

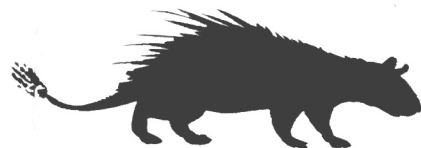
Sección 5.2

Functional anatomy of the ovaries of wild brush tailed porcupines (*Atherurus africanus*, Gray, 1842) from Gabon

JORI, F.¹, LOPEZ- BÉJAR, M.² ; P. MAYOR² and C.LOPEZ.²

¹ CIRAD-EMVT, Programme ECONAP, TA 30/F Campus International de Baillarguet, 34398 Montpellier, Cedex 5, France.

² Department of Anatomy and Embryology, Veterinary Faculty, Autonomous University of Barcelona, E-08193, Bellaterra, Spain.



Aceptado en Journal of Zoology, 2001. En prensa.

Abstract

The brush-tailed porcupine, *Atherurus africanus*, is an important source of meat for local people in tropical forested areas of Central and West Africa. Information on the biology of this species in free ranging conditions is scarce. Data on its reproduction and productivity are essential to establish accurate management practices in the exploitation of that rodent. In order to provide data on the reproductive physiology and to assess the prolificity of the brush-tailed porcupine in the wild, we studied the structural and functional anatomy of the ovaries of free ranging females. Twenty-two female carcasses were obtained from various markets in Libreville (Gabon) throughout the year between August 1995 and February 1997. Reproductive tracts were macroscopically examined for the presence of embryos or foetuses. The ovaries were embedded in paraffin wax or plastic and examined by light microscopy. Morphology and constituent cell types of the ovaries were similar to those described for other hystricognath rodents. All pregnant females had only one embryo or foetus and the number of corpora lutea (CL) per female was 19.9 ± 5.4 (mean diameter \pm SD: 1709 ± 421 μm), including one CL of pregnancy (diameter \pm SD: 4821 ± 1364 μm). Also, 8.9 ± 6.8 accessory corpora lutea per female in pre-implantation and embryonic stages of pregnancy (diameter: 1629 ± 463 μm) were observed. Average active luteal volume was high (115.6 ± 73.5 mm^3). The mean number of antral follicles in the adult females was 24.6 ± 9.9 . The study confirms that the brush-tailed porcupine is a mono-embryonic species, as observed in captive breeding experiences, but polyovular, suggesting important ovum mortality. This unusual reproductive feature in mammal species gives this rodent a low reproductive productivity. Therefore, *Atherurus africanus* could be more susceptible to the effects of hunting than generally thought.

Introduction

The brush-tailed porcupine, *Atherurus africanus*, is a hystricognath rodent living in the rainforests of tropical Africa. It is the only representative of the Old World porcupines, apart from the species from the genus *Hystrix*. Together with the Asian species *Atherurus macrourus*, they are the only two representatives of its genus. With an adult average weight of three Kg, *Atherurus africanus* is an important species in the diet and culture of the people from tropical forested areas, where it is extensively hunted. In order to establish well adapted management plans for the species to prevent overexploitation, it is necessary to gather information on its reproductive characteristics. However, very few references concerning the biology of this rodent are available in the literature. Although several zoological references indicate that *Atherurus africanus* is a polyembryonic species (Nowak and Paradiso, 1983; Haltenorth and Diller, 1994), different experiences of captive rearing brush tailed porcupines have resulted in singleton births (Rahm, 1962; Jori, López-Béjar and Houben 1998; Houben, Jori and Edderai, 2000). In the present study we examined the functional anatomy of the ovaries of wild brush-tailed porcupines in order to (i) provide data on the reproductive physiology of this rodent and (ii) assess the prolificity of the brush tailed porcupine in natural conditions.

Materials and Methods

This study was conducted in Libreville, Gabon's capital city. The climate in the Libreville is typically equatorial with an average annual temperature of 26°C, an annual variation of 4°C and an average 85% of relative humidity. Annual rainfall in the whole country oscillates between 1500 mm and 3000 mm and averages 2660 mm in the Libreville area.

Animals

Twenty-two reproductive carcasses of wild females of brush-tailed porcupines were obtained from different markets of Libreville. Animals sold in the market originate from different areas of the Estuary of Libreville (Steel, 1994). Samples were taken randomly, at different periods between August 1995 and August 1998, mainly during the dry season (n=18).

The weight of the carcasses and genital organs were recorded, and the latter were fixed and maintained in buffered 4% formaline solution (v/v) until analysis.

Female classification

According to the development of the reproductive tract and the body weight, females were classified as being sexually mature or immature. Adult weight is generally achieved over 2000 g (Jori, *et al.* 1998). Histological structure of the ovaries, such as absence of corpora lutea and preovulatory follicles, was used to confirm sexual immaturity. Reproductive status of the adult females was determined by the presence or absence of embryos or foetuses through visual macroscopic observation of the uterus, after external observation and after dissecting the reproductive tract.

In addition, oviducts and uterine horns of females with no evidence of pregnancy were embedded in paraffin wax and serially sectioned, or flushed with an isotonic saline solution to confirm the presence of ovulated oocytes or pre-implantational embryos. Sexually mature females with at least one embryo or foetus were considered to be pregnant, and state of pregnancy was differentiated as pre-implantational, embryonary or foetal, depending on the development of the embryo or foetus (Nomina Embryologica Veterinaria, 1994).

Histology

Fixed ovaries were routinely dehydrated and embedded in plastic resin (Technovit 7100, Heraeus Kulzer GmbH, Wehrheim, Germany) or paraffin wax and serially sectioned at two to three μm sections along the longitudinal axis. Every fourth section was mounted on a glass microscope slide, stained using 1% toluidine blue, haematoxylin and eosin, PAS-haematoxylin, basic fuchsin or Masson's trichromic and examined by light microscopy. Microscopical features of follicles, corpora lutea and other ovarian structures were examined. Measurements of ovarian structures were taken using a micrometric ocular. Diameters (D) were measured as the mean length of the two perpendicular axes. Luteal volumes were calculated using the formula $\frac{4}{3}\pi (D/2)^2$, according to the work of Van Aarde & Skinner (1986). Luteal volume per female was calculated as the sum of volumes from active luteal structures.

Follicle classification

Follicles were classified on the basis of the optical plane through which the oocyte nucleolus was visible, according to a modified classification of Braw-tal and Yossefi (1997):

- (i) *Primordial follicles* (type 1): the oocyte is surrounded by one layer of flattened granulosa cells.

- (ii) *Primary follicles* (type 2): the oocyte is surrounded by a single layer of cubical granulosa cells.
- (iii) *Small preantral follicles* (type 3): the oocyte is surrounded by two to four layers of cubical granulosa cells.
- (iv) *Large preantral follicles* (type 4): five or more layers of cubical granulosa cells are present.
- (v) *Small antral follicles* (type 5): they start showing an early antral formation among granulosa cells.
- (vi) *Large antral follicles* (type 6): they contain a large antral formation, an oocyte surrounded by *cumulus oophorus* cells and well defined thecal layers.

The presence or absence of thecal layers and zona pellucida in relation to the type of follicle was recorded.

Corpora lutea classification

Corpora lutea (CL) were classified on the basis of classification of luteal tissue for hystricognath rodents (Weir, 1974). Depending on the diameter, the viability of luteal cells and the presence or absence of an oocyte, luteal tissue was classified as follows:

- (i) *True corpora lutea*: these can be differentiated as cyclic CL or CL of pregnancy. Cyclic CL are luteal bodies resulting from ovulation of follicles in a normal reproductive cycle. CL of pregnancy are true CL with a much larger diameter that were found in pregnant females.
- (ii) *Accessory CL*: these kind of luteal bodies are luteinized non-ovulated follicles that have a retained oocyte visible by the presence of remnants of zona pellucida.
- (iii) *Atretic CL*: these luteal bodies are derived from CL that degenerate showing nuclear pyknosis of luteal cells, extensive fibrosis and reduced vascularization.

Atretic follicle classification

Atretic follicular population was classified depending on their stage of atresia, according to the classification of Braw & Tsafiriri (1980). Four stages of atresia of antral follicles (small and large) were distinguished:

- (i) *Non-atretic follicles*: pyknotic nuclei were absent. Follicular fluid appeared without debris or macrophages and theca interna consisted on a few layers of fusiform cells.
- (ii) *Stage I atresia*: ten per cent of the nuclei from the cells in the granulosa layer were pyknotic. The follicular fluid contained some cell debris.

(iii) *Stage II atresia*: in the granulosa layer, 10 to 30% of the cells were pyknotic, but mitotic figures could also still be seen. Follicular fluid contained much cell debris.

(iv) *Stage III atresia*: the oocyte appeared fragmented. Most of the granulosa cells had disappeared and macrophages could be seen in the follicular fluid. The theca interna was hyperthrophied and the follicles appeared collapsed.

Interstitial tissue

The characteristics of interstitial tissue were examined according to the criteria of Duke (1980) and Mossman and Duke (1973). Presence and type of interstitial glandular structures were recorded.

Statistical analysis

The recorded variables for 44 ovaries and their ipsilateral reproductive tracts were ovary allocation (left versus right), ovarian size, reproductive stage, side of pregnancy, number and type of antral follicles, number and type of corpora lutea and active luteal volume.

Statistical analysis were performed using Statistical Analysis System (SAS, 1988). The level of significance throughout the study was 0.05 ($p > 0.05$, NS).

The influence of reproductive stage on number and type of antral follicles, number and type of corpora lutea and active luteal volume was assessed by analysis of variance for unequal numbers. Analysis of variance was carried out to assess the influence of left versus right ovary on the studied variables.

Results

Animals

The classification of the animals included in the study is shown in Table 1. Among 22 observed females, we found four prepubertal animals, five adult non-pregnant females and 13 females in different stages of pregnancy.

The highest weight observed in an immature female was 2270 g. The lowest observed weight in a sexually mature female was 2470 g. The mean weight of immature and adult females was 2010 ± 317 and 3328 ± 567 g, respectively. Among pregnant females, two were found in pre-implantational stage, seven were observed in embryonic stage and four in foetal stage. Eight females showed pregnancy in the left uterine horn and five in the right

one. Two out of four females recovered in the wet season and 11 out of 18 females recovered in the dry season were pregnant.

All the pregnant females had only one embryo or foetus in the reproductive tract. After uterine and oviductal flushing, a pre-implantational blastocyst was recovered from two females and 27 apparently non-fertilised oocytes from another one.

Macroscopic Anatomy

The creamy white ovaries of sexually mature brush tailed porcupines are ovoid bodies with a smooth surface. They are supported in a bursa ovarica, build by an extension of the mesosalpynx and the mesovarium. The internal part of the bursa is linked with the peritoneal cavity through a narrow space of 5.4 ± 2.6 mm (n = 44).

The ovaries had an average size of 9.3 ± 2.0 , 5.1 ± 1.6 and 4.1 ± 1.3 mm (n = 44). Right and left ovaries did not show significant differences in morphometric measures. Ovarian volume was estimated at 194 ± 4.1 mm³ (n = 44).

Microscopic Anatomy

The ovary of *Atherurus africanus* is covered by a surface epithelium consisting of a simple layer of flattened or cubical cells with an oval nucleus. Topographically, the ovary shows a very clear distinction between ovarian cortex and medulla, the former containing most of the follicular and luteal structures at different stages of development, while the latter is basically composed by connective and interstitial tissue.

Follicular structures

Morphometric characteristics of follicles of the brush-tailed porcupine are shown in Table 2.

Primordial follicles

For all the females examined, the primordial follicles were found irregularly scattered below the tunica albuginea. Follicles were formed by the oocyte (mean diameter: 31.8 ± 1.6 μ m; n = 50) surrounded by a single layer of squamous epithelial cells. Mean follicle diameter was 39.5 ± 5.3 μ m. The nucleus of the oocyte was spherical and centrally positioned.

Primary follicles

Primary follicles were also found in the peripheral area of the cortex in all the females. Mean follicle diameter was 53.8 ± 7.1 μ m (n = 50). Follicles were formed by a row of cubical or

cylindrical epithelial cells, clung closely to the oocyte. Mean diameter of the oocyte was $32.9 \pm 2.4 \mu\text{m}$. Occasionally, primary follicles with two oocytes were observed.

Small preantral follicles

This kind of follicle was observed in all the females studied. Characteristic features of this follicle were two to four concentric layers of cubical cells. The mean diameter of the follicle was $128.3 \pm 36.8 \mu\text{m}$ and the oocyte diameter was $56.3 \pm 18.3 \mu\text{m}$ ($n = 50$). The incipient zona pellucida in the oocyte was $3 \mu\text{m}$ thick and the theca interna was slightly differentiated with one layer of fusiform cells. The theca externa was difficult to differentiate due to its continuity with the stromal tissue.

Large preantral follicles

In these follicles, the membrana granulosa was composed of a larger number of layers, separated from the oocyte by a zona pellucida of $4.2 \pm 2 \mu\text{m}$ thick ($n = 50$). The theca interna showed four to five layers of fusiform cells, being $25.3 \pm 8.8 \mu\text{m}$ thick. The theca externa was yet difficult to differentiate from the stromal tissue. Mean follicle diameter was $252.0 \pm 65.4 \mu\text{m}$ and mean oocyte diameter was $67.3 \pm 14.3 \mu\text{m}$.

Small antral follicles

Small antral follicles reached a mean diameter of $735.4 \pm 220.1 \mu\text{m}$ ($n = 50$). Cavities of follicular fluid were already visible in follicles measuring $367 \mu\text{m}$ in diameter. In the wall of the follicle, the granulosa layer was formed by eight to 18 rows of polyhedral cells. The mean oocyte diameter was $85.0 \pm 13.1 \mu\text{m}$ and started to be surrounded by the cumulus oophorus composed of cylindrical cells that projected through a prominent zona pellucida ($6.2 \pm 3.4 \mu\text{m}$ in thickness). The theca interna was well defined and formed by several layers of polygonal cells, reaching a thickness of $93 \pm 50 \mu\text{m}$. The theca externa was not yet very well differentiated and basically composed of fibroblast-like cells, few layers of elastic fibres and a vascular plexus.

Large antral follicles

These follicles reached a diameter of $1770.6 \pm 600.3 \mu\text{m}$ ($n = 50$). Size of large antral follicles was significantly larger than that of small antral follicles. However, the mean size of the oocyte and the zona pellucida did not differ between small and large antral follicles.

The follicular cavity was particularly prominent at this stage, producing pressure to the granulosa cells.

The stratified epithelium in the cumulus had accounted for more than 18 cellular layers. The oocyte had a central spherical nucleus with an easily distinguishable nucleolus and a mean diameter of $87.3 \pm 13.4 \mu\text{m}$ ($n = 50$). The cumulus oophorus where the oocyte was located showed a prominence in the antral cavity. The cells closest to the oocyte had an oval or cylindrical shape. The thecae maintained the general characteristics found in small antral follicles, with an increase in the vascularization of the theca interna.

Follicular distribution

The average number of preantral and antral follicles per adult female was 67.9 ± 25.1 ($n = 18$). The mean number of preantral follicles was 43.3 ± 23.5 (63.8%) and the mean number of antral follicles was 24.6 ± 9.9 (36.2%). Antral and preantral follicles were present in all the females and there were no observed significant relationships between number and type of follicles and reproductive state of the females.

Luteal structures

Corpora lutea (CL) at different stages of development were found in all adult females. Table 3 shows mean diameter and mean luteal volume of the different kinds of CL observed in brush-tailed porcupine females.

True CL

All adult females except one contained true CL in their ovaries (Fig. 1). Cyclic CL were characterised by a mean diameter of $1709 \pm 421 \mu\text{m}$ ($n = 307$) and by two distinguishable types of cells: Large and small luteal cells (Fig. 2). Large luteal cells were oval or polygonal cells ($24.2 \pm 5.2 \mu\text{m}$ in diameter; $n = 100$) with an abundant, pale, eosinophilic and vacuolated cytoplasm and spherical vesicular nuclei. Small luteal cells were cells more frequently situated in the peripheral part of the CL and characterised by an oval shape and a round nucleus. Mean diameter of small luteal cells was $10.1 \pm 3.2 \mu\text{m}$ ($n = 100$).

All pregnant females showed a CL of pregnancy (Fig. 1) with a significantly higher diameter ($p < 0.001$) but the same kind of cellular characteristics as cyclic CL (mean diameter: $4823 \pm 1364 \mu\text{m}$; $n = 14$). Nevertheless, a female in embryonic stage of pregnancy showed a CL of pregnancy apparently atretic. Two females in pre-implantational stage of pregnancy were

observed with two active CL of pregnancy. Table 4 shows the mean number of different kinds of CL per female and stage of pregnancy.

According to the number of true CL observed per female, mean ovulation rate was estimated at 19.9 ± 5.4 ($n = 18$).

Accessory CL

Besides remnants of a non-ovulated oocyte, no morphological differences were found between accessory CL and true CL in terms of mean diameter and cellular composition (Fig. 3). Mean diameter was $1629 \pm 463 \mu\text{m}$ ($n = 81$) and large and small luteal cells were $24.0 \pm 4.2 \mu\text{m}$ and $10.1 \pm 3.2 \mu\text{m}$ in diameter ($n = 100$), respectively. During formation of accessory CL, hypertrophy of follicular cells, breakdown of the basement membrane and presence of numerous red blood cells in the follicular antrum were observed (Fig. 4). Table 4 shows the distribution of accessory CL in relation to the reproductive state of the females. Average number of accessory CL per adult female was 4.5 ± 6.5 ($n = 18$). Accessory CL were mainly found in females at pre-implantational and embryony stages of pregnancy, absent in females at foetal stage of pregnancy and only a non-pregnant female showed an accessory CL. Mean number of accessory CL per female in pre-implantational and embryony stages of pregnancy was 8.9 ± 6.8 ($n = 9$).

Luteal volume

The average volume of active luteal tissue per adult female was calculated at $115.6 \pm 73.5 \text{ mm}^3$ ($n = 18$). Table 3 shows relative luteal volume for the different types of CL.

Atretic CL

This kind of CL was found in either side of 60% of observed mature females. Average number per female was 2.0 ± 3.1 and the mean diameter was $2409 \pm 886 \mu\text{m}$ ($n = 36$). Luteal tissue showed extensive fibrosis and a markedly reduced vascularization compared to functional CL.

Atretic follicles

Atresia of follicular structures induced different morphometric changes that are illustrated in Table 5. As the degree of follicular atresia increased, the thecal layer became thicker ($p < 0.005$), and the number of layers of the granulosa decreased significantly from Stage II to Stage III of atresia ($p < 0.05$). Large antral follicles showed more evidence of atresia than

small antral follicles. Therefore, diameter of atretic follicles was higher than that of non-atretic follicles ($p < 0.01$). Oocyte diameter remained without changes. However, thickness of the zona pellucida increased significantly from Stage II to III of follicular atresia ($p < 0.05$).

Interstitial glands

Interstitial glands were found in all the females studied, including immature females. They were found in areas closed to the ovarian medulla. Interstitial glands formed clumps, easily distinguishable by Masson's trichromic stain (Fig. 5). Cells presented an oval shape and extensive vacuolisation, containing a yellowish pigment. In some cases, remnants of the zona pellucida or basement membrane in its central part could be identified. Disappearance of the stratum granulosum and hypertrophy of the theca interna was also observed (Fig. 6). Interstitial glands presented a mean diameter of $316 \pm 176 \mu\text{m}$ ($n = 125$).

Discussion

To the best of our knowledge, this is the first published report concerning the study of the reproductive biology of free-living brush-tailed porcupines. The ovaries of this species are small compared to its body weight (3088 ± 738 ; $n=22$) and have a smooth outer surface as it occurs in other hystricognath rodents such as the cane rat (*Thryonomys swinderianus*) (Adjanohoun, 1988). Ovaries are enclosed by a large bursa ovarica that surrounds the ovary completely. This structure seems to be a characteristic feature for *Atherurus africanus* since in most hystricognath species described, the ovaries are only partially enclosed (Van Aarde and Skinner, 1986, Weir, 1974).

Corpora lutea and growing follicles did not protrude above the surface but were visible as transparent bodies, as it occurs in other species of the Hystricognath Order (Weir, 1974).

The constituent cell types of the ovary of the brush-tailed porcupine were similar to those described for other hystricognath rodents (Harrison and Weir, 1977, Weir, 1974). Primordial, primary follicles and follicles with a diameter close to $40 \mu\text{m}$ were found mainly in peripheral areas of the cortex, close to tunica albuginea, as it occurs in *Hystrix africaustralis* (Van Aarde and Skinner, 1986). Some primary follicles were found with two oocytes. This characteristic has also been observed in other African porcupines (Van Aarde and Skinner, 1986).

The average number of true CL observed per female suggests a mean ovulation rate of 19.9 ± 5.4 follicles. According to Cahill, Mariana and Mauleon (1979), a direct relationship exists between the number of growing follicles in the ovary and ovulation rate. In our study, the mean number of antral follicles per female was 24.6 ± 9.9 , which seems to confirm this

relationship and also the hypothesis that *Atherurus africanus* is a polyovular species. In that case, mean ovum mortality, as suggested by the difference between the number of true CL and observed embryos or foetuses (Van Aarde and Skinner, 1986), would be of 18.9 ± 5.4 oocytes or embryos per pregnancy.

Such a waste of biological material is an exceptional reproductive feature in the animal kingdom. The elephant shrew (*Elephantulus myurus*) is probably one of the few mammals to follow this striking reproductive behaviour. It ovulates 50 to 150 eggs from which only two succeed to implant and survive to term. The plains viscacha (*Lagostomus maximus*), another hystricomorph rodent, is known to shed 300 to 800 eggs in each cycle, among which only seven to eight achieve implantation, and only two are implanted (Bronson, 1989; Weir, 1971b). In the plains viscacha, resorption of the ova seemed to occur early in pregnancy (Weir, 1971b). Further studies should be undertaken concerning the ovum mortality and the endocrinology of the brush-tailed porcupine to understand at what stage oocytes or embryos are lost. However, the recovery of a single blastocyst after oviductal flushing of two females suggests that ovum mortality probably occurs before implantation.

According to Mossman and Duke (1973), a possible explanation for this natural superovulation is the production of many thecal glands and CL, which guarantee the production of important amounts of progesterone during the long gestation lengths observed in hystricognath species.

This hypothesis is confirmed by the importance of luteal volume in the ovary of this species, reaching an average luteal volume of 115.6 mm^3 . This value is significantly higher than in other species of the same family. In fact in the Cape porcupine, four times heavier in weight than the brush tailed porcupine, none of the pregnant females showed a luteal volume higher than 85 mm^3 (Van Aarde and Skinner, 1986).

This hypothesis is also supported in the brush-tailed porcupine by the presence of a high number of accessory CL in pregnant females. Accessory CL develop by luteinization of unruptured follicles and have been described in many hystricognath rodents, mares, elephants, cetaceans and some primates (Harrison and Weir, 1977). In the brush-tailed porcupine, they were mainly present during the pre-implantational and embryony periods of pregnancy, and they were not histologically different from true CL, as indicated previously for other hystricognath rodents (Mossman and Duke, 1973; Weir and Rowlands, 1974). Tam (1970) produced also evidence that the functional activity of true and accessory CL is the same. Accessory CL were apparently formed from luteinization of granulosa cells in the

brush-tailed porcupine. In the mink (*Mustela vison*), it has been reported that there is a transient and partial transformation of the granulosa into luteal cells to form accessory CL (Mossman and Duke, 1973).

Atretic CL were found regularly in the ovaries of adult females, simultaneously with functional and accessory CL. These were often found in the same ovary as the CL of pregnancy, showing a smaller diameter than the latter but larger than cyclic CL. These findings suggest that regression of functional CL is slow and that a new gestation may occur shortly after parturition, supporting the occurrence of a post-partum oestrus recorded in captive breeding observations (Jori, *et al.*, 1998; Houben, *et al.*, 2000).

All the studied females, including immature animals, showed important amounts of interstitial tissue in the ovary.

Interstitial glands seemed to originate from theca interna cells of degenerating follicles. Hypertrophy of thecal cells and subsequent formation of glandular interstitial tissue has been reported in ovaries of non-domestic species (Mossman and Duke, 1973).

In this way, atresia of early follicles assures a large supply of thecal type interstitial tissue (Harrison and Weir, 1977; Mossman and Duke, 1973). However, in some species as the agouti where theca interna is poorly developed (Weir, 1971 a), interstitial glands can originate from follicular cells or the ovarian stroma (Duke, 1980).

Cells from interstitial glands in the brush-tailed porcupine showed extensive vacuolisation of the cytoplasm and a lipid-like yellow pigment. Vacuolated cells suspected of a lipid or steroid-like secretion have been also observed in the Degu (*Octodon degu*), the African porcupine (Weir and Rowlands, 1974) and the paca (Pashov and Matamoros, 1985)

Despite our sample is not large enough to exclude a season influence, results from our study support the hypothesis that *Atherurus africanus* is polyovular but mono-embryonic. Captive rearing observations of singleton births in Africa and Europe confirm the low prolificity of this rodent (Jori *et al.*, 1998). However, further studies should be undertaken in other areas to confirm these results as a general characteristic of the species .

The observation of prepubertal females with a weight of 2270 g, seems to confirm that age of first reproduction occurs late in the life of this animal, even compared with other hystricognath rodents (Weir, 1974). This characteristic together with a low prolificity give this rodent a very low reproductive turnover in the wild, which could easily compromise its population sustainability in frequently hunted areas such as Libreville surrounding forests. The brush-tailed porcupine seems to compensate this low productivity with a long life span (Jori *et al.*, 1998) and important population densities (Weir, 1974; Fa and Purvis, 1997).

However, further studies should be undertaken on its biology and ecology, in order to elaborate accurate management plans for this culturally and nutritionally important African rodent.

Acknowledgements

We would like to thank Gabon's government for allowing us to work in their country. We are also very grateful to Pascal Sahakua and Celestino Mve from the PEPG in Gabon for helping with the dissections and to Pere Losada and Blanca Perez from the Laboratori d'Histologia in Barcelona for their help in sectioning histological material. This study was partially funded with financial support from Coopération Française, EU and Cooperación Española (AECI). We are grateful to Dr. Michel De Garine for reviewing the manuscript.

References

- Adjanohoun, E. (1988): Contribution au développement de l'élevage de l'aulacode (*Thryonomys swinderianus*) et à l'étude de sa reproduction. Thèse, Ecole Vétérinaire Maisons Alfort, Paris.
- Bronson, F. H. (1989): *Mammalian Reproductive Biology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cahill, L. P., Mariana, J. C. & Mauleon, P. (1979): Total follicular population in ewes of high and low ovulation rates *J. Reprod. Fertil.* **55**: 27-36.
- Duke, K. L. (1980): Comparative aspects of the mammalian ovary. In *Biology of the Ovary*: 16-30. Motta, P. & Hafez, E. S. E. (Eds). Martinus Nijhoff, The Hague, The Netherlands.
- Fa, J. E. & Purvis, A. (1997): Body size, diet and population density in Afrotropical forest mammals: a comparison with neotropical species. *J. Anim. Ecol.* **66**: 98-112.
- Felipe, E., Cabodevila, J. & Callejas, S. (1999): Anatomicohistological characteristics of the ovary of the coypu (*Myocastor coypus*). *Anat. Histol. Embryol.* **28**: 89-95.
- Haltenorth, T. & Diller, H. (1994): *Larger Mammals of Africa*. (5th edn). London: HarperCollins.
- Harrison, R. J. & Weir, B. J. (1977): Structure of the mammalian ovary. In *The Ovary*: 112-217. Zuckerman, P. L. & Weir, B. J. (Eds). Academic Press, London.
- Houben, P., Jori, F. & Edderai, D. (2000): L'élevage d'athérures (*Atherurus africanus*, Gray 1842) au Gabon. *Tropicultura*, In press.
- Jori, F., Lopez-Bejar, M. & Houben, P. (1998): The biology and use of the brush tailed porcupine (*Atherurus africanus*, Gray 1842) as a food animal. *Biodivers. Conserv.* **7**: 1417-1426.

Mossman, H. W. & Duke, K.L. (1973): *Comparative Morphology of the Mammalian Ovary*. University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin.

Nomina Embryologica Veterinaria (1994): International Committee on Veterinary Embryological Nomenclature, Zurich and Ithaca, New York.

Nowak, R. M. & Paradiso, J. L. (1983): *Rodentia*: Family Hystricidae. In *Walker's Mammals of the World*: 794-796. Nowak, R. M. & Paradiso, J. L. (Eds). John Hopkins University Press, London.

Pashov, B. & Matamoros, Y. (1985): Histología e histoquímica del ovario del tepezcuintle (*Cuniculus paca*, Brisson 1762) preñado. *Ciencias Veterinarias* **VII**,1: 9-13.

Rahm, U. (1962): L'élevage et la reproduction en captivité de *Atherurus africanus*. *Mammalia* **26**: 1-9.

SAS® User's Guide (1988): Statistics. Version 6.08 edn. SAS Inst. Inc., Cary, NC.

Steel, E.L. (1994): Study of the value and volume of bushmeat commerce in Gabon. WWF Programme for Gabon, Libreville.

Tam, W. H. (1970): The function of the accessory corpora lutea in the hystricomorph rodents. *J. Endocrinol.* **48**: liv-lv.

Van Aarde, R. J. & Skinner, J. D. (1986): Functional anatomy of the ovaries of pregnant and lactating Cape porcupines *Hystrix africaustralis*. *J. Reprod. Fertil.* **76**: 553-559.

Weir, B. J. (1971a): The reproductive organs of the female Plains vizcacha, *Lagostomus maximus*. *J. Reprod. Fertil.* **25**: 365-373.

Weir, B. J. (1971b): Some observations on reproduction in the female agouti, *Dasyprocta agouti*. *J. Reprod. Fertil.* **24**: 203-211.

Weir, B. J. (1974): Reproductive characteristics of hystricomorph rodents. In *The Biology of Hystricomorph Rodents*: 264-299. Weir, B. J. & Rowlands, I. W. (Eds). Academic Press, London.

Weir, B. J. & Rowlands, I. W. (1974): Functional Anatomy of hystricomorph rodents. In *The Biology of Hystricomorph Rodents*: 303-332. Weir, B. J. & Rowlands, I. W. (Eds). Academic Press, London.

Tables

Table 1: Reproductive state of the experimental females of brush-tailed porcupine

Reproductive state	Number	Mean weight (g)	Weight range (g)
Immature	4	2010 ± 317	1550-2270
Non-pregnant	5	2968 ± 516	2520-3780
Pregnant	13	3466 ± 540	2780-4900
TOTAL	22	3088 ± 738	1550-4900

Table 2: Classification and characterisation of follicles of the brush-tailed porcupine

Follicle type	n	Layers of granulosa cells	Follicular diameter (µm ± SD)	Oocyte diameter (µm ± SD)	Presence of zona pellucida	Presence of defined theca interna
Primordial	50	1	39.5 ± 5.3	31.8 ± 1.6	-	-
Primary	50	1	53.8 ± 7.1	32.9 ± 2.4	-	-
Small preantral	50	2-4	128.3 ± 36.8	56.3 ± 18.3	+	-
Large preantral	50	5-8	252.0 ± 65.4	67.3 ± 14.3	+	+
Small antral	50	8-18	735.4 ± 220.1	85.0 ± 13.1	++	++
Large antral	50	> 18	1770.6 ± 600.3	87.3 ± 13.4	++	++

Table 3: Classification and characterisation of corpora lutea (CL) of the brush-tailed porcupine (n=22)

Type of CL	n	Mean diameter (µm ± SD)	Mean luteal volume (mm ³ ± SD)
Cyclic	307	1709 ± 421	3.1 ± 2.3
True Pregnancy	14	4823 ± 1364	71.1 ± 53.3
Accessory	81	1629 ± 463	2.7 ± 1.9
Atretic	36	2409 ± 886	10.5 ± 12.1

Table 4: Mean number of corpora lutea (CL) in ovaries of brush-tailed porcupine females in different pregnancy stages*

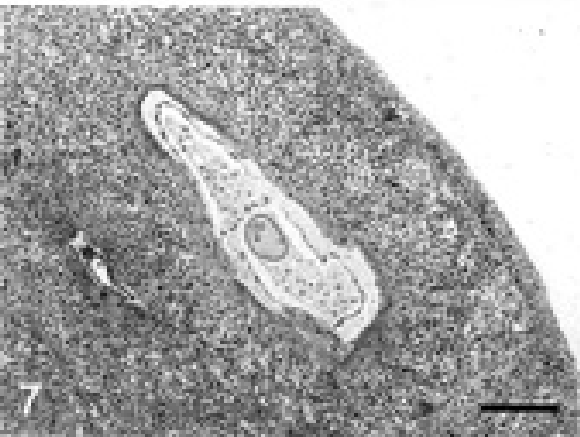
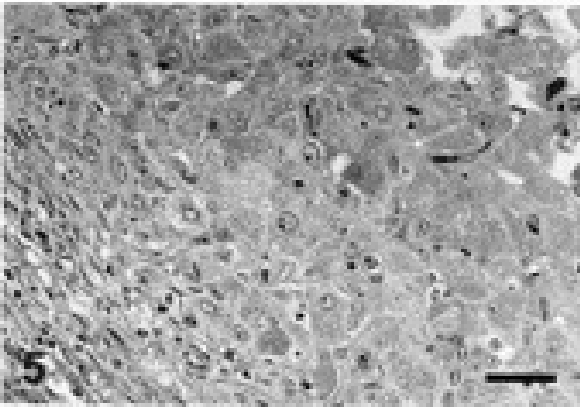
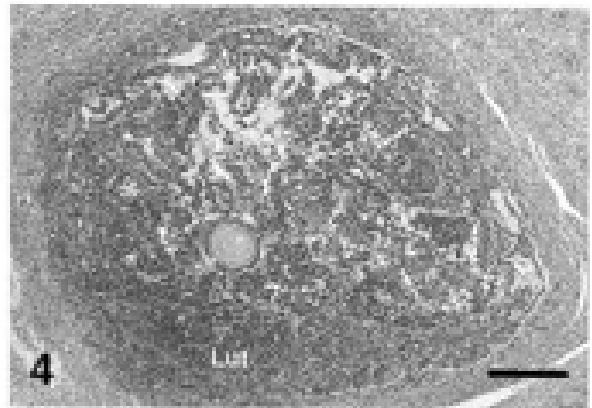
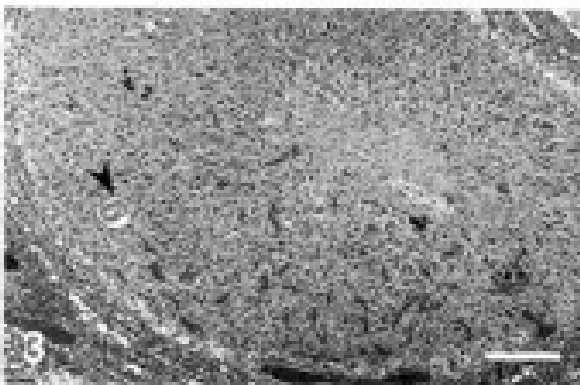
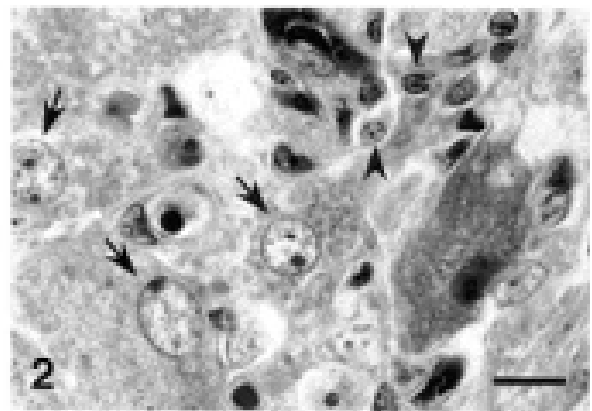
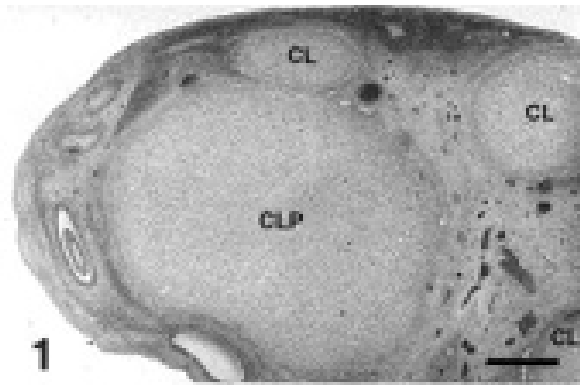
Pregnancy stage	Number of females	True CL			Accessory CL	Atretic CL
		Pregnancy	Cyclic	Total		
Non-pregnant	5	0 ± 0 (0)	17.6 ± 10.1 (88)	17.6 ± 10.1 (88)	0.2 ± 0.4 (1)	1.6 ± 1.9 (8)
Pre-implant.	2	2 ± 0 (4)	23.0 ± 1.4 (46)	25.0 ± 1.4 (50)	9.0 ± 2.8 (18)	0 ± 0 (0)
Embryonic	7	0.9 ± 0.4 (6)	15.0 ± 7.6 (105)	15.9 ± 8.0 (111)	8.9 ± 7.8 (62)	3.0 ± 4.3 (21)
Foetal	4	1 ± 0 (4)	17.0 ± 6.9 (68)	18.0 ± 6.9 (72)	0 ± 0 (0)	1.8 ± 2.9 (7)

* Data are expressed as mean number ± SD and (in parenthesis) absolute number.

Table 5: Morphometric characteristics of antral follicles of the brush-tailed porcupine in different stages of atresia (n=100)

	Non-atretic Follicles	Stages of atresia			P
		Stage I	Stage II	Stage III	Value
Follicle diameter	769 ± 442	1146 ± 715	1533 ± 632	1383 ± 737	0.004
Layers of granulosa cells	9.7 ± 2.8	12.7 ± 9.5	11.4 ± 13.4	4.2 ± 5.8	0.0008
Thecal thickness	86 ± 67	100 ± 49	123 ± 50	123 ± 48	0.045
Oocyte diameter	88 ± 13	88 ± 13	87 ± 16	86 ± 13	0.9
Zona pellucida thickness	4.2 ± 1.9	5.7 ± 2.6	5.8 ± 1.8	7.1 ± 3.1	0.011

Photos



List of photos

Figure 1: Part of the ovary of a female of *Atherurus africanus* in foetal stage of pregnancy showing a corpus luteum of pregnancy (CLP) and three cyclic corpora lutea (CL). H. & E. Bar: 1 mm.

Figure 2: Detail of a corpus luteum of pregnancy showing large (arrows) and small (arrowheads) lutea cells. Methylene blue and basic fuchsin. Bar: 10 μ m.

Figure 3: Part of the ovary of a female of *Atherurus africanus* in embryonic stage of pregnancy showing an accessory corpus luteum with a degenerated oocyte inside (arrowhead). H. & E. Bar: 150 μ m.

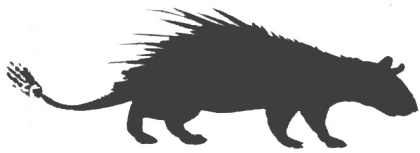
Figure 4: Follicular structure, probably an accessory corpus luteum in formation, showing features of follicular and luteal (Lut) tissue in the apical and basal zones of the follicle, respectively. H. & E. Bar: 150 μ m.

Figure 5: Detail of the basal zone of the structure in **Fig.4** showing a hypertrophied and luteinized follicular wall and absence of basement membrane. H. & E. Bar: 30 μ m.

Figure 6: Tecal type interstitial glands in the ovarian medulla of a pregnant female. Masson's trichromic. Bar: 100 μ m.

Figure 7: Tecal type interstitial glands arising from an atretic follicle (see the degenerated oocyte inside the gland). Masson's trichromic. Bar: 75 μ m.

Discusión



Los diferentes experimentos realizados en Gabón durante dos años, nos han permitido explorar la viabilidad de la cría de estas dos especies de roedores locales tropicales para la producción de proteínas de origen animal.

En el caso del aulácodo, la metodología utilizada parece adecuada, y ha permitido en un plazo corto, la instalación de un centro demostrativo con capacidad de distribución de animales reproductores. En este sentido, la aportación de especialistas benineses ha sido determinante (sección 3.1) y un buen ejemplo de cooperación entre dos países africanos.

En el caso de la difusión, resulta muy importante la motivación inicial de los criadores. En este caso, se procuró por un lado que los candidatos interesados invirtieran algo de su tiempo y su trabajo en la construcción de las instalaciones (sección 3.2), con el objetivo que se identificaran con la idea del criadero, y asumieran el proyecto como algo propio. Por otra parte, la entrega de machos castrados permite a los futuros criadores, familiarizarse con la especie y las técnicas de cría antes de recibir animales con mayor valor productivo como hembras o machos enteros. En el aulácodo, la castración de los machos no mejora el crecimiento ni los índices de conversión, respecto a los machos enteros (Alogninouwa *et al.*, 1999). No obstante, es la única solución para poder criar varios machos en grupo, lo cual permite obtener mejores índice de crecimiento que en el caso de las hembras y una generación mas rápida de ingresos que resulta muy útil para motivar al criador novel.

Las experiencias de aulacodicultura realizadas en otros países, ya podían pronosticar una adaptación favorable de esta actividad al contexto gabonés. Tal como se puede observar en la sección 3.2., la cría del aulácodo aparece como una alternativa técnicamente viable para producir proteína animal en Gabón. Los resultados de la estación experimental demuestran un progreso considerable en los aspectos de índice de crecimiento y de prolificidad entre 1996 y 1999: El peso de los animales a los 8 meses pasó de 2120 gr. a 3565 gr. y la prolificidad mejoró de 4,06 a 5,5 jóvenes por camada, respectivamente.

Por otra parte, algunos de estos parámetros como prolificidad, crecimiento, mortalidad global y numero de jóvenes destetados por camada son superiores a los que se habían descrito hasta la fecha para la cría de *Thryonomys swinderianus* (Schrage & Yewadan, 1995 ; Alogninouwa *et al.*, 1998). Este progreso puede explicarse por un mejor conocimiento de la especie, una alimentación mejorada y los efectos de una selección genética, sobre caracteres como el tamaño de la camada, la docilidad o el índice de crecimiento (Senou *et al.*, 1999).

Además, los resultados en las granjas de los criadores más eficaces se acercan a los resultados de la estación experimental. Por otra parte, el amplio margen de progreso en los parámetros zootécnicos a nivel de los criadores, demuestra que esta actividad tiene un buen potencial, a pesar de que este no se ve plasmado en la mayoría de los granjas.

Otro aspecto que puede llamar la atención en los resultados de difusión, es la elevada tasa de mortalidad media (26% de la población de aulacodos) y sobretodo la alta tasa de mortalidad al destete registrada durante el seguimiento de los criadores en el año 1998, que alcanzó una media del 31% en el total de granjas de más de un año de vida (n=10). Es importante resaltar que este dato fue muy variable entre las granjas, oscilando entre 0 y 67%. Si bien en algunas granjas fue muy elevado, en aquellas con mayor productividad (n=8), la mortalidad media fue del 15%, e incluso inferior en algunos casos (n=4). Según Schrage & Yewadan (1995), la tasa de mortalidad al destete es un buen indicador del manejo de la granja, y en condiciones normales no debería superar el 15%. No obstante, existen muy pocos datos sobre otros criadores de aulacodos en Africa, con los cuales poder establecer comparaciones. El único dato encontrado corresponde a un estudio realizado en Benin, en el que se menciona una mortalidad media de más del 56,4% en 11 granjas analizadas al cabo de un año de su instalación (Adoun,1992). Según el mismo autor, el espectro de problemas patológicos observados, no fue muy distinto de la patología registrada en el centro experimental beninés. En nuestro caso, resultó extremadamente difícil poder estudiar las causas de mortalidad de los animales en difusión, debido a la falta de medios de comunicación eficaces entre la estación experimental y los criadores, así como la distancia entre las diferentes granjas y la rapidez de descomposición de los cadáveres bajo un clima ecuatorial. En el caso de la estación experimental de Gabon, las principales causas de mortalidad identificadas antes del destete (sección 4.1) fueron traumatismos (30%), seguido de enfermedades respiratorias diversas (19%), septicemia (11%) y patología digestiva (11%). No obstante, ignoramos por el momento si esta casuística, se reproduce en las granjas de difusión.

Aparte de la elevada mortalidad, los principales frenos a la productividad en las explotaciones de difusión fueron la falta de un eficaz manejo reproductivo de las hembras (sección 3.1.), lo cual redujo el numero de partos/hembra a menos de un parto por año (0,62 partos/hembra en 1996 y 0,78 en 1998). Esta falta de productividad puede ser debida en parte al factor social, y a la falta de una verdadera psicología de criador. A pesar de que la formación recibida por los criadores estaba más dirigida hacia el conocimiento de la

biología y de la cría del animal que hacia una optimización de la productividad, podemos afirmar que la rentabilidad económica no aparece como el elemento motor de la actividad productiva, sino más bien una motivación ligada al prestigio social. Una posible explicación a este fenómeno es que un 40% de los criadores en 1998 eran funcionarios (sección 3.1.), para los cuales la rentabilidad de su granja no resultaba prioritaria. Por lo tanto, el mayor reto para la extensión de la cría de este animal a gran escala, y probablemente de cualquier actividad de tipo pecuario en Gabón sea el aspecto social y el gran cambio de mentalidad que supone pasar de una mentalidad de cazador recolector y por tanto consumidora del recurso faunístico, a una mentalidad de productora propia de criador. La escasa producción de proteína animal de origen doméstico en Gabón (capítulo 3.2), y los modestos resultados de otros proyectos agrícolas o pecuarios en este país, así lo demuestran.

En este sentido, la difusión de la cría de aulácodos en países con mayor tradición pecuaria, podría probablemente alcanzar mejores resultados que en Gabón. El caso de Benin resulta bastante ilustrativo de esta hipótesis: La difusión de la cría de aulácodos en este país se inició después de más de 10 años de investigación en un centro experimental (Adoun, 1992).

En menos de ocho años, se han conseguido establecer más de 500 explotaciones de ratas del cañaveral con más de 20.000 animales en cautividad (Mensah, 2000). A pesar de que pueden existir otros factores, la importante tradición agropecuaria de este país del Golfo de Guinea confirma la importancia del factor social. En este sentido, la promoción de esta actividad en otras zonas de la región con un contexto social y ecológico similar pero con una mayor vocación pecuaria, como el caso de Camerún, o la zona Norte de Gabón alberga mayores expectativas de éxito.

Por otra parte, analizados en este contexto poco favorable, los resultados conseguidos en Gabón son razonablemente satisfactorios. No obstante, serán necesarios varios años de apoyo por parte del Ministerio de Agricultura y la ayuda de organismos internacionales si se quiere conseguir un cambio de mentalidad, una difusión a mayor escala y una mejora en los resultados zootécnicos.

Otro aspecto interesante que justifica el desarrollo de la cría de animales silvestres es el aspecto de salud pública. Este tema no se ha podido tratar en profundidad en este estudio. Sin embargo, es más que probable que el nivel de microorganismos presentes en la carne de caza vendida en los mercados, no reúna las características sanitarias mínimas para su consumo. En un estudio realizado en Gabón en 31 muestras de ateruro procedentes del

mercado, 18 de ellas estaban fuertemente contaminadas, 12 habían sufrido una diseminación importante de la flora intestinal, y 4 presentaban una contaminación por *Clostridium* que dejaban suponer un inicio de putrefacción (André, M.L., comunicación personal). Esto indica que si la muestra analizada fue representativa, un 58 % de las carnes del mercado analizadas son de muy mala calidad bacteriológica, mientras que un 39% se consideraría impropio para su consumo de acuerdo con las normas sanitarias europeas. Los mismos análisis realizados en animales procedentes de la granja experimental donde se realizó este estudio, dieron como resultado una calidad bacteriológica totalmente satisfactoria. Estos resultados ponen de manifiesto una ventaja suplementaria de la cría de animales silvestres en cautividad en Africa Central.

Tal nivel de contaminación en los animales silvestres vendidos en el mercado, no debe sorprender si se piensa que la carne obtenida durante las expediciones de caza de toda una semana, puede llegar al mercado tras haber permanecido varios días en un recipiente isotermo con hielo. Además, esta carne puede permanecer varias horas a temperatura ambiente en los estantes del mercado, hasta que es adquirida, preparada y cocinada por el consumidor. Por otra parte, los animales de pequeño tamaño, como es el caso de los roedores, son raramente eviscerados (Jori, 1997). Bajo estas circunstancias, parece insólito que no se registren mas casos de intoxicaciones de origen alimentario o de transmisión de zoonosis (Morosetti & Molé, 1992). No obstante, la tradición culinaria africana de cocer la carne durante largas horas, reduce considerablemente las posibilidades de transmisión de enfermedades al consumidor. Los mayores riesgos de transmisión se dan probablemente durante una manipulación poco higiénica de los animales cazados durante su transporte, despiece y preparación. Desgraciadamente, el carácter ilícito y marginal del comercio de carne de caza dificulta en gran medida un estudio epidemiológico de este tipo. Por otra parte, los gastos para la aplicación de sistemas que permitan una mejor conservación de la carne de caza, están sin duda fuera del alcance de la mayor parte de los actores del sector.

La rusticidad de las especies locales respecto a animales domésticos importados, y la supuestamente mayor resistencia a enfermedades se menciona a menudo como una de las ventajas de criar animales silvestres en países tropicales (Peters, 1984; Vietmeyer, 1991; Feer, 1993 ; Hardouin, 1995 ; Chardonnet *et al.*, 1995 ; Hardouin & Thys, 1997). Este hecho es particularmente cierto en países de la cuenca del Congo, en los cuales las enfermedades endémicas como la tripanosomiasis frenan el desarrollo de la ganadería tradicional (Steel, 1993 ; Wilkie & Carpenter, 1999). El capítulo sobre la patología del aulácodo (capítulo 4), es

una aportación necesaria para profundizar en las enfermedades de esta especie, muy poco estudiadas hasta la fecha (sección 4.1). A pesar de la dificultad de las condiciones y de la falta de medios para poder profundizar en los diagnósticos patológicos, nuestros resultados constituyen una buena base de datos de la patología mas general de este roedor en condiciones sanitarias y de producción normales, en las cuales la población no se ve afectada por ningún brote específico. También constituyen la primera referencia de las enfermedades observadas en la cría de esta especie en Gabón y en Africa ecuatorial. En la estación experimental y también en otras granjas de Gabón, aparecieron algunos brotes epidémicos en fechas posteriores al estudio (sección 3.1 y sección 4.1).

Desgraciadamente, en ningún caso se ha llegado a establecer un diagnostico claro y definitivo sobre la etiología de estos brotes, aunque la presencia y el contacto con roedores silvestres (*Rattus spp*; *Mus spp*) aparece como un denominador común que conviene considerar.

El seguimiento también ha permitido por primera vez, describir la aparición de neoplasias en *Thryonomys swinderianus* en cautividad (Sección 4.2.). En particular fueron diagnosticados un condroma, un hemangiosarcoma y un osteosarcoma condrogénico en un plazo de 8 meses. Además, se detectaron dos casos más de animales con proliferaciones de apariencia tumoral durante el mismo periodo, cuyas muestras no llegaron a procesarse. Desgraciadamente, este estudio no ha podido ser prolongado, y no se ha conseguido profundizar en la etiología de estas neoplasias. No obstante, su descripción ha permitido dar fe de la aparición de tumores en el aulácodo, favoreciendo que en un futuro se preste mayor atención a este tipo de patologías en esta especie.

A pesar de que los gastos veterinarios en la prevención de enfermedades del aulácodo son limitados (sección 4.1), conviene matizar que en condiciones de cría intensiva, el estrés puede jugar en esta especie un papel determinante en la aparición de enfermedades y mortalidad (Hemmer, 1992 ; Yewadan, 1992). Si bien, la distribución de neurolépticos de larga acción se ha revelado eficaz para reducir el estrés en el aulácodo (McCoy et al., 1997), esta medida esta obviamente fuera del alcance del pequeño criador en medio periurbano.

En este sentido, parece prioritario investigar sobre los efectos de posibles medidas de manejo que no sean onerosas y puedan reducir considerablemente el estrés y la mortalidad en las fases de cría mas problemáticas como por ejemplo, la distribución de agua azucarada y antibióticos en fases previas y posteriores al momento del destete.

En el caso de los dos roedores estudiados -el aulácodo y el ateruro-, resulta interesante comparar la importancia de la mortalidad durante el proceso de cría en cautividad y su relación respecto al comportamiento natural de cada especie. En el caso del aulácodo, como la mayor parte de las especies "presa" (antílopes por ejemplo), su mecanismo de defensa ante la presencia de un depredador natural como el hombre, es la huida. Por lo tanto, parece lógico que el confinamiento (una barrera ante su mecanismo de defensa), sumado a la proximidad del hombre puedan provocar en esta especie un estrés de cautividad con importantes consecuencias en su salud y mortalidad (Capítulo 3.3). Este fenómeno ocurre también en otras especies de roedores y lagomorfos en cautividad (Dollinger *et al.*, 1999).

En el caso del ateruro, su mecanismo de defensa son sus púas, además de una serie de conductas intimidatorias para impresionar a su agresor (capítulo 4.1). A pesar de que el hombre es también uno de sus principales depredadores (Rahm, 1962 ; Noss, 2000), la protección natural de sus púas le confiere un comportamiento menos influenciado por el estrés. Esta característica del comportamiento, facilita su manejo en cautividad y reduce la pérdida de animales (Houben *et al.*, 2001). Entre 1997 Y 1999, la mortalidad registrada en ateruros antes del destete fue de 8,3% (n=48) y la mortalidad en animales subadultos y adultos fue del 7,4% (Houben & Edderai, 2000). Estas cifras son insignificantes, si se comparan con las tasas de mortalidad de los primeros ensayos de la cría de aulácodos en Benin (Yewadan, 1992). Sin embargo, a pesar de estas cualidades, el ateruro o puerco espín de cola de pincel es un animal difícilmente aprovechable como especie productiva. Efectivamente, a pesar de reproducirse con normalidad y con muy pocas bajas (Houben *et al.*, 2001), el seguimiento de más de 60 partos uníparos corroboró la baja prolificidad de la especie y la dificultad de obtener mas de dos partos por año (Houben & Edderai, 2000).

Un pequeño estudio económico demuestra que los gastos de alimentación representan un 72,75% de los gastos anuales y la amortización de las infraestructuras equivale a un 10,31% de los mismos. Los ingresos generados por la cría de 9 hembras con capacidad de producir 2 crías por parto solo permiten compensar en un 24% los costes de producción (Houben & Edderai, 2000). Estos resultados confirman plenamente las hipótesis avanzadas en nuestros trabajos, sobre la poca capacidad de *Atherurus africanus* como animal productor de carne.

Los resultados obtenidos en la sección 4.2. han revelado algunas particularidades biológicas, fisiológicas y probablemente endocrinológicas que hacen de este roedor africano una especie excepcional dentro del mundo animal. Si bien, camadas de una sola cría parecen

excepcionales para un roedor, existen varios casos de especies uníparas entre el suborden de los Histicognatos, como son el puerco espín canadiense (*Erethizon dorsatum*), la Vizcacha de los Andes (*Lagidium peruanum*) o la paca (*Agouti paca*) (Weir, 1974 ; Smythe, 1996).

En la mayor parte de los roedores histicognatos, la tasa de ovulación se aproxima al tamaño de la camada (Weir, 1974). No obstante en algunos casos como el aulácodo, se ha demostrado que existe un periodo crítico a las 6 semanas de la gestación, en el cual se produce un proceso de mortalidad embrionaria, que coincide con niveles bajos de progesterona plasmática (Adjanohoun, 1988). No obstante, lo que resulta verdaderamente insólito en el aulácodo es la gran cantidad de ovocitos que se producen y que se pierden en cada ciclo: La media de CL primarios, así como el número medio de folículos antrales observados, sugieren una tasa de ovulación de 20 ± 6 folículos por ovulación. No obstante, la presencia de un único embrión o feto en la totalidad de las hembras gestantes, nos permite estimar la tasa de mortalidad embrionaria en un valor de 19 ± 6 embriones por gestación y hembra, equivalente a un 90-95% de los ovocitos ovulados. Dentro del mundo de los mamíferos, se conocen muy pocos casos similares: En Africa austral, una especie de musaraña (*Elephantulus myurus*), ovula de 50 a 120 ovocitos, de los cuáles sólo dos consiguen implantarse (Mossman & Duke, 1973 ; Duke 1980).

La vizcacha de los Llanos, otro roedor histicognato, ovula entre 200 y 800 óvulos por ciclo, de los cuales sólo se fecundan entre siete y ocho ovocitos, de los cuales solo la mitad llegan a implantarse (Weir, 1971a).

En estas especies, Mossman & Duke (1973) apuntan que el fenómeno de superovulación tiene como objetivo la producción de un abundante número de cuerpos lúteos y glándulas tecales, que en el caso de los roedores histicognatos garantiza probablemente cantidades importantes de progesterona para mantener la gestación. No obstante, la necesidad de tales volúmenes de progesterona sigue siendo una incógnita por resolver.

En algunas especies de ovulación espontánea, la aparición del estro se ve facilitada por la presencia o el contacto con el macho. En el aulácodo, se ha observado, que el estro sólo aparece cuando la hembra es acosada por el macho durante el cortejo sexual (Adjanohoun, 1988 ; 1992).

Las observaciones realizadas sobre manifestaciones externas de cambios cíclicos, como por ejemplo modificaciones en la región anogenital, en hembras de *Atherurus africanus* no han permitido establecer el tipo de ciclo sexual que presenta esta especie. Observaciones preliminares de hembras sin presencia de macho no parecían indicar ciclicidad en los

cambios de la zona anogenital. Mientras que sí se detectaron cambios ante la presencia de un macho, sugiriendo que el contacto físico entre los sexos es necesario para el inicio del ciclo ovárico, tal como ocurre en el aulácodo (Adjanohoun, 1992) y el coypú (Rowlands y Weir, 1978). Esto nos induce a pensar que se podría tratar de una especie de ovulación espontánea, cuyo ciclo aparece inducido por la presencia o comportamiento del macho.

Por otra parte, la existencia de cuerpos lúteos en ovarios de hembras no gestantes, nos corroboran que ha habido ovulación. Además, se ha observado que la distribución de la población folicular es heterogénea, y que existen folículos en diferentes grados de crecimiento folicular (sección 4.2). En las hembras de ovulación inducida, siempre existe en el ovario una población importante de folículos preovulatorios preparados para la última fase de crecimiento folicular que se desencadena después del coito.

De cualquier modo, la sola observación de la estructura del ovario resulta insuficiente para determinar cómo es el ciclo ovárico de *Atherurus africanus*. Sería necesarias observaciones en vivo de grupos de reproducción, o de hembras con la presencia de un macho vasectomizado, para confirmar que se trata de una especie de ovulación espontánea, pero con una aparición del estro facilitada por la presencia y comportamiento del macho.

Nuestros resultados confirman que en condiciones naturales, *Atherurus africanus* es básicamente unípara, y por lo tanto una especie con una capacidad reproductiva baja (sección 4.2). A pesar de que existe poca información respecto a la ecología de este roedor, no parece que el ateruro desaparezca tan fácilmente de las zonas cazadas como lo hacen otras especies con una prolificidad similar, como es el caso de los duikers (*Cephalophus* spp.), pequeños antílopes de selva muy apreciados por las poblaciones locales (Wilkie & Carpenter, 1999). Ciertos autores consideran que una elevada presencia de roedores en los mercados de carne de caza, podría ser un indicador de la escasez de otras especies mas apreciadas (Steel, 1994 ; Fa *et al.*, 1995 ; Fa, 2000 ; Wilkie & Carpenter, 1999). No obstante, esta hipótesis no se demostrado de forma generalizada, y la cantidad de roedores observados puede depender también de la preferencia local por determinadas especies que puede ser variable, en función de las zonas de estudio.

En cualquier caso, la presión cinegética a la que está sometida el puerco espín de cola de pincel en varios lugares de África ecuatorial, unida a su baja tasa reproductiva, pueden diezmar las poblaciones de esta especie, en zonas donde se caza con frecuencia. La chinchilla, es un ejemplo de roedor histicognato, con una mayor tasa reproductiva que el

ateruro, y que prácticamente ha desaparecido de su área de distribución natural debido a su caza desmesurada (Weir, 1974).

De una forma general, el ateruro no se considera una especie amenazada, y hoy por hoy se siguen encontrando a diario varias decenas de ejemplares en los mercados de las capitales de África ecuatorial. No obstante, su tasa reproductiva le sitúa a priori, como una especie con poca capacidad para hacer frente a una presión demasiado intensiva.

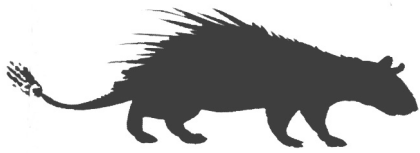
Los pocos estudios que se han dedicado a analizar el impacto cinegético en el ateruro, aportan resultados poco concluyentes, básicamente debido a las dificultades que existen para evaluar su densidad poblacional, atribuibles a su comportamiento nocturno y su costumbre de refugiarse en hoyos y huecos.

Los escasos datos sobre su densidad natural en zonas de la selva ecuatorial, oscilan entre 30 y 78 individuos por km² / año en áreas con y sin presión de caza respectivamente (Feer, 1993 ; Lahm, 1993). Su tasa máxima de extracción anual se estima en un 13% de la población disponible (equivalente a un máximo 10 individuos /km²) (Noss, 2000). Esta cifra es fácilmente alcanzable en áreas intensivas de caza: Lahm (1993) señala que la caza de este animal en determinadas zonas de Gabón podría estar afectando la tasa de hembras en la población y comprometer su futuro reproductivo. En la Reserva de Omo, Nigeria, un estudio de las poblaciones de fauna más apreciadas por los cazadores a lo largo de cinco años, también constató una disminución en las poblaciones de ateruro (Amubode, 1995). En la isla de Bioko (Guinea Ecuatorial) también se ha observado que la tasa total de recolecta de *Atherurus africanus* supera en más de un 2% la tasa máxima de extracción considerada como sostenible para el mantenimiento de la especie (Fa et al., 1995 ; Fa, 2000).

Tal como ocurre en la mayor parte de las zonas de selva tropical del planeta, los niveles de caza actuales a los cuales está sometida la mayor parte de la fauna forestal no son sostenibles a largo plazo (Wilkie & Carpenter, 1999 ; Robinson & Benett, 2000). En este contexto, y a pesar de las dificultades, la cría de roedores es actualmente una de las únicas alternativas concretas al problema del comercio de carne de caza en África Occidental y Central (Caspary, 1999). Si bien esta actividad por sí sola, puede difícilmente combatir el comercio ilegal de carne silvestre (Fa, 2000), varios autores comienzan a admitir su utilidad como alternativa de sustitución (Auzel & Wilkie, 2000), si se combina con otras medidas disuasivas y un mayor control del sector (Wilkie & Carpenter, 1999), que permitan reducir la oferta de carne de caza y controlar las cuotas de extracción de determinadas especies.

Este trabajo demuestra que la cría de roedores como el aulácodo, es una opción a tener en cuenta en futuros planes de desarrollo en zonas periurbanas de la Cuenca del Congo, cuyo potencial debería ir en aumento, si las tendencias actuales de crecimiento demográfico, deforestación y presión sobre la fauna se mantienen en los próximos años.

Conclusiones



Las conclusiones de este trabajo de tesis son la siguientes:

1. La cría de aulácodos es una actividad técnicamente viable en Gabón
2. La cría del aulácodo puede representar una fuente de proteínas y de ingresos complementaria para la población local residente en la zonas periurbanas .
3. La evolución de los parámetros zootécnicos registrados a nivel experimental y la gran diversidad de resultados en las diferentes explotaciones privadas indican que existe un amplio margen de progreso productivo entre los criadores gaboneses de aulácodo.
4. La patología del aulácodo en Gabón se caracteriza predominantemente por traumatismos, patología respiratoria y septicemia. También se ha descrito por primera vez la aparición de neoplasias en esta especie.
5. La mortalidad observada en el aulácodo durante este estudio es debida en un 30% de los casos a traumatismos atribuibles al estrés y a problemas de manejo.
6. El ateruro se adapta bien a la cautividad y se reproduce con éxito en Gabón si bien, su prolificidad es naturalmente baja y se limita a una cría por parto.
7. El ateruro es una especie poliovular que padece de forma natural una importante mortalidad ovocitaria o embrionaria que se produce probablemente antes de la implantación.
8. En us estado actual, la cría del ateruro no es recomendable para implementar programas de difusión de este animal con fines de producción de proteínas.