenil (I) en metaestro, ninguna hembra I en estro, además de que no se encontró alguna hembra con cuerpos blancos en esta edad, resulta insuficiente la evidencia para proponer que el primer estro suele ocurrir desde esta edad en la especie. En cambio, en la edad II (subadultas; púberes o ya maduras sexualmente) se encontró mayor número de evidencias que soportan a esta edad como en la que suele ocurrir el primer en la especie. En la muestra, la mayoría de las hembras de *P. melanotis* estaban en proestro, la etapa previa al calor (estro), con la característica mayor cantidad de folículos durante el verano; es decir, que la mayoría de las hembras estaban listas para reproducirse en esa estación. La mayor cantidad de cuerpos rojos, lúteos y blancos que también se encontraron en el verano confirman, junto con las demás evidencias ya mencionadas, que en esta estación ocurre el óptimo reproductivo de la especie en el área de

estudio. Entre las categorías etarias, las adultas III y IV tienen mayor cantidad de hembras en proestro, lo cual destaca su papel en el esfuerzo reproductivo de la especie. Las adultas jóvenes (III) tuvieron al menos una representante en alguna etapa del CE durante casi todas las estaciones, excepto por el estro en invierno, lo cual las coloca como reclutas reproductivas casi todo el año, excepto por en invierno. En cambio, durante el invierno son las hembras viejas (V), las que muestran más evidencias de que son ellas las que se reproducen, descubriendo así una estrategia etaria diferencial para el esfuerzo reproductivo. La mayor cantidad de folículos, cuerpos rojos, lúteos y blancos, se encontraron en las hembras adultas III y IV, por lo que en esas edades recae el mayor esfuerzo reproductivo para el mantenimiento de la población; de hecho, fueron estas hembras adultas, constantemente ciclantes, donde se encontraron mayor número de gestantes.

Con relación a la lactancia, de las 16 hembras con tejido lácteo, seis carecían de implantes (37.5%) y las restantes diez (62.5%) todavía portaban algún tipo de implante en alguno de los úteros; asimismo, todas estas hembras lactantes tenían folículos o cuerpos ováricos (*e. g.*, ciclo ovárico en proceso). Estas evidencias en conjunto indican que las hembras de *P. melanotis*, procedentes de bosques templados de latitud media, son capaces de estar lactando mientras que de manera sincrónica pueden presentar gestación y estar listas para la cópula y fecundación en tiempos muy cortos, especialmente durante el óptimo reproductivo del verano, donde recae un mayor esfuerzo reproductivo sobre las hembras adultas III y IV.

En los machos, el volumen testicular (VT) aumentado, junto con la posición escrotal de los testículos, se usa tradicionalmente (Layne 1968, Jaques *et al.* 2015-19) para considerar que un macho está reproductivamente activo, aunque también se ha reportado que estas condiciones

no suelen estar relacionadas con la madurez sexual en los juveniles de *P. melanotis* (Salame-Méndez *et al.* 2003a). En la muestra de *P. melanotis* analizada aquí, de cada dos machos uno estaba reproductivamente activo, de acuerdo con esas características. Sin embargo, al igual que en las hembras, tanto en el patrón estacional como etario, los machos III muestran un mayor número individuos reproductivos, especialmente durante el verano, en el cual se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas respecto de las otras estaciones. Sin embargo, tanto en verano como en otoño es que se observa la mayor cantidad de evidencias reproductivas en ambos sexos, las cuales, a su vez, pueden estar influenciadas por unas condiciones ambientales más benévolas y mayor accesibilidad a recursos alimentarios. En estas estaciones hubo un mayor número de adultos maduros (IV) con testículos escrotales, aunque sin diferencias estadísticas con los adultos jóvenes (III). Por ende, son estas edades y estaciones las que aportan más información para establecer el óptimo reproductivo tanto en hembras como en machos de *P. melanotis*, capturados en bosques templados de latitud media.

Por otro lado, destacan los análisis del peso corporal en los machos con (PESO) o sin el peso testicular (peso modificado, PEMO) por su contribución para entender el desgaste físico en que incurren los machos reproductivos en distintas estaciones y edades (*e. g.*, esfuerzo reproductivo). A nivel anual, los adultos maduros (IV) alcanzaron mayor PESO, pero en el PEMO fueron los viejos (V), inclusive con diferencia estadística entre estas edades. Es decir, que los machos V alcanzan mayor tamaño y masa corporal, independientemente del VT. Por su parte, en los adultos IV el peso testicular (PETE) es una variable indicadora de actividad reproductiva para la especie como también se encontró en un estudio previo no publicado del grupo (Vergara-Huerta y Ramírez Pulido 2009). Los análisis interestacionales no mostraron

diferencias estadísticamente significativas entre el PESO y el PEMO y como se muestra en el Capítulo 2, el tamaño de los testículos parece estar más relacionado con la fisiología interna (*e. g.*, HES) que con el par de condiciones ambientales (fotoperiodo, temperatura ambiental) analizadas.

CONCLUSIONES GENERALES

En las poblaciones silvestres de *Peromyscus melanotis* que habitan en bosques templados de latitud media se comprobó que:

- Los cambios en las condiciones ambientales a través de las estaciones del año, representados en este estudio por el fotoperiodo y la temperatura, regulan procesos endocrinos para el contenido circulante de hormonas esteroides sexuales (HES), relacionados con la reproducción en los machos y esta regulación es diferencial entre las categorías etarias.
- Como en otras especies de ratones bajo condiciones controladas de laboratorio, la testosterona tiene el mismo efecto ecofisiológico en los machos.
- Tanto en las hembras como en los machos es claro un pico reproductivo durante el verano donde los adultos jóvenes (III) y maduros (IV) tienen mayor participación y, por ende, sobre estas edades recae el mayor esfuerzo reproductivo.
- Por otro lado, aunque ambos sexos tienen ciclos gonadales durante todo el año, se encontró un patrón consistente durante el invierno en el que son los adultos viejos son los que se llegan a reproducir más que los otros adultos.
- Existe una clara evidencia en la especie de que la transición desde la pubertad hacia la madurez sexual involucra cambios desde los subadultos (II) hacia los adultos jóvenes en la producción de HES y en la regularización del ciclo testicular en los machos y de la regularización del ciclo estral en las hembras, a través de la maduración del sistema hipotálamo-hipófisis-gónada.

- Los niveles de testosterona indican que los machos de la especie no muestran comportamientos de agresividad en los eventos implicados con la reproducción.
- Más que un efecto dado por las condiciones ambientales, son las HES las que tienen un efecto sobre el aumento del volumen testicular (recrudescencia) en los machos adultos.
- Los cambios del perfil hormonal durante el ciclo estral, gestación y lactancia en las hembras es consistente con los eventos descritos para otras especies bajo condiciones de laboratorio.
- Es posible que exista cuidado biparental de las crías (e. g., con participación también por parte del macho), lo cual apunta hacia una asociación monógama.
- La especie sólo muestra un ligero dimorfismo sexual secundario a favor de mayor tamaño en las hembras, lo cual puede estar relacionado con sus costes y compromisos energéticos en la reproducción (gestación, lactancia).
- La edad a la primera cópula puede ocurrir en los juveniles (I) en ambos sexos; sin embargo, el esfuerzo reproductivo empieza a ser más consistente desde los subadultos (edad II) y es definitivamente más significativo entre los adultos jóvenes (III) y maduros (IV), mientras que en los viejos la contribución es más por un mayor tamaño de camada que por la cantidad de individuos involucrados en eventos reproductivos.
- El promedio por camada en la especie es de 3.2 productos en una latitud media con valores extremos de 1 a 5 crías.
- Las hembras son capaces de estar lactando y gestando de manera sincrónica, así como de estar listas para la reproducción en tiempos muy cortos.
- En los machos adultos, la variable del peso testicular puede indicar actividad reproductiva.

- Finalmente, a modo de conclusión final se presenta la siguiente:

Ficha para el patrón reproductivo e historia de vida para poblaciones de *Peromyscus melanotis* que habitan en un bosque templado de latitud media



- ❖ Especie dioica.
- ❖ Fertilización vivípara.
- ❖ Presencia de celo.
- ❖ Iterópara.
- ❖ Poliéstrica continua (multimodal).
- ❖ Reproducción todo el año, pero con un óptimo reproductivo en verano.
- ❖ Con tendencias monógamas y a tener cuidado biparental.
- ❖ Descendencia altricial y precocial.
- ❖ Tamaño de camada: Promedio general: $n = 39$ hembras preñadas, $\text{media} \pm \text{DE} = 3.2 \pm 0.89$; valores extremos (mínimo a máximo) 1 a 5 crías. Esto puede variar entre las estaciones del año (primavera: $n = 10$, 2.7 ± 1.06 ; verano, $n = 19$, 3.7 ± 0.68 ; otoño, $n = 8$, 3.5 ± 0.93 , 1-5; invierno, $n = 2$, 3.0 ± 1.41 ; todos los valores extremos fueron 1-5, excepto

en invierno que fue 1-4. Asimismo, puede variar por categoría etaria: juveniles I: $n = 1, 2 \pm 0.0$; subadultas II, $n = 4 \pm 0.5$, 3-4; adultas jóvenes III, $n = 15, 2.6 \pm 0.74$, 1-4; adultas maduras IV, $n = 13, 3.69 \pm 0.63$, 3-5; adultas viejas, $n = 6, 3.83 \pm 0.98$, 3-5.

- ❖ Hembras lactantes con mayor presencia en verano; se presenta desde las hembras subadultas (II).
- ❖ Hembras preñadas con mayor frecuencia en verano; mayor frecuencia en las adultas jóvenes (III).
- ❖ Madurez sexual en hembras y machos a partir de los subadultos (II).
- ❖ Vagina perforada desde algunas juveniles (I), pero más frecuente desde las subadultas (II) y común en las adultas (III-V).
- ❖ Edad al primer estro en las subadultas (II), pero puede llegar a presentarse desde las juveniles púberes (I).
- ❖ Proporción de sexos en equilibrio, pero con cierta tendencia a una mayor presencia de machos ($H:M = 1:1.1$; *e. g.*, posible monogamia).
- ❖ Proporción de machos reproductivos en función de los no-reproductivos: 1:2.
- ❖ Las medidas somáticas del peso y la longitud total del cuerpo no muestran dimorfismo sexual secundario (*e. g.*, posible monogamia y cuidado biparental).
 - ❖ Peso promedio: Hembras, 20.7 g; machos, 19.7 g.
 - ❖ Longitud promedio: Hembras, 153.3 mm; machos, 152.5 mm.

LITERATURA CITADA

- Acconcia F y Marino M. 2018. Chapter 3. Steroid hormones: synthesis, secretion, and transport. Pp.43-72 in: Belfiore A & LeRoith D (Eds.), Principles of Endocrinology and Hormone Action. Springer International Publishing. Gewerbestrasse, Cham, Switzerland. xix + 796 pp.
- Aire TA. 2007. Chapter 7. Spermatogenesis and testicular cycles. Pp. 279-347 in: Jamieson BGM (Ed.), Reproductive Biology and Phylogeny of Birds. Science Publishers. Enfield, NH, USA. xi + 609 pp.
- Ajayi AF y Akhigbe RE. 2020. Staging of the estrous cycle and induction of estrus in experimental rodents: an update. *Fertility Research and Practice*, 6(5):1-15.
- Albrecht ED, Aberdeen GW y GJ Pepe. 2000. The role of estrogen in the maintenance of primate pregnancy. *American Journal of Obstetrics and Gynecology*, 182(2):432-438.
- Allen E. 1922. The oestrus cycle in mouse. *American Journal of Anatomy*, 30:297-325.
- Allen JA y Chapman FM. 1897. On a Collection of Mammals from Jalapa and Las Vigas, State of Veracruz, Mexico. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 9:197-208.
- Almeida CD, Pinhero FF, Segatelli TM, Martínez M, Padovani CR y Martínez FE. 2001. Estrous cycle, anatomy and histology of the uterine tube of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Revista Chilena de Anatomía*, 19(2):191-196.
- Álvarez-Castañeda ST. 1996. Los Mamíferos del Estado de Morelos. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, BCS, México.
- Álvarez-Castañeda ST. 2005. *Peromyscus melanotis*. *Mammalian Species*, 764:1-4
- Andersen ML y Tufik S. 2006. Does male sexual behavior require progesterone? *Brain Research Reviews*, 51:136-143.
- Anderson PK. 1989. Dispersal in Rodents: A Resident Fitness Hypothesis. *Special Publication, American Society of Mammalogists*, 9: viii + 141 pp.

- Andrade-Herrera M, Salame Méndez A (co-dir) y Rendón von Osten J (co-dir). 2011. Evaluación del efecto de la contaminación atmosférica en dos especies del Género *Peromyscus* (Rodentia: Muridae) que cohabitan en el Parque Nacional Desierto de los Leones. Tesis de Maestría en Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. CDMX, México. 108 pp.
- Angelini F y Ghiara G. 1984. Reproductive modes and strategies in vertebrate evolution. *Bollettino della Società zoologica italiana*, 51:121-203
- Austin CR y Short RV. 1978. Hormones in Reproduction: Reproduction in Mammals. Vol. 3. Cambridge University Press. Cambridge, Cambs, UK.
- Badii MH, Landeros J, Valenzuela J, Rodríguez R, Ochoa Y y Cerna E. 2013. Patrones reproductivos. *Daena: International Journal of Good Conscience*, 8(1):55-63.
- Baker RH. 1956. Mammals of Coahuila, Mexico. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 9:125-335.
- Bales KL y Hostler CM. 2011. Chapter 11. Hormones and reproductive cycles in Rodents *in*: Norris DO & Lopez KH (Eds.), Hormones and Reproduction of Vertebrates, Vol. 5: Mammals. Academic Press. Elsevier Inc., Burlington, VT, USA. 400 pp.
- Becerra-Jiménez CN. 2003. Biología poblacional de *Liomys pictus* (Rodentia: Heteromyidae) en el Parque Nacional Huatulco, Oaxaca. Tesis de Licenciatura en Biología. Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Unidad Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Iztacala, EDOMEX, México. 48 pp.
- Bedford NL y Hoekstra HE. 2015. *Peromyscus* mice as a model for studying natural variation. *eLife*, 4:1-13.
- Beehner JC, Phillips-Conroy JE y Whitten PL. 2005. Female testosterone, dominance rank, and aggression in an Ethiopian population of hybrid baboons. *American Journal of Primatology*,

67:101-119.

- Begon M, Townsend CR y Harper JL. 2006. Chapter 4. Life, death and life histories. Pp. 89-131 in: Ecology: From Individuals to Ecosystems. 4th ed., Blackwell Publishing. Malden, MA, USA. 750 pp.
- Bendesky A, Kwon YM, Lassance JM, Lewarch CL, Yao S, Peterson BK, Xiao He M, Dulac C, Hoekstra HE. 2017. The genetic basis of parental care evolution in monogamous mice. *Nature*, 544(7651):434-439.
- Bentley PJ. 1998. Comparative Vertebrate Endocrinology. 3th ed. Cambridge University Press. Cambridge, Cambs, UK.
- Berger PJ, Sanders EH, Gardner PD y Negus NC. 1977. Phenolic plant compounds functioning as reproductive inhibitors in *Microtus montanus*. *Science*, 195(4278):575-577.
- Bernhoft A. 2010. Bioactive compounds in plants--Benefits and risks for man and animals. The Norwegian Academy of Science and Letters. Proceedings from a symposium held at The DNVA, Oslo, 13 – 14 November 2008. Oslo, Osl, Noruega.
- Bielby J, Mace GM, Bininda-Emonds OR, Cardillo M, Gittleman JL, Jones KE y Purvis A. 2007. The fast-slow continuum in mammalian life history: An empirical reevaluation. *The American Naturalist*, 169(6):748-757.
- Blair WF. 1950. Size of home range and notes on the life history of the woodland Deer-Mouse and Eastern Chipmunk in northern Michigan. *Journal of Mammalogy*, 23:27-36.
- Blair WF. 1951. Population structure, social behavior, and environment relations in a natural population of the Beach Mouse (*Peromyscus polionotus leucocephalus*). *Contributions from the Laboratory of Vertebrate Biology. University of Michigan*, 48:1-17.
- Boiani L, Berois N y D'Elia G. 2008. Annual male reproductive cycle of a Hantavirus reservoir, the Long-tailed Mouse *Oligoryzomys flavescens* (Rodentia; Cricetidae, Sigmodontinae) from Uruguay.

- Mastozoología tropical*, 15(1):23-32.
- Borell AE y Ellis R. 1934. Mammals of the Ruby Mountains region of north eastern Nevada. *Journal of Mammalogy*, 15:12-44.
- Bowers JH. 1974. Genetic compatibility of *Peromyscus maniculatus* and *Peromyscus melanotis*, as indicated by breeding studies and morphology. *Journal of Mammalogy*, 55:720-737.
- Bowers JH, Baker RJ y Smith MH. 1973. Chromosomal, electrophoretic, and breeding studies of selected populations of Deer Mice (*Peromyscus maniculatus*) and Black-eared Mice (*P. melanotis*). *Evolution*, 27:378-386.
- Bowers MA y Smith HD. 1979. Differential habitat utilization by sexes of the Deermouse *Peromyscus maniculatus*. *Ecology*, 60:869-875.
- Braden SGH, Belfiore CJ y Niswender GD. 1994. Hormonal control of luteal function. Pp 259-287 in: K. Findlay (Ed.), *Molecular Biology of the Female Reproductive System*. Academic Press Inc. San Diego, CA, USA. 478 pp.
- Bradley EL y Terman CR. 1979. Ovulation in *Peromyscus maniculatus bairdi* under laboratory conditions. *Journal of Mammalogy*, 60(3):543-549.
- Bronson FH. 1989. *Mammalian Reproductive Biology*. University of Chicago Press. Chicago, IL, USA.
- Bronson FH y Heideman PD. 1994. Chapter 34. Seasonal regulation of reproduction in mammals. Pp 363-410 in: Knobil E y Neil JD (Eds.). *The Physiology of Reproduction*, 2nd ed., Vol. 2. Academic Press. Cambridge, MA, USA. 3250 pp.
- Brown HL. 1966. Reproduction of *Peromyscus maniculatus* in the Laramie Basin of Wyoming. *The American Midland Naturalist Journal*, 76:183-189.
- Burt WH. 1940. Territorial behavior and populations of some small mammals in Southern Michigan. *The Miscellaneous Publications of The University of Michigan Museum of Zoology*, 45:41-42.

- Bychowski ME y Auger CJ. 2012. Progesterone impairs social recognition in male rats. *Hormones and Behavior*, 61(4):598-604.
- Carleton MD. 1989. Systematics and Evolution. Pp. 7-141 in: Kirkland GL, Jr. y Layne JN, (Eds.), *Advances in the Study of Peromyscus (Rodentia)*. Texas Tech University, Lubbock, TX, USA. 366 pp.
- Carranza J. 1994. Capítulo 15. Sistemas de apareamiento y selección natural. Pp. 363-406 in: Carranza J (Ed.), *Etología, Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Universidad de Extremadura. Cáceres, EXT, España. 590 pp.
- Carranza J. 1996. Sexual selection for male body mass and the evolution of litter size in mammals. *The American Naturalist*, 148:81-100.
- Castro-Campillo A, León-Altamirano L, Herrera-Muñoz J, Salgado-Ugarte I, Mendieta-Márquez E, Contreras-Montiel JL, Serrano H, Ramírez-Pulido J y Salame-Méndez A. 2012. Is there a difference between testosterone contents in two populations of the Black-eared Mouse, living undersimilar conditions but with differences in two population patterns? *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 28(3):525-539.
- Castro-Campillo A, Martínez-Coronel M, Aguilera U y Ramírez-Pulido J. 2005. *Peromyscus melanotis* J.A. Allen & Chapman, 1897. Pp 754-756 in Ceballos G y Oliva G (Coords.), *Los Mamíferos Silvestres de México*. Fondo de Cultura Económica, Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. CDMX, México.
- Castro-Campillo A, Martínez-Coronel M, Aguilera U y Ramírez-Pulido J. 2014. *Peromyscus melanotis* JA Allen y Chapman, 1897. Black-eared Deermouse. Pp. 378-79 in Ceballos G (ed.), *Mammals of Mexico*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, MD, USA. 984 pp.
- Castro-Campillo A, Salame-Méndez A, Vergara-Huerta J, Ramírez Pulido J y Castillo A. 2008. Capítulo 20. Fluctuaciones de micromamíferos terrestres en bosques templados aledaños a la

- Ciudad de México, Distrito Federal. Pp. 391-410 in Lorenzo-Monterrubio C, Espinoza-Medinilla E y Ortega J (Eds.), Avances en el Estudio de los Mamíferos de México. II. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., CIBNOR, ECOSUR, UNAM, UAM. BCS, México.
- Ceballos G y Galindo C. 1985. *Peromyscus melanotis* J. A. Allen y Chapman, 1897 Pp. 197-198 in: Mamíferos de la Cuenca de México. LIMUSA, CDMX, México. 300 pp.
- Champlin AK, Dorr DL y Gates AH. 1973. Determining the stage of the estrous cycle in the mouse by the appearance of the vagina, *Biology of Reproduction*, 8(4):491-494.
- Chapman JC, Christian JJ, Pawlikoski MA y Michael SD. 1998. Analysis of steroid hormone levels in female mice at high population density. *Physiology & Behavior*, 64(4):529-533.
- Clark FH. 1938. Age of sexual maturity in mice of the genus *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy*, 19:230-234.
- Clutton-Brock TH. 1984. Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American Naturalist*, 123:212-229.
- Clutton-Brock TH. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences*, 236:339-372.
- Clutton-Brock TH. 1991. The Evolution of Parental Care. Princeton University Press. Princeton, NJ, USA.
- Cole LC. 1954. The population consequences of life history phenomena. *The Quarterly Review of Biology*, 29:103-137.
- Cornish LM y Bradshaw WN. 1978. Patters in twelve reproductive parameters for the White-footed Mouse (*Peromyscus leucopus*). *Journal of Mammalogy*, 59(4):731-739
- Corvoll MO, Blanchard O y Tsagris L. 1992. Bone and cartilage responsiveness to sex steroid hormones. *The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology*, 43:415-418
- Crossland J, Dewey M, Barlow S, Vrana PB, Felder MR y Szalai GJ. 2014. Caring for *Peromyscus*

- spp. in research environments. *LabAnimal*, 43:162-166.
- Csapo A. 1956. Progesterone block. *American Journal of Anatomy*, 98(2):273-291.
- Cunningham GR y Huckins C. 1979. Persistence of complete spermatogenesis in the presence of low intra-testicular concentrations of testosterone. *Endocrinology*, 105(1):177-186.
- Cushing BS. 1985. A comparison of activity patterns of estrous and diestrous in Prairie Deer Mice, *Peromyscus maniculatus bairdii*. *Journal of Mammalogy*, 66(1):136-139.
- Cushing BS. 2016. Estrogen receptor alpha distribution and expression in the social neural network of monogamous and polygynous *Peromyscus*. *PLoS ONE*, 11(3) e0150373:1-11.
- Dapson RW. 1979. Phenologic influences on cohort-specific reproductive strategies in mice (*Peromyscus polionotus*). *Ecology*, 60:1125-1131.
- Davies NB. 1991. Chapter 9. Mating systems. Pp. 263-294 in: Krebs JR y Davies NB (Eds.), *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications. Hoboken, NJ, USA. 480 pp.
- Davis WB. 1944. Notes on Mexican mammals. *Journal of Mammalogy*, 25:370-403.
- De la Cruz-Argüello IM y Castro Campillo A (dir.). 2015. Patrones de microdistribución de los mamíferos pequeños en un bosque templado mixto del Parque Nacional Desierto de los Leones. Tesis de Maestría en Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México, CDMX, México. 266 pp.
- De la Cruz-Argüello IM, Castro-Campillo A y Salame-Méndez A. 2020. Seasonal changes in the habitat structure affect the abundance of two species of small mammals in a temperate forest. *International Journal of Zoology and Applied Biosciences*, 5(3):119-124.
- De la Cruz IM, Castro-Campillo A, Salame-Méndez A. 2021. Habitat heterogeneity facilitates coexistence of two syntopic species of *Peromyscus* in a temperate forest of Central México. *Therya*, 12(3):487-500.

- De la Cruz IM, Castro-Campillo A, Zavala-Hurtado A, Salame-Méndez A y Ramírez-Pulido J. 2019. Differentiation pattern in the use of space by males and females of two species of small mammals (*Peromyscus difficilis* and *P. melanotis*) in a temperate forest. *Therya*, 10(1):3-10.
- Demas GE y Nelson RJ. 1998. Photoperiod, ambient temperature, and food availability interact to affect reproductive and immune function in adult male Deer Mice (*Peromyscus maniculatus*). *Journal of Biological Rhythms*, 13:253-262.
- Díaz-Porras DF, Castro Campillo A (co-asesora) y Salame Méndez A (co-asesor). 2002. Algunos aspectos de la biología reproductiva de *Peromyscus melanotis* y de *P. difficilis* (Rodentia: Muridae). Servicio Social, Licenciatura Biología. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México, CDMX, México. 23 pp.
- Dohle GR, M Smith y RFA Weber. 2003. Androgens and male fertility. *World Journal of Urology*, 21:341-345.
- Drickamer LC. 1978. Annual reproduction patterns in populations of two sympatric species of *Peromyscus*. *Behavioral Biology*, 23:405-408.
- Drickamer LC y Bedford MV. 1973. Patterns of reproduction in a laboratory colony of *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy*, 54(2):523-528.
- Eleftheriou BE. 1968. Chapter 8. Endocrinology. Pp. 312-339 in: JA King (Ed.), *Biology of Peromyscus* (Rodentia), Special Publication No. 2. The American Society of Mammalogists. Stillwater, OK, USA. 593 pp.
- Emlen ST y Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197(4300):215-223.
- Fa JE, Lopez-Paniagua J, Romero FJ, Gómez JL y López JC. 1990. Influence of habitat characteristics on small mammals in a Mexican high-altitude grassland. *Journal of Zoology*, 221:275-292.
- Fa JE, Sánchez-Cordero V y Méndez A. 1996. Interspecific agonistic behavior in small mammals in a

- Mexican high-elevational grassland. *Journal of Zoology*, 239:396-401.
- Fabian D y Flatt T. 2012. Life history evolution. *Nature Education Knowledge*, 3(8):1-24.
- Findlay JK, Drummond AE, Dyson M, Baillie AJ, Robertson DM y Either JF. 2001. Production and actions of inhibin and activin during folliculogenesis in the rat. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 180(1-2):139-144.
- Findlay KF, Kerr JB, Britt K, Liew SH, Simpson ER, Rosario D y Drummond A. 2009. Ovarian physiology: follicle development, oocyte and hormone relationship. *Animal Reproduction*, 6(1):16-19.
- Fisher RA. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford at The Clarendon Press, Oxford, UK. 286 pp.
- Freeman ME. 1994. The neuroendocrine control of the ovarian cycle of the rat. Pp 613-658 in: Knobil E y Nelly JD (Eds.), *The Physiology of Reproduction* 2nd ed. Raven Press, Ltd. New York, NY, USA. 3250 pp.
- French JA, Mustoe AC, Cavanaugh J y Birnie AK. 2013. The influence of androgenic steroid hormones on female aggression in „atypical“ mammals. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*, 368: 20130084.
- Frye CA. 2011. Novel substrates for, and sources of, progestogens for reproduction. *Journal of Neuroendocrinology*, 23: 961-973.
- Gadgil M y Bossert WH. 1970. Life historical consequences of natural selection. *The American Society of Naturalists*, 104(935):1-24.
- Gaines SM y McClenaghan LR. 1980. Dispersal in small mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:163-96.
- Galea LA, Kavaliers M, Ossenkopp KP y Hampton E. 1995. Gonadal hormone levels and spatial learning performance in the Morris water maze in male and female Meadow Voles, *Microtus*

- pennsylvanicus*. *Hormones and Behavior*, 29:106-125.
- García E. 2004. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana) y su Anexo. 5ª ed. Instituto de Geografía, UNAM, CDMX, México. 71 pp.
- García-Mendoza DF, López-González C, Hortelano-Moncada Y, López-Wilchis R y Ortega J. 2018. Geographic cranial variation in *Peromyscus melanotis* Rodentia: Cricetidae) is related to primary productivity. *Journal of Mammalogy*, 99(4):898-905.
- Genoways HH y Brown JH. 1993. *Biology of the Heteromyidae*. The American Society of Mammalogists. Special Publication 10. Brigham Young University, Provo, UT, USA.
- Gibori G, Sridaran R y Basuray R. 1982. Control of aromatase activity in luteal and ovarian nonluteal tissue of pregnant rats. *Endocrinology*, 111:781-788.
- Glazier DS. 1980. Ecological shifts and the evolution of geographically restricted species of North American *Peromyscus* (Mice). *Journal of Biogeography*, 7(1):63-83.
- Glendinning JI. 1992. Effectiveness of cardenolides as feeding deterrents of *Peromyscus* mice. *Journal of Chemical Ecology*, 18:1559-1575.
- Glendinning JI. 1993. Preference and aversion for deterrent chemicals in two species of *Peromyscus* mouse. *Physiology and Behavior*, 54:141-150.
- Glendinning JI y Brower LP. 1991. Feeding and breeding responses of five mice species to overwintering aggregations of the Monarch butterflies. *Journal of Animal Ecology*, 59:1091-1112.
- Glendinning JI, Mejia AA y Brower LP. 1988. Behavioral and ecological interactions of foraging mice (*Peromyscus melanotis*) with overwintering Monarch butterflies (*Danaus plexippus*) in Mexico. *Oecologia*, 75:222-227.
- Good T, Khan MZ y Lynch JW. 2003. Biochemical and physiological validation of a corticosteroid radioimmunoassay for plasma and fecal samples in Oldfield Mice (*Peromyscus polinotus*).

- Physiology & Behavior*, 80:405-11.
- Gorbman A, Dickhoff WW, Vigna SR, Clark NB y Ralph CL. 1983. Comparative Endocrinology. Wiley-Interscience. New York, NY. USA. 592 pp.
- Gould JL y Grant-Gould C. 1989. Sexual Selection. Scientific American Library. New York, NY, USA. 278 pp.
- Greenbaum IF, Honeycutt RL y Chirhart SE. 2019. Taxonomy and phylogenetics of the *Peromyscus maniculatus* species group. Pp. 559-575 in: Bradley RD, Genoways HH, Schmidly DJ y Bradley LC (Eds.), From Field to Laboratory: A Memorial Volume in Honor of Robert J. Baker. Museum of Texas Tech University. Lubbock, TX, USA. 911 pp.
- Griffin JE y Ojeda SR. 1992. Textbook of Endocrine Physiology. Oxford University Press, Inc. New York, NY, USA. 479 pp.
- Groves WE, Davis FC, Jr. y Sells BH. 1968. Spectrophotometric determination of microgram quantities of protein without nucleic acid interference. *Anatomy Physiology & Biochemistry*, 22(2):195-210.
- Gruenewald DA, Hess DL, Wilkinson CW y Matsumoto AM. 1992. Excessive testicular progesterone secretion in aged male Fischer 344 rats: A potential cause of age-related gonadotropin suppression and confounding variable in aging studies. *The Journals of Gerontology*, 47(5):B154-B170.
- Gruenewald DA, Naai MA, Hess DL y Matsumoto AM. 1994. The brown Norway rat as a model of male reproductive aging: Evidence for both primary and secondary testicular failure. *The Journals of Gerontology*, 49(2):B42-B50.
- Hall ER. 1981. The Mammals of North America. Vol. 2, 2nd ed. John Wiley & Sons, New York, NY, USA. 601-1181 pp.
- Hall ER y Kelson KR. 1959. The Mammals of North America. The Ronald Press Company, New York, NY, USA. Two volumes, 1083 pp.

- Hall ER y Villa B. 1949. An annotated checklist of the mammals of Michoacán, México. University of Kansas Publications, *Museum of Natural History*, 1:431-472
- Hammer Ø, Harper DAT y Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1):1-9.
- Heape W. 1900. The sexual season of mammals and the relation of the 'pro-oestrus' to menstruation. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 44:1-70.
- Hebel R y Stromberg MW. 1986. Anatomy and Embryology of the Laboratory Rat. Wörthsee: BioMed Verlag. München, Germany. 271 pp.
- Henricks DL. 1991. Biochemistry and physiology of the gonadal hormones. Pp. 81-118 in: Cupps PT (ed.), Reproduction in Domestic Animals. Academic Press, San Diego, CA, USA. 670 pp.
- Hernández R, Fernández C y Baptista MP. 2010. Metodología de la Investigación. 5ª ed. McGraw Hill Educación. México, CDMX, México. 656 pp.
- Hernández-Sampieri R, Fernández-Collado C y Baptista-Lucio P. 2006. Metodología de la Investigación. 4ª ed. McGraw-Hill, Interamericana. México, DF, México. 497 pp
- Hill RW, Wyse GA y Anderson M. 2008. Animal Physiology. 2nd ed. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA, USA. xxvi + 762 pp.
- Hintze JL. 2007. NCSS 2007 User's guide II. Number Cruncher Statistical Systems. Kaysville, UT, USA. 629 pp.
- Hirschenhauser K y Oliveira RF. 2006. Social modulation of androgens in male vertebrates: Meta-analyses of the challenge hypothesis. *Animal Behaviour*, 71:256-277.
- Hoffmeister DF. 1951. A Taxonomic and Evolutionary Study of the Piñon Mouse, *Peromyscus truei*. *Illinois Biological Monographies*, XXI(4):ix+104 pp.
- Hoffmeister DF. 1986. Mammals of Arizona. University of Arizona Press and Arizona Game and Fisheries Department, Tucson, AR, USA.

- Holst JP, Soldin OP, Guo T y Soldin SJ. 2004. Steroid hormones: Relevance and measurement in the clinical laboratory. *Clinics in Laboratory Medicine*, 24(1):105-118.
- Hooper ET. 1957. Records of Mexican mammals. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 589:1-9.
- Horner BE. 1947. Paternal care of young mice of genus *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy*, 28:31-36.
- Horner BE. 1954. Arboreal adaptations of *Peromyscus* with special reference to use of the tail. *University of Michigan. Contributions from the Laboratory of Vertebrate Biology*, 61:1-84.
- Imagawa W, Yang J, Guzman R y Nandi S. 1994. Control of mammary gland development. Pp 1033-1063 in: Knobil E y Nelly JD (Eds.), *The Physiology of Reproduction* 2nd ed. Raven Press, Ltd. New York, NY, USA. 3250 pp.
- Jaques ME, McBee K y Elmore D. 2015-19. Determining sex and reproductive status of rodents. Oklahoma Cooperative Extension Fact Sheets. Oklahoma Cooperative Extension Service NREM-2896. *Oklahoma State University NREM-2896*:1-4.
- Jašarević E, Bailey DH, Crossland JP, Dawson WD, Szalai G, Ellersieck MR, Rosenfeld CS y Geary DC. 2013. Evolution of monogamy, paternal investment, and female life history in *Peromyscus*. *Journal of Comparative Psychology*, 127(1):91-102.
- Joubert Y y C Tobin. 1995. Testosterone treatment results in quiescent satellite cells being activated and recruited into cell cycle in rat levator ani muscle. *Developmental Biology*, 169: 286-294.
- Kaneko Y. 1978. A comparison of the number of embryos and measurements of *Microtus montebelli* in two types of habitats. *Acta Theriologica*, 23:140-143.
- Kasperk C, Fitzsimmons R, Strong D, Mohan S, Jennings J, Wergedal J y Baylink D. 1990. Studies of the mechanism by which androgens enhance mitogenesis and differentiation in bone cells. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism*, 71:1322-1329.

- Kaufman DW y Kaufman GA. 1982a. Sex ratio in natural populations of *Peromyscus maniculatus*. *The American Midland Naturalist*, 108:376-380.
- Kaufman DW y Kaufman GA. 1982b. Sex ratio in *Peromyscus polionotus*. *Journal of Mammalogy*, 63: 655-658.
- King JA (Ed.). 1968. Biology of *Peromyscus*. American Society of Mammalogists, Special Publications 2. Stillwater, OK, USA. 593 pp.
- Kingsley EP, Kozak KM, Pfeifer SP, Yang DS y Hoekstra HE. 2016. The ultimate and proximate mechanisms driving the evolution of long tails in forest Deer mice. *Evolution*, 71(2):261-273.
- Klein BG. 2014. Cunningham: Fisiología Veterinaria. 5ª ed. Elsevier, Madrid, España. 624 pp.
- Kunz TH y Hosken DJ. 2009. Male lactation: why, why not and is it care? *Trends in Ecology and Evolution*, 24(2):80-85.
- Kunz TH, Wemmer C y Hayssen V. 1996. Sex, age, and reproduction. Pp. 279-290 in: Wilson DE, Cole FR, Nichols JD, Pudran R y Foster MS (eds.), *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, USA. xxvii+409 pp.
- Lackey JA. 1976. Reproduction, growth, and development in the Yucatan Deer mouse, *Peromyscus yucatanicus*. *Journal of Mammalogy*, 57(4):1638-655.
- Lackey JA. 1978. Reproduction, growth and development in high-latitude and low latitude populations of *Peromyscus leucopus* (Rodentia). *Journal of Mammalogy*, 59(1):69-83.
- Lamote I, Meyer E, Massart-Leën AM y Burvenich C. 2004. Sex steroids and growth factors in the regulation of mammary gland proliferation, differentiation, and involution. *Steroids*, 69:145-159.
- Langvatn R, Albon SD, Burke T y Clutton-Brock TH. 1996. Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *Journal of Animal Ecology*, 65:653-670
- Lawlor TE. 1974. Chromosomal evolution in *Peromyscus*. *Evolution*, 28:688-691.

- Layne JN. 1968. Ontogeny. Pp. 148-253, in: King JA (Ed.), *Biology of Peromyscus* (Rodentia). Special Publications No. 2. The American Society of Mammalogists. Stillwater, OK, USA. 593 pp.
- Lee SG. 2004. Population dynamics and demography of Deermice (*Peromyscus maniculatus*) in heterogeneous habitat: Role coarse woody debris. *Polish Journal of Ecology*, 52(1):55-62.
- Levenson H. 1990. Sexual size dimorphism in chipmunks. *Journal of Mammalogy*, 71:161-170.
- Lidicker WZ, Jr. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals. Pp. 103-128 in: Golley FB, Petrusewics K y Ryszkowski L (Eds.), *Small Mammals: Their Productivity and Population Dynamics*. Cambridge University Press. London, UK. 480 pp.
- Linzey AV y Layne JN. 1969. Comparative morphology of the male reproductive tract in the rodent Genus *Peromyscus* (Muridae). *American Museum Novitates*, 2355:1-47.
- Linzey AV y Layne JN. 1974. Comparative morphology of spermatozoa of the rodent Genus *Peromyscus* (Muridae). *American Museum Novitates*, 2532:1-20.
- Lipsett MB. 1986. Steroid hormones. Pp. 140-153 in: Yen SSC y Jaffe R (Eds.), *Reproductive Endocrinology*. W. B. Saunders, PH. USA. 960 pp.
- Long JA y Evans HM. 1922. The estrous cycle of the rat and its associated phenomena. *Memoirs of the University of California*, 6:1-148.
- Mandl AM. 1951. The phases of estrous cycle in the adult white rat. *Journal of Experimental Biology*, 28:576-584.
- Mani SK, Allen LMC, Clark JH, Blaustein JD y O'Malley BM. 1994. Convergent pathways for steroid hormone-and neurotransmitter-induced rat sexual behavior. *Science*, 265:1246-1249.
- Martínez-Coronel M, Ramírez-Pulido J y Álvarez T. 1991. Variación intrapoblacional e interpoblacional de *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Muridae) en el Eje Volcánico Transversal, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 47:1-51.
- Mateos-Quesada P y Carranza J. 2000. Reproductive patterns of Roe Deer in Central Spain. *Etología*,

8:17-20.

- May RM y Rubenstein DI. 1985. Chapter 1. Reproductive strategies Pp. 1-25 *in*: Austin CR y Short RV (Eds.), *Reproduction in Mammals: 4, Reproductive Fitness*. Cambridge: Cambridge University Press. Port Chester, NY, USA. xi + 241 pp.
- McLean AC, Valenzuela N, Fai S y Bennett SAL. 2012. Performing vaginal lavage, crystal violet staining, and vaginal cytological evaluation for mouse estrous cycle staging identification. *Journal of Visualized Experiments*, 67:43-89.
- McNaught AB y Callander R. 1975. *Illustrated Physiology*. 3rd ed. Churchill Livingstone Inc., London UK. 288 pp.
- Merritt JF, Lima M y Bozinovic F. 2001. Seasonal regulation in fluctuating small mammal populations: Feedback structure and climate. *Oikos*, 94(3):505-514.
- Meyer GT y Bruce NW. 1979. The cellular pattern of *corpus luteal* growth during pregnancy in the rat. *Anatomical Records*, 193:823-830.
- Millar JS. 1982. Life cycle characteristics of northern *Peromyscus maniculatus borealis*. *Canadian Journal of Zoology*, 62:786-794.
- Millar JS. 1985. Life cycle characteristics *Peromyscus maniculatus nebrascensis*. *Canadian Journal of Zoology*, 63:1280-1284.
- Miyauchi, F y Midgley AR, Jr. 1990. Morphologically and functionally distinct subpopulations of steroidogenic cells in *corpora lutea* during pregnancy in rats. *Endocrinologia japonica*, 37:649-663.
- Modi WS. 1984. Reproductive tactics among Deer Mice of the Genus *Peromyscus*. *Canadian Journal of Zoology*, 62:2576-2581.
- Morales-Medina X y Castro-Campillo AA (dir.). 2010. Contribuciones para la facilitación de los estudios sobre dieta en ratones silvestres, tomando como ejemplo al Género *Peromyscus*. Tesis de

- Maestría en Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México. 117 pp.
- Moyes CD y Schulte P. 2007. Principios de Fisiología Animal. Editorial Pearson, Madrid, España. xxi + 767 pp.
- Naranjo LG. 1995. Patrones de reproducción en dos poblaciones aisladas de *Agelaius icterocephalus* (Aves:Icteridae). *Caidasia*, 18(86):89-100.
- Navarro-Frías J, González-Ruiz N y Álvarez-Castañeda ST. 2007. Los mamíferos silvestres de Milpa Alta, Distrito Federal: Lista actualizada y consideraciones para su conservación. *Acta Zoológica Mexicana (n. s.)*, 23(3):103-124.
- Nelson RJ, Gubernick DJ y Blom JM. 1995. Influence of photoperiod, green food, and water availability on reproduction in male California mice (*Peromyscus californicus*). *Physiology & Behavior*, 57:1175-1180.
- Nelson RJ, Marinovic AC, Moffatt CA, Kriegsfield LJ y Kim S. 1996. The effects of photoperiod and food intake on reproductive development in male Deer mice *Peromyscus maniculatus*. *Physiology & Behavior*, 62(5):945-950.
- Niswender GD, Juengel JL, McGuire WJ y Wiltbank MC. 1994. Luteal function: The estrous cycle and early pregnancy. *Biology of Reproduction*, 50:239-247.
- Niswender GD y Nett TM. 1988. The *corpus luteum* and its control. Pp 489-526 in: Knobil E y Neil JD (Eds.), *The Physiology of Reproduction*, vol. 13. Raven Press, New York, NY. USA.
- Norman AW y Litwack G. 1997. Hormones. 2nd ed. Academic Press. San Diego, CA, USA. 584 pp.
- Norris DO. 1997. Vertebrate Endocrinology. 3rd ed., Academic Press, San Diego, CA, USA. xii + 634 pp.
- NRC. 2011. Guide for the Care and Use of Laboratory Animals. 8th ed, National Research Council, National Academies, National Academy of Sciences. The National Academies Press, Washington

- DC, USA. 246 pp.
- Nubbemeyer R. 1999. Progesterone and testosterone concentrations during oestrus cycle and pregnancy in the common vole (*Microtus arvalis*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A. Molecular and Integrative Physiology*, 122(4):437-444.
- Ojeda S y Urbanski HF. 1994. Puberty in the rat. Pp. 363-410 in: Knobil E y Neil JD (Eds.), *The Physiology of Reproduction*, Vol. 2, 2nd ed., Raven Press, Chicago, IL, USA. 3250 pp.
- Olivera J, Ramírez-Pulido J y Williams SL. 1986. Reproducción de *Peromyscus* (*Neotomodon*) *alstoni* (Mammalia:Muridae) en condiciones de laboratorio. *Acta zoológica mexicana (n. s.)*, 16:1-27.
- Osgood WH. 1904. Thirty new mice of the Genus *Peromyscus* from Mexico and Guatemala. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 17:55-77.
- Osgood WH. 1909. Revision of the mice of the American Genus *Peromyscus*. *North American Fauna*, 28:1-285.
- Otto PA. 2021. Evolution of sex-ratio: Brief review with mathematical study of some simple novel models. *Genetics and Molecular Biology*, 44(3) e20210053:1-9.
- Pawluski JL, Brummelte S, Bartha CK, Crozier TM y Galea LAM. 2009. Effects of steroid hormones on neurogenesis in the hippocampus of the adult female rodent during the estrous cycle, pregnancy, lactation and aging. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 30:343-357.
- Pedersen T y Peters H. 1971. Follicle growth and cell dynamics in the mouse ovary during pregnancy. *Fertility and Sterility*, 22:42-52.
- Peralta-Juárez CM y Castro-Campillo A (dir.). 2015. Dieta de *Peromyscus difficilis* (Rodentia: Muridae) en un bosque templado en el Parque Nacional Desierto de los Leones, D.F. Tesis de Maestría en Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México, CDMX, México. 292 pp.
- Phelps SM, Lyndon JP, O'Malley BW y Crews D. 1998. Regulation of male sexual behavior by

- progesterone receptor, sexual experience, and androgen. *Hormones and Behavior*, 34:294-302.
- Pianka ER. 1976. Natural selection of optimal reproductive tactics. *American Zoologist*, 16:775-784.
- Porter DG. 1970. The effect of oestrogen upon pregnancy and parturition in the mouse. *Journal of Reproduction and Fertility*, 22:509-514.
- Pritchett KR y Taft RA. 2007. Reproductive biology of the laboratory mouse. Pp. 91-114 in: Fox J, Barthold SW, Davisson MT, Necomer CE, Quimby FW y Smith AL (Eds.), *The Mouse in Biomedical Research*. Vol. I. 2nd ed. Academic Press, Amsterdam, Holland. 374 pp.
- Ramírez-Pulido J, Castro-Campillo A y Salame-Méndez A. 2001. Los *Peromyscus* (Rodentia: Muridae) en la Colección de Mamíferos de la Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa (UAMI). *Acta Zoológica Mexicana (n. s.)*, 83:83-114.
- Ramírez-Pulido J, Lira I, Gaona S, Müdespacher C y Castro-Campillo A. 1989. Manejo y Mantenimiento de Colecciones Mastozoológicas. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México, CDMX, México. 128 pp.
- Ramírez-Pulido J y Müdespacher C. 1987. Estado actual y perspectivas del conocimiento de los mamíferos de México. *Ciencia*, 38:49-67.
- Ramírez-Ruiz H y Castro-Campillo A (dir.). 2004. Estudio del desarrollo craneométrico funcional en *Peromyscus melanotis* y *P. difficilis* (Rodentia: Muridae). Tesis de Maestría en Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México, CDMX, México. 94 pp.
- Randall D, Burggren W y French K. 2002. *Eckert Animal Physiology. Mechanisms and Adaptations*. 5th ed. W. H- Freeman and Company. New York, NY, USA. Pp. 667-736.
- Ricklefs RE. 1990. Evolution of life histories Pp. 560-580 in: Ricklefs RE (ed.), *Ecology*. 3rd ed. WH Freeman and Company. New York, NY, USA. 896 pp.
- Roff DA. 1992. *The evolution of life histories. Theory and analysis*. Chapman and Hall. New York,

- NY, USA. xii + 535 pp.
- Rojas-Hernández J y Juárez J. 2015. Copulation is reactivated by bromocriptine in male rats after reaching sexual satiety with a same sexual mate. *Physiology and Behavior*, 151:551-556.
- Ruiz-Cortés ZT. 2012. Gonadal sex steroids: Production, action and interactions in Mammals. Chapter 1. Pp. 3-44 in: Ostojic SM (Ed.), *Steroids: From Physiology to Clinical Medicine*. IntechOpen, London, UK. 222 pp.
- Ruiz-Ramoni D, Ramoni-Perazzi P y Muñoz-Romo M. 2017. Reproductive pattern of the large fruit-eating bat, *Artibeus amplus* (Chiroptera:Phyllostomidae) in the Venezuelan Andes. *Revista de Biología Tropical*, 65(1):335-344.
- Russell LD, Alger LE y Nequin LG. 1987. Hormonal control of pubertal spermatogenesis. *Endocrinology*, 120:1615-1632.
- Rye C, Wise R, Jurukovski V, DeSaix J, Choi J y Avissar Y. 2016. Life Histories and Natural Selection, Section: Populations and Community Ecology. Unit: Ecology; E-Book Biology. Website OpenStax. <https://openstax.org/books/biology/pages/45-2-life-histories-and-natural-selection>.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. LIMUSA. Ciudad de México, CDMX, México. 432 pp.
- Sadleir RMFS. 1974. The ecology of the Deer mouse *Peromyscus maniculatus* in a coastal coniferus forest II. Reproduction. *Canadian Journal of Zoology*, 52:119-131.
- Salame-Méndez A, Castro-Campillo A, De la Cruz-Argüello I, González-Ruiz N, Haro-Castellanos J, Canchola-Martínez E y Ramírez-Pulido J. 2019. Differential testosterone biosynthesis relates to decoupling of reproductive pattern in *Peromyscus* syntopic species (Rodentia: Muridae). *International Journal of Research Studies in Zoology*, 5(2):1-7.
- Salame-Méndez A, Castro-Campillo A, Olvera-Olvera K, Serrano H, Huerta-García F, Esquivel-Florencio JJ, Haro-Castellanos J, Briones-Salas MA, Ramírez-Pulido J, Gómez-Olivares JL y García-Suárez MD. 2012. Seasonal evaluation of phytoestrogens in faeces of male Jamaican fruit-

- eating bat (*Artibeus jamaicensis* Leich, 1821). *Therya*, 3(1):13-31
- Salame-Méndez A, Castro-Campillo A, Salgado-Ugarte I, Mendieta-Márquez E, Herrera-Muñoz J y Ramírez-Pulido J. 2004. Evaluación estacional de la producción de esteroides sexuales en testículos del ratón de orejas oscuras (*Peromyscus melanotis*, Allen & Chapman, 1897) de diferentes clases de edad. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 20(2):103-114.
- Salame-Méndez A, Castro-Campillo A, Serrano H, García-Suárez MD, Gómez-Olivares JL, Canchola-Martínez E, González-Ruiz N y Ramírez-Pulido J. 2018. Annual relation between circulating testosterone and testicular size in adult males of *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Cricetidae) in a mid-latitude, temperate forest. *International Journal of Zoology and Applied Bioscience*, 3(3):275-282.
- Salame-Méndez A, Castro-Campillo A, Vigueras-Villaseñor RM, Herrera-Muñoz J, Serrano H y Ramírez-Pulido J. 2008. Production of testosterone in the testes of two species of *Peromyscus* (Rodentia: Muridae) during lowered sexual activity. Pp. 311-321 in: Lorenzo C, E Espinoza y J Ortega. (Eds.), Avances en el Estudio de los Mamíferos de México. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., Publicaciones Especiales 2. San Cristóbal de Las Casas, Chis, México. 726 pp.
- Salame-Méndez A, Herrera-Muñoz J, Castro-Campillo A y Ramírez-Pulido J. 2003a. Valoración de esteroides sexuales en testículos de ratones juveniles de *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Muridae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* (3ª época) I:83-90.
- Salame-Méndez A, Mendieta-Márquez E, Herrera-Muñoz J, Castro-Campillo A y Ramírez-Pulido J. 2005. Evaluación de la producción de hormonas esteroides en testículos y ovarios del ratón de las rocas (*Peromyscus difficilis felipensis*). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* (3ª época), 1:200-206.
- Salame-Méndez A, Vigueras-Villaseñor RM, Herrera Muñoz J, Mendieta-Márquez E, Salgado-Ugarte

- IH, Castro-Campillo A y Ramírez-Pulido J. 2003b. Inmunolocalización y contenido de esteroides sexuales en ovarios de hembras de *Peromyscus melanotis* Allen & Chapman, 1897 (Rodentia: Muridae) durante la primera mitad de la preñez. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 88:43-57.
- Sanz JJ. 2002. Evolución de los sistemas de apareamiento. Pp. 275-282 in: Soler Cruz M (Coord.), Evolución: La Base de la Biología. Proyecto Sur, Madrid, España. 548 pp.
- Sauerwein H y Meyer HHD. 1989. Androgen and estrogen receptors in bovine skeletal muscle: Relation to steroid-induced allometric muscle growth. *Journal of Animal Science*, 67:206-212.
- Schober P, Boer C, Schwarte LA. 2018. Correlation coefficients: Appropriate use and interpretation. *Anesthesia & Analgesia*, 126:1763-1768.
- Schoener TW. 1986. Resource partitioning. Pp. 91-126 in: Kikkawa J y Anderson DJ (Eds.), Community Ecology: Pattern and Process. Blackwell Scientific Publications. London, UK. xi + 432 pp.
- Schultz FM y Wilson JD. 1974. Virilization of the Wolffian duct in the rat fetus by various androgens. *Endocrinology*, 94:979-986.
- Senger PL. 2006. Pathways to pregnancy and parturition. 2nd ed. Current Conceptions Inc., Washington State University Pullman, Washington DC, USA.
- Seton ET. 1920. Notes on the breeding habits of captive Deermice. *Journal of Mammalogy*, 1(3):134-138.
- Shefferson RP. 2010. Why are life histories so variable? *Nature Education Knowledge*, 3(10):1.
- Short RV. 1961. Progesterone. Pp: 379-437 in: Gray CH y Bacharach AL (Eds.), Hormones in Blood. Academic Press, New York, NY, USA. 655 pp.
- Simpson ER, Misso M, Hewitt KN, Hill RA, Boon WC, Jones ME, Kovacic A, Zhou J y Clyne CD. 2005. Estrogen—the good, the bad, and the unexpected. *Endocrine Reviews*, 26(3):322-330.
- Slatkin M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution*, 38:622-630.

- Smartt RA y Lemen C. 1980. Intrapopulational morphological variation as a predictor of feeding behavior in Deermice. *The American Naturalist*, 116:891-894.
- Smith MH. 1967. Sex ratios in laboratory and field populations of the Old Field Mouse, *Peromyscus polionotus*. *Researches on Population Ecology*, IX:108-112.
- Smith MS, Freeman ME y Neil JD. 1975. The control of progesterone during the estrous cycle and early pseudopregnancy in the rat: Prolactin, gonadotropin and steroid levels associated with rescue of the *corpus luteum* of pseudopregnancy. *Endocrinology*, 96:219-226.
- Spaliviero JA, Jimenez M, Allan CM y Handelsman DJ. 2004. Luteinizing hormone receptor-mediated effects on initiation of spermatogenesis in gonadotropin-deficient (hpg) mice are replicated by testosterone. *Biology of Reproduction*, 70:32–38.
- Stearns SC. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, 3:259-268.
- Stearns SC. 1997. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, Oxford, UK. 264 pp.
- Stearns SC. 2000. Life history evolution: Successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, 87:476-486.
- Suárez-Íñiguez E. 2005. ¿Es realmente necesaria la hipótesis al inicio de la investigación? *Estudios políticos (México)*, 5:43-56.
- Suzuki T, Miyamoto K, Hasegawa Y, Abe Y, Ui M, Ibuki Y e Igarasai M. 1987. Regulation of inhibin production by rat granulosa cells. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 54(2-3):185-195.
- Tennent BJ, Smith ER y Davidson JM. 1980. The effects of estrogen and progesterone on female rat proceptive behavior. *Hormones and Behavior*, 14:65-75 pp.
- Trainor B, Lynn MB, Kelly GM, Joshua KR y Randy NJ. 2006. Social and photoperiod effects on reproduction in five species of *Peromyscus*. *General and Comparative Endocrinology*, 148:252-259
- Vajda AM y Norris DO. 2006. Chapter 15. Endocrine-active phytochemicals: Environmental signalling contact and mechanisms. In: Norris CO y Carr JA (Eds.), *Endocrine Disruption*

- Biological Bases for Health Effects in Wildlife and Humans. Part III Representative EDCs in Animals. Oxford University Press, New York, NY, USA. 477 pp.
- van Noordwijk MA y van Schaik CP. 2000. Reproductive patterns in eutherian mammals: Adaptations against infanticide. Pp. 322–360 *in*: Van Schaik CP y Janson CH (Eds.), *Infanticide by Males and Its Implications*. Cambridge University Press, Cambridge, Cambs, UK. 584 pp.
- van Tienhoven A. 1983. *Reproductive Physiology of Vertebrates*. 2nd ed. Cornell University Press, Ithaca, NY, USA. 491 pp.
- Ventura-Aquino E, Baños-Araujo J, Fernández-Guasti A, Paredes RG. 2016. An unknown male increases sexual incentive motivation and partner preference: Further evidence for the Coolidge effect in female rats. *Physiology and Behavior*, 158:54-59.
- Vergara-Huerta J y Ramírez Pulido J (dir.). 2009. Evaluación de indicadores del metabolismo intermediario en dos especies de *Peromyscus* que cohabitan en un bosque templado. Tesis de Maestría en Biología. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa. México, CDMX, México. 73 pp.
- Villa B. 1953. Mamíferos silvestres del Valle de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 23:269-492.
- Villa C[ornejo] B, Whisson DA y Sánchez-Cordero V. 1997. Capture rate and reproductive patterns of Norway rat *Rattus norvegicus* (Muridae: Rodentia) in a poultry farm in Mexico City. *Anales del Instituto de Biología UNAM, Serie Zoología*, 68(1):165-172.
- Vornberger W, Prints G, Musto NA y Suarez-Quian CA. 1994. Androgen receptor distribution in rat testis: New implications for androgen regulation of spermatogenesis. *Endocrinology*, 134:2307-2316.
- Wagner CK. 2006. The many faces of progesterone: A role in adult and developing male brain. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 27:340-359.

- Waller A y Verdi A. 2016. Reproductive patterns of terrestrial Isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) from Uruguay. *International Journal of Biology*, 8(4):12-20.
- Walmer DK, Wrona MA, Hughes CA y Nelson KG. 1992. Lactoferrin expression in the mouse reproductive tract during the natural estrous cycle: Correlation with circulating estradiol and progesterone. *Endocrinology*, 131:1458-1466.
- Welt CK y Schneyer AL. 2001. Differential regulation of inhibin B and inhibin A by follicle-stimulating hormone and local growth factors in human granulomas cells from small antral follicles. *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism*, 86(1):330-336.
- Williams GC. 1966. Natural selection, the costs of reproduction and refinement of Lack's principle. *The American Society of Naturalists*, 100: 687-692.
- Xia X y Millar JS. 1987. Morphological variation in Deer Mice in relation to sex and habitat. *Canadian Journal of Zoology*, 65:527-533.
- Young KA, Zirkin BR y Nelson RJ. 2000. Testicular regression in response to food restriction and short photoperiod in White-footed Mice (*Peromyscus leucopus*) is mediated by apoptosis. *Biology of Reproduction*, 62:347-354.
- Zhang F-P, Pakarainen T, Poutanen M, Toppari J y Huhtaniemi I. 2003. The low gonadotropin-independent production of testicular testosterone is sufficient to maintain spermatogenesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA (PNAS)*, 100(23):13692-13697.
- Zortéa M. 2003. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian Cerrado. *Brazilian Journal of Biology*, 63(1):159-168.

ANEXOS

ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA Y PRUEBAS DE NORMALIDAD DE SHAPIRO-WILKS.

En todos los Cuadros (Anexos A-C), las abreviaturas de las filas son como sigue: *n*, tamaño de muestra; M, media; DE: desviación estándar; Min, valor mínimo; Max, valor máximo; CV, coeficiente de variación; Mdn, mediana, 25%, primer percentil; 75%, tercer percentil; SK, asimetría (sesgo); KU, curtosis; *W*, prueba de Shapiro-Wilks (S-W); *p*, probabilidad (itálicas) para la normalidad; las cifras en negritas no fueron normales). En las columnas, las categorías etarias (CA) corresponden a: (I, juveniles; II, subadultos; III adultos jóvenes; IV, adultos maduros; V, adultos viejos. Las estaciones del año a: P, Pri, primavera; V, Ver, verano; O, Oto, otoño; I, In, invierno.

ANEXO A. CAPÍTULO 2

Comportamiento anual poblacional y ontogenético de las HES

Cuadro A.1. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad para el contenido circulante anual (sin estación) de tres hormonas esteroides sexuales en el plasma de machos de *Peromyscus melanotis*, ya sea a nivel poblacional (Pobl., todos los individuos) o conforme a tres categorías etarias en función de su fisiología reproductiva (1, juveniles; 2, adultos; 3, viejos).

	Progesterona (P ₄)				Androstendiona (A)				Testosterona (T)			
	Pobl.	1	2	3	Pobl.	1	2	3	Pobl.	1	2	3
<i>n</i>	89	17	53	19	89	17	53	19	89	17	53	19
M	29.8	23.8	33.6	24.7	30.1	17.2	35.3	27.2	80.8	47	97	66.2
DE	3.4	4.3	9.8	6.1	10.7	3.8	10	3.9	24.2	5.7	15.3	9.3
Min	3.8	16.0	3.8	10.4	47.4	10.0	5.9	18.3	39.0	39.0	43.7	44.9
Max	44.6	32.0	44.6	33.1	47.4	24.3	47.4	32.7	118.5	60.8	118.5	81.7
CV	31.6	18.0	29.1	24.5	35.6	21.9	28.3	14.5	29.9	12.2	15.8	14.1
Mdn	30.4	24.7	37.3	25.9	30.5	16.5	38.3	27.8	82.0	46.3	100.1	66.5
SK	-0.40	-0.50	1.39	0.24	-0.12	-0.50	0.57	0.79	-0.16	0.46	1.17	0.24
KU	-0.37	23.37	31.16	23.84	-1.01	16.83	33.21	26.86	-1.24	46.69	95.58	65.56
<i>W</i>	0.97	0.96	0.86	0.95	0.96	0.97	0.90	0.91	0.94	0.94	0.93	0.98
<i>p</i>	0.023	0.67	1.8E-05	0.41	0.016	0.84	4.8E-04	0.08	0.0004	0.37	0.003	0.94

En el análisis anual para la concentración de cada HES de toda la muestra de *Peromyscus melanotis* del bosque templado de latitud media, tanto la P₄ como la A solo alcanzan el 37% de la concentración de la T (Cuadro A.1). Solo se capturaron machos juveniles (1) de primavera a otoño, pero los machos adultos (2) y viejos (3) se capturaron todo el año. Los contenidos circulantes de HES promediaron más bajos en los machos juveniles (1) con una desviación estándar (DE) y un coeficiente de variación (CV) más bajos, excepto para la A, donde los machos viejos (3) tuvieron un CV más bajo (Cuadro A.1). Con la excepción mencionada, los machos 3 siguieron a los machos 1 en los valores más bajos de DE y CV; los machos adultos (2) promediaron más altos en todas las HES y mostraron mayor dispersión en sus datos.

En la distribución de todas las categorías de edad juntas (poblacional, Pobl.) y en los machos 2, se violó el supuesto de normalidad en los datos de las tres HES (Cuadro A.1). Hubo asimetría con sesgo negativo (cola izquierda más larga) en P₄ para los juveniles (1), pero todos los demás datos tuvieron un sesgo positivo (cola derecha más larga). Los machos adultos (2) presentaron datos multimodales; la curtosis reveló algunos valores atípicos en las tres HES, pero solo un adulto capturado en invierno puntuó como significativo para T (prueba de Grubbs: $G = 3.5$, $p = 0.012$).

Comportamiento estacional de las HES.

Cuadro A.2. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad para la concentración circulante en plasma de tres hormonas esteroides sexuales en machos de *Peromyscus melanotis*, a nivel poblacional (sin categorías etarias) y por estación del año (P, primavera; V, verano; O, otoño; I, invierno).

	Progesterona (P ₄)				Androstendiona (A)				Testosterona (T)			
	P	V	O	I	P	V	O	P	V	O	I	P
<i>n</i>	22	25	21	21	22	25	21	21	22	25	21	21
M	30.6	33.9	26.5	27.4	31.0	32.9	25.9	30.0	79.2	85.4	77.8	80.2
DE	8.8	8.6	9.4	9.7	10.7	12.0	10.9	7.9	25.3	27.5	24.9	18.4
Min	14.9	18.6	8.9	3.8	15.0	15.8	10.0	5.9	41.1	42.0	39.0	43.7
Max	42.0	44.5	33.9	38.9	44.7	47.4	40.2	39.3	111.8	118.5	108.0	106.0
CV	28.7	25.3	35.3	35.5	34.4	36.5	42.1	26.3	32.0	32.1	32.0	22.9
Mdn	28.6	32.0	23.7	60.7	29.6	31.6	23.6	30.9	75.8	80.4	82.0	85.1
SK	-0.15	-0.12	0.05	-1.26	-0.05	-0.02	0.12	-2.08	-0.08	-0.13	-0.31	-0.66

KU	-1.28	-1.43	-1.34	-0.92	-1.60	-1.80	-1.65	4.84	-1.59	-1.57	-1.37	-0.52
W	0.91	0.90	0.88	0.85	0.88	0.84	0.86	0.75	0.88	0.87	0.88	0.91
p	0.04	0.01	0.01	0.004	0.01	0.001	0.009	0.0001	0.01	0.005	0.02	0.07

En los análisis poblacionales (sin categoría de edad, Cuadro A.2) para el contenido circulante de cada HES por estación, las medias más altas ocurrieron en verano y las más bajas en otoño. Los valores más altos de P₄ y A fueron en verano, mientras que los de T fueron en primavera. Los valores de DE y CV más bajos para los dos andrógenos (A, T) se presentaron durante el invierno, mientras que para el precursor (P₄) fueron en verano. Las tres HES tuvieron asimetría hacia la izquierda en la mayoría de las estaciones, excepto porque la P₄ y la A tuvieron sesgo hacia la derecha en el otoño. Solo los datos para T en invierno siguieron una distribución normal; en las demás HES y estaciones se violó el supuesto de normalidad (Cuadro A.2).

Comportamiento estacional de las HES, conforme a las categorías de edad

Cuadro A.3. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad de Shapiro-Wilks (W) para el perfil circulante de tres hormonas esteroides sexuales en machos de *Peromyscus melanotis*, según su categoría etaria fisiológica reproductiva (juveniles, 1; adultos, 2; viejos, 3).

	Progesterona			Androstendiona			Testosterona		
Primavera	1	2	3	1	2	3	1	2	3
n	5	11	6	5	11	6	5	11	6
M	24.2	36.1	25.9	17.5	39.2	27.2	46.3	101.1	66.3
DE	3.1	8.7	5.6	2.3	7.8	2.1	4.0	11.8	8.3
Min	19.6	16.3	14.9	15.0	18.6	24.6	41.1	76.6	51.6
Max	27.0	42.0	30.4	20.8	44.7	30.0	52.1	111.8	75.1
CV	12.7	24.2	21.7	13.1	20.0	7.7	8.6	11.6	12.6
Mdn	24.7	39.0	27.2	16.5	41.5	26.9	46.3	103.7	67.2
SK	-0.82	-1.88	-1.96	0.72	-2.25	0.30	0.37	-1.51	-1.16
KU	-0.30	2.28	4.23	-0.47	4.98	-1.42	1.51	1.28	1.71
W	0.91	0.66	0.78	0.94	0.68	0.96	0.96	0.78	0.92
p	0.452	1.3E-04	0.036	0.64	2.5E-04	0.80	0.82	5.4E-03	0.49
Verano	1	2	3	1	2	3	1	2	3
n	7	13	5	7	13	5	7	13	5
M	26.9	39.6	28.8	20.0	41.5	28.5	50.8	107.9	75.6
DE	2.8	7.5	5.9	2.8	9.4	5.8	6.0	13.9	5.4
Min	32.0	44.6	33.1	24.3	47.4	32.7	60.8	118.5	81.7
Max	188.0	514.8	144.2	140.2	539.8	142.4	355.4	1402.5	378.0

CV	10.4	19.0	20.3	14.0	22.6	20.5	11.8	12.9	7.1
Mdn	26.7	43.0	30.8	20.7	45.8	30.5	51.8	114.5	76.2
SK	0.68	-2.02	-1.98	-0.19	-2.00	-1.99	0.19	-1.64	-0.63
KU	1.90	3.29	4.12	0.12	2.85	4.14	0.77	1.57	0.08
W	0.94	0.67	0.75	0.92	0.63	0.75	0.94	0.73	0.98
<i>p</i>	0.69	2.8E-04	0.031	0.51	1.3E-04	0.030	0.64	0.001	0.92
Otoño	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>n</i>	5	13	3	5	13	3	5	13	3
M	19.0	30.2	23.0	13.1	31.7	22.3	42.5	94.3	65.2
DE	2.5	9.9	4.4	2.2	9.3	3.2	3.2	13.1	4.6
Min	16.0	8.9	18.0	10.0	14.9	18.6	39.0	72.0	60.0
Max	22.3	38.9	26.0	15.8	40.2	24.6	46.9	108.0	69.0
CV	13.2	32.9	19.0	16.6	29.5	14.4	7.6	13.9	7.1
Mdn	18.5	35.7	25.0	12.8	36.8	23.6	43.4	99.6	66.5
SK	0.34	-0.97	-1.63	-0.30	-0.71	-1.54	0.28	-0.63	-1.18
KU	-1.05	-0.27	-2.33	0.05	-1.34	-2.33	-1.14	-1.35	-2.33
W	0.98	0.80	0.84	0.98	0.80	0.87	0.91	0.85	0.94
<i>p</i>	0.92	0.008	0.22	0.95	0.007	0.30	0.48	0.026	0.52
Invierno	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>n</i>		16	5		16	5		16	5
M		29.7	20.2		30.3	28.7		87.3	57.4
DE		9.8	5.6		9.0	1.4		14.4	7.4
Min		3.8	10.4		5.9	26.9		43.7	44.9
Max		38.9	24.0		39.3	30.5		106.0	63.9
CV		32.8	27.6		29.7	5.0		16.5	12.9
Mdn		31.3	22.2		31.9	28.7		87.7	59.4
SK	-2.10	-2.05		-2.05	0.00		-1.88	-1.62	-2.10
KU	3.88	4.35		3.86	-1.20		5.23	2.90	3.88
W	0.68	0.72		0.71	0.99		0.83	0.85	0.68
<i>p</i>		1.0E-04	0.017		2.3E-04	0.97		0.007	0.20

Como en el patrón anual, las concentraciones circulantes estacionales de HES (Cuadro A.3) promediaron menores en los machos 1, seguidos de los machos 3, mientras que los machos 2 siempre mostraron una mayor cantidad. La dispersión estacional de los datos (*e. g.*, DE; CV) fue más estrecha que en los datos anuales, pero produjo más casos de curtosis y asimetría negativa. A los datos no normales de los machos adultos (2) en todas las HES y temporadas, se sumaron los de los machos viejos (3) para la concentración no normal de P₄ en primavera, verano e invierno, así como de la A en las últimas dos estaciones.

Comportamiento poblacional anual y estacional del volumen testicular (VT).

Cuadro A.4. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad (W) de Shapiro-Wilks para el patrón anual y estacional de cambios en el volumen testicular (VT, mm³) en machos de *Peromyscus melanotis*, capturados en bosques templados de latitud media. Se muestra: a. El comportamiento anual (estaciones agrupadas) con toda la muestra (Todo) y por categoría etaria; b. El comportamiento poblacional (todos los machos) estacional.

	a. VT anual				b. VT por estación			
	Todo	Juveniles	Adultos	Viejos	Primavera	Invierno	Otoño	Invierno
<i>n</i>	89	17	53	19	22	25	21	21
M	141.5	215.8	117.0	143.2	170.7	218.9	98.3	61.5
DE	101.1	90.4	97.1	92.1	80.3	88.2	91.0	59.6
Min	1.1	30.6	2.4	1.1	18.8	18.8	1.1	6.3
Max	368.2	368.2	368.2	281.9	307.5	368.2	319.0	218.9
CV	71.5	41.9	83.09	64.3	47.0	40.3	92.5	96.8
Mdn	129.7	207.1	104.6	188.3	188.3	207.1	50.0	50.2
SK	0.339	0.028	0.713	-0.235	-0.231	0.0168	0.739	1.398
KU	-0.780	-0.128	-0.306	-1.378	-0.739	-0.069	-0.276	1.565
W	0.943	0.969	0.915	0.913	0.954	0.964	0.876	0.839
<i>p</i>	0.0007	0.81	0.0011	0.08	0.38	0.50	0.012	0.003

El volumen testicular (VT) varió de 1.05 mm³ a 368.19 mm³ en *Peromyscus melanotis* a lo largo del año, independientemente de la categoría etaria (Cuadro A.4). En la muestra de este estudio, los ratones juveniles promediaron testículos más grandes en su valor mínimo (*e. g.*, 55.9% más grande que en las otras categorías de edad) y también mostraron mayor valor para el VT. Aunque el promedio del VT para los machos adultos fue el menor, sus testículos abarcaron valores muy reducidos hasta los más altos. La media del VT fue intermedia en los machos viejos, pero con un valor máximo 23.4% menor a las otras categorías de edad. A nivel poblacional, los altos valores en las DE mostraron que el VT anual fluctúa mucho en esta especie. Los datos anuales de los machos juveniles y viejos tuvieron distribuciones normales con menores CV, pero los datos de los machos adultos, y por ende los datos poblacionales, se desviaron significativamente de la normalidad con una mayor dispersión.

Al agrupar todos los machos por estación, el valor promedio del VT siguió un patrón de mayor a menor por estación en este orden: verano > primavera > otoño > invierno. La partición estacional de los datos disminuyó en un 10% la DE, en comparación con la partición por categorías etarias, excepto en invierno cuando cayó un 30%. Los CV fueron más bajos en primavera y verano, pero aumentaron en las dos siguientes estaciones del año. Al igual que en el patrón anual por categoría de edad, no hubo valores atípicos y los datos fueron normales en primavera y verano, pero no en otoño e invierno.

Comportamiento estacional del VT, conforme a la categoría de edad.

Cuadro a.5. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad (W) de Shapiro-Wilks para el volumen testicular estacional en machos de tres categorías de edad de *Peromyscus melanotis*, provenientes de bosques templados de latitud media. P, primavera; V, verano; O, otoño e I, invierno.

	Juveniles			Adultos				Viejos			
	P	V	O	P	V	O	I	P	V	O	I
<i>n</i>	5	7	5	11	13	13	16	6	5	3	5
M	215.4	263.7	149.2	133.2	202.2	89.4	59.0	202.3	200.4	52.0	69.8
DE	71.6	93.6	69.5	83.6	91.0	99.4	52.5	51.8	58.6	59.7	85.4
Min	117.7	130.7	30.6	18.8	23.5	2.3	6.3	117.7	117.7	1.1	6.3
Max	307.5	368.2	207.1	268.8	368.2	319.0	188.3	256.3	281.9	117.7	218.9
CV	33.2	35.5	46.6	62.9	45.0	111.1	89.1	25.6	29.2	114.7	122.3
Mdn	207.1	256.3	169.4	117.7	207.1	32.9	47.9	197.7	207.1	37.4	50.2
SK	-0.12	-0.32	-1.74	0.40	0.01	1.22	1.05	-0.64	-0.05	1.04	2.00
KU	-0.08	-1.29	3.30	-0.64	0.56	0.72	0.77	0.41	1.66	-2.33	4.10
W	0.99	0.91	0.82	0.93	0.97	0.83	0.88	0.90	0.94	0.95	0.75
<i>p</i>	0.98	0.39	0.13	0.40	0.85	0.014	0.047	0.38	0.68	0.591	0.029

En los cambios estacionales del volumen testicular (VT) dentro de cada categoría etaria (1-3, Cuadro A.5) el VT de los machos juveniles alcanza un tamaño más grande y sus valores muestran mayor dispersión en verano, comparado con primavera, pero disminuye en otoño. En los machos adultos y viejos, el aumento testicular aumenta en primavera y, especialmente en verano, mientras que los testículos que disminuye en otoño y más aún durante invierno. La dispersión de los datos fue menor en otoño para los machos juveniles, en invierno para los machos adultos y en la mayoría de las estaciones para los machos viejos, excepto en invierno. Los CV fueron más bajos en los machos

juveniles en general, en verano para los adultos y en primavera y verano para los viejos. Los datos del VT violaron el supuesto de distribución normal en otoño e invierno para los machos adultos y en invierno para los viejos.

Comportamiento estacional de las variables abióticas HLS y T°.

Cuadro A.6. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad de Shapiro-Wilks (W) para dos condiciones ambientales (variables abióticas), conforme a la estación del año (P, primavera; V, verano; O, otoño e I, invierno) en el área de estudio, correspondiente a bosque templado de latitud media.

	Horas de luz solar (h)				Temperatura ambiental (°C)			
	P	V	O	I	P	V	O	I
<i>n</i>	22	25	21	21	22	25	21	21
<i>M</i>	12.4	13.1	11.7	11.0	18.9	18.1	17.1	14.7
<i>DE</i>	0.5	0.2	0.4	0.3	0.1	0.0	0.1	0.2
<i>Min</i>	11.8	12.7	11.2	10.7	18.0	17.6	16.3	13.7
<i>Max</i>	12.8	13.3	12.1	11.3	19.5	18.3	17.7	15.7
<i>CV</i>	3.7	1.7	3.3	2.4	3.8	1.5	3.2	5.7
<i>Mdn</i>	12.6	13.3	11.7	11.0	19.0	18.3	17	14.7
<i>SK</i>	-0.48	-1.04	-0.27	7.4E-17	-0.11	-1.04	-0.27	-1.4E-14
<i>KU</i>	-1.53	-0.15	-1.31	-1.57	-2.04	-0.15	-1.31	-1.58
<i>W</i>	0.75	0.71	0.80	0.80	0.72	0.71	0.80	0.80
<i>p</i>	8.1E-05	9.2E-06	0.0007	0.0006	3.4E-05	9.2E-06	0.0007	0.0006

La duración promedio más larga de horas de luz solar (HLS) se registró en el verano, mientras que los valores más bajos ocurrieron en el invierno (Cuadro A.6). Los valores de HLS tuvieron de mayor a menor dispersión en primavera > otoño > invierno > verano. La curtosis negativa en las HLS durante todas las estaciones indicó poca concentración de los datos alrededor de la media. Los valores mostraron asimetría en HLS con tendencia de sesgo hacia la izquierda para las estaciones (ver verano); en ninguna estación se cumple con una distribución normal. Los datos para la temperatura ambiental (T°) también siguen un patrón de curtosis, asimetría y anormalidad (Cuadro A.6), aunque sus valores de mayor a menor ocurren en primavera > verano otoño > invierno.

ANEXO B. CAPÍTULO 3

Comportamiento de las HES en las etapas del ciclo estral en Peromyscus melanotis.

Cuadro B.1. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad para la concentración intraovárica de cuatro hormonas esteroides sexuales (HES) en hembras adultas de *Peromyscus melanotis*, dentro de las cuatro etapas de su ciclo estral.

	Progesterona (P ₄)				Androstendiona (A)			
	Proestro	Estro	Metaestro	Diestro	Proestro	Estro	Metaestro	Diestro
<i>n</i>	5	4	6	5	5	4	6	5
M	11.8	18.9	13.4	8.8	5.0	6.6	8.9	9.9
EE	2.3	2.2	1.0	1.7	1.3	1.1	0.8	1.9
DE	5.1	4.3	2.4	3.9	2.9	2.2	1.9	4.4
Min	4.5	15.0	10.2	3.6	2.2	3.6	6.4	4.0
Max	17.9	23.6	16.7	13.7	9.9	8.6	11.4	15.5
CV	42.8	22.8	18.1	43.8	58.0	32.7	21.0	43.9
Mdn	13.4	18.5	13.4	10.1	4.6	7.1	8.9	11.4
SK	-0.5	0.2	0.0	-0.3	0.5	-1.2	-0.0	-0.2
KU	0.0	-4.8	-1.2	-0.5	-1.5	1.	-1.2	-0.4
W	0.97	0.86	0.98	0.97	0.92	0.92	0.98	0.96
<i>p</i>	0.87	0.27	0.96	0.85	0.54	0.54	0.96	0.83

	Testosterona (T)				Estradiol (E ₂)			
	Proestro	Estro	Metaestro	Diestro	Proestro	Estro	Metaestro	Diestro
<i>n</i>	5	4	6	5	5	4	6	5
M	17.2	11.8	6.6	12.2	15.1	24.8	6.9	11.2
EE	2.5	1.1	1.0	2.7	3.4	1.7	0.8	2.5
DE	5.7	2.2	2.4	6.1	7.7	3.5	2.0	5.6
Min	10.8	9.2	3.6	6.1	3.9	20.0	4.2	4.5
Max	25.2	14.1	9.6	21.3	23.8	28.2	9.6	19.2
CV	33.2	18.8	35.8	49.8	50.6	14.0	28.4	50.4
Mdn	15.6	11.9	6.6	9.2	16.0	25.5	6.9	9.2
SK	0.6	-0.2	-0.0	0.9	-0.6	-1.1	-0.0	0.5
KU	-0.7	-2.9	-1.8	-0.2	0.0	1.7	-0.7	-0.3
W	0.96	0.96	0.95	0.91	0.98	0.94	0.99	0.96
<i>p</i>	0.84	0.77	0.75	0.46	0.91	0.65	0.98	0.81

Los valores promedio en hembras adultas de *Peromyscus melanotis* para la concentración ovárica de P₄ entre las etapas del ciclo estral fueron estro > metaestro > proestro > diestro, mientras que para la

A fueron $\text{estro} > \text{metaestro} > \text{diestro} > \text{proestro}$ (Cuadro B.1). La T y el E_2 alcanzaron sus menores concentraciones durante el metaestro; sin embargo, los valores más altos de T ocurrieron durante diestro y proestro, mientras que para el E_2 fueron en proestro y estro (Cuadro B.1). Todas las HES tuvieron su mayor dispersión de datos (EE, DE) durante metaestro, seguidos por el proestro para P_4 , Ay E_2 , mientras que para la T fue en diestro. Los CV más altos para la P_4 y los andrógenos ocurrieron durante diestro, mientras que para el E_2 fueron en proestro. En las pruebas de Shapiro-Wilks, todas las HES tuvieron un comportamiento normal en las cuatro etapas del ciclo estral, aunque hubo asimetría hacia la izquierda en diestro y proestro para P_4 , en estro y metaestro para T y en todas las etapas del ciclo estral para A y E_2 , excepto por el proestro que tuvo asimetría positiva.

Comportamiento de las HES en las dos etapas de la gestación y en la lactancia en hembras adultas de *Peromyscus melanotis*.

Cuadro B.2. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad para la concentración ovárica de cuatro hormonas esteroides sexuales (HES) en hembras adultas de *Peromyscus melanotis* dentro de dos etapas de gestación (G1, G2) y la lactancia (Lac).

	Progesterona (P_4)			Androstendiona (A)			Testosterona (T)			Estradiol (E_2)		
	G1	G2	Lac	G1	G2	Lac	G1	G2	Lac	G1	G2	Lac
<i>n</i>	7	6	7	7	6	7	7	6	7	7	6	7
M	28.8	8.6	8.6	4.2	7.7	6.7	5.1	10.6	9.9	8.3	11.7	11.9
EE	2.2	0.9	0.7	0.9	0.9	0.6	0.7	0.9	0.8	0.6	0.9	1.0
DE	5.7	2.2	2.0	2.4	2.2	1.5	1.9	2.1	2.2	1.6	2.1	2.6
Min	21.2	5.5	5.4	1.1	4.8	4.5	2.2	7.3	6.4	6.4	8.8	7.3
Max	35.2	11.5	11.4	7.4	10.8	8.5	7.2	13.3	12.4	10.4	14.8	15.3
CV	20.0	25.4	22.9	57.0	28.2	22.7	37.59	20.5	22.0	19.1	18.3	22.3
Mdn	30.2	8.7	9.0	4.3	7.6	7.0	5.1	10.7	10.0	8.1	11.6	12.1
SK	-0.2	-0.1	-0.4	-0.1	0.2	-0.4	-0.5	-0.4	-0.5	0.3	0.1	-0.6
KU	-2.2	-0.8	-0.01	-1.3	-0.5	-1.36	-1.0	-0.4	-0.7	-1.7	-0.5	0.3
W	0.89	0.99	0.99	0.95	0.99	0.94	0.92	0.98	0.95	0.92	0.99	0.97
<i>p</i>	0.26	0.99	0.99	0.74	0.99	0.63	0.50	0.96	0.73	0.43	1.00	0.93

La concentración intraovárica (Cuadro B.2) de P_4 durante la primera etapa de la gestación (G1) casi triplica la que se alcanzó tanto en la segunda etapa (G2) como en la lactancia (Lac). En cambio, la concentración para los andrógenos (A, T) siguió este orden $G2 > Lac > G1$. Por último, los menores

valores promedio para E_2 abarcaron toda la gestación (G1 y G2), mientras que fueron durante la lactancia mayores. Los EE y DE fueron similares para P_4 y A, con valores mínimos a máximos en Lac > G2 > G1. Para la T y el E_2 los menores valores ocurrieron en G1. Las pruebas de Shapiro-Wilks indicaron que todas las HES tuvieron un comportamiento normal en todas las etapas, aunque hubo asimetría hacia la izquierda en la mayoría de ellas, pues solo hubo sesgo positivo para A en G2 y para E_2 en ambas etapas gestacionales.

ANEXO C. CAPÍTULO 4

Patrones poblacionales interestacionales e interetarios de LOTO en hembras

Cuadro c.1. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk (W , p) para la longitud total del cuerpo (LOTO) en las hembras de *Peromyscus melanotis* a nivel anual poblacional (Todas), anual por cada categoría etaria (Etario) y poblacional por estación del año (Estacional).

	Etario						Estacional			
	Todas	I	II	III	IV	V	Pri	Ver	Oto	Inv
n	148	7	28	68	32	13	32	47	33	36
M	153.3	137.9	147.5	153.2	157.8	163.2	153.3	155.2	150.7	153.1
DE	0.8	4.7	1.6	0.9	1.6	2.0	1.5	1.4	1.9	1.5
EE	9.7	12.3	8.4	7.1	8.8	7.2	8.8	9.5	11.1	9.2
Min	116.0	116.0	133.0	135.0	132.0	148.0	133.0	134.0	116.0	132.0
Max	175.0	151.0	162.0	174.0	175.0	175.0	174.0	175.0	165.0	175.0
CV	6.3	8.9	5.7	4.7	5.6	4.4	5.7	6.1	7.3	6.0
Mdn	153.0	143.0	148.5	153.0	158.0	164.0	152.5	155.0	152.0	153.0
25%	148.0	127.0	140.0	148.3	153.3	158.0	147.3	150.0	144.0	148.3
75%	160.0	146.0	152.0	159.5	162.0	168.0	159.8	162.0	160.0	158.0
SK	-0.4	-1.0	0.1	0.1	-0.6	-0.3	0.2	-0.1	-1.2	-0.1
KU	1.0	0.2	-0.8	0.3	1.7	0.5	0.8	-0.3	1.8	0.3
W	1.0	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.9	1.0
p	0.04	0.3	0.3	0.8	0.1	0.8	0.5	0.8	0.008	0.8

Tanto a nivel anual como al nivel estacional (Cuadro C.1) la longitud total del cuerpo (LOTO) se comportó de manera similar para el total las hembras ($n = 148$) de *Peromyscus melanotis*, con un aumento progresivo del tamaño, conforme aumentó la edad (I-V), aunque no en la misma proporción. En el año parece haber un aumento más rápido del tamaño desde las juveniles (I) hacia las subadultas (II), pero entre las adultas jóvenes (III) y maduras (IV) el crecimiento es menor, aunque vuelve a incrementarse en las viejas (V). A nivel estacional, el tamaño poblacional promedio es prácticamente el mismo que en el promedio poblacional anual tanto en primavera como en invierno, pero es un poco mayor en verano y ligeramente menor en otoño.

Patrones intraestacionales interetarios de LOTO en hembras

Cuadro c.2. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk (W , p) para la longitud total del cuerpo (LOTO) en las hembras de *Peromyscus melanotis* arregladas por categorías etarias en cada estación del año.

	Primavera					Verano				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
<i>n</i>		4	17	5	4	2	13	15	14	3
M	148.5	153.5	152.6	152.4	159.3	141.0	148.4	154.7	161.7	166.7
DE	2.5	6.9	2.0	3.2	5.2	4.0	2.2	1.7	2.0	1.3
EE	3.5	13.7	8.2	7.2	10.3	5.7	7.8	6.7	7.5	2.3
Min	146.0	133.0	138.0	142.0	148.0	137.0	134.0	142.0	151.0	164.0
Max	151.0	162.0	174.0	161.0	173.0	145.0	162.0	165.0	175.0	168.0
CV	2.4	8.9	5.4	4.7	6.5	4.0	5.3	4.3	4.7	1.4
Mdn	148.5	159.5	152.0	152.0	158.0	141.0	150.0	155.0	160.0	168.0
25%	146.0	139.5	147.0	146.0	150.5	137.0	141.0	150.0	157.0	164.0
75%	151.0	161.5	158.0	159.0	169.3	145.0	152.0	160.0	167.5	168.0
SK	0.0	-2.0	0.8	-0.4	0.7	0.0	-0.1	-0.1	0.6	-1.7
KU	-2.8	3.8	1.8	0.1	1.8	-2.8	-0.2	-0.9	-0.5	-2.3
<i>W</i>	1.0	0.7	0.9	1.0	0.9	1.0	1.0	1.0	0.9	0.8
<i>p</i>	1.0	0.01	0.4	0.9	0.6	1.0	0.7	0.6	0.4	0.0

	Otoño					Invierno				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
<i>n</i>	2	7	16	5	3		4	20	8	3
M	121.5	143.9	153.0	159.2	159.7		145.3	152.6	153.6	168.7
DE	5.5	2.3	1.8	2.6	0.9		3.0	1.5	3.8	3.2
EE	7.8	6.2	7.2	5.7	1.5		6.1	6.8	10.9	5.5
Min	116.0	137.0	143.0	150.0	158.0		138.0	135.0	132.0	165.0
Max	127.0	152.0	165.0	165.0	161.0		152.0	166.0	166.0	175.0
CV	6.4	4.3	4.7	3.6	1.0		4.2	4.5	7.1	3.3
Mdn	121.5	145.0	153.0	161.0	160.0		145.5	152.5	157.5	166.0
25%	116.0	137.0	145.8	154.0	158.0		139.3	150.0	146.0	165.0
75%	127.0	149.0	160.0	163.5	161.0		151.0	154.8	159.5	175.0
SK	0.0	0.0	-0.1	-1.2	-0.9		-0.2	-0.3	-1.3	1.7
KU	-2.8	-2.1	-1.2	1.8	-2.3		-1.5	1.8	1.4	-2.3
<i>W</i>	1.0	0.9	0.9	0.9	1.0		1.0	0.9	0.9	0.8
<i>p</i>	1.0	0.3	0.2	0.5	0.6		0.9	0.2	0.1	0.2

En la agrupación etaria y estacional de las hembras (Cuadro C.2), hubo un patrón similar al anual, con mayor tamaño corporal (LOTO, mm) en las hembras viejas (V) y menor en las juveniles (I); sin

embargo, hubo variaciones intraetarias interestacionales. Las hembras juveniles (I) y subadultas (II) fueron más pequeñas en otoño y más grandes en primavera, mientras que las adultas jóvenes (III) y maduras (IV) fueron más pequeñas en invierno y primavera, pero más grandes durante verano y otoño; de manera similar, las hembras viejas (V) mostraron menor LOTO en primavera y mayor LOTO en invierno.

Patrones poblacionales interestacionales e interetarios de LOTO en machos

Cuadro c.3. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk (W , p) para la longitud total del cuerpo (LOTO, mm) en machos de *Peromyscus melanotis* a nivel poblacional anual (Todos), poblacional por estación (P, primavera, V, verano, O, otoño; I, invierno) y por la muestra anual de cada categoría de edad (II, juveniles; II, subadultos; III adultos jóvenes; IV, adultos maduros; V, adultos viejos).

	Todos	I	II	III	IV	V	P	V	O	I
<i>n</i>	161	5	22	74	38	22	36	48	32	45
M	152.4	142.0	150.8	151.3	153.8	157.7	153.3	153.1	151.6	151.5
DE	8.0	13.2	3.9	6.5	10.2	6.1	6.8	6.7	8.0	9.9
EE	0.6	5.9	0.8	0.8	1.7	1.3	1.1	1.0	1.4	1.5
Min	106.0	128.0	143.0	132.0	106.0	146.0	130.0	132.0	128.0	106.0
Max	175.0	160.0	158.0	165.0	170.0	175.0	169.0	165.0	170.0	175.0
CV	5.2	9.3	2.6	4.3	6.7	3.9	4.4	4.4	5.3	6.5
Mdn	153.0	145.0	150.5	152.0	155.0	159.5	154.0	154.0	152.0	151.0
25%	149.5	129.0	149.8	147.8	150.8	152.5	150.0	150.0	146.5	148.0
75%	157.0	153.5	152.5	155.0	158.0	160.0	157.0	157.8	155.0	158.0
SK	-1.4	0.3	-0.1	-0.3	-2.7	0.6	-0.9	-0.6	-0.5	-1.9
KU	7.1	-1.2	0.2	0.2	12.5	2.1	3.3	0.9	1.7	9.5
W	0.9	0.9	0.9	1.0	0.8	0.9	0.9	1.0	1.0	0.8
<i>p</i>	3.5E-08	0.5444	0.2	0.5	1.6E-06	0.02	0.04	0.25	0.24	1.5E-05

El Cuadro C.3 muestra la estadística descriptiva para la longitud total del cuerpo (LOTO) en los machos de *Peromyscus melanotis*, sin importar la categoría etaria (población), para todo el año (Todos), así como en cada categoría etaria y por estación del año. Los datos para las muestras totales de machos en primavera e invierno no fueron normales; lo mismo sucedió con los datos para los adultos maduros (IV) y viejos (V).

Patrones intraestacionales interetarios de LOTO en machos

Cuadro c.4. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk (W , p) para la longitud total del cuerpo en machos de *Peromyscus melanotis* arregladas por categorías etarias (I-V) dentro de las estaciones del año.

A. Primavera						B. Verano				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
<i>n</i>	2	4	13	11	6	1	11	14	16	6
M	138.5	153.0	152.5	154.4	158.5	145.0	150.6	150.6	156.4	155.7
DE	12.0	5.6	3.3	7.1	5.0	0.0	3.7	8.5	5.5	6.1
EE	8.5	2.8	0.9	2.1	2.1	0.0	1.1	2.3	1.4	2.5
Min	130.0	145.0	145.0	143.0	150.0	145.0	144.0	132.0	142.0	146.0
Max	147.0	158.0	158.0	169.0	165.0	145.0	158.0	165.0	165.0	160.0
CV	8.7	3.7	2.1	4.6	3.2	0.0	2.4	5.6	3.5	3.9
Mdn	138.5	154.5	153.0	155.0	160.0	145.0	150.0	151.5	156.0	159.0
25%	130.0	147.3	150.5	150.0	154.5	145.0	150.0	146.0	155.0	149.0
75%	147.0	157.3	154.5	157.0	161.3	145.0	152.0	156.3	161.0	160.0
SK	0.0	-1.4	-0.6	0.4	-0.8	0.0	0.4	-0.6	-0.8	-1.1
KU	-2.8	2.6	1.4	0.9	1.3	0.0	1.3	0.7	2.2	-0.8
<i>W</i>	1.0	0.9	1.0	1.0	0.9		0.9	1.0	0.9	0.8
<i>p</i>	1.0	0.3	0.8	0.7	0.4		0.3	0.9	0.1	0.02
C. Otoño					D. Invierno					
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
<i>n</i>	1	6	17	4	4	1	1	30	7	6
M	128.0	149.8	151.9	154.8	156.0	160.0	149.0	150.7	146.6	160.0
DE	0.0	3.4	7.1	11.2	4.7	0.0	0.0	6.5	18.6	8.1
EE	0.0	1.4	1.7	5.6	2.3	0.0	0.0	1.2	7.0	3.3
Min	128.0	143.0	139.0	143.0	151.0	160.0	149.0	139.0	106.0	151.0
Max	128.0	152.0	165.0	170.0	160.0	160.0	149.0	164.0	158.0	175.0
CV	0.0	2.3	4.7	7.3	3.0	0.0	0.0	4.3	12.7	5.1
Mdn	128.0	151.0	153.0	153.0	156.5	160.0	149.0	150.0	151.0	158.5
25%	128.0	148.3	145.5	145.3	151.5	160.0	149.0	146.0	145.0	154.8
75%	128.0	152.0	156.5	166.0	160.0	160.0	149.0	155.3	158.0	164.5
SK	0.0	-2.2	-0.1	0.9	-0.2	0.0	0.0	0.2	-2.3	1.4
KU	0.0	5.0	-0.5	1.8	-5.1	0.0	0.0	-0.5	5.4	2.9
<i>W</i>		0.7	1.0	0.9	0.8			1.0	0.7	0.9
<i>p</i>		0.004	0.9	0.7	0.1			0.6	0.002	0.3

En general, en todas las estaciones (Cuadro C.4), hay una tendencia al aumento de la longitud total de cuerpo (LOTO), conforme aumenta la edad en los machos de *Peromyscus melanotis*, aunque en el

verano (Cuadro C.4B), la LOTO de los adultos maduros (IV) superó a la de los viejos (V). En el invierno (Cuadro C.4D), el único individuo juvenil I tuvo la misma LOTO que el promedio para los viejos (V). Los datos no normales ocurrieron en los viejos (V) durante el verano, los subadultos (II) en otoño y los adultos maduros (IV) en invierno.

Patrones poblacionales interestacionales e interetarios del PESO en hembras

Cuadro C.5. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk (W , p) a nivel poblacional para el peso corporal (PESO) en hembras de *Peromyscus melanotis*, considerando todo el año (Todos), las estaciones del año (P, primavera, V, verano, O, otoño; I, invierno) y la categoría etaria (I-V).

	Todas	P	V	O	I	I	II	III	IV	V
<i>n</i>	149	32	48	33	36	7	28	69	32	13
<i>M</i>	20.7	19.3	20.4	19.0	23.9	14.47	17.4	21.3	22.5	23.5
<i>DE</i>	1.0	0.6	0.6	0.7	3.9	1.07	0.5	2.0	0.7	0.8
<i>EE</i>	11.9	3.1	3.9	4.2	23.2	2.82	2.4	16.9	3.8	2.9
<i>Min</i>	8.7	15.1	13.1	8.7	13.2	8.7	13.1	14.1	17.2	18.7
<i>Max</i>	156	27.9	27.4	28.6	156	16.5	23.4	156.0	35.7	28.6
<i>CV</i>	57.4	16.1	19.0	22.1	97.1	19.49	13.9	79.3	16.9	12.5
<i>Mdn</i>	19.3	18.7	20.2	18.8	19.1	15.4	17.2	18.6	21.7	23.0
<i>25%</i>	17.0	16.9	17.0	16.3	17.3	13.2	16.0	16.9	19.9	21.5
<i>75%</i>	22.2	21.3	23.8	21.3	22.5	16.5	18.8	21.0	24.1	25.6
<i>SK</i>	10.1	1.0	0.1	0.3	5.6	-1.76	0.5	7.7	1.4	0.1
<i>KU</i>	115.2	0.6	-1.0	0.9	32.5	3.15	0.4	62.2	3.5	-0.6
<i>W</i>	0.3	0.9	1.0	1.0	0.3	0.78	1.0	0.2	0.9	1.0
<i>p</i>	9.8E-24	0.03	0.2	0.4	8.1E-12	0.03	0.6	4.9E-17	0.007	1.0

En él, se presenta la estadística descriptiva del peso corporal (PESO) en las hembras de *P. melanotis*, arregladas por estaciones del año y por categorías etarias. A nivel estacional (Cuadro C.5), las hembras alcanzaron mayor PESO promedio en invierno y en otoño el menor; los datos no fueron normales en: la muestra poblacional anual (Total), primavera e invierno, en hembras juveniles (I), adultas jóvenes (III) y maduras (IV). El PESO promedio también aumenta con la categoría etaria, como LOTO.

Patrones intraestacionales interetarios del PESO en hembras

Cuadro C.6. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk (W , p) el peso corporal en las hembras de *Peromyscus melanotis* a nivel estacional arregladas por categorías etarias (I-V).

	Primavera					Verano				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
n	2	4	17	5	4	2	13	16	14	3
M	16.0	20.8	19.0	19.2	21.1	16.5	16.9	19.8	23.9	25.2
DE	0.6	1.5	0.8	1.2	1.5	0.1	0.6	0.8	0.6	1.3
EE	0.8	3.1	3.3	2.6	3.0	0.1	2.1	3.1	2.2	2.2
Min	15.4	16.4	15.1	17.2	18.7	16.4	13.1	14.8	20.0	23.0
Max	16.5	23.4	27.9	23.6	25.5	16.5	19.7	25.5	27.4	27.4
CV	4.9	14.7	17.3	13.4	14.4	0.4	12.5	15.9	9.3	8.7
Mdn	16.0	21.8	18.1	18.1	20.1	16.5	17.1	19.7	23.9	25.2
25%	15.4	17.7	16.8	17.5	18.9	16.4	15.2	16.8	21.9	23.0
75%	16.5	23.0	20.3	21.5	24.3	16.5	18.9	21.5	25.5	27.4
SK	0.0	-1.6	1.6	1.7	1.6	0.0	-0.4	0.4	-0.1	0.0
KU	-2.8	3.0	2.5	3.1	2.5	-2.8	-0.9	-0.7	-0.6	-2.3
W	1.0	0.8	0.9	0.8	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
p	1.0	0.2	0.02	0.1	0.2	1.0	0.6	0.5	0.8	1.0
	Otoño					Invierno				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
n	2	7	16	5	3		4	20	8	3
M	11.7	16.7	19.0	21.9	24.3		17.1	26.3	22.4	24.1
DE	3.0	0.7	0.8	1.6	2.1		0.7	6.9	2.0	0.8
EE	4.2	1.7	3.4	3.7	3.7		1.4	30.9	5.6	1.3
Min	8.7	13.4	14.3	19.3	22.2		15.1	14.1	17.8	23.0
Max	14.6	18.8	26.7	28.3	28.6		18.3	156.0	35.7	25.6
CV	35.8	10.4	17.9	16.8	15.2		8.1	117.4	25.0	5.5
Mdn	11.7	16.7	19.0	20.4	22.2		17.5	18.3	20.8	23.8
25%	8.7	16.2	16.3	19.7	22.2		15.6	17.2	19.7	23.0
75%	14.6	18.3	21.1	24.9	28.6		18.2	21.8	22.5	25.6
SK	0.0	-1.0	0.5	2.0	1.7		-1.4	4.3	2.4	1.1
KU	-2.8	2.0	0.2	4.2	-2.3		2.2	18.9	6.4	-2.3
W	1.0	0.9	1.0	0.7	0.8		0.9	0.3	0.7	1.0
p	1.0	0.3	0.6	0.03	0.0		0.4	1.7E-08	0.001	0.6

En el arreglo de las hembras de *Peromyscus melanotis* por categorías de edad dentro de cada estación del año (Cuadro C.6), al aumentar la edad, también el peso corporal (PESO), salvo porque las

subadultas (II) pesaron como las viejas (V) en primavera. Los datos del PESO de las adultas III en primavera e invierno y de las adultas IV en invierno no fueron normales.

Patrones poblacionales interetarios del peso corporal completo (PESO) y modificado (sin el peso testicular, PEMO) en machos

Cuadro C.7. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad (W de Shapiro-Wilk) para el peso corporal completo (PESO) y modificado sin el peso testicular (PEMO) en todos los machos (Total) de *Peromyscus melanotis* y por categorías etarias (I-V)

	Peso corporal completo, PESO (g)						Peso corporal modificado, PEMO (g)					
	Total	I	II	III	IV	V	Total	I	II	III	IV	V
<i>n</i>	161	5	22	74	38	22	161	5	22	74	37	22
<i>M</i>	19.7	16.1	18.2	19.4	20.2	22.1	18.6	15.7	16.6	17.9	16.7	19.3
<i>DE</i>	3.1	2.6	1.6	3.3	2.4	3.1	3.4	2.5	2.0	3.7	2.7	3.8
<i>EE</i>	0.2	1.1	0.3	0.38	0.4	0.7	0.2	1.1	0.4	0.4	0.4	0.8
<i>Min</i>	12.8	13.2	16.0	12.8	13.3	17.1	7.9	13.1	13.5	10.9	7.9	13.1
<i>Max</i>	35.7	20.2	22.2	35.7	24.1	29.9	34.9	19.7	21.7	35.3	23.3	29.0
<i>CV</i>	15.8	16.0	8.6	16.9	12.1	14.0	19.4	15.9	12.3	20.8	16.5	19.8
<i>Mdn</i>	19.4	15.4	17.8	19.2	20.8	21.6	17.4	14.9	16.5	17.5	17.0	19.2
<i>25 %</i>	17.7	14.2	17.2	17.8	19.0	19.7	15.5	13.8	15.5	15.6	15.2	16.7
<i>75 %</i>	21.1	18.4	19.2	20.7	22.0	24.1	19.2	17.9	17.9	19.6	18.3	21.0
<i>SK</i>	1.6	1.0	0.9	2.7	-0.7	0.6	1.6	1.2	0.5	2.3	-0.7	0.6
<i>KU</i>	6.5	1.8	0.8	12.6	0.4	0.3	7.05	1.8	0.5	92	2.1	0.7
<i>W</i>	0.9	0.9	0.9	0.7	1.0	1.0	0.89	0.9	1.0	0.8	1.0	1.0
<i>p</i>	4.9E-09	0.6	0.2	6.5E-10	0.15	0.7	1.4E-09	0.5	0.6	2.7E-08	0.2	0.7

En los datos del peso corporal completo (PESO) y del peso modificado (PEMO; *e. g.*, sin el peso de los testículos) para los machos de *Peromyscus melanotis* (Cuadro C.7), no se cumplió la hipótesis de normalidad, tanto en toda la muestra (Total) como en los adultos jóvenes (III), independientemente de sustraer o no el peso testicular. El PESO promedio aumenta con la edad y el PEMO promedio sigue esta tendencia, excepto porque los adultos maduros (IV) pesan igual que los subadultos (II).

Patrones poblacionales interestacionales del PESO y del PEMO en machos

Cuadro C.8. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad (W de Shapiro-Wilk) para el peso corporal completo (PESO), el peso corporal modificado sin el peso testicular (PEMO), incluyendo a todos machos de *Peromyscus melanotis*, arreglados por las estaciones del año.

	Primavera		Verano		Otoño		Invierno	
	PESO	PEMO	PESO	PEMO	PESO	PEMO	PESO	PEMO
<i>n</i>	36	36	48	48	32	31	45	45
M	19.8	17.6	19.3	17.0	19.0	16.8	20.4	18.8
DE	2.7	3.2	2.2	2.0	2.5	2.8	4.3	4.6
EE	0.5	0.5	0.3	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7
Min	13.2	12.19	15.3	13.1	13.3	7.9	12.8	10.92
Max	25.8	25.6	24.1	23.0	24.6	21.6	35.7	34.9
CV	13.8	18.24	11.2	11.8	13.2	17.0	21.1	24.7
Mdn	19.5	17.1	19.3	17.0	19.1	16.6	19.7	18.8
25 %	17.9	14.8	17.7	15.5	17.0	15.1	18.6	16.0
75 %	22.1	19.5	20.9	18.1	20.9	18.8	21.1	20.2
SK	-0.1	0.3	0.2	0.6	0.002	-0.7	1.8	1.7
KU	-0.2	-0.2	-0.4	0.7	-0.11	1.8	4.6	4.5
W	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	0.9	0.8	0.8
<i>p</i>	0.7	0.7	0.57	0.4	1.0	0.2	8E-06	2E-05

En los datos del peso corporal completo (PESO) y modificado (PEMO) de las muestras poblacionales (todas las categorías etarias) por estación de todos los machos de *Peromyscus melanotis* (Cuadro C.8), ninguno cumplió con el supuesto de normalidad en el invierno.

Patrones intraestacionales interetarios del PESO y del PEMO en machos

Cuadro C.9. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk (W) para el peso corporal completo (PESO) y el peso corporal modificado sin el peso testicular (PEMO), en machos de *Peromyscus melanotis* arreglados por categorías etarias (I-V) dentro de cada estación de año (A-D).

A. Primavera										
	PESO					PEMO				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
<i>n</i>	2	4	13	11	6	2	4	13	11	6
M	14.9	19.8	19.5	20.1	21.7	14.8	18.5	18.7	18.2	20.4
DE	2.4	1.7	2.2	2.6	3.2	2.3	2.4	2.8	2.4	3.4
EE	1.7	0.8	0.6	0.8	1.3	1.6	1.2	0.8	0.7	1.4
Min	13.2	18.4	16.2	15.9	18.0	13.2	16.4	14.3	14.5	17.2
Max	16.6	22.2	22.7	22.9	25.8	16.4	21.9	22.7	21.1	25.6
CV	16.1	8.4	11.3	12.9	14.7	15.5	12.9	14.8	13.4	16.4
Mdn	14.9	19.3	19.6	21.1	22.0	14.8	17.9	19.1	19.1	20.1
25 %	13.2	18.6	17.5	17.1	18.6	13.2	16.7	16.4	15.1	17.2
75 %	16.6	21.5	21.3	22.4	24.4	16.4	21.0	21.1	20.5	23.1

SK	0.0	1.6	-0.1	-0.5	0	0	1.4	-0.2	-0.5	0.6
KU	-2.8	3.1	-1.0	-1.5	-2.2	-2.8	2.7	-1.0	-1.3	-0.9
W	1.0	0.8	0.9	0.9	0.9	1	0.9	1.0	0.9	0.9
<i>p</i>	<i>1.0</i>	<i>0.2</i>	<i>0.5</i>	<i>0.1</i>	<i>0.4</i>	<i>1</i>	<i>0.3</i>	<i>0.7</i>	<i>0.1</i>	<i>0.4</i>

B. Verano

	PESO					PEMO				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
<i>n</i>	1	11	14	16	6	1	11	14	16	6
M	15.4	17.6	18.6	20.8	20.7	15	17.1	17.9	18.8	19.4
DE		1.0	1.4	1.9	2.4	0	1.1	1.5	1.7	2.9
EE		0.3	0.4	0.5	1.0	0	0.3	0.4	0.4	1.2
Min	15.4	16.0	15.3	16.1	17.1	15	15.7	14.8	14.6	15.4
Max	15.4	19.2	20.8	24.1	23.4	15	19.2	20.7	21.2	23.2
CV	0.0	5.5	7.5	9.3	11.7		6.6	8.4	9.1	15.0
Mdn	15.4	17.7	18.9	21.0	20.6	15	17.1	18.0	19.0	19.2
25 %	15.4	17.1	18.0	19.7	18.6	15	15.8	17.1	18.0	16.9
75 %	15.4	18.6	19.5	22.1	23.3	15	18.2	18.7	20.1	22.5
SK		-0.3	-1.0	-0.7	-0.3		0.3	-0.1	-0.9	0.0
KU		-0.2	1.3	1.3	-0.9		-0.6	0.6	1.2	-1.1
W		0.9	0.9	1.0	0.9		0.9	1.0	0.9	1.0
<i>p</i>		<i>0.6</i>	<i>0.4</i>	<i>0.7</i>	<i>0.7</i>		<i>0.6</i>	<i>1.0</i>	<i>0.4</i>	<i>0.9</i>

C. Otoño

	PESO					PEMO				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
<i>n</i>	1	6	17	4	4	1	6	17	4	4
M	15.3	17.7	19.1	18.9	21.9	15.11	16.8	18.2	17.2	20.1
DE		1.5	2.0	4.2	2.0	0	1.8	2.2	4.6	1.4
EE		0.6	0.5	2.1	1.0	0	0.7	0.5	2.3	0.7
Min	15.3	16.1	15.9	13.3	19.8	15.11	14.9	14.5	10.6	18.3
Max	15.3	20.4	21.9	23.6	24.6	15.11	20.0	21.8	21.1	21.7
CV	0.0	8.4	10.2	22.5	9.3	0	10.9	11.9	26.6	7.1
Mdn	15.3	17.5	19.2	19.3	21.6	15.11	16.9	17.9	18.5	20.2
25 %	15.3	16.6	17.3	14.7	20.1	15.11	15.1	16.6	12.5	18.7
75 %	15.3	18.7	20.9	22.6	24.0	15.11	17.9	20.1	20.6	21.4
SK		1.3	-0.2	-0.6	0.9	0.0	0.9	0.1	-1.5	-0.4
KU		2.2	-1.3	1.5	1.1	0.0	1.3	-1.0	2.7	-0.2
W		0.9	0.9	1.0	1.0		0.9	1.0	0.9	1.0
<i>p</i>		<i>0.4</i>	<i>0.3</i>	<i>0.8</i>	<i>0.8</i>		<i>0.3</i>	<i>0.6</i>	<i>0.3</i>	<i>1.0</i>

D. Invierno

	PESO					PEMO				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V

<i>n</i>	1	1	30	7	6	1	1	30	7	6
M	20.2	21.0	19.8	20.0	24.2	19.97	19.79	19.2	19.0	22.7
DE	0.0	0.0	4.6	2.3	3.8	0.0	0.0	4.7	2.8	4.4
EE	0.0	0.0	0.8	0.9	1.5	0.0	0.0	0.9	1.1	1.8
Min	20.2	21.0	12.8	16.5	19.5	19.97	19.79	11.9	15.0	16.3
Max	20.2	21.0	35.7	23.8	29.9	19.97	19.79	35.3	23.6	29.5
CV	0.0	0.0	23.4	11.4	15.7	0.0	0.0	24.7	14.9	19.1
Mdn	20.2	21.0	19.4	19.5	23.8	19.97	19.79	18.6	18.5	22.7
25 %	20.2	21.0	18.1	19.0	20.9	19.97	19.79	17.2	16.8	19.9
75 %	20.2	21.0	20.7	21.2	27.6	19.97	19.79	20.0	21.1	25.5
SK	0.0	0.0	2.3	0.2	0.4	0.0	0.0	2.3	0.3	0.1
KU	0.0	0.0	6.7	0.9	-0.5	0.0	0.0	6.9	-0.1	1.3
W			0.7	1.0	1.0			0.7	1.0	1.0
<i>p</i>			4.0E-06	0.9	1.0			3.0E-06	1.0	0.8

En la agrupación de los machos de *P. melanotis* por categorías etarias dentro de cada estación del año (Cuadro C.9), los pesos completo (PESO) y modificado (PEMO) aumentan con la edad, excepto que, en el invierno, los adultos maduros (IV) promedian más ligeros (Cuadro C.9D); en esta única estación los datos de los adultos jóvenes (III) no fueron normales.

Patrones poblacionales e interetarios del VT, según su posición (VTA, VTI, VTE) en machos

Cuadro C.10. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad (W de Shapiro-Wilk) para el volumen testicular (mm³) en general (A) o conforme a su posición abdominal (B), intermedia (C) y escrotal (D) en todos los machos (Total) de *Peromyscus melanotis* o por categoría de edad (I, juveniles; II, subadultos; III, adultos jóvenes; IV, adultos maduros; V, adultos viejos).

	A. Volumen testicular (VT)						B. En posición abdominal (VTA)					
	Total	I	II	III	IV	V	Total	I	II	III	IV	V
<i>n</i>	160	5	22	74	38	22	74	3	5	45	14	7
M	1068.0	206.7	780.0	755.6	1789.9	1407.4	683.1	147.7	781.7	464.9	1565.4	479.9
DE	863.0	133.2	654.1	670.4	768.8	997.1	2.6	105.1	715.1	463.4	1049.6	433.3
EE	68.0	59.6	139.4	77.9	124.7	212.6	1.1	60.7	319.8	69.1	280.5	163.8
Min	8.0	28.3	18.8	8.4	150.8	188.5	8.4	28.3	50.3	8.4	150.8	188.5
Max	3217.0	402.1	2052.5	2680.8	2948.9	3217.0	2948.9	226.2	1658.8	2052.5	2948.9	1357.2
CV	81.0	64.5	83.9	88.7	42.9	70.8	110.0	71.2	91.5	99.7	67.0	90.3
Mdn	943.0	188.5	567.5	733.0	2052.5	1432.6	402.1	188.5	942.5	226.2	1508.0	301.6
25 %	236.0	108.4	245.0	188.5	1432.6	452.3	179.1	28.3	50.3	67.0	519.4	188.5
75 %	1659.0	314.1	1206.4	1206.4	2257.8	2103.8	942.5	226.2	1432.6	837.8	2747.8	733.0
SK	1.0	0.3	0.6	0.9	-0.4	0.4	1.6	-1.5	0.0	1.3	0.1	1.8

KU	-1.0	1.8	-0.8	0.3	-0.4	-1.0	2.1	-2.3	-2.3	1.6	-1.5	2.8
W	0.92	0.9	0.9	0.9	0.94	0.9	0.8	0.9	0.9	0.8	0.9	0.8
<i>p</i>	8E-08	0.6	0.03	2E-05	0.08	0.05	1E-08	0.3445	0.3497	3E-05	0.1179	0.015
C. En posición intermedia (VTI)							D. En Posición escrotal (VTE)					
	Total	I	II	III	IV	V	Total	I	II	III	IV	V
<i>n</i>	7	0	4	2	1	0	68	2	4	27	21	14
M	333.3	--	305.2	84.8	942.5	--	1569.0	295.3	946.7	1289.9	1971.1	1864.0
DE	1.6	--	332.2	93.3	--	--	3.3	151.0	860.7	648.8	506.8	911.6
EE	0.3	--	166.1	66.0	--	--	0.4	106.8	430.4	124.9	110.6	243.6
Min	18.8	--	18.8	18.8	--	--	50.3	188.5	263.9	50.3	942.5	469.1
Max	942.5	--	733.0	150.8	--	--	3217.0	402.1	2052.5	2680.8	2948.9	3217.0
CV	112.1	--	108.9	110.1	--	--	49.6	51.1	90.9	50.3	25.7	48.9
Mdn	150.8	--	234.6	84.8	--	--	1508.0	295.3	735.2	1357.2	2052.5	1658.8
25 %	18.8	--	30.9	18.8	--	--	942.5	188.5	263.9	942.5	1508.0	1253.5
75 %	733.0	--	650.3	150.8	--	--	2052.5	402.1	1841.0	1658.8	2257.8	2948.9
SK	0.9	--	0.8	0.0	--	--	0.0	0.0	0.8	0.3	0.1	0.0
KU	-0.9	--	-1.6	-2.8	--	--	-0.6	-2.8	-1.8	0.1	0.1	-1.0
W	0.9	--	0.9	1.0	--	--	1.0	1.0	0.9	1.0	1.0	0.9
<i>p</i>	0.10	--	0.4	1.0	--	--	0.12	1.00	0.28	0.40	0.35	0.29

En los datos del volumen testicular (VT, mm³), incluyendo toda la muestra (Total) y cada categoría etaria (I-V), sin considerar la posición de los testículos o haciéndolo (VTA, abdominal; VTI, intermedia; VTE, escrotal), los datos no normales incluyen el VT general para toda la población y a los machos II, III y V sin considerar la estación (A); asimismo, en el VTA incluyen a toda la población y a los machos III y V (Cuadro C.10).

Patrones poblacionales interestacionales del VT en general y por su posición (VTI, VTA, VTE)

Cuadro C.11. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad (W de Shapiro-Wilk) para el volumen testicular (VT) estacional (P, primavera; V, verano; O, otoño; I, invierno) en toda la muestra (A) y por su posición (B-D) en machos de *Peromyscus melanotis*, procedentes de un bosque de templado en latitud media.

	A. Volumen testicular en toda la muestra				B. Volumen testicular intermedio (VTI)			
	P	V	O	I	P	V	O	I
<i>n</i>	36	48	31	45		3	4	
M	1210.1	1166.8	1127.9	806.6		564.8	159.7	
DE	873.0	885.2	856.9	803.1		484.3	170.6	
EE	145.5	127.8	153.9	119.7		279.6	85.3	

Min	28.3	18.8	18.8	8.4	18.8	18.8		
Max	2948.9	2948.9	2948.9	3217.0	942.5	402.1		
CV	72.1	75.9	76.0	99.6	85.7	106.8		
Mdn	1357.2	1206.4	942.5	628.3	733.0	108.9		
Q1	273.3	351.9	263.9	188.5	18.8	30.85		
Q3	2052.5	1847.3	1508.0	1074.4	942.5	339.3		
SK	0.02	0.4	0.6	1.4	-1.4	1.4		
KU	-1.1	-0.8	-0.6	1.7	-2.3	1.9		
W	0.9	0.9	0.9	0.8	0.9	0.9		
<i>p</i>	0.02	0.002	0.04	2.5E-05	0.41	0.34		

C. Volumen testicular abdominal (VTA)					D. Volumen testicular escrotal (VTE)			
	P	V	O	I	P	V	O	I
<i>n</i>	17	17	13	27	16	27	13	18
M	675.1	846.9	108.2	392.7	1698.8	1422.5	1442.2	1427.5
DE	752.7	1018.9	731.8	406.4	401.2	760.6	926.8	858.3
EE	182.5	247.1	203.0	78.2	165.3	146.4	257.0	202.3
Min	28.3	50.3	188.5	8.4	188.5	188.5	50.3	402.1
Max	1357.2	2948.9	2680.8	1357.2	2948.9	2948.9	2948.9	3217.0
CV	111.5	120.3	67.6	103.5	41.3	53.5	64.3	60.1
Mdn	469.1	402.1	942.5	226.2	1855.6	1508.0	1357.2	1074.4
Q1	188.5	67.1	479.6	50.3	1432.6	837.8	705.8	916.3
Q3	942.5	1629.4	1432.6	733.0	2103.8	2052.5	2360.4	2103.8
SK	1.9	1.3	0.8	1.1	-0.8	0.03	0.2	0.9
KU	4.4	0.2	0.6	0.3	0.8	-0.4	-1.0	-0.3
W	0.8	0.8	0.9	0.8	0.9	0.9	0.9	0.89
<i>p</i>	0.001	7.1E-04	0.3	4.7E-04	0.08	0.1	0.6	0.03

En el arreglo de los machos de *P. melanotis* por estación del año (Cuadro C.11) sin importar la posición de las gónadas, o por su posición intermedia (VTI; algunos machos en verano y otoño), abdominal (VTA) o escrotal (VTE), los datos de ninguna estación se comportaron de manera normal en toda la muestra, en verano y otoño para el VTI, en casi todas las estaciones para el VTA, excepto por el otoño, y en el invierno para el VTE.

Patrones estacionales intraetarios del VT sin tomar en cuenta la posición testicular

Cuadro c.12. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad (W de Shapiro-Wilk) para el volumen testicular por categorías etarias (I-V) dentro de cada estación del año sin tomar en cuenta la posición testicular en machos de *Peromyscus melanotis*, procedentes de un bosque templado de latitud media.

	Primavera					Verano				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
<i>n</i>	2	4	13	11	6	1	11	14	16	6
M	108.4	1257.7	776.2	1849.2	1313.9	402.1	518.5	769.8	1988.1	1218.9
DE	113.3	749.4	705.0	600.6	1092.4	0	616.0	638.3	725.2	570.6
EE	80.1	374.7	195.5	181.1	446.0	0	185.7	170.6	181.3	232.9
Min	28.3	263.9	50.3	942.5	188.5	402.1	18.8	67.0	536.2	188.5
Max	188.5	2052.5	2052.5	2948.9	2948.9	402.1	2052.5	1847.3	2948.9	1658.8
CV	104.5	59.6	90.8	32.5	83.1	0.0	118.8	82.9	36.5	46.8
Mdn	108.4	1357.2	469.1	2052.5	1195.9	402.1	335.1	653.5	2052.5	1432.6
25%	28.3	499.5	188.5	1508.0	273.3	402.1	50.3	158.1	1545.7	754.0
75%	188.5	1916.4	1583.4	2257.8	2276.6	402.1	733.0	1508.0	2724.8	1658.8
SK	0.0	-0.7	0.7	0.1	0.5		1.9	0.4	-0.3	-1.5
KU	-2.8	1.1	-1.1	-0.4	-1.2		3.4	-1.5	-0.3	1.8
W	1.0	1.0	0.9	0.9	0.9		0.8	0.9	0.9	0.8
<i>p</i>	1.0	0.9	0.0	0.5	0.5		0.005	0.1	0.1	0.1
	Otoño					Invierno				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
<i>n</i>	1	6	17	3	4	1	1	30	7	6
M	188.5	869.9	924.9	2217.3	1795.9	226.2	1206.4	644.1	993.9	1430.5
DE		567.4	746.8	623.9	1062.4	0.0	0.0	636.8	788.0	1343.6
EE		231.6	181.1	360.2	531.2	0.0	0.0	116.3	297.8	548.5
Min	188.5	67.0	18.8	1508.0	469.1	226.2	1206.4	8.4	150.8	188.5
Max	188.5	1658.8	2680.8	2680.8	2948.9	226.2	1206.4	2680.8	2257.8	3217.0
CV		65.2	80.8	28.1	59.2	0.0	0.0	98.9	79.3	93.9
Mdn	188.5	942.5	942.5	2463.0	1882.9	226.2	1206.4	582.2	837.8	913.2
25%	188.5	318.3	207.3	1508.0	728.8	226.2	1206.4	62.8	226.2	348.7
75%	188.5	1319.5	1357.2	2680.8	2776.1	226.2	1206.4	942.5	1508.0	3015.9
SK		-0.1	0.7	-1.5	-0.4	0.0	0.0	1.4	0.5	0.7
KU		-0.4	0.3	-2.3	-0.6	0.0	0.0	2.6	-1.0	-2.0
W		1.0	0.9	0.9	1.0			0.8	0.9	0.8
<i>p</i>		0.9	0.2	0.3	0.9			0.0004	0.4	0.1

En los datos del VT por categoría etaria dentro de cada estación del año (Cuadro c.12) para los machos de *P. melanotis*, en la mayoría de las estaciones, con excepción del invierno, los adultos

maduros IV tienen el mayor promedio de VT más grande; en contraste, los adultos viejos (V) tienen el mayor VT en invierno. Los VT más pequeños correspondieron a los juveniles (I) en todas las estaciones. En las pruebas de normalidad el supuesto de normalidad no se cumplió sólo en los machos II de verano y en los machos III de primavera e invierno.

Patrones intraestacionales intraetarios del VT, conforme la posición testicular (VTA, VTI, VTE)

Cuadro C.13. Estadística descriptiva y pruebas de normalidad (W de Shapiro-Wilk) para el volumen testicular arreglados por categorías etarias (I-V) dentro de cada estación del año conforme a su posición testicular intermedia (VTI), abdominal (VTA) y escrotal (VTE) en machos de *Peromyscus melanotis*.

	Primavera									Verano			
	I VTA	I VTE	II VTE	III VTA	III VTE	IV VTA	IV VTE	V VTA	V VTE	I VTE	II VTA	II VTE	II VTI
<i>n</i>	1	1	3	9	4	4	7	3	3	1	2	7	2
M	28.3	189	1174	357	1720	1753	1904.1	407.7	2220	402.1	50.3	693	375.9
DE	0	0	894.7	287.2	233.1	826	500.2	287.4	661		0	689	505
EE	0	0	516.6	95.7	116.6	413	189	165.9	382		0	260	357.1
Min	28.3	189	263.9	50.3	1508	1047	942.5	188.5	1659	402.1	50.3	189	18.8
Max	28.3	189	2053	837.8	2053	2949	2257.8	733	2949	402.1	50.3	2053	733
CV	0	0	76.2	80.4	13.6	47.1	26.3	70.5	29.8	0	0	99.4	134.3
Mdn	28.3	189	1206	226.2	1659	1508	2052.5	301.6	2053	402.1	50.3	402	375.9
25%	28.3	189	263.9	119.4	1546	1162	1508	188.5	1659	402.1	50.3	264	18.8
75%	28.3	189	2053	601.1	1954	2589	2257.8	733	2949	402.1	50.3	1206	733
SK			-0.2	0.7	1.4	1.6	-1.5	1.4	1.1			1.7	0
KU			-2.3	-0.9	2.7	2.9	1.5	-2.3	-2.3			2.1	-2.8
W			1	0.9	0.9	0.8	0.8	0.9	1			0.7	1
<i>p</i>			0.9	0.2	0.3	0.2	0.0	0.4	0.6			0.0	1.0

	Verano							Otoño					
	III VTA	III VTE	IV VTA	IV VTE	IV VTI	V VTA	V VTE	I VTA	II VTA	II VTE	II VTI	III VTA	III VTE
<i>n</i>	9	5	5	9	1	1	5	1	3	1	2	8	7
M	397	1442	2108	2091	942.5	189	1425	188.5	1269	942.5	234.6	924	1166
DE	394	368	986.3	559.8	0	0	297.3	0	362	0	237	598	875
EE	131	165	441.1	186.6	0	0	133	0	209	0	167.6	212	330.7
Min	67	838	536.2	1206	942.5	189	942.5	188.5	943	942.5	67	189	50.3
Max	1206	1847	2949	2949	942.5	189	1658.8	188.5	1659	942.5	402.1	2053	2681
CV	99.4	25.5	46.8	26.8	0	0	20.9	0	28.5	0	101	64.7	75.1
Mdn	264	1508	2053	2053	942.5	189	1508	188.5	1206	942.5	234.6	890	1357
25%	67	1173	1294	1753	942.5	189	1149.8	188.5	943	942.5	67	353	263.9
75%	654	1678	2949	2501	942.5	189	1658.8	188.5	1659	942.5	402.1	1206	1508
SK	1.3	-1.3	-1.2	0.4			-1.4		0.8	0	0	0.7	0.5
KU	1	2.9	1.4	0.2			1.6		-2.3	0	-2.8	0.9	0.6
W	0.8	0.8	0.9	0.9			0.9		1		1	0.9	0.9

<i>p</i>	0.1	0.1	0.2	0.2	0.2	0.7	1.0	0.5	0.6			
Otoño					Invierno							
III	IV	IV	V	I	II	III	III	IV	IV	V	V	
VTI	VTA	VTE	VTE	VTA	VTE	VTA	VTE	VTA	VTE	VTA	VTE	
<i>n</i>	2	1	2	3	1	1	21	11	4	3	3	3
M	84.8	2681	1986	1892	226.2	1206	463.8	1143.5	421	1758	649.3	2212
DE	93.3	0	675.3	1280			545.7	667	309	432.9	622.3	1515
EE	66	0	477.5	738.8			119.1	201.1	155	249.9	359.3	875
Min	18.8	2681	1508	469.1	226.2	1206	8.4	402.1	151	1508	188.5	469
Max	151	2681	2463	2949	226.2	1206	2052.5	2680.8	838	2258	1357	3217
CV	110	0	34	67.6			117.7	58.3	73.5	24.6	95.8	68.5
Mdn	84.8	2681	1986	2258	226.2	1206	188.5	942.5	348	1508	402.1	2949
25%	18.8	2681	1508	469.1	226.2	1206	50.3	837.8	170	1508	188.5	469
75%	151	2681	2463	2949	226.2	1206	837.8	1357.2	746	2258	1357	3217
SK	0	0	0	-1.2			1.5	1.5	1	1.7	1.5	-1.7
KU	-2.8	0	-2.8	-2.3			2.2	2.1	0.0	-2.3	-2.3	-2.3
W	1.0		1.0	0.9			0.8	0.8	0.9	0.8	0.9	0.8
<i>p</i>	1.0		1.0	0.5			0.001	0.012	0.5	0.0	0.3	0.2

En los datos del VT de los machos de *P. melanotis*, arreglados por su posición gonadal en las categorías etarias, dentro de cada estación del año (Cuadro C.13), los machos IV de verano y otoño tuvieron mayor VT promedio en las posiciones de abdominal (VTA) y escrotal (VTE); durante la primavera e invierno, la edad V tuvo mayor VTE promedio. Estos datos por posición, categoría etaria y estación no fueron normales para el VTE de los adultos IV en primavera, los subadultos (II) en verano, así como en los adultos III y IV del invierno, además de los adultos III con VTA.



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00215

Matrícula: 2202800791

Aspectos ecológicos y fisiológicos de la reproducción e historia de vida del ratón de orejas oscuras, *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Cricetidae), en latitudes medias.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 15:00 horas del día 19 del mes de diciembre del año 2022 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

DR. JOSE RAMIREZ PULIDO
DR. HECTOR FERNANDO SERRANO
DR. JORGE IGNACIO SERVIN MARTINEZ
DRA. ZAMIRA ANAHI AVILA VALLE



GUSTAVO EUGENIO MANCERA JAIME
ALUMNO

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretaria la última, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

MAESTRO EN BIOLOGIA

DE: GUSTAVO EUGENIO MANCERA JAIME

y de acuerdo con el artículo 78 fracción III del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

aprobar

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS

DR. JOSE LUIS GOMEZ OLIVARES

PRESIDENTE

DR. JOSE RAMIREZ PULIDO

VOCAL

DR. HECTOR FERNANDO SERRANO

VOCAL

DR. JORGE IGNACIO SERVIN MARTINEZ

SECRETARIA

DRA. ZAMIRA ANAHI AVILA VALLE